

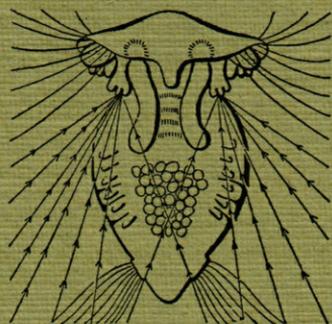
# VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

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

Série A : Biologie marine

Tome XVIII - 1967 - Fasc. 2 - A



MASSON & C<sup>le</sup>

120, Bd St-Germain, Paris VI<sup>e</sup>

# 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.

France et zone franc (Pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) ..... 80 FF

Règlement par chèque bancaire ou chèque postal (C.C.P. 599, Paris) ou mandat.

Belgique et Luxembourg ..... 911 FB

Autres pays ..... 85 FF

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

Prix du fascicule séparé ..... 18 FF

Changement d'adresse ..... 0,50 FF

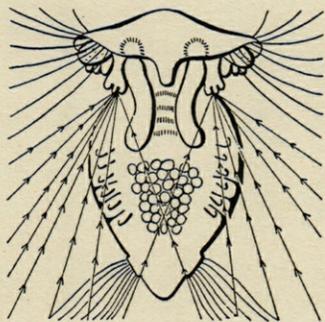
# VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

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

Série A : Biologie marine

Tome XVIII - 1967 - Fasc. 2 - A



MASSON & C<sup>ie</sup>

120, Bd St-Germain, Paris VI<sup>e</sup>



## SOMMAIRE

Annie BONICHON. — Contribution à l'étude de la neurosécrétion et de l'endocrinologie chez les Céphalopodes. I. <i>Octopus vulgaris</i> .....	227
Jean THÉODORIDÈS. — Grégarines d'Invertébrés marins de la région de Banyuls. IV. Quelques Eugrégarines du genre <i>Cephaloidophora</i> parasites de Crustacés Amphipodes et Décapodes .....	265
Robert CONNES. — Réactions de défense de l'Eponge <i>Tethya lyncurium</i> Lamarck, vis-à-vis des micro-organismes et de l'Amphipode <i>Leucothoe spinicarpa</i> Abildg. ....	281
Jacques THEODOR. — Contribution à l'étude des Gorgones (VII) : Ecologie et comportement de la planula .....	291
Catherine THIRIOT-QUIÉVREUX. — Descriptions de quelques végétaux planctoniques de Gastéropodes .....	303
A. MÉDIONI et J. SOYER. — Copépodes harpacticoïdes de Banyuls-sur-Mer. 6. Nouvelles formes associées à des Bryozoaires .....	317
A. GUILLE et J. SOYER. — Nouvelle signalisation du genre <i>Nymphonella</i> Ohshima à Banyuls-sur-Mer : <i>Nymphonella lecalvezi</i> n. sp. ....	345
G. PILLERI. — Du comportement de quelques Cétacés en Méditerranée occidentale .....	355
A. SOURNIA. — Le genre <i>Ceratium</i> (Péridinien planctonique) dans le canal de Mozambique. Contribution à une révision mondiale. (Première partie) .....	375



CONTRIBUTION  
 A L'ÉTUDE DE LA NEUROSECRETION  
 ET DE L'ENDOCRINOLOGIE  
 CHEZ LES CÉPHALOPODES

I. *OCTOPUS VULGARIS*

par Annie BONICHON  
 Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

INTRODUCTION .....	228
MATÉRIEL ET MÉTHODES .....	229
LES GLANDES OPTIQUES .....	231
I. <i>Variations histologiques</i> .....	232
a) La glande optique chez les <i>Octopus</i> immatures et au cours de la phase primaire de maturation sexuelle ....	232
b) La glande optique au cours de la maturation sexuelle	233
c) La glande optique chez les <i>Octopus</i> sexuellement mûrs	233
II. <i>Développement de la glande optique</i> .....	235
a) Stades embryonnaires .....	235
b) Phase larvaire .....	236
c) Les premiers stades de vie benthique .....	237
III. <i>Discussion</i> .....	238

LE LOBE OLFACTIF .....	240
Discussion .....	242
LE LOBE VISCÉRAL .....	243
Discussion .....	245
CONCLUSION .....	247
RÉSUMÉ .....	248
BIBLIOGRAPHIE .....	250

## INTRODUCTION

Alors que les données concernant la neurosécrétion et l'endocrinologie chez la plupart des Invertébrés s'enrichissent constamment, les connaissances en ce domaine chez les Céphalopodes demeurent extrêmement restreintes, bien que les recherches aient été fort nombreuses.

Les plus anciens travaux portent sur la glande optique, petite structure dépendant du tractus optique, reconnue pour la première fois par DELLE CHIAJE (1828, 1841) et décrite depuis par de nombreux auteurs (cf. BOYCOTT et YOUNG, 1956). De nombreuses confusions concernant les structures associées au tractus optique ont fait que la « glandula ottica » de DELLE CHIAJE fut désignée sous le terme de « glande pédonculaire » par CAZAL et BOGORAZE (1949) qui la confondaient d'autre part avec le « Corpus Subpedunculatum » de THORE (1936, 1938). Je reviens donc avec les auteurs anglais modernes (BOYCOTT et YOUNG, 1956; WELLS et WELLS, 1959) au premier nom qui lui a été donné, celui de glande optique.

CAZAL et BOGORAZE furent les premiers à soupçonner une fonction endocrine de la glande optique, hypothèse basée surtout sur l'abondance des mitochondries dans les cellules de cette glande. En outre certains caractères de ces cellules amenèrent ces auteurs à parler de cellules neurosécrétrices. Toutefois, aucune mention d'un produit de sécrétion décelable n'est faite, pas plus que le rôle de cette « activité neurosécrétrice » n'est évoqué.

Plus tard BOYCOTT et YOUNG (1956) constatent une augmentation de taille de la glande optique dans certaines conditions expérimentales, augmentation qui coïncide avec l'augmentation de volume des gonades chez les mâles et chez les femelles. Ces premiers résultats furent développés par WELLS et WELLS (1959), WELLS (1960, 1964) : après section du tractus optique, ou ablation du lobe subvertical chez *Octopus*, on observe une augmentation de taille

de la glande optique, et une maturation sexuelle précoce. Ces faits plaident donc en faveur d'une activité sécrétrice des cellules de la glande optique, le système nerveux central jouant un rôle inhibiteur. Mais il n'en demeure pas moins que bien des questions restent sans réponse : peut-on mettre en évidence une activité sécrétrice du parenchyme de la glande optique ? Peut-on parler de neurosécrétion ?

Le manque de données sur la neurosécrétion dans le cerveau des Céphalopodes jusqu'à ces toutes dernières années, montre combien ces recherches sont d'une approche difficile. Les premiers résultats obtenus sont d'ordre presque purement anatomique : à la suite d'une étude structurale très minutieuse, ALEXANDROWICZ (1964, 1965) attribue au système nerveux de la veine cave des fonctions neurosécrétrices. Il nomme d'ailleurs ce système « neurosecretory system of the vena cava », bien qu'il n'ait pas vu de produits de sécrétion dans ces cellules. A la suite de ces travaux, MARTIN (1966) observe dans la région correspondante du lobe viscéral d'*Ommatostrephes* et d'*Illex* des cellules à aspect nettement sécréteur, mais qu'il n'ose homologuer aux éléments du système nerveux décrit par ALEXANDROWICZ.

Enfin un élément important est apporté à l'étude de la neurosécrétion chez les Céphalopodes par BASSOT et GABE (1966), qui distinguent des cellules « probablement neurosécrétrices » dans le cordon cérébroïde du Nautilé.

En dehors du cerveau, il faut citer le cas de la glande épistellaire, à qui on attribua pendant longtemps une fonction neurosécrétrice (CAZAL et BOGORAZE, 1944, 1949; YOUNG, 1936). Des recherches récentes ont montré qu'il s'agirait en fait d'un organe photorécepteur rudimentaire (NISHIOKA et coll., 1962, 1966).

Les recherches qui vont être exposées dans ce travail avaient pour point de départ l'étude de la glande optique chez les Céphalopodes au cours de toute la vie : elles ont par la suite été étendues à des structures purement nerveuses et plus particulièrement, outre la première citée, au lobe olfactif et au lobe viscéral. Ces recherches ont porté sur plusieurs espèces de Céphalopodes, seuls les résultats obtenus chez *Octopus vulgaris* faisant l'objet de la présente note.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

La plupart des *Octopus* proviennent de la région de Banyuls et quelques-uns ont été capturés dans la baie de Naples. Plus d'une cinquantaine d'animaux à tous les stades ont été étudiés histologiquement.

Les animaux ont été pêchés au chalut, à la nasse ou à la ligne. Lorsque le chalut a été employé, ce cas est d'ailleurs le plus courant, la durée de la pêche a été réduite au minimum, les traicts de chalut variant entre 30 minutes et 1 heure 30, suivant la profondeur. Seuls, les animaux vivants et en parfait état ont été retenus; chaque fois que cela a été possible, les *Octopus* ont été disséqués directement après leur capture, sur le bateau. Des études préliminaires ont montré que, dans le cas où les animaux ne pouvaient être sacrifiés immédiatement, ils devaient être maintenus quelques jours en aquarium. Les très jeunes animaux benthiques, ainsi qu'une partie des *Octopus* plus âgés, ont été pêchés à la ligne; ce mode de capture, très rapide, s'est avéré par la suite être le meilleur pour ces recherches.

L'étude des stades embryonnaires a été rendue possible grâce à deux pontes obtenues au Laboratoire Arago, et dont les œufs ont pu être amenés à l'éclosion. Des embryons du stade VIII au stade XIX-XX, ont été fixés (1).

Les stades larvaires que j'ai pu examiner ont été très peu nombreux (1). Les seuls que j'ai obtenus provenaient du plancton; ils étaient malheureusement déjà fixés dans du formol. Il s'agit de stades larvaires très jeunes. Il existe une solution de continuité très importante, en ce qui concerne la taille des spécimens et leurs caractères morphologiques, entre ces stades larvaires planctoniques et les très jeunes animaux que j'ai examinés.

Ceci amène à aborder le problème de la définition des stades. Les stades embryonnaires utilisés ont été décrits par NAEF (1928). Les larves ont été définies par leur taille, mais également sur coupe par l'importance des réserves vitellines. Toutes les larves avaient sensiblement la même taille et ne devaient pas excéder 4 jours de vie pélagique. Quant aux animaux benthiques, ils ont été distingués chez les plus jeunes (jusqu'à 10 g) uniquement par leur poids et leur sexe, au-dessus de 10 g par le poids, accessoirement la longueur du manteau, mais surtout par l'aspect des gonades et du tractus génital — c'est-à-dire l'état de maturation sexuelle —. Chez la femelle, les critères sont : la taille de l'ovaire, la taille des glandes de l'oviducte et leur aspect, et la longueur des œufs; chez le mâle, la taille du testicule, la formation et l'émission de spermatophores. Les mâles sont sexuellement mûrs, c'est-à-dire avec des spermatophores présents dans la poche de Needham, pendant presque toute l'année. Par contre les femelles mûres ne se rencontrent que du mois de mars au mois d'octobre (MANGOLD-WIRZ, 1963). Quant aux femelles qui pondent ou couvent, elles sont extrêmement rares, car elles se retirent alors dans des anfractuosités des roches ou d'autres abris où elles ne sont presque jamais accessibles. Les seules que j'aie obtenues, au nombre de trois, étaient des femelles capturées avant la période de ponte et qui ont pondu en aquarium.

Les embryons et les larves ont été plongés directement dans le fixateur. Les animaux benthiques ont été anesthésiés dans l'uréthane (solution de carbamate d'éthyle à 3 % dans l'eau de mer) ou tués par

(1) Je remercie M<sup>me</sup> C. THIRIOT et M. S. von BOLETZKY de m'avoir fourni ces deux groupes de spécimens.

décapitation. Les cerveaux rapidement disséqués, ont été fixés dans les mélanges de Halmi, de Stieve, de Bouin, de Bouin-Hollande sans acide acétique, de Carnoy. Les cerveaux ont été coupés à 5 ou 6  $\mu$  d'épaisseur. Les colorations employées ont été l'azan, le Kreisazan, le P.A.S. avec ou sans coloration à l'orange G, le bleu alcian à pH 3 et à pH 0,2, l'hématoxyline-chromique-phloxine et la fuchsine-paraldéhyde, avec ou sans surcoloration au colorant de Halmi.

## LES GLANDES OPTIQUES

Les glandes optiques sont deux petites formations situées chacune dans le hile que forme le lobe optique à sa jonction avec le tractus optique. A ce niveau le tractus présente deux renflements parallèles, peu visibles extérieurement, le lobe pédonculé, le plus proche du lobe optique, et le lobe olfactif, le plus médian. La glande optique est située à l'extrémité aborale et dorsale du lobe olfactif (Pl. I, a); elle apparaît comme une masse sphérique et sessile de 0,5 à 1,5 mm de diamètre dont la couleur, légèrement jaunâtre ou orangée, tranche avec celle des structures nerveuses voisines. La glande optique baigne dans la grande cavité du sinus orbitaire, dont elle n'est séparée que par une capsule conjonctive assez épaisse chez l'animal adulte, qui entoure également les formations nerveuses voisines le lobe olfactif et le lobe pédonculé.

Bien que rattachée au cerveau, la glande optique présente une structure distincte, qui n'a rien de comparable avec une structure ganglionnaire, où les neurones périphériques entourent le neuropile central. La glande optique forme une masse parenchymateuse homogène, dans laquelle on ne distingue pas de neuropile. Les cellules principales sont grandes (15 à 25  $\mu$  dans leur plus grande longueur) leur noyau à cytoplasme clair est large, sphérique, le nucléole est bien développé. Le cytoplasme paraît mal délimité; en fait les cellules présentent des arborisations fines et nombreuses qui, se mêlant à celles des cellules voisines, confèrent à l'ensemble l'aspect d'un large syncytium réticulé.

La glande optique se distingue en outre des structures nerveuses voisines par sa très riche vascularisation. Le réseau vasculaire est formé de fins capillaires de 5  $\mu$  de diamètre en moyenne, très nombreux et qui s'insinuent dans tout le parenchyme. La paroi des vaisseaux est un endothélium simple à noyaux allongés et basophiles. De place en place, ces capillaires s'ouvrent dans des sinus plus vastes. Ce réseau est en rapport avec le grand sinus de l'orbite.

Il existe dans la glande optique un autre type de cellules, moins nombreuses, à noyau petit et allongé, très basophile et granuleux, à cytoplasme très réduit. Ces cellules sont dispersées dans le paren-

chyme de la glande optique, au niveau des vaisseaux et surtout du nerf de la glande optique.

Les fibres du nerf de la glande optique entrent dans celle-ci dans sa région dorsale (Pl. I, b). Les techniques histologiques classiques appliquées ici permettent de les suivre dans le quart postérieur du lobe olfactif. Elles sont situées dans la couche externe des neurones du lobe olfactif, parallèlement à sa surface, et pénètrent en un faisceau assez important dans la glande optique, où elles divergent alors.

Des variations s'observent dans l'aspect de la glande, qui sont en rapport avec la croissance et la maturation sexuelle des animaux.

## I. VARIATIONS HISTOLOGIQUES.

### a) *La glande optique chez les Octopus immatures et au cours de la phase primaire de maturation sexuelle.*

Chez les animaux pesant de 20 g à 200 g, mâles et femelles, la structure de la glande optique est celle qui vient d'être décrite. Le réseau vasculaire est très développé, toutefois les sinus sanguins sont petits. En outre les cellules principales ont un cytoplasme réduit, leur dimension, mesurée dans la plus grande longueur, n'excède pas 15 à 17  $\mu$ , les arborisations cytoplasmiques sont très grêles, les espaces intercellulaires larges, ce qui confère au parenchyme un aspect lâche (Pl I, c). Les noyaux sont assez gros (7  $\mu$  environ) le nucléole très net (2  $\mu$ ), basophile, le rapport nucléocytoplasmique est élevé. Le cytoplasme est finement granuleux, ses affinités tinctoriales sont très faibles; les granulations cytoplasmiques se colorent en rose-jaune à l'azan, en mauve très pâle à la fuchsine-paraldéhyde après oxydation permanganique, en jaune orangé au P.A.S.-orange G, en bleu outre-mer au bleu alcian à pH 3; le P.A.S. et le bleu alcian à pH 0,2 ne les colorent pas ou très faiblement. Mais on observe dans ce cytoplasme des corpuscules sphériques beaucoup plus gros que les granulations (1  $\mu$  environ) dont les affinités tinctoriales sont différentes; le P.A.S. et le P.A.S.-orange leur confèrent une teinte violette ainsi que la fuchsine-paraldéhyde après oxydation permanganique; le bleu alcian à pH 3 et à pH 0,2 suivis du P.A.S. donnent une teinte bleu foncé pour le premier et pourpre violacé pour le second, l'azan une teinte bleu très pâle. A ce stade, la présence de ces corpuscules situés contre le noyau ou contre la membrane cytoplasmique, n'est pas constante, elle varie d'un individu à l'autre.

b) *La glande optique au cours de la maturation sexuelle.*

Chez des animaux pesant de 200 à 400 grammes environ, et en dehors des mois d'hiver surtout, on observe quelques changements. Les cellules elles-mêmes conservent les caractères décrits précédemment, toutefois les noyaux ( $7,5 \mu$  à  $8 \mu$ ) et les nucléoles ( $2,5 \mu$ ) ont augmenté de taille, le cytoplasme est généralement plus abondant; ses affinités tinctoriales demeurent faibles, mais, semble-t-il, un peu plus élevées qu'au stade précédent; la présence des corpuscules dans le cytoplasme est plus constante. Mais on observe parfois, dans la zone cytoplasmique la plus externe de la cellule, au contact des membranes cellulaires, un très fin réseau de gouttelettes ayant les mêmes affinités tinctoriales que les glomérules (le réseau est particulièrement mis en évidence par le bleu alcian à pH 3, la fuchsine-paraldéhyde et le P.A.S.). On observe également ce réseau au niveau des espaces intercellulaires, en fait un examen minutieux permet de le situer dans les arborisations cytoplasmiques des cellules. D'autre part il apparaît une gradation de la coloration au sein du parenchyme. Celle-ci n'est pas due, comme j'avais pu le croire au premier abord, à un artefact de fixation. L'intensité maximale de la coloration se situe toujours, lorsqu'elle existe, à l'opposé de la zone d'émergence des fibres du nerf de la glande optique. Dans cette région, le cytoplasme et le réseau « inter » et intracellulaire se colorent plus intensément (par « intercellulaire », il faut entendre la portion du réseau de gouttelettes située dans les arborisations fines des cellules).

Chez ces animaux, il est possible d'établir une corrélation entre l'état de la glande et le stade de maturation sexuelle : chez les femelles, l'ovaire grossit, les œufs sont à différents stades, petits, ou au quart ou la moitié de leur longueur totale; chez les mâles, les animaux sont généralement au stade de la formation des spermatophores.

c) *La glande optique chez les Octopus sexuellement mûrs.*

Mais ce n'est que chez les animaux sexuellement mûrs que le phénomène est plus net, et plus constamment chez les mâles mûrs, c'est-à-dire qui émettent des spermatophores. La glande optique, qui a augmenté de taille (1 mm à 1,5 mm, chez les mâles), ne présente plus en coupe l'aspect « lâche » des stades précédents, mais un aspect « dense ». Le cytoplasme des cellules principales s'est développé, et bien que le noyau ait augmenté de taille ( $10 \mu$ ) ainsi que le nucléole ( $2,5$  à  $3 \mu$ ) le rapport nucléo-cytoplasmique s'est abaissé (Pl. I, d). Les espaces intercellulaires se sont réduits, réduction qui est en outre accentuée par l'augmentation du diamètre des vaisseaux

et des sinus sanguins. Les affinités tinctoriales du cytoplasme ont augmenté très légèrement, l'aspect finement granuleux subsiste; en même temps les glomérules cytoplasmiques sont plus nombreux et un peu plus faciles à discerner, le réseau inter et intracellulaire plus net.

Chez les femelles mûres, les résultats sont sensiblement identiques, avec toutefois une moins grande constance; ainsi, des femelles dont l'ovaire est très gros et les œufs lisses ont parfois une glande optique de grande taille, mais des cellules à cytoplasme réduit et à très faibles affinités tinctoriales, identiques à celles des animaux de petite taille; parfois on ne distingue même pas de glomérules cytoplasmiques.

Ce fait m'a longtemps arrêtée dans l'interprétation des résultats. Il se pourrait en effet que des femelles sexuellement mûres, c'est-à-dire dont les œufs ont acquis la taille maximale et sont lisses, gardent un certain temps leurs œufs dans l'ovaire si elles ne sont pas fécondées. Toutefois une autre interprétation, qui expliquerait en même temps les variations parfois très importantes que l'on peut observer chez les individus en voie de maturation sexuelles, concernerait l'influence de facteurs externes tels que la température ou le régime alimentaire.

d) *La glande optique durant la période de ponte et de soins maternels.*

Si l'aspect de la glande optique est soumis à certaines fluctuations au cours de la maturation sexuelle, il est par contre beaucoup plus constant et très caractéristique chez les femelles pendant la période de ponte et la période des soins maternels. Les affinités tinctoriales générales de la glande se sont accrues, de sorte que celle-ci contraste par l'intensité de sa coloration, avec les structures nerveuses voisines et l'ensemble du cerveau. Les sinus sanguins sont très vastes, jusqu'à 15 ou 16  $\mu$  de diamètre. Les cellules principales atteignent alors leur taille maximale (30 à 35  $\mu$ ), les nucléoles (3,8  $\mu$ ) et les noyaux (11  $\mu$ ) sont très gros, le cytoplasme extrêmement développé (Pl. I, e-f). Les cellules ont alors tendance à prendre une forme plus massive. Les espaces intercellulaires, réduits du fait de l'augmentation de la taille des cellules sont intensément colorés au P.A.S. et au bleu alcian. Sur le plan cellulaire, le cytoplasme, toujours granuleux, est plus coloré. J'ai observé chez une de ces femelles les glomérules cytoplasmiques formant des grappes denses au niveau de renflements des prolongements des cellules, certaines de ces grappes sont accolées à l'endothélium des vaisseaux sanguins (Pl. II, b).

J'ai eu l'occasion d'observer la glande optique d'une femelle ayant eu une période de ponte aberrante : après avoir émis deux cordons ovigères qu'elle a rapidement dévorés, cette femelle s'est arrêtée de pondre pendant deux jours. Une reprise de ponte s'est effectuée anormalement; cordons courts peu nombreux, nombre d'œufs limité, pas de soins maternels. Cette reprise de ponte a été suivie rapidement par un arrêt complet. L'animal a été sacrifié un mois après l'arrêt de ponte. Elle conservait une grande quantité d'œufs dans l'ovaire. Les glandes de l'oviducte étaient de taille relativement petite. Chez cette femelle les glandes optiques sont très grosses, hypertrophiées même : 3 mm de diamètre : les affinités tinctoriales sont faibles. Les cellules sont très grandes 40  $\mu$  de long, le cytoplasme finement granuleux est peu coloré, les glomérules cytoplasmiques subsistent, mais prennent une forme en « chaton de bague » ou sont très fragmentaires et en plus on observe de très nombreuses vacuoles de résorption dans le cytoplasme (Pl. II, d). Le réseau de gouttelettes « inter » et intracellulaires que l'on avait observé chez les femelles mûres n'apparaît plus ici. Les sinus sanguins sont très vastes, l'un d'eux mesure 1,7 mm de longueur.

Au cours de cette période de la vie de l'octopus qui débute avec des animaux encore immatures pour s'achever avec la fin du cycle de la maturation sexuelle je n'ai jamais observé de cellules en mitose dans la glande optique. L'accroissement de taille de la glande résulte de l'accroissement de taille des cellules, noyaux et cytoplasmes, et non d'une multiplication cellulaire. Durant toute cette période, le taux d'A.R.N. cytoplasmique (coloration au vert de méthyle-pyronine, au bleu de toluidine ou à la galloxyanine) est assez faible, plus faible que dans les structures nerveuses voisines.

Ainsi les corrélations entre l'évolution de la glande optique et la maturation sexuelle peuvent être faites au cours de cette période. Mais que se passe-t-il dans la période qui précède la maturation sexuelle, c'est-à-dire chez le très jeune *Octopus*, chez l'embryon et chez la larve ?

## II. DÉVELOPPEMENT DE LA GLANDE OPTIQUE.

### a) Stades embryonnaires.

WELLS (1960, p. 92) constate que chez le plus jeune *Octopus* qu'il ait examiné, un animal de 13 grammes, la glande optique est présente, et a un aspect semblable à celui qu'elle présente chez des animaux plus âgés. Ce sont là les seuls éléments que nous possédions jusqu'à présent sur la glande optique des jeunes *Octopus*.

Le cerveau des embryons, dans les dernières phases de la vie embryonnaire (stades XV à XX de NAEFF) est déjà une esquisse assez précise du cerveau de l'adulte. Les lobes optiques sont très développés, proportionnellement plus qu'ils ne le sont chez l'adulte et les deux couches cellulaires de la rétine interne sont différenciées. La zone médullaire du lobe optique présente déjà son aspect caractéristique. Le quadrant postéro-médian du lobe optique se différencie en deux lobules allongés antéropostérieurement; ces lobules possèdent déjà une structure ganglionnaire, mais celle-ci est encore très schématique : les fibres nerveuses sont situées au centre, les neuroblastes occupent la zone périphérique. Ces deux structures sont les ébauches du lobe olfactif et du lobe pédonculé. Dans ces lobules, la couche neuroblastique, mince sur les parois latérales, est épaisse dans la zone distale. Toutes les cellules sont semblables. Aucune des structures situées dans cette région ne préfigure la glande optique de l'adulte qui fait totalement défaut chez l'embryon.

b) *Phase larvaire.*

Je n'ai pu observer que de très jeunes stades larvaires. La structure générale du cerveau chez ceux-ci est identique à celle des embryons juste avant l'éclosion. On observe un épaississement de la couche des neuroblastes dans la partie distale de l'ébauche du lobe olfactif. La couche cellulaire profonde, au contact du neuropile est formée de neuroblastes de taille réduite; leur noyau ovoïde ou sphérique, occupe la presque totalité du volume de la cellule, le cytoplasme est réduit à une très mince pellicule, le cône axonal est dirigé vers le neuropile; leur nucléole est bien visible. Dans la partie distale du lobe, les cellules sont légèrement plus grandes, leur noyau est identique aux noyaux des cellules des couches profondes, mais le cytoplasme, un peu plus abondant, se colore légèrement à la fuchsine-paraldéhyde. On observe parfois, dans le cytoplasme de ces cellules, un corpuscule fuchsinophile très net. Cette région du lobe est caractérisée par le développement relativement important de la vascularisation. Le lobe olfactif et le lobe pédonculé sont entourés par une fine membrane conjonctive et l'on ne distingue pas dans cette région d'ébauche pouvant correspondre à la glande optique. D'après sa position, il est possible que la région distale du lobe olfactif richement vascularisée à ce stade, soit à l'origine de la glande optique. Toutefois, l'absence de stades larvaires âgés ne m'a pas permis de suivre de manière suffisamment continue le développement de cette zone.

c) *Les premiers stades de vie benthique.*

Le plus jeune *Octopus* que j'ai examiné pesait 0,3 gramme; un autre individu pesait 0,6 gramme; les autres jeunes *Octopus* de 1,3 à 2 grammes. Chez tous ces individus le cerveau, bien différencié présente déjà la structure que l'on trouve chez l'animal âgé. Seules les proportions relatives des divers lobes du cerveau sont différentes, ce qui tient à leurs gradients de croissance respectifs. Ainsi le lobe olfactif et le lobe pédonculé sont proportionnellement plus importants chez les *Octopus* de 0,2 g que chez des animaux plus âgés. Chez le très jeune *Octopus*, ces lobes sont encore allongés et digitiformes, ils sont accolés étroitement au lobe optique dans sa région postéro-dorsale, du côté médian et rattachés au lobe optique au niveau du hile du lobe, au point de pénétration du tractus optique. L'aspect du lobe olfactif a donc peu varié par rapport à celui qu'il présentait chez la larve. Toutefois la partie distale présente un aspect particulier : alors que dans la région moyenne les neurones, unipolaires, ont tous leurs axones orientés vers le centre du lobe, les cellules de la zone distale sont disposées de manière anarchique, elles ne possèdent pas d'axone : leur cytoplasme réduit montre des prolongements courts et nombreux. Les noyaux (7,2  $\mu$  de diamètre) de ces cellules sont identiques à ceux des neurones du lobe olfactif, ils sont clairs et présentent un ou deux nucléoles bien visibles (2  $\mu$ ). Cette région est très richement vascularisée. Tous ces caractères suggèrent qu'il s'agit là de la glande optique; l'examen de la série d'*Octopus* plus âgés le confirme.

La coloration à la fuchsine-paraldéhyde permet de mettre en évidence dans le parenchyme de la glande chez le plus jeune animal (0,2 g), des corpuscules fuchsinophiles de dimensions relativement importante et de forme irrégulière (1 à 2  $\mu$ ) (Pl. II, e); le manque d'affinité du cytoplasme pour les colorants, joint à la forme très étoilée des cellules, rendent leur localisation assez difficile. Un certain nombre de ces corpuscules sont situés contre l'endothélium des vaisseaux, d'autres sur les prolongements cytoplasmiques des cellules, plus rarement contre la membrane du corps cellulaire lui-même. Il ne m'a pas été possible, même par observation en contraste de phase, d'acquérir une certitude sur la situation de ces corpuscules à l'intérieur ou à l'extérieur des membranes cellulaires.

Chez les *Octopus* de poids un peu plus élevé, (*Octopus* de 0,6 g à 2 g), la distinction entre les cellules de la glande optique et les neurones du lobe olfactif est plus facile. La zone de démarcation entre les deux structures est caractérisée par la présence de fibres conjonctives qui semblent former une fine pellicule lâche plus qu'une véritable membrane. Elle est pénétrée par de nombreux capillaires sanguins qui passent du lobe olfactif dans la glande opti-

que. Les corpuscules fuchsinophiles décrits précédemment se retrouvent abondamment, mais leur localisation exacte demeure difficile. Chez les animaux plus âgés (17 g) on retrouve encore ces corpuscules, mais en nombre moins élevé que chez les jeunes.

## DISCUSSION

Avant d'aborder la discussion de ces résultats, il faut préciser qu'ils ont été exposés de manière un peu didactique. Les variations individuelles sont en effet très grandes ; j'ai cité le cas de femelles sexuellement mûres dont la glande optique pouvait présenter toutes les caractéristiques d'une non-activité. Ces faits peuvent apparaître à tous les stades. Seule une étude basée sur l'examen de nombreux spécimens m'a permis d'acquérir une vue un peu plus synthétique des phénomènes, et d'interpréter correctement les nombreuses variations individuelles.

Quelques-unes de ces données rejoignent des résultats déjà acquis : CAZAL et BOGORAZE (1949) dans leur description de la glande optique, ont fait ressortir combien l'aspect du réseau vasculaire est remarquable par sa densité. Ces auteurs ont en outre mis en évidence l'abondance des mitochondries dans les cellules principales. WELLS et WELLS (1959) ont observé l'augmentation de la taille de ces cellules, noyau et cytoplasme, au cours de la maturation sexuelle. Ces caractères sont tous des indices d'une activité sécrétrice. Toutefois certains aspects n'avaient jamais été décrits : 1) La présence de glomérules dans les cellules et les prolongements cytoplasmiques de celles-ci. 2) Les affinités tinctoriales du cytoplasme. 3) La gradation ou zonation de la coloration de la glande au cours de la maturation sexuelle. 4) La différenciation de la glande optique au cours du développement.

La présence de glomérules d'assez grande taille dans le cytoplasme des cellules principales de la glande optique semble bien être significative d'une activité sécrétrice. Il n'est pas douteux que ces glomérules sont élaborés au sein même des cellules. Le nombre réduit de ces corpuscules dans les cellules laisserait supposer que le produit ne s'accumule généralement pas dans le cytoplasme, mais est évacué rapidement. La présence d'un réseau de fines gouttelettes à affinités tinctoriales identiques à celles des glomérules au niveau des membranes cellulaires et de leurs arborisations cytoplasmiques permet de considérer que les substances élaborées par les cellules quitteraient celles-ci en traversant la membrane au niveau des arborisations cytoplasmiques. La substance sécrétée serait alors entraînée par le flux sanguin. La mise en évidence dans une des glandes optiques d'une femelle en train de pondre, de « grappes » de glomérules de sécrétion au niveau de l'endothélium des capillaires, en est une confirmation.

Existe-t-il des relations entre ces glomérules et les fines granulations cytoplasmiques des cellules ? Ces dernières pourraient représenter les étapes préliminaires ou intermédiaires d'élaboration du produit de sécrétion représenté par les glomérules cytoplasmiques. L'hypertrophie des cellules de la glande optique de la femelle ayant eu une ponte interrompue s'expliquerait alors par un blocage du processus de transformation de l'élément précurseur en produit de sécrétion. Toutefois, on ne peut éliminer à priori l'hypothèse que ces granules représenteraient en eux-mêmes un produit de sécrétion, différent de celui qui constitue les glomérules; la cellule de la glande optique exercerait alors deux types d'activité sécrétrice. L'abondance des granules chez les femelles au moment de la ponte pourrait signifier qu'ils interviennent plus directement dans l'émission des produits génitaux.

Une connaissance plus approfondie des processus est indispensable pour résoudre ces problèmes; elle sera peut-être rendue possible par une étude ultrastructurale des cellules de la glande optique poursuivie au cours de la maturation sexuelle. Les données préliminaires fournies par BJÖRKMAN (1963) à propos de la structure fine de la glande optique ne peuvent apporter à ce sujet d'informations supplémentaires.

Les processus de la maturation sexuelle, qui semblent bien être contrôlés par l'activité de la glande optique, sont certainement soumis à l'influence de facteurs externes. Ces derniers doivent agir de manière directe ou indirecte sur l'activité de la glande elle-même. Quels peuvent-être ces facteurs écologiques ? Chez les *Octopus*, la maturation sexuelle coïncide avec l'allongement des jours; on peut donc être amené à penser que la lumière intervient dans le phénomène de la maturation sexuelle. Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que, dans le milieu marin, la variation d'un des facteurs écologiques entraîne presque généralement celle des autres, dans une proportion variable.

L'influence de ces facteurs est actuellement à l'étude (MANGOLD et BONICHON). En ce qui concerne la ponte, c'est l'augmentation de la quantité totale d'éclairement qui interviendrait (MANGOLD-WIRZ, 1963). L'étude des stades embryonnaires, larvaires et des jeunes *Octopus* permet, bien que la série soit incomplète, de situer la différenciation de la glande optique à la fin de la période de la vie larvaire ou peut-être au tout début de la période de vie benthique mais cela semble moins probable. Cette différenciation est par conséquent assez tardive.

Les caractères des cellules de la glande optique, l'aspect de celle-ci chez le jeune *Octopus* permettent d'affirmer son origine nerveuse. Ceci amène à envisager un problème, la glande optique est-elle neurosécrétrice comme l'écrivent CAZAL et BOGORAZE ? Il semble

bien que les cellules aient perdu très rapidement leurs attributs de neurones, vraisemblablement même elles se seraient différenciées à partir de neuroblastes; aussi ne peut-on actuellement parler de neurosécrétion. Une étude très complète de la différenciation de la glande optique reste à faire. Celle-ci exige, bien entendu, que l'on obtienne tous les stades larvaires. Ainsi pourrait-on sans doute expliquer la présence de cette accumulation de corpuscules fuchsinophiles que l'on observe dans le parenchyme de la glande optique chez le très jeune animal et qu'il serait dangereux à la lumière des seules données actuelles, d'homologuer aux corpuscules cytoplasmiques que l'on observe au cours de la maturation sexuelle.

### LE LOBE OLFACTIF

La glande optique n'est pas fixée directement sur le tractus optique, mais est rattachée à ce dernier par l'intermédiaire du lobe olfactif. Celui-ci est le plus médian des lobes formant la masse ganglionnaire du tractus optique désignée couramment sous le terme de « ganglion pédonculaire ». L'ensemble des structures dépendant du tractus optique, mis à part le lobe optique lui-même, est très mal connu; l'existence de plusieurs ganglions au niveau du tractus optique fut reconnue pour la première fois par JATTA en 1887 (*a* et *b*), mais sans doute oubliée par la suite, puisqu'il faut attendre les travaux de BOYCOTT et YOUNG (1956) pour trouver la mention de deux lobes à ce niveau, le « lobus pedonculi » et le « lobus olfactorius ». Les seules données concernant le lobe olfactif sont la pénétration du nerf provenant de l'organe olfactif à ce niveau et ses connections afférentes et efférentes avec le lobe basal dorsal. On lui attribue le rôle de relais sensoriel, peut-être même d'intégration locale (cf. BULLOCK et HORRIDGE, 1965), mais il n'est même pas certain que ce ganglion intervienne dans l'olfaction.

Aucune description précise de ce lobe n'a été faite. Toutefois CAZAL et BOGORAZE, dans leur étude sur la glande optique, mentionnent que cette glande est appliquée contre un des lobes pédonculaires « remarquable par la taille de ses neurones » (1949, p. 228).

La structure du lobe olfactif est typiquement une structure de ganglion nerveux, les corps cellulaires des neurones sont situés à la périphérie, en une couronne presque continue, qui ne s'interrompt qu'au niveau de la pénétration du nerf olfactif et au point d'attache du ganglion sur le tractus. Les axones ont une direction centripète. La zone centrale est formée presque uniquement de neuropiles (Pl. I, a et Pl. III, a).

Le lobe olfactif est richement vascularisé, moins que la glande optique, mais beaucoup plus que les autres structures nerveuses. On

peut suivre le passage des capillaires sanguins du lobe olfactif à la glande optique.

La glande optique, le lobe olfactif et le lobe pédonculé sont entourés par une même capsule conjonctive, on ne distingue pas de véritable membrane séparant la glande optique du lobe olfactif. Il existe un gradient de taille très net entre les neurones des couches profondes et ceux de la périphérie; les périkaryons dans les couches profondes sont petits, les noyaux sont de petite taille, le cytoplasme est réduit à une mince pellicule. Au contraire les neurones des couches externes sont de grande taille. Les noyaux, clairs et à nucléole très gros, ressemblent aux noyaux des cellules de la glande optique. Le cytoplasme est abondant.

Chez les très jeunes animaux (2 g environ), on observe des inclusions assez peu nombreuses dans le cytoplasme, contre le noyau, parfois au pôle axonal. Ces inclusions se colorent en pourpre violacé au P.A.S., en bleu foncé au bleu alcian à pH 3, en rouge violacé à pH 0,2; la fuchsine-paraldéhyde, après oxydation permanganique leur confère une teinte violette, mais assez claire, le bleu d'aniline les colore en bleu pâle.

Chez les animaux un peu plus âgés (20 g et plus), le nombre des inclusions augmente progressivement, ainsi que leurs dimensions. En outre, la fuchsine-paraldéhyde leur prête une teinte violette foncée, et non plus claire comme chez les très jeunes stades.

Au cours de la croissance et du vieillissement des animaux, on observe une grande accumulation des inclusions dans le cytoplasme des cellules nerveuses (Pl. III, c). Ces inclusions ont l'aspect de gouttelettes de 1  $\mu$  de diamètre environ, elles se colorent intensément par les colorants précédemment cités. On les trouve contre la membrane nucléaire, emplissant le cytoplasme et dans la région proximale de l'axone. Je n'ai pas observé d'écoulement le long des axones, ni de concentration du produit dans le neuropile central.

Au moment de la ponte, l'aspect du lobe olfactif varie d'une femelle à l'autre. Chez l'une d'elles, j'ai pu observer une très grande accumulation de ces gouttelettes dans les neurones des zones périphérique et moyenne de la couche ganglionnaire. Chez une autre femelle à la fin de la période de ponte, on ne distingue que quelques rares inclusions dans le cytoplasme, elles sont réparties le plus généralement contre la membrane de la cellule. Les cellules sont de grande taille, les espaces qui les séparent sont occupés par une substance dont les affinités tinctoriales sont identiques à celles des inclusions (Pl. III, b). Il est à noter que la zone de contact entre le lobe olfactif et la glande optique, peu distincte, se caractérise par la grande concentration de cette substance (Pl. III, d).

## DISCUSSION

La présence d'inclusions, d'ailleurs peu nombreuses (on en compte généralement une ou deux), dans les neurones du lobe olfactif des très jeunes animaux ne peut-être considérée comme un phénomène caractéristique, puisqu'on l'observe dans la plupart des neurones d'*Octopus*, que ce soit dans le cerveau même, dans les lobes optiques ou dans les ganglions stellaires. Par contre l'accumulation de ces inclusions de grande taille au sein des cellules du lobe des animaux un peu plus âgés ne se retrouve dans aucune partie du système nerveux. Bien entendu, il pourrait s'agir là de l'accumulation de pigments tels que des lipofuchsines, mais la présence d'inclusions déjà nombreuses chez des animaux de petite taille (17 à 20 g) rend très improbable cette hypothèse. L'accumulation des inclusions, associée au développement de la vascularisation de cette région, à la très grande richesse du cytoplasme en acide ribonucléique et au développement du nucléole, paraissent significatifs d'une activité sécrétrice des cellules du lobe olfactif.

Bien que les inclusions aient une taille supérieure aux granules élémentaires de la neurosécrétion, leurs caractères histologiques pourraient être significatifs d'une activité neurosécrétrice des cellules du lobe olfactif : on trouve parmi les Mollusques d'autres cas d'inclusions de grande taille dans des cellules vraisemblablement neurosécrétrices, un exemple en est fourni par les cellules piriformes du lobe viscéral d'*Ommatostrephes* et d'*Illex* décrites par MARTIN (1966).

L'accumulation du produit de sécrétion s'observe pendant tout le cycle d'évolution naturel de l'animal, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, dans des proportions plus ou moins grandes et qui semblent individuelles. Le processus débute chez les jeunes *Octopus*; je n'ai constaté de diminution nette que chez une femelle au moment de la ponte.

Que devient le produit élaboré ? La localisation d'inclusions dans le cône d'émergence des axones peut suggérer qu'il existe un phénomène de cheminement axonal. Mais si le produit de sécrétion s'écoule le long de l'axone, sa mise en évidence le long de celui-ci et dans le neuropile n'a pas été réalisée. Il ne faut pas perdre de vue que le produit de neurosécrétion peut « ... quitter la cellule après redissolution intracellulaire et non sous une forme figurée » (GABE, 1954, p. 48). La présence de très nombreuses gouttelettes du produit de sécrétion au niveau de la membrane des pyrénophores, particulièrement net chez les femelles mûres, mais que l'on observe également chez les mâles, l'accumulation à l'extérieur des neurones d'une

substance à caractères identiques au produit décelé dans le cytoplasme des cellules, chez une femelle en train de pondre, laisse supposer que le produit de sécrétion quitterait la cellule en traversant la membrane.

Il n'est pas possible, à la seule lumière de ces observations, de se prononcer sur la destinée ultime du produit de sécrétion. Le développement de l'appareil circulatoire rend plausible l'hypothèse que le produit de sécrétion pourrait être entraîné par le sang. D'autre part, la concentration élevée du produit de sécrétion dans la zone de contact entre le lobe olfactif et la glande optique pourrait être un indice de relations fonctionnelles entre ces deux structures. Déjà les relations anatomiques entre le lobe olfactif et la glande optique sont nombreuses; la glande optique semble bien s'être différenciée à partir de cellules du lobe olfactif; elles ne sont séparées que par une trame conjonctive lâche; les vaisseaux sanguins passent d'une structure dans l'autre et de grands sinus sanguins sont situés dans la partie mitoyenne; enfin le lobe olfactif et la glande optique sont tous deux innervés par des fibres afférentes provenant du même lobe, le lobe basal dorsal. Bien entendu, ceci n'est encore qu'une hypothèse : une connaissance plus approfondie du lobe olfactif serait indispensable.

Seuls, semble-t-il, les résultats obtenus par des cultures associées peuvent permettre de préciser à coup sûr les liens qui existent entre la glande optique et le lobe olfactif.

## LE LOBE VISCÉRAL

Mes premières recherches sur la neurosécrétion dans le cerveau d'*Octopus* ont été faites en relation avec l'étude de la glande optique et ont été axées en premier lieu sur le lobe subvertical et le lobe basal dorsal. En effet BOYCOTT et YOUNG (1956), WELLS (1960) ont montré qu'à ce niveau se situe l'origine du nerf de la glande optique. Ces recherches se sont montrées infructueuses : aucun caractère particulier ne permet de distinguer ces neurones des cellules nerveuses voisines. Tous possèdent un caractère commun : un ou quelques corpuscules sphériques situés dans le cytoplasme, contre la membrane nucléaire ou au contraire le cône d'émergence des axones, qui se colorent bien par la fuchsine-paraldéhyde après oxydation permanganique, légèrement par le bleu d'aniline. Bien que les affinités tinctoriales soient un peu différentes, il semble que l'on puisse homologuer ces corpuscules aux phénomènes d'élaboration neuronale décrits chez les Mammifères et les Poissons tout d'abord (SEITÉ, 1955, 1956) dans le ganglion stellaire d'*Octopus* et de *Sepia* ensuite (SEITÉ et CHAMBOST, 1957).

Par contre l'étude complète du cerveau, vu sous l'angle de la neuro-sécrétion, m'a amenée à fixer mes recherches sur le lobe viscéral, plus précisément les parties ventrale et latéro-postérieures du lobe. Cette région est caractérisée par la présence d'une structure très particulière, la « couche plexiforme » de HALLER (1913), ou « neuropile extracortical » de THORE (1939) désignée par ALEXANDROWICZ (1964-1965) sous le nom de couche centrale du système nerveux de la veine cave.

Cette structure ne constitue pas un lobe distinct, mais coiffe le cortex du lobe viscéral dans ses parties ventrale et latéro-postérieures. L'épaisseur de cette couche n'est pas uniforme, elle est plus grande autour de la zone d'émergence des nerfs viscéraux, s'amincit dans la région postérieure pour s'épaissir à nouveau au-dessus des nerfs palléaux. En fait les limites de la couche du système nerveux de la veine cave avec les cellules ganglionnaires du lobe viscéral ne sont pas toujours nettes, car si la taille de ses éléments permet de les distinguer des grands neurones du lobe viscéral, il est plus difficile de faire une distinction avec les petits neurones. La couche centrale se prolonge en deux troncs ganglionnaires qui accompagnent le nerf viscéral sur une partie de son parcours.

La couche centrale du système nerveux de la veine cave est caractérisée par le grand nombre de ses cellules, toutes de très petite taille et d'aspect uniforme. Ce sont des petits neurones d'environ 12 à 15  $\mu$  de diamètre, leur noyau sphérique ou légèrement allongé mesure de 6 à 8  $\mu$ , le cytoplasme est donc réduit. Les axones n'empruntent généralement pas de direction privilégiée, mais au contraire sont orientés dans plusieurs directions : toutefois ils s'unissent en petits faisceaux qui rejoignent le nerf viscéral avant sa sortie du lobe. La couche ganglionnaire est formée de grands neurones qui voisinent avec des cellules nerveuses identiques à celles du système nerveux de la veine cave.

Le cytoplasme d'une grande partie des cellules de cette région du lobe se colore intensément à la fuchsine-paraldéhyde après une courte oxydation permanganique; il se colore également au bleu alcian et à l'hématoxyline chromique, signe d'une intense activité sécrétrice. On observe sur le parcours des axones, de très fines gouttelettes du produit de sécrétion, mais le trajet sinueux de ces axones rend leur observation difficile. Toutefois ce fait est plus net dans les faisceaux de fibres nerveuses qui se réunissent pour accompagner le nerf viscéral. Dans certaines cellules, la densité du produit de sécrétion est moins grande et on observe alors de très fines granulations dans tout le cytoplasme et le cône d'émergence de l'axone. Enfin d'autres cellules ne se colorent pas (Pl. IV, a).

Mes observations ont porté sur des *Octopus* de poids très différents, mâles et femelles. Elles ont été faites en grande partie sur des animaux capturés au cours des mois d'hiver, mais j'ai observé

les mêmes caractères chez une femelle au moment de la ponte au mois d'août (Pl. IV, b-e).

Chez les jeunes *Octopus*, de 1,5 g à 2 g, l'activité sécrétrice existe déjà dans certains neurones de cette région. De même, elle existe, bien que moins nette, dans quelques cellules du tronc ganglionnaire accompagnant le nerf viscéral. En outre on observe des épaisissements locaux des axones (ceux-ci sont extrêmement ténus) mis en évidence par la fuchsine-paraldéhyde, qui laissent supposer qu'il existe déjà un écoulement du produit d'élaboration (Pl. IV, c-d).

Par contre, chez les embryons et les larves, je n'ai pas pu mettre en évidence de produit de sécrétion dans les cellules du lobe viscéral. Des résultats négatifs ont été obtenus également chez un *Octopus* dans les toutes premières phases de vie benthique (animal de 0,4 g). Toutefois on observe, après coloration à la fuchsine-paraldéhyde une légère teinte violacée du cytoplasme de certains neurones du lobe viscéral.

Enfin chez un *Octopus* mourant, maintenu deux jours dans un bac obscur, j'ai observé dans le lobe viscéral une décharge importante du produit de sécrétion que l'on retrouve en gouttelettes très nombreuses, formant parfois de véritables chapelets le long des axones (Pl. V, a-b). Il n'est pas impossible que les cellules sécrétrices puissent se décharger très rapidement à la suite d'un stress.

#### DISCUSSION.

Les données recueillies dans ce travail, la réaction positive de très nombreuses cellules situées dans les parties latéro-postérieures et ventrale du lobe viscéral d'*Octopus* à la fuchsine-paraldéhyde, l'observation de l'écoulement d'un produit de sécrétion le long des axones dans les faisceaux de fibres se dirigeant vers le nerf viscéral, l'accumulation de ce produit au niveau de la section du nerf, sont tous des signes d'un processus neurosécréteur. L'existence chez de très jeunes spécimens de ces mêmes caractères rend très improbable l'idée qu'il pourrait s'agir là de la mise en évidence de pigments, hypothèse qui d'ailleurs ne peut être maintenue puisqu'on observe des phénomènes d'écoulement axonaux. Il s'agirait donc bien là de cellules neurosécrétrices.

Je n'ai pas suivi la destinée ultime du produit de neurosécrétion, seuls le cerveau et une très courte partie du nerf viscéral et du tronc ganglionnaire qui l'accompagnent ont été étudiés. Une partie des cellules fuchsinophiles sont indiscutablement situées dans la couche centrale du système nerveux de la veine cave. Pour d'autres, situées

plus profondément dans la couche ganglionnaire, il est plus difficile de se prononcer, mais leurs caractères sont identiques aux premiers. On est en droit de penser qu'elles font partie de ce système.

ALEXANDROWICZ a montré que les fibres axonales des cellules du système nerveux de la veine cave se terminent en un neuropile dense dans l'endothélium de la veine cave. Il est permis de penser que le produit de neurosécrétion passe dans le sang au niveau de la veine cave. D'ailleurs s'il n'a pas vu de produit de sécrétion dans les périkaryons, ni de cheminement axonal, ALEXANDROWICZ a observé des granulations fuchsinophiles très fines dans les mailles du réseau nerveux de l'endothélium de la veine cave, caractère qui l'a amené à parler de « système neurosécréteur de la veine cave ». Pour lui, l'absence du produit de sécrétion dans les périkaryons pourrait s'expliquer par une élaboration du produit de sécrétion au niveau des terminaisons axonales. Il semble aujourd'hui, que pour une part au moins, sinon pour sa totalité, l'élaboration du produit de neurosécrétion ait lieu dans le corps cellulaire lui-même.

Peut-on homologuer ces cellules neurosécrétrices du lobe viscéral d'*Octopus* avec les cellules sécrétrices piriformes, décrites par MARTIN (1966) dans la couche du système nerveux de la veine cave chez *Illex* et *Ommatostrephes* ? Bien que l'aspect des cellules sécrétrices d'*Illex* et *Ommatostrephes* soit différent de celui des cellules neurosécrétrices d'*Octopus*, la mise en évidence chez ces trois espèces d'une activité sécrétrice localisée dans la même région du lobe viscéral du cerveau plaide en faveur de cette homologie. Seule la démonstration d'une fonction semblable du produit de sécrétion chez ces trois espèces sera l'assurance d'une homologie vraie.

Rien dans ces recherches ne permet de préciser le rôle du produit de neurosécrétion des cellules du lobe viscéral d'*Octopus*. Des cellules présentant une activité sécrétrice s'observent à tous les âges chez l'animal menant une vie benthique; à aucun moment je n'ai constaté chez des animaux normaux, de décharge spectaculaire du produit de sécrétion. Il semble que l'écoulement du produit de sécrétion soit un phénomène régulier. Des recherches expérimentales sont actuellement en cours, qui nous apporteront peut-être une vue plus fonctionnelle des phénomènes.

L'activité sécrétrice des cellules du lobe viscéral des *Octopus* se manifeste, semble-t-il, tout au long de la vie : il est surprenant que sa mise en évidence n'aie pas été faite plus tôt. J'ai moi-même longtemps et vainement cherché dans le cerveau des manifestations d'une activité neurosécrétrice. Ce n'est que chez des animaux capturés à la ligne ou maintenus longtemps en aquarium, tués par décapitation et disséqués très rapidement, qu'on l'observe. Chez des animaux qui ont souffert lors de leur capture ou qui ont subi une

anesthésie prolongée, on n'observe plus que quelques rares inclusions non significatives dans les cellules du lobe viscéral. Des décharges et un écoulement rapide du produit de sécrétion sont certainement provoqués par des stress. Les nombreuses images d'écoulement que j'ai obtenues chez un animal mourant en sont la confirmation.

### CONCLUSION

Les résultats rapportés dans ce travail ne constituent encore qu'une approche aux problèmes de l'endocrinologie et de la neuroendocrinologie chez les Céphalopodes. La mise en évidence d'une activité sécrétrice des cellules des glandes optiques d'*Octopus* est une confirmation de la fonction endocrine attribuée à ces structures. Mais les processus d'élaboration hormonale et de décharge sont encore assez obscurs. Le mode d'action de l'hormone ou des hormones élaborées par la glande sur le développement du tractus génital et la maturation sexuelle réclame une étude approfondie. D'autre part les relations existant entre le système nerveux et la glande optique sont connues, depuis les travaux de BOYCOTT et YOUNG, 1956, et de WELLS et WELLS, 1959, du moins en ce qui concerne l'innervation. Le rôle inhibiteur, total ou partiel, du nerf de la glande optique a été démontré. Mais la mise en évidence d'une activité très probablement sécrétrice des neurones du lobe olfactif suggère que l'activité de la glande optique pourrait être soumise à un contrôle humoral par le système nerveux. Ce n'est là encore qu'une hypothèse qui demande à être vérifiée.

Des cellules neurosécrétrices authentiques existent dans le lobe viscéral des *Octopus*, mais les données histophysiologiques ne constituent pas une base suffisante à une interprétation physiologique de cette neurosécrétion. Des recherches d'ordre expérimental pourront seules fournir des précisions quant au mode d'action des hormones élaborées.

Ainsi un vaste champ d'investigation est ouvert aux recherches. Mais on ne doit pas se leurrer sur les difficultés qu'on y rencontrera. Les difficultés techniques, tout d'abord, dans l'expérimentation chez les Céphalopodes, sont très réelles. Des difficultés dans l'interprétation des données également; en effet les Céphalopodes sont parmi les plus évolués des Invertébrés, leur système nerveux est très complexe et atteint un haut niveau d'intégration. Il faut s'attendre à ce qu'il existe entre les processus physiologiques des inter-

actions comparables à celles que l'on connaît chez les Vertébrés. Or la physiologie de ce groupe est encore assez mal connue.

D'autre part le manque d'information sur l'action des facteurs externes, rend les difficultés plus considérables encore. Une étude dans différents domaines morphologique, physiologique, écologique, biochimique, est nécessaire à la compréhension des phénomènes.

## RÉSUMÉ

Des recherches sur l'activité sécrétrice ou neurosécrétrice de certaines structures du cerveau ont été faites chez le Céphalopode *Octopus vulgaris*.

Les *glandes optiques* sont deux petites formations sessiles situées à l'extrémité aborale du lobe olfactif, au niveau du tractus optique. Les glandes se caractérisent par une augmentation de la taille des cellules, noyaux et cytoplasme au cours de la maturation sexuelle. On observe alors la présence de produits de sécrétion dans le cytoplasme et les prolongements cytoplasmiques des cellules. Il ne semble pas y avoir de mise en réserve des produits de sécrétion.

Les glandes optiques n'existent pas chez l'embryon et chez la larve, elles apparaissent chez le très jeune *Octopus*, leur origine est nerveuse, elles se différencieraient à partir de cellules du lobe olfactif.

Les *lobes olfactifs* sont situés sur le tractus optique, du côté dorsal et médian. Mais leur différenciation semble s'effectuer à partir de cellules médullaires du lobe optique. Le cytoplasme des neurones du lobe olfactif est caractérisé par une accumulation d'inclusions fuchsinophiles de grande taille ( $1\ \mu$  environ), au cours de la croissance et de la maturation sexuelle. Une diminution très nette du nombre des inclusions a été observée chez une femelle au moment de la ponte, en même temps qu'une substance à affinités tinctoriales identiques aux inclusions s'observait dans les espaces intercellulaires. L'hypothèse de relations possibles entre le lobe olfactif et la glande optique est discutée.

Des neurones neurosécréteurs ont été mis en évidence dans les régions ventrale et latéro-postérieures du *lobe viscéral*. Leur homologie avec les cellules de la couche ventrale du système nerveux de la veine cave est discutée. L'activité neurosécrétrice se décèle déjà chez les très jeunes *Octopus*; on l'observe dans les deux sexes.

### SUMMARY

The secretory and neurosecretory activity of some structures of the brain has been investigated in the Cephalopod *Octopus vulgaris*.

The *optic glands* are two small sessile formations lying at the aboral end of the olfactory lobe, on a level with the optic tract. They are characterized by an increase of the size of cells, nuclei and cytoplasm during sexual maturation. At that time, products of secretion are present in the cytoplasm and the cytoplasmic processes of the cells. It does not look as if products of secretion were put in reserve.

The optic glands do not exist in embryo and larva; they appear in the very young *Octopus*, and have a nervous origin; they possibly develop from cells of the olfactory lobe.

The *olfactory lobes* lay on the optic tract, on median and dorsal side. Their differentiation seem to take place from medullar cells of the optic lobe. The cytoplasm of the olfactory lobe neurons is characterized by an accumulation of large size (about  $1\mu$ ) fuchsinophilic inclusions during growth and sexual maturation. A very sharp decrease of their number has been observed in a female during laying; at the same time, a substance with similar tinctorial affinities as the inclusions was present in the intercellular spaces. The hypothesis of possible relations between the olfactory lobe and the optic gland is discussed.

Neurosecretory neurons have been discovered in the ventral and postero-lateral areas of the *visceral lobe*. Their homology with the cells of the ventral layer of the nervous system of the vena cava is discussed. The neurosecretory activity is already present in very young *Octopus*, in both males and females.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die sekretorische oder neurosekretorische Aktivität gewisser Hirnstrukturen ist beim Tintenfisch, *Octopus vulgaris*, untersucht worden.

Die optischen Drüsen sind zwei kleine ungestielte Gebilde, die auf der Höhe des tractus opticus am aboralen Ende des lobus olfactorius liegen. Während der Entwicklung der Gonaden zeichnen

sich diese Drüsen durch eine Vergrößerung des Zellvolumens, und zwar der Kerne wie des Cytoplasmas, aus. Gleichzeitig treten im Cytoplasma und in den Zellfortsätzen Sekretionsprodukte auf; diese werden offensichtlich nicht in der Drüse zurückgehalten.

Die Embryonen und die Larven haben noch keine optischen Drüsen. Diese erscheinen erst bei den sehr jungen benthischen Tieren. Ihr Ursprung ist nervös, sie entstehen aus Zellen des lobus olfactorius.

Die olfaktorischen Lobi liegen dorsal und median auf dem tractus opticus. Sie scheinen sich aus Markzellen des lobus opticus zu differenzieren. Während des Wachstums des Tieres und der Bildung der Geschlechtsprodukte findet man in Cytoplasma der Nervenzellen des lobus olfactorius Anhäufungen von grossen (ungefähr  $1 \mu$ ), fuchsinophilen Einschlüssen. Bei einem Weibchen konnte während der Eiablage eine beträchtliche Abnahme der Anzahl dieser Einschlüsse festgestellt werden. Gleichzeitig wurde in den Zwischenzellräumen eine Substanz mit den Färbbeeigenschaften der Einschlüsse beobachtet. Die möglichen Beziehungen zwischen dem lobus olfactorius und der optischen Drüse werden besprochen.

Neurosekretorische Neurone sind im Viscerallappen, ventral und in den seitlichen hinteren Teilen gefunden worden. Die Homologie dieser Neurone mit den Zellen der ventralen Schicht des Nervensystems der vena cava wird diskutiert. Neurosekretion im Viscerallappen kommt schon bei den ganz jungen Tieren vor; sie wurde bei beiden Geschlechtern gefunden.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDROWICZ, J. S., 1964. The neurosecretory system of the vena cava in Cephalopoda. I. *Eledone cirrosa*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 44: 111-132.
- ALEXANDROWICZ, J. S., 1965. The neurosecretory system of the vena cava in Cephalopoda. II. *Sepia officinalis* and *Octopus vulgaris*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 45: 209-228.
- BASSOT, J. M. et M. GABE, 1966. Caractères histologiques généraux des centres nerveux du Nautilé. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sc., Paris*, 263: 1248-1251.
- BJÖRKMAN, N., 1963. On the ultrastructure of the optic gland in *Octopus*. *J. Ultrastruct. Res.*, 8: 195.
- BOYCOTT, B. B. and J. Z. YOUNG, 1956. The subpedunculate body and nerve and other organs associated with the optic tract of cephalopods. In: *Bertil Hanström: Zoological Papers in Honour of his Sixtyfifth Birthday, November 20th, 1956*. K. G. Wingstrand (ed.). Zoological Institute, Lund, 76-105.

