

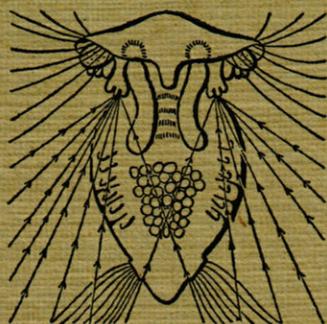
VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

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

Série A : Biologie marine

Tome XVIII - 1967 - Fasc. 3 - A



MASSON & C^{ie}

120, Bd St-Germain, Paris VI^e

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITE DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

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

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

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

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

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

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

Série B : Océanographie

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

Série C : Biologie terrestre

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

L'abonnement part du n° 1 de chaque année (6 fascicules par an).

Les abonnements sont reçus par la Librairie Masson & Cie, 120, boulevard Saint-Germain, Paris VI°.

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

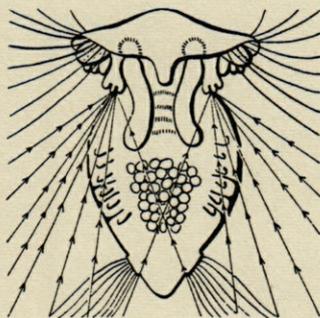
VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

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

Série A : Biologie marine

Tome XVIII - 1967 Fasc. 3 - A



MASSON & C^{ie}

120. Bd St-Germain, Paris VI^e

SOMMAIRE

A. SOURNIA. — Le genre <i>Ceratium</i> (Péridinien planctonique) dans le canal de Mozambique. Contribution à une révision mondiale (fin)	441
Louis CODOMIER. — Systématique, morphologie, anatomie et reproduction de l'espèce <i>Neurocaulon grandifolium</i> Rodriguez (Gigartinale, Furcellariacée)	501
Michel RANNOU. — Culture de cellules de Mollusques marins.	525
Michel BHAUD. — Etude du développement de quelques larves d'Annélides Polychètes à Banyuls-sur-Mer	531
C. CAZAUX. — Développement larvaire de <i>Glycera convoluta</i> Keferstein	559
Lucien LAUBIER. — Quelques Annélides Polychètes interstitielles d'une plage de Côte d'Ivoire	573
Pierre DRACH et Catherine TCHERNIGOVITZEFF. — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés	595
<i>Table des matières</i> (sér. A, Biologie marine)	611

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

par A. SOURNIA

***Ceratium contortum* (Gourret) Cleve, 1900**

GOURRET, 1883, p. 35, pl. 2, fig. 33 (?) : *C. gibberum* var. *contortum*;
CLEVE, 1900a, p. 14, pl. 7, fig. 10 : « *C. contortum* Gourret ».

Incl. *C. longinum* Karsten, et *C. Karstenii* Pavillard.

On doit à GRAHAM et BRONIKOVSKY (1944) la réunion des trois espèces; toutefois une fusion partielle avait été proposée par PETERS (1934) qui rapprochait *C. longinum* et *C. Karstenii* sous le nom erroné de *C. arcuatum*. Au sujet de ce dernier nom, admettons comme définitif, à la suite des démonstrations de PAVILLARD (1907, 1923) et de PAULSEN (1930) que :

— *C. tripos* var. *arcuatum* Gourret est « l'ancêtre » du *C. euarcuatum* Jörg.

— *C. arcuatum* (Gourret) Cleve représente une autre espèce : c'est l'ancêtre du *C. Karstenii* Pav.

— Le nom de « *C. arcuatum* » (Gourret) Pav. » est à rejeter, car postérieur à *C. arcuatum* (Gourret) Vanhöffen.

— Le nom de « *C. arcuatum* Cleve » utilisé par PETERS (1934) et JÖRGENSEN (1920) est erroné, et doit être rejeté pour la même raison.

— En conclusion : le nom de *C. arcuatum*, sous toutes ses acceptions, doit être abandonné.

