

VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

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

Série A : Biologie marine

Tome XVII - 1966 - Fasc. 3 - 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. IVANOFF (Paris, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÉRÈS (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^e.

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

Tome XVII

VIE ET MILIEU

Bulletin

du

Laboratoire Arago

UNIVERSITÉ DE PARIS

Tome XVII

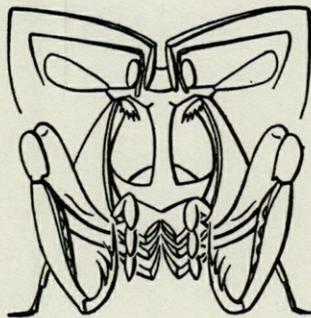
VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

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

Périodique d'Ecologie générale

Tome XVII



MASSON & C^{ie}

120, Bd St-Germain, Paris VI^e

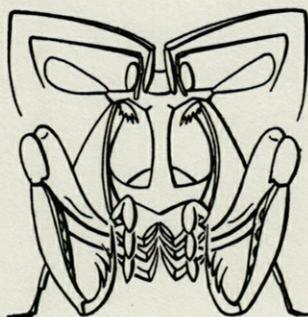
VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris Biologie Marine · Banyuls-sur-Mer

Série A : Biologie marine

Tome XVII - 1966 - Fasc. 3 - A



MASSON & C^{ie}

120, Bd St-Germain, Paris VI^e

SOMMAIRE

C. CARRÉ. — <i>Sphaeronectes gamulini</i> sp. n., une nouvelle espèce de Siphonophore Calycophore méditerranéen ..	1069
Michel GLEMAREC. — Les <i>Magelonidae</i> des côtes de Bretagne. Description de <i>Magelona wilsoni</i> n. sp.	1077
Michel BHAUD. — Etude du développement et écologie de quelques larves de <i>Chaetopteridae</i> (Annélides Polychètes)	1087
Konrad MÄRKEL. — Über funktionelle Radulatyphen bei Gastropoden, unter besonderer Berücksichtigung der Rhipidoglossa	1121
Katharina MANGOLD et Pio FIORONI. — Morphologie et biométrie des mandibules de quelques Céphalopodes méditerranéens	1139
Lucien LAUBIER, Claude MAILLARD et Guy OLIVER. — Contribution à l'étude des parasites du « Grisot » : <i>Hexanchus griseus</i> (Bonnaterre, 1788)	1197
D. PICHOD-VIALE. — L'exuviation céphalique au cours de la mue des Crustacés Décapodes	1235
Suzanne NIVAL. — Contribution à l'étude biologique de <i>Symphodus rostratus</i> Bl. (<i>Labridae</i>) en rade de Villefranche-sur-Mer	1273
Machteld J. ROEDE. — Notes on the labrid fish <i>Coris julis</i> (Linnaeus, 1758) with emphasis on dichromatism and sex	1317

SOMMAIRE

1068	C. Gazez. — Zephoronectes gannaudi sp. n. une nouvelle espèce de Stomatopoda Ceryphopoda méditerranéenne.
1077	Michel Gazez. — Les Stomatopodes des côtes de Bretagne. Description de <i>Megastoma wilsoni</i> n. sp.
1087	Michel Hantz. — Etude du développement et de l'écologie de quelques larves de Chiroptérides (Amphibiens Polyptères).
1121	Könrad Macker. — Über funktionelle Habitusformen bei Insekten, unter besonderer Berücksichtigung der Heteropteren.
1138	Katherine Maccorn et Pio Frenzel. — Morphologie et histologie des mandibules de quelques Céphalopodes méditerranéens.
1167	Ludwig Latzner, Claude Maccorn et Guy Olivier. — Contribution à l'étude des parasites du « Ginko » : <i>Nesostanus ginko</i> (Bonnastre, 1888).
1222	D. Pichon-Vaire. — L'excrétion céphalique au cours de la mue des Crustacés Décapodes.
1272	Suzanne Zivart. — Contribution à l'étude biologique de <i>Synalpheus tenuis</i> H. (Arthropodes) en vue de l'élevage.
1317	Stachfeld J. Hans. — Notes on the larval life of <i>Caridina</i> (Linnéus, 1758) with emphasis on diapausation and sex.

SPHAERONECTES GAMULINI sp. n.
UNE NOUVELLE ESPÈCE DE SIPHONOPHORE
CALYCOPHORE MÉDITERRANÉEN

par C. CARRÉ

Station Zoologique, 06 - Villefranche-sur-Mer, France

SOMMAIRE

L'auteur décrit les stades polygastrique et monogastrique d'une nouvelle espèce de Siphonophore Calycophore, *Sphaeronectes gamulini* sp. n.; cette forme de petite taille est moins commune que les deux autres espèces déjà connues du même genre, *S. gracilis* et *S. irregularis*, dans les eaux de Villefranche-sur-Mer.

L'examen de nombreuses pêches planctoniques pratiquées à Villefranche-sur-Mer, nous a permis de découvrir une nouvelle espèce du genre *Sphaeronectes* que nous décrivons ici.

Genre *SPHAERONECTES* Huxley, 1859

Diplophysa Gegenbaur, 1853

Espèce-type : *Sphaeronectes gracilis* (Claus, 1873)

DESCRIPTION GÉNÉRIQUE

La synonymie des espèces du genre *Sphaeronectes* a toujours été très embrouillée. BIGELOW (1911*b*) en a donné un excellent his-

torique. TOTTON (1965) cite seulement l'existence de deux espèces décrites dans le genre *Sphaeronectes* : *S. gracilis* (Claus) et *S. irregularis* Claus.

Les *Sphaeronectes* sont facilement reconnaissables par leur conformation de type nettement larvaire : colonies de petite taille avec une seule cloche natatoire sphéroïdale, sans crêtes. Stolon sans trace de bourgeonnement nectosomien et libérant des eudoxies d'un type spécial, connues sous le nom de *Diplophysa* (bractée hémisphérique et gonophores également de forme arrondie, subsphériques).

En dehors de leur morphologie générale, les deux espèces sont aussi caractérisées par la nature très molle de la mésoglée et l'ectoderme très adhésif de la cloche natatoire.

Des spécimens récoltés à Villefranche-sur-Mer montrent tous ces caractéristiques du genre *Sphaeronectes*, mais ils se distinguent nettement des deux espèces connues par d'autres caractères constants et très particuliers. Il représentent en effet une espèce nouvelle dédiée respectueusement au Docteur TOMO GAMULIN, Directeur du Bioloski Institut de Dubrovnik, qui nous a signalé l'avoir capturée à plusieurs reprises en Adriatique et dans la baie de Naples, et nous a donné quelques spécimens fixés.

***Sphaeronectes gamulini* sp. n.**

Holotype : spécimen pêché le 25-2-1965; conservé dans le formol 6 % au Musée Océanographique de Monaco.

Paratypes : spécimens conservés dans les collections de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer.

Localité du type : entrée de la rade de Villefranche-sur-Mer; pêche horizontale à 50 m de profondeur environ, sur des fonds de 50 à 100 m (filet non fermant).

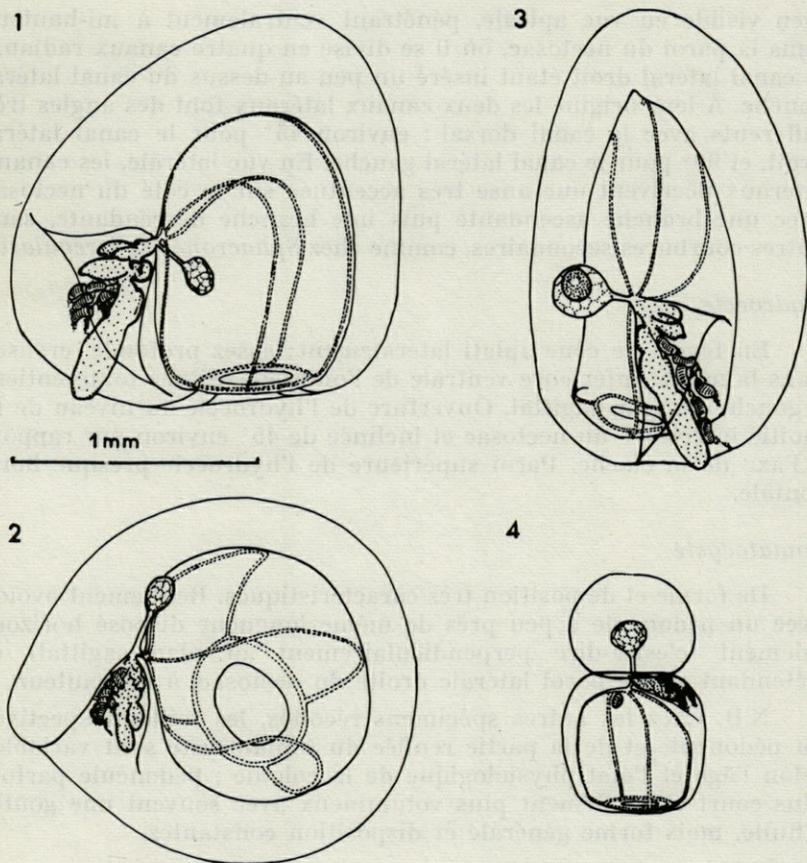
DESCRIPTION

Pour la terminologie descriptive concernant l'orientation, nous adopterons les conventions de BIGELOW et SEARS (1937, p. 4).

Nous avons donné une grande importance à l'illustration sous forme de photos et de figures auxquelles on voudra bien se reporter.

Cloche natatoire ou nectophore

Taille très petite : hauteur : 1,5 mm,
diamètre dorso-ventral : 1,5 mm,
diamètre latéral : 1,2 mm.



FIGURES 1 : Vue latérale gauche. 2 : Vue apicale. 3 : Vue ventrale d'un spécimen fixé. 4 : Eudoxie.

Forme générale sphéroïdale, un peu cône. Section transversale pyriforme au niveau de la moitié inférieure de la cloche. Surface lisse arrondie sans crêtes. Mésogée plus épaisse dans la région apicale (= 1/4 de la hauteur du nectosac) et dans la région ventrale.

Cavité ombrellaire ou nectosac

De taille moyenne par rapport à celle du nectophore. Hauteur : 1,2 mm (3/4 de la hauteur du nectophore).

Forme générale subsphérique avec sommet arrondi à l'état vivant, subcylindrique avec la partie supérieure cône, un peu acuminée, à l'état fixé. Canal pédiculaire du nectosac court mais

bien visible en vue apicale, pénétrant ventralement à mi-hauteur dans la paroi du nectosac, où il se divise en quatre canaux radiaux le canal latéral droit étant inséré un peu au-dessus du canal latéral gauche. A leur origine les deux canaux latéraux font des angles très différents avec le canal dorsal : environ 45° pour le canal latéral droit, et 90° pour le canal latéral gauche. En vue latérale, les canaux latéraux décrivent une anse très accentuée sur le côté du nectosac avec une branche ascendante puis une branche descendante, sans autres courbures secondaires, comme chez *Sphaeronectes irregularis*

Hydroecie

En forme de cône aplati latéralement; assez profonde, creusée dans la moitié inférieure ventrale de l'ombrelle. Située toute entière à gauche du plan sagittal. Ouverture de l'hydroecie au niveau de la moitié inférieure du nectosac et inclinée de 45° environ par rapport à l'axe de la cloche. Paroi supérieure de l'hydroecie presque horizontale.

Somatocyste

De forme et de position très caractéristiques. Renflement ovoïde avec un pédoncule à peu près de même longueur disposé horizontalement (c'est-à-dire perpendiculairement au plan sagittal) et s'étendant sur la paroi latérale droite du nectosac, à mi-hauteur.

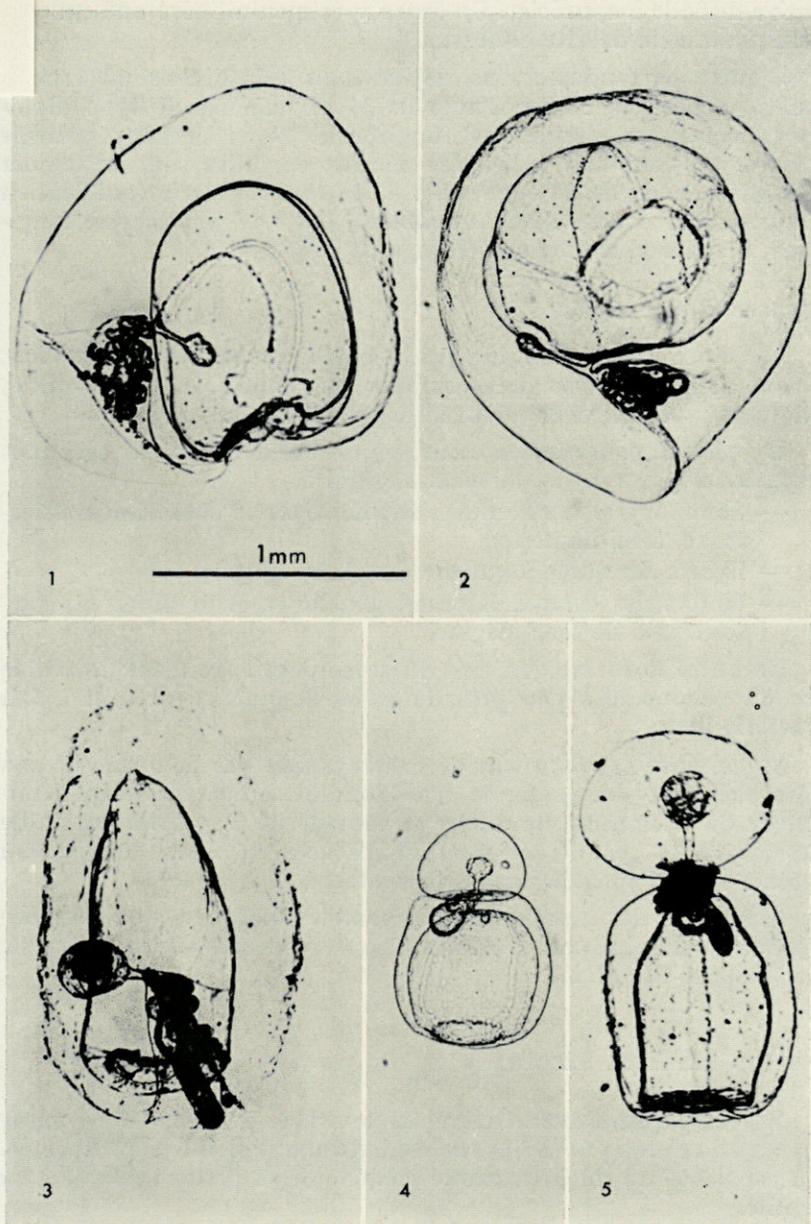
N.B. Chez les autres spécimens récoltés, les tailles respectives du pédoncule et de la partie renflée du somatocyste sont variables selon l'âge et l'état physiologique de la colonie : pédoncule parfois plus court et renflement plus volumineux avec souvent une goutte d'huile, mais forme générale et disposition constantes.

Siphosome

Stolon court; en dehors des petits bourgeons cormidiens, environ 2 à 3 cormidies immatures.

Stade eudoxie

Le spécimen décrit a pu être maintenu en élevage et au bout d'une journée nous avons pu voir la libération d'une eudoxie de type *Diplophysa*. Bractée hémisphérique avec un phyllocyste formigifforme : renflement globuleux porté par un pédoncule à peu près de même longueur (l'ensemble = $1/2$ hauteur du corps bractéal). Hydroecie de la bractée très peu prononcée, à peine perceptible. Gonopore subcylindrique, avec manubrium encore peu développé (sexe indistinct) et de section transversale circulaire (sauf au sommet); de taille comparable à celle de la bractée, au moment de l'



PHOTOS 1 : Vue latérale gauche. 2 : Vue apicale. 3 : Vue ventrale d'un spécimen fixé. 4 : Jeune eudoxie obtenue par élevage. 5 : Eudoxie âgée (fixée).

libération de l'eudoxie. Gastrozoïde avec un pédoncule de longueur relative difficile à apprécier. Un autre spécimen a libéré une eudoxie identique à celle décrite ci-dessus.

D'autre part nous avons trouvé dans nos pêches un certain nombre d'eudoxies mâles (Photo n° 5) et femelles de type diplophysa, ayant un phyllocyste fongiforme. Nous pensons pouvoir attribuer ces eudoxies à l'espèce décrite, car elles sont nettement différentes de celles de *S. gracilis* et de *S. irregularis* (publication en cours); par contre elles ressemblent, par leur phyllocyste fongiforme, à celles obtenues par élevage de *S. gamulini*.

Diagnose différentielle

Les deux espèces connues jusqu'ici, *S. gracilis* et *S. irregularis*, ont une symétrie à peu près parfaite par rapport au plan sagittal, somatocyste et hydroecie étant situés dans ce plan sagittal.

L'espèce *S. gamulini* au contraire est caractérisée par certaines dissymétries par rapport au plan sagittal :

- Somatocyste horizontal, s'étendant sur le côté droit du nectosac, à mi-hauteur;
- hydroecie située à gauche du plan sagittal;
- trajets des canaux latéraux gauche et droit différents surtout près de leur origine.

En outre la forme générale du somatocyste, renflement ovoïde avec un pédoncule à peu près de même longueur, est tout à fait caractéristique.

S. gamulini se rapproche de *S. irregularis* par la forme de son hydroecie assez peu profonde et remontant seulement jusqu'à mi-hauteur du nectosac; elle diffère davantage de *S. gracilis*, de taille beaucoup plus grande, et dont l'hydroecie en forme de cœcum profond s'étend jusqu'à l'apex du nectosac.

Ainsi l'étude morphologique semble indiquer que l'espèce *S. gamulini* montre plus d'affinités pour l'espèce *S. irregularis* que pour l'espèce *S. gracilis*.

LISTE DU MATÉRIEL RÉCOLTÉ

Il peut paraître étonnant que cette espèce n'ait pas été connue plus tôt en tant que nouvelle espèce dans une région très prospectée. Cela est peut-être dû à sa rareté relative, à sa petite taille et à sa fragilité.

Le premier spécimen connu de Villefranche a été capturé le 25-6-63 dans une pêche verticale entre 150 m et 50 m de profondeur,

à 2 milles au large de la rade, sur des fonds de 800 m environ (Point A).

Le second spécimen a été capturé dans une pêche verticale faite entre 100 et 50 m de profondeur, le 20-10-64.

De nombreux autres spécimens ont été trouvés (dont deux par A.K. TOTTON), en février, mars, novembre et décembre 1965, dans des pêches horizontales effectuées à l'entrée de la rade, entre 50 m et la surface.

L'utilisation d'un collecteur à fond amovible (CACHON, 1957) qui permet un transvasement sans remous du plancton a sans doute facilité l'obtention de cette espèce fragile dans un état satisfaisant pour l'élevage.

L'examen minutieux du plancton fraîchement pêché devrait permettre de récolter un plus grand nombre de spécimens et nous espérons pouvoir parler de l'écologie détaillée de cette espèce dans des publications ultérieures.

RÉSUMÉ

L'auteur décrit les stades polygastrique (colonie adulte) et monogastrique (stade eudoxie) de *Sphaeronectes gamulini* sp. n., Siphonophore calycophore de la famille des *Sphaeronectidae*, récolté en Méditerranée. La forme du somatocyste, ovoïde avec un pédoncule bien distinct, et sa disposition horizontale sur la paroi ventrale du nectosac sont très caractéristiques. *Sphaeronectes gamulini* est une espèce de taille très petite pour un *Sphaeronectes*. Moins commune que les deux espèces bien connues *S. gracilis* et *S. irregularis*, elle n'est cependant pas rare pendant la saison froide dans les eaux superficielles de Villefranche-sur-Mer, Alpes-Maritimes, France.

SUMMARY

The author describes the polygastric (adult colony) and monogastric (eudoxid stage) phases of *Sphaeronectes gamulini* sp. n., Siphonophora Calycophorae, *Sphaeronectidae*, collected in the Mediterranean sea. The shape of the somatocyst, which is ovoid with a very distinct stalk, and its horizontal disposition on the ventral wall of the nectosac, are very characteristic features.

Sphaeronectes gamulini is a small size species for a *Sphaeronectes*. Less common than the two well-known species *S. gracilis* et *S. irregularis*, it is nevertheless not rare during the cold season in the uppermost stratum of waters of the open sea of Villefranche-sur-Mer, Alpes-Maritimes, France.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt das polygastrische (erwachsene Kolonie) und das monogastrische (Eudoxie) Stadium von *Sphaeronectes gamulini* sp. n., Siphonophora Calycophorae der Familie der Sphaeronectidae, welche im Mittelmeer gefunden wurden. Die ovale Form der Somatocyste mit einem gut ausgebildeten Stiel und ihrer horizontalen Lage auf der Ventralwand der Subumbrella sind sehr charakteristisch. *S. gamulini* ist eine Art von sehr geringer Grösse für ein *Sphaeronectes*. Weniger verbreitet als die beiden sehr bekannten Arten, *S. gracilis* und *S. irregularis*, ist sie jedoch nicht selten während der kalten Jahreszeit in den oberflächlichen Wasserschichten von Villefranche-sur-Mer, Alpes-Maritimes, Frankreich.

TRAVAUX CITÉS

- BIGELOW, H.B., 1911b. The Siphonophorae. Reports of the scientific research expedition to the tropical Pacific... Albatross... XXIII. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 38 (2) : 173-402, 32 pls.
- BIGELOW, H.B. et M. SEARS, 1937. Siphonophorae. *Rep. Danish oceanogr. Exped. Medit. II Biology*, H 2 : 1-144, 83 figs.
- CACHON, J., 1957. Sur quelques techniques de pêches planctoniques pour études biologiques. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco* (54), 1103 : 6 p.
- CLAUS, C., 1873. Ueber die Abstammung der Diplophysen und über eine neue Gruppe von Diphyiden. *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen for 1873* : 257-61.
- CLAUS, C., 1874. Die Gattung Monophyes und ihr Abkömmling *Diplophysa*. *Schriften zoologische Inhalts. Wien.*, 1 : 33, 4 pls.
- GEGENBAUR, C., 1853. Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren). *Z. wiss. Zool.*, 5 : 285-344, 3 pls.
- HUXLEY, T.H., 1859. The Oceanic Hydrozoa... Voyage of H.M.S. "Rattlesnake". *Roy. Soc. Lond.*, 1-143, 12 pls.
- TOTTON, A.K., 1965. A synopsis of the Siphonophora. *Trustees of the British Museum (Natural history)*, 227 p., 40 pls. London, 1965.

Manuscrit reçu le 20 janvier 1966.

LES *MAGELONIDAE* DES CÔTES DE BRETAGNE
DESCRIPTION DE *MAGELONA WILSONI* n. sp.

par Michel GLÉMAREC
Laboratoire de Biologie Animale, Brest

SOMMAIRE

L'auteur décrit une nouvelle espèce de *Magelona*, *M. wilsoni* sp. n. des côtes de Bretagne. Une clef d'identification des espèces européennes du genre est fournie, ainsi que de nombreuses données écologiques.

Le genre *Magelona*, unique genre de la famille des *Magelonidae*, est représenté à ce jour par 25 espèces, dont 14 décrites depuis 1958. Cinq d'entre elles sont européennes. FAUVEL dans la Faune de France (1927) n'indique qu'une seule espèce sur nos côtes françaises : *papillicornis* O.F. Müller, de la Mer du Nord à la Méditerranée; il signale néanmoins *Magelona rosea* Moore d'Irlande selon les données de SOUTHERN (1914), et de l'Øresund d'après ELIASON (1920). Or ce dernier auteur en 1962, après avoir réétudié son matériel et celui de SOUTHERN définit une nouvelle espèce, *Magelona minuta* ayant pour synonymes *Magelona rosea* Southern (1914) et Eliason (1920). L'espèce américaine *M. rosea* Moore, à crochets tridentés, est bien distincte de l'espèce européenne *M. minuta* Eliason, à crochets bidentés, et n'existe donc pas sur nos côtes.

Récemment WILSON apporte de nouvelles données à l'étude de ce genre en Europe, puisqu'il définit deux nouvelles espèces anglaises : *M. alleni* Wilson, 1958 et *M. filiformis* Wilson, 1959, ce qui porte à quatre le nombre des espèces européennes. HARMELIN (1964) en étudiant la faune des herbiers de la région de Marseille décrit

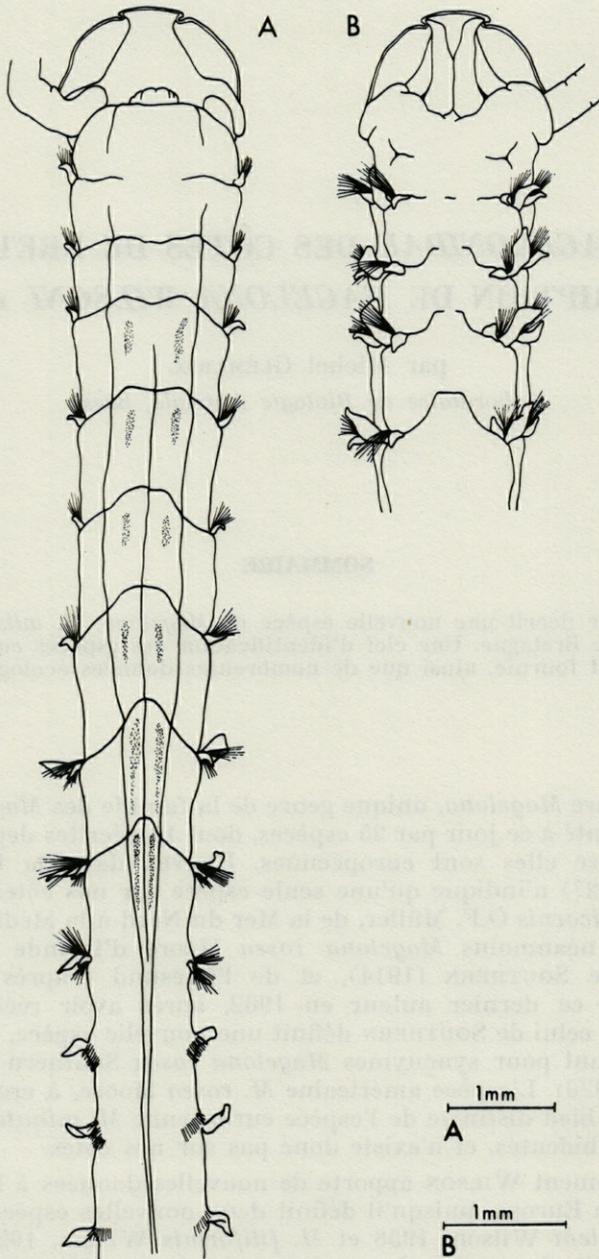


FIG. 1. — *Magelona wilsoni* sp. n.; A, vue ventrale; B, vue dorsale.

la nouvelle espèce *M. equilamellae*. Nous avons récolté personnellement trois exemplaires identiques d'une *Magelona*, que nous n'avons pu rattacher à aucune espèce connue, et qui constitue la sixième forme européenne du genre, *M. wilsoni* nov. sp.

MAGELONA WILSONI nov. sp. (1)

Parmi les trois syntypes, nous avons désigné un type qui a été déposé au Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

Les trois individus mesurent respectivement : 20 mm de long pour 23 sétigères, 25 mm pour 22 sétigères et 35 mm pour 35 sétigères. La largeur est toujours supérieure à 1 mm, elle peut atteindre 1,5 mm dans la partie antérieure. Bien qu'il n'y ait pas de constriction visible au 9^e sétigère ce segment est néanmoins le moins large.

Le prostomium, sans yeux, spatulé, est plus large que long; il porte deux crêtes longitudinales dorsales élargies postérieurement et plus divergentes en avant qu'en arrière. Le bord antérieur du prostomium est légèrement convexe, large, et muni de deux cornes frontales bien distinctes (fig. 1, A et B). Les tentacules prennent naissance de chaque côté de la bouche et ventralement par rapport aux cornes postéro-latérales du prostomium; ils sont brisés accidentellement.

Les 9 premiers segments (thoraciques) ne portent que des soies dorsales et ventrales limbées (fig. 2, D), groupées en faisceaux d'une vingtaine et prenant naissance antérieurement par rapport aux lamelles notopodiales et neuropodiales. Les 9 premiers parapodes sont identiques. Le notopode porte dorsalement un petit cirre lamelleux assez peu distinct d'une grande lamelle ventrale aplatie antéro-postérieurement; la lamelle neuropodiale est identique, mais plus petite (fig. 2, B et C). Les segments thoraciques sont aplatis dorso-ventralement; leurs limites sont très bien définies car il y a formation d'écussons nettement délimités à partir du 4^e sétigère (fig. 1, A et B); chaque segment, à l'exception du premier, porte un écusson dorsal et deux ventraux dont la largeur diminue à partir du 5^e sétigère et qui disparaissent au niveau du 9^e sétigère; il ne subsiste qu'un sillon ventral sur ce segment.

(1) C'est avec grand plaisir que nous dédions cette espèce au Professeur Douglas P. WILSON, qui a contribué largement à la connaissance de ce genre, puisque sur six espèces européennes décrites à ce jour, deux l'ont été par cet éminent spécialiste. Il a, de plus, eu la gentillesse de nous conseiller dans l'établissement de cette diagnose.

Les parapodes, situés très antérieurement sur chaque segment, sont de plus en plus espacés jusqu'au 9^e sétigère. Celui-ci est moins long et moins large que les précédents, ses parapodes sont légèrement réduits. Les parapodes du 10^e sétigère et des suivants semblent situés vers le milieu, les sillons intersegmentaires sont en effet très mal définis. Les notopodes et neuropodes sont similaires et assez largement séparés, ils portent chacun une rangée d'une vingtaine de crochets encapuchonnés, terminés par une dent prin-

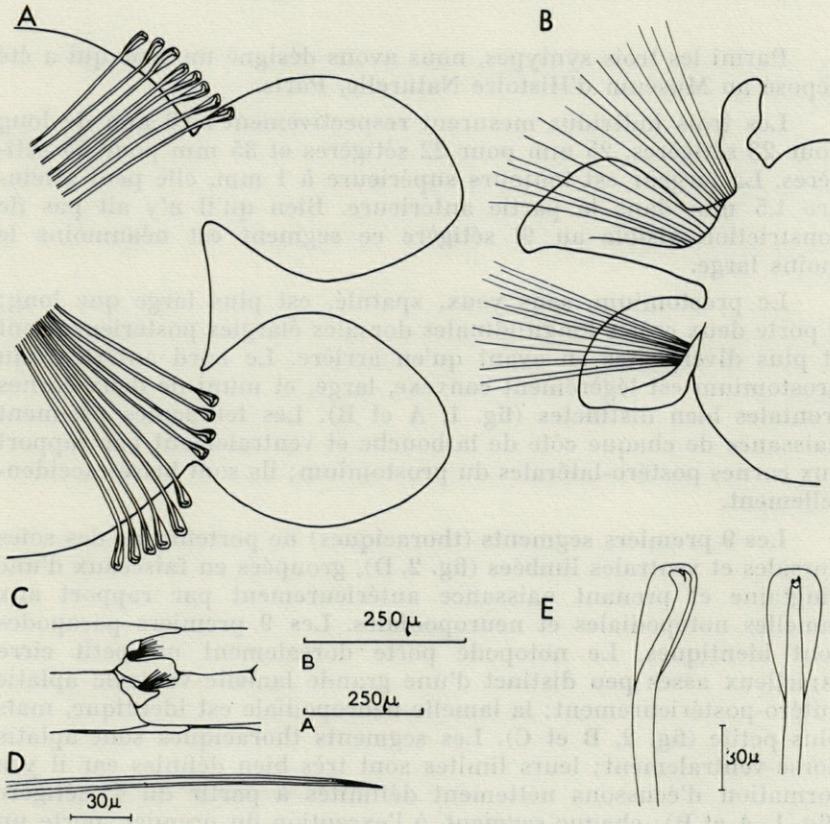


FIG. 2. — *Magelona wilsoni* sp.n.; A, vue antérieure du 15^e parapode; B, vue antérieure du 4^e parapode; C, 6^e sétigère en vue latérale; D, soies limbées thoraciques; E, crochets encapuchonnés abdominaux.

cipale surmontée de deux petites dents secondaires (fig. 2, E). Les lamelles sont de taille égale, larges et égales au tiers de la largeur du corps (fig. 2, A). Le 10^e sétigère et les suivants sont plus longs que larges et ne portent pas d'écussons, mais seulement un sillon

ventral. Les écussons ventraux des segments 3 à 8 portent des taches de cellules épithéliales, que l'on retrouve postérieurement mais latéralement entre les parapodes. La couleur de l'animal est uniformément blanc jaunâtre dans l'alcool.

Les trois exemplaires (1) ont été récoltés par dragages dans trois stations différentes, situées au Sud de la Bretagne, sur la « Grande Vasière » (missions du « Kornog », 9-64 et 7-65) :

- 47°38' N - 3°41'40" W, 60 mètres de profondeur,
- 47°30'30" N - 4°1'40" W, 90 mètres,
- 47°34' N - 4°24' W, 110 mètres.

Le sédiment y est constitué de sable fin envasé. La faune caractéristique est dominée par *Brissopsis lyrifera* et *Nucula sulcata*.

DISCUSSION

Dans la clé mondiale des *Magelona* de JONES (1963), cette nouvelle espèce se range parmi les espèces à crochets tridentés et à cornes frontales, à proximité de *Magelona cincta* Ehlers. *M. wilsoni* diffère de cette dernière espèce par les lamelles postérieures foliacées et non lancéolées, la lamelle antérieure dorsale plus grande que la ventrale (c'est l'inverse chez *M. cincta*), et par l'absence de bande pigmentée. Si *M. wilsoni* se distingue aisément des espèces qu'elle peut voisiner dans la clé de JONES, c'est-à-dire les espèces à crochets tridentés et à cornes prostomiales, elle est au contraire très proche de *M. pacifica* Monro, 1933 (sensu MONRO, 1933 non USCHAKOV, 1955). On peut en effet mettre en doute chez *M. pacifica* l'observation des crochets bidentés, caractère essentiel et souvent mal observé. Il est possible qu'une des deux petites dents terminales soit passée inaperçue. *Magelona pacifica* et *M. wilsoni* ont en commun :

- prostomium avec cornes frontales;
- cirre dorsal antérieur (thoracique);
- lamelle notopodiale antérieure plus grande que la neuropodiale;
- lamelles postérieures foliacées et égales;
- absence de lamelles médianes postérieures (caractère discutable à notre avis);
- 9° sétigère réduit, mais non modifié;
- présence d'écusson dorsal (visible sur le dessin de MONRO).

Elles diffèrent par :

- le prostomium plus long que large chez *M. pacifica*;
- la présence d'un cirre ventral en plus de la lamelle neuropodiale au 9° sétigère chez *M. pacifica*.

(1) Depuis la date de dépôt du manuscrit d'autres exemplaires de *Magelona wilsoni* ont été récoltés.

Magelona wilsoni semble donc beaucoup plus proche de l'espèce *M. pacifica*, que des autres espèces qu'elle voisine dans la clé de JONES. C'est néanmoins deux espèces bien distinctes, ne serait-ce que par leur éloignement géographique (côte pacifique du Panama).

LES AUTRES *Magelonidae* DES CÔTES DE BRETAGNE

D'autres espèces de *Magelona* ont été notées sur nos côtes, leur distribution peut être ainsi établie, à ce jour :

Magelona papillicornis O.F. Müller, 1858

C'est l'espèce la plus répandue et la plus anciennement connue sur les côtes européennes. FAUVEL (1927) signale cette espèce sur les plages de sable fin, mais sans autre précision. Comme localisation exacte, nous pouvons citer : BELLAN (1961), plage de Ver-sur-Mer, Normandie; RETIÈRE (sous presse), plage de Lancieux, Côtes-du-Nord; RULLIER (1951), plage de Saint-Michel-en-Grève, Côtes-du-Nord. Nous avons bien retrouvé cette dernière station, et nous en ajoutons une autre : plage de Morgat (Finistère), au sud de la digue, dans un sable très fin à *Venus gallina*, *Lucina divaricata*, *Echinocardium cordatum*. Par ailleurs, cette espèce est bien connue des côtes nordiques de l'Europe, jusqu'à la Méditerranée. Elle est avant tout intertidale.

Magelona minuta Eliason, 1962

De cette espèce, récemment décrite et anciennement confondue avec *M. rosea* Moore, on ne connaît qu'une seule station française découverte par RETIÈRE (1965) sur la plage de Lancieux, dans des sables bien triés. Elle est certainement plus rare que l'espèce précédente. Deux autres stations sont à noter : Irlande et Øresund.

Magelona alleni Wilson, 1958

WILSON a décrit cette espèce au large de Plymouth (" Rame mud, off Rame Head ") dans une vase sableuse noire. HOLME (cité par WILSON, 1958) l'a notée sur nos côtes en baie de Quiberon. Nous l'avons draguée assez fréquemment et abondamment entre 10 et 15 mètres de profondeur dans des sédiments constitués de vase (10 pour 100) et de sable fin (Baie de Quiberon, vasière du Mor Bras, Baie de Concarneau, Baie de Bourgneuf). La faune associée se caractérise par *Nucula turgida*, *Spisula subtruncata*, *Melinna palmata*, *Ampharete grubei*, *Amphiura filiformis*. Nous avons même trouvé plusieurs exemplaires de *M. alleni* dans un sable envasé très noir, intertidal, en rade de Brest, dans l'anse du Roz. Là aussi

on peut noter *Spisula subtruncata*, *Melinna palmata*, ainsi qu'une espèce rare *Poecilochaetus serpens*, unique représentant en France de la famille des *Disomidae* (Polychètes Sédentaires). Par ailleurs la distribution de *M. alleni* s'étend de l'estuaire de la Clyde jusqu'à Dakar, les Canaries ainsi qu'en Méditerranée.

Magelona alleni vit dans un tube plat, papyracé et de couleur violette vive, ce qui n'avait jamais encore été noté.

Magelona filiformis Wilson, 1959

Décrite de " Mill Bay, Salcombe " par WILSON, nous l'avons retrouvée en compagnie de *M. papillicornis* sur la plage de Morgat, mais en moins grande abondance. C'est jusqu'à présent la seule station française connue.

DISCUSSION

Les *Magelonidae* constituent une famille assez peu connue. Les stations de *Magelona* sont très peu nombreuses, car les espèces appartenant à ce genre semblent exiger des sédiments toujours très fins, parfois envasés, qui sont en fait très localisés. Ceci peut expliquer la rareté des données concernant cette famille. Par contre, dans ces stations, les *Magelona* ne sont jamais des animaux rares et isolés. *Magelona papillicornis*, *minuta* et *filiformis* sont essentiellement des espèces intertidales de sable fin propre; *Magelona alleni* et *M. wilsoni* affectionnent au contraire des sédiments fins vaso-sableux le plus souvent non exondables. Il est intéressant de noter que nous avons récolté en même temps, en zone intertidale, *M. alleni* et *Poecilochaetus serpens*, car nous avons retrouvé cette dernière espèce dans des stations très voisines de celles de *M. wilsoni*, sur la « Grande Vasière ». Ceci ne fait que souligner la similitude de biotope, non exceptionnel, mais toujours localisé, qu'exigent ces deux *Magelona* et sans doute aussi ce représentant de la famille des *Disomidae*.

La clé de détermination ci-dessous est utilisable pour les espèces européennes connues à ce jour :

- .crochets abdominaux bidentés : *M. minuta* Eliason, 1962
- .crochets abdominaux tridentés :
 - ..soies spécialisées au 9° sétigère : *M. papillicornis* O.F. Müller, 1858
 - ..pas de soies spécialisées au 9° sétigère :
 - ...lamelle abdominale notopodiale plus grande que la neuro-podiale; une large bande pigmentée : *M. alleni* Wilson, 1958

...lamelles abdominales égales :

+ une large bande pigmentée, pas de cornes frontales :
M. equilamellae Harmelin, 1964

+ couleur uniforme :

++ légères cornes frontales, un appendice notopodial digi-
tiforme thoracique : *M. filiformis* Wilson, 1959

++ cornes frontales très marquées, lamelle notopodiale
foliacée thoracique : *M. wilsoni* sp. n.

RÉSUMÉ

L'auteur décrit *Magelona wilsoni* sp. n., ce qui porte à six le nombre des espèces européennes de *Magelona*. Une clé de détermination de ces dernières est établie. Les espèces *M. alleni* et *filiformis* décrites assez récemment en Angleterre ont été retrouvées par l'auteur en Bretagne.

SUMMARY

The author describes *Magelona wilsoni* sp. n., which raises to six the number of european species of *Magelona*. An identification key is given for them. The species *M. alleni* and *M. filicornis* recently described from England, have been collected by the author in Brittany.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt *Magelona wilsoni* sp. n.; die Zahl der europäischen Arten von *Magelona* beträgt somit sechs. Ein Bestimmungsschlüssel dieser Arten wird gegeben. *M. alleni* und *M. filicornis*, vor kurzem in England beschrieben, sind vom Autor in der Bretagne gefunden worden.

BIBLIOGRAPHIE

BELLAN, G., 1961. Contribution à l'étude des annélides polychètes de la région de Luc-sur-Mer. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, (10), 2: 87-100.

- ELIASON, A., 1962. Undersökningar över Øresund. XXXI. Weitere untersuchungen über die Polychaetenfauna des Øresunds. *Lunds Universitets Årsskrift*, N.F., Avd. 2, 58 (9) : 1-98.
- FAUVEL, P., 1927. Polychètes sédentaires. Faune de France, 16 : 1-412.
- HARMELIN, J.G., 1964. Etude de l'endofaune des « mattes » d'herbiers de *Posidonia oceanica*. *Rec. Trav. St. Mar. End.* (35-51) : 43-105.
- JONES, M.L., 1963. Four new species of *Magelona* and a redescription of *Magelona longicornis*. *Amer. Mus. Nov.*, 2164 : 1-31.
- MONRO, C.C.A., 1933. The Polychaeta Sedentaria collected by Dr C. Crossland at Colon in the Panama region, and the Galapagos islands during the expedition of the S.Y. St George. *Proc. Zool. Soc. London*, 4 : 1039-92.
- RETIÈRE, C. (en publication). Contribution à l'étude écologique de la macrofaune annélidienne de la plage de Lancieux. *Bull. Lab. Mar. Dinard*.
- RULLIER, F. et R. CORNET, 1951. Inventaire de la Faune Marine de Roscoff. Annélides.
- SOUTHERN, R., 1914. Clare Island Survey. Pt. 47. Archiannelida and polychaeta. *Proc. R. Irish Acad.*, 31 (2) : 1-160, Pl. 1-15.
- USCHAKOV, P.V., 1955. Polychaeta of the far eastern seas of the U.S.S.R. Acad. Sc. URSS, trad. anglaise. *Israël progr. Sc. transl. Jerusalem*, 1965 : 1-419.
- WILSON, D.P., 1958. The polychaete *Magelona alleni* sp. n. and a re-assessment of *Magelona cincta* Ehlers. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 37 : 617-626.
- WILSON, D.P., 1959. The polychaete *Magelona filiformis* sp. n. and notes on other species of *Magelona*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 38 : 547-556.

Manuscrit reçu le 26 mai 1966.

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT ET DE L'ÉCOLOGIE DE QUELQUES LARVES DE *CHAETOPTERIDAE* (ANNÉLIDES POLYCHÈTES)⁽¹⁾

par Michel BHAUD

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

L'auteur a étudié expérimentalement le développement complet, depuis les premiers stades pélagiques jusqu'aux stades benthiques, de quatre espèces d'Annélides Polychètes de la famille des *Chaetopteridae* : *Ranzanides sagittaria*, *Spiochaetopterus typicus*, *Phyllochaetopterus* sp. et *Chaetopterus variopedatus*. L'observation continue des animaux en élevage a permis de définir un certain nombre de caractéristiques morphologiques de cette famille de Polychètes. La distribution saisonnière des larves dans la région de Banyuls-sur-Mer a été également envisagée au cours de cette étude.

INTRODUCTION

Avant d'aborder l'étude du développement des larves de *Chaetopteridae* rencontrées dans le plancton de la région de Banyuls, je rappelle brièvement la distribution des adultes en Méditerranée.

RULLIER (1963) indique pour la Méditerranée les genres *Chaetopterus* Cuvier, 1827, *Spiochaetopterus* Sars, 1856 et *Phyllochaetopterus* Grube, 1863, Claparède char. emend.

(1) Ce travail est extrait d'un mémoire présenté à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris le 25 octobre 1966 pour l'obtention du titre de Docteur en Océanographie biologique.

BELLAN (1964) signale pour Marseille les mêmes genres que RULLIER, bien que FAUVEL (1927) ait également mentionné les genres *Ranzania* Claparède, 1870 et *Telepsavus* Costa, Claparède emend. qui ne semblent pas avoir été retrouvés en Méditerranée depuis les observations originales de CLAPARÈDE (1870), LO BIANCO (1893) et FAUVEL (1914).

A Banyuls, LAUBIER et PARIS (1962) signalent *Chaetopterus variopedatus* très commun dans les herbiers à Posidonies, les blocs coralligènes, la vase côtière et *Phyllochaetopterus gracilis*, rare (un seul exemplaire récolté). Enfin, LAUBIER (1965) a récolté *Phyllochaetopterus socialis* Claparède, 1868, non encore signalé à Banyuls.

Les auteurs modernes s'accordent pour reconnaître que la systématique de la famille n'est pas très claire. Ainsi, les genres *Telepsavus*, *Spiochaetopterus* et *Phyllochaetopterus* sont très voisins. Selon BELLAN (1964, p. 116) « les *Spiochaetopterus* pourraient bien n'être que des *Phyllochaetopterus* ayant perdu leur deuxième paire de tentacules, et les *Telepsavus* des *Spiochaetopterus* ayant perdu leur région postérieure à parapodes cylindriques et à soies en lancette ».

L'étude du développement larvaire apportera des précisions sur cette question systématique.

MÉTHODE

Beaucoup d'espèces de *Chaetopteridae* dont j'ai rencontré les larves ne sont pas connues à l'état adulte dans la région de Banyuls, ou bien y sont très rares. Je n'ai donc pas étudié le développement à partir de la fécondation, mais sur le matériel provenant de pêches planctoniques effectuées sur des fonds ne dépassant pas 60 m de profondeur, et à faible distance du fond. De plus, ce travail s'intégrant dans une étude plus générale du méroplancton, il était naturel de partir des prélèvements planctoniques pour récolter les différents stades ontogéniques.

Les animaux sont isolés et élevés dans des boîtes de Pétri contenant une eau de mer non courante recueillie en surface, au large de la côte, et renouvelée chaque semaine. La température a une influence prépondérante; ainsi les larves de Chaetoptères, récoltées en mars — donc pendant la période froide de l'année — doivent être élevées à une température proche de 12°. Ces larves sont nourries à partir de cultures de *Phaeodactylum tricorutum*, diatomée pennée ou de *Platymonas*, Chlorophycée unicellulaire, flagellée, du groupe des Volvocales.

Bien que les plus jeunes stades étudiés aient été élevés avec succès jusqu'à la métamorphose, je ne fournirai pas d'indication précise concernant la durée de développement : les conditions d'élevage, même lorsqu'elles donnent entière satisfaction qualitativement, sont très éloignées

des conditions du milieu naturel et accroissent la durée du développement. Ainsi peut-on conserver des larves planctoniques en élevage, bien après leur disparition du milieu naturel.

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE LA LARVE DE *RANZANIDES SAGITTARIA* (Claparède, 1870)

Ranzania sagittaria Claparède, 1870

Ce Chaetoptère a d'abord été décrit par CLAPARÈDE en 1870, sous le nom générique de *Ranzania* qui s'appliquait déjà à deux animaux. Il est donc correct d'utiliser le nom générique *Ranzanides* créé par CHAMBERLIN en 1919.

I. DESCRIPTION DES PRINCIPAUX STADES

A) *Jeune stade à une seule couronne ciliaire* (Fig. 1 A)

La larve la plus jeune, récoltée une seule fois, mesure 800 μ de longueur, possède une seule troche très puissante, 6 yeux disposés en 3 paires : deux latérales, une médiane surmontée d'un cil; il n'y a pas trace des sétigères thoraciques, on remarque seulement l'emplacement futur de la seconde troche, précédant 2 à 3 segments postérieurs, et la papille anale.

Un lobe céphalique, en capuchon, limite antérieurement l'orifice buccal, et postérieurement une lèvre bilobée s'applique étroitement sur la face ventrale.

Un sillon cilié prolonge la région médiane de la lèvre jusqu'à la papille anale, en interrompant la troche. Aucun tentacule n'est visible. Il n'existe aucune pigmentation sauf celle des yeux.

B) *Stade à deux couronnes ciliaires* (Fig. 1 B et 2 A)

Ce stade postérieur au précédent, qui possède deux troches puissantes est le plus fréquemment récolté dans le plancton.

La larve conserve toujours six taches oculaires rouges. Le gros cil médian n'est plus visible. Les deux troches très développées forment le principal appareil de propulsion. Continues dorsalement, elles s'interrompent ventralement au niveau du sillon cilié longitudinal. Une ligne très étroite, noire, indique la base des cils.

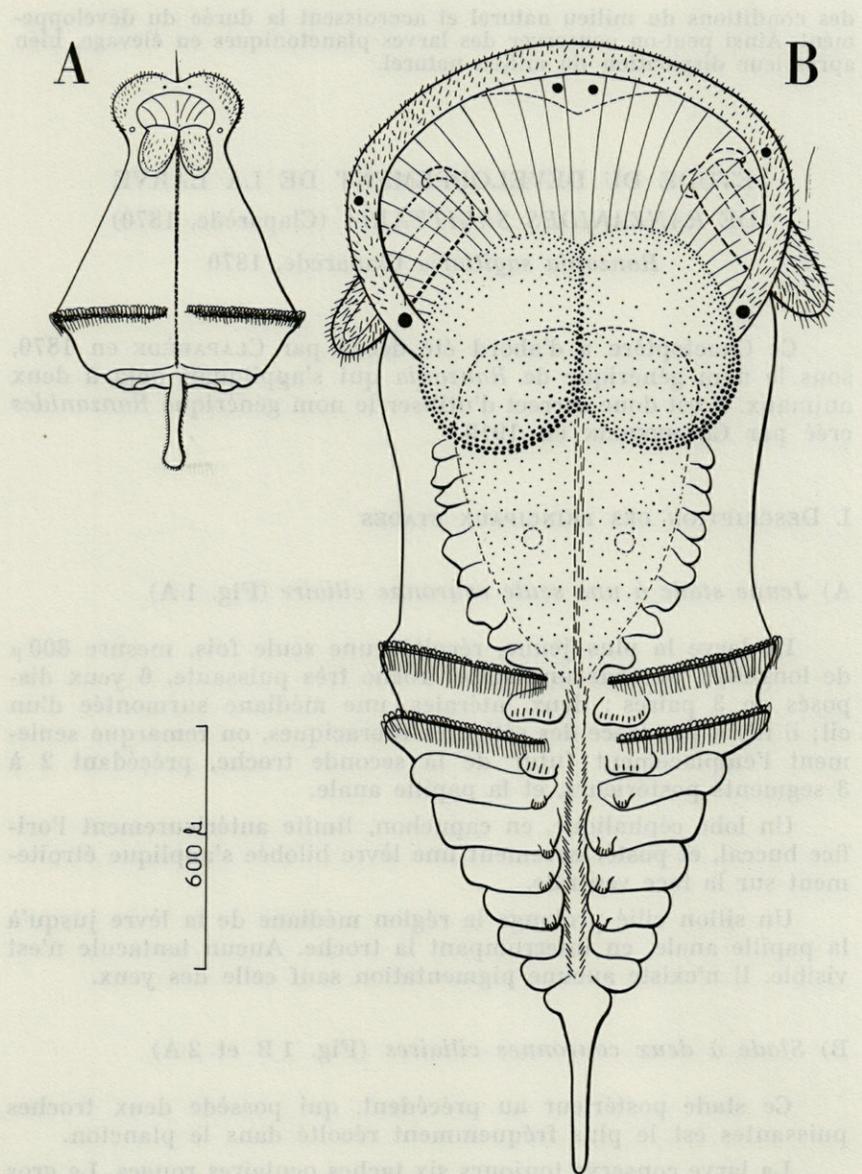


FIG. 1. — *Ranzanides sagittaria* : A, très jeune larve planctonique à une seule troche, longueur 0,8 mm; B, stade le plus fréquent dans le plancton, à deux couronnes ciliaires, vue ventrale, longueur 2,4 mm.

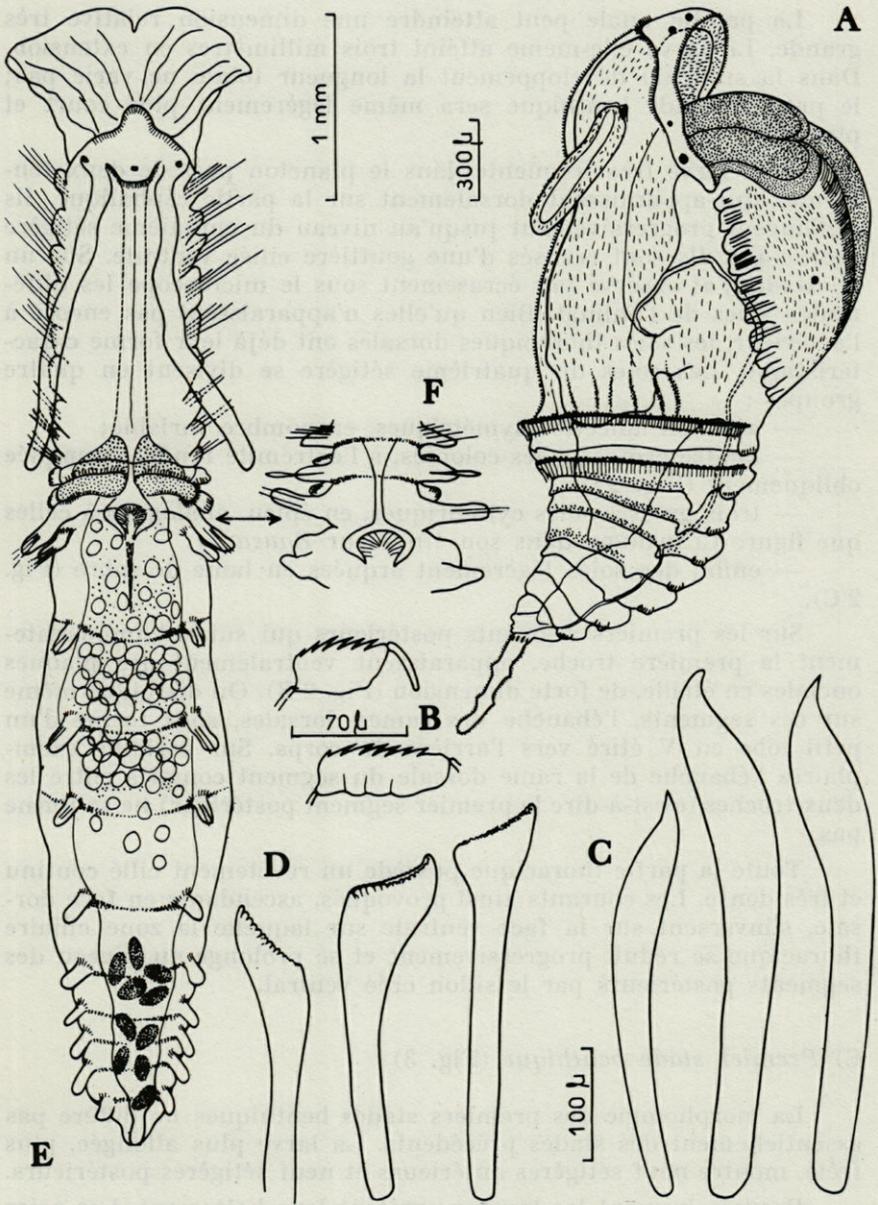


FIG. 2. — *Ranzanides sagittaria* : A, stade le plus fréquent dans le plancton, à deux couronnes ciliaires, vue de profil, longueur 2,4 mm; B, uncini des rames ventrales abdominales; C, soies en sabre du 4^e sétigère; D, soies fortes du 4^e sétigère; E, stade juvénile très avancé (longueur 6 mm); F, région moyenne d'un stade juvénile avec les rames dorsales complètes.

La papille anale peut atteindre une dimension relative très grande. La larve elle-même atteint trois millimètres en extension. Dans la suite du développement la longueur totale ne varie pas; le premier stade benthique sera même légèrement plus court et plus mince.

Cette larve très fréquente dans le plancton possède deux tentacules qui apparaissent dorsalement sur la partie céphalique. Ils s'allongent progressivement jusqu'au niveau du cinquième sétigère thoracique. Ils sont creusés d'une gouttière ciliée ventrale. Sur un tel stade, j'ai observé par écrasement sous le microscope les différentes soies de l'animal. Bien qu'elles n'apparaissent pas encore à l'extérieur, les soies thoraciques dorsales ont déjà leur forme caractéristique. Les soies du quatrième sétigère se divisent en quatre groupes :

- soies en lancette asymétriques, en nombre variable;
- quatre grosses soies colorées, à l'extrémité renflée, tronquée obliquement (Fig. 2 D);
- trois grosses soies cylindriques, en épieu, analogues à celles que figure CLAPARÈDE dans son étude sur *Ranzania*;
- enfin, des soies légèrement arquées en lame de sabre (Fig. 2 C).

Sur les premiers segments postérieurs qui suivent immédiatement la première troche, apparaissent ventralement des plaques onciales en étrille, de forte dimension (Fig. 2 B). On distingue même sur ces segments, l'ébauche des rames dorsales, sous forme d'un petit lobe en V étiré vers l'arrière du corps. Sur certains exemplaires l'ébauche de la rame dorsale du segment compris entre les deux troches (c'est-à-dire le premier segment postérieur) ne se forme pas.

Toute la partie thoracique possède un revêtement cilié continu et très dense. Les courants ainsi provoqués, ascendants en face dorsale, s'inversent sur la face ventrale sur laquelle la zone ciliaire thoracique se réduit progressivement et se prolonge au niveau des segments postérieurs par le sillon cilié ventral.

C) Premier stade benthique (Fig. 3)

La morphologie des premiers stades benthiques ne diffère pas essentiellement des stades précédents. La larve plus allongée, plus frêle, montre neuf sétigères antérieurs et neuf sétigères postérieurs.

Progressivement les troches arrêtent leur battement. Les soies thoraciques deviennent externes, les lobes uncinigères ventraux apparaissent maintenant sur tous les segments postérieurs. Le lobe buccal inférieur jusque-là appliqué sur la paroi ventrale du corps

se redresse et forme ainsi l'entonnoir buccal qui montre sur la face externe de nombreux plis. Les taches oculaires disparaissent sauf les latérales inférieures.

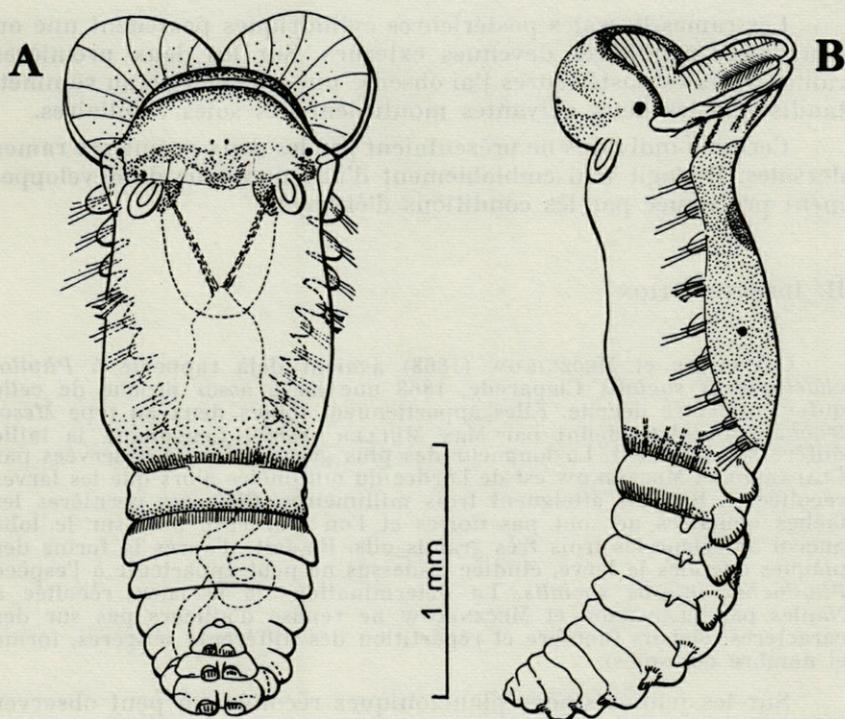


FIG. 3. — *Ranzanides sagittaria* : vue dorsale et latérale du premier stade benthique, longueur 2,8 mm.

Le lobe dorsal du vestibule buccal acquiert deux zones brunes disposées en croissant, entre les deux taches oculaires latérales et les deux tentacules. Une zone pigmentaire brune précède chacune des deux troches. La partie ventrale thoracique présente une couleur gris-bleuâtre différente de celle du reste du corps, traduisant une structure vraisemblablement glandulaire.

D) *Stade juvénile* (Fig. 2 E, F)

La transformation très rapide du premier stade benthique donne en quarante-huit heures un individu mesurant plus de dix millimètres.

Les deux tentacules atteignent les premiers segments postérieurs. Le lobe du vestibule buccal et le lobe ventral qui dépasse largement le précédent, forment un entonnoir au fond duquel s'ouvre la bouche.

Les rames dorsales postérieures cylindriques possèdent une ou deux soies capillaires devenues externes. Sur les deux premières rames dorsales postérieures j'ai observé une soie élargie au sommet, tandis que les deux suivantes montraient des soies capillaires.

Certains individus ne présentaient pas les deux premières rames dorsales. Il s'agit vraisemblablement d'une anomalie de développement provoquée par les conditions d'élevage.

II. IDENTIFICATION

CLAPARÈDE et MECZNIKOW (1868) avaient déjà rapporté à *Phyllochaetopterus socialis* Claparède, 1868 une larve assez proche de celle qui vient d'être décrite. Elles appartiennent toutes deux au type *Mesotrocha sexoculata* défini par Max MÜLLER (1885). Cependant, la taille diffère sensiblement. La longueur des plus grandes larves observées par CLAPARÈDE et MECZNIKOW est de l'ordre du millimètre alors que les larves récoltées à Banyuls atteignent trois millimètres. Chez ces dernières les taches oculaires ne sont pas noires et l'on n'observe pas, sur le lobe buccal antérieur les trois très grands cils. En fait, d'après la forme des plaques onciales la larve, étudiée ci-dessus ne peut appartenir à l'espèce *Phyllochaetopterus socialis*. La détermination de la larve récoltée à Naples par CLAPARÈDE et MECZNIKOW ne repose d'ailleurs pas sur des caractères décisifs (nombre et répartition des différents sétigères, forme et nombre des soies).

Sur les jeunes stades planctoniques récoltés, on peut observer à la loupe binoculaire et plus sûrement au microscope par écrasement, au quatrième sétigère, plusieurs grosses soies colorées à l'extrémité renflée (Fig. 2 D). Or, deux espèces seulement de *Chaetopteridae* méditerranéens possèdent plusieurs grosses soies au quatrième sétigère thoracique (compte non tenu de *Chaetopterus variopedatus* dont la larve est bien connue). Ce sont *Phyllochaetopterus gracilis* Grube, 1863 et *Ranzanides sagittaria* (Clap., 1870).

L'étude des grosses soies du quatrième sétigère des larves étudiées montre une différence importante par rapport à celles de *Phyllochaetopterus gracilis* : les soies ne sont ni obtuses à l'extrémité distale, ni d'un diamètre régulier, comme chez cette espèce, mais renflées à l'extrémité, tronquées et creusées d'une dépression à bords crénelés. Cette description correspond à celle des soies de *Ranzanides sagittaria*.

Cette observation conduit donc à identifier les larves que je viens de décrire à *R. sagittaria*.

Les élevages ont permis d'obtenir de jeunes animaux adultes dont l'étude confirme cette hypothèse.

Un stade benthique analogue à celui représenté (Fig. 2 E) montre deux régions :

— une région antérieure avec neuf sétigères uniramés dont le quatrième porte quatre à cinq grosses soies jaune paille.

— une région postérieure biramée de douze sétigères. Les deux premiers segments de cette région diffèrent des suivants. Le premier porte dorsalement une rame allongée avec une soie élargie en palette.

La rame dorsale du deuxième segment postérieur porte plusieurs soies capillaires. (Sur un seul exemplaire, la rame dorsale du premier segment postérieur ne s'est jamais formée). Ces caractères sont ceux du genre *Ranzanides*. Après les neuf segments thoraciques antérieurs, il n'y a ni rames dorsales cordiformes foliacées, bilobées, ciliées, ni deux tentacules supplémentaires comme chez *Phyllochaetopterus*, bien que les stades considérés soient assez évolués et de grande taille. Il faut donc admettre que les larves étudiées appartiennent à l'espèce *Ranzanides sagittaria*.

Cependant, je dois préciser que certains caractères observés ne sont pas en accord avec la description de *Ranzanides*, donnée par CLAPARÈDE. La région thoracique ne possède que neuf sétigères, au lieu de douze, et la morphologie des soies en cimeterre diffère de celle donnée dans la description originale. En fait, il ne s'agit pas de caractères essentiels. Le nombre de segments d'une région donnée, chez les *Chaetopteridae*, varie notablement, et il ne faut pas s'attacher à un tel critère pour une étude systématique. De plus, selon FAUVEL la forme des soies est variable et ne fournit pas non plus de caractères décisifs.

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE LA LARVE DE *SPIOCHAETOPTERUS TYPICUS* Sars, 1856

I. DESCRIPTION DES PRINCIPAUX STADES

A) Jeune stade planctonique (Fig. 4 A)

Le stade le plus jeune récolté dans le plancton atteint environ un quart de millimètre. Une seule couronne ciliaire très puissante entoure la larve au niveau du tiers postérieur et lui permet de nager facilement. Cette troche partage le corps en deux parties : une partie antérieure qui plus tard deviendra la région thoracique, et une partie postérieure préfigurant les deux autres régions, moyenne et postérieure, de l'adulte.

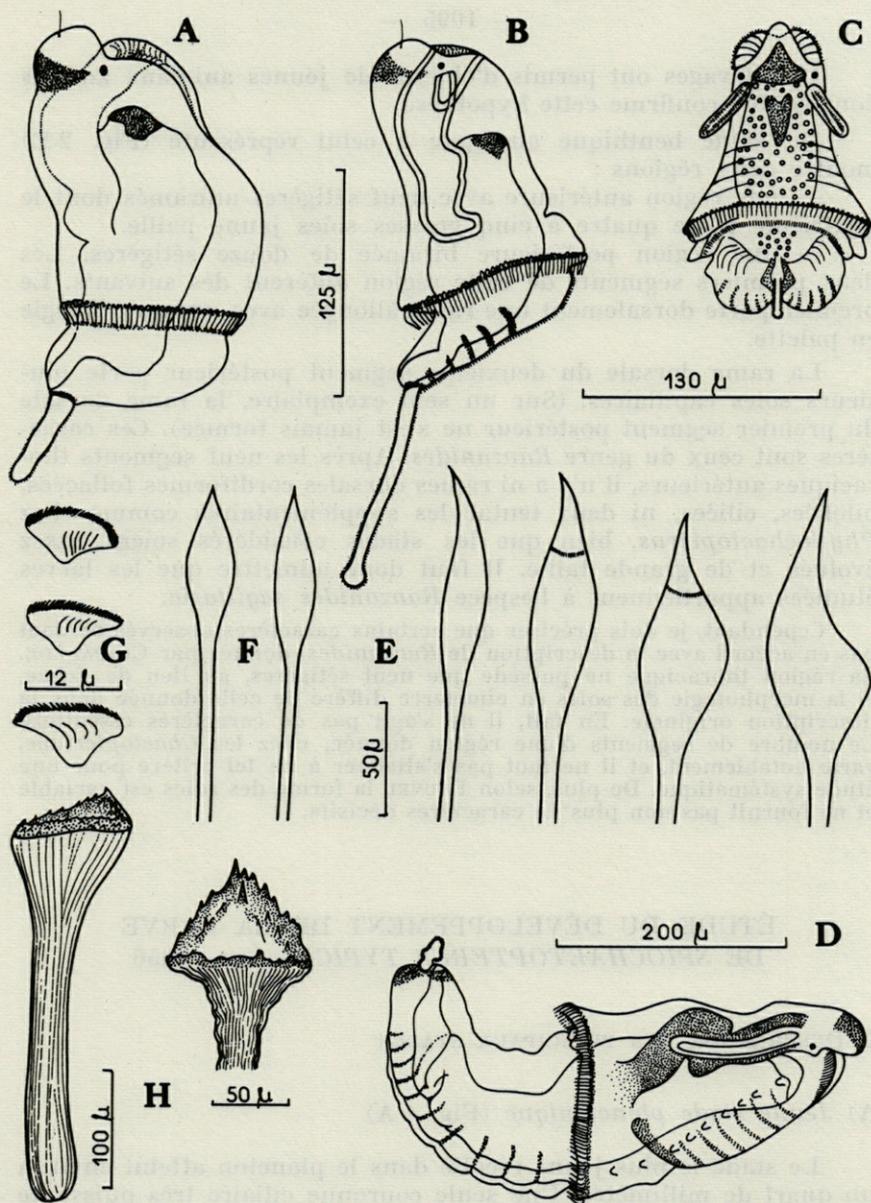


FIG. 4. — *Spiochaetopterus typicus* : A, B, C, D, stades successifs du développement; A, stade planctonique sans tentacules; B, C, stade planctonique à deux tentacules; D, stade benthique. E, soies lancéolées asymétriques des sétigères thoraciques; F, soies dorsales en lancette de la région postérieure; G, plaques onciales des rames ventrales abdominales; H, soie géante du 4^e sétigère thoracique.

Il n'y a pas de tentacules à ce stade. Par contre, existent deux taches oculaires orange ou rouge brique. Quelquefois, les taches oculaires ne sont pas uniques mais au nombre de deux ou trois sur chaque côté. La bouche est constituée par une ouverture triangulaire : base transversale au niveau des yeux, pointe en direction postérieure, se poursuivant par un sillon cilié longitudinal ventral qui interrompt la troche, au niveau de l'intersection. La zone la plus antérieure de la larve porte, dorsalement, par rapport à la bouche, un long cil, souvent recourbé, et en ce cas, difficilement visible.

La larve possède une coloration générale blanchâtre, avec une pigmentation jaune très nette entre les deux taches oculaires, autour de la papille anale, puis plus tard au niveau des segments postérieurs. A ce stade la papille anale d'une longueur démesurée, atteignant celle du corps, constitue l'extrême région postérieure. L'extension de la papille anale s'accompagne souvent d'une immobilité larvaire. En position de nage la papille se raccourcit fortement et rejoint ventralement le niveau de la couronne ciliée, par recourbement de toute la région postérieure larvaire.

B) *Stade planctonique avec deux tentacules* (Fig. 4 B et C).

Dans un stade ultérieur les tentacules apparaissent sous la forme de petites papilles ciliées, immédiatement sous les taches oculaires. Sur la face ventrale de la larve, se forme une gouttière transversale très caractéristique, préfigurant la zone glandulaire des adultes.

Le tube digestif comprend :

— un grand pharynx musclé, aux parois épaisses, dans toute la partie antérieure de la cavité du corps;

— un estomac allongé qui déborde dorsalement le pharynx. Il occupe postérieurement à la troche une forte partie de la cavité du corps;

— un intestin, d'abord simple rétrécissement qui prolonge l'estomac; il s'allonge ensuite et se courbe en plusieurs anses. L'anus s'ouvre à la base de la papille anale et dorsalement.

C) *Premier stade benthique* (Fig. 4 D)

Progressivement, la larve se courbe et prend une forme en croissant. Ses deux tentacules atteignent le quart de la longueur du corps. A ce stade apparaissent les ébauches des pieds thoraciques dorsaux sous la forme de faibles protubérances. Une ligne transversale de pigments jaunâtres souligne chaque sétigère thoracique.

L'incision dorsale se situe transversalement, entre les sétigères sept et huit. La paroi antérieure de cette profonde incision se remarque par une teinte violette et annonce la zone glandulaire de l'adulte. Bien que la troche soit toujours visible, les cils ne battent plus, la larve gagne le fond. C'est la fin de la vie planctonique.

Postérieurement à la troche, un premier segment s'individualise : il montre deux lobes en formation sur chaque partie latérale, avec une ciliature puissante entre chacune de ces deux paires de lobes. Sur le reste du corps les segments s'annoncent simplement par des bandes ventrales pigmentées. Très rapidement les soies thoraciques percent le tégument et dans la seconde partie du corps les plaques onciales apparaissent ventralement.

D) *Jeune adulte benthique* (Fig. 5)

Le stade benthique tel qu'il est représenté apparaît tardivement. La forme générale est toujours arquée avec une région ventrale convexe et une région dorsale concave. Les lobes ciliés dorsaux se montrent sur cinq segments, puis viennent les rames cylindriques dorsales avec soies en palette.

Ce stade juvénile comprend donc trois régions bien caractéristiques :

— une région antérieure ou thoracique avec neuf sétigères uniramés ;

— une région moyenne portant cinq parapodes biramés avec des rames dorsales foliacées, lobées, ciliées et des uncini ventraux ;

— une région postérieure aussi biramée, avec des rames dorsales allongées et sétigères, et des rames ventrales uncinigères.

II. IDENTIFICATION

CLAPARÈDE et MECZNIKOW (1868) ont décrit une larve de *Chaetopteridae* qui montre trop de ressemblance avec celle qui vient d'être étudiée, pour ne pas conclure à l'identité des deux larves. D'après l'étude des stades les plus évolués, CLAPARÈDE et MECZNIKOW ont cru pouvoir rapporter cette larve à *Telepsavus costarum*. Ces stades semblent cependant trop jeunes pour permettre une identification certaine. La présence et la forme des branchies ne constituent pas des critères absolus. En fait, d'après la description originale de CLAPARÈDE et MECZNIKOW la larve peut être rapportée à plusieurs genres : *Phyllochaetopterus*, *Telepsavus*, *Spiochaetopterus*.

FEWKES (1883) récolte quelques années plus tard, une larve qu'il rattache à celle décrite par CLAPARÈDE et MECZNIKOW (1868) et identifiée par eux à *Telepsavus*. Le stade le plus évolué, étudié par FEWKES est encore bien antérieur à ceux décrits par les auteurs précédents et l'iden-

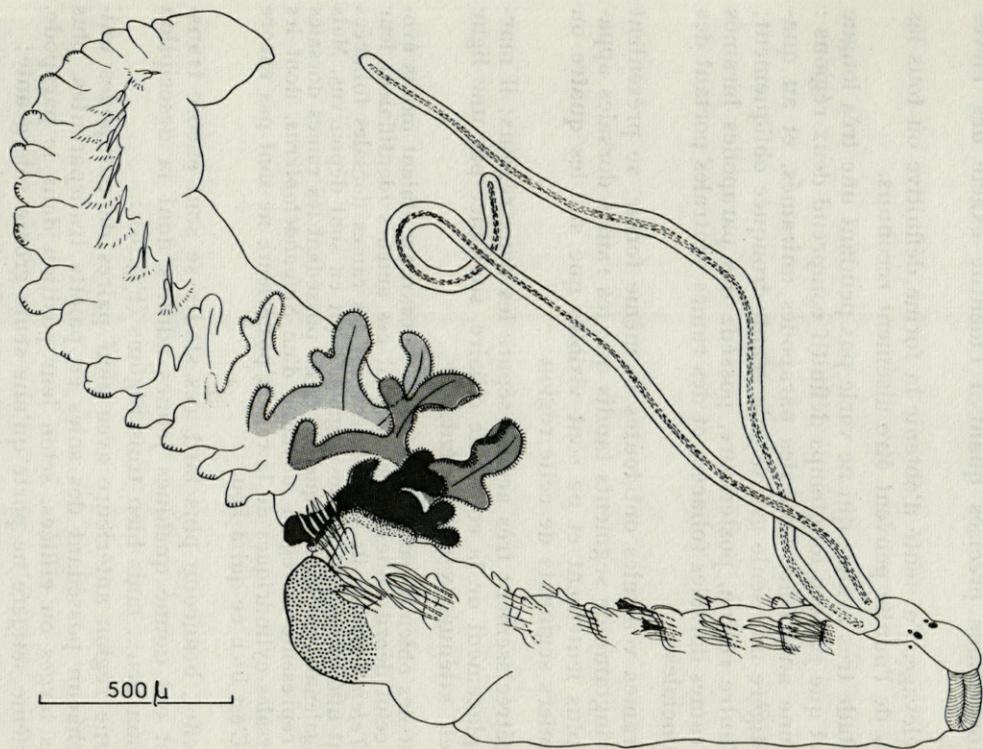


FIG. 5. — *Spiochaetopterus typicus* : stade juvénile benthique, longueur 3 mm.

tification de FEWKES repose uniquement sur les conclusions des mêmes auteurs. Cependant, FEWKES doute beaucoup de la validité de l'identification des larves de CLAPARÈDE et MECZNIKOW avec le genre *Telepsavus*. Il fait allusion au genre voisin *Spiochaetopterus* auquel E.B. WILSON (1882) rapporte une larve très proche de celle décrite par FEWKES.

En fait, les observations de ces différents auteurs ne donnent pas d'informations précises quant à l'identité exacte des larves observées.

Par élevage, j'ai tenté d'obtenir la forme définitive où tous les caractères de l'adulte peuvent être aisément reconnus.

Un stade très avancé qui ne varie pas pendant une très longue période, et que j'ai cru longtemps définitif comprend deux régions :

- l'une antérieure avec des parapodes uniramés, et au quatrième sétigère une seule grosse soie géante tronquée obliquement;
- l'autre région, postérieure, possède des parapodes biramés avec des rames dorsales foliacées et des rames ventrales portant des plaques onciales.

Les rames ventrales ont toutes la même forme, se présentent sur une vingtaine de segments tandis que les rames dorsales apparaissent plus lentement et ne sont visibles que sur les quatre ou cinq premiers segments de cette région.

Un rétrécissement très accusé sépare les deux régions; il marque l'emplacement de la couronne ciliaire, soulignée par une ligne bleu-violet, atténuée ventralement.

Les stades obtenus par CLAPARÈDE et MECZNIKOW étaient moins évolués que celui décrit ci-dessus; cependant ces auteurs identifiaient leur larve au *Telepsavus* car ils supposaient que les rames dorsales foliacées se forment ultérieurement sur les segments qui en sont dépourvus. Mais on peut également considérer que la région possédant les rames dorsales foliacées représente la région moyenne d'un *Spiochaetopterus*, dont les rames dorsales cylindriques de la région postérieure ne sont pas encore formées. C'est bien ce qui a lieu.

En effet, beaucoup plus tard, ces stades se sont encore transformés et ont donné quelques jeunes adultes dont la description montre non deux, mais bien trois régions (Fig. 5) :

- une région antérieure avec neuf paires de parapodes uniramés; chacun possédant des soies en palette transparentes, plus ou moins larges ou effilées, selon leur position dans le parapode. Le quatrième sétigère ne porte qu'une seule grosse soie géante;
- une région moyenne à cinq parapodes biramés, aux rames dorsales foliacées découpées en deux lobes ciliés, dressés sur le dos, et aux rames ventrales uncinigères;
- enfin, une région postérieure, aux rames dorsales cylindriques et des soies en lancette; ces rames remplacent les rames dor-

sales foliacées de la région précédente. Les rames ventrales sont analogues à celles de la région moyenne.