- BULLOCK, T. H. and G. A. HORRIDGE, 1965. Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. W. H. Freeman (ed.), San Francisco and London. 2 vol.
- DELLE CHIAJE, S., 1828. Memoria sulla storia e notomia degli animali senza Vertebre del regno di Napoli. *Napoli*, 4 : 38-116.
- DELLE CHIAJE, S., 1841. Descrizione e notomia degli animali Invertebrati della Sicilia citeriore. *Napoli*, 1 : 63.
- CAZAL, P. et D. BOGORAZE, 1944. La glande épistellaire du Poulpe, organe neuricrine. *Arch. Zool. exp. gén.*, 84 : 10-22.
- CAZAL, P. et D. BOGORAZE, 1949. Les glandes endocrines des Céphalopodes. *Année biol.*, 25 : 225-238.
- GABE, M., 1954. La neurosécrétion chez les Invertébrés. *Année biol.*, 30 : 5-62.
- HALLER, B., 1913. Die Intelligenzsphären des Molluskengehirns. *Arch. mikr. Anat.*, 81 : 233-322.
- JATTA, G., 1887a. Sopra il così detto ganglio olfattivo dei Cefalopodi. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, 1 : 30-33.
- JATTA, G., 1887b. La vera origine del nervo olfattivo nei Cefalopodi. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, 1 : 92-93.
- MANGOLD-WIRZ, K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu*, suppl. 13.
- MARTIN, R., 1966. Evidence for a secretory phenomenon in the brain of *Illex* and *Ommatostrephes* (Cephalopoda, Architeuthacea). *Z. Zellforsch.*, 73 : 326-334.
- NAEF, A., 1928. Die Cephalopoden. Teil II. Embryologie. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 35.
- NISHIOKA, R. S., I. R. HAGADORN, and H. A. BERN, 1962. Ultrastructure of the epistellar Body of the *Octopus*. *Z. Zellforsch.*, 57 : 406-421.
- NISHIOKA, R. S., I. YASUMASU, A. PACKARD, and H. A. BERN, 1966. Nature of vesicles associated with the nervous system of Cephalopods. *Z. Zellforsch.*, 75 : 301-316.
- SEITÉ, R., 1955. Elaborations figurées dans la cellule ganglionnaire végétative. Contribution à l'étude de la cytophysiologie du neurone. *Arch. Anat. micr.*, 44 : 89-139.
- SÉITÉ, R., 1956. Nouvelles recherches sur les élaborations neuronales : étude du cortex cérébelleux. Contribution à l'histochimie des protéines sulphydrilées. *Arch. Anat. micr.*, 45 : 261-289.
- SEITÉ, R. et G. CHAMBOST, 1967. Elaborations neuronales : observations cytologiques sur le ganglion stellaire et le muscle du manteau de deux Céphalopodes (*Octopus vulgaris* et *Sepia officinalis*). *C.R. Soc. Biol.*, 151 : 1573-1575.
- THORE, S., 1936. Cephalopodenstudien. I. Beiträge zur Kenntnis der sog. weissen Körper nebst Mitteilung über ein neues Organ bei *Octopus vulgaris*. *Kung. fys. Sällsk. Lund Förh.*, 6 : 147-156.
- THORE, S., 1938. Beiträge zur Kenntnis der vergleichenden Anatomie des zentralen Nervensystems der dibranchiaten Cephalopoden. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 17 : 313-506.

- WELLS, M. J., 1960. Optic glands and the ovary of *Octopus*. In : *Cyclical Activity in Endocrine Systems, Symposia of the Zoological Society of London*, number 2, London.
- WELLS, M. J., 1964. Hormonal control of sexual maturity in Cephalopods. *Bull. Nat. Inst. Sci. India*, 27 : 61-77.
- WELLS, M. J., and J. WELLS, 1959. Hormonal control of sexual maturity in *Octopus*. *J. exp. Biol.*, 36 : 1-33.
- YOUNG, J. Z., 1936. The giant nerve fibers and epistellar body of Cephalopods. *Quart. J. micr. Sci.*, 78 : 367-386.

Manuscrit reçu le 25 janvier 1967.

PLANCHE I

a. Vue d'ensemble de la glande optique et du tige optique. Femme au début de la menstruation sexuelle. — 200 x. Glande optique; tige; tige optique; pap.; tige optique.

b. Pénétration du nerf de la glande optique. Mâle jeune. Vue frontale. Hématoxyline chromique phloxine. — 400 x. Nerf de la glande optique; ax.; sans capsule.

c. Cellules de la glande optique. On notera les grands espaces intercellulaires. Les cellules cytoplasmiques contiennent le membrane cellulaire. Femelle de 300 g. P.A.S.

d. Cellule de la glande optique. Corpscules cytoplasmiques. Mâle jeune. Hématoxyline-phloxine.

e. Aspect des cellules d'une glande optique chez une femelle au moment de la ponte. On n'observe plus d'espaces libres entre les cellules. Diamètre 1.5-2.

f. Même coupe à un plus fort grossissement. On notera le peu d'espace libre dans la partie périphérique du cytoplasme.

PLANCHE I

*a.* Vue d'ensemble de la glande optique et du lobe olfactif. Femelle au début de la maturation sexuelle. Coupe longitudinale. P.A.S. — g.o. : glande optique; l.o. : lobe olfactif; l.op. : lobe optique.

*b.* Pénétration du nerf de la glande optique. Mâle mûr. Vue frontale, hématoxyline chromique phloxine. — n.g.o. : nerf de la glande optique; s.s. : sinus sanguin.

*c.* Cellules de la glande optique. On notera les grands espaces intercellulaires, les corpuscules cytoplasmiques contre la membrane cellulaire. Femelle de 300 g. P.A.S.

*d.* Cellule de la glande optique. Corpuscules cytoplasmiques. Mâle mûr. Fuchsine-paraldéhyde.

*e.* Aspect des cellules d'une glande optique chez une femelle au moment de la ponte. On n'observe plus d'espaces vides entre les cellules. Bleu Alcian-P.A.S.

*f.* Même coupe à un plus fort grossissement. On notera le fin réseau situé dans la partie périphérique du cytoplasme.

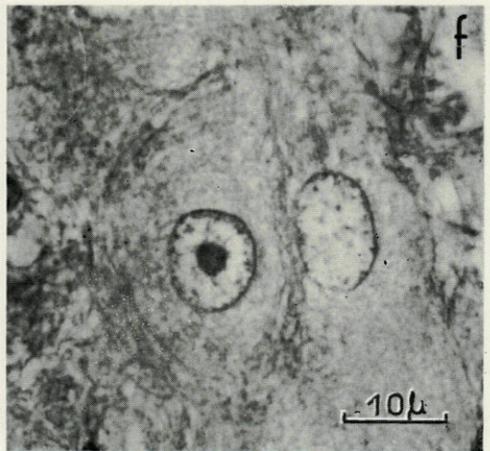
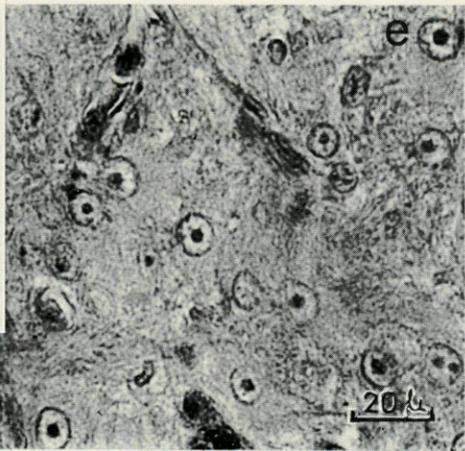
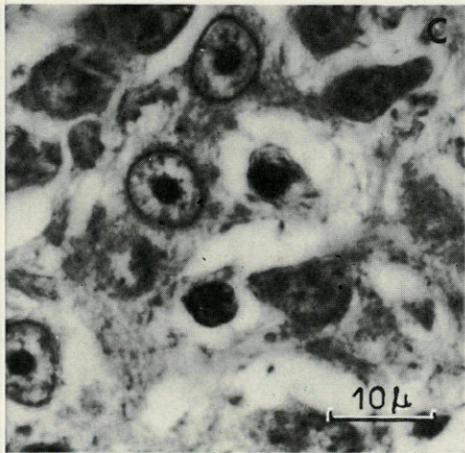
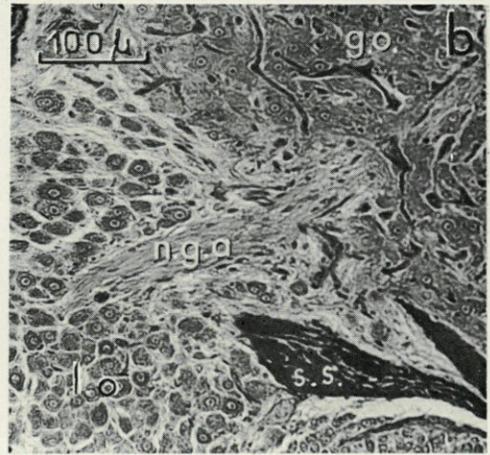
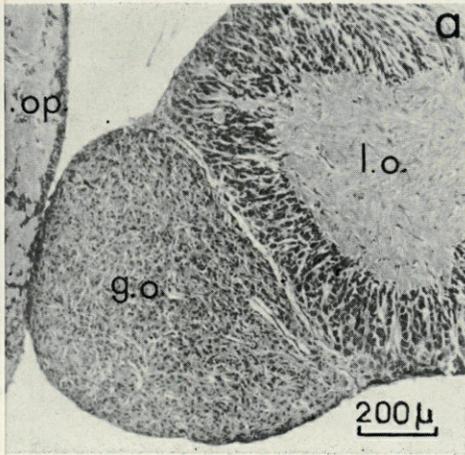


PLANCHE II

*a.* Coupe frontale du lobe olfactif et du lobe pédonculé. Jeune larve. On notera l'épaississement de la couche cellulaire du lobe olfactif dans sa partie distale. Fuchsine-paraldéhyde. — l.b. : lobe basal.

*b.* Glomérules en grappes dans un prolongement cytoplasmique d'une cellule, contre l'endothélium d'un vaisseau (flèche). Femelle au moment de la ponte. Azan.

*c.* Vue frontale au niveau du quart postéro-médian du lobe optique chez un embryon au stade XVIII-XIX de Naef. Fuchsine-paraldéhyde. l.p. : lobe pédonculé; l.v. : lobe viscéral.

*d.* Aspect des cellules d'une glande optique chez une femelle ayant eu une ponte interrompue. On notera les nombreuses vacuoles de résorption. Fuchsine-paraldéhyde.

*e.* Cellules d'une glande optique d'un très jeune *Octopus* (0,3 gramme). On notera la densité du réseau vasculaire et la présence des corpuscules fuchsino-philes (flèches). Fuchsine-paraldéhyde.

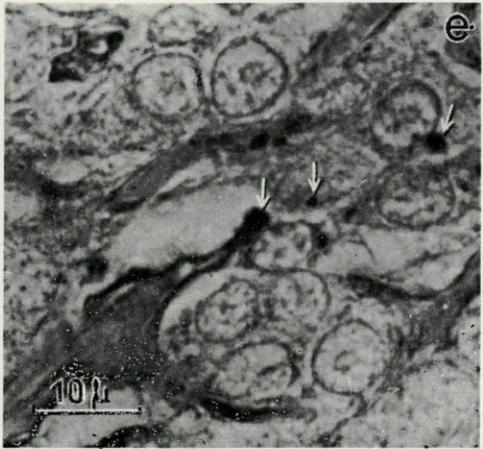
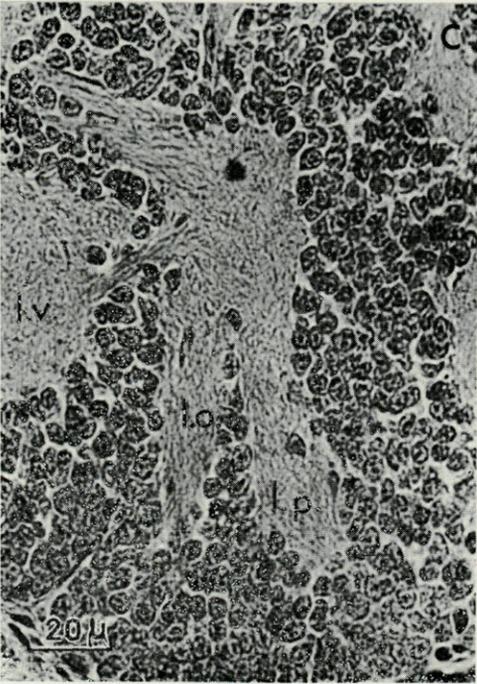
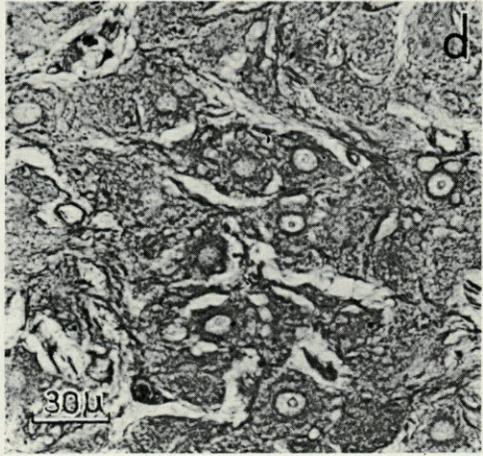
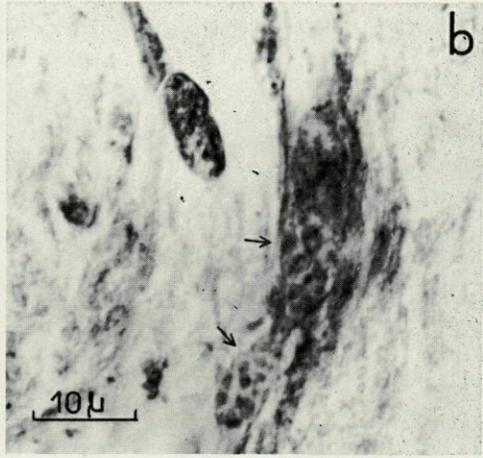
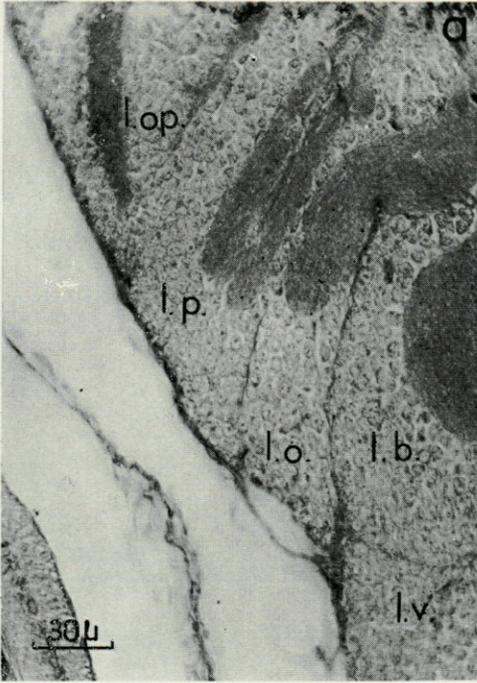


PLANCHE III

*a.* Le lobe olfactif et la glande optique. On notera l'abondance du produit fuchsinophile dans les neurones du lobe olfactif. Mâle mûr. Coupe transversale. Fuchsine-paraldéhyde.

*b.* Neurone du lobe olfactif d'une femelle au moment de la ponte. Quelques rares inclusions de grande taille. Bleu Alcian - P.A.S.

*c.* Neurone du lobe olfactif. On notera l'accumulation des inclusions fuchsinophiles contre le noyau et un corpuscule dans le cône d'émergence de l'axone. Mâle mûr. Fuchsine-paraldéhyde.

*d.* Lobe olfactif et glande optique, chez une femelle au moment de la ponte. La zone de contact entre les deux structures se distingue par son aspect plus sombre (flèches). On notera l'aspect dense du parenchyme de la glande optique et du tissu nerveux. Bleu Alcian - P.A.S.

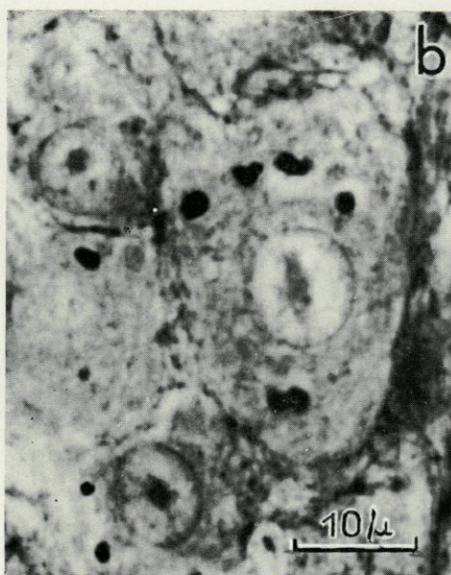
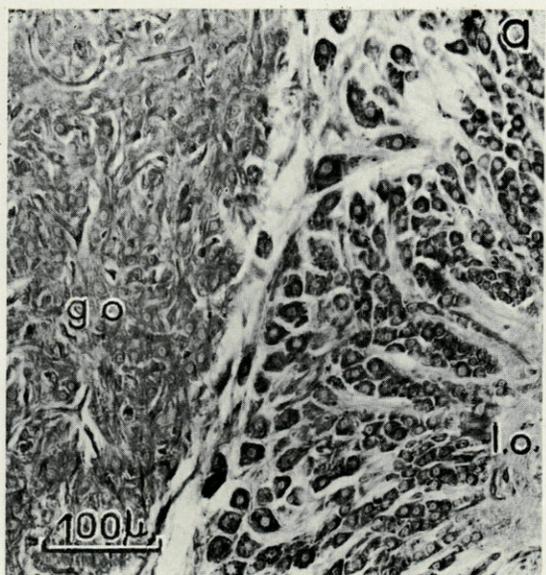


PLANCHE IV

*a.* Neurones du lobe viscéral chez une femelle jeune (162 g). On notera l'abondance du produit de sécrétion dans certains neurones. Fuchsine-paraldéhyde.

*b.* Coupe longitudinale au niveau de la couche centrale du système nerveux de la veine cave chez une femelle au moment de la ponte. On notera le grand nombre des cellules fuchsinophiles. Fuchsine-paraldéhyde.

*c.* Coupe longitudinale du lobe viscéral chez un très jeune *Octopus* (2 g), dans la zone d'émergence du nerf viscéral. On note l'abondance des cellules fuchsinophiles. Fuchsine-paraldéhyde : e.g. : couche ganglionnaire; l.v. : lobe viscéral; n.v. : nerf viscéral;

*d.* Même coupe que dans la figure *c*, vue à un plus fort grossissement.

*e.* Même coupe que dans la figure *b*, vue à un plus fort grossissement.

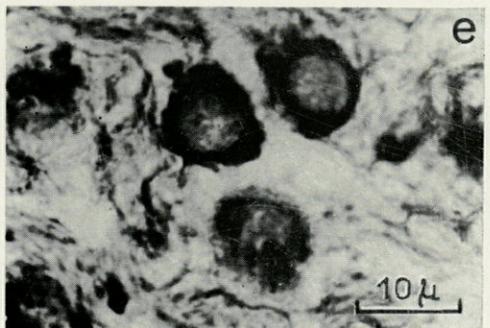
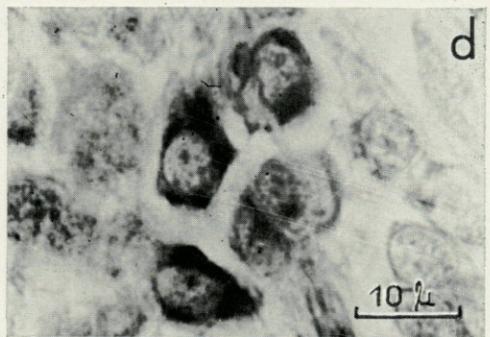
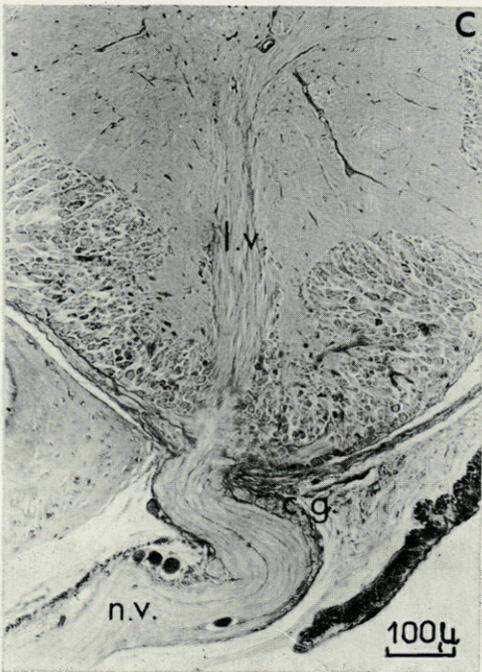
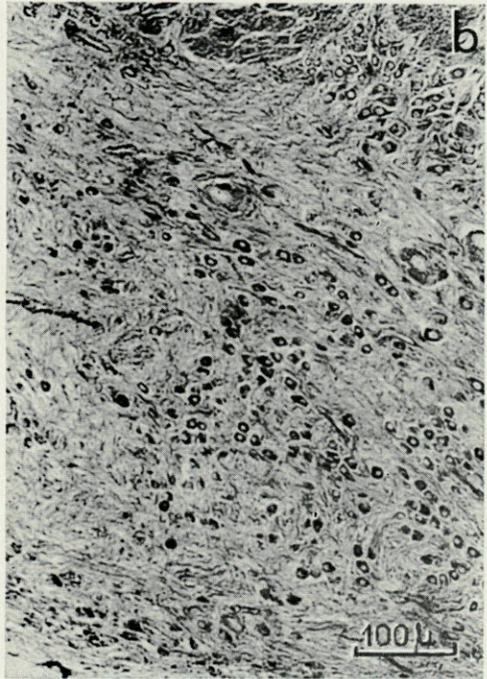
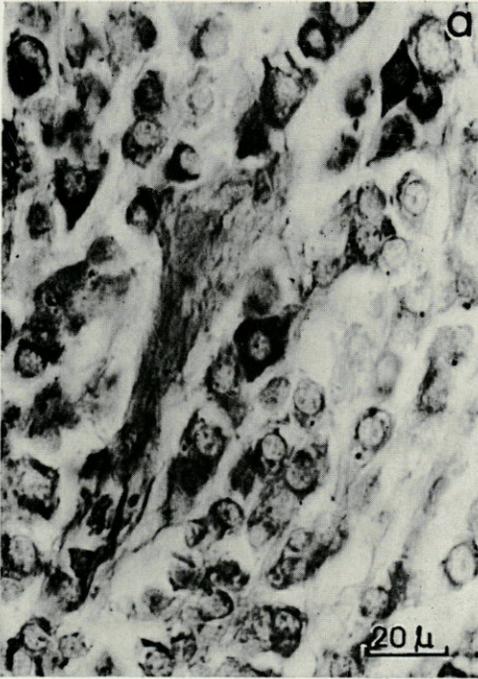
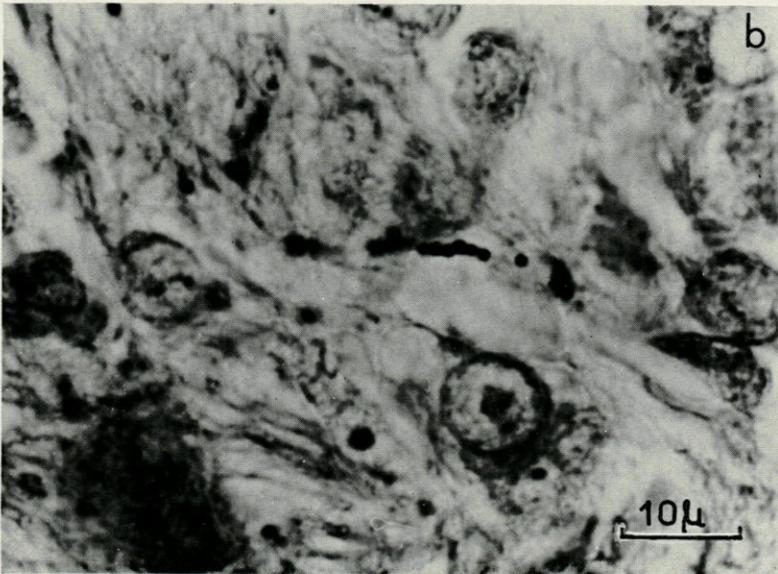
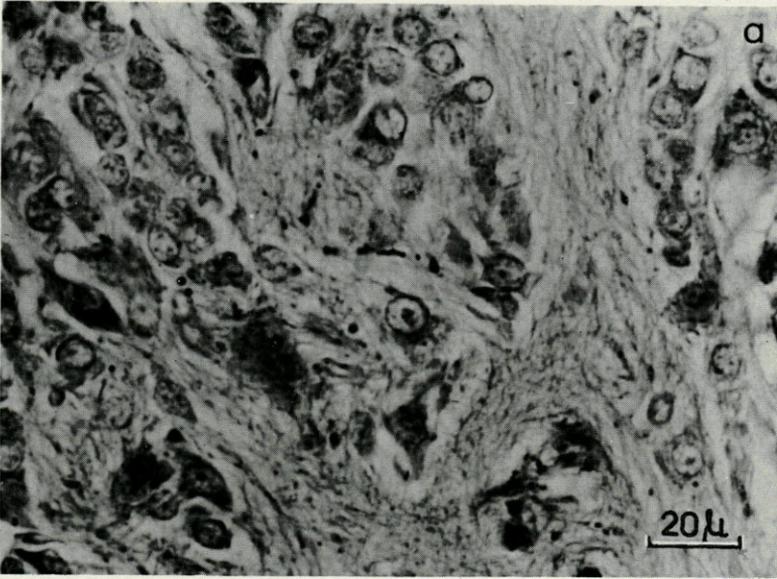
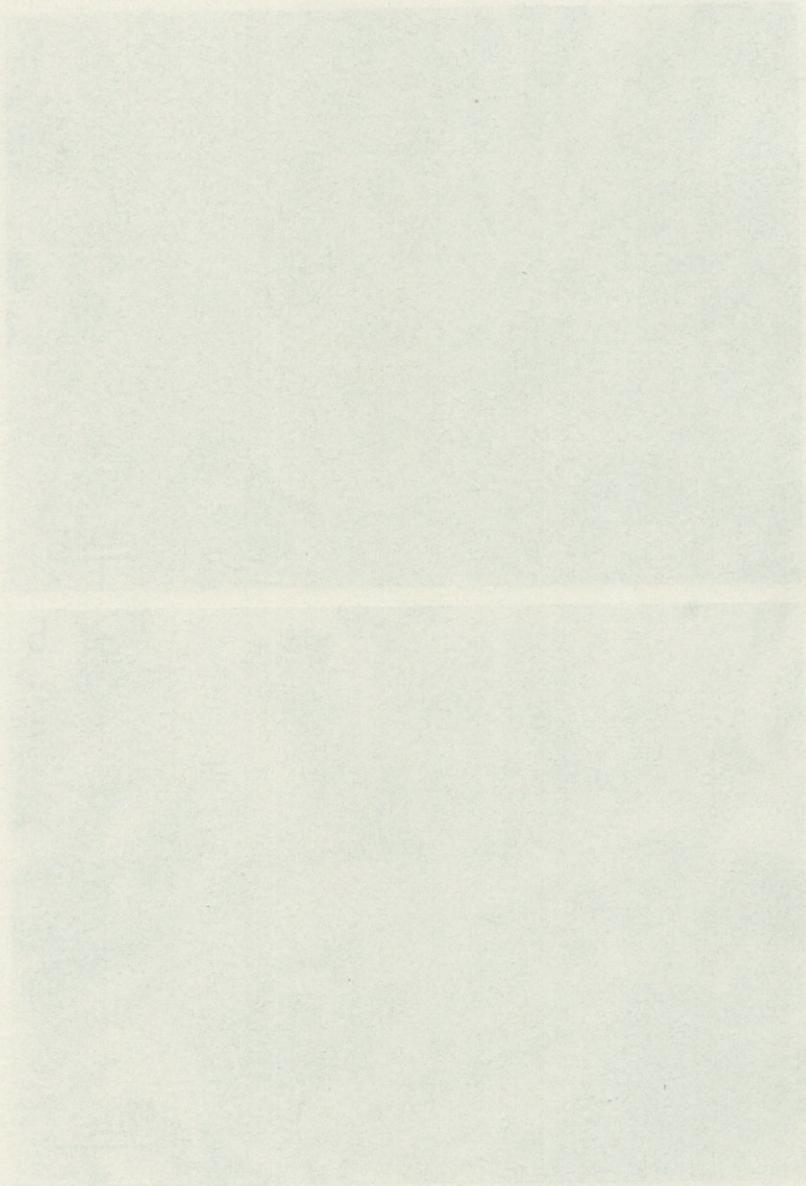


PLANCHE V

*a.* Coupe longitudinale dans le lobe viscéral d'un *Octopus* mourant. On notera les gouttelettes fuchsinophiles dans le neuropile. Fuchsine-paraldéhyde.

*b.* Même coupe, vue à un plus fort grossissement.





GRÉGARINES D'INVERTÉBRÉS MARINS  
DE LA RÉGION DE BANYULS  
IV. QUELQUES EUGRÉGARINES  
DU GENRE *CEPHALOIDOPHORA*  
PARASITES DE CRUSTACÉS AMPHIPODES  
ET DÉCAPODES

par Jean THÉODORIDÈS

*Laboratoire d'Evolution des êtres organisés,  
Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer,  
Station Zoologique, Villefranche-sur-Mer*

SOMMAIRE

Ce travail fait partie d'une série consacrée aux Grégarines d'Invertébrés marins de la région de Banyuls. Parmi les cinq espèces décrites, trois d'entre elles sont nouvelles pour la science. Des remarques biologiques concernant la localisation et le degré d'infestation complètent la partie morphologique.

(1) Pour la liste des *Cephaloidophora* de Crustacés décrites jusqu'à ce jour, on se reportera à celle donnée dans un précédent travail (THÉODORIDÈS, 1962). Aux 16 espèces qui y sont citées, il faut ajouter : *C. chthamalicola* Bogolepova, 1953 (hôte: *Chthamalus challengerii*), *C. setoutiensis* Hoshide, 1958 (hôte: *Orchestia plaensis* Kroyer), *C. punctata* Hoshide, 1958 (hôte: *Amphithoe japonica* (Stebbing), *C. obatakeensis* Hoshide, 1958 (hôte: *Talorchestia* sp.), *C. pagri* (sic pour *paguri*) Hoshide, 1958 (hôtes: *Eupagurus samuelis* Stimpson, *Pagurus* sp.), *C. lata* Hoshide, 1958 et *C. akayedii* Hoshide, 1958 (hôte: *Penaeopsis akayebi* (Rathbun), *C. carpidoi* Ball, 1963 et *C. pinguis* Ball, 1963 (hôte: *Carpilodes rugatus*), *C. petiti* Gobillard, 1964 (hôtes: *Candacia longimana* Claus et *C. aethopica* Dana).

Nous étudierons ici diverses Eugrégarines de Crustacés Amphipodes et Décapodes observées ces dernières années dans la région de Banyuls et appartenant toutes au genre *Cephaloidophora* Mavrodiadi (Famille des *Cephaloidophoridae* Watson Kamm, 1922).

Certaines d'entre elles ont été retrouvées lors d'un récent séjour à Villefranche-sur-mer (Alpes-Maritimes) (mai 1966).

### 1. *CEPHALOIDOPHORA* sp.

Hôte : Amphipode des *Posidonia*, Banyuls, mai 1963.

Nous avons observé des céphalins et sporadins isolés de cette Grégarine. La morphologie des céphalins est variable. Ils sont tantôt allongés, mesurant  $70\ \mu$  de long sur  $30\ \mu$  de large (fig. 1 A), tantôt plus globuleux ( $75\ \mu$  sur  $60\ \mu$  dans la plus grande largeur) (fig. 1 B). L'épimérite se présente comme une capsule plus ou moins aplatie coiffant le protomérite. Le noyau est tantôt sphérique et mesure environ  $10\ \mu$  de diamètre, tantôt ovalaire ( $12\ \mu$  dans son plus grand axe).

Les sporadins mesurent environ  $60\ \mu$  et ceux que nous avons observés étaient des satellites au protomérite légèrement échancré où se loge le deutomérite des primitives (fig. 1 C, D).

### DISCUSSION

Il est difficile de nommer spécifiquement cette espèce dont nous n'avons pas obtenu tout le cycle. Elle semble différente des *Cephaloidophora* déjà signalées chez des Amphipodes.

Nous espérons retrouver cette Grégarine dont l'hôte n'a pu être déterminé par suite du mauvais état des exemplaires disséqués.

### 2. *CEPHALOIDOPHORA* GAMMARI

(Von Frantzius-Siebold, 1848)

Hôte : *Gammarus pulex* L. Port-la-Nouvelle (Aude), mai 1963.

La nomenclature de cette espèce a subi un grand nombre de vicissitudes dont nous donnerons ici un bref aperçu.

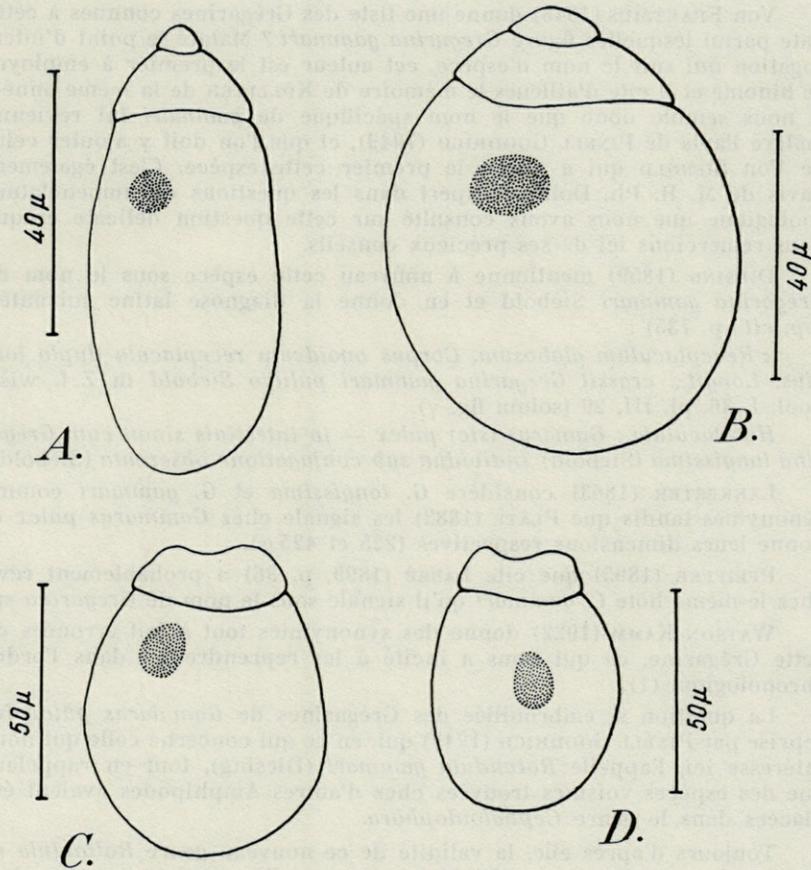


FIG. 1. — *Cephaloidophora* sp. A, B : céphalins, C, D : sporadins.

Cette Grégarine fut mentionnée pour la première fois par Von SIEBOLD (in KÖLLIKER, 1848) qui l'avait observée chez *Gammarus pulex* (tube digestif) en compagnie de *Gregarina longissima* V. Sieb. (= *Heliospora longissima* (Sieb.) Pixell Goodrich, 1949).

KÖLLIKER écrit textuellement (*op. cit.*, p. 35) :

« Neben dieser Gregarine (*G. longissima*) fand v. SIEBOLD in *Gammarus pulex* noch eine andere Form..., von der es Zweifelhaft bleibt, ob sie als Entwicklungsform zur der *Gr. longissima* zu rechnen ist oder nicht. »

Et dans la planche III, fig. 28 de son mémoire, il figure une association caractéristique de *C. gammari* avec la légende suivante (*op. cit.*, p. 37) : « Kleine Individuen, die neben den grösseren vorkommen, vielleicht eine andere Art ».

VON FRANTZIUS (1848) donne une liste des Grégarines connues à cette date parmi lesquelles figure *Gregarina gammari*? Malgré le point d'interrogation qui suit le nom d'espèce, cet auteur est le premier à employer ce binome et il cite d'ailleurs le mémoire de KÖLLIKER de la même année. Il nous semble donc que le nom spécifique de *gammari* lui revienne malgré l'avis de PIXELL GOODRICH (1949), et que l'on doit y ajouter celui de VON SIEBOLD qui a décrit le premier cette espèce. C'est également l'avis de M. R. Ph. Dollfus, expert dans les questions de nomenclature zoologique que nous avons consulté sur cette question délicate et que nous remercions ici de ses précieux conseils.

DIESING (1859) mentionne à nouveau cette espèce sous le nom de *Gregarina gammari* Siebold et en donne la diagnose latine suivante : (op. cit., p. 735) :

« *Receptaculum globosum. Corpus ovoideum receptaculo duplo longius. Longit... crassit Gregarina gammari pulicio Siebold in Z. f. wiss. Zool. I, 36, pl. III, 29 (solum fig. γ).*

*Habitaculum : Gamarus (sic) pulex — in intestinis simul cum Gregarina longissima (Siebold) Individua sub conjugatione observata (Siebold).*

LANKESTER (1863) considère *G. longissima* et *G. gammari* comme synonymes tandis que PLATE (1883) les signale chez *Gammarus pulex* et donne leurs dimensions respectives (225 et 425 μ).

PFEIFFER (1895) que cite LABBÉ (1899, p. 36) a probablement revu chez le même hôte *C. gammari* qu'il signale sous le nom de *Gregarina* sp.

WATSON KAMM (1922) donne des synonymies tout à fait erronées de cette Grégarine, ce qui nous a incité à les reprendre ici dans l'ordre chronologique (1).

La question si embrouillée des Grégarines de *Gammarus pulex* fut reprise par PIXELL GOODRICH (1949) qui, en ce qui concerne celle qui nous intéresse ici, l'appelle *Rotundula gammari* (Diesing), tout en rappelant que des espèces voisines trouvées chez d'autres Amphipodes avaient été placées dans le genre *Cephaloidophora*.

Toujours d'après elle, la validité de ce nouveau genre *Rotundula* se justifierait par ses spores sphériques alors qu'elles seraient ovoïdes chez *Cephaloidophora*.

Il n'en est en fait rien et il suffit de se reporter au travail de LÉGER et DUBOSCQ (1911) qui sont les seuls auteurs à avoir correctement observé et figuré le kyste et les spores d'une *Cephaloidophora* en l'occurrence *C. maculata*, qui sont, selon eux, « sphériques ou subsphériques ».

Par ailleurs, PIXELL GOODRICH prétendait que le soi-disant genre *Rotundula* se distinguerait de *Cephaloidophora* par l'existence de jeunes stades larvaires dans la lumière intestinale.

(1) WATSON KAMM mentionne par exemple le mémoire de VON SIEBOLD (1839) comme le premier où est mentionné cette grégarine, alors qu'il ne concerne que des espèces parasites d'insectes. PIXELL GOODRICH (1949) avait déjà relevé cette erreur. Notons que LABBÉ (1899, p. 8) commet la même erreur pour ce qui est de *G. longissima* qui a été décrite en fait par VON SIEBOLD (in KÖLLIKER, 1848).

Comme l'a montré NARASIMHAMURTI (1964) ceux-ci dans le cas de la Grégarine des *Gammarus* sont bel et bien intracellulaires. Le même auteur est donc très sceptique quant à la validité du genre *Rotundula* que nous considérons pour notre part comme synonyme de *Cephaloidophora*.

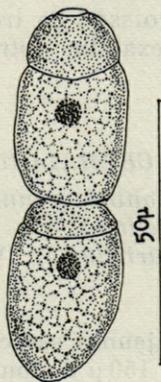
Les associations observées chez *Gammarus pulex* de Port-la-Nouvelle (eau saumâtre) répondent tout à fait aux descriptions et figures des auteurs précédents.

Les sporadins de forme ovoïde mesurent de 40 à 45  $\mu$ . Il s'agit là de jeunes individus, car ils peuvent chez cette espèce atteindre 80  $\mu$ .

Cette Grégarine avait déjà été trouvée en France par R. POISSON (1921b) qui l'avait correctement placée dans le genre *Cephaloidophora*. Le même auteur décrit la même année (1921a) une espèce voisine parasite de *Echinogammarus berilloni* sous le nom de *C. echinogammari*.

Plus récemment, TUZET et ORMIÈRES (1956) ont retrouvé *C. gammari* chez son hôte typique : *Gammarus pulex* L. aux environs de Sète (Hérault) et GEUS (1967) la signale chez *Gammarus roeseli* du Lac d'Ohrid (Yougoslavie).

FIG. 2. — *Cephaloidophora poissoni* n. sp.  
Association.



### 3. CEPHALOIDOPHORA POISSONI n. sp.

Hôtes : *Alpheus ruber* H. M. Edw.

[= *A. glaber* (Olivi)] et *Alpheus dentipes* Guérin, Banyuls, mai 1963.

Chez le premier de ces hôtes, les individus associés (fig. 2) sont de taille très petite : le primite mesure environ 35  $\mu$  de long et le

satellite 30  $\mu$ . La largeur moyenne des deutomérites est d'environ 20  $\mu$ . Le primite porte à sa partie antérieure une mince capsule hyaline qui représente l'épimérite ou sa cicatrice.

L'entocyte des protomérites est finement ponctué, tandis que celui des deutomérites est réticulé.

Dans une association observée chez le second hôte, le primite et le satellite mesurent chacun 100  $\mu$  de long sur 20 à 25  $\mu$  de largeur; on retrouve également ici un entocyte réticulé uniformément dans le protomérite et le deutomérite. Il s'agit certainement de la même espèce à un stade de développement ultérieur.

Les noyaux sphériques ont un diamètre variant de 5  $\mu$  à 7,5  $\mu$ .

#### DISCUSSION.

Cette espèce se distingue des autres *Cephaloidophora* déjà décrites : 1) par ses dimensions relativement réduites; 2) par l'aspect réticulé de l'endocyte; 3) par ses hôtes qui appartiennent à un genre de Décapodes *Natantia* de la famille des *Alpheidae* où seule a été décrite *Cephaloidophora duboscqui* par POISSON (1924) dont la morphologie est très différente.

Nous considérons donc cette espèce comme inédite et la dédions au Prof. R. POISSON en très respectueux hommage et en le remerciant d'avoir examiné notre matériel relatif à cette Grégarine.

#### 4. CEPHALOIDOPHORA GUINOTAE n. sp.

Hôtes : *Xantho granulicarpus* Forest, Banyuls, juin 1963;  
*Pilumnus hirtellus* L. var. *spinifer* Milne-Edw., Banyuls, mars 1965.  
*P. hirtellus* L., Villefranche-sur-Mer, mai 1966.

Les plus jeunes associations observées (fig. 3 A) comprennent un primite de 150  $\mu$  de longueur et un satellite de 120  $\mu$ .

Dans des associations plus âgées, le primite peut atteindre une longueur de 200  $\mu$  (valeurs intermédiaires : 150, 175, 180  $\mu$ ) et le satellite est en général plus petit (de 100 à 180  $\mu$ ) (fig. 3 B).

Cette espèce possède certaines caractéristiques morphologiques assez constantes : le protomérite du primite a parfois une forme ovalaire et présente dans sa partie antérieure une strie épicytaire ondulée (fig. 3 A, C). Par ailleurs, par suite d'une rétraction lors de la fixation, l'entocyte du deutomérite avance parfois en une sorte de languette dans le protomérite (fig. 3 C).

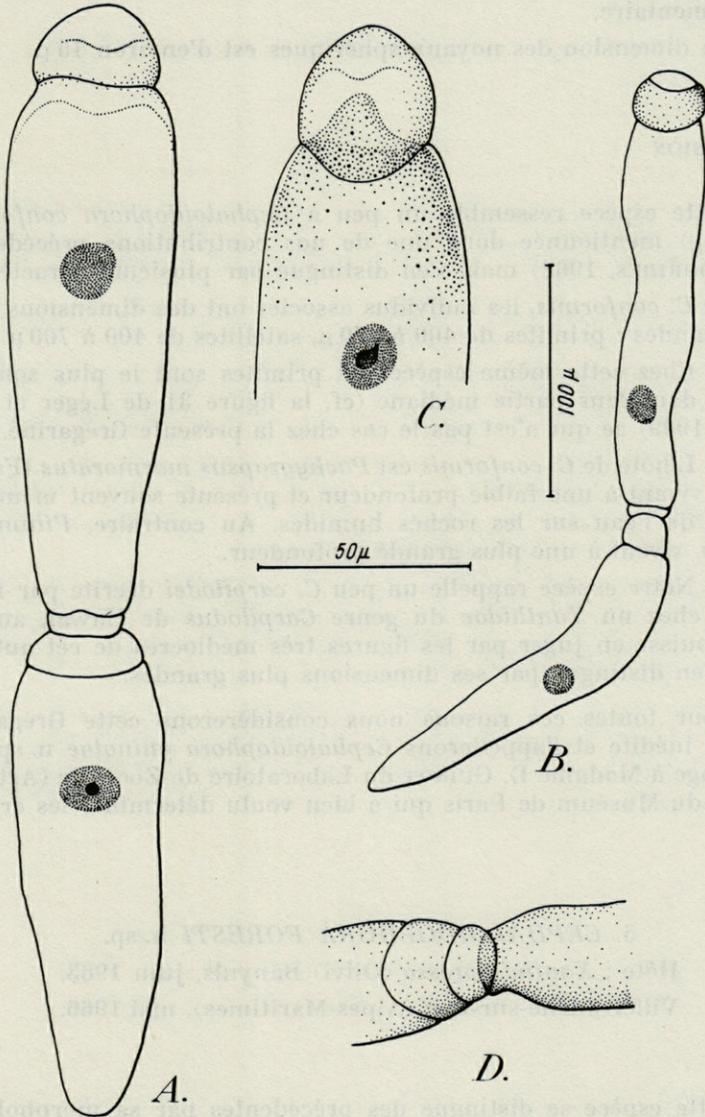


FIG. 3. — *Cephaloidophora guinotae* n. sp. A, B, associations. C : détail de la région antérieure du primitive. D : détail de la jonction primitive-satellite. (Trait d'échelle commun pour A, C, D.)

Une même rétraction s'observe dans le protomérite du satellite (fig. 3 A, D) dont l'épicyte distendu semble constituer un segment supplémentaire.

La dimension des noyaux sphériques est d'environ 15  $\mu$ .

#### DISCUSSION

Cette espèce ressemble un peu à *Cephaloidophora conformis* (Diesing) mentionnée dans une de nos contributions précédentes (THÉODORIDÈS, 1962) mais s'en distingue par plusieurs caractères : 1) chez *C. conformis*, les individus associés ont des dimensions bien plus grandes : primitives de 400 à 470  $\mu$ , satellites de 400 à 700  $\mu$ .

2) Chez cette même espèce, les primitives sont le plus souvent élargis dans leur partie médiane (cf. la figure 31 de Léger et Duboscq, 1909) ce qui n'est pas le cas chez la présente Grégarine.

3) L'hôte de *C. conformis* est *Pachygrapsus marmoratus* (Fabr.) espèce vivant à une faible profondeur et présente souvent même en dehors de l'eau sur les roches humides. Au contraire, *Pilumnus*, *Xantho*, vivent à une plus grande profondeur.

4) Notre espèce rappelle un peu *C. carpilodei* décrite par BALL (1963) chez un *Xanthidae* du genre *Carpilodus* de Hawaï, autant qu'on puisse en juger par les figures très médiocres de cet auteur, mais s'en distingue par ses dimensions plus grandes.

Pour toutes ces raisons nous considérerons cette Grégarine comme inédite et l'appellerons *Cephaloidophora guinotae* n. sp. en hommage à Madame D. GUINOT du Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum de Paris qui a bien voulu déterminer les crabes hôtes.

#### 5. *CEPHALOIDOPHORA FORESTI* n. sp.

Hôte : *Xantho poressa* (Olivi) Banyuls, juin 1963,

Villefranche-sur-mer (Alpes-Maritimes), mai 1966.

Cette espèce se distingue des précédentes par sa morphologie très caractéristique.

Les individus associés ont en général une forme assez massive et trapue. Dans certaines associations (fig. 4 A) le satellite est beaucoup plus petit que le primitive.

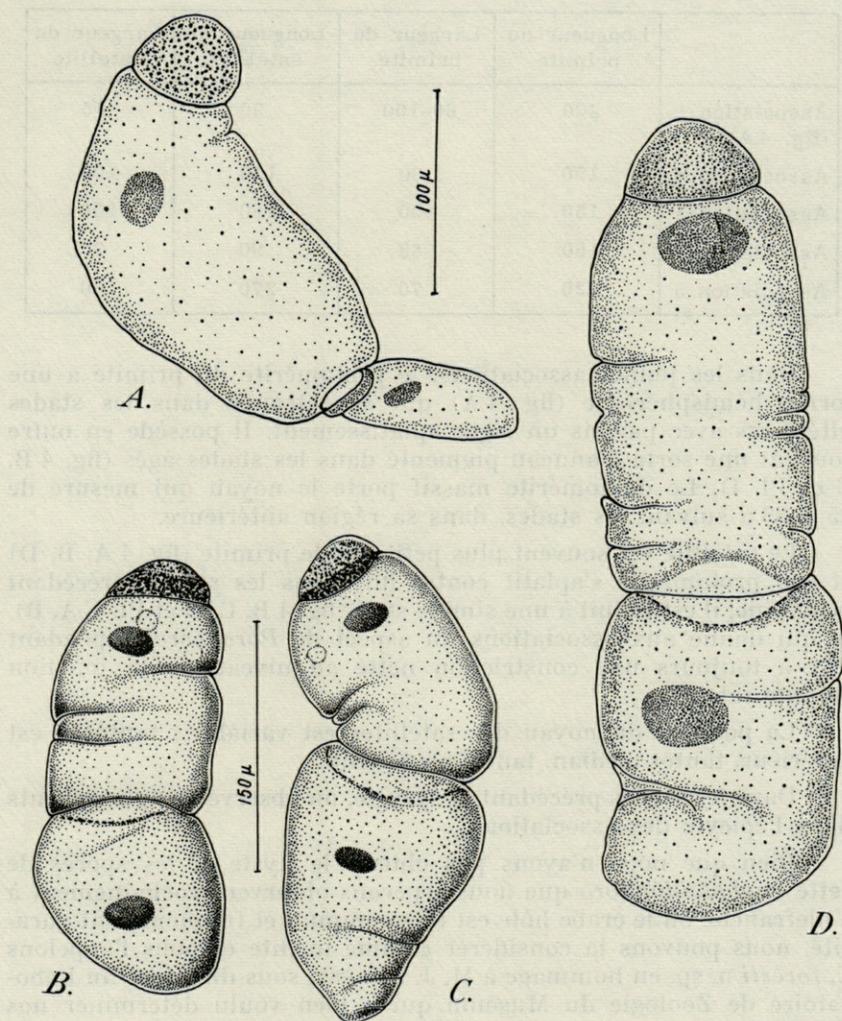


FIG. 4. — *Cephaloidophora foresti* n. sp. A : jeune association (Villefranche). B, C, D : Associations âgées (B, C : Banyuls). D : (Villefranche). (Trait d'échelle commun pour A et D).

Voici les mesures en  $\mu$  de quelques associations :

	Longueur du primate	Largeur du primate	Longueur du satellite	Largeur du satellite
Association 1 (fig. 4 A)	200	60-100	90	35
Association 2	150	90	120	100
Association 3	150	100	150	100
Association 4	150	60	90	70
Association 5	220	70	270	80

Dans les jeunes associations, le protomérite du primate a une forme hémisphérique (fig. 4 A) qui se retrouve dans les stades ultérieurs avec parfois un léger aplatissement. Il possède en outre souvent une sorte d'anneau pigmenté dans les stades âgés (fig. 4 B, C et Pl. I). Le deutomérite massif porte le noyau qui mesure de 25 à 35  $\mu$  suivant les stades, dans sa région antérieure.

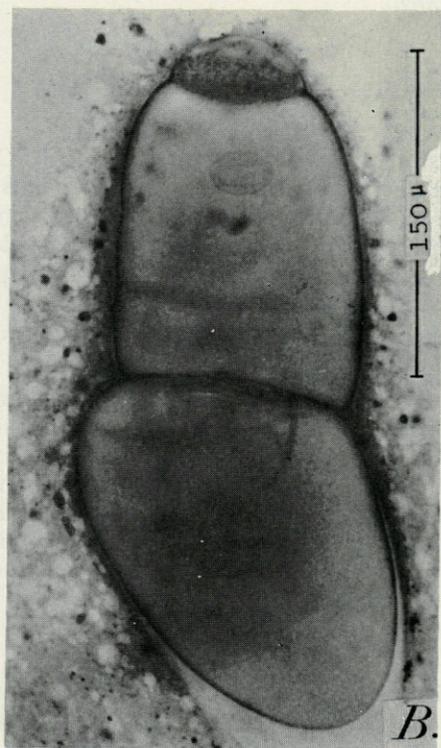
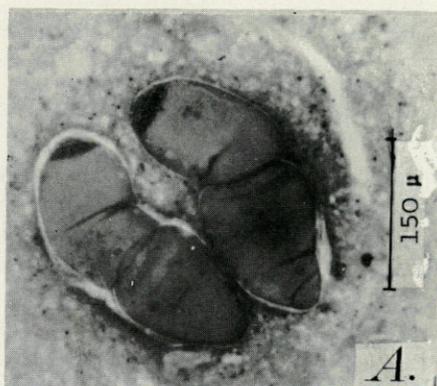
Le satellite est souvent plus petit que le primate (fig. 4 A, B, D) et son protomérite s'aplatit contre lui; dans les stades précédant la syzygie, il est réduit à une simple strie (fig. 4 B, C, D et Pl. I, A, B), ce qui donne aux associations un aspect de *Porospora*, cependant il y a toujours une constriction nette au niveau de la jonction primate-satellite.

La position du noyau des satellites est variable : tantôt il est antérieur, tantôt médian, tantôt postérieur.

Dans les stades précédant la syzygie, on observe des plissements dans l'épicyte des associations.

Bien que nous n'ayons pas obtenu le kyste et les spores de cette *Cephaloidophora* que nous espérons observer prochainement à Villefranche où le crabe hôte est très commun et fréquemment parasité, nous pouvons la considérer comme inédite et nous l'appelons *C. foresti* n. sp. en hommage à M. J. FOREST, sous-directeur au Laboratoire de Zoologie du Muséum qui a bien voulu déterminer nos Crustacés.

On notera que les espèces du genre *Xantho* hébergent plusieurs *Cephaloidophora* : *C. drachi* Théod. (*Xantho rivulosus*), *C. guinotae* n. sp. (*X. granulicarpus*) et que BALL (1963) a décrit récemment *C. carpilodei* et *C. pinguis* chez des *Xanthidae* de Hawaï.



Pl. I. — *Cephaloidophora foresti* n. sp. A : deux associations âgées. B : détail d'une autre association âgée (Banyuls).

## REMARQUES BIOLOGIQUES

### 1) LOCALISATION DES *Cephaloidophora* CHEZ L'HÔTE.

Comme nous l'avions noté dans un travail antérieur (THÉODORIDÈS, 1962), certaines espèces de ce genre parasites de Décapodes sont localisées dans les caecums gastriques antérieurs des hôtes. C'est le cas de *C. conformis* (Diesing), *C. ocellata* (Léger et Duboscq), *C. drachi* Théod. (1), *C. knoepffleri* Théod.

Il semble en être de même pour *C. guinotae* n. sp., alors que *C. foresti* n. sp. fut toujours trouvée dans l'intestin, ce qui, avec sa morphologie très particulière, nous fit penser au début qu'il s'agissait d'une *Porospora*.

### 2. INTENSITÉ D'INFESTATION.

Celle-ci a été notée pour les espèces suivantes : *C. poissoni* n. sp. ne fut trouvée qu'une seule fois chez deux *Alpheus* (*ruber* et *dentipes*) sur treize exemplaires disséqués de ce genre. Quant aux *Xantho* (*granulicarpus* et *poressa*), sur 8 individus examinés à Banyuls en 1963, 2 seulement étaient parasités respectivement par *C. guinotae* et *C. foresti*. Cette dernière Grégarine semble au contraire assez abondante à Villefranche où sur 27 *X. poressa* examinés (mai 1966) 8 étaient parasités.

Pour ce qui est des *Pilumnus*, il est intéressant de remarquer qu'à Banyuls *Pilumnus hirtellus* L. forme typique est toujours négatif et que c'est seulement la forme *spinifer* Milne Edw. qui est parasitée par *C. guinotae*. En effet, sur 19 *Pilumnus* examinés dans cette localité, 2 seulement étaient parasités et appartenaient tous deux à la forme *spinifer*. Ces différences d'infestation doivent s'expliquer par une écologie différente des deux formes de l'hôte. Notons qu'un *P. hirtellus* typique examiné à Villefranche en mai 1966 était parasité par *C. guinotae*, ce qui montre que cette forme peut être également infestée.

Telles sont les quelques remarques biologiques par lesquelles nous désirions compléter la description des espèces signalées ici.

(1) Nous avons trouvé lors d'un récent séjour à Villefranche (mai 1966) une *Cephaloidophora* chez *Macropodia longirostris* (Fabr.) qui ressemble un peu à *C. drachi* Théod. et qui est toujours localisée dans les caecums antérieurs. Elle fera l'objet d'un travail ultérieur.

## RÉSUMÉ

La description de 5 espèces de *Cephaloidophora* (Eugrégarines) parasites de Crustacés Amphipodes et Décapodes est donnée dans le présent article. Trois d'entre elles sont considérées comme inédites; ce sont : *C. poissoni* n. sp., *C. guinotae* n. sp., et *C. foresti* n. sp. Le genre *Rotundula* est définitivement supprimé et considéré comme synonyme de *Cephaloidophora*.

Quelques remarques biologiques sont données en appendice aux descriptions des Grégarines (localisation et intensité d'infestation des hôtes).

## SUMMARY

The description of 5 species of *Cephaloidophora* (*Eugregarina*) parasitic in Amphipoda and Decapoda is given in the present paper. Three of them are considered as new : *C. poissoni* n. sp., *C. guinotae* n. sp., and *C. foresti* n. sp. The genus *Rotundula* is definitely suppressed and considered as synonymous of *Cephaloidophora*.

The paper ends with some biological remarks on the site and intensity of infestation of the hosts.

## ZUSAMMENFASSUNG

Fünf Arten von *Cephaloidophora* (Eugregarinen), Parasiten der Amphipoden und Decapoden (Crustacea) werden beschrieben. Drei davon werden als neu betrachtet, es sind dies : *C. poissoni* n. sp., *C. guinotae* n. sp. und *C. foresti* n. sp. Die Gattung *Rotundula* wird endgültig aufgehoben, sie muss als Synonym von *Cephaloidophora* betrachtet werden. Die Arbeit schliesst mit einigen biologischen Angaben über die Lokalisierung der Parasiten und die Intensität des Befalls.

BIBLIOGRAPHIE

- BALL, G. H., 1963. *Cephaloidophora carpilodei* n. sp. and *C. pinguis* n. sp., Gregarines of a Xanthid Crab in Hawai. *J. Protozool.*, 10 : 321-327.
- BOGOLEPOVA, I. J., 1953. Les Grégarines de la Baie Pierre le Grand (en russe). *Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 13 : 38-55.
- DIESING, K. M., 1859. Revision der Rhyngodeen. *Sitzb. Akad. Wiss. Wien Math. Naturw. Kl.*, 37 : 719-782, 3 pls h. t.
- FRANTZIUS, A. von, 1848. Einige nachträgliche Bemerkungen über Gregarinen. *Arch. f. Naturg.*, 14 (1) : 188-196 et pl. VII.
- GEUS, A., 1967. Gregarinen aus dem Ohrid-See. *Arch. Protistenk.*, 110 : 231-258.
- GOBILLARD, M. O., 1964. *Cephaloidophora petiti* n. sp., Grégarine parasite de Copépodes pélagiques de la région de Banyuls (note préliminaire). *Vol. Jubil. G. Petit*, Suppl. 17, *Vie Milieu* : 107-113.
- HOSHIDE, H., 1958. — Studies on the cephaline Gregarines of Japan (II). 1) Description of those belonging to the Families *Lecudinidae* *Polyrhabdinidae*, *Cephaloidophoridae* and *Stenophoridae*. *Bull. Fac. Education*, 6 : 97-157.
- KÖLLIKER, A., 1848. Beiträge zur Kenntniss niederer Thiere. I. Ueber die Gattung Gregarina L. Duf. *Z. f. Wiss. Zool.*, 1 : 11-37, pls. I-III.
- LABBÉ, A., 1899. *Sporozoa in das Tierreich*, 5, 180 p.
- LANKESTER, E. Ray, 1863. On our present knowledge of the *Gregarinidae* with description of three new species belonging to that class. *Quart. J. Microsc. Science*, 3, N. S. : 83-96, 1 pl. h. t.
- LÉGER, L. et O. DUBOSCQ, 1909. Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. *Arch. f. Prot.*, 17 : 19-134, 5 pls.
- LÉGER L. et O. DUBOSCQ, 1911. Deux Grégarines de Crustacés *Porospora portunidarum* Frenz. et *Cephaloidophora maculata* n. sp. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 5<sup>e</sup> série, VI : LIX-LXX.
- NARASIMHAMURTI, C. C., 1964. Observations on the Gregarine *Rotundula gammari* (Diesing, 1859), Goodrich 1949. *Parasitology*, 54 : 195-199.
- PFEIFFER, L., 1895. Die Protozoen als Krankheitserreger. Nachträge, 1 vol., 60 p., Jena.
- PIXELL GOODRICH, H., 1949. *Heliospora* n. g. and *Rotundula* n. g. Gregarines of *Gammarus pulex*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 90 : 27-35, 1 pl. h. t.
- PLATE, L., 1886. Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden ektoparasiten. *Z. f. Wiss. Zool.*, 43 : 175-241.
- POISSON, R., 1921a. *Cephaloidophora echinogammari*. *C.R. Soc. Biol.*, 84, p. 73.
- POISSON, R., 1921b. Grégarines de Crustacés Amphipodes. Sur les Grégarines parasites du tube digestif du *Gammarus pulex* L., *Ibid.*, 85 : 403-406.

- SIEBOLD, C. T. von, 1839. Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. IV. *Neu. Schr. Naturf. Gesell. Danzig*, 3 : 56-71, 1 pl.
- THÉODORIDÈS, J., 1962. Grégarines d'Invertébrés de la région de Banyuls. I. Eugrégarines parasites de Crustacés Décapodes. *Vie Milieu*, XIII : 95-122.
- TUZET, O. et R. ORMIÈRES, 1956. Sur quelques Grégarines de la région de Sète. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 21 : 317-330.
- WATSON KAMM, M., 1922. Studies on Gregarines II. *Ill. Biol. Monogr.*, VII (1) : 104 p., 4 pls. h. t.

*Manuscrit reçu le 12 décembre 1966.*



— 282 —

d'un élément étranger et sa résistance à des conditions de vie défavorables. C'est semble-t-il à Drosop et Tuxer en 1986 que l'on doit la première mention d'un processus de défense chez Spongia. Cette éponge calcule possède parfois de petits mammillaires formés autour d'un ensemble de particules, par accumulation de plusieurs couches de nombreux amibocytes hépatiques à gros noyaux arrondis. De telles cellules dont le cytoplasme renferme un amas de pigment orange-rouge sont caractéristiques de certaines éponges. Quelques années plus tard, en 1987, Coppey et al. ont étudié la réaction de défense de l'éponge *Spongia* vis-à-vis d'un parasite microscopique. Ils ont observé la présence d'un parasite microscopique à gros noyaux arrondis dans les cellules de l'éponge. Lors de cette étude, ils ont observé la présence de cellules de défense de l'éponge qui renferment un pigment orange-rouge. Ces cellules sont caractéristiques de certaines éponges. Elles possèdent un cytoplasme renfermant un amas de pigment orange-rouge.

**RÉACTIONS DE DÉFENSE**  
**DE L'ÉPONGE *TETHYA LYNCURIUM* LAMARCK,**  
**VIS-À-VIS DES MICRO-ORGANISMES**  
**ET DE L'AMPHIPODE**  
***LEUCOTHOE SPINICARPA* ABILDG.**

par Robert CONNES  
*Laboratoire de Zoologie, 34-Montpellier*

**SOMMAIRE**

Le Spongiaire *Tethya lyncurium* est capable de réagir de deux manières à des conditions défavorables : soit isolement d'un massif de cellules à potentialités multiples à partir d'un ensemble en voie de décomposition, soit rejet d'une portion de la surface atteinte. Dans les deux cas, le rôle des spicules est prépondérant. La présence d'un corps étranger (Amphipode inquilin) détermine des phénomènes analogues.