Revenons à notre espèce : j'ai pu, comme GRAHAM et BRONIKOVSKY, observer toutes les transitions entre les *Ceratium contortum*, *longinum*, *Karstenii* et leurs variétés, tels que définis par JÖRGENSEN (1911); aussi la réunion des trois « espèces » sous le nom le plus ancien me semble-t-elle inévitable.

Cependant, il est indispensable de distinguer et de pouvoir désigner les stades principaux de l'espèce, ce dont GRAHAM et BRONIKOVSKY ne nous ont pas laissé le moyen. Les types extrêmes sont en effet très dissemblables morphologiquement, et il n'est pas assuré que leur écologie soit uniforme.

Dans le présent cas, le choix et la délimitation des formes principales de l'espèce sont délicats, car la variabilité repose sur un ensemble de caractères morphologiques relativement autonomes : dimensions générales; diamètre et longueur des trois cornes; flexion de la corne apicale; direction des cornes antapicales (de la corne droite principalement). Un caractère général se dégage de cet ensemble, mais il est assez intuitif : *C. contortum* est plus ou moins « robuste ». Sous cet aspect, la variabilité de l'espèce évolue simplement entre deux types extrêmes. Mais des divergences se manifestent dans le détail. Aussi je propose de distinguer quatre variétés principales, et de désigner leurs transitions suivant le système exposé p. 382).

var. *robustum* (Karsten) Sournia, 1966

Fig. 72

KARSTEN, 1907, pl. 48, fig. 6 : *C. tripos arcuatum* Gourret var. *robustum*, et 1905 b, pl. 20, fig. 9, 13-15 : sous divers noms infra-spécifiques de *C. tripos*.

= *C. Karstenii* var. *robustum* (Karsten) Jörgensen

JÖRGENSEN, 1911 (dont la fig. 118 représente, de l'aveu même de l'auteur (1920), un cas très particulier); non BALLANTINE, 1961.

= *Ceratium contortum* (Gourret) Cleve, *pro parte*

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 18 e, non al.); nec al.

C'est le stade le plus « robuste » de l'espèce :

Cornes recouvertes de crêtes, du moins sur leurs parties basales. Cornes antapicales largement ouvertes, sub-parallèles (ou légèrement convergentes) dans leurs parties distales; recourbées toutes deux régulièrement, de façon analogue, et chacune selon un sens constant.