Cette description correspond à celle de *Spiochaetopterus typicus*. J'ai donc obtenu d'une façon certaine de jeunes adultes de *Spiochaetopterus typicus*, à partir de larves très proches de celles que CLAPARÈDE et MECZNIKOW attribuaient à *Telepsavus costarum*. Il semble donc que ces auteurs aient procédé à une identification douteuse, parce que faite d'après des animaux trop jeunes, à moins que la larve de *Telepsavus* ne ressemble beaucoup à celle du *Spiochaetopterus*. Même en ce cas la détermination des auteurs ne repose pas sur des critères irréfutables.

Il faut cependant souligner que sur les exemplaires étudiés, certains caractères ne correspondent pas à la description du *Spiochaetopterus* donnée par les auteurs (exemple FAUVEL, 1927, p. 82-84). Ainsi la soie géante du quatrième sétigère diffère des dessins donnés dans la Faune de France. De même la place des écussons glandulaires n'est pas exactement conforme aux descriptions antérieures. Il existe un croissant blanc grisâtre à cheval sur les sétigères six et sept; une légère dépression entre les sétigères sept et huit sépare cette première zone glandulaire d'une zone violette, renflée, sur les deux derniers segments thoraciques. Mais il n'y a aucune partie glandulaire visible au sétigère cinq comme l'indique FAUVEL.

Il faut donc conclure de cette étude que la plus grande prudence est nécessaire dans la détermination des larves. Dans le cas particulier de *Spiochaetopterus*, il paraissait a priori irrecevable que sur les individus d'une trentaine de segments, il n'y ait pas encore de région postérieure complète et bien caractérisée, alors qu'elle apparaît très tôt chez *Chaetopterus variopedatus*. C'est cependant ce qui a lieu, et ce qui rend la détermination certaine après obtention d'un jeune adulte benthique. Sur les derniers stades benthiques fortement évolués, avec seulement deux tentacules, il est maintenant très improbable que deux autres tentacules puissent encore apparaître.

LA LARVE DE *CHAETOPTERUS VARIOPEDATUS*

(Renier, 1804) (1)

Cette larve actuellement bien connue, a été décrite pour la première fois sous le nom de *Mesotrocha sexoculata* par M. MÜLLER (1885). Des études de développement ont été ensuite entreprises par BERANECK (1894), ENDERS (1909), MAC'INTOSH (1927), THORSON (1946).

(1) La présente note était sous presse lorsque j'ai eu communication de l'excellent travail de C. CAZAUX (Arcachon) auquel je renvoie pour tout ce qui concerne les variations morphologiques au cours du développement de *Chaetopterus variopedatus*. C. CAZAUX. Développement larvaire de *Chaetopterus variopedatus*. Actes Soc. Lin. Bordeaux, 1965, tome 102, n° 1.

Le stade le plus fréquemment rencontré dans le plancton (Fig. 6) comprend trois régions : antérieure, moyenne, postérieure, qui préfigurent déjà les mêmes régions de l'adulte.

La région antérieure s'étend jusqu'à la première couronne ciliaire et montre déjà l'ébauche des segments thoraciques dont le nombre sur un stade avancé ne dépasse jamais 9. La région moyenne comprend les

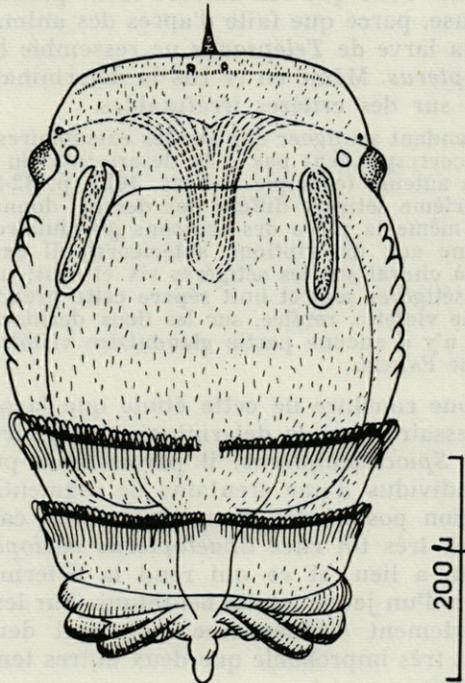


FIG. 6. — *Chaetopterus variopedatus* :
jeune planctonique (longueur 1 mm).

deux couronnes ciliaires et la zone immédiatement postérieure qui montre l'ébauche de trois segments; le dernier est très proche de l'anus et fortement inséré dans le précédent.

La région postérieure très peu développée, est constituée à ce stade par un segment anal très court, qui se remarque bientôt par deux expansions latérales.

Les différents stades larvaires ont été bien figurés, mais l'interprétation de chacune des parties a donné lieu à quelques erreurs. Ainsi BERANECK limite la région moyenne à celle qu'encadrent les deux troches, en réservant à la région postérieure les segments qui viennent ensuite et qui possèdent des expansions latérales. En réalité, les troches n'ont pas la signification que BERANECK leur donne. Elles encadrent toujours le premier segment de la région moyenne. Une fois le stade benthique

atteint, la structure de l'adulte demande un certain temps à se réaliser. L'animal qui rampait s'immobilise. Puis les 5 segments moyens apparaissent très rapidement dans la région post-trochale. Ils étaient déjà formés, mais non visibles, emboîtés les uns dans les autres. Enfin, les premiers segments de la région postérieure apparaissent.

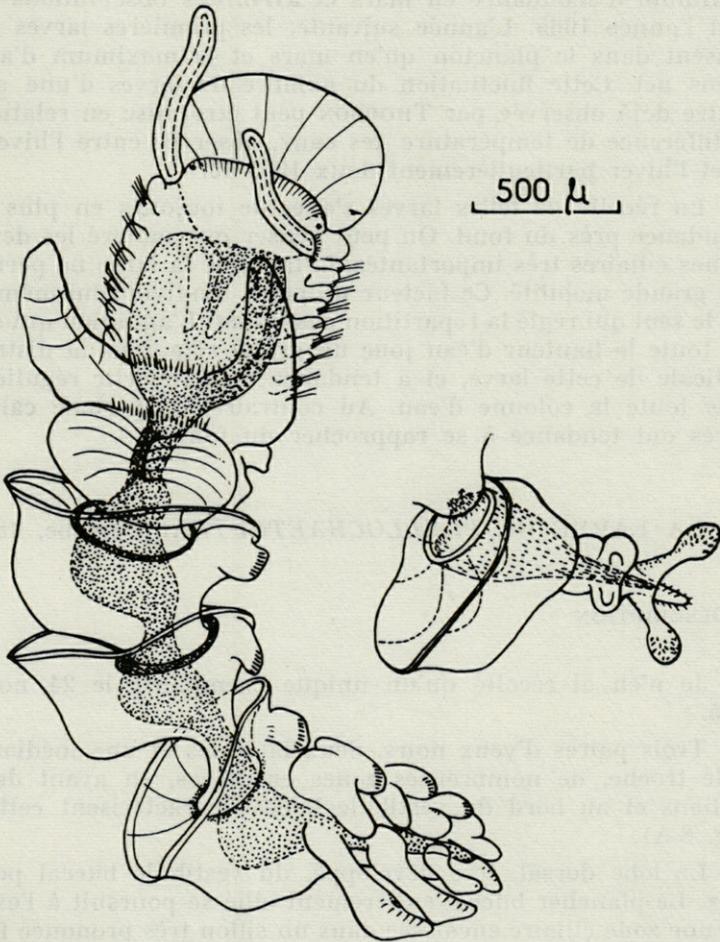


FIG. 7. — *Chaetopterus variopedatus* :
larve stade benthique (longueur 2,8 mm).

J'ai représenté (Fig. 7) un stade postérieur à la métamorphose qui possède déjà tous les caractères de l'adulte. Il faut remarquer, que chez cette espèce, les segments postérieurs sont très tôt reconnaissables et caractéristiques avec des rames ventrales bilobées, et des rames dorsales, épaisses, coniques. Le développement du genre

voisin *Spiochaetopterus* a montré que ce n'est pas toujours ce qui se produit.

Dans la région de Banyuls, c'est la plus fréquente des larves de *Chaetopteridae*. Elle est présente de février à décembre, avec un maximum d'abondance en mars et avril. Ces observations concernent l'année 1965. L'année suivante, les premières larves n'apparaissent dans le plancton qu'en mars et le maximum d'avril est moins net. Cette fluctuation du nombre de larves d'une année à l'autre déjà observée par THORSON peut être mise en relation avec la différence de température des eaux, observée entre l'hiver 1964-65 et l'hiver particulièrement doux 1965-66.

La récolte de telles larves s'effectue toujours en plus grande abondance près du fond. On peut penser que malgré les deux couronnes ciliaires très importantes, la taille de la larve ne permet pas une grande mobilité. Ce facteur propre à l'individu lui-même, n'est pas le seul qui règle la répartition des larves. L'agitation qui s'exerce sur toute la hauteur d'eau joue un grand rôle dans la distribution verticale de cette larve, et a tendance à la répartir régulièrement dans toute la colonne d'eau. Au contraire, en période calme, les larves ont tendance à se rapprocher du fond.

LA LARVE DE *PHYLLOCHAETOPTERUS* Grube, 1863

I. DESCRIPTION

Je n'en ai récolté qu'un unique exemplaire le 24 novembre 1965.

Trois paires d'yeux noirs, deux latérales et une médiane, une seule troche, de nombreuses zones enfumées, en avant des yeux médians et au bord du vestibule buccal, caractérisent cette larve (Fig. 8 A).

Le lobe dorsal, très développé, du vestibule buccal porte les yeux. Le plancher buccal entièrement cilié se poursuit à l'extérieur par une zone ciliaire encaissée dans un sillon très prononcé formant ainsi deux lèvres latérales. Ces deux lèvres se rejoignent au niveau de la troche qui ceinture le corps dans la région médiane. La zone ciliée ventrale se prolonge sur les segments post-trochiaux jusqu'à la papille anale. Une semaine plus tard (Fig. 8 B) deux tentacules apparaissent dans la région antérodorsale. Les soies thoraciques sont visibles mais internes, sur sept puis neuf segments très nets. Il existe toujours une seule troche. Cinq sur sept segments postérieurs à la troche portent ventralement des plaques onciales.

II. IDENTIFICATION

J'ai observé des plaques onciales pectiniformes, et à part les genres *Ranzanides* et *Chaetopterus* dont les larves ont été étudiées ci-dessus, de telles plaques ne s'observent que chez le genre *Phyllochaetopterus*. Il s'agit donc de la larve d'un phyllochaetoptère. Il faut retenir *Phyllochaetopterus major* et *gracilis* qui, seuls, possèdent des plaques onciales pectinées, bien que *P. socialis* soit signalé dans la région (LAUBIER, 1965, p. 153). Parmi les deux espèces retenues, la seconde a seule été récoltée à l'état adulte dans la région (LAUBIER et PARIS, 1962) mais ce fait ne constitue pas un argument suffisant pour rattacher la larve à cette espèce. Seule l'étude du développement assure une identification rigoureuse.

Il faut signaler enfin, que CLAPARÈDE et MECZNIKOW (1868) ont décrit une larve qu'ils rattachent à *Phyllochaetopterus socialis*; cette détermination n'est pas rigoureuse et repose sur le fait que, dans la région étudiée, *Phyllochaetopterus socialis* est le seul *Chaetopteridae* dont la larve soit encore inconnue à l'époque de CLAPARÈDE et MECZNIKOW.

Cette larve, comme celle récoltée à Banyuls, possède des taches oculaires noires, mais s'en éloigne par la présence de deux troches. L'unique exemplaire de cette larve n'a pas permis malheureusement l'étude complète du développement jusqu'à un stade identifiable d'une manière certaine.

CONCLUSION DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

L'étude du développement des différentes larves rencontrées : *Chaetopterus variopedatus*, *Spiochaetopterus typicus*, *Ranzanides sagittaria*, *Phyllochaetopterus* permet de dégager plusieurs caractères constants :

— le premier caractère concerne la présence fondamentale de neuf segments sétigères pour la région thoracique, bien que d'après FAUVEL (1927) ces espèces possèdent pour cette région, un nombre de segments souvent différent. Ainsi *Ranzanides* a douze sétigères, *Spiochaetopterus* neuf, parfois dix segments. GRAVIER (1909) écrit que pour *Chaetopterus* : « Le nombre normal des sétigères de la région antérieure du corps est de 9 de chaque côté, il est parfois de 10, plus rarement de 11, très exceptionnellement de 12 ».

Cette variabilité du nombre de sétigères provient vraisemblablement des processus de régénération après autotomie, qui ne reforment pas le nombre initial de segments.

« D'après PORRS (1914) qui a étudié cette autotomie reproductrice, la rupture se produit dans la région moyenne et tandis que la région antérieure et la région postérieure se régénèrent facilement, de nouveaux segments moyens ne se reformeraient que rarement. Suivant le segment où se fait l'autotomie, les individus ainsi produits par scissiparité auront donc un nombre plus ou moins grand de segments moyens. Les individus en voie de régénération ont aussi naturellement une région

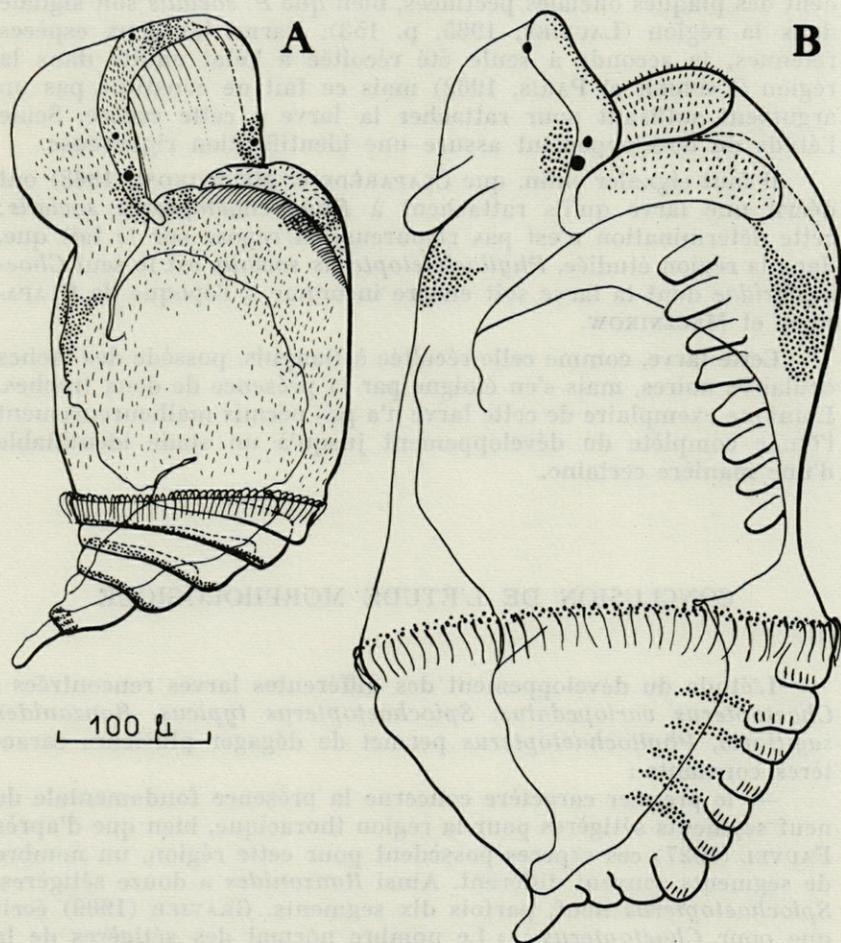


FIG. 8. — *Phyllochaetopterus* : A, stade planctonique sans tentacules, longueur 0,5 mm; B, stade planctonique avec deux tentacules, longueur 0,7 mm.

antérieure ou une région postérieure plus ou moins développée, suivant l'état d'avancement de la réintégration » (FAUVEL, 1926, p. 311). GRAVIER dès 1909 avait pensé que la régénération était la cause d'un nombre anormal de segments dans les différentes régions du corps des Chaetoptères. Il remarque sur un exemplaire qui a régénéré la région antérieure, le nombre maximum de 12 segments et constate « que la partie régénérée est plus développée ou plus complexe que celle qu'elle remplace ». C'est d'ailleurs un fait général constaté chez divers groupes d'animaux.

Les conditions particulières d'élevage ne permettent pas d'observer d'autotomie, mais favorisent au contraire l'apparition des caractères fondamentaux de la famille;

— le second caractère fondamental concerne la disposition caractéristique des troches sur les stades larvaires : la première troche appartient au premier segment moyen, et la seconde quand elle existe, sépare le premier segment moyen du segment suivant. Sur les premiers stades de développement, seul le premier segment est individualisé et les troches semblent le limiter.

— En troisième lieu, tous les genres de Chaetoptères à l'exception de *Telepsavus*, sur lequel je reviendrai, présentent trois catégories de sétigères. Même le genre *Ranzanides* possède une région moyenne constituée par deux segments assez différents des suivants : le premier à rames dorsales cylindriques à soies en palette, le second à rame dorsale triangulaire, à soies capillaires.

Cette étude ontogénique conduit également à envisager les rapports entre les trois genres : *Spiochaetopterus*, *Phyllochaetopterus* et *Telepsavus*.

Les études précédentes de développement montrent l'individualité certaine du genre *Spiochaetopterus*. Tout en reconnaissant que seule l'absence de deux petits tentacules antérieurs différencie *Spiochaetopterus* de certains *Phyllochaetopterus* (*P. socialis*), je considère cette différence comme essentielle. En réalité, il existe aussi des différences secondaires dans la morphologie des grosses soies du quatrième sétigère, le nombre des soies lancéolées postérieures et la forme des rames dorsales postérieures.

Dans la Faune de France (FAUVEL, 1927) la description du genre *Telepsavus* peut sembler aberrante, comparée à celle des autres *Chaetopteridae*. Les individus décrits (très peu nombreux) appartenant à ce genre, ne montrent que deux catégories de sétigères, ce qui constitue une exception dans la famille. Même le genre *Ranzanides* qui a, selon les auteurs, deux régions distinctes, présente cependant une modification des deux premiers sétigères postérieurs, ce qui donne trois catégories de segments.

Dans les genres dont les représentants portent des rames dorsales foliacées bilobées, ces rames constituent toujours une région moyenne et non postérieure. Chez *Telepsavus* fide FAUVEL, 1927, ce type de rame est porté par les segments de la région postérieure.

En fait, plusieurs auteurs ont, par la suite observé des *Telepsavus* possédant trois régions, avec des rames dorsales foliacées dans la région moyenne. MONRO (1933) décrit un *Telepsavus* ainsi composé :

- a) une région antérieure de neuf sétigères;
- b) une région moyenne avec un nombre variable de segments (jusqu'à cinquante).

— Les notopodes sont divisés en deux lobes ciliés, dressés verticalement sur le dos avec un lobe branchial latéral;

— les neuropodes sont bilobés et pourvus de petits uncini triangulaires;

c) une région postérieure avec des notopodes non bilobés mais cylindriques, à l'extrémité dilatée et portant deux à trois délicates soies. Bien que E. BERKELEY (1927) ait observé des représentants du genre *Telepsavus*, avec trois régions distinctes, c'est MONRO qui établit une nouvelle diagnose du genre et qui le premier, émende sur ce point, la diagnose de CLAPARÈDE.

Telepsavus devient ainsi un type morphologique qui s'intègre mieux aux genres déjà connus. Auparavant, ce genre était le seul à posséder uniquement deux catégories de sétigères.

Il est encore nécessaire de montrer qu'il est différent du genre *Spiochaetopterus*. En effet, la description donnée par MONRO, du genre *Telepsavus* correspond aussi à celle de *Spiochaetopterus* donnée par FAUVEL; et MONRO ne signale pas le genre *Spiochaetopterus* dans la région qu'il étudie.

Plus récemment, BERKELEY et BERKELEY (1952) citent aussi un Chaetoptère, répondant à la diagnose de MONRO qu'ils rapportent donc au genre *Telepsavus* (1). Ces auteurs décrivent les soies et les parapodes d'une façon plus précise que MONRO. Les notopodes postérieurs, non bilobés mais cylindriques, à l'extrémité dilatée, comprennent deux ou trois soies capillaires (2). De plus le dessin d'un parapode postérieur ne peut prêter à confusion. Il s'agit ici de soies capillaires et non de soies en lancette, élargies à l'extrémité, analogues à celles que j'ai observées sur les jeunes *Spiochaetopterus*.

Donc, le genre *Telepsavus* possède 3 régions comme *Spiochaetopterus*. Les rames dorsales postérieures du premier sont capillaires, celles du second, lancéolées.

(1) Cette forme avait été considérée à tort par E. BERKELEY (1927) comme devant constituer un genre nouveau, *Leptochoetopterus*.

(2) La phrase exacte de BERKELEY et BERKELEY est celle-ci : « Posterior notopodia consist of single elongated processes with expanded ends, carried dorsally, with two or three delicate capillary setae » (1952, p. 63).

TABLEAU DES CARACTÈRES PRINCIPAUX
DES GENRES *Telepsavus*, *Spiochaetopterus*, *Phyllochaetopterus*
CHEZ L'ADULTE

	Caractères communs	Nombre de tentacules antérieurs	Soies fortes du 4 ^e sétigère	Rames postérieures dorsales	Plaques onciales
<i>Telepsavus</i>	3 régions : - antérieure : 9 seg.	2	1	Cylindriques à l'extrémité dilatée, soies capillaires.	triangulaires à dents fines.
<i>Spiochaetopterus</i>	- moyenne : à rames dorsales foliacées, lobées, ciliées.	2	1	Cylindriques renflées au sommet, soies lancéolées.	triangulaires à dents fines.
<i>Phyllochaetopterus</i>	- postérieure : à soies dorsales de morphologie variable.	4	1 ou plusieurs selon les espèces	Soies lancéolées.	à dents fines ou pectiniformes.

RÉSUMÉ DES CARACTÈRES PRINCIPAUX
DES LARVES ÉTUDIÉES

J'ai dit précédemment, que la détermination des larves décrites par CLAPARÈDE et MECZNIKOW était fautive pour la première (*Telepsavus costarum*) et assez douteuse pour la seconde (*Phyllochaetopterus socialis*).

Les larves connues d'une manière certaine se rapportent donc à :

Chaetopterus variopedatus (Renier)

Spiochaetopterus typicus Sars

Ranzanides sagittaria (Claparède)

Phyllochaetopterus Grube.

On peut alors établir la clé de détermination suivante (en conservant avec quelques réserves, la larve de *Phyllochaetopterus socialis* décrite par CLAPARÈDE et MECZNIKOW).

- + Quel que soit le stade larvaire :
 - 2 taches oculaires rouge brique. *Spiochaetopterus typicus*
 - 6 taches oculaires noires *Phyllochaetopterus* sp.
- + acquisition rapide de 2 troches
6 taches oculaires
 - taille de 0,5 à 1 mm
couleur générale rosée à rouge
brique,
forme en tonnelet
plusieurs grosses soies au quatrième sétigère; un cil frontal.. *Chaetopterus variopedatus*
 - taille supérieure à 2 mm
couleur générale très claire,
pigmentation très faible
région thoracique proéminente
une grosse soie au quatrième sétigère *Ranzanides sagittaria*
 - ? taille inférieure à 1 mm
6 taches oculaires noires,
3 cils frontaux *Phyllochaetopterus socialis* (?)

ÉCOLOGIE DES DIFFÉRENTES LARVES DE CHAETOPTERIDAE

I. — DISTRIBUTION SAISONNIÈRE

Au cours de l'année, la période de présence des différentes larves de *Chaetopteridae* étudiés, varie dans de larges mesures d'une espèce à l'autre.

A — *Chaetopterus variopedatus*

— Observations antérieures

a) Région danoise :

La larve de *Chaetopterus variopedatus* a été identifiée par THORSON dans le NW du Kattegat où elle est très commune en juillet. En outre, il en récolte pendant les mois d'août et septembre.

b) Manche :

Pour ALLEN (1915) à Plymouth, la récolte des mêmes larves a lieu de juillet à octobre.

A Roscoff, selon F. BODO (1965) les larves de *Chaetopterus* sont très peu abondantes et réunies avec d'autres larves peu fréquentes, en un groupe dont l'importance qualitative et quantitative au cours de l'année est très faible.

c) En Méditerranée :

A Naples, LO BIANCO (1899) récolte des animaux matures en mai et septembre, et des larves de janvier à septembre.

A Marseille, L. CASANOVA (1953) précise que les larves de *Chaetopterus* sont accidentelles.

A Villefranche, E. SENTZ (1964) sans donner les noms des genres rencontrés, note que les larves de *Chaetopteridae* sont trouvées rarement en été comme en hiver.

— Observations personnelles

A Banyuls, les larves de *Chaetopterus* sont bien représentées au cours de l'année, et particulièrement durant les mois de mars et avril.

En dehors de cette période, les larves se récoltent irrégulièrement et toujours en faible nombre; elles disparaissent entre les mois de novembre et février. Le tableau ci-dessous groupe mes résultats avec les données de THORSON et LO BIANCO concernant la période d'apparition des larves dans le plancton, pour deux régions très éloignées latitudinalement : Mer du Nord et Méditerranée.

TABLEAU 1
Présence des larves au cours de l'année,
en Mer du Nord et en Méditerranée

Zone des observations,	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Mer du Nord (Thorson)							+	+	+	+		
Méditerranée : Naples (Lo Bianco)	+	+				+	+	+	+			
Banyuls (Baud)		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

← animaux matures →

Cette espèce de *Chaetopteridae* dont les adultes ont une grande répartition latitudinale, des régions nordiques (Mer du Nord, Baltique) aux régions subtropicales de l'Atlantique ou de l'Océan Indien, apparaît cosmopolite. Les exigences thermiques pour la reproduction ne semblent pas très importantes et il paraît difficile de mettre en évidence une zone géographique plus favorable qu'une autre au point de vue thermique. Cependant, il est possible de conclure, d'après le tableau ci-dessus, que dans les régions septentrionales la période de récolte des larves pélagiques est plus courte qu'en Méditerranée. De plus dans les premières régions, la collecte de telles larves a lieu en fin d'été et en automne, alors qu'en Méditerranée le maximum de l'émission de larves s'effectue en hiver.

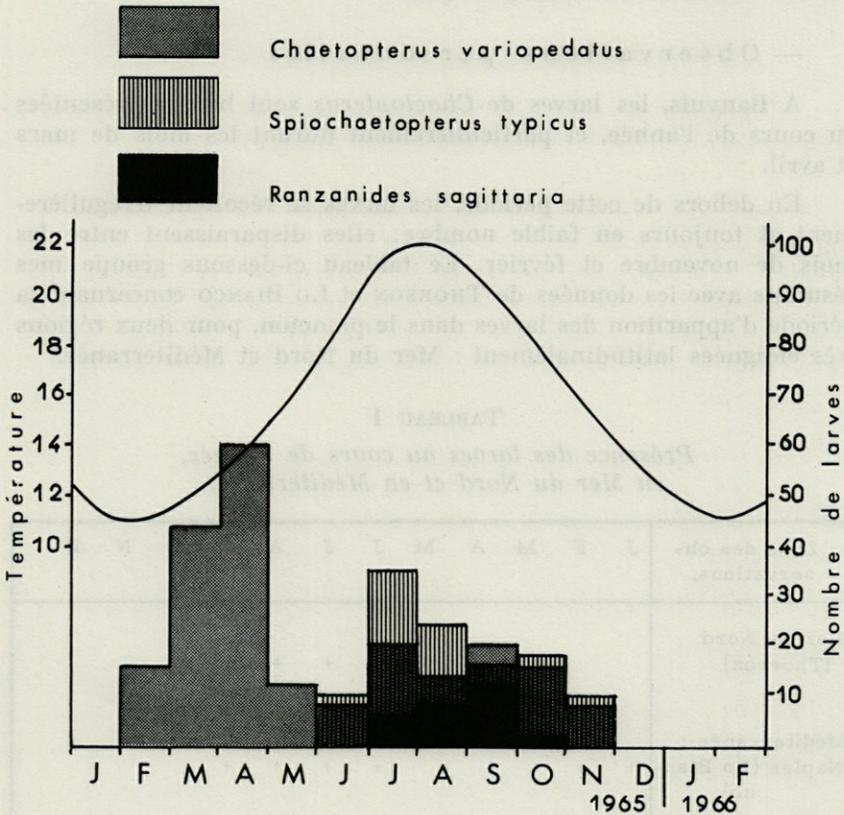


FIG. 9. — Diagramme de répartition saisonnière de *Chaetopterus varioipedatus*, *Ranzanides sagittaria*, *Spiochaetopterus typicus*.

B — En ce qui concerne les larves des autres genres de la famille, la littérature ne donne que de faibles indications.

Tous les auteurs qui ont étudié les larves de Polychètes, n'ont rencontré que *Chaetopterus variopedatus*. Cependant, il faut signaler deux types de larves rapportées par CLAPARÈDE et MECZNIKOW à *Telepsavus costarum* et *Phyllochaetopterus socialis*, et un autre type signalé par ENDERS (1909) rapporté au genre *Spiochaetopterus*.

A Banyuls, les récoltes régulières ont permis de préciser que les larves de *Spiochaetopterus typicus* se rencontrent de juin à octobre. Les larves de *Ranzanides* ont encore une distribution plus réduite dans le temps, et ne se rencontrent que de juillet à septembre. Le tableau I et le diagramme correspondant résument la répartition quantitative au cours de l'année des trois larves récoltées à Banyuls (Fig. 9, Tableau n° 2).

TABLEAU 2
Nombre de larves calculé pour 4 prises mensuelles
à la station du cap Béar à 50 m de profondeur

Mois	Nombre de larves		
	<i>Chaetopterus variopedatus</i>	<i>Spiochaetopterus typicus</i>	<i>Ranzanides sagittaria</i>
F	16		
M	44		
A	60		
M	12		
J	8	10	
J	20	35	6
A	12	24	8
S	20	16	12
O	16	18	
N	8	10	
1965 D	0		
1966 J	0		
F	0		

Ces diverses distributions montrent qu'il existe ici deux extrêmes biogéographiques :

— avec les larves de *Ranzanides* rattachées à la province tempérée chaude et récoltées en été,

— et les larves de *Chaetopterus* rattachées à la province tempérée froide, récoltées en Méditerranée pendant la période froide.

II. — FACTEURS DE LA MÉTAMORPHOSE

Sur les larves de *Chaetopterus variopedatus* (très résistantes en élevage et bien représentées dans le plancton), il était intéressant de chercher l'influence de quelques facteurs sur la rapidité de la métamorphose.

Influence de la température

Quatre séries de larves de *Chaetopterus* sont mises en élevage à des températures différentes : 6°, 12°, 18° et 22 °C. Une semaine plus tard, quelques différences apparaissent dans l'état de développement, différences très nettes trois semaines plus tard :

1. 6° : Dépérissement des larves, dépigmentation et mort.
2. 12° : Développement le plus avancé : la métamorphose est achevée.
3. 18° : Les larves sont toujours vivantes, actives mais leur état de développement n'a pas varié.
4. 22° : Les larves s'immobilisent, sont peu vigoureuses, se défendent mal contre l'invasion microbienne et meurent.

En élevant aussi des larves de *Spiochaetopterus* à différentes températures, on observe que ces larves (récoltées abondamment en juillet-août) exigent une température plus proche de 18° que de 12° (température à laquelle ces larves subsistent sans se développer).

Ces expériences montrent que le développement larvaire est favorisé par une température optimale et qu'une élévation de température n'entraîne pas nécessairement un raccourcissement de la durée de séjour dans le plancton, c'est-à-dire une accélération du développement.

De plus, il existe un accord étroit entre l'optimum de température et la période de reproduction au cours de l'année.

Le diagramme de répartition des larves de *Chaetopterus variopedatus* montre que cette espèce est abondante en fin d'hiver et au

printemps (donc pendant des périodes de température relativement basse). Cette espèce, malgré son caractère cosmopolite, semble donc se rattacher à la province tempérée froide, et dans notre région sa période de reproduction coïncide avec une température basse de l'eau.

Des larves se récoltent cependant à la fin du printemps et en été, mais il est intéressant de remarquer que les larves élevées à la température de leur milieu naturel, se métamorphosent très rapidement en hiver (4 jours), alors qu'en été la métamorphose demande 3 à 4 fois plus de temps. En été, la température de l'eau se trouve éloignée de la température optimale de développement, ce qui explique un retard de la métamorphose.

Il n'est pas exact qu'une élévation de température raccourcit la durée de séjour dans le plancton. Pour les *Chaetoptères* qui vivent dans une eau à 14°, une élévation de température augmente au contraire la durée de séjour dans le plancton, éloignant la larve de la température optimale (12°). La durée de vie pélagique, et la période de reproduction dépendent avant tout de la position relative de l'optimum de température de la région considérée. Cette dernière remarque explique, au moins en partie, les différences observées d'une année à l'autre, sur le cycle quantitatif du nombre de larves de *Chaetopterus vario pedatus*.

Ainsi, en 1966, les premières larves n'apparaissent qu'en fin mars et sont très peu nombreuses. En avril, il n'existe pas de maximum d'abondance. Ce retard est à mettre vraisemblablement en corrélation avec la température relativement douce du début de l'année 1966.

En réalité, l'explication de la fluctuation du nombre de larves d'une année à l'autre n'est pas simple. Il est très difficile en effet de préciser sur quel stade du développement agit une variation de température : elle peut avoir une influence sur la maturité génitale des adultes, l'émission des produits sexuels ou le développement des jeunes stades.

Enfin, j'ai aussi cherché à savoir quelle était la résistance de larves privées de nourriture. De telles larves (*Chaetopterus vario pedatus*) subsistent très longtemps (plus de deux mois) et finissent par mourir. Ainsi, au moins pour ces larves, dans le milieu naturel, des conditions défavorables n'existent jamais. De telles conditions ont, cependant, pour conséquence une prolongation de la vie planctonique et, par ce fait, une augmentation des chances de capture par d'éventuels prédateurs.

III. — IMPORTANCE DE LA MÉTAMORPHOSE DES *Chaetopteridae*

Il n'y a pas au sens strict de grandes transformations anatomiques lors de cette métamorphose. Il n'existe pratiquement pas de phénomène régressif. Les soies provisoires sont absentes; les premières qui apparaissent se retrouvent chez l'adulte. Seules les troches deviennent non fonctionnelles puis disparaissent. Cela entraîne alors un changement très important dans le mode de vie. La transformation d'une larve pélagique en un individu benthique constitue l'aspect le plus spectaculaire de la métamorphose. Tout le développement larvaire conduit à la constitution de l'adulte sans former d'organes propres à la larve. Malgré ce changement de la nature de l'environnement, le mode de nourriture se conserve. Les mêmes mécanismes ciliaires aident à la capture des proies. La larve comme l'adulte est microphage, mais les supports ciliaires sont différents (BARNES, 1965).

Les *Chaetopteridae* montrent donc un mode de développement simple et régulier conduisant progressivement à l'adulte, mode de développement qui s'oppose par exemple à celui très tourmenté et relativement complexe des larves mitraria des *Oweniidae*.

RÉSUMÉ

Dans une première partie l'auteur décrit les larves de quatre espèces de *Chaetopteridae* (Annélides Polychètes) : *Ranzanides sagittaria*, *Spiochaetopterus typicus*, *Phyllochaetopterus* sp., *Chaetopterus variopedatus*, et montre le développement détaillé des deux premières espèces, du stade pélagique jusqu'au stade benthique.

Cette étude a été possible en élevant au Laboratoire les larves récoltées au cours des pêches planctoniques. L'étude du développement des larves en laboratoire a mis en évidence plusieurs caractères fondamentaux de la famille des *Chaetopteridae* : 3 catégories de sétigères correspondant chacune à une région du corps, 9 segments sétigères dans la région thoracique, 1 ou 2 troches toujours situées sur le premier segment de la région moyenne. L'étude du développement de *Spiochaetopterus typicus* a permis de corriger la détermination inexacte de larves, effectuée par plusieurs auteurs anciens.

La comparaison des différents genres *Spiochaetopterus*, *Phyllochaetopterus*, *Telepsavus* a montré l'individualité de chacun de ces genres.

L'auteur rappelle la nouvelle diagnose, établie par MONRO, du genre *Telepsavus*. Ce genre possède non 2 mais 3 catégories de sétigères et s'intègre ainsi aux autres *Chaetopteridae*.

Enfin, ce travail donne la distribution saisonnière des larves dans le plancton de la région de Banyuls et quelques caractères relatifs à la larve de *Chaetopterus variopedatus*.

SUMMARY

The investigations have been carried out in the area of Banyuls, on the West coast of the french Mediterranean.

In a first part, the author describes the larva of four species of *Chaetopteridae* (Polychaeta Annelida) : *Ranzanides sagittaria*, *Spiochaetopterus typicus*, *Phyllochaetopterus* sp., *Chaetopterus variopedatus*, and shows, for the two first species, the detailed rearing from the pelagic larvae to the young benthonic stages.

To carry out this work, the larvae have been reared in small glass dishes until the metamorphosis was obtained.

All the examined larvae have been obtained from plankton. Horizontal nettings have been carried out, the individuals of every species counted, to study the occurrence of these species during different seasons.

This investigation shows several fundamental characteristics about this family :

— 3 kinds of chaetigerous segments, each of them corresponding with a part of the body.

— 9 chaetigerous segments in the fore part.

— 1 or 2 mesotrochs, always carried by the first segment of the median part. The rearing of *Spiochaetopterus typicus* let to emend the non correct determinations achieved by previous authors.

The comparison of the genera *Spiochaetopterus*, *Phyllochaetopterus*, *Telepsavus* has shown that each of them is really existing; these three genera are not synonymous.

At last, the author states precisely the seasonal occurrence of the pelagic larvae during the year, and gives some ecological features for *Chaetopterus variopedatus*.

ZUSAMMENFASSUNG

In einem ersten Teil beschreibt der Autor die Larven von vier Arten der Familie *Chaetopteridae* (Annelida-Polychaeta) : *Ranzanides sagittaria*, *Spiochaetopterus typicus*, *Phyllochaetopterus* sp., *Chaetopterus variopedatus* und schildert dann im Detail die Entwicklung der beiden ersten Arten vom Larvenstadium (pelagisch) bis zum Jugendstadium (benthisch).

Diese Untersuchung ist dadurch möglich geworden, dass die bei verschiedenen Planktonfängen gefundenen Larven im Laboratorium aufgezogen werden konnten. Die Untersuchung der Larvenentwicklung im Labor hat mehrere typische Merkmale der *Chaetopteriden*-Familie deutlich hervorgehoben :

— 3 Arten von borstentragenden Segmenten, deren jede einem Körperabschnitt entspricht.

— 9 borstentragende Segmente im Thoracalteil.

— 1 oder 2 Wimperkränze, die stets auf den ersten Segmenten des Mittelabschnittes liegen.

Die Untersuchung der Entwicklung von *Spiochaetopterus typicus* hat es ermöglicht, die von mehreren älteren Autoren gegebene ungenaue Bestimmung von Larven richtigzustellen. Dass jede der Gattungen *Spiochaetopterus*, *Phyllochaetopterus*, *Telepsavus* eigenständig und unverwechselbar ist, hat ihr Vergleich gezeigt.

Der Verfasser erinnert daran, dass MONRO als erster darauf hingewiesen hat, dass die Gattung *Telepsavus* nicht 2, sondern 3 Sorten von borstentragenden Segmenten besitzt. Damit ordnet sich diese Gattung den anderen *Chaetopteriden* ein.

Zum Schluss macht der Autor genaue Angaben über die jahreszeitliche Verteilung der Larven im Plankton der Region von Banyuls-sur-Mer (Pyr.-Or., Frankreich) und nennt einige ökologische Merkmale der Larve von *Chaetopterus variopedatus*.

BIBLIOGRAPHIE

- ABELOOS, M., 1956. Les métamorphoses. E. Colin, Paris : 1-208.
- ALLEN, E.J., 1915. Polychaeta of Plymouth and the South Devon coast. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 10 : 417-439.
- BARNES, R.D., 1965. Tube building and feeding in chaetopterid Polychaetes. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 129 (2) : 217-233.
- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 49-33.

- BERANECK, E., 1894. Quelques stades larvaires d'un Chaetoptère. *Rev. suisse Zool.*, II : 377-402.
- BERKELEY, E., 1927. A new genus of *Chaetopteridae* from the NE Pacific with some remarks on allied genera. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1927 (2) : 441-445.
- BERKELEY, E. et C. BERKELEY, 1942. North Pacific Polychaeta, chiefly from the west coast of Vancouver Island, Alaska and Bering sea. *Can. J. Res.*, 20 : 183-208.
- BERKELEY, E. et C. BERKELEY, 1952. Canadian Pacific Fauna. 9 b (2) Polychaeta Sedentaria, 1-139, Toronto.
- BODO, F., C. RAZOULS et A. THIRIOT, 1965. Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, 6 : 219-254.
- BOISSEAU, J.P., 1962. Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. I. Annélides. *Bull. Stn biol. Arcachon*, N.S. n° 16 et *P.V. Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 99.
- CASANOVA, L., 1953. Les annélides du plancton dans le golfe de Marseille. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 8-3 : 29-36.
- CAULLERY, M., 1914. Sur les formes larvaires des annélides de la famille des Sabellariens (Hermelliens). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 39 : 168-176.
- CHAMBERLIN, R.V., 1919. The Annelida Polychaeta (Rep. Sci. Res. Exped. U.S. Fish. St "Albatross"). *Mem. Mus. comp. Zool. Harvard*, 48 : 1-514.
- CLAPARÈDE, E., 1868-1870. Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. de Genève*, tomes 19-20.
- CLAPARÈDE, E. und E. MECZNIKOW, 1868. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. *Zeits. wiss. Zool.*, 19 : 163-205.
- ENDERS, H.E., 1909. A study of the life history and habits of *Chaetopterus variopedatus* Ren. et Clap. *J. Morph.*, 20 : 479-531.
- FAUVEL, P., 1914. Annélides polychètes non pélagiques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice. *Res. sci. des Campagnes du Prince Albert I^{er} de Monaco*, 46 : 1-432.
- FAUVEL, P., 1926. Sur les Chétopteriens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 51 : 307-314.
- FAUVEL, P., 1927. Faune de France, vol. 16. Polychètes sédentaires : 1-494.
- FEWKES, J.N., 1883. On the development of certain worm larvae. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, 11 : 167-208.
- GRAVELY, F.H., 1909. Polychaete larvae of Port Erin. *Proc. Trans. Lpool biol. Soc.*, 19, 23 : 575-653.
- GRAVELY, F.H., 1909. Studies on polychaete larvae. *Q. Jl microsc. Sci.*, N.s., 53 : 597-627.
- GRAVIER, Ch., 1909. Contribution à l'étude de la régénération de la partie antérieure du corps chez les annélides polychètes. *Annl. Sci. nat.*, s. 9, IX : 129-155.
- LAUBIER, L., 1965. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. Thèse Paris Fac. Sciences : 1-413.
- LAUBIER, L. et J. PARIS, 1962. Faune marine des Pyrénées-Orientales, 4. Annélides Polychètes : 1-82.
- LO BIANCO, S., 1893. Gli anellidi tubicoli trovati nel Golfo di Napoli. *Atti. R. Accad. Sci. fisic. e math. Naples*, ser. 2, 5 (11) : 1-97.
- LO BIANCO, S., 1899. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn Neapel*, 13 : 448-573.

- LUBET, P., 1953. Variations saisonnières du zooplancton de la région du Bassin d'Arcachon. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 78 : 204-216.
- MAC'INTOSH, W.C., 1908-1923. The british Annelids Polychaeta. II, III, IV, Ray Society London.
- MAC'INTOSH, W.C., 1927. Additions to the marine fauna of St. Andrews since 1874. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 9, 19 : 49-94.
- MONRO, C.C.A., 1933. The Polychaeta Sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colon in the Panama region and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. St George. *Proc. zool. Soc. Lond.*, pt 4 : 1039-1092.
- MÜLLER, M., 1885. Ueber die weitere Entwicklung von *Mesotrocha sexoculata*. *Arch. Anat. Physiol. Leipzig*.
- POTTS, F.A., 1914. Polychaeta from the N.E. Pacific : the *Chaetopteridae*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 955-994.
- RULLIER, F., 1963. Les annélides polychètes du Bosphore, de la Mer de Marmara et de la Mer Noire, en relation avec celles de la Méditerranée. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 17 (2) : 161-260.
- SENTZ, E., 1964. Données écologiques sur quelques groupes de larves planctoniques de la rade de Villefranche-sur-Mer. *Vie Milieu*, 15 (3) : 503-545.
- THIRIOT, A., 1965. Variations annuelles de la température de l'eau côtière superficielle de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu* (sous presse).
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish Marine bottom invertebrates. *Meddr. Kommm Danm Fisk. -og Havunders. S. Plankton*. Bd IV (1) : 1-523.
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of Marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25 : 1-45.
- WILSON, D.P., 1956. Some problems in larval ecology related to the localized distribution of bottom animals. Perspectives in marine biology. *Symp. Scrips. Inst. Ocean. Univ. Calif.* : 87-103.
- WILSON, E.B., 1882. The early developmental stages of some polychaetous annelids. *Studies Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Baltimore*, 2 : 271-299.
- YONGE, C.M., 1928. Feeding mechanisms in the Invertebrates. *Biol. Rev.* 3 : 21-76.

Manuscrit reçu le 25 juillet 1966.

ÜBER FUNKTIONELLE RADULATYPEN BEI GASTROPODEN UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER RHIPIDOGLOSSA⁽¹⁾

von Konrad MÄRKEL

*Zoologisches Institut der Technischen
Hochschule Darmstadt*

INHALT

Der Autor vergleicht die Schabephase des Fressaktes der Fissurellidae mit derjenigen der Rhipidoglossa im allgemeinen. Bei den letzteren bewegt sich das Stützpolster der Radula von vorne nach hinten. Die mittleren Zahnspuren sind verkürzt, die Spuren der Marginalzähne verlaufen ungefähr senkrecht zur Mittelachse der Bisspur. Die Fissurellidae hingegen bewegen ihr Stützpolster von hinten nach vorne, die Zahnspuren werden dadurch gestreckt. Die deutlichsten Spuren hinterlassen die ausserordentlich grossen äusseren Lateralzähne.

Es besteht also keinerlei Zusammenhang zwischen den Bissspuren und dem morphologischen Radulotyp. Die Funktionstypen entsprechen infolgedessen in keiner Weise systematischen Gruppen.

EINLEITUNG

Die Radula der Gastropoden tritt in mehreren morphologischen Typen auf. Diese sind so auffallend ausgeprägt, daß Untersuchungen über Arbeitstechnik der Schneckenmundwerkzeuge stets vom morphologischen Radulotyp ausgingen; z.B. entsprechen die von ANKEL (1938) unterschiedenen funktionellen Radulotypen den morphologischen Typen. Meine Modelluntersuchungen (MÄRKEL, 1965) haben aber gezeigt, daß man mit der gleichen Modellradula völlig verschie-

(1) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

dene Bißspuren erzeugen kann, und die tiefgreifenden Unterschiede, welche die Bißspuren der taenioglossen Prosobranchier *Littorina littorea* einerseits und *Viviparus contectus* andererseits aufweisen, konnte ich im wesentlichen darauf zurückführen, daß diese beiden Arten sich hinsichtlich ihrer Stützpolsterbewegung unterscheiden. Die Funktionsweise einer Radula wird also offenbar nicht einfach durch deren morphologischen Typ bestimmt, sondern weitgehend von Richtung und Geschwindigkeit der Stützpolsterbewegung. Nach EIGENBRODT (1941) gibt es auch unter den Rhipidoglossa Arten, die sich durch die Arbeitsrichtung ihres Stützpolsters unterscheiden. Einen Aufenthalt am Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer (2) benutzte ich deshalb, um einige mediterrane rhipidoglosse Prosobranchier hinsichtlich der Arbeitsweise ihrer Radula zu bearbeiten. Diese Untersuchungen und die Auswertung älterer Arbeiten beweisen, daß der funktionelle Radulotyp dem morphologischen nicht parallel geht.

Meine eigenen Beobachtungen ergaben, daß *Emarginula* und *Diodora* [Fissurellidae] ihr Stützpolster während des Schabens von hinten nach vorn, d.h. gleichsinnig zur Radula, bewegen. Dagegen bewegen *Haliotis* [Haliotidae], *Calliostoma*, *Cantharidus*, *Clanculus*, *Gibbula*, *Monodonta* [Trochidae] und *Tricolia* [Turbinidae] ihr Stützpolster entgegengesetzt zur Radula. Die Beobachtungen EIGENBRODTs werden damit bestätigt und wesentlich erweitert.

Ich ließ die genannten Arten Bißspuren auf Fettplatten fressen, die nach der von ANKEL (1938) eingeführten und von mir wesentlich intensivierten Methode (MÄRKEL, 1965) analysiert wurden. Voraussetzung für erfolgreiche Bißspuranalysen sind klare Fraßbilder. Solche liefert die Fettplatten-Methode von Ziegeler [EIGENBRODT (1941), MÄRKEL (1957)]. Fettplatten sind wesentlich « feinkörniger » als die von Ankel benutzten Algenplatten, und auf diesen gefressene Bißspuren zeigen deshalb Einzelheiten, die an solchen auf veralgten Platten nicht einmal zu erahnen sind. Einige Bißspuren ließ ich auf Maismehl-Agar-Platten fressen, die im Dunkelfeld untersucht wurden (MÄRKEL, 1957).

Die Radula liegt im Schlundkopf, der außerdem aus einem Stützpolster und einer komplizierten Muskulatur besteht. Sie wird während des Schabens stets über die Vorderkante des Stützpolsters schlundwärts gezogen, das Stützpolster kann währenddessen von hinten nach vorn (gleichsinnig zur Radula) oder in entgegengesetzter Richtung bewegt werden. Die Zahnspuren werden verlängert, wenn das Stützpolster von hinten nach vorn geschwenkt wird, und zwar

(2) Herrn Prof. Dr. PETIT, dem damaligen Direktor des Laboratoires Arago, und seinen Mitarbeitern habe ich zu danken, daß sie mir im Jahre 1964 einen längeren Aufenthalt am Laboratoire Arago ermöglichten und meine Arbeiten unterstützten.

um so mehr, je schneller die Stützpolsterbewegung im Verhältnis zu derjenigen der Radula ist. Die Zahnspuren werden verkürzt, wenn das Stützpolster von vorn nach hinten bewegt wird, und zwar stärker, wenn das Stützpolster relativ schnell bewegt wird. Im einzelnen muß auf meine frühere Darstellung (MÄRKEL, 1965) verwiesen werden.

UNTERSUCHUNGEN AN RHIPIDOGLOSSEN MIT ENTGEGENGERICHTETER STÜTZPOLSTERBEWEGUNG

Andere Autoren haben bisher nur Bißspuren von *Gibbula cinerea* untersucht. ANKEL (1938) und EIGENBRÖDT (1941) analysierten Bißspuren, die sie Exemplare dieser Art auf algenbewachsenen Glasplatten fressen ließen; RICHTER (1962) untersuchte sehr gute Bißspuren, welche die genannte Art auf Fettplatten hinterlassen hatte.

Die Rhipidoglossa (= « Fächerzüngler ») verdanken ihren Namen der charakteristischen Gestalt ihrer Radula. Jedes Radulaglied besteht aus einem medianen Rhachiszahn, der zurückgebildet sein kann, mehreren kräftigen Lateral- und vielen Marginalzähnen. Letztere sind scharf von den Lateralzähnen abgesetzt und erscheinen fächerförmig angeordnet (Abb. 1). Die Glieder (Zahn-

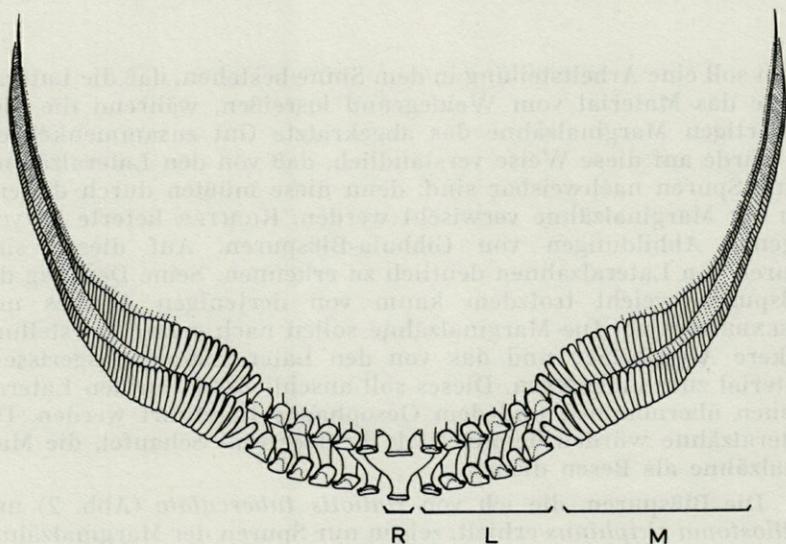


ABB. 1. — *Monodonta turbinata*, zwei Radulaglieder. Arbeitsrichtung nach oben. R = Rhachiszahn, L = Lateralzähne, M = Marginalzähne.

querreihen) der rhipidoglossen Radula stehen verhältnismäßig weit auseinander (Tab. 1). ANKEL und EIGENBRODT fanden in den von ihnen untersuchten *Gibbula*-Bißspuren keine Spuren der Lateralzähne, obwohl diese Zähne kräftig entwickelt sind. Nach Ansicht der genannten Autoren sollen die Marginalzähne hinter den arbeitenden Lateralzähnen zusammenschlagen. Zwischen beiden Zahn-

TABELLE I

	Radula			Bißspur			
	Breite	Lateralzahn-Abschnitt	Abstand der Glieder	Breite	Lateraleil	Abstand der Spurenquerreihen	vR : vS
<i>Cantharidus exasperatus</i>	660	330	80	735	280	95	1 : 1,2
<i>Clanculus cruciatus</i>	730	310	65	550 650 650	200 240 370	90 - 45	1 : 1,5 bis 1 : 0,7
<i>Monodonta turbinata</i>	1300	500	100	1360 1360	635 800	110 110 - 130	1 : 1,1 bis 1 : 1,3
<i>Diodora</i>	1550 (700 eingeschlagen)	(465 eingeschlagen)	135	800 1000	550 750	nicht feststellbar	-

typen soll eine Arbeitsteilung in dem Sinne bestehen, daß die Lateralzähne das Material vom Weidegrund losreißen, während die büstenartigen Marginalzähne das abgekratzte Gut zusammenkehren. Es würde auf diese Weise verständlich, daß von den Lateralzähnen keine Spuren nachweisbar sind, denn diese müßten durch diejenigen der Marginalzähne verwischt werden. RICHTER lieferte hervorragende Abbildungen von *Gibbula*-Bißspuren. Auf diesen sind Spuren von Lateralzähnen deutlich zu erkennen. Seine Deutung der Bißspuren weicht trotzdem kaum von derjenigen ANKELS und EIGENBRODTS ab. Die Marginalzähne sollen nach seiner Darstellung lockere Algenbeläge und das von den Lateralzähnen losgerissene Material zusammenfegen. Dieses soll anschließend von den Lateralzähnen übernommen und dem Oesophagus zugeführt werden. Die Lateralzähne würden demnach als Kratzer und Schaufel, die Marginalzähne als Besen dienen.

Die Bißspuren, die ich von *Haliotis tuberculata* (Abb. 2) und *Calliostoma ziziphinus* erhielt, zeigen nur Spuren der Marginalzähne. Die Bißspuren bestehen aus zwei seitlichen Backenteilen, in denen man unzählige Zahnspuren erkennt, die leicht gebogen sind und

annähernd senkrecht zur Längsachse der Bißspur stehen. Die vordersten dieser Zahnspuren sind etwas nach hinten, die basalen etwas mehr nach vorn gerichtet. Der Verlauf dieser Spuren gleicht demnach demjenigen der seitlichen Zahnspuren von *Viviparus* (MÄRKEL, 1965, Abb. 5). Im Bereich der Backenteile wird die Weidefläche äußerst gründlich gereinigt, der dazwischenliegende

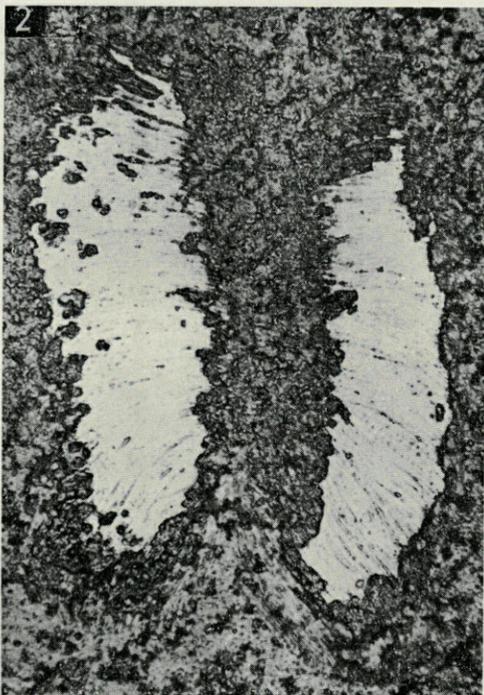


ABB. 2. — Bißspur von *Haliotis tuberculata* auf Fettplatte (40 ×).

Mittelstreifen weist bei den von mir erhaltenen Bißspuren dieser Arten keinerlei Zahnspuren auf. Solche Bißspuren lassen sich nicht näher analysieren, weil Spuren der Rhachis- oder wenigstens der Lateralzähne notwendig sind, um die relative Geschwindigkeit der Stützpolsterbewegung bestimmen zu können.

Die Bißspuren von *Monodonta turbinata* (Abb. 3, 4), *Cantharidus exasperatus* (Abb. 5) und *Clanculus cruciatus* haben Backenteile wie diejenigen von *Haliotis* und *Calliostoma*. Im Mittelstreifen der Bißspuren dieser Arten sind darüber hinaus kräftige Spuren der Lateralzähne vorhanden. Die Spuren der Lateralzähne und diejeni-

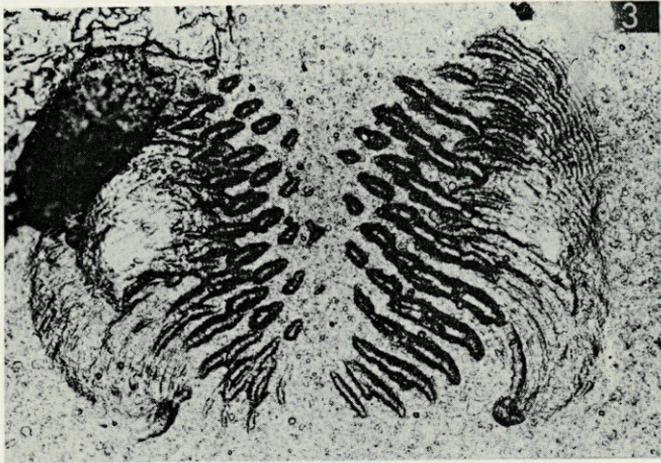


ABB. 3. — Bißspur von *Monodonta turbinata*
auf Fettplatte (55 ×).

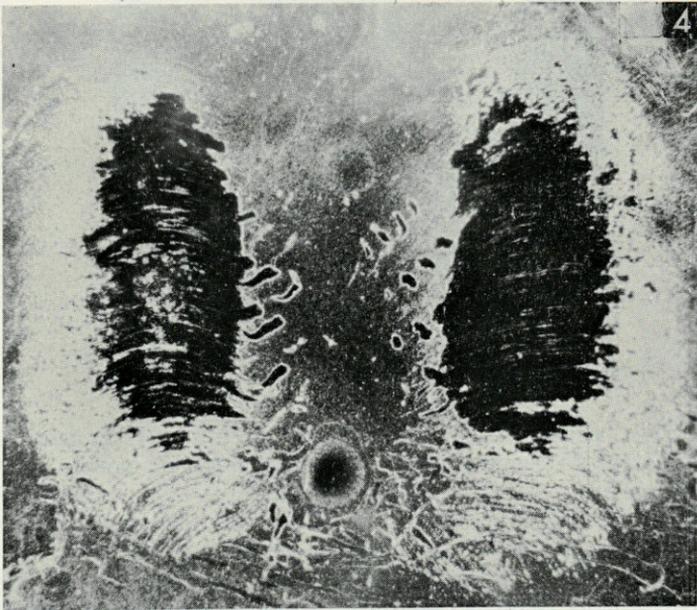


ABB. 4. — Bißspur von *Monodonta turbinata*
auf Maismehlplatte (55 ×), [Dunkelfeld].

gen der Marginalzähne überkreuzen einander in manchen Abschnitten, und es läßt sich an diesen Stellen deutlich erkennen, daß die Spuren der Lateralzähne nicht von den Marginalzähnen verwischt worden sind. Diese Bißspuren beweisen deshalb eindeutig, daß die Lateralzähne — entgegen der Ansicht der eingangs zitierten Autoren — einen bestimmten Bißpurabschnitt später überstreichen



ABB. 5. — Bißspur von *Cantharidus exasperatus* auf Fettplatte (160 \times).

als die Marginalzähne. Die Lateralzähne können deshalb nicht den Weidegrund für die Marginalzähne vorbereiten. Sie transportieren auch nicht das con den Marginalzähnen zusammengekehrte Gut zum Oesophagus. Aus den Abbildungen geht hervor, daß die Spuren der Lateralzähne relativ kurz sind und weit auseinander stehen. Würden die Lateralzähne von den Marginalzähnen zusammengekehrtes Material aufnehmen, müßten zwischen ihren weit getrennten Spuren Reste des "Kehricht" nachweisbar sein. Letzteres trifft nicht zu, und daraus folgt, daß die Marginalzähne das Weidegut selbst abkratzen und selbst schlundwärts transportieren. Diese Zähne haben übrigens sehr kräftige, einwärts gebogene Kratzkanten und sind zu beiden Leistungen ohne weiteres befähigt (Abb. 1).

Es bleibt noch zu klären, wie es möglich ist, daß die Marginalzähne dieser Rhipidoglossa trotz entgegengerichteter Stützpolsterbewegung den Untergrund vor den Lateralzähnen berühren. Wäre der distale Abschnitt des Stützpolsters dieser Schnecken nur leicht

ausgemuldet, wie bei *Littorina* (Abb. 6), und hätten deren Radulazähne die gestreckte Gestalt, die ihnen RICHTER (1962, Abb. 12) in seinem Schema gibt, müßte jeder Bißspurabschnitt zuerst von den Lateral- und später von den Marginalzähnen überstrichen werden. Daß letzteres nicht der Fall ist, muß seinen Grund in anatomischen Besonderheiten der Rhipidoglossen haben.

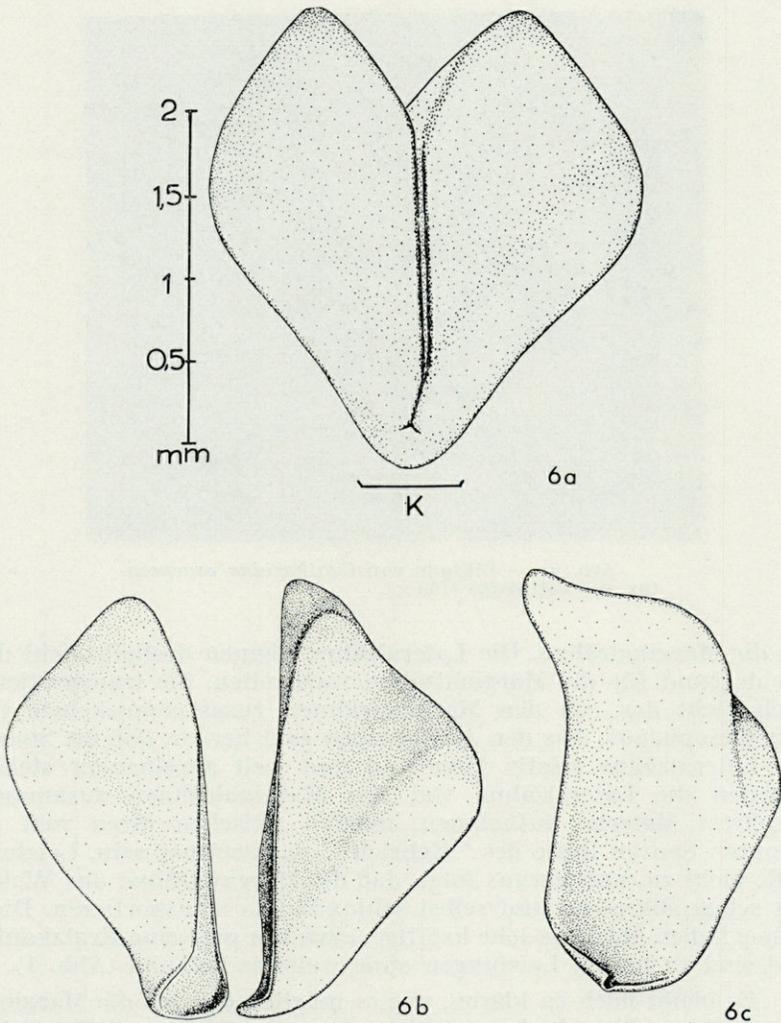


ABB. 6. — Stützpolster von *Littorina littorea*. a : von vorn, K = Stützpolsterkante; b : von vorn, beide Hälften getrennt, um ihre Verfaltung zu zeigen; c : linke Stützpolsterhälfte, von innen.

Das Stützpolster der Taenioglossa (Abb. 6) besteht aus zwei breiten « Knorpelstücken », die einander in der Medianen überlappen und gemeinsam ein Gebilde ergeben, das vorderseits leicht ausgemuldet, hinterseits gewölbt ist. Durch den Druck des Stützpolsters werden die seitlichen Radulazähne auf der gewölbten Hinterseite gespreizt, auf der Vorderseite aber dadurch, daß Muskeln die Radulamembran in die Mulde hineinziehen, einwärts geschlagen.

Die « Knorpelstücke » der Rhipidoglossa (Abb. 7) übergreifen einander nicht. Es handelt sich um zwei Lamellen, die im proximalen Abschnitt V-förmig zueinander stehen, distal weichen die Lamellen auseinander und sind dort durch eine dreieckige Muskel-

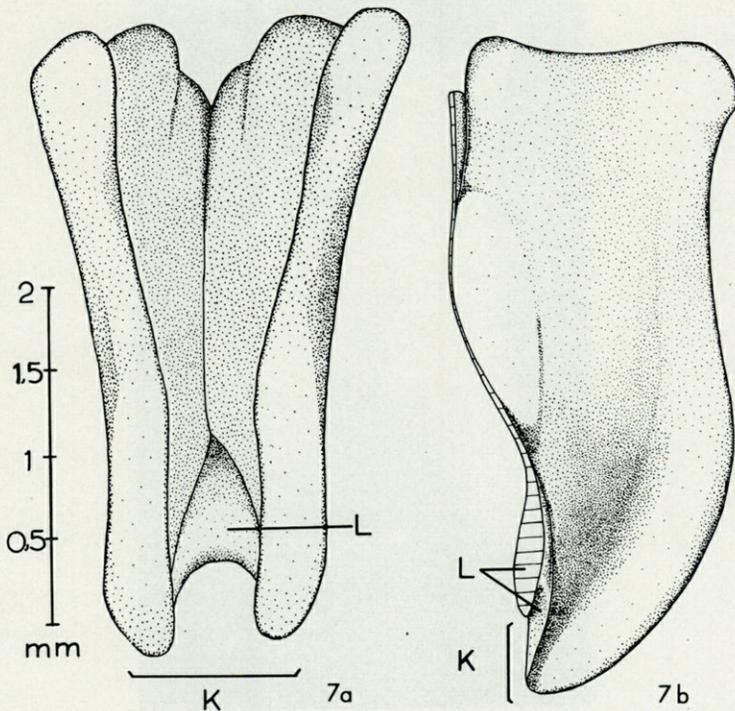


ABB. 7. — Stützpolster von *Gibbula* sp. a : von vorn (K = Stützpolsterkante; L = dreieckige Muskellamelle); b : linke Stützpolsterhälfte von innen (senkrecht schraffiert : Schnittfläche). Es wurden nur die zentralen « Knorpelstücke » gezeichnet, welche die Stützpolsterkante bilden.

lamelle miteinander verbunden. Die Hohlkehle des Stützpolsters ist bei den Rhipidoglossa wesentlich tiefer und ausgeprägter als bei den Taenioglossa. Der distale Rand der erwähnten Muskellamelle bildet einen Abschnitt der Stützpolsterkante, und zwar denjenigen,

über den die Lateralzähne gleiten. Die Marginalzähne werden dagegen über die seitlichen "Knorpelstücke" gezogen, die etwa senkrecht zur Muskellamelle stehen. Die Knickecke d.h. der Bezirk über den die arbeitenden Zähne gleiten, ist bei den Rhipidoglossa also nicht gleichförmig gebogen, sie besteht vielmehr aus einem sanft gebogenen Mittelabschnitt, über den die Lateralzähne gleiten, und scharf abgelenkten Flügeln, über die die Marginalzähne gezogen werden. Die Spitzen der Marginalzähne sind lang und stärker gekrümmt als diejenigen der Lateralzähne, so daß die ersteren um eine Kleinigkeit früher den Weidegrund berühren als die Lateralzähne (Abb. 8).

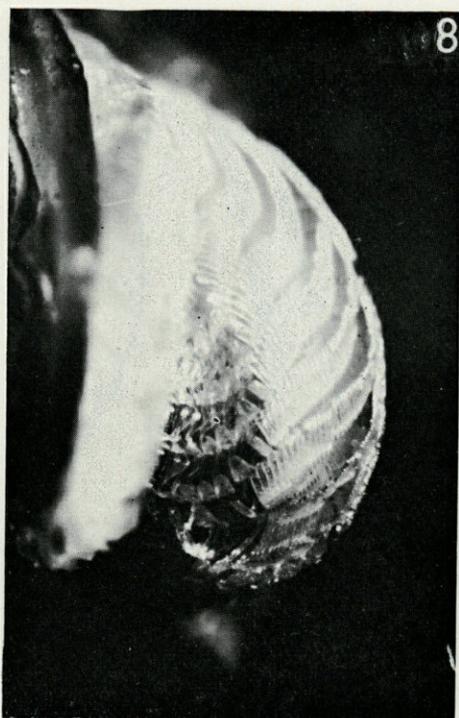


ABB. 8. — Radula von *Monodonta turbinata*.

Der Zahnspurverlauf wird u.a. von der Geschwindigkeit der Stützpolsterbewegung (vS) bestimmt. Ich habe diese auf die Geschwindigkeit (vR) bezogen, mit der die Radula über die Knickecke gezogen wird (MÄRKEL, 1965, S. 234), und zeigt, daß man das Verhältnis $vR : vS = 1 : X$ bequem aus den Entfernungen zwischen den Radulagleidern einerseits und den Abständen von Zahnspur

zu Zahnspur andererseits berechnen kann. Bei entgegengerichteter Stützpolsterbewegung werden die Zahnsuren verkürzt und die Neigung der schräg verlaufenden Zahnsuren verstärkt; beides umso mehr, je größer vS wird.

Das Verhältnis $vR : vS$ beträgt bei den Rhipidoglossa nur etwa $1 : 1,1$ bis $1 : 1,3$; $vR : vS$ ist also wesentlich kleiner als z.B. bei *Viviparus*, wo es $1 : 1,6$ bis $2,8$ beträgt. Die Spuren der Marginalzähne der betreffenden Rhipidoglossa stehen trotzdem senkrecht zur Mittelachse der Bißspur und sind teilweise sogar rückläufig, weil die Knickkante der Rhipidoglossa so viel schärfer U-förmig gebogen ist als diejenige der Taenioglossa, d.h. die Marginalzähne werden beim Passieren der scharf abgesetzten Flügel der Knickkante stärker geneigt, als das für die Marginalzähne anderer Schnecken gilt. Den Lateralzähnen der Rhipidoglossa dient die Vorderkante der Muskellamelle als Knickkante. Diese ist leicht U-förmig gebogen, deshalb sind die Spuren der seitlichen Lateralzähne etwas stärker einwärts gerichtet als diejenigen der mittleren.

UNTERSUCHUNGEN AN RHIPIDOGLOSSEN MIT GLEICHGERICHTETER STÜTZPOLSTERBEWEGUNG

Die Fissurellidae haben gleichgerichtete Stützpolsterbewegung. EIGENBRODT (1941, S. 748-751) hatte dieses als erste an *Emarginula*

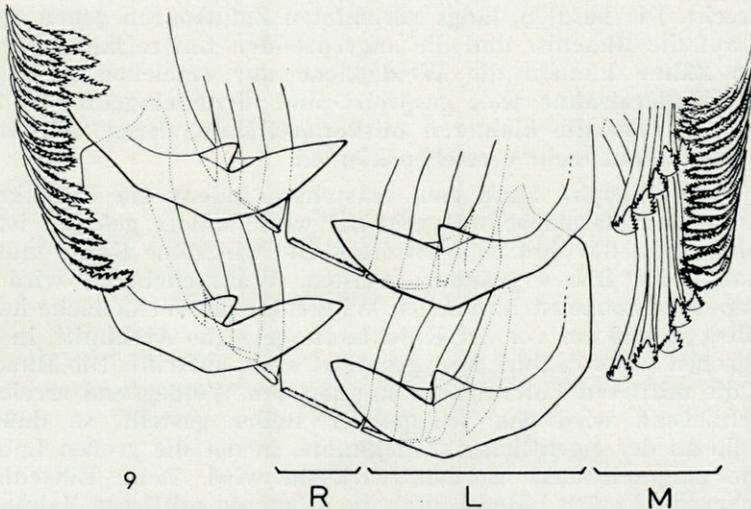


ABB. 9, — Radula von *Diodora* sp.; R, L, M = vergl. Abb. 1.

crassa beobachtet. Es gelang ihr jedoch nicht, von dieser Schnecke Bißspuren zu gewinnen. Auch andere Autoren haben bisher keine Bißspuren von Fissurellidae untersucht.

Die Radula der Fissurellidae (Abb. 9) unterscheidet sich sehr wesentlich von derjenigen der übrigen Rhipidoglossa. Sie hat nämlich gewaltig große äußere Lateralzähne. Eingeclippt überragen die Spitzen dieser Zähne die Mittellinie der Radula. Sie können nur deshalb in der Radulatasche untergebracht werden, weil sie gegeneinander verschoben sind, d.h. die Glieder der Radula stehen schräg zur Längsachse der Radula (Abb. 9, vergl. THIELE, 1891). Die Marginalzähne haben fein gezähnelte, fast gefiederte Enden und sind stärkeren mechanischen Belastungen nicht gewachsen.

An der Basis der Bißspuren der Fissurellidae (Abb. 10, 11) befinden sich einige mediane, zarte, längsgerichtete Zahnspuren. Seitlich von diesen und durch eine deutliche Lücke von ihnen getrennt, beginnen kräftige, bogenförmige Spuren, die vor den basalen längsgerichteten Zahnspuren einander fast berühren. Von diesen bogenförmigen Spuren pflegen mehrere aufeinander zu folgen; die Spuren beider Seiten alternieren. Auswärts der kräftigen Bogenspuren können einige äußerst zarte Spuren vorhanden sein, die gestreckt bogenförmig verlaufen.

Offensichtlich werden die kräftigen Bogenspuren von den großen Lateralzähnen gekratzt. Diese Zähne führen beim Passieren der Knickkante Schwenkbewegungen aus, die denen der äußeren Marginalzähne von *Littorina* nicht nachstehen. Das Stützpolster wird gleichsinnig zur Radula bewegt, die Spuren werden dadurch gestreckt. Die basalen, längs gerichteten Zahnspuren gehen natürlich auf die Rhachis- und die angrenzenden Lateralzähne zurück. Diese Zähne können die Weidefläche nur erreichen, wenn die großen Lateralzähne weit gespreizt sind, denn eingeclippt überdecken letztere die kleineren mittleren Zähne, deren Spitzen die Unterlage nicht mehr erreichen können.

Diese Bißspur kann nur entstehen, indem die Knickkante, während der Basalabschnitt gekratzt wird, anders geformt ist als beim Kratzen des Spitzenabschnittes. Die wirksame Kante muß im Verlaufe des Bisses geändert werden. Wahrscheinlich wird das Stützpolster zunächst im flachen Winkel an die Weidefläche herangeführt, so daß der vor der Knickkante gelegene Abschnitt, in dem die großen Lateralzähne weit gespreizt sind, auftritt. Die Rhachis- und die mittleren Lateralzähne können den Weidegrund erreichen. Anschließend wird das Stützpolster steiler gestellt, so daß die Radula an der eigentlichen Knickkante, in der die großen Lateralzähne eingeschwenkt werden, wirksam wird. Beim Einschlagen drücken die großen Lateralzähne die kleineren mittleren Zähne von der Unterlage ab. Beobachtet man eine fressende *Diodora* durch



Abb. 10. — Bißspur von *Diodora* sp. auf Fettplatte (100 \times).



Abb. 11. — Bißspur von *Diodora* sp. auf Fettplatte (100 \times).

eine Glasscheibe, kann man erkennen, daß das Stützpolster nicht wie bei anderen Schnecken üblich, eine größere Strecke gleichmäßig über die Weidefläche geführt wird, das Stützpolster wird vielmehr von innen heraus vorgestoßen und anschließend nur ein kurzes Stück vorwärtsgeführt.

Bei einzelnen Bißspuren (Abb. 11) liegt zwischen den Bogenspuren der Lateralzähne ein breiter Mittelstreifen, in dem leichte Spuren der mittleren Lateralzähne nachweisbar sind. Diese Bißspuren lassen sich deuten, indem man annimmt, daß sie offenbar in ganzer Länge mit flach gestelltem Stützpolster gekratzt worden sind. Die großen Lateralzähne wurden erst vollständig eingeklapppt, wenn sie die Weidefläche nicht mehr berührten.

Die Marginalzähne, die bei Haliotidae und Trochidae im wesentlichen die Bißspuren kratzen, hinterlassen in den Bißspuren der Fissurellidae höchstens einige zarte Spuren. Diese Spuren sind — entsprechend der gleichgerichteten Stützpolsterbewegung — im wesentlichen längsgestreckt. Die Marginalzähne der Fissurellidae haben « gefiederte » Spitzen, sie stehen auch dadurch im Gegensatz zu den Marginalzähnen der Haliotidae und Trochidae, die in kräftigen Kratzkanten enden.

FUNKTIONSTYPEN DER RADULA

Einleitend habe ich betont, daß morphologischer und funktioneller Radulatyyp nicht miteinander identisch sind. TROSCHEL (1856) benutzte die morphologischen Radulatyypen, um die höheren systematischen Kategorien der Prosobranchier zu umreißen. Der morphologische Grundtyp ist in der Phylogenese also sehr früh herausgebildet worden, und das Interessante erscheint mir gerade, daß einerseits die gleichen morphologischen Radulatyypen sehr verschieden arbeiten können, andererseits verschiedene morphologische Typen verblüffend ähnliche Bißspuren liefern können (Auch bei den Wirbeltieren sind die funktionellen Zahntypen nicht auf bestimmte systematische Kategorien beschränkt, sondern haben sich von verschiedener morphologischer Basis aus jeweils neu entwickelt).

Die Funktionsweise der Schneckenmundwerkzeuge wird von vielen Faktoren bestimmt. Zur einprägsamen Charakteristik funktioneller Typen müssen wesentliche Faktoren hervorgehoben, andere vernachlässigt werden. Eine umfassende Einteilung in funktionelle Typen erfordert ein größeres Tatsachenmaterial als das bisher vorliegende. Mit fortschreitender Kenntnis wird eine feinere und befriedigendere Einteilung als die hier gegebene möglich

und nötig werden. Ich möchte mich zunächst darauf beschränken, zwei besonders deutliche Funktionstypen herauszustellen, die man bei Weidegängern findet. Zu jedem dieser Typen gehören Schnecken der verschiedensten systematischen Gruppen. Ich möchte unterscheiden :

1. *Zentralschaber*

Die Bißspuren bestehen ausschließlich oder wenigstens vorwiegend aus längsgerichteten Zahnspuren. Die Zahnspuren gehen oft ineinander über und bilden Spurenstreifen. Der Schwerpunkt des Bisses liegt in der Mittelachse, die medianen Spurenstreifen sind meist die längsten. Die Stützpolsterbewegung ist der Radulabewegung gleichgerichtet.