Dans un travail antérieur sur l'éponge *Tethya lyncurium*, nous avons étudié les réactions de défense de cette éponge vis-à-vis d'un parasite microscopique et d'un amphipode inquilin. Ces réactions de défense sont caractérisées par la présence de cellules de défense qui renferment un pigment orange-rouge. Ces cellules sont caractéristiques de certaines éponges. Elles possèdent un cytoplasme renfermant un amas de pigment orange-rouge. Ces cellules sont caractéristiques de certaines éponges. Elles possèdent un cytoplasme renfermant un amas de pigment orange-rouge.

Du simple commensalisme au parasitisme, en passant par tous les degrés de la symbiose, les associations entre les Spongiaires et divers représentants du monde vivant ont fait l'objet de nombreux travaux. Des Champignons aux affinités douteuses et même quelques Protistes ont été plusieurs fois décrits au sein du mésenchyme. La symbiose entre certaines Eponges et certaines Bactéries ou Algues microscopiques est établie de façon certaine mais la plupart des associations, notamment avec les Crustacés, ne sont que des cas de commensalisme. Si la description des commensaux ou des parasites a donné lieu à une abondante littérature, très peu d'auteurs ont envisagé le problème des réactions tissulaires de l'Eponge vis-à-vis

d'un élément étranger et sa résistance à des conditions de vie défavorables. C'est, semble-t-il, à DUBOSCQ et TUZET, en 1936, que l'on doit la première mention d'un processus de défense chez *Sycon raphanus*. Cette Eponge calcaire possède parfois de petits granulomes formés autour d'un ensemble de particules, par accumulation sur plusieurs couches de nombreux amœbocytes hyalins à gros noyau nucléolé. De telles cellules, dont le cytoplasme renferme un amas de pigment ocre, peuvent être assimilées à des archaeocytes. Quelques années plus tard (1964), TUZET et PARIS, étudiant les réactions tissulaires de *Suberites domuncula* vis-à-vis de ses commensaux et parasites, notent toujours une modification des tissus de l'hôte au niveau de l'organisme étranger (Pagure, Amphipode ou Copépode). Cette transformation est avant tout caractérisée par la présence d'un grand nombre de spicules et d'amœbocytes à gros noyau nucléolé, à protoplasme granuleux, voire sphéruleux. Signalons enfin, comme moyen éventuel de défense des Spongiaires, l'existence décelée par NIGRELLI et ses collaborateurs (1952, 1959, 1960), de substances antimicrobiennes, susceptibles de freiner ou d'inhiber le développement de certains micro-organismes.

Le but de cette note est de faire connaître les processus de lutte mis en œuvre par *Tethya lyncurium*, pour réagir, dans des conditions défavorables (expérimentales en particulier) à un envahissement rapide par des Bactéries et des Algues microscopiques. L'Eponge considérée servant parfois d'hôte à l'Amphipode *Leucothoe spinicarpa* Abildg., nous décrirons au passage le tissu réactionnel isolant le parasite.

## I. DÉDIFFÉRENCIATION TISSULAIRE ET ISOLEMENT DE CERTAINES CATÉGORIES CELLULAIRES

Dans un travail antérieur sur l'aspect morphologique de la régénération, nous avons signalé la supériorité de l'écorce dans la résistance aux Bactéries et à la putréfaction (CONNES, 1966). Celle-ci atteint toujours en premier lieu le choanosome, qui se détache alors de l'ectosome encore vivant. Nous avons pensé que cette différence de comportement à l'égard d'une agression extérieure, était due à une différence de constitution histologique.

Un fragment de moelle, privé sur la plus grande partie de sa surface de toute couche limitante et protectrice, se laisse facilement envahir par des micro-organismes et de petits prédateurs, surtout lorsque les conditions extérieures sont défavorables. Beaucoup de choanocytes dégénèrent alors, pendant que des éléments résistants, tels que les archaeocytes

s'isolent en amas de couleur vive, portés par quelques spicules dénudés. Faute de pouvoir lutter en bloc ou de rejeter une zone nécrosée de faible étendue, le choanosome sauve quelques-unes de ses cellules en les isolant de l'ensemble en décomposition. Si les conditions sont moins défavorables, le comportement n'est pas le même.

Nous avons constaté, que sous l'influence d'un traumatisme important tel que la section de l'Eponge en petits fragments, se produit une désintégration des tissus médullaires. A la suite d'un certain nombre de remaniements, s'élabore un massif d'archaeocytes, limité par une couche fibreuse lophocytaire dans lequel on peut encore voir quelques choanocytes plus ou moins différenciés. C'est à partir de ce complexe que se forme une nouvelle *Tethya* par le processus classique de l'embryogenèse somatique. Dans ce cas précis, la moelle et la portion de cortex qui lui correspond résistent parfaitement bien dans leur totalité et même beaucoup mieux que des Eponges complètes placées dans les mêmes conditions. Ces dernières ont un taux de mortalité de 36,8 % durant le premier mois, alors que les demi-*Tethya* meurent dans une proportion de 54,1 %. Par contre, lorsque se produisent, à la suite de la désintégration, les remaniements tissulaires auxquels nous venons de faire allusion, les « régénérats » vivent plus de six mois, tandis que les Eponges complètes ne peuvent être conservées au-delà d'un trimestre.

Tout se passe donc comme si le traumatisme, grâce au processus immédiat de réparation qu'il entraîne, pouvait accroître la résistance de l'Eponge. Les cellules migrant vers les surfaces de section, pour la plupart des lophocytes, engendrent une couche fibreuse de protection; la moelle différenciée a un métabolisme ralenti et peut ainsi survivre.

## 2. RÔLE DES SPICULES

### DANS L'ÉLIMINATION DE CORPS ÉTRANGERS

Lorsque des Bactéries ou des organismes plus gros comme des Algues ou des Ciliés, essayent de se développer à la surface d'un fragment de *Tethya* en train de régénérer, l'individu atteint fait preuve d'un remarquable moyen de lutte, mis en évidence par l'étude histologique. Des morceaux d'ectosome se repliant sur eux-même pour former une sphère, présentent souvent des amas de Bactéries (grains, haltères, bâtonnets, filaments) et de déchets (débris de Diatomées ou de spicules, cellules mortes rejetées par l'Eponge), couvrant des zones plus ou moins importantes de la surface. Ces taches de putréfaction, au début très localisées, s'enlèvent aisément à l'aide d'un scalpel, parfois par simple contact. Les tissus, ainsi libérés d'un facteur d'affaiblissement, poursuivent leur évolution normale. A ce niveau, l'épithélium pinacocytaire est souvent des-

quamé alors que l'assise de chiasters, située juste au-dessous, occupe un volume considérable (Photo A). Ces spicules, dont beaucoup sont encore situés dans leur cellule-mère, sont normalement disposés sur une seule rangée, parfois sur deux, mais on les trouve ici en abondance. Par leur nombre et leur intrication, ils constituent une sorte de bouclier, empêchant la pénétration de corps étrangers à l'intérieur des tissus. Repoussés en permanence par la migration des cellules corticales vers la périphérie, ils forment une zone de rupture qui facilite le rejet des éléments nuisibles. On rencontre ainsi, à proximité du cortex, de volumineux groupes d'asters repoussant des amas de déchets.

Au-dessous des spicules, souvent parmi eux, de grosses cellules claires, chargées d'inclusions, ont certainement un rôle phagocytaire. Elles dérivent sans nul doute, comme les scléroblastes, des archaeocytes bourrés de granulations et de sphérules, à gros noyau nucléolé, très abondants au niveau de la zone sous-jacente et souvent groupés.

Les tissus de l'Eponge peuvent proliférer de part et d'autre du complexe étranger, donnant ainsi l'impression que micro-organismes et déchets divers sont contenus dans une cypste.

Le phénomène le plus spectaculaire s'est manifesté sur des moitiés de *Tethya* 5 ou 6 jours à peine, après leur mise en expérience. Des Bactéries s'étant développées en quelques points pour former des taches limitées, on vit s'élever au-dessus de la surface, les fragments atteints de l'écorce, hissés par des faisceaux de styles dénudés, comme des sorites prêts à se détacher. L'examen microscopique de ces fragments a révélé une structure très voisine de celle précédemment décrite, avec, en particulier, une énorme prolifération des chiasters, serrés les uns contre les autres sur plusieurs rangs. Les morceaux d'écorce ainsi libérés de l'organisme maternel sont en général voués à la dégénérescence. Leur densité cellulaire croît d'une manière inversement proportionnelle à celle des asters, les plages de collagène parsemées de petites lacunes sont très abondantes, les grandes lacunes bordées de pinacocytes se laissent envahir par des Ciliés.

### 3. RÉACTION DE L'ÉPONGE À LA PRÉSENCE D'UN AMPHIPODE

*Leucothoe spinicarpa* adulte occupe une loge de 1,3 mm environ, bien délimitée au sein des tissus médullaires, différenciés sur une certaine étendue pour former une espèce de « galle ». Par son aspect et sa nature, elle rappelle la gaine décrite chez *Suberites*,

autour du Copépode *Sponginticola uncifer* Topsent mais une certaine différence de structure mérite cependant d'être mentionnée.

Au contact du Crustacé, la loge est limitée par une sorte de « cuticule » continue, d'épaisseur constante (2,5 à 3  $\mu$ ), finement striée. De nature collagène, elle doit trouver son origine dans une accumulation de cellules étirées dont il ne reste plus aucune trace. On n'observe pas davantage de pinacocytes.

Immédiatement au-dessous, des cellules disposées sans ordre, serrées les unes contre les autres, souvent vacuolisées et parfois dégénérantes, donnent à la couche qu'elles constituent l'aspect d'un tissu alvéolaire parsemé de noyaux. Son épaisseur est de 12  $\mu$  environ. Fortement comprimées entre les éléments migrants d'une troisième zone et la cuticule périphérique, ses cellules constitutives s'observent beaucoup mieux après dilacération des tissus. Il s'agit essentiellement d'amoebocytes clairs, à rapport nucléo-plasmatique élevé, à gros noyau nucléolé et d'amoebocytes plus volumineux, à rapport nucléo-plasmatique plus faible, pourvus de grandes vacuoles, parfois de quelques inclusions. Les deux catégories sont tassées sur une surface réduite sans la moindre trace de substance fondamentale et de faisceaux de fibres. Nous pensons pouvoir homologuer les premières de ces cellules à des polyblastes, en réservant à ce terme le sens que lui ont donné TUZET et PAVANS DE CECCATTY (1955) chez *Hali-sarca*. Nous désignerons par archaeocytes, les éléments plus gros, également doués de potentialités multiples mais chargés de corps figurés. Ces deux termes ne doivent en aucune façon consacrer l'existence de deux variétés cellulaires mais de deux états, très proches l'un de l'autre, à l'intérieur d'une même catégorie. Beaucoup de vésicules claires étant indépendantes, il est difficile de préciser leur origine et de savoir si elles proviennent de la fragmentation d'un grand amoebocyte ou de la dégénérescence d'un petit, privé de son noyau (Photo D).

La troisième zone du tissu réactionnel est de loin la plus importante puisqu'elle peut atteindre plus d'1 mm d'épaisseur. Elle est formée d'une multitude d'amoebocytes en migration qui se déplacent dans une direction perpendiculaire à la « cuticule » (Photos B et C) et donnent ainsi au tissu qu'ils engendrent un aspect rayonnant à partir de la loge centrale. Ces amoebocytes, très voisins de ceux précédemment décrits ont ici une activité fibrogénétique et sont séparés par des faisceaux de collagène (Photos C et D). Leur cytoplasme clair est souvent vacuolisé, rarement chargé d'inclusions; il contient un gros noyau (parfois hypertrophié), pourvu d'un volumineux nucléole. Les archaeocytes typiques, bourrés d'éléments phagocytés ou de granulations synthétisées par leur cytoplasme, apparaissent dans les régions éloignées du Crustacé, en même temps que les choanocytes et les autres caractéristiques du tissu médullaire normal.

Tout se passe donc comme si les archaeocytes, au cours de leur migration ou une fois en place dans le territoire réactionnel, perdaient peu à peu leurs réserves et finissaient par donner des cellules claires, à rapport nucléo-plasmatique élevé. Ce changement d'état est certainement lié à des modifications locales du métabolisme.

Beaucoup d'entre eux ne font d'ailleurs que dégénérer en se désintégrant.

Les cellules ne sont séparées que par des faisceaux de fibres engendrés par des archaeocytes en migration et aussi par des lophocytes typiques à tous les stades d'évolution. Il n'y a jamais, à ce niveau, de vastes plages de substance fondamentale, si fréquentes chez les Eponges.

Contrairement à ce qui se passe au niveau des amas de Bactéries ou de déchets, on ne trouve ici aucun spicule.

L'Eponge ne semble pas chercher à rejeter l'Amphipode mais à réparer les lésions causées par sa pénétration, d'où une grande mobilisation d'amoebocytes. *Leucothoe* crée, au niveau de la moelle, une désintégration locale des tissus à laquelle fait suite une dédifférenciation des cellules. Les choanocytes sont absents de tout un territoire alors que les amoebocytes y sont en abondance. L'arrivée massive de cellules permet d'isoler davantage l'organisme étranger en renforçant la densité du tissu réactionnel. On note également le processus, souvent observé chez *Tethya*, de l'amitose par clivage, précédé ou non d'une division nucléolaire.

## CONCLUSION

Les observations précédemment décrites permettent d'apprécier toutes les possibilités qu'a l'Eponge *Tethya lyncurium* de résister à des conditions de vie défavorables. Ses moyens de lutte sont de deux sortes : isolement d'un massif de cellules à potentialités multiples à partir d'un ensemble en décomposition ou rejet d'une portion localisée au niveau de la surface. Dans ces deux types de réaction, le rôle des spicules, plus ou moins intimement lié à des déplacements cellulaires est prépondérant. PARIS (1961) a déjà insisté sur l'importance des styles dans la réalisation des premières phases de la greffe. Nous retrouvons ici ces mêmes éléments comme support d'amas d'archaeocytes s'élevant au-dessus de tissus en putréfaction ou comme moyen de rejet de fragments corticaux atteints par des micro-organismes. Notons aussi le rôle considérable des asters dont la multiplication en certains points permet l'élimination rapide, par un détachement en bloc, d'un complexe formé de Bactéries et de déchets.

La présence d'un Amphipode, probablement parasite, constitue un type particulier de perturbation dont le résultat immédiat est une dédifférenciation d'un vaste territoire, accompagnée d'abondantes migrations cellulaires. Comme dans toutes les zones où se

produit une désintégration des tissus, on observe la prépondérance des amœbocytes à potentialités multiples (archaeocytes ou polyblastes).

### RÉSUMÉ

L'Eponge siliceuse *Tethya lyncurium* Lamarck est capable de lutter contre une invasion bactérienne, en éliminant précocement les zones atteintes de sa surface. Cette élimination est facilitée par les mouvements de spicules (asters ou styles) dont le rôle est prépondérant. Dans le cas d'une agression trop importante, l'Eponge essaye de sauver quelques-unes de ses cellules à potentialités multiples, en les isolant, sous forme de petits amas, de l'ensemble des tissus qui se décomposent. La présence d'un Amphipode parasite, *Leucothoe spinicarpa*, détermine l'existence d'un territoire médullaire différencié, à trois couches et principalement constitué de polyblastes.

### SUMMARY

Here is studied the ability of the siliceous Sponge *Tethya lyncurium* Lamarck to fight against a bacterian invasion by early elimination of the injured areas of its surface. It is found that the motions of the spicules (asters or styles) play a predominant part in this elimination. In the case of an assault of importance, the Sponge tries to save some of its multipotent cells by isolating them into small amounts, out of the mass of decaying tissues. The presence of a parasitic Amphipod *Leucothoe spinicarpa* determines a medullar dedifferentiated area of three layers mostly made of polyblasts.

### ZUSAMMENFASSUNG

Der Kieselschwamm *Tethya lyncurium* Lamarck kann durch eine Frühausstossung seiner befallenen Oberflächelagen sich beschützen. Die Spiculabewegungen erleichtern diese Austossung; die Rolle von Asten und Stylen ist überwiegend. Wenn der Angriff zu wichtig ist, versucht der Schwamm einige Archaeocyten zuretten, sondern sie von den faulen Gewebe und versammelt sie in kleinen Hau-

fen. Die Anwesenheit eines Schmarotzeramphipods *Leucothoe spinicarpa*, erzeugt ein undifferenziertes markichtes Gebiet das überhaupt mit Polyblasten gebildet ist.

#### BIBLIOGRAPHIE

- CONNES, R., 1966. Aspects morphologiques de la régénération de *Tethya lyncurium* Lamarck. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 91 (I) : 43-53.
- DUBOSCQ, O. et O. TUZET, 1936. Les Amoebocytes et les cellules germinales des Eponges calcaires. *Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, 2<sup>e</sup> sér., 3 : 209-226.
- JAKOWSKA, S. and R. F. NIGRELLI, 1960. Antimicrobial substances from sponges. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 90 : 913-916.
- NIGRELLI, R. F., S. JAKOWSKA and J. CALVENTI, 1959. Ectyonin, an antimicrobial agent from the sponge, *Microciona prolifera* Verrill. *Zoologica*, 44 (4) : 173-176.
- PARIS, J., 1961. Greffes et sérologie chez les Eponges siliceuses. *Vie Milieu*, Suppl. 11 : 1-74.
- TUZET, O. et J. PARIS, 1964. Réactions tissulaires de l'Eponge *Suberites domuncula* (Olivier) Nardo, vis-à-vis de ses commensaux et parasites. *Vie Milieu*, Suppl. 17 : 147-155.
- TUZET, O. et M. PAVANS DE CECCATTY, 1955. La mobilisation en amoebocytes des cellules des *Halisarca* (Eponges siliceuses). Les polyblastes chez les Eponges. *C.R. Soc. Biol.*, 149 : 799-801.

Manuscrit reçu le 23 novembre 1966.

---

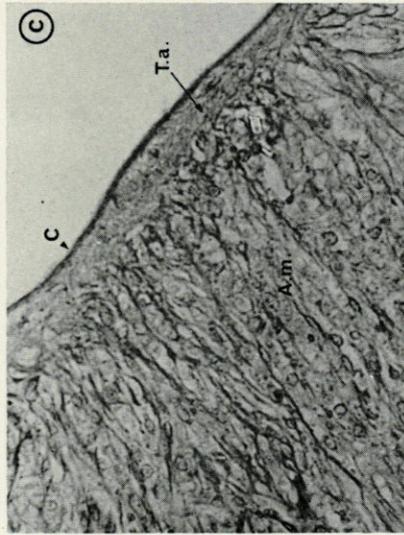
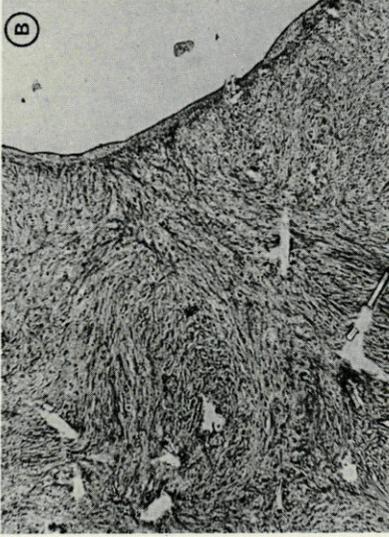
#### PLANCHE I

A : Accumulation de chiasters au niveau d'un amas de bactéries et de corps étrangers divers.

B : Migration d'amoebocytes vers la loge contenant l'Amphipode.

C : Composition du tissu réactionnel autour de l'Amphipode *Leucothoe*; c : « cuticule »; T.a. : tissu alvéolaire; A.m. : amoebocytes en migration.

D : Détail du tissu réactionnel destiné à montrer l'abondance des polyblastes et des amoebocytes vacuolisés.





# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES GORGONES (VII) : ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT DE LA PLANULA

par Jacques THEODOR

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

## SOMMAIRE

Une série d'expériences et d'observations a permis d'apprécier les phénomènes actifs et passifs agissant sur le processus de fixation des larves de *Eunicella stricta*. Des lâchers de larves *in situ* ont montré l'action prépondérante des mouvements d'eau sur le lieu de fixation. Les expériences en aquarium ont fait ressortir l'influence du micro-relief et de la nature du substrat sur le déclenchement du processus de fixation.

De nombreux auteurs ont étudié les facteurs intervenant dans la fixation des planulas d'Anthozoaires; mais il s'agit surtout d'organismes appartenant à la sous-classe des Hexacoralliaires.

A notre connaissance, le phénomène n'a été étudié chez les Gorgones (Octocoralliaires) que par CARY (1914). Cet auteur considère que le facteur primordial déterminant le lieu de fixation des planulas de Gorgones est la rugosité du fond : « the roughness of the bottom, i.e. the presence of small depressions or cracks into which the planulae could settle ».

L'observation en scaphandre autonome de la répartition et de la disposition des colonies sur le haut-fond de Reederis, à proximité de Banyuls-sur-Mer, et quelques expériences réalisées en laboratoire et en mer sur des larves provenant d'œufs fécondés naturellement, nous ont permis d'apprécier les phénomènes actifs et passifs agissant sur le processus de fixation des larves de *Eunicella stricta* sur le fond étudié.

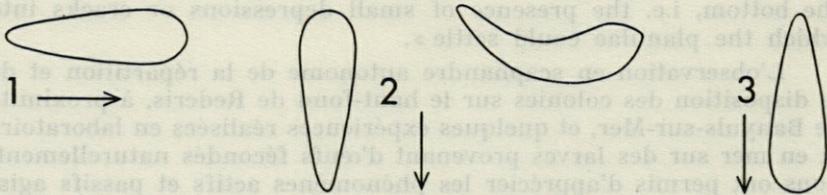
Les colonies de *E. stricta* sont unisexuées et les œufs, fécondés au sein de la colonie, sont expulsés dans l'eau sous forme d'une planula nageuse d'environ 2 mm de long. Le début de l'émission des larves se situe en général entre le 15 juin et le 15 juillet et se poursuit durant deux à trois semaines à raison de 3-5 larves par polype. Nous avons observé, pendant le jour, la cadence d'émission des larves; elle ne nous a pas paru liée aux variations normales de température ou d'illumination. Une moyenne de 11 larves expulsées en une heure avec un minimum de 4 et un maximum de 17 larves, a pu être relevée pour une longueur de branches de 65 cm. Toutefois une sortie massive de larves s'est produite lors d'une baisse de la teneur en O<sub>2</sub> dissous et d'une élévation anormale (accidentelle) de la température, sans que le seuil léthal pour la colonie (30,5 °C) ait été atteint ou approché.

La planula, en forme de tronc de cône aux extrémités terminées en calottes hémisphériques, quitte la colonie par le pharynx d'un polype (fig. 1). Elle se présente, l'extrémité la plus mince en avant. Parfois la larve s'engage entre deux septa et aboutit dans un des tentacules, empêchant le passage des planulas suivantes. La sortie de la larve est lente et peut durer de une à quatre heures à partir du moment où elle s'engage dans l'anthocodia jusqu'à sa libération dans l'eau.

La planula nage dans le sens indiqué par la flèche du schéma 1, au moyen de cils qui couvrent sa surface entière. Cette nage se poursuit rarement dans une même direction sur une longueur de plus de 10 cm; de plus, la nage s'accompagne souvent d'un mouvement de rotation en spirale, dextrogyre (vu du point de départ).

ABE (1937, p. 79) relève chez la larve de *Fungia actiniformis* var. *palawensis* une vitesse de nage horizontale de 9,34 cm/minute. ATODA (1951, p. 21) mesure chez *Galaxea aspera* une vitesse de nage à la montée de 13,28 cm/minute et de 22,64 cm/minute à la descente; chez *Seriatopora hystrix* : 20 cm/minute à la montée et 26,66 cm/minute à la descente.

La vitesse de nage chez *E. stricta* (mesurée sur moins de 10 cm), est de 12 cm/minute. Cette vitesse est du même ordre de grandeur que celles trouvées par ABE et ATODA chez des Hexacoralliaires. A titre de comparaison la vitesse de nage d'un Copépode planctonique est de 80-100 cm/minute, soit sept fois plus.



Schémas de nage ou de chute libre.

La planula est d'une densité supérieure à celle de l'eau de mer. Des larves lâchées sous la surface de l'eau tombent en chute libre en adoptant une des positions du schéma 2. La vitesse de chute libre continue (mesurée sur des hauteurs de 100 cm) est comprise entre 19,6 et 22,9 cm/minute. La passivité des larves durant leur chute est démontrée par leur position, du type schéma 2; la position active serait celle du schéma 3.

## I. PHASE PÉLAGIQUE

A partir du moment où la larve aura atteint un substrat favorable, sa vie sera très brève; elle se transformera en quelques heures en polype. Par contre sa vie pélagique sans transformation doit pouvoir se prolonger pendant longtemps si l'on en juge par les résultats d'expériences de survie de planula. Nous avons observé (*in vitro*) la non fixation de larves pendant 122 jours sans transformation en polype.

Le comportement de larves d'Invertébrés marins durant leur vie pélagique n'a à notre connaissance jamais été observée *in situ*. L'utilisation des techniques récentes de plongée nous a permis de mener à bien ces observations.

Une série de cinq lâchers de larves a été effectuée sur le haut fond de Rederis par une équipe de deux (\*) plongeurs en scaphandre autonome. Nous avons choisi à 12 mètres de profondeur un fond rocheux dégagé en pente douce de 10-15°. Les larves recueillies en élevage ont été lâchées une par une à la hauteur des branches d'une Gorgone comme si elles en étaient issues. Les observations ont été limitées par le manque de visibilité, dès le moment où celui-ci nous faisait perdre de vue notre point de départ. Un des deux plongeurs restait sur place, l'autre suivait la larve bien visible par temps clair, à une distance telle (80 cm environ) qu'il apparaissait de manière certaine que son déplacement naturel n'était pas perturbé par celui du plongeur. Les distances parcourues par les larves, emportées par le courant étaient estimées et confrontées par les deux plongeurs.

Première larve : distance parcourue : 7 m en 6 minutes; chute au sol et arrêt sur une Algue.

Deuxième larve : distance parcourue : 30 m en remontant jusqu'à 4-5 m de la surface et ce en 4 minutes.

(\*) Nous remercions Michel RANNOU (Laboratoire Arago) qui a bien voulu nous aider à faire ces observations.

Troisième larve : déplacement en deux temps :

- a) distance parcourue 3,50 m vers le sol, sans le toucher en trois minutes;
- b) reprise par le courant; distance parcourue 17 m en 7 minutes; temps total 10 minutes pour 20 m environ.

Quatrième larve : lâcher au pied de la Gorgone (5 cm de hauteur) : la larve a été emportée à vive allure dans une crevasse.

Cinquième larve : mêmes conditions que 4; la larve a été emportée vers la surface (comme la larve n° 2).

La houle en surface ne dépassait pas le décimètre. Le courant sur le fond était d'environ 0,25 nœud. Ce courant peut être considéré sur le haut fond de Rederis comme faible, car il dépasse fréquemment 0,5 nœud.

## II. PHASE BENTHIQUE

### a) PARTIE EXPÉRIMENTALE

**Géopositivité.** Les larves issues de colonies placées en bacs d'élevage se déposent, en règle générale, immédiatement sur le fond; elles s'y immobilisent ou se déplacent à quelques centaines de  $\mu$  du substrat en adoptant le plus souvent la position du schéma 1. Un pourcentage de planulas, variable au cours de la période d'émission des larves et d'une année à l'autre, remonte momentanément à la surface. Remarquons que ces dernières observations ont été faites dans des bacs d'élevage aux parois latérales transparentes et également éclairées sur toute leur surface.

En 1965, environ 20 % des larves remontaient à la surface, 80 % restaient au fond et quelques rares larves se maintenaient « entre deux eaux ». En 1966, le 25 juin, 95 % des larves se maintenaient au fond; le 5 juillet, 65 % étaient en surface, 35 % au fond, ce qui constitue une exception. Il est rare que les larves, une fois arrivées à la surface, s'y maintiennent, sauf bien entendu lorsqu'elles y sont retenues par la tension superficielle.

**Photopositivité.** Des fixations se sont produites indifféremment sur les deux faces également exposées à la lumière de substrats divers avec, toutefois, une préférence pour la face supérieure. Dans ce cas précis, le choix entre ces deux aires de fixation pouvait avoir été déterminé par simple gravité.

Au cours de diverses expériences (larves placées dans des tubes à gradient d'éclairement) aucune manifestation d'un déplacement photopositif ne s'est imposée statistiquement et ce malgré la présence dans les larves de Zooxanthelles symbiotiques. Notons toute-

fois que des fixations ont été obtenues chez des larves placées en obscurité totale dès leur émission.

**Stéréognosie.** Nous avons constaté que les larves recevaient un stimulus matérialisé sous forme d'un gradient quantitatif de fixations, fonction directe du relief du substrat. Le contact avec un fond (défavorable) déclenche à plus ou moins brève échéance une reprise d'activité chez la plupart des larves. Cette activité semble anarchique : les déplacements qui la caractérisent s'effectuent parfois exclusivement au-dessus de substrats défavorables.

Le choix du terme stéréognosie est dicté par le fait qu'il ne s'agit pas d'un tactisme (mouvement dirigé) ou d'une cinèse (mouvement à vitesse conditionnée par l'intensité du stimulus) mais d'une connaissance (gnosis) du relief induisant ou inhibant un déplacement anarchique.

Au cours de plusieurs saisons d'expérimentation et d'observation, nous avons constaté que les surfaces favorables en tant que substrats à la fixation des larves étaient, dans l'ordre de préférence (avec les pourcentages approximatifs de fixations pour chaque essai) :

1° Les débris de roche coralligène, à l'exclusion des parties vivantes d'Algues. Le maximum de densité observé de larves fixées a été atteint (30 polypes au  $\text{cm}^2$ ) au cours de ces expériences, sur la face interne d'un bloc de coralligène brisé (fig. 2).

Pourcentage de fixations : 50 %.

2° La face inférieure de pieds de Gorgones arrachées du substrat. On y trouve souvent des débris de roche d'origine biologique (Algues calcaires, tubes de Vers, Bryozoaires,...) sur lesquels le pied s'est développé et auxquels il s'est soudé.

Pourcentage des fixations : 30 %.

3° Des grains de vase sableuse. La fixation est momentanée car les larves, une fois devenues polypes, se détachent de ce substrat meuble à cause, semble-t-il, de l'impossibilité d'y développer un pied.

Pourcentage des fixations : plus de 10 %.

4° Des coquilles de *Pecten* sp. possédant sur leur face externe des côtes à dents.

Pourcentage des fixations : 5 %.

5° La surface de petits cristallisoirs d'élevage, en matière plastique.

Pourcentage des fixations : 5 %.

6° La surface de petits cristallisoirs en verre.

Pourcentage des fixations : moins de 5 %.

7° D'autres larves ou polypes de quelques jours. Ces soudures de tissus sont rares et éphémères.

Pourcentage des fixations : 0,3 %.

8° La face inférieure de la surface de l'eau d'élevage. Le polype disposant d'une surface plane idéale avait développé un pied d'un diamètre au moins égal à celui de sa colonne anthocodiale (fig. 3). Cette fixation a pu se produire malgré la densité des larves légèrement supérieure à l'eau de mer. Par leur mouvement propre les larves remontent parfois à la surface en eau calme (en aquarium) et y restent accrochées par la tension superficielle.

Pourcentage des fixations : 0,1 %.

La transformation en polype sans fixation se produit également dans de nombreux cas; généralement lorsque la larve n'est mise en présence d'aucun substrat favorable (fig. 4).

Pourcentage de transformations sans fixation (substrat présenté : cristallisoirs en matière plastique) : 10-15 %.

Enfin, le taux de fixation des larves lorsqu'on les dépose délicatement sur le substrat le plus favorable (coralligène), dépasse 90 %. La différence entre les 50 % du 1° de l'échelle des substrats et ce dernier résultat pourrait provenir du manque de recherche *organisée* chez de nombreuses larves une fois arrivées sur le fond.

Les substrats non naturels sont restés suffisamment de temps en contact avec le milieu pour qu'un film bactérien (primary film) puisse se former sur leur surface.

Chimionégativité. Nature biologique des substrats. Nous n'avons jamais observé de fixation d'une planula sur une partie vivante d'un organisme quelconque, sauf les cas décrits au 7°.

#### b) OBSERVATIONS SUR L'ASPECT SAISONNIER DU FOND.

La répartition des colonies dans les zones proches de la surface nous permet de penser que la réussite et probablement la fixation d'une larve ne peuvent se produire que dans des aires privilégiées, à l'abri des fortes turbulences. Les Gorgones n'y ont été trouvées que dans les crevasses dièdres suffisamment profondes pour assurer une protection mécanique mais assez évasées pour que la lumière directe les éclaire de la même manière que les surfaces avoisinantes. Plus bas, vers 12-18 mètres nous avons relevé l'énorme prolifération de certaines Algues : *Dictyota linearis*, une *Giffordia* (?), sous forme d'une voile très léger mais dense et épais (4-6 cm) recouvrant des aires considérables, parfois au taux de 100 %.

Il est certain que les larves arrivées sur ces fonds ne pourront pas atteindre le substrat favorable à leur fixation et à leur transformation en polype. L'examen de ces tapis algaux montre, côte à côte avec les larves, de nombreux autres organismes de petite taille

(Copépodes, Bryozoaires, Bivalves, Gastéropodes, Foraminifères, Algues diverses...) ou débris (Algues calcaires, piquants d'Oursins,...). Le 4 août 1966, soit environ 3 semaines après la fin de l'émission des larves, nous avons trouvé dans ces formations quelques planulas de *E. stricta* bien vivantes et mobiles.

Le taux de recouvrement, animal et végétal moyen, est déjà très élevé sur le haut fond de Rederis et doit dépasser 80 %. La coïncidence de la prolifération éphémère mais importante des deux Algues et de la brève émission des larves de *E. stricta* est particulièrement défavorable à cette dernière espèce et en général aux larves à forme méroplanctoniques d'animaux sessiles dispersées à cette même période de l'année.

### III. RENDEMENT

Une estimation pour le seul haut fond de Rederis du nombre de larves « mises en circulation » par jour donne plus d'un demi-milliard d'unités pour *E. stricta*.

200 000 m<sup>2</sup> à raison de 10 colonies par m<sup>2</sup> (maximum 52 colonies au m<sup>2</sup>) × 150 cm de longueur totale de branches × 10 polypes/cm de branche × 4 larves par polype = 12 000 000 000 au cours de l'émission qui se poursuit pendant 2 à 3 semaines.

Dans l'hypothèse raisonnable d'une longévité de vingt ans, le renouvellement théorique par mètre carré sera d'une colonie tous les deux ans. Or en deux ans le nombre de larves émises par mètre carré sera de  $2 \times 10 \times 150 \times 10 \times 4 = 120\,000$  que nous diviserons arbitrairement par deux pour tenir compte du fait que nous trouvons des colonies de toutes tailles et donc de tous âges parmi les 10 Gorgones du mètre carré.

Le rendement local est donc de 1/60 000 ce qui est assez élevé si l'on admet qu'un pourcentage des larves est emporté par les courants vers des zones sablo-vaseuses ou vaseuses environnant le haut fond et où leur réussite n'est pas possible et que d'autres atterriront sur un fond rocheux défavorable (recouvrement biologique). Enfin des comptages mensuels de densité maximum de colonies nées en cours de l'été précédent nous permettent de dire que la mortalité au cours des huit à dix premiers mois de la vie coloniale de la Gorgone est très élevée (plus de 95 %).

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Dès leur sortie des polypes, les larves planulas d'*E. stricta* sont soumises à l'influence de la turbulence et des courants dont les moindres (0,05 nœud; et souvent 0,1 à 0,25 et plus) sont considérablement plus importants que la vitesse de nage (0,005 nœud) ou de chute libre (0,01 nœud) des planulas.

En supposant un courant au flux rigoureusement horizontal, la composante verticale due à la densité relative à l'eau de mer, ou à un mouvement vertical propre à la larve serait insignifiante. Les expériences de lâchers de larves sont à ce titre très suggestives.

La chute libre sur le fond, qu'elle précède ou qu'elle suive la remontée à la surface, ne constitue pas une manifestation de tactisme, dans le sens redéfini par FRAENKEL et GUNN (1961). Il n'y a de la part de la larve aucune activité géotactique décelable. Les positions adoptées (schéma 2) au cours de la chute libre le démontrent. On peut toutefois admettre que la chute libre est le signe, par cessation d'activité géonégative, d'une certaine géopositivité. La chute libre (environ 21,5 cm/min.) intervient d'ailleurs pour les 2/3 dans la vitesse théorique de nage verticale vers le bas (33,5 cm/min.).

Même si l'on admettait une certaine géopositivité, celle-ci serait sans effet chez la larve de ce Cnidaire et probablement chez beaucoup d'autres; la possibilité de « tester » (« testing the bottoms at intervals », G. THORSON, 1946, p. 465) les fonds à l'échelle géographique ou même locale est quasi nulle, alors qu'elle est réelle pour des espèces à nage plus rapide. L'intérêt de définir expérimentalement l'ordre de grandeur de la vitesse de nage d'espèces de chaque groupe zoologique paraît évident.

Les planulas, passives pendant leur chute libre ou leur transport par les courants, reprennent leur activité dès le contact avec le fond s'il est défavorable à la fixation et leurs déplacements anarchiques pourront les amener par hasard sur des substrats favorables. Leur activité, dès lors, cessera et la fixation s'effectuera en quelques heures.

De ces observations et expériences nous pouvons conclure que les larves ne manifestent aucun tactisme mais réagissent à une série de stimuli de différents types et certains à des degrés divers. L'activité de recherche est déclenchée par un stimulus que nous avons qualifié de stéréognosique négatif. Le contact avec un substrat favorable constituera un second stimulus également stéréognosique qui déclenchera le processus de fixation. Un pourcentage croissant de

larves répondra au second stimulus à mesure que les substrats présentés seront plus rugueux (rough). Aucun phototropisme n'a pu être décelé. L'état vivant d'un substrat biologique constitue sans doute un stimulus chimique sans qu'il s'agisse de chimiotactisme.

### RÉSUMÉ

Les larves d'*Eunicella stricta*, dont la vitesse de nage est très faible sont soumises à l'influence des courants, même peu importants. Elles ne manifestent aucun tactisme, *sensu stricto*. Elles subissent par contre des stimuli déterminant des activités stéréognosiques et chimionégatives, ou inhibant une activité géonégative. Le rendement des larves a été estimé (1/60 000).

### SUMMARY

The speed of swimming of Gorgonians larvae is very low; they are therefore submitted to the influence of even the weakest currents. They show not axis, *sensu stricto*. Yet they react to stimuli and show stereognosic reactions, chemonegativity and a certain geopositivity. Waste (60 000 to one) of larvae has been estimated.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Larven von *Eunicella stricta* schwimmen sehr langsam, sie sind deshalb dem Einfluss von auch sehr geringen Strömungen ausgesetzt. Sie zeigen nicht die geringste Taxis *sensu stricto*. Sie reagieren jedoch auf Reize welche stereognostische, chemonegative und geopositive Antworten hervorrufen. Die Ueberlebensrate wird auf 1/60 000 geschätzt.

BIBLIOGRAPHIE

- ABE, N., 1937. Post-larval development of the coral *Fungia actiniformis* var. *palawensis* Döderlein. *Palao Trop. Biol. Stat. Stud.*, I.
- ATODA, K., 1951. The larva and postlarval development of the reef-building corals. *Jrnl Morphol.*, 89 (I).
- ATODA, K., 1951. The larva and postlarval development of some reef-building corals. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 19 (I).
- CARY, L., 1914. Observations upon the growth-rate and oecology of Gorgonians. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 5 (182).
- FRAENKEL, G. and D. GUNN, 1961. The orientation of animals. Dover Publ., Inc., New-York.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr. Kommn. Danm. Fisk. — og Havunders. S. Plankton*, IV (I).

Manuscrit reçu le 17 novembre 1966.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Larven von *Fungia actiniformis* schwimmen sehr langsam, sie sind deshalb dem Einfluss von sehr geringen Störungen ausgesetzt. Sie zeigen nicht die geringste taxis-sensitivität. Sie reagieren jedoch auf Reize welche stereognostische, chemosensitiv und geopotentielle Antworten hervorruhen. Die Überlebensrate wird auf 1/1000 geschätzt.

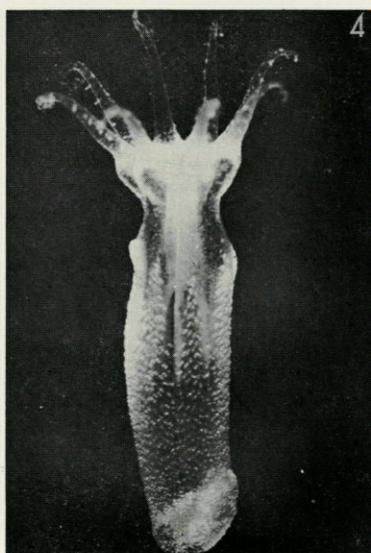
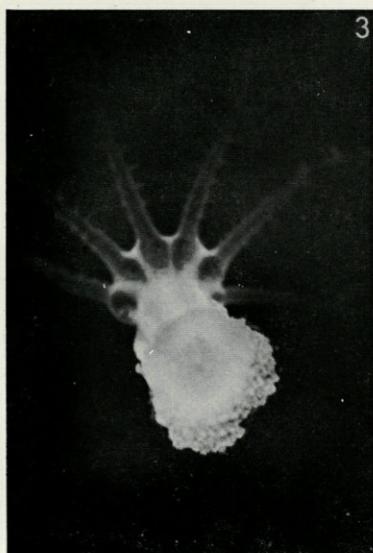
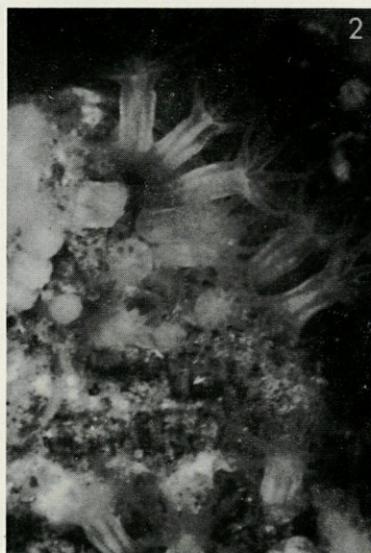
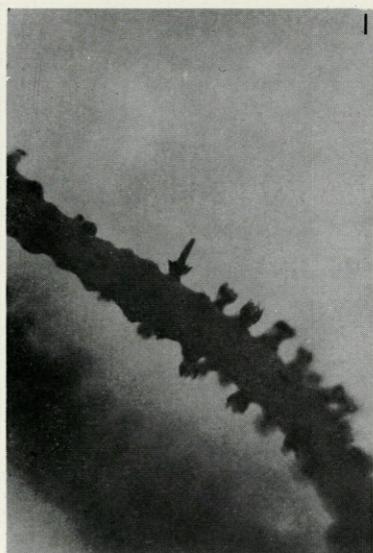


PLANCHE I

1, émission de la larve; 2, forte densité des fixations; 3, fixation à la surface de l'eau; 4, transformation d'une planula en polype, sans fixation.



# DESCRIPTIONS DE QUELQUES VÉLIGÈRES PLANCTONIQUES DE GASTÉROPODES

par Catherine THIRIOT-QUIÉVREUX  
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

## SOMMAIRE

Au cours de ce travail, l'auteur décrit les véligères planctoniques de quelques espèces de Gastéropodes : *Littorina neritoides* (L.), *Retusa* sp., *Pleurobranchaea meckeli* Leue, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *A. peresi* Frontier, *A. turriculata* d'Orbigny, *A. quoyana* Souleyet, *A. fusca* Souleyet, *A. helicinoïdes* Souleyet. La métamorphose et la croissance de *Littorina neritoides* et *Pleurobranchaea meckeli* ont été plus particulièrement étudiées.

Le plancton de la région de Banyuls-sur-Mer, récolté régulièrement en trois stations situées à des distances différentes de la côte, est étudié pour suivre les variations saisonnières des Mollusques.

Au cours de ce travail, l'examen des prises de plancton permet d'isoler les véligères et de les mettre en élevage. Il est ainsi facile d'observer les larves sur le vivant et d'utiliser tous les critères de forme et de couleur (en particulier ceux du vélum) pour la détermination.

J'exposerai ici les observations morphologiques et biologiques nouvelles (métamorphose et croissance) que j'ai pu approfondir chez certaines espèces.

## ESPÈCES MÉROPLANCTONIQUES

*Littorina neritoides* (L.) (Prosobranche Taenioglosse).

LEBOUR (1935) décrit la ponte, la larve à l'éclosion de *L. neritoides*, et une larve planctonique plus âgée, à vélum incolore et à coquille ayant deux tours et demi de spire, ornée de fines striations qu'elle suppose être *L. neritoides*. TCHOUKIN (1960) observe les pontes de *L. neritoides* en Mer Noire.

### OBSERVATIONS PERSONNELLES :

Dans le plancton de Banyuls-sur-Mer, aux mois de février et de mars 1966, j'ai trouvé de nombreuses végigères que j'ai pu mettre en élevage. J'ai obtenu la métamorphose et suivi la croissance de quelques individus pendant plusieurs mois. J'ai pu ainsi déterminer en toute certitude les larves planctoniques de *L. neritoides*.

Juste avant la métamorphose, la végigère a trois tours de spire et mesure 350  $\mu$  de hauteur maximale. La coquille est brun foncé et son dernier tour montre des stries longitudinales faites de successions de petits points. Une légère dépression existe au milieu du labre. Par transparence, on peut observer une partie digestive vert vif sous l'apex de la coquille. Le vélum est bilobé, incolore, bordé de longs cils puissants; le lobe droit est sensiblement plus grand que le gauche. Les tentacules sont élargis à la base et pigmentés de violet noir. Le pied est caractérisé par son mésopodium coloré aussi de violet noir, alors que la partie proche de l'opercule transparent est plus claire.

A sa métamorphose, l'animal perd son vélum et rampe en broutant des posidonies. La croissance est alors très rapide :

Age après la métamorphose	Longueur	Largeur	Nombre de tours supplémentaires
1 mois et demi	0,900 mm	0,625 mm	1
2 mois	1,5 mm	1 mm	2
3 mois	1,750 mm	1,5 mm	3
4 mois	2,5 mm	1,750 mm	-
5 mois	3 mm	2 mm	-

En cinq mois et dans des conditions d'élevage à température ambiante, trois *L. neritoides* étudiées simultanément avaient une taille semblable à 100  $\mu$  près et possédaient les caractères spécifiques de l'adulte. De cinq à onze mois, la taille reste constante, seule

la coloration de la coquille change : le dernier tour acquiert des zones plus claires.

*Retusa* sp. (Opisthobranche, Céphalaspide).

THORSON (1946) décrit les véligères de *R. trunculata* et *R. umblicata*, mais l'espèce trouvée à Banyuls ne correspond pas à celles de THORSON. VIVES (1960) note à Castellon une *Retusa* sp., mais n'en donne pas la description.

OBSERVATIONS PERSONNELLES :

Juste avant la métamorphose, la véligère (Fig. 1, C et D) possède une coquille sénestre, lisse et transparente de 450  $\mu$  environ; le vélum est légèrement quadrilobé avec des lobes courts bordés

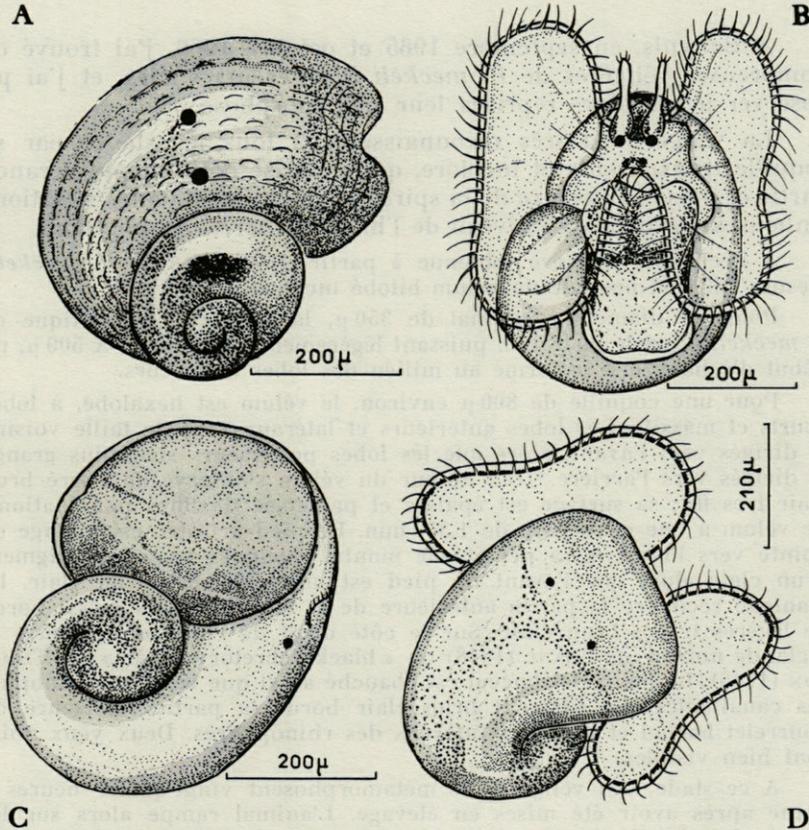


FIG. 1. — A et B, véligère de *Littorina neritoides* (stade précédant la métamorphose); C et D, véligère de *Retusa* sp. (avant la métamorphose).

d'un liseré pourpre. Sur le bord du manteau et sur le corps se distingue le même pigment pourpre caractéristique. Le foie est verdâtre. Les deux gros yeux noirs, les tentacules, le pied grisâtre et l'opercule transparent sont très nets à ce stade. Il n'y a pas de radula.

Après la métamorphose, l'animal perd son vélum et le pied s'allonge rapidement.

*Pleurobranchaea meckeli* Leue (Opisthobranche, Monostichoglosse).

MAZARELLI (1906) décrit les véligères à l'éclosion. FRANC (1948) observe trois véligères assez âgées de cette espèce (de 1 et 1,35 mm respectivement).

#### OBSERVATIONS PERSONNELLES :

A Banyuls, en septembre 1965 et octobre 1966, j'ai trouvé de nombreuses véligères de *P. meckeli* à différents stades, et j'ai pu observer à plusieurs reprises leur métamorphose.

La véligère est très reconnaissable à tous les stades par sa coquille transparente et incolore, qui est lisse dans sa plus grande partie et irrisée au centre de la spire (on distingue de fines striations sinueuses parallèles au niveau de l'hépatopancréas jaune d'or).

A l'éclosion, la larve (obtenue à partir des pontes de *P. meckeli*) mesure 150  $\mu$  et possède un vélum bilobé incolore.

Pour un diamètre maximal de 350  $\mu$ , la véligère planctonique de *P. meckeli* possède un vélum puissant légèrement quadrilobé. A 500  $\mu$ , un début d'échancrure se forme au milieu des lobes antérieurs.

Pour une coquille de 800  $\mu$  environ, le vélum est hexalobé, à lobes courts et massifs. Les lobes antérieurs et latéraux sont de taille voisine et dirigés vers l'avant, alors que les lobes postérieurs sont plus grands et dirigés vers l'arrière. Tout autour du vélum s'observe un liseré brun clair très fin; sa surface est épaisse et parsemée de fines ponctuations. Le vélum a une envergure de 1,350 mm. Le pied grisâtre est allongé en pointe vers l'arrière, sa périphérie montre quelques traces de pigment brun clair alors que l'avant du pied est uniformément brun clair. Le manteau recouvre la partie antérieure de la coquille et est aussi bordé de légères traces brun clair. Sur le côté droit de l'animal se trouve la « glande noire » de FRANC (1948) ou « black excretory organ » de THORSON (1946). Le bourrelet buccal est ébauché ainsi que les deux rhinophores canaliculés; du pigment brun clair borde la partie inférieure du bourrelet buccal et les côtés internes des rhinophores. Deux yeux noirs sont bien visibles.

A ce stade, des véligères se métamorphosent vingt-quatre heures à peine après avoir été mises en élevage. L'animal rampe alors sur les parois du cristalliseur et mesure environ 1 mm. On peut encore observer de part et d'autre des rhinophores les restes du vélum sous forme de

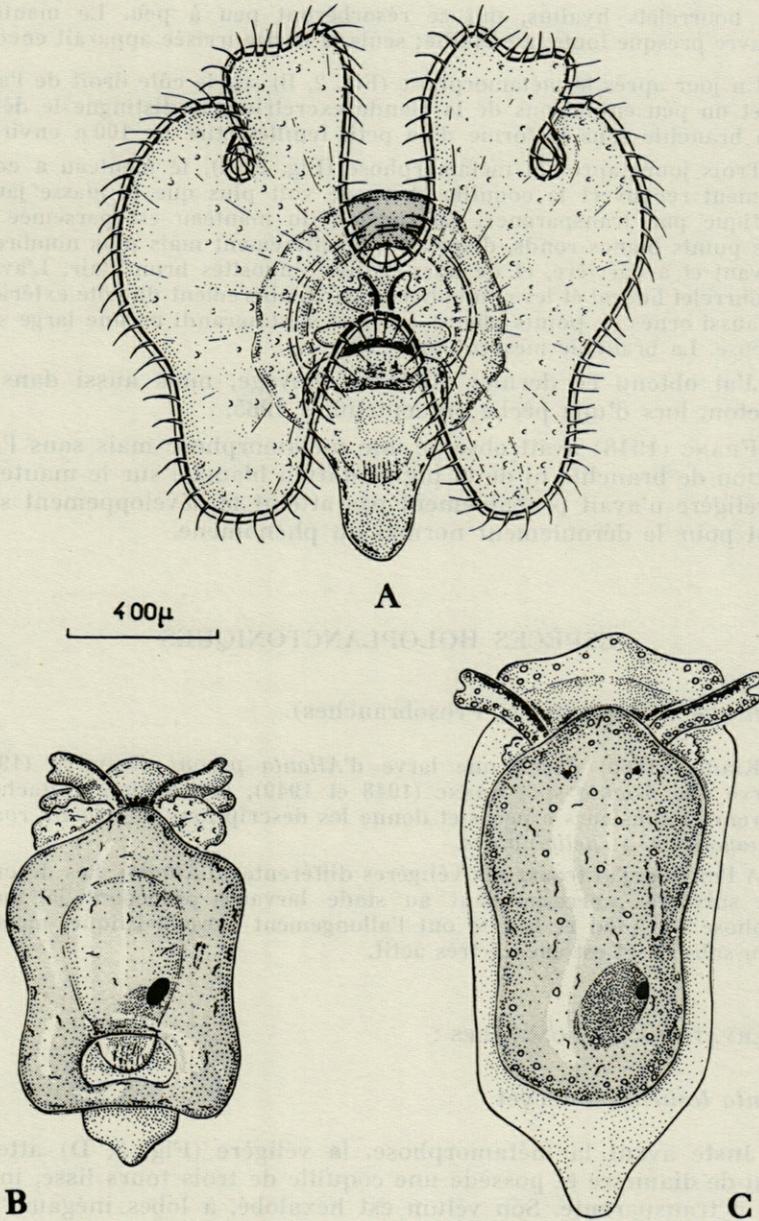


FIG. 2. — A, véligère de *Pleurobranchia meckeli* (stade précédant la métamorphose; B, même animal un jour après la métamorphose; C, même animal trois jours après la métamorphose.

deux bourrelets hyalins, qui se résorberont peu à peu. Le manteau recouvre presque toute la coquille; seule la partie irrisée apparaît encore.

Un jour après la métamorphose (Fig. 2, B) sur le côté droit de l'animal et un peu en-dessous de la glande excrétrice, se distingue le début de la branchie sous la forme d'un petit feuillet étiré de 100  $\mu$  environ.

Trois jours après la métamorphose (Fig. 2, C), le manteau a complètement recouvert la coquille et on ne voit plus que la masse jaune hépatique par transparence. La surface du manteau est parsemée de petits points blancs ronds, disposés irrégulièrement mais plus nombreux à l'avant et à l'arrière, et de fines petites sinuosités brun clair. L'avant du bourrelet buccal et les rhinophores, particulièrement du côté extérieur sont aussi ornés de points blancs. Le pied s'est agrandi en une large sole pédieuse. La branchie mesure alors 250  $\mu$ .

J'ai obtenu ce dernier stade en élevage, mais aussi dans le plancton, lors d'une pêche en septembre 1965.

FRANC (1948) avait observé une métamorphose mais sans l'apparition de branchie ni de la pigmentation blanche sur le manteau. La véligère n'avait probablement pas atteint le développement suffisant pour le déroulement normal du phénomène.

## ESPÈCES HOLOPLANCTONIQUES

### *Atlantidae* (Hétéropodes, Prosobranches).

KROHN (1860) décrit une larve d'*Atlanta peroni*. SIMROTH (1911) observe une *Atlanta* sp.. FRANC (1948 et 1949), le premier, s'attache à différencier plusieurs espèces et donne les descriptions de *Atlanta rosea*, *A. quoyana* et *A. helicinoïdes*.

A Banyuls, j'ai trouvé six véligères différentes d'*Atlanta*. Les descriptions suivantes correspondent au stade larvaire précédant la métamorphose : le pied et la tête ont l'allongement caractéristique, mais le vélum subsiste et est encore très actif.

### OBSERVATIONS PERSONNELLES :

#### *Atlanta lesueuri* Souleyet

Juste avant la métamorphose, la véligère (Fig. 3, D) atteint 500  $\mu$  de diamètre et possède une coquille de trois tours lisse, incolore et transparente. Son vélum est hexalobé, à lobes inégaux, les lobes latéraux étant plus petits et, lors de la nage, dirigés parallèlement aux lobes antérieurs. Un liseré brun borde tout le vélum; parfois la pigmentation s'étend sur presque toute la surface du

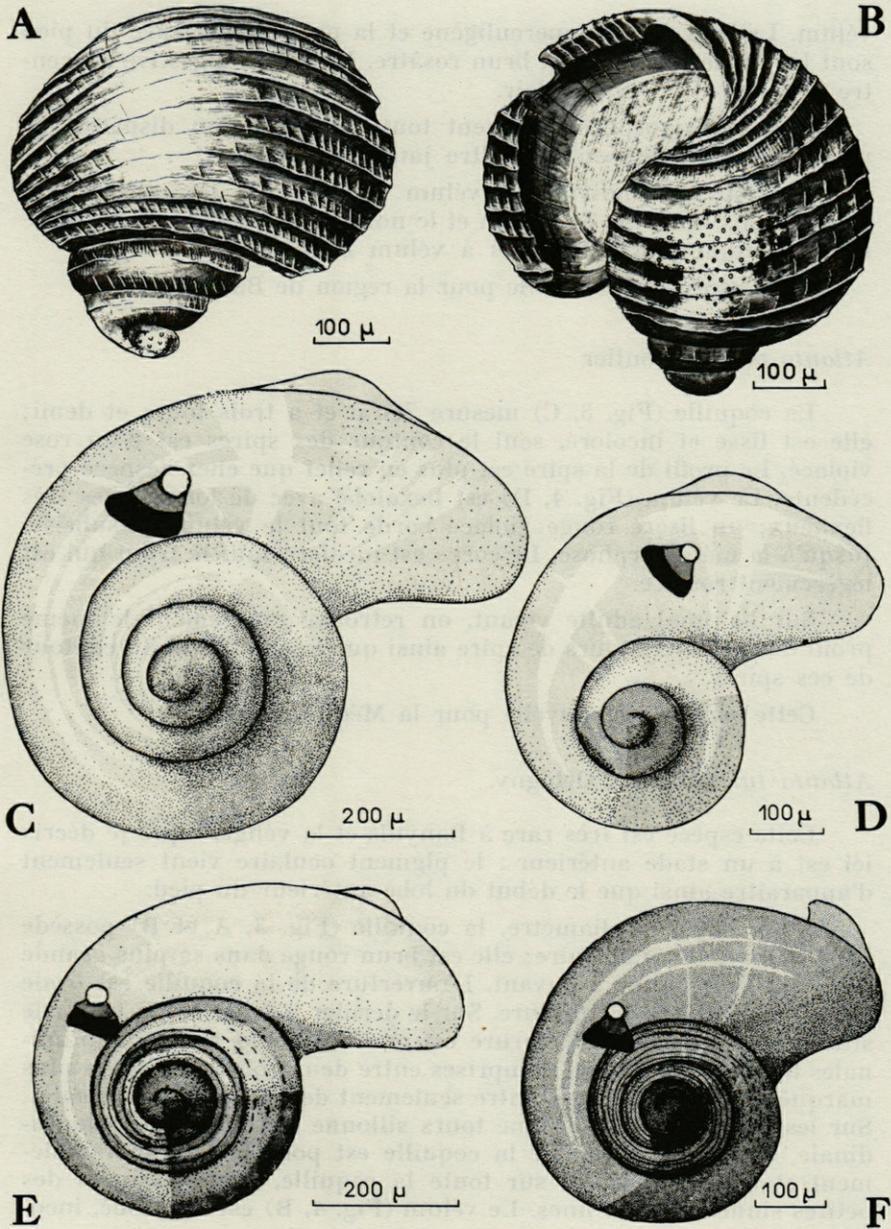


FIG. 3. — A et B, coquille d'une véligère d'*Atlanta turriculata*; C, coquille d'une véligère de *Atlanta peresi* (stade précédant la métamorphose); D, coquille d'une véligère de *Atlanta lesueuri* (même stade); E, coquille d'une véligère de *Atlanta quoyana* (même stade); F, coquille d'une véligère d'*Atlanta fusca* (même stade).

vélum. La tête, le lobe operculigène et la partie antérieure du pied sont légèrement colorés en brun rosâtre. La partie digestive au centre de la spire est jaune clair.

A la métamorphose, souvent toute pigmentation disparaît, le vélum est incolore, seul le centre jaune subsiste.

Il existe des individus à vélum incolore dès les plus jeunes stades, mais la forme du vélum et le nombre de tours de la coquille sont identiques aux individus à vélum brun (1).

Cette espèce est nouvelle pour la région de Banyuls.

#### *Atlanta peresi* Frontier

La coquille (Fig. 3, C) mesure 700  $\mu$  et a trois tours et demi; elle est lisse et incolore, seul le contour des spires est d'un rose violacé. Le profil de la spire est plus en relief que chez l'espèce précédente. Le vélum (Fig. 4, D) est hexalobé avec de longs lobes très flexueux; un liseré rouge violacé borde tout le vélum et subsiste jusqu'à la métamorphose. Le corps est incolore sauf le front qui est légèrement rosâtre.

Sur l'animal adulte vivant, on retrouve exactement le même profil des premiers tours de spire ainsi que la coloration du contour de ces spires.

Cette espèce est nouvelle pour la Méditerranée.

#### *Atlanta turriculata* d'Orbigny.

Cette espèce est très rare à Banyuls et la véligère que je décris ici est à un stade antérieur : le pigment oculaire vient seulement d'apparaître ainsi que le début du lobe antérieur du pied.

Avec 500  $\mu$  de diamètre, la coquille (Fig. 3, A et B) possède trois tours et demi de spire; elle est brun rouge dans sa plus grande partie et brun jauné à l'avant. L'ouverture de la coquille est ovale avec une profonde échancrure. Sur le dernier tour de spire, la partie située à gauche de l'échancrure est ornée de cinq stries longitudinales flexueuses en relief comprises entre deux côtes rectilignes plus marquées; l'autre partie montre seulement des stries longitudinales. Sur les deuxième et troisième tours sillonne une fine strie longitudinale, alors que l'apex de la coquille est ponctuée. Transversalement et entre les stries, sur toute la coquille, sont dessinées des petites sinuosités très fines. Le vélum (Fig. 4, B) est hexalobé, inco-

(1) Chez la véligère d'une espèce voisine, *Firoloida desmaresti*, on peut observer le même phénomène : selon les individus, les extrémités des lobes du vélum possèdent des taches pigmentaires brun-rouge ou sont incolores.