var. *Karstenii* (Pavillard) Sournia, 1966

Fig. 71 et Pl. III, fig. 10

= *Ceratium Karstenii* Pavillard, *pro parte*

PAVILLARD, 1907, p. 152, et 1923, p. 514; JÖRGENSEN, 1911 (fig. 116, non

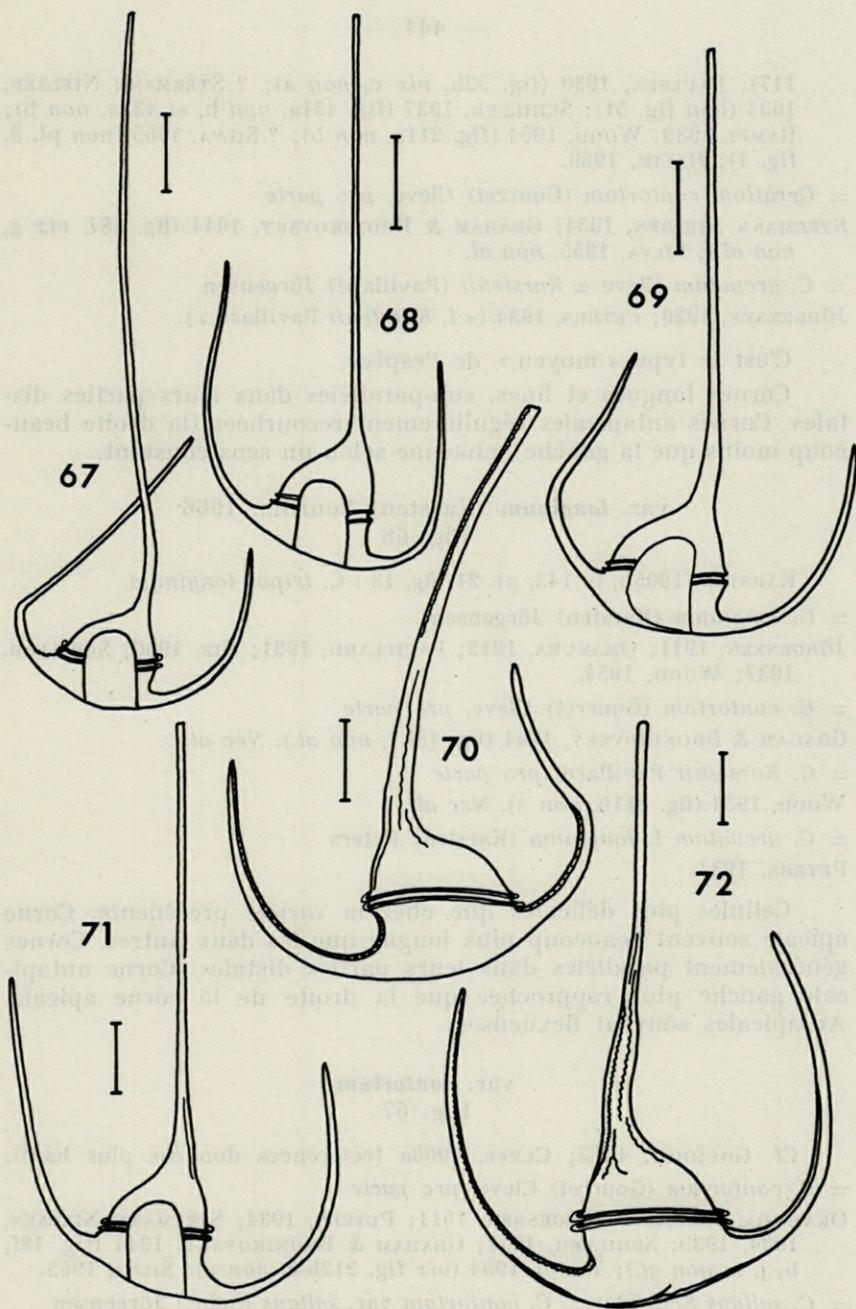


FIG. 67 : *Ceratium contortum* (Gourret) Cleve var. *contortum*. — 68 : *C. contortum* var. *longinum* (Karsten) Sournia. — 69 : *C. contortum* (Gourret) Cleve, « *contortum-Karstenii* ». — 70 : *C. contortum* (Gourret) Cleve, « *contortum-robustum* ». — 71 : *C. contortum* var. *Karstenii* (Pav.) Sournia. — 72 : *C. contortum* var. *robustum* (Karsten) Sournia.

117); PAULSEN, 1930 (fig. 52b, *vix c*, *non a*); ? STEEMANN NIELSEN, 1934 (*non fig. 51*); SCHILLER, 1937 (fig. 431a, *non b*, et 432a, *non b*); RAMPI, 1939; WOOD, 1954 (fig. 211a, *non b*); ? SILVA, 1955 (*non pl. 8*, fig. 1); HALIM, 1960.

= *Ceratium contortum* (Gourret) Cleve, *pro parte*

STEEMANN NIELSEN, 1934; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 181, *vix g*, *non al.*); SILVA, 1955. *non al.*

= *C. arcuatum* Cleve α *Karstenii* (Pavillard) Jörgensen

JÖRGENSEN, 1920; PETERS, 1934 (« f. *Karstenii* Pavillard »).

C'est le type « moyen » de l'espèce.