Es gehören hierher : *Patella* (*Docoglossa*), *Diodora* und *Emarginula* (*Rhipidoglossa*), *Littorina* (*Taenioglossa*), die meisten Pulmonata.

2. *Backenschaber*

Jede Bißspur besteht aus zwei Seitenteilen (Backen), in deren Bereich die Unterlage gründlich gesäubert wird, und einem — oft ausgesparten — Mittelstreifen. Die Backenteile bestehen aus Zahnspuren, die annähernd senkrecht zur Längsachse der Bißspur stehen.

Die Stützpolsterbewegung läuft der Radulabewegung entgegen. Dadurch wird bei genügend schneller Stützpolsterbewegung erreicht, daß die seitlichen Zahnspuren senkrecht zur Mittelachse der Bißspur stehen.

Es gehören hierher : die *Haliotidae* und *Trochidae* (*Rhipidoglossa*), *Viviparus* und *Crepidula* (*Taenioglossa*), *Physa* (*Pulmonata*).

ZUSAMMENFASSUNG

Die meisten Rhipidoglossa bewegen während der Schabephase des Freßaktes ihr Stützpolster von vorn nach hinten. Die mittleren Zahnspuren werden in diesem Falle verkürzt, die Spuren der Marginalzähne verlaufen annähernd senkrecht zur Mittelachse der Bißspur. Es wird gezeigt, daß die Lateralzähne — im Gegensatz zu den Behauptungen anderer Autoren — den Weidegrund erst nach den Marginalzähnen berühren; dieses ist durch anatomische Be-

sonderheiten im Bau von Stützpolster und Radula dieser Schnecken möglich.

Die Fissurellidae bewegen — im Gegensatz zu den übrigen Rhipidoglossa — während der Schabe-Phase des Freßaktes ihr Stützpolster von hinten nach vorn. Die Zahnspuren werden dadurch gestreckt. In den Bißspuren dominieren die Spuren der außerordentlich großen, äußeren Lateralzähne; die Marginalzähne hinterlassen höchstens unbedeutende Spuren.

Gleiche morphologische Radulatyphen können sehr verschiedene, verschiedene morphologische Radulatyphen können sehr ähnliche Bißspuren liefern. Es wird gezeigt, daß für die Funktionsweise der Radula die Arbeitsrichtung des Stützpolsters äußerst wichtig ist, und es werden zwei funktionelle Radulatyphen unterschieden :

1. Zentralschaber, (Stützpolsterbewegung von hinten nach vorn); [Beispiele : *Patella* (Docoglossa), *Diodora* und *Emarginula* (Rhipidoglossa), *Littorina* (Taenioglossa), die meisten Pulmonata].

2. Backenschaber, (Stützpolsterbewegung von vorn nach hinten); [Beispiele : Haliotidae und Trochidae (Rhipidoglossa), *Viviparus* und *Crepidula* (Taenioglossa), *Physa* (Pulmonata)].

Zu jedem dieser Funktionstypen gehören Schnecken der verschiedensten systematischen Gruppen. Es wird betont, daß die gegebene Einteilung sehr grob ist. Mit fortschreitender Kenntnis wird eine feinere und befriedigendere Einteilung nötig werden.

RÉSUMÉ

Pendant la phase grattante du broutement, la plupart des Rhipidoglossa actionnent l'appareil de soutien de leur radula de l'avant vers l'arrière. Dans ce cas, les traces des dents radulaires médianes sont raccourcies, et les traces des dents marginales sont à peu près transversales par rapport à l'axe médian de la trace ainsi marquée.

Il est montré que contrairement à ce que prétendent certains auteurs, les dents latérales ne touchent le substrat qu'après les dents marginales. Ceci est possible grâce à des particularités anatomiques de l'appareil de support et de la radula elle-même.

Les Fissurellidae diffèrent des autres Rhipidoglossa par leur façon de gratter, car elles actionnent le support de leur radula en sens inverse, c'est-à-dire de l'arrière vers l'avant. Ainsi les traces des dents radulaires s'allongent. Les traces des dents latérales extérieures, dents qui sont particulièrement grandes, l'emportent de

loin sur celles des autres dents. Les dents marginales ne laissent que des traces minimales.

Des traces de broutement très différentes peuvent être dues à un même type morphologique de radula, tandis que des radula appartenant à des types différents peuvent être à l'origine des traces très semblables. La grande importance de la direction dans laquelle l'appareil de soutien est actionné, se trouve démontrée.

Suivant la fonction de la radula on distingue ainsi deux types :

1) à grattage central (l'appareil de support de la radula est actionné de l'arrière vers l'avant), p. ex. *Patella* (Docoglossa), *Diodora* et *Emarginula* (Rhipidoglossa), *Littorina* (Taenioglossa), la plupart des Pulmonata;

2) à grattage latéral (l'appareil de support est actionné de l'avant vers l'arrière), p. ex. *Haliotidae* et *Trochidae* (Rhipidoglossa), *Viviparus* et *Crepidula* (Taenioglossa), *Physa* (Pulmonata).

Chacun de ces types fonctionnels comprend des Gastéropodes d'appartenance systématique très différente. Il est à souligner que la distinction de ces deux groupes est encore très schématique.

Un regroupement plus subtil et plus satisfaisant s'imposera avec l'augmentation de nos connaissances.

SUMMARY

During the scratching period of browsing, most Rhipidoglossa operate the supporting piece of their radula backwards. In this case, tracks of median radular teeth are shortened, and those of marginal teeth are almost transversal to the median axis of the track.

Contrarily to the opinion of some other authors, it is demonstrated that the lateral teeth reach the substrat after the marginal ones. This is made possible by anatomical peculiarities of the supporting piece and the radula itself.

Fissurellidae differ from other Rhipidoglossa in their browsing habits : they move the support of their radula in opposite way, i.e. forward. Tracks of latero-external teeth, particularly large, are much more important than those of other teeth. Marginal teeth make unimportant tracks.

Very different browsing tracks may be related to the same morphological type of radula, whereas radulas belonging to different morphological types may produce very similar tracks. The great importance of the direction in which the supporting piece operates, is demonstrated.

According to the radular function, two types can be distinguished :

1) Central browsing (the supporting piece operates forward) for instance *Patella* (Docoglossa), *Diodora* and *Emarginula* (Rhipidoglossa), *Littorina* (Taenioglossa), most Pulmonata.

2) Lateral browsing (the supporting piece operates backwards) for instance *Haliotidae* and *Trochidae* (Rhipidoglossa), *Viviparus* and *Crepidula* (Taenioglossa), *Physa* (Pulmonata).

Each of those functional types covers Gastropods belonging to very different systematic groups. It should be emphasized that the separation between these two groups is still very schematic.

A more subtle and satisfying grouping shall result from the increasing of our knowledge.

SCHRIFTTUM

- ANKEL, W.E., 1938. Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Gießen*, 1938. Leipzig : 223-295.
- EIGENBRODT, H., 1941. Untersuchungen über die Funktion der Radula einiger Schnecken. *J. Morph. Oekol. Tiere*, 37 : 735-791.
- MÄRKEL, K., 1957. Bau und Funktion der Pulmonaten-Radula. *Z. wiss. Zool.*, 160 : 213-289.
- MÄRKEL, K., 1965. Modell-Untersuchungen zur Klärung der Arbeitsweise der Gastropodenradula. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Kiel*, 1964. Leipzig : 232-243.
- RICHTER, G., 1961. Gebrauch und Abnutzung der Radula bei der Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata*. *Natur u. Volk*, 91 : 181-187.
- RICHTER, G., 1962. Die Schneckenzunge als Werkzeug. *Natur u. Museum*, 92 : 391-409.
- THIELE, J., 1891. s. TROSCHEL.
- TROSCHEL, P.H., 1856-1893. Das Gebiß der Schnecken. 2 Bde, Berlin.

Manuscript reçu le 22 février 1966.

MORPHOLOGIE ET BIOMÉTRIE DES MANDIBULES DE QUELQUES CÉPHALOPODES MÉDITERRANÉENS

par Katharina MANGOLD et Pio FIORONI (1)

SOMMAIRE

Les auteurs ont étudié la forme et le développement des mandibules de 18 espèces de Céphalopodes méditerranéens. Malgré l'existence de variations individuelles, de modifications ontogéniques et de dimorphisme sexuel, l'identification des espèces est possible d'après les mandibules. La croissance relative des mandibules est régulière, et strictement liée à la taille de l'animal.

I. INTRODUCTION

Jusqu'à une période très récente, l'attention accordée aux mandibules des Céphalopodes — plus communément appelées becs — était assez limitée. En décrivant une espèce, certains auteurs ont consacré quelques mots à la morphologie du bec ou en ont donné une figure, souvent très valable (p. ex. NAEF, 1923). Cependant, un ouvrage sur les mandibules des Céphalopodes en général faisait défaut et la valeur systématique de cet organe n'était, à quelques exceptions près, point prise en considération. Ceci peut paraître d'autant plus surprenant que les becs sont, pour un bon nombre

(1) avec l'aide financière du Fonds national suisse pour la Recherche scientifique.

de Céphalopodes, les seuls organes solides (abstraction faite de la radula), les seuls aussi qui ne se décomposent pas, ou dans une mesure très restreinte seulement, après la mort de l'animal.

Tous les Céphalopodes possèdent des becs. Ils sont assez faiblement développés chez *Amphitretus*, *Grimpella* et *Argonauta*, mais ils sont toujours présents. Ainsi, tout prédateur de Céphalopodes : Odontocètes, Phoques, gros Poissons, devient une précieuse source de renseignement sur la distribution et la biologie des Céphalopodes puisque les becs restent longtemps, inattaqués par les sucs gastriques, dans leurs estomacs. Mais pour que les renseignements soient valables, il faut que l'on puisse identifier ces mandibules.

Il y a quelques années, les mandibules des Céphalopodes ont brusquement fait parler d'elles. Lors de nombreuses croisières déjà, elles avaient été récoltées dans les échantillonnages de sédiment (dragage, carottage, etc...). En 1959 et 1962, BELYAEV publiait les découvertes faites par le navire océanographique russe, le « Vitiaz » : des centaines de milliers de becs avaient été recueillis dans le Pacifique, l'Océan indien et plus particulièrement dans la Mer d'Arabie et le Golfe d'Aden. Cette concentration de mandibules (jusqu'à 15 000 par mètre carré) a non seulement révélé l'existence de courants mais a donné en même temps des indications sur leur direction, leur vitesse, etc... Pour le teuthologiste, ces récoltes peuvent fournir d'appréciables renseignements qu'il serait en mal d'obtenir par la pêche des seuls animaux vivants, et notamment sur la distribution géographique et régionale des différentes espèces, leur abondance, leurs migrations et concentrations à un endroit déterminé à certaines périodes (en vue de la reproduction, p. ex.), leur croissance, leur taille maxima, etc...

CLARKE (1962) qui avait parfaitement compris l'importance des renseignements que cette double possibilité de récoltes — sédiments et contenus stomacaux — pouvait livrer, s'est attaqué à la tâche de l'identification des becs. Il a suivi leur croissance et les modifications qu'ils subissent au cours de l'existence des animaux. Nous lui devons un très beau travail consacré en premier lieu aux Céphalopodes pélagiques, les Architeuthacés, qui constituent la principale nourriture des Baleines et Poissons mangeurs de Céphalopodes. Mais l'auteur a étendu son étude aux autres groupes : Loliginacés, Sepiidae et Octopodes.

La portée de recherches sur les mandibules est d'autant plus grande que l'identification est plus précise et ne concerne pas seulement la famille, mais le genre et même l'espèce. C'est dans le but d'une identification spécifique que nous avons entrepris ce travail. Nous n'avons pas récolté des becs isolés, mais essayé de donner une description aussi caractéristique que possible des mandibules d'une espèce parfaitement déterminée. Nos recherches ont porté sur 18 espèces méditerranéennes, toutes recueillies dans la région de pêche de Port-Vendres et de Rosas (MANGOLD-WIRZ, 1963).

Notre travail est divisé en deux parties, une partie morphologique et une partie biométrique.

La première contient un chapitre consacré à la morphologie des mandibules des animaux adultes, un deuxième chapitre traite des changements de forme et de pigmentation qui interviennent au cours de la croissance. Elle se termine par une clé de détermination des 18 espèces.

Nous pouvons démontrer d'une part qu'en disposant d'un matériel important, il est possible de déterminer une espèce — au moins celles

considérées ici — d'après ses mandibules supérieure et inférieure. CLARKE s'en tenait à la détermination de la famille ou du genre; il n'avait pas à sa disposition un nombre d'individus aussi élevé par espèce.

D'autre part, nos résultats mettent en évidence qu'à l'intérieur d'une espèce, la variabilité est aussi importante pour les mandibules que pour tout autre organe. Il y a des espèces où ces variabilités sont négligeables, chez d'autres, au contraire, elles sont assez importantes. Avant CLARKE, seul ROBSON avait insisté sur ce fait qui l'avait d'autant plus frappé que le bec est précisément un des seuls organes solides des Céphalopodes.

La possibilité de la diagnose d'une espèce par les mandibules n'est pas seulement un moyen précieux pour identifier les espèces récentes. Les becs sont, avec la radula (la coquille et les cercles chitineux des ventouses là où ils existent) les seuls témoins fossiles. CLARKE avait, à juste titre, attiré l'attention sur la possibilité de suivre l'évolution de certaines familles de Céphalopodes par la comparaison des becs fossiles et récents.

La deuxième partie de notre travail est consacrée aux dimensions et à la croissance relatives des mandibules. La grandeur de référence ne sera pas le poids de l'animal (CLARKE), trop variable à notre avis, mais la longueur dorsale du manteau. En effet, nous avons pu constater à maintes reprises que des animaux mal nourris perdent extrêmement vite de leur poids alors que la longueur du manteau ne diminue pas.

Les dimensions relatives n'ont pas été utilisées pour la diagnose des espèces.

Ce sont les excellentes conditions de travail trouvées au Laboratoire Arago qui nous ont permis de réaliser cette étude. Que les Directeurs successifs de ce Laboratoire, MM. les Professeurs G. PETIT et P. DRACH ainsi que leurs collaborateurs veuillent bien trouver ici l'expression de notre vive gratitude.

Nous tenons à remercier tout particulièrement M. le Professeur A. PORTMANN de l'intérêt qu'il n'a cessé de témoigner à nos recherches. Nos remerciements s'adressent finalement à M^{me} E. FIORONI-SANDMEYER pour les figures qui illustrent la clé de détermination et à M. F. MEIER pour les photographies.

II. MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les mandibules de 18 espèces, dont 6 Octopodes et 12 Décapodes (en tout 1 278 individus) ont été examinées. Dans le tableau 1, nous avons indiqué pour ces 18 espèces les abréviations souvent employées dans le texte, le nombre d'animaux juvéniles, de mâles et de femelles ainsi que la longueur dorsale du manteau du plus petit et du plus grand exemplaire de ces trois catégories. Par « animaux juvéniles », nous désignons, dans ce premier tableau, ceux dont la distinction extérieure du sexe n'est pas possible. Dans le texte, le terme sera employé d'une façon plus générale, il qualifiera les becs des jeunes animaux.

Pour chaque espèce les mandibules types sont décrites et dessinées. Les variations individuelles se trouvent résumées sous forme de tableau, leurs descriptions sont condensées dans un petit texte.

Pour décrire les mandibules, nous nous sommes limités, dans la mesure du possible, aux caractères revêtant une importance capitale pour la détermination des espèces méditerranéennes. Ainsi, nous n'avons pas tenu compte de tous les caractères énumérés par CLARKE. Mais nous avons été amenés à créer quelques nouveaux termes. Ceux utilisés par CLARKE et repris par nous ont été traduits le plus fidèlement possible.

Les nouveaux termes sont définis dans le tableau 2. Ce sont : le capuchon, le crochet, les stries d'accroissement et les stries longitudinales.

CLARKE, pour étudier la croissance relative, avait mesuré 4 dimensions de la mandibule supérieure et 5 dimensions de la mandibule inférieure (longueur du rostré, du capuchon (hood), de la crête et de l'aile). Nous en avons utilisé deux seulement, celles qui nous semblent être les plus importantes : la longueur du capuchon et celle de la crête (fig. 1).

PARTIE MORPHOLOGIQUE

1. MORPHOLOGIE DES MANDIBULES

Les diverses parties des mandibules supérieure et inférieure (fig. 1, tabl. 2) sont décrites, les principales différences entre les espèces sont mises en valeur. Pour chaque partie, nous énumérons les plus importantes variations individuelles à l'intérieur d'une espèce (tabl. 3).

TABLEAU 1

espèce	abréviation	nombre et tailles des animaux examinés					
		juv.		mâles		femelles	
		Nr.	M, d, en mm	Nr.	M, d, en mm	Nr.	M, d, en mm
<i>Illex coindetti</i>	L. c.			29	87 - 186	28	125 - 252
<i>Todaropsis eblanae</i>	T. e.			9	111 - 141	5	133 - 196
<i>Todarodes sagittatus</i>	T. s.	1	190	20	168 - 340	41	140 - 400
<i>Loligo vulgaris</i>	L. v.	12	56 - 93	12	136 - 252	14	135 - 270
<i>Alloteuthis media</i>	A. m.	8	27 - 50	39	42 - 80	51	38 - 112
<i>Sepia officinalis</i>	S. o.			41	36 - 257	32	44 - 215
<i>Sepia orbignyana</i>	S. or.			31	37 - 80	53	36 - 92
<i>Sepia elegans</i>	S. e.			32	22 - 57	47	23 - 66
<i>Rossia macrosoma</i>	R. m.			19	24 - 57	30	46 - 75
<i>Rossia caroli</i>	R. c.			23	32 - 50	32	29 - 63
<i>Sepioteuthis sepioides</i>	S. s.			27	11 - 22	28	10 - 25
<i>Septietta oweniana</i>	S. ow.	2	8 - 10	11	15 - 32	20	18 - 38
<i>Octopus vulgaris</i>	O. v.			87	32 - 210	40	55 - 175
<i>Octopus salutilii</i>	O. s.			36	40 - 108	43	40 - 125
<i>Pteroctopus tetractirrhus</i>	P. t.			25	40 - 117	40	40 - 156
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	B. sp.			20	35 - 56	29	36 - 76
<i>Eledone moschata</i>	E. m.			30	72 - 142	39	46 - 147
<i>Eledone cirrosa</i>	E. c.			64	46 - 108	128	46 - 163

TABLEAU 2
Terminologie (voir aussi fig. 1)

partie morphologique		définition des termes nouvellement créés
CLARKE	MANGOLD - FIORONI	
	capuchon (ca.)	toute la partie rostrale (antérieure) des deux mandibules, nettement détachée des parois latérales. Le capuchon comprend le rostre, l'épaule, l'aile et le crochet.
rostre	rostre (r.)	
shoulder	épaule (é.)	
wing	aile (a.)	
	crochet (mandibule supérieure seulement) (cr.)	pointe postérieure du capuchon
	angle postérieur (a.p.)	échancrure plus ou moins profonde située sur le bord postérieur du capuchon
lateral wall	paroi latérale (p.l.)	
crest	crête (c.)	
jaw angle	angle mandibulaire (a.m.)	
	stries d'accroissement (st.a.)	stries visibles sur certaines mandibules, formées, soit par une pigmentation, soit par une chitinisation
	stries longitudinales (st.l.)	fines stries ou crêtes propres à la presque totalité des mandibules, rangées parallèlement à la crête sur les parois latérales, prenant une direction dorso-ventrale sur le capuchon
<u>partie biométrique</u>		
hood length	longueur du capuchon (a)	de la pointe du rostre à l'extrémité du crochet
crest length	longueur de la crête (b)	
hood length	longueur du capuchon (c)	
crest length	longueur de la crête (d)	

TABLEAU 3
Variations individuelles et modifications ontogéniques

	Variations morphologiques							modifications ontogéniques	Variations de couleurs		
	Mandibule supérieure				Mandibule inférieure				nombre des variations de couleur	intensité de pigmentation	extension de pigmentation
	rostre	angle mand.	épaule	aile	crochet	paroi et crête	rostre				
T. s.	+			+	+			-	-	+	+
I. c.	+			+	+			+	-	+	+
T. e.								-	-	-	+
L. v.	+				+		+	.	2	+	+
A. m.		+			+		+	.	3	+	-
S. o.				+		+	+	.	2	-	+
S. or.	+				+	+	+	-	-	+	-
S. e.	+	+		+	+	+	+	-	2	+	+
R. m.			+		+	+	+	-	2	+	+
R. c.			+		+	+	+	-	2	-	-
S. r.	+		+		+	+	+	.	-	-	-
S. ow.			+		+	+	+	-	2	-	-
O. v.	+		+	+	+	+	+	+	2	-	+
O. s.	+		+		+	+	+	+	2	-	+
P. t.	+	+	+		+	+	+	+	2	+	+
B. sp.			+		+	+	+	-	2	-	+
E. m.	+		+		+	+	+	+	2	+	+
E. C.	+		+		+	+	+	+	2	+	+

-, variations inexistantes ; ., variations peu importantes ; +, variations importantes.

Le matériel n'étant pas assez abondant, les variations morphologiques de *Todaropsis eblanae* ne sont pas indiquées.

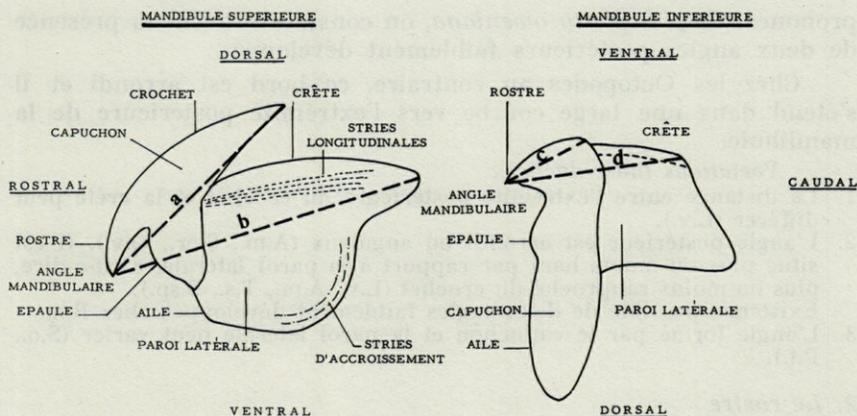


FIG. 1. — Schéma de la mandibule supérieure et de la mandibule inférieure des Céphalopodes. a, longueur du capuchon de la mandibule supérieure; b, longueur de la crête de la mandibule supérieure; c, longueur du capuchon de la mandibule inférieure; d, longueur de la crête de la mandibule inférieure.

A. Morphologie

Les deux mandibules se composent du capuchon, de formation dure, dont la fonction essentielle est celle de mordre, et des parois latérales, de consistance plus souple qui servent en premier lieu de point d'attache aux muscles mandibulaires.

Du point de vue systématique, le capuchon revêt une plus grande importance que les parois latérales. Contrairement à ce que pense CLARKE, la mandibule supérieure donne autant de caractères taxonomiques valables que la mandibule inférieure (voir p. 1149). Le plus souvent, les deux mandibules sont ornées de fines stries ou crêtes longitudinales. Celles des Octopodes (à l'exception d'O.s.) sont en outre pourvues de protubérances plus ou moins développées. Chez beaucoup d'espèces, les stries d'accroissement sont parfaitement visibles, surtout celles de la paroi latérale (S.o., jeunes S.e., S.or., S.ow., R.m., O.v., O.s., B.sp.).

Mandibule supérieure

1. Le capuchon

Très grand chez les Décapodes où il s'élève au-dessus de la crête, se détachant ainsi des parois latérales, il est petit chez les Octopodes où il repose sur la crête et épouse étroitement les parois latérales (exception : B.sp.).

Le bord postérieur du capuchon est très largement échancré chez les Décapodes, il forme, chez les Loliginacés, un angle assez

prononcé. Chez *Sepietta oweniana*, on constate souvent la présence de deux angles postérieurs faiblement développés.

Chez les Octopodes au contraire, ce bord est arrondi et il s'étend dans une large courbe vers l'extrémité postérieure de la mandibule.

Variations individuelles :

1. La distance entre l'extrémité postérieure du crochet et la crête peut différer (L.v.).
2. L'angle postérieur est arrondi ou anguleux (A.m., S.or., O.v.). Il est situé plus ou moins haut par rapport à la paroi latérale, c'est-à-dire, plus ou moins rapproché du crochet (L.v., A.m., T.s., B.sp.).
3. L'existence possible de deux angles faiblement développés chez R.m. Existence possible de deux angles faiblement développés chez R.m. L'angle formé par le capuchon et la paroi latérale peut varier (S.o., P.t.).

2. *Le rostre*

C'est la partie mordante des mandibules. Le rostre est court chez beaucoup d'Octopodes, particulièrement chez *Eledone mo-*

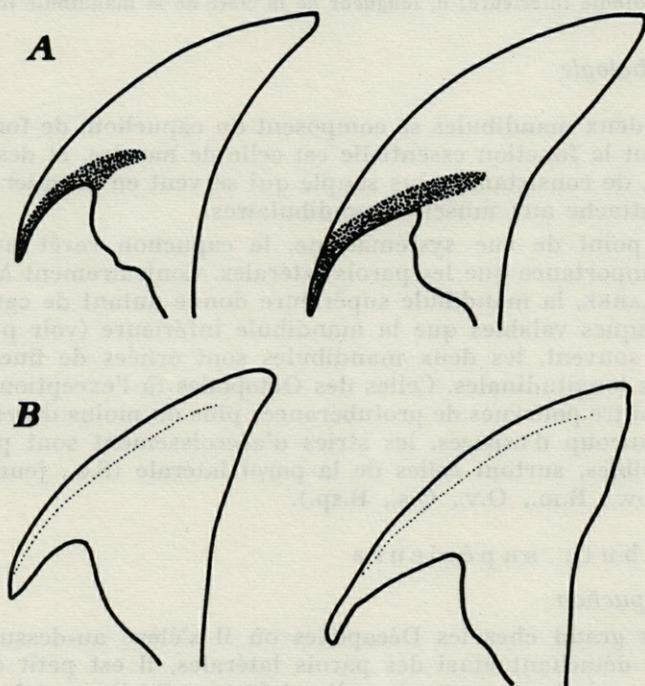


FIG. 2. — Variations individuelles du rostre de la mandibule supérieure. A, *Illex coindetii*, deux femelles de 185 et 225 mm de longueur dorsale du manteau; B, *Sepiolo robusta*, deux femelles de 20 et 19 mm de longueur.

schata, il est, par contre, assez long chez *Octopus salutii* ainsi que chez l'une des Sépiolidés : *Sepietta oweniana*.

Le rostre peut être obtus (S.o., S.e., S.ow., S.r., O.v.) ou pointu (Ommatostréphidés, Loliginacés, les deux espèces du genre *Rossia*).

Son bord ventral peut être droit (R.c.) ou arrondi (O.s.).

Variations individuelles :

1. Longueur très variable (fig. 2 — I.c., T.s., S.or., S.r., O.v., O.s.).
2. Pointe du rostre obtuse ou aiguisée, avec tous les stades intermédiaires (S.e., O.v., O.s.).
3. Bord ventral droit ou courbé (L.v., P.t., E.m.). Chez *Octopus vulgaris*, ce bord est souvent garni d'une proéminence en forme de crête. L'extrême pointe du bord ventral peut être cassée (fig. 3 — P.t., E.c.).

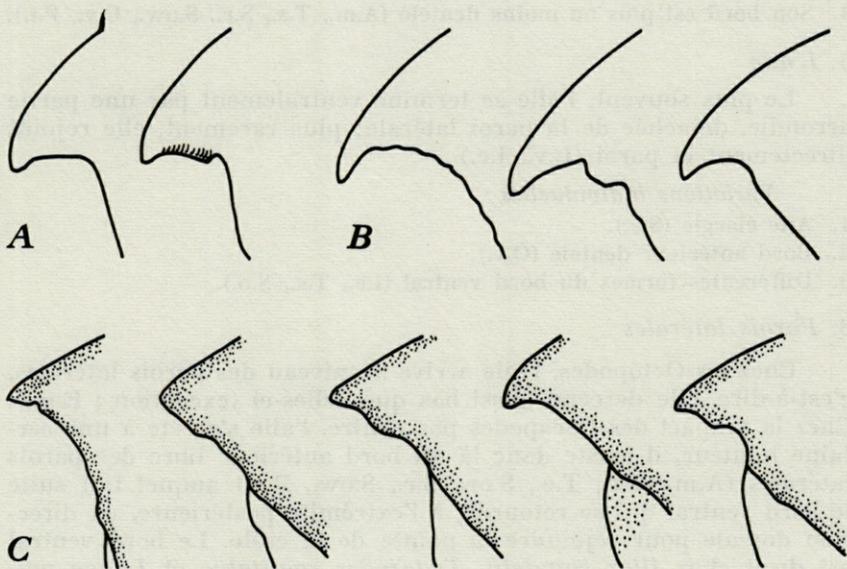


FIG. 3. — Variations individuelles de la mandibule supérieure chez les Octopodes. A, *Octopus vulgaris*, on remarque la crête du bord inférieur du rostre; B, *Pteroctopus tetracirrhus*, la forme de l'angle mandibulaire diffère; C, *Eledone moschata*, le rostre peut avoir différents contours, la limite de la zone pigmentée est variable.

3. L'angle mandibulaire

Cet angle se trouve à la conjoncture du bord ventral du rostre et du bord de l'épaule. Chez *Loligo vulgaris*, *Illex coindetii* et *Todarodes sagittatus*, il présente une entaille en forme de virgule.

Variations individuelles :

L'ampleur de cet angle peut différer, la différence étant en partie causée par les diverses formes du rostre (S.e., S.r., E.c.).

4. L'épaule

L'épaule suit, ventralement, l'angle mandibulaire. Elle est souvent largement arrondie, saillante (Ommatostrephidés, R.m., O.v.). En parlant des Architeuthacés, NAEF lui avait donné le nom de « dent latérale ». Chez certaines espèces, l'épaule est dentelée, fait qui peut en partie être mis en relation avec l'usure (S.e., R.c., E.m.).

Variations individuelles :

1. La saillie de l'épaule est plus ou moins accusée, voire inexistante (S.r., S.ow., O.s., P.t., B.sp., E.c.).
2. Elle est anguleuse plutôt qu'arrondie (R.m.).
3. Elle peut être échancrée (E.m.).
4. Son bord est plus ou moins dentelé (A.m., T.s., S.r., S.ow., O.v., P.t.).

5. L'aile

Le plus souvent, l'aile se termine ventralement par une partie arrondie, détachée de la paroi latérale; plus rarement, elle rejoint directement la paroi (L.v., I.c.).

Variations individuelles :

1. Aile élargie (S.e.).
2. Bord antérieur dentelé (O.v.).
3. Différentes formes du bord ventral (I.c., T.s., S.o.).

6. Parois latérales

Chez les Octopodes, l'aile arrive au niveau des parois latérales, c'est-à-dire, elle descend aussi bas que celles-ci (exception : E.m.). Chez la plupart des Décapodes par contre, l'aile s'arrête à une certaine hauteur, il existe donc là un bord antérieur libre des parois latérales (A.m., T.s., T.e., S.or., S.r., S.ow., R.c.) auquel fait suite le bord ventral qui se retourne, à l'extrémité postérieure, en direction dorsale pour rejoindre la pointe de la crête. Le bord ventral est droit chez *Illex coindetii*, *Todarodes sagittatus* et *Loligo vulgaris*, légèrement arrondi, chez les autres espèces.

A l'exception de *Rossia macrosoma* et d'*Octopus vulgaris*, les parois sont longues. Leur bord postérieur peut être échancré en forme de selle. (S.o., S.ow., P.t., B.sp.).

Variations individuelles :

1. Longueur variable (S.ow., R.m., R.c., O.s., E.m.).
2. Bord ventral droit ou arrondi (S.o., S.ow., S.r., O.v.).
3. Avec ou sans bord antérieur libre en passant par tous les stades intermédiaires (S.e., S.or., S.ow., R.m.).
4. Echancre caudale plus ou moins fortement développée (S.o., S.e., S.ow.), située plus ou moins haut (S.ow., R.m., O.v., P.t.).
5. Parois latéralement creusées (B.sp.).

Mandibule inférieure

1. Le capuchon

Le capuchon de la mandibule inférieure est beaucoup plus court que celui de la mandibule supérieure. Son bord postérieur, dépourvu d'angle, descend en ligne droite pour former l'aile. Dans la partie ventrale du capuchon, sur les faces médianes, il existe, chez certaines espèces (I.c., L.v., P.t.), des concavités assez profondes.

Variations individuelles :

Le bord postérieur peut être très droit ou légèrement incurvé.

2. Le rostre

Le rostre des Décapodes est, d'une manière générale, plus proéminent que celui des Octopodes. Il est pratiquement inexistant chez *Octopus vulgaris* et *Eledone moschata*, mais relativement bien développé chez *Pteroctopus tetracirrhus*. Toujours chez les Décapodes, il est très clairement séparé de l'angle mandibulaire par un bord supplémentaire qui s'intercale entre ces deux parties du capuchon. Chez certains Octopodes (O.v., O.s.), il est doté de deux bosses.

3. L'angle mandibulaire et l'épaule

Chez de nombreuses espèces, l'épaule est très faiblement développée, l'angle mandibulaire continuant ainsi directement dans le bord antérieur de l'aile. Cet angle est donc souvent plat et étiré (S.or., S.e., S.r., B.sp., E.m., E.c.), parfois demi-circulaire (S.o., R.m., O.v., P.t.), mais il est profondément échancré chez *Sepietta oweniana*.

L'épaule porte une petite dent chez *Illex coindetii* et *Sepia officinalis*. Cette dent est puissamment développée chez *Todarodes sagittatus* et *Todaropsis eblanae*.

Variations individuelles :

L'angle mandibulaire est extrêmement variable chez toutes les espèces (fig. 4).

1. Echancrure plus ou moins profonde (I.c., O.v., E.c.).
2. Angle arrondi ou anguleux (I.c., S.or., S.e., S.r., S.ow, R.m., P.t., Bs.p., E.m., E.c.).
3. Plus ou moins grand (L.v., S.or., R.m., R.c., G.s.).
4. Situé à diverses hauteurs par rapport à l'aile d'où résulte une différence dans la longueur des deux côtés de l'angle (R.m., O.v.).
5. Angle et épaule dentelés et (ou) bosselés (toutes les espèces sauf L.v., T.s., T.e., R.m.).
6. Epaule plus ou moins bombée (E.m.).

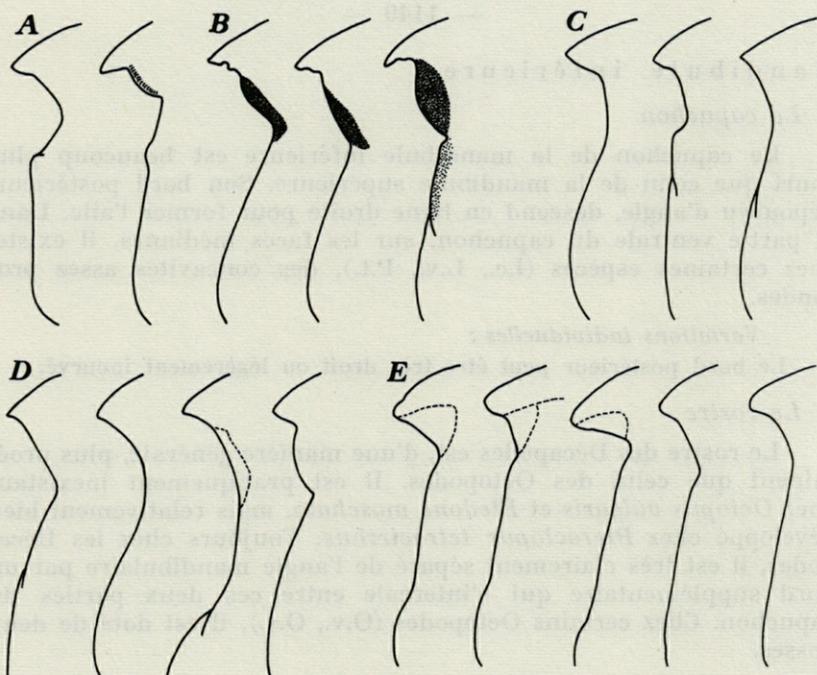


FIG. 4. — Variations individuelles de l'angle mandibulaire de la mandibule inférieure chez les Décapodes. A, *Loligo vulgaris*; B, *Alloteuthis media* (en pointillé : la partie mordante, très foncée); C, *Sepia elegans*; D, *Sepiolo robusta*; E, *Rossia macrostoma*.

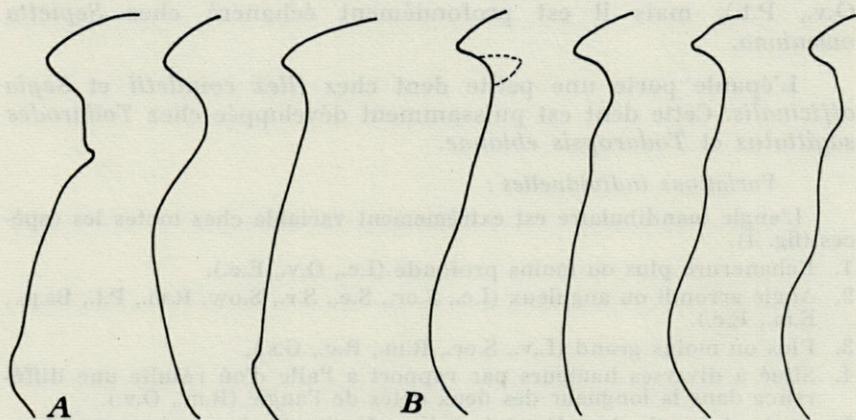


FIG. 5. — Variations individuelles de l'angle mandibulaire de la mandibule inférieure chez les Octopodes. A, *Octopus salutii*; B, *Bathypolypus sponsalis*.

4. L'aile

L'aile de la mandibule inférieure est beaucoup plus importante que celle de la supérieure. Du côté dorsal, elle dépasse largement les parois latérales. Elle est souvent resserrée à la hauteur de l'angle mandibulaire et de l'épaule puisque son bord postérieur est légèrement vouté.

L'extrémité de l'aile est le plus souvent arrondie, parfois pointue (O.v.), anguleuse (S.or.) ou presque circulaire (T.s., B.sp.).

Variations individuelles :

1. Largeur différente (L.v.).
2. Echancres sur le bord postérieur (S.e.).
3. Différentes formes de l'extrémité (S.or., S.ov., O.s., P.t.).

5. Les parois latérales

Très courtes chez les Ommatostéphidés, les parois latérales sont longues et basses chez les Octopodes. Elles sont munies, chez certains Octopodes, d'une arête latérale qui se dirige, obliquement, vers le bord postérieur.

La crête, toujours dure, n'est pas détachée des parois ou peu détachée seulement. Cependant, chez *Todarodes sagittatus*, *Todaropsis eblanae* et *Alloteuthis media*, elle en est séparée par une arête latérale. Une échancrure plus ou moins profonde existe à son extrémité postérieure d'où prennent naissance les bords postérieurs qui se dirigent en direction dorsale. Chez *Loligo vulgaris*, *Illex coindetii* et *Rossia caroli*, ces bords sont très finement étirés.

Variations individuelles :

1. Nombre changeant (0-2) d'arêtes et de concavités latérales (P.t., E.m., E.c.).
2. Crête légèrement saillante dans l'échancrure entre les deux parois (R.m., O.v., E.c.).
3. Variabilité de forme du bord postérieur (A.m., S.r., S.ov., O.v., B.sp., E.c.).

Parmi les plusieurs centaines de mandibules examinées, nous n'avons trouvé qu'une seule déformée (fig. 6). Il est, à priori, inconcevable d'extraire des animaux récoltés des becs gravement déformés. L'animal, incapable de se nourrir, serait voué à une mort certaine.

B. Pigmentation

La pigmentation des mandibules est dans une large mesure spécifique mais elle ne permet pas, à elle seule, de déterminer une espèce avec certitude.

On peut distinguer des espèces fortement, moyennement (L.v., S.r., S.ow.) ou faiblement (A.m.) pigmentées.

A l'exception des becs uniformément colorés et souvent opaques (S.o., S.e., O.v., O.s., B.sp.), le capuchon, c'est-à-dire, la partie dure, est toujours plus fortement pigmenté que les parois latérales qui sont plus molles. La plus haute concentration de pigment se trouve dans les parties mordantes. Chez les Architeuthacés et *Alloteuthis media*, seul le bord inférieur du rostre est pigmenté.

Chez *Alloteuthis media* et *Todarodes sagittatus*, les parois latérales de la mandibule inférieure sont plus foncées que celles de la mandibule supérieure, particulièrement chez les jeunes animaux.

La crête est souvent plus fortement pigmentée que les parois (Ommatostéphidés, S.ow.), mais chez *Octopus salutii*, elle est plus claire.

La diminution régulière de la concentration du pigment (« Pigmentgefälle ») en direction antéro-postérieure sur les parois, en direction ventro-dorsale sur l'aile de la mandibule inférieure, n'existe pas, ou dans une faible mesure seulement, sur les becs très foncés.

Des stries d'accroissement dues à un apport de pigment sont bien visibles chez *Todarodes sagittatus* et *Eledone cirrosa*.

Toute la mandibule, à l'exception de la partie mordante, est bordée d'une zone claire. Cette zone est large chez les Loliginacés, *Sepia orbignyana*, *Sepietta oweniana*, *Rossia caroli* et les deux espèces du genre *Eledone*, étroite chez *Sepia officinalis* et *S. elegans*, *Rossia macrosoma*, *Octopus vulgaris* et *O. salutii* et *Pteroctopus tetracirrhus*. Mais il existe également des mandibules sans bandes claires.

La zone intermédiaire entre la zone obscure et la zone claire est souvent efflochée, notamment sur les parois (R.c., les deux Elédones). Sur l'aile de la mandibule inférieure d'*Octopus vulgaris*, elle est parcourue par de véritables cordons de pigment très foncé.

Chez les Octopodes, il y a une large zone claire sur le bord ventral de la paroi latérale de la mandibule supérieure. De même, l'extrémité de l'aile de leur mandibule supérieure est toujours dépourvue de pigment.

Chez *Alloteuthis media*, la paroi latérale de la mandibule supérieure ne montre souvent pas trace de pigment.

Les limites de la zone pigmentée sur l'aile de la mandibule inférieure sont très variables d'une espèce à l'autre, elles peuvent revêtir une assez grande importance taxonomique :

1. La limite de la zone obscure suit plus ou moins les bords de l'aile; chez *Rossia macrosoma*, *Pteroctopus tetracirrhus* et *Eledone cirrosa*, le pigment est étalé sur la presque totalité de l'aile.

2. A la hauteur de l'angle mandibulaire, la zone pigmentée se rétrécit en direction antérieure, donnant ainsi naissance, sur le bord postérieur de l'aile, à un triangle clair (L.v., S.o., O.s.).

3. La partie libre de l'aile est presque entièrement claire comme chez *Alloteuthis media*, *Sepiolo robusta* et *Sepietta oweniana*. Chez *Eledone moschata*, la limite entre les zones obscure et claire s'étire, obliquement, de la partie libre de l'aile vers le crochet.

Il est important de noter que la limite de la zone pigmentée est relativement indépendante de la forme des mandibules. En effet, la pigmentation des parois latérales peut ne pas suivre les contours de celles-ci. De même, le passage de l'aile dans les parois n'influence pas la limite de la zone pigmentée.

Variations individuelles (Fig. 6)

Il faut distinguer strictement les variations que l'on peut observer chez les individus de la même taille d'une espèce et les changements qui interviennent au cours de la croissance.

Le degré de variabilité diffère d'une espèce à l'autre. Il est faible chez *Illex coindetii*, *Rossia macrosoma*, *Octopus salutii*, *Bathypolypus sponsalis* et les deux Elédones.

1. Variations de la couleur

Les variations que nous allons décrire maintenant, répétons-le, ne dépendent pas de l'âge, ni d'ailleurs du sexe de l'animal (tabl. 3, 4, 5; fig. 11).

Le nombre des principales couleurs que nous avons observées chez les 18 espèces, est indiqué dans le tableau 3 (3^e rangée de droite). Une seule espèce, *Alloteuthis media*, dispose de trois couleurs, chez la majorité, il y en a deux, chez les Ommatostrophidés, *Sepia orbignyana* et *Sepiolo robusta* une seule.

Si chez certaines espèces, les mandibules portent distinctement l'une ou l'autre des couleurs, chez d'autres, par contre, des couleurs intermédiaires se trouvent assez fréquemment. Tel est le cas de *Sepia officinalis*, *Octopus vulgaris* et *Octopus salutii*.

Les trois espèces du genre *Sepia* se distinguent entre elles par une différence de la richesse de couleur de leurs mandibules. Chez *Sepia orbignyana*, il n'y a qu'une seule couleur. Chez *Sepia elegans*, il en existe deux, très différentes, mais il faut préciser que le capuchon est toujours brun. Chez *Sepia officinalis* finalement, on trouve entre le brun rougeâtre, qui est fréquent, toutes les couleurs intermédiaires jusqu'au brun noirâtre qui est bien plus rare.

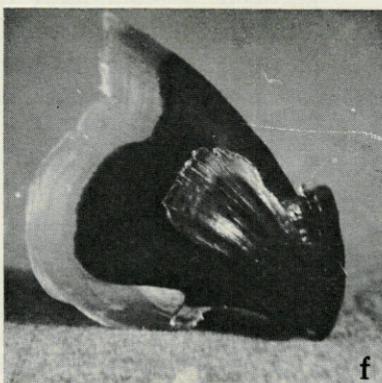
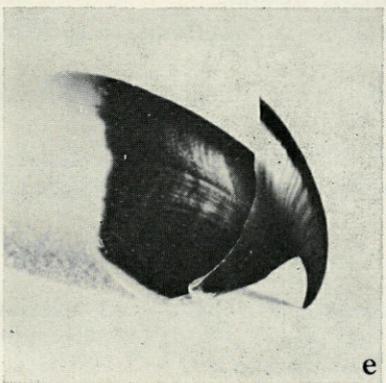
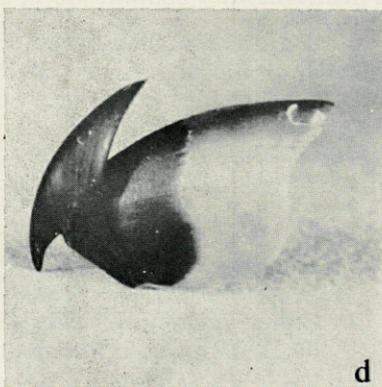
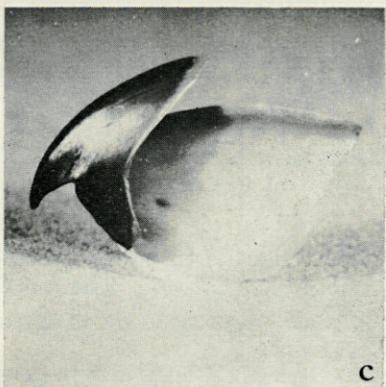
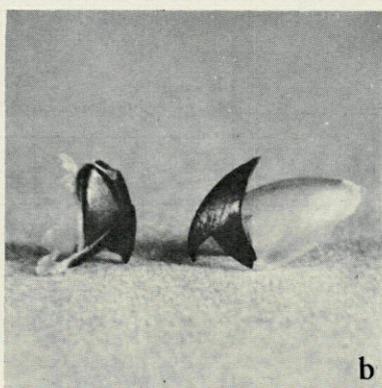
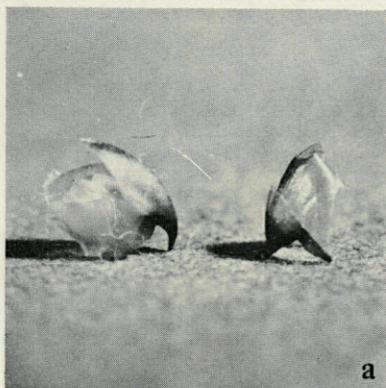
Les qualités des différentes couleurs ainsi que leur relative fréquence sont indiquées dans le tableau 4. On notera que chez *Rossia macrosoma*, les mandibules brun foncées sont extrêmement rares alors que chez l'espèce très voisine, *Rossia caroli*, ce sont au contraire les becs brun-rougeâtres qui ne se trouvent que chez quelques exemplaires. Il en est est de même pour *Eledone moschata* et *Eledone cirrosa*. Chez l'une, les mandibules brun foncées se trouvent plus fréquemment, chez l'autre, les mandibules rougeâtres dominent.

TABLEAU 4
Variations de couleur et leurs fréquences relatives

espèces	couleurs		fréquence relative	
<i>Loligo vulgaris</i>	rouge	brun	61	39
<i>Alloteuthis media</i>	brun jaunâtre	rouge noirâtre	56	30 14
	brun foncé			
<i>Sepia elegans</i>	brun	gris noirâtre	54	46
<i>Rossia macrosoma</i>	brun rougeâtre	brun noirâtre	98,6	1,4
<i>Rossia caroli</i>	brun noirâtre	brun rougeâtre	97,6	2,4
<i>Sepietta oweniana</i>	brun noirâtre	brun rougeâtre	77	23
<i>Octopus vulgaris</i>	brun rougeâtre	brun foncé	85	15
<i>Octopus salutii</i>	brun rougeâtre	brun foncé	71	29
<i>Pteroctopus tetrac.</i>	brun foncé	brun noirâtre	78	22
<i>Bathypolypus sp.</i>	brun noirâtre	brun foncé	65	35
<i>Eledone cirrosa</i>	brun rougeâtre	brun foncé	63	37
<i>Eledone moschata</i>	brun foncé	brun rougeâtre	60	40

Le tableau 5 met en évidence que chez *Loligo vulgaris* (comme d'ailleurs chez la plupart des autres espèces), les deux couleurs se rencontrent indistinctement chez les animaux juvéniles, les mâles et les femelles de toutes les tailles. Il n'y a donc pas de rapport entre la couleur des mandibules et la taille, voire l'âge de l'animal. On pourrait se demander si les mandibules rouges qui ne se trouvent que chez les femelles de grande taille, ne seraient pas caractéristique d'une race chez laquelle seules les femelles mûres auraient des mandibules d'une teinte particulière, alors que chez les mâles de cette même race, il n'existerait pas de relation entre le degré de maturation sexuelle et la couleur des becs.

Fig. 6. — Variations de pigmentation et mandibules tératologiques. A, *Alloteuthis media*, variation brun-jaunâtre claire; B, *Alloteuthis media*, variation rouge-noirâtre; C, *Loligo vulgaris*, variation rouge claire (avec tache de pigment très foncée); D, *Loligo vulgaris*, variation rouge foncée; E, *Rossia macrosoma*, mandibule supérieure portant des crêtes fortement pigmentées sur la paroi latérale; F, *Eledone cirrosa*, mandibule supérieure portant une excroissance sur le capuchon.



Mais il est plus probable que l'absence de jeunes femelles aux mandibules rouges soit due à un manque de matériel qui, en effet, n'est pas très abondant pour cette espèce.

TABLEAU 5
Variations de couleur chez *Loligo vulgaris*

couleurs	longueur dorsale du manteau en mm (maxima et minima)		
	animaux juvéniles	mâles	femelles
rouge	56 - 95	121 - 252	195 - 255
brun	60 - 93	61 - 205	89 - 270

Chez plusieurs espèces on peut observer en outre des variations dans l'intensité de la pigmentation; celles-ci sont également indépendantes de l'âge et du sexe des animaux.

2. Variations de l'étendue de la zone pigmentée

C'est avant tout la largeur de la zone claire de la paroi latérale de la mandibule supérieure et de l'aile de la mandibule inférieure qui est susceptible de varier.

Voici ci-dessous quelques exemples de variations que nous avons trouvées plusieurs fois (ex. 1, 5, 6) ou constatées une seule fois (ex. 2, 3, 4).

1. Limite inférieure de la zone pigmentée de la paroi latérale de la mandibule supérieure concave ou convexe (O.s.).
2. Bande diagonale claire dans la zone pigmentée de la paroi de la mandibule inférieure (O.v.).
3. Triangle clair dans la partie postérieure pigmentée de la paroi de la mandibule inférieure (E.m.).
4. Zone très foncée sur la paroi de la mandibule inférieure (P.t.).
5. Crête de la mandibule inférieure avec deux lignes foncées (A.m.).
6. Zone pigmentée de l'aile de la mandibule inférieure séparée de la zone claire par une bande de gros grains de pigment très foncé (S.o.).

3. Les cas tératologiques

La distribution perturbée du pigment est toujours en relation avec un processus de chitinisation dérégulé. Il s'agit, en effet, des parties fortement épaissies. Nous avons trouvé :

1. Des points plus ou moins nombreux, bien plus foncés que leur entourage, sur le capuchon de la mandibule supérieure

- (A.m., T.s.), sur la paroi de la mandibule inférieure (T.s., L.v., A.m., S.e.; fig. 6).
2. Des taches plus grandes sur la paroi de la mandibule supérieure (S.o.), sur celle de la mandibule inférieure (T.s., L.v., S.o., S.r., S.ow.) et sur l'aile de la mandibule inférieure (L.v., S.e.).
 3. Plus rarement des stries assez larges sur la mandibule supérieure (R.c.) ou sur la mandibule inférieure (S.or., R.c.; fig. 6).

2. LES MODIFICATIONS ONTOGÉNIQUES

Le présent chapitre traitera des modifications subies par les mandibules au cours de la croissance.

A. Morphologie

Les modifications sont peu importantes chez les Décapodes. Elles s'expriment, en premier lieu, par un changement des dimensions relatives des différentes parties des mandibules. Nous y reviendrons dans le chapitre traitant des dimensions et de la croissance relatives.

La dent de l'épaule de la mandibule inférieure des Ommatostréphidés est libre chez les jeunes individus; alors que chez les plus âgés, elle s'intègre plus ou moins à l'aile (fig. 7).

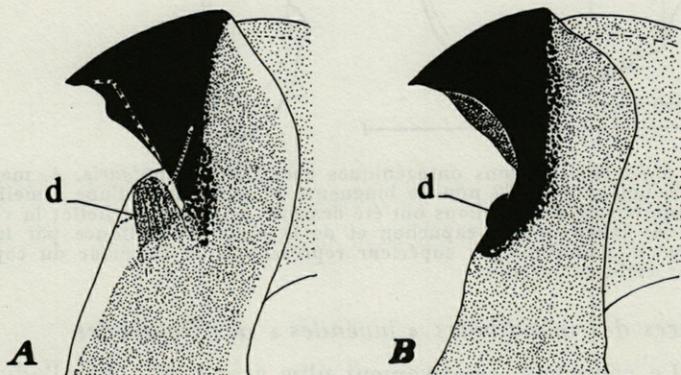


FIG. 7. — Modifications ontogéniques chez *Illex coindetii*. La dent (d) de la mandibule inférieure, libre chez les jeunes exemplaires, s'intègre à l'épaule chez les individus plus âgés. A, mandibule d'une femelle de 172 mm; B, mandibule d'une femelle de 225 mm de longueur dorsale du manteau.

Chez les Octopodes par contre, les modifications qui se produisent au cours de la croissance, sont très importantes (figs. 8 et 9). Ce fait avait déjà été constaté par NAEF pour *Octopus vulgaris*. Cependant, *Bathypolypus sponsalis* fait exception à cette règle. En effet, les mandibules des *Bathypolypus* adultes possèdent toujours les caractères typiques des mandibules juvéniles.

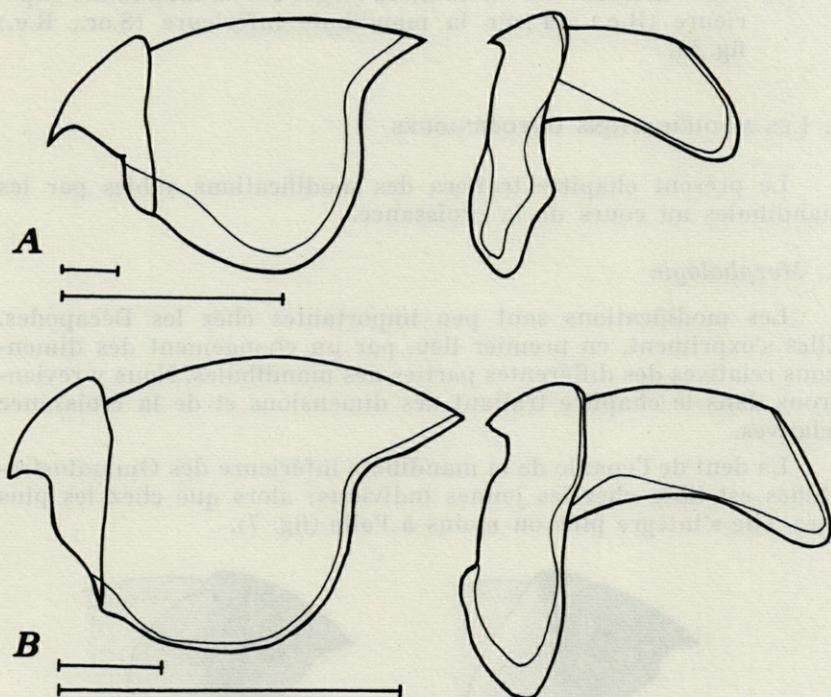


FIG. 8. — Modifications ontogéniques chez *Octopus vulgaris*. A, mandibule d'un mâle non mûr de 82 mm de longueur; B, mandibule d'une femelle mûre de 155 mm. Les deux capuchons ont été dessinés à la même échelle; la véritable relation des longueurs du capuchon et de la crête est indiquée par les deux traits sous la mandibule, le supérieur représentant la longueur du capuchon, l'inférieur celle de la crête.

Caractères des mandibules « juvéniles » des Octopodes

1. Le capuchon, relativement plus grand que chez l'adulte, se présente sous la forme d'un triangle isocèle, le capuchon des adultes étant plus haut que large.

2. Dorsalement, en arrière du capuchon, les parois latérales de la mandibule supérieure peuvent être légèrement creusées sur leurs faces médianes (O.s., E.c.).

3. Le rostre qui, chez *Octopus vulgaris* est bien plus pointu que chez les adultes, rejoint directement les parois, en ligne oblique, en se dirigeant vers l'extrémité postérieure, sans former une épaule.

4. L'aile de la mandibule inférieure, très large par rapport à la paroi (O.s.), ne dépasse celle-ci que de très peu. L'échancrure médiane entre les deux parois est à peine indiquée.

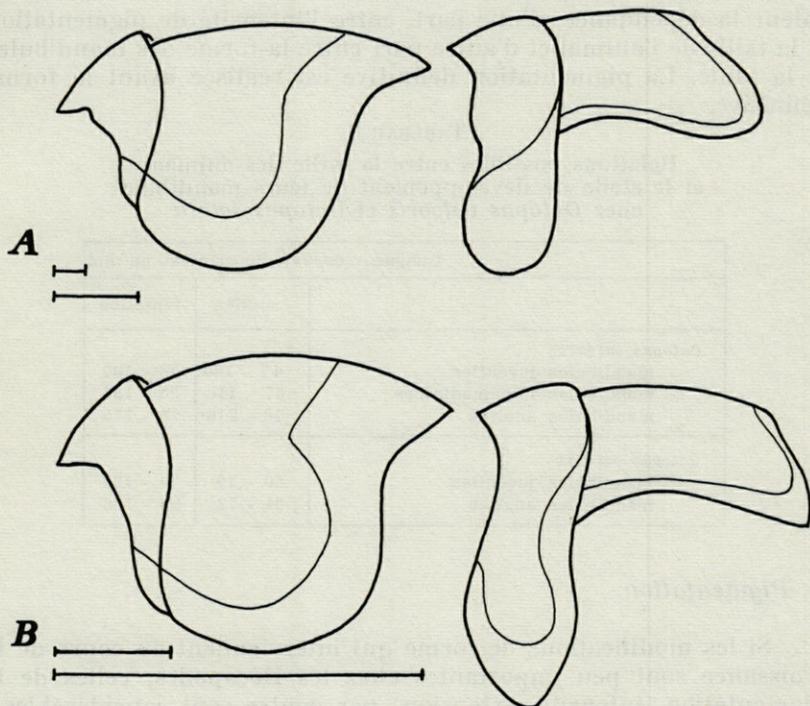


FIG. 9. — Modifications ontogéniques chez *Eledone cirrosa*. A, mandibule d'un animal juvénile de 22 mm; B, mandibule d'une femelle de 91 mm. La véritable relation des longueurs du capuchon et de la crête est indiquée par les deux traits (voir fig. 8).

5. Les mandibules sont nettement moins dures que chez les adultes, en particulier chez les deux espèces du genre *Eledone*.

Modifications ontogéniques

Les ailes et la paroi latérale acquièrent leur forme définitive avant l'épaule qui, elle, se développe tardivement.

A l'intérieur d'une espèce, la forme définitive ou adulte des mandibules est atteinte à des tailles, voire à un âge, assez variables. Le tableau 6 démontre la dépendance peu stricte de la formation

des mandibules adultes de la taille des animaux (*Octopus vulgaris* et *Octopus salutii*). Les résultats obtenus pour les autres Octopodidés examinés, à l'exception de *Bathypolypus sponsalis*, s'accordent avec les observations notées dans le tableau 6. La forme définitive est acquise à une longueur dorsale du manteau de plus ou moins 100 mm; les variations individuelles sont très importantes. Pour un autre Octopodidé, *Eledone cirrosa*, la figure 11 met en valeur la dépendance, d'une part, entre l'intensité de pigmentation et la taille de l'animal et d'autre part entre la forme des mandibules et la taille. La pigmentation définitive est réalisée avant la forme définitive.

TABLEAU 6
Relations possibles entre la taille des animaux
et le stade de développement de leurs mandibules
chez *Octopus vulgaris* et *Octopus salutii*

Longueur dorsale du manteau en mm		
	mâles	féelles
<i>Octopus vulgaris</i>		
mandibules juvéniles	47 - 100	68 - 100
mandibules intermédiaires	67 - 140	55 - 155
mandibules adultes	78 - 210	74 - 175
<i>Octopus salutii</i>		
mandibules juvéniles	50 - 78	70 - 125
mandibules adultes	54 - 72	85 - 108

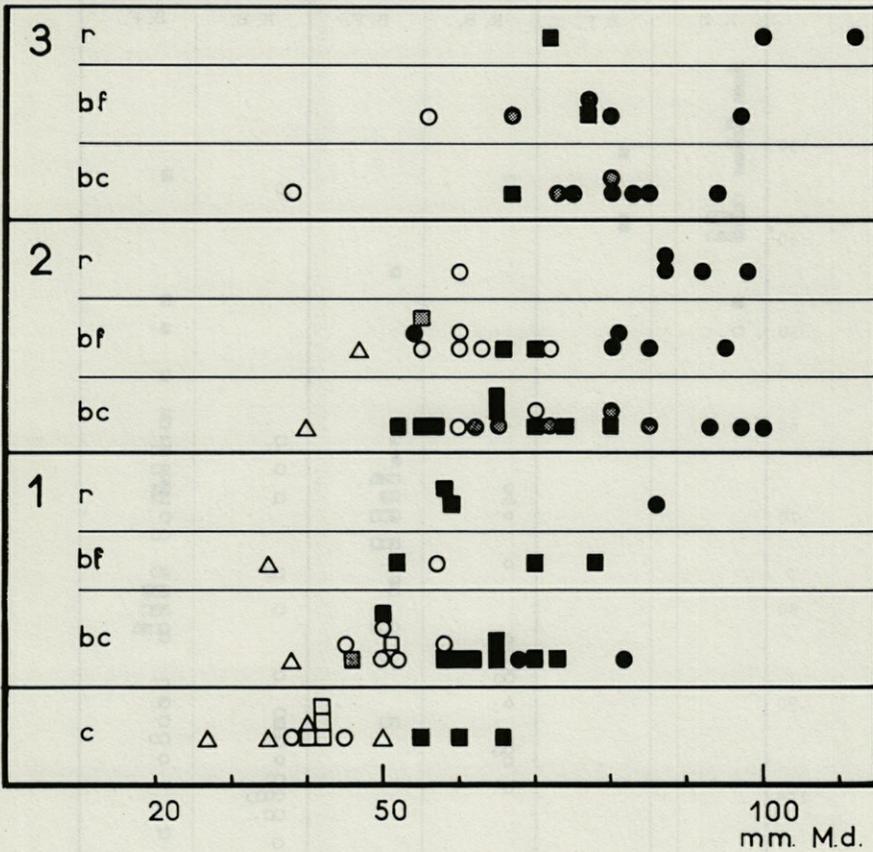
B. Pigmentation

Si les modifications de forme qui interviennent au cours de la croissance sont peu importantes chez les Décapodes, celles de la pigmentation (intensité, extension) par contre sont considérables.

La théorie de CLARKE, postulant que les différents stades de croissance sont caractérisés par diverses intensités et extensions de pigment, est confirmée par nos observations. Toutefois, l'importance des modifications varie d'une espèce à l'autre. Chez *Rossia caroli* et *Sepietta oweniana* p. ex., les relations entre l'intensité de la couleur et l'âge ne sont pas strictes; cependant, les mandibules très foncées appartiennent toujours à des animaux de grande taille.

Modifications ontogéniques

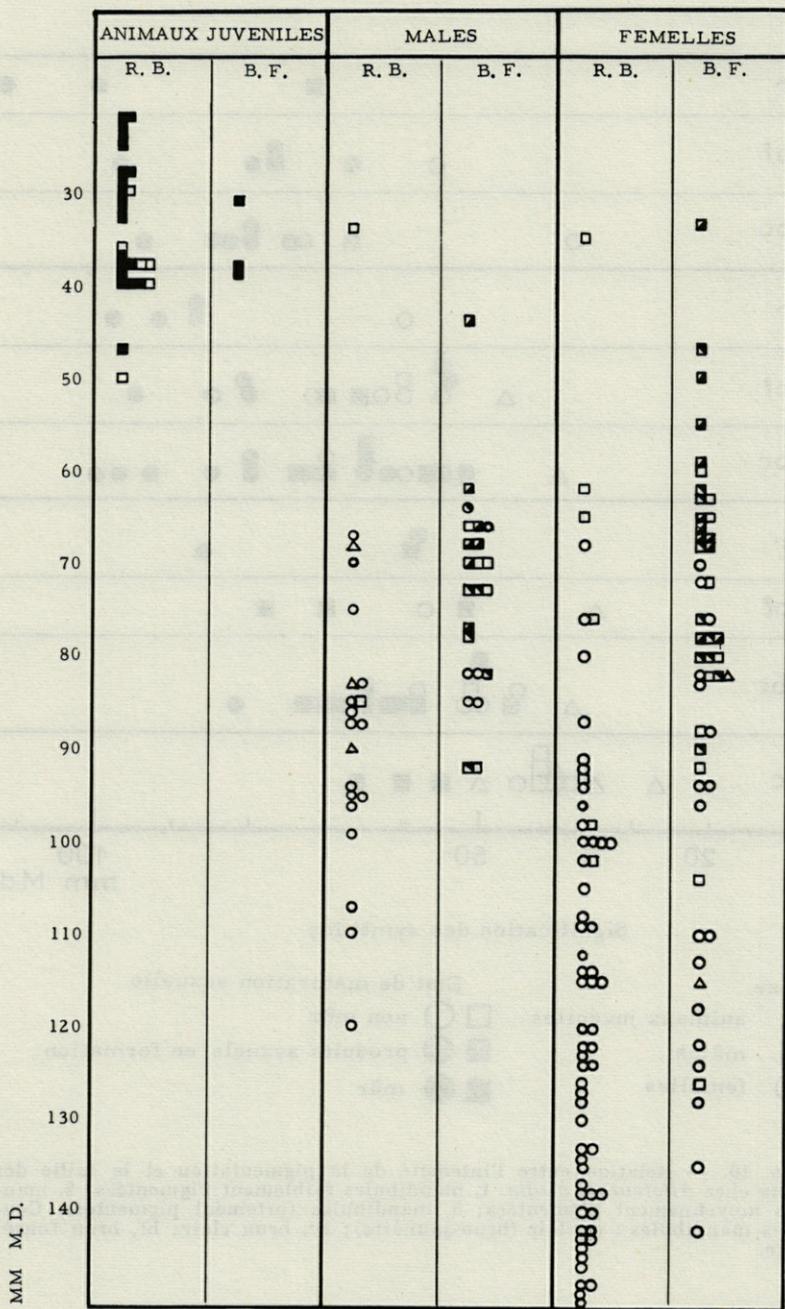
1. Chez beaucoup d'espèces, les mandibules des animaux adultes sont plus fortement colorées que celles des jeunes (I.c., L.v., A.m., S.or., S.e., R.m., O.v., P.t., E.m., E.c.); les becs des très jeunes individus sont souvent à peine colorés. (*Loligo vulgaris*



Signification des symboles

- | Sexe | | Etat de maturation sexuelle | |
|------|-------------------|-----------------------------|-------------------------------|
| △ | animaux juvéniles | □ ○ | non mûr |
| □ | mâles | ▣ ● | produits sexuels en formation |
| ○ | femelles | ■ ● | mûr |

FIG. 10. — Relation entre l'intensité de la pigmentation et la taille des animaux chez *Alloteuthis media*. 1, mandibules faiblement pigmentées; 2, mandibules moyennement pigmentées; 3, mandibules fortement pigmentées. Couleur des mandibules : c, clair (brun-jaunâtre); bc, brun clair; bf, brun foncé; r, rouge.



jusqu'à 110 mm de longueur dorsale du manteau, *Alloteuthis media* et *Sepia orbignyana* jusqu'à 50 mm). Une exception cependant : les mandibules rougeâtres des jeunes *Loligo vulgaris* (jusqu'à 150 mm) sont plus fortement pigmentées que celles des animaux plus grands.

2. Les mandibules des jeunes animaux sont souvent bordées d'une large bande claire (Ommatostéphidés, *Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis* et *S. elegans*, *Rossia macrosoma*, Octopodidés sauf *Bathypolypus sponsalis*), en particulier les parois latérales de la mandibule supérieure et l'aile de la mandibule inférieure. Chez *Todarodes sagittatus* et *Loligo vulgaris*, des taches qui sont d'abord isolées, s'étendent progressivement pour se confondre avec le pigment du capuchon (fig. 12). Chez les Sepidés, le pigment est réparti de façon égale relativement tôt, fait que NAEF avait déjà remarqué.

3. La crête de la mandibule inférieure des très jeunes *Eledone cirrosa* possède souvent une courte ligne sombre.

Voici quelques exemples qui vont illustrer les modifications énoncées ci-dessus.

1. Intensité de la pigmentation

a. *Alloteuthis media*. La figure 10 démontre la relation entre l'intensité de la pigmentation et la taille des animaux. Les mandibules ont été classées selon leur couleur : brun clair, brun foncé et rouge. Trois degrés d'intensité de pigmentation ont été distingués : faiblement, moyennement et fortement pigmenté. Mâles, femelles et animaux juvéniles ont été considérés séparément. Le stade de la maturation sexuelle est indiqué (animaux non mûrs, produits sexuels en formation, animaux mûrs). Les grands animaux, ou les

FIG. 11. — Relation entre l'intensité de pigmentation, la morphologie des mandibules et la taille des animaux chez *Eledone cirrosa*. Couleur des mandibules : R.B., rouge brunâtre; B.F., brun foncé.

Signification des symboles

Intensité de pigmentation	Morphologie des mandibules
■ ● très faible	□ mandibules juvéniles
▣ ● faible	◁ mandibules en transformation
▤ ● moyenne	○ mandibules adultes
□ ○ forte	

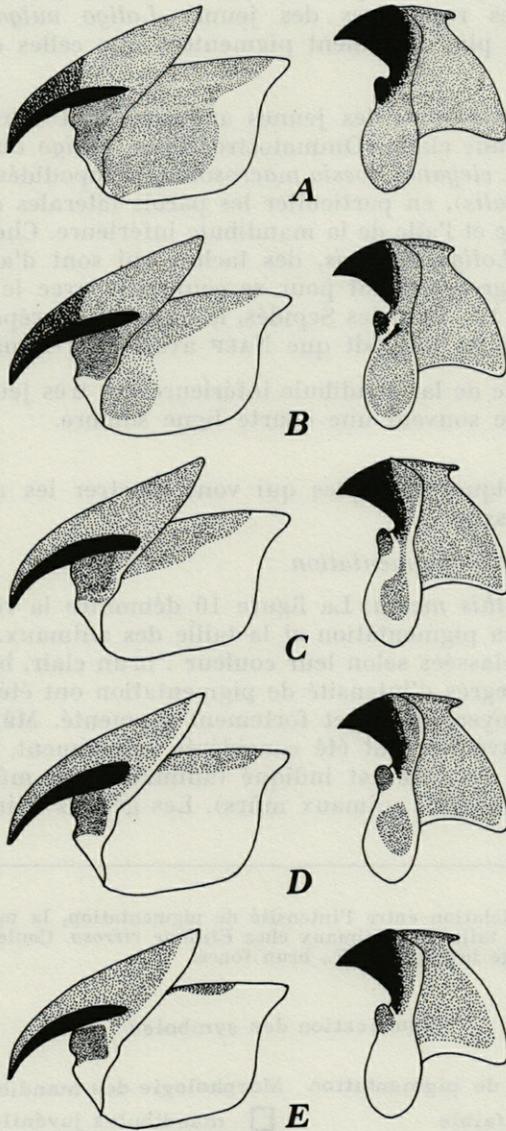


FIG. 12. — Différents stades de l'extension du pigment chez *Todarodes sagittatus*. A représentant le stade le plus fortement pigmenté, E le plus faiblement pigmenté.

animaux plus âgés, ont incontestablement des mandibules plus foncées. Une relation entre le degré de la maturation sexuelle et l'intensité de pigmentation telle qu'elle avait été constatée pour certaines espèces par CLARKE, n'a pas pu être mise en évidence pour *Alloteuthis media*. Il semble, en effet, que cette relation n'existe que dans la mesure où les grands animaux ont plus de chance d'être mûrs que les petits.

b. *Eledone cirrosa*. Pour cette espèce, la relation entre l'intensité de la pigmentation et l'âge des animaux est démontrée par la figure 11. Nous avons distingué 4 degrés d'intensité qui sont bien visibles pour les mandibules de couleur brun foncée, mais assez difficiles à discerner chez les brun rougeâtres. Là encore, les mandibules des jeunes animaux sont plus claires que celles des animaux plus âgés. Répétons que la qualité de couleur, contrairement à ce qui se passe pour son intensité, ne dépend pas de l'âge.

La pigmentation et la différenciation de la forme des mandibules d'*Eledone cirrosa* sont liées, les deux processus se déroulent parallèlement, mais le premier est achevé avant le second.

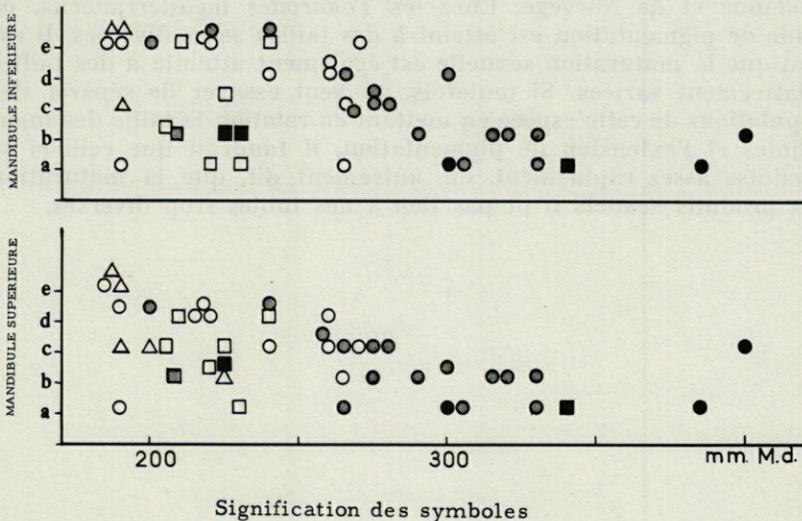


FIG. 13. — Relation entre les différents stades d'extension du pigment et la taille chez *Todarodes sagittatus*.

2. Extension de la pigmentation

a. *Todarodes sagittatus*. Nous avons distingué 5 stades d'extension de la pigmentation, A étant le stade le plus vastement pigmenté, E le plus pauvrement (fig. 12). Ces 5 stades ont été mis en relation avec d'une part la longueur des animaux (séparément pour les deux sexes) et d'autre part avec l'état de maturation sexuelle (fig. 13). Si les mandibules les plus claires appartiennent toujours à des animaux de petite taille, les becs plus pigmentés ou même très foncés se trouvent également, mais en moins grand nombre, chez les petits individus.

CLARKE avait constaté que le début (onset) de la maturation sexuelle correspond au stade d'extension de pigmentation intermédiaire. Ce stade doit être l'équivalent de notre stade C, et c'est effectivement là que l'on trouve une grande partie des animaux dont les produits sexuels sont en formation.

D'autre part, CLARKE avait trouvé que chez les *Todarodes sagittatus* de Madère, les mandibules deviennent plus foncées à une taille inférieure à celle des mandibules des animaux de la Mer d'Islande et de Norvège. Chez les *Todarodes* méditerranéens, ce stade de pigmentation est atteint à des tailles assez diverses. Il est vrai que la maturation sexuelle est également atteinte à des tailles relativement variées. Si toutefois, on veut essayer de séparer des populations de cette espèce en mettant en relation la taille des mandibules et l'extension de pigmentation, il faudrait que celle-ci se produise assez rapidement, ou, autrement dit, que la maturation des produits sexuels n'ait pas lieu à des tailles trop diverses.

3. CLÉ DE DÉTERMINATION DE 18 CÉPHALOPODES MÉDITERRANÉENS

Cette clé est uniquement basée sur des caractères morphologiques; elle ne tient pas compte des dimensions et de la croissance relatives des mandibules.

Les principaux caractères, énumérés en premier, sont complétés, dans la mesure du possible, par des caractères secondaires qui pourront faciliter, dans certains cas, la détermination d'une espèce.

- A Capuchon de la mandibule supérieure très grand par rapport aux parois latérales et s'élevant, dorsalement, loin au-dessus d'elles :

D E C A P O D A

- angle postérieur de la mandibule supérieure le plus souvent présent,
- aile de la mandibule supérieure ne descendant pas aussi bas que les parois latérales, celles-ci possédant donc un bord antérieur libre,
- angle mandibulaire de la mandibule inférieure bien entaillé,
- parois latérales de la mandibule inférieure relativement courtes et hautes.

- B Capuchon de la mandibule supérieure petit par rapport aux parois latérales, ne s'élevant que peu au-dessus d'elles ou se serrant contre elles :

O C T O P O D A

- angle postérieur de la mandibule supérieure manquant, bord postérieur du capuchon saillant,
- pas de bord antérieur libre des parois latérales de la mandibule supérieure, l'aile descendant aussi bas qu'elles,
- parois latérales de la mandibule inférieure longues et étroites.

A. D E C A P O D A

1. Parois latérales, en particulier celles de la mandibule supérieure avec une large zone claire. Jamais de pigmentation dense donnant une couleur brun-foncé, parois donc jamais opaques.

11. Parois latérales de la mandibule inférieure très courtes et hautes

— Rostre de la mandibule supérieure avec une zone de pigmentation fusiforme extrêmement dense, à la limite postérieure tranchante (cette limite s'estompe chez les très grands exemplaires dont la longueur de la crête dépasse 40 mm).