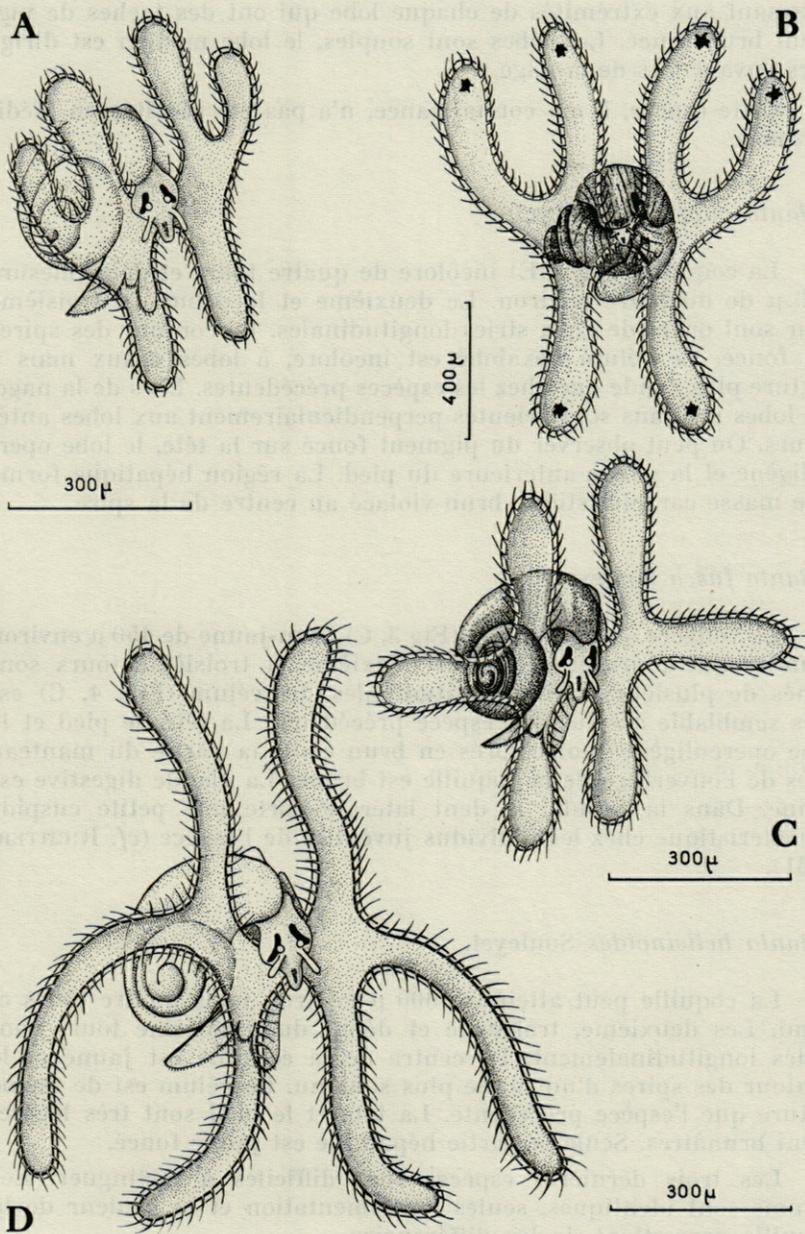


FIG. 4. — A, véligrè de *Atlanta lesueuri* (vélum en extension); B, véligrè de *Atlanta turriculata* (vélum en extension); C, véligrè de *Atlanta fusca* (vélum en extension); D, véligrè de *Atlanta peresi* (vélum en extension).

lore sauf aux extrémités de chaque lobe qui ont des taches de pigment brun foncé. Les lobes sont souples, le lobe médian est dirigé vers l'avant lors de la nage.

Cette espèce, à ma connaissance, n'a pas été récoltée en Méditerranée.

#### *Atlanta quoyana* Souleyet

La coquille (Fig. 3 E) incolore de quatre tours et demi mesure 550  $\mu$  de diamètre environ. Le deuxième et le début du troisième tour sont ornés de deux stries longitudinales. Le contour des spires est foncé. Le vélum hexalobé est incolore, à lobes égaux mais à texture plus rigide que chez les espèces précédentes. Lors de la nage, les lobes médians sont orientés perpendiculairement aux lobes antérieurs. On peut observer du pigment foncé sur la tête, le lobe operculigène et la partie antérieure du pied. La région hépatique forme une masse caractéristique brun-violacé au centre de la spire.

#### *Atlanta fusca* Souleyet.

La véligère a une coquille (Fig 3, C) brun-jaune de 450  $\mu$  environ pour quatre tours et demi; les deuxième et troisième tours sont ornés de plusieurs stries longitudinales. Le vélum (Fig. 4, C) est très semblable à celui de l'espèce précédente. La tête, le pied et le lobe operculigène sont colorés en brun clair, la partie du manteau près de l'ouverture de la coquille est brune. La glande digestive est jaune. Dans la radula, la dent latérale porte une petite cuspide caractéristique chez les individus juvéniles de l'espèce (cf. RICHTER, 1961).

#### *Atlanta helicinoïdes* Souleyet.

La coquille peut atteindre 600  $\mu$  environ pour quatre tours et demi. Les deuxième, troisième et début du quatrième tours sont striés longitudinalement. Le centre de la coquille est jaune et le contour des spires d'un jaune plus soutenu. Le vélum est de même nature que l'espèce précédente. La tête et le pied sont très légèrement brunâtres. Seule la partie hépatique est jaune foncé.

Les trois dernières espèces sont difficiles à distinguer. Les vélums sont identiques, seules l'ornementation et la couleur de la coquille permettent de les différencier.

Nous résumons dans le tableau suivant les principales caractéristiques des espèces décrites.

Espèces (stade précédant la métamorphose)	Taille	Coquille	Velum	Couleur
<i>A. lesueuri</i>	500 $\mu$	3 tours lisse et incolore	hexalobé liseré brun ou incolore lobes inégaux	centre jaune clair
<i>A. peresi</i>	700 $\mu$	3 tours 1/2 lisse, incolore contour spires violacé	hexalobé liseré rouge violacé, lobes égaux	incolore sauf front rosâtre
<i>A. turriculata</i> (stade antérieur)	500 $\mu$	3 tours 1/2 brun-rouge striée	hexalobé incolore sauf taches brunes aux extrémités	corps foncé
<i>A. quoyana</i>	550 $\mu$	4 tours 1/2 2ème et moi- tié 3ème tour strié, incolore sauf contour spires foncé	hexalobé incolore lobes égaux	centre foncé
<i>A. fusca</i>	450 $\mu$	4 tours 1/2 2ème et 3ème tour striés, brun-jaune	idem	tête et pied brun-jaune
<i>A. helicinoides</i>	600 $\mu$	4 tours 1/2 2ème, 3ème et début 4ème tour striés, jaune clair	idem	centre jaune

Les véligères de *A. quoyana* et *A. helicinoides* correspondent aux descriptions de FRANC (1948) (pour *A. quoyana*, j'ai cependant observé des métamorphoses chez des larves ayant quatre tours de spire et non trois tours 3/4).

La véligère décrite par FRANC (1948) sous le nom de *A. rosea* me semble correspondre plutôt à celle de *A. lesueuri*. J'ai basé ma détermination sur le nombre de tours de la coquille, la radula et la ressemblance avec les individus juvéniles et adultes de cette espèce qu'on trouve fréquemment dans le plancton.

## RÉSUMÉ

L'étude du plancton de la région de Banyuls-sur-Mer (observations faites sur le vivant) a permis de décrire les véligères planctoniques de quelques espèces de Gastéropodes : *Littorina neritoides* (L.), *Retusa* sp., *Pleurobranchaea meckeli* Leue, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *A. peresi* Frontier, *A. turriculata* d'Orbigny, *A. quoyana* Souleyet, *A. fusca* Souleyet et *A. helicinoïdes* Souleyet.

Des observations morphologiques et biologiques nouvelles (métamorphose et croissance) sont précisées chez *Littorina neritoides* et *Pleurobranchaea meckeli*, espèces méroplanctoniques.

Chez les espèces holoplanctoniques, les six véligères d'*Atlanta* présentes à Banyuls sont différenciées, et un tableau récapitulatif de détermination est établi.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung von lebendem Plankton in der Gegend von Banyuls-sur-Mer hat es uns ermöglicht, planktonische Veliger einiger Gastropoden : *Littorina neritoides* (L.), *Retusa* sp., *Pleurobranchaea meckeli* Leue, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *A. peresi* Frontier, *A. turriculata* d'Orbigny, *A. quoyana* Souleyet, *A. fusca* Souleyet und *A. helicinoïdes* Souleyet, zu beschreiben.

Neue morphologische und biologische Beobachtungen (Metamorphose und Wachstum) konnten bei den meroplanktonischen Arten *Littorina neritoides* und *Pleurobranchaea meckeli* gemacht werden.

Bei den holoplanktonischen Arten wurden die Veliger der 6 in Banyuls-sur-Mer vorkommenden *Atlanta* unterschieden. Eine rekapitulierende Bestimmungstabelle beschliesst die Arbeit.

## SUMMARY

The study of the plankton of Banyuls-sur-Mer (observations made on living specimens) has enabled to describe the planktonic veligers of some species of Gastropoda : *Littorina neritoides* (L.),

*Retusa* sp., *Pleurobranchaea meckeli* Leue, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *A. peresi* Frontier, *A. turriculata* d'Orbigny, *A. quoyana* Souleyet, *A. fusca* Souleyet et *A. helicinoides* Souleyet.

New morphological and biological observations (metamorphosis and growth) are given for the two meroplanktonic species *Littorina neritoides* and *Pleurobranchaea meckeli*.

Among holoplanktonic species, the six veligers of *Atlanta* found off Banyuls are distinguished, and a recapitulative table is given for the identification.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- FRANC, A., 1948. Véligères et Mollusques Gastéropodes des Baies d'Alger et de Banyuls. *J. Conch.*, Paris, 88 : 13-55.
- FRANC, A., 1949. Hétéropodes et autres Gastéropodes planctoniques de Méditerranée Occidentale. *J. Conch.*, Paris, 89 : 255-283.
- KROHN, A., 1860. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden. *Leipzig*, 46 p.
- LEBOUR, M. V., 1935. The breeding of *Littorina neritoides*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 20 (2) : 373-378.
- MAZARELLI, G., 1906. Contributo alla conoscenza delle larva libere degli Opisthobranchi. *Archo zool. ital.*, Napoli, 2 : 19-73.
- SIMROTH, H., 1911. Die Gastropoden des Nordischen Planktons. *Nordisches Plankton*, 5 : 1-36.
- TCHOUKIN, V. D., 1960. Larves pélagiques de la Mer Noire. *Trudy sevastopol. biol. Sta.*, 13 : 92-113.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish Marine Bottom Invertebrates. *Meddr. Komm. Danm. Fisk. — og Havunders S. Plankton*, IV (1) : 1-523.
- VIVES, F., 1966. Zooplankton nerítico de las aguas de Castellon (Mediterranea Occidental). *Investig. Pesquera*, 30 : 49-160.

Manuscrit reçu le 15 mars 1967.



— 818 —

ECTINOSOMIDAE Sars  
PELLICULARIA n. g.

## COPÉPODES HARPACTICOÏDES DE BANYULS-SUR-MER

### 6. NOUVELLES FORMES ASSOCIÉES À DES BRYOZOAIRES

par A. MÉDIONI et J. SOYER  
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

#### SOMMAIRE

Les auteurs décrivent un genre nouveau et trois espèces inédites de Copépodes Harpacticoïdes : deux semblent vivre électivement sur certains Bryozoaires de la région de Banyuls, la localisation de la troisième est plus incertaine.

Dans une note actuellement sous-pressé (MÉDIONI et SOYER, 1966), nous avons signalé la présence pratiquement constante sur *Schismopora armata* (HINCKS, 1860) d'un *Laophontidae* T. SCOTT dont la position systématique était délicate à établir. La prospection et la récolte en plongée nous ont permis de découvrir trois nouvelles formes : un *Ectinosomidae* Sars (*part.*) sur *Schizomavella linearis* (HASSAL, 1841), un *Tegastidae* Sars sur *Schizobrachiella sanguinea* (NORMAN, 1868) et un *Thalestridae* Sars. Ce dernier, appartenant au genre *Idomene* Philippi a été récolté en un seul exemplaire dans un grattage et son association avec un Bryozoaire n'a pu être établie avec certitude.

Ces trois formes nous sont apparues originales. Malheureusement les descriptions anciennes d'espèces des genres *Tegastes* et *Idomene* souffrent de nombreuses lacunes. Suivant les indications de LANG (1965, p. 161) nous avons fait une description aussi complète que possible des individus en notre possession et avons préféré créer deux espèces nouvelles.

**ECTINOSOMIDAE Sars**

**PELTOBRADYA n.g.**

**DIAGNOSE**

Partie antérieure du corps aplatie, céphalothorax et segments thoraciques élargis — rostre peu marqué — antennule courte, à six segments plus ou moins télescopés, subchirocère chez le mâle — antenne avec basis, exopodite à trois articles — mandibule avec exopodite et endopodite articulés — maxille avec endopodite triarticulé — maxillipède non préhensile — P 1 avec exopodite à trois articles, endopodite biarticulé — P 2 - P 4 à deux rames de trois articles — P 5 avec exopodite articulé armé d'une soie accessoire et de trois soies marginales, baséoendopodite à lobe interne bien marqué portant deux soies, P 5 du mâle cf. P 5 femelle mais baséoendopodite à lobe interne réduit armé de deux soies.

La diagnose de ce genre fondé sur cette unique espèce doit être considérée comme provisoire.

**PELTOBRADYA BRYOZOOPHILA n.sp.**

**MATÉRIEL EXAMINÉ et LOCALITÉ-TYPE.**

3 ♀♀, 2 ♂♂, nombreux copépodites — sur *Schizomavella linearis* (HASSAL, 1841), Coralligène (15 m de fond), Cap Rédéris.

2 ♀♀ et 2 ♂♂ ont été entièrement disséqués. La présente description est fondée sur la dissection de ces quatre exemplaires.

**FEMELLE**

Nos exemplaires étaient de très petite taille : 255  $\mu$ , 272  $\mu$  et 285  $\mu$ . Les dimensions principales de la femelle de 272  $\mu$  étaient les suivantes : céphalothorax : 100  $\mu$  — métasome : 80  $\mu$  — urosome : 80  $\mu$  — rames furcales : 12  $\mu$  — largeur maximale (bord postérieur du céphalothorax) : 125  $\mu$ .

La forme générale du corps est caractérisée par la grande largeur du céphalothorax qui forme une sorte de petit bouclier et par l'aplatissement marqué des segments thoraciques 2-4. Le bouclier céphalique se termine à sa partie antérieure par un rostre peu mar-

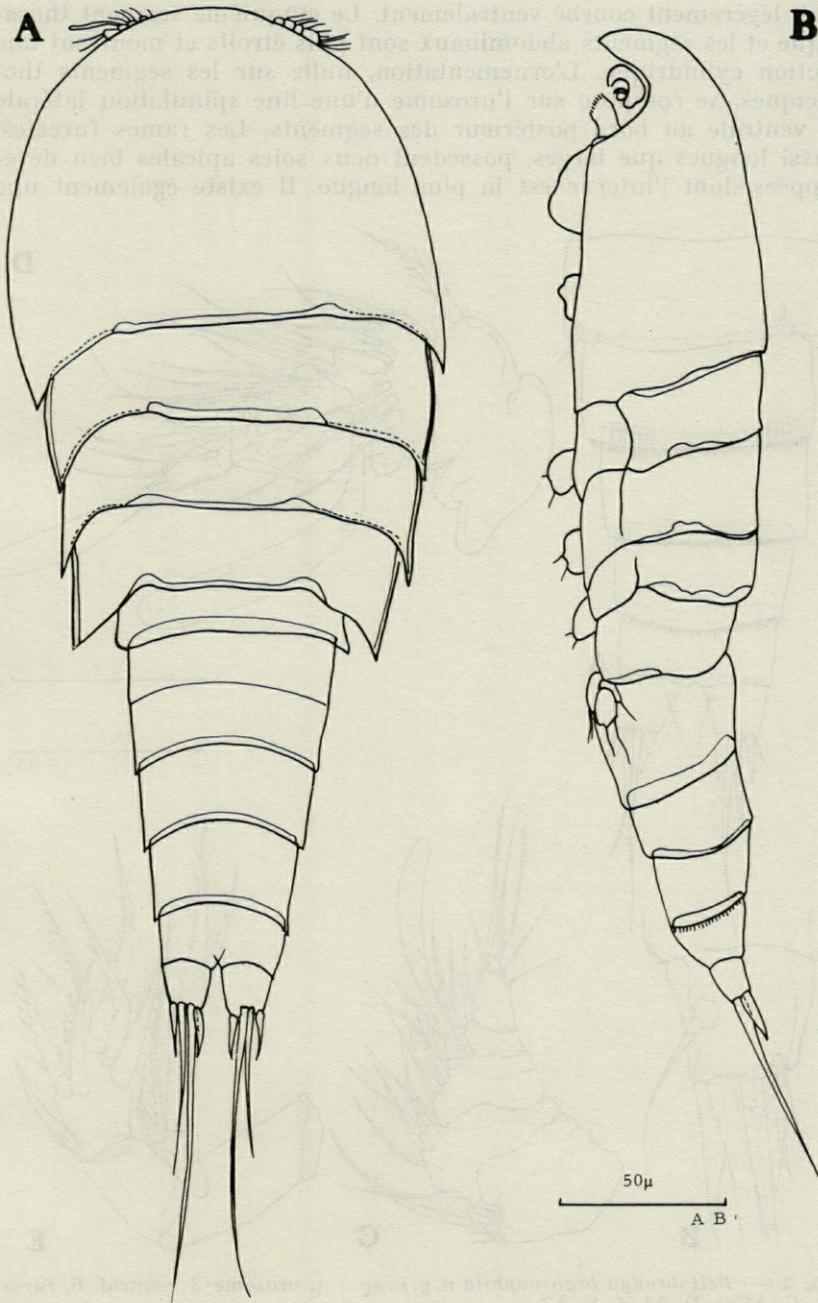


FIG. 1. — *Pettobradya bryozoophila* n. g. n. sp. : A, B, habitus.

qué, légèrement courbé ventralement. Le cinquième segment thoracique et les segments abdominaux sont plus étroits et montrent une section cylindrique. L'ornementation, nulle sur les segments thoraciques, se compose sur l'urosome d'une fine spinulation latérale et ventrale au bord postérieur des segments. Les rames furcales, aussi longues que larges, possèdent deux soies apicales bien développées dont l'interne est la plus longue. Il existe également une

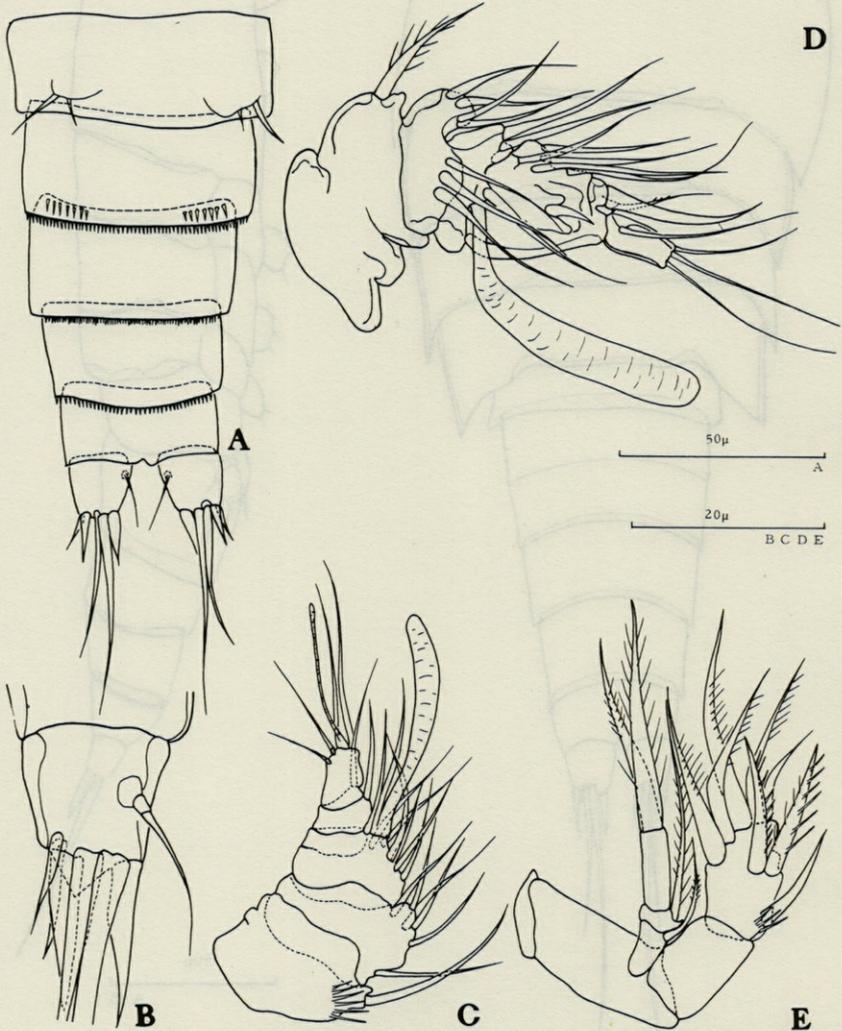


FIG. 2. — *Peltobradya bryozoophila* n. g. n. sp. : A, urosome ♂, ventral. B, furca. C, A1 ♀. D, A1 ♂. E, A2.

courte soie dorsale et deux soies latérales, interne et externe, spini-formes. A la face supérieure de la rame furcale s'observe une sorte de nodule chitineux portant une soie articulée.

La dissection des différents appendices a été rendue particulièrement délicate du fait de la faible taille des individus en notre possession.

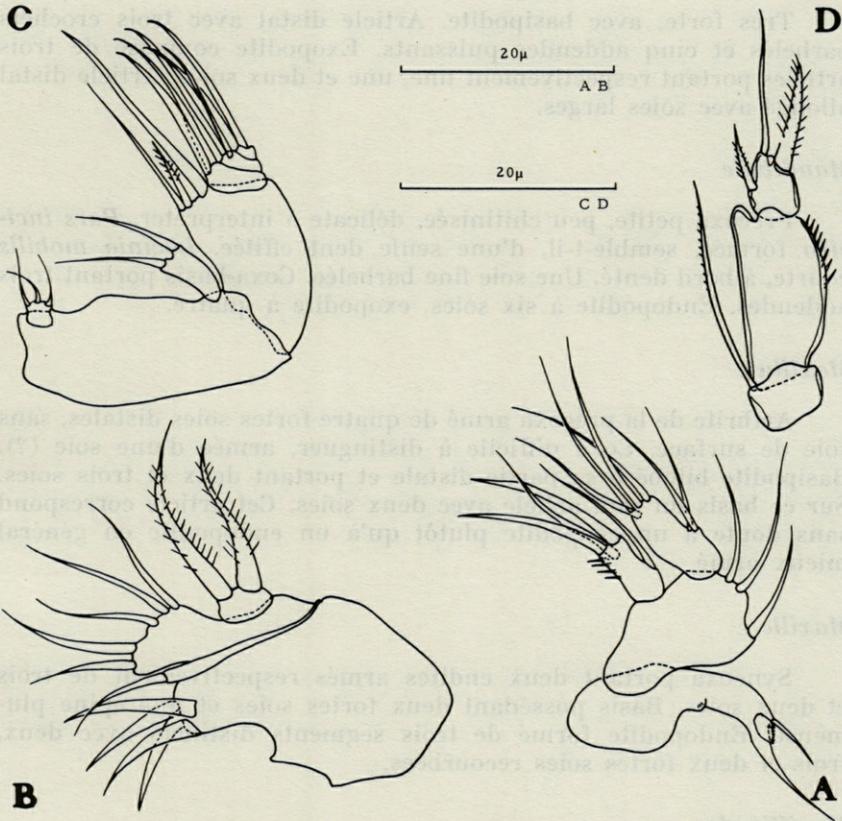


FIG. 3. — *Peltobradya bryozoophila* n. g. n. sp. : A, mandibule. B, maxillule. C, maxille. D, maxillipède.

#### Antennule.

Composée de six articles courts. Premier article avec une rangée de spinules et une longue soie plumeuse. Deuxième article avec cinq soies. Troisième article avec six soies et un aesthétasque qui dépasse largement l'extrémité de l'appendice. La base de cet aesthétasque

est commune à une soie. Quatrième article court, avec une soie, cinquième portant deux soies. Distal aussi long que les deux précédents réunis, avec deux longues soies apicales, un aesthétasque fin à base commune à une soie et deux soies articulées.

#### *Antenne*

Très forte, avec basipodite. Article distal avec trois crochets barbelés et cinq addendes puissants. Exopodite composé de trois articles portant respectivement une, une et deux soies. Article distal allongé avec soies larges.

#### *Mandibule*

Précoxa petite, peu chitinisée, délicate à interpréter. *Pars incisiva* formée, semble-t-il, d'une seule dent effilée. *Lacinia mobilis* courte, à bord denté. Une soie fine barbelée. Coxa-basis portant trois addendes. Endopodite à six soies, exopodite à quatre.

#### *Maxillule*

Arthrite de la précoxa armé de quatre fortes soies distales, sans soie de surface. Coxa difficile à distinguer, armée d'une soie (?). Basipodite bilobé à sa partie distale et portant deux et trois soies. Sur ce basis un seul article avec deux soies. Cet article correspond sans doute à un exopodite plutôt qu'à un endopodite en général mieux armé.

#### *Maxille*

Syncoxa portant deux endites armés respectivement de trois et deux soies. Basis possédant deux fortes soies et une épine plumeuse. Endopodite formé de trois segments distincts avec deux, trois et deux fortes soies recourbées.

#### *Maxillipède*

Basis court, armé d'une longue soie plumeuse. Endopodite de deux segments : premier inerme avec expansion distale interne, second avec trois addendes : une forte épine barbelée, une courte soie et une soie fine.

#### *Pattes thoraciques*

Endopodite de P1 biarticulé. Proximal avec soie interne, distal armé de quatre addendes. Exopodite à trois articles : médian avec

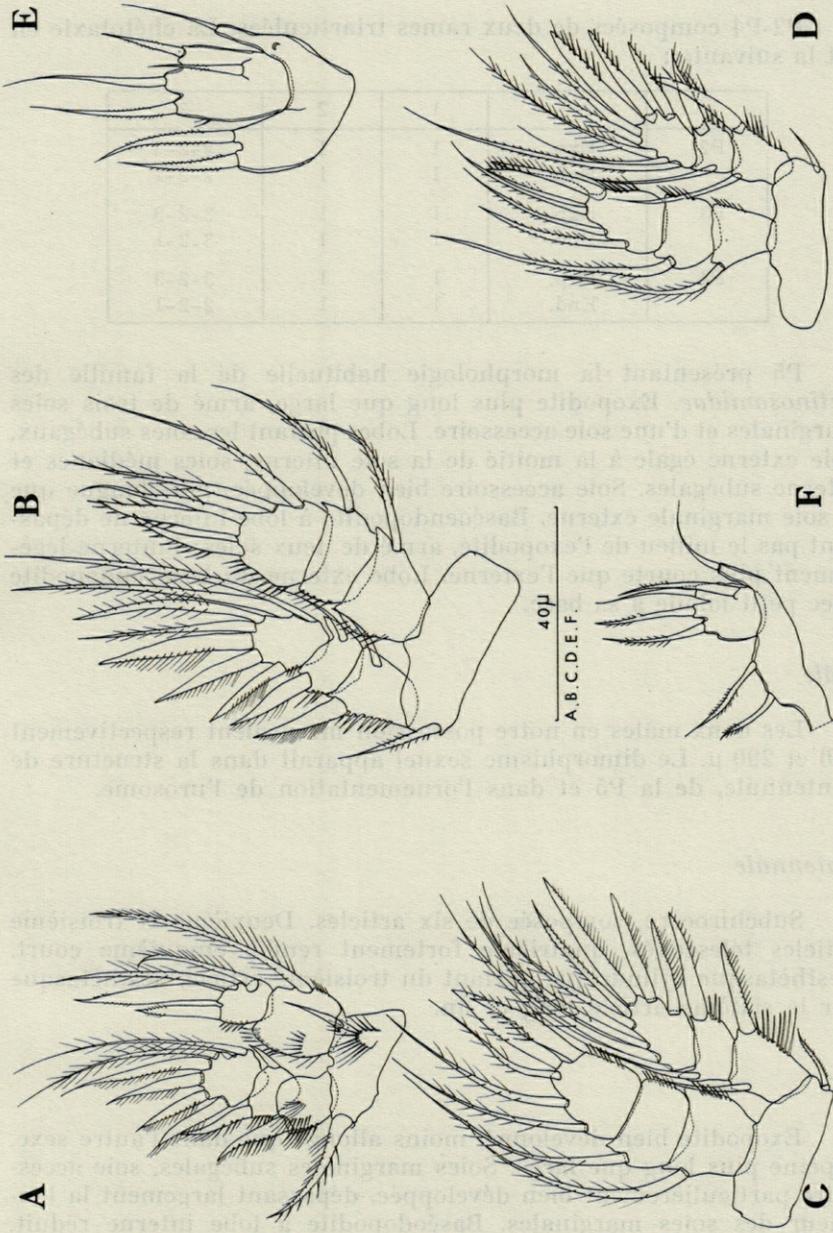


FIG. 4. — *Peltobradia bryozoophila* n. g. n. sp. : A, P1. B, P2. C, P3. D, P4. E, P5 ♀. F, P5 ♂.

soie interne, distal avec trois épines externes, deux apicales et une soie interne.

P2-P4 composées de deux rames triarticulées. La chétotaxie en est la suivante :

		1	2	3
P2	Exp.	1	1	2-2-3
	End.	1	1	2-2-1
P3	Exp.	1	1	3-2-3
	End.	1	1	3-2-1
P4	Exp.	1	1	3-2-3
	End.	1	1	2-2-1

P5 présentant la morphologie habituelle de la famille des *Ectinosomidae*. Exopodite plus long que large, armé de trois soies marginales et d'une soie accessoire. Lobes portant les soies subégales. Soie externe égale à la moitié de la soie interne, soies médianes et interne subégales. Soie accessoire bien développée, plus longue que la soie marginale externe. Baséoendopodite à lobe interne ne dépassant pas le milieu de l'exopodite, armé de deux soies; l'interne légèrement plus courte que l'externe. Lobe externe du baséoendopodite avec petit lobule à sa base.

### Mâle

Les deux mâles en notre possession mesuraient respectivement 260 et 290  $\mu$ . Le dimorphisme sexuel apparaît dans la structure de l'antennule, de la P5 et dans l'ornementation de l'urosome.

### Antennule

Subchirocère, composée de six articles. Deuxième et troisième articles télescopés, quatrième fortement renflé, cinquième court. Aesthétasque cylindrique partant du troisième article, aesthétasque sur le sixième article long et fin.

### P5

Exopodite bien développé, moins allongé que dans l'autre sexe, à peine plus long que large. Soies marginales subégales, soie accessoire particulièrement bien développée, dépassant largement la longueur des soies marginales. Baséodopodite à lobe interne réduit, armé de deux soies dont l'interne est la plus courte.

### *Urosome*

Pas d'ornementation dorsale, fine spinulation latérale et ventrale au bord postérieur des segments de l'urosome. Second segment avec deux peignes supplémentaires de sept spinules ventrales plus fortes.

### JUSTIFICATION

Cinq genres de la famille des *Ectinosomidae* sont actuellement connus comme possédant un endopodite de P1 à deux articles : *Sigmatidium* Giesbrecht, *Bradyellopsis* Bryan, *Halophytophilus* Brian, *Ectinosomoides* Nicholls et *Noodtiella* Wells. Parmi ceux-ci, seul *Halophytophilus* ne présente pas de réduction importante de la chétotaxie des articles distaux des exopodites ou du nombre d'articles des endopodites P2-P4. La chétotaxie de *Peltobradya bryozoo-phila* est comparable à celle que l'on rencontre dans ce dernier genre mais il faut signaler que les deux rames de P2-P4 sont ici particulièrement courtes, avec des articles ramassés, un peu analogues à celles du genre *Bradya* Boeck, en particulier du sous-genre *Parabradya* Lang.

L'exopodite de l'antenne bien développé, le faible allongement de l'article proximal de l'endopodite de P1, l'aplatissement du céphalothorax et des segments thoraciques 2-4 dans une famille où l'on observe généralement un céphalothorax cylindrique effilé ou rectangulaire apparaissent comme les caractères les plus originaux de cette forme.

### TEGASTIDAE SARS

#### TEGASTES NORMAN

Comme le fait remarquer LANG (1948, 1965), bien peu de description de formes appartenant à la famille des *Tegastidae* ont été faites de façon satisfaisante. Seuls la forme du corps, le maxillipède et la P5 sont en général étudiés, ce qui rend l'identification particulièrement délicate.

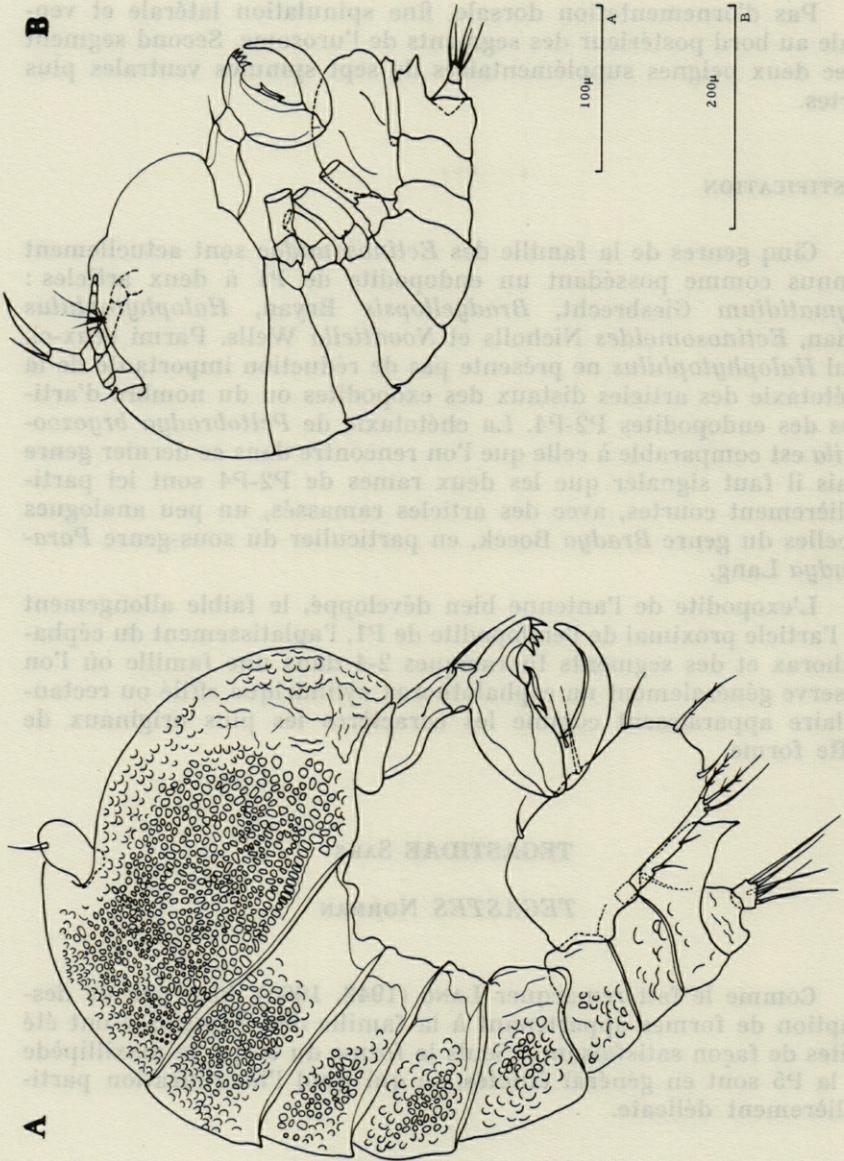


FIG. 5. — *Tegastes knoeppfleri* n. sp. : A, habitus. B, aspect général.

*TEGASTES KNOEPFLERI* n.sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ et LOCALITÉ-TYPE

2 ♀♀, 3 ♂♂, nombreux copépodites — Sur *Schizobrachiella sanguinea* (NORMAN, 1868), fonds rocheux (6 m de fond) de la calanque du Troc.

FEMELLE

Les deux exemplaires en notre possession mesuraient approximativement 455  $\mu$  et 472  $\mu$ . Le tégument du céphalothorax, des somites thoraciques et du segment génital est aréolé, le bord antérieur des aréoles étant mieux marqué que le bord postérieur. Le céphalothorax très haut montre des prolongements latéraux faibles, arrondis. Le segment génital se prolonge vers l'arrière en pointe aiguë. Les rames furcales sont normales, petites.

*Antennule*

Formée de huit articles. Premier segment plus court que le second, troisième et quatrième subégaux, les quatre derniers aussi longs que les deux précédents réunis. Chétotaxie composée de soies fines : 1, 11, 7, 3 + aesthétasque, 2, 3, 2, 3 + 4 soies articulées + aesthétasque. Les aesthétasques qui ont leur base en commun avec une soie sont donc portés par le quatrième et le huitième article. Le premier aesthétasque dépasse légèrement l'extrémité de l'antennule.

*Antenne*

Présente un basipodite. Deuxième article avec une soie, distal armé de trois fortes épines, de quatre soies fines et surtout de deux très forts crochets dont l'externe est le plus long. Exopodite biarticulé : proximal armé d'une soie, distal réduit avec deux soies fines.

*Mandibule*

De dissection délicate. Précoxa forte avec *pars incisiva* formée de deux dents, *lacinia mobilis* large, à bord denté, quatre épines

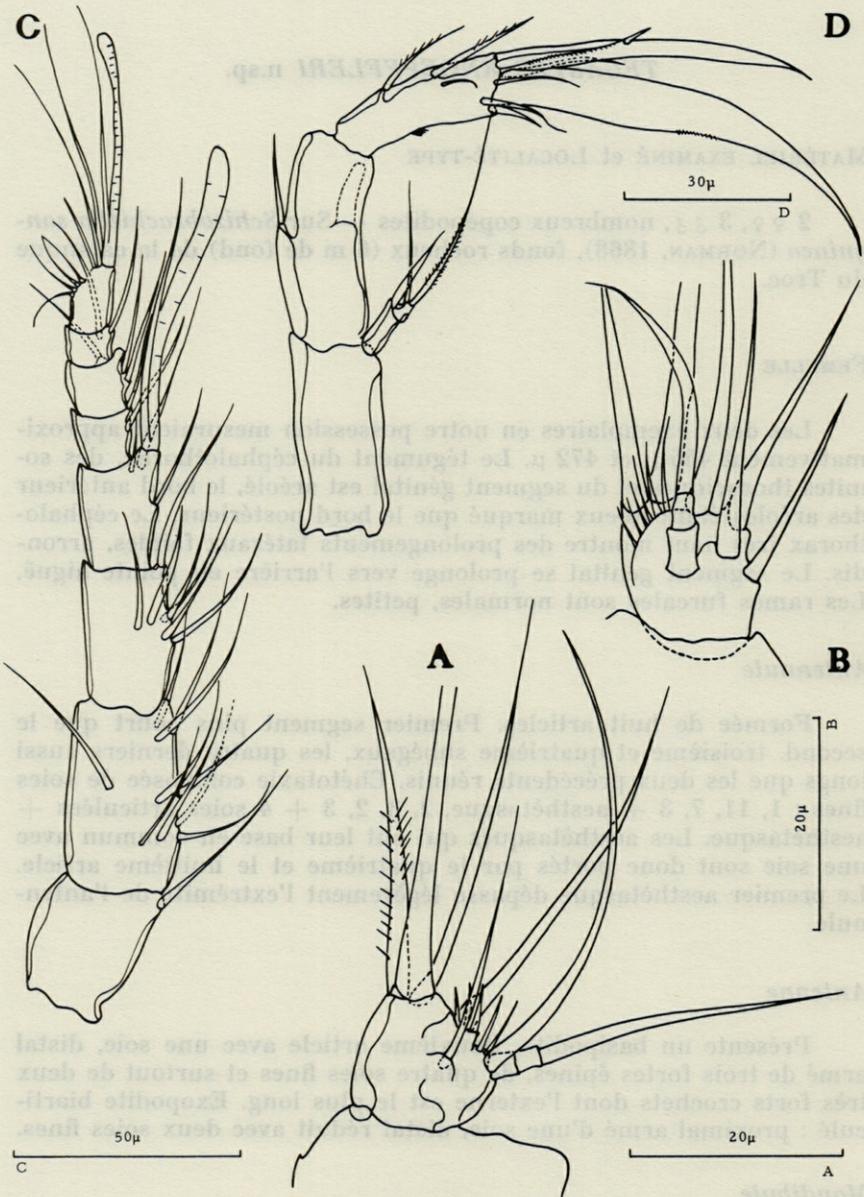


FIG. 6. — *Tegastes knoeffleri* n. sp. : A, furca (latéral). B, furca (dorsal).  
C, A1. D, A2.

transformées et soie interne (?). Coxa-basis portant quatre soies en deux groupes, interne et externe, endopodite à cinq soies.

### *Maxillule*

Arthrite de la précoxa armé de six crochets et deux épines barbelées, pas de soie de surface (?). Coxa étroite avec fort addende barbelé. Basipodite avec deux fortes soies barbelées, une épine et une soie fine. Endopodite très court avec deux soies, exopodite plus long portant trois soies.

### *Maxille*

Syncoxa allongée, avec deux endites : proximal en forme de tubercule portant trois addendes, distal normal avec deux soies. Basis armé de trois épines barbelées distales. Palpe d'un seul article muni à son apex d'un fort crochet et d'une soie, au bord externe de deux groupes de deux soies. A son bord externe, la syncoxa présente une rangée de fortes spinules et une soie plumeuse.

### *Maxillipède*

De très grande taille. Coxa courte. Basis allongé avec courte soie plumeuse apicale interne. Partie interne du premier segment de l'endopodite avec quatre fortes épines et plusieurs de taille moindre, concave dans sa partie distale, munie d'une formation sca-phoïde ciliée. Second segment en crochet avec deux soies fines à la base.

### *Pattes thoraciques*

P1 composée d'un exopodite et d'un endopodite d'un seul article. Coxa courte, basis allongé avec une soie interne et une soie externe. Exopodite légèrement plus court que l'endopodite, armé de cinq soies (trois externes et deux apicales). Endopodite avec six addendes.

P2-P4 à deux rames triarticulées. Coxa courte, basis allongé avec très courte soie externe (?). La chétotaxie en est la suivante :

		1	2	3
P2	Exp.	1	1	2-2-2
	End.	1	2	2-2-1
P3	Exp.	1	1	3-2-2
	End.	1	2	3-2-1
P4	Exp.	0	1	3-2-2
	End.	1	2	2-2-1

Soie interne médiane de l'exopodite de P4 particulièrement forte.

P5 avec baséoendopodite quadrangulaire armé de cinq soies, exopodite rectangulaire allongé avec cinq soies également, lobe externe du baséoendopodite peu marqué avec une courte soie fine.

#### MÂLE

La taille des individus en notre possession était la suivante : 443  $\mu$  et 450  $\mu$ . Le dimorphisme sexuel apparaissait dans l'antennule, la P5 et la morphologie du segment génital.

#### Antennule

Faiblement préhensile, à huit articles. Premier et second segments subégaux, troisième court, quatrième allongé, cinquième court, sixième et septième subégaux, distal conique. Chétotaxie complexe. Aesthétasques portés par les troisième, quatrième et huitième segments.

#### P5

Baséoendopodite réduit. Exopodite très allongé (10 fois plus long que large) armé de quatre soies.

#### Segment génital

Segment génital large, quadrangulaire : bord antérieur distal arrondi, lobe distal postérieur aigu, angle postérieur proximal acuminé.

#### JUSTIFICATION

Cette forme présente un certain nombre de caractères proches de ceux reconnus par MONARD (1936) sur *T. seurati* notamment la morphologie du segment génital femelle et de la P5, et l'ornemen-

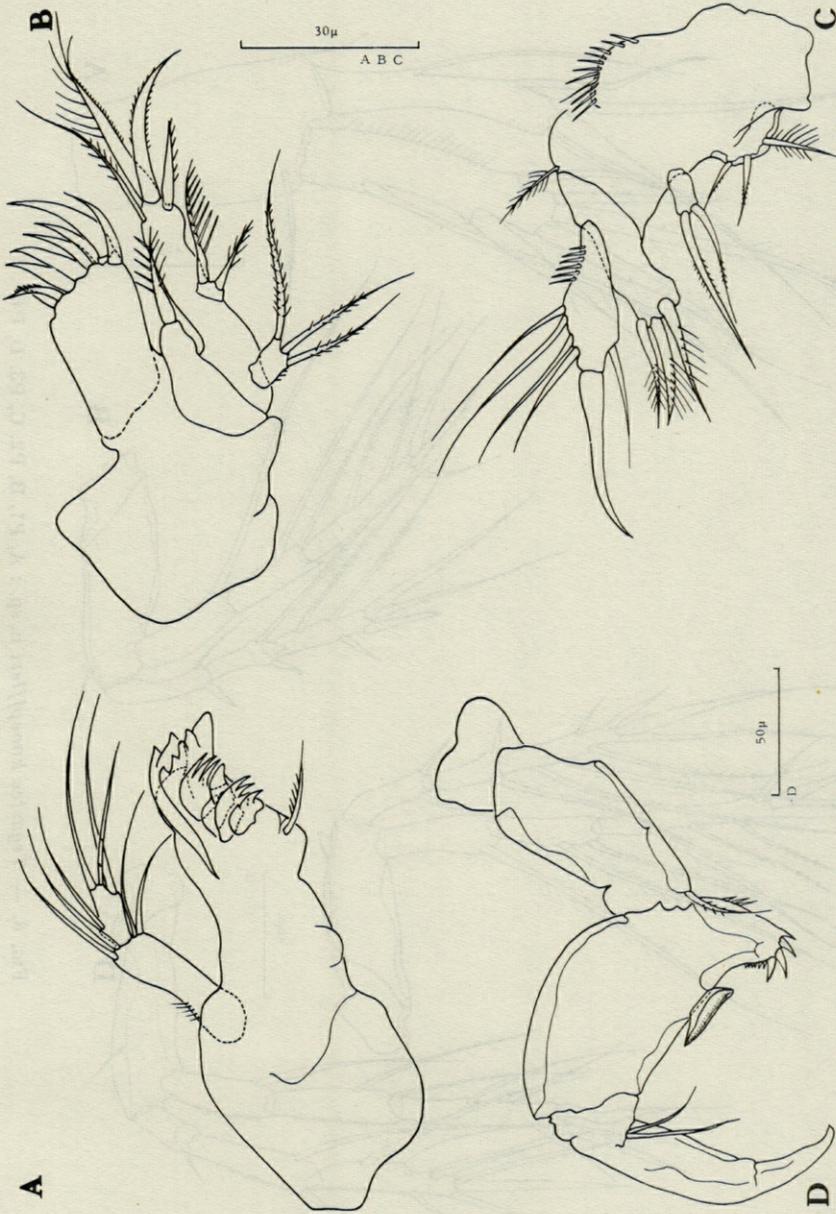


FIG. 7. — *Tegastes knoepffleri* n. sp. : A, mandibule. B, maxillule. C, maxille. D, maxillipède.

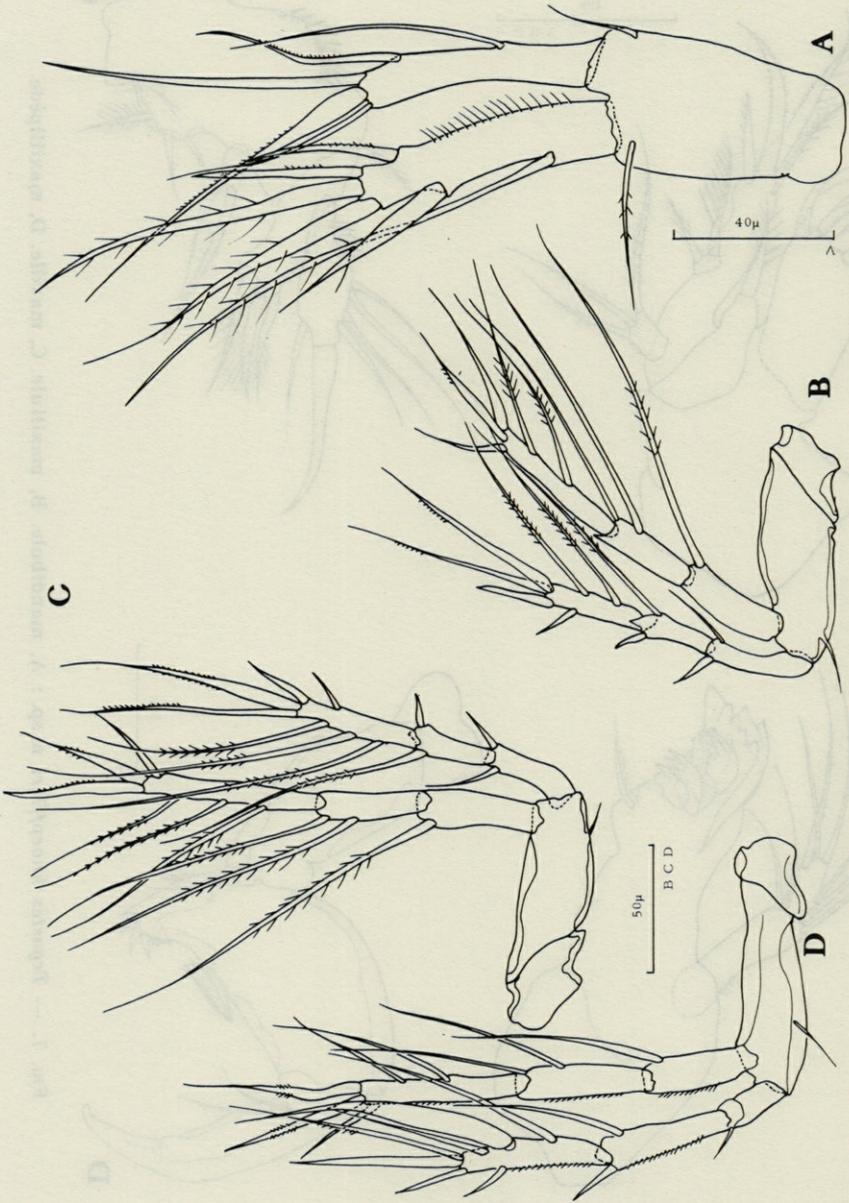


FIG. 8. — *Tegastes knoeppferi* n. sp. : A, P1, B, P2, C, P3, D, P4.

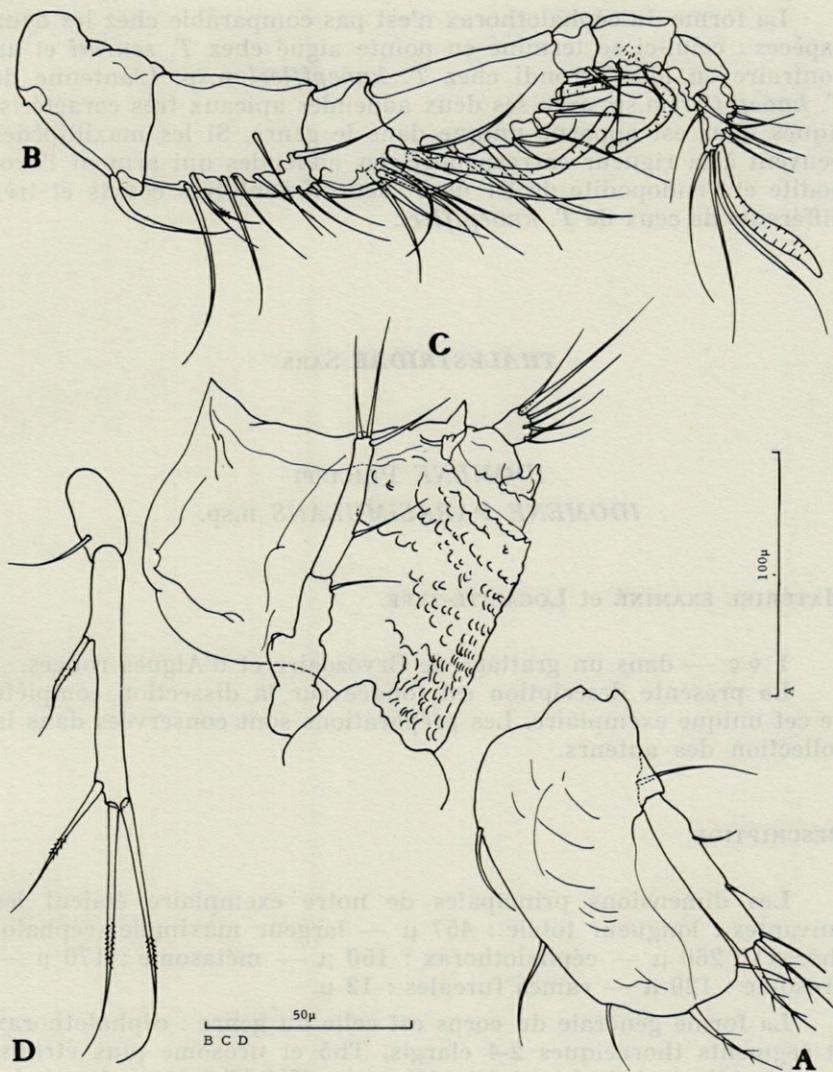


FIG. 9. — *Tegastes knoeffleri* n. sp. : A, P5 ♀. B, A1 ♂. C, segment génital ♂. D, P5 ♂.

tation générale. Cependant la description de MONARD est très incomplète et les figures qu'il donne de cette espèce nous ont paru particulièrement imprécises. Aussi nous bornerons-nous à indiquer les caractères différentiels entre les deux espèces, qui n'auraient pas dû échapper à MONARD même lors d'un examen sommaire.

La forme du céphalothorax n'est pas comparable chez les deux espèces : celui-ci se termine en pointe aiguë chez *T. seurati* et au contraire en lobe arrondi chez *T. knoepffleri* n.sp. L'antenne de *T. knoepffleri* n.sp. avec ses deux addendes apicaux très caractéristiques nous est apparue unique dans le genre. Si les maxillipèdes peuvent à la rigueur correspondre, les addendes qui arment l'exopodite et l'endopodite de P1 de *T. seurati* sont très courts et très différents de ceux de *T. knoepffleri*.

### THALESTRIDAE SARS

#### IDOMENE PHILIPPI

#### IDOMENE PARASIMULANS n.sp.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ et LOCALITÉ-TYPE.

1 ♀♀ — dans un grattage de Bryozoaire et d'Algues rouges.

La présente description est fondée sur la dissection complète de cet unique exemplaire. Les préparations sont conservées dans la collection des auteurs.

#### DESCRIPTION

Les dimensions principales de notre exemplaire étaient les suivantes : longueur totale : 457  $\mu$  — largeur maximale (céphalothorax) : 260  $\mu$  — céphalothorax : 150  $\mu$  — métasome : 170  $\mu$  — urosome : 120  $\mu$  — rames furcales : 12  $\mu$ .

La forme générale du corps est celle du genre : céphalothorax et segments thoraciques 2-4 élargis, Th5 et urosome plus étroits. La coloration générale est jaunâtre avec Th2-Th4 brun foncé. Le tégument est très finement ponctué, l'ornementation complexe :

Céphalothorax à bord postérieur festonné dans sa partie médiane, présentant cinq épines latérales.

Th2-Th4 avec trois épines latérales.

U1-U2 soudés, formant le segment génital. La suture est visible latéralement. U1 avec un bouton chitineux médian dorsal, deux boutons latéro-dorsaux et quatre épines latérales. U2 avec bouton

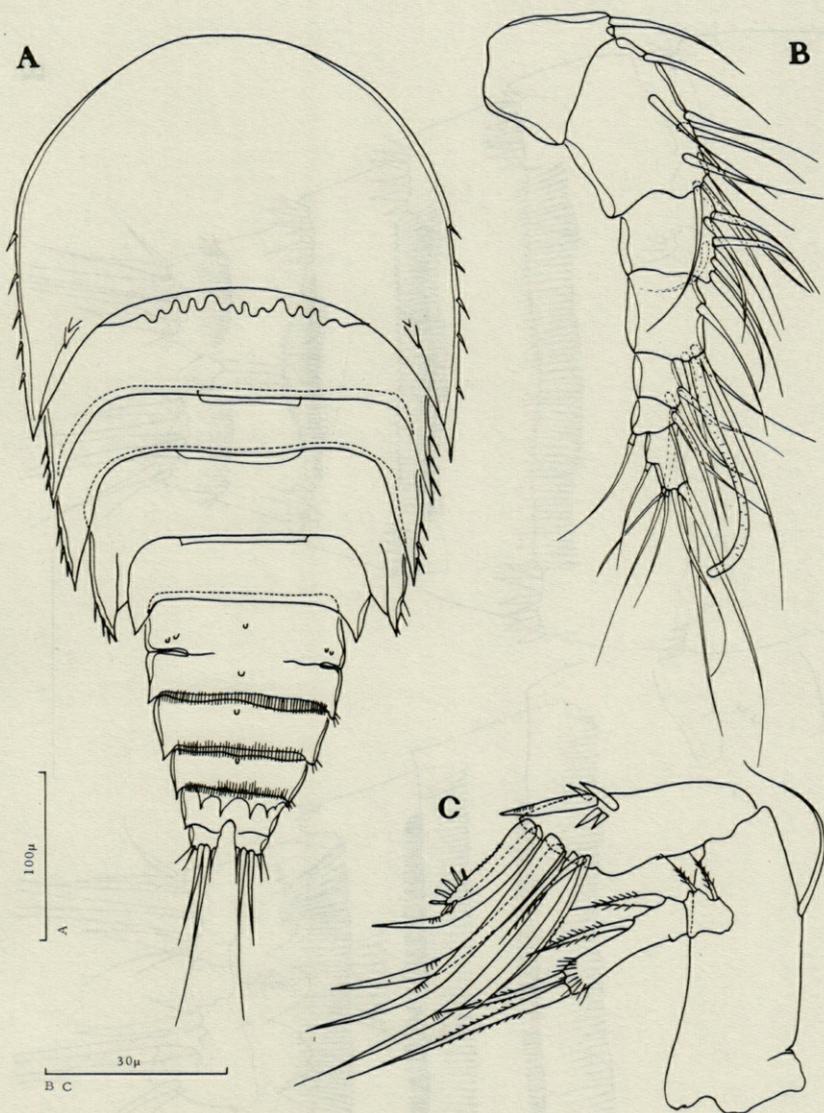


FIG. 10. — *Idomene parasimulans* n. sp. : A, habitus. B, A1. C, A2.

dorsal médian. Bord postérieur du segment différencié latéralement en un éperon arrondi portant 7-8 fortes épines. Dorsalement muni d'une rangée de fines spinules, son bord libre portant une frange de courtes épines mousses. Ventralement, avec une rangée de fines

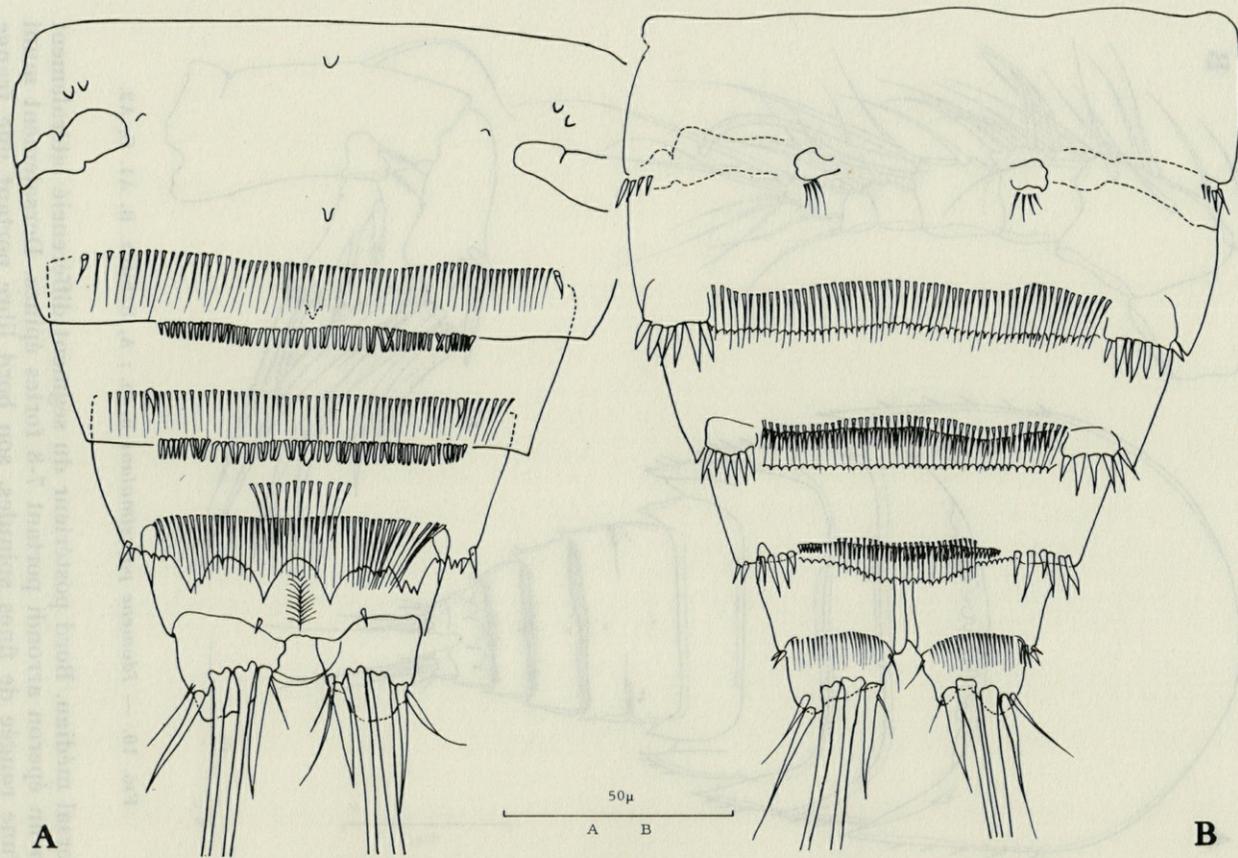


FIG. 11. — *Idomene parasimulans* n. sp. : A, urosome (dorsal), B, urosome (ventral).

spinules moins allongées que dorsalement, bord libre finement dentelé.

U3 présentant le même type d'ornementation : bouton médian dorsal, lobe latéral à six fortes épines, longues spinules dorsales avec frange d'épines mousses au bord libre. Ventralement ornementation plus complexe que sur U2 : bord postérieur dentelé, longues spinules se superposant à une rangée de courtes épines.