111. Bord inférieur du rostre de la mandibule supérieure relativement droit. Angle mandibulaire atteignant presque 90° :

Todarodes sagittatus

- échancrure en forme de virgule entre le rostre de la mandibule supérieure et l'épaule,
- bord antérieur de l'épaule droit, presque vertical,
- aile et crochet de la mandibule inférieure formant un angle assez accusé,
- épaule de la mandibule inférieure avec une puissante dent.

112. Bord inférieur du rostre de la mandibule supérieure incurvé. Angle mandibulaire pointu, n'atteignant pas 90°.

1121. Bord postérieur de l'aile et crochet de la mandibule inférieure situés approximativement dans le même axe.

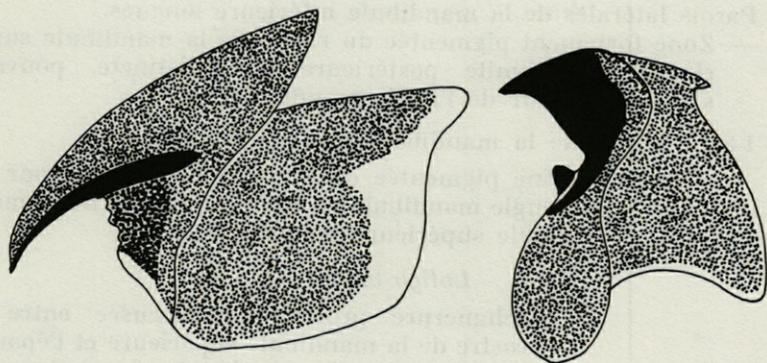
Illex coindetii

- entre le rostre de la mandibule supérieure et l'épaule souvent une échancrure arrondie assez large,
- bord postérieur du capuchon de la mandibule supérieure assez incliné,
- épaule de la mandibule inférieure avec une dent bien développée.

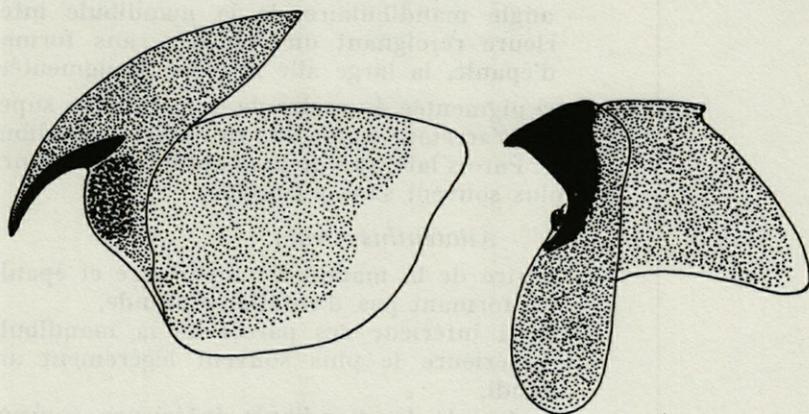
1122. Bord postérieur de l'aile et crochet de la mandibule inférieure formant un angle assez accusé :

Todaropsis eblanae

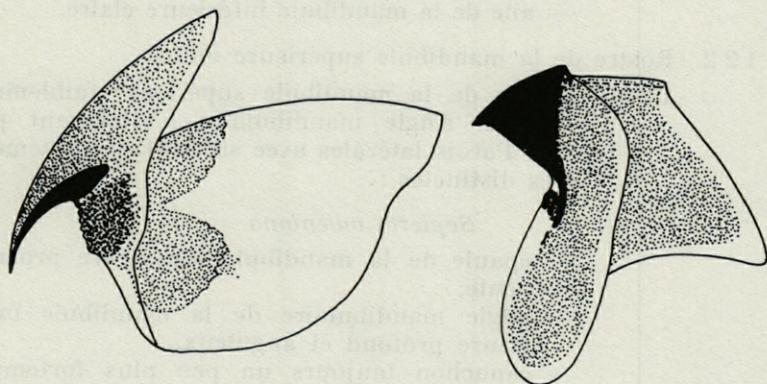
- bord postérieur du capuchon de la mandibule supérieure presque vertical,
- épaule de la mandibule inférieure avec dent.



Todarodes sagittatus



Illex coindetii



Todarodes eblanae

- 1 2. Parois latérales de la mandibule inférieure longues.
— Zone fortement pigmentée du rostre de la mandibule supérieure avec limite postérieure peu distincte, pouvant s'étendre autour de l'angle mandibulaire.

1 2 1. Rostre de la mandibule supérieure pointu.

- 1 2 1 1. Zone pigmentée du rostre s'étendant autour de l'angle mandibulaire. Parois latérales de la mandibule supérieure pigmentées :

Loligo vulgaris

- échancrure profonde et accusée entre le rostre de la mandibule supérieure et l'épaule,
- bord inférieur des parois latérales de la mandibule supérieure le plus souvent horizontal,
- angle mandibulaire de la mandibule inférieure rejoignant directement, sans former d'épaule, la large aile richement pigmentée.

- 1 2 1 2. Zone pigmentée du rostre de la mandibule supérieure s'arrêtant au-dessus de l'angle mandibulaire. Parois latérales de la mandibule supérieure le plus souvent sans pigment.

Alloteuthis media

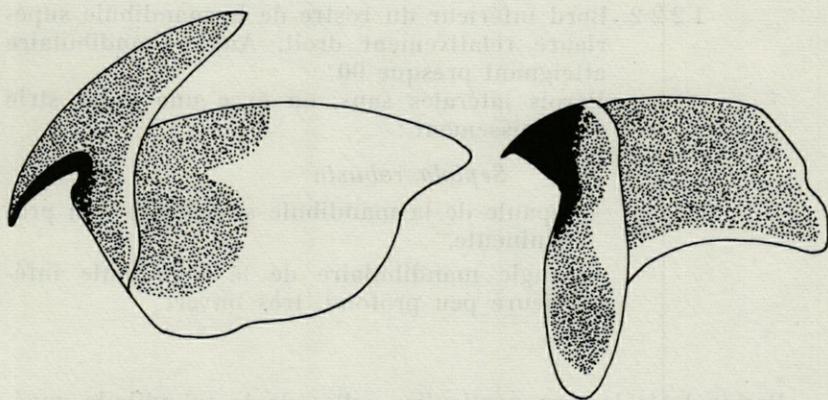
- rostre de la mandibule supérieure et épaule ne formant pas d'entaille profonde,
- bord inférieur des parois de la mandibule supérieure le plus souvent légèrement arrondi,
- rostre de la mandibule inférieure souvent avec crête épaisse (fig. 4, b),
- aile de la mandibule inférieure claire.

1 2 2. Rostre de la mandibule supérieure obtus.

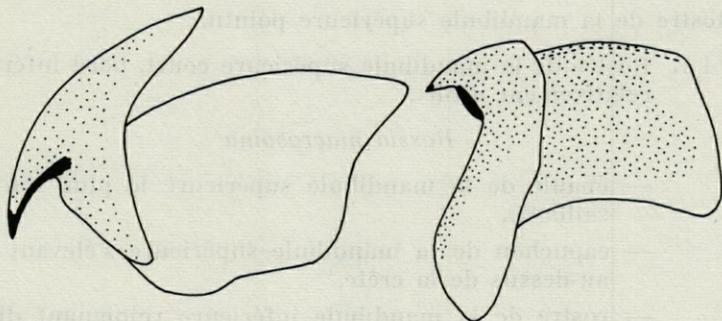
- 1 2 2 1. Rostre de la mandibule supérieure faiblement incurvé. Angle mandibulaire n'atteignant pas 90°. Parois latérales avec stries d'accroissement très distinctes :

Sepietta oweniana

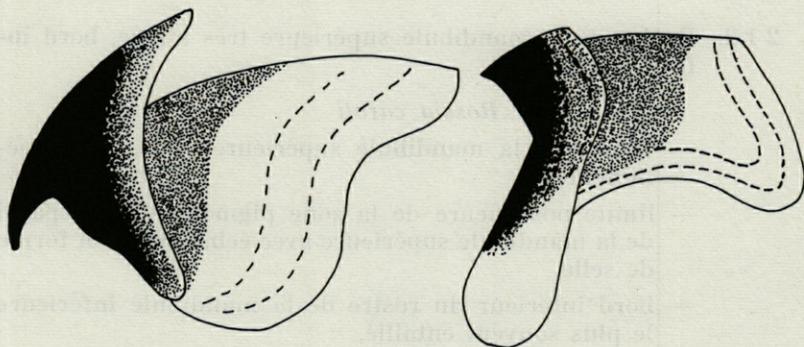
- épaule de la mandibule supérieure proéminente,
- angle mandibulaire de la mandibule inférieure profond et anguleux,
- capuchon toujours un peu plus fortement pigmenté que les parois latérales.



Loligo vulgaris



Alloteuthis media



Sepietta oweniana

- 1 2 2 2. Bord inférieur du rostre de la mandibule supérieure relativement droit. Angle mandibulaire atteignant presque 90°.
Parois latérales sans, ou avec une seule strie d'accroissement :

Sepiola robusta

- épaule de la mandibule supérieure non proéminente,
- angle mandibulaire de la mandibule inférieure peu profond, très ouvert.

2. Parois latérales, en particulier celles de la mandibule supérieure, sans large zone claire.

2 1. Rostre de la mandibule supérieure pointu.

- 2 1 1. Rostre de la mandibule supérieure court, bord inférieur relativement droit :

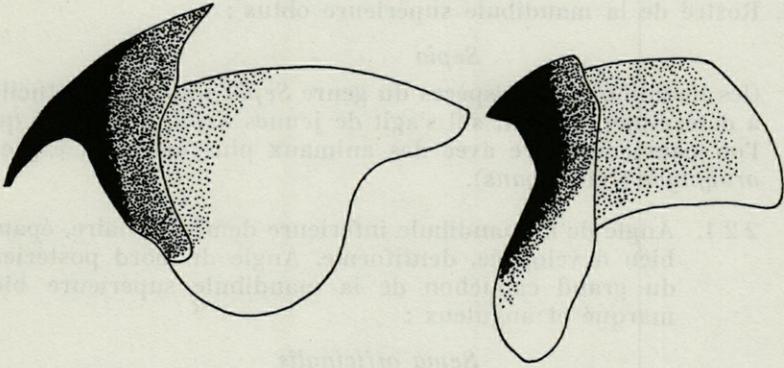
Rossia macrosoma

- épaule de la mandibule supérieure le plus souvent saillante,
- capuchon de la mandibule supérieure s'élevant peu au-dessus de la crête,
- rostre de la mandibule inférieure rejoignant directement l'angle mandibulaire,
- parois latérales avec d'étroites bandes claires.

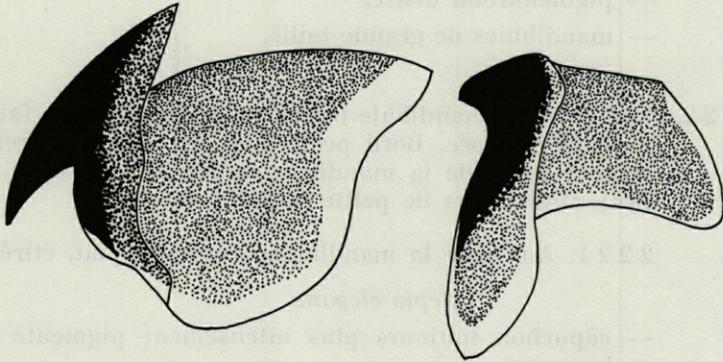
- 2 1 2. Rostre de la mandibule supérieure très mince, bord inférieur incurvé :

Rossia caroli

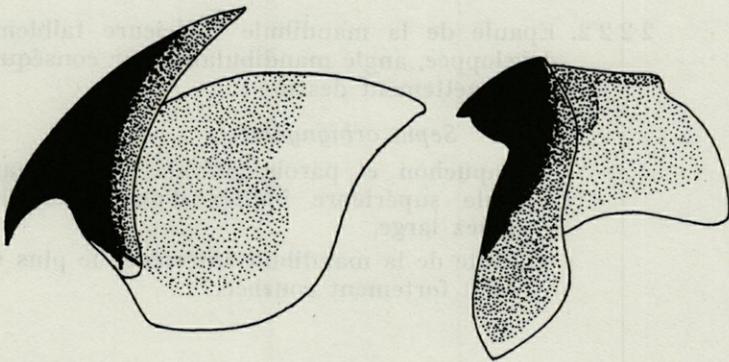
- épaule de la mandibule supérieure plate, non proéminente,
- limite postérieure de la zone pigmentée de la paroi de la mandibule supérieure avec échancrure en forme de selle,
- bord inférieur du rostre de la mandibule inférieure le plus souvent entaillé,
- large zone claire sur les parois latérales de la mandibule inférieure.



Sepiola robusta



Rossia macrosoma



Rossia caroli

2 2. Rostre de la mandibule supérieure obtus :

Sepia

(les mandibules des espèces du genre *Sepia* sont assez difficiles à déterminer, surtout s'il s'agit de jeunes *Sepia officinalis* que l'on peut confondre avec des animaux plus âgés des espèces *orbignyana* et *elegans*).

- 2 2 1. Angle de la mandibule inférieure demi-circulaire, épaule bien développée, dentiforme. Angle du bord postérieur du grand capuchon de la mandibule supérieure bien marqué et anguleux :

Sepia officinalis

- bandes claires étroites,
- pigmentation dense,
- mandibules de grande taille.

- 2 2 2. Epaule de la mandibule inférieure inexistante ou faiblement développée. Bord postérieur du capuchon (relativement petit) de la mandibule supérieure presque vertical. Mandibules de petite taille.

- 2 2 2 1. Angle de la mandibule inférieure plat, étiré :

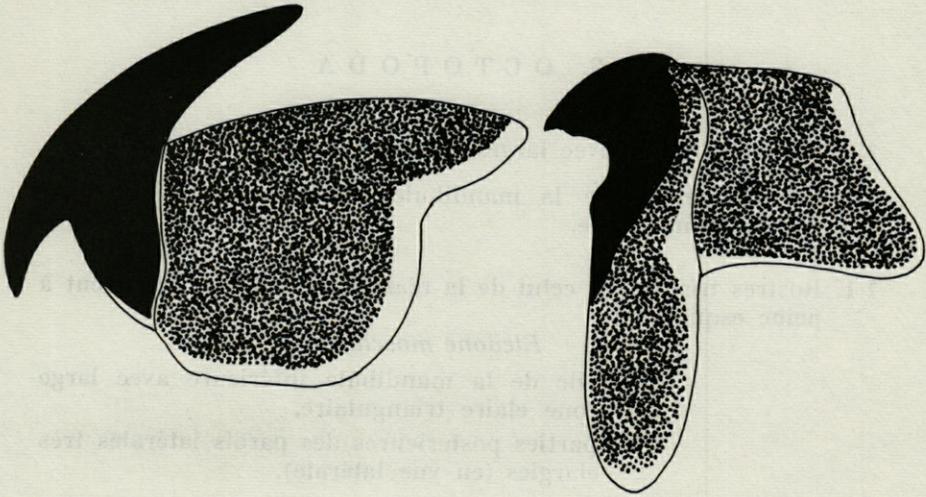
Sepia elegans

- capuchon toujours plus intensément pigmenté que les parois,
- capuchon de la mandibule supérieure sans bande claire ou avec une bande très étroite seulement.

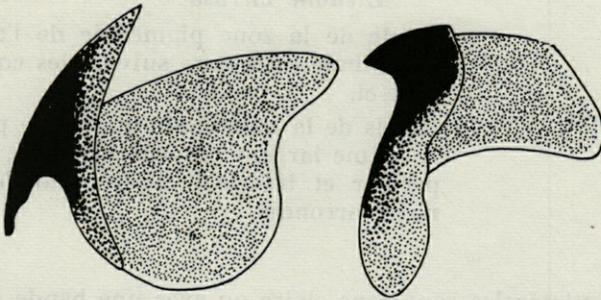
- 2 2 2 2. Epaule de la mandibule inférieure faiblement développée, angle mandibulaire, par conséquent, assez nettement dessiné :

Sepia orbignyana

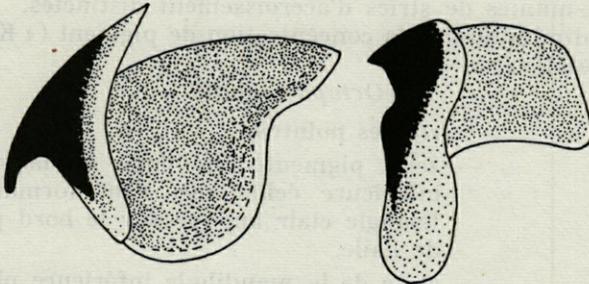
- capuchon et parois latérales de la mandibule supérieure bordés d'une zone claire assez large,
- crête de la mandibule inférieure le plus souvent fortement courbée.



Sepia officinalis



Sepia elegans



Sepia orbignyana

B. OCTOPODA

1. Parois latérales avec larges bandes claires.

Parois latérales de la mandibule supérieure très larges en section transversale.

1 1. Rostres très petits, celui de la mandibule inférieure souvent à peine esquissé :

Eledone moschata

- aile de la mandibule inférieure avec large zone claire triangulaire,
- parties postérieures des parois latérales très élargies (en vue latérale).

1 2. Rostres très distincts, formant un net angle avec l'épaule :

Eledone cirrosa

- limite de la zone pigmentée de l'aile de la mandibule inférieure suivant les contours de celle-ci,
- parois de la mandibule inférieure partout de la même largeur (en vue latérale), bords supérieur et inférieur donc parallèles, faiblement arrondis.

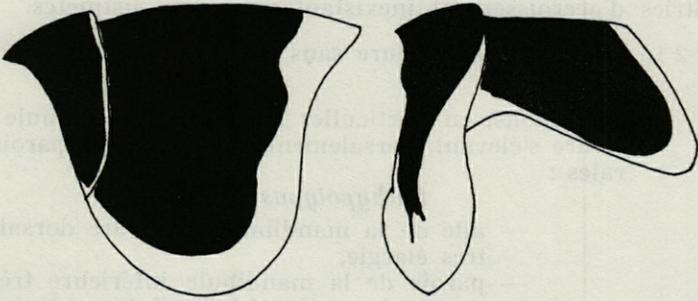
2. Parois latérales sans zone claire ou avec une bande claire très étroite seulement.

2 1. Parois munies de stries d'accroissement distinctes.

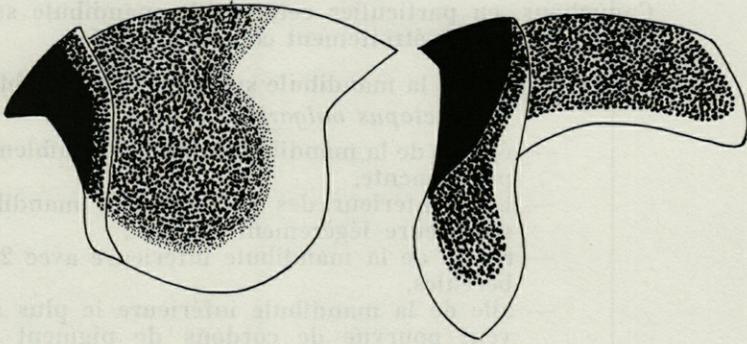
Forte diminution de la concentration de pigment (« Konzentrationsgefälle ») :

Octopus salutii

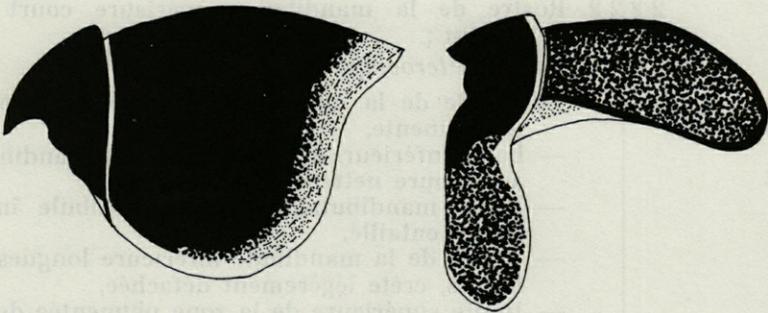
- rostres pointus,
- zone pigmentée de l'aile de la mandibule inférieure échancrée, d'où formation d'un triangle clair appuyé sur le bord postérieur de l'aile,
- crête de la mandibule inférieure plus claire, souvent avec ligne médiane très foncée.



Eledone moschata



Eledone cirrosa



Octopus salutii

2 2. Parois latérales plus ou moins uniformément pigmentées.
Stries d'accroissement inexistantes ou peu distinctes.

2 2 1. Mandibule supérieure sans épaule descendant verticalement.

Capuchons, en particulier celui de la mandibule supérieure s'élevant, dorsalement, au-dessus des parois latérales :

Bathypolypus sponsalis

- aile de la mandibule inférieure dorsalement très élargie,
- parois de la mandibule inférieure très longues et basses, seul le bord dorsal légèrement arrondi.

2 2 2. Mandibule supérieure avec épaule très étirée, descendant verticalement.

Capuchons, en particulier celui de la mandibule supérieure, se serrant étroitement contre la crête.

2 2 2 1. Rostre de la mandibule supérieure court, obtus :

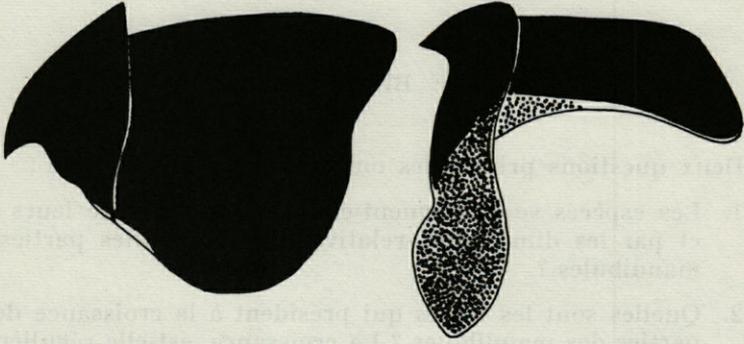
Octopus vulgaris

- épaule de la mandibule supérieure faiblement proéminente,
- bord inférieur des parois de la mandibule supérieure légèrement arrondi,
- rostre de la mandibule inférieure avec 2 tubercules,
- aile de la mandibule inférieure le plus souvent pourvue de cordons de pigment très foncé s'étalant en éventail,
- limite inférieure de la zone pigmentée des parois de la mandibule inférieure anguleuse.

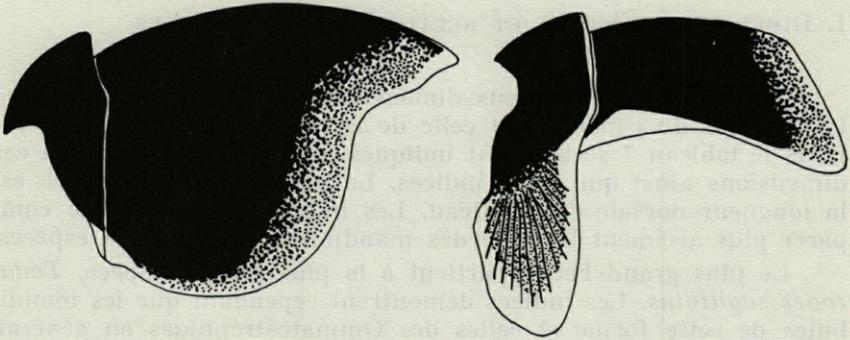
2 2 2 2. Rostre de la mandibule supérieure court et pointu :

Pteroctopus tetracirrhus

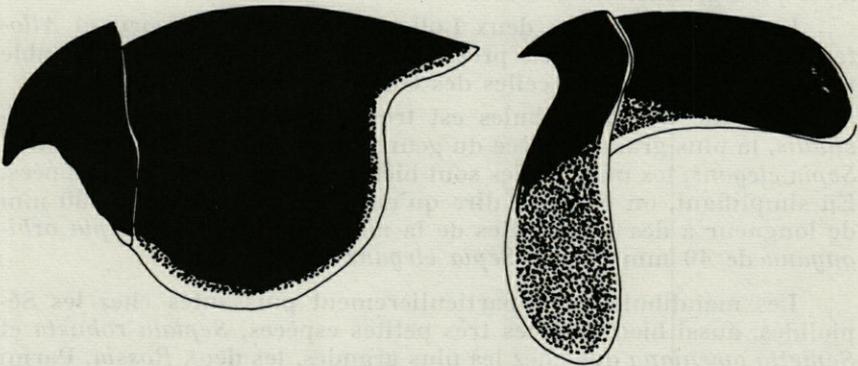
- épaule de la mandibule supérieure à peine proéminente,
- bord inférieur des parois de la mandibule supérieure nettement rond,
- angle mandibulaire de la mandibule inférieure entaillé,
- parois de la mandibule inférieure longues et basses, crête légèrement détachée,
- limite supérieure de la zone pigmentée de la mandibule inférieure droite, avec une zone de pigment clair.



Bathypolypus sponsalis



Octopus vulgaris



Pteroctopus tetracirrus

PARTIE BIOMÉTRIQUE

Deux questions principales ont retenu notre attention :

1. Les espèces se distinguent-elles par la taille de leurs becs et par les dimensions relatives des différentes parties des mandibules ?
2. Quelles sont les règles qui président à la croissance de ces parties des mandibules ? La croissance, est-elle régulière ou perturbée ?

1. DIMENSIONS ABSOLUES ET RELATIVES DES MANDIBULES

Nous avons mesuré deux dimensions pour chaque mandibule : la longueur du capuchon et celle de la crête (fig. 1; a, b, c et d). Dans le tableau 7 se trouvent indiqués les valeurs absolues de ces dimensions ainsi que leurs indices. La grandeur de référence est la longueur dorsale du manteau. Les indices permettent de comparer plus aisément la taille des mandibules des diverses espèces.

Le plus grand bec appartient à la plus grande espèce, *Todarodes sagittatus*. Les indices démontrent cependant que les mandibules de cette forme et celles des Ommatostréphidés en général, sont de taille assez modeste par rapport à la taille des animaux. Parmi les trois Ommatostréphidés examinés, *Todaropsis eblanae* a les plus grandes mandibules.

Les mandibules des deux Loliginacés, *Loligo vulgaris* et *Allo-teuthis media* sont à peu près de taille égale et dans l'ensemble un peu plus petites que celles des Ommatostréphidés.

La taille des mandibules est très importante chez *Sepia officinalis*, la plus grande espèce du genre, alors que chez la plus petite, *Sepia elegans*, les mandibules sont bien plus faiblement développées. En simplifiant, on pourrait dire qu'une *Sepia officinalis* de 30 mm de longueur a des mandibules de la même taille qu'une *Sepia orbignyana* de 40 mm et une *Sepia elegans* de 50 mm.

Les mandibules sont particulièrement puissantes chez les Sépiolidés, aussi bien chez les très petites espèces, *Sepiola robusta* et *Sepietta oweniana* que chez les plus grandes, les deux *Rossia*. Parmi les Céphalopodes que nous avons examinés, c'est cette famille qui possède les plus grandes mandibules.

TABLEAU 7
Longueur en mm et indices du capuchon et de la crête
des deux mandibules

Espèces	Sexe	M. d.	a		b		c		d	
			en mm	%	en mm	%	en mm	%	en mm	%
T. s.	♂	240	18,2	7,6	23,5	9,8	6,0	2,5	10,5	4,4
	♀	300	22,2	7,4	28,3	9,4	7,4	2,5	12,8	4,3
L. c.	♂	144	12,0	9,3	15,8	10,9	4,1	2,8	7,8	5,4
	♀	180	14,1	7,8	18,3	10,2	4,2	2,3	9,0	5,0
T. e.	♂	122	13,7	11,2	18,2	14,9	4,5	3,7	8,5	6,9
	♀	160	16,7	10,4	21,7	13,6	5,4	3,4	10,5	6,6
L. v.	juv	72	5,1	7,0	7,2	10,0	1,8	2,5	4,1	5,7
	♂	182	10,4	5,7	14,9	8,2	3,6	2,0	8,2	4,5
	♀	220	12,4	5,6	17,8	8,1	4,5	2,0	10,0	4,5
A. m.	juv	38	2,2	5,8	3,5	9,2	0,95	2,5	1,9	5,0
	♂	59	3,4	5,8	6,2	10,5	1,4	2,4	2,9	4,9
	♀	70	3,9	5,6	6,4	9,1	1,6	2,3	3,2	4,6
S. o.	♂	108	13,2	12,2	20,0	18,5	4,9	4,5	10,6	9,9
	♀	110	13,7	12,5	18,1	16,5	5,0	4,5	10,8	9,9
S. or.	♂	56	5,5	9,9	8,0	14,3	2,1	3,7	4,5	8,0
	♀	61	6,4	10,5	9,2	15,1	2,6	4,3	5,3	8,7
S. e.	♂	36	3,1	8,6	4,6	12,8	1,25	3,5	2,6	7,2
	♀	45	4,0	8,9	5,9	13,1	1,73	3,9	3,4	7,5
R. m.	♂	47	7,1	15,1	11,4	24,3	3,1	6,6	6,4	13,6
	♀	60	9,7	16,2	15,1	25,2	4,2	7,0	8,6	14,3
R. c.	♂	43	5,8	13,5	9,0	20,9	2,5	5,8	5,4	12,6
	♀	46	7,2	15,7	11,3	24,6	3,2	6,9	6,4	13,9
S. r.	♂	15	2,2	14,7	3,9	26,0	0,98	6,5	2,0	13,3
	♀	18	2,6	14,4	4,8	26,7	1,2	6,7	2,5	13,9
S. ow.	♂	24	3,2	13,3	5,4	22,5	1,4	5,8	3,0	12,5
	♀	30	4,0	13,3	6,8	22,7	1,8	6,0	3,9	13,0
O. v.	♂	116	6,8	5,9	19,2	16,6	4,9	4,2	11,5	10,0
	♀	104	6,4	6,1	17,2	16,5	4,4	4,2	10,2	9,9
O. s.	♂	69	3,7	5,4	9,7	13,8	2,4	3,5	5,4	7,8
	♀	80	4,1	5,1	10,7	13,4	2,8	3,5	6,1	7,6
P. t.	♂	92	5,4	5,9	14,8	16,1	3,7	4,0	9,4	10,2
	♀	97	5,6	5,8	15,1	15,5	3,8	3,9	9,9	10,2
B. sp.	♂	49	4,4	8,9	9,6	19,6	2,7	5,5	7,1	14,5
	♀	59	5,0	8,5	10,8	18,3	3,1	5,3	8,0	13,6
E. c.	♂	52	2,7	5,2	7,3	14,0	2,1	4,0	5,2	10,0
	♀	97	4,4	4,5	12,6	13,0	3,5	3,6	8,5	8,7
E. m.	♂	96	3,0	3,1	9,4	9,8	2,4	2,5	6,7	7,0
	♀	92	2,9	3,2	9,4	10,2	2,3	2,5	6,6	7,2

Les becs des Octopodes que l'on qualifie de prime abord de petits ne le sont point en réalité, exception faite du capuchon de la mandibule supérieure qui est faiblement développé. Il faut noter que les mandibules des Elédones, et plus précisément celles d'*Eledone moschata*, sont plus petits que ceux des autres Octopodidés. Le plus grand bec se trouve être celui de *Bathypolypus sponsalis*.

Existe-t-il des différences dans la taille des mandibules entre les deux sexes ? Il faut répondre affirmativement à cette question, en précisant toutefois que l'importance des différences varie d'une espèce à l'autre. Chez les Ommatostrophidés, les mâles ont des mandibules nettement plus puissantes que les femelles. Chez *Alloteuthis media*, ce sont également les mâles qui ont des mandibules plus grandes, mais les différences ne sont pas très importantes. Les deux sexes de *Loligo vulgaris* ont des becs de taille sensiblement égale; les mandibules des animaux juvéniles (sans distinction du sexe) sont nettement plus fortes que celles des adultes. Chez les Sépioidés, les femelles ont des becs plus grands que les mâles, les différences étant particulièrement marquées chez les deux espèces du genre *Rossia*. Chez les Octopodidés finalement, les mandibules sont mieux développées chez les mâles que chez les femelles. Seules les femelles d'*Eledone moschata* ont des becs plus grands que les mâles.

Si la détermination de l'espèce d'après les mandibules se base uniquement sur des critères morphologiques, celle de la taille, et par là même de l'âge de l'animal s'effectue en premier lieu d'après les dimensions; la distribution du pigment et son intensité ne donnant que des résultats peu certains. Nous avons indiqué dans le tableau 13 (annexe) la longueur des 4 dimensions pour différentes tailles de chacune de nos espèces. Ce tableau devrait permettre de se faire une idée assez précise de la taille de l'animal auquel appartenait la mandibule.

Les relations des dimensions des mandibules entre elles sont mises en évidence dans le tableau 8. Les Ommatostrophidés sont caractérisés par un très long capuchon de la mandibule supérieure. La longueur du capuchon de la mandibule inférieure dépasse 50 % de celle de la crête, mais cela ne signifie pas que le capuchon soit plus long que chez les autres espèces. En réalité, c'est la crête qui est particulièrement courte car elle est souvent profondément échan-crée.

Le capuchon de la mandibule supérieure est également bien développé chez *Loligo vulgaris* et les trois espèces du genre *Sepia*, il est un peu plus petit chez *Alloteuthis media* et les Sépiolidés et nettement plus faible chez les Octopodidés. Chez *Bathypolypus* cependant, il est relativement bien développé, sa longueur comporte presque 50 % de celle de la crête. Un grand capuchon est caracté-

ristique pour les jeunes Octopodidés. Il n'est point surprenant de trouver chez *Bathypolypus sponsalis*, espèce de profondeur relativement peu évoluée, des caractères d'Octopode juvénile.

Les relations entre la taille du capuchon et celle de la crête de la mandibule inférieure sont moins variables. Pour cette mandibule, ce sont encore les Octopodidés qui ont le plus petit capuchon.

La relation de la taille des deux mandibules (longueurs des crêtes) est également indiquée dans le tableau 8. La mandibule supérieure est grande chez les Ommatostréphidés, chez *Alloteuthis media* et *Sepiola robusta*. Elle est par contre relativement petite chez *Bathypolypus sponsalis* et les deux Elédones.

TABLEAU 8
Indices intramandibulaires

	a en % de b		c en % de d		b en % de d	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
T. s.	0,77	0,79	0,57	0,58	2,24	2,18
L. c.	0,76	0,76	0,52	0,46	2,02	2,04
T. e.	0,75		0,53		2,14	
L. v.	0,70	0,69	0,43	0,45	1,75	1,78
A. m.	0,56	0,61	0,48	0,50	2,11	2,00
S. o.	0,66	0,76	0,46	0,46	1,89	1,68
S. or.	0,69	0,70	0,46	0,49	1,79	1,74
S. e.	0,67	0,68	0,48	0,51	1,77	1,74
R. m.	0,62	0,64	0,48	0,49	1,78	1,76
R. c.	0,64	0,64	0,46	0,50	1,67	1,77
S. r.	0,56	0,54	0,49	0,48	1,95	1,92
S. ow.	0,59	0,59	0,47	0,48	1,80	1,74
O. v.	0,35	0,36	0,42	0,43	1,66	1,69
O. s.	0,39	0,38	0,44	0,46	1,76	1,75
P. t.	0,37	0,37	0,39	0,38	1,57	1,52
B. sp.	0,46	0,46	0,38	0,39	1,35	1,35
E. c.	0,37	0,35	0,40	0,41	1,40	1,48
E. m.	0,32	0,31	0,36	0,35	1,40	1,43

2. LA CROISSANCE RELATIVE

La question de savoir pourquoi deux indices sont différents nous amène à considérer la croissance relative. Cette différence, en effet, peut avoir plusieurs raisons. Ou bien, les constantes d'équilibre ne sont pas identiques, ou bien, si elles le sont, les indices d'origine des dimensions diffèrent. Finalement, s'il s'agit de sexes ou d'espèces de taille dissemblable, constantes d'équilibre et indices d'origine peuvent être identiques, mais si la croissance n'est pas

isométrique, le plus grand sexe ou la plus grande espèce aura des indices qui diffèrent de ceux du plus petit sexe ou de la plus petite espèce.

Chez tous les Céphalopodes examinés, la croissance des mandibules est régulière; elle est représentée, dans le système des coordonnées, par une seule droite. CLARKE, qui avait rapporté la longueur du rostre de la mandibule inférieure (abscisse) au poids de l'animal (ordonnée) était arrivé à la même conclusion.

Chez la majorité des espèces, le coefficient de corrélation se situe entre 0,9 et 1. La relation entre la taille de l'animal et celle des mandibules est donc très stricte. Chez quelques espèces, et en particulier chez *Alloteuthis media*, *Rossia caroli*, les Octopodidés de profondeur et *Eledone moschata*, cette relation est moins rigoureuse, les coefficients oscillent entre 0,7 et 0,9. Pour les mâles de *Bathypolypus sponsalis* finalement, les coefficients varient entre 0,5 et 0,7.

Le tableau 9 contient, séparément pour les deux sexes, les valeurs des constantes d'équilibre des 4 dimensions. On peut constater que la croissance des mandibules n'est caractérisée par une allométrie positive que chez certains Décapodes. Les constantes d'équilibre des Octopodes se situent au-dessous de 1, la croissance est marquée par une allométrie négative plus ou moins accusée. Les

TABLEAU 9
Constantes d'équilibre
(grandeur de référence : longueur dorsale du manteau)

	a		b		c		d	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
T. s.	1,226	1,110	1,108	1,070	1,379	1,054	1,346	1,006
I. c.	1,111	1,039	1,202	0,890	1,176	0,925	1,101	0,731
T. e.	1,102		1,050		1,153		0,989	
L. v.	0,799	0,679	0,804	0,797	0,791	0,599	0,777	0,599
A. m.	0,871	0,710	0,690	0,608	0,907	0,746	0,873	0,625
S. o.	0,932	0,987	1,103	0,978	1,093	1,008	1,004	0,972
S. or.	0,847	0,784	0,836	0,856	1,181	1,109	1,042	0,923
S. e.	0,701	0,774	0,781	0,788	1,096	1,142	0,877	0,953
R. m.	0,855	0,592	1,195	0,635	0,868	0,725	1,100	0,650
R. c.	0,660	0,505	0,889	0,492	0,838	0,653	0,792	0,577
S. r.	0,620	0,779	0,709	0,717	0,555	0,788	0,723	0,800
S. ow.	0,845	0,778	0,771	0,734	0,789	0,903	0,929	0,925
O. v.	0,650	0,611	0,881	0,852	0,752	0,782	0,872	0,820
O. s.	0,788	0,769	0,897	0,937	0,930	0,825	0,869	0,884
P. t.	0,570	0,677	0,588	0,781	0,516	0,743	0,572	0,792
B. sp.	0,237	0,572	0,247	0,410	0,519	0,587	0,423	0,547
E. m.	0,314	0,677	0,649	0,761	0,254	0,703	0,606	0,769
E. c.	0,838	0,562	0,921	0,750	0,832	0,718	0,861	0,713

différences parmi les Décapodes sont considérables. La plus forte allométrie positive de croissance des mandibules se trouve être celle des Ommatostréphidés. Chez les Loliginacés par contre, l'allométrie de croissance est négative.

Chez les trois espèces du genre *Sepia*, les diverses parties des mandibules suivent différentes modalités de croissance; celle-ci peut être isométrique, positivement ou négativement allométrique.

La croissance des mandibules des Sépiolidés est marquée par une allométrie négative plus ou moins accusée. Chez *Rossia macrosoma* cependant, les parois des deux mandibules des mâles croissent rapidement; leurs constantes d'équilibre se situent au-dessus de 1.

Chez les Octopodidés, nous l'avons vu, les constantes sont assez basses, l'allométrie de croissance est négative pour les deux mandibules de toutes les espèces. Les plus hautes valeurs sont fournies par *Octopus salutii*, les plus basses par *Bathypolypus sponsalis*.

Le tableau 9 démontre en outre que chacune des 4 dimensions peut avoir la plus forte croissance. Ainsi, dans quelques rares cas, le capuchon de la mandibule supérieure grandit plus vite que les autres parties. Mais bien plus fréquemment, ce sont les parois latérales de cette même mandibule dont la croissance est la plus rapide. Chez d'autres espèces encore, et notamment chez les trois *Sepia*, c'est le capuchon de la mandibule inférieure qui fournit les plus hautes valeurs. Il n'existe donc pas de loi générale présidant à la croissance des différentes parties des mandibules. Il faudrait plutôt admettre que les relations des 4 constantes d'équilibre entre elles sont caractéristiques pour chaque espèce. Les différences qui existent entre ces 4 valeurs peuvent être assez importantes (Ommatostréphidés, Sépioidés, certains Octopodidés) ou négligeables (*Loligo vulgaris*, *Pteroctopus tetracirrhus*).

Seul chez les femelles des Ommatostréphidés, le capuchon de la mandibule supérieure a des valeurs plus élevées que les autres dimensions. Chez *Loligo vulgaris*, la croissance de la mandibule supérieure est accélérée par rapport à celle de la mandibule inférieure. Chez les femelles des Sépioidés, c'est au contraire la mandibule inférieure dont la croissance est plus rapide. Pour les mâles de cette tribu, aucune règle générale ne peut être constatée.

En ce qui concerne les Octopodidés, les parois latérales croissent, de manière générale, plus vite que les capuchons. La différence est particulièrement importante chez les mâles d'*Eledone moschata* dont les valeurs des constantes d'équilibre sont très basses.

La croissance du capuchon de la mandibule supérieure est caractérisée par une nette allométrie positive chez les mâles de *Todarodes sagittatus* et d'*Illex coindetii*. Elle est isométrique chez

les femelles de cette dernière espèce et chez les deux sexes de *Sepia officinalis*. Chez la plupart des espèces cependant, sa croissance est régie par une allométrie négative.

L'allométrie de croissance du capuchon de la mandibule inférieure est positive chez les mâles de *Todarodes sagittatus* et d'*Illex coindetii*, les deux sexes de *Sepia orbignyana* et les femelles de *Sepia elegans*. La croissance est isométrique chez les femelles de *Todarodes sagittatus*, les deux sexes de *Sepia officinalis* et les mâles de *Sepia elegans*. Chez la plupart des espèces cependant, la croissance du capuchon de la mandibule inférieure est marquée par une allométrie négative plus ou moins forte.

En ce qui concerne la croissance des parois latérales (crêtes) des deux mandibules, elle est caractérisée par une allométrie positive chez les mâles de *Todarodes sagittatus* et d'*Illex coindetii* ainsi que chez ceux de *Rossia macrosoma*. Chez les mâles de *Sepia officinalis*, seule la constante de la crête de la mandibule supérieure dépasse la valeur de 1,1. Il y a isométrie de croissance des parois de la mandibule supérieure chez les femelles de *Todarodes sagittatus*, celles de *Sepia officinalis* et les deux sexes d'*Octopus salutii* ainsi que chez les mâles d'*Eledone cirrosa*. Le mode de croissance le plus répandu pour les parois latérales est également une allométrie négative plus ou moins forte.

Les différences trouvées pour les indices des deux sexes s'expliquent, pour la plupart des espèces, par des constantes d'équilibre dissemblables, pour certaines cependant par la différence de taille entre mâles et femelles. Comme pour les indices, l'importance des différences varie d'une espèce à l'autre.

Chez les Ommatostréphidés, les droites de régression sont plus inclinées chez les femelles que chez les mâles. Si les petits mâles ont donc des becs plus grands que les petites femelles, la différence est encore plus accusée pour les animaux de taille importante. Il en est de même pour *Loligo vulgaris* et *Alloteuthis media*. Chez *Sepia officinalis*, les indices des deux sexes sont subégaux, les constantes d'équilibre sont un peu plus élevées pour les mâles que pour les femelles, mais les différences sont insignifiantes. Chez *Sepia elegans*, indices et constantes d'équilibre ont des valeurs plus hautes chez les femelles que chez les mâles. Chez *Sepia orbignyana* par contre, les femelles ont des indices plus élevés mais leurs droites de régression ont une pente plus faible que celle des mâles. Il en est de même pour les deux espèces du genre *Rossia* où les différences des constantes d'équilibre sont hautement significatives. Chez *Sepioloa robusta* et *Sepietta oweniana* l'allométrie négative de croissance des mandibules est plus forte chez les femelles que chez les mâles.

Chez *Octopus vulgaris* et *Octopus salutii*, ni les indices ni les constantes d'équilibre ne diffèrent entre les deux sexes. Chez *Pteroctopus tetracirrhus* et *Bathypolypus sponsalis*, les indices des mâles sont légèrement supérieurs à ceux des femelles, la croissance de leurs mandibules est cependant caractérisée par une allométrie négative très accusée. Ceci s'explique en partie par le fait que leur taille moyenne est plus petite que celle des femelles, mais en plus, les petits mâles ont des becs plus grands que les petites femelles alors que les grandes femelles ont des mandibules de taille plus importante que les grands mâles. Chez *Eledone cirrosa* finalement les valeurs des constantes d'équilibre plus hautes correspondent aux indices plus élevés du même sexe, alors que chez *Eledone moschata*, ce sont les femelles qui ont et des indices plus importants et une croissance plus rapide. Pour les deux espèces d'*Eledone* comme pour *Pteroctopus* et *Bathypolypus*, les constantes d'équilibre des deux sexes diffèrent de manière significative.

Aux deux questions posées au début de ce chapitre, nous pouvons donc donner les réponses suivantes :

Les différences de taille des mandibules entre les espèces examinées existent, elles sont assez considérables. Les mandibules sont particulièrement puissantes chez les espèces de la famille des Sépiolidés. Les Loliginacés, les Ommatostréphidés et *Eledone moschata* ont des becs nettement plus petits.

Chez les Sépioidés et les Octopodidés, les femelles ont des mandibules plus grandes que les mâles. Chez les Ommatostréphidés, *Alloteuthis media* et *Eledone cirrosa*, ce sont au contraire les mâles qui ont des becs plus puissants.

Par rapport à la paroi latérale, le capuchon de la mandibule supérieure est très développé chez les Ommatostréphidés, un peu moins chez les Sépiidés et *Loligo vulgaris*. Il est petit chez les Octopodidés.

La relation entre la longueur du manteau et la taille des différentes parties des mandibules est très stricte chez la plupart des espèces (coefficient de corrélation variant entre 0,9 et 1). La croissance relative des mandibules est représentée, dans le système des coordonnées, par une droite ininterrompue, elle est donc régulière.

La croissance est caractérisée par une allométrie positive chez les Ommatostréphidés, et en premier lieu chez les mâles. Chez les Sépiidés et *Rossia macrosoma*, certaines parties seulement des mandibules ont des constantes d'équilibres dépassant la valeur 1. Il y a allométrie négative plus ou moins accusée chez les Loliginacés, les Sépiolidés et les Octopodidés.

Si chez ces derniers, la paroi latérale croît plus vite ou aussi vite que le capuchon, chez les Décapodes par contre, parois ou

capuchons peuvent grandir plus rapidement. Seul chez les Ommatostréphidés, le capuchon croît toujours plus vite.

*
**

Nous ne voudrions pas clore ce chapitre sans essayer de comparer nos résultats à ceux de CLARKE, dans la mesure où une telle comparaison paraît possible. En effet, en ce qui concerne la croissance relative des mandibules, on ne peut que constater, qu'elle est régulière, non perturbée, donc représentée par une seule droite dans le système des coordonnées, que la grandeur de référence soit la longueur du manteau ou le poids total. En plus, la relation entre la taille des mandibules et la longueur ou le poids de l'animal est très stricte. La dimension de la mandibule choisie par CLARKE étant la longueur du rostre de la mandibule inférieure (dimension non mesurée par nous) et la grandeur de référence le poids, il est évidemment inutile de confronter les constantes d'équilibre.

La croissance d'une partie de la mandibule par rapport à une autre, et en particulier celle du capuchon et de la crête, a été suivie par CLARKE et par nous (tableaux 10 et 11). La comparaison des

TABLEAU 10
Constantes d'équilibre
(abscisses : longueur de la crête, ordonnées : longueur du capuchon)

	Mandibule supérieure		Mandibule inférieure	
	mâles	femelles	mâles	femelles
T. s.	1,129	1,039	1,045	1,143
I. c.	0,922	1,171	1,075	1,087
T. e.	0,893		1,297	
L. v.	0,994	0,884	1,046	1,182
A. m.	1,000	1,042	1,034	1,186
S. o.	0,836	1,015	1,125	1,066
S. or.	1,037	0,943	1,172	1,256
S. e.	0,962	1,329	1,012	1,239
R. m.	0,752	1,348	0,895	1,305
R. c.	1,464	1,120	1,297	1,289
S. r.	0,942	1,127	0,839	1,013
S. ow.	1,092	1,151	0,906	1,000
O. v.	0,781	0,789	0,925	1,020
O. s.	0,885	0,848	1,139	0,979
P. t.	1,171	0,890	1,171	0,990
B. sp.	0,970	1,449	1,555	1,326
E. c.	0,934	0,855	1,009	1,057
E. m.	0,972	1,047	1,022	1,065

résultats est là des plus intéressantes, bien que l'auteur anglais se soit limité, dans la majorité des cas, à indiquer les constantes d'équilibre des familles ou du genre.

TABLEAU 11
Constantes d'équilibre d'après CLARKE pour les mêmes dimensions

	Mandibule supérieure		Mandibule inférieure	
	CLARKE	M. F.	CLARKE	M. F.
Ommastréphidés	1,04	1,04	0,95	1,11
<i>Todarodes sag.</i>	1,02	1,07	0,94	1,11
<i>Sepioidae</i> (R. m.)	0,98	1,12	0,86	1,15
<i>Sepiidae</i> (S. o.)	1,03	0,91	1,07	1,10
<i>Loliginidae</i>	1,00	1,00	0,94	1,11
<i>Octopodidae</i>	0,78	0,87	0,96	1,02

La constante d'équilibre de la mandibule supérieure des *Todarodes sagittatus* méditerranéens est à peine supérieure à celle des animaux atlantiques. Pour la mandibule inférieure par contre, la croissance du capuchon des formes méditerranéennes est nettement accélérée. Pour la famille des Ommastréphidés (CLARKE a analysé, outre *Todarodes*, *Illex coindetii*, *Illex illecebrosus*, *Stenoteuthis caroli* et *Stenoteuthis pteropus*), la constante d'équilibre de la mandibule supérieure est égale, alors que celle de la mandibule inférieure est nettement plus importante chez les animaux méditerranéens. Pour *Rossia macrosoma* (Sépiolidés chez CLARKE), le capuchon des deux mandibules croît plus rapidement chez les individus méditerranéens. Mais il faut noter que pour cette espèce, comme pour *Sepia officinalis* (Sepiidae), CLARKE ne disposait que d'un matériel très limité. La croissance de la mandibule supérieure des Loliginidés (espèces analysées par CLARKE : *Loligo vulgaris*, *Loligo forbesi* et *Sepioteuthis lessoniana*) est rigoureusement la même chez les animaux atlantiques et méditerranéens. La croissance relativement faible du capuchon de la mandibule supérieure des Octopodidés est commune aux espèces atlantiques et méditerranéennes.

Pour conclure, on peut dire à l'état actuel de nos connaissances, que la croissance du capuchon de la mandibule supérieure par rapport à celle de la paroi latérale est régie par la même loi chez les animaux de l'Atlantique et de la Méditerranée, alors que le capuchon de la mandibule inférieure croît plus vite chez les derniers.

DISCUSSION

Nous avons démontré que la détermination d'après les seules mandibules est possible jusqu'au niveau de l'espèce et non seulement jusqu'à celui du genre ou de la famille. Les mandibules, de ce fait, revêtent une très grande valeur taxonomique.

Les espèces dont les mandibules ont été récoltées, soit dans le sédiment des océans, soit dans l'estomac d'un prédateur de Céphalopodes, pourront être déterminées en comparant ces becs à des mandibules parfaitement identifiées puisque prélevées sur l'animal même. Il est fort probable, voire certain, que la détermination spécifique ne se limite pas aux espèces méditerranéennes mais qu'elle pourra être étendue à l'ensemble du groupe.

Les modifications ontogéniques que subissent les mandibules, mais bien plus encore leur taille et leurs dimensions relatives permettent en outre de se faire une idée assez précise de la taille et par là même de l'âge de l'animal dont les mandibules ont été récoltées.

Les mandibules sont donc des organes qui ne devraient jamais être négligés lors de la description d'une espèce. Des formes très voisines, telles *Eledone cirrosa* et *Eledone moschata* peuvent aisément être distinguées d'après leurs mandibules (tableau 12). Il en est de même pour *Rossia macrosoma* et *Rossia caroli* ou pour les espèces du genre *Octopus*.

TABLEAU 12

	<i>Eledone moschata</i>	<i>Eledone cirrosa</i>
<u>Mandibule supérieure</u>		
capuchon	épousant étroitement les parois latérales	s'élevant au-dessus des parois latérales
rostre	très petit, parfois inexistant (déjà vu par NAEF)	toujours présent, nettement détaché de l'angle mandibulaire
parois latérales	bord supérieur presque droit, bord ventral arrondi	bord supérieur fortement courbé, bord ventral anguleux
<u>Mandibule inférieure</u>		
rostre	presque toujours inexistant	large, fortement proéminent
angle mandibulaire	inexistant, le bord antérieur de la mandibule inf. formant une ligne droite, verticale	faiblement échancré, arrondi
parois latérales (en vue latérale)	partie postérieure nettement élargie	de largeur égale, bords supérieur et inférieur donc parallèles, légèrement arrondis
ailes	se terminant en demi-cercle	se terminant en pointe plus ou moins accusée
<u>consistance</u>	molle (déjà remarqué par NAEF)	un peu plus dure
<u>pigmentation</u>		
aile de la mandibule inférieure	la limite entre les zones pigmentée et claire traverse, obliquement, l'aile. Zone claire très grande	la limite entre les deux zones suit plus ou moins le contour des ailes. Zone claire moins étendue
stries d'accroissement	jamais distinctes	parfois distinctes
fréquence des deux couleurs		
brun-rougeâtre	37 %	60 %
brun foncé	63 %	40 %

La très profonde séparation qui existe entre les deux principaux ordres des Coleoidea, les Décapodes et les Octopodes, s'exprime également dans la structure des mandibules. Les Sépiolidés qui partagent avec les Octopodes un bon nombre de caractères, qui

occupent, en quelque sorte, une position intermédiaire, ont les mandibules typiques des Décapodes, fait qui avait déjà été remarqué par NAEF. Mais à l'intérieur de l'ordre des Décapodes, comme d'ailleurs des Octopodes, les différences entre les mandibules des diverses espèces ne correspondent pas forcément au degré de parenté qui existe entre ces espèces. Ainsi, les genres *Sepiola* et *Sepietta* se trouvent, en ce qui concerne les mandibules, plus proches des Loliginacés et même des Ommatostéphidés que des *Rossia* qui appartiennent pourtant à la même famille qu'eux. Un principal caractère sépare les membres de cette famille : la pigmentation de la paroi latérale de la mandibule supérieure. La paroi est bordée d'une large zone claire chez *Sepiola* et *Sepietta*. Chez *Rossia macrosoma* et *Rossia caroli* qui s'apparentent, d'après la structure des mandibules, aux espèces du genre *Sepia*, la paroi latérale de la mandibule supérieure ne porte qu'une étroite bande dépourvue de pigment.

Les différences de la taille relative des mandibules sont très importantes. La longueur des parois latérales de la mandibule supérieure peut comporter entre 8 et 27 % de la longueur du manteau. Les plus grandes mandibules étant celles des Sépiolidés, une famille dont les espèces sont de petite et même de très petite taille, on pourrait conclure que les mandibules sont d'autant plus petites que la taille de l'espèce est plus importante. Mais il n'existe pas de relation stricte entre la taille de l'espèce et l'importance de ses mandibules. Parmi les Sépiolidés mêmes, c'est la plus grande espèce, *Rossia macrosoma*, qui a les plus grandes mandibules. Il en est de même chez les Sépiidés : les becs sont plus puissants chez *Sepia officinalis* que chez *Sepia elegans*. Les mandibules d'*Eledone cirrosa* sont plus grandes que celles d'*Eledone moschata*, alors que les deux espèces, au moins les femelles, sont de taille identique.

La taille des mandibules n'est pas obligatoirement caractéristique pour une unité systématique. Des formes très voisines (comme p. ex. *Octopus vulgaris* et *Octopus salutii* ou *Eledone cirrosa* et *Eledone moschata*) peuvent avoir des mandibules de taille différente. Cependant, les Sépiolidés ont toutes des mandibules puissantes, les deux Loliginacés des becs de petite taille.

On cherche naturellement à établir un rapport entre la forme des mandibules et le mode de vie de l'espèce. Les formes pélagiques qui évoluent le plus souvent en pleine eau et qui se déplacent à une grande vitesse, se nourrissent d'autres animaux que les espèces benthiques, à mouvements plus lents. En effet, les Ommatostéphidés, mais également les Loliginacés, menant en grande partie une vie pélagique, mangent des Poissons ou se livrent au cannibalisme alors que les espèces vivant en contact avec le fond se nourrissent en premier lieu de Crustacés. NAEF disait que les formes

pélagiques sont caractérisées par un très grand capuchon. Il est exact que celui-ci est puissamment développé chez les Ommatostréphidés, et chez les Architeuthacés en général, mais il est également de taille respectable chez les Sépiidés, formes benthiques alors qu'il est très faible chez les Octopodidés. Les différences importantes sont celles qui existent entre les deux ordres : Décapodes et Octopodes plutôt qu'entre habitants des domaines pélagique et benthique, c'est-à-dire entre les mangeurs de Poissons et ceux qui préfèrent les Crustacés.

Dans l'ensemble, les mandibules des formes benthiques et en particulier celles des Octopodidés, sont plus fortement pigmentées que les becs des espèces pélagiques. Mais les Ommatostréphidés, comme tous les Architeuthacés de très grande taille, ont également des mandibules foncées.

Nous avons insisté sur les différences relativement importantes des mandibules des Décapodes et des Octopodes. Cependant, lorsque l'on compare les mandibules des diverses espèces de ces deux ordres à celles de la forme la plus archaïque des Céphalopodes actuels, le Nautilé, on se rend compte qu'en réalité, ces différences sont insignifiantes. Les mandibules du Nautilé par contre se distinguent de celles des Coleoidea par plusieurs caractères essentiels (GRIFFIN, 1900; NAEF, 1923) :

- l'épaule de la mandibule supérieure n'est pas du tout développée,
- la mandibule inférieure, de grande taille, n'est pas différenciée en capuchon et parois latérales,
- les parties mordantes des deux mandibules sont partiellement recouvertes d'une couche calcaire blanchâtre (NAEF).

Chez *Vampyroteuthys infernalis*, l'unique représentant du troisième ordre des Coleoidea récents, forme très particulière, le capuchon de la mandibule inférieure est très puissamment développé. Il est possible que la mandibule inférieure du Nautilé corresponde en fait au seul capuchon des formes plus évoluées.

L'épaule de la mandibule supérieure est donc absente chez le Nautilé. Les jeunes Octopodes partagent avec lui ce caractère primaire. Chez eux, l'épaule ne se forme que tardivement dans l'ontogénèse. Ce fait pourrait être interprété comme une sorte de récapitulation. Cette récapitulation n'existe pas chez les Décapodes; la mandibule supérieure des très jeunes animaux possède déjà une épaule.

Chez *Bathypolypus sponsalis*, la mandibule supérieure reste dépourvue d'épaule pendant toute l'existence des animaux, le caractère primitif est conservé. L'hypothèse de la position relativement

basse des Octopodidés de profondeur à l'intérieur de la famille se trouve ainsi étayée.

L'intérêt que présente une étude détaillée des mandibules des Céphalopodes est multiple. Le jour où l'on sera en mesure d'identifier toutes les espèces d'après les seules mandibules, bien des questions concernant la biologie et l'écologie des Céphalopodes trouveront une réponse. Une meilleure connaissance des mandibules des Céphalopodes fossiles permettra en plus de résoudre certains problèmes d'évolution.

RÉSUMÉ

Les mandibules de 18 Céphalopodes méditerranéens ont été décrites, les différences entre les espèces ont été mises en valeur ainsi que les variations individuelles qui existent à l'intérieur d'une espèce. Les modifications ontogéniques (morphologie et pigmentation) ont été suivies. La clé de détermination montre que l'identification spécifique d'après les seules mandibules est possible.

Nous avons trouvé non seulement des différences appréciables de la taille relative des mandibules entre les diverses espèces, mais dans certains cas, également entre les deux sexes. La croissance relative des mandibules est régulière; la relation entre la taille de l'animal et celle des différentes parties des mandibules est très stricte.

Une relation entre la forme ou la pigmentation des mandibules et le mode de vie (mode de nutrition) ne semble pas exister.

SUMMARY

The mandibles of 18 mediterranean cephalopods have been described; differences between species as well as individual variations which appear in one species have been shown. Ontogenic changes (morphology and pigmentation) have been followed. An identification key shows that specific determination is possible from the mandibles alone.

We have found not only appreciable differences in the relative size of the mandibles between various species, but in certain cases between the two sexes. Relative growth of mandibles is regular; connection between the animal size and that of the different parts of the mandible is very strict.

Relation between the mandible shape or pigmentation and the mode of life (alimentary mode) does not seem to exist.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Kiefer von 18 Tintenfischen des Mittelmeeres wurden genau beschrieben und die Artunterschiede hervorgehoben. Ferner sind wir auf die individuellen, zum Teil recht grossen Variationen eingegangen. Die Altersveränderungen der Kiefer (Form und Pigmentierung) ist verfolgt worden. Der Bestimmungsschlüssel zeigt, dass eine spezifische Bestimmung der Tintenfische an Hand der Kiefer allein durchaus möglich ist.

Wir konnten beträchtliche Unterschiede in der relativen Grösse der Kiefer nicht nur zwischen den einzelnen Arten sondern, auch zwischen den Geschlechtern feststellen. Das relative Wachstum der Schnäbel ist regelmässig. Die Grösse der Kiefer steht in genauer Relation zur Grösse des Tieres.

Eine Beziehung zwischen Form oder Pigmentierung der Kiefer und der Lebensweise, resp. der Ernährung scheint nicht zu bestehen.

BIBLIOGRAPHIE

- BELYAEV, G.M., 1959. Interesting finds on the bottom of the Pacific Ocean. *Priroda*, 3 (12) : 105-108.
- BELYAEV, G.M., 1962. Les becs des Mollusques Céphalopodes dans les sédiments océaniques. *Okeanologija SSSR*, 2 (2) : 311-326.
- CLARKE, M.R., 1962. Significance of Cephalopod beaks. *Nature*, 193 (4815) : 560-561.
- CLARKE, M.R., 1962. The identification of Cephalopod "beaks" and the relationship between beak size and total body weight. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 8 (10) : 421-480.
- GRIFFIN, L.E., 1900. The anatomy of *Nautilus pompilius*. *Mem. Nat. Acad. Sci. Washington*, 8 : 101-197.
- MANGOLD-WIRZ, K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et neotoniques de la Mer catalane. *Vie et Milieu*, suppl. 13 : 1-285.
- NAEF, A., 1923. Die Cephalopoden. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 35, 1. Teil, I. Systematik.
- PICKFORD, G.E., 1949. *Vampyroteuthis infernalis* Chun, an archaic Cephalopod. II. External anatomy. *Dana-Rep.* Nr. 32 : 1-132.
- ROBSON, G.C., 1929. A monograph of recent Cephalopoda. Part I. *Octopodinae*. London, 236 pp.
- ROBSON, G.C., 1932. Part II. *The Octopoda* (excl. the *Octopodinae*). London, 359 pp.

Manuscrit reçu le 24 août 1965.

Annexe

TABLEAU 13

Longueur du capuchon et de la crête des deux mandibules
pour différentes tailles

M. d.	a		b		c		d	
	m	f	m	f	m	f	m	f
<i>Todarodes sagittatus</i>								
150		12,5		16,0		3,7		7,5
200	16,2	15,5	20,6	20,0	5,1	5,0	9,2	9,5
250	20,2	20,6	25,5	26,1	6,2	7,1	13,1	12,3
300	23,9	24,9	30,1	31,4	8,1	8,9	14,4	15,2
350		30,5		38,0		10,0		17,1
400		34,0		43,7		10,7		19,6
<i>Illex coindetii</i>								
100	8,4		10,7		2,8		5,4	
150	13,0	11,5	17,1	15,2	4,4	4,0	8,4	8,0
200	16,8	16,0	23,2	20,8	6,4	5,4	11,6	10,8
250		18,9		24,3		6,1		11,8
<i>Loligo vulgaris</i>								
60	4,4		6,4		1,6		3,7	
100	7,0		9,9		2,6		6,0	
150	9,2	9,4	13,3	13,7	3,0	3,7	7,3	8,2
200	11,7	11,7	17,0	17,0	4,5	4,1	10,0	9,0
250	13,8	13,8	20,2	20,3	5,0	5,0	10,8	10,7
<i>Alloteuthis media</i>								
40	2,5	2,9	4,0	4,1	1,0	1,1	2,1	2,4
60	3,7	4,1	5,5	5,9	1,5	1,6	3,3	3,3
80	5,0	4,6	7,5	6,8	2,2	1,9	4,6	3,8
100		5,7		8,0		2,4		4,5
<i>Sepia officinalis</i>								
50	6,3	6,9	8,8	9,0	2,0	2,5	4,7	5,4
100	12,3	12,9	16,4	17,0	4,4	4,6	9,4	10,0
150	18,4	17,7	25,2	24,0	6,6	7,0	14,9	15,3
200	25,7	26,1	33,1	33,3	10,6	11,0	20,9	21,0
250	32,8		42,0		13,3		24,6	
<i>Sepia orbignyana</i>								
40	4,3	4,8	6,3	6,8	1,5	1,8	3,4	3,8
60	5,8	6,6	8,5	9,3	2,3	2,6	4,8	5,4
80	7,0	7,7	10,4	11,3	2,9	3,4	5,9	6,6
90		8,4		12,5		3,9		6,9
<i>Sepia elegans</i>								
20	2,1		3,2		0,65		1,7	
30	2,9	3,0	4,0	4,6	0,97	1,2	2,1	2,3
40	3,5	3,7	5,2	5,7	1,5	1,5	2,9	2,9
50	3,7	4,4	5,9	6,4	1,7	1,9	3,4	3,6
60		4,9		7,4		2,4		4,5
<i>Rossia macrosoma</i>								
30	5,1		7,2		2,1		3,9	
40	6,0		10,3		3,0		5,8	
50	7,8	9,0	12,9	13,5	3,4	3,8	7,1	7,7
60		10,2		15,8		4,2		8,9
70		10,8		16,8		4,7		9,5

M. d.	a		b		c		d	
	m	f	m	f	m	f	m	f
<i>Rossia caroli</i>								
30	5,3	6,7	8,6	10,0	2,1	2,4	5,0	5,7
40	5,5	6,6	9,1	10,4	2,3	2,9	5,1	5,8
50	6,3	7,4	10,3	11,7	2,5	3,4	5,4	6,7
60		7,8	12,2			3,6		7,0
<i>Sepiola robusta</i>								
10	1,7	1,7	3,0	3,1	0,8	0,8	1,5	1,5
20	2,4	2,7	4,5	4,9	1,1	1,3	2,3	2,7
<i>Sepietta oweniana</i>								
20	2,4	2,6	4,2	4,5	1,1	1,1	2,4	2,4
30	3,8	4,2	6,3	7,0	1,6	1,9	3,6	4,2
<i>Octopus vulgaris</i>								
50	4,0	4,0	9,7	10,5	2,8	2,6	5,7	6,0
75	5,0	5,4	12,8	13,7	3,3	3,5	7,9	7,9
100	6,1	6,3	15,9	16,6	4,2	4,3	9,5	10,2
125	7,3	7,5	22,0	20,5	5,4	5,6	12,6	12,6
150	8,3	7,8	26,5	24,3	6,4	6,5	15,8	14,8
170	9,6	9,3	30,1	27,8	6,7	7,4	17,5	17,2
200	10,3		34,0		7,1		19,2	
<i>Octopus salutii</i>								
50	3,3	2,9	8,1	7,1	1,9	2,0	4,4	4,3
75	4,6	3,9	12,0	10,0	2,7	2,6	6,0	5,6
100	5,1	5,3	13,5	14,1	3,5	3,7	7,6	7,8
120		5,9		16,2		4,1		9,2
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>								
50	3,1	3,0	7,5	7,3	1,7	1,7	5,0	4,8
75	4,8	4,3	12,6	11,7	3,2	3,0	8,3	7,5
100	5,4	6,2	14,8	16,5	3,9	4,2	9,4	10,5
125		6,7		18,7		4,6		12,0
<i>Eledone cirrosa</i>								
25	1,55		4,1		1,25		3,0	
50	2,6	2,6	6,9	7,4	2,2	2,2	4,5	5,1
75	3,6	3,7	10,1	10,2	2,9	2,9	7,0	7,0
100	4,5	4,7	13,3	14,5	3,7	3,9	9,0	9,2
125		5,1		15,4		4,4		10,5
150		5,4		17,0		4,7		11,0
<i>Eledone moschata</i>								
70	2,8	2,4	7,9	7,7	2,3	2,0	5,5	5,3
100	3,0	3,2	9,6	10,6	2,5	2,5	6,8	7,6
140	3,5	4,0	11,7	13,2	2,8	3,6	8,5	9,5

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES PARASITES
DU «GRISSET» : *HEXANCHUS GRISEUS*
(BONNATERRE, 1788)

par Lucien LAUBIER

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer, France

Claude MAILLARD

Station Biologique, 34 - Sète, France

et Guy OLIVER

Laboratoire de Zoologie et Biologie Animale

Collège Scientifique Universitaire, 66-Perpignan, France

SOMMAIRE

Ce travail d'équipe réunit les résultats de l'étude parasitologique de deux spécimens du Griset, *Hexanchus griseus* (Sélacien). Deux espèces de Cestodes, deux espèces de Monogènes, une espèce de Trématode et deux espèces de Copépodes ont été récoltées. Deux de ces espèces sont nouvelles pour la science : *Erpocotyle taschenbergi* nom. nov. (Monogène) et *Protodactylina pamelae* gen. sp. nov. (Copépode Eudactylinidae).

Le 24 juin 1965, le chalutier « La Gracieuse », patron J. VILA, ramenait dans ses filets un *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788) capturé par 500 m de fond au N.-E. de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales).

Nous donnons ci-dessous les mensurations relevées sur cet exemplaire qui était un mâle :

Longueur totale	2,55 m
Sommet du museau au bord antérieur de la dorsale	1,47 m
Sommet du museau au bord antérieur de la pectorale	0,48 m
Sommet du museau au bord antérieur de la pelvienne	1,23 m

Sommet du museau au bord antérieur de l'anale	1,65 m
Sommet du museau au bord antérieur de l'œil	0,20 m
Sommet du museau au bord antérieur de la lèvre	0,13 m
Distance de l'œil à la 1 ^o fente branchiale	0,29 m
Distance de l'œil à la dernière fente branchiale	0,42 m
Distance de l'œil à la narine	0,115 m
Distance de l'œil au bord antérieur de la pectorale	0,435 m
Distance de l'œil au bord antérieur de la pelvienne	1,18 m
Distance de l'œil au bord antérieur de l'anale	1,51 m
Longueur de la base de la dorsale	0,20 m
Longueur du bord antérieur de la dorsale	0,21 m
Longueur de la base de la pectorale	0,22 m
Longueur du bord antérieur de la pectorale	0,32 m
Longueur du bord postérieur de la pectorale	0,22 m
Longueur du bord inférieur de la caudale	0,20 m
Longueur du centre d'émargination au creux de la caudale ..	0,63 m
Longueur du centre d'émargination à l'extrémité de la caudale.	0,75 m

Sur cet individu ont été récoltés :

- deux Monogènes *Hexabothriidae* dont une espèce nouvelle,
- deux Cestodes dont une espèce se trouvait là chez un hôte anormal,
- un Trématode,
- deux Copépodes, un *Pandaridae* et un *Eudactylinidae*. Ce dernier constitue le type d'un nouveau genre.

Le 1^{er} avril 1966 le chalutier sétois « Jean-Paul Katy II », patron J. MARTIN, capturait un deuxième *Hexanchus griseus* par 58 m de fond au large de Palavas (Hérault).

Ce dernier était encore un mâle et mesurait :

Longueur totale	4,15 m
Sommet du museau au bord antérieur de la dorsale	2,40 m
Sommet du museau au bord antérieur de la pectorale	1 m
Sommet du museau au bord antérieur de la pelvienne	2,10 m
Sommet du museau au bord antérieur de l'anale	2,65 m
Sommet du museau au bord antérieur de l'œil	0,20 m
Longueur de la caudale	1,15 m

Nous devons à l'obligeance du Laboratoire de Sète, de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches maritimes, d'avoir pu récolter les parasites.

Nous avons ainsi retrouvé :

- les deux Monogènes,
- le Cestode spécifique d'*Hexanchus griseus*,
- le Trématode,
- les deux Copépodes, parmi lesquels le mâle de l'*Eudactylinidae* qui était encore inconnu (1).

(1) En ce qui concerne la nouvelle forme d'*Eudactylinidae*, la description qui suit est fondée sur les parasites recueillis sur le premier *Hexanchus griseus*, capturé à Port-Vendres le 24 juin 1965 : l'existence de légères divergences entre ces spécimens et ceux qui ont été récoltés sur le second Griset fera l'objet d'une étude statistique ultérieure. La description du mâle sera faite simultanément (L.L.).

Nous devons à Monsieur le Professeur R. Ph. DOLLFUS, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, que nous tenons à remercier ici, la détermination du Trématode. Il s'agit de *Otodistomum scymni* (A. Risso, 1829), (*Digenea, Prosostomata, Azygiidae*), espèce le plus souvent mentionnée sous le synonyme de *O. veliporum* (Creplin, 1837), dont de nombreux individus ont été récoltés dans l'estomac.

Nous remercions également Monsieur le Professeur L. EUZET, de la Faculté des Sciences de Montpellier, qui a déterminé les Cestodes.

Les deux exemplaires étaient parasités par : *Phyllobothrium dorhni* (L. Oerley, 1885) (*Cestoda, Tetraphyllidea, Phyllobothriidae*). Cette espèce, spécifique d'*Hexanchus griseus*, était accompagnée par de très nombreux proglottis libres, très reconnaissables à leur forme subtriangulaire.

De plus l'individu capturé à Port-Vendres était également parasité par *Phyllobothrium lactuca* Van Beneden, 1850. Quelques exemplaires, jeunes et immatures, avec le scolex en voie de transformation ont été récoltés. Les individus de cette espèce, parasite de *Mustelus mustelus* et de *Mustelus canis*, ici chez un hôte anormal, n'atteignent pas la maturité sexuelle.

Nous avons cru bon de réunir ces documents et nous publions ci-après, sous les signatures des auteurs respectifs, ce qui a trait aux Monogènes et aux Copépodes.

MONOGENEA, HEXABOTHRIIDAE

par Claude MAILLARD et Guy OLIVER

INTRODUCTION

Sur les branchies de l'*Hexanchus griseus* (Bonnaterre) pêché dans la région de Banyuls nous avons récolté 490 Monogènes de la famille des *Hexabothriidae* Price, 1942. Nous n'en avons récolté que 435 sur l'exemplaire pêché dans la région de Sète.

Leur étude nous a montré la présence côte à côte de deux espèces différant entre elles par la taille du corps, la taille et la morphologie des crochets, et par la forme du hapter (fig. 1). De plus l'examen microscopique d'individus montés *in toto* et de coupes sériées a mis en évidence des différences anatomiques.

ERPOCOTYLE GRISEA (Cerfontaine, 1900)

Synonymes : *Squalonchocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900)

Neoerpocotyle grisea (Cerfontaine, 1900) Price, 1942

Hôte : *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788)

Habitat : Branchies

Localité : Banyuls-sur-Mer, Sète

Matériel étudié : 10 individus montés *in toto* et 4 individus débités en coupes sériées

Spécimens déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris sous les n° 110 H Tc 45 et 110 H Tc 46.

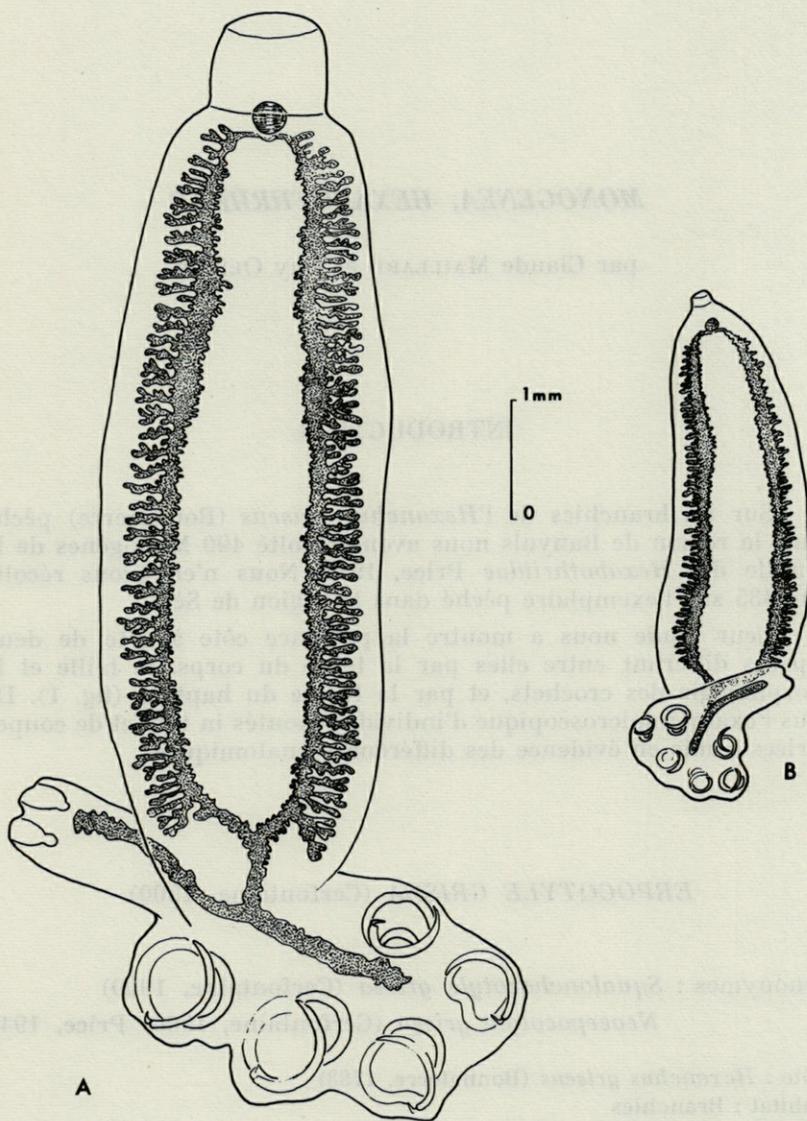


FIG. 1. — Comparaison morphologique et différence de taille entre *Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900) (A) et *Erpocotyle taschenbergi* nom. nov. (B). En grisé : l'appareil digestif.

MORPHOLOGIE (fig. 1 et 2)

Le corps proprement dit, assez épais, d'une largeur régulière, mesure (1) de 8 à 9 mm de long sur 2 à 2,5 mm de large.

Il est pourvu à son extrémité antérieure d'une ventouse orale musclée et nettement différenciée du corps. Elle mesure 600μ de long sur 820μ de large.

A l'extrémité postérieure se trouve le hapter. Celui-ci est formé du plateau cotylophore et de l'appendice haptorial. Ce dernier mesure 2 mm de long sur 0,85 mm de large.

D'après EUZET et RAIBAUT (1960) la paire de ventouses de l'appendice doit porter le numéro 1 car celles-ci sont les premières à se former au cours de l'ontogenèse. Elles sont dépourvues de crochets et mesurent 400μ de long. Entre ces ventouses se trouve une paire d'hamuli de 70μ de long (43μ à 79μ). La garde ventrale, plus forte que le manche, se termine par un renflement.

Le plateau cotylophore grossièrement rectangulaire porte trois paires de ventouses en deux rangées parallèles. Leur numérotation (2, 3, 4), se fait suivant leur ordre d'apparition à partir de l'appendice. Ces ventouses sont munies chacune d'un crochet dont la taille varie avec la paire de ventouses considérée. Les plus petits sont ceux de la deuxième paire ($1\ 450 \mu$), les plus grands sont ceux de la troisième paire ($1\ 750 \mu$), les crochets de la quatrième paire sont la taille intermédiaire ($1\ 600 \mu$).

Le corps est fixé sur le hapter au niveau de la paire de ventouses numéro 2 alors que chez les *Hexabothriidae* il est habituellement fixé entre les ventouses numéro 3.

ANATOMIE

APPAREIL DIGESTIF

La ventouse orale présente deux muscles longitudinaux dorsaux. La bouche s'ouvre au fond de cette ventouse. A la suite se trouve un court prépharynx conduisant à un élargissement qui précède un pharynx sphérique de 300μ de diamètre.

(1) Toutes les mensurations ont été relevées sur des exemplaires non aplatis montés *in toto*. La longueur des crochets correspond au périmètre extérieur.

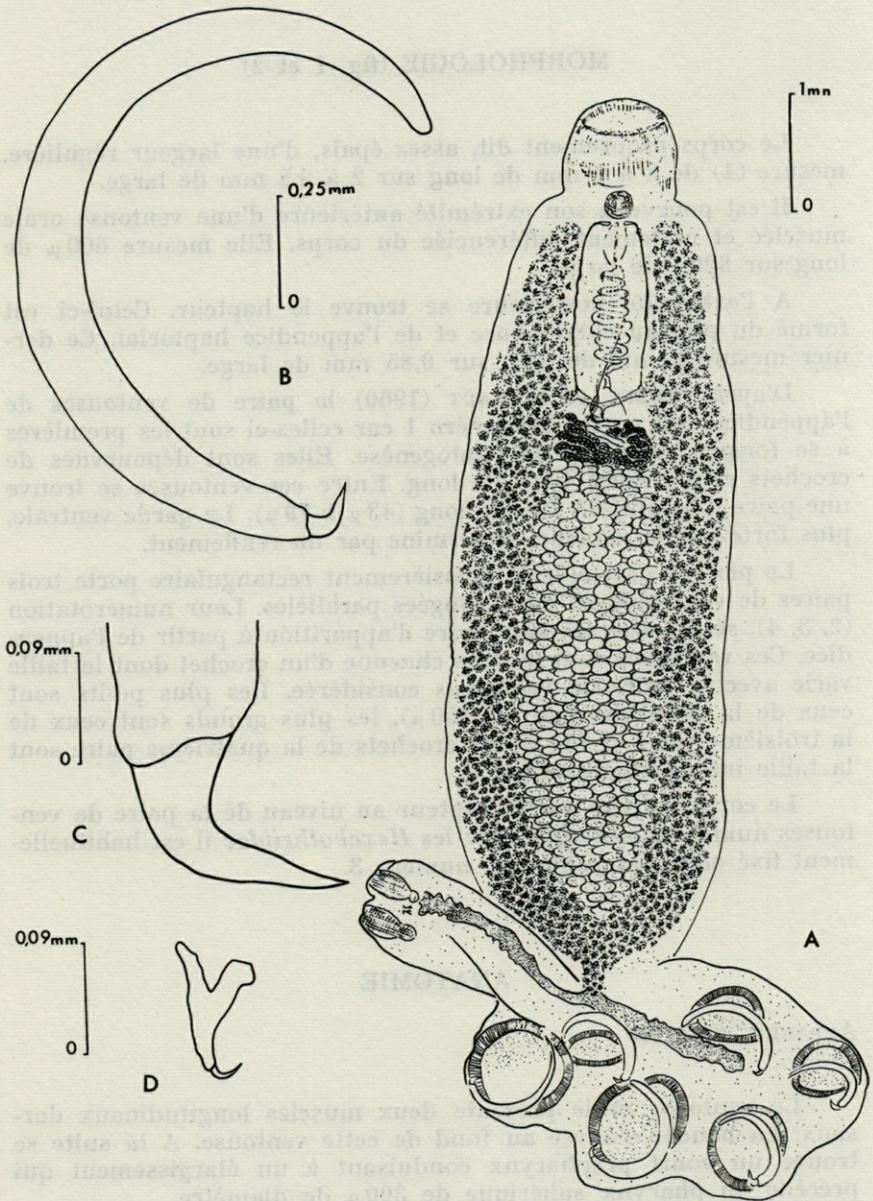


FIG. 2. — *Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900).
A : Animal *in toto*; B, Crochet haptorial; C : Détail d'un crochet haptorial;
D : Hamulus.

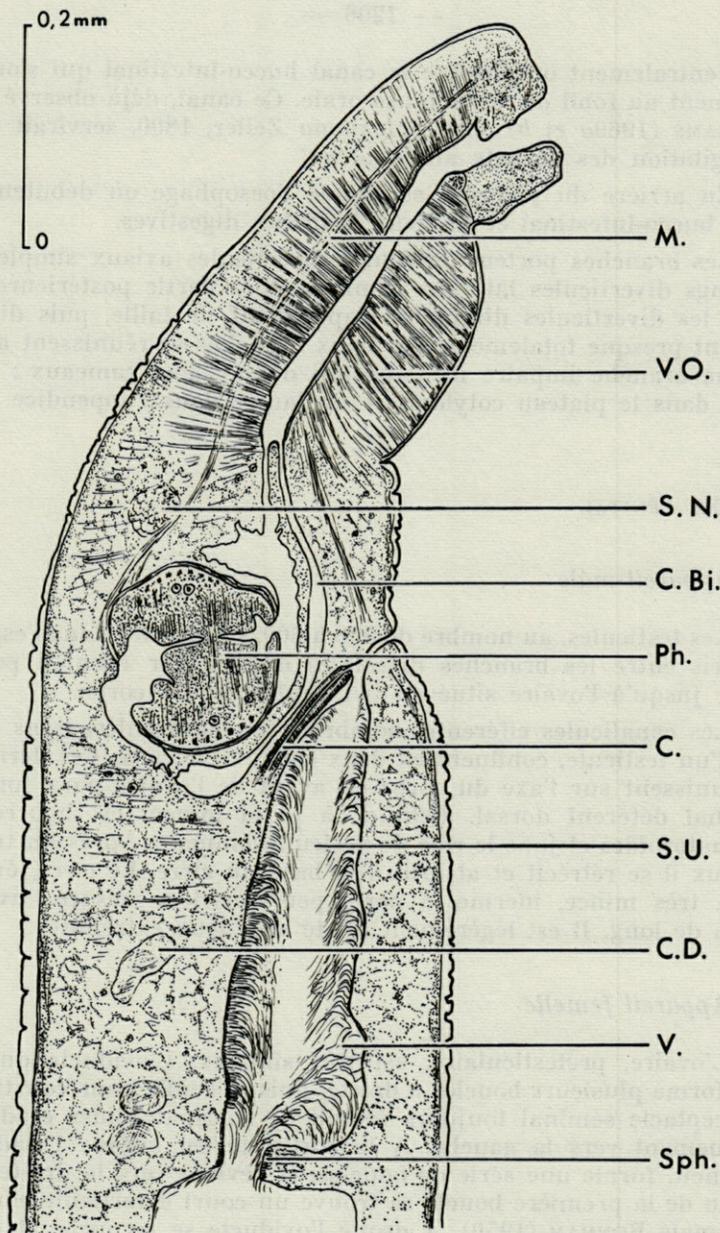


FIG. 3. — *Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900) : coupe longitudinale de la région antérieure.

C. : cirre; C.B.i. : canal bucco-intestinal; C.D. : canal déférent; M. : muscle de la ventouse; Œ. : œsophage; Ph. : pharynx; Sph. : sphincter; S.N. : système nerveux; S.U. : sac utérin; V. : villosités; V.O. : ventouse orale.

Ventralement on observe le canal bucco-intestinal qui s'ouvre également au fond de la ventouse orale. Ce canal, déjà observé par WILLIAMS (1960a et b) chez *Polystoma* Zeller, 1800, servirait à la régurgitation des déchets alimentaires.

En arrière du pharynx se trouve l'oesophage où débudent le canal bucco-intestinal et les deux branches digestives.

Ces branches portent de courts diverticules axiaux simples et de longs diverticules latéraux ramifiés. A la partie postérieure du corps les diverticules diminuent rapidement de taille, puis disparaissent presque totalement. Les deux branches se réunissent alors en une branche impaire médiane qui donne deux rameaux : l'un passe dans le plateau cotylophore et l'autre dans l'appendice.

SYSTÈME GÉNITAL

Appareil mâle

Les testicules, au nombre de 500 à 600, sont situés dans l'espace compris entre les branches digestives depuis leur réunion postérieure jusqu'à l'ovaire situé au tiers antérieur du corps.

Les canalicules efférents, nombreux et minuscules, issus chacun d'un testicule, confluent en deux canaux latéraux. Ces derniers se réunissent sur l'axe du corps en avant de l'ovaire pour former le canal déférent dorsal. Celui-ci, à paroi mince, est bourré de spermatozoïdes et joue le rôle de vésicule séminale. Après un trajet sinueux il se rétrécit et aboutit à la base du cirre. Le cirre, évaginable, très mince, inerme, à paroi peu musclée, mesure environ 1 mm de long. Il est légèrement dilaté aux deux extrémités.

Appareil femelle

L'ovaire, prétesticulaire, est très sinueux. L'oviducte qui en part forme plusieurs boucles à droite, puis se renfle pour constituer le réceptacle séminal toujours rempli de spermatozoïdes et dirigé obliquement vers la gauche. A la sortie de cet organe l'oviducte s'amincit, forme une série de boucles, et revient vers la droite. Au niveau de la première boucle se trouve un court diverticule comme l'a signalé BONHAM (1950). A droite l'oviducte se recourbe et émet le canal génito-intestinal, de gros diamètre, à lumière ciliée. L'oviducte reçoit ensuite le vitelloducte impair et, après une courbe située à gauche, les canaux des glandes de Mehlis. Puis il se renfle en un ootype.

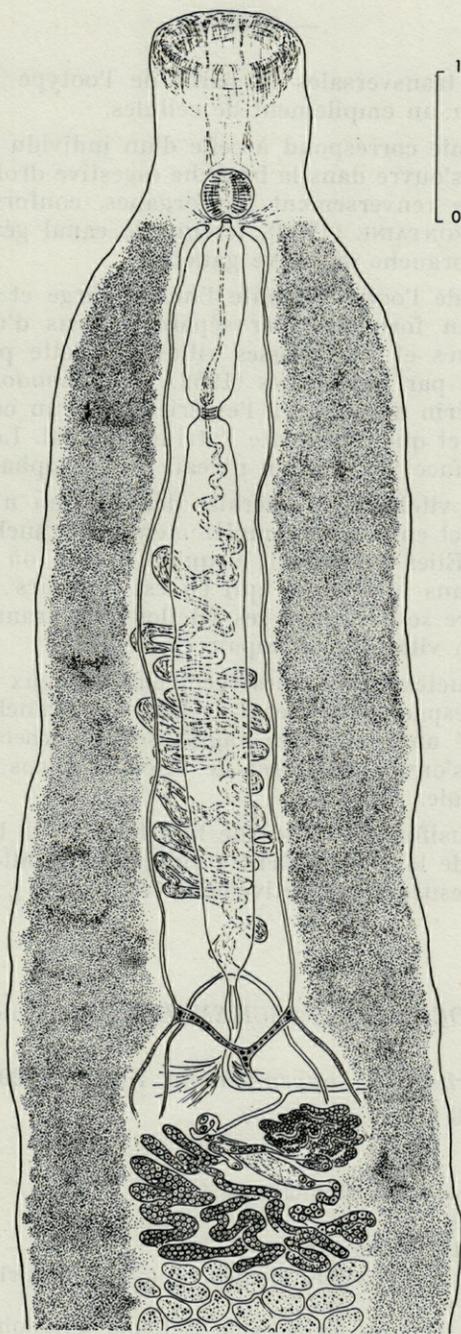


FIG. 4. — *Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900) : système génital, vue ventrale (d'après un spécimen aplati).

Sur coupes transversales la paroi de l'ootype présente huit côtes formées par un empilement de cellules.

Cette anatomie correspond à celle d'un individu dont le canal génito-intestinal s'ouvre dans la branche digestive droite. Mais nous avons observé le renversement des organes, conformément à ce qu'avait vu CERFONTAINE (1900), lorsque le canal génito-intestinal s'ouvre dans la branche digestive gauche.

A la sortie de l'ootype débute l'utérus large et ventral. A la base du pénis un fort sphincter sépare l'utérus d'un sac utérin hérissé de longues et nombreuses villosités. Cette particularité a déjà été signalée par BRINKMANN (1952) chez *Pseudohexabothrium rajae*. Ce sac utérin débouche à l'extérieur par un canal étroit où s'ouvre le pénis et qui représente l'atrium génital. Le pore génital est situé sur la face ventrale au niveau de l'oesophage.

Les glandes vitellogènes latérales débutent au niveau de l'ouverture génitale et entourent complètement les branches et les coecums digestifs. Elles s'étendent jusqu'au niveau où l'appareil digestif pénètre dans le haptère qui en est toujours dépourvu. Au niveau de l'ovaire se détachent les vitellogènes transverses qui se réunissent en un vitellogène impair et médian.

Les vitellogènes transverses reçoivent les deux vagins qui se trouvent dans l'espace inter-cœcal, le long des branches digestives. A leur extrémité antérieure les vagins se recourbent perpendiculairement pour s'ouvrir très près de l'axe du corps au niveau de l'ouverture génitale.

Les œufs, fusiformes, ornés de très fines côtes longitudinales, mesurent 200 μ de long et portent à chaque extrémité un filament. Ces filaments mesurent respectivement 150 μ et 75 μ de long.

ERPOCOTYLE TASCHEBERGI nom. nov.

Synonyme : *Onchocotyle appendiculata* Kuhn, 1829 in Taschenberg (1879).

Hôte : *Hexanchus griseus* (Bonaterre, 1788)

Habitat : branchies.

Localités : Banyuls-sur-Mer, Sète.

Matériel étudié : 17 individus montés *in toto*, 3 individus débités en coupes sériées.

Type et paratype déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris sous les n° 111 H Tc 47 et 111 H Tc 48.

MORPHOLOGIE (fig. 1 et 5)

Cette espèce, de taille nettement plus petite que la précédente, a 3,30 mm de long (de 2,90 à 3,70 mm) sur 0,96 mm de large (de 0,85 à 1,20 mm) au niveau de la plus grande largeur. Le corps foliacé, plus aplati que celui de *E. grisea*, se rétrécit à la partie antérieure où se trouve la ventouse orale qui s'en détache plus ou moins nettement. Cette ventouse est bien musclée et possède de minuscules tubercules sur la face interne. Elle a 230 μ de large sur 130 μ de long.

Le hapter présente un plateau cotylophore grossièrement en forme d'éventail avec trois paires de ventouses disposées à la périphérie symétriquement par rapport à l'axe du corps. Les crochets, trapus, sont subégaux et mesurent environ 500 μ de long. L'appendice mesure 730 μ de long sur 410 μ de large. Les hamuli, de 69 μ de long, ont une garde et un manche simples et égaux. Ici également le corps est fixé sur le hapter entre les ventouses de la deuxième paire.

ANATOMIE

L'appareil digestif (fig. 1) ne présente pas de différences importantes avec celui de *E. grisea*. Le pharynx, plus petit, ne mesure que 140 μ de diamètre.

SYSTÈME GÉNITAL

Appareil mâle

Les testicules très nombreux (400 environ), deux fois plus petits que chez *E. grisea*, occupent la même position, c'est-à-dire les deux tiers de l'espace inter-cœcal.

Les deux canaux déférents se jettent, non pas à l'extrémité du canal déférent médian, mais en avant de celui-ci qui constitue un cul de sac postérieur. Le canal déférent bourré de spermatozoïdes forme de nombreuses sinuosités puis se rétrécit avant de pénétrer dans le cirre évaginable qui mesure 475 μ de long. Il est mince, sa base est élargie et son extrémité antérieure, légèrement renflée, présente deux lèvres très nettes.

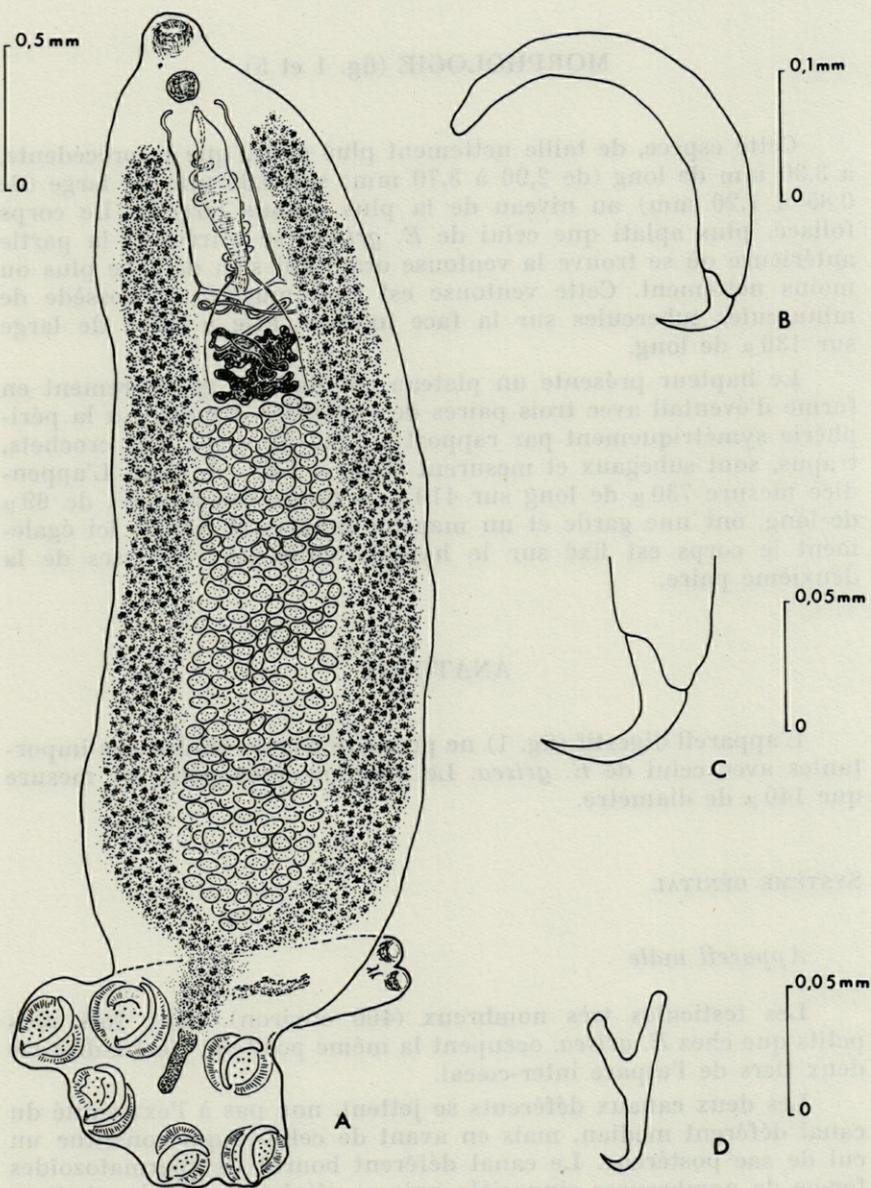


FIG. 5. — *Erpocotyle taschenbergi* nom. nov.

A : animal *in toto*; B : crochet haptorial; C : détail du crochet haptorial; D : hamulus.

Appareil femelle

L'ovaire très sinueux, pré-testiculaire est situé au tiers antérieur du corps.

Le réceptacle séminal, globuleux et rempli de spermatozoïdes, prolonge directement l'ovaire sans séparation nette. A son extrémité distale, située à droite, le réceptacle séminal se rétrécit puis se courbe vers l'arrière. Cette portion est remplie d'ovules. L'oviducte qui en part est un canal très fin et sinueux. Cette brusque différence de diamètre provoque l'accumulation d'ovules, vraisemblablement fécondés, dans la partie terminale du réceptacle séminal. L'oviducte s'élargit un peu. C'est alors un canal rectiligne qui se continue vers l'avant à gauche. Il croise dorsalement le réceptacle séminal, l'ovaire et le canal génito-intestinal qui s'ouvre dans la branche digestive gauche. Le canal génito-intestinal se détache de l'oviducte après une anse en épingle à cheveux de ce dernier. Continuant son trajet vers l'avant l'oviducte reçoit le vitelloducte impair, passe à gauche et forme chez la plupart des spécimens une boucle complète caractéristique. Il revient sur la ligne médiane, reçoit les glandes de Mehlis et se renfle en un ootype cannelé dont les huit côtes sont formées, ici aussi, d'une série de cellules. L'utérus qui fait suite à l'ootype chemine dans l'axe du corps et aboutit à l'atrium génital. Il n'y a pas de sphincter séparant un sac utérin à l'extrémité distale de l'utérus.

L'utérus s'ouvre dans un court canal étroit où débouche également le pénis. L'ouverture génitale médiane est située très légèrement en arrière de la bifurcation des branches digestives.

Les glandes vitellogènes entourent les branches digestives comme chez *E. grisea*. Elles pénètrent dans le plateau cotylophore mais ce caractère n'est pas constant. Cependant on n'en trouve jamais dans l'appendice. Les vitelloductes transverses reçoivent les deux vagins. Ceux-ci s'étendent parallèlement aux branches digestives. Les ouvertures vaginales sont situées à l'extrémité d'une inflexion des vagins vers l'intérieur et à mi-distance entre le bord latéral du corps et le pore génital.

Chez cette espèce nous avons également observé le renversement des organes.

Les œufs, fusiformes, ornés de huit côtes longitudinales très fines et peu marquées, mesurent 200 μ de long. A chaque extrémité se trouve un filament. Ces filaments mesurent respectivement 100 μ et 50 μ de long.

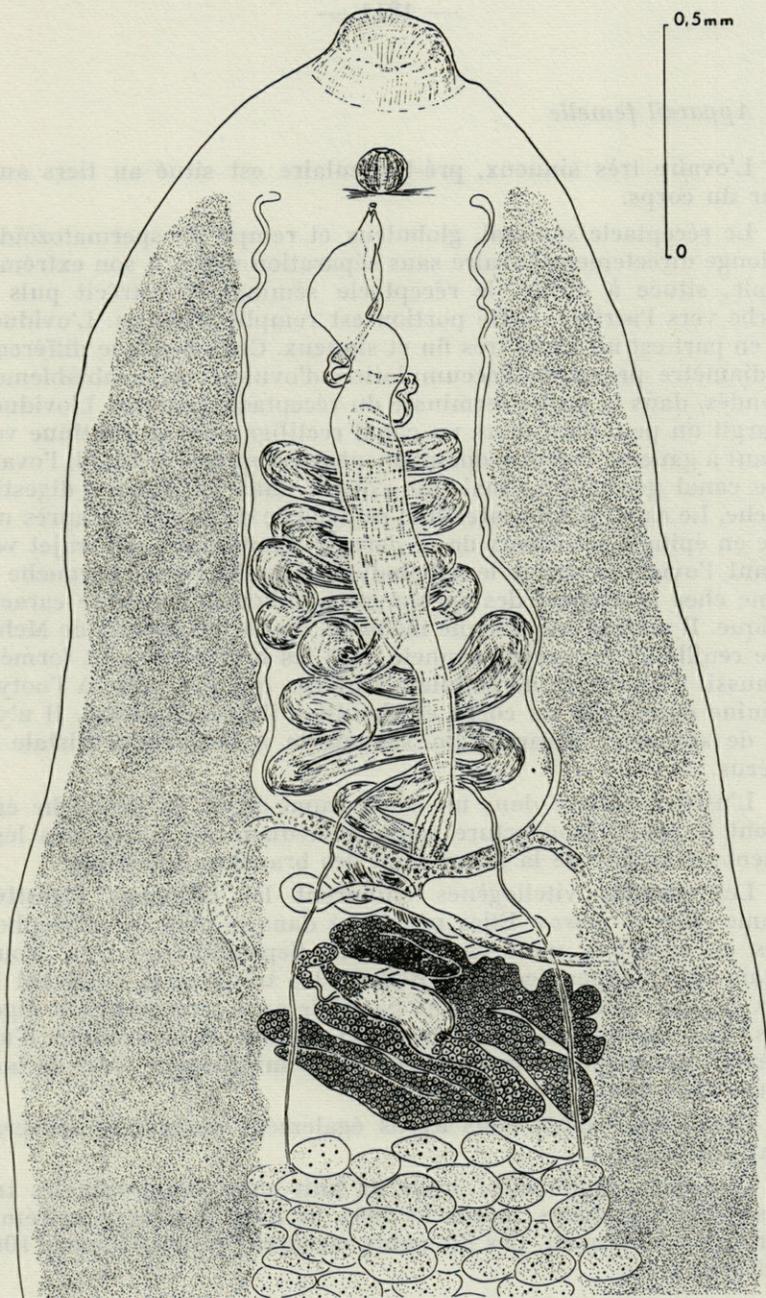


FIG. 6. — *Erpocotyle taschenbergi* nom. nov. : système génital, vue ventrale (d'après un spécimen aplati).

DISCUSSION

Parmi les *Hexabothriidae* Price, 1942, ces deux espèces ne peuvent se rapporter qu'au genre *Erpocotyle* Van Beneden et Hesse, 1863, à cause de la présence de deux vagins parallèles, d'un cirre inerme et d'un hapter symétrique.

Nous considérons qu'*Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900) et *Erpocotyle taschenbergi* nom. nov. sont deux espèces différentes. Nous nous basons pour cela sur les caractères résumés dans le tableau 1.

Dans le genre *Erpocotyle* le réceptacle séminal forme une poche distincte de l'oviducte. *E. grisea* et *E. taschenbergi* se différencient des autres espèces du genre par la forme du réceptacle séminal qui constitue chez elles une dilatation de l'oviducte.

TASCHENBERG (1879) donne d'excellentes figures et décrit sous le nom de *Onchocotyle appendiculata* (Kuhn, 1829) Diesing, 1850 un *Hexabothriidae* parasite d'*Hexanchus griseus*.

Or KUHN (1829) avait décrit sous le nom de *Polystoma appendiculata* un « Onchocotyle » trouvé sur les branchies de *Squalus catulus* = *Scyliorhinus stellaris*. Cette espèce a été placée par Von NORDMANN (1840) dans le genre *Hexabothrium*.

Tous les auteurs s'accordent pour admettre que *Hexabothrium appendiculatum* (Kuhn, 1829) Nordmann, 1840 = *Polystoma appendiculata* Kuhn, 1829. Cette espèce parasite de *Scyliorhinus stellaris* se caractérise par un cirre armé.

L'espèce trouvée par TASCHENBERG sur un hôte différent et ayant un cirre inerme ne peut être assimilée à *Hexabothrium appendiculatum* signalé par KUHN (1829). Celle-ci, par sa description et son iconographie, correspond tout à fait à la plus petite de nos deux espèces. Mais cet auteur avait pris le canal génito-intestinal pour le vagin et les vagins pour les branches antérieures des vitellogènes latéraux.

CERFONTAINE (1900), dans sa révision des « Onchocotyles », décrit *Squalonchocotyle grisea* d'après deux exemplaires récoltés à Naples sur *Hexanchus griseus*. Il pense que l'espèce trouvée par TASCHENBERG sur *Hexanchus griseus* a été « combinée d'après des images observées chez plusieurs parasites appartenant à des espèces différentes; le plateau fixateur et la ventouse buccale semblent dessinés d'après un Onchocotyle provenant d'une Raie, tandis que les œufs ont la forme caractéristique de ceux d'un Onchocotyle pro-

TABLEAU I
 Comparaison des caractères spécifiques
 de *Erpocotyle grisea* (CERFONTAINE, 1900)
 et *Erpocotyle taschenbergi* nom. nov.

Caractères	<i>E. grisea</i>	<i>E. taschenbergi</i>
TAILLE :		
longueur	8 à 9 mm	3 à 4 mm
largeur	2 à 2,5 mm	1 mm
crochets	inégaux n° 2 : 1450 μ n° 3 : 1750 μ n° 4 : 1600 μ	égaux (500 μ)
hamuli	garde renflée au sommet	garde semblable au manche
PLATEAU COTYLOPHORE	rectangulaire	arrondi
VENTOUSE ORALE	sans tubercules	avec tubercules
CANAL DEFERENT	sans cul de sac	avec cul de sac
DIVERTICULE DE L'OVIDUCTE	présent	absent
UTERUS	avec sphincter et sac utérin	sans sphincter, ni sac utérin
OUVERTURES VAGINALES	rapprochées de l'ouverture génitale	à mi-distance ouverture génitale bord latéral

venant d'un squalé..... D'après le texte et les figures les ovules passeraient à travers le réceptacle séminal, celui-ci n'étant qu'une dilatation de l'oviducte..... Mais dans aucun cas le réceptacle séminal n'apparaît comme une simple dilatation du germiducte ». A cause de cela il considère l'espèce de TASCENBERG comme nulle et la sienne comme une espèce nouvelle.

Par la suite la plupart des auteurs (E.W. PRICE, 1942; N.G. SPROSTON, 1946; A. PALOMBI, 1949; S. YAMAGUTI, 1963) considèrent l'espèce décrite par E.O. TASCENBERG en 1879 comme synonyme de *Erpocotyle grisea* (CERFONTAINE, 1900) en se basant sur le fait que ces deux parasites avaient été tous deux récoltés sur le même hôte.

La plus grande de nos espèces est la moins nombreuse (20 individus seulement). A cause de la taille du corps, de la taille et la forme des crochets, de la morphologie de la garde des hamuli, elle correspond à *Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900).

L'autre, la plus petite et la plus nombreuse (470 individus), correspond, nous l'avons prouvé, à une espèce différente. Ne pouvant utiliser l'appellation spécifique d'*appendiculatum* utilisée par E.O. TASCENBERG (1879) nous proposons de la nommer *Erpocotyle*

taschenbergi en hommage à cet auteur qui l'avait si bien décrite et figurée.

Toutefois la possibilité d'une identité avec *E. pricei* Tendeiro et Valdez, 1955, récolté sur *Heptranchias perlo* Bonnaterre est à envisager.

Ces deux parasites, de taille sensiblement égale, possèdent des glandes vitellogènes qui pénètrent dans le plateau cotylophore et un corps fixé au même niveau sur le haptur.

N'ayant pu obtenir le type qui semble avoir disparu et la description étant nettement insuffisante, nous pensons, à cause de la différence d'hôte et de la différence de taille et de forme des crochets, qu'il s'agit de deux espèces différentes.

Remerciements

Nous tenons à remercier Monsieur le Professeur L. EUZET qui nous a dirigés dans ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BENEDEEN, P.J. Van et C.E. HESSE, 1863. Recherches sur les Bdellodes ou Hirudinées et les Trématodes marins. *Mém. Acad. Roy. Belg.*, 341-342, pl. I-XIII.
- BONHAM, K., 1950. Some monogenetic Trematodes of Puget sound fishes. *Studies Honor. Trevor Kimcaid*, 85-103 + 154-163, fig. 1-37.
- CERFONTAINE, P., 1900. Contribution à l'étude des Octocotyliodes. V. Les Onchocotylinés. *Arch. Biol.*, 6 : 347-478, pl. XVIII-XXI.
- DIESING, C.M., 1850. Systema helminthum. I. *Vindobonae*, 1-680.
- EUZET, L. et A. RAIBAUT, 1960. Le développement post-larvaire de *Squalonchocotyle torpedinis* (Price, 1942) (*Monogenea, Hexabothriidae*). *Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. Nat.*, 83 : 101-108, fig. 1-6.
- KUHN, M., 1829. Description d'un nouveau genre de l'ordre des Douves et de deux espèces de Strongles. *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris*, 18 : 357-358, 1 pl.
- KUHN, M., 1829. Description d'un nouvel épizoaire du genre *Polystomum* qui se trouve sur les branchies de la Petite Roussette (*Squalus catulus*) suivie de quelques observations sur le *Distoma megastomum* et le *Cysticercus leporis variabilis* de Bremser. *Ann. Sc. d'Obs. Paris*, 2 : 460-465, pl. II, fig. 1-3.
- NORDMANN, A. von, 1832. Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der Wirbellosen Thiers. *Berlin*, I-X, 1-150, pl. IX, fig. 6-7.
- NORDMANN, A. von, 1840. Les vers (Vermes), in LAMARCK : Histoire Naturelle des Animaux sans vertèbres. *Paris*, 2^e éd., 3 : 542-686.

- PALOMBI, A., 1949. 1. Trematodi d'Italia. I. Trematodi monogenetici. *Arch. Zool. Italiana*, 34 : 203-408, fig. 1-89.
- PRICE, E.V.W., 1942. North american monogenetic Trematodes. V. The family *Hexabothriidae* n. n. (*Polystoamtoidea*). *Proc. Helminth Soc. Washington*, 9 (2) : 39-56, fig. 1-3.
- SPROSTON, N.G., 1946. A synopsis of the monogenetic Trematodes. *Trans. Zool. Soc. London*, 25 (4) : 185-600, fig. 1-117.
- TASCHENBERG, E.O., 1879. Weitere Beiträge zur Kenntniss ectoparasitischer mariner Trematoden. *Festchr. Feier 100 jöhr. Bestch. Naturf. Ges. Halls*, 25-76, pl. III, IV.
- TENDEIRO, J. et V. VALDEZ, 1955. Helminologia ictiologica. III. Helminthes de alguns peixes da costa oeste-africana. *Bolm cult. Guinée port.*, 10 (37) : 129-163, fig. 1-11, phot. 1-12.
- WILLIAMS, J.B., 1960a. The dimorphism of *Polystoma integerrimum* (Frölich) Rudolphi and its bearing on relationships within the *Polystomatidae*. Part. II. *J. Helminth.*, 34 (3-4), 323-346, fig. 7-10, pl. I.
- WILLIAMS, J.B., 1960b. The dimorphism of *Polystoma integerrimum* (Frölich) Rudolphi and its bearing on relationships within the *Polystomatidae*. Part. II. *J. Helminth.*, 34 (3-4) : 323-346, fig. 7-10, pl. I.
- YAMAGUTI, S., 1963. Systema helminthum. IV. *Monogenea* and *Aspidocotylea*. *Interscience Publishers. New-York et Londres* : 1-699, fig. 1-899.

CRUSTACEA COPEPODA

par Lucien LAUBIER

Deux espèces de Copépodes ectoparasites ont été récoltées sur l'*Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788) capturé à Port-Vendres le 24 juin 1965 : l'une de ces deux espèces a déjà été signalée à plusieurs reprises sur cet hôte, mais la seconde appartient à une famille dont aucun représentant n'a encore été rencontré sur ce Sélacien, les *Eudactylinidae* Yamaguti, 1963. Par l'ensemble de ses caractéristiques, cette forme représente un type morphologique encore peu modifié par rapport aux autres genres de la famille, et justifie la création d'un cadre générique nouveau.

PANDARIDAE Wright, 1877, emend. Yamaguti, 1963

Demoleus heptapus (A.W. Otto, 1821)

Un unique spécimen femelle a été recueilli à l'ouverture d'une des fentes branchiales.

Cette espèce a été décrite originellement d'après quelques spécimens des deux sexes récoltés à Nice sur le même hôte, *Hexanchus griseus*. La synonymie longtemps embrouillée de ce Copépode a été clarifiée de manière définitive par DOLLFUS (1943) à l'occasion de sa découverte en Atlantique (Concarneau). Les descriptions morphologiques des anciens auteurs ont été complétées par les belles figures publiées par DOLLFUS, dont une a été reprise dans la monographie moderne de YAMAGUTI (1963). L'auteur japonais a d'ailleurs commis à propos de cette espèce une erreur de transcription, et la nomme « *Demoleus hepatus* (Otto, 1821) » (*loc. cit.*, p. 115 et Pl. 137, fig. 3). Il faut bien entendu lire *Demoleus heptapus*.

La présence de cette espèce en Méditerranée nord-occidentale, sur son hôte typique *Hexanchus griseus*, est tout à fait normale. L'espèce est cependant nouvelle pour la proche région de Banyuls-sur-Mer.

La seconde espèce de Copépode parasite d'*Hexanchus griseus* était constituée par de nombreux individus femelles solidement fixés aux rayons branchiaux et sur les bords des fentes branchiales du Sélacien par leur extrémité antérieure. De taille relativement grande, cette espèce appartient aux Dichelesthioidea, et au sein de ce vaste ensemble, à la famille des *Eudactylinidae* telle qu'elle a été récemment définie par YAMAGUTI (1963). Elle est proche des quatre genres d'*Eudactylinidae* suivants : *Nemesis* Risso, *Eudactylina* van Beneden, *Eudactylinella* Wilson et *Eudactylinodes* Wilson; ses relations phylétiques sont particulièrement marquées avec ces trois derniers genres : elle représente cependant un terme morphologique moins spécialisé, en particulier par la structure des appendices thoraciques, pour lequel l'érection d'un nouveau genre s'est avérée indispensable.

EUDACTYLINIDAE Yamaguti, 1963

Protodactylina gen. nov.

DIAGNOSE

Eudactylinidae primitif, apparenté aux genres *Eudactylina*, *Eudactylinella* et *Eudactylinodes*. Femelle : tête fusionnée avec le premier segment thoracique, recouverte d'une carapace dorsale tronquée vers l'arrière; les trois premiers segments thoraciques libres ont en vue dorsale la forme de trapèzes à grande base orientée vers l'arrière et à angles régulièrement arrondis; pas de plaques dorsales sur les segments thoraciques; le cinquième segment thoracique n'est pas élargi postérieurement; le segment génital est plus de deux fois plus court que le segment précédent; abdomen bien développé de trois segments distincts; rames caudales allongées, portant quelques soies courtes; cordons ovigères aussi longs que la moitié du corps, œufs peu aplatis; antennule à nombreux articles (une quinzaine) à segmentation peu distincte, en particulier dans les articles proximaux; antenne à trois articles, le dernier portant un fort crochet; tube buccal développé, à extrémité arrondie; mandibule styliforme; maxillule biramée munie de soies; maxille à deux articles, le dernier portant une griffe terminale; maxillipède

puissant, à deux articles, formant une pince préhensile; quatre premières paires de pattes thoraciques biramées, toutes semblables à la chétotaxie près, endopodites et exopodites formés chacun de trois articles; cinquième paire de pattes uniramée, entièrement visible dorsalement; segment génital court, un peu plus large que l'abdomen. Mâle inconnu.

Parasite externe sur les branchies de Sélaciens.

Espèce-type et unique espèce : *Protodactylina pamelae* sp. n.

Les relations morphologiques et phylétiques de ce genre nouveau avec l'ensemble de la famille des *Eudactylinidae* seront envisagées après la description de l'espèce nouvelle.

Protodactylina pamelae sp. n. (1)

LOCALITÉ, TYPES

Une quinzaine de femelles de cette espèce ont été récoltées en juin 1965 sur les rayons branchiaux et le bord des fentes branchiales d'un *Hexanchus griseus* pêché à Port-Vendres, dont les caractéristiques ont été fournies en introduction à ce travail. Une série de huit syntypes est conservée dans les collections du Laboratoire Arago; un de ces exemplaires, entièrement disséqué, est conservé sur préparations; un second exemplaire entier a été désigné comme holotype. Les mâles de cette espèce sont inconnus.

TAILLE, COLORATION

La longueur totale du corps, comptée depuis l'extrémité antérieure jusqu'au bout des rames furcales, varie entre 2,5 et 4,5 mm sur les quinze femelles récoltées. La longueur moyenne est de l'ordre de 4 mm. Les sacs ovigères, de dimensions également variables, mesurent de 1,5 à 3 mm de longueur. Sur le vivant, les animaux sont de teinte crème, et deviennent blanc opaque en alcool.

(1) L'espèce est très sincèrement dédiée à M^{lle} Annie Bonichon, Chargée de Recherche au Centre national de la Recherche scientifique.

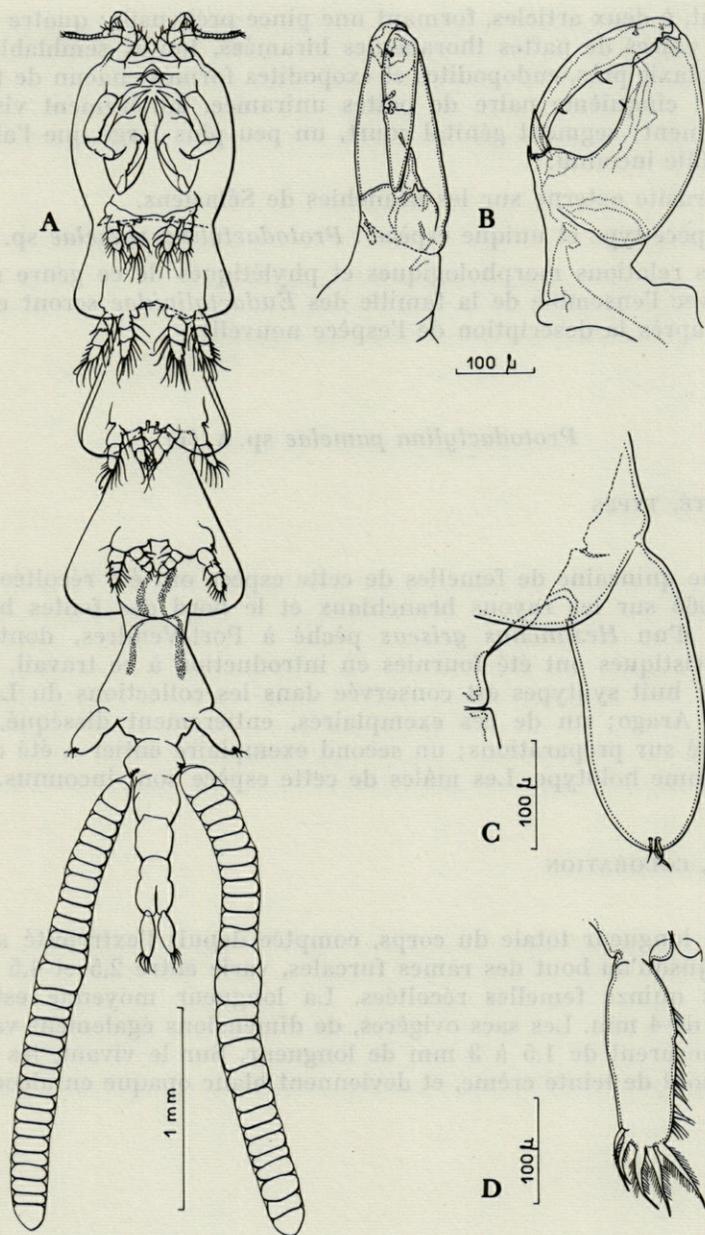


FIG. 1. — *Protodactylina pamelae* gen. sp. nov.; A, habitus en vue ventrale. B, maxillipède de face et de profil. C, cinquième paire de « pattes thoraciques ». D, rame furcale en vue ventrale.

CORPS (fig. 1, A)

La forme générale du corps est très élancée, et le contour des segments thoraciques libres contribue à donner à l'ensemble des proportions harmonieuses bien différentes de l'aspect de larve d'Insecte des *Eudactylina*. Les sacs ovigères soulignent la minceur des trois segments abdominaux.

Le premier segment thoracique est entièrement soudé à la tête, et l'ensemble est recouvert dorsalement par une carapace rectangulaire à angles arrondis et à bord postérieur droit. La tête porte un petit rostre antérieur visible entre les bases des antennules.

Les trois premiers segments thoraciques libres (segments 2 à 4) ont en vue dorsale la forme de trapèzes dont la plus petite base est dirigée vers l'avant; les angles régulièrement arrondis de ces trapèzes donnent à l'ensemble l'apparence d'une succession de trois masses cordiformes. Le cinquième segment thoracique, grâce aux « pattes » uniramées et uniarticulées, ressemble grossièrement aux trois segments qui le précèdent.

Le segment génital est à peu près aussi large que long, et plus de deux fois plus court que le cinquième segment thoracique; les fentes génitales sont bien visibles latéralement. Les sacs ovigères, droits, contiennent une série d'une trentaine d'œufs moyennement aplatis.

L'abdomen comprend trois segments subégaux, un peu plus longs que larges, sans aucune ornementation. Les rames furcales sont normalement insérées à l'extrémité du dernier segment abdominal.

ANTENNULES (fig. 2, A)

Les antennules, allongées, régulièrement amincies et revêtues d'une riche chétotaxie, comptent quinze articles. En fait, la segmentation des antennules est très fine, et assez difficile à interpréter correctement. En particulier, il est possible que le troisième segment à partir de la base, qui porte neuf soies de taille variable, représente la fusion encore inachevée de quatre articles élémentaires, le premier portant trois soies, le second une seule, le troisième deux soies et le quatrième et dernier trois soies; cette hypothèse est justifiée par la présence dans la partie postérieure de cette région de l'antennule, de quatre épaissements cuticulaires nettement séparés. Toutefois, suivant la génératrice observée en coupe

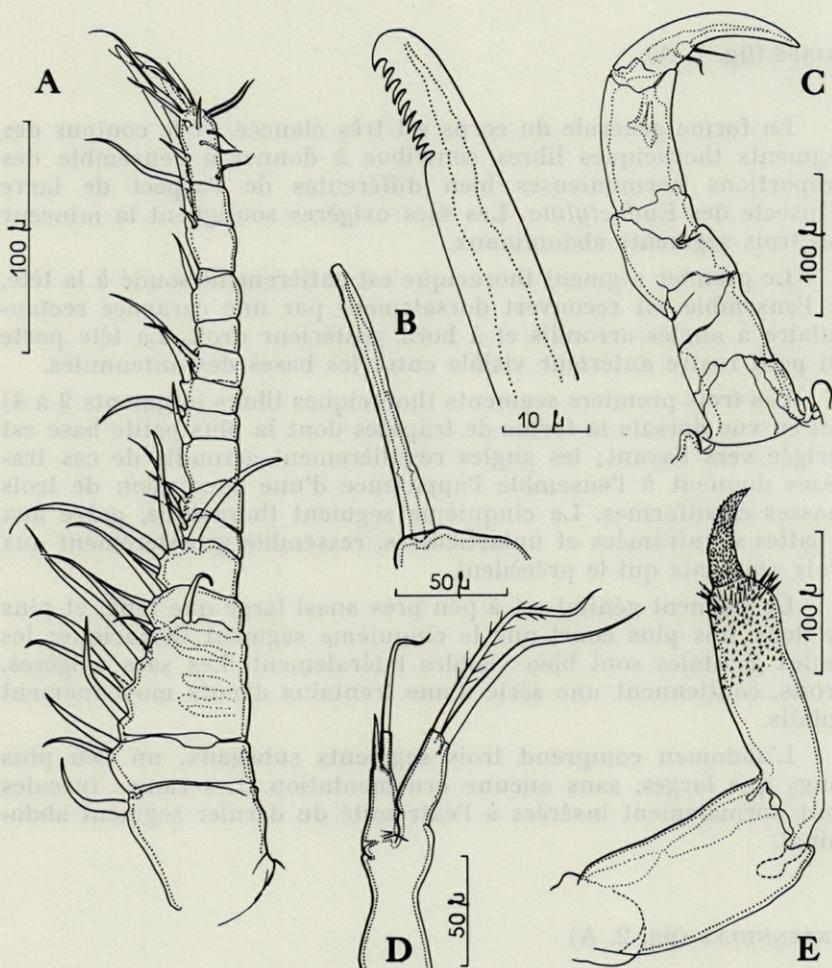


FIG. 2. — *Protodactylina pamelae* gen. sp. nov.; A, antennule. B, mandibule et son extrémité plus grossie. C, antenne. D, maxillule. E, maxille.

optique, ces épaissements varient en nombre, ou bien ne sont plus visibles, leur union complète étant réalisée par des ponts cuticulaires épais. C'est le cas le long de la génératrice sur laquelle s'insèrent la plupart des soies. Ainsi, les antennules comptent quinze articles au moins, et dix-huit au plus, suivant le mode de segmentation adopté. La chétotaxie a été figurée en détail. Deux remarques particulières concernent, d'une part la présence d'un grand aesthète de forme habituelle sur le treizième article, et, d'autre part, l'aspect particulier de la petite soie à base renflée de l'article terminal.

ANTENNES (fig. 2, C)

Les antennes sont formées de trois articles. Le premier article, droit, à cuticule mince, résulte peut-être de la fusion de deux articles primitifs distincts. Je l'ai considéré comme représentant un seul article, en comparant l'antenne de *Protodactylina* gen. nov. à celle de *Eudactylinella*, genre très proche, et qui possède une antenne à quatre articles : l'article supplémentaire est nettement séparé d'après WILSON (1932, Pl. 36). Le second article porte deux soies minuscules sur sa face externe. Le troisième article ne possède aucune ornementation; il se termine par une griffe préhensile qui porte sur son bord concave deux soies courtes.

MANDIBULES (fig. 2, B)

Les mandibules, styloformes, très longues, sont terminées par une extrémité denticulée : une dizaine de petites dents dirigées vers l'arrière sont disposées sur un bord. Ce type est strictement semblable à une mandibule d'*Eudactylina*. Les mandibules sont engagées dans deux fentes latérales du tube buccal, d'où elles peuvent sortir au cours des manipulations des animaux. Le tube buccal proprement dit, normalement développé, se termine par une extrémité arrondie sur laquelle se distingue la fente transversale de l'ouverture buccale. La lèvre antérieure est continue, alors que la lèvre postérieure présente une échancrure médiane profonde.

MAXILLULES (fig. 2, D)

Disposées de part et d'autre des deux mandibules, et insérées à peu près au même niveau transversal, les maxillules sont biramées. Le lobe externe, le plus grand, porte deux longues soies, l'une plumeuse, l'autre lisse; le lobe interne, de plus petite taille, porte une très courte soie lisse, et une seconde soie plus grande, également lisse, et pourvue d'une gaine basale épaisse.

MAXILLES (fig. 2, E)

Les maxilles (premiers maxillipèdes suivant YAMAGUTI, 1963) sont formées de deux articles; le premier article, environ deux fois plus long que large, ne porte aucune ornementation. Le second

article porte à l'extrémité distale une ornementation spinulaire diversifiée : sur sa face externe, il porte sur le tiers distal de minuscules denticules, alors que sur sa face interne, une zone beaucoup moins étendue et tout à fait distale porte de longues épines raides. Enfin, cet article se termine par une griffe revêtue sur toute sa longueur de très fins denticules régulièrement et densément répartis.

MAXILLIPÈDES (fig. 1, B)

Les maxillipèdes sont les pièces les plus postérieures de l'ensemble buccal. Puissamment structuré, chaque maxillipède est inséré sur une base indépendante épaisse, plus large que longue, qui lui donne une solide assise. La pince proprement dite comprend une partie fixe, de grande taille, sur laquelle s'articule le doigt mobile. L'ornementation du mors fixe est limitée à une courte épine placée à l'intérieur de la pince; le système sur lequel vient se bloquer le doigt mobile en position fermée comprend une épine terminale externe sur laquelle s'appuie le bord latéral externe du doigt mobile, qui vient en outre buter dans une petite dépression de la cuticule, et une petite dent qui double vers l'extérieur l'épine terminale. Le doigt mobile proprement dit porte trois soies courtes, deux le long de son bord concave, et la troisième sur son flanc interne, au voisinage de l'articulation avec la partie fixe de la pince. Ce système d'accrochage est moins spécialisé que celui que l'on rencontre chez *Eudactylina* ou chez d'autres genres de la famille, chez lesquels une surface grossièrement striée remplace l'épine terminale du doigt fixe, le doigt mobile se terminant par un bossage irrégulier : nul doute que ce système, mu par la musculature convenable, ne réalise un dispositif d'accrochage sur l'hôte moins sujet à déraiper ou à glisser que celui, plus simple, de *Protodactylina* gen. nov.

PATTES THORACIQUES (fig. 3 et 1, C)

Les quatre premières paires de pattes thoraciques sont semblables entre elles. Toutes biramées, leurs exopodites et leurs endopodites sont constitués tous deux de trois articles. De P_1 à P_4 , on observe simplement une légère réduction de taille des articles des deux rames, donc de la longueur totale des appendices, et une diminution proportionnellement plus marquée de la longueur des soies. Les variations chétotaxiques sont résumées dans le tableau suivant :

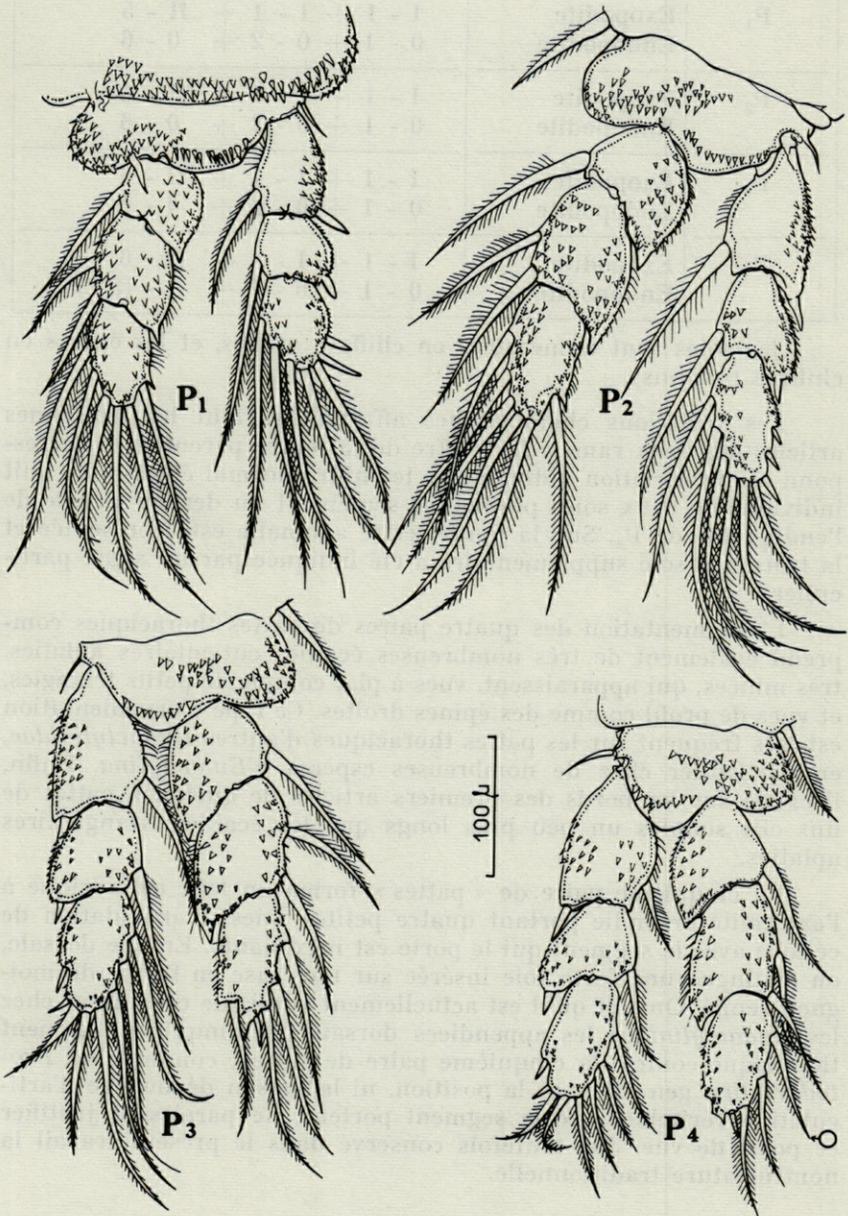


FIG. 3. — *Protodactylina pamelae* gen. sp. nov.; pattes thoraciques.

P ₁	Exopodite Endopodite	I - 1 + I - 1 + II - 5 0 - 1 + 0 - 2 + 0 - 6
P ₂	Exopodite Endopodite	I - 1 + I - 1 + III - 6 0 - 1 + 0 - 2 + 0 - 6
P ₃	Exopodite Endopodite	I - 1 + I - 1 + II - 6 0 - 1 + 0 - 2 + I - 4
P ₄	Exopodite Endopodite	I - 1 + I - 1 + II - 6 0 - 1 + 0 - 2 + I - (3) 2

(les soies sont numérotées en chiffres arabes, et les épines en chiffres romains).

Les variations chétotaxiques affectent surtout les troisièmes articles des deux rames. Le chiffre de (3) entre parenthèses correspond à une variation individuelle, le chiffre normal étant pour huit individus de deux soies plumeuses seulement au dernier article de l'endopodite de P₄. Sur la figure, cette anomalie est représentée et la troisième soie supplémentaire a été indiquée par un signe particulier.

L'ornementation des quatre paires de pattes thoraciques comprend également de très nombreuses écailles cuticulaires aplaties, très minces, qui apparaissent, vues à plat comme de petits triangles, et vues de profil comme des épines droites. Ce type d'ornementation est très fréquent sur les pattes thoraciques d'autres *Eudactylinidae*, en particulier chez de nombreuses espèces d'*Eudactylina*. Enfin, il existe sur les bords des premiers articles de quelques pattes de fins cils souples un peu plus longs que les écailles triangulaires aplaties.

La cinquième paire de « pattes » forme un lobe cylindrique à l'extrémité arrondie portant quatre petites soies. L'articulation de ce lobe avec le segment qui le porte est inexistante. En vue dorsale, on distingue une forte soie insérée sur une base en forme de moignon renflé. On sait qu'il est actuellement admis de considérer chez les *Eudactylinidae* les appendices dorsaux du cinquième segment thoracique comme la cinquième paire de pattes; comme chez *Protodactylina* gen. nov., ni la position, ni la liaison dépourvue d'articulation véritable avec le segment porteur, ne paraissent justifier ce point de vue. J'ai toutefois conservé dans le présent travail la nomenclature traditionnelle.

RAMES FURCALES (fig. 1, D)

Cylindriques, terminées par une extrémité arrondie, les rames furcales sont environ trois fois plus longues que larges. Elles portent à l'extrémité distale cinq soies dont une, plus petite, est lisse, alors que les quatre autres, subégales, sont fortement plumeuses. En outre, le bord interne de chacune des rames est pourvu sur toute sa longueur d'une rangée de fines soies dont la longueur augmente graduellement vers l'extrémité distale.

DISCUSSION

Par la forme générale du corps, *Protodactylina* gen. nov. se rapproche surtout des cinq genres suivants d'*Eudactylinidae* : *Eudactylina* van Beneden, 1853; *Eudactylinella* Wilson, 1932; *Eudactylinodes* Wilson, 1932; *Nemesis* Risso, 1826 et *Lamproglena* Nordmann, 1832 (1). En réalité, la comparaison détaillée des appendices réduit cette similitude externe à peu de choses.

Nemesis et *Protodactylina* gen. nov. ont certains points communs : l'antennule compte entre 10 et 15 segments subégaux chez *Nemesis*, contre quinze (ou dix-huit) chez *Protodactylina* gen. nov. Les antennes préhensiles, les maxillipèdes en pince puissante, sont communs aux deux genres. La cinquième paire de pattes, uniaarticulée chez *Protodactylina* gen. nov., compte un ou parfois deux articles chez *Nemesis*. Enfin, l'abdomen de ce dernier genre compte deux ou trois segments, celui de *Protodactylina* trois segments. Toutefois, des caractères importants interdisent de pousser plus loin le rapprochement : entre autres, la structure des pattes thoraciques (à exopodites en endopodites toujours biarticulés et munis d'épines puissantes chez *Nemesis*, toujours triarticulés et munis de soies plumeuses et d'épines chez *Protodactylina* gen. nov.), la taille de ces appendices et de la cinquième paire de pattes thoraciques, etc.

(1) La position systématique du genre *Lamproglena* ne semble pas encore définitivement établie. En fait, la monumentale monographie de YAMAGUTI comporte de nombreuses erreurs dont certaines ont été signalées par STOCK (Review, *Crustaceana*, 9 (2) : 23-224, 1965); le fait de ranger *Lamproglena* parmi les *Eudactylinidae* constitue une erreur supplémentaire : cette forme doit en réalité être rangé parmi les *Lernaeidae* comme l'ont établi N.G. SPROSTON, W.Y. YIN and Y.T. HU (The genus *Lamproglena* (Copepoda parasitica) : the discovery of the life histories and males of two Chinese species from food fishes, revealing their relationship with *Lernacea* and of both to *Cyclopoidea*. *Sinensia*, n.s., 1950, 1 : 51-84).

C'est avec le groupe *Eudactylina* - *Eudactylinella* et *Eudactylinodes* que les rapports morphologiques sont les plus marqués. Par la forme générale du corps, *Protodactylina* gen. nov. rappelle particulièrement *Eudactylinella* et *Eudactylinodes*; l'étude détaillée des appendices met en évidence des liens plus étroits avec *Eudactylina* (en ce qui concerne les appendices céphaliques) et *Eudactylinella* (en ce qui concerne les cinq paires de pattes thoraciques).

Eudactylinodes et *Protodactylina* gen. nov. ont en commun la forme générale du corps; ainsi que la structure des antennes et des maxillipèdes; mais en dehors de ces deux caractéristiques, l'organisation de ces deux genres diffère profondément: antennules courtes armées de griffes ou d'épines chez *Eudactylinodes*, longues et grêles chez *Protodactylina* gen. nov., pattes thoraciques à nombre d'articles différant d'une rame à l'autre, souvent un seul article à l'endopodite chez *Eudactylinodes*, pattes thoraciques à rames triarticulées semblables chez *Protodactylina* gen. nov., abdomen à deux segments chez *Eudactylinodes*, trois chez *Protodactylina* gen. nov., etc. Les possibilités de liens phylétiques entre ces deux genres semblent donc à écarter.

Les caractères communs avec *Eudactylina* résident dans la structure triarticulée de l'antenne, la mandibule styliforme à extrémité denticulée, la maxillule biramée, la maxille terminée par une griffe, le maxillipède en forte pince d'accrochage sur l'hôte, enfin, la forme de la cinquième paire de pattes thoraciques. Chez certaines espèces d'*Eudactylina*, par exemple *E. aspera* Heller, 1868, il faut y ajouter les quatre premières paires de pattes thoraciques toutes biramées, exopodites et endopodites étant tous deux triarticulés. Seules, la modification du premier article de l'exopodite de P₂ et l'ornementation chétotaxique réduite, séparent, en ce qui concerne les pattes thoraciques, cette espèce de *Protodactylina* gen. nov. Cependant, des caractères importants, comme la structure de l'antennule et le nombre des segments abdominaux, éloignent *Eudactylina* de *Protodactylina* gen. nov. Par ailleurs, l'aspect général de *Protodactylina* gen. nov. est fort différent de celui des Eudactylines: très élancé, élégant dans ses proportions générales, le corps de *Protodactylina* gen. nov. est bien différent de l'aspect de larve de la totalité des espèces d'Eudactylines. Certains détails morphologiques témoignent également d'une adaptation parasitaire moins poussée chez *Protodactylina* gen. nov. que chez *Eudactylina*: c'est le cas des maxillipèdes en pince simple, c'est aussi le cas de la chétotaxie riche en soies plumeuses des pattes thoraciques.

Les liens entre *Protodactylina* gen. nov. et *Eudactylinella* sont limités dans le détail à l'antennule formée de nombreux articles semblables et dépourvus de fortes épines, et surtout à la structure des quatre premières paires de pattes thoraciques, exactement iden-

tique entre les deux genres, à l'ornementation chétotaxique près : les longues soies plumeuses de *Protodactylina* gen. nov. sont remplacées par quelques rares épines disposées sur le bord externe des rames. L'apparence générale du corps est également similaire dans les deux genres : même forme élancée et harmonieuse; seuls diffèrent les maxillipèdes, projetés vers l'avant chez *Eudactylinella* et la présence d'un segment abdominal supplémentaire chez *Protodactylina* gen. nov.

La description de WILSON (1932) de l'unique espèce du genre *Eudactylinella*, *E. alba* Wilson, 1932 contient une remarque intéressante sur la structure des antennules pluriarticulées : « very different from those of *Eudactylina* and *Eudactylinodes* » (p. 472). Cette phrase peut aussi bien s'appliquer à *Protodactylina* gen. nov.

Malgré ces nombreuses ressemblances, qui rapprochent *Protodactylina* gen. nov. de *Eudactylinella* plus que de tout autre genre, un certain nombre de caractères s'opposent à l'existence d'une filiation simple entre les deux genres. Il est remarquable que ces caractères puissent pour la plupart être interprétés comme le résultat de l'adaptation à la vie parasitaire, plus avancée chez *Eudactylinella* que chez *Protodactylina* gen. nov. : les maxillipèdes aux bases soudées en un tronc commun, et projetés en avant, les quatre premières paires de pattes thoraciques, aux deux rames triarticulées portant uniquement de puissantes épines de fixation, enfin la régression de l'abdomen qui comporte deux segments seulement.

Justification

Protodactylina gen. nov. peut être distingué des autres genres de la famille par l'ensemble de caractères morphologiques suivants :

— antennule à une quinzaine d'articles semblables, sans griffes ou épines d'ancrage, ornée de nombreuses soies souples;

— maxillipède en pince simple dépourvue des dispositifs de surface antidérapants;

— P₁ à P₄ toutes biramées, exopodites et endopodites comportant chacun trois articles, ornementation chétotaxique comprenant pour deux tiers des soies plumeuses longues, pour un tiers des épines;

— abdomen encore bien développé, formé de trois articles.

Par ces caractères morphologiques et par l'aspect général du corps des femelles, *Protodactylina* gen. nov., phylétiquement proche d'*Eudactylinella* et d'*Eudactylina*, constitue un type générique moins spécialisé que ces deux genres; par rapport à l'ensemble de la famille des *Eudactylinidae*, il représente plus nettement encore un stade primitif peu spécialisé.

Dans la clef dichotomique proposée par YAMAGUTI (1963, p. 156) le genre *Protodactylina* gen. nov. peut être introduit à l'alinéa 4 de la manière suivante :

4. Rames des pattes thoraciques à deux articles chez les femelles *Nemesis*
Rames des pattes thoraciques généralement triarticulées chez les femelles 5
5. Antennule puissante, formée de cinq articles *Eudactylina*
Antennule comptant plus de cinq articles 6
6. Antennule à huit articles armés d'épines ou de griffes, P₅ réduite, non visible dorsalement *Eudactylinodes*
Antennule de plus de dix articles, P₅ bien développée 7
7. Antennule à onze articles, abdomen à deux segments *Eudactylinella*
Antennule à quinze articles, abdomen à trois segments *Protodactylina* gen. nov.

Remerciements

J'exprime mes remerciements aux Professeurs DELAMARE DEBOUTTEVILLE et R.-Ph. DOLLFUS pour les renseignements bibliographiques qu'ils ont bien voulu me fournir. Je suis tout particulièrement reconnaissant envers le Dr Z. KABATA, qui a accepté de revoir le manuscrit et m'a suggéré certaines modifications.

BIBLIOGRAPHIE

DOLLFUS, R. Ph., 1943. Sur un Copépode (gen. *Demoleus* C. Heller) parasite d'*Hexanchus*. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, 851 : 1-10.
WILSON, C.B., 1932. The copepods of the Woods Hole region, Massachusetts. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 158 : 1-635.
YAMAGUTI, S., 1963. Parasitic Copepoda and Branchiura of fishes. J. Wiley and Sons édit., I-X, 1-1104.

RÉSUMÉ

La capture de deux *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788), l'un à Port-Vendres (Pyrénées-Orientales), l'autre à Sète (Hérault), a été l'occasion d'un travail d'équipe sur les parasites de ce Sélacien.

Les parasites récoltés sont :

— *Otodistomum scymni* (A. Risso, 1829) (Trematoda, Dige-
nea).

— *Phyllobothrium dornhi* (L. Oerley, 1885) et *P. lactuca* Van
Beneden, 1850 (Cestoda, Tetraphyllidea).

— Parmi les deux espèces d'*Hexabothriidae* (*Monogenea*) se
trouvait *Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900) qui est redécrite.
L'autre espèce, pour laquelle est proposé le nom de *Erpocotyle*
taschenbergi nom. nov., correspond à celle qui avait été décrite et
figurée par TASCHENBERG en 1829 sous le nom de *Onchocotyle ap-*
pendiculata (Kuhn, 1829) Diesing, 1850 et que tous les auteurs,
depuis CERFONTAINE (1900), considéraient comme synonyme de la
précédente.

— Des deux espèces de Copépodes l'une est bien connue sur
Hexanchus griseus en Méditerranée : il s'agit de *Demoleus heptapus*
(A.W. Otto, 1821). L'autre espèce appartient à la famille des *Eud-*
dactylinidae, mais ne peut trouver place dans aucun genre connu
à l'heure actuelle. On propose le nouveau genre *Protodactylina* pour
renfermer l'espèce *P. pamela* sp. n. Cette forme, proche des deux
genres *Eudactylinella* et *Eudactylina*, s'en distingue facilement par
un ensemble de caractères dont certains traduisent un stade d'adapt-
ation parasitaire assez primitif. Une clé dichotomique générique
situe *Protodactylina* par rapport aux quelques genres d'*Eudactyli-*
nidae affines.

SUMMARY

The capture of two specimens of the shark *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788), the first one in Port-Vendres (Pyrénées-Orientales), the other one in Sète (Hérault), has given the opportunity of a team work upon the parasites of this Selachian.

The following parasites were collected :

— *Otodistomum scymni* (A. Risso, 1829) (Trematoda, Dige-
nea).

— *Phyllobothrium dorhni* (L. Oerley, 1885) and *P. lactuca* Van Beneden, 1850 (Cestoda, Tetrephyllidea).

— Among the two species of Hexabothriidae (Monogenea), *Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900) is redescribed. The other species, for which the name of *Erpocotyle taschenbergi* nom. nov. is proposed, is identical with the one described and figured by TASCHENBERG (1829) under the name *Onchocotyle appendiculata* (Kuhn, 1829) Diesing, 1850; since CERFONTAINE (1900), the recent authors have considered it as a synonym of the former one.

— Among the two species of Copepoda, the first one is well-known on this host in the Mediterranean: *Demoleus heptapus* (A.W. Otto, 1821). The other species belongs to the family Eudactylinidae, but cannot take place in any known genus. The new genus *Protodactylina* is proposed for the species *P. pamelae* sp. n. This form, related to *Eudactylinella* and *Eudactylina*, is easily distinguished by a number of morphological features, of which some demonstrate a primitive stage of parasitic adaptation. A generic key shows the relationship of *Protodactylina* gen. nov. with some others related genera of Eudactylinidae.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei Port-Vendres (Pyrénées-Orientales) und Sète (Hérault) wurde je ein Individuum von *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788) gefangen; ihre Parasiten wurden untersucht.

Es waren dies:

— *Otodistomum scymni* (A. Risso, 1829) (*Trematoda*, *Digenea*).

— *Phyllobothrium dorhni* (L. Oerley, 1885) und *P. lactuca* Van Beneden, 1850 (*Cestoda*, *Tetrephyllidea*).

— Unter den beiden Arten der Familien *Hexabothriidae* (*Monogenea*) fand sich *Erpocotyle grisea* (Cerfontaine, 1900) die neu beschrieben wurde. Die andere Art, für welche wir den Namen *Erpocotyle taschenbergi* vorschlagen, ist in Wirklichkeit diejenige, die von TASCHENBERG, 1829 unter dem Namen *Onchocotyle appendiculata* (Kuhn, 1829) beschrieben worden war, und welche alle Autoren seit CERFONTAINE als Synonym der erstgenannten betrachten.

Eine der beiden Copepodenarten, *Demoleus heptapus* (A.W. OTTO, 1821), ist wohlbekannt als Parasit von *Hexanchus griseus* im Mittelmeer. Die andere Art gehört der Familie der *Eudactylinidae*

an, kann aber keiner bisher bekannten Gattung zugeordnet werden. Wir schlagen die neue Gattung *Protodactylina* vor um die neue Art, *P. pamela* sp. n., aufzunehmen. Diese Form, den Gattungen *Eudactylinella* und *Eudactylina* nahestehend, ist von den beiden jedoch leicht zu unterscheiden dank einer Anzahl morphologischer Eigenschaften, von welchen einige recht primitive Anpassungen an das parasitäre Leben darstellen. Ein Gattungsschlüssel gibt schliesslich den Verwandtschaftsgrad von *Protodactylina* mit einigen Gattungen der Familie *Eudactylinidae* wieder.

Manuscript reçu le 15 mai 1966.

L'EXUVIATION CÉPHALIQUE AU COURS DE LA MUE DES CRUSTACÉS DÉCAPODES

par D. PICHOD-VIALE
*Laboratoire de Zoologie
de la Faculté de Paris
et Station Biologique de Roscoff*

SOMMAIRE

Ce travail est consacré à l'étude de la condensation céphalique chez les Décapodes, condensation qui résulte de l'invagination du segment oculaire dans le segment antennulaire. Des étapes morphologiques jalonnent ce phénomène, depuis les Natantia (invagination inexistante) jusqu'aux Brachyours (Xanthidés), en passant par les Astacours, les Homolidés et les Dromiacés. L'exuviation céphalique des Brachyours nécessite un dispositif spécial décrit ici.

Les premiers travaux sur la mécanique de la mue des Crustacés sont ceux de H. MILNE EDWARDS (1851) qui découvre des lignes de résorption externes permettant l'ouverture de la cuticule exosquelettique. La présence d'un endosquelette apodémien posait de nombreux problèmes chez les Reptantia; les travaux de DRACH (1939) ont fait connaître des zones de résorption internes qui rendent possibles l'exuviation endosquelettique thoracique. Chez les Décapodes Reptantia, la complexité morphologique dans la région céphalique est telle qu'elle entrave l'exuviation. J'étudierai les résorptions céphaliques, non décrites jusqu'ici. Elles ne sont pas visibles extérieurement; fonctionnant au moment de la mue, elles permettent l'exuviation de la tête.

L'étude morphologique de la tête des Décapodes, entreprise à propos de l'exuviation, soulève de nombreuses questions. D'après des observations faites sur des crabes en intermue, il semble im-

possible que ces animaux puissent extraire leurs appendices céphaliques de l'exosquelette exuvial. La disposition et la forme des appendices jointes à la condensation extrême de la région antérieure entraînent l'impossibilité mécanique de muer, particulièrement au niveau des pédoncules oculaires. L'observation directe de la mue apporte peu, parce que l'exuviation céphalique est très rapide et que la région intéressante est alors cachée. La méthode de travail utilisée est la comparaison détaillée des squelettes céphaliques normaux (en intermue) et de squelettes exuviaux. Une difficulté préalable réside dans la délimitation de la tête des Crustacés. Cette délimitation dans le céphalothorax constitue une difficulté bien connue liée à l'existence d'une carapace indivise. Après LATREILLE, H. MILNE EDWARDS (1834) pense que le bouclier dorsal est une dépendance « du segment antenno-maxillaire ». Chez les Brachyours, ce bouclier dorsal surplombe les appendices antérieurs de sorte qu'il est impossible de délimiter la tête. Plus tard (1851), H. MILNE EDWARDS élimine cette difficulté en créant le terme de « portion faciale de la tête des Décapodes ou face », nommant ainsi l'espace compris entre le bord frontal de la carapace et le bord antérieur du cadre buccal occupé par les pattes mâchoires.

Pour BOUVIER (1939), « chez la plupart des Crustacés primitifs, les segments des appendices des 6 premières paires (yeux, a_1 , a_2 , md, mx_1 , mx_2) sont fusionnés en une tête nettement distincte, de sorte qu'il convient d'appeler céphalique la partie antérieure du corps qui correspond à ces appendices chez tous les Crustacés et en particulier chez les Décapodes ».

GROBEN (1919) et à sa suite de nombreux auteurs allemands nomment « vorderkopf » la partie tout à fait antérieure de la tête d'un Décapode, composée d'un « synciput » portant les yeux et les antennules et du segment antennulaire.

Parallèlement, SNODGRASS (1951, 1952) considère « un proto-céphalon » formé d'un lobe céphalique primaire, portant yeux, antennules et labre, et du somite antennaire. Il homologue le labre ou lèvre supérieure membraneuse des Crustacés au labre des Insectes et par suite l'épistome qui porte cette lèvre devient une pièce dorsale et non ventrale. Les études embryologiques de Crustacés n'apportent aucun fondement à cette théorie, infirmée d'ailleurs par l'étude morphologique comparée de la tête des Décapodes faite dans cet article.

Il ne s'agit pas ici de savoir si l'anneau oculaire est l'acron ou le 1^{er} métamère, ou même s'il n'est pas l'équivalent des autres métamères (IHLE-LANDENBERG, 1918). De même nous ne toucherons pas la question de savoir si le segment antennulaire est un métamère ou s'il englobe le somite pré-antennulaire visible dans les

premiers stades embryologiques. Nous utiliserons le terme de segment, c'est-à-dire d'anneau, dans la définition de BALSS (1940).

Il considère dans la tête :

- le segment oculaire interprété comme la ou les pièces calcifiées trouvées entre les pédoncules oculaires;
- le segment antennulaire dont le toit (tergite) est caché généralement sous le repli frontal ou rostral de la carapace et dont le sternite est nommé « pro-épistome » distinct de l'épistome *sensu stricto* avec lequel H. MILNE EDWARDS l'avait confondu;
- le segment antennaire dont le toit englobé dans la carapace forme à l'avant le rostre; le plancher forme l'épistome *sensu stricto*;
- le segment mandibulaire sans tergite individualisé, mais dont le sternite est représenté par une pièce dure pré-buccale portant le labre, et, de part et d'autre du plan médian, les articulations proximales des mandibules;
- les segments portant les mx_1 et mx_2 sont réduits à leur squelette sternal.

Cette structure est intégralement conservée chez la plupart des Natantia; mais chez les Reptantia, elle est masquée par une condensation céphalo-thoracique extrême. Parallèlement l'exuviation commune chez les Crevettes devient difficile chez les Crabes.

A. LES NATANTIA

Les Pénaeidés ont été choisis pour cette étude parce qu'ils constituent un stade actuel voisin des formes nageuses primitives qui ont conduit aux formes marcheuses dans la série évolutive suivante :

Penaeidés → Astacoures → Homolidés → Brachyoures.

Une étude morphologique préalable de la tête est nécessaire pour comprendre l'exuviation. Chez *Penaeus kerathurus* (Forskål), la structure correspond à celle que nous venons d'énoncer. Le segment oculaire comporte dorsalement une « plaque oculaire » (o.c.) et ventralement un sternite oculaire (st. o.) flanqué de deux plaques qui sont quelquefois interprétées comme « vestiges d'épimères oculaires » (ep. o.) (fig. 2). Ces pièces forment le squelette sur lequel s'insèrent les pédoncules oculaires à 2 articles : un article renflé, le podophtalmite, un article basal, le basophtalmite qui comporte

muscles oculaires basaux antérieurs s'appliquent sur la plaque oculaire et vont rejoindre les muscles oculaires basaux postérieurs au niveau d'une insertion unique sur l'épistome. Par le jeu de ces muscles, la plaque peut être tirée vers l'arrière en un mouvement de rotation qui entraîne les pédoncules oculaires et par la suite les redresse.