U4 avec bordure dorsale très découpée, bouton chitineux médio-dorsal, frange postérieure de longues spinules et peigne supplémentaire de spinules particulièrement fines. Ventralement, bord postérieur dentelé, lobe latéral peu marqué armé de sept fortes épines, longues spinules habituelles recouvrant la rangée de courtes épines.

U5 avec deux boutons chitineux dorsaux proches de la base des rames furcales, celles-ci protégées ventralement par de longues épines.

Rames furcales plus larges que longues. Ventralement base des deux soies apicales protégées par un court prolongement muni de courtes épines de la rame furcale. Soie apicale interne plus longue que l'externe. Dorsalement en position interne, une soie articulée. Chétotaxie complétée par la présence de deux soies marginales, interne et externe, à base entourée de courtes épines.

### *Antennule*

Composée de sept articles nettement distincts. Aesthétasque principal porté par le quatrième. Trois derniers articles plus courts que les deux précédents réunis. Armature suivante : 1, 9, 7, 3 + aesthétasque à base commune avec une soie, 3, 1 + 1 soie articulée, 1 + 3 soies articulés + aesthétasque à base commune avec une soie.

### *Antenne*

Très robuste avec allobase. Une soie sur l'article proximal, deux forts crochets barbelés, quatre soies géniculées et deux soies fines sur le distal. Exopodite de deux articles, portant respectivement deux et quatre soies plumeuses.

### *Mandibule*

Présente un palpe particulièrement développé. Précoxa normale : *pars incisiva* d'une seule dent, *lacinia mobilis* en dent pointue, quatre épines modifiées, à bord tranchant, deux épines simples et une soie barbelée. Coxa-basis avec trois soies et une forte spinulation. Endopodite allongé à deux articles, le proximal armé de

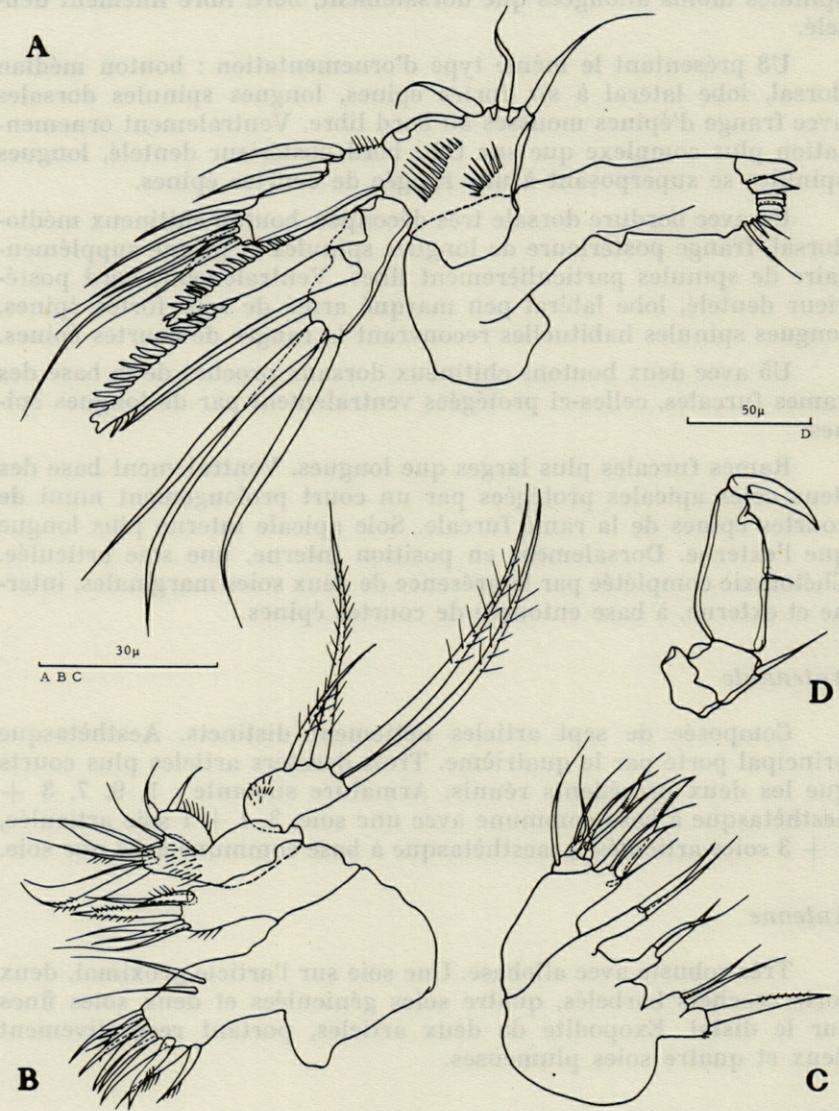


FIG. 12. — *Idomene parasimulans* n. sp. : A, mandibule. B, maxillule. C, maxille. D, maxillipède.

quatre soies comme le distal. Exopodite très puissant, d'un seul article, portant deux très forts addendés barbelés et quatre soies plumeuses.

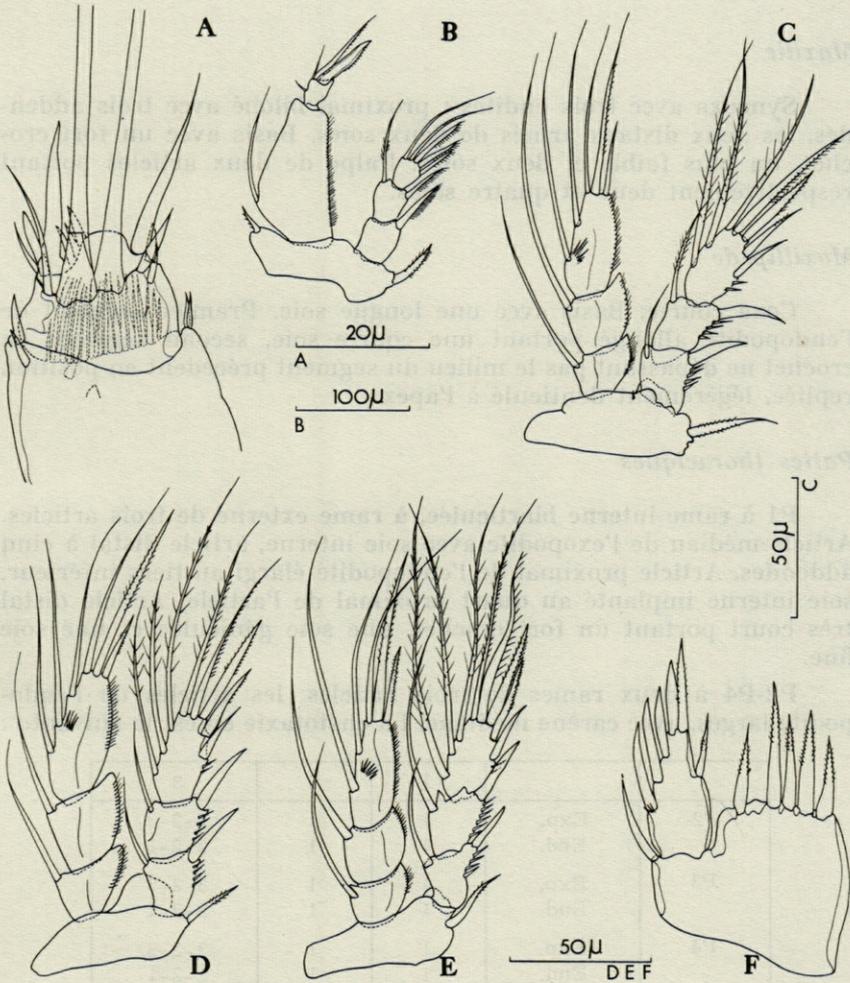


FIG. 13. — *Idomene parasimulans* n. sp. : A, furca (dorsal). B, P1. C, P2. D, P3. E, P4. F, P5.

### Maxillule

Arthrite de la précoxa armé de six forts crochets, trois soies barbelées et deux soies de surface. Coxa bien développée avec partie distale portant deux épines barbelées et quatre soies. Basis armé de cinq soies et une épine barbelée, recouvert d'une forte pilosité à l'apex. Endopodite portant deux courtes soies, exopodite avec quatre longues soies plumeuses.

*Maxille*

Syncoxa avec trois endites : proximal bilobé avec trois addendes, les deux distaux armés de deux soies. Basis avec un fort crochet, un plus faible et deux soies. Palpe de deux articles portant respectivement deux et quatre soies.

*Maxillipède*

Coxa courte. Basis avec une longue soie. Premier segment de l'endopodite allongé portant une courte soie, second segment en crochet ne dépassant pas le milieu du segment précédent en position repliée, légèrement denticulé à l'apex.

*Pattes thoraciques*

P1 à rame interne biarticulée, à rame externe de trois articles. Article médian de l'exopodite avec soie interne, article distal à cinq addendes. Article proximal de l'endopodite élargi au tiers inférieur, soie interne implanté au quart proximal de l'article. Article distal très court portant un fort crochet, une soie géniculée et une soie fine.

P2-P4 à deux rames de trois articles, les articles de l'endopodite larges, avec carène médiane. La chétotaxie en est la suivante :

		1	2	3
P2	Exp.	1	1	2-2-3
	End.	1	1	2-2-1
P3	Exp.	1	1	3-2-3
	End.	1	1	2-2-1
P4	Exp.	1	1	3-2-3
	End.	1	1	2-2-1

Cinquième paire de pattes avec baséoendopodite bien développé à lobe interne avec bord distal rectiligne portant cinq fortes soies barbelées subégales. Exopodite conique armé de six soies : trois marginales externes, deux apicales et une plus fine interne.

**JUSTIFICATION**

*I. parasimulans* n.sp. présente de nombreux caractères communs avec *I. simulans* (Brady) décrit des côtes du Cap en 1910.

Malheureusement cette description ancienne est trop incomplète et les figures données par l'auteur trop imparfaites pour que nous puissions conclure à l'identité des deux formes. A notre connaissance, *I. simulans* n'a jamais été retrouvée depuis sa description. *I. purpurocincta* (Norman et T. Scott) décrit des côtes d'Angleterre en 1905-1906 est également proche d'*I. simulans*, donc également d'*I. parasimulans* n.sp. Cependant la redescription récente de VERVOORT (1965) d'après du matériel des Iles Carolines (atoll d'Ifaluk) confirme la validité de l'espèce de BRADY, les deux formes différant sur de nombreux points.

D'après la description de BRADY, *I. simulans* et *I. parasimulans* n.sp. ont en commun leur morphologie générale, leur coloration et la présence de trois épines aux bords latéraux des segments thoraciques 2-4. Cependant *I. parasimulans* n.sp. possède également cinq épines latérales au céphalothorax. La comparaison des appendices céphaliques permet de remarquer une composition différente des antennes : six articles chez *I. simulans*, sept dans notre espèce. Les autres appendices ne fournissent pas de critère valable. L'endopodite de P1 et biarticulé L.a P3 telle qu'elle est décrite par BRADY est originale : distal de l'exopodite avec 2-2-2 soies, médian de l'endopodite avec 2, distal avec 2-2-1 soies (?). L'auteur donne également une figure de l'exopodite de P5 armé de six soies comme chez *I. parasimulans* n.sp. Les maxillipèdes apparaissent différents dans les deux formes, les articles qui composent cet appendice chez *I. parasimulans* n.sp. étant beaucoup plus courts, notamment le crochet distal.

Bien que les divergences entre ces deux formes soient minimales, nous avons préféré nommer cette forme en en donnant une description aussi complète que possible.

Parmi les trois formes nouvelles décrites ci-dessus, deux paraissent associées de façon constante avec les Bryozoaires *Schizomavella linearis* et *Schizobrachiella sanguinea*. En effet, nous avons récolté sur ces Bryozoaires de nombreux stades juvéniles de l'une ou l'autre espèce. Il semble donc que le cycle complet s'accomplisse entièrement sur le Bryozoaire. *P. bryozoophila* nous a paru montrer une série de caractères adaptatifs intéressants notamment dans sa morphologie générale, exceptionnelle chez les *Ectinosomidae*. Le corps aplati, avec le grand développement du céphalothorax, les pattes thoraciques courtes, garnies d'addendes forts permettent certainement une bonne adhérence de l'animal au substrat. Contrairement à ce que nous avons observé pour *L. drachi*, *P. bryozoophila* se déplace activement sur le bryarium mais ne l'abandonne que rarement. *T. knoeppfleri* appartient à un genre bien connu pour sa résistance à un hydrodynamisme violent (MARCUS, 1963) mais nous n'avons pu faire d'observations sur le vivant. Enfin, *I. parasimulans* présente

également un aplatissement du corps marqué et la plupart des espèces de ce genre ont été recueillies lors de lavages d'Algues ou d'Invertébrés marins (Lamellibranches, Hydraires, etc.). Cependant nous n'avons récolté qu'un seul exemplaire de cette forme et nous ne pouvons conclure à une localisation particulière sur un Bryozoaire.

### RÉSUMÉ

Description d'un genre nouveau de Copépodes Harpacticoïdes, *Peltobradya* (*Ectinosomidae* Sars) et de trois espèces nouvelles, *P. bryozoophila* n. sp., *Tegastes knoepffleri* n. sp. et *Idomene parasimulans* n.sp., récoltés sur quelques Bryozoaires de la région de Banyuls-sur-Mer.

### SUMMARY

Description of a new genus of *Copepoda Harpacticoidea*, *Peltobradya* n.g. (*Ectinosomidae* Sars) and of three new species, *P. bryozoophila* n.sp., *Tegastes knoepffleri* n.sp. and *Idomene parasimulans* n.sp., collected on some Bryozoans of Banyuls-sur-Mer.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Autoren beschreiben eine neue Gattung von harpacticoïden Copepoden, *Peltobradya* n.g. (*Ectinosomidae* Sars) und drei neue Arten, *P. bryozoophila* n.sp., *Tegastes knoepffleri* n.sp. et *Idomene parasimulans* n.sp. die auf Bryozoen in der Gegend von Banyuls-sur-Mer gefunden wurden.

### BIBLIOGRAPHIE

- BRADY, G. S., 1910. Die marinen Copepoden der deutschen Südpolar-Expedition. *Deutsche Südpolar-Exped.*, 1901-03, 11 (3).  
LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. Lund. 2 V.  
LANG, K., 1965. Copepoda Harpacticoidea from the Californian Pacific Coast. *Kungl. Svenska Vetenskapsak. Hand.*, 10 (2), 1-560.

- MARCUS, A., 1963. *Tegastes elenae* n. sp., Harpacticoïde nouveau de la Mer Noire. *Vie Milieu*, 14 (3) : 561-569.
- MEDIONI, A., SOYER, J., 1966. *L. ? drachi* n. sp., Copépode Harpacticoïde associé au Bryozoaire *Schismopora armata* (Hincks 1860). *Vie Milieu*, 17 (2-A) : 1053-1063.
- MONARD, A., 1936. Note préliminaire sur la faune des Harpacticoïdes marins d'Alger. *Bull. Stat. Acqu. Pêche Castiglione*, 45-85.
- VERVOORT, W., 1964. Free-Living Copepoda From Ifaluk Atoll In the Caroline Islands. *U.S. Nat. Mus. Bull.*, 236, 1-431.
- WELLS, J. B. J., 1965. Two new genera of Harpacticoid Copepods of the Family Ectinosomidae. *Revista Biol.*, 5 (1-2), 30-35.

*Manuscrit reçu le 25 novembre 1966.*



NOUVELLE SIGNALISATION  
DU GENRE *NYMPHONELLA* OHSHIMA  
A BANYULS-SUR-MER :  
*NYMPHONELLA LECALVEZI* n. sp.

par A. GUILLE et J. SOYER  
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

La récolte à Banyuls-sur-mer de neuf individus appartenant au genre *Nymphonella* Ohshima a permis la mise en évidence de caractères distinctifs entre la forme méditerranéenne et l'espèce-type, *N. tapetis* Ohshima, justifiant la création d'une espèce nouvelle.

Dans le cadre de l'étude bionomique de la baie de Banyuls-sur-Mer, l'un de nous eût l'occasion de récolter onze Pycnogonides en trois stations. Deux individus, provenant de la station DB 76 (32-46 m de fond, sables mêlés de graviers) appartenaient à l'espèce *Ascorhynchus simile* Fage, 1942, dont la présence a déjà été signalée en Mer catalane (STOCK et SOYER, 1965). Tous les autres exemplaires se rattachaient au curieux genre *Nymphonella* Ohshima, 1927. LE CALVEZ (1950) signale la capture de plusieurs individus de ce genre à Banyuls dans des pêches planctoniques nocturnes à la lanterne. L'auteur, tout en indiquant quelques différences par rapport à la diagnose originale rattache la forme méditerranéenne à l'espèce-type, *N. tapetis* Ohshima, 1927. Cependant la découverte d'une seconde espèce sur les côtes d'Afrique du Sud (STOCK, 1959) permettait de douter de l'identité réelle des deux formes. L'examen des

neuf exemplaires en notre possession nous a permis de mettre en évidence plusieurs caractères distinctifs qui nous ont paru suffisants pour justifier la création d'une nouvelle espèce.

*NYMPHONELLA LECALVEZI* n.sp.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

DB 46 (baie de Paulilles, 5-7 m de fond, sable fin) : 2 ♂ oviphores, 1 ♀.  
DB 58 (crique de Tarimpo, 6-11 m de fond, sable fin) : 3 ♂ oviphores, 3 ♀.

DESCRIPTION

La morphologie générale est très voisine de celle de *N. tapetis* et de *N. lambertensis* Stock. Cependant les processus latéraux présentent dorsalement deux petits tubercules qui portent chacun une ou deux courtes spinules; deux tubercules ventraux complètent l'ornementation. Le bord postérieur montre un renflement marqué en son milieu, ce renflement étant en général plus net chez les mâles.

La trompe est allongée et dépasse largement la longueur du segment céphalique.

Le scape des chélicères est lisse et porte de curieux poils à implantation commune. La pince est peu chitinisée.

Les palpes apparaissent composés de onze articles mais comme chez *N. tapetis* ou *N. lambertensis*, les deux segments distaux sont fragmentés en un nombre variable d'articulets. Le segment 3, le plus développé, est orné de poils semblables à ceux du scape des chélicères. Le segment 5 porte seul de fortes épines, les articles 6, 7, 8 et 9 possédant des poils courts à extrémité tronquée. Le segment 7 est toujours nettement plus long que les segments 6 et 8, les rapports 7/6 et 7/8 étant respectivement de 1,96 et de 1,59 en moyenne.

Les ovigères sont composés de dix articles, les quatre derniers portant les épines habituelles (10 : 8 : 7 : 8). Ces dernières montrent 4 à 7 paires de denticulations, la moyenne s'établissant à 6. Leur morphologie se rapproche de celle des épines de *N. tapetis*. Le segment distal est armé d'un « ongle » bien marqué.

Les pattes ne présentent pas de caractères particuliers pour le genre. Les coxa I sont munies de deux tubercules dorsaux. Les articles 1 à 6 de PI sont normaux. Le 7 (tarse) est allongé et

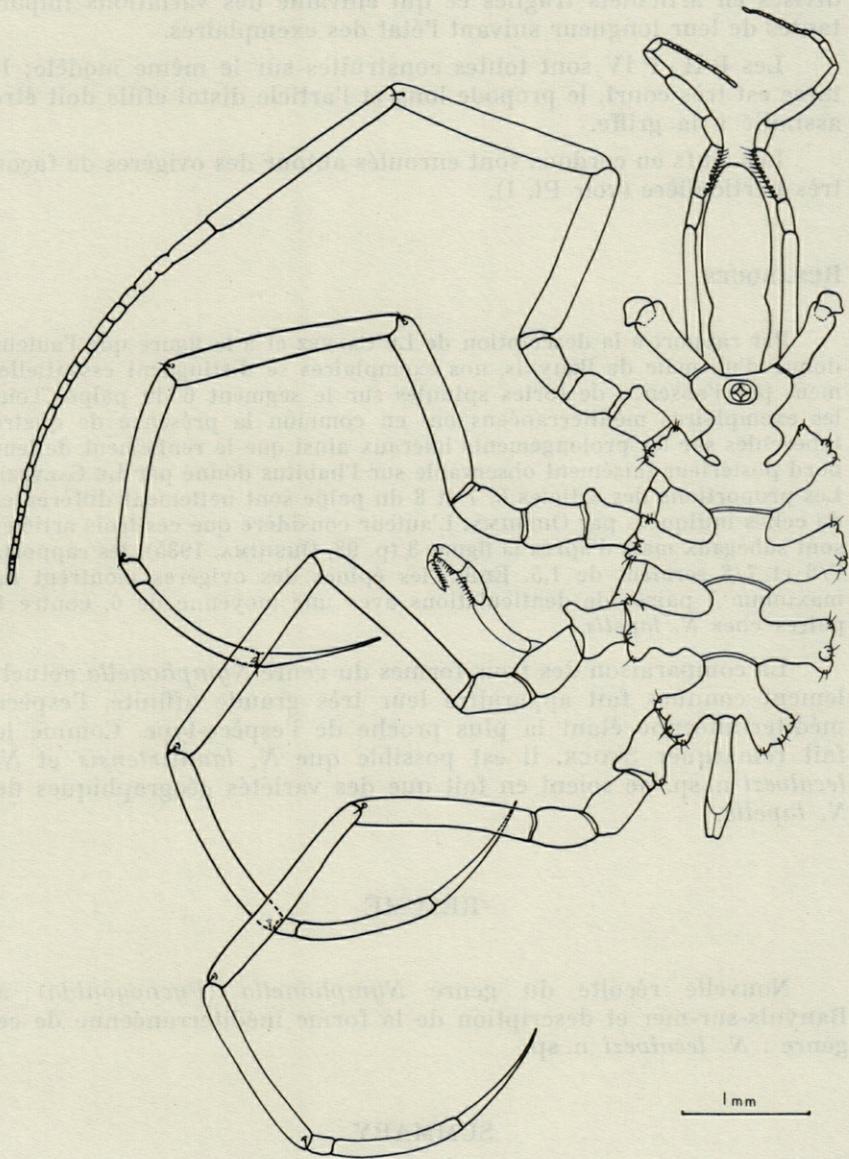


FIG. 1. — *Nymphonella lecalbezi* n. sp. : habitus femelle (vue dorsale).

présente un début de segmentation. Les deux articles distaux sont divisés en articulets fragiles ce qui entraîne des variations importantes de leur longueur suivant l'état des exemplaires.

Les P II - P IV sont toutes construites sur le même modèle; le tarse est très court, le propode long et l'article distal effilé doit être assimilé à la griffe.

Les œufs en cordons sont enroulés autour des ovigères de façon très particulière (voir Pl. I).

#### REMARQUES.

Par rapport à la description de LE CALVEZ et à la figure que l'auteur donne d'un mâle de Banyuls, nos exemplaires se distinguent essentiellement par l'absence de fortes spinules sur le segment 6 du palpe. Tous les exemplaires méditerranéens ont en commun la présence de quatre tubercules sur les prolongements latéraux ainsi que le renflement de leur bord postérieur (aisément observable sur l'habitus donné par LE CALVEZ). Les proportions des articles 6, 7 et 8 du palpe sont nettement différentes de celles indiquées par OHSHIMA. L'auteur considère que ces trois articles sont subégaux mais d'après la figure 3 (p. 98, OHSHIMA, 1935), les rapports 7/6 et 7/8 seraient de 1,5. Enfin, les épines des ovigères montrent au maximum 7 paires de denticulations avec une moyenne de 6, contre 8 paires chez *N. tapetis*.

La comparaison des trois formes du genre *Nymphonella* actuellement connues fait apparaître leur très grande affinité, l'espèce méditerranéenne étant la plus proche de l'espèce-type. Comme le fait remarquer STOCK, il est possible que *N. lambertensis* et *N. lecalvezi* n. sp. ne soient en fait que des variétés géographiques de *N. tapetis*.

#### RÉSUMÉ

Nouvelle récolte du genre *Nymphonella* (*Pycnogonida*) à Banyuls-sur-mer et description de la forme méditerranéenne de ce genre : *N. lecalvezi* n. sp.

#### SUMMARY

New capture of genus *Nymphonella* (*Pycnogonida*) off Banyuls-sur-mer and description of the mediterranean species of this genus : *N. lecalvezi* n. sp.

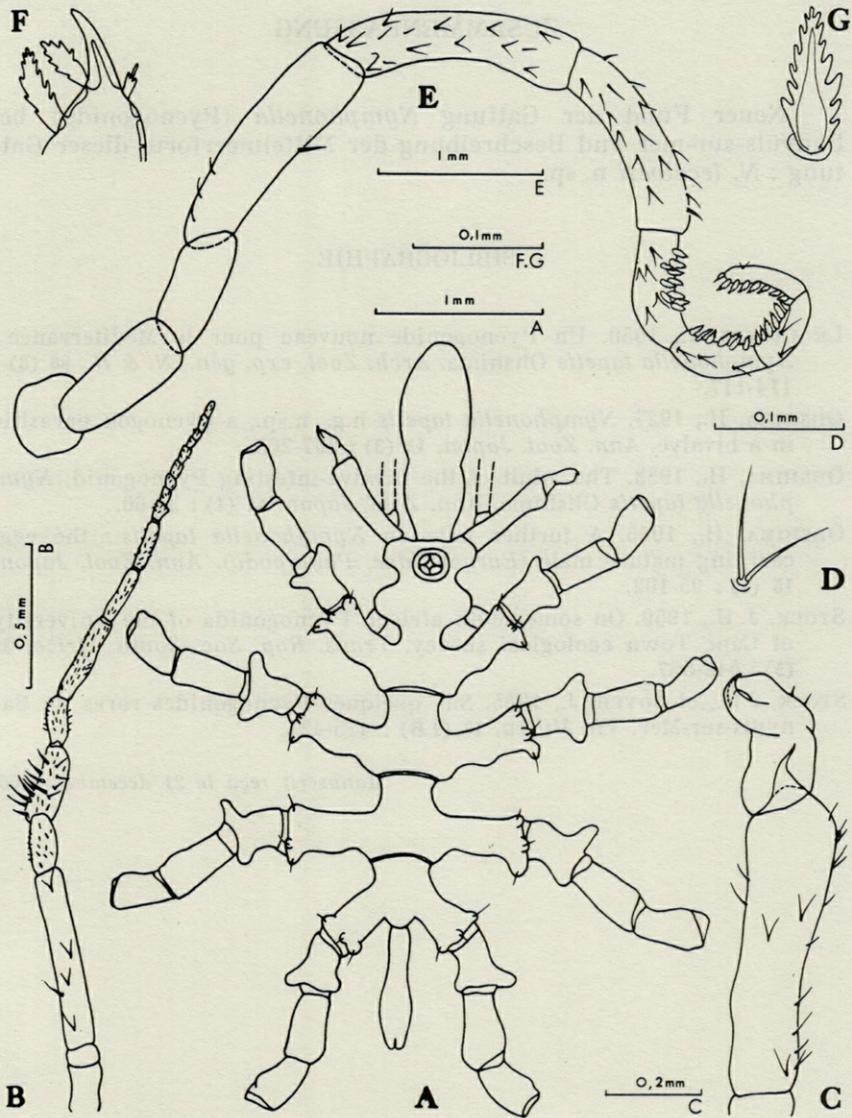


FIG. 2. — *Nymphonella lecalvezi* n.sp. : A, habitus mâle (vue dorsale) ; B, palpe ; C, chélicère ; D, poil du scape des chélicères ; E, ovigère ; F, extrémité des ovigères ; G, épine spéciale des ovigères.

## ZUSAMMENFASSUNG

Neuer Fund der Gattung *Nymphonella* (Pycnogonida) bei Banyuls-sur-mer und Beschreibung der Mittelmeerform dieser Gattung : *N. lecalvezi* n. sp.

## BIBLIOGRAPHIE

- LE CALVEZ, J., 1950. Un Pycnogonide nouveau pour la Méditerranée : *Nymphonella tapetis* Ohshima. *Arch. Zool. exp. gén., N. & R.*, 86 (3) : 114-117.
- OHSHIMA, H., 1927. *Nymphonella tapetis* n.g., n.sp., a pycnogon parasitic in a bivalve. *Ann. Zool. Japon*, 11 (3) : 257-263.
- OHSHIMA, H., 1933. The adult of the bivalve-infesting Pycnogonid, *Nymphonella tapetis* Ohshima. *Ann. Zool. Japon*, 14 (1) : 53-60.
- OHSHIMA, H., 1935. A further note on *Nymphonella tapetis* : the egg-carrying mature male (*Eurycydidae*, *Pantopoda*). *Ann. Zool. Japon*, 15 (1) : 95-102.
- STOCK, J. H., 1959. On some south african Pycnogonida of the University of Cape Town ecological survey. *Trans. Roy. Soc. South Africa*, 35 (5) : 549-567.
- STOCK, J.H., et SOYER, J., 1965. Sur quelques Pycnogonides rares de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 16 (1B) : 415-421.

Manuscrit reçu le 21 décembre 1966.

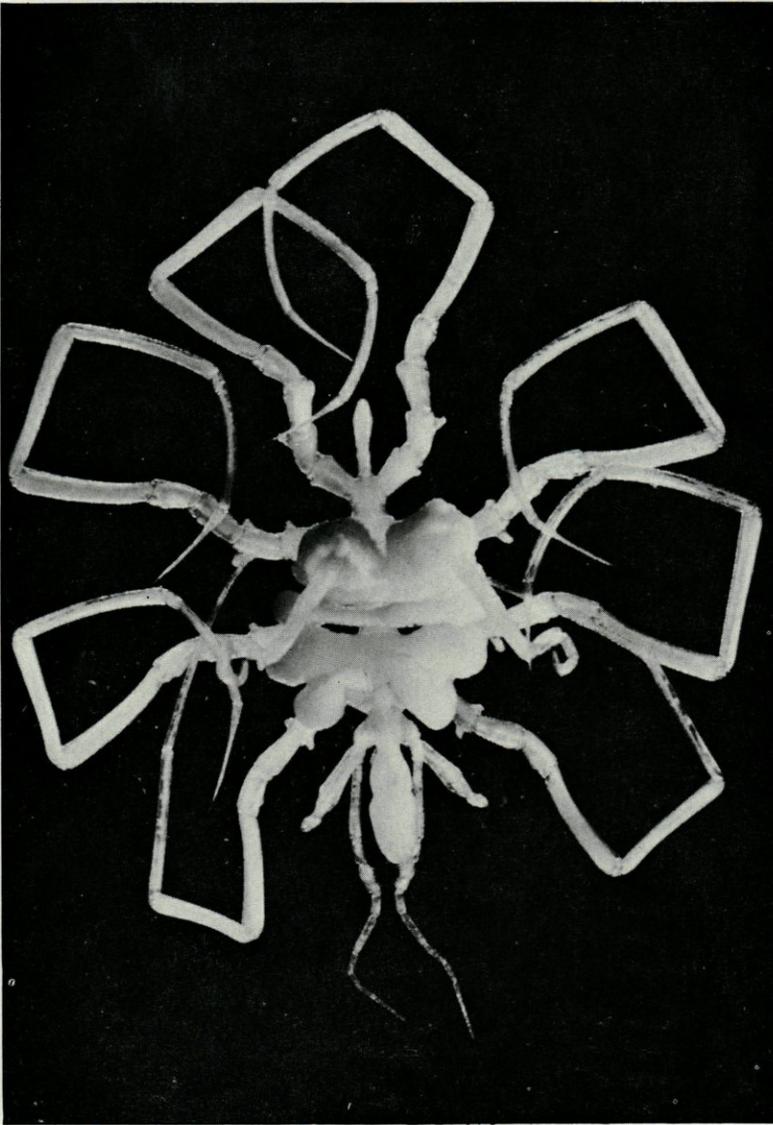


PLANCHE I

*Nymphonella lecalvezi* n. sp. : mâle oviphore (vue ventrale).

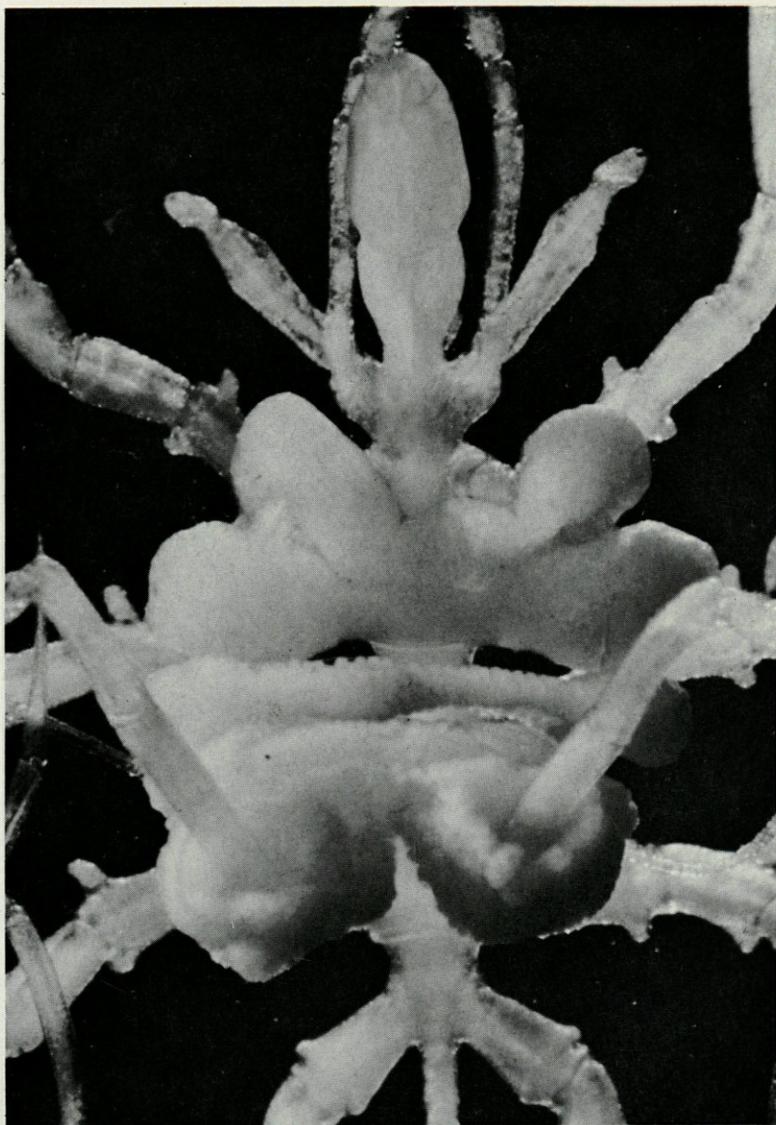


PLANCHE II

*Nymphonella lecalvezi* n. sp. : détail des œufs sur les ovigères.

TABLEAU I

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Longueur	6,12	4,22	4,19	4,35	4,38	5,34	6,10	5,24	4,85
Largeur (2ème segm.)	2,11	1,51	1,48	1,32	1,48	1,98	1,98	1,91	1,71
Proboscis	1,65	1,02	1,05	1,25	1,48	1,48	1,65	1,38	1,32
Tronc	3,33	2,50	2,31	2,27	2,14	2,80	3,33	2,97	2,64
Abdomen	0,99	0,69	0,82	0,82	0,75	1,05	1,15	0,89	0,89
Palpe	4,31	2,47	2,64	2,70	3,00	4,31	4,31	3,33	3,33
3ème segment	0,99	0,69	0,75	0,95	0,66	1,05	1,15	1,08	1,05
6ème "	0,23	0,19	0,19	0,16	0,19	0,26	0,26	0,23	0,23
7ème "	0,46	0,33	0,39	0,36	0,39	0,52	0,56	0,42	0,42
8ème "	0,29	0,23	0,23	0,23	0,26	0,33	0,36	0,36	0,23
7ème/6ème segm.	2	1,66	2	2,2	2	2	2,1	1,85	1,85
7ème/8ème "	1,55	1,42	1,71	1,57	1,5	1,6	1,54	1,62	1,85
Patte I	10,88	6,60	6,60	7,62	6,27	10,52	11,28	8,84	7,75
4ème article	1,48	1,08	1,12	1,18	1,05	1,71	1,81	1,32	1,05
5ème "	1,65	1,05	1,15	1,25	1,08	1,84	1,98	1,58	1,38
6ème "	1,65	0,99	1,18	1,38	0,92	1,88	1,98	1,58	1,38
7ème "	1,41	0,95	0,99	1,32	1,05	1,65	1,65	1,35	1,02
art. distaux	1,48	1,28	1,05	1,41	1,22	2,11	2,14	1,71	1,48
Patte II	10,19	6,83	7,02	8,48	6,63	9,30	8,80	9,00	7,75
4ème article	1,48	1,15	1,25	1,35	1,05	1,48	1,78	1,48	1,38
5ème "	2,04	1,22	1,25	1,48	1,32	2,11	1,88	1,81	1,25
6ème "	1,81	1,02	1,18	1,18	1,25	1,58	1,71	1,48	1,51
7ème "	0,19	0,13	0,16	0,13	0,13	0,16	0,19	0,16	0,13
8ème "	1,48	0,99	0,99	1,15	0,89	1,32	1,32	1,32	0,99
griffe	1,35	0,95	0,95	0,89	1,05	0,99	1,25	1,15	1,15
Patte IV	9,00	6,33	6,36	6,40	6,00	8,67	9,47	8,71	7,45



# DU COMPORTEMENT DE QUELQUES CÉTACÉS EN MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE <sup>(1)</sup>

par G. PILLERI

*Institut d'Anatomie du Cerveau, Waldau/Berne (Suisse)*  
*Laboratoire de Physiologie Acoustique, Jouy-en-Josas (France)*

## INTRODUCTION

En août-septembre 1966, j'ai pu, comme anatomiste du cerveau, prendre part à une expédition organisée par le Prof. R. G. BUSNEL avec l'aide du C.N.R.S., qui avait principalement pour but d'exécuter des recherches bioacoustiques sur les petits cétacés dans la Méditerranée occidentale. Le bateau de l'expédition était un yacht à moteur (« Swiss Miss », Gibraltar) de 112 pieds de long et 19 tonnes. On avait placé à la proue une corbeille métallique, afin de mieux observer et capturer les animaux. En plus du matériel bioacoustique, on a rassemblé, surtout sur le *Delphinus delphis*, un très riche matériel pathologique, neuro-anatomique, parasitologique et hématologique, encore en élaboration. Dans les lignes qui suivent, je voudrais communiquer quelques observations de comportement que j'ai pu recueillir pendant l'expédition.

J'adresse ici mes meilleurs remerciements au chef de l'expédition, Prof. R. G. BUSNEL, au Dr. Pierre LAMARQUE, au Dr. Claude GALLIEN, au Capitaine CURTIES. Je remercie notre laborantine M<sup>lle</sup> ANTONELLI pour les agrandissements des nombreux négatifs de photographies. Je suis reconnaissant à M<sup>lle</sup> A. TISSOT pour sa traduction française.

(1) Exécuté avec l'aide du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.

## OBSERVATIONS DE COMPORTEMENT

### a) *Delphinus delphis* Linné.

Le dauphin est l'Odontocète le plus abondant en Méditerranée et on en trouve presque tous les jours de nombreuses troupes dans les eaux entre Malaga et Gibraltar. Les troupes se composent d'animaux des deux sexes, les femelles emportaient souvent avec elles un petit de 0,70 à 1 m de long à cette époque de l'année. Aucune des femelles que nous avons disséquées n'était gravide, ce qui suppose une période d'accouplement des dauphins située en automne. Les mères avec des petits étaient en général plus prudentes que les mâles et venaient rarement nager près de la proue du bateau. Il était facile, avec une vitesse de 7-8 nœuds, de suivre les troupes. Lors d'une telle poursuite, la bande toute entière prend la fuite, tout en augmentant sa vitesse de nage; les animaux émergent fréquemment pour souffler et font de petits bonds hors de l'eau. Après un moment, la troupe se divise le plus souvent en petits groupes ou bien quelques animaux font tout à coup volte-face et viennent latéralement vers la proue du bateau pour nager et se tenir dans le courant de la vague de proue (fig. 8). Ce comportement est typique de *Delphinus delphis*. Pendant la natation près de la vague de proue, on pouvait clairement observer comment les animaux tournaient la tête de temps en temps et fixaient des yeux l'homme dans la corbeille de proue.

Des sauts hors de l'eau n'étaient pas fréquemment exécutés, et le plus souvent seulement par une mer mouvementée (fig. 1a, 2). Pendant notre expédition, les petits sautaient avec joie; les sauts des jeunes animaux sont plus pesants que ceux des adultes.

Les animaux adultes et, d'après mes observations, les mâles seulement, accomplissaient pendant plusieurs jours un saut particulier. L'animal se précipite hors de l'eau, le corps tendu et dans une position légèrement oblique et se laisse retomber dans la même position sans plus de mouvement (fig. 1c). Ces sauts s'observaient surtout le soir par mer tranquille. Je ne peux pas préciser s'ils correspondent à un comportement ludique ou à des attitudes de rut. Souvent les animaux exécutaient un petit bond, accompagné d'un claquement de queue. Ces petits bonds avec claquement de queue et le saut vertical avec un corps plus tendu s'observaient souvent simultanément dans la même bande. Pendant que quelques animaux sautaient, d'autres claquaient de la queue. Une forme particulière

de mouvement, qui appartient clairement au comportement de rut, s'observait chez les femelles. Les deux individus d'un couple nagent l'un près de l'autre. Tout d'un coup, la femelle exécute une rotation complète autour de son axe longitudinal et se montre un moment, sans émerger, à la surface de l'eau. Le mâle reste à côté en position normale.

J'ai pu observer un comportement analogue chez les dauphins capturés. Le 5-9-1966, un mâle et une femelle ont été capturés. On les mit tous deux dans un bassin en plastique de 2 mètres de long plein d'eau. La femelle devint vite familière, suivit mes mouvements des yeux, tenant la tête en partie hors de l'eau et paraissait prendre plaisir au contact de la main et aux caresses. Chaque fois qu'on la caressait vigoureusement sur le ventre, elle commençait à se tourner sur son propre axe dans le réservoir, restait un moment le ventre contre la surface de l'eau, et revenait finalement à sa position habituelle (fig. 3). On pouvait déclencher ce mouvement de torsion très souvent. Si on caressait le ventre du mâle, il n'exécutait aucune culbute. Sur des animaux pris plus tard, les mouvements de torsion n'étaient aussi provoqués que chez les femelles.

Quand les bêtes étaient remises en liberté, nous avons souvent essayé de les inciter à se porter d'elles-mêmes dans la mer. On y réussit facilement quand on embrasse l'animal de côté et que d'une main on maintient la nageoire dorsale par l'arête. On peut aussi maintenir la nageoire des deux mains en restant à cheval sur l'animal. Le dauphin n'essaye alors jamais de plonger en profondeur et tire l'homme à la surface de l'eau (fig. 4). On ne peut alors noter aucune direction particulière; le plus souvent il se dirige vers la haute mer. Il est cependant possible de conduire l'animal dans la direction voulue en le tirant. Mâles et femelles se comportent de la même manière vis-à-vis de l'homme au cours de cette natation.

#### b) *Tursiops truncatus* Mont.

Alors que *Delphinus delphis* accompagnait souvent notre yacht en se tenant dans le courant de la vague de proue, *Tursiops truncatus* gardait dans la plupart des cas une certaine distance de fuite bien marquée. Le *Tursiops* est moins fréquent en Méditerranée et prédomine dans la partie pélagique. Nous avons rencontré quelquefois des animaux isolés ou de très petits groupes de 3 à 4 individus. Un tel groupe n'est venu qu'une seule fois nager près de la proue. Le *Tursiops* nage plus vite que *Delphinus delphis* et peut, d'après mes observations, plonger plus longtemps. Dans les eaux de Malaga, on a découvert deux *Tursiops*, mâle et femelle, dans la proximité d'un bateau de pêche dont l'équipage était sur le point de hisser le chalut. Les animaux nageaient en cercle lentement autour du

filet (fig. 5). Il était clair que les animaux soulevaient souvent leur tête hors de l'eau afin d'explorer visuellement les alentours de la surface de l'eau. Poursuivis par nous, ils se séparèrent bientôt et le mâle commença à nager devant la proue du bateau à 15 mètres de distance. Quand cet éloignement diminuait, il plongeait tout d'un coup pour apparaître à nouveau à 15 mètres derrière le bateau. Il répéta ce comportement pendant une bonne heure. Au cours de ce temps, l'animal n'exécuta qu'un vrai saut. Les essais de capture des *Tursiops* demeurèrent infructueux.

c) *Pseudorca crassidens* Owen.

Le petit épaulard est rare en Méditerranée (PILLERI, sous presse). Le 3 septembre 1966 le bateau de recherche se trouvait sur la Côte du Soleil, à 10 milles environ de la côte entre Gibraltar et Marbella. Nous étions occupés à capturer des dauphins, lorsqu'un après-midi on découvrit une grande troupe de baleines dentées à environ 200 mètres du bateau, qui nageait vers l'est (fig. 6). La troupe se composait d'à peu près 15 petits épaulards (*Pseudorca crassidens*). C'étaient des adultes des deux sexes accompagnés de quelques jeunes animaux. Les adultes avaient un corps d'une longueur estimée à 6 mètres, les jeunes à 2-2,5 mètres. Ils nageaient relativement lentement et le bateau de l'expédition pouvait facilement les suivre à une vitesse de 6 nœuds. Souvent la troupe se divisait en s'approchant en quelques petits groupes de 4 à 5 animaux, qui nageaient très près de la proue du bateau. Même le bruit du moteur du canot en caoutchouc (« Zodiac »), mis tout de suite à la mer, ne les effrayait pas : le canot pouvait s'approcher des animaux souvent jusqu'à 1 mètre, et par moments un groupe nageait entre le canot et le yacht. Pendant ce comportement ils soufflaient toutes les 20 à 30 secondes. Seulement les jeunes animaux faisaient à l'occasion des bonds hors de l'eau. Chaque fois que le yacht ou le Zodiac s'approchaient d'une jeune bête, elle était tout de suite flanquée et protégée par deux animaux adultes. C'étaient probablement des femelles, car elles étaient un peu plus petites. Chez deux adultes, qui nageaient un moment près de la proue et émergeaient régulièrement pour souffler, nous avons pu observer distinctement des vomissements de nourriture. C'étaient de gros morceaux (approximativement de 30 à 40 cm de diamètre) déchiquetés et ressemblant à de la viande d'une couleur blanchâtre. Ils étaient cependant fermement maintenus entre les dents, sans que la vitesse de nage fut modifiée, avec des restes d'aliments en bouillie qui se perdaient tout de suite dans l'eau, et étaient aussitôt ravalés. Il s'agissait peut-être des restes de dauphins que nous avons pris le matin et disséqués. A titre d'essai, je jetai encore quelques morceaux de

dauphin et de lard dans l'eau, mais ne pus observer s'ils étaient attrapés par les petits épaulards. Les fragments alimentaires vomis pouvaient aussi appartenir à un genre de Céphalopodes.

Au cours de la poursuite les animaux se séparèrent en groupes en protégeant toujours les petits de la manière décrite, changèrent la direction de leur nage et se réunirent à nouveau. A l'arrivée du crépuscule, la troupe fut définitivement perdue de vue au sud de Marbella. On essaya sans succès le lendemain de retrouver les petits épaulards dans les mêmes régions.

On fit plusieurs enregistrements des signaux acoustiques des petits épaulards et on a observé un rapprochement de la troupe vers l'hydrophone quand on émettait l'enregistrement de signaux d'un dauphin harponné (1).

## DISCUSSION

Les observations systématiques sur le comportement des Odonocètes concernent surtout les espèces *Tursiops truncatus* et *Globicephala melaena* et ont été exécutées en océanarium sur des animaux capturés (entre autres : McBRIDE et KRITZLER, 1961; TAVOLGA et ESSAPIAN, 1957; CALDWELL, 1963; BROWN, 1960; HEBB, 1948).

Ce n'est que ces dernières années qu'on a soumis à l'examen éthologique d'autres espèces, comme par exemple le dauphin de l'Amazone, *Inia geoffrensis* (LAYNE et CALDWELL, 1964) et le marsouin, *Phocaena phocaena* (ANDERSEN et DZIEDZIČ, 1964). Les observations en pleine mer sont rares et, pour le *Delphinus delphis*, sur lequel portent la plupart de nos observations, les descriptions utilisables manquent encore.

De tout temps le dauphin (*Delphinus delphis*) a été décrit comme « l'ami de l'homme » (Pline l'Ancien). Il est certainement le plus extraverti parmi les baleines, vient au devant des bateaux, les accompagne en nageant dans le courant de la vague de proue. Nous avons toujours pu constater ceci au cours de notre expédition (voir aussi ALONCLE, 1964). Au contraire, le *Tursiops truncatus* se tenait en général à une certaine distance du bateau et s'approcha seulement d'une barque de pêche alors que les pêcheurs retireraient le filet hors de l'eau. Les exceptions à ce comportement ne sont pas rares, il suffit de penser aux observations sur les *Tursiops* « Opo » en Nouvelle-Zélande (ALPERS).

(1) Matériel Prof. R.G. BUSNEL, Laboratoire de Physiologie Acoustique, Jouy-en-Josas.

a) MOUVEMENTS DE SAUT.

Nous avons observé des sauts fréquents aussi bien chez les *Delphinus delphis* que chez les *Tursiops truncatus*. Dans la troupe de *Pseudorca crassidens* que nous avons aperçue dans les eaux de Malaga, il n'y avait que les jeunes qui sautaient avec joie. En dehors du saut habituel par lequel les animaux sortent partiellement ou complètement de l'eau, on nota chez les *Delphinus delphis* mâles un saut presque vertical, avec le corps tendu, dont la signification (comportement de rut ou mouvement ludique) demeure inconnue. Nous n'avons jamais observé de sauts de plusieurs mètres de hauteur, comme les accomplissent les animaux en captivité après dressage. HEDIGER (1963) doute que de tels bonds soient exécutés dans la nature. Cependant le commandant COUSTEAU a filmé dans la Mer Rouge, lors d'une des premières expéditions de la « Calypso », de très hauts sauts chez *Tursiops truncatus*.

b) COUPS DE QUEUE.

On trouve le coup de queue chez le *Delphinus delphis*, mais ce n'est pas un mouvement spécifique. Il a été observé également chez le *Tursiops truncatus*. La baleine pilote (*Globicephala melaena*) peut en captivité et sur commande « faire claquer sa queue à la surface de l'eau jusqu'à ce qu'on lui donne le signal d'arrêter » (HEDIGER, 1963). Nous avons pu observer les sauts verticaux et les claquements de queue simultanément chez plusieurs dauphins de la même troupe. Le claquement de la queue se trouve du reste aussi chez d'autres mammifères adaptés à la vie aquatique, comme par exemple chez le castor (*Castor canadensis*; PILLERI, 1960). Ce mouvement a très vraisemblablement chez les castors un but d'avertissement du danger pour les autres animaux de la colonie.

c) MOUVEMENTS DE RUT.

Un mouvement de rut très clair chez les *Delphinus delphis* femelles comporte une torsion du corps autour de son propre axe, pendant que l'animal nage tout près du mâle. Celui-ci reste à côté en nageant dans sa position normale. Cette torsion autour de son propre axe a été observée, sans doute chez les deux sexes, chez les Mysticètes *Eschrichtius gibbosus*, la baleine grise (FAY, 1963; SAUER,

1963) : les animaux changeaient leur position ici et là par rapport à la ligne de la quille pour nager côte à côte, et après un mouvement de redressement extrême, ils s'enroulaient autour de l'axe de leur propre corps. L'enroulement autour de l'axe du corps caractérisait des degrés inférieurs d'excitation et apparaissait toujours moins au cours du rut. Les femelles incitaient leur partenaire mâle à l'accouplement en cherchant à frôler les flancs ou la face ventrale du mâle. Chez le *Tursiops truncatus* en captivité, on n'a jamais pu observer de mouvement de torsion préliminaire de l'accouplement (TAVOLGA et ESSAPIAN, 1957). Il est intéressant que nous ayions pu provoquer ces mouvements de rotation autour de l'axe du corps chez les femelles de dauphin captives dans un bassin d'eau au moyen de vigoureuses caresses dans la région du ventre.

#### d) COMPORTEMENT DU DAUPHIN A L'ÉGARD DE L'HOMME.

Les dauphins capturés (*D. delphis*) deviennent en peu de temps familiers avec l'homme et les femelles plus rapidement que les mâles. Après capture, ils se tranquillisaient assez vite et respiraient régulièrement (fig. 7); même les battements du cœur devenaient bientôt normaux. Ils ont rarement essayé de tirer sur un cordage fixé au bateau par des courroies pour s'échapper, mais nageaient lentement en cercles (fig. 8). L'homme n'a jamais été mordu par un dauphin, ni en train de nager ni ramené à la côte, comportement qui est connu aussi depuis longtemps chez *Tursiops truncatus* et d'autres Delphinidés. Si on déplace un objet devant le champ de vision de l'animal tiré hors de l'eau, celui-ci suit ces mouvements du regard. Chez des *Delphinus delphis* attachés au cordage par des courroies, on a souvent remarqué une élévation de la tête hors de l'eau avec un regard pour l'entourage. Ce comportement a été aussi observé chez *Tursiops truncatus* en liberté. A la suite de cela, on peut admettre que les animaux voient bien sur la mer, aussi bien dans l'eau que dans l'air, ce que le dressage tend également à démontrer. Par contre, la vision sur la mer des Mysticètes n'est pas suffisamment vérifiée et il semble que l'œil de ces animaux ait un rôle minime dans l'orientation (PILLERI et WANDELER, 1964).

Une nage avec les dauphins réussit facilement quand, par le côté, on entoure l'animal capturé de ses bras et qu'on le maintient fermement par la nageoire dorsale. Ce maintien par la nageoire dorsale empêche, vraisemblablement par voie réflexe, l'animal de plonger et le dauphin peut ainsi entraîner l'homme à la surface de l'eau. Ce fait confirme le « comportement de sauvetage » du dauphin et l'histoire de Pline l'Ancien sur le dauphin Simon, qui tous les jours portait un enfant à l'école dans la baie de Puteoli. Il est à remarquer

que de grandes différences individuelles existent et que spontanément les hommes recherchent toujours un même animal (par exemple : le dauphin « Opo » en Nouvelle-Zélande).

e) COMPORTEMENT DE PROTECTION.

Dans les troupes de *Delphinus delphis* les femelles entraînent souvent leurs petits avec elles. Si le petit essaye de s'approcher du bateau, il n'y parvient jamais, car la femelle l'éloigne rapidement avec elle. Ce comportement est aussi connu chez *Tursiops truncatus*. Les femelles flanquent continuellement leurs petits et les éloignent des situations dangereuses, même en océanarium (TAVOLGA et ESSAPIAN, 1957). Nous avons remarqué un comportement clairement protecteur de la part des femelles adultes de *Pseudorca crassidens* chaque fois qu'un petit essayait de se rapprocher de notre yacht.

f) VOMISSEMENT DE NOURRITURE.

La littérature ne fournit aucune observation. Nous l'avons constaté chez des petits épaulards en train de nager.

### RÉSUMÉ

Des observations sur le comportement des *Delphinus delphis*, *Tursiops truncatus* et *Pseudorca crassidens* de la Méditerranée occidentale, soit avec des animaux en natation, soit capturés, sont rapportées et confrontées avec les données de la littérature.

Le comportement du *Delphinus delphis* à l'égard de l'homme dans des conditions expérimentales variées est décrit.

### ZUSAMMENFASSUNG

Es werden einige Verhaltensbeobachtungen über *Delphinus delphis*, *Tursiops truncatus* und *Pseudorca crassidens* aus dem westlichen Mittelmeer an frei schwimmenden oder gefangenen Tieren mitgeteilt und mit Literaturangaben verglichen.

Das Verhalten zwischen *Delphinus delphis* und dem Menschen unter verschiedenen Versuchsbedingungen wird beschrieben.

### SUMMARY

Observations on the behaviour of *Delphinus delphis*, *Tursiops truncatus* and *Pseudorca crassidens* from western Mediterranean, either on free swimming animals or in captivity, are reported and compared with the previous data.

The behaviour of *Delphinus delphis* with reference to man is described under various experimental conditions.

### BIBLIOGRAPHIE

- ALONCLE, H., 1964. Premières observations sur les petits cétacés des côtes marocaines. *Bull. Inst. Pêches maritimes Maroc*, 12 : 21-42.
- ALPERS, A., 1960. A Book of Dolphins. J. Murray, London.
- ANDERSEN, S. and A. DZIEDZIČ, 1964. Behavior patterns of captive harbour porpoise, *Phocaena phocaena* L. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, 63 : 1316.
- BROWN, D. H., 1960. Behavior of a captive pacific pilot whale. *J. Mammal*, 41 : 342-349.
- BROWN, D. H. Further observations on the pilot whale in captivity. *Contrib. 18 Marineland Biol. Laboratory*. Marineland of the Pacific, California (s.d.).
- CALDWELL, M. C., 1963. Intergeneric behavior by a captive pacific pilot whale. *Contr. in Science*, 70 : 1-12.
- FAY, F. H., 1963. Unusual Behavior of Gray Whales in Summer. *Psychol. Forschung* (Berlin), 27 : 175-176.
- HEBB, D. O., 1948. Behavior of the captive bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *J. Compar. Physiol. Psychol.*, 41 : 111-123.
- HEDIGER, H., 1963. Weitere Dressurversuche mit Delphinen und anderen Walen. *Z. Tierpsychol.*, 20 : 487-497.
- LAYNE, J. N. and D. K. CALDWELL, 1964. Behavior of the Amazon Dolphin, *Inia geoffrensis* (Blainville) in captivity. *Zoologica* (N.Y.), 49 : 82-108 + tab. I-IV.
- MCBRIDE, A. and H. KRITZLER, 1951. Observations on pregnancy, parturition, and postnatal behavior in the bottlenose dolphin. *J. Mammal.*, 32 : 251-266.
- PILLERI, G., 1960. Biber. *Umschau*, 14 : 420-422.

- PILLERI, G. und A. WANDELER, 1964. Ontogenese und funktionelle Morphologie des Auges des Finnwals *Balaenoptera physalus* Linnaeus (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae). *Acta anat. (Basel)*, Suppl. 50 : 1-74.
- PILLERI, G. Behavior of *Pseudorca crassidens* Owen off the Spanish mediterranean coasts (sous presse).
- PLINIUS. Naturalis Historia, Liber IX.
- SAUER, E.G.F., 1963. Curtship and Copulation of the Gray Whale in the Bering Sea at St. Lawrence Island, Alaska. *Psychol. Forschung* (Berlin), 27 : 157-174.
- TAVOLGA, M. and F. S. ESSAPIAN, 1957. The Behavior of the Bottle-nosed Dolphin (*Tursiops truncatus*) : Mating, pregnancy, parturition and mother-infant behavior. *Zoologica* (N.Y.), 42 : 11-31 + Pl. I-III.

Manuscrit reçu le 12 novembre 1966.

BIBLIOGRAPHIE

- ARONOW, H. 1964. Preliminary observations on the postnatal behavior of the gray whale (*Balaenoptera physalus*) in captivity. *Journal of Marine Research*, 22 : 21-42.
- ARONOW, H. 1966. A book of dolphins. J. Murray, London.
- ARONOW, H. and A. J. J. 1964. Behavior patterns of captive harbor porpoise, *Phocoena phocaena* L. *Bull. Inst. Oceanogr., Monaco*, 23 : 1-18.
- BROWN, D. H. 1959. Behavior of a captive pacific pilot whale. *J. Mammal.* 41 : 342-345.
- BROWN, D. H. Further observations on the pilot whale in captivity. *Contrib. In Mammalogy Biol. Laboratory, Marineland of the Pacific, California* (s.d.).
- CALDWELL, M. C. 1963. Intergenic behavior by a captive pacific pilot whale. *Contrib. In Science*, 70 : 1-12.
- FAY, F. H. 1953. Grouse behavior of gray whales in summer. *Psychol. Forschung* (Berlin), 21 : 175-178.
- HALL, G. O. 1948. Behavior of the captive bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* L. *Compar. Physiol. Psychol.* 41 : 111-122.
- HANSEN, H. 1962. Weitere Untersuchungen mit Delphinen und anderen Wale. *Z. Tierpsychol.*, 20 : 487-497.
- LAYNE, J. K. and D. K. CALDWELL. 1964. Behavior of the Amazon Dolphin *Inia geoffrensis* (Blainville) in captivity. *Zoologica* (N.Y.), 49 : 82-108 + tab. I-IV.
- MORRIS, A. and H. KEMMER. 1951. Observations on pregnancy, parturition and postnatal behavior in the bottlenose dolphin. *J. Mammal.* 32 : 251-266.
- PILLERI, G. 1966. *Liber*. *Taschen*, 14 : 420-422.

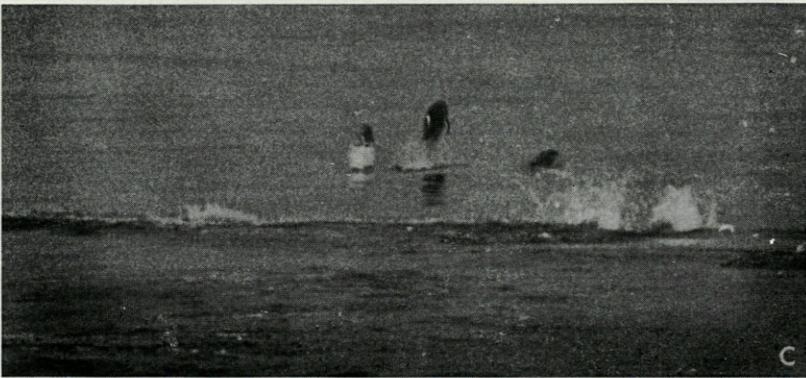
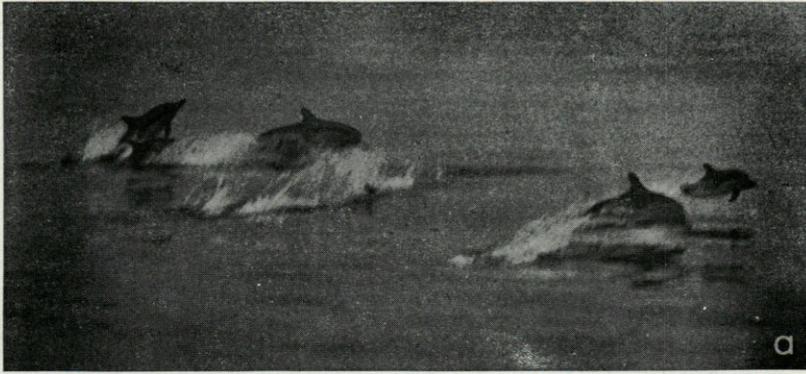


FIG. 1. — *a.* Comportement d'une troupe pendant la poursuite. Les animaux nagent très vite et sautent hors de l'eau; *b.* Dauphins soufflant; *c.* Saut vertical.

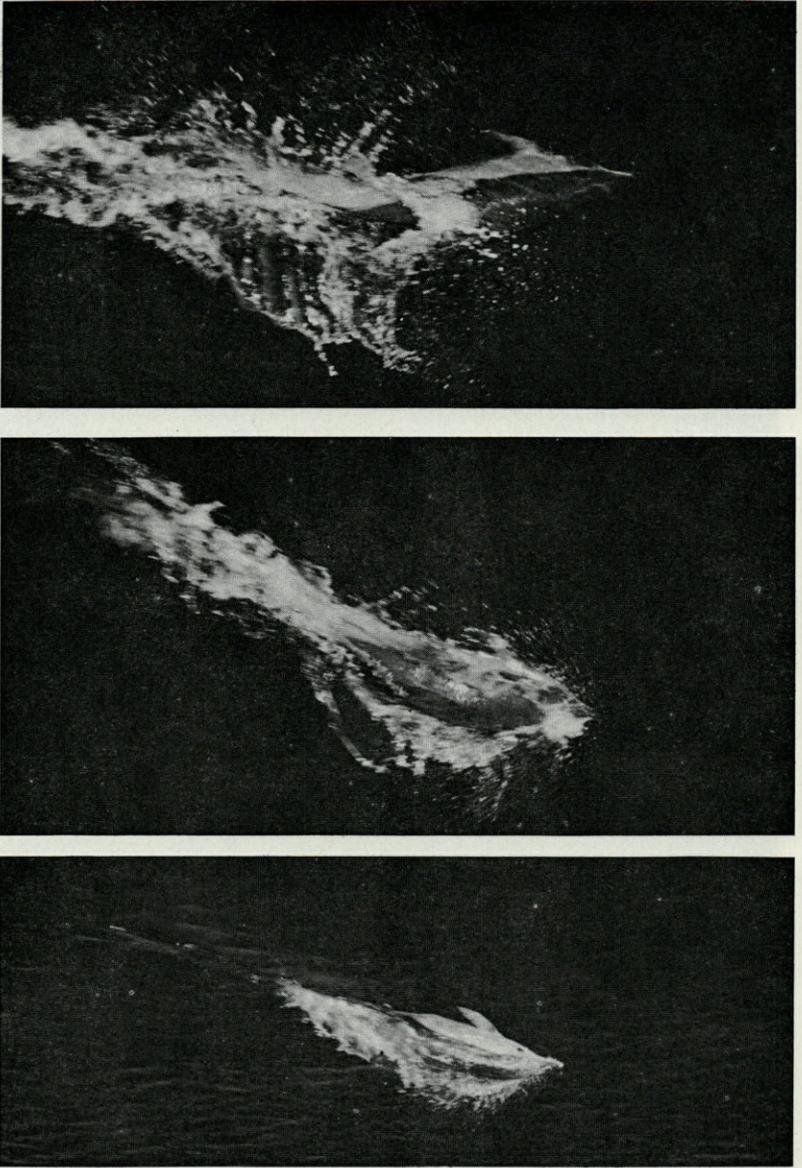


FIG. 2. — Petit bond chez un *Delphinus delphis*.

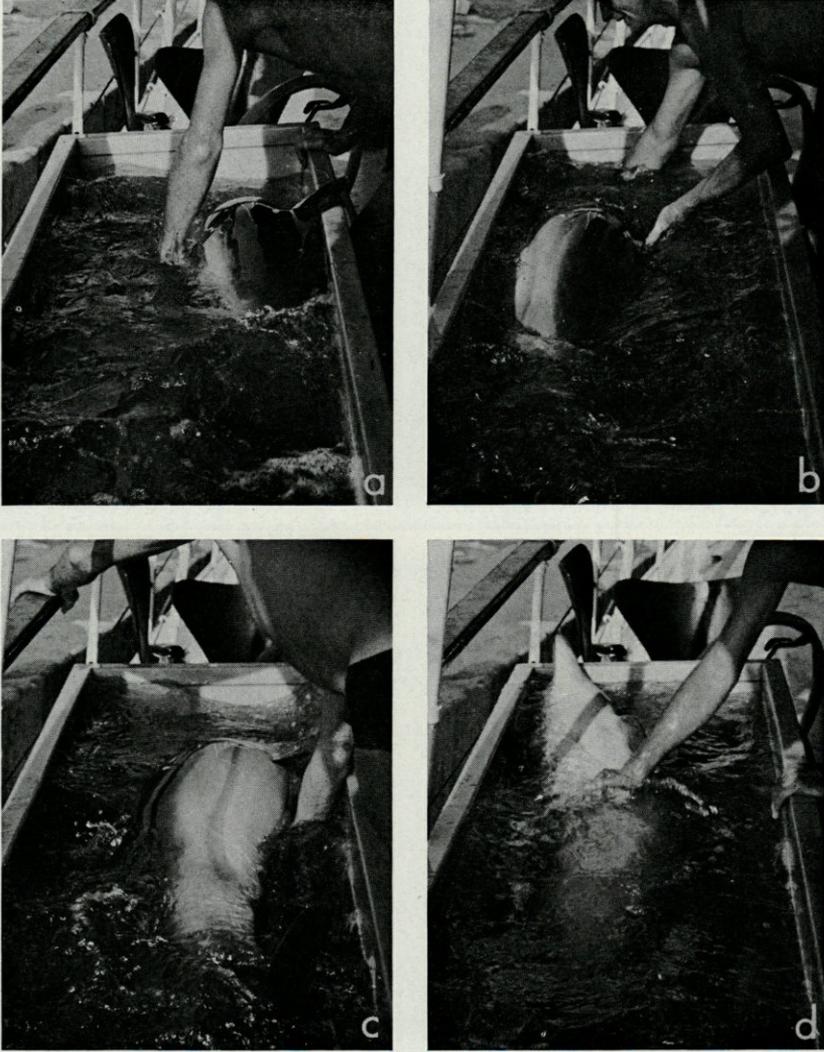


FIG. 3. — Mouvements de torsion autour de l'axe de son propre corps d'une femelle *Delphinus delphis* en captivité provoqués par des caresses vigoureuses dans la région du ventre. Essai du Dr. P. Lamarque.

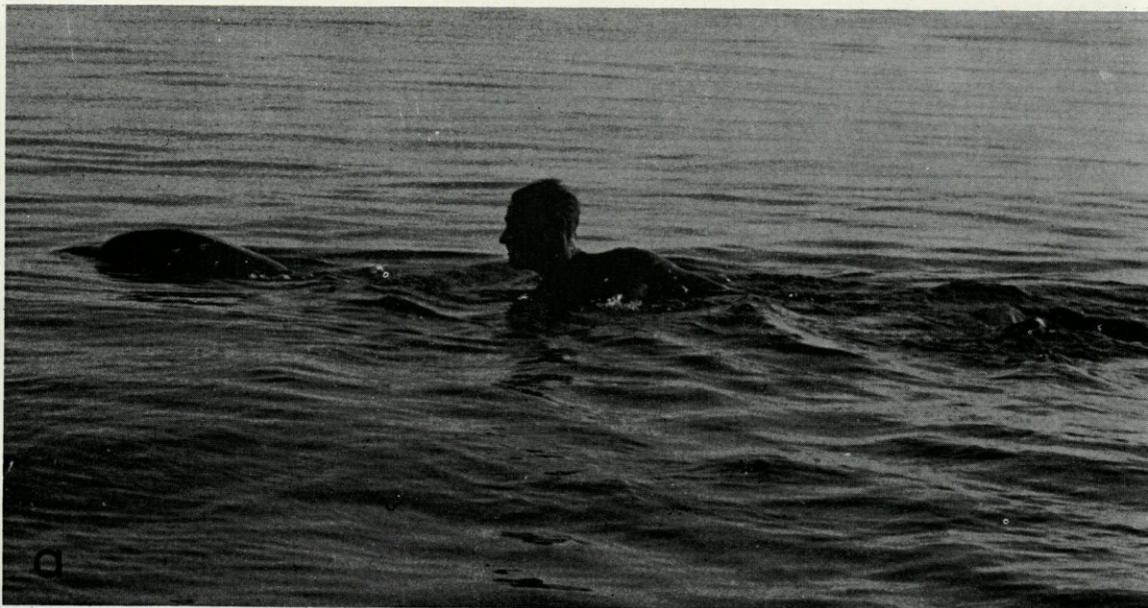
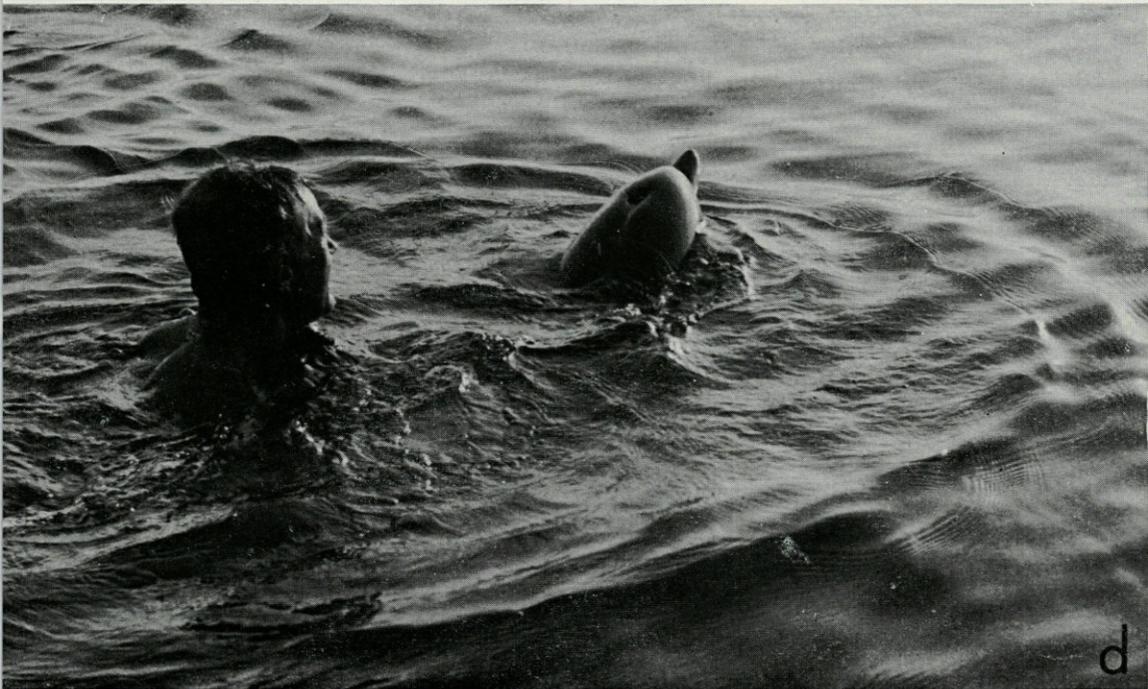
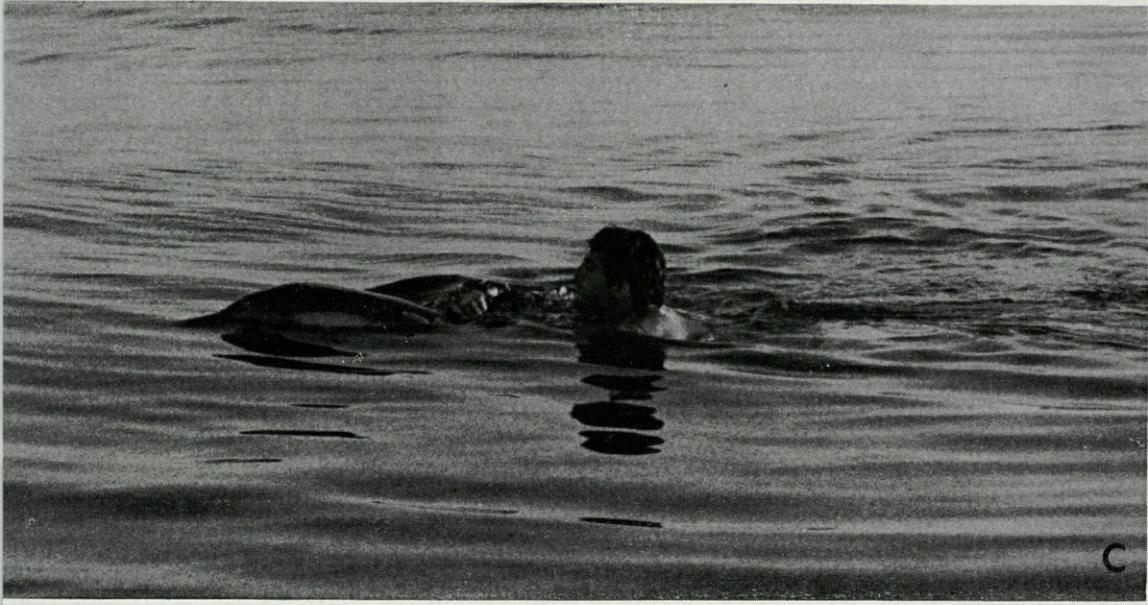


FIG. 4. — *a-b*. Les dauphins entraînent l'homme à la surface de l'eau. L'homme (Dr Pierre Lamarque) se tient fermement avec une ou bien deux mains à la nageoire dorsale.



c. Le Dr C. Gallien avec deux dauphins mâle et femelle. Port de Malaga.  
d. Le Dr P. Lamarque « à cheval » sur un dauphin.

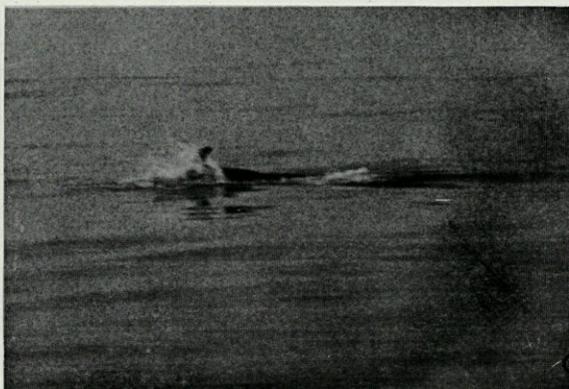
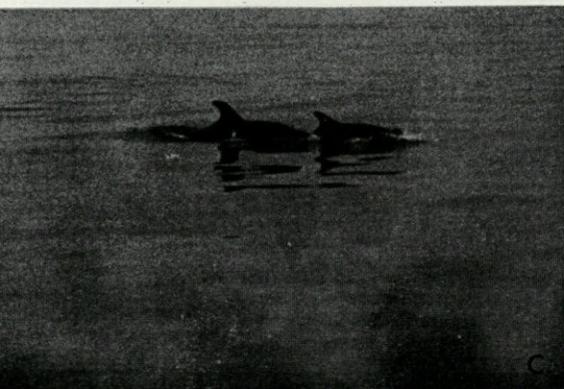
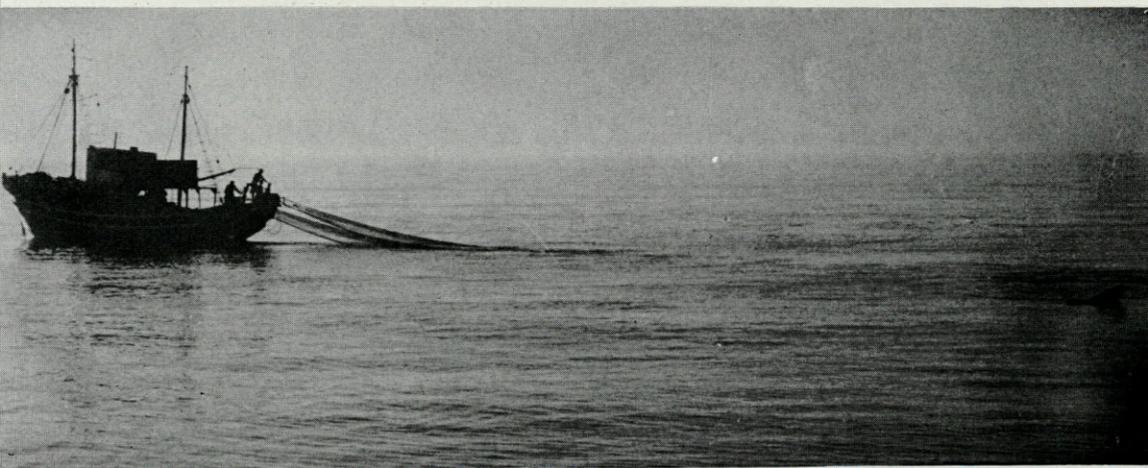


FIG. 5. — *a.* *Tursiops truncatus* (mâle et femelle) près du filet d'un bateau de pêche sur la Côte du Soleil; *b.* L'animal émerge avec la tête hors de l'eau et observe l'entourage *c.* La paire nage ensemble, le mâle a la plus grande nageoire dorsale; *d.* La vitesse de nage du mâle augmente au cours de la poursuite.

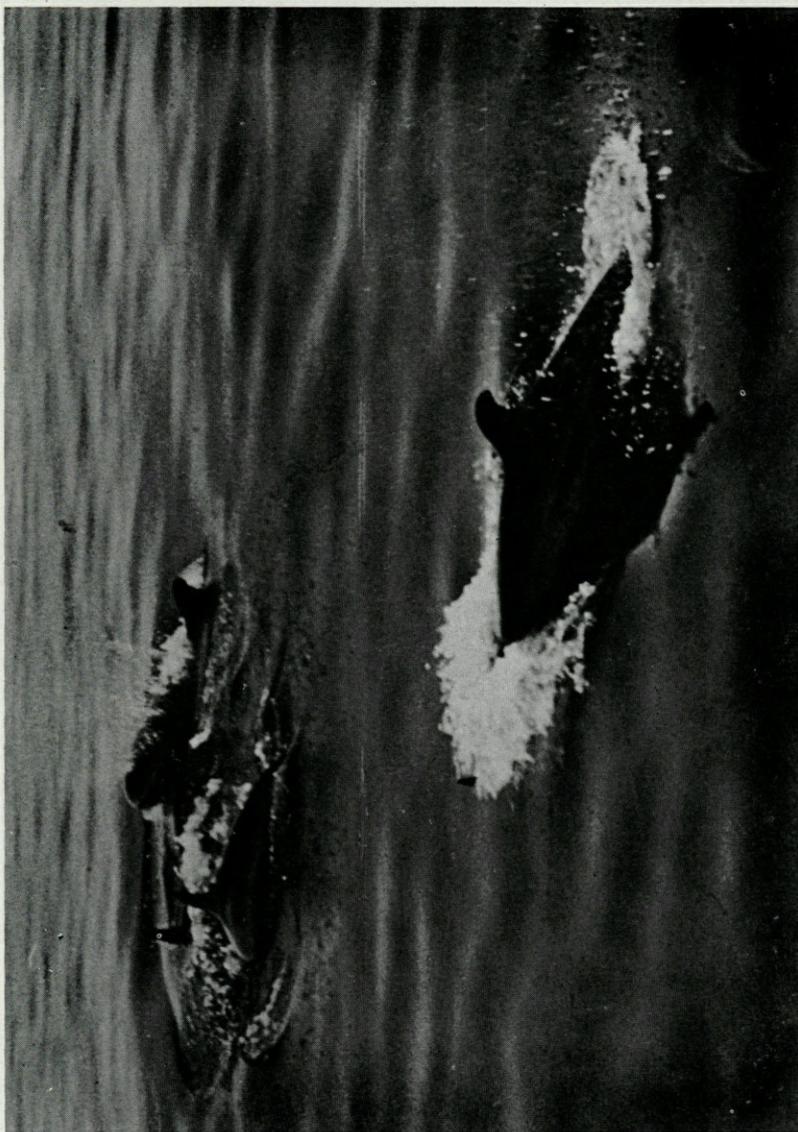


FIG. 6. — *Pseudorca crassidens* sur la Côte du Soleil.

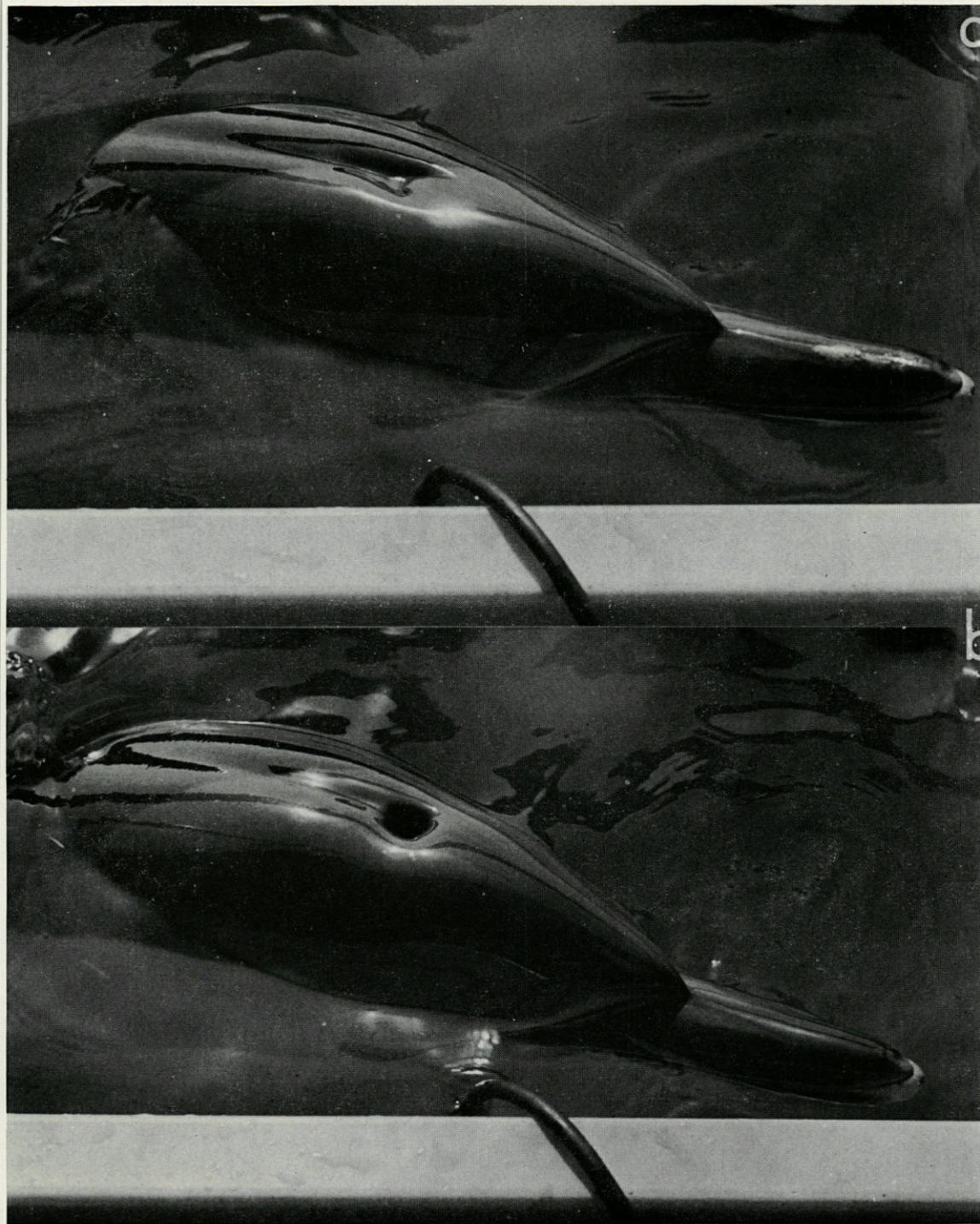


FIG. 7. — Scuffle régulier chez une femelle *Delphinus delphis* captive.  
Remarquer le large trou de soufflement béant.

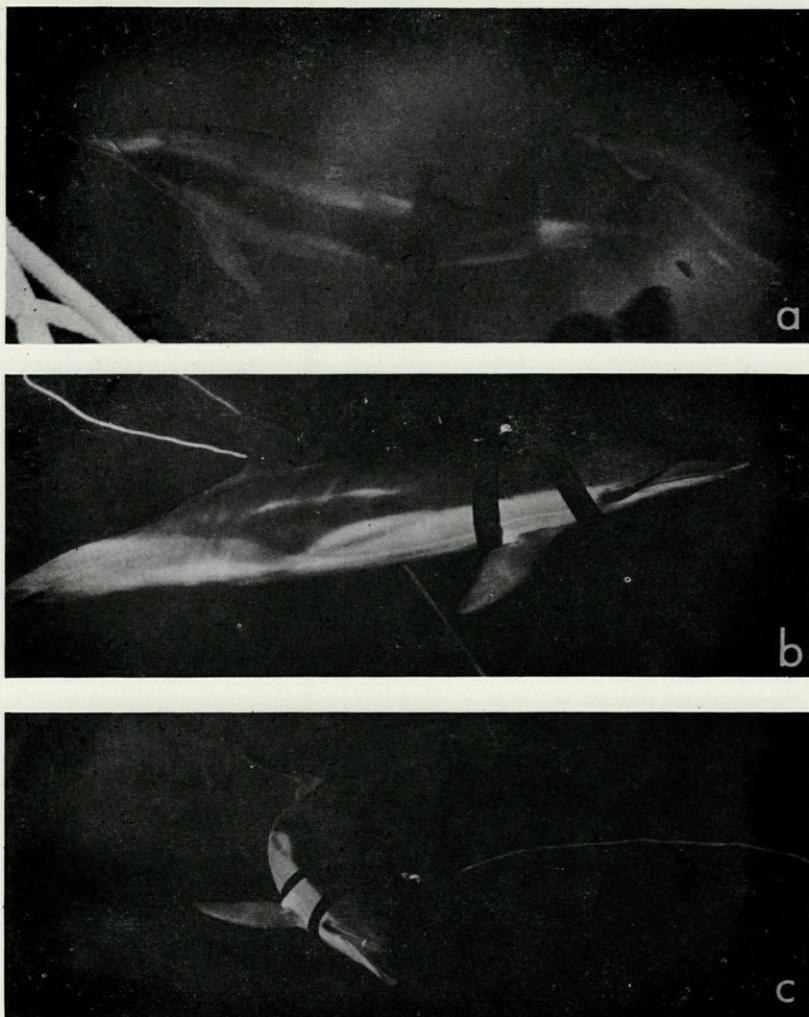


FIG. 8. — *a.* Dauphins (*Delphinus delphis*) nageant près de la proue du bateau ;  
*b, c.* Dauphins attachés nageant lentement en cercle.



**LE GENRE *CERATIUM***  
**(PÉRIDINIEN PLANCTONIQUE)**  
**DANS LE CANAL DE MOZAMBIQUE.**  
**CONTRIBUTION A UNE RÉVISION MONDIALE**  
**PREMIÈRE PARTIE**

par A. SOURNIA

*Laboratoire des Pêches Outre-Mer*

*Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, Paris-V<sup>e</sup>*

**SOMMAIRE**

— GÉNÉRALITÉS, p. 376.

Aperçu sur la bibliographie mondiale (376). Répartition géographique dans l'océan mondial (377). Facteurs écologiques (379). Problème de la variabilité (380). Propositions de nomenclature (381). A propos des types spécifiques (383). Recherches antérieures dans la région étudiée (383). Méthodes, buts et limites du présent travail (384).

— SYSTÉMATIQUE.

Subg. *Archaeoceratium*.

Sect. *Poroceratium* : *C. praelongum* (386). *C. cephalotum* (388).  
*C. gravidum* (388).

Subg. *Ceratium* (1).

Sect. *Candelabra* : *C. candelabrum* (390).

Sect. *Furciformia* : *C. furca* (395). *C. belone* (399). *C. incisum* (400).

Sect. *Pentagona* : *C. pentagonum* (400). *C. lineatum* (404). *C. teres* (405). *C. Kofoidii* (406). *C. minutum* (406). *C. setaceum* (407).

Subg. *Amphiceratium*.

Sect. *Inflata* : *C. geniculatum* (407).

Sect. *Fusiformia* : *C. fusus* (408). *C. extensum* (412). *C. inflatum* (412). *C. longirostrum* (413). *C. falcatum* (414). *C. falcatifforme* (414).

(1) En remplacement du nom illégal de « Subg. *Biceratium* (Vanh.) Gran » (cf. LANJOUW *et al.*, 1966, article 22), puisque ce sous-genre inclut très probablement l'espèce-type du genre *Ceratium* : *C. pleuroceras* Schrank, 1793, p. 34, pl. 3, fig. 23; quoiqu'imprécise, la description de SCHRANK semble en effet désigner une espèce d'eau douce très voisine du *C. cornutum*.

Subg. *Orthoceratium* (1).

Sect. *Tripes* : *C. tripes* (416). *C. porrectum* (425). *C. breve* (425).  
*C. arietinum* (429). *C. symmetricum* (432). *C. azoricum* (435).  
*C. Petersii* (436). *C. euarctatum* (436). *C. declinatum* (438).

*C. contortum* (441). *C. giberrum* (446). *C. concilians* (449).  
*C. lunula* (450). *C. Carnegiei* (452). *C. platycorne* (453).

Sect. *Densa* : *C. dens* (457).

Sect. *Limulus* : *C. limulus* (458). *C. paradoxides* (458).

Sect. *Palmata* : *C. ranipes* (459).

Sect. *Macroceros* : *C. macroceros* (460). *C. deflexum* (464).

*C. massiliense* (466). *C. carriense* (469). *C. trichoceros* (472).

*C. contrarium* (473). *C. horridum* (474). *C. vultur* (481). *C. Pavillardii* (483). *C. hexacanthum* (484).

Sect. *Reflexa* : *C. reflexum* (487).

— INDEX ALPHABÉTIQUE, p. 488.

— RÉSUMÉ, SUMMARY, ZUSAMMENFASSUNG, p. 490.

— BIBLIOGRAPHIE, p. 491.

### APERÇU SUR LA BIBLIOGRAPHIE MONDIALE

Une œuvre capitale domine la bibliographie du genre *Ceratium* : celle de JÖRGENSEN; la monographie mondiale de cet auteur (1911) est en effet la première en date (ainsi d'ailleurs que la dernière, si l'on met de côté, comme on le verra plus loin, le travail de SCHILLER). Cette révision contient la description et l'illustration détaillées de la presque totalité des espèces aujourd'hui connues; elle a cependant vieilli, comme il est naturel en un demi-siècle, d'une part du point de vue nomenclatural (synonymies, priorités, etc.), d'autre part au niveau infraspécifique (variabilité). Enfin, au sujet de cette monographie, signalons qu'elle est malheureusement devenue très rare dans les bibliothèques, et que sa réédition sera très profitable (2).

JÖRGENSEN a publié postérieurement (1920) une seconde étude capitale sur le genre *Ceratium*, mais cette fois limitée à la Méditerranée, et présentée différemment : l'auteur décrit les variations saisonnières et géographiques, et s'attache particulièrement au problème de la variabilité, ce qui le conduit à modifier sur plusieurs points de taxinomie son travail précédent, ainsi qu'à créer de nombreux taxons infraspécifiques.

Les *Ceratium* avaient antérieurement été étudiés dans l'optique océanographique, mais sur des bases systématiques insuffisantes,

(1) En remplacement du non illégal de « Subg. *Euceratium* (Vanh.) Ostf. » (cf. LANJOUW, *ibid.*, article 21).

(2) projetée par les Editions Zentralantiquariat (Leipzig).

par KARSTEN (1905, 1907) au cours des croisières de la *Valdivia*. Ils le sont de nouveau après JÖRGENSEN, par PETERS (1934) et SCHUBERT (1937) dans l'Atlantique (*Meteor, Plankton Exped.*, et *dtsch. antarkt. Exped.*), puis par STEEMANN NIELSEN (1934, 1939) dans l'Indo-pacifique (*Dana*) : PETERS développe la notion de sous-espèce géographique, qu'il appuie toutefois trop souvent sur une discrimination morphologique incertaine. STEEMANN NIELSEN, par contre, traite avec une égale précision les aspects écologique et morphologique et donne la première approche biométrique du problème de la variabilité.

L'histoire, ou plus simplement, les conditions de publication, ont voulu que le travail qui fait actuellement autorité dans le genre *Ceratium* soit celui de SCHILLER (1937) : publiée dans la *Rabenhorsts Kryptogamen-Flora*, la monographie de SCHILLER a probablement bénéficié du renom des Diatomées présentées peu avant par HUSTEDT dans la même Flore, car, de l'avis des Phytoplancologistes avertis, la comparaison des deux ouvrages n'est guère soutenable. Les *Ceratium* de SCHILLER peuvent être considérés comme une mauvaise copie de ceux de JÖRGENSEN, copie cependant indispensable, car renfermant diverses innovations, et constituant malgré tout la mise à jour taxinomique la plus récente. Ce travail doit être consulté avec précautions, car les « distractions » et les erreurs « de détail » y sont abondantes : erreurs typographiques (?), omissions, références erronées, désignations infraspécifiques (*var.*, *f.*, *subsp.*) employées l'une pour l'autre, enfin figures empruntées à JÖRGENSEN ou à BÖHM et reproduites sous un nom infraspécifique différent...

Quoi qu'il en soit, la monographie de SCHILLER a fait date, et la grande majorité des travaux postérieurs en porte l'empreinte fidèle. Deux exceptions importantes cependant :

GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944) ont donné une remarquable étude des *Ceratium* récoltés par le *Carnegie* dans l'Atlantique nord et dans le Pacifique; ce travail, d'importance « semi-mondiale », apporte de nombreuses contributions à la connaissance de l'écologie et de la variabilité chez ces Péridiniens. D'autre part, LOPEZ (1955 et 1966) a appliqué à plusieurs espèces les méthodes biométriques : nous y reviendrons plus loin.

Enfin, remarquons que les méthodes expérimentales ne sont pas encore entrées dans la pratique courante, si bien que les questions de physiologie, et particulièrement celles du métabolisme et de la sexualité, sont encore très mal connues (cf. HASLE & NORDLI, 1951; NIELSEN, 1956; NORDLI, 1953, 1957; STOSCH, 1964).

## RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DANS L'OcéAN MONDIAL

Les *Ceratium* sont essentiellement thermophiles, mais de tolérance très variable vis-à-vis de la température. Les espèces d'eaux froides (soit sténothermes froides, soit cosmopolites) sont très peu nombreuses. On peut penser, à la suite de GRAHAM (1941) et GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944), qu'il n'existe pas d'espèces tempérées proprement dites, mais seulement des espèces tropicales plus ou moins tolérantes, l'eurythermie pouvant conduire au cosmopolitisme.

La répartition géographique mondiale pose ici, comme pour tout être vivant, deux sortes de problèmes : 1) un problème de latitude, qui est celui de la bipolarité : les espèces d'eaux froides sont-elles les mêmes dans les deux hémisphères ? 2) un problème de longitude : à une latitude donnée, les espèces sont-elles réparties tout autour du globe ? Quelques mots sur ces deux questions :

### 1. BIPOLARITÉ

Ce problème ne peut qu'être évoqué ici pour mémoire, car mes récoltes dans le canal de Mozambique ne l'ont pas mis en jeu.

S'il est universellement admis que les espèces polaires sont différentes dans les deux hémisphères (JÖRGENSEN, 1911, STEEMANN NIELSEN, 1939), cette notion est toutefois plutôt suggérée par la théorie que prouvée par l'observation; celle-ci n'est en effet qu'à demi-probante, et l'on peut résumer comme suit l'état des connaissances : deux espèces arctiques bien connues, *C. arcticum* et *C. longipes*, n'ont pas encore été signalées dans l'Antarctique. (Mais rappelons ici la disproportion de nos connaissances phytoplanctoniques des deux régions... D'autre part, plusieurs taxons sont réputés propres à l'un ou à l'autre hémisphère, mais sont en fait mal définis ou mal connus : *C. lineatum*, *C. pentagonum* var. *robustum*, *C. pentagonum* subsp. *pacificum*, et *C. Petersii*.)

Le problème est délicat, car il suppose de décider si deux formes morphologiquement voisines sont ou non distinctes. Une telle question, dans l'état actuel des connaissances et des méthodes de culture, demeure pratiquement insoluble.

### 2. INDO-PACIFIQUE ET ATLANTIQUE

Le problème de la distribution longitudinale des espèces d'eaux froides ne peut être abordé ici (cf. STEEMANN NIELSEN, 1939, GRAHAM

& BRONIKOVSKY, 1944). Par contre il me semble utile de résumer le cas des espèces tropicales, sous l'aspect de la distinction entre Atlantique et Indo-Pacifique.

La dernière mise à jour de cette question est celle de GRAHAM (1941) et GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944) : ces deux auteurs concluent que, par suite des conditions hydrologiques, les communications entre les deux régions s'effectuent « à sens unique », 8 espèces, sténothermes chaudes, étant propres au Pacifique, et aucune n'étant endémique dans l'Atlantique.

Cette thèse doit être modifiée, dans son détail du moins, à la suite des quelques modifications taxinomiques et de la mise à jour que j'expose dans le présent travail :

— une espèce seulement demeure provisoirement « atlantique » : *C. minutum*; encore est-elle très mal connue, du fait de sa petite taille;

— par contre, sept espèces (dont la liste diffère de celle de GRAHAM & BRONIKOVSKY), paraissent « indo-pacifiques »; quatre d'entre elles sont cependant mal connues (je les indique par un point d'interrogation) :

<i>C. dens</i>	? <i>C. Aultii</i>
<i>C. filicorne</i>	? <i>C. deflexum</i>
<i>C. humile</i>	? <i>C. lanceolatum</i>
	? <i>C. Petersii</i>

Précisons que sept espèces données par STEEMANN NIELSEN ou GRAHAM & BRONIKOVSKY comme endémiques de l'une ou de l'autre région sont maintenant connues dans les trois océans, ou sont tombées en synonymie : *C. Boehmii*, *C. Carnegiei*, *C. geniculatum*, *C. longinum*, *C. scapiforme* et *C. Schmidtii*.

## FACTEURS ÉCOLOGIQUES

Il est prouvé que le plus important est la température, dont l'effet se manifeste dans l'espace (variations géographiques) comme dans le temps (variations saisonnières). Ce facteur influe non seulement sur la répartition géographique des espèces, comme on vient de le voir plus haut, mais aussi sur les caractères morphologiques, selon un processus toutefois incertain : deux hypothèses principales tentent d'expliquer la relation entre température et variation morphologique. La première, la plus ancienne, est celle de la flottabilité : les cellules s'adapteraient à une élévation de la température par une diminution de leur masse et une augmentation de leur

surface portante. Selon la seconde hypothèse, la croissance, plus rapide dans les mers chaudes, rendrait compte de ces différences de taille. Quel que soit le mécanisme de ce phénomène (cf. NIELSEN, 1957), il est de règle que les *Ceratium* psychrophiles sont des organismes robustes, souvent pourvus de crêtes lamellaires, tandis que les formes d'eaux chaudes sont plus petites, plus délicates, et possèdent souvent des cornes longues et fines.

Au sujet des autres facteurs écologiques, les données sont contradictoires. Il est du moins assuré que la salinité est de peu d'importance, les *Ceratium* jouissant d'une remarquable euryhalinité. Par contre, l'action des sels nutritifs, des substances organiques, de la richesse planctonique, de la nature du milieu (« océanique » ou « néritique »), etc., demeure confuse (cf. PETERS, STEEMANN NIELSEN, GRAHAM & BRONIKOVSKY, NORDLI) : ceci tient en partie au fait que ces facteurs sont souvent interdépendants, et que seule une étude statistique peut permettre de définir leurs rôles respectifs.

La lumière enfin détermine dans une certaine mesure la distribution verticale des espèces : la notion de « plancton d'ombre » date de KARSTEN (1907), et a été développée par JÖRGENSEN (1920), STEEMANN NIELSEN, SCHUBERT (dont les données contredisent en grande partie celles de l'auteur précédent), PAVILLARD (1937), GRAHAM & BRONIKOVSKY, et HASLE. Cependant, la discrimination est incertaine dans plusieurs cas, ainsi que son mécanisme physiologique.

### PROBLÈME DE LA VARIABILITÉ

La variabilité morphologique dans le genre *Ceratium* peut être qualifiée de diabolique. Elle n'a cependant pas lieu d'être supposée infinie, et c'est cet espoir qui doit soutenir dans leurs recherches les Océanographes et les Systématiciens...

Dans l'état actuel des connaissances, la notion d'espèce chez ces Péridiniens ne repose que sur le critère morphologique (que sa variabilité même rend souvent aléatoire), et sur un ensemble d'incertitudes relatives aux mécanismes génétiques (sexualité, hérédité, mutations) et physiologiques (autotomie, régénération, adaptation, hétéromorphisme). Le problème se trouve de plus compliqué par le fait que, dans le domaine de l'Océanographie, le milieu est mobile et constitue, par rapport à la Botanique terrestre, une référence beaucoup moins sûre. Aussi, l'extension de cette notion d'espèce varie-t-elle considérablement selon les auteurs, et s'est-elle trouvée parfois excessivement élargie (ENTZ, ZACHARIAS). Certains ont mul-

tiplié le nombre des formes, des variétés et des sous-espèces (JÖRGENSEN, 1920; PETERS, 1934); d'autres ont renoncé aux désignations infra-spécifiques, comme il apparaît souvent chez GRAHAM & BRONIKOVSKY.

Ce que PAVILLARD disait du *C. furca* (1931, p. 70) est applicable à de nombreuses autres espèces : « Son extension cosmopolite, son irrégularité quantitative, sa variabilité morphologique sont autant d'obstacles à une discrimination systématique et à une délimitation géographique rigoureuses ». La question change d'aspect cependant, dès lors que l'on admet qu'il n'existe effectivement ni discrimination systématique, ni délimitation géographique rigoureuses, chez certaines espèces du moins, telles que le *C. furca*. L'écueil principal ne réside plus alors que dans la nomenclature.

Les recherches les plus précises dans le domaine de la variabilité sont représentées, après les premières données numériques de STEEMANN NIELSEN (1934), par les deux travaux de LOPEZ sur *C. tripos* (1955) et le sous-genre *Biceratium* (1966). Les deux contributions que cet auteur a apportées à la connaissance du genre *Ceratium* sont considérables; toutefois c'est là davantage l'œuvre d'un Mathématicien que celle d'un Botaniste ou d'un Océanographe.

Remarquons tout d'abord que les méthodes employées par LOPEZ limitent la portée de ses recherches : 1) le matériel examiné provient exclusivement des côtes espagnoles de la Méditerranée (mais présente l'avantage de couvrir un cycle annuel). Les formes psychrophiles des espèces étudiées sont donc *a priori* écartées, et l'auteur n'a pas cru devoir les traiter « pour mémoire », comme je tente de le faire dans le présent travail, 2) les critères dimensionnels utilisés par LOPEZ (diamètre cingulaire et longueurs des cornes antapicales) représentent également une « option ». Il était certes impossible de « tout » mesurer; cependant, certaines autres dimensions ne sont pas moins intéressantes : longueur totale, longueur de la corne apicale, divergence des cornes postérieures (cf. JÖRGENSEN, 1911; NIELSEN, 1956 et, tout récemment, YARRANTON, 1967).

D'autre part, les conclusions de LOPEZ (génotypes et phénotypes thermiques) sont basées sur l'examen de populations (lots de 1 000 spécimens ou davantage); il en résulte que, au niveau des individus, la détermination reste souvent impossible. Ainsi plusieurs figures données par l'auteur (1955, fig. 13, et 1966, fig. 88, 90, 93) sont-elles dotées chacune de deux noms infra-spécifiques différents... Si les innovations proposées par LOPEZ sont donc pour la plupart inacceptables du point de vue taxinomique, du moins un fait biométrique essentiel (croissance allométrique) est désormais acquis.

## PROPOSITIONS DE NOMENCLATURE

Il reste donc, dans le cas des espèces présentant une suite continue de variations morphologiques apparemment liées à la température, à convenir d'un mode de désignation infra-spécifique. On ne peut en effet s'en tenir au seul nom d'espèce : ce serait là refuser la difficulté et enterrer le problème. D'autre part, l'emploi de taxons infra-spécifiques devrait, pour rendre compte de tous les termes d'une série, être multiplié à l'infini...

Dans l'ignorance du fondement génétique des variations (génotypes ou phénotypes ?, mutants ?, clones ?, taxons distincts ou simples morphoses écologiques ?), on ne peut que tenter d'indiquer si le spécimen examiné représente le type thermophile, le type psychrophile, ou un stade intermédiaire :

— dans les deux premiers cas, l'emploi d'un nom de variété se révèle pratique, car les taxons de ce rang abondent dans la bibliographie, et évitent la création de nouvelles combinaisons. L'avenir dira si ce terme est physiologiquement et génétiquement justifié.

— pour ce qui est des stades intermédiaires, je propose une désignation para-systématique composée des épithètes des deux variétés, réunies par un tiret (1), ou par le signe > lorsque le spécimen en question est nettement plus proche de l'une des variétés.

Ainsi, le *Ceratium furca*, nommé plus haut, peut être subdivisé comme suit :

1. variété thermophile : *C. furca* var. *eugrammum* (Ehr.) Schiller.
2. variété psychrophile : *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm. var. *furca*.
3. stades apparemment transitoires entre les deux variétés : *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm., « *furca-eugrammum* », ou « *furca* > *eugrammum* », ou « *eugrammum* > *furca* » (voir détail p. 395).

Les guillemets précisent que ce mode de désignation se situe en marge de la Taxinomie classique. Cette innovation ne sera peut-être pas appréciée des Systématiciens, mais n'aura pas été inutile si elle suggère à l'un d'eux le désir de mieux faire dans cette voie. Du moins l'Océanographe peut-il par ce moyen apporter une précision écologique à la détermination spécifique.

L'on peut réserver l'emploi des noms de formes à des cas morphologiques particuliers qui ne peuvent être intégrés à une série de

(1) Chez de tels binômes, le choix du premier des deux noms à écrire sera fixé par les règles de priorité : ainsi, « *furca-eugrammum* », « *atlanticum-pulchellum* », etc., et non l'inverse.

variations thermiques : ainsi le *C. furca* f. *corpulentum* Jörg. (voir p. 399) à thèque épaisse et anguleuse, et pourvue d'une ornementation particulière; ou encore, le *C. horridum* f. *claviger* (Kof.) nov. comb., dont les extrémités des cornes postérieures sont claviformes.

### A PROPOS DES TYPES SPÉCIFIQUES

J'ai dû à plusieurs reprises dans le cours de ce travail remplacer une épithète infra-spécifique superflue par le nom de l'espèce, selon les prescriptions du Code international de la nomenclature botanique (LANJOUW *et al.*, 1961). Ces innovations ne constituent nullement des combinaisons nouvelles (*ibid.*, art. 26). C'est ainsi que le nom de *C. furca* var. *Berghii* Lemm., qui représente le type de l'espèce, doit être remplacé par celui de *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm. var. *furca*, et pareillement :

*C. candelabrum* var. *curvatulum* Jörg., par : var. *candelabrum*.  
*C. tripos* var. *genuinum* Pav., par : var. *tripos.*, etc.

Inversement, le type de l'espèce peut souvent désigner une des variétés de celle-ci; quelquefois aussi une forme particulière, comme c'est le cas pour *C. pentagonum*, dont la diagnose originelle de GOURRET décrit un cas physiologique « anormal » (corne antérieure vestigiale), pour lequel le nom légal est *C. pentagonum* Gourr. f. *pentagonum*.

Il se peut enfin que le type originel, dans le cas d'une forte variabilité, corresponde non pas à une subdivision de l'espèce, mais à un stade de transition entre deux variétés : c'est le cas de *C. breve* dont le type représente un intermédiaire entre les var. *parallelum* et *Schmidtii*. De telles situations, embarrassantes du point de vue de la nomenclature, ne peuvent être actuellement démêlées, devant l'ignorance de la nature génétique de ces « transitions ».

Notons que LOPEZ (1966) considère arbitrairement les variétés psychrophiles comme types spécifiques : cette position, anti-systématique, ne peut être retenue.

### RECHERCHES ANTÉRIEURES DANS LA RÉGION ÉTUDIÉE

De même que les Diatomées planctoniques (cf. SOURNIA, s. presse), les *Ceratium* ne sont, dans l'océan Indien et dans la région du canal de Mozambique, ni mieux ni plus mal connus qu'ailleurs dans le monde, exception faite de l'Atlantique Nord, région océanographique privilégiée entre toutes. On peut d'autre part espérer

d'intéressantes contributions du dépouillement final de l'Expédition internationale dans l'océan Indien.

Les deux grandes expéditions océanographiques de la *Valdivia* et du *Dana* ont donné lieu aux importants mémoires de KARSTEN (1907) et de STEEMANN NIELSEN (1939). De plus, diverses croisières ou voyages non océanographiques ont fourni matière aux travaux de CLEVE, 1900b (sud de l'océan), 1900c (mer Rouge), 1901 (océan Indien et régions indonésiennes), 1903 (mer Rouge et mer d'Arabie), d'OSTENFELD & SCHMIDT, 1901 (mer Rouge et golfe d'Aden) et de SCHRÖDER, 1906 (*id.*, Ceylan, Indonésie, côte d'Australie). La région australienne a été abondamment étudiée par WOOD (1954, 1963b et c). On compte enfin quelques inventaires localisés, tels celui d'OSTENFELD, 1915 (Célèbes), de SUBRAHMANYAN, 1958 (côte occidentale des Indes) ainsi que plusieurs travaux propres au canal de Mozambique :

Cette dernière région (voir carte 1) a été relativement bien explorée. Le *Dana* l'a traversée du Nord au Sud, et la *Valdivia* l'a longée au Nord. Les inventaires locaux annoncés ci-dessus concernent la côte du Mozambique (SILVA, 1956a et 1960), les parages de Zanzibar (BALLANTINE, 1961) et de Tuléar (TRAVERS, 1965).

Enfin, au sujet du genre *Ceratium* dans l'océan Indien, WOOD (1963a) a donné, sous forme d'une « check-list », une base bibliographique indispensable.

## MÉTHODES, BUTS ET LIMITES DU PRÉSENT TRAVAIL

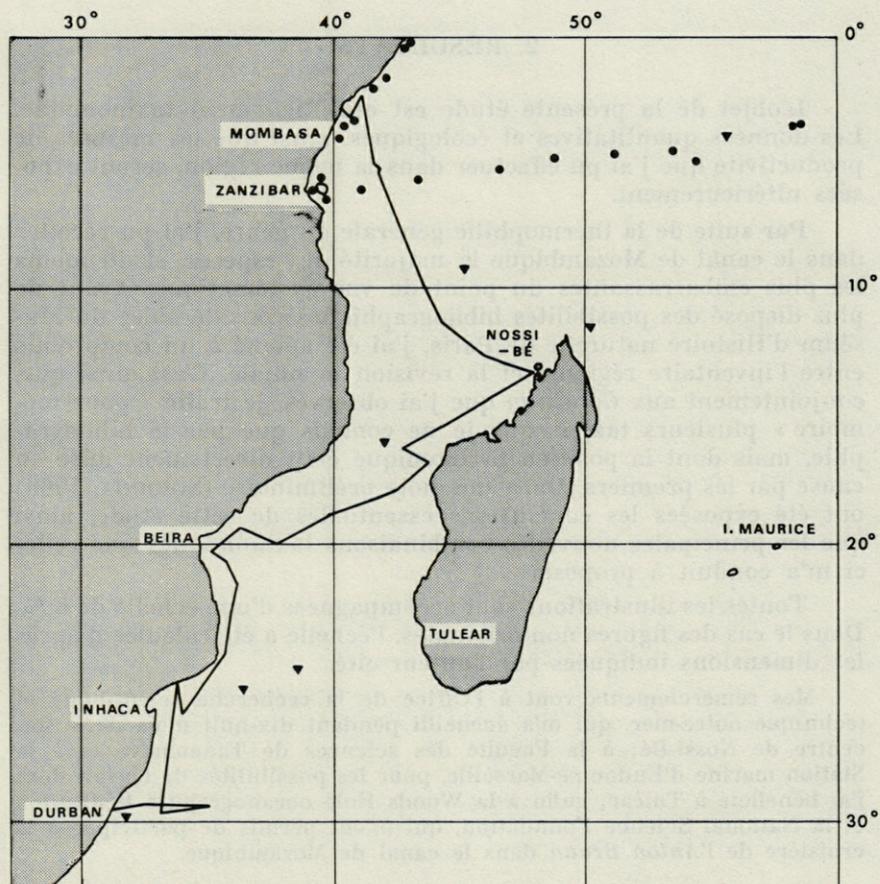
### 1. RÉCOLTES

Le matériel ici étudié provient de trois groupes de récoltes (voir carte 1).

— A Nossi-Bé : pêches au filet de surface, hebdomadaires, de février 1963 à juillet 1964, dans la baie de la Station océanographique de l'ORSTOM (baie d'Amбаноро). Il s'agit donc là de récoltes purement littorales, mais échelonnées sur un cycle annuel.

— A Tuléar : pêches au filet de surface, en août et septembre 1964, en diverses stations plus ou moins littorales (de part et d'autre du grand récif, et dans le canyon de St. Augustin).

— A bord du R/V *Anton Bruun* (Woods Hole), croisière océanographique du sud au nord du canal de Mozambique, de septembre à novembre 1964 (le parcours en est reporté sur la carte 1 par une ligne brisée. Voir aussi Anonyme, 1965). Pêches horizontales et verticales.



CARTE 1 : Etat actuel des recherches sur le genre *Ceratium* dans le canal de Mozambique. Voir page précédente.

- triangles : stations du *Dana*;
- cercles : stations de la *Valdivia*;
- ligne brisée: croisière n° 8 de l'*Anton Bruun*.

Dans les trois cas, des échantillons d'eau de mer étaient prélevés aux fins d'études quantitatives (méthode d'UTERMÖHL), mais se sont révélés de peu d'intérêt pour l'observation des *Ceratium*, étant donné la rareté numérique de ces Péridiniens. Ce moyen a cependant permis d'examiner les quelques petites espèces qui échappent ordinairement au filet.

Enfin, pour des raisons de commodité, j'intègre au présent travail quelques prélèvements effectués à l'Ile Maurice, et dont un inventaire préliminaire a déjà été publié (SOURNIA, 1965).

## 2. RÉSULTATS

L'objet de la présente étude est essentiellement taxinomique. Les données quantitatives et écologiques, ainsi que les mesures de productivité que j'ai pu effectuer dans la même région, seront exposées ultérieurement.

Par suite de la thermophilie générale du genre, j'ai pu récolter dans le canal de Mozambique la majorité des espèces, et du moins les plus embarrassantes du point de vue systématique. Ayant de plus disposé des possibilités bibliographiques considérables du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, j'ai été amené à un compromis entre l'inventaire régional et la révision mondiale. C'est ainsi que, conjointement aux *Ceratium* que j'ai observés, je traite « pour mémoire » plusieurs taxons que je ne connais que par la bibliographie, mais dont la position taxinomique était directement mise en cause par les premiers. Dans une note préliminaire (SOURNIA, 1966) ont été exposées les conclusions essentielles de cette étude, ainsi que les principales nouvelles combinaisons taxinomiques que celle-ci m'a conduit à proposer.

Toutes les illustrations sont accompagnées d'une échelle de 50  $\mu$ . Dans le cas des figures non originales, l'échelle a été calculée d'après les dimensions indiquées par l'auteur cité.

Mes remerciements vont à l'Office de la recherche scientifique et technique outre-mer, qui m'a accueilli pendant dix-huit mois dans son centre de Nossi-Bé; à la Faculté des sciences de Tananarive et à la Station marine d'Endoume-Marseille, pour les possibilités de travail dont j'ai bénéficié à Tuléar; enfin à la Woods Hole oceanographic Institution et la National Science Foundation, qui m'ont permis de participer à la croisière de l'*Anton Bruun* dans le canal de Mozambique.

### SUBG. *ARCHAECERATIUM* JÖRGENSEN SECT. *POROCERATIUM* VANHÖFFEN) JÖRGENSEN

*Ceratium praelongum* (Lemmermann) Kofoid *ex* Jörgensen, 1911  
(Pl. I, fig. 1)

LEMERMANN, 1899, p. 349, pl. 1, fig. 15 : *C. gravidum* var. *praelongum*; KOFOID, 1907b, p. 182; JÖRGENSEN, 1911, p. 9, pl. 1, fig. 9; OKAMURA, 1912, p. 6, pl. 3, fig. 48; PETERS, 1934, p. 28, pl. 2, fig. 12f; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 7, fig. 1, et 1939, p. 6; SCHILLER, 1937, p. 356, fig. 387; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 14, fig. 1a-d; SILVA, 1958, p. 32, pl. 3, fig. 4; WOOD, 1963b, p. 40, fig. 148.

= *Ceratium gravidum* var. *praelongum* Lemmermann.

LEMERMANN, 1899; OSTENFELD & SCHMIDT, 1901; KARSTEN, 1907.

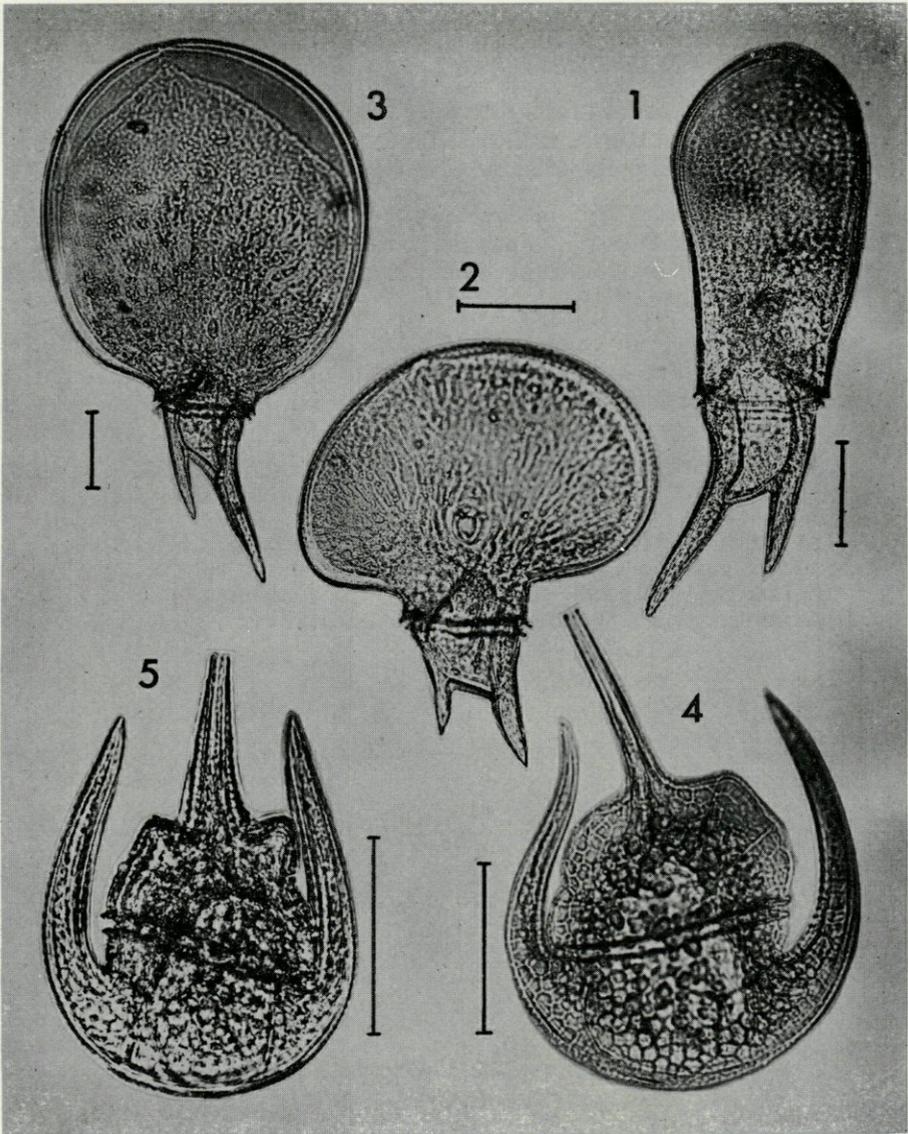


PLANCHE I

FIG. 1 : *Ceratium praelongum* (Lemm.) Jörg. — 2 : *C. cephalotum* (Lemm.) Jörg.  
— 3 : *C. gravidum* Gourret. — 4 : *C. paradoxides* Cleve. — 5 : *C. limulus*  
(Pouchet) Gourret.

Le nom de *C. praelongum* se trouve seulement « mentionné incidemment » par KOFOID (*loc. cit.*), sans nom d'auteur, et sans que rien n'indique que l'auteur eût voulu créer là une espèce nouvelle. La publication valide de ce taxon doit donc être attribuée à JÖRGENSEN.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Au large de Durban. Centre du canal de Mozambique. Au large de Nossi-Bé et des Comores. Espèce rare, et seulement récoltée dans les prélèvements verticaux.

Océan Indien : Distribution très sporadique : mer Rouge. Ceylan. Diverses stations pélagiques de la zone tropicale. Dans le canal de Mozambique, ce *Ceratium* n'était connu jusqu'ici qu'à Tuléar (TRAVERS, 1965).

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce oligophotique, océanique, intertropicale, de distribution sporadique. En Méditerranée, seulement signalée par PAULSEN (1930) en mer d'Alboran.

***Ceratium cephalotum* (Lemmermann) Jörgensen, 1911**

(Pl. I, fig. 2)

LEMMERMANN, 1899, p. 349, pl. 1, fig. 16 : *C. gravidum* var. *cephalotum* ; JÖRGENSEN, 1911, p. 10, pl. 1, fig. 10 ; OKAMURA, 1912, p. 6, pl. 3, fig. 49 ; PETERS, 1934, p. 28 ; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 7, fig. 2, et 1939, p. 6 ; SCHILLER, p. 356, fig. 388 ; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 15, fig. 2a-c ; WOOD, 1954, p. 271, fig. 185.

= *C. gravidum* var. *cephalotum* Lemmermann.

LEMMERMANN, 1899 ; KARSTEN, 1907.

= *C. gravidum* var. *hydrocephalum* Schröder.

SCHRÖDER, 1906

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar. Centre du canal de Mozambique. Très rare.

Océan Indien : Comme *C. praelongum*.

DISTRIBUTION MONDIALE : Semblable à celle de l'espèce précédente; toutefois *C. cephalotum* est notablement plus rare, et demeure inconnu en Méditerranée.

***Ceratium gravidum* Gourret, 1883**

(Pl. I, fig. 3)

GOURRET, 1883, p. 58, pl. 1, fig. 15 ; KOFOID, 1907b, p. 182, fig. 7-8 ; JÖRGENSEN, 1911, p. 10, pl. 1, fig. 8, et 1920, p. 8, fig. 4 ; PETERS, 1934, p. 28, pl. 2, fig. 12g ; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 8, fig. 3-4, et 1939, p. 6 ; SCHILLER, 1937, p. 357, fig. 389 ; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 15, fig. 3a-c, 4p-u ; WOOD, 1954, p. 272, fig. 186 ; SILVA, 1955, p. 49, pl. 7, fig. 1 ; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 21.