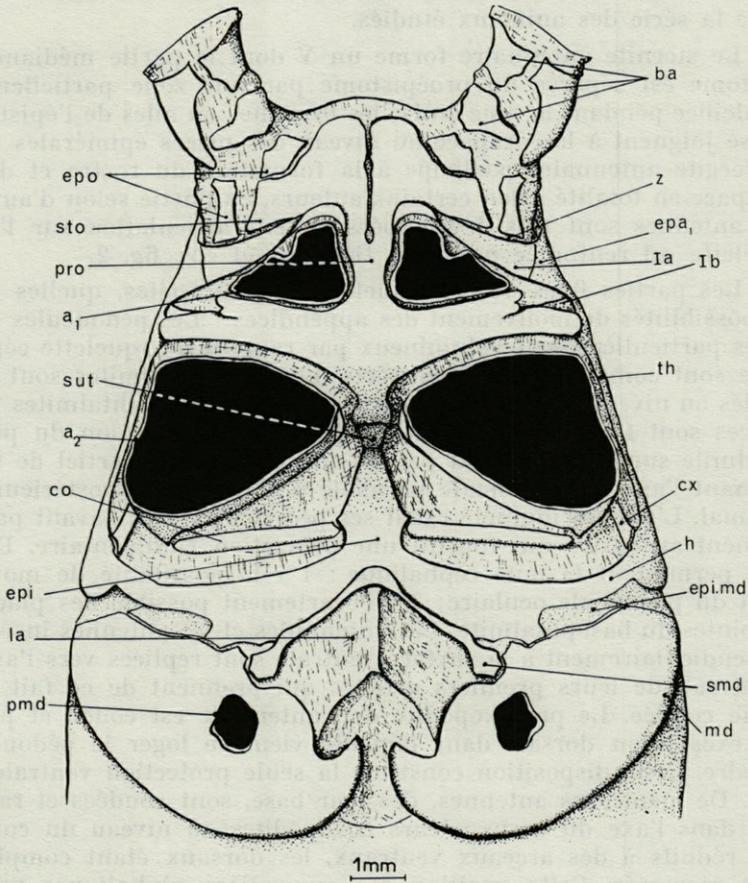


FIG. 2. — Face ventrale de la tête de *Penaeus kerathurus* : pédoncules oculaires, a_1 , a_2 et palpes mandibulaires sectionnés.

Ia, *Ib* : sternite antennulaire; *ba* : basophtalmitite; *co*, *cx* : pièces renforçant l'articulation de a_2 ; *epa*₁ : épimère antennulaire; *epi* : épistome *sensu stricto* *epi md* : épimère mandibulaire; *epo* : « épimère oculaire » vestigial; *h* : aile de l'épistome; *la* : labre exclusivement membraneux; *md* : mandibule; *pmd* : palpe mandibulaire; *pro* : proépistome; *smd* : « sternite mandibulaire » (BALSS); *sto* : « sternite oculaire » (BALSS); *sut* : trace de soudure entre le proépistome et l'épistome; *th* : pièce calcifiée (voir vue dorsale); *z* : partie ventrale de la ligne d'insertion du segment oculaire.

L'anneau antennulaire comporte un tergite (ta_1) rectangulaire normalement caché sous le repli rostral et portant intérieurement des apodèmes (apo_2). Le sternite est formé par les pièces calcifiées entourant l'antennule (Ia, Ib, pro). Des pièces latérales joignent sternite et tergite et forment les épimérites ($ep a_1$). Sur ces plaques, une ligne fermée délimite une région intérieure plus ou moins décalcifiée au moment de la mue. Nous retrouverons ce caractère dans toute la série des animaux étudiés.

Le sternite antennaire forme un Y dont la partie médiane ou épistome est séparée du proépistome par une zone partiellement décalcifiée pendant la mue (sut); les branches ou ailes de l'épistome (h) se joignent à la carapace au niveau des pièces épimérales (th). Le tergite antennaire participe à la formation du rostre et de la carapace en totalité selon certains auteurs, en partie selon d'autres. Les antennes sont très développées et leur articulation sur l'exosquelette est renforcée par deux tiges (cx et co), fig. 2.

Les parties fixes de l'exosquelette étant décrites, quelles sont les possibilités de mouvement des appendices ? Les pédoncules oculaires particulièrement volumineux par rapport au squelette céphalique sont complètement découverts. Les podophtalmites sont très renflés au niveau de la surface cornéenne et les basophtalmites plus minces sont formés de plaques disjointes; l'articulation du podophtalmite sur l'article basal permet un mouvement partiel de l'œil amenant l'axe du pédoncule parallèle à l'axe antéro-postérieur de l'animal. L'animal inquiet rabat ses pédoncules vers l'avant parallèlement au rostre qui fournit une protection rudimentaire. Deux faits permettent la mue céphalique : 1°) la possibilité de mouvement du pédoncule oculaire; 2°) l'écartement possible des plaques disjointes du basophtalmite. Les antennes et les antennes insérées perpendiculairement à la surface ventrale sont repliées vers l'avant au niveau de leurs premiers articles qui prennent de ce fait une forme coudée. Le précoxopodite de l'antennule est coudé et porte une excavation dorsale dans laquelle vient se loger le pédoncule oculaire. Cette disposition constitue la seule protection ventrale de l'œil. De même, les antennes, dès leur base, sont coudées et ramenées dans l'axe du corps : leurs coxopodites au niveau du coude, sont réduits à des arceaux ventraux, les dorsaux étant complètement régressés. Cette position des appendices céphaliques parallèles l'un à l'autre, étendus vers l'avant dans la direction du corps, facilite considérablement l'exuviation.

Celle-ci a été observée sur *Palaemon serratus* dont la région céphalique ne diffère de celle des *Penaeus kerathurus* que par un raccourcissement et une coalescence des différentes pièces qui augmente la rigidité de l'ensemble. L'exuviation totale dure quelques secondes. Elle débute par le décollement des uropodes; puis aussi-

tôt les fouets antennaires et antennulaires très longs et souples, sont ramenés dans l'axe du corps. La Crevette ramène brutalement ses pédoncules oculaires parallèlement l'un à l'autre sous le rostre. Ceci indique le début de la traction mécanique d'avant en arrière qui déclenche l'exuviation céphalique. En plusieurs coups successifs la surface cornéenne de l'œil est entraînée à travers le pédoncule oculaire exuvial. Il se produit une distension des basophtalmites dont les pièces séparées, amollies par la décalcification générale qui précède l'exuviation, sont réunies par une membrane fine; celle-ci peut céder sous la pression. Les articles basaux des pédoncules portent des traces de déchirure sur les exuvies observées. Les pédoncules oculaires continuent d'être tirés vers l'arrière, entraînant sur un court trajet leurs exuvies. Bien visibles par la couleur vive de la nouvelle cuticule, sous la vieille cuticule transparente, ils s'engagent sous le bouclier dorsal. Celui-ci est rendu indépendant de l'animal par les fentes dues aux résorptions linéaires des bords du branchiostégite. Il est soulevé par une rotation autour d'un axe passant par le sternite antennaire. La Crevette sort peu à peu de son exuvie par l'ouverture béante qui se fait entre le thorax et l'abdomen. En même temps la Crevette agite lentement ses pléopodes et extirpe peu à peu son abdomen de l'exuvie abdominale. Dès que les yeux sont parvenus sous la carapace dans un espace suffisant, ils se détendent brutalement et reprennent leur position transversale par rapport au corps. A ce moment, les articles basaux des a_1 et a_2 sont dégagés; dès lors, la Crevette commence à redresser la région antérieure sous la carapace exuviale et ce mouvement fait que la traction n'est plus uniquement d'avant en arrière mais également de bas en haut, l'ensemble réalisant une rotation. Alors seulement peut être amorcée l'extraction des appendices buccaux; puis celle des péréiopodes. Ce mouvement de rotation pourrait gêner l'exuviation de l'antennule et de l'antenne, qui n'est pas encore achevée; en fait ces appendices sont complètement mous et viennent s'aplatir contre le bouclier exuvial tandis que les fouets très flexibles sont courbés et que leur extrémité encore située dans les fourreaux de la vieille cuticule se retire lentement. Quand les péréiopodes sont dégagés, la Crevette se projette brutalement en arrière hors de l'exuvie et entraîne ainsi d'un seul coup ses longs fouets. La nage permet le dégagement rapide de ceux-ci.

Donc l'exuviation céphalique débute dès le décollement des uropodes par la sortie des pédoncules oculaires. L'exuviation des appendices sensoriels précède celle des appendices masticateurs, elle-même antérieure à celle des appendices locomoteurs. La dimension des fouets rend l'exuviation antennulaire et antennaire délicate, mais la nage évite que celle-ci dure longtemps.

B. LES ASTACOURES

Des Penaeidés primitifs, apparus au Permo-Trias, dérivent les Homaridés du Jurassique, ancêtres des Astacoures actuels. L'étude morphologique de la tête montre en effet peu de modifications; elles sont essentiellement topographiques.

La constitution est identique mais elle est masquée par une condensation antéro-postérieure de toute cette région augmentant la rigidité et la solidité du squelette. Chez *Homarus gammarus* (L.), la bouche, très postérieure chez *Penaeus kerathurus* (Forskål), se projette sous la base du rostre (fig. 7). Les antennes sont ramenées très en avant et viennent flanquer les antennules; l'épistome soudé fortement au proépistome est ici beaucoup plus large que haut (fig. 4). Le segment oculaire n'est plus terminal mais rejeté dorsalement et l'extrémité antérieure de l'animal est représentée par l'arête du dièdre que forme le proépistome replié sur lui-même (fig. 7). Une partie du proépistome (sta_1) (fig. 3) apparaît dorsalement en avant de l'insertion elliptique (xyz) du segment oculaire; cette ellipse est dessinée postérieurement par le tergite antennulaire (ta_1) et sur les côtés par les épimères antennulaires (epa_1). Le tergite antennulaire est plus fortement calcifié dans sa partie médiane sous forme de poutre.

Au cours de la mue, la partie centrale des épimères antennulaires est soumise à une décalcification intense. Cette région est bien visible chez *Nephrops norvegicus* où elle forme avec la carapace, de part et d'autre du rostre, une muraille protectrice de l'œil. C'est une ébauche de cavité orbitaire. En effet, nous verrons que cette région formera la capsule orbitaire chez les Brachyours. En conclusion, la principale modification est la position dorsale du segment oculaire et elle pourrait avoir une grande répercussion sur l'exuviation (fig. 9). Mais la réduction et la forme du segment oculaire permettent d'obvier à cet inconvénient. En effet, les pédoncules oculaires sont pratiquement réduits à leurs podophtalmites. Les basophtalmites très courts forment essentiellement deux arcs calcifiés de diamètre voisin de celui des articles distaux; ils sont réunis à la plaque oculaire par des membranes souples; celle-ci est constituée par un triangle calcifié très petit, qui représente l'ensemble de l'exosquelette du segment correspondant. Les podophtalmites très larges par rapport à leur hauteur, sont reliés aux arcs du basophtalmite par une large zone membraneuse, qui confère à l'articulation une grande mobilité. Comme *Penaeus*, le Homard inquiet rabat violemment ses pédoncules oculaires vers l'avant sous le

rostre, parallèlement l'un à l'autre et presque côte à côte, puisque les pièces squelettiques qui séparent les podophtalmites à leur base sont très réduites. Dans cette position, les pédoncules sont dans l'axe de traction et d'autre part très voisins du plan de symétrie;

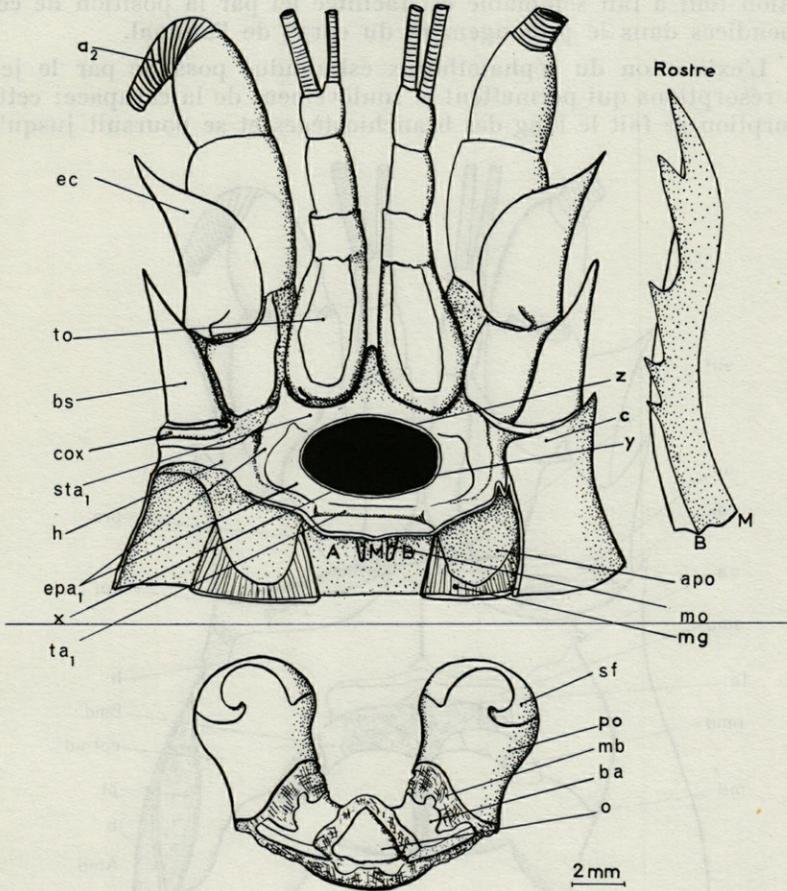


FIG. 3. — Vue dorsale de la tête de *Homarus gammarus*. La carapace a été découpée et supprimée du côté gauche de l'animal. Rostre sectionné en AMB et dessiné de profil. Le segment oculaire a été détaché le long de la zone d'insertion xyz et déplacé vers l'arrière.

a_2 : endopodite de a_2 ; apo : apodème des muscles gastriques équivalent de apo_2 de *Penaeus*; ba : basophtalmite; bs : basipodite de l'antenne; c : carapace; cox : coxa antennaire; ec : écaille a_2 ; epa_1 : épimère du segment de l'antenne a_1 ; h : aile de l'épistome; mb : membrane unissant podophtalmite et basophtalmite; mg : muscles gastriques; mo : muscles oculaires basaux postérieurs; o : plaque oculaire; po : podophtalmite; sf : surface cornéenne de l'œil; sta_1 : sternite antennulaire; ta_1 : tergite antennulaire; to : sac sensoriel de a_1 ; xyz : ligne d'insertion du segment oculaire.

le passage du podophtalmite au niveau de l'article basal se fait par distension des membranes. Comme chez les Crevettes, les exuvies portent à ce niveau des traces de déchirures.

Les a_1 et a_2 sont identiques à celles des Penaeidés; leur exuviation tout à fait semblable est facilitée ici par la position de ces appendices dans le prolongement du corps de l'animal.

L'extraction du céphalothorax est rendue possible par le jeu des résorptions qui permettent le soulèvement de la carapace; cette résorption se fait le long des branchiostèges et se poursuit jusqu'à

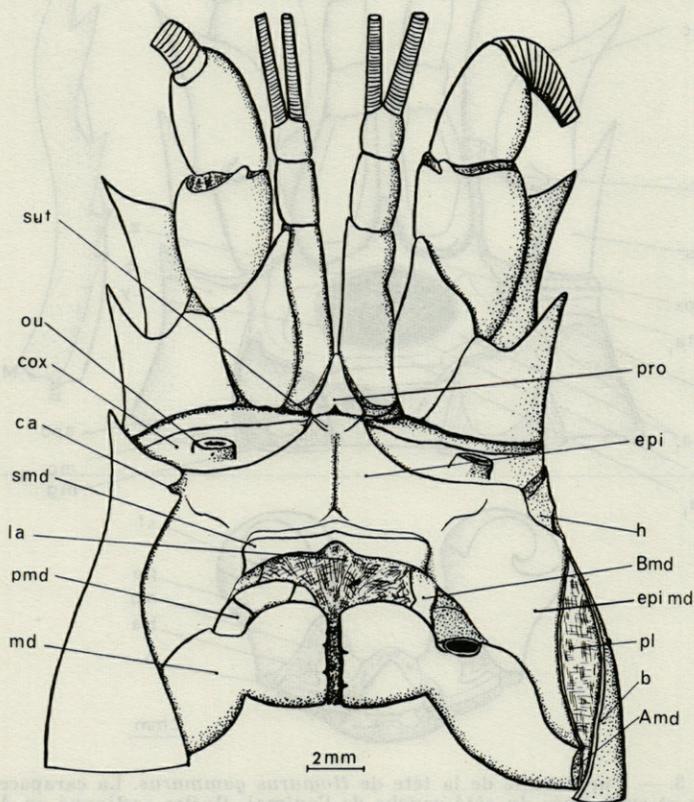


FIGURE 4. — Vue ventrale de la tête de *Homarus gammarus*. Carapace coupée, et supprimée à gauche de l'animal.

Amd : articulation primitive de la mandibule; *Bmd* : articulation secondaire de la mandibule; *b* : branchiostège; *ca* : accrochage de la carapace par serrage sur les ailes de l'épistome; *cox* : coxa antennaire; *epi* : épistome; *epi md* : épimère mandibulaire; *h* : aile de l'épistome; *la* : labre; *md* : mandibule; *ou* : orifice urinaire; *pl* : paroi interne du branchiostège; *pmd* : palpe mandibulaire; *pro* : proépistome; *smd* : sternite mandibulaire; *sut* : zone de soudure de *pro* et *epi*, décalcifiée pendant la mue.

la base du rostre en passant en avant des apodèmes gastriques (fig. 4 b). Ventralement, une décalcification sépare l'épistome du proépistome (sut.). Nous retrouverons rigoureusement ces lignes de résorption chez les Brachyoures. Par contre, une résorption depuis longtemps connue et tout à fait particulière aux Astacoures se fait dorsalement sur la carapace dans le plan de symétrie. Cette résorption joue un rôle de charnière médiane au niveau de laquelle les deux moitiés de la carapace sont soulevées comme des volets.

Les Astacoures sont très voisins des formes nageuses par la disposition et la forme des appendices, les céphaliques à longs fouets par exemple; ils présentent le même mode d'exuviation. Au contraire, chez les autres Marcheurs, on observe souvent une réduction des fouets et une exuviation différente.

C. LES HOMOLIDÉS

Remontant au Jurassique, les Homolidés sont les premières formes de Crustacés ayant l'abdomen aplati et rabattu sous le thorax. On pense généralement qu'ils ont conduit aux formes Brachyoures du Tertiaire.

L'étude morphologique d'un Homolidé actuel montre que cet animal associe des caractères de Macroüre à des structures qui le distinguent des Dromiacés et l'apparentent aux Brachygnathes.

Etude morphologique de Paromola cuvieri Wood-Mason (Homolidé)

Le céphalothorax n'est plus cylindrique comme celui des Macroüres, mais devient globuleux, presque sphérique. Sur les flancs, une ligne dite homolienne joue, pendant la mue, le rôle de la suture pleurale des Crabes (lh, fig. 5).

Le rostre émet un prolongement ventral (lf) qui entre en contact avec une proéminence du sternite antennulaire. Ainsi le rostre enjambe le segment oculaire et enserme la plaque basale dans une courte « gaine ophthalmique ». Cet emboîtement d'une partie du sternite antennulaire dans un lobe rostral caractérise les Brachyoures. Mais l'étude ultérieure montrera qu'il est différent chez les Dromiacés et chez les Brachygnathes. Par contre, ce système d'accrochage doit être rapproché de ce que COUTIÈRE (1899) a décrit chez les Alpheidés très évolués : accrochage entre un prolongement basal de l'épine rostrale et une excroissance du sternite antennulaire qu'il nomme bec ocellaire (parce que ce bec porterait l'œil

nauplien chez la larve). Chez certains Alpheidés, le pédoncule oculaire est complètement recouvert par le bord frontal de la carapace.

L'avancée du rostre, vers le proépistome, maintient le segment oculaire en position frontale vers l'avant alors qu'il est devenu

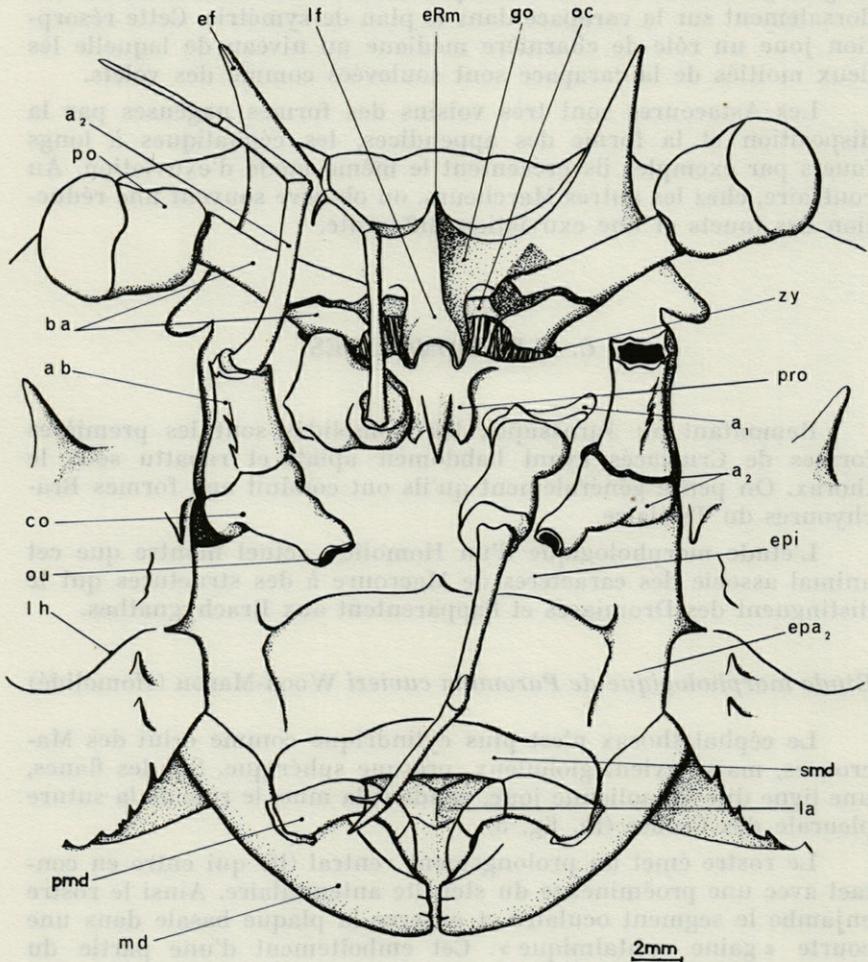


FIG. 5. — Région céphalique de *Paromola cuvieri* (Homolidés). a_2 droite sectionnée au-dessus du basipodite.

ab : basiopodite de l'antenne; *ba* : basophtalmite; *co* : coxopodite de l'antenne; *ef* : épine rostrale latérale; *epa₂* : épimère du sternite antennaire; *e_{pi}* : épistome; *eRm* : épine rostrale médiane; *go* : gaine ophtalmique; *la* : labre; *lf* : lobe sous-rostral; *lh* : ligne homolienne; *md* : mandibule; *oc* : plaque oculaire; *ou* : orifice de la glande antennaire; *pmd* : palpe mandibulaire; *po* : podophtalmite; *pro* : proépistome; *smd* : sternite mandibulaire; *zy* : partie de l'ellipse d'insertion du segment oculaire.

postérieur chez les Astacoures. Cependant la ligne d'insertion de ce segment sur le segment antennulaire (xy) garde une position semblable à celle des Homaridés. Les pédoncules oculaires sont attachés de la même manière sur la plaque oculaire mais ils sont beaucoup plus développés : l'article basal, long et grêle, est constitué de 2 plaques contiguës formant un tronc de cône; le podophtalmite cylindrique est deux fois plus large que l'article basal au niveau de l'articulation. Il n'y a pas de fosse orbitaire et la seule protection rudimentaire est apportée par les épines rostrales latérales. Les antennes et les antennules très simplifiées n'ont plus de fouet et sont du type Brachyoure. Elles se composent d'une tige relativement grêle et d'une base globuleuse ou massive faite par le premier article. Le coxopodite de l'antenne est très remarquable par son tubercule proéminent au bout duquel s'ouvre la glande antennaire (fig. 5). L'endopodite de l'antenne est réduit à 3 articles. Les deux rames très courtes et multiarticulées des antennules sont directement portées par le basipodite et ne sont donc pas équivalentes aux fouets antennulaires des Natantia et Astacoures.

Les pédoncules oculaires, les a_1 et les a_2 , sont entièrement libres et mobiles autour de leur insertion et au niveau de chacune de leurs articulations. Ce caractère oppose fortement les Homolidés aux Brachyoures chez lesquels les mêmes appendices sont immobilisés en majeure partie.

Les maxilles et maxillipèdes sont du type Homaridé; ils sont encore cylindriques et ne se rabattent pas contre les mandibules; ils ne dessinent pas le cadre buccal typique des Brachyoures.

Les difficultés essentielles de l'exuviation dans la région antérieure proviennent du développement excessif des yeux et de leur forme. Les basophtalmites coniques, étroits, sont fendus sur leur longueur et peuvent ainsi être élargis par distension. Cependant, le faible diamètre de l'article basal nécessite une forte distension à laquelle se prête mal sa structure. La présence de l'accrochage rostre-proépigostome entrave également la mue; en fait, il s'agit d'une simple contiguïté des téguments et les épidermes respectifs des deux proéminences se décollent au cours de la mue. Pendant un court moment, l'animal mou n'a plus de gaine ophtalmique. Mais sur l'exuvie cet accrochage demeure rigide et le podophtalmite qui a traversé l'article basal exuvial avec difficulté doit passer sous cet accrochage, dans la zone d'insertion oculaire (xy). Cette zone est large, et couvre facilement le diamètre de l'œil. Par contre, chez les Brachyrhynques, elle est invaginée et très réduite; le pédoncule oculaire ne pourrait passer sans un dispositif spécial mis en jeu, élargissant momentanément le passage.

D. LES DROMIACÉS

Ceux-ci diffèrent des Homolidés par leur aspect nettement cancérifforme. Chez *Dromia vulgaris* Milne Edw., le bouclier dorsal, quoique très bombé encore, s'aplatit sur les bords et forme une armure marginale qui n'existe pas chez les Homolidés (am, fig. 6, I); sur les flancs, une ligne de suture pleurale indique l'emplacement d'une décalcification au cours de la mue comme chez les autres Crabes. Les yeux sont profondément enfoncés dans une cavité fermée ventralement par les antennes et les antennules aplaties qui sont rabattues dorsalement (fig. 6, II). Par leur forme, ces appendices sont typiquement macroures. Mais seuls le fouet et le basipodite de l'antennule sont mobiles. Les maxillules et les maxilles de même que les maxillipèdes sont aplaties et superposées dans le « cadre buccal ». Par ses dimensions plus harmonieuses, le pédoncule oculaire se rapproche de la forme brachyoure, mais son article basal formé d'un tube calcifié, fendu suivant une génératrice, ressemble à celui des Homolidés et offre la même difficulté d'exuviation. La pointe médiane du front trilobé vient au contact du proépistome. La majeure partie de ce dernier participe à cet accrochage. Il s'ensuit une invagination d'une partie antennulaire sternale qui entraîne l'enfoncement du segment oculaire. Dans cette invagination, les bords de la carapace et la partie épimérale du segment antennulaire se moulent sur le pédoncule oculaire, et constituent une capsule orbitaire. En somme, l'agencement des appendices les uns par rapport aux autres et la condensation antérieure due à une invagination compliquent beaucoup l'exuviation. L'insertion des pédoncules sur la plaque oculaire reste, dans le principe, identique à celle des Homolidés; mais la zone d'insertion elliptique (xyz) du segment oculaire sur l'antennulaire s'aplatit et se rétrécit. L'extraction du podophtalmite à travers cette ellipse aplatie devient impossible. Elle se fait cependant grâce à une décalcification linéaire circulaire qui découpe le fond de l'orbite; celui-ci peut ensuite être rabattu dorsalement comme un volet et l'orifice de passage du pédoncule est ainsi élargi. Ce dispositif se retrouve chez tous les autres Brachyoures où il est d'ailleurs beaucoup mieux réalisé.

D'après la structure céphalique, les Dromiacés semblent donc très différents des Homolidés avec lesquels ils ont été souvent groupés. Comme eux, ils présentent à la fois des caractères macroures et brachyoures, mais qui ne sont pas les mêmes. Par exemple, *Homolodromia paradoxus* A. Milne Edwards, n'a pas de cavité orbitaire, et doit être un Homolidé, de même que *Dicranodromia*

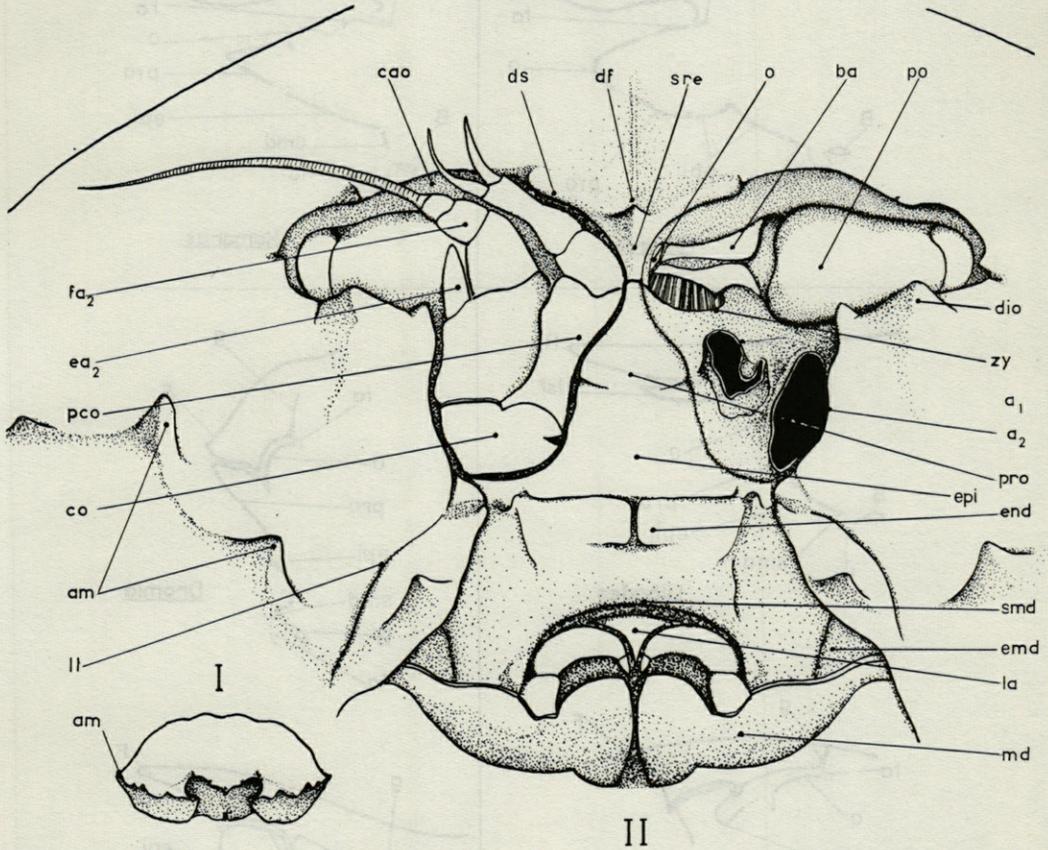


FIG. 6. — Région céphalique de *Dromia vulgaris*. a_1 et a_2 gauches sectionnées à leur base II. En I localisation de cette région.

am : armure marginale de la carapace; *ba* : basophtalmite; *cao* : cavité orbito-antennulaire; *co* : coxa de l'antenne avec bec portant orifice glande antennaire; *df* : dent frontale; *dio* : dent infra-orbitaire; *ds* : dent supra-orbitaire; *ea₂* : écaille de a_2 ; *emd* : épimère mandibulaire; *end* : endostome; *epi* : épistome; *fa₂* : fouet antennaire; *la* : labre; *ll* : ligne pleurale; *md* : mandibule; *o* : plaque oculaire; *pco* : precoxa de a_1 ; *po* : podophtalmite; *pro* : proépistome; *smd* : sternite mandibulaire; *sre* : prolongement ventral de la dent frontale; *zy* : partie antéro-latérale de l'insertion du segment oculaire.

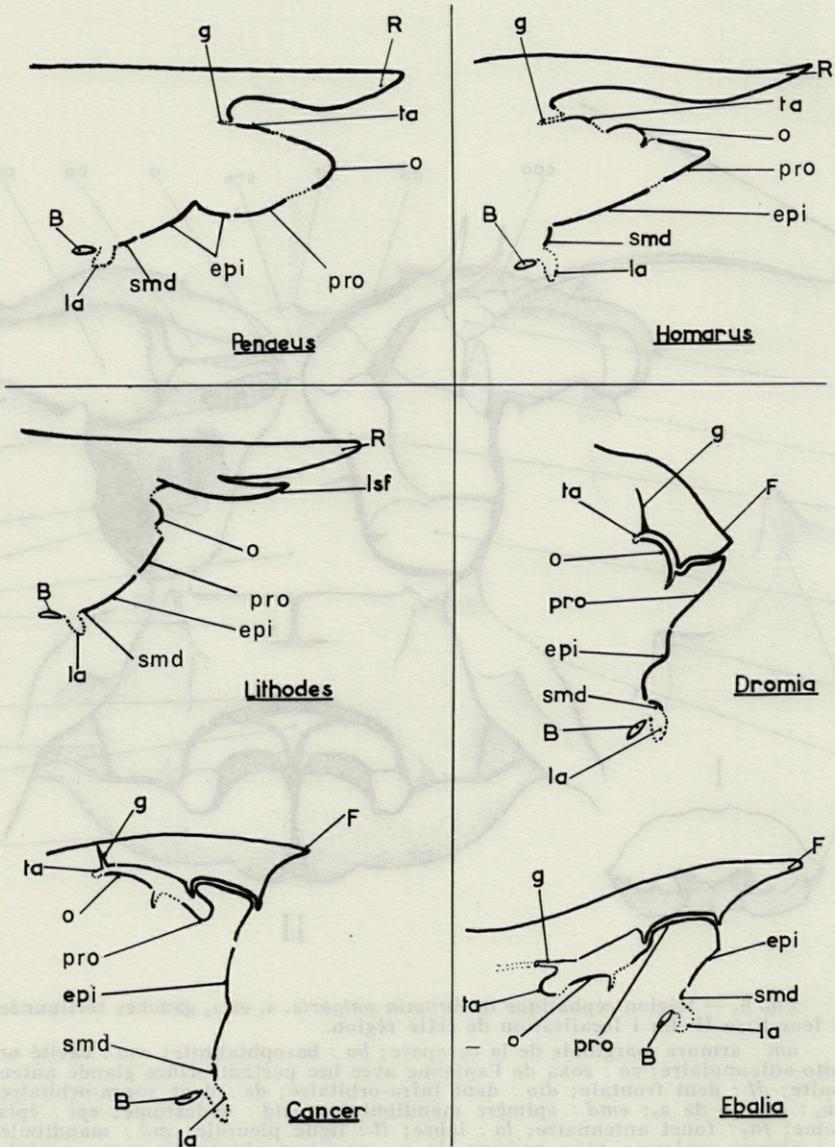


FIG. 7. — Comparaison de coupes sagittales schématiques de l'exosquelette céphalique des principaux Décapodes. Voir le développement relatif des différentes pièces, le chevauchement puis l'invagination.

B : bouche; *e*pi : épistome; *F* : front; *g* : apodème des muscles gastriques antérieurs; *la* : labre; *lsf* : lobule sous-frontal équivalent au lobe sous-frontal de l'*Homola*; *o* : plaque oculaire; *pro* : proépistome; *R* : rostre; *smd* : sternite mandibulaire; *ta* : tergite antennulaire.

A. Milne Edwards dont la forme est typiquement homolienne. Les Dromiacés doivent donc être isolés des Homolidés et formes voisines. Par contre, les Dromiacés présentent le mode d'exuviation céphalique des Brachygnathes quoique de façon moins bien adaptée et moins spectaculaire. Les volets orbitaires se rabattent dorsalement et non latéralement sous la poussée des podophtalmites. L'ouverture par le même processus n'est pas mécaniquement identique, la topographie céphalique n'étant pas identique.

E. LES BRACHYGNATHES

Ils sont si différents des Macroures par la disposition de la partie oculaire, que H. MILNE EDWARDS était « porté à croire qu'il existe chez ces animaux deux modes d'organisation radicalement distincts. Il n'en est rien ». En effet, toutes les structures sont présentes mais très condensées, rétrécies, se chevauchant. Le segment oculaire est ainsi repoussé en arrière intérieurement et en gainé. Une étude morphologique détaillée montre l'impossibilité d'exuviation de l'œil dans ces conditions d'insertion.

1. MORPHOLOGIE DE LA RÉGION CÉPHALIQUE D'UN BRACHYRHYNQUE : *Cancer pagurus* L.

Pour observer la région céphalique il est nécessaire de supprimer la carapace en conservant le front, puis de prélever celui-ci en le sectionnant au niveau du tergite antennulaire (fig. 8, I). On dégage ensuite l'apophyse du proépistome (pro) de la cavité articulaire formée par le repli ventral du front (F) (fig. 8, II); il faut aussi dégraffer les attaches des antennes (saf) avec le front. Il s'agit là d'articulation « en gomphose », c'est-à-dire d'une sorte de coaptation d'une partie proéminente dans une cavité; les deux parties se sont calcifiées dans cette position et la rigidité acquise par l'exosquelette au cours de la calcification leur interdit tout mouvement relatif. Par contre, ces articulations deviennent beaucoup moins rigides au cours de la décalcification qui précède la mue et on peut les dissocier sur une exuvie, parce que les résorptions linéaires séparent les parties squelettiques dorsales du reste du squelette.

Les antennes et antennules ont un article basal globuleux, très développé, inséré très largement; les articles terminaux, extrêmement réduits, sont seuls mobiles : l'exuviation de ces appendices n'offre aucune difficulté.

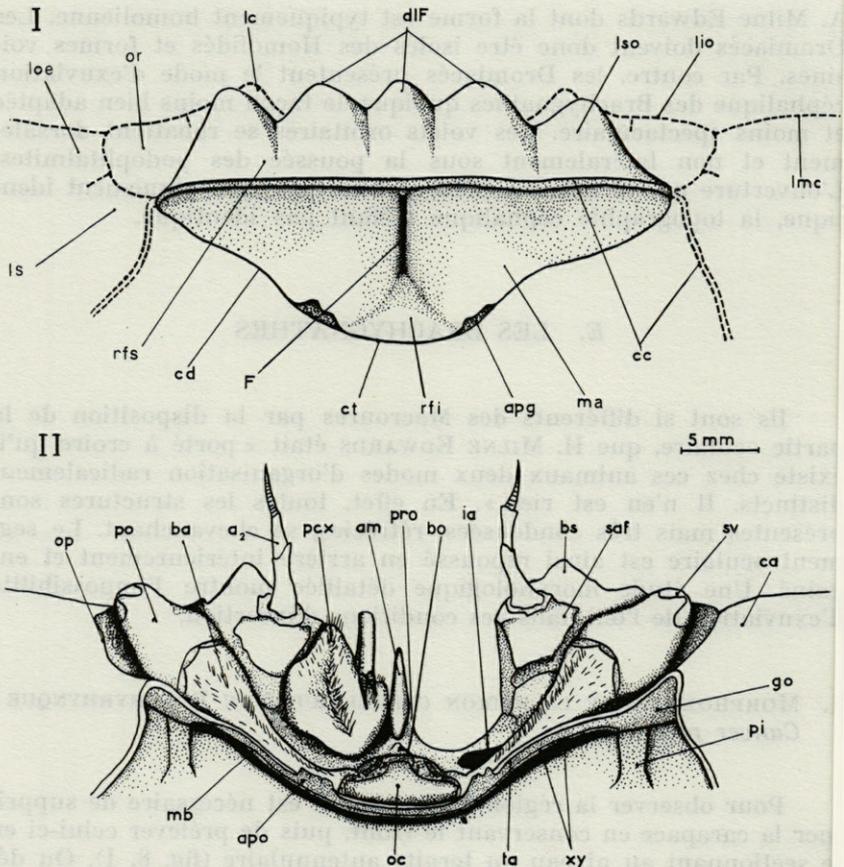


FIG. 8. — Région céphalique de *Cancer pagurus* mise à nu après suppression d'un large volet de carapace (le long de cc); on découpe ensuite le long des gaines ophtalmiques en cd, puis au niveau du tergite oculaire en ct. L'articulation du proépistome dans le front (F) est alors désunie, et le couvercle qui cachait la région céphalique est soulevé et translaté en avant.

I. *apg* : apodème gastrique; *cd* : coupe le long de g.o.; *cc* : coupe de l carapace; *ct* : coupe de t.a.; *dlF* : dents frontales et latérales; *F* : trace interne du sillon dans lequel vient se loger *am* de la face ventrale; *lc* : lobe complémentaire de l'article basal de l'antenne; *lio* : lobe infra-orbitaire; *lmc* : ligne marginale de la carapace; *loe* : lobe orbitaire extérieur; *ls* : lobe sourcillé; *lso* : lobe supra-orbitaire; *ma* : repli frontal moulé sur *a*; *or* : orbite; *rfi* : face inférieure du repli frontal; *rfs* : face supérieure du repli frontal.

II. *a₂* : antenne; *am* : accrochage médian proépistome-front; *apo* : apodème des muscles gastriques; *ba* : basophtalmité; *bo* : équivalent du « bec ocellaire » de COUTIÈRE; *bs* : basipodite + ischiopodite; *ca* : surface dorsale de la carapace; *go* : gaine ophtalmique; *ia* : insertion *a₁* droite supprimée; *mb* : membrane articulaire entre segment *a₁* et segment oculaire; *oc* : plaque oculaire; *op* : orbite; *pcx* : pre-coxa *a₂*; *pi* : pilier renforçant la carapace; *po* : podophtalmité; *pro* : proépistome; *saf* : trace du contact antenne-bord frontal; *sv* : surface cornéenne; *ta* : tergite antennulaire; *xy* : insertion du segment oculaire.

Il n'en est pas de même des pédoncules oculaires. Les trois grafes ventro-frontales emprisonnent les pédoncules dans un tube perpendiculaire à l'axe de symétrie de l'animal : la gaine ophtalmique (VI, fig. 9). L'articulation entre les deux articles du pédoncule devient pratiquement inutilisable. Le basophtalmite s'allonge beaucoup et prend une forme en tronc de cône. Son insertion sur la laque oculaire (IV, fig. 9) et celle de l'ensemble du segment oculaire sur le segment antennulaire sont malaisées à saisir (VI, fig. 9). Dans le mouvement morphogénétique qui amène le front au contact d'une proéminence du sternite antennulaire (V, fig. 9), tout le segment antennulaire vient se mouler sur le segment ophtalmique, lui-même redressé verticalement (IV, fig. 9). Par suite, la zone d'insertion elliptique (xyz) très aplatie est redressée verticalement (V, fig. 9); de même, les apodèmes gastriques horizontaux chez les lacoures, deviennent ici verticaux (V, fig. 9). Comme les articles basaux du pédoncule sont pratiquement transversaux, ils s'insèrent très obliquement sur le segment antennulaire et finalement, au niveau de l'épimère antennulaire (y), l'insertion atteint presque le niveau de l'articulation avec le podophtalmite; ceci est encore plus évident pour *Carcinus maenas* L. et *Portunus puber* L. chez lesquels les pédoncules oculaires sont pratiquement perpendiculaires à l'axe du corps. La forme exacte du basophtalmite est donc une gouttière découpée dans un tronc de cône. Cette gouttière s'unit par des membranes articulaires au tergite antennulaire (x, VI, fig. 9) qui est postérieur aux apodèmes gastriques et à l'épimère antennulaire (y, VI, fig. 9). D'autre part, elle s'articule avec le sternite antennulaire au niveau des antennules. Entre les antennules, la plaque oculaire articule ventralement sur le sternite antennulaire (z, VI, fig. 9), dorsalement sur le tergite antennulaire et latéralement sur l'extrémité de la gouttière formant le basophtalmite. Grâce aux membranes articulaires et aux muscles oculaires basaux antérieurs et postérieurs, la plaque basale conserve un léger mouvement de rotation d'avant en arrière; transmis par les articles coniques, celui-ci réussit à redresser les podophtalmites de quelques millimètres dans leurs orbites.

Le segment oculaire est donc enveloppé d'une gaine ophtalmique renflée latéralement et symétriquement au niveau du podophtalmite, en capsule orbitaire. Celle-ci rigoureusement moulée sur le pédoncule est formée par l'épimère antennulaire et latéralement par une partie de la carapace (fig. 10).

Au cours de l'exuviation, le Crabe doit pouvoir extraire la partie terminale renflée de son pédoncule, de la capsule orbitaire qui l'enferme.

2. L'EXUVIATION CÉPHALIQUE CHEZ QUELQUES BRACHYRHYNQUES COMMUNS

L'extraction est impossible dans l'espace xyz décrit plus haut et qui est le seul orifice d'émergence des nerfs, des vaisseaux et des muscles de l'œil. Mais au cours de la mue, une résorption linéaire découpe un volet dans la paroi orbitaire et agrandit ainsi l'orifice. Une autre difficulté réside dans l'orientation du pédoncule : il est perpendiculaire à l'axe, suivant lequel se fait la traction entraînant l'animal hors de son exuvie. Dans la traction d'avant en arrière la composante suivant l'axe du pédoncule est presque nulle. Les pédoncules oculaires enfermés dans la gaine ophtalmique ne peuvent plus être rabattus vers l'avant comme chez les Penaeidés et Homaridés, pour en faciliter le retrait; cette disposition nécessiterait donc que la traction se transmette autour de la zone y de xyz jouant comme une poulie, solution difficile, vu la fragilité des structures du pédoncule. L'étude d'exuvies et l'observation de la mue révèle une autre solution.

a. Etude d'exuvies

Les fentes latérales dues à des résorptions du tégument le long des lignes de suture pleurale atteignent la base des coxas antennaires modifiés en opercules. Entre ces derniers, une ligne de résorp-

FIG. 9. — I. Représentation schématique de l'insertion du segment oculaire sur le segment antennulaire chez les Penaeidés. *sta* : sternite antennulaire; *ta* : tergite antennulaire; *x* : partie dorsale de la zone articulaire; *y* : partie latérale; *z* : partie ventrale.

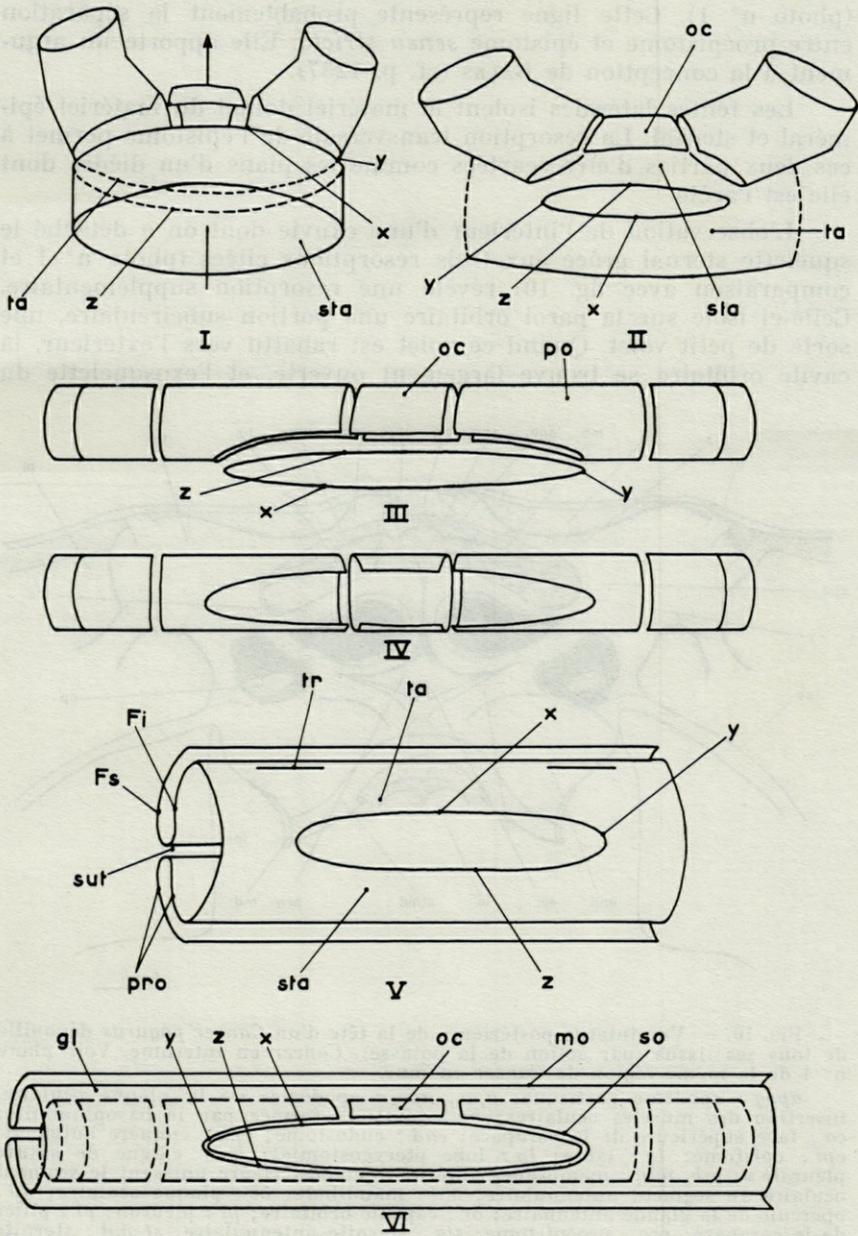
II. Idem chez Homaridés : ici le segment antennulaire est plan. *oc* : plaque oculaire; *sta* : sternite antennulaire; *ta* : tergite antennulaire.

III. Disposition des pédoncules oculaires chez les Brachyours. Position théorique de la plaque oculaire qui serait comparable à celle des Homaridés. *oc* : plaque oculaire; *po* : basophtalmité du pédoncule oculaire.

IV. Position réelle chez les Brachyours : une rotation de 90° par rapport à la position homarienne ramène le segment oculaire verticalement comme chez *Penaeus*.

V. Manchon ophtalmique formé par le segment antennulaire par suite de la suture (*sut*) entre le sternite antennulaire (*pro*) et le front. *Fi* : partie inférieure du repli frontal; *Fs* : face supérieure du repli frontal; *pro* : proépistome, partie visible extérieurement du sternite antennulaire; *sta* : sternite antennulaire; *ta* : tergite antennulaire; *tr* : trace des apodèmes gastriques ici verticaux; *xyz* : zone d'articulation avec segment oculaire.

VI. Emboîtement du segment oculaire dans la gaine ophtalmique. *gl* : partie latérale de la gaine formée par la carapace; *mo* : manchon ophtalmique du segment antennulaire; *so* : section du basophtalmité articulée sur l'épimérite antennulaire; *oc* et *xyz* : idem. I.



tion horizontale joue un rôle de charnière au cours de la mue (photo n° 1). Cette ligne représente probablement la séparation entre proépistome et épistome *sensu stricto*. Elle apporte un argument à la conception de BALSS (cf. p. 1237).

Les fentes latérales isolent le matériel dorsal du matériel épiméral et sternal. La résorption transversale de l'épistome permet à ces deux parties d'être écartées comme les plans d'un dièdre dont elle est l'arête.

L'observation de l'intérieur d'une exuvie dont on a détaché le squelette sternal grâce aux trois résorptions citées (photo n° 1 et comparaison avec fig. 10) révèle une résorption supplémentaire. Celle-ci isole sur la paroi orbitaire une portion subcirculaire, une sorte de petit volet. Quand ce volet est rabattu vers l'extérieur, la cavité orbitaire se trouve largement ouverte, et l'exosquelette du

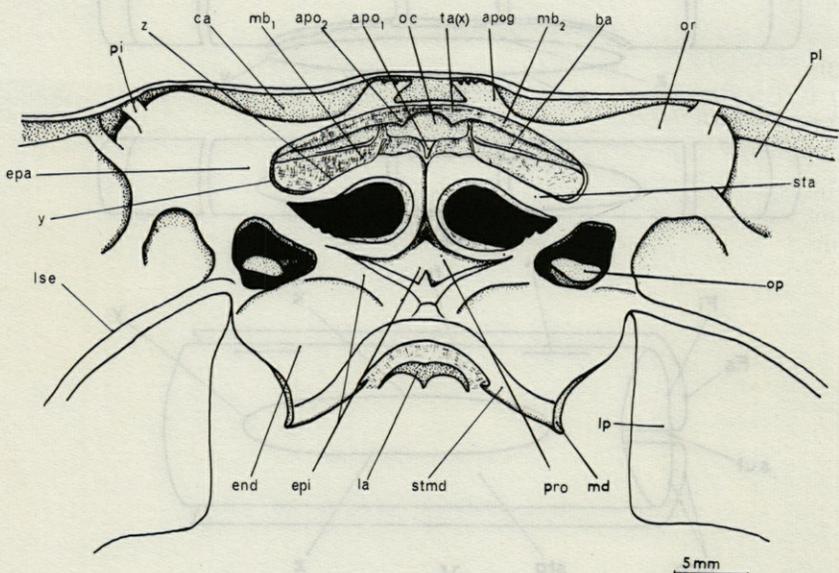


FIG. 10. — Vue interne postérieure de la tête d'un *Cancer pagurus* dépouillé de tous ses tissus (par action de la potasse). *Cancer* en intermue. Voir photo n° 1 de la même région de *Cancer* en mue.

apog : apodème gastrique; *apo₁*, *apo₂* : apodèmes de la plaque oculaire, insertion des muscles oculaires; *ba* : gouttière formée par le basophtalmité; *ca* : face supérieure de la carapace; *end* : endostome; *epa* : épimère antennal; *epi* : épistome; *la* : labre; *lp* : lobe pterygostomial; *lse* : « ligne de suture pleurale »; *mb₁*, *mb₂* : membranes antérieure et postérieure unissant le segment oculaire au segment antennulaire; *md* : mandibule; *oc* : plaque oculaire; *op* : opercule de la glande antennaire; *or* : capsule orbitaire; *pl* : pleuron; *pi* : pilier de la carapace; *pro* : proépistome; *sta* : sternite antennulaire; *stmd* : sternite mandibulaire; *ta(x)* : tergite antennulaire; *xyz* : insertion du segment oculaire sur le segment antennulaire.

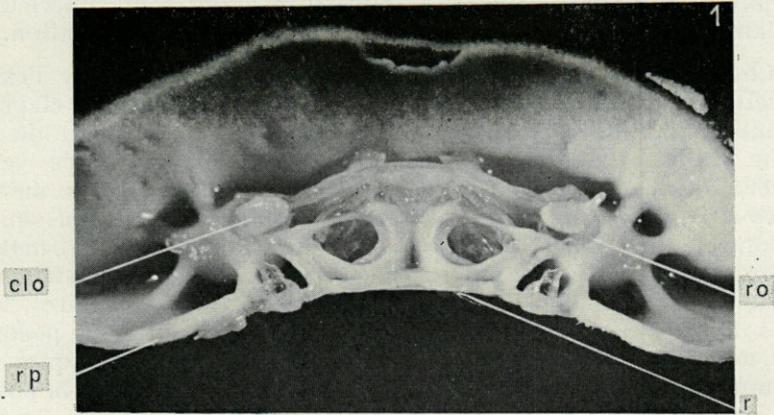


PHOTO n° 1 : Région céphalique d'une exuvie de *Cancer pagurus* séparée des parties sternales et des appendices par les résorptions pleurales et épistomiale (vue postérieure). Dorsalement la carapace exuviale a été sciée comme sur la figure 10 qui permet l'interprétation de détail de cette photo.

- ro = résorption orbitaire
- clo = clapet orbitaire
- r = résorption séparant le proépistome de l'épistome
- rp = résorption le long de la suture pleurale

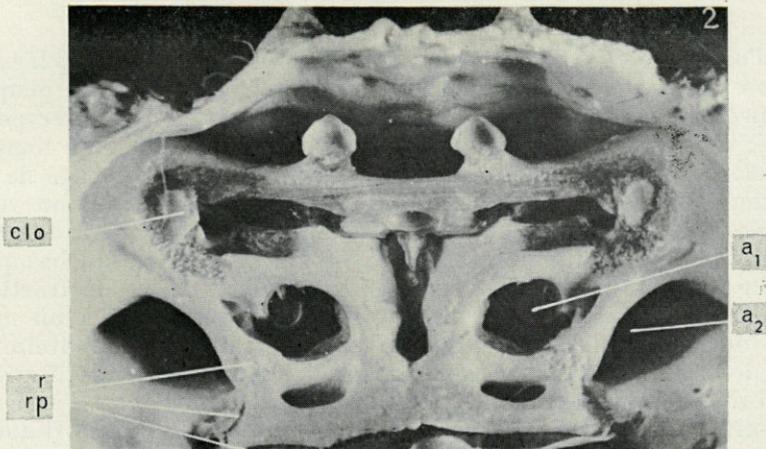


PHOTO n° 2 : Même région d'une exuvie de *Maia squinado* montrant la résorption orbitaire, la résorption du proépistome et le prolongement de la résorption pleurale passant entre a_1 et a_2 .

- a_1 = antennule
- a_2 = antenne

podophtalmite apparaît par cette ouverture légèrement supérieure au diamètre du pédoncule. Ainsi peut s'expliquer son exuviation.

Chez *Portunus puber*, la comparaison de l'exuvie et de l'exosquelette céphalothoracique en intermue indique que ces clapets orbitaires sont fonctionnels (photos n^{os} 3 et 4). La position de la plaque oculaire montre qu'elle a été fortement entraînée vers l'arrière avant le décollement complet de l'épithélium. Les membranes articulaires joignant le segment oculaire au reste du squelette ont été distendues et la décalcification générale apparaît nettement au niveau des loges antennulaires et des apodèmes gastriques complètement déminéralisés. Grâce au jeu des volets orbitaires, les forces de traction se répartissent différemment. En effet, les pédoncules ne restent pas perpendiculaires mais deviennent obliques et la composante, suivant leur direction, n'est plus nulle. Ainsi la position des basophtalmites sur l'exuvie de *Portunus puber* à la fin de la mue donne une image de la phase exuviatoire. Cette disposition dans l'exuvie ne se retrouve ni chez *Cancer* ni chez *Carcinus*; la différence s'explique par le décollement plus ou moins précoce du segment oculaire de la plaque oculaire exuviale; mais le pédoncule mou, prend, grâce au clapet orbitaire, une position oblique qui évite la traction autour d'une arête et permet l'extraction des parties sensibles de l'œil.

b. Observation de la mue de *Carcinus maenas*

J'ai vérifié ce processus chez *Carcinus* en train de muer. L'exuviation débute au niveau de la plaque oculaire; la nouvelle plaque oculaire molle est décollée puis retirée de l'enveloppe correspondante; celle-ci demeure en place chez *Carcinus*. En même temps, l'article basal du pédoncule oculaire décollé se trouve dégagé de la gouttière formée par le basophtalmite. Du fait de la traction vers l'arrière du segment oculaire, les basophtalmites deviennent de plus en plus obliques. L'angle entre l'axe de retrait et l'axe du basophtalmite diminue; par suite, la composante de la force de traction suivant la direction du pédoncule oculaire augmente et à un moment devient suffisante pour amorcer le retrait du podophtalmite hors de son exuvie. En se séparant de l'ancienne cuticule, l'article distal du pédoncule entraîne son exuvie obliquement vers l'arrière. Celle-ci s'engage quelque peu dans l'ouverture de la paroi orbitaire et rabat ainsi le clapet orbitaire comme s'ouvre le battant d'une fenêtre. Quand le clapet orbitaire est totalement rabattu, l'exuvie du podophtalmite ne pénètre pas davantage à l'intérieur et l'article distal mou se dégage peu à peu de l'exuvie; ceci dure plusieurs minutes.

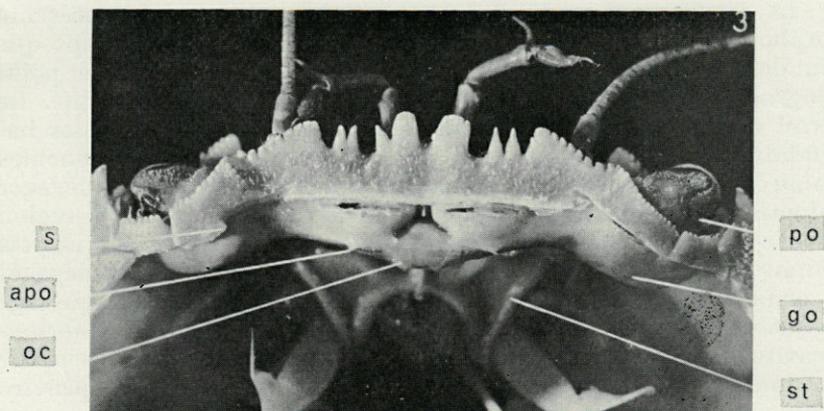


PHOTO n° 3 : Région céphalique d'un *Portunus* en intermue, vue par dessus, la carapace ayant été découpée. Le segment oculaire n'est pas visible; il est entouré par le segment antennulaire.

- apo. = apodème gastrique
 go. = paroi orbitaire formée par la gaine ophthalmique
 s. = section de la carapace
 st. m. = sternite mandibulaire
 p.o. = pédoncule oculaire

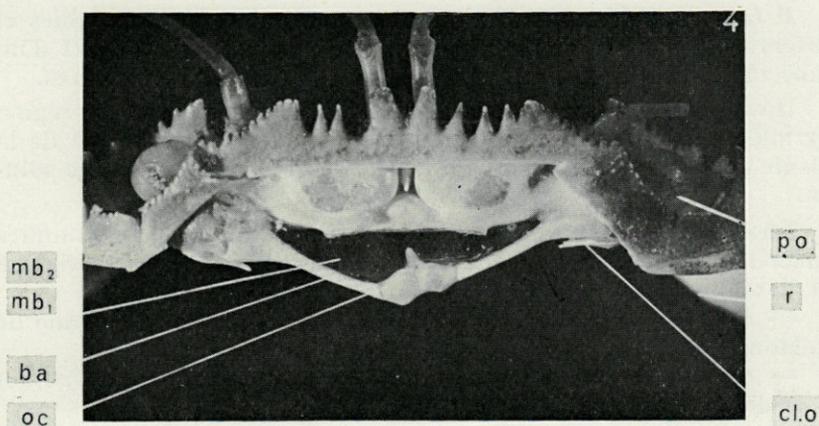


PHOTO n° 4 : Même région d'une exuvie. Le segment oculaire est visible : la plaque oculaire et les basophtalmites entraînés postérieurement étirent les membranes articulaires qui les réunissaient dorsalement (mb_1) au tergite antennulaire au niveau des apodèmes gastriques, ventralement (mb_2) au sternite antennulaire. Les clapets orbitaires sont maintenus ouverts par les podophtalmites. Le squelette sternal a été détaché au niveau des résorptions pleurales et épistomiale.

- ba. = basophtalmité
 cl.o. = clapet orbitaire
 mb_1 , mb_2 = membranes articulaires
 oc. = plaque oculaire
 r. = résorption pleurale

Le décollement au niveau de la plaque oculaire qui représente morphologiquement le pôle antérieur, débute en même temps que celui de l'apophyse médiane du proépistome, qui représente le point topographiquement le plus antérieur du squelette céphalique. Le retrait des antennules et des antennes commence dès que les basophtalmites sont extirpés. On observe, en avant des pédoncules oculaires mous, les articles proximaux des antennules se dégager lentement, dans le mouvement général de retrait de toute la région antérieure. La surface visuelle passe enfin au niveau des clapets orbitaires et le pédoncule oculaire est alors complètement dégagé; les clapets orbitaires, qui étaient fortement écartés par le passage des podophtalmites, reprennent leur position et viennent refermer la cavité orbitaire (mécanisme un peu différent chez *Portunus puber* et *Xantho incisus* Leach. où l'exuvie de l'article terminal pénètre obliquement à la suite du basophtalmitte exuvial entraîné vers l'arrière : les clapets orbitaires sont donc maintenus ouverts (photo n° 4).

L'ouverture de ces volets est vraiment nécessaire au Crabe. J'ai pu, en effet, quelques minutes avant la mue, fixer ce volet, par une ligature, et l'empêcher de s'ouvrir. Le Crabe sur lequel est faite cette ligature meurt; le dégagement du pédoncule oculaire ne s'amorce pas et pas davantage du côté non ligaturé.

Il faut rappeler toutefois que des manipulations semblables et l'observation sous lumière intense n'ont pas entraîné la mort d'un Crabe témoin, dont les volets oculaires étaient demeurés libres.

Il est permis de penser que toute entrave à la mue d'une région physiologiquement importante entraîne la mort : l'ouverture de la capsule orbitaire par un clapet apparaît donc bien comme une solution.

En conclusion, aux lignes de résorptions latérales bien connues et décrites, doivent s'ajouter, chez les Crabes, pour que l'exuviation soit possible :

— une ligne de résorption ventrale séparant le proépistome de l'épistome;

— des lignes de résorptions orbitaires permettant l'extraction des pédoncules oculaires.

3. EXTENSION DE L'ÉTUDE AUX AUTRES BRACHYRHYNQUES

Les résultats obtenus sur *Cancer pagurus*, *Carcinus maenas* et *Portunus puber* peuvent être étendus à tous les Cyclométopes.

Les Xanthidés offrent à la fois des exemples de cavités orbitaires rudimentaires et de cavités bien formées. La fosse orbito-antennulaire, ouverte ventralement, est fermée chez certains par la

soudure de l'antenne et du front. Chez les *Eriphia*, en plus de cet accrochage le lobe supraorbitaire frontal entre en contact avec le lobe infra-orbitaire de la carapace. Il se forme ainsi une gaine ophtalmique très longue à 5 agrafes; lors de l'exuviation, un clapet orbitaire particulièrement large se découpe sur l'orbite. Cet élargissement est lié à celui des segments oculaire et antennulaire chez cette espèce.

Parmi les Portunidés, les *Podophtalmus* sont particuliers : leurs pédoncules oculaires sont hypertrophiés et les surfaces visuelles se trouvent reportées aux angles de la carapace, où elles sont protégées comme chez les Ocypodidés par une dent marginale. En fait la région céphalique reste identique à celle des autres Portunidés : les antennules sont développées normalement et logées dans une fossette; les antennes, réduites, s'attachent normalement à la bordure frontale. Il y a donc une gaine ophtalmique normale formée par ces trois agrafes. Mais le segment basal du pédoncule devient très long et déborde largement de cet étui. Le podophtalmite au contraire est très court. Quoique très allongé, l'article basal serait à sa partie proximale recouvert par la gaine ophtalmique sans une échancrure très profonde du bord orbitaire mettant à nu, dorsalement, l'articulation du basophtalmite sur le segment oculaire. Cette articulation, ankylosée par la gaine ophtalmique chez tous les Crabes précédemment étudiés (fig. 9), redevient fonctionnelle comme elle l'est chez les Penaeidés, Astacoures et Homolidés. Elle permet le redressement de l'œil à 90° dans un plan vertical. Les très longs pédoncules oculaires peuvent être rabattus dans une encoche sous-frontale que BALSS interprète, d'après l'étude des sutures entre les lobes formant l'orbite, comme un élargissement du lobe supraorbitaire, c'est-à-dire de la partie orbitaire appartenant à la carapace. L'élargissement n'intervient donc pas sur les clapets orbitaires de l'exuviation qui est facilitée par l'étroitesse de la région céphalique et la grande possibilité de mouvement du pédoncule.

Chez les Potamonidés, le bord frontal linéaire vient à la rencontre du proépistome sur toute sa largeur; le contact se fait par les trois agrafes ordinaires, médiane et antennaires, mais les antennules très réduites sont enfoncées sous la gaine ainsi formée. Les antennes également petites, ont des fouets très réduits. Au contraire, les pédoncules oculaires sont très développés comme s'il y avait une corrélation inverse; la gaine ophtalmique se moule en une capsule orbitaire, mais celle-ci est ouverte par une orbite allongée et découvre le gros podophtalmite sur toute sa longueur. L'articulation de celui-ci sur le basophtalmite est entièrement libérée. Le développement des podophtalmites s'oppose à la réduction des basophtalmites et de toute la région céphalique.

Parmi les Geryonidés, *Geryon tridens* Kröyer présente une structure céphalique semblable à celle des Ocypodidés. La région céphalique se présente comme chez les Potamonidés, mais les podophtalmites très gros sont très allongés et les surfaces visuelles sont rejetées aux angles de la carapace carrée. L'orbite est remplacée par une longue encoche terminée par une dent marginale protégeant la surface visuelle.

Cette structure se retrouve chez les Catométopes Ocypodidés. Chez *Ocypode pauliani*, par exemple, la région céphalique est étroite et complètement invaginée sous le repli frontal; l'antennule n'apparaît plus extérieurement. Les antennes réduites sont soudées au bord frontal par leur basis. Chez les Cancéridés, l'orbite circulaire, débute à ce niveau, extérieurement par rapport à l'antenne. Ici, au contraire, le front est profondément entaillé par une échancrure qui contourne la suture frontoantennaire et découvre en arrière l'articulation du podophtalmité sur le basophtalmité. L'article terminal du pédoncule peut ainsi tourner de 90° dans un plan vertical. La longueur de cet article augmente le champ visuel, dispositif en rapport avec le mode de vie terrestre des Ocypodes et des *Uca*. Chez ces derniers, le podophtalmité est particulièrement long et effilé comme chez *Macrophtalmus*.

Ainsi chez les Ocypodidés, l'écartement des surfaces visuelles aux angles de la carapace ne vient pas de l'élargissement de la région céphalique (comme on le trouve chez les Grapsidés). Chez *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius par exemple, l'antenne réduite entre en contact avec le front sous lequel elle se loge entièrement, comme l'antennule d'ailleurs, qui est également très petite. Le pédoncule est au contraire très développé. L'élargissement antérieur du céphalothorax fait intervenir non seulement la carapace mais toutes les structures de la tête. Le segment oculaire entier s'élargit : la plaque oculaire devient un long rectangle étroit, parallèle au bord frontal. Les basophtalmites sont peu modifiés dans leur forme et les articles distaux deviennent grands et gros. Cet élargissement céphalothoracique s'accompagne d'une condensation antéro-postérieure extrême; le segment antennulaire est élargi mais réduit en hauteur à de minces tiges autour de l'insertion elliptique très aplatie du segment oculaire; les épimères antennulaires élargis forment une portion importante de la fosse orbitaire, et, par suite, les clapets orbitaires découpés lors de la mue, sont très larges. L'exuviation est ici particulièrement spectaculaire : elle se fait comme chez les Cyclométopes. La seule ressemblance des Grapsidés avec les Ocypodidés est leur forme carrée, mais leur morphologie céphalique est différente.

4. ETUDE MORPHOLOGIQUE ET EXUVIATION CÉPHALIQUE CHEZ LES OXYRHYNQUES

Nous avons examiné les structures céphaliques chez *Maia squinado* Rondelet. L'étroitesse de la carapace dans la région céphalique de ces animaux modifie complètement les conditions de la mue. Un accrochage médian et deux latéraux entre les antennes et le front isolent les fossettes antennulaires des cavités oculaires. Mais celles-ci sont largement ouvertes et n'emprisonnent pas le podophtalmitite. En effet, la gaine ophtalmique quoique complète est très étroite et ne se moule que sur la partie basale de l'article terminal du pédoncule oculaire. La capsule orbitaire est réduite : elle est formée des épimères antennulaires et d'une mince région appartenant à la carapace. Lors de la mue, les épimères sont découpés sous forme de clapets orbitaires. Mais les résorptions se font plus largement; l'étude d'une exuvie fraîche montre des zones de résorptions ne laissant subsister que le centre des clapets (photo n° 2). Ils s'ouvrent latéralement lors de l'exuviation oculaire, comme chez les Brachyrhynques. La photo n° 2 montre la continuité entre la résorption autour du clapet orbitaire et celle qui se fait entre l'antenne et l'antennule. Cette résorption gagne les bords de l'épistome où se terminent également les lignes de suture pleurale. Ces lignes apparaissent donc en continuité et sont homologues.

Ainsi les Oxyrhynques, par leurs cavités orbitaires réduites, s'éloignent des Cyclométopes dont les yeux sont très bien protégés. La protection est assurée ici par de fortes dents frontales supra-oculaires et infra-orbitaires. Les podophtalmites plus libres ont une forme effilée avec une surface visuelle qui rappelle davantage la disposition observée chez les Catométopes.

Il semble donc que les Majidés parmi les Oxyrhynques aient suivi les mêmes voies d'évolution que les Ocypodidés : diminution de la protection oculaire au profit de la mobilité de l'œil; ceci simplifie l'exuviation en réduisant le bras de levier au bout duquel se trouve la surface visuelle. Notons d'ailleurs que celle-ci n'est plus terminale, mais ventrale comme chez les Ocypodidés.

F. LES OXYSTOMES

Contrairement aux Brachygnathes, ils ont un cadre buccal triangulaire; mais la carapace est tronquée antérieurement. Le front carré surplombe largement le squelette ventral assurant une protection rigoureuse de tous les appendices céphaliques.

Chez les Leucosiidés du genre *Ebalia* (fig. 11), les antennules très développées sont recouvertes par le surplomb frontal dans lequel elles impriment des fossettes (fig. 11, II, fa_1). Les antennes très réduites n'entrent pas en contact avec le front comme chez les Brachyrhynques. Mais le grand développement des antennules largement soudées au front, entraîne la formation d'une gaine ophtalmique longue enfermant profondément le segment oculaire (fig. 11). Celui-ci a une structure primitive : les podophtalmites sont courts et cylindriques, de diamètre largement supérieur à celui du basophtalmite; cette disposition rappelle celle rencontrée chez les Homolidés. Les articles basaux courts sont coniques et se courbent autour des antennules.

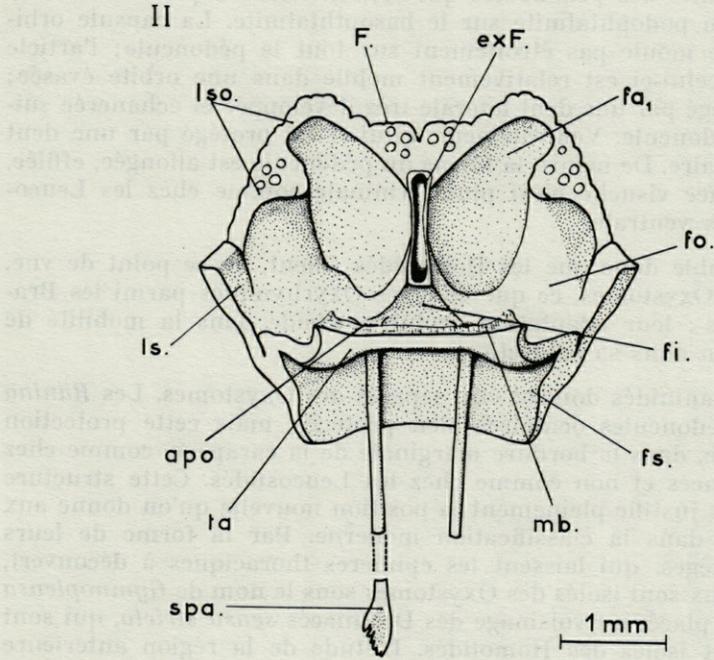
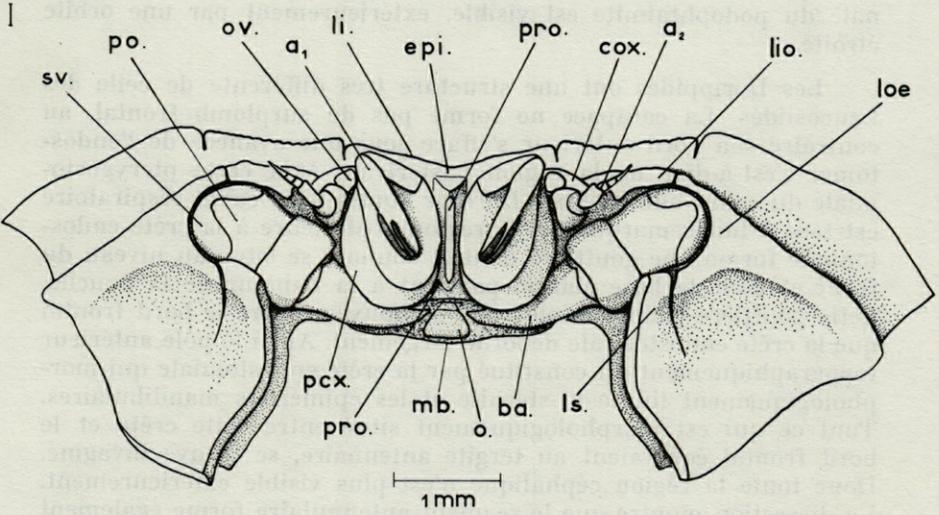
L'invagination totale du sternite antennulaire (pro, fig. 7) entraîne un très grand raccourcissement de la région céphalique apparente. Les segments oculaire et antennulaire sont entièrement télescopés l'un dans l'autre. Le tergite antennulaire est soudé au front mais sa limite antérieure est déterminée par les apodèmes gastriques. Ces derniers sont tout à fait remarquables; ils ne constituent plus des lames (disposées verticalement chez les Crabes, horizontalement chez les Macroures), mais forment deux tiges longues terminées par des cuillerons sur lesquels s'insèrent les muscles stomacaux antérieurs très courts (fig. 11, II).

Ces détails de structure, si différents de ceux des autres Brachyours, permettent de dire que les Leucosiidés réalisent une condensation céphalique équivalente à celle des Brachygnathes, mais par des moyens différents. Apparus au Jurassique, les Oxystomes sont d'ailleurs beaucoup plus anciens. Chez les Leucosiidés, le pédoncule oculaire est complètement protégé dans une capsule orbitaire étroitement moulée autour de lui; il s'ensuit parallèlement une très faible mobilité de l'œil pour lequel, seule, la partie termi-

FIG. 11. — I. Tête d'*Ebalia tuberosa* Pennant mise à nu par la même technique que pour la figure 8; mais ici le tergite antennulaire a été prélevé avec le front qui a été dessiné, ventralement en II.

I. a_1, a_2 : antennule, antenne; ba : basophtalmite; cox : coxa de l'antenne; epi : épistome; li : limite de crête endostomiale bordant le canal respiratoire; lio : lobe infra-orbitaire; loe : lobe extra-orbitaire; ls : lobe accessoire; mb : zone articulation du segment oculaire; o : plaque oculaire; ov : orifice glande antennaire; pcx : pré-coxa a_2 ; po : podophtalmite; pro : proépistome; sv : surface cornéenne.

II. *Front apo* : naissance de longs apodèmes horizontaux équivalents à la moitié de la longueur du thorax; *exF* : excavation ventrale recevant le proépistome; *F* : front bosselé par des petits tubercules; fa_1 : fosse antennulaire; fi : face inférieure du repli frontal; fo : fosse oculaire; fs : face supérieure du repli frontal; ls : lobe sourcilier; lso : lobe supra-orbitaire; mb : membrane articulant le segment oculaire sur le segment antennulaire; spa : cuilleron d'attache des muscles gastriques; ta : tergite antennulaire.



nale du podophtalmite est visible, extérieurement par une orbite étroite.

Les Dorippidés ont une structure très différente de celle des Leucosiidés. La carapace ne forme pas de surplomb frontal, au contraire son bord antérieur s'efface sous une avancée de l'endostome, c'est-à-dire de la région postérieure à la crête pterygostomiale du cadre buccal. Chez *Dorippe lanata* L. le canal respiratoire est tout à fait remarquable; la région postérieure à la crête endostomiale forme une gouttière dont le sommet se situe au niveau du front et dont la base élargie parvient à la hauteur de la bouche. Cette gouttière endostomiale vient s'appuyer contre le bord frontal que la crête endostomiale déborde largement. Ainsi le pôle antérieur topographiquement est constitué par la crête endostomiale qui morphologiquement limite le sternite et les épimérites mandibulaires. Tout ce qui est morphologiquement situé entre cette crête et le bord frontal équivalent au tergite antennaire, se trouve invaginé. Donc toute la région céphalique n'est plus visible extérieurement. La dissection montre que le segment antennulaire forme également une gaine ophtalmique autour du segment oculaire. Cette gaine se présente comme celle étudiée chez les Oxyrhynques. Elle n'enferme pas la totalité des pédoncules qui restent libres à partir de l'articulation du podophtalmite sur le basophtalmite. La capsule orbitaire ne se moule pas étroitement sur tout le pédoncule; l'article distal de celui-ci est relativement mobile dans une orbite évasée; il est protégé par une dent latérale très développée et échancrée suivant le pédoncule. Ventralement, celui-ci est protégé par une dent infra-orbitaire. De même, la forme du pédoncule est allongée, effilée, et la surface visuelle n'est plus terminale comme chez les Leucosiidés mais ventrale.