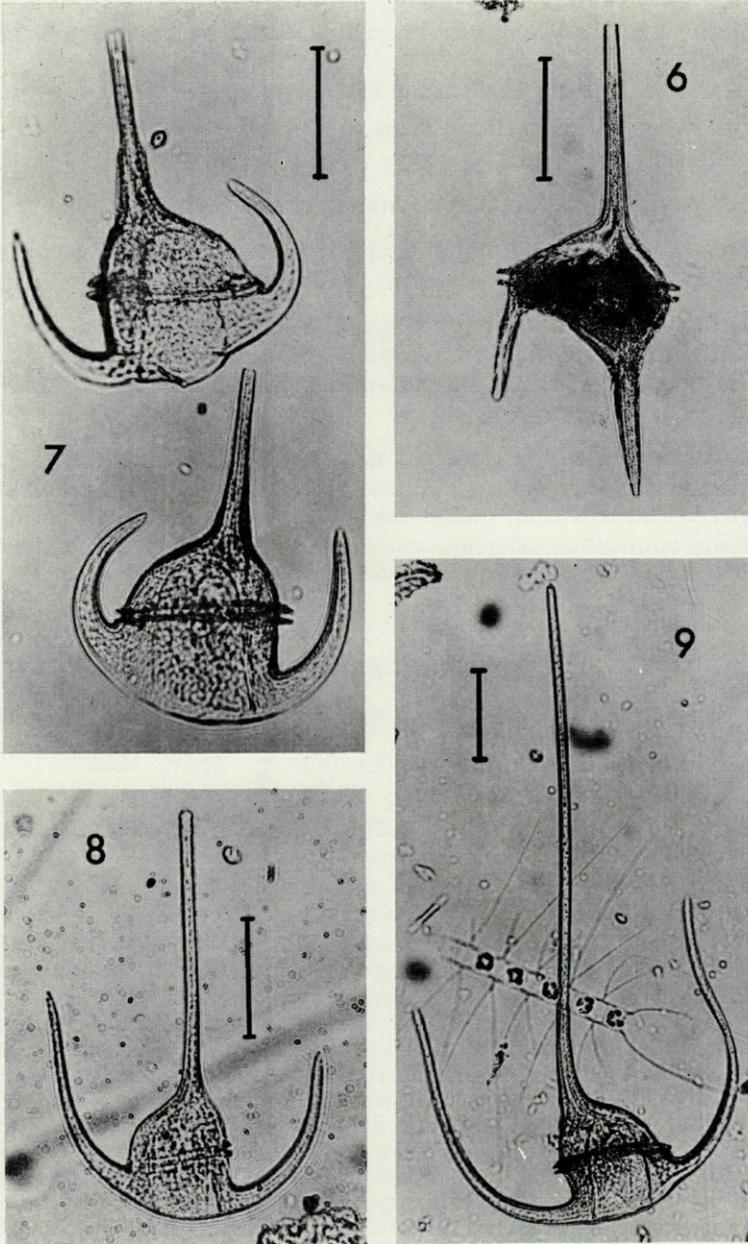


PLANCHE II

FIG. 6 : *Ceratium candelabrum* (Ehr.) Stein, « *candelabrum-depressum* ». —  
7 : *C. breve* (Ostf. & Schm.) Schröder, « *Schmidtii* > *parallelum* ». — 8 : *C. decli-*  
*natum* f. *normale* Jörg. — 9 : *C. contortum* (Gourret) Cleve,  
« *Karstenii* > *contortum* ».

= *C. gravidum* var. *latum*, var. *angustum*, var. *elegans*, et f. *obovatum* Jørgensen.

JØRGENSEN, 1911, 1920; PAVILLARD, 1935.

= *C. gravidum* var. *elongatum* Wood.

WOOD, 1963b.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar (rare).

Océan Indien : Mer Rouge, golfe d'Aden, mer d'Arabie, parages de l'Australie, Tuléar, et diverses stations océaniques.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce océanique, tropicale et subtropicale, occasionnellement tempérée. Notablement plus fréquente que les deux précédentes et, notamment, bien connue en Méditerranée.

GRAHAM & BRONIKOVSKY ont montré qu'il est inutile de retenir les désignations infra-spécifiques introduites par JØRGENSEN : D'après ces auteurs, la variabilité du *C. gravidum* serait indépendante des conditions géographiques, mais ceci reste à confirmer par une méthode statistique appropriée.

## SUBG. *CERATIUM*

### SECT. *CANDELABRA* JØRGENSEN

#### *Ceratum candelabrum* (Ehrenberg) Stein, 1883

EHRENBERG, 1860, p. 792, et 1873, p. 3, pl. 1, fig. 2-3 : *Peridinium candelabrum* ; STEIN, 1883, pl. 15, fig. 15-16.

Une lourde méprise entache et complique la bibliographie de cette espèce, et justifie ici un bref historique :

JØRGENSEN (1920) a apporté deux modifications majeures à l'exposé qu'il avait précédemment donné dans sa monographie (1911). En premier lieu, il substitue au terme « var. *dilatatum* (Gourret) Jørgensen, 1911 » celui de « var. *depressum* (Pouchet) Jørgensen, 1920 ». Les deux figures données à l'appui (1920, fig. 5-6) correspondent en effet fidèlement à l'iconographie de la variété *dilatatum* (respectivement : 1911, pl. 1, fig. 5, et pl. 2, fig. 22). Rappelons que PAVILLARD (1931) conteste l'identité des deux taxons, mais admettons pour définitive l'interprétation que donne JØRGENSEN des diverses figures très douteuses de GOURRET, et passons outre. En second lieu, JØRGENSEN désigne (illégalement) le type de l'espèce sous le nom de « var.  $\alpha$ -*curvatulum* », cette épithète évoquant l'inflexion de la corne apicale, inflexion donnée par l'auteur comme caractéristique du type (ce caractère est en fait tout à fait accessoire, mais passons encore). STEEMANN NIELSEN (1934) doute de la signification de cette innovation ; il est vrai que la variété *curvatulum* n'est pas illustrée par JØRGENSEN dans son travail de 1920, mais tout porte à croire que l'auteur

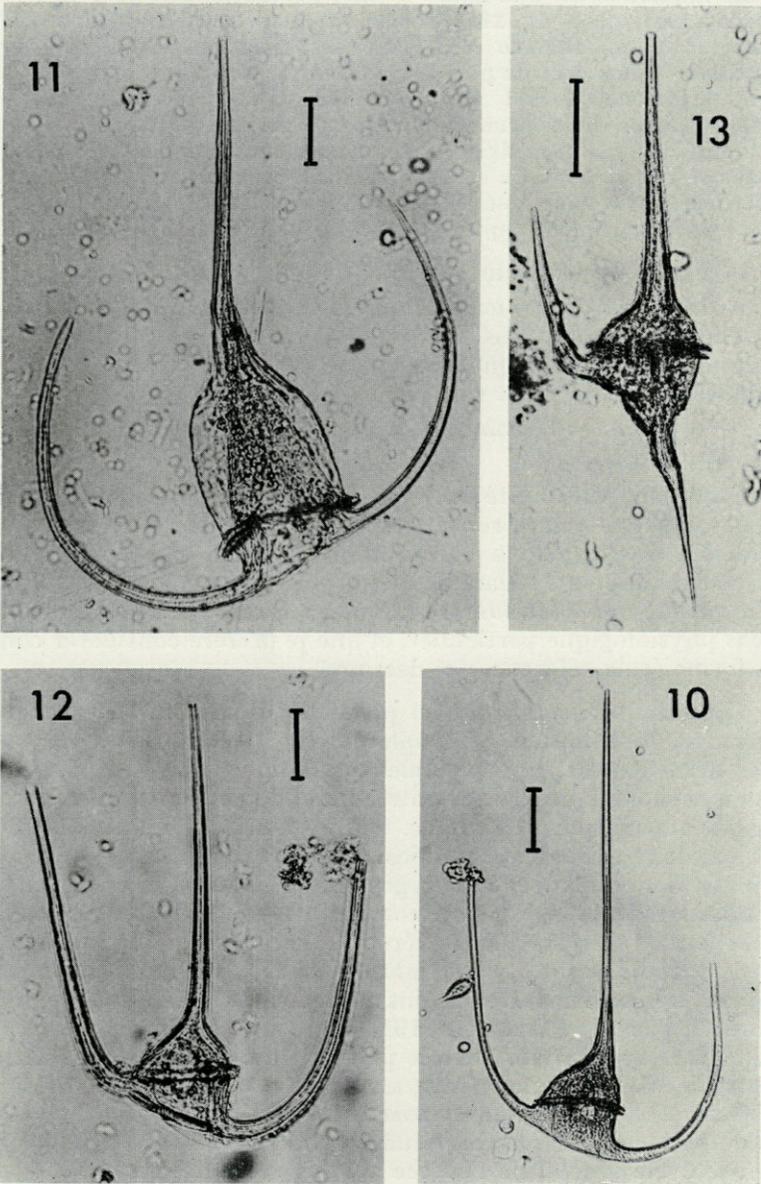


PLANCHE III

FIG. 10 : *Ceratium contortum* var. *Karstenii* (Pav.) Sournia. — 11 : *C. Carnegiei* Graham & Bron. — 12 : *C. horridum* (Cleve) Gran, « *horridum* > *buceros* ». — 13 : *C. reflexum* Cleve.

renvoie implicitement à la figure donnée précédemment pour le type de l'espèce : 1911, pl. 2, fig. 21. L'erreur annoncée plus haut est le fait de BÖHM (1931a) qui attribue la figure 6 de JÖRGENSEN, 1920, à la variété *curvatulum*. BÖHM crée de plus illégalement la forme « f. *commune* (nov. nom.) = JÖRGENSEN, 1911, fig. 21 ». Enfin, dans le même travail, BÖHM ajoute à l'espèce deux formes nouvelles : f. *eucandelabrum* et f. *hiemale*, qui toutes deux, à mon avis, sont assimilables au type. La conception erronée et illégale de BÖHM est intégralement reprise par SCHILLER (1937); ce dernier figure donc sous le nom impropre de « f. *curvulatum* » (fig. 402a-c) deux spécimens appartenant en fait à la variété *depressum*.

Il résulte de cet historique que :

— le terme « var. *curvatulum* » est, postérieurement à JÖRGENSEN, employé à tort, puisqu'à l'opposé du sens primitif. Ce terme est de plus illégal, puisqu'il désigne le type de l'espèce, et doit être remplacé par celui de « var. *candelabrum* ».

— le terme « f. *commune* », semblablement illégal, doit lui aussi être rejeté.

Quant à la variabilité de l'espèce, elle se manifeste sous la forme de deux types extrêmes reliés par une série continue de transitions. Parmi les divers taxons subsécifiques décrits jusqu'ici, un seul doit être maintenu à l'écart de ce « spectre » de variations : il s'agit de la variété *subrotundum* Pav. qui représente vraisemblablement un cas physiologique particulier, et que je préfère considérer comme une forme (voir références ci-dessous).

Cependant *C. candelabrum* présente un cas quelque peu particulier : sa distribution géographique est, autant qu'on en puisse juger actuellement, remarquablement homogène, toutes les variations morphologiques se rencontrant à peu près uniformément dans l'aire de répartition de l'espèce. Seul STEEMANN NIELSEN (1934) remarque, dans le Pacifique tropical, une certaine discrimination latitudinale. Cette homogénéité géographique, jointe à la continuité des variations morphologiques, a conduit PETERS (1934) et GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944), à considérer l'espèce comme indivisible. En fait, la variabilité du *C. candelabrum* est bien liée aux facteurs écologiques, mais se manifeste plus nettement « dans le temps » que « dans l'espace » : PAVILLARD (1916) note que la « forme *dilatatum* » remplace le type en été dans le golfe du Lion; JÖRGENSEN (1920) a montré le rôle de l'alternance saisonnière dans la répartition des variétés « *depressum* » et « *curvatulum* » en Méditerranée; et, plus récemment, la remarquable étude de LOPEZ (1966) expose clairement le cycle annuel de l'espèce sur les côtes de Castellon.

La nature même des variations porte essentiellement sur la longueur des cornes antapicales, et le rapport de cette longueur au diamètre cingulaire; tel est du moins le système adopté par LOPEZ. La divergence des cornes antapicales, ainsi que la hauteur de l'épi-

thèque et de l'hypothèque, semblent être des caractères concomitants, quelque peu plus instables, et aussi d'emploi moins aisé.

Quelle nomenclature adopter ? LOPEZ distingue deux variétés, *candelabrum* et *dilatatum*, la première composée de deux formes dont l'une est en quelque sorte transitionnelle. Je préfère adopter le système proposé p. 382 et qui trouve ici sa première application :

var. *candelabrum*

Fig. 14

= *Ceratium candelabrum* (Ehrenberg) Stein, *pro parte*.

STEIN, 1883; *Vix* EHRENBURG, 1873; JÖRGENSEN, 1911 (fig. 21, *non al.*);

FORTI, 1924; LÉBOUR, 1925; STEEMANN NIELSEN, 1934; NIE, 1936;

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 6e, f, h, *non al.*).

= *C. candelabrum* f. *commune* Böhm.

BÖHM, 1931a; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954; KLEMENT, 1964.

= *C. candelabrum* f. *hiemale* Böhm, et f. *eucandelabrum* Böhm.

BÖHM, 1931a et b.

= *C. candelabrum* var. *genuinum* Pavillard.

PAVILLARD, 1931.

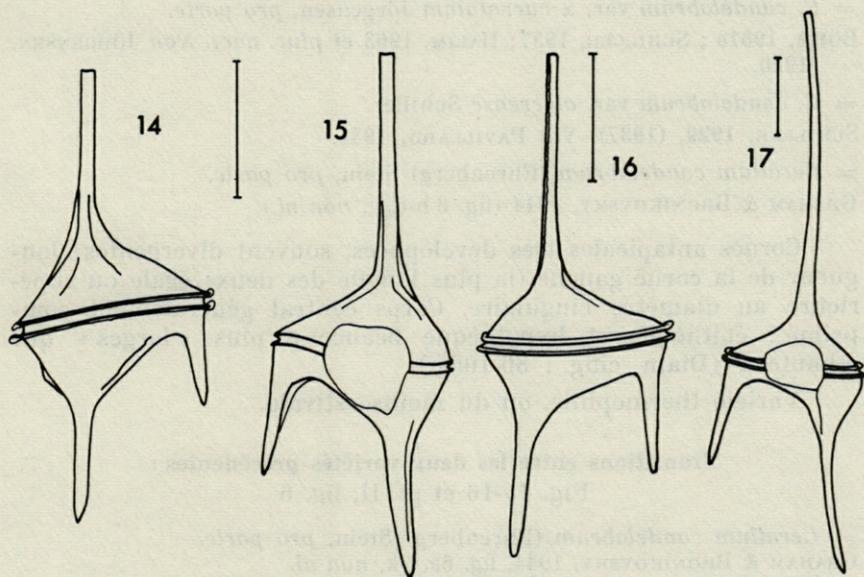


FIG. 14 : *Ceratium candelabrum* (Ehr.) Stein var. *candelabrum*. — 15 : *C. candelabrum* (Ehr.) Stein, « *candelabrum* > *depressum* ». — 16 : *C. candelabrum* (Ehr.) Stein, « *candelabrum-depressum* ». — 17 : *C. candelabrum* var. *depressum* (Pouchet) Jörg.

= *C. candelabrum* var. *α curvatulum* Jörgensen, *pro parte*.  
JÖRGENSEN, 1920; WOOD, 1954; KLEMENT, 1964. *Non al.*

= *C. candelabrum* var. *candelabrum* f. *subcandelabrum* Lopez.  
LOPEZ, 1966.

Cornes antapicales peu développées : longueur de la corne gauche (la plus longue des deux) inférieure au diamètre cingulaire. Corps central non comprimé (Diam. cing. : 55-75  $\mu$ ).

Variété psychrophile, ou du moins hivernale.

var. *depressum* (Pouchet) Jörgensen, 1920

Fig. 17

POUCHET, 1883, p. 417, *vix* pl. 18, fig. 1a-b : *Ceratium furca* var. *depressum* ; JÖRGENSEN, 1920, p. 12, fig. 5-6 ; FORTI, 1924, p. 34, pl. 1, fig. 16 ; BÖHM, 1931a, p. 351, et 1931b, p. 8, fig. 8a, c, d, *non b* ; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 8, fig. 7 ; SCHILLER, 1937, p. 366, fig. 403 : « f. *depressum* Pouchet » ; RAMPI, 1939, p. 302, fig. 7 ; WOOD, 1954, p. 273, fig. 187b ; KLEMENT, 1964, p. 354.

= *C. candelabrum* var. *dilatatum* (Gourret) Jörgensen.

GOURRET, 1883 : *Ceratium dilatatum* ; JÖRGENSEN, 1911, (1920) ; LÉBOUR, 1925 ; PAVILLARD, 1931 ; LOPEZ, 1966 (fig. 89 droite, *non gauche*).

= *C. candelabrum* var. *α curvatulum* Jörgensen, *pro parte*.

BÖHM, 1931a ; SCHILLER, 1937 ; HALIM, 1963 et *plur. auct. Non* JÖRGENSEN, 1920.

= *C. candelabrum* var. *algerense* Schiller.

SCHILLER, 1929, (1937). *Vix* PAVILLARD, 1931.

= *Ceratium candelabrum* (Ehrenberg) Stein, *pro parte*.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 6 b-d, g, *non al.*).

Cornes antapicales très développées, souvent divergentes ; longueur de la corne gauche (la plus longue des deux) égale ou supérieure au diamètre cingulaire. Corps central généralement comprimé : épithèque et hypothèque beaucoup plus « larges » que « hautes » (Diam. cing. : 80-105  $\mu$ ).

Variété thermophile, ou du moins estivale.

Transitions entre les deux variétés précédentes :

Fig. 15-16 et pl. II, fig. 6

= *Ceratium candelabrum* (Ehrenberg) Stein, *pro parte*.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 6a, i-k, *non al.*

= *C. candelabrum* var. *candelabrum* f. *candelabrum*, in LOPEZ, 1966.

LOPEZ, 1966, fig. 56-58, et 88 II et III.

POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS :

RÉCOLTES PERSONNELLES : *C. candelabrum* est assez rare en domaine néritique (Nossi-Bé, Tuléar, Ile Maurice), mais plus fréquent, encore que sporadique, en domaine océanique (croisière de l'*Anton Bruun*), et là, également présent dans les prélèvements horizontaux et verticaux. Dans l'ensemble, aucune discrimination écologique entre les deux variétés n'est évidente.

Océan Indien : Espèce largement répandue dans toutes les régions de l'océan.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce commune dans toute la zone tempérée-tropicale. Euphotique. Peut-être, mais non exclusivement océanique. Au sujet des exigences écologiques des deux variétés, voir plus haut.

Pour mémoire :

*C. candelabrum* f. *subrotundum* (Pavillard) nov. comb.

= *C. candelabrum* var. *subrotundum* Pavillard.

PAVILLARD, 1930 et 1931.

Il semble s'agir ici d'un cas physiologique particulier (réduction des trois cornes) qui dériverait de la variété *candelabrum*.

SECT. *FURCIFORMA* JÖRGENSEN

*Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède & Lachmann, 1859

EHRENBURG, 1836, p. 574, pl. 2, fig. 2, et 1838, p. 256, pl. 22, fig. 21 : *Peridinium furca* ; CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859, p. 399, pl. 19, fig. 5.

Cette espèce est souvent attribuée à tort à DUJARDIN : cet auteur ne fait cependant que mentionner (1841, p. 379) le *Peridinium furca* Ehr. comme espèce voisine du *Ceratium fusus*, ce qui ne saurait constituer une publication valide.

JÖRGENSEN (1911) distinguait chez *C. furca* deux sous-espèces, *Berghii* et *eugrammum*, l'une relativement grande et psychrophile, l'autre plus petite et thermophile. Cette dualité n'a été que renforcée par les observations ultérieures, en même temps que s'est confirmée la présence d'une suite ininterrompue de transitions entre les deux extrêmes ; ce dernier point a découragé certains auteurs tels que GRAHAM & BRONIKOVSKY

(1944), qui traitent l'espèce comme un complexe indivisible. Notons encore, dans l'historique du *C. furca*, quelques divergences d'opinion :

JÖRGENSEN (1920) adjoint à la sous-espèce *eugrammum* diverses formes qui, à l'exception d'une f. *corpulentum*, peuvent être sans difficulté intégrées au spectre de variations spécifiques, et ne seront donc pas conservées ici. Les références de la forme *corpulentum* (non rencontrée dans mes récoltes), sont données plus bas pour mémoire. BÖHM (1931b) voit ensuite en *C. furca* deux génotypes différant l'un de l'autre par leur longueur totale, mais appartenant tous deux « de toute évidence » (?) à la variété *eugrammum* ; les deux groupes sont eux-mêmes, selon BÖHM, soumis à des variations écologiques et, dans la marge de variations qui leur est commune, sont indiscernables l'un de l'autre. Dans son détail cependant, cette conception très souple n'est pas défendable, car elle repose sur une étude statistique trop sommaire et sur des chiffres tout à fait contradictoires, dont STEEMANN NIELSEN (1934) a fait avant moi la critique. Ce dernier auteur reconnaît les deux sous-espèces initiales de JÖRGENSEN, mais ses données montrent que la distinction est rarement évidente. Pour GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944), comme on l'a vu, *C. furca* représente la juxtaposition de plusieurs (et non pas deux) « races » et variétés impossibles à définir.

Le problème de la variabilité chez *C. furca* n'a été abordé de façon réellement statistique que tout récemment, par LOPEZ (1966). Cet auteur, ayant mesuré la longueur des cornes antapicales et du diamètre cingulaire chez 1841 individus méditerranéens, confirme l'existence de deux variétés distinctes, et divise la seconde (var. *Berghii*) en deux formes. La critique générale du travail de LOPEZ a été faite au début de ce travail (p. 381) ; pour les raisons que j'y expose, je préfère voir en la présente espèce deux variétés, réunies par des stades de transition.

Rappelons en outre que la var. *Berghii* Lemm. n'a pas été décrite par LEMMERMANN (1899), qui renvoie simplement à la figure 20 de BERGH (1882). La description de cette variété est due à JÖRGENSEN (1911, et de façon allusive *in* 1920) qui la considère à la fois comme le type de l'espèce et comme une sous-espèce nordique. Il est en effet indiscutable que la var. *Berghii* correspond au type d'EHRENBERG et de CLAPARÈDE & LACHMANN. Aussi le nom de ce taxon est-il illégal, et doit être remplacé par celui de var. *furca*.

var. *furca*

Fig. 20

= *C. furca* var. *Berghii* Lemmermann = subsp. *Berghii* (Lemmermann) Jörgensen.

BERGH, 1882 (fig. 20, *non al.*, « Varietät von *C. furca* » ; LEMMERMANN, 1899 ; JÖRGENSEN, 1911, (1920) ; STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939 ; SCHILLER, 1937 (fig. 404a, *vix b*, *non c*) ; ? WOOD, 1954 (*non fig.* 189a).

= *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède & Lachmann, *pro parte*.  
 EHRENBURG, 1836, 1838 (*Peridinium furca*); CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859.  
 Non BERGH, 1882; WAILES, 1928; SOUZA, 1950. *Vix* HALIM, 1960.

= *Ceratium furca* var. *singulare* Gourret.  
 GOURRET, 1883.

= *Ceratium furca* f. *magnipes* Jörgensen.  
 JÖRGENSEN, 1920.

= *C. furca* var. *Berghii* f. *Berghii*, in LOPEZ, 1966.

Épithèque sub-conique, se rétrécissant rapidement et, de ce fait, distincte de la corne apicale proprement dite. Celle-ci longue, souvent légèrement recourbée. Hauteur de l'épithèque inférieure ou quelquefois égale à la longueur de la corne apicale. Cornes antapicales bien développées par rapport au diamètre cingulaire; longueur de la corne antapicale droite (la plus courte des deux) égale ou supérieure à ce diamètre. Cornes antapicales parallèles entre elles, ou divergentes, et généralement denticulées à leur extrémité.

Variété psychrophile, quoique probablement cosmopolite.

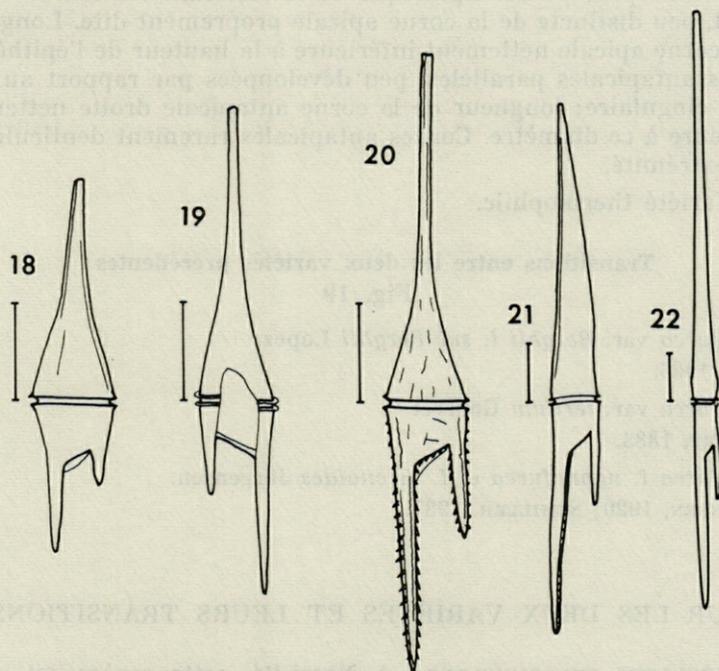


FIG. 18 : *Ceratium furca* var. *eugrammum* (Ehr.) Schiller. — 19 : *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm., « *furca-eugrammum* ». — 20 : *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm. var. *furca*. — 21 : *C. incisum* (Karsten) Jörg. — 22 : *C. belone* Cleve.

var. *eugrammum* (Ehrenberg) Schiller, 1937

Fig. 18

EHRENBERG, 1860, p. 792 et 1873, p. 3, pl. 1, fig. 4 : *Peridinium eugrammum*; SCHILLER, 1937, p. 368, fig. 405a; RAMPI, 1939, p. 302, fig. 8; WOOD, 1954, p. 275, *vix* fig. 189b-c; KLEMENT, 1964, p. 364; LOPEZ, 1966, p. 417, fig. 92.

= *C. furca* subsp. *eugrammum* (Ehrenberg) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911 (fig. 24, 25, *non* 26), 1920; PAVILLARD, 1916; FORTI, 1924; ABÉ, 1927; STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939.

= *C. furca* (Ehrenberg) Clap. & Lachmann *pro parte*.

WAILES, 1928 (pl. 1, fig. 8, *non al.*); WANG & NIE, 1932; HALIM, 1963. *Non* SOUZA, 1950.

= *C. furca* var. *medium* Gourret.

GOURRET, 1883.

Il faut attribuer cette variété à SCHILLER qui, dans le cas présent, a nettement indiqué qu'il considèrerait comme une variété la sous-espèce de JÖRGENSEN.

Cellule plus petite. Epithèque se rétrécissant lentement et, de ce fait, peu distincte de la corne apicale proprement dite. Longueur de la corne apicale nettement inférieure à la hauteur de l'épithèque. Cornes antapicales parallèles, peu développées par rapport au diamètre cingulaire; longueur de la corne antapicale droite nettement inférieure à ce diamètre. Cornes antapicales rarement denticulées à leur extrémité.

Variété thermophile.

**Transitions entre les deux variétés précédentes :**

Fig. 19

= *C. furca* var. *Berghii* f. *sub-Berghii* Lopez.

LOPEZ, 1966.

= *C. furca* var. *tertium* Gourret.

GOURRET, 1883.

= *C. furca* f. *nannofurca* et f. *belonoides* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920; SCHILLER, 1937.

**POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS :**

RÉCOLTES PERSONNELLES : A Nossi-Bé, cette espèce est quasi pérennante, mais toujours rare, si bien qu'une alternance saisonnière des deux variétés n'a pu être décelée avec certitude. *Ceratium*

*furca* était également présent à Tuléar, et, de façon très sporadique, dans tout le canal de Mozambique, où la variété *eugrammum* dominait nettement.

Océan Indien : Espèce assez courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : L'espèce est probablement cosmopolite, mais sa variété *furca* est préférentiellement psychrophile, tandis que sa variété *eugrammum* est plus strictement tropicale et subtropicale. Enfin l'espèce semble préférentiellement néritique. Répartition verticale incertaine.

Signalons pour mémoire la très courte note de MINKIEWICZ (1900) sur le dimorphisme saisonnier du *C. furca* dans la mer Noire : selon cet auteur, les formes estivales ont une longueur double de celle des formes hivernales. Cette observation hâtive est manifestement due au fait que les deux variétés *furca* et *eugrammum* n'ont pu être distinguées par l'auteur.

Pour mémoire :

*C. furca* f. *corpulentum* Jörgensen

JÖRGENSEN, 1920, p. 19, fig. 8.

? = *Ceratium hircus* Schröder = *C. furca* var. *hircus* (Schröder) Margalef. SCHRÖDER, 1909; JÖRGENSEN, 1911; NIE, 1936 (et cf. *C. hircus* var. *sini-cum* Nie, *ibid.*); SCHILLER, 1937; MARGALEF, 1961.

*Ceratium belone* Cleve, 1900

Fig. 22

CLEVE, 1900a, p. 13, pl. 7, fig. 13 : *C. (furca* var. ?) *belone*; JÖRGENSEN, 1911, p. 19, pl. 2, fig. 28, et 1920, p. 22, fig. 14; PETERS, 1934, p. 29, pl. 3, fig. 14d; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 10, fig. 10, et 1939, p. 7; SCHILLER, 1937, p. 369, fig. 407a; RAMPI, 1942, p. 222, fig. 2; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 18, fig. 8; SILVA, 1949, p. 354, pl. 6, fig. 20; WOOD, 1954, p. 275; HALIM, 1960, p. 191, pl. 4, fig. 6; Non SCHRÖDER, 1906, nec OKAMURA & NISHIKAWA, 1904.

= *Ceratium pacificum* Schröder. Non *C. pacificum* Wood.

SCHRÖDER, 1906; STÜWE, 1909; KOFOID, 1907d; PAVILLARD, 1931.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Ile Maurice, Tuléar (très rare).

Océan Indien : Mer Rouge, mer d'Arabie, canal de Mozambique, et diverses stations océaniques très clairsemées.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale peu courante, rencontrée sporadiquement dans les trois grands océans et en Méditerranée. Océanique et euphotique.

*Ceratium incisum* (Karsten) Jörgensen, 1911

Fig. 21

KARSTEN, 1905b, p. 149, pl. 23, fig. 6a-b : *C. furca* var. *incisum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 19, pl. 2, fig. 29-30, et 1920, p. 22, fig. 13; PETERS, 1934, p. 29; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 10, fig. 11, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 370, fig. 407b; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 19; fig. 9a-e; WOOD, 1954, p. 275, fig. 190; SILVA, 1955, p. 50, pl. 7, fig. 2.

= *Ceratium belone* Cleve, *pro parte*.

SCHRÖDER, 1906; OKAMURA & NISHIKAWA, 1904. *Non al.*

? = *Ceratium Brunellii* Rampi.

RAMPI, 1942.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Au large de Nossi-Bé (très rare).

Océan Indien : Mer Rouge, Ceylan, Tuléar, et quelques rares stations océaniques.

DISTRIBUTION MONDIALE : Comme *C. belone*, mais probablement plus rare encore. Répartition verticale incertaine.

Il faut probablement rattacher à cette espèce le *Ceratium Brunellii* de RAMPI, connu par l'unique spécimen récolté par cet auteur (1942, p. 222, fig. 1).

SECT. PENTAGONA JÖRGENSEN

*Ceratium pentagonum* Gourret, 1883

GOURRET, 1883, p. 45, pl. 4, fig. 58.

Cette espèce a été subdivisée en divers taxons infra-spécifiques, dont certains sont mal définis, et qui tous peuvent être intégrés à une suite continue de variations limitée par deux types extrêmes : une variété *robustum* psychrophile, et une variété *tenerum* thermophile. Deux formes cependant, selon le sens donné à ce mot p. 382, doivent être tenues à l'écart de cette série : l'une correspond au type originel de l'espèce; l'autre est la f. *turgidum* de Jörgensen. Toutes deux, absentes de mes récoltes, seront ici traitées « pour mémoire », ainsi d'ailleurs que la variété *robustum*.

Avant de passer au détail, un mot du travail de LOPEZ (1966) : l'étude biométrique menée par cet auteur le conduit à diviser l'espèce en deux formes estivale et hivernale, la seconde étant la plus abondante et possédant des cornes antapicales plus développées. LOPEZ déclare n'avoir pu distinguer de variétés chez *C. pentagonum*; ceci tient apparemment au fait que, comme l'on peut en juger d'après l'illustration fournie par cet auteur, le matériel examiné

ne renfermait que la variété *tenerum*, ainsi que les stades intermédiaires. La variété *robustum* est en effet inconnue en Méditerranée.

Pour mémoire :

var. *robustum* (Cleve) Jörgensen, 1920, *non* 1911

CLEVE, 1900b, p. 925, fig. 6 : *C. lineatum* var. *robustum*; JÖRGENSEN, 1920, p. 26, fig. 17a-b, *non* 1911, p. 20, pl. 2, fig. 32; PETERS, 1934, p. 32, pl. 4, fig. 18 (« subsp. »); WOOD, 1954, p. 276, fig. 191b, f, *vix* a; BALECH, 1962, p. 179, fig. 379, *vix* fig. 380, 383, *non* fig. 381-382. *Vix* SILVA, 1955, p. 51, pl. 7, fig. 3 (« subsp. »). *Non* SCHILLER, 1937, p. 371, fig. 408a. *Nec* HALIM, 1963.

= *C. furca* var. *balticum* Moebius = *Ceratium balticum* (Moebius) Balech; SCHÜTT, 1895; BALECH, 1944. *Non* SOUZA, 1950 (hétéromorphisme).

? = *C. pentagonum* subsp. *pacificum* Graham & Bronikovsky.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 10i, *non al.*).

Cellules d'apparence robuste, à thèque épaisse, ornée de sillons et de crêtes. Crête postérieure (entre les deux cornes antapicales) bien développée. Cornes antapicales longues et divergentes, la droite (la plus courte) étant de longueur égale à l'espace compris entre les bases des deux cornes.

Rappelons que JÖRGENSEN a modifié en 1920 la diagnose de ce taxon, et précisé que la f. *robustum* décrite par lui en 1911 appartient en fait à la variété *subrobustum*. SCHILLER (1937) a malheureusement commis la confusion (*loc. cit.*, fig. 408a).

Océan Indien : Cette variété n'y est connue avec certitude que dans les régions subantarctiques (CLEVE, JÖRGENSEN). La référence d'OSTENFELD & SCHMIDT, 1901 (mer Rouge) est douteuse .

DISTRIBUTION MONDIALE : Variété psychrophile, peu connue. Seulement signalée sous ce nom dans les régions subantarctiques de l'Atlantique et de l'océan Indien. La référence de SILVA, 1955 (Angola) est douteuse. Mais cette variété a vraisemblablement été confondue dans l'Atlantique Nord avec l'énigmatique *Ceratium lineatum*, et rapportée sous ce nom. Enfin, sa présence dans le Pacifique Nord est très probable : GRAHAM & BRONIKOVSKY ont créé sous le nom de subsp. *pacificum* une sous-espèce « endémique » de cette région, mais de caractères morphologiques très imprécis : les quatre figures données par ces auteurs sont pour le moins hétérogènes, mais l'une d'elles ressemble de très près à la variété *robustum*. Il semble que GRAHAM & BRONIKOVSKY, voulant prouver l'isolement hydrologique du Pacifique Nord et la bipolarité du *C. pentagonum*, aient fait preuve de parti pris, ayant en quelque sorte choisi

l'aire de répartition avant de définir la sous-espèce. Ces deux auteurs reconnaissent d'ailleurs n'avoir pas observé la var. *robustum*, et n'ont donc pu établir de comparaison.

(Le problème de la bipolarité chez *Ceratium* a été évoqué p. 378).

var. *tenerum* Jörgensen, 1920

Fig. 24

JÖRGENSEN, 1920, p. 26, fig. 16a-b; PETERS, 1934, p. 32, pl. 1, fig. 1b (subsp.); SCHILLER, 1937, p. 371, fig. 408c (forma); RAMPI, 1939, p. 303, fig. 17; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 20, fig. 10h, k-n (subsp.); WOOD, 1954, p. 276, fig. 191c (forma); SILVA, 1955, p. 51, pl. 7, fig. 4 (subsp.); HALIM, 1960, pl. 4, fig. 8; BALLANTINE, 1961, p. 224, fig. 48 (forma); BALECH, 1962, p. 180, pl. 25, fig. 384.

= *C. lineatum* var. *longisetum* Ostenfeld & Schmidt = *C. pentagonum* f. *longisetum* (Ostenfeld & Schmidt) Jörgensen.

OSTENFELD & SCHMIDT, 1901; OKAMURA, 1907; JÖRGENSEN, 1911, 1920.

= *C. pentagonum* subsp. *pentagonum*.

PETERS, 1934.

= *C. pentagonum* f. *subpentagonum* Lopez.

LOPEZ, 1966.

Cellules plus petites. Thèque mince, cornes délicates. Crête postérieure de l'hypothèque absente ou réduite. Cornes antapicales courtes, la gauche (la plus longue) nettement plus courte que l'espace compris entre les bases de ces deux cornes.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (plutôt « hivernale »). Tuléar. Ile Maurice. Sporadique dans le canal de Mozambique, dans les prélèvements horizontaux et verticaux.

Océan Indien : Cette variété y est courante, mais de répartition difficile à distinguer de celle des formes transitionnelles.

DISTRIBUTION MONDIALE : Variété thermophile, tropicale et subtropicale (Méditerranée incluse). Répartition verticale incertaine, peut-être euphotique.

Transitions entre les deux variétés précédentes

Fig. 23

1. « *C. pentagonum* var. *subrobustum* Jörgensen »

Considérée par PETERS comme une sous-espèce, puis par STEEMANN NIELSEN et, à la suite de ce dernier, par GRAHAM & BRONIKOVSKY et SILVA, comme une espèce distincte. Ses caractères morphologiques sont cependant très vagues, et son aire géographique, de même que sa distribution verticale, sont controversées.

On ne peut nullement assurer, comme le veut BALECH (1962) que la thèse soit ici plus « robuste » que celle de la variété *robustum*.

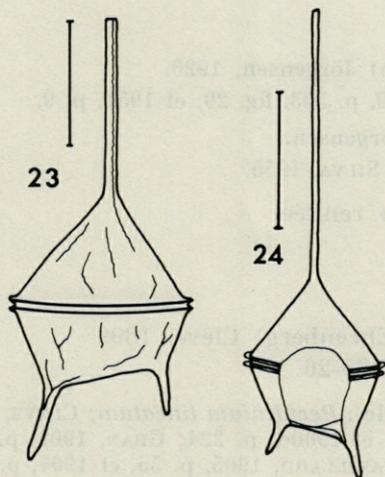


FIG. 23 : *Ceratium pentagonum* Gourret « *robustum-tenerum* ». — 24 : *C. pentagonum* var. *tenerum* Jörg.

*tum*. Il s'agit, dans l'ensemble, d'une transition entre les deux variétés, plus proche cependant du terme psychrophile, et que l'on peut désigner sous l'expression : *C. pentagonum* Gourret, « *robustum* > *tenerum* ».

2. « *C. pentagonum* f. *pentagonum* », in LOPEZ, 1966

L'iconographie de cet auteur (fig. 63, moitié droite de la planche, et fig. 90 II-III) donne divers exemples de transitions : « *robustum-tenerum* » et « *tenerum* > *robustum* ».

Pour mémoire :

f. *pentagonum*

= *Ceratium pentagonum*, et var. *rectum* Gourret.

GOURRET, 1883, p. 45, pl. 4, fig. 58-59.

? = *Ceratium Ehrenbergii* Kofoid.

KOFOID, 1907d, p. 171, pl. 2, fig. 16; NIE, 1936, p. 38, fig. 9.

= *Ceratium furca* var. *pentagonum* (Gourret) Lemmermann.

LEMMERMANN, 1899, p. 368; KARSTEN, 1905b, pl. 23, fig. 8.

= *C. pentagonum* f. *tenerum* Jörgensen, *pro parte*.

GAARDER, 1954, p. 15, fig. 14, *Non al.*

= *C. pentagonum* Gourret, *pro parte*.

KLEMENT, 1964, p. 354, pl. 2, fig. 6. *Non al.*

Le type originel de GOURRET représente en effet une forme « anormale », ou du moins particulière, de l'espèce : corne apicale vestigiale.

Pour mémoire :

f. *turgidum* (Jørgensen) Jørgensen, 1920.

JØRGENSEN, 1920, p. 26; RAMPLI, 1939, p. 303, fig. 20, et 1951, p. 9.

= *C. pentagonum* var. *turgidum* Jørgensen.

JØRGENSEN, 1911; PAVILLARD, 1916; SILVA, 1955.

Epithèque « anormalement » renflée.

Pour mémoire :

***Ceratium lineatum* (Ehrenberg) Cleve, 1899**

Fig. 25-26

EHRENBERG, 1854, pl. 35a, fig. 24c : *Peridinium lineatum*; CLEVE, 1899, p. 36, 1900b, p. 925, 1900c, p. 1030 et 1900d, p. 224; GRAN, 1902, p. 197; OSTENFELD, 1903, p. 587, fig. 144; PAVILLARD, 1905, p. 55, et 1907, p. 230; KOFOID, 1907a, fig. 2; PAULSEN, 1909, p. 16, fig. 3 (?); JØRGENSEN, 1911, p. 22, pl. 2, fig. 36-37, 1911b, p. 207, et 1920, p. 34; MEUNIER, 1919, p. 86,

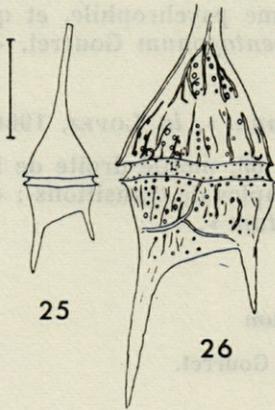


Fig. 25-26 : *Ceratium lineatum* (Ehr.) Cleve. In BALECH, 1944, fig. 2-3.

pl. 20, fig. 33-34; LÉBOUR, 1925, p. 145, fig. 45d-e; DANGEARD, 1926, p. 313, fig. 2c; WAILES, 1928, pl. 2, fig. 9; OSTENFELD, 1931, p. 616; WANG, 1936, p. 152, fig. 24; SCHILLER, 1937, p. 372, fig. 410; SCHUBERT, 1937, p. 388; BALECH, 1944, p. 424, pl. 1, fig. 2-3; SILVA & PINTO, 1948, p. 171, pl. 2, fig. 12; WOOD, 1954, p. 277, fig. 192; ? GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 22, fig. 11e-g (incl. *C. minutum*); TRAVERS, 1962, p. 58.

= *vide* CLEVE : *C. furca* var. *balticum* Moebius.

SCHÜTT, 1895; ZACHARIAS, 1906. (Mais ce taxon désigne en fait *C. pentagonum*).

= *C. tripos* var. *subsalsum* f. *lineatum* (Ehr.) Lohmann.

LOHMANN, 1908; PAULSEN, 1908.

Espèce énigmatique, certainement hétérogène, confondue en grande partie (du moins à l'origine) avec *C. pentagonum*. Ses caractères morphologiques sont mal définis et sa distribution, en conséquence, oppose diverses contradictions : CLEVE la donne comme espèce d'eaux chaudes (océan Indien et Atlantique tropicaux) quoique rencontrée dans l'Atlantique Nord jusqu'au Groenland. Mais, depuis JÖRGENSEN, *C. lineatum* est généralement considérée comme une espèce boréale et australe.

La dernière description détaillée du *C. lineatum* est celle de BALECH (1944), qui passe malheureusement sous silence les affinités avec *C. pentagonum*.

### *Ceratium teres* Kofoid, 1907

Fig. 28

KOFOID, 1907c, p. 308, pl. 29, fig. 34-36, et 1907a, fig. 4; JÖRGENSEN, 1911, p. 21, pl. 2, fig. 34-35, et 1920, p. 28, fig. 18 (incl. *C. teres* f. *subturgidum*); PETERS, 1934, p. 32, pl. 3, fig. 14e (?); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 11, fig. 14 (?), et 1939, p. 8; SCHILLER, p. 372, fig. 409; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 21, fig. 11b-d; SILVA, 1949, p. 355, pl. 6, *vix* fig. 21; WOOD, 1954, p. 277, fig. 193 (?); HALIM, 1960, pl. 4, fig. 10, et 1963, p. 493, *vix* fig. 5; LOPEZ, 1966, p. 415, fig. 91.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé, Tuléar, Ile Maurice. Rare et toujours en petit nombre.

OCÉAN INDIEN : Mer d'Arabie, Indonésie, Canal de Mozambique, région du Cap, Ceylan, et quelques stations océaniques.

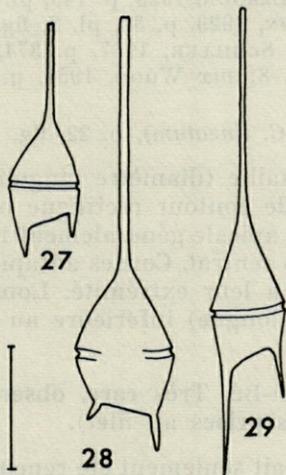


FIG. 27 : *Ceratium minutum* Jörg. — 28 : *C. teres* Kofoid. — 29 : *C. Kofoidii* Jörg.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale et sub-tropicale, rencontrée occasionnellement sous les latitudes tempérées. Selon STEEMANN NIELSEN, SCHUBERT et PAVILLARD (1937), espèce de « surface », et, selon WOOD, océanique, mais ces deux points restent l'un et l'autre à vérifier.

*Ceratium Kofoidii* Jörgensen, 1911

Fig. 29

JÖRGENSEN, 1911, p. 23, pl. 2, fig. 38-39, et 1920, p. 33, fig. 20; BÖHM, 1931b, p. 12, fig. 9c, e-g; PETERS, 1934, p. 33; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 11, fig. 15; SCHILLER, 1937, p. 373, fig. 412; *vix* RAMPI, 1942, p. 223, fig. 5; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 21, *vix*, 11h; WOOD, 1954, p. 278, fig. 195; SILVA, 1955, p. 55, pl. 7, fig. 7 (?).

= *Ceratium Boehmii* Graham & Bronikovsky.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (rare, et seulement hivernal). Tuléar. Au large de Lourenço Marques.

Océan Indien : Espèce surtout répandue dans la région indonésienne, connue également en mer d'Arabie, dans le canal de Mozambique, et en diverses stations tropicales.

DISTRIBUTION MONDIALE : Zone intertropicale (Méditerranée incluse); la rareté apparente de cette espèce est peut-être seulement due à sa petite taille.

*Ceratium minutum* Jörgensen, 1920

Fig. 27

JÖRGENSEN, 1920, p. 34, fig. 21-23; LEBOUR, 1925, p. 145, pl. 30, fig. 4; DANGEARD, 1926, p. 313, fig. 2 d; MARTIN, 1929, p. 30, pl. 2, fig. 17-19, et pl. 5, fig. 13-14; PETERS, 1934, p. 33; SCHILLER, 1937, p. 374, fig. 413; RAMPI, 1942, p. 223, fig. 6, et 1951, p. 8; *vix* WOOD, 1954, p. 279, *non* fig. 196; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 9.

? GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (incl. *C. lineatum*), p. 22, fig. 11e-g.

Cellules délicates et de petite taille (diamètre cingulaire : 25-35  $\mu$ ). Epithèque sub-triangulaire, de contour rectiligne ou légèrement convexe. Longueur de la corne apicale généralement inférieure ou égale à la hauteur totale du corps central. Cornes antapicales peu développées, sub-parallèles, effilées à leur extrémité. Longueur de la corne antapicale gauche (la plus longue) inférieure au diamètre cingulaire.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé. Très rare, observé seulement par sédimentation (absent des prises au filet).

Océan Indien : Cette espèce aurait seulement été rencontrée par

WOOD dans les parages de l'Australie et dans le centre de l'océan. Mais la description donnée par cet auteur diffère quelque peu de celle de JÖRGENSEN.

DISTRIBUTION MONDIALE : Sauf confusion avec les espèces voisines (*C. Kofoidii*, *C. lineatum* et peut-être même *C. pentagonum*), espèce rare, de distribution incertaine : connue principalement dans l'Atlantique tempéré, et sur les côtes d'Australie : en Méditerranée, seulement récoltée à Gibraltar (JÖRGENSEN) et en mer Ligure (RAMPI, HALIM). Semble néritique. Comme pour *C. Kofoidii*, la petite taille de cette espèce expliquerait en partie sa rareté.

Pour mémoire :

*Ceratium setaceum* Jörgensen, 1911

JÖRGENSEN, 1911, p. 23, pl. 2, fig. 40, 41, et 1920, p. 31, fig. 49; MANGIN, 1912, p. 26, fig. 12; FORTI, 1922, p. 39, pl. 1, fig. 23; PAVILLARD, 1931, p. 72, et 1937, p. 13; PETERS, 1934, p. 33, pl. 3, fig. 15b-c; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 12, fig. 16 (?), et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 373, fig. 411; SCHUBERT, 1937, p. 388; ? RAMPI, 1942, p. 223, fig. 8; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 22, fig. 11a; WOOD, 1954, p. 278, fig. 194a, non b.

Cette espèce, voisine de *C. pentagonum* et de *C. Kofoidii*, me paraît, d'après la bibliographie et l'iconographie consultées, bien distinctes de l'une et de l'autre.

Espèce tropicale et subtropicale, rare (petite taille).

SUBG. **AMPHICERATIUM** (VANHÖFFEN) OSTENFELD

SECT. **INFLATA** JÖRGENSEN

*Ceratium geniculatum* (Lemmermann) Cleve, 1900

Fig 30-31

LEMMERMANN, 1899, p. 349, pl. 1, fig. 17 : *C. fusus* var. *geniculatum* CLEVE, 1900d, p. 221; JÖRGENSEN, 1911, p. 24, pl. 2, fig. 42-43, et 1920, p. 34, fig. 24; BÖHM, 1931b, p. 43, fig. 37c-d; PETERS, 1934, p. 36; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 13, fig. 17, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 375, fig. 414; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 22, fig. 11j; SILVA, 1949, p. 355, pl. 9, fig. 2; WOOD, 1954, p. 279, fig. 197, et 1963b, p. 40, fig. 45 (« var. »).

= *Ceratium tricarinatum* Kofoid.

KOFOID, 1907d.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar (rare).

Océan Indien : Ceylan, Indonésie, Tuléar, et diverses stations océaniques.

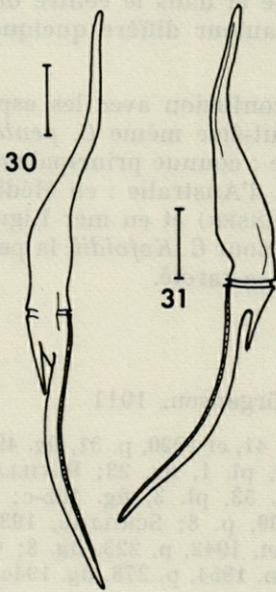


Fig. 30 : *Ceratium geniculatum* (Lemm.) Cleve; vue ventrale. — 31 : *Id.*, autre spécimen, vue dorsale.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce sporadique dans les zones intertropicales des trois grands océans, ainsi qu'en Méditerranée occidentale. Selon STEEMANN NIELSEN : espèce océanique, de surface.

#### SECT. *FUSIFORMIA* JÖRGENSEN

#### *Ceratium fusus* (Ehrenberg) Dujardin, 1841

EHRENBERG, 1834, p. 271, 1836, p. 574, pl. 2, fig. 3, et 1838, p. 256, pl. 22, fig. 20; DUJARDIN, 1841, p. 378.

Pour JÖRGENSEN (1911, 1920), PAVILLARD (1931), et divers auteurs, la distinction d'une sous-espèce *seta* thermophile, plus fine et plus petite que le type, est évidente. PETERS (1934) a rencontré en abondance des cellules de toutes tailles dans toutes les régions de l'Atlantique explorées par le « METEOR », mais n'a pu établir de discrimination morphologique ni géographique. La position de STEEMANN NIELSEN (1934) n'est pas claire : cet auteur voit en *C. fusus* un génotype unique étroitement soumis aux conditions écologiques, mais par ailleurs doute si le matériel par lui examiné correspond au type nordique de l'espèce, et de plus maintient à l'écart la sous-espèce *seta*... Toutefois, d'après les dimensions qu'il donne (226-550  $\mu$ ), STEEMANN NIELSEN semble avoir bien récolté et le type et la sous-espèce. Le même auteur soutient encore (1939) l'indivisibilité de *C. fusus*, sans désigner cependant nommément la subsp. *seta* : « Es gibt nicht eine kleine Warmwasserform und eine grosse Kaltwasserform. Wenn die Individuen der kühleren Gebiete am grössten sind, ist dies eine

Folge der allgemeinen Variationstendenz bei den Ceratien. Ein neritischer Einfluss bewirkt eine ganz ähnliche Vergrosserung der Zellen ». Enfin, GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944) ne divisent pas l'espèce, mais notent que le diamètre cingulaire est inversement fonction de la température, les variations de la longueur totale restant à élucider.

On ne sait donc si la variabilité de *C. fusus* est le fait d'un seul, de deux ou de plusieurs génotypes, et si elle résulte de l'action de la température, ou de celle des facteurs trophiques (cf. « neritischer Einfluss »...). Une fois de plus, la suite des variations morphologiques est continue, mais, dans le cas présent, l'espèce est, sous ses diverses formes, particulièrement tolérante, si bien que la discrimination géographique n'est qu'approximative.

Pour éclaircir ces divers points, il semble utile de distinguer à l'avenir : 1) le type de l'espèce, sous le nom de var. *fusus*, 2) la variété thermophile *seta*, 3) les transitions.

Je donnerai pour mémoire les références de la « variété *Schuetzii* », qui se distingue nettement des deux précédentes par le renflement de l'épithèque, et dont il reste à dire si elle représente une forme ou une espèce distincte.

var. *fusus*

Fig. 32

= *Ceratium fusus* (Ehr.) Dujardin, *stricto sensu*.

JÖRGENSEN, 1911, 1920; SCHILLER, 1937, *et plur. auct.*

= *C. fusus* subsp. *boreale* Pavillard.

PAVILLARD, 1931.

var. *seta* (Ehrenberg) Sournia, 1966

Fig. 33

= *Ceratium fusus* subsp. *seta* (Ehrenberg) Jörgensen = « *C. fusus* var. *seta* (Ehrenberg) Jörgensen » *in plur. auct.* = *Ceratium seta* (Ehr.) Kofoid = *Peridinium seta* Ehrenberg.

EHRENBERG, 1860, p. 792 et 1873, p. 3, fig. 5-6; KOFOID, 1908b; JÖRGENSEN, 1911, 1920; PAVILLARD, 1931; WANG & NIE, 1932; NIE, 1936; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954; BALLANTINE, 1961.

Caractères distinctifs de la variété précédente : Cellules plus petites : longueur totale 280-400  $\mu$  (chez le type : 450-650  $\mu$ ). Cornes plus fines, seulement légèrement recourbées, ou rectilignes. Corne antapicale droite souvent complètement absente.

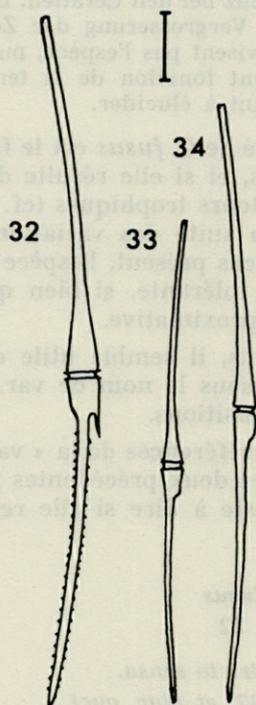


FIG. 32 : *Ceratium fusus* (Ehr.) Duj. var. *fuscus*. — 33 : *C. fusus* var. *seta* (Ehr.) Sournia. — 34 : *C. fusus* (Ehr.) Duj. « *fuscus-seta* ».

**Transitions entre les deux variétés précédentes :**

Fig. 34

Cf. STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 48, tableau 12; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 13b-d.

**POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS**

**RÉCOLTES PERSONNELLES :** A Nossi-Bé, espèce pérennante, représentée indifféremment semble-t-il, par les deux variétés et leurs transitions. Tuléar. Ile Maurice. Au cours de la croisière de l'*Anton Bruun*, *C. fusus* a été rencontré dans toute l'étendue du Canal de Mozambique, où la variété *seta* semblait préférentiellement océanique.

**Océan Indien :** Espèce très courante dans les régions tropicales et tempérées.

DISTRIBUTION MONDIALE : Cosmopolite. La variété *fuscus* est elle-même quasi cosmopolite, tandis que la variété *seta* est nettement thermophile. Probablement euphotique.

Pour mémoire :

var. (?) *Schuetzii* Lemmermann

Fig. 35

LEMMERMANN, 1899, p. 367; JÖRGENSEN, 1911, p. 29, pl. 3, fig. 54, et 1920, p. 43; WANG, 1932, p. 154, fig. 25; SCHILLER, 1937, p. 379, fig. 418c; WOOD, 1954, p. 282.

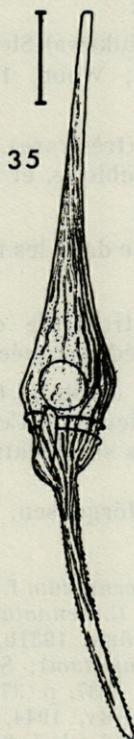


FIG. 35 : *C. fusus*  
var. *Schuetzii*  
Lemm.

D'après SCHÜTT,  
1895, fig. 35/4.

Non RAMPI, 1939, p. 303, fig. 13; Nec MARGALEF, 1957, p. 47, fig. 1j, nec 1961, p. 81, fig. 26e-g. Nec HALIM, 1963, p. 497, fig. 8.

= « *Ceratium fusus* Dujardin » in SCHÜTT.

SCHÜTT, 1895, p. 154, pl. 9, fig. 35 (4). Non al.

***Ceratium extensum* (Gourret) Cleve, 1900**

GOURRET, 1883, p. 52, pl. 4, fig. 56 : *Ceratium fusus* var. *extensum*; CLEVE, 1900d, p. 215 : *Ceratium (fusus* var.) *extensum* Gourret; SCHRÖDER, 1906, p. 321 : « *Ceratium extensum* (Gourret) *nob.* »; JÖRGENSEN, 1911, p. 28, pl. 3, fig. 50, et 1920, p. 43, fig. 31; PETERS, 1934, p. 36, pl. 2-3, fig. 10d, 14f; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 14, fig. 24, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 380, fig. 419; RAMPI, 1939, p. 304, fig. 11; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 24, fig. 11bb-dd; SILVA, 1949, p. 356, pl. 6, fig. 22; WOOD, 1954, p. 283, fig. 203; HALIM, 1960, p. 230, pl. 4, fig. 3, et 1963, p. 497, fig. 9.

= *Ceratium strictum* (Okamura & Nishikawa) Kofoid.

OKAMURA & NISHIKAWA, 1904; KOFOID, 1907d; FORTI, 1922; JÖRGENSEN, 1911, 1920; RAMPI, 1939; BALECH, 1962.

= *C. extensum* f. *strictum* (Okamura & Nishikawa) Steemann Nielsen.

STEEMANN NIELSEN, 1934; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954; SILVA, 1955; HALIM, 1963.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (très rare). Tuléar. Ile Maurice. Sporadique dans le canal de Mozambique, et là, plutôt océanique, et euphotique.

Océan Indien : Espèce assez courante dans les régions tropicales et subtropicales.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale ou sub-tropicale, commune dans les trois océans et en Méditerranée. Euphotique.

La présence de la corne antapicale droite (« *C. strictum* ») ne semble pas justifier de désignation particulière. Ce caractère est en effet très variable et, apparemment, sans signification écologique.

***Ceratium inflatum* (Kofoid) Jörgensen, 1911**

Fig. 36

KOFOID, 1907d, p. 172, pl. 2, fig. 13 : *C. pennatum* f. *inflatum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 25, pl. 3, fig. 45, 46, 48a (incl. *C. pennatum*), et 1920, p. 35, fig. 25; FORTI, 1922, p. 39, pl. 1, fig. 24; BÖHM, 1931b, p. 14, fig. 10a-b; PETERS, 1934, p. 33 (*C. inflatum* subsp. *inflatum*); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 13, fig. 20, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 376, fig. 415; RAMPI, 1939, p. 303, fig. 15; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 23, fig. 110-s; WOOD, 1954, p. 281, fig. 198; SILVA, 1955, p. 56, pl. 7, fig. 9.

= *C. furca* f. *recurvatum* Stüwe.

STÜWE, 1909.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Centre du canal de Mozambique (très rare).

Océan Indien : Diverses stations tropicales, principalement océaniques.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce inter-tropicale (Méditerranée incluse), océanique. Répartition verticale incertaine.

Voir aussi remarque, page suivante.

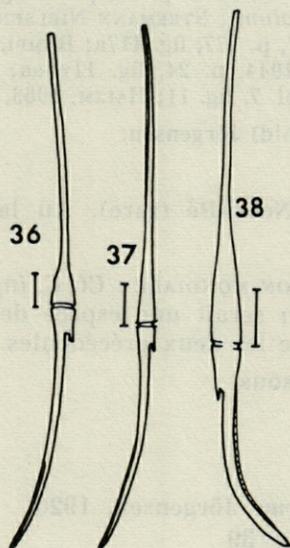


FIG. 36 : *Ceratium inflatum* (Kofoid) Jörg. — 37 : *C. longirostrum* Gourret. — 38 : *C. falcatum* (Kofoid) Jörg.

*Ceratium longirostrum* Gourret, 1883

Fig. 37

GOURRET, 1883, p. 55, pl. 4, fig. 65; JÖRGENSEN, 1920, p. 37, fig. 26-27; FORTI, 1922, p. 40, pl. 2, fig. 25; PETERS, 1934, p. 33 (*C. falcatum* subsp. *longirostrum*); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 13, fig. 21, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 376, fig. 416; RAMPI, 1939, p. 303, fig. 9; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 24, fig. 11t-v; WOOD, 1954, p. 281, fig. 199; SILVA, 1955, p. 57, pl. 7, fig. 10; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 4, et 1963, p. 496, fig. 6.

= *C. pennatum* var. *scapiforme* (Kofoid) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911. *Vix* KOFOID, 1907d (*Ceratium scapiforme*).

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (très rare). Tuléar. Ile Maurice.

Océan Indien et distribution mondiale : Répartition et biologie non distinguables de celles de *C. inflatum*.

Voir aussi remarque, page suivante.

*Ceratium falcatum* (Kofoid) Jörgensen, 1920

Fig. 38

KOFOID, 1907d, p. 172, pl. 2, fig. 14 : *C. pennatum* f. *falcatum*; JÖRGENSEN, 1920, p. 39, fig. 28; FORTI, 1922, p. 41, pl. 2, fig. 26; PETERS, 1934, p. 33 (*C. inflatum* subsp. *falcatum*); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 14, fig. 22, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 377, fig. 417a; RAMPI, 1939, p. 303, fig. 14; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 24, fig. 11w-aa; WOOD, 1954, p. 281, fig. 400; SILVA, 1955, p. 57, pl. 7, fig. 11; HALIM, 1963, p. 496, fig. 7.

= *C. pennatum* var. *falcatum* (Kofoid) Jörgensen.

KOFOID, 1907d; JÖRGENSEN, 1911.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (rare). Au large du cap St André.

Océan Indien et distribution mondiale : Cf. *C. inflatum*, avec cette différence que *C. falcatum* serait une espèce de surface, et qu'elle paraît plus fréquente que les deux précédentes.

Voir aussi remarque, ci-dessous.

Pour mémoire :

*Ceratium falcatifforme* Jörgensen, 1920

Fig. 39

JÖRGENSEN, 1920, p. 40, fig. 29; PETERS, 1934, p. 33 (*C. inflatum* subsp. *falcatifforme*); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 14, fig. 23, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 378, fig. 417b; PAVILLARD, 1937, p. 10; WOOD, 1954, p. 282, fig. 201; HALIM, 1960, p. 191, pl. 4, fig. 5; BALECH, 1962, p. 181, pl. 25, fig. 387.

= syn. de *C. falcatum*, in GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

Remarques sur les quatre espèces précédentes :

*C. inflatum*, *C. longirostrum* et *C. falcatum* sont considérées par KOFOID (1907d) comme les formes d'une espèce unique, sous les noms respectifs de *C. pennatum* f. *inflatum*, f. *proprium* et f. *falcatum*; par PETERS (1934) comme des sous-espèces, ainsi que le *C. falcatifforme* créé entre temps par JÖRGENSEN. STEEMANN NIELSEN maintient séparées les quatre espèces, toutefois sans conviction, et insiste sur le fait que, dans le cas de la fusion en une espèce unique, le nom de *C. pennatum* de KOFOID doit prévaloir sur celui de *C. inflatum* utilisé par PETERS. Enfin, GRAHAM & BRONIKOVSKY conservent provisoirement les trois premières espèces et, pour ce qui est du *C. falcatifforme*, le rattachent à *C. falcatum*.