Il semble donc que les Dorippidés soient, de ce point de vue, parmi les Oxystomes, ce que sont les Oxyrhynques parmi les Brachygnathes : leur adaptation évolutive réside dans la mobilité de l'œil et non dans sa protection.

Les Raninidés doivent être séparés des Oxystomes. Les *Ranina* ont des pédoncules oculaires bien protégés, mais cette protection est réalisée, dans la bordure marginale de la carapace, comme chez les Dromiacés et non comme chez les Leucosiidés. Cette structure céphalique justifie pleinement la position nouvelle qu'on donne aux Raninidés dans la classification moderne. Par la forme de leurs branchiostèges, qui laissent les épimères thoraciques à découvert, ces animaux sont isolés des Oxystomes sous le nom de *Gymnopleura* et ils sont placés au voisinage des Dromiacés *sensu stricto*, qui sont dorénavant isolés des Homolidés. L'étude de la région antérieure justifie cette position.

D'après l'étude de la région céphalique, les Oxystomes *sensu stricto* ne semblent pas en continuité évolutive avec les Brachygnathes. Ils comportent des adaptations semblables obtenues par des voies différentes. Mais au sein de leur groupe, on retrouve la même tendance évolutive allant de la grande protection oculaire des formes Leucosiidés vers la libération inverse du pédoncule oculaire chez les formes plus récemment apparues et généralement plus grosses.

De même chez les Brachygnathes, la protection de l'œil dans une capsule orbitaire complète est le résultat d'une évolution dont nous avons indiqué les étapes chez les Homolidés, les Cancéridés et Xanthidés. Au contraire, les formes Catométopes et les Oxyrhynques montrent une tendance évolutive vers la libération de plus en plus marquée du pédoncule oculaire, dont la protection est alors réalisée autrement. Il n'est pas nécessaire qu'un appendice soit enfermé dans une capsule moulée sur lui pour être protégé. Il suffit qu'il n'offre pas de prise. Chez la plupart des Oxyrhynques, des épines empêchent de saisir le pédoncule oculaire; les dents frontales orbitaires donnent aux Majidés leur aspect typique. Chez les Ocypodidés, le pédoncule oculaire fait corps avec l'ensemble de l'animal; il se moule par coaptation sous la bordure marginale de la carapace; la gouttière ainsi formée permet une protection temporaire sans entraver le mouvement ni la mue du podophtalmité.

CONCLUSION

L'étude morphologique de la région antérieure des Décapodes montre deux tendances évolutives : l'une vers l'invagination de plus en plus poussée des segments oculaire et antennulaire et parallèlement vers un accroissement de la protection oculaire. Dans l'autre tendance au contraire, le pédoncule oculaire reste dégagé de toute capsule orbitaire et possède corrélativement une grande liberté de mouvement.

Déjà chez les Natantia, les deux tendances sont représentées : la plupart ont des pédoncules oculaires libres mais les Alpheidés présentent des formes aux pédoncules oculaires complètement enfoncés sous la carapace.

Chez les Reptantia, les Homolidés sont des formes à pédoncules oculaires libres, suivant une structure primitive rappelant celles des Penaeidés et des Astacoures. Les autres Brachyours se partagent entre les deux tendances. Au sein des Cyclométopes, les Podophtalminés et certains Geryoninés se distinguent par leurs pédoncules

longs et libres comme chez les Ocypodidés. Tous les Catométopes n'ont pas leurs pédoncules oculaires très développés; les genres *Grapsus*, *Eriochel* et *Gecarcinus* rejoignent par leurs pédoncules oculaires protégés dans des capsules orbitaires sphériques les Cancéridés, Portunidés et Xanthidés.

L'évolution vers la protection oculaire nécessite une ligne de résorption céphalique découpant un volet dans la paroi orbitaire. Cette ligne n'est pas une néoformation. On peut, chez certains groupes, observer sa continuité avec la ligne de suture pleurale (Galathéidés, Palinuridés, Oxyrhynques). Une exuvie de *Maia squinado* observée intérieurement montre deux zones symétriques de résorption allant des angles de l'épistome à l'insertion des antennes. Elles disloquent la paroi séparant les orifices antennaire et antennulaire et gagnent ainsi la paroi orbitaire sur laquelle chacune isole une région circulaire qui est rabattue en clapet lors de l'exuviation.

Extérieurement, les résorptions pleurales parviennent aux angles de l'épistome; en ce point débent les lignes de résorption céphaliques qui découpent les clapets orbitaires. Ces résorptions apparaissent donc dans le prolongement l'une de l'autre et doivent en fait correspondre à la même ligne de suture.

Une troisième résorption, impaire, linéaire, joint les angles du losange formé par l'épistome et le proépistome (rôle de charnière); elle est comparable à celle qui disjoint céphalothorax et abdomen : elle est intersegmentaire.

Les résorptions céphaliques parvenues au niveau du segment antennulaire isolent dans la paroi orbitaire une zone circulaire correspondant à l'épimère antennulaire. Ainsi se trouvent séparés par résorption le tergite antennulaire qui reste uni à la carapace, et le reste de ce segment, c'est-à-dire les parties épimérales et sternale. C'est là un point important pour l'interprétation du céphalothorax des Décapodes.

D'après cette étude comparée, la ligne de résorption isolant les clapets orbitaires n'est pas une novation évolutive totale. Elle résulte de l'utilisation fonctionnelle nouvelle d'un dispositif général pré-existant, la ligne de suture pleurale.

RÉSUMÉ

Ce mémoire a mis en évidence les faits suivants : chez les Décapodes, une condensation apparente de la tête résulte d'une invagination du segment oculaire dans le segment antennulaire, marquée par les étapes suivantes :

1) celle-ci n'existe pas chez les Natantia qui représentent la structure céphalique primitive des Décapodes.

2) Les Astacoures présentent une amorce du mouvement subi par le segment antennulaire autour du segment oculaire.

3) Les Homolidés montrent le premier stade d'invagination : le segment oculaire est enjambé par une agrafe fronto-sternale.

4) Chez les Dromiacés, le segment oculaire est également recouvert par le même type d'agrafe; les pédoncules oculaires ne sont plus externes mais recouverts par les antennes et les antennules.

5) Tous les autres Brachyours ont leurs pédoncules enfermés transversalement sous deux agrafes latérales fronto-antennaires; au total, trois agrafes rendent la région oculo-antennulaire complètement interne. Certains possèdent deux agrafes supplémentaires et ont ainsi une gaine ophtalmique très longue (Xanthidés).

Dans cette invagination, les épimères antennulaires et les flancs de la carapace se moulent sur les pédoncules oculaires formant ainsi des capsules orbitaires. Lors de l'exuviation, le pédoncule parvient à se dégager de sa capsule grâce à l'ouverture d'une valve sur le fond orbitaire. L'étude morphologique comparée des Décapodes montre la signification de ce clapet et permet d'interpréter la résorption qui le découpe.

SUMMARY

In the Decapoda, an extreme condensation of the head is created by invagination of the ocular segment into the antennulary one which forms socket-like grooves around the stalk eyes. This appendage is then enclosed but, during ecdysis, it only succeeds in coming out of its exoskeleton by two valves-like openings in the ocular wall.

The comparative morphological study of the Decapoda shows the meaning of this valve.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei den Decapoden kommt durch die Einstülpung des Ocularsegmentes in das Antennularsegment eine extreme Kondensation des Kopfes zustande. Das letztere Segment bildet eine Kapsel um den Augensiel. Während der Häutung gelingt es diesem, sich aus der Kapsel zu befreien, dank der Vorhandensein zweier Klappen. Die Untersuchung der vergleichenden Morphologie der Decapoden zeigt die Bedeutung dieser Klappen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BALSS, H., 1940. Decapoda. *Bronn's Tierreich* (5), 1 : 56-75.
- BALSS, H., 1940. Decapoda. Muskulatur. *Bronn's Tierreich* (5), 1 : (7) 223-267.
- BOUVIER, E.L., 1940. Décapodes Marcheurs. *Faune de France*, 37 : 1-404, figs 1-222.
- BUTT, F.H., 1960. Arthropod head development. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 35 : 43-91.
- COUTIÈRE, H., 1899. Les Alpheidés. *Ann. Sc. Nat.*, (8) 9 : 56-126, figs. 87-103.
- DRACH, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. de l'Institut Océanographique*, 19 : (3).
- DRACH, P., 1950. Les étapes évolutives de l'endosquelette chez les Crustacés Décapodes. *C.R. Acad. Sc.*, 231 : 1563-65.
- GLAESSNER, 1957. Evolutionary trends in Crustacea (Malacostraca). *Internat. Journal of Organic Evolution*, V (11) : 178-184, 1 fig.
- GROBBEN, K., 1919. Über die Muskulatur des Vorderkopfes der Stomatopoden und die systematische Stellung dieser Malacostracean Gruppe. *Sitz. der. acad. Wiss. Wien*, (1) 128 : 185-214.
- MAYRAT, A., 1955. Mise en évidence de tendons chez les Crustacés dans le muscle attracteur du synciput de *Praunus flexuosus*. *Bull. Soc. Zool. France*, 80 (2, 3) : p. 81.
- MILNE EDWARDS, H., 1834. Histoire naturelle des Crustacés. *Annales de Sc. Naturelles*, (3) 1 :
- MILNE EDWARDS, H., 1851. Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes et sur la morphologie de ces animaux. *Ann. de Sc. Naturelles*, (3) 16 : 221-291.
- PEARSON, 1908. Cancer. *L.M.B.C. Memoirs, London*, 16.
- PEREZ, Ch., 1928. Evolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen au thorax dans la série des Décapodes Brachyours. *C.R. Acad. Sc.*, 186 : 648-650.

- SANDERS, H.L., 1957. The Cephalocarida and Crustacean phylogeny. *Syst. Zool.*, 6 : 112-129.
- SECRETAN, S., 1960. Les sillons de la carapace. *C.R. Acad. Sc.*, 250 (1) : 168-169.
- SNODGRASS, R.E., 1951. Comparative studies on the head of mandibulate Arthropods. Comstock C., New York.
- SNODGRASS, R.E., 1952. A textbook of Arthropod Anatomy. Comstock, New York.
- SOLLAUD, E., 1922. Embryologie des Paloemonidés. *Bull. biol. France-Belgique*, suppl. 5.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1960. Nouvelles observations sur la mue de *Bopyrus Fougerouxii*. *C.R. Acad. Sc.*, 250 : (1) 188-189, fig.
- TIEGS, C.W. and S.M. MANTON, 1951. The evolution of the Arthropods. *Biol. reviews*, (5) 33 : (3) 255-337.

Manuscrit reçu le 14 décembre 1965.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE
DE *SYMPHODUS ROSTRATUS*
BI. (*PISCES : LABRIDAE*)
EN RADE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER

par Suzanne NIVAL
Station Zoologique,
06 - Villefranche-sur-Mer

SOMMAIRE

L'auteur a étudié les caractères méristiques et les allométries de croissance chez une population de *Symphodus rostratus* en baie de Villefranche. Très homogène, cette population se compose au mois de janvier de trois groupes d'âge (poissons de moins de un an, de un an révolu, de deux ans révolus). Chaque année, l'écaille de *S. rostratus* enregistre au printemps un anneau de croissance provoqué par ralentissement ou arrêt de la croissance, bien différent des stries concentriques ordinaires.

Le taux annuel de croissance, de 40 % pour la deuxième année, tombe à 10 % au cours de la troisième année. La reproduction a lieu en mai; par fécondation artificielle, le début du développement larvaire a été étudié.

Les résultats exposés ci-dessous constituent l'essentiel d'une thèse de troisième cycle d'Océanographie biologique soutenue à Paris le 27 mai 1964; la commission d'examen était composée de Messieurs les professeurs DRACH, BOUGIS et FRANÇOIS, que je tiens à remercier ici, ainsi que les chercheurs et membres du personnel de la Station Zoologique de Villefranche qui, de diverses manières, m'ont conseillée et aidée dans ce travail.

INTRODUCTION

La famille des Labridés a fait jusqu'à présent l'objet d'études peu nombreuses et dispersées, soit dans le domaine de l'expérimentation sur la croissance, pour quelques espèces de grande taille telles que *Labrus berggylta*, soit dans celui de la biologie générale, pour certains aspects originaux du comportement (nidification, parure de noces), soit encore dans celui de la systématique, remise en question par plusieurs travaux. Cependant elle a peu retenu l'attention des auteurs en vue d'un travail d'ensemble. Dans cette étude monographique, qui malheureusement a été interrompue

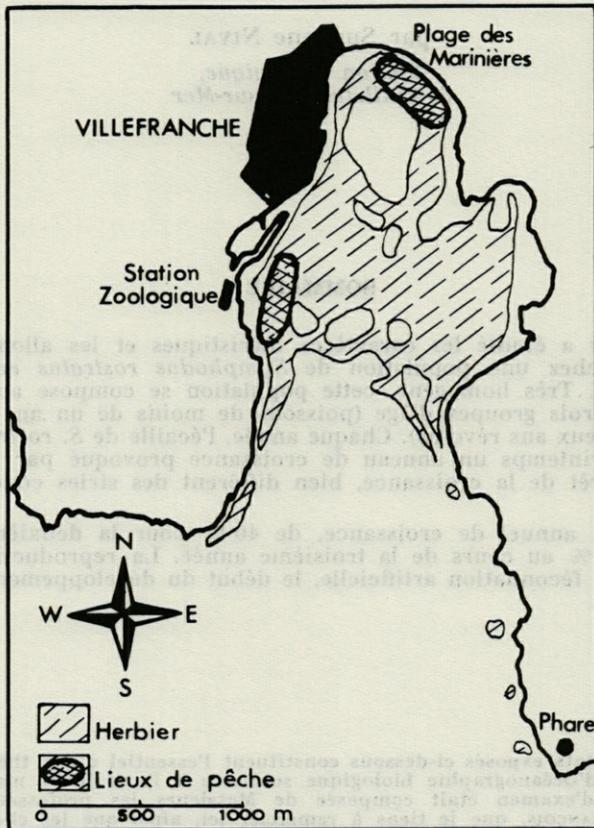


FIG. 1. — Baie de Villefranche.

après douze mois d'observations, j'ai envisagé quelques aspects de la biologie, de la croissance, et de la répartition au cours d'un cycle annuel de *Symphodus rostratus*, petit Labridé remarquable par son abondance dans les herbiers de posidonies de la baie de Villefranche.

I^{re} PARTIE

MÉTHODES ET SYSTÉMATIQUE

A. — MÉTHODES

Le matériel étudié (1 800 *Symphodus rostratus* des deux sexes) a été récolté en baie de Villefranche de novembre 1960 à décembre 1961 puis de janvier à mars 1963 sur l'herbier des Marinières et l'herbier du Laboratoire. Les engins de pêche sont des filets dits « rateaux » traînés sur le fond à 1,5 nœud environ; leurs mailles ont de 5,5 à 17 mm de côté.

Le nombre de prises par trait semble n'être lié ni à la température de l'eau ni à sa transparence, mais plutôt subir des variations dues au cycle saisonnier des posidonies ainsi qu'au cycle biologique de l'espèce.

Les techniques employées sont résumées ci-dessous (à l'exception de la fixation de certaines prises pour l'étude des contenus stomacaux, ces opérations sont toutes effectuées au laboratoire) :

Mensurations : Après anesthésie au MS 222. Précision : 1/2 mm;
 $E_r \leq 1,5 \%$.

Pesées :

- *Poissons* : Après élimination du contenu stomacal, anesthésie et essuyage. Précision : 0,05 g; $e_r \leq 3 \%$.
- *Gonades, foie* : Après essuyage. Précision : 0,001 g;
 $e_r \leq 10 \%$.

Ecailles : Collage sur lame dans l'albumine glycerinée. Etude et mesures au « Projectina ».

Histologie : Fixations : Bouin, Carnoy, alcool acétique.

Colorations principales : rouge solide-vert Lumière, trichrome de Masson, Groat.

Contenus stomacaux : Fixation : en mer, par injection de formol ou d'alcool à 95° Bé.

Marquages : En aquarium, après anesthésie, par section de rayons de la caudale.

B. — PLACE SYSTÉMATIQUE DE *SYMPHODUS ROSTRATUS*

I. — SYNONYMIE DE *Symphodus rostratus*

La systématique des Labridés est, de nos jours encore, assez confuse, et le genre *Symphodus* ou *Crenilabrus*, en particulier, a subi de nombreux remaniements; pour l'espèce *rostratus* les principales modifications sont consignées dans le tableau ci-dessous.

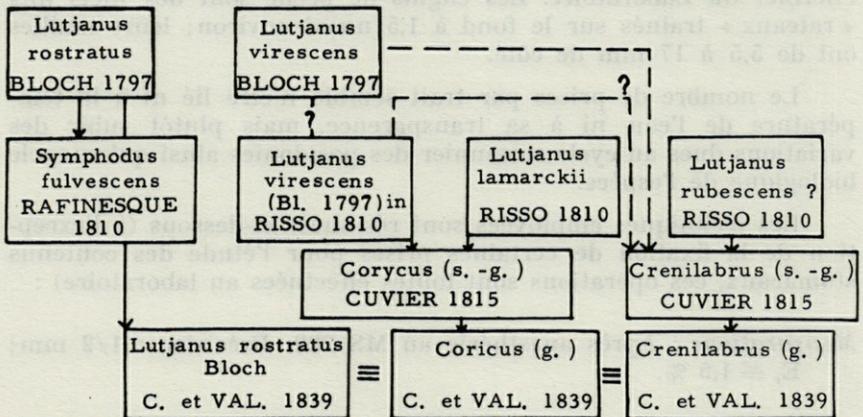


FIG. 2. — Synonymies de *Symphodus rostratus* Bloch.

De par son antériorité, *Symphodus* doit donc prévaloir. Cette dénomination est maintenant utilisée par la plupart des auteurs, en particulier BAUCHOT et BAUCHOT (1961) et LAHAYE (1961); nous l'avons donc adoptée.

II. — DISCUSSION DES CRITÈRES DE DÉTERMINATION DE *Symphodus rostratus*

Les plus récents critères de détermination de *Symphodus rostratus* sont ceux de LAHAYE (1961) :

- 2 à 3 rangées d'écaillés, au maximum, sur les joues;
- pas de tache ocellée sur l'opercule;
- 12 rayons, au maximum, aux nageoires pectorales;
- bouche très protractile, museau très long; forme très caractéristique;
- très grande variété de coloration.

Si l'absence de tache ocellée sur l'opercule, la protractilité de la bouche, la longueur du museau et la forme du corps sont des caractéristiques rencontrées sans exception chez *Symphodus rostratus*, les trois autres critères par contre admettent une certaine variabilité. Nous les envisagerons successivement :

a) Joues

Ce critère n'est sans doute pas infallible : MOREAU signale en effet sur les joues d'un *Symphodus rostratus* de grande taille 4 rangées d'écaillés d'un côté, 3 de l'autre.

b) Nageoires pectorales

Risso (1810) décrit un *Lutjanus rubescens* (p. 271) dont la formule radiaire comporte Pc. 14 et C. 12; ce « lutjan » est très vraisemblablement un *Symphodus rostratus* de la variété rouge décrite par LAHAYE et qu'on trouve également à Villefranche. On peut penser qu'une erreur s'est glissée dans la transcription du texte de Risso (Pc. 14 et C. 12 au lieu de Pc. 12) car nous n'avons jamais compté plus de 12 rayons aux pectorales de *Symphodus rostratus*.

c) Variétés de coloration

Nous avons insisté sur ce point, pensant que la très grande diversité de coloration qu'on rencontre chez *Symphodus rostratus* pouvait être due à la présence dans la population de Villefranche de variétés distinctes. Il n'en est rien.

Nous avons observé 4 types de coloration principaux (cf. fig. 3; les chiffres entre parenthèses se rapportent au Code Universel des Couleurs de E. SEGUY) :

— Type A : dominante vert vif, corps uni.

Corps vert vif uni (351, 366, 406). Ligne latérale soulignée de brun et de blanc. Ligne (1) blanche, ligne (2) brune. Appendice urogénital bleu foncé (491). Partie inférieure du corps vert clair (380), vert-jaune (225) ou mordorée. Haut de la tête vert foncé, dessous vert clair. Points bruns, parfois, sur les joues. Œil noir, cerné de rouge et de jaune. Nageoires vert clair (267) ou vert-jaune (225). Une tache sombre sur les premiers rayons épineux de la dorsale. Trois petites taches brunes ou blanches à la naissance de la caudale.

Pourcentage dans nos pêches : 45 %.

— Type A' : dominante vert vif, corps pointillé.

Mêmes nuances de coloration qu'en A, mais corps et nageoires pointillés de brun ou de gris. Dorsale et caudale frangées de noir. Lignes (1) et (2) et pédoncule caudal comme en A.

Pourcentage dans nos pêches : 23,5 %.

— Type B : dominante gris-brun.

Corps gris foncé ou brun foncé (701) ou gris-brun. Ventre plus clair, verdâtre. Ligne (1) blanche. Région operculaire sombre. Ligne (2) brune et blanche. Appendice urogénital bleu foncé (491) ou noir. Nageoires verdâtres. Anale, caudale, partie épineuse de la dorsale tachetées de gris, de brun, de brun rougeâtre (201, 134). Souvent une frange brune à la naissance des pectorales. Frange gris-brun barrant le pédoncule caudal.

Pourcentage dans nos pêches : 4,5 %.

— Type C : dominante rouge.

Corps rouge-orangé (203) tirant sur le brun (162, 691) sur le dos, sur le rose-orangé (174) près du ventre. Opercules violacés (609). Ligne latérale brune et blanche. Lignes (1) et (2) comme en A. Nageoires roses (164) ou rose-orangé (174) pointillées de rouge (157) et de brun-rouge (162), ainsi que la partie inférieure du corps, parfois le corps entier.

Pourcentage dans nos pêches : 8 %.

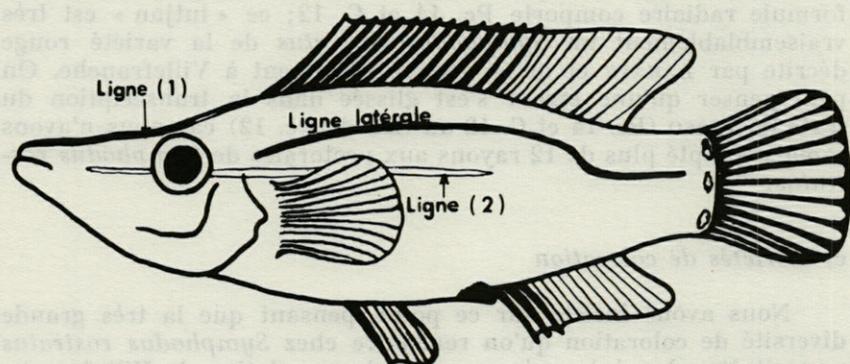


FIG. 3. — *Symphodus rostratus* Bloch.

Les 19 % restants sont de colorations intermédiaires entre les types définis plus haut. Cependant, au cours de six mois durant lesquels nous avons gardé des *Symphodus rostratus* en aquarium, nous n'avons pas observé de passage d'un type de coloration à un autre, mais seulement des modifications légères (déplacement de taches, etc.) et très transitoires.

Bien que parmi les jeunes individus pêchés nous ayons exclusivement rencontré le type de coloration A, nous ne pouvons établir s'il se produit au stade juvénile des changements de coloration tels que ceux décrits par FEDDERN (1963) chez *Bodianus*, ou s'il y a eu dans nos pêches sélection naturelle des jeunes de type A.

III. — ETUDE DE QUELQUES CARACTÈRES MÉRISTIQUES

a) Vertèbres

La moyenne vertébrale, établie sur 195 *Symphodus rostratus* des deux sexes, est de 30,866. Alors que LAHAYE donne dans sa diagnose du genre 30 à 34 vertèbres, nous en avons compté, selon le même mode de numération que cet auteur, de 30 à 33.

b) Nageoires

La formule radiaire s'établit comme suit : D XIV à XVI - 9 à 11; A III - 9 à 11; C 13; Pc 11 à 12; Pv I - 5.

Risso (1826) utilise la formule radiaire comme critère de détermination des trois espèces en lesquelles il scinde le genre *Lutjanus*; nous n'avons pas observé cette distinction, la répartition des principaux types de coloration que nous avons établis (correspondant grossièrement aux trois espèces de Risso) étant tout à fait indépendante du nombre de rayons des nageoires.

Cela infirme donc la scission en plusieurs espèces établie par Risso, ainsi que la distinction éventuelle de variétés, que nous tentions d'établir. On ne peut ici parler que de variétés de coloration.

IV. — ETUDE DES CARACTÈRES MÉTRIQUES; ALLOMÉTRIES

Cette étude a été entreprise en vue d'établir l'existence d'éventuelles allométries sexuelles ou de croissance (cf. TEISSIER, 1934 et 1948) et de déceler des variations raciales; si, de façon générale,

elle a failli à ce rôle, elle a cependant mis en évidence dans la croissance de *Symphodus rostratus* quelques particularités que nous verrons avec plus de détail, nous bornant à résumer dans le tableau ci-dessous l'ensemble des résultats.

(On a comparé à la croissance de la longueur totale du poisson la croissance des diverses dimensions, et établi pour chacune la droite de régression.)

DIMENSION ÉTUDIÉE	RAPPORT D'ALLOMÉTRIE (éventuellement)	RAPPORT DE LA DIMENSION ÉTUDIÉE A LA LONGUEUR TOTALE DU POISSON (valeurs extrêmes)
Longueur de la tête (du museau à l'indentation postérieure de la joue)	0,94	27 % — 31 %
Longueur de la base de la dorsale	Isométrie	40 %
Longueur de la base de l'anale	0,95	15 % — 17 %
Diamètre oculaire (longitudinal)	Isométrie	5 à 6,5 %
Distance interorbitaire ..	0,87	3,5 % — 5,5 %
Longueur préanale	1,05	54 % — 60 %

Les quelques particularités que nous avons observées par ailleurs sont les suivantes (Fig. 4) :

a) *Hauteur de la tête* (au niveau de l'œil)

La hauteur de la tête croît un peu plus rapidement que la longueur totale jusqu'à ce que le poisson atteigne une taille de 7,5 cm environ; puis la croissance se ralentit pour devenir isométrique ou même allométrique faiblement minorante. Hauteur de la tête : environ 14 % de la longueur totale.

b) *Longueur de la base de la pectorale*

Elle croît en isométrie avec le corps jusqu'à 7,5 cm de longueur totale environ (10 à 12 % de la longueur du corps). A partir

de cette valeur critique, elle cesse presque totalement de grandir (allométrie très fortement minorante, de rapport 0,13).

c) *Longueur préorbitaire*

Bien que la droite de régression soit mal définie, on constate un accident dans cette droite, aux environs de 7,5 cm de longueur totale.

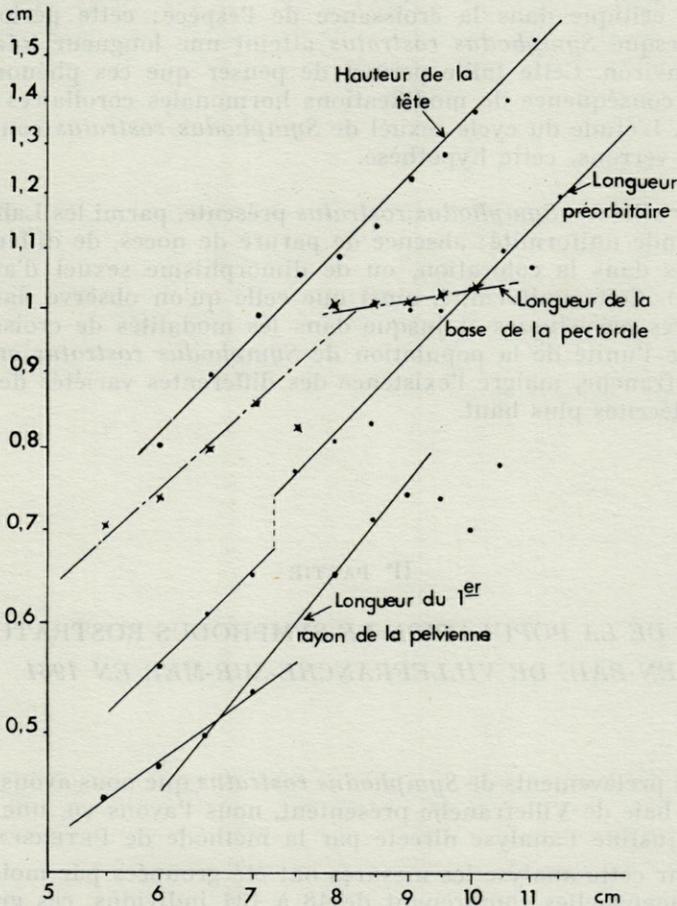


FIG. 4. — Croissance de la hauteur de la tête, de la longueur de la base de la pectorale, de la longueur préorbitaire et de la longueur du premier rayon de la pelvienne.

Abscisses : longueur totale du corps;
Ordonnées : dimension étudiée;
(coordonnées logarithmiques).

d) *Longueur du premier rayon de la pelvienne*

Sa croissance par rapport au corps est d'abord allométrique minorante (rapport 0,71) puis une rupture se produit pour une longueur totale de 7 cm environ. Au-dessus de cette valeur, les données sont confuses.

Ces quelques particularités de croissance, bien que parfois difficiles à préciser, mettent cependant en évidence l'existence d'une période critique dans la croissance de l'espèce; cette période se situe lorsque *Symphodus rostratus* atteint une longueur totale de 7 cm environ. Cette taille permet de penser que ces phénomènes sont la conséquence de modifications hormonales corollaires de la puberté. L'étude du cycle sexuel de *Symphodus rostratus* confirme, nous le verrons, cette hypothèse.

Par ailleurs, *Symphodus rostratus* présente, parmi les Labridés, une grande uniformité; absence de parure de noces, de différences sexuelles dans la coloration, ou de dimorphisme sexuel d'aucune sorte (1). Cette uniformité, ainsi que celle qu'on observe dans les caractères méristiques et jusque dans les modalités de croissance, confirme l'unité de la population de *Symphodus rostratus* en baie de Villefranche, malgré l'existence des différentes variétés de coloration décrites plus haut.

II° PARTIE

ÉTUDE DE LA POPULATION DE SYMPHODUS ROSTRATUS BL. EN BAIE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER EN 1961

Les prélèvements de *Symphodus rostratus* que nous avons effectués en baie de Villefranche présentent, nous l'avons vu, une unité qui en justifie l'analyse directe par la méthode de PETERSEN.

Pour cette analyse les mesures ont été groupées par mois. Les pêches mensuelles comprenant de 48 à 134 individus, ces groupes sont donc suffisamment importants pour permettre une étude statistique.

(1) La femelle en période de reproduction présente généralement une papille génitale plus grosse que le mâle.

I. — HISTOGRAMME DE FRÉQUENCE DES TAILLES

(fig. 5)

Les histogrammes sont établis par classes de 0,5 cm. Après des irrégularités — dues sans doute au petit nombre des prélèvements — en novembre et décembre 1960, ils présentent à partir de janvier 1961 deux modes nets (6,5 cm et 9,5 cm en janvier). La reproduction de ces deux modes dans les mois suivants et leur décalage sur l'axe des abscisses suggèrent la présence de deux groupes distincts, vraisemblablement d'âges différents, et suivant des modalités de croissance sensiblement identiques.

En mai le second mode disparaît, ce qui s'explique mal par les conditions de pêche ou la disparition naturelle des individus les plus vieux (on retrouve en effet des représentants de ces classes de taille et — on le verra plus loin — d'âge, dans les pêches des mois suivants). On peut par contre envisager l'éloignement des lieux de pêche de la partie sexuellement la plus active de la population, au moment de la fraie. L'apparition de jeunes fin juin, avec scission en deux parties de l'histogramme de distribution, semble appuyer cette hypothèse : c'est le premier contingent des jeunes éclos au printemps (3 et 3,5 cm) apparaissant dans les mêmes pêches que les sujets âgés d'au moins un an.

En juillet l'amplitude de la portion de l'histogramme intéressant les grandes tailles se réduit; mode : 8,5 cm. Par contre, l'autre portion, plus développée qu'en juin, comporte un mode bien marqué à 4,5 cm. L'accroissement de cette dernière partie de l'histogramme persiste en août et septembre avec des modes définis par un nombre de plus en plus grand d'individus et de valeur numérique croissant régulièrement (août : 6 cm; septembre : 7 cm).

En octobre et novembre on n'observe pas de changement de classe modale (7 et 10 cm, respectivement, pour les deux modes, de septembre à novembre). Le second mode est très faiblement marqué; par contre la distribution autour du premier mode devient très régulière, malgré le petit nombre des pêches mensuelles.

On a donc observé entre janvier et décembre 1961 une évolution régulière de la distribution : bimodale durant les quatre premiers mois, elle devient unimodale en mai; en juin apparaît un groupe nouveau qui va peu à peu prendre la prépondérance, reconstituant progressivement (octobre-novembre) une distribution sensiblement identique à celle des premiers mois de l'année, autour des mêmes modes qu'au printemps.

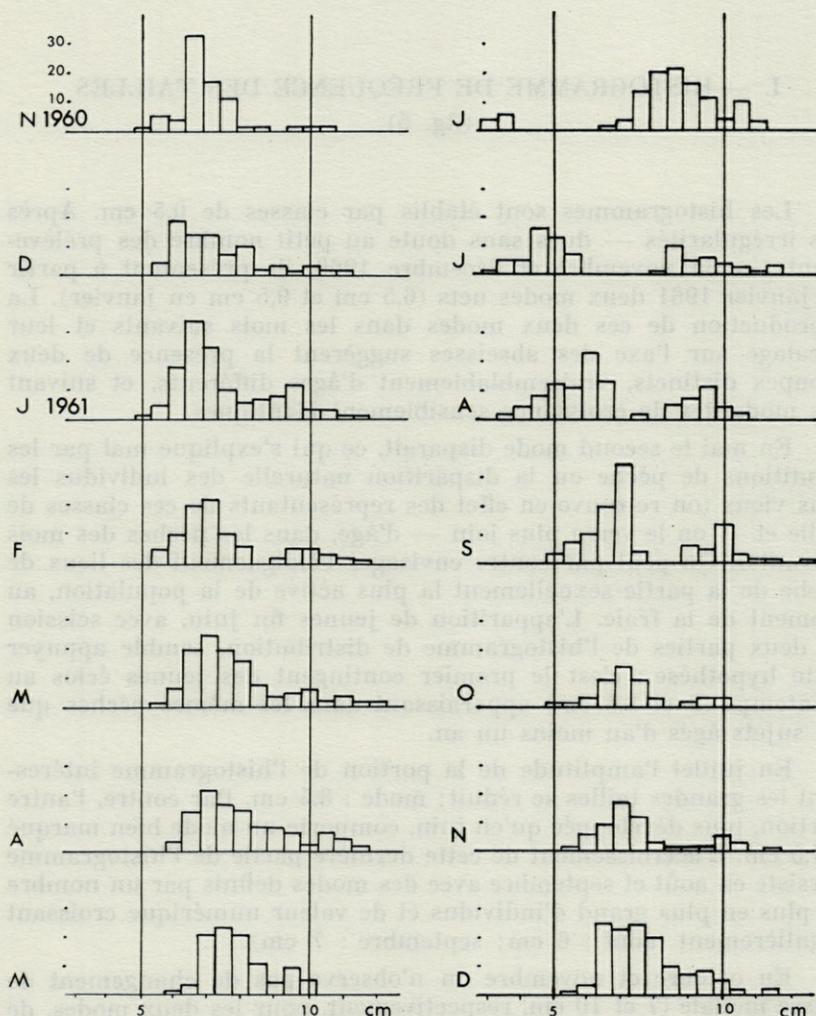


FIG. 5. — Histogrammes de fréquence de *Symphodus rostratus* à Villefranche de novembre 1960 à décembre 1961.

Abscisses : longueur totale;
Ordonnées : nombre de sujets.

Cet examen rapide des histogrammes mensuels en 1961 fait déjà pressentir une division de la population en deux groupes d'âge; l'extinction naturelle du plus âgé se produirait en été, alors même que devient accessible à la pêche un nouveau groupe (jeunes éclos au printemps). Afin de contrôler ou de préciser ces données, il convient de déterminer l'âge des différents éléments. C'est ce que nous nous proposons de faire maintenant.

II. — DÉTERMINATION DE L'ÂGE DE *SYMPHODUS ROSTRATUS*

A. — MÉTHODE

En confrontation avec la méthode de PETERSEN nous avons employé la scalimétrie. Cette méthode de détermination de l'âge des poissons grâce aux anneaux inscrits sur leurs écailles, utilisée d'abord sur des carpes par HOFFBAUER, a été ensuite employée par divers auteurs à l'étude des gadidés et des clupéidés essentiellement, en raison du fort intérêt commercial présenté par ces deux familles.

Chez les Labridés SOLJAN (1930) a étudié par la scalimétrie l'âge de *Crenilabrus ocellatus*; il décrit des « anneaux d'hiver » très peu marqués et des « anneaux de fraie » beaucoup plus nets; deux anneaux s'inscriraient donc au cours d'une même année sur les écailles de ce Labridé très proche de *Symphodus rostratus*. Nous reviendrons ultérieurement sur ce travail de SOLJAN.

B. — ETUDE DES ÉCAILLES CHEZ *Symphodus rostratus*

Les écailles étudiées ont été prélevées au nombre de cinq sur le flanc gauche de chaque poisson, au niveau du tiers antérieur de la dorsale; à cet endroit elles sont à peu près de mêmes dimensions et présentent une forme générale trapézoïdale relativement régulière.

1°) Description des écailles

De type élasmoïde cycloïde, les écailles de *Symphodus rostratus* se divisent en quatre champs: du foyer partent vers le champ antérieur, au nombre de 10 à 20, et le champ postérieur, au nombre de 4 à 7, des stries radiales dont sont exempts les deux champs latéraux; ceux-ci ne présentent que les crêtes concentriques au foyer et grossièrement parallèles au contour de l'écaille, crêtes qu'on trouve également dans les deux autres champs.

Chez les différents Labridés dont nous avons observé les écailles, ces crêtes conservent entre elles un intervalle relativement constant, au contraire des sclérites des écailles des Gadidés qui, plus ou moins resserrés suivant la saison, permettent la détermination

de l'âge du poisson (STUART THOMSON, 1904; WINGE, 1915; in GRAHAM, 1929).

Les « anneaux » observés chez les Labridés et particulièrement *Symphodus rostratus* sont formés par un intervalle plus large entre deux stries consécutives de la couche osseuse, superficielle, de l'écaille, intervalle qui se marque exactement au même niveau des différents espaces compris entre les stries radiales du champ antérieur.

Du foyer au contour externe de l'écaille on observe donc successivement une zone de crêtes régulières, à intervalle constant, puis l'espace plus large entre deux crêtes successives, qui constitue l'anneau. Extérieurement à cet anneau l'écaille reprend son aspect régulièrement strié après, souvent, une zone perturbée montrant deux ou trois crêtes incomplètes, non parallèles entre elles, et dont les tronçons peuvent montrer une intrication plus ou moins grande. Ce dernier caractère laisse penser que la formation des stries dans la couche superficielle de l'écaille subit pendant un temps qui reste à déterminer un arrêt total, puis reprend avec une certaine irrégularité de « mise en route ».

Ces anneaux marquent-ils un arrêt de la croissance de l'écaille, et sont-ils liés à un arrêt saisonnier de la croissance du poisson ?

Ne pouvant nous aider de marquages et de recaptures pour plusieurs raisons (vie trop courte des crénilabres; difficulté de les garder en vie après le traumatisme de la remontée du filet) nous avons procédé par comparaison des caractéristiques des écailles de chaque poisson avec la place qu'occupe celui-ci dans la distribution.

2°) Classification des écailles

On a figuré :

- Par *a* : les écailles ne possédant pas d'anneau (les crêtes de la couche distale de l'écaille sont toutes équidistantes).
- Par *a'* : les écailles montrant un anneau très proche de leur bord antérieur, mais bien distinct (séparé du bord de l'écaille par 1 à 5 stries seulement).
- Par *b* : les écailles possédant un anneau très net qui sépare deux plages de stries équidistantes régulières.
- Par *b'* : les écailles montrant deux anneaux dont l'un est très proche du bord antérieur.

Etc...

Chaque poisson est ainsi défini par le caractère *a*, *a'*, *b*, *b'*, *c*, *c'*, etc., de ses écailles. Il est à remarquer que les différentes écailles

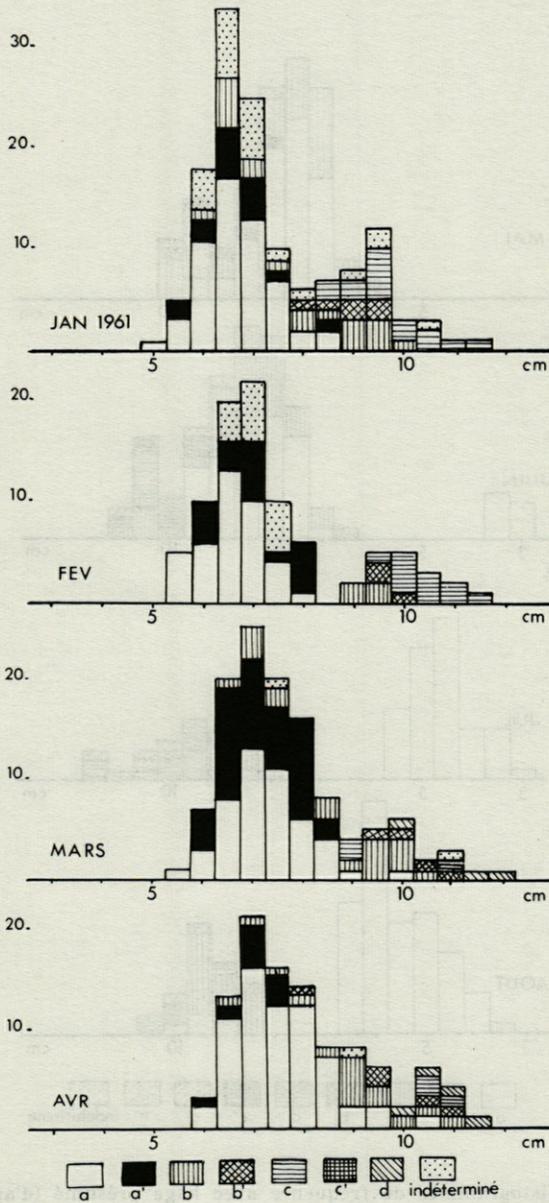


FIG. 6. — Histogrammes de fréquence avec l'âge présumé (d'après la lecture des écailles).

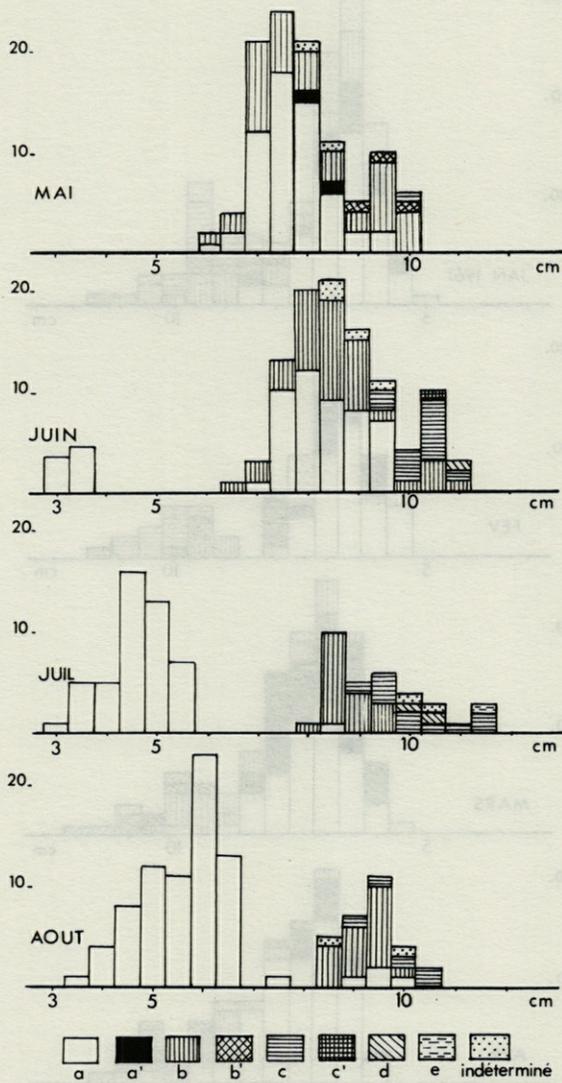


FIG. 7. — Histogrammes de fréquence avec l'âge présumé (d'après la lecture des écalles).

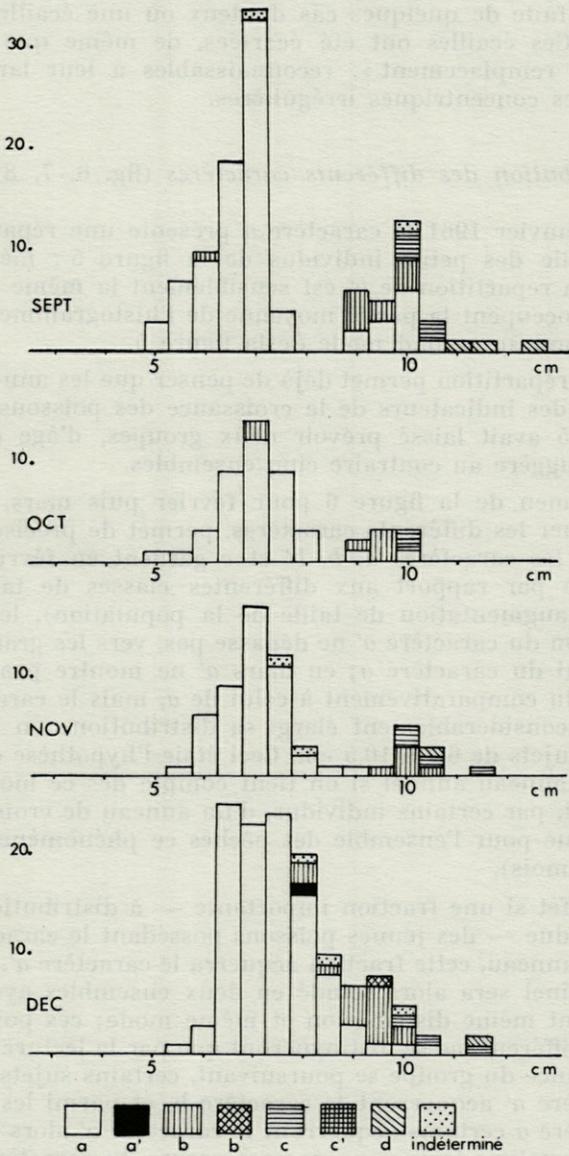


FIG. 8. — Histogrammes de fréquence avec l'âge présumé (d'après la lecture des écailles).

prélevées sur un même sujet présentent toutes le même caractère, exception faite de quelques cas douteux où une écaille montre un accident. Ces écailles ont été écartées, de même que les écailles dites « de remplacement », reconnaissables à leur large foyer et leurs crêtes concentriques irrégulières.

3°) *Distribution des différents caractères* (fig. 6, 7, 8)

Dès janvier 1961 le caractère *a* présente une répartition similaire à celle des petits individus de la figure 5 : même mode à 6,5 cm. La répartition de *a'* est sensiblement la même que celle de *a*; *b* et *b'* occupent la partie moyenne de l'histogramme, tandis que *c* correspond au second mode de la figure 5.

Cette répartition permet déjà de penser que les anneaux étudiés sont bien des indicateurs de la croissance des poissons; cependant la figure 5 avait laissé prévoir deux groupes, d'âge différent; la figure 6 suggère au contraire cinq ensembles.

L'examen de la figure 6 pour février puis mars, en laissant mieux situer les différents caractères, permet de préciser ce point : alors que les caractères *a*, *b*, *b'* et *c* gardent en février la même répartition par rapport aux différentes classes de taille (compte tenu de l'augmentation de taille de la population), le registre de distribution du caractère *a'* ne dépasse pas, vers les grandes valeurs de *L*, celui du caractère *a*; en mars *a'* ne montre pas un registre plus étendu comparativement à celui de *a*, mais le caractère *b*, par contre, a considérablement élargi sa distribution; on le rencontre chez des sujets de 6,5 à 10,5 cm. Ceci était l'hypothèse de la formation d'un anneau annuel si on tient compte dès ce mois de l'enregistrement, par certains individus, d'un anneau de croissance (nous verrons que pour l'ensemble des pêches ce phénomène s'étend sur plusieurs mois).

En effet si une fraction importante — à distribution suffisamment étendue — des jeunes poissons possédant le caractère *a* enregistre un anneau, cette fraction acquerra le caractère *a'*, et le groupe d'âge originel sera alors scindé en deux ensembles ayant approximativement même distribution et même mode; ces poissons, d'âge fort peu différent, ne se distingueront que par la lecture des écailles. La croissance du groupe se poursuivant, certains sujets possesseurs du caractère *a'* acquerront le caractère *b*, et parmi les possesseurs du caractère *a* certains acquerront le caractère *a'* alors que d'autres resteront quelque temps encore possesseurs du caractère *a*. On voit ainsi se « dessiner », en quelque sorte, la distribution de mars. L'apparition en mars de quelques individus porteurs du caractère *d* (3 anneaux) vient encore appuyer cette hypothèse, ainsi que l'éten-

due en mars, avril, mai et juin du registre du caractère *b*, étendue qui s'explique par les différences individuelles du taux de croissance de *Symphodus rostratus*. En mai les sujets porteurs des caractères *a'* et *b'* sont rares et à partir de juin ils disparaissent totalement des pêches, tandis qu'apparaissent les jeunes, porteurs uniquement du caractère *a*. Les anneaux que peuvent montrer les poissons sont tous éloignés du bord de l'écaille; il s'est donc produit une disparition progressive des caractères « intermédiaires » (*a'* et *b'*).

Dans la seconde partie de l'année le caractère *a* devient rare dans la partie supérieure de l'histogramme (grandes valeurs de *L*) alors qu'il est la règle chez les juvéniles. Cependant on peut trouver quelques exceptions de part et d'autre : en septembre un poisson de 6 cm montre le caractère *b*, alors que plusieurs, mesurant 10 cm et plus, gardent le caractère *a*.

Dans le premier cas, il peut s'agir d'une mauvaise « lecture » de l'écaille (anneau « parasite » dû à des circonstances particulières de la vie du poisson); il est douteux en effet : soit qu'un jeune éclos au printemps ait subi avec tant d'avance sur ses congénères le processus habituel d'enregistrement d'un anneau, soit qu'un poisson éclos l'année précédente ait pris un tel retard de croissance sur ses semblables, bien que chacune de ces hypothèses puisse être envisagée.

Dans le second cas, on peut invoquer soit une croissance très forte de quelques jeunes nés au printemps, soit plutôt le défaut d'enregistrement d'un anneau de croissance par quelques poissons âgés pourtant d'un an révolu. Cette dernière hypothèse semble plus vraisemblable, non seulement à cause de la grande taille des individus considérés, mais aussi parce qu'elle a été vérifiée chez d'autres téléostéens : certains sujets, nés à la fin de la période de fraie, n'enregistrent leur premier anneau de croissance qu'au moment où les autres poissons du même groupe enregistrent leur deuxième anneau.

4°) Concordance avec la méthode de Petersen

Malgré l'éventualité de quelques exceptions, l'hypothèse de l'enregistrement d'un anneau chaque année sur les écailles de *Symphodus rostratus* se vérifie donc par une remarquable concordance avec la méthode de PETERSEN. La confrontation des deux méthodes permet en effet d'établir que, bien que représentés par des histogrammes bimodaux, les prélèvements comptent en fait, selon l'époque, de 3 à 4 groupes d'âge :

— Groupe 0 poissons ne possédant pas d'anneau, n'ayant pas achevé leur première année (caractère *a*).

- Groupe I poissons possédant 1 anneau, âgés d'un an révolu (caractère *b*).
- Groupe II poissons montrant 2 anneaux, et ayant accompli deux cycles annuels (caractère *c*).
- Groupe III poissons possédant 3 anneaux, âgés de trois ans (caractère *d*).

Un seul sujet a été trouvé possesseur de quatre anneaux, en juillet.

Ces groupes sont parfois hétérogènes au moment de l'enregistrement des anneaux; exemple : groupe I de mars, formé de sujets possédant le caractère *b*, âgés d'un an révolu, ainsi que de porteurs du caractère *a'*, c'est-à-dire nouvellement issus du groupe 0, et qui vraisemblablement viennent à peine d'accomplir un cycle annuel complet.

C. — DISCUSSION

L'accord avec la méthode de PETERSEN de la lecture des écailles semble donc confirmer l'hypothèse de l'enregistrement annuel d'un anneau sur les écailles de *Symphodus rostratus*.

Pourtant SOLJAN, dans son travail sur *S. ocellatus*, interprète tout autrement les anneaux des écailles de cet autre « crénilabre ». Pour lui deux anneaux sont enregistrés chaque année : le premier, qu'il dénomme « anneau d'hiver », s'inscrirait assez faiblement à la limite d'une première zone de croissance à stries serrées et d'une seconde zone, de croissance printanière, à stries plus espacées; à la fin de cette deuxième zone se marque le second anneau, « anneau de fraie », à la suite duquel les stries concentriques de l'écaille se resserrent progressivement jusqu'au deuxième anneau d'hiver. A partir de l'anneau de fraie prennent souvent naissance des stries radiaires secondaires.

Des observations de *Symphodus ocellatus* à Villefranche nous ont en effet montré des stries plus régulières et plus serrées dans la première zone de croissance définie par SOLJAN que dans la seconde, où elles se caractérisent surtout par une certaine irrégularité plus encore que par la largeur des intervalles qui les séparent. Cependant la distinction entre les deux zones est parfois difficile ou même totalement impossible, seuls des « anneaux de fraie » se marquant alors de la même façon que ceux que nous avons observés chez *Symphodus rostratus*.

Même si une telle fluctuation dans l'aspect des écailles de deux espèces aussi proches est due en partie à des différences spécifiques

de leurs modalités de croissance, les conditions climatiques sur les lieux d'habitat jouent vraisemblablement aussi un rôle important. SOLJAN en effet, s'il ne justifie pas sa détermination des différents anneaux, précise qu'il a pu observer la fraie chez *S. ocellatus* en mer libre, pendant les mois de juillet et d'août, sur la côte yougoslave; or, bien que nous n'ayons pas recherché la période de maturité sexuelle et de fraie pour cette espèce à Villefranche, nous avons vu apparaître dans les pêches les jeunes *S. ocellatus* avec plus d'un mois d'avance sur les jeunes *S. rostratus*, ce qui situerait la période de fraie vers mars-avril, tout au plus jusqu'au début de juin, c'est-à-dire au moins deux mois plus tôt que SOLJAN ne l'a observée. D'autre part, ERCEGOVIC (1934) donne octobre comme le mois le plus chaud pour les eaux côtières au voisinage de Split (le maximum de température se produit d'autant plus tard que la profondeur est faible). Il y a donc un retard d'au moins un mois sur le maximum de température observé à Villefranche, ce qui pourrait justifier l'hypothèse de l'enregistrement de deux anneaux au cours de l'année. Il est possible en effet qu'il y ait enregistrement de deux anneaux distincts (anneau d'hiver et anneau de fraie) lorsque la période de fraie est séparée de l'hiver par un laps de temps relativement long durant lequel le poisson a repris sa croissance, interrompue pendant l'hiver; dans le cas contraire (période de fraie proche de l'hiver) la croissance ne reprendrait pas avant la fin de la fraie, un anneau unique représentant les deux périodes; ce serait le cas de *Symphodus rostratus* à Villefranche.

L'enregistrement annuel de deux anneaux a, par ailleurs, été envisagé par plusieurs auteurs : par SCHNEIDER (1910) (1) dans le cas de harengs à ponte automnale (un anneau se formerait durant une période de jeûne précédant la fraie); par DAMAS (1909) (1) chez les Gadidés ayant traversé une période de conditions défavorables (alimentation, état général). HOFFBAUER avait déjà rapporté l'action dans le même sens d'une sous-alimentation continue chez la carpe (atténuation ou disparition de la différence entre les zones d'« hiver » et d'« été »).

Les anneaux enregistrés par les écailles apparaissent alors comme la manifestation externe de l'interaction des diverses influences subies par l'organisme du poisson. La connaissance précise de nombreux facteurs et de leur action serait ici nécessaire : facteurs externes tels que la température à laquelle les poissons ont été soumis, la quantité de nourriture dont ils ont disposé; facteurs internes propres à chaque individu considéré : état physiologique, en particulier l'état sexuel, maladies ou traumatismes de toutes sortes ayant affecté le poisson (D'ANCONA, 1937). S'il est certain que l'abondance de nourriture est un facteur de croissance, il n'en est pas de même de la température (expériences de CUTLER, 1928

(1). Chaque espèce voit vraisemblablement sa croissance activée pour une gamme thermique optimale, hors de laquelle la croissance est plus faible (cf. AUDIGE, 1921). L'enregistrement d'anneaux sera, de plus, soumis pour chaque poisson aux facteurs individuels, difficilement déterminables pour des animaux ne provenant pas d'élevages.

D. — CARACTÈRES MARGINAUX DES ÉCAILLES

Dans tout ce qui précède nous avons considéré des « anneaux » caractérisés, séparés du bord de l'écaille par quelques stries d'aspect régulier; nous allons maintenant tenter d'analyser l'enregistrement des anneaux au cours de l'année 1961 (cf. SAETERSDAL, 1953).

On sait que les écailles élasmoïdes sont constituées de deux couches : la couche distale, de ganoïne, et la couche proximale, d'isopéidine, composée elle-même de plusieurs strates de fibres calcifiées. La couche proximale s'accroît par sécrétion par les ostéoblastes proximaux de lamelles de plus en plus grandes. La couche distale a pour origine un pseudoépithélium qui, selon les termes de BERTIN (in GRASSÉ, XIII-1, p. 486-90) « recouvre chaque année de son produit de sécrétion la partie nouvellement débordante de la couche proximale. L'excès de matière calcaire sécrétée par les ostéoblastes distaux, s'accumulant entre leurs rangées successives, donne naissance aux crêtes concentriques ».

On peut penser, et ceci quel que soit le processus de recouvrement d'une couche par l'autre, que l'aspect marginal de l'écaille variera au cours de l'année, et en particulier différera notablement suivant qu'on assiste à la formation d'un « anneau de croissance » ou d'une strie ordinaire.

Nous avons ainsi été amené à considérer l'intervalle entre les stries, mesuré au milieu de l'arc formé par chaque indentation du bord de l'écaille entre deux sillons radiaires. L'indentation la plus voisine de l'axe de l'écaille a été choisie. Les différents aspects présentés par le bord des écailles (2), ou « caractères marginaux », ont été classés comme suit :

Caractère marginal α : l'espace entre le bord de l'écaille et la dernière strie est inférieur ou égal à l'espace moyen entre deux stries consécutives; l'espace entre la dernière et l'avant-dernière strie est égal à l'espace moyen entre deux stries consécutives.

(1) Cités par GRAHAM, 1929.

(2) Pour les cas, très rares, où les écailles d'un même poisson ne présentaient pas les mêmes caractères marginaux, on a noté le caractère le mieux représenté. De plus, on a écarté les « écailles de remplacement ».

Caractère marginal β : l'espace entre le bord de l'écaille et la dernière strie est supérieur à l'espace moyen entre deux stries consécutives : l'espace entre la dernière et l'avant-dernière strie est égal à l'espace moyen entre deux stries consécutives.

Caractère marginal γ : l'espace entre le bord de l'écaille et la dernière strie est inférieur ou égal à l'espace moyen entre deux stries consécutives; l'espace entre la dernière et l'avant-dernière strie est supérieur à l'espace moyen entre deux stries consécutives (1).

Caractère marginal δ : la dernière strie est irrégulière ou ramifiée, peu claire (cas douteux).

Ainsi le caractère β traduirait l'imminence de l'enregistrement d'un anneau de croissance, et le caractère γ marquerait le stade qui suit immédiatement cet enregistrement, tandis que le caractère α pourrait être interprété comme le premier stade de la croissance de la couche proximale, croissance qui peut s'orienter vers la formation d'une strie ordinaire ou d'un « anneau de croissance ».

1°) Répartition et essai d'interprétation

La répartition des différents caractères marginaux en pourcentage du total des observations mensuelles, au cours de l'année 1961, est donnée par la figure 9.

a) Variation quantitative du caractère γ

La fréquence du caractère γ , limitée jusqu'en avril aux environs de 6 %, augmente jusqu'à près de 30 % en juin pour devenir très faible à partir de juillet; on observe donc tout au long de l'année des enregistrements d'anneaux. On peut cependant considérer, compte tenu surtout d'erreurs possibles dans la lecture des caractères marginaux, que cet enregistrement est accompli avant juin pour la quasi-totalité des éléments, dont environ 50 % entre avril et juin.

La strie qui délimite cet anneau semble donc marquer la reprise printanière de la croissance, puisqu'il n'est pas douteux que celle-ci subit en hiver un ralentissement dû à l'abaissement de la température et à la raréfaction de la nourriture sur les herbiers au moment de la chute des posidonies.

(1) Il s'agit là d'estimations et non de mesures proprement dites, l'écartement entre les stries d'une même zone étant susceptible de variations légères. Il faut donc prévoir un pourcentage d'erreurs relativement élevé.

b) Variation quantitative du caractère β .

Sa fréquence, relativement élevée durant les 6 premiers mois de l'année (30 % à 50 %) tombe à 20 % pour juillet et août et augmente ensuite régulièrement jusqu'à 75 %. Cela permet de vérifier que la possession du caractère marginal β est bien une étape de la formation d'un anneau de croissance : en effet la diminution du pourcentage du caractère β suit l'enregistrement massif d'un anneau (matérialisé par l'augmentation de pourcentage du caractère γ), et l'augmentation régulière du pourcentage du caractère β durant les cinq derniers mois de l'année est vraisemblablement à l'origine d'anneaux qui s'inscriront au printemps suivant.

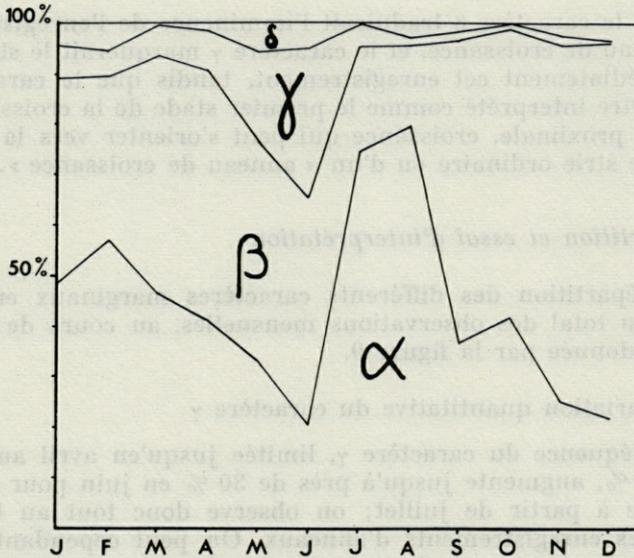


FIG. 9. — Caractères marginaux des écailles (moyennes mensuelles) en 1961.

Dans cette hypothèse il faut alors admettre que l'enregistrement d'une strie ordinaire est très rapide par rapport à celui d'un « anneau » : plusieurs dizaines de stries sont formées durant la période de croissance alors que d'après la figure 9, la préparation à l'enregistrement d'un anneau (caractère marginal β) occuperait une grande partie de l'hiver. Ceci est à rapprocher de l'affirmation de SOLJAN (1930) relative à *Cr. ocellatus* : « l'anneau lui-même représente la totalité de l'hiver » (p. 160). De plus, la présence de caractères γ en grand nombre en mai-juin devrait entraîner celle, durant les mois suivants, d'anneaux sub-marginaux (α' , b' ou c') ; or ceux-ci

sont absents (cf. fig. 7 et 8). Il faut donc admettre, après l'enregistrement d'un anneau, une croissance rapide des écailles et la formation de plusieurs stries qui font ranger de telles écailles dans les groupes *b*, *c* ou *d*.

c) Variation quantitative du caractère α .

Le caractère α représente en janvier et février 50 % environ de la totalité des observations, puis diminue régulièrement jusqu'à juin (20 %). En juillet et août sa fréquence est très forte, puis elle baisse de nouveau jusqu'à 20 % en décembre.

Il faut donc noter :

— sa diminution de fréquence coïncidant avec l'augmentation de γ , la fréquence du caractère β étant à peu près constante;

— sa variation inverse de celle de β à partir de juillet, lorsque la fréquence de γ devient très faible.

Il est donc vraisemblable que le caractère α représente la première étape de la croissance de l'écaille, et que celle-ci peut ensuite acquérir le caractère β puis γ , ou former une strie ordinaire.

2°) *Discussion*

Dans l'hypothèse de l'enregistrement annuel d'un anneau de croissance par l'ensemble de la population, le total des pourcentages mensuels de poissons possesseurs du caractère marginal γ devrait se monter à 100 % pour l'année; or il n'est que de 85 % du total. On doit donc envisager, outre des erreurs d'appréciation :

a) des variations annuelles dues aux conditions du milieu (il serait souhaitable de comparer de tels pourcentages sur plusieurs années);

b) la possibilité que certains poissons n'enregistrent pas d'anneau de croissance (éléments nés tardivement dans la période de fraie, par exemple). On voit cependant que c'est un phénomène dont la probabilité est faible. Il est également très douteux que plusieurs anneaux soient enregistrés chaque année par une même écaille : on enregistrerait en effet, dans ce cas, un taux beaucoup plus élevé de caractères γ .

L'étude de la répartition quantitative des caractères marginaux des écailles confirme donc l'enregistrement d'un anneau par an sur les écailles de *S. rostratus*. Cet enregistrement a lieu durant les 6 premiers mois de l'année pour la grande majorité des poissons, et plus précisément en avril, mai et juin. Il paraît donc justifié de le considérer comme le signal de reprise de la croissance après un arrêt hivernal. De plus l'influence de la fraie serait à étudier; il est possible en effet que le degré de maturité sexuelle de chaque indi-

vidu intervienne dans le déterminisme de l'époque de formation des anneaux (1). Ainsi pourraient s'expliquer les différences observées entre les écailles de *S. rostratus* et celles de *S. ocellatus*.

III. — ANALYSE GRAPHIQUE DE LA DISTRIBUTION

Une méthode graphique, à l'aide de « papier de Probabilité », (Cf. HARDING, 1949 et CASSIE, 1954) nous a permis une analyse plus complète et plus rigoureuse des prélèvements : évaluation — en pourcentage du total — des différents groupes d'âge, et caractéristiques de chacun de ces groupes (moyenne, écart-type). Ces données sont groupées dans le tableau suivant :

	GRUPE	% AGE DANS LES PÊCHES	MOYENNE	ECART-TYPE
Janvier 1961 ...	0 I II	74 % 18,5 % 7,5 %	6,5 cm 8,8 cm	0,65
Février 1961 ...	0 I II	81 %	6,6 cm	0,7
Mars 1961				
Avril 1961				
Mai 1961 *	(0 + I)	82,5 %	7,3 cm	0,55
Juin 1961 *	(0 + I)	66,5 %	7,9 cm	0,55
Juillet 1961	0 (nouveau)	59 %	4,35 cm	0,7
Août 1961	0 (nouveau)	71 %	5,25 cm	0,8
Septembre 1961 .	0 (nouveau)	76 %	6,6 cm	0,9
Octobre 1961 ...	0 (nouveau)	84,5 %	6,7 cm	0,6
Novembre 1961 .	0 (nouveau)	82,5 %	6,7 cm	0,6
Décembre 1961 .	0 (nouveau)	81 %	7 cm	0,75

(1) Ceci est à rapprocher des observations de BEN-TUVIA (1959) sur l'époque de formation des anneaux de croissance chez la sardinelle de Méditerranée orientale.

* Les pourcentages sont faussés puisqu'il y a passage d'individus d'un groupe à l'autre; les valeurs caractéristiques (moyenne, écart-type) sont identiques pour les deux groupes, qui ont la même distribution.

La méthode du papier de Probabilité confirme donc les résultats scalimétriques : croissance rapide durant les premiers mois et jusqu'à septembre, ralentissement d'octobre à mars, puis reprise de la croissance en mai. Elle permet également de vérifier la normalité de distribution des pêches mensuelles; lorsque celles-ci présentent une distribution normale ou subnormale on peut considérer les pêches comme vraisemblablement représentatives du stock de *Symphodus rostratus* accessible à la pêche en baie de Villefranche; c'est le cas pour la plupart de nos prélèvements, à l'exception de ceux de mai (nous savons qu'à ce moment la partie âgée de la population échappe momentanément au filet) et du début de l'été (troncature du groupe 0 au-dessous d'une taille de 2,7 cm environ, due au maillage du filet).

Néanmoins la longévité de l'espèce peut être estimée à 3 ans.

IV. — CROISSANCE ANNUELLE (d'après les mesures d'écaïlles)

De nombreux auteurs, entre autres LEA, 1910 et SHERRIFF, 1922, ont tenté d'établir une relation entre la taille d'un poisson et celle de ses écaïlles. Ces relations paraissent varier grandement selon la nature et la provenance du matériel étudié. C'est pourquoi nous avons établi empiriquement la relation :

$$l_{(\text{ecaïlle})} = f(L_{\text{poisson}})$$

chez *Symphodus rostratus* en déterminant la ligne de régression de l par rapport à L , l étant la moyenne des 5 mensurations d'écaïlles effectuées sur chaque poisson (fig. 10). L'équation de la

TABLEAU

Mois	l ₁		l ₂		l ₃		l ₄		taux moyen de croissance		
	registre (cm)	moyenne (cm)	t ₂	t ₃	t ₄						
Janvier	4 -8,5	6,04	7 -10	8,36					0,384		
Février	5,5-7,5	6,12	7,5-10,5	8,61					0,407		
Mars	3,5-8,5	6,55	7,5-10,5	8,9	9,5-10	9,66			0,359	0,085	
Avril	5 -8,5	6,48	7,5-10,5	8,96	9 -10,5	9,75			0,383	0,088	
Mai	5 -8,5	6,48	8,5- 9,5	9					0,389		
Juin	5 -9	6,87	9 -11	9,61	10,5	10,5			0,399	0,093	
Juillet	5 -8,5	6,53	8,5-10	9,27	10 10,5	10,33	11,5	11,5	0,419	0,114	0,113
Août	4,5-8	6,54	8,5-10,5	9,4					0,437		
Septembre	4,5-7,5	6,28	8,5-10,5	9,19	9,5-11,5	10,83			0,463	0,178	
Octobre	3,5-7,5	6,31	8,5-10	9,25					0,466		
Novembre	5,5-8,5	6,7	8,5-10	9,3	10	10			0,388	0,075	
Décembre	5,5-8	7	8,5-11	10,1	11,5	11,5			0,443	0,139	

droite de régression est :

$$l = 0,00379 L^{1,45} \text{ (allométrie majorante).}$$

En interpolant, sur l'axe des ordonnées, à partir de la droite, la valeur de la distance de chaque anneau au foyer de l'écaille, on obtient la taille approximative du poisson à la formation de chaque anneau (L_1, L_2, L_3), et on peut calculer le taux annuel de croissance : $t_2 = L_2 - L_1/L_1$; $t_3 = L_3 - L_2/L_2$, etc...

Les résultats sont groupés dans le tableau précédent.

Il faut noter l'étendue du registre de L_1 comparativement à ceux de L_2 et L_3 , ainsi que la diminution du taux moyen de croissance de *S. rostratus* avec l'âge.

Ce tableau fait également apparaître le phénomène suivant : la taille moyenne, calculée pour les pêches de chaque mois, à la formation du premier anneau (L_1), subit au cours de l'année 1961 des variations, qui sont suivies de variations parallèles de L_2 ; elle augmente de janvier à juin, diminue ensuite de juillet à septembre, puis augmente de nouveau d'octobre à décembre. Or L_1 et L_2 ont été calculées à partir de la droite de régression tracée, ce qui élimine la possibilité d'influence sur leur détermination d'une variation saisonnière de la croissance des écailles par rapport à celle du corps.

On envisage alors une action sur la croissance du développement des produits génitaux; celui-ci cependant, selon les observations de plusieurs auteurs dont LEA, provoque une diminution de la croissance, ce qui élimine l'hypothèse d'une influence de ce facteur : en effet chez *Symphodus rostratus* la période de développement génital a lieu de février-mars à mai-juin, époque durant laquelle L_1 et L_2 subissent une lente augmentation.

On peut proposer une autre explication de cette variation de L_1 et L_2 au cours de l'année 1961 : l'enregistrement d'anneaux (reprise de la croissance après une période de croissance ralentie ou nulle) se produit principalement, nous l'avons vu, de janvier à avril-mai. Or il est légitime de penser que des sujets subissant plus tardivement que d'autres le ralentissement ou l'arrêt de croissance hivernal auront atteint, antérieurement à ce ralentissement, des tailles supérieures à celles de leurs congénères. Chaque mois, de janvier à mai, voit arriver dans les pêches des poissons qui ont nouvellement enregistré un anneau de croissance, ce qui peut expliquer l'accroissement de L_1 et L_2 durant la période d'enregistrement intensif d'anneaux; de même se justifie l'abaissement de L_1 et L_2 de juin à octobre, période durant laquelle le nombre d'anneaux formés est infime. Cette hypothèse n'explique pas, cependant, l'augmentation de la valeur moyenne de L_1 et L_2 à partir

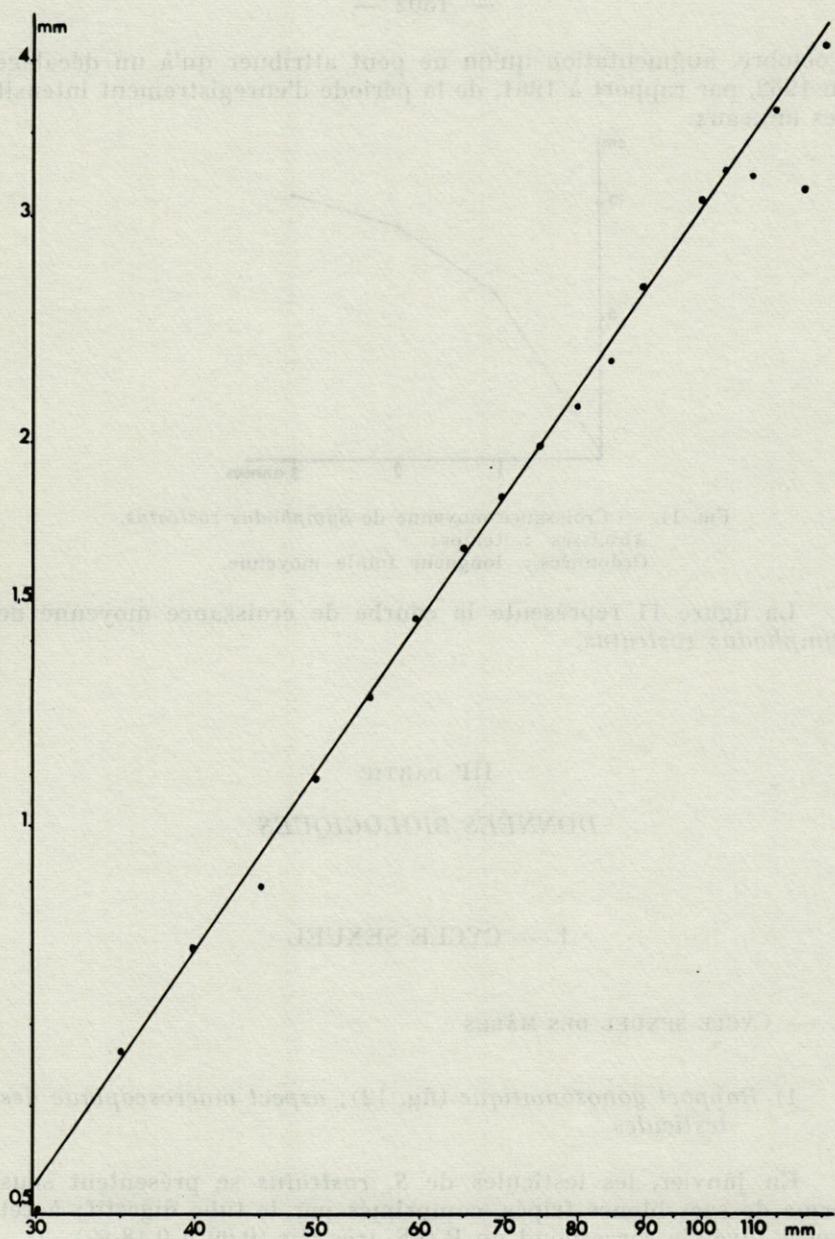


FIG. 10. — Croissance allométrique des écailles par rapport au corps;
 $l = f(L)$.

Abscisses : longueur totale du corps (L);

Ordonnées : longueur des écailles (l);
 (coordonnées logarithmiques).

d'octobre, augmentation qu'on ne peut attribuer qu'à un décalage en 1962, par rapport à 1961, de la période d'enregistrement intensif des anneaux.

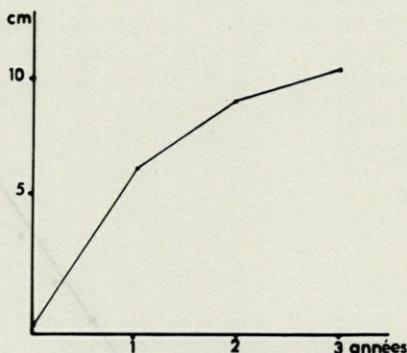


FIG. 11. — Croissance moyenne de *Symphodus rostratus*.
Abscisses : temps;
Ordonnées : longueur totale moyenne.

La figure 11 représente la courbe de croissance moyenne de *Symphodus rostratus*.

III^e PARTIE

DONNÉES BIOLOGIQUES

I. — CYCLE SEXUEL

A. — CYCLE SEXUEL DES MÂLES

1) *Rapport gonosomatique* (fig. 12); *aspect macroscopique des testicules*

En janvier, les testicules de *S. rostratus* se présentent sous forme de sacs blancs fripés, comprimés par le tube digestif; à cet aspect juvénile correspond un R.G.S. très bas (0,09 à 0,18 %).

La phase de maturation débute en février et le 24 mars le R.G.S. atteint sa valeur moyenne maximale (4,7 %), qu'il garde durant un mois environ. Tous les mâles pêchés ont alors des testi-

cules fluents; cependant on constate que les mâles dont les écailles portent un anneau de croissance atteignent, à poids égal, un R.G.S. beaucoup plus élevé que ceux qui n'ont pas enregistré d'anneau.

La phase de reproduction se caractérise par une baisse très accusée du R.G.S.; de la fin avril à la fin juin, les testicules perdent leur couleur blanc-laiteux et prennent un aspect chiffonné et flasque. Fin juin, le R.G.S. est de nouveau aussi bas (0,17 %) qu'avant la période de maturation. Les testicules entrent alors dans une période de repos à R.G.S. très bas (0,05 %) qui dure jusqu'à la fin de décembre.