Ces quatre *Ceratium* sont effectivement très proches les uns des autres (PETERS et STEEMANN NIELSEN emploient l'expression

TABLEAU 1

Caractères morphologiques comparés de *Ceratium inflatum*, *C. longirostrum*, *C. falcatum* et *C. falcatifforme*

	<i>C. inflatum</i>	<i>C. longirostrum</i>	<i>C. falcatum</i>	<i>C. falcatifforme</i>
Longueurs épithèque/ hypothèque (**)	peu différentes	épithèque plus longue	épithèque plus longue	peu différentes
Leur rapport, selon JÖRGENSEN	1,06-1,26 1,26-1,23 (*)	1,26-1,45	1,38-1,70	1,13-1,20
selon GRAHAM & BRONIKOVSKY	0,86-1,25	1,19-1,50	1,00-1,72	
Limite entre épithèque et corne apicale	visible	indistincte (progressive)	visible	presque indistincte
Forme des deux grandes cornes	- corne apicale seulement légèrement infléchie - antapicale net- tement infléchie à son extrémité	les deux cornes sont courbées assez réguliè- rement et de façon analogue	- corne apicale seulement inflé- chie - antapicale plus forte et nette- ment infléchie	- corne apicale comme chez <i>C. longirostrum</i> - antapicale comme chez <i>C. falcatum</i>
Longueur totale selon JÖRGENSEN	570-1024 $\mu$ 879-947 $\mu$ (*)	548-718 $\mu$	413-480 $\mu$	272-291 $\mu$
selon GRAHAM & BRONIKOVSKY	640-1460 $\mu$	570-730 $\mu$	350-750 $\mu$	

(\*) « Autre forme », non nommé par JÖRGENSEN.

(\*\*) Cornes correspondantes incluses.

« Formenkreis »), et il est probable que les confusions sont fréquentes. Le trop petit nombre de spécimens observés dans mes récoltes m'empêche de former une opinion personnelle sur ce sujet.

Les quatre « espèces » sont tropicales, et réparties toutes quatre de façon très sporadique, si bien que les détails de leurs distributions géographiques respectives demeurent indiscernables.

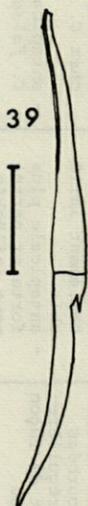


FIG. 39 : *Ceratium falciforme* Jörg.  
In BALECH, 1962,  
fig. 387.

Dans le tableau 1 sont reportés les caractères morphologiques des quatre espèces, d'après les données de JÖRGENSEN et celles de GRAHAM & BRONIKOVSKY. Remarquons que le critère « longueur totale » doit, comme il convient, être utilisé avec précaution, et que par ailleurs le rapport des longueurs « épithèque/hypothèque » (cornes correspondantes incluses) n'est guère plus sûr : comme le fait remarquer JÖRGENSEN lui-même, ce rapport se trouve détruit à l'occasion de la division cellulaire.

SUBG. **ORTHOCERATIUM** nom. nov.

= Subg. *Euceratium* (Vanhöffen) Ostensfeld

SECT. **TRIPPOS** OSTENSFELD

***Ceratium tripos*** (Müller) Nitzsch, 1817

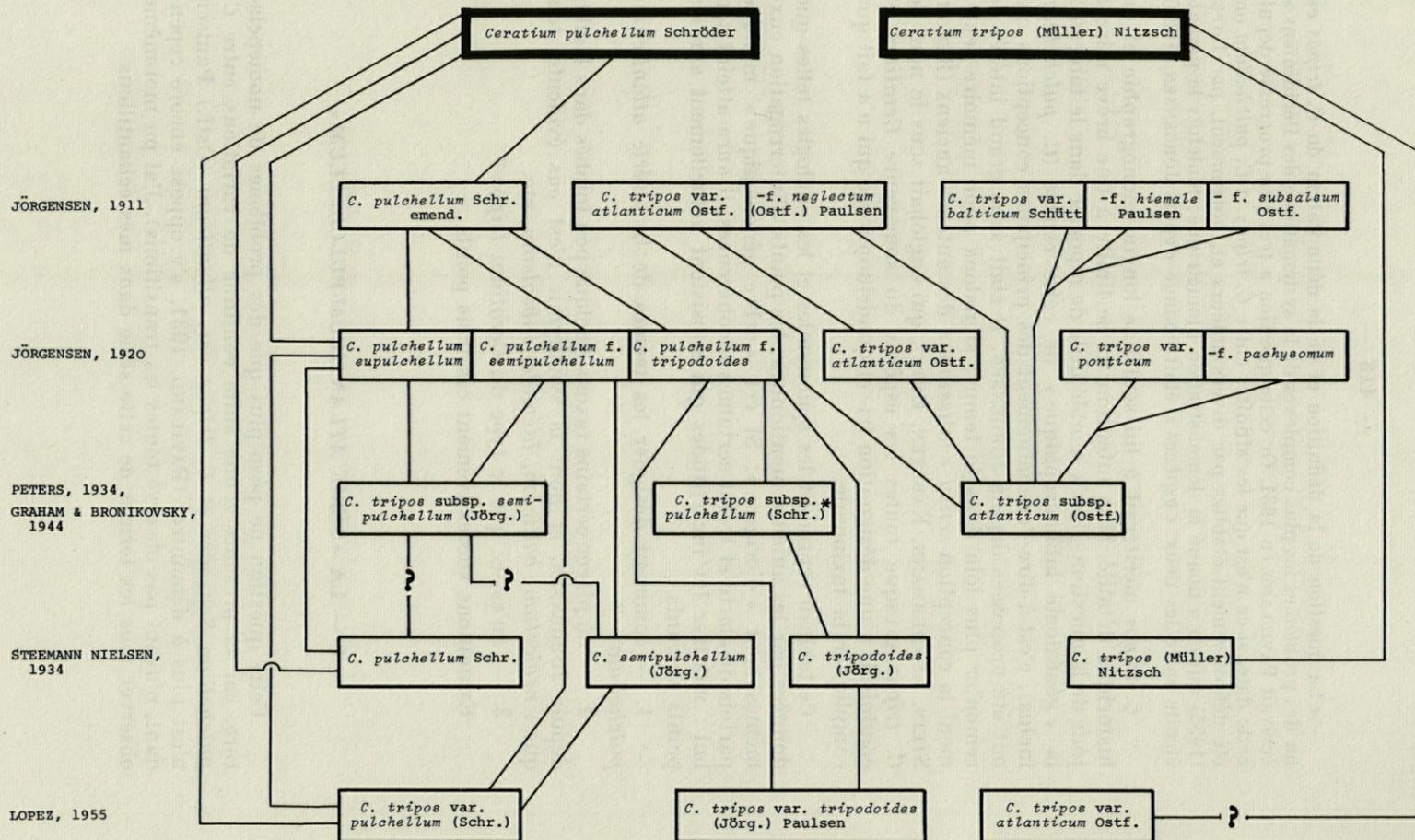
MÜLLER, 1786, p. 136, pl. 19, fig. 22 : *Cercaria tripos*; NITZSCH, 1817, p. 4; EHRENBURG, 1836, p. 573, pl. 2, fig. 1a-e, g, h, non f : *Peridinium tripos*.

Incl. *Ceratium pulchellum* Schröder.

TABLEAU 2

« Généalogie bibliographique » du *Ceratium tripos*.

Dans les cas d'innovations nomenclaturales, le nom de l'auteur du taxon est celui qui figure dans la colonne gauche.



(\*) Pour GRAHAM et BRONIKOVSKY : *C. pulchellum* Schr., espèce distincte.

« La question de la définition et de la délimitation du *C. tripos* est un des problèmes les plus complexes de la systématique des Péridiniens », écrivait PAVILLARD en 1931. Or cette question a très peu progressé depuis cette date, si ce n'est que les affinités entre *C. tripos* et *C. pulchellum* ont été définitivement établies par divers auteurs et, notamment, par LOPEZ (1955) qui en a donné la démonstration biométrique; toutefois la parenté étroite entre les deux « espèces » était connue depuis JÖRGENSEN (1920).

*C. tripos* mériterait à lui seul une longue monographie et un historique détaillé. Mon intention ici se limite à une brève mise à jour de la question. Il m'a semblé utile de reporter dans le tableau 2 la « généalogie bibliographique » de cette espèce (*C. pulchellum* inclus), c'est-à-dire l'enchaînement des principales conceptions qui ont été proposées depuis JÖRGENSEN. Il était sans grand intérêt de remonter plus loin dans le temps; signalons pour mémoire seulement la conception *sensu* « *latissimo* » des auteurs anciens (BERGH, STEIN, LEMMERMANN, KARSTEN, ENTZ), qui englobait sous le nom de *C. tripos* presque toutes les espèces du sous-genre *Ceratium* et conduisait à une désignation tri- et quadriminomiale qui n'a fait que compliquer la taxinomie.

Ce tableau reproduit les synonymies et les analogies telles que données par les auteurs mentionnés; les points d'interrogation eux-mêmes sont « d'origine ». Si cet « arbre généalogique » manque parfois de clarté et trahit certaines incohérences, il aura atteint son but : montrer les incertitudes qui subsistent actuellement sur les points suivants :

1. — comment désigner les termes de la « série *atlanticum-pulchellum* » ?

2. — où placer certains taxons quelque peu tombés dans l'oubli depuis JÖRGENSEN, et dont la synonymie n'est pas évidente, tels que : *neglectum*, *balticum*, *hiemale*, *subsalsum*, etc.

3. — qu'est-ce que le type du *Ceratium tripos* ?

Examinons successivement ces trois points :

## I. — LA « SÉRIE ATLANTICUM-PULCHELLUM »

Cette question ne pose plus que des problèmes de nomenclature, car la présence d'une suite continue de variations entre *C. pulchellum* Schröder et *C. tripos* var. *atlanticum* (Ostf.) Paulsen n'est plus à démontrer (PAVILLARD, 1931, s'y oppose encore cependant, n'ayant pas observé toutes les transitions). J'ai pu moi-même observer tous les termes de cette série dans mes échantillons.

Je crois devoir modifier comme suit le système de LOPEZ (1955) :

— A propos de la variété *atlanticum* : LOPEZ la traite pour mémoire, disant ne l'avoir pas récoltée dans le secteur méditerranéen étudié (Castellon), et maintient provisoirement le type atlantique comme étranger à la Méditerranée. Toutefois, un rapprochement sommaire entre les figures 6 et 13 c de cet auteur montrerait que cette variété était effectivement présente dans le matériel étudié. D'ailleurs, le même auteur a noté récemment (1966) sa présence dans la même région. De plus TRAVERS (1962) l'a récoltée en abondance, ainsi que les deux autres variétés définies par LOPEZ, au cours d'un cycle annuel dans le golfe de Marseille. Au reste, autant que l'on connaisse le type d'OSTENFELD, aucun caractère morphologique sûr ne permet d'en distinguer les représentants méditerranéens (voir aussi JÖRGENSEN, 1920, p. 47 et suiv., PAULSEN, 1930, p. 79 et PAVILLARD, 1931, p. 77).

— A propos de la var. *pulchellum* (Schr.) Lopez : Parmi les divers synonymes donnés par LOPEZ, certains doivent à mon avis être rejetés, car ils représentent en fait des stades de transition déjà plus ou moins « avancés » : *C. tripos* var. *gracile* Schr., *C. pulchellum* f. *semipulchellum* Jörg., et *C. semipulchellum* (Jörg.) St. Nielsen.

Je propose donc de modifier la diagnose de LOPEZ, et de ne plus voir en cette variété que le type même du *C. pulchellum* de SCHRÖDER.

— A propos de la var. *tripodoïdes* (Jörg.) Paulsen : Rappelons qu'elle est beaucoup plus proche de la var. *atlanticum* que de la var. *pulchellum* : elle n'a en fait été créée que pour désigner les représentants méditerranéens de la première. Il semble donc, d'après ce qui précède, qu'elle ne soit plus justifiée. Il est en tous les cas illogique et sans doute erroné de grouper sous son nom les stades de transition entre les deux variétés. Je propose plutôt, pour désigner ces derniers, le système exposé p. 382.

var. *atlanticum* (Ostenfeld) Paulsen, 1907

Fig. 43

OSTENFELD, 1903, p. 584, fig. 132-133 (« f. *atlantica* »); PAULSEN, 1907, p. 21, fig. 30, et 1908, p. 78, fig. 102; JÖRGENSEN, 1911, p. 36, pl. 4, fig. 69-73, et 1920, p. 47, fig. 33, 34, 36, *vix* 35; ABÉ, 1927, p. 424, fig. 41; *Non* WAILES, 1928, pl. 1, fig. 4, *vix* pl. 3, fig. 1; SCHILLER, 1937, p. 384, fig. 321a; WOOD, 1954, p. 285, fig. 205a; LOPEZ, 1955, p. 156, fig. 13c, et fig. 6 *pro parte* (colonne verticale 4 à partir de la gauche, *non al.*), et 1966, p. 330, fig. 33, et photogr. 2 (3). Ce taxon était jusqu'ici attribué à tort à OSTENFELD.

*Non C. tripos* (Müller) Nitzsch, *typ.*

*Vix C. tripos*, in WANG & NIE, 1932.

= *C. tripos* subsp. *atlanticum* (Ostenfeld) Peters.

PETERS, 1934; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. e-f et i-k, non g-h).

= *C. pulchellum* f. *tripodoides* Jörgensen = *C. tripos* var. *tripodoides* (Jörgensen) Paulsen = *Ceratum tripodoides* (Jörgensen) Steemann Nielsen = *C. tripos* subsp. *tripodoides* (Jörgensen) Steemann Nielsen.

JÖRGENSEN, 1920; PAULSEN, 1930 (fig. 47a-b, *vix* c-f); STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939; LOPEZ, 1955 (fig. 6 *pro parte*, comme ci-dessus, et fig. 13c, non b), et 1966 *pro parte* (*vix* fig. 34, non fotogr. 2 (2)); HALIM, 1963.

= *C. tripos* var. *atlanticum* f. *Novae-Scotiae* Pavillard.

PAVILLARD, 1930, 1931.

Diamètre cingulaire : 70-90  $\mu$ . Cornes antapicales bien développées, de longueurs peu différentes l'une de l'autre; la droite (la plus courte des deux) de longueur supérieure au diamètre cingulaire. Corps central sensiblement aussi « large » que « haut ».

var. *pulchellum* (Schröder) Lopez, 1955

Fig. 40

LOPEZ, 1955, *pro parte* (restrictions formulées plus haut) : fig. 6 (colonne verticale 1 à partir de la gauche, non al.), et fig. 13a, non b.

= *Ceratum pulchellum* Schröder, *pro parte*.

SCHRÖDER, 1906; JÖRGENSEN, 1911 (fig. 62, non al.); Non ABÉ, 1927; Nec BÖHM, 1931b; PAVILLARD, 1931 (pl. 2, fig. 20a, non b-c); STEEMANN

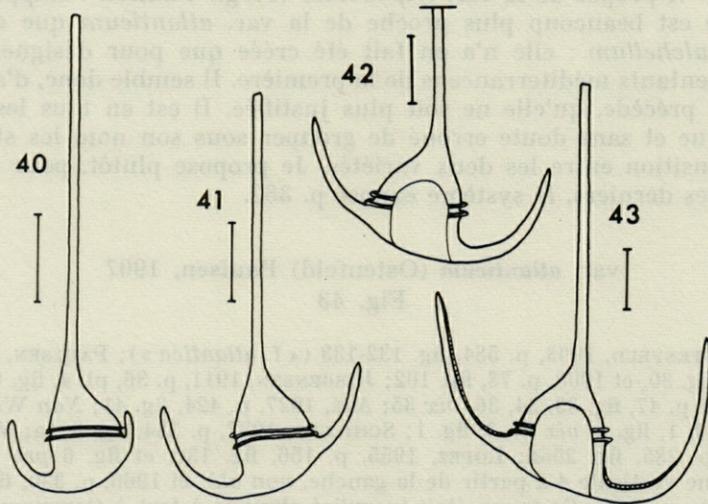


FIG. 40 : *Ceratum tripos* var. *pulchellum* (Schr.) Lopez. — 41 : *C. tripos* (Müller) Nitzsch, « *atlanticum-pulchellum*. — 42 : *C. tripos* (Müller) Nitzsch, « *atlanticum* > *pulchellum* ». — 43 : *C. tripos* var. *atlanticum* (Ostf.) Paulsen.

- NIELSEN, 1934; *non* NIE, 1936; SCHILLER, 1937 (fig. 422a, *non* b); RAMPI, 1939 (fig. 2, *non* 21); GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 14c-f, *non* b); WOOD, 1954; HALIM, 1963; LOPEZ, 1966.
- = *C. pulchellum*  $\alpha$  *eupulchellum* Jörgensen.  
JÖRGENSEN, 1920; BÖHM, 1931b; HALIM, 1960.
- = *C. tripos* subsp. *semipulchellum* (Jörgensen) Peters, *pro parte*.  
PETERS, 1934 (pl. 1, fig. 5a, *non* b). *Non* GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.  
= *Ceratium Schroederi* Nie.  
NIE, 1936.
- Non* *C. tripos* subsp. *pulchellum* (Jörgensen) Peters, *in* PETERS, 1934.  
*Nec* *C. tripos* var. *gracile* (Gourret) Schröder, *in* SCHRÖDER, 1901.  
*Nec* *C. pulchellum* f. *semipulchellum* Jörgensen, *nec* *Ceratium semipulchellum* (Jörgensen) Steemann Nielsen.

Diamètre cingulaire : 40-60  $\mu$ . Cornes antapicales très réduites : la gauche, de longueur peu différente du diamètre cingulaire; la droite, rudimentaire, à peine plus longue que large. Corps central plus « haut » que « large ».

#### Transitions entre les deux variétés précédentes :

Fig. 41-42

- = *Ceratium pulchellum* Schröder, *pro parte*.  
JÖRGENSEN, 1911 (fig. 60, 61, *non al.*); PAVILLARD, 1931 (pl. 2, fig. 20b-c, *non* a); GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 14b, *non* c-f); LOPEZ, 1955 (fig. 6, colonnes verticales 2 et 3, et fig. 13b, *non al.*).
- = *C. pulchellum* f. *semipulchellum* Jörgensen = *Ceratium semipulchellum* (Jörgensen) Steemann Nielsen, *pro parte*.  
JÖRGENSEN, 1920; PAULSEN, 1930; PETERS, 1934 (pl. 1, fig. 5b, *non* a); STEEMANN NIELSEN, 1934; WOOD, 1954.  
*Non* SCHILLER, 1937, *nec* GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.
- = *C. pulchellum* f. *tripodooides* Jörgensen, *pro parte*.  
SCHILLER, 1937; WOOD, 1954; LOPEZ, 1955, *pro parte* (comme ci-dessus), et 1966.
- = *C. tripos* subsp. *mediterraneum* Pavillard.  
PAVILLARD, 1931.
- = *C. pulchellum* var. *Joergensenii* Wang.  
WANG, 1932.

#### POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS

RÉCOLTES PERSONNELLES : A Nossi-Bé, l'espèce est, dans son ensemble, pérennante, mais la variété *pulchellum* et les formes de transition sont préférentiellement « hivernales ». Tous les stades

ont été observés à Tuléar et à l'île Maurice. Au cours de la croisière de l'*Anton Bruun*, la variété *atlanticum* et les stades voisins étaient représentés en plus ou moins grande abondance dans la presque totalité des prélèvements; par contre, la variété *pulchellum* et les stades intermédiaires n'ont été récoltés que dans le centre du canal, et seulement dans les prélèvements verticaux.

Océan Indien : L'espèce y est courante, mais la répartition et l'abondance relative des diverses unités est difficile à préciser. Il apparaît cependant que la var. *pulchellum* est la plus rare.

DISTRIBUTION MONDIALE : La « série *atlanticum-pulchellum* » est largement répandue dans toutes les mers tempérées et tropicales; la variété *pulchellum* est plus rare et nettement thermophile (sténothermie, ou sténohalinité ? Ceci reste à définir). Au sujet de la répartition verticale, il n'existe pas de discrimination affirmée.

## II. — AUTRES UNITÉS INFRA-SPÉCIFIQUES

La variabilité du *Ceratium tripos* ne se limite manifestement pas à la « série *atlanticum-pulchellum* ». Si le type thermophile, *pulchellum*, semble stable et uniforme (mise à part la forme *dalmaticum* des côtes adriatiques), il n'en va pas de même des formes tempérées et froides. Le matériel qui fait l'objet du présent travail n'était assurément pas propice à l'étude de cette question. J'ai cependant récolté à Tuléar plusieurs spécimens se rapportant au *C. tripos* var. *atlanticum* f. *neglectum*. Par ailleurs, le cas de diverses formes et variétés nordiques, et celui du *Ceratium porrectum*, attendent d'être reconsidérés. Les références de ces divers taxons seront donnés ici pour mémoire (au sujet de *C. porrectum*, voir p. 425).

var. *atlanticum* f. *neglectum* (Ostenfeld) Paulsen, 1908

Fig. 44

OSTENFELD, 1903, p. 584, fig. 135 : *Ceratium neglectum*; PAULSEN, 1908, p. 78, fig. 103; JÖRGENSEN, 1911, p. 37, pl. 4, fig. 74; DANGEARD, 1926, p. 314, fig. 3b; LEBOUR, 1925, p. 150, pl. 30.

Epithèque très élargie, couverte de crêtes lamellaires unissant la corne apicale au corps central. Il semble bien s'agir ici d'un cas de développement particulier de la variété *atlanticum*.

Cette forme paraît nouvelle pour l'océan indien, et demeure peu connue dans le reste du globe.

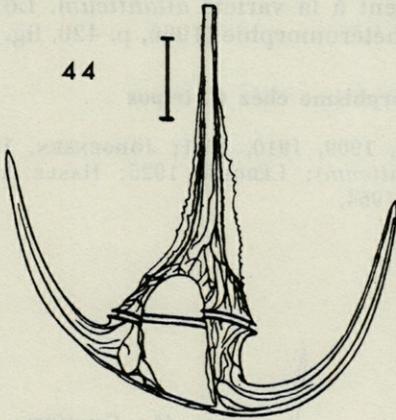


FIG. 44 : *Ceratium tripos* var. *atlanticum* f. *neglectum* (Ostf.) Paulsen. In JÖRGENSEN, 1911, fig. 68.

Pour mémoire :

var. *atlanticum* f. *reticulatum* Dangeard, 1926

DANGEARD, 1926, p. 314, fig. 4a.

var. *balticum* « Schütt » (?)

?SCHÜTT, 893, fig. 20 IVa, « *C. tripos* »; (PAULSEN, 1908); JÖRGENSEN, 1911, p. 35, pl. 4, fig. 65; LOHMANN, 1908, p. 267, fig. 21; SCHILLER, 1937, p. 384, fig. 421d : « f. *balticum* Schütt »; ? WOOD, 1954, p. 286, fig. 205b; NIELSEN, 1956.

*C. tripos* f. *subsalsum* Ostenfeld, 1903

OSTENFELD, 1903, p. 584, fig. 134; JÖRGENSEN, 1911, p. 36, pl. 4, fig. 66-67; LÉBOUR, 1925, p. 149, fig. 46d; ABÉ, 1927, p. 425, fig. 42 : « var. *subsalsum* Ostf. »; WANG, 1936, p. 157, fig. 27; SCHILLER, 1937.

= *C. tripos* var. *subsalsum* (Ostenfeld) Paulsen.

PAULSEN, 1907, 1908; APSTEIN, 1910, 1911.

*C. tripos* f. *hiemale* Paulsen, 1907

Fig. 45

PAULSEN, 1907, p. 21, fig. 31, et 1908, p. 80, fig. 107; JÖRGENSEN, 1911, p. 36, pl. 4, fig. 68 (« *C. tripos* var. *balticum* f. *hiemale* Paulsen »); LÉBOUR, 1925, p. 149, fig. 46c.

*C. tripos* var. *ponticum* Jörgensen, 1920

JÖRGENSEN, 1920, p. 47, fig. 37, 38, et f. *pachysomum* Jörgensen, *ibid.*, fig. 39.

A rattacher probablement à la variété *atlanticum*. LOPEZ en a décrit récemment un cas d'hétéromorphie (1966, p. 420, fig. 36).

### Hétéromorphisme chez *C. tripos*

LOHMANN, 1908; APSTEIN, 1909, 1910, 1911; JÖRGENSEN, 1911, 1920 (à propos de la variété *ponticum*); LEBOUR, 1925; HASLE & NORDLI, 1951; NORDLI, 1957; STOSCH, 1964.

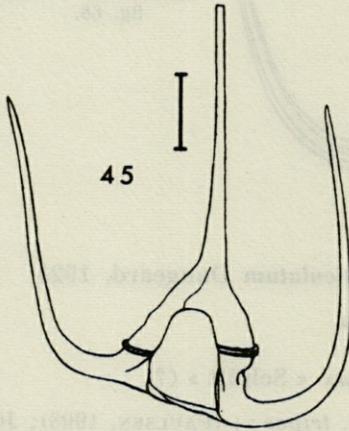


FIG. 45 : *Ceratium tripos* f. *hiemale* Paulsen. In JÖRGENSEN, 1911, fig. 68.

### III. — QU'EST-CE QUE LE TYPE DU *C. TRIPOS* ?

Cf. MÜLLER et NITZSCH (loc. cit.), et : EHRENBERG, 1836; DUJARDIN, 1841; BERGH, 1882; SCHÜTT, 1892, 1895; LEMMERMANN, 1899; KARSTEN, 1907; JÖRGENSEN, 1911, 1920; PAVILLARD, 1931; STEEMANN NIELSEN, 1934.

La description originelle de MÜLLER ne permet pas de répondre avec certitude à cette question; du moins la figure donnée par cet auteur semble-t-elle à l'écart de la série *atlanticum-pulchellum*. Par la suite, les interprétations les plus diverses ont été données (voir auteurs cités ci-dessus).

Il est finalement très probable que, comme le veut JÖRGENSEN, le type du *C. tripos* se situe au voisinage de la « variété *balticum* » dont le nom serait alors illégal. Rappelons que le terme « var. *genuinum* » de PAVILLARD (1931) doit également être rejeté (cf. p. 383).

#### IV. — CONCLUSION

Pour conclure cette mise à jour de la question du *C. tripos*, rappelons à nouveau que la série des variations unissant les variétés *atlanticum* et *pulchellum* ne représente nullement la totalité des variations de l'espèce : le cas des formes tempérées et froides reste à étudier, particulièrement celui de la var. *balticum*. A propos de cette dernière, on peut également se demander si elle représente ou non le prolongement et le terme extrême de la série *atlanticum-pulchellum* : la variabilité du *Ceratium tripos* se déroule-t-elle selon deux, ou plusieurs directions ?

#### *Ceratium porrectum* (Karsten) Jörgensen, 1911

Fig. 46

KARSTEN, 1907, pl. 51, fig. 6 : *C. tripos porrectum*.

Sous le nom erroné de « *C. porrectum* Karsten » :

JÖRGENSEN, 1911, p. 34, pl. 3, fig. 63-64 (incl. *f. megasomum*); DAN-GEARD, 1927, p. 376, fig. 41a, *vix c, non ? b*; SCHILLER, 1937, p. 389, fig. 427a; SILVA, 1949, p. 357, pl. 7, fig. 1; WOOD, 1954, p. 287, fig. 207.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Deux spécimens seulement, provenant de Tuléar.

OCÉAN INDIEN : Seychelles (KARSTEN), Sud de l'Australie (WOOD) et « océan indien » (WOOD, 1963).

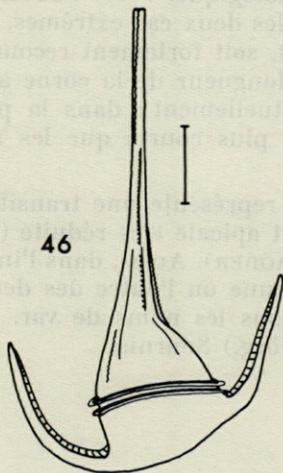


FIG. 46 : *Ceratium porrectum* (Karsten) Jörg.

DISTRIBUTION MONDIALE : Quelques stations seulement à ajouter aux précédentes : Atlantique tropical (DANGEARD) et côte du Portugal (SILVA).

Cette espèce, voisine de *C. tripos*, demeure donc très mal connue. Le spécimen décrit par JÖRGENSEN sous le nom de *f. megasomum* est seulement plus robuste (plus âgé ?) que le type; cette distinction est peut-être superflue.

*Ceratium breve* (Ostenfeld & Schmidt) Schröder, 1906

OSTENFELD & SCHMIDT, 1901, p. 164, fig. 13 : *C. tripos* var. *breve*; SCHRÖDER, 1906, p. 358.

Incl. : *Ceratium Schmidtii* Jörgensen.

Voici encore une espèce très variable, comme l'ont montré principalement JÖRGENSEN (1911), BÖHM (1931b), STEEMANN NIELSEN (1934) et GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944). Elle a été quelquefois rapprochée de *C. tripos* et de *C. arcuatum*, mais ces affinités paraissent superficielles (« convergence » plutôt que « filiation »). Par contre, sa parenté avec *C. Schmidtii* n'a été évoquée que très discrètement par JÖRGENSEN ainsi que par BÖHM (1931a), et n'est devenue évidente qu'assez récemment, à la suite du travail de GRAHAM & BRONIKOVSKY. Ces deux auteurs n'ont cependant pas osé réunir les deux espèces, ce que je ferai aujourd'hui. Une suite homogène de variations unit en effet les deux extrêmes, et la courbure ventrale des cornes antapicales, donnée par JÖRGENSEN comme caractéristique de son *C. Schmidtii*, a été observée chez *C. breve* par GRAHAM & BRONIKOVSKY, ainsi que par moi-même. Aussi n'est-il plus possible de traiter distinctement les deux espèces.

La variabilité du *C. breve* (*sensu lato*) se traduit essentiellement par deux caractères morphologiques : 1) « ouverture » des cornes antapicales, qui sont dans les deux cas extrêmes, soit parallèles (« *C. breve* var. *parallelum* »), soit fortement recourbées l'une vers l'autre (« *C. Schmidtii* »), 2) longueur de la corne apicale. Ces deux variables semblent liées mutuellement : dans la plupart des cas, la corne apicale est d'autant plus courte que les antapicales sont plus « ouvertes ».

Le type de l'espèce lui-même représente une transition : antapicales légèrement convergentes, et apicale très réduite (OSTENFELD & SCHMIDT) ou longue et fine (SCHRÖDER). Aussi, dans l'impossibilité de donner l'épithète spécifique à l'une ou l'autre des deux variétés extrêmes, je désignerai celles-ci sous les noms de var. *parallelum* (Schm.) Jörg., et var. *Schmidtii* (Jörg.) Sournia.

**var. *parallelum*** (Schmidt) Jörgensen, 1911

Fig. 47-48

SCHMIDT, 1901, p. 213, fig. 1 : *C. tripos balticum* Schütt f. *parallelum*;  
JÖRGENSEN, 1911, p. 41, pl. 4, fig. 86; BÖHM, 1931b, p. 18, fig. 17, 18a;  
NIE, 1936, p. 51, fig. 19.

= *Ceratium breve* (Ostenfeld & Schmidt) Schröder, *pro parte*.

WANG & NIE, 1932; STEEMANN NIELSEN, 1934 (fig. 35, *non* 36); SCHILLER,  
1937 (fig. 429a, *non* b); GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 14h, k, m,  
*non al.*); BALLANTINE, 1961.

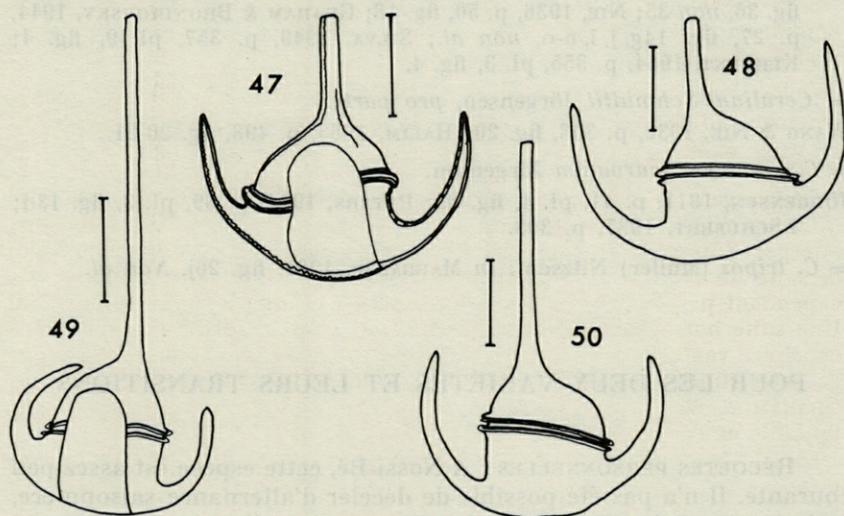


FIG. 47-48 : *Ceratium breve* var. *parallelum* (Schm.) Jörg. — 49 : *C. breve* var. *Schmidtii* (Jörg.) Sournia. — 50 : *C. breve* (Ostf. & Schm.) Schröder, « *parallelum* > *Schmidtii* ».

Parties distales des cornes antapicales parallèles ou légèrement divergentes. Longueur de la corne apicale rarement supérieure à la hauteur du corps central.

**var. *Schmidtii*** (Jörgensen) Sournia, 1966

Fig. 49

= *Ceratium Schmidtii* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911, p. 50, pl. 5, fig. 110-111; BÖHM, 1931b (fig. 22c-d, *vix* b, *non* a); STEEMANN NIELSEN, 1943, 1939; NIE, 1936; SCHILLER, 1937;  
WOOD, 1954 (fig. 216a, *non* b); LOPEZ, 1966.

= *Ceratium curvicorne* (Daday) Cleve, *pro parte*.

SCHMIDT, 1901; *Non* DADAY, 1888 (*vix* fig. 17, *non al.*); *Nec* CLEVE, 1900a

Cornes antapicales très peu écartées du corps central; la gauche grossièrement parallèle à la corne apicale, la droite fortement recourbée et devenant dans sa partie distale perpendiculaire à la corne apicale. Longueur de la corne apicale le plus souvent très supérieure à la hauteur du corps central.

**Transitions entre les deux variétés précédentes :**

Fig. 50, et pl. II, fig. 7

= *Ceratium breve* (Ostf. & Schmidt) Schröder, *pro parte*.

JØRGENSEN, 1911, p. 40, pl. 4, fig. 84; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 18, fig. 36, *non* 35; NIE, 1936, p. 50, fig. 18; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 27, fig. 14g, j, l, n-o, *non al.*; SILVA, 1949, p. 357, pl. 9, fig. 4; KLEMENT, 1964, p. 355, pl. 3, fig. 4.

= *Ceratium Schmidtii* Jörgensen, *pro parte*.

WANG & NIE, 1932, p. 308, fig. 20; HALIM, 1963, p. 498, fig. 20-21.

= *C. breve* var. *curvulum* Jörgensen.

JØRGENSEN, 1911, p. 41, pl. 4, fig. 85; PETERS, 1934, p. 39, pl. 3, fig. 13d; ? SCHUBERT, 1937, p. 393.

= *C. tripos* (Müller) Nitzsch : *in* MARGALEF, 1961, fig. 26j. *Non al.*

**POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS**

RÉCOLTES PERSONNELLES : A Nossi-Bé, cette espèce est assez peu courante. Il n'a pas été possible de déceler d'alternance saisonnière, mais la var. *Schmidtii* domine au sein de l'espèce, en fréquence et en abondance. Par contre, à Tuléar et à l'île Maurice, la var. *parallelum* et les stades voisins ont seuls été observés. Le matériel de l'*Anton Bruun* a montré tous les stades de la série en assez grande abondance, sans qu'il soit possible d'établir une distinction latitudinale ou écologique entre les deux variétés; toutefois la var. *Schmidtii* était la plus rare.

Océan Indien : Espèce courante, mais var. *Schmidtii* sensiblement plus rare.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale assez sporadique. Presque inconnue en Méditerranée : la variété *Schmidtii* n'y a été que récemment signalée, par HALIM (1963) en mer d'Alexandrie, et par LOPEZ (1966) sur les côtes espagnoles. Il est difficile de distinguer écologiquement les deux types extrêmes; STEEMANN NIELSEN a montré que chez « *C. breve* » (au sens de JØRGENSEN), le diamètre cingulaire variait en fonction inverse de la température, et que la

proximité des côtes se traduisait par un accroissement de ce diamètre ainsi que de la longueur des cornes postérieures. D'après le même auteur, la variété « *curvulum* » (dont je fais une forme intermédiaire) est seule présente en domaine océanique, alors qu'on la rencontre en même temps que la var. *parallelum* en domaine néritique. D'autre part, pour STEEMANN NIELSEN, « *C. Schmidtii* » est nettement néritique. C'est ce que mes propres observations dans le canal de Mozambique tendent à confirmer. Mais la rareté relative de cette variété peut fausser les observations.

L'espèce serait euphotique.

### *Ceratium arietinum* Cleve, 1900

CLEVE, 1900a, p. 13, pl. 7, fig. 3 : *C. (tripos* var. *arietinum*.  
Incl. *C. bucephalum* (Cleve) Cleve.

On s'étonne que les deux espèces aient été réunies si tardivement (GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944). En effet, le cas du « *C. heterocamptum* », sous ses divers synonymes, pouvait déjà paraître étrange bien avant cette date et suggérer un rapprochement. Mais l'on peut penser que le *C. bucephalum* a été tenu à l'écart du fait de sa rareté : entre CLEVE et GRAHAM & BRONIKOVSKY, cette espèce ne figure que dans quelques rares travaux ; notons que la figure de SCHILLER (1937), « nach PETERS » diffère notablement de celle de ce dernier, et plus encore du type original de CLEVE. Remarquons aussi que l'iconographie de WOOD (1954) relative à cette espèce est très douteuse.

GRAHAM & BRONIKOVSKY distinguent en *Ceratium arietinum*, *sensu lato*, deux sous-espèces, *bucephalum* et *gracilentum*. Je crois devoir intercaler entre ces deux extrêmes le terme *arietinum*, et considérer les trois comme des variétés (la première, absente de mes récoltes, sera traitée ici pour mémoire).

Le nom de l'espèce est bien *arietinum*, puisque la publication de ce nom (CLEVE, 1900a) est légèrement antérieure à celle du *C. bucephalum* (CLEVE, 1900d), ainsi qu'à celle du *C. heterocamptum* (OSTENFELD & SCHMIDT, 1901).

Pour mémoire :

var. *bucephalum* (Cleve) Sournia

Fig. 51

= *C. bucephalum* (Cleve) Cleve.

CLEVE, 1897, p. 302, fig. 5 (*C. tripos* var. *bucephalum*); CLEVE, 1900d; PAULSEN, 1908; JØRGENSEN, 1911, 1920; OKAMURA, 1912; LEBOUR, 1925; Non ? DANGEARD, 1926; MARTIN, 1929; PETERS, 1934; SCHILLER, 1937 (? fig. 430); SILVA, 1949; WOOD, 1954 (? fig. 210).

= *C. arietinum* subsp. *bucephalum* (Cleve) Graham & Bronikovsky.  
GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 16a-d, h, *non al.*).

= *C. arietinum* f. *regularare* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920; PAVILLARD, 1931, p. 81; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954.

*Non Ceratium Petersii* Steemann Nielsen (à ce sujet, voir plus loin, p. 435 à propos de *C. azoricum*, et voir aussi GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 31).

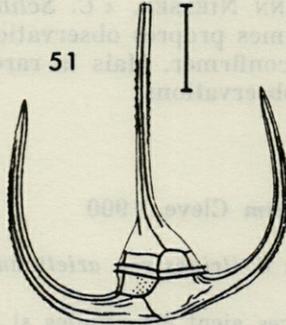


FIG. 51 : *Ceratium arietinum* var. *bucephalum* (Cleve) Sournia. In JÖRGENSEN, 1911, fig. 99.

C'est la variété psychrophile de l'espèce (PAULSEN, 1908, la donne pour sub-tropicale, mais ce point a été infirmé par la suite). Répartition bipolaire : zones froides et tempérées des deux hémisphères. Inconnue en Méditerranée.

var. *arietinum*

Fig. 52

= *C. arietinum* Cleve, *stricto sensu*.

CLEVE, 1900a; JÖRGENSEN, 1911 (fig. 102, 103, *vix* 104, *non* 105); OKAMURA, 1912; FORTI, 1924; BÖHM, 1931a; PETERS, 1934 (« *C. arietinum arietinum* »); SILVA, 1949, GAARDER, 1954.

= *C. heterocamptum* (Jörgensen) Ostensfeld & Schmidt = *C. bucephalum* var. *heterocamptum* (Jörgensen) Jörgensen.

OSTENFELD & SCHMIDT, 1901; PAVILLARD, 1907; PAULSEN, 1908; JÖRGENSEN, 1911; LEBOUR, 1925; ABÉ, 1927.

= *C. arietinum* f. *detortum* (Stüwe) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954 (fig. 221c, *non* b).

= *C. arietinum* f. *valens* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920; WOOD, 1954 (*non* fig. 221d).

C'est le type originel de l'espèce, et qui se trouve être son type « moyen ». Caractères assez variables, mais cellules toujours relativement robustes, et corne apicale courte; corne postérieure droite fortement recourbée vers l'intérieur, et souvent tordue en sens inverse à son extrémité.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Très rare à Nossi-Bé (quelques stations dans le cours du cycle annuel). Tuléar. Ile Maurice. Centre du canal de Mozambique.

OCÉAN INDIEN : Variété assez courante, mais de répartition difficile à distinguer de celle de la suivante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Cette variété possède une répartition latitudinale très vaste, presque cosmopolite, mais préférentiellement thermophile.

var. *gracilentum* (Jørgensen) Sournia, 1966

Fig. 54

= *C. arietinum* f. *gracilentum* Jørgensen.

JØRGENSEN, 1920, p. 64, fig. 62; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954 (non fig. 221d); HALIM, 1960, 1963.

= *C. arietinum* subsp. *gracilentum* (Jørgensen) Peters.

PETERS, 1934; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

C'est la variété thermophile et la plus « délicate » :

Corne apicale toujours longue, et sub-rectiligne. Corne postérieure droite mince, non tordue à son extrémité. Contour postérieur de l'hypothèque régulièrement convexe, sans gibbosité.

Cette variété est morphologiquement beaucoup plus proche de la précédente que de la var. *bucephalum*. STEEMANN NIELSEN la réunit même à la « forme » *detortum* de JØRGENSEN, c'est-à-dire à la variété *arietinum*, mais PETERS l'isole de toutes les formes décrites par JØRGENSEN.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Quelques spécimens seulement, à Touléar et au large de Mombasa.

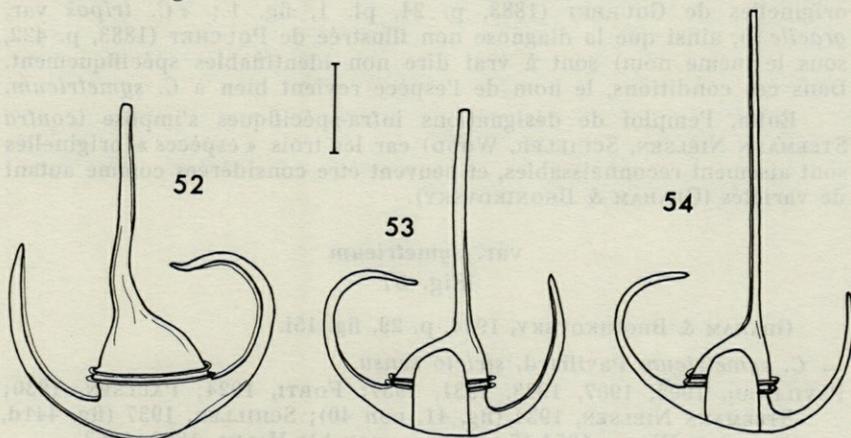


FIG. 52 : *Ceratium arietinum* Cleve var. *arietinum*. 53 : *C. arietinum* Cleve, « *arietinum-gracilentum* ». 54 : *C. arietinum* var. *gracilentum* (Jørg.) Sournia. L'échelle est commune aux trois figures.

Océan Indien : Voir variété précédente.

DISTRIBUTION MONDIALE : A la différence de la variété *arietinum*, semble nettement tropicale, comme le montrent PETERS et GRAHAM & BRONIKOVSKY.

**Transitions entre les trois variétés précédentes :**

Fig. 53

Cf. GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 16.

La distinction des deux variétés *arietinum* et *gracilentum* n'est donnée ici qu'à titre d'hypothèse, et dans le but de préciser à l'avenir si les deux distributions géographiques sont effectivement distinctes. On peut également considérer la variété *arietinum* comme un ensemble de termes de passage entre les deux extrêmes psychrophile et thermophile.

***Ceratium symmetricum* Pavillard, 1905**

PAVILLARD, 1905, p. 52, pl. 1, fig. 4.

Incl. *C. coarctatum* Pav. et *C. gracile* (Gourret) Jörgensen.

Etant donné les affinités entre ces trois espèces, il est nécessaire de réunir celles-ci en une seule, selon l'opinion de STEEMANN NIELSEN, SCHILLER et GRAHAM & BRONIKOVSKY, et malgré PAULSEN, PAVILLARD et divers auteurs qui maintiennent certaines séparations.

L'historique du *Ceratium gracile* est inextricable, car cette dernière épithète a été employée par divers auteurs, sous divers rangs taxinomiques, et sous diverses acceptions. Aussi l'usage de ce nom prête-t-il à confusion. Il faut de plus admettre que la description et la figure originelles de GOURRET (1883, p. 24, pl. 1, fig. 1 : « *C. tripos* var. *gracile* »), ainsi que la diagnose non illustrée de POUCHET (1883, p. 422, sous le même nom) sont à vrai dire non identifiables spécifiquement. Dans ces conditions, le nom de l'espèce revient bien à *C. symmetricum*.

Enfin, l'emploi de désignations infra-spécifiques s'impose (contra STEEMANN NIELSEN, SCHILLER, WOOD) car les trois « espèces » originelles sont aisément reconnaissables, et peuvent être considérées comme autant de variétés (GRAHAM & BRONIKOVSKY).

**var. *symmetricum***

Fig. 57

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 29, fig. 15i.

= *C. symmetricum* Pavillard, *stricto sensu*.

PAVILLARD, 1905, 1907, 1923, 1931, 1937; FORTI, 1924; PAULSEN, 1930; STEEMANN NIELSEN, 1934 (fig. 41, non 40); SCHILLER, 1937 (fig. 441d, non a-c); WOOD, 1954 (fig. 217a, c, non b); HALIM, 1960, 1963.

= *C. gracile* var. *symmetricum* (Pavillard) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911, 1920; BÖHM, 1931a; RAMPI, 1939.

Caractères distinctifs des deux autres variétés : cornes fines, subparallèles dans leurs parties distales. Cornes antapicales largement déployées de part et d'autre de la corne apicale.

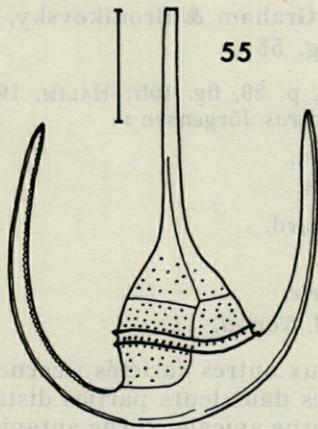
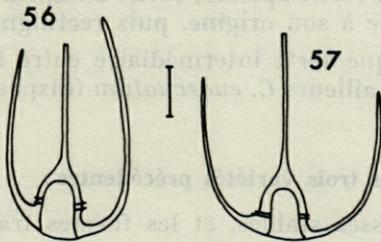


FIG. 55 : *Ceratium symmetricum* var. *orthoceras* (Jörg.) Graham & Bron. — 56 : *C. symmetricum* var. *coarctatum* (Pav.) Graham & Bron. — 57 : *C. symmetricum* Pav. var. *symmetricum*.



var. *coarctatum* (Pavillard) Graham & Bronikovsky, 1944  
Fig. 56

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 29, fig. 15 j-l.

= *C. coarctatum* Pavillard.

PAVILLARD, 1905, 1907, 1923, 1931, 1937; PAULSEN, 1930; RAMPI, 1939; HALIM, 1960.

= *C. gracile* (Gourret) Jörgensen, *stricto sensu*.

JÖRGENSEN, 1911; FORTI, 1924.

= *C. gracile*  $\alpha$  *coarctatum* (Pavillard) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920.

= *C. symmetricum* Pavillard, *pro parte*.

SCHILLER, 1937 (fig. 441a-b, non c-d). *Non al.*

Caractères distinctifs des deux autres variétés : cornes longues; antapicales légèrement convergentes dans leurs parties distales, et

peu éloignées de la corne apicale (la distance de cette dernière à l'une ou l'autre des cornes antapicales est égale ou inférieure au diamètre cingulaire).

var. *orthoceras* (Jørgensen) Graham & Bronnikovsky, 1944

Fig. 55

GRAHAM & BRONNIKOVSKY, 1944, p. 29, fig. 15h; HALIM, 1963, p. 498, fig. 25 (« *C. symmetricum* var. *orthoceras* Jørgensen »).

= *C. gracile* f. *orthoceras* Jørgensen.

JØRGENSEN, 1911, 1920; FORTI, 1924.

= *C. orthoceras* (Jørgensen) Pavillard.

PAVILLARD, 1931.

= *C. symmetricum* Pavillard, *pro parte*.

SCHILLER, 1937, fig. 441c, non a-b, d. *Non al.*

Caractères distinctifs des deux autres variétés : cornes relativement plus robustes, sub-parallèles dans leurs parties distales; antapicales assez rapprochées de la corne apicale; corne antapicale droite seulement légèrement incurvée à son origine, puis rectiligne.

Cette variété est en quelque sorte intermédiaire entre les deux précédentes. Elle rappelle par ailleurs *C. euarquatium* (disposition de la corne postérieure droite).

#### Transitions entre les trois variétés précédentes :

Les trois variétés sont assez stables, et les formes transitionnelles sont rarement observées. La var. *orthoceras*, quelque peu plus fluctuante que les deux autres, ne représente peut-être qu'une transition entre celles-ci.

#### POUR LES TROIS VARIÉTÉS

RÉCOLTES PERSONNELLES : *C. symmetricum* est dans l'ensemble assez rare, et aucune différenciation écologique n'est apparue entre les trois variétés. L'espèce semble plutôt océanique : Nossi-Bé (très rare), Tuléar, et diverses stations du canal de Mozambique.

Océan Indien : Cette espèce y est principalement connue par la croisière du « *Dana* » (STEEMANN NIELSEN, 1939) et par les travaux récents de WOOD (1954), SILVA (1956) et TRAVERS (1965). JØRGENSEN, en 1911, la donnait comme courante, sans préciser de références (probablement KARSTEN, sous divers synonymes). Elle serait finale-

ment assez commune, compte tenu de confusions possibles sous le nom incertain de « *Ceratium gracile* ».

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale et sub-tropicale, plutôt océanique. Oligophotique (je n'ai pu vérifier personnellement ce point).

*Ceratium azoricum* Cleve, 1900

Fig. 58

CLEVE, 1900a, p. 13, pl. 7, fig. 6-7 : *C. (tripos var.) azoricum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 47, pl. 5, fig. 97-98 et 1920, p. 69, fig. 66; LÉBOUR, 1925, p. 151, fig. 48; WAILES, 1928, pl. 1, fig. 3; PETERS, 1934, p. 43, pl. 3, fig. 14h; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 20, fig. 43, et 1939, p. 12; SCHILLER, 1937, p. 406, fig. 447; SCHUBERT, 1937, p. 395; RAMPI, 1939, p. 307, fig. 25; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 30, fig. 16m-p; VIX SILVA, 1949, p. 358, pl. 6, fig. 24; WOOD, 1954, p. 295, fig. 222; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 13.

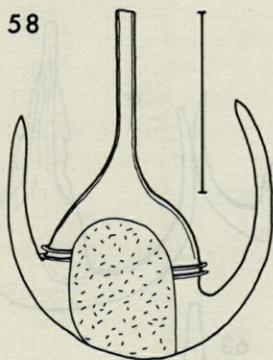


FIG. 58 : *Ceratium azoricum* Cleve.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (rare). Tuléar. Sud et centre du canal de Mozambique.

Océan Indien : Espèce assez rare, distribuée très sporadiquement. Dans la région du canal de Mozambique, *C. azoricum* n'avait jusqu'ici été signalé que sur les côtes du Natal (très rare) par STEEMANN NIELSEN (1939).

DISTRIBUTION MONDIALE : Réputée tropicale ou sub-tropicale, cette espèce est en fait également répandue, quoique sporadiquement, sous toutes les latitudes tempérées ainsi que, plus rarement, sous les basses latitudes. Sa distribution verticale est incertaine.

Selon GRAHAM & BRONIKOVSKY cette espèce est douée d'une large variabilité et évolue entre deux extrêmes, l'un représenté par de petites cellules à cornes rapprochées, l'autre par de grandes cellules à cornes déployées, et il se pourrait que *C. Petersii* St.

Nielsen (absent de mes prélèvements) dût être rattaché à ce dernier type. (Voir aussi BALECH, 1962, p. 183, pl. 26). Cependant, *C. azoricum*, assez rare il est vrai dans mes récoltes, s'y présente sous une forme relativement constante (fig. 58), et dépourvue de crêtes lamellaires.

Finalement cette espèce, du fait sans doute de sa petite taille, demeure imparfaitement connue.

Pour mémoire :

*Ceratium Petersii* Steemann Nielsen, 1934

Fig. 59-63

STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 20, fig. 44; SCHILLER, 1937, p. 406, fig. 446; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 31, fig. 161; WOOD, 1954, p. 296, fig. 224a-b; BALECH, 1962, p. 183, pl. 26, fig. 395-397.

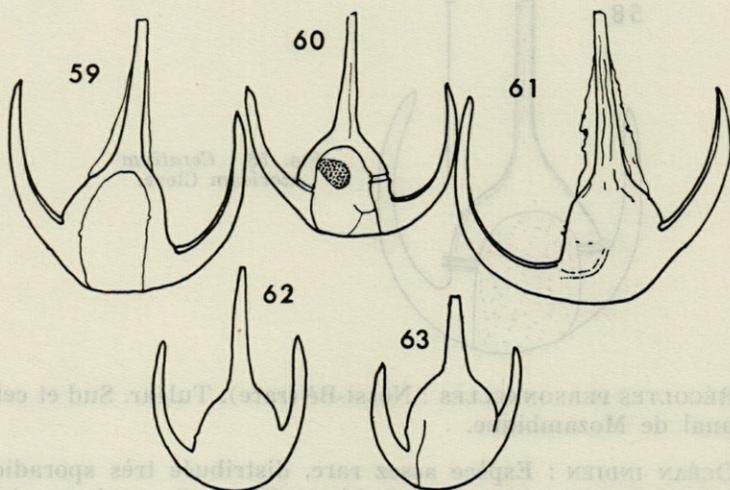


FIG. 59-61 : *Ceratium Petersii* St. Nielsen, « typique ». — 62-63 : « transitions vers *C. azoricum* ». In BALECH, 1962, fig. 395-399; échelles non indiquées par l'auteur.

*Ceratium euarcuratum* Jörgensen, 1920

Fig. 64-65

JÖRGENSEN, 1920, p. 56, fig. 54; PETERS, 1934, p. 40, pl. 1, fig. 4a-c; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 18, fig. 38, et 1939, p. 11; SCHILLER, 1937, p. 402, fig. 443; RAMPI, 1939, p. 306, fig. 30; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 28, fig. 15n-m; WOOD, 1954, p. 294, fig. 220; HALIM, 1960, p. 185, pl. 5, fig. 3, et 1963, p. 497, fig. 13.

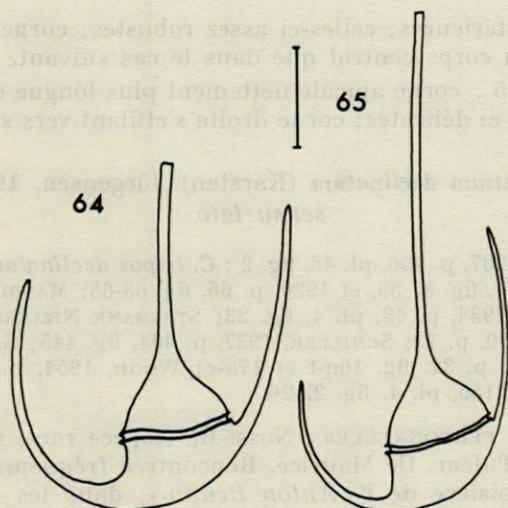


FIG. 64-65 : *Ceratium eurcautum* Jörg.

Au sujet de la légalité de ce taxon, voir plus loin (deuxième partie), à propos de *C. contortum*.

**RÉCOLTES PERSONNELLES :** Nossi-Bé (très rare), Tuléar, île Maurice. Au cours de la croisière de l'« Anton Bruun », présent dans tous les prélèvements verticaux des eaux du large, mais très rare dans le domaine néritique, ainsi que dans les prélèvements de surface.

**Océan Indien :** De découverte relativement récente, l'espèce n'a été signalée dans cet océan que par JÖRGENSEN (1920), par STEEMANN NIELSEN (1939) qui la donne comme très courante dans la zone tropicale océanique, enfin, plus récemment, par WOOD (1954, 1962) et TRAVERS (1965). Les références de SCHRÖDER et de KARSTEN données par WOOD dans son index (1963a) sont très douteuses.

**DISTRIBUTION MONDIALE :** Espèce tropicale, vraisemblablement oligophotique (PAVILLARD, 1937, et SCHUBERT contestent ce point), connue dans les trois océans et en Méditerranée. Principalement océanique et oligotrophique, elle n'est pas pour autant exclue des eaux néritiques ou eutrophiques.

Quoique proche de *C. symmetricum*, cette espèce en est toujours aisément distinguable, et d'ailleurs peu variable. JÖRGENSEN (1920) en a décrit, sans les nommer, deux « formes » qui ne diffèrent entre elles que par la longueur et l'épaisseur des cornes. Toutes deux étaient présentes dans mon matériel, mais ne semblent pas justifier de désignations infra-spécifiques distinctes. A toutes fins utiles, je les représente l'une et l'autre par les figures 64 et 65 :

— Fig. 64 : corne apicale seulement un peu plus longue que

les cornes postérieures; celles-ci assez robustes; corne gauche plus rapprochée du corps central que dans le cas suivant.

— Fig. 65 : corne apicale nettement plus longue que les postérieures; celles-ci délicates; corne droite s'effilant vers son extrémité.

*Ceratium declinatum* (Karsten) Jörgensen, 1911  
*sensu lato*

KARSTEN, 1907, p. 406, pl. 48, fig. 2 : *C. tripos declinatum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 42, pl. 4, fig. 87-89, et 1920, p. 66, fig. 63-65; MANGIN, 1912, p. 24, fig. 8; PETERS, 1934, p. 43, pl. 4, fig. 23; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 22, fig. 46-47, et 1939, p. 13; SCHILLER, 1937, p. 404, fig. 445; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 32, fig. 16q-t et 17a-c; WOOD, 1954, p. 293, fig. 218; HALIM, 1960, p. 185, pl. 4, fig. 22-26.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (espèce rare, mais presque pérennante). Tuléar. Ile Maurice. Rencontrée fréquemment tout au long de la croisière de l'« *Anton Bruun* », dans les prélèvements horizontaux et verticaux, tant océaniques que néritiques.

Océan indien : Espèce courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale et sub-tropicale, occasionnellement tempérée, largement répandue dans les trois océans et en Méditerranée. Répartition verticale douteuse.

Quelle valeur attribuer aux divers taxons infra-spécifiques proposés par JÖRGENSEN (1920), BÖHM (1931 a et b), et PETERS (1934) ? Certains sont manifestement à rejeter pour raison de synonymie, ou parce qu'ils sont superflus; mais les autres demeurent assez embarrassants. S'agit-il de formes, de variétés, ou des deux ? Et quels sont leurs rapports mutuels ?

La variabilité du *C. declinatum* paraît en effet, dans son ensemble, plutôt désordonnée. La fragilité particulière de cette petite espèce serait, plus que l'influence des facteurs écologiques, la cause de cette plasticité. Il apparaît du moins qu'aucun des taxons infra-spécifiques ne dispose d'une distribution géographique propre; seule une différenciation saisonnière se manifeste, comme l'a montré HALIM (1960) en Méditerranée (baie de Villefranche).

Tous les spécimens que j'ai récoltés dans le canal de Mozambique sont identifiables à la « f. normale Jörg. », ou très voisins de celle-ci. Les références bibliographiques de cette forme sont données ci-dessous, ainsi que, pour mémoire, celle des autres subdivisions de l'espèce. La synthèse reste à faire.

f. *normale* Jörgensen, 1911

Fig. 66, et pl. II, fig. 8

JÖRGENSEN, 1920; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954 ?; HALIM, 1960, 1963.

= *C. declinatum* f. *orthoceras* Böhm.

BÖHM, 1931a, 1931b.

= *C. declinatum* subsp. *declinatum*, sec. Peters.

PETERS, 1934; STEEMANN NIELSEN, 1934; HALIM, 1960 (« var. *declinatum* Peters »).

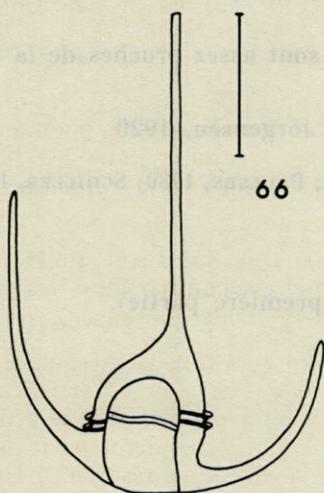


FIG. 66 : *Ceratium declinatum* f. *normale* Jörg.

Pour mémoire :

f. *declinatum*

Il faut ainsi désigner le type de l'espèce, pour lequel JÖRGENSEN a créé illégalement le nom de « f. *debile* Jörgensen » :

JÖRGENSEN, 1920; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954 (?).

f. *brachiatum* Jörgensen, 1920

JÖRGENSEN, 1920; BÖHM, 1931b; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954; HALIM, 1960.

subsp. *angusticornum* Peters, et  
subsp. *laticornum* Peters, 1934

PETERS, 1934; STEEMANN NIELSEN, 1934.

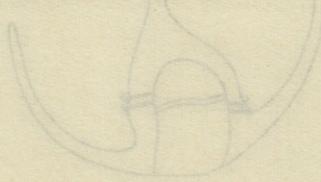
PETERS donne pour toutes diagnoses deux figures très schématiques et étonnamment ressemblantes, et de plus, pour ces deux sous-espèces, des répartitions géographiques très voisines. STEEMANN NIELSEN (1934) ne retient que la première, dont il semble ultérieurement (1939) vouloir faire une espèce distincte, tout en admettant que sa biologie est en tout point semblable à celle du « type » (f. *normale*).

Ces deux « sous-espèces » sont assez proches de la forme *brachiatum*.

var. *majus* Jörgensen, 1920

JÖRGENSEN, 1920; FORTI, 1924; PAULSEN, 1930; SCHILLER, 1937; HALIM, 1960.

(Fin de la première partie).



# 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<sup>e</sup> 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° 4348 — Date de parution : Février 1968

N° d'impression : 96 - 1968