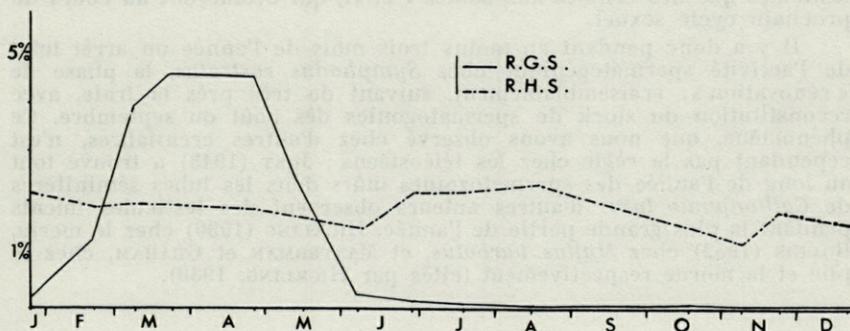


FIG. 12. — Rapports gonosomatique et hépatosomatique des mâles.

2) Evolution histologique des testicules

Les gonades de *Symphodus rostratus* montrent un aspect et une évolution comparables à ce qui a été observé chez de nombreux téléostéens; nous ne décrivons donc que très brièvement cette évolution.

Stade I. — Les cellules germinales ont de 5,5 à 7,8 μ de diamètre; leur noyau, gros, peu distinct du cytoplasme, présente 1 ou 2 nucléoles et de petits granules de chromatine disséminés dans toute sa masse.

Stade II. — Les cellules sont un peu plus petites (4 à 5,5 μ de diamètre) et plus colorables qu'au stade I. Leur noyau est plus foncé et plus gros par rapport à l'ensemble de la cellule qu'au stade précédent; la chromatine est encore diffuse dans la masse nucléaire.

Stade III. — Les cellules sont très sombres, le noyau en occupant la quasi-totalité et la chromatine étant rassemblée en paquets denses qui prennent vivement le rouge solide ou le GROAT. Le diamètre de la cellule à ce stade est de 2,6 à 4 μ (valeur, à très peu près, du diamètre nucléaire).

Stade IV. — Le cytoplasme n'est plus distinct; la chromatine nucléaire rend le noyau uniformément noir au GROAT, avec un aspect boursoufflé. Le noyau a maintenant la taille de 2,5 à 2,7 μ .

Stade V. — On trouve des amas très denses de petites cellules réduites au noyau, très noir, de 1,3 à 1,7 μ de diamètre.

Stade VI. — (Spermatozoïdes) — Il ne diffère du stade V que par la possession d'un flagelle, les dimensions du noyau étant les mêmes aux deux derniers stades.

Les cinq premiers stades peuvent déjà se reconnaître simultanément chez certains mâles pêchés fin janvier. A partir du 15 février tous les tubes séminifères contiennent des spermatozoïdes, dont la maturation dure jusque vers la mi-mars. Alors commence la période de reproduction (vraisemblablement 2 à 3 semaines pour un même individu). A partir de juillet tous les mâles montrent des tubes séminifères vides, et l'involution testiculaire commence. En décembre on ne trouve plus dans les testicules que des cellules aux stades I et II, qui évolueront au cours du prochain cycle sexuel.

Il y a donc pendant au moins trois mois de l'année un arrêt total de l'activité spermatogénique chez *Symphodus rostratus*, la phase de « rénovation », vraisemblablement, suivant de très près la fraie, avec reconstitution du stock de spermatogonies dès août ou septembre. Ce phénomène, que nous avons observé chez d'autres crénilabres, n'est cependant pas la règle chez les téléostéens : JOST (1943) a trouvé tout au long de l'année des spermatozoïdes mûrs dans les tubes séminifères de *Callionymus lyra*; d'autres auteurs observent des testicules fluents pendant la plus grande partie de l'année, HICKLING (1930) chez le merlu, BOUGIS (1952) chez *Mullus barbatus*, et MASTERMAN et GRAHAM, chez la plie et la morue respectivement (cités par HICKLING, 1930).

B. — CYCLE SEXUEL DES FEMELLES

1) Rapport gonosomatique (fig. 13); aspect macroscopique des ovaires

En janvier le R.G.S. des femelles est très bas (0,7 %); les ovaires, peu vascularisés, de couleur blanc-crème, se différencient bien, malgré leur faible développement, des testicules, grâce à leur section arrondie.

En février débute la phase de maturation, lente jusqu'à mars puis très rapide : le R.G.S. augmente jusqu'à 9 % de valeur moyenne maximale. Les ovaires, développés à leur maximum, sont alors de couleur jaune vif, très vascularisés, et, repoussant le foie vers l'avant de la cavité générale, distendent énormément l'abdomen. Les ovocytes, jaunes et translucides, de 0,5 à 0,7 mm de diamètre, se séparent bien les uns des autres, et sont émis par simple pression sur l'abdomen du poisson.

La phase de reproduction se manifeste en mai et juin par une baisse rapide du R.G.S. (0,75 % le 28 juin). Les ovaires se vident de leurs ovocytes mûrs et deviennent flasques, mais conservent un certain nombre d'ovocytes non arrivés à maturité. Ils entrent dans une période d'épuisement à R.G.S. très bas (0,35 %) qui dure de

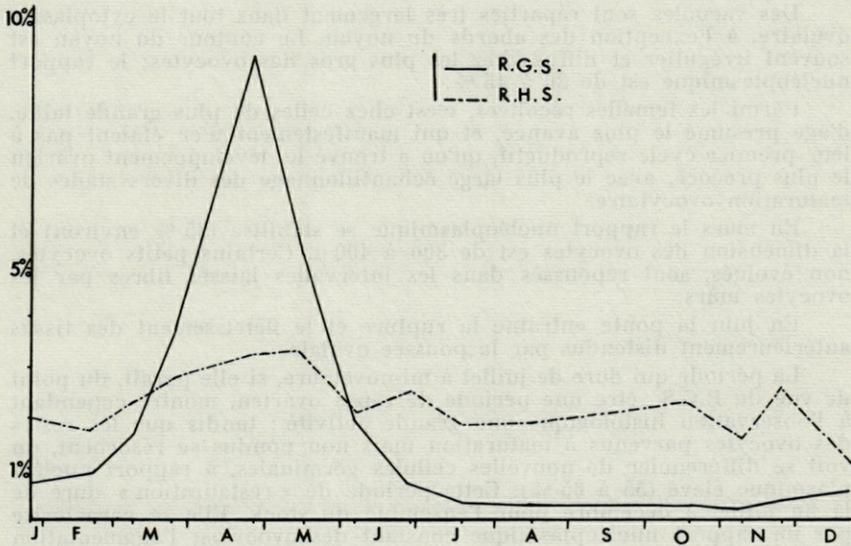


FIG. 13. — Rapports gonosomatique et hépatosomatique des femelles.

juillet à novembre. A partir de novembre le R.G.S. augmente régulièrement, les ovaires entrent dans une phase d'activité réduite qui est à l'origine de la ponte du printemps suivant.

2) Evolution histologique des ovaires

En janvier les ovocytes, tassés les uns contre les autres, présentent une forme ovalaire ou polygonale; leur noyau montre un gros et 2 à 5 petits nucléoles. Le diamètre des ovocytes est de 50 à 100 μ , leur rapport nucléoplasmique de 50 à 65 %. A la phase de maturation le diamètre des ovocytes augmente beaucoup tandis que se développent les membranes ovocytaires; ce sont, de l'extérieur vers l'intérieur :

— la thèque conjonctive, formée d'une couche de cellules aplaties, à noyau vivement coloré au rouge solide; entre ces cellules circulent des vaisseaux sanguins.

— l'épithélium folliculaire (« granulosa »), fait de cellules qui apparaissent sur les coupes en pavés réguliers, cubiques, et à noyau arrondi également très coloré par le rouge solide.

— la « zona radiata », anhiste, très acidophile (elle se colore vivement au vert Lumière) qui montre deux parties : l'une externe, vert sombre, sans structure apparente; l'autre interne, plus claire, striée radialement. La première reste assez mince, tandis que la deuxième, apparue plus tardivement, s'épaissit considérablement au cours du développement de l'ovocyte.

— la membrane « vitelline » de l'ovocyte; très mince, elle est à peine visible entre la zona radiata et le vitellus qui a envahi presque tout l'ovocyte.

Des vacuoles sont réparties très largement dans tout le cytoplasme ovulaire, à l'exception des abords du noyau. Le contour du noyau est souvent irrégulier et diffus chez les plus gros des ovocytes; le rapport nucléoplasmique est de 30 à 45 %.

Parmi les femelles récoltées, c'est chez celles de plus grande taille, d'âge présumé le plus avancé, et qui manifestement n'en étaient pas à leur premier cycle reproductif, qu'on a trouvé le développement ovarien le plus précoce, avec le plus large échantillonnage des divers stades de maturation ovocytaire.

En mars le rapport nucléoplasmique se stabilise (35 % environ) et la dimension des ovocytes est de 300 à 400 μ . Certains petits ovocytes, non évolués, sont repoussés dans les intervalles laissés libres par les ovocytes mûrs.

En juin la ponte entraîne la rupture et le flétrissement des tissus antérieurement distendus par la poussée ovulaire.

La période qui dure de juillet à mi-novembre, si elle paraît, du point de vue du R.G.S., être une période de repos ovarien, montre cependant à l'observation histologique une grande activité : tandis que les restes des ovocytes parvenus à maturation mais non pondus se résorbent, on voit se différencier de nouvelles cellules germinales, à rapport nucléoplasmique élevé (55 à 65 %). Cette période de « restauration » dure de la fin juillet à décembre pour l'ensemble du stock. Elle se caractérise par un rapport nucléoplasmique constant des ovocytes; l'augmentation du R.G.S. qu'on peut observer à partir de novembre provient donc de l'apport d'ovocytes nouvellement formés, dont des observations ultérieures auraient vraisemblablement montré l'évolution au cours d'un prochain cycle sexuel.

C. — COMPARAISON ENTRE LES CYCLES SEXUELS MÂLE ET FEMELLE

La principale différence entre les cycles sexuels mâle et femelle est donc la suivante : Chez les mâles, la période intermédiaire entre l'émission des gamètes et la différenciation d'une nouvelle lignée spermatique comporte pour les testicules un temps de repos qui dure d'octobre à décembre au moins, pour l'ensemble des mâles. Ce temps de repos est subi par les cellules sexuelles au stade I (plus rarement, stade II). Le R.G.S. est stable. Il n'y a pas de divisions cellulaires.

Chez les femelles au contraire, il n'y a pour ainsi dire pas de repos ovarien; le stock ovocytaire commence à se reconstituer peu après la ponte et dès novembre les ovaires sont le siège d'une intense multiplication des cellules germinales, entraînant déjà une élévation marquée du R.G.S. femelle.

D. — CONCLUSION

Dans cette étude du cycle sexuel de *S. rostratus* nous avons eu affaire à des individus dont le sexe était reconnaissable au simple examen à l'œil nu des gonades. La taille minimum de ces poissons était de 4 cm, et les plus jeunes d'entre eux, arrivant à maturité en avril 1961, n'avaient pas encore enregistré d'anneau de croissance. Il semble donc que dès le quatrième mois *S. rostratus* commence à subir les processus de développement et de maturation sexuels, pour une taille comprise entre 4 et 7 cm, la première période de maturité sexuelle se produisant pour les mâles comme pour les femelles à l'âge d'un an environ.

II. — CYCLE HÉPATIQUE

L'importance du rôle du foie comme accumulateur de réserves (graisses essentiellement) chez les poïkilothermes, et les rapports étroits observés entre les cycles hépatique et génital des poissons depuis les travaux de DEFLANDRE nous ont amené à suivre, parallèlement à l'observation des gonades, la variation du poids du foie et le rapport hépatosomatique (R.H.S.) de *S. rostratus*. Nous en parlerons brièvement, n'ayant pas pu donner à cette étude l'ampleur qui serait nécessaire pour qu'on puisse interpréter les résultats sans risque d'erreur.

A. — CYCLE HÉPATIQUE DES MÂLES

La variation du R.H.S. des mâles est représentée figure 12. Assez élevé (2,3 %) en janvier, il diminue jusqu'au début de juin (période de spermatogénèse et d'émission des spermatozoïdes), puis augmente jusqu'en août. Il y a donc vraisemblablement, pendant les six premiers mois, utilisation de réserves hépatiques pour l'élaboration des produits sexuels. La cessation de l'utilisation de ces réserves par les gonades au moment de l'involution testiculaire serait la cause de l'augmentation du R.H.S. de juin à août (Cf. MILLOT, 1928 et OLIVEREAU & LELOUP, 1950).

Par contre les variations du R.H.S. à partir d'août (décroissance d'août à novembre, puis remontée rapide en novembre et nouvelle diminution) peuvent difficilement être reliées au cycle génital, les testicules étant à ce moment en pleine période de repos.

D'autres facteurs doivent donc être envisagés :

— Conditions défavorables dues au cycle saisonnier des positions.

— Abaissement de l'âge moyen du stock au moment de l'arrivée dans les pêches des jeunes de l'année. Ce second facteur paraît important; en effet le R.H.S. moyen des *S. rostratus* au stade juvénile reste compris entre 1 % et 1,5 % jusqu'au début d'octobre, et prend ensuite rapidement une valeur supérieure à 2,2 %. Les jeunes mâles ont à cette époque un R.H.S. bien inférieur (1,6 %) à celui de leurs congénères de taille et de poids comparable, mais dont le sexe n'est pas encore déterminable.

Il est donc vraisemblable que chez les jeunes *S. rostratus* mâles le foie subit un premier « choc » physiologique correspondant à la première poussée sexuelle (développement des spermatogonies), choc qui se traduit par une baisse du R.H.S. due à l'utilisation d'une partie des réserves hépatiques. Ce fait se retrouve d'ailleurs à la même date chez les femelles.

B. — CYCLE HÉPATIQUE DES FEMELLES

De janvier à juillet (période de maturation des ovocytes, puis ponte), le R.H.S. des femelles suit une variation parallèle au R.G.S. (fig. 13). Ce parallélisme est à rapprocher des résultats des travaux d'ABOLINS (1936) sur les femelles de *Crenilabrus massa*, *Cr. ocellatus*, *Cr. mediterraneus* et *Cr. pavo*.

Vraisemblablement la seconde partie du cycle hépatique (juillet à décembre) marque un retour progressif du R.H.S. à sa valeur de base pendant la période de repos des gonades, abaissement peut-être en partie compensé par un emmagasinement de réserves. (Notons qu'on remarque en novembre chez les femelles un abaissement suivi d'une remontée rapide du R.H.S., correspondant à ce qui a été observé chez les mâles).

Cependant chez les femelles les rapports entre les cycles hépatique et génital se compliquent du fait de nombreux facteurs hormonaux : action hypertrophique sur le foie des substances oestrogènes, et de plusieurs glandes endocrines sous contrôle hypophysaire (OLIVEREAU & LELOUP, 1950). C'est pourquoi on ne peut tirer de conclusions de cette rapide étude, faute de connaître l'influence de ces différents facteurs, ainsi que la composition chimique du foie durant son cycle annuel.

III. — REPRODUCTION (fécondation artificielle)

Nous avons pu pratiquer des fécondations artificielles en mai 1963. Dans de l'eau de mer à une température de 17,5 °C l'éclosion des larves a eu lieu 130 heures après la fécondation (CIPRIA, qui a effectué et décrit la fécondation artificielle de *S. rostratus* en 1939, n'a obtenu l'éclosion des larves qu'au bout de 10 jours; cependant il ne précise pas à quelle température il a travaillé).

Les larves à l'éclosion mesurent de 2,3 à 2,7 mm. Nous n'avons pas pu les garder plus de dix jour en élevage; durant cette période, aucun changement notable n'a été observé après la résorption de la vésicule vitelline (75 heures environ après l'éclosion).

IV. — RÉGIME ALIMENTAIRE

Symphodus rostratus, comme la plupart des Labridés de nos côtes, a un régime alimentaire carnivore. Les prélèvements de contenus stomacaux montrent en toute saison de nombreux débris de crustacés en cours de digestion. Parmi ceux qui sont identifiables, on rencontre des formes représentatives de la faune de l'herbier (idothées, caprelles), mais également des Vibiliidés (Amphipodes, Hyperiidæ), et des Mysidacés. On rencontre aussi de nombreux débris de carapaces de Décapodes, le seul genre identifiable étant *Galatea* (*G. strigosa* en particulier) grâce à sa carapace épaisse qui résiste longtemps à la digestion.

Un *Symphodus rostratus* de 11 cm environ est capable d'avaler des proies de plus de deux cm. L'abondance de l'espèce à Villefranche en fait un prédateur important de l'herbier.

RÉSUMÉ

L'étude des caractères méristiques et l'étude allométrique de la croissance de différentes parties du corps font apparaître la grande homogénéité d'une population de *Symphodus rostratus* que la variation des caractères externes de ses composants — coloration en particulier — a parfois fait scinder en plusieurs espèces;

elles mettent également en évidence plusieurs particularités de la croissance de l'espèce à l'époque de la puberté.

La population de *Symphodus rostratus* en rade de Villefranche se composait en janvier 1961 de trois groupes d'âge : groupe 0 (poissons âgés de moins d'un an), groupe I (un an révolu), groupe II (deux ans révolus).

Le stock accessible, dont nos prélèvements peuvent être considérés comme représentatifs, se renouvelle à partir de juin grâce à l'apport du nouveau groupe 0, qui prend dès juillet la prépondérance sur l'ensemble des autres groupes. On est alors en présence de quatre groupes d'âge. La distribution par classes de taille, bimodale, effectue un cycle régulier d'un an avec retour en novembre 1961 aux mêmes valeurs modales qu'en janvier (7 et 10 cm).

Les écailles de *Symphodus rostratus* enregistrent chaque année un anneau de croissance au printemps; cet anneau correspond vraisemblablement à un ralentissement ou à un arrêt de la croissance, imputable, entre autres facteurs, à la baisse de température hivernale ainsi qu'au développement des produits sexuels. Sa formation durerait plusieurs mois, celle des stries concentriques ordinaires de l'écaille étant au contraire très rapide.

La méthode graphique d'analyse par le papier de probabilité confirme le ralentissement de croissance prévu par la scalimétrie et montre qu'on peut assimiler les pêches de 1961 à des distributions normales, donc les considérer comme représentatives du stock accessible au filet, et de la population de *Symphodus rostratus* en rade de Villefranche.

Les mensurations d'écailles déterminent un taux moyen annuel de croissance de 40 % pour la deuxième année et de 10 % pour la troisième année.

Symphodus rostratus se reproduit en mai; les testicules subissent ensuite un temps de repos de plusieurs mois, alors que chez les femelles la différenciation de nouveaux ovocytes peut débiter dès la fin de la ponte.

L'étude du cycle hépatique est trop succincte pour être concluante; si une partie du cycle du rapport hépatosomatique, chez les deux sexes, est conforme à ce qu'on observe chez d'autres espèces, certaines variations demeurent inexplicées faute de données plus complètes.

On a pu observer le développement embryonnaire et le début de la vie larvaire après fécondation artificielle.

L'étude de contenus stomacaux montre que *Symphodus rostratus*, carnivore, est un prédateur important de l'herbier.

SUMMARY

Analysis of meristic features and allometric study of the growth of different parts of the body have shown the large homogeneity of a population of *Symphodus rostratus* when variation in external characters — particularly coloration — had sometimes induced the splitting of this species into several others; these studies have also revealed several peculiarities of this species growth at the time of puberty.

In the bay of Villefranche, during January 1961, the population of *Symphodus rostratus* was composed of three age-groups : group 0 (fishes less than one year old), group I (one-year old fishes), group II (two-years old fishes).

The accessible stock, as represented by our samples, is renewed from June on, because of the incidence of the new group 0, dominant from July on, when compared to the other groups as a whole. Four age groups exist at that time. Size distribution by classes is bimodal, carry out a regular cycle of one year and return in November 1961 to the same modal values as in January (7 and 10 cm).

The scales of *Symphodus rostratus* record each year (spring) a growth ring; this ring is probably related to a decrease or a stop of growth, due, among other factors, to the decreasing winter temperature and the development of genital products. The formation of such scale ring may take several months while that of ordinary concentric scale grooves being on the contrary very rapid.

"Probability paper" analysis corroborates the decrease of growth anticipated from scalimetry, it also shows that 1961 samples can be compared to normal distributions, and thus be considered as representative of the stock accessible for fishing, and of the population of *Symphodus rostratus* in Villefranche bay.

Scale measurements show an average yearly growth-rate of 40 % in the second year, and 10 % in the third one.

Symphodus rostratus reproduces in May; then, the testes undergo an unactive period of several months, while differentiation of new ovocytes in females starts just after the laying.

Study of hepatic cycle is too short to conclude; part of the hepatosomatic cycle is identical to what is observed among other species, but some variations cannot be explained. The embryonic development and beginning of larval life have been observed after

artificial fertilization. Study of gutcontents shows that *Symphodus rostratus*, carnivorous species, is an important predatory of the *Posidonia* community.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung der meristischen Merkmale und der Wachstumsallometrie der verschiedenen Körperteile lassen die grosse Homogenität einer Population von *Symphodus rostratus* in Erscheinung treten, während diese Population auf Grund der Verschiedenheit äusserer Merkmale, insbesondere der Färbung, oft in mehrere Arten aufgeteilt wurde. Es konnten ausserdem mehrere Eigenheiten des Wachstums dieser Art zur Zeit der Pubertät aufgedeckt werden.

Die Population von *Symphodus rostratus* der Bucht von Villefranche bestand im Januar 1961 aus drei Altersgruppen : Gruppe O (jünger als ein Jahr), Gruppe I (älter als ein Jahr), Gruppe II (mehr als zwei Jahre).

Der uns zugängliche Bestand, dessen Proben wir als repräsentativ betrachten können, erneuert sich ab Juni dank dem Dazukommen einer neuen Gruppe O, die ab Juli stärker vertreten ist als alle anderen Gruppen. Es existieren also dann vier Altersklassen. Die Verteilung nach Grössenklassen ist bimodal; sie vollzieht sich in einem regelmässigen Jahreszyklus und erreicht im November die gleichen Mittelwerte wie im Januar (7 und 10 cm).

Auf den Schuppen von *Symphodus rostratus* zeichnet sich in jedem Frühjahr ein Wachstumsring ab. Dieser Ring entspricht wahrscheinlich einer Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit oder einem Anhalten des Wachstums, dessen Ursache unter anderem im Absinken der Temperatur und in der Entwicklung der Geschlechtsprodukte zu suchen ist. Die Bildung dieses Ringes dürfte mehrere Monate dauern, während diejenige der gewöhnlichen konzentrischen Streifen im Gegenteil sehr schnell vor sich geht.

Die Analyse mit « Wahrscheinlichkeitspapier » bestätigt die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit die durch die Scalimetrie vorauszusehen war; sie beweist, dass der Fang von 1961 einer normalen Verteilung entsprach, dass er also repräsentativ war für den, den Netzen zugänglichen Bestand, und damit für die Population von *Symphodus rostratus* in der Bucht von Villefranche.

Die jährliche Wachstumsraten, nach Messungen der Schuppen, beträgt 40 % für das zweite und 10 % für das dritte Jahr.

Symphodus rostratus pflanzt sich im Mai fort. Die Hoden befinden sich anschliessend in einem mehrere Monate dauernden Ruhestadium, während die Bildung von neuen Ovocyten gleich nach dem Gelege beginnen kann.

Die Untersuchung des Leberzyklus erlaubt noch keine endgültigen Schlüsse. Zum Teil entspricht der hepatosomatische Zyklus bei beiden Geschlechtern den Verhältnissen, welche bei anderen Arten beobachtet wurden; einigebis aber bleibt bis auf weiteres unerklärbar infolge ungenügender Daten.

Die embryonale Entwicklung und der Beginn des Larvallebens nach künstlicher Befruchtung konnte beobachtet werden. Der Mageninhalt des Raubfisches *Symphodus rostratus* beweist, dass dieser sich auch weitgehend von Posidonien ernährt.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOLINS, L., 1936. Über den Geschlechtsdimorphismus der Lebergrösse der Fischgattung *Crenilabrus* Cuvier. *Latv. biol. Biedr. Rak.*, 6: 133-155.
- AUDIGE, P., 1921. Influence de la température sur la croissance des poissons. *C. r. Séance. Soc. Biol.*, 84 (2) : 67-69.
- BAUCHOT, M.L. et R. BAUCHOT, 1961. Les crénilabres des côtes atlantiques françaises (Téléostéens, Perciformes, Labridés). *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, 33 (1) : 84-97.
- BERTIN, L., 1958. Poissons - Ecailles et sclérifications dermiques, in GRASSÉ, P.-P., *Traité de zoologie*, 13 (1) : 483-504. Paris, Masson.
- BOUGIS, P., 1952. Recherches biométriques sur les rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). *Archs Zool. exp. gén.*, 89 (2) : 57-174.
- CASSIE, R.M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 5 (3) : 513-522.
- CIPRIA, G., 1939. Uova e larve di *Coricus rostratus* Cuvier ottenute per fecondazione artificiale. *Memorie R. Com. talassogr. ital.*, 260: 1-4.
- CUTLER, D.W., 1918. A preliminary account of the production of annual rings in the scales of Plaice and Flounders. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, n.s., 11 (4) : 470-496.
- DAMAS, D., 1909. Contribution à la biologie des Gadidés. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 10: 1-277.
- D'ANCONA, U., 1937. La croissance chez les animaux méditerranéens. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 10 : 163-224.
- DEFLANDRE, C., 1903. La fonction adipogénique du foie dans la série animale. Thèse de Sciences naturelles, Paris, Félix Alcan, 1903. In-8°, 140 p.

- ERCEGOVIC, A., 1934. Température, salinité, oxygène et phosphate dans les eaux côtières de l'Adriatique oriental moyen. *Acta adriat.*, 1 (5) : 1-41.
- FEDDERN, H.A., 1963. Color pattern changes during the growth of *Bodianus pulchellus* and *B. rufus* (Pisces : Labridae). *Bull. mar. Science Gulf & Caribbean*, 13 (2) : 224-241.
- GRAHAM, M., 1924. The annual cycle in the life of the mature cod in the North Sea. *Fishery Invest., Lond.*, ser. 2, 6 (6) : 3-77.
- GRAHAM, M., 1929. Studies of age-determination in fish. *Fishery Invest. Lond.*, series 2, 11 (3) : 5-34.
- HARDING, J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 28 (1) : 141-153.
- HICKLING, M.A., 1930. The natural history of the Hake. 3- Seasonal changes in the condition of the Hake. *Fishery Invest., Lond.*, series 2, 12 (1) : 5-78.
- HOFFBAUER, C., 1899. Die Altersbestimmung des Karpfen an seiner Schuppe. *Jber. Schles. Fish. Vereins Breslau*.
- JOST, A., 1943. Sur le cycle testiculaire de *Callionymus lyra* L. *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 137 (23) : 707-708.
- LAHAYE, J., 1961. Contribution à l'étude des crénilabres méditerranéens : Genre *Symphodus* (famille des Labridés). *Vie et Milieu*, 11 (4) : 546-593.
- LEA, E., 1910. On the methods used in herring-investigations. Report on herring investigations by Johan HJORT. *Cons. Perm. int. Explor. Mer*, Publication de circonstance n° 53 : 1-25.
- MASTERMAN, A.T., 1911. Report on research in relation to the plaice-fisheries. Biological statistics, 4 - Age and sex. Board of Agriculture and fisheries.
- MILLOT, J., 1928a. Sur le rôle adipopexique du foie des vertébrés. *C. r. Ass. Anat.*, 3 : 300-307.
- MILLOT, J., 1928b. Données nouvelles sur la physiologie du foie des poissons. *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 98 : 125-127.
- OLIVEREAU, M., et J. LELOUP, 1950. Variations du rapport hépatosomatique chez la roussette, *Scyllium canicula* L., au cours du développement et de la reproduction. *Vie et Milieu*, 1, (4) : 377-420.
- RISSO, A., 1810. Ichthyologie de Nice, ou Histoire naturelle des poissons du département des Alpes-Maritimes. Schoell, Paris : 271-274 et 281-283.
- RISSO, A., 1826. Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale. Paris. F.G. Levrault, 3 : 331-334.
- SAETERSDAL, G.S., 1953. The haddock in norwegian waters. 2 - Methods in age and growth investigations. *Rep. Norw. Fishery mar. Invest.*, 10 (9) : 1-46.
- SCHNEIDER, G., 1910. Über die Altersbestimmung bei Heringen nach den Zuwachszonen der Schuppen. *Svenska hydrogr.-biol. Kommn. Skr.*,
- SHERRIFF, C.W., 1922. Report on the mathematical analysis of random samples of herrings. *Scient. Invest. Fishery Bd Scotl.*, 1 : 5-25.
- SOLJAN, T., 1930. Die Fortpflanzung und das Wachstum von *Crenilabrus ocellatus* Forsk., einen Lippfisch des Mittelmeeres. *Z. wiss. Zool.*, 137 : 150-174.

- STUART THOMSON, J., 1904. The periodic growth of scales in Gadidae as an index of age. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, n.s., 7: 1-109.
- TEISSIER, G., 1934. Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Actual. Scient. ind.*, 95 (1) : 1-38.
- TEISSIER, G., 1948. La relation d'allométrie; sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 4 (1) : 14-53.
- WINGE, O., 1915. On the value of the rings in the scales of the cod as a means of age-determination; illustrated by marking-experiments. *Meddr. Kommn. Havunders. Serie : Fiskeri*, 4 (8).

Manuscrit reçu le 15 octobre 1965

NOTES ON THE LABRID FISH *CORIS JULIS*

(Linnaeus, 1758)

WITH EMPHASIS ON DICHROMATISM AND SEX

Machteld J. ROEDE

Zoologisch Museum, Amsterdam

ABSTRACT

The author has studied from a morphological and anatomical point of view the Mediterranean wrasse, *Coris julis*, from about 300 specimens belonging to the two colour forms, *C. julis* (bright turquoise) and *C. giofredi* (brown-white). The results confirm the histological conclusions of several authors: there is only one species, *C. julis*, which changes from *giofredi* to *julis* coloration during its life.

Julis individuals are either males or have no gonades at all, while *giofredi* are both males and females. Therefore, this species cannot be considered as absolutely protogynous, and the dichromatism is not only a sexual one.

INTRODUCTION

For centuries many, mostly confusing and contradictory articles concerning colour and sex of the "Girelle", a common mediterranean labrid fish, have been published. The striking differences in colour patterns between the smaller individuals and the larger, more brightly coloured specimens, were frequently discussed. The two colour phases often have received different scientific names:

Coris giofredi (Risso, 1810) (*Julis giofredi*): the smaller form, with rather unobscure colours: back and sides brown; abdo-

men white with a small, straight, golden stripe running from the snouth underneath the eye to the end of the body.

Coris julis (Linnaeus, 1758) (*Julis vulgaris*): the brightly coloured form, with turquoise on the back and sides, laterally intersected by a broad, dentated orange band, running from the snouth over the eye, above the base of the pectoral fin, to the end of the body (this strips is more dorsal than the small golden stripe of the other form). Just behind the operculum there is a longish black spot; the first three dorsal spines are elongated; the proximal portion of the dorsal fin is bright black and red, while the rest of the fin is light orange and lilac.

RISSE (1810, 1826), BONAPARTE (1831), CUVIER and VALENCIENNES (1839), MOREAU (1881), GOURRET (1893), CAPORACCO (1921) and ROSA DE STEFANI (1951), all separated the two colour phases into these two species. While most of the supporters of this separation mentioned only the differences in colour of the body and shape of the dorsal fin, some also wrote about smaller and more numerous scales for *C. giofredi* (MOREAU, 1881), differences in body dimensions (GÜNTHER, 1862; GOURRET, 1893; CAPORACCO, 1921) or the numbers of spines and rays (MOREAU, 1881; CAPORACCO, 1921).

Other ichthyologists considered these two very different colour patterns to be the result of a remarkable sexual dichromatism: the smaller brownish form being the females and the turquoise form the males. STEINDACHNER (1868) proposed that both these forms be named *C. julis*. GÜNTHER, in his Catalogues (1861, 1862), separated the forms as *C. julis* and *C. giofredi*, but in 1880 ended a description of the Rainbow Wrasse with: "It has been stated that they are respectively male and female of the same species of fish". Despite the strong arguments of e.g. MOREAU and GOURRET that the two colours forms represented two species, more and more investigators, TROIS (1904), FACCIOLA (1916), FOWLER (1936), LE GALL (1937), TORTONESA and TROTTI (1950) and DIEUZEIDE and NOVELLE (1953), accepted the idea of a sexual dichromatism.

Later, other rerearchers suggested it was not just a question of one or two species or of two different coloured sexes, but rather a far more intricate and complex situation. For instance, LO BIANCO (1909) had already identified both females and males in both "*giofredi*" and "*julis*" groups. However, not until 1957, 1958 was there new attention given to this confusing but interesting phenomenon.

BACCI and RAZZANTI (1957, 1958) found that all specimens of the turquoise "*julis*" phase they examined were males, the majority of the brownish "*giofredi*" phase was female. But some individuals of the latter group contained real testes. (These researchers

were checking for hermaphroditism in Labrids. Labrids are related to the Serranidae and Sparidae, families, that are well known for hermaphroditism and sex reversal). BACCI and RAZZANTI decided to consider : "*C. giofredi* and *C. julis* as the younger and older individuals of a single protogynous hermaphrodite species, *C. julis*, with a sex change from female to male that runs roughly parallel to the change of the livery". Among 86 specimens of the "*giofredi*" phase examined, REINBOTH (1957) found 64 females, but also 22 males, while he counted 33 males in the "*julis*" phase group. Both types of these males had functional testes. With injections of testosterone, REINBOTH was successful in causing a change in colour from the "*giofredi*" phase into the "*julis*" phase (1).

Although the experiments of REINBOTH clarified the problem of "one or two" species, it was still a matter of interest and concern to see and discover if the same conclusion could be reached by using classical methods, checking the differences that has been distinguished.

I am grateful to Prof. G. PETIT, the former Director of the Laboratoire Arago, at Banyuls-sur-Mer, France, for his permission to use the laboratory and its facilities I wish to acknowledge the assistance of Ir. J. F. WOLTERSON (Wageningen, Holland) for his help with statistical treatment of the data. The investigations were carried out as part of the studies for the masters degree, under sponsorship of Prof. Dr. H. ENGEL and Drs. P. J. H. VAN BREE. This work was supported by a grant of the french government. I should like to express my gratitude to Prof. G. PETIT and his staff of the Laboratoire Arago for the help given and for the friendly way they received me, as well as for the mentioned grant.

MATERIALS

The wrasses used for this investigation were collected daily by fishermen of the laboratory. The traps used were round reed baskets with triangular meshes ("girelliers"). Bait (crushed sea urchins) was placed in the trap through a small conical opening at the top; the bottom of the trap consisted of a removable zinc disk. A long rope with a large cork at the free end was fasten to the basket.

For collecting, the traps were lowered into the sea for 45-60 minutes. Collecting could have be done along the coast, but a greater number of specimens was obtained by collecting in the open sea.

(1) Louise STOLL (1955) caused a colour changing from a yellow into a blue-green pattern in the wrasse *Thalassoma bifasciatum* by similar hormone experiments.

In the laboratory, the wrasses were maintained in a large container that had a layer of sand on its bottom. Fishes were removed daily and killed by placing them into water containing a lethal concentration of urethane.

Urethane causes a dispersion of melanin granules, thus dying fish have their darkest coloration. But, also when no anesthesia is used, the colours are changing as a fish is dying and is taken out of the water. For this reason both the appearance of the specimen when it was still alive and the habitus of the dead body were used for colour determination. Immediately after death, the numbers of spines, rays and scales were counted; several body dimensions measured and the sex determined by dissecting the animal. Gonadal condition was judged from 1 (= nearly-no-gonad) to 5 (= completely-mature, gonads-fill-up-whole-abdomen). Like this 292 specimens of *C. julis* have been studied, in the period of august and september 1960.

RESULTS

DISTRIBUTION-FREQUENCY

The Rainbow Wrasse is very common in the Mediterranean and can also be found along the atlantic sea coasts in the vicinity of the Straits of Gibraltar. Further north and south it becomes rare.

Differences between the distribution of the two colour phases have been reported. For instance, according to GOURRET (1893) both could be found in the waters at Marseille, Toulon, Nice and Napels. Moreover, *C. giofredi* were present in Messina and the Gulf of Biscay, while *C. julis* had been reported along the Adratic, the Balearics, Genua, Livorno, Rome, Sicily and Rhodes. GOURRET considered *C. julis* to be the more common species. Only in Marseille was *C. giofredi* more numerous. According to CAPORICCO (1921) *C. giofredi* is rather rare.

The present author studied the distribution and frequency only in the neighbourhood of Banyuls-sur-Mer. Nevertheless she has reasons to believe that the above mentioned scientists appear inaccurate in their conclusions. While swimming and snorkeling many different groups were observed. Both colour phases were present in all groups. Moreover, it was striking that the brownish "*giofredi*" phase was much more numerous. Precise information concerning the relative numbers can be seen in the material used. (During

the collecting no selection of colour or size was made, so the sample was random). 270 specimens of the "*giofredi*" colour were collected, while only 22 specimens of the "*julis*" pattern were on hand.

During June 1959 the author collected 31 specimens of the "*giofredi*" colour and only 7 "*julis*" specimens in the waters at Banyuls-sur-Mer. At the fishmarket of Rosas (Spain) she also observed a higher number of the "*giofredi*" than the "*julis*" specimens. BACCI and RAZZANTI (1957, 1958) and REINBOTH (1957, 1962) also found a higher proportion of the "*giofredi*" phase. The preference of former days for putting large, remarkable individuals into museum collections apparently caused an extreme selection and hindered the proper conclusions about distribution and frequency. I assume that in all areas where the Girelles are found, both colour phases are present with the "*giofredi*" specimens at a higher proportion.

BEHAVIOUR

The Girelles frequent sandy spots among rocks and stones in the shallow waters along the coast, where *Posidonia* replaces the fields of *Zostera*. *C. julis* never forms real schools, but they usually stay together in groups. Particularly the smaller specimens, with the "*giofredi*" colours, cluster together, while the larger "*julis*" phase individuals seem to be less gregarious. Though these specimens frequently mix with others, they rest more on the bottom or swim some meters away from the group. Sometimes these more solitary specimens show a kind of territorial defence, chasing other Girelles that come near or close away from that area. At such moments of aggression the defender expands the dorsal fin displaying all of its bright colours. But such moments are rare.

The wrasses swim mostly in criss cross directions, picking at rocks, at the sandy bottom or moving up and down, back and forth with the movements of the water. They move in the typical, graceful way of the Labrids, using only their pectoral fins. The dorsal fin is mostly in a flat position; the caudal and ventral fins can be used for stabilisation. The body is very flexible enabling these fish to make very small and sharp turns.

NEU (1935) observed that *C. giofredi* shows more movements of the caudal part of its body. Nevertheless, he considered *C. julis* to be the more lively. But in my observations I found that the "*giofredi*" specimens seem more active in swimming and dancing

around, while the larger “*julis*” individuals move more stately and slowly.

Some time before sunset the wrasses disappear. They dig into the sand and stay there until after sunrise. Also, when they are frightened these fish quickly hide and disappear under rocks or in the sand. It was noted in the laboratory that not all the individuals reappeared every morning. Some remained in the sand for days. This was especially true for the “*julis*” phase specimens.

COLOUR

Detailed descriptions of the colour patterns of *C. julis* and *C. giofredi* are given by CUVIER and VALENCIENNES (1839) and GOURRET (1893). They and other authors have mentioned also differences between specimens of one colour phase (“species”). GOURRET even distinguished four chief colour patterns for both *C. julis* as *C. giofredi*. Studying these wrasses, I realised that it was important to distinguish clearly between temporary and lasting colour differences.

The Girelle can change colours rapidly and frequently. For instance, in the “*giofredi*” phase, the brown colours on its back and sides become more intense and the fish can become very dark. This brown can vanish and then only the longitudinal stripe underneath the lateral line remains brown, thus the fish appears more striped. In the “*julis*” phase the back can become extra brightly turquoise. These are temporary changes, elicited by excitement, fear, etc. In my opinion former authors may have referred to these temporary differences.

There are, however, striking and lasting colour differences, when the “*giofredi*” and “*julis*” specimens are compared. These differences in colour of the body and shape and colour of the dorsal fin are described in the introduction. Contrary to the findings of CUVIER and VALENCIENNES (1839) or GOURRET (1893), I could not find distinct differences in colour of the caudal fin or of the eye. I agree with those authors that there are differences in the colours of the anal fin, which is faint red-lilac-yellow in the “*giofredi*” phase and clear orange-lilac in the “*julis*” phase.

INTERMEDIATES

Among the 270 specimens of the "*giofredi*" colour phase studied I found seven specimens with deviating colours. Five specimens (standard length 8,2; 9,5; 11,0; 11,0; and 11,3 cm) showed a vague but noticeable indication of a broad dentated band on both sides from the snouth to the caudal fin. In the "*julis*" phase this band is very brightly coloured, but in these five specimens it was grey-brown instead of bright orange. The backs of the bodies and the fins had the normal "*giofredi*" colours. The dorsal fins did not show any red in their most frontal parts and the first spines were not longer than the spines following. One specimen (10,7 cm st. 1) showed a more definite orange in the visible dentated side band. There was a vague beginning of the black spot behind the operculum and there was some red and black in the dorsal fin. The first spine was almost 1 mm longer than the rest. But the total appearance of this specimen was still that of a "*giofredi*" individual.

Only one specimen (10,4 cm st. 1) was neither a "*giofredi*" nor a "*julis*" individual. Its back was rather grey instead of brown or turquoise; the dentated lateral band was present but very pale orange; there was no indication of black behind the operculum, the fins were more or less as in the "*giofredi*" phase, but there was some red and black in the beginning of the dorsal fin and the first spine was 1 mm longer than the rest.

SEX

Of the 262 specimens with definite "*giofredi*" colours studied, 164 proved to be females, 79 males, while 20 specimens could not be sexed, their gonads being too small or almost not present at all.

It is difficult to understand how so many ichthyologists have considered the "*giofredi*" phase as the female phase, while one third of this group are actually functional males. The numerical difference between females and males was significant ($p < 0,01$) (chi-square value = 28,6).

Of the 22 specimens with the "*julis*" colours, 13 were males and 9 could not be sexed. It was remarkable none of the "*julis*"

specimens had very large gonads as could be found in the smaller " *giofredi* " coloured males. While most of the " *giofredi* " males had active, functional testes, more fluctuations could be found among the females. The ovaries varied from well developed and mature, to average sized, to thin and loose, among females collected on the same day.

Of the seven specimens with intermediate colours, five had very thin gonads that could not be sexed microscopically; the specimen of 10,4 cm st. l. — the most completely intermediate specimen —, had thin gonads that looked like inactive ovaries. Only the 10,7 cm st. l. specimen, that had some black colour behind the operculum, had real active testes.

According to BACCI and RAZZANTI (1957, 1958) and REINBOTH (1957) *C. julis* can change both colour and sex. REINBOTH stated the morphological changes can start earlier than the sex reversal. The fact that, in this study, some individuals with intermediate colours with almost no gonads were found and the fact that half of the " *julis* " group did not have gonads, does not contradict that theory.

SPAWNING SEASON

Most of the Girelles had active gonads during August; the activity could be described as state 4 or even 5 (see under Material). The gonads of both females and males were progressively reduced during september and this was in particular marked during the last three weeks of the month. This reduction must have been due to the approaching cessation of the spawning season. ROSA DE STEFANI (1955) stated that there was a reduction of the gonads during August. GOURRET (1893) reported the peak of the spawning activities in July; TROIS (1904) believed that June and July were the active spawning months and LO BIANCO (1909) assigned the spawning activities from April to June.

The fishermen of the Laboratoire Arago informed me that the number of Girelles is reduced in October and that there are almost none present during the winter months. Starting with May the Girelles appear again and can be collected. GOURRET (1893) reported this seasonal habitation; REINBOTH (1962) mentioned it briefly. It would be most interesting to know if this Mediteranean Labrid fish migrate with the changing of the seasons. Though, this author is inclined to suppose they hibernate hidden in the sand.

MORPHOMETRY

The following measurements were made on 265 fish; the total length, standard length, head, snout, eye diameter, depth of the body (above the anus) and the abdominal length (distance from snout to the anus). All measurements were to within 0,01 cm. In addition, five morphometric relationships were calculated : the size of the head, snout, eye, depth and belly were divided by the standard length, and this value multiplied by 100, to give the respective percentages.

Statistical analyses of the data for both the females and males of the "*giofredi*" group and the "*julis*" group were carried out. Averages "m" and standard deviations "s" were calculated. For defining m and s linear transformations were used. The Student's *t*-test or the χ -test was used in testing for significant differences. The 0,01 level of significance was used in this and all following tests. The results are shown in Table 1. (The lower proportion of

TABEL 1
Results of morphological measurements
(m = average; s = standard deviation)

	"giofredi" females	"giofredi" males	"giofredi" females & males	"julis"
number of specimens	164	79	243	22
standard length	m = 8,86 cm s = 0,97 cm	m = 8,44 cm s = 1,07 cm	- -	m = 11,02 cm s = 0,70 cm
percentage head/st. l.	m = 30,5 % s = 0,86 %	m = 30,4 % s = 0,98 %	m = 30,5 % s = 0,90 %	m = 30,4 % s = 0,71 %
percentage snout/st. l.	m = 9,50 % s = 0,59 %	m = 9,35 % s = 0,59 %	m = 9,40 % s = 0,59 %	m = 9,39 % s = 0,62 %
percentage belly/st. l.	m = 55,76 % s = 1,29 %	m = 55,78 % s = 1,29 %	m = 55,77 % s = 1,26 %	m = 55,23 % s = 1,15 %
percentage depth/st. l.	m = 19,00 % s = 0,76 %	m = 19,20 % s = 0,71 %	m = 19,10 % s = 0,75 %	m = 19,70 % s = 0,59 %
percentage eye/st. l.	m = 5,73 % s = 0,41 %	m = 5,80 % s = 0,49 %	m = 5,75 % s = 0,44 %	m = 5,13 % s = 0,46 %

"*julis*" individuals posed some difficulties, but we have not tried to change this, in order to maintain the random nature of the sample).

The total length for all the three groups proved to be 118-120 % of the standard length. Because of the chance of damage to the caudal fin, the total length was not used for further calculations.

The only significant difference that was found between the females and males of the "*giofredi*" phase was the greater number of female individuals (see above) and a difference in the standard length (t value = 10,7) which was 0,42 cm more in the female group. It is interesting that the diagram for the females is bimodal, with peaks at 8,1 cm and 9,5 cm, while the number of the "*giofredi*" males decreases after one peak at 8,6 cm (see figure 1). But

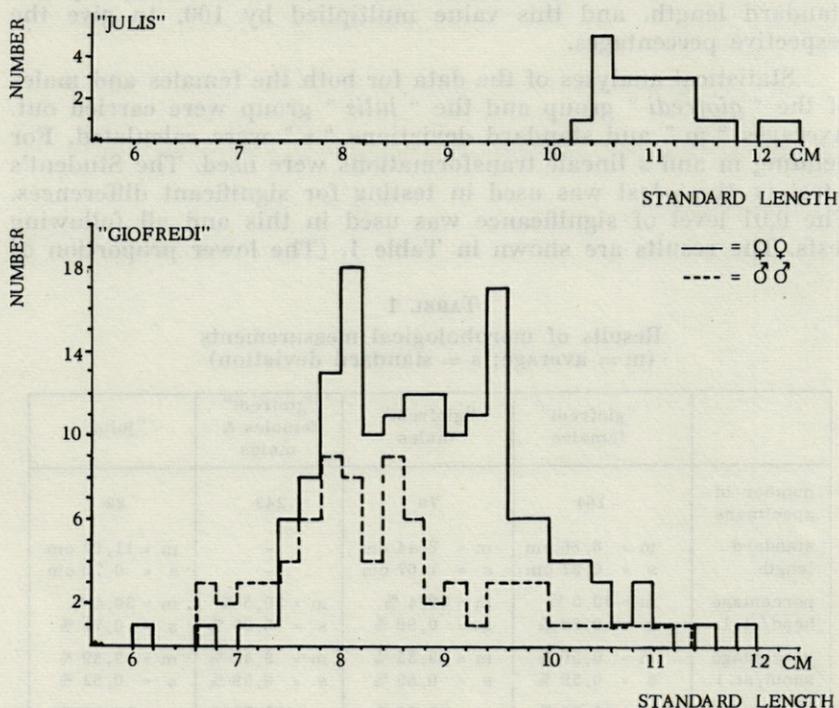


Fig. 1. — Number of specimens with a given standard length.

no significant differences in colour or in relative body dimensions were found for the male or female group. The number of the "*julis*" group is significantly lower than the "*giofredi*" group and the standard length significantly larger than in both sex groups of the "*giofredi*" phase.

According to GÜNTHER (1862) the head is more than 1/4 of the body length for *C. giofredi* and less than 1/4 for *C. julis*. CAPO-

RIACCO (1921) also noted differences for the head and body length relationship. But this author has found no significant difference between the two colour groups in this percentage. No significant differences were found either for the snout/standard length or belly/standard length relations.

According to GÜNTHER, GOURRET and CAPORIACCO the depth of the body is smaller for *C. giofredi*. STEINDACHNER described that during aging the body depth becomes deeper. But the author found the differences between the two colour groups were yet not significantly different ($F = 1,6$).

The only body dimension that was really significantly different for the "*giofredi*" and the "*julis*" group proved to be the eye/standard length relation. The standard deviations were not different, but the average of the percentage of the "*julis*" group is significant different from the average of the "*giofredi*" group. The eye-body length relation is not linear but changes during growth. But it is not unusual that such allometric changes occur during growth.

SCALES

The head of *C. julis* is nude; the rest of the body is covered with rather small cycloid scales. The number of scales on the lateral line (which is not interrupted but makes a s-turn at the end of the body) and the number of transverse scales were counted in 265 specimens. The formulae proved to be 75-79 on the lateral line and 4/19-21 transverse.

TABEL 2
Number of specimens with a given number of spines and rays

	"giofredi" group			"julis" group		
	IX-11	IX-12	IX-13	IX-11	IX-12	IX-13
dorsal fin D	2x	261x	7x	0x	21x	1x
anal fin A	III-11 5x	III-12 260x	III-13 5x	III-11 0x	III-12 21x	III-13 1x
ventral fin V		I-5 270x			I-5 22x	
pectoral fin P	I-12 1x	I-13 264x	I-14 5x	I-12 2x	I-13 20x	I-14 0x
caudal fin C	11 3x	12 267x	13 0x	12 0x	13 22x	14 0x

GÜNTHER, MOREAU, GOURRET and CAPORIANCO mentioned differences between the two "species" but, if statistical analyses of their data were made, these probably would not be significant.

FINS

Results of spine and ray counts are shown in table 2. No significant differences were found between the females or males of the "*giovfredi*" phase, nor between the "*giovfredi*" and "*julis*" group. Slight deviations are found in a very few cases. But *C. julis* can be characterised by the formula: D IX-12; A III-12; V I-5; P I-13 and C 12. The different formulae for *C. giovfredi* and *C. julis* as given by MOREAU, CAPORIANCO and others, are most probably incorrect.

DISCUSSION

The mediterranean Labrid fish *C. julis* (Linnaeus, 1758) has been separated into *C. giovfredi* (Risso 1810) and *C. julis* because of striking differences in body colours and the shape of the dorsal fin. The latter group has three elongated spines in the dorsal fin, while the size of the "*giovfredi*" group is significant smaller. But in this study no significant differences were found between the two habitus' for: the colour of the eye or the caudal fin, the relation of total length, head, snout, or belly length to the standard length or the number of scales or spines and rays, though many authors used differences in these features to further separate the two colour groups into two species. They have made no record of the number of individuals studied for body and colour characteristics, but I assume most of them only used a very low number. Moreover, the differences distinguished were probably in most cases not statistically significant.

The results obtained in this study, showing that so many important characteristics proved to be similar, agrees with the findings of REINBOTH (1957) who, with testosterone injections, brought about a change from the "*giovfredi*" into the "*julis*" pattern, demonstrating these phases belong to the same species *C. julis*.

For a long time the two colour patterns were considered to be a sexual dichromatism. However, one third of the specimens of

the "*giovfredi*" group examined in this study were males with active, functional testes. It is therefore incorrect to identify the "*giovfredi*" with "females", to name this wrasse protogynous or to consider the males in the "*giovfredi*" colours to be immature individuals as has been done often. Quite the contrary, I consider the "*julis*" males as rather senile.

Seven specimens were found with intermediate colours and almost no gonads. This does not contradict the theories of REINBOTH (1957) and BACCI and RAZZANTI (1957, 1958) that *C. julis* can change both colour and sex, from the "*giovfredi*" into the "*julis*" phase. According to the theory of REINBOTH (1962) the "*giovfredi*" type males should not change colours or sex; all the "*julis*" coloured males should have been females before. Since no histological investigations were carried out by this author, she is not able to confirm or contradict this theory. However, she is not convinced of its validity because after a certain size (12,0 cm) non individuals, males or females, were found with the "*giovfredi*" colours. Having REINBOTH's theory in mind it may suggest that after attaining a certain size, the "*giovfredi*" males die or stop growing, while the females continue growing and change colour and sex. If that were so, if the "*giovfredi*" males stop growing, one would expect to find a higher number of "*giovfredi*" males with this "terminal" size, but instead of this the number of "*giovfredi*" males decreases after the size of 8,6 cm and the standard length distribution histogram (figure 1) is apparently normal in shape, not skewed. As yet I fail to see why the "*giovfredi*" males could not also change into the other, more brightly coloured phase as they grow older.

Before we can fully understand the complicated problems of the sexuality of the wrasses much more investigations will have to be carried out.

SUMMARY

Of 292 specimens of the Mediterranean wrasse *Coris julis* (Linnaeus), 263 had rather sober, brown-white colours, 22 had very bright turquoise colours, while the colours of 7 specimens were intermediate. Many authors have separated the two colour groups into the species *C. giovfredi* (brown-white) and *C. julis* (turquoise). In addition to the difference in body colour this author found the "*julis*" individuals to be significantly larger, to show an elongation of the first three dorsal spines and a different eye/standard length relation. There was a slight difference in the depth/standard length relation. But no significant differences were found in this

study in the number of scales, spines, rays or in the relation of resp. head-, snout- or bellylength with the standardlength in the two colour groups.

With so many important characteristics being similar, the conclusions of BACCI and RAZZANTI (1957, 1958) and REINBOTH (1957) that the wrasse during its life changes from the brownish into the turquoise colours, so both colour patterns belong to the same species appear to be correct. Former authors used only a few specimens in their investigations of described differences that are statistically not significant.

The number of individuals of the "*julis*" colours was significantly lower than that of the "*giofredi*" phase. The gonads of these larger "*julis*" specimens were relatively small. They were either males or had almost no gonads at all. Among the "*giofredi*" group a significantly greater percentage was female, but about 30% proved to be real functional males. It would, therefore, be erroneous to consider this species as absolutely protogynous or to consider the colour dichromatism as a simple sexual dichromatism. Not any habitus differences are found between the females and males of the "*giofredi*" group, only the average length of the females is slightly greater.

Although both colour phases frequent the same spots, a slight difference was noticeable in their behaviour: the "*julis*" individuals were more solitary, moved more slowly and sometimes showed aggressive territorial defence.

RÉSUMÉ

Sur 292 spécimens de la Girelle de Méditerranée *Coris julis* (Linnaeus), 263 ont des teintes brunes et blanches assez discrètes, 22 des teintes turquoises très brillantes, alors que les teintes de 7 spécimens sont intermédiaires. De nombreux auteurs ont séparé les deux groupes de coloration en deux espèces, *C. giofredi* (brun-blanc) et *C. julis* (turquoise). En plus des différences de coloration du corps, l'auteur a trouvé que les individus "*julis*" sont significativement plus grands, présentent un allongement des trois premières épines dorsales, et un rapport œil/longueur moyenne différent. Il y avait une légère différence dans le rapport profondeur/longueur moyenne. Mais aucune différence significative n'a été découverte dans le présent travail, que ce soit dans le nombre d'écaillés, d'épines, de rayons, ou dans le rapport de la longueur

de la tête, du museau ou du ventre avec la longueur standard dans les deux groupes de coloration.

Devant un tel nombre de caractéristiques importantes identiques, les conclusions de BACCI et RAZZANTI (1957, 1958) et REINBOTH (1957) suivant lesquelles la Girelle change au cours de sa vie de la coloration brune vers la coloration turquoise, sont confirmées. Les auteurs précédents ont utilisé seulement un petit nombre de spécimens pour leurs recherches, ou ont décrit des différences qui ne sont pas statistiquement significatives.

Le nombre d'individus portant les teintes "*julis*" s'est révélé significativement plus faible que celui des individus en stade "*giofredi*". Les gonades de ces spécimens "*julis*" de plus grande taille sont relativement petites. Ce sont, ou bien des mâles, ou bien des individus chez lesquels les gonades ont totalement disparu. Parmi les individus "*giofredi*" un pourcentage significatif plus important de femelles existe, mais environ 30 % des animaux sont des mâles fonctionnels. Il serait donc faux de considérer cette espèce comme totalement protogyne, ou d'admettre que les deux types de coloration constituent un simple dichromatisme sexuel. Par ailleurs, aucune différence d'habitats n'a pu être relevée entre les femelles et les mâles du groupe "*giofredi*", seule la longueur moyenne des femelles est légèrement plus grande.

Quoique les deux types de coloration fréquentent les mêmes stations, une légère différence existe dans leur comportement : les individus "*julis*" sont plus solitaires, se déplacent plus lentement, et montrent parfois un comportement agressif de défense de territoire.

ZUSAMMENFASSUNG

Es sind 292 Exemplare von *Coris julis* (Linnaeus) untersucht worden; von diesen zeigten 263 schlichte braun-weiße Farben, 22 waren von heller Türkis-Farbe, während 7 intermediäre Farbe zeigten. Viele Autoren haben die Tiere dieser beiden Farbgruppen in zwei verschiedene Arten untergebracht : *Coris giofredi* (braun-weiß) und *Coris julis* (Türkis). In der vorliegenden Untersuchung wurde gefunden dass die "*julis*" Exemplare gesichert grösser waren, eine Verlängerung der ersten drei Flossenstrahlen der Dorsalen und ein kleineres Auge/Standardlänge Verhältnis zeigten. Es stellte sich heraus dass es auch einen kleinen Unterschied gibt in dass Körperhöhe/Standardlänge Verhältnis. Aber keine Differenzen wurden gefunden zwischen beide Farbgruppen in der Zahl der Schuppen, der Flossenstrahlen, oder in dem Verhältnis zwischen

Kopf-, beziehungsweise Schnauze- oder Bauchlänge und die Standardlänge.

Wo soviele wichtigen Kennzeichen gleich sind muss der Schluss BACCI's und RAZZANTI's (1957, 1958) und REINBOTH's (1957) dass beide Farbmuster einer einzigen Art zugehören und dass der Labriden während das Leben vom braun-weissen im Türkis Habitus verwandeln, richtig sein. Frühere Autoren haben mehrere Differenzen zwischen beiden Arten fest gestellt, die entweder nicht gesichert oder an nur wenigen Exemplaren beobachtet wurden.

Die Anzahl der "julis" Exemplare war immer niedriger als bei der "giofredi" Farben. Dieser "julis" Exemplare hatten verhältnismässig kleine männlichen Geschlechtsorgane oder überhaupt keine Gonaden. In der "giofredi" Gruppe waren 70 % der Exemplare Weibchen aber 30 % normal funktionsfähige Männchen. Es ist also unrichtig die Gattung *C. julis* als absolut protogynisch zu betrachten oder zu meinen dass es sich hier um einen einfachen Sexual-Dichromatismus handelt. Die Weibchen und Männchen der "giofredi" Gruppe zeigen keine Unterschiede im habitus, nur ist die mittlere Länge der Weibchen ein wenig grösser. Wenn auch beide Farbengruppe an derselben Stelle gefunden werden, so zeigt sich doch ein geringes Unterchied im Verhalten: die "julis" Exemplare bewegen weniger lebhaft, sind mehr solitär und zeigten mitunter ein aggressives Verhalten im Verteidigung ihres Territoriums.

LITERATURE

- BACCI, G. and A. RAZZANTI, 1957. Falso gonocorismo in *Coris julis*. *R.C. Acad. Lincei*, **23**: 181-189.
- BACCI, G. and A. RAZZANTI, 1958. Protogynous hermaphroditism in *Coris julis* (L.). *Nature*, **181**: 432-433.
- CAPORIACCO, L. di, 1921. Revesione delle specie mediterranee della fam. Labridae. *Atti Soc. ital. sc. nat. Milano*, **60**: 49-101.
- CUVIER, G. and M.A. VALENCIENNES, 1839. Histoire naturelle des Poissons. Tome **XIII**, Paris.
- DIEUZEIDE, R. and M. NOVELLA, 1953. Catalogue des poissons des côtes algériennes, Alger.
- FOWLER, H.W., 1936. The marine fishes of West-Africa, Vol. **LXX**: 975-977, New York.
- GOURRET, P., 1893. Famille des Labroïdes. *Annales du Musée d'Hist. Nat. Marseille*, **IV**: 1-86.
- GÜNTHER, A., 1861. A preliminary synopsis of the labroid genera. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, serie 8: 382-389.
- GÜNTHER, A., 1862. Catalogue of the fishes in the British Museum, Vol. **IV**, London.

- GÜNTHER, A., 1880. An introduction of the study of fishes, Edinburgh.
- LINNAEUS, C., 1758, 1766. Systema Naturae, Editio 10° et 12°.
- LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardardi specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitth. Zool. Stat. Neapol.*, 19 : 513-761.
- MOREAU, E., 1881. Histoire naturelle des poissons de la France.
- NEU, W., 1935. Beitrag zur Bewegungsphysiologie der Lippfische. *Acta Adriatica*, 6 : 1-14.
- REINBOTH, R., 1957. Sur la sexualité du téléostéen *Coris julis* (L.). *C.R. des séances de l'Acad. Sc.*, 245 : 1662-1665.
- REINBOTH, R., 1962. Morphologische und funktionelle Zweigeslechtlichkeit bei marinen Teleostiern. *Zool. Jb. allgem. Physiol.*, 69 : 405-480.
- STEFANI, Rosa de, 1954-1955. Osservazioni sulli organizzazione della gonade dei Labridi. *Atti Inst. Veneto Sci., Lett, arti*, CXIII : 211-214.
- STEINDACHNER, F., 1868. Ichthyologischer Bericht über eine nach Spanien und Portugal unternomme Reise. *Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien*, 57 : 351-424, 667-738.
- STOLL, Louise M., 1955. Hormon control of the sexually dimorphic pigmentation of *Thalassoma bifasciatum*. *Zoologica N.Y.*, 40 : 130.
- TORTONESE, E. and L. TROTTI, 1950. Catalogo dei pesci del Mare Ligure. *Atti Acad. Ligure*, 6 : 49-164.
- TROIS, E.F., 1904. La femmina del *Coris julis*. *Atti Ist. Venetio*, LXIV : 197-198.

Manuscrit reçu le 20 juin 1966

TABLE DES MATIÈRES

F. ALAPHILIPPE. — Cf. DEPIN.	
Mihai BACESCU. — Contribution à l'étude du genre <i>Leptomysis</i> et description de trois taxons nouveaux; <i>Leptomysis peresi</i> n. sp., <i>L. apiops banyulensis</i> n. ssp. et <i>L. bürgii</i> n. sp.	121
Maya B. BEST. — Sur la présence du Madréporaire <i>Coenocyathus mouchezi</i> Lacaze-Duthiers, 1897, dans les régions de Banyuls-sur-Mer et de Beyrouth	252
Michel BHAUD. — Larves planctoniques d'Annélides polychètes : leur intérêt pour une meilleure connaissance faunistique	435
Michel BHAUD. — Etude du développement et écologie de quelques larves de <i>Chaetopteridae</i> (Annélides polychètes)	1087
Charles P. BLANC. — Notes sur les <i>Gekkonidae</i> de Madagascar. - I. - Observations relatives à deux espèces de <i>Geckolepis</i> : <i>G. maculata</i> Peters, 1880 et <i>G. typica</i> Grandidier, 1867	453
J.H. VAN BREE, F. CHANUDET et M.C. SAINT-GIRONS. — Sur une collection de bacula de Renards, <i>Vulpes vulpes</i> (Linnaeus, 1758) provenant de France	511
Pierre BRUNEL. — Cf. JOLICŒUR.	
M. CANARD. — Remarques sur le genre <i>Rhizopulvinaria</i> et sur une espèce peu connue du midi de la France : <i>Rh. grassei</i> (Balachowsky). - (<i>Coccoidea</i> , <i>Coccidae</i>)	443
C. CARRÉ. — <i>Sphaeronectes gamulini</i> sp. n., une nouvelle espèce de Siphonophore Calycophore méditerranéen ..	1069
F. CHANUDET. — Cf. VAN BREE.	
Nicole COINEAU. — Recherches sur la faune des îles méditerranéennes. III. Isopodes et Amphipodes interstitiels de Corse et de Sardaigne	389
Roger DAJOZ. — Ecologie et Biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie	525

J.C. DEPIN, F. ALAPHILIPPE, Y.M. GARGOUÏL avec la collaboration technique de J.C. ECALE. — Chambre conditionnée pour la conservation d'animaux aquatiques ou amphibiens avec dispositifs électroniques de régulation et d'automatisation	515
C. DUBOUL-RAZAVET et A. MONACO. — Etude minéralogique des sables du littoral catalan espagnol	217
B.H. DUSSART. — Copépodes de la faune benthique du Léman	283
Pio FIORINI. — Un nouveau cas de rotation des œufs nutritifs chez un Gastéropode Prosobranche marin	109
Pio FIORINI. — Cf. MANGOLD.	
M. GABE. — Contribution à l'histologie de <i>Firoloida desmaresti</i> Lesueur	845
Y.M. GARGOUÏL. — Cf. DEPIN.	
Michel GLEMAREC. — <i>Paraonidae</i> de Bretagne. Description de <i>Paradoneis armata</i> nov. sp.	945
Michel GLEMAREC. — Les <i>Magelonidae</i> des côtes de Bretagne. Description de <i>Magelona wilsoni</i> n. sp.	1077
Gilda GOSTAN. — Aspects cycliques de la morphogenèse de la coquille de <i>Rissoa parva</i> Da Costa (Gastéropode Prosobranche)	9
Alain GUILLE et Lucien LAUBIER. — Additions à la faune des Annélides Polychètes de Banyuls-sur-Mer	259
A. GUILLE et J. SOYER. — Copépodes Harpacticoides de Banyuls-sur-Mer. 4. Quelques formes des gravelles à <i>Amphioxus</i>	345
Gerd HARTMANN. — Notiz zur Verbreitung von <i>Cytherois stephanidesi</i> Klie, 1938 (Crust. Ostr.)	440
Bengt-Owe JANSSON. — On the ecology of <i>Derocheilocaris remanei</i> Delamare and Chappuis (Crustacea, Mystacocarida)	143
Pierre JOLICŒUR et Pierre BRUNEL. — Application du diagramme hexagonal à l'étude de la sélection de ses proies par la Morue	419
Lucien LAUBIER. — Découverte d'une Annélide Polychète nouvelle en Méditerranée occidentale. <i>Auchenoplax crinita</i> Ehlers, 1887	438
Lucien LAUBIER, Claude MAILLARD et Guy OLIVER. — Contribution à l'étude des parasites du « Griset » : <i>Hexanchus griseus</i> (Bonnaterre, 1788)	1197

Lucien LAUBIER. — Cf. GUILLE.	
J. LAUGA et J. LECAL. — Etude comparée du milieu intérieur de quatre espèces d'Holothuries	1013
J. LECAL. — Cf. LAUGA.	
Alain LÉVY. — Contribution à l'étude écologique et micropaléontologique de quelques <i>Elphidium</i> (Foraminifères) du Roussillon. Description d'une nouvelle espèce : <i>E. civilieri</i> n sp.	1
Jean-Claude LIONS. — Contribution à l'étude du genre <i>Rhysotritia</i> (Acarien, Oribate) : <i>Rhysotritia clavata sextiana</i> n. subsp.	779
Jean-Claude LIONS. — Oribates (Acarieus) de la Provence : <i>Nellacarus adansoni</i> n. sp.	795
Claude MAILLARD. — Cf. LAUBIER.	
Katharina MANGOLD. — <i>Sepia officinalis</i> de la Mer catalane.	861
Katharina MANGOLD et Pio FIORONI. — Morphologie et biométrie des mandibules de quelques Céphalopodes méditerranéens	1139
Konrad MÄRKEL. — Ueber funktionelle Radulatypen bei Gastropoden, unter besonderer Berücksichtigung der Rhipidoglossa	1121
Jacques MAZZA. — Evolution de l'appareil buccal au cours du développement post-larvaire des <i>Aetideidae</i> et des <i>Euchaetidae</i> (Copépodes pélagiques). Ses incidences sur le sex-ratio des adultes	927
Aline MÉDIONI et Jacques SOYER. — <i>Laophonte ? drachi</i> n. sp. Copépode harpacticoïde associé au Bryozoaire <i>Schismopora armata</i> (Hincks, 1860)	953
A. MONACO. — Cf. DUBOUL-RAZAVET.	
Guy NAULLEAU. — Etude complémentaire de l'activité de <i>Vipera aspis</i> dans la nature	461
Suzanne NIVAL. — Contribution à l'étude biologique de <i>Symphodus rostratus</i> Bl. (<i>Labridae</i>) en rade de Villefranche-sur-Mer	1273
Guy OLIVER. — Cf. LAUBIER.	
René ORMIÈRES. — Eugrégarines nouvelles ou peu connues parasites de Coléoptères	765
André PÉRARD. — Quelques éléments de la biologie du Lérot (<i>Eliomys quercinus</i>) en captivité	829
André PÉRARD. — Etablissement d'un actographe pour Lérot.	835

D. PICHOD-VIALE. — L'exuviation céphalique au cours de la mue des Crustacés Décapodes	1235
R.A. POISSON. — Sur un <i>Notonectidae</i> , apparemment nouveau, de la région ibérique : <i>Anisops marazanofi</i> n. sp. .	775
Daniel REYSS. — Présence de l'Annélide Polychète <i>Rhodine loveni</i> Malmgren, 1865, dans le Rech Lacaze-Duthiers ..	966
Machteld J. ROEDE. — Notes on the labrid fish <i>Coris julis</i> (Linnaeus, 1758) with emphasis on dichromatism and sex	1317
M.C. SAINT GIRONS. — Cf. VAN BREE.	
Jacques SARDOU. — Œuf et développement embryonnaire de <i>Trachypterus taenia</i> Bloch (Ordre des Lampridiformes = Allotriognathes, famille des Trachypteridae)	199
J. SOYER. — Copépodes Harpacticoïdes de Banyuls-sur-Mer. 4. Quelques formes du coralligène	303
J. SOYER. — Sur la présence en Méditerranée de <i>Tachidiella minuta</i> Sars, 1909 (Copepoda, Harpacticoïda)	965
J. SOYER. — Cf. GUILLE.	
Jacques SOYER. — Cf. MÉDIONI.	
Jan H. STOCK. — Sur quelques Pycnogonides de la région de Banyuls (3 ^e note)	407
Jean THÉODORIDÈS. — Sur la répartition géographique de <i>Stylocephalus filiformis</i> Théod., 1959 (<i>Eugregarina</i> , <i>Stylocephalidae</i>)	843
A. THIRIOT. — Variations annuelles de la température de l'eau côtière superficielle de Banyuls-sur-Mer	243
Joseph TRAVÉ. — Oribates (Acariens) des Pyrénées-Orientales (4 ^e série) <i>Zetorchestidae</i> (2 ^e partie) : <i>Strenzkea depilata</i> n. g., n. sp.	809
R. TRICOCHÉ et M.B. TRICOCHÉ. — Electrogramme intracellulaire et mécanogramme du cœur de langouste; <i>Palinurus vulgaris</i> Latr.	187
M.B. TRICOCHÉ. — Cf. R. TRICOCHÉ.	

INDEX ANALYTIQUE DES FORMES NOUVELLES

GENRES NOUVEAUX POUR LA SCIENCE

CRUSTACÉS Copépodes

<i>Corallicletodes</i> n. g., SOYER	329
<i>Laubieria</i> n. g., SOYER	311
<i>Parevansula</i> n. g., SOYER	377
<i>Protodactylina</i> n. g., LAUBIER	1218

ACARIENS Oribates

<i>Strenzkea</i> n. g., TRAVÉ	809
-------------------------------------	-----

ESPÈCES ET SOUS-ESPÈCES NOUVELLES POUR LA SCIENCE

PROTOZOAIRES Eugrégarines

<i>Gregarina acinopi</i> n. sp., ORMIÈRES	768
<i>G. compressa</i> n. sp., ORMIÈRES	766

PROTOZOAIRES Foraminifères

<i>Elphidium cuvillieri</i> n. sp., LÉVY	5
--	---

SIPHONOPHORES

<i>Sphaeronectes gamulini</i> n. sp., CARRÉ	1070
---	------

TRÉMATODES Monogènes

<i>Erpocotyle taschenbergi</i> nom. nov., MAILLARD et OLIVER	1208
--	------

ANNÉLIDES *Polychètes*

<i>Magelona wilsoni</i> n. sp., GLEMAREC	1079
<i>Paradoneis armata</i> n. sp., GLEMAREC	946

CRUSTACÉS *Copépodes*

<i>Ameira gravellicola</i> n. sp., GUILLE et SOYER	369
<i>Canuellopsis mediterranea</i> n. sp., SOYER	304
<i>Cletopsyllus quartus</i> n. sp., SOYER	336
<i>Corallicletodes boutierei</i> n. sp., SOYER	329
<i>Fultonia bougisi corallicola</i> n. ssp., SOYER	325
<i>Laophonte ? drachi</i> n. sp., MÉDIONI et SOYER	954
<i>Laubieria corallicola</i> n. sp., SOYER	312
<i>Leptomesochra theodoridis</i> n. sp., SOYER	318
<i>Paramphiascella bulbifer</i> n. sp., GUILLE et SOYER	364
<i>P. delamarei</i> n. sp., GUILLE et SOYER	358
<i>Pararenosetella monniotae</i> n. sp., GUILLE et SOYER ...	348
<i>Parevansula mediterranea</i> n. sp., GUILLE et SOYER	378
<i>Protodactylina pamela</i> n. sp., LAUBIER	1219

CRUSTACÉS *Mysidacés*

<i>Leptomysis apiops banyulensis</i> n. ssp., BACESCU	125
<i>L. bürgii</i> n. sp., BACESCU	132
<i>L. peresi</i> n. sp., BACESCU	122

PYCNOGONIDES

<i>Rhynchothorax vororinum</i> n. sp., STOCK	412
--	-----

INSECTES *Hétéroptères*

<i>Anisops marazanofi</i> n. sp., POISSON	775
---	-----

ACARIENS *Oribates*

<i>Nellacarus adansonii</i> n. sp., LIONS	795
<i>Rhysotritia clavata sextiana</i> n. ssp., LIONS	779
<i>Strenzkea depilata</i> n. sp., TRAVÉ	809

ESPÈCES ET SOUS-ESPÈCES NOUVELLES
POUR LA MÉDITERRANÉE

ANNÉLIDES Polychètes

<i>Auchenoplax crinita</i> Ehlers, LAUBIER	438
<i>Polydora hermaphroditica</i> Hannerz, BHAUD	436
<i>Rhodine loveni typica</i> , REYSS	966

CRUSTACÉS Copépodes

<i>Tachidiella minuta</i> Sars, SOYER	965
---	-----

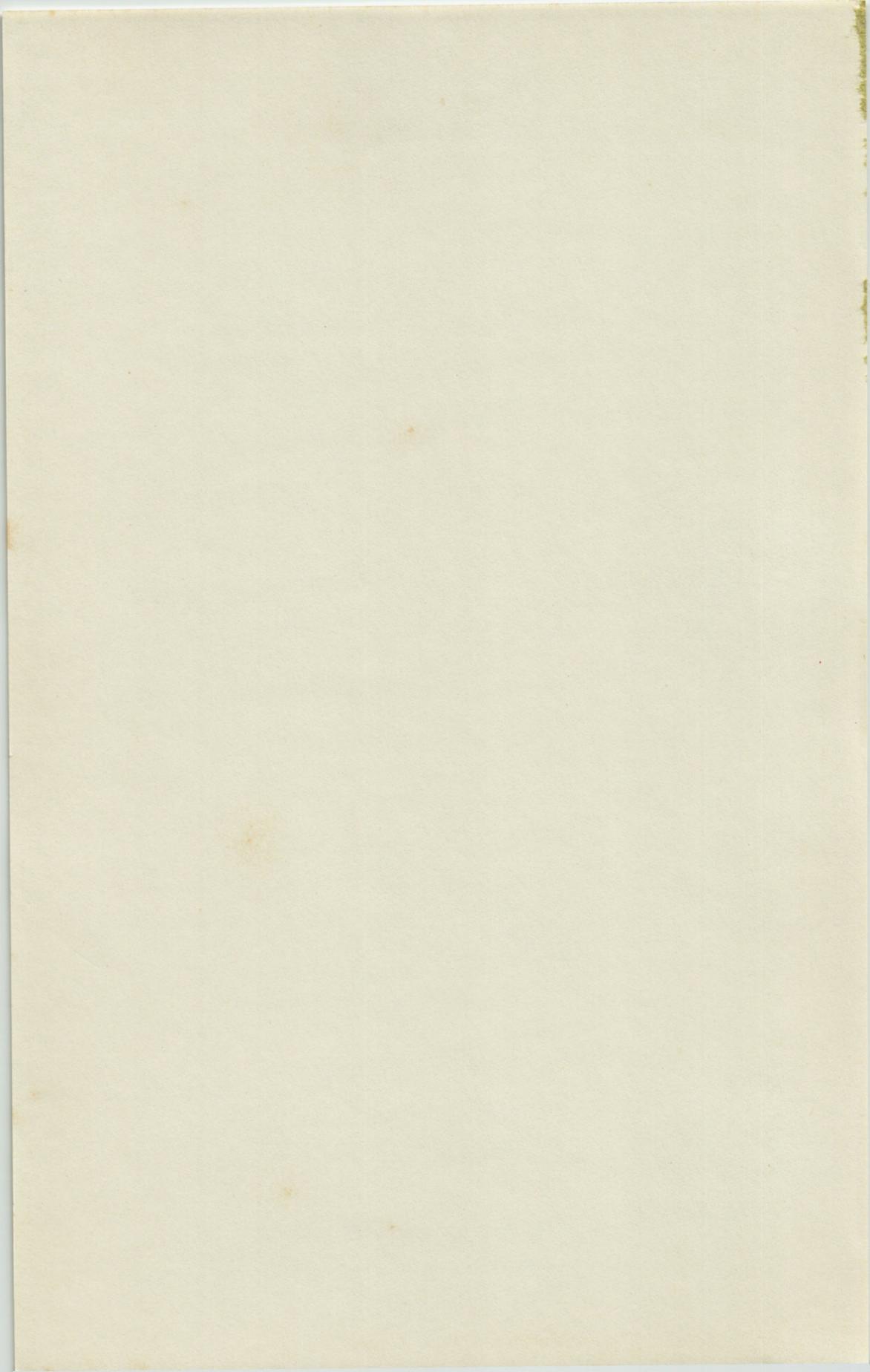
ESPÈCES NOUVELLES POUR LA FRANCE

PROTOZOAIRES Eugrégarines

<i>Gregarina dimorpha</i> Filipponi, ORMIÈRES	769
<i>G. malachiidarum</i> Foerster, ORMIÈRES	770
<i>Steinina diaperis</i> Foerster, ORMIÈRES	765

CRUSTACÉS Copépodes

<i>Mesocyclops bodanicola</i> (Kiefer), DUSSART	289
---	-----



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° 4291 — Date de parution : Avril 1967

N° d'impression : 122 - 1967