Cornes longues et fines, sub-parallèles dans leurs parties distales. Cornes antapicales régulièrement recourbées (la droite beaucoup moins que la gauche), chacune selon un sens constant.

var. *longinum* (Karsten) Sournia, 1966

Fig. 68

KARSTEN, 1905b, p. 143, pl. 21, fig. 18 : *C. tripos longinum*.

= *C. longinum* (Karsten) Jörgensen

JÖRGENSEN, 1911; OKAMURA, 1912; PAVILLARD, 1931; NIE, 1936; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954.

= *C. contortum* (Gourret) Cleve, *pro parte*

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 18i ?, *non al.*). *Nec al.*

= *C. Karstenii* Pavillard, *pro parte*

WOOD, 1954 (fig. 211b, *non a*). *Nec al.*

= *C. arcuatum* f. *longinum* (Karsten) Peters

PETERS, 1934.

Cellules plus délicates que chez la variété précédente. Corne apicale souvent beaucoup plus longue que les deux autres. Cornes généralement parallèles dans leurs parties distales. Corne antapicale gauche plus rapprochée que la droite de la corne apicale. Antapicales souvent flexueuses.

var. *contortum*

Fig. 67

Cf. GOURRET, 1883; CLEVE, 1900a (références données plus haut).

= *C. contortum* (Gourret) Cleve, *pro parte*

OKAMURA, 1907; *vix* JÖRGENSEN, 1911; PETERS, 1934; STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939; SCHILLER, 1937; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 18f, h, j, n, *non al.*); WOOD, 1954 (*vix* fig. 212b-c, *non a*); SILVA, 1955.

= *C. saltans* Schröder = *C. contortum* var. *saltans* (Schr.) Jörgensen

SCHRÖDER, 1906; JÖRGENSEN, 1911; OKAMURA, 1912; BÖHM, 1931b; PAVILLARD, 1931; NIE, 1936.

C'est la forme la plus « délicate » de l'espèce, et aussi son type original. Il est pratiquement impossible d'en distinguer la « var. *saltans* ». Notons que la description de JÖRGENSEN (1911) concerne un stade relativement robuste de cette variété et représente plutôt une transition entre celle-ci et la var. *Karstenii*.

Transitions entre les quatre variétés précédentes :

Fig. 69-70 et Pl. II, fig. 9

Les transitions les plus fréquemment rencontrées dans la bibliographie ainsi que dans mes récoltes se situent entre les variétés *Karstenii* et *contortum*. Quelques autres cas sont également observables.

1 — *C. contortum* (Gourret) Cl., « *contortum-Karstenii* »

Fig. 69

= *Ceratium subcontortum* Schröder, in SCHRÖDER, 1906, fig. 28 a-b.

= *Ceratium Karstenii* Pavillard, in : STEEMANN NIELSEN, 1934, fig. 51; JÖRGENSEN, 1911, fig. 117; PAULSEN, 1930, fig. 52a.

2 — *C. contortum* (Gourret) Cl., « *contortum-robustum* »

Fig. 70

= *C. contortum*, in WOOD, 1954, fig. 212 a.

= « *C. Karstenii* var. *robustum* (Pavillard) Jörgensen », in BALLANTINE, 1961, p. 225, *vix* fig. 54.

3 — *C. contortum* (Gourret) Cl., « *contortum-longinum* »

= « *C. contortum* Cleve » in GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 18m.

4 — *C. contortum* (Gourret) Cl., « *longinum-Karstenii* »

= « *C. contortum* Cleve », in GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 18k.

POUR LES QUATRE VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS

RÉCOLTES PERSONNELLES : Espèce très rare à Nossi-Bé, où quelques spécimens de la var. *Karstenii* seulement ont été récoltés. A Tuléar et à l'île Maurice, presque toutes les formes étaient représentées, à l'exception de la var. *robustum*, mais en nombre très réduit. Au cours de la croisière de l'« Anton Bruun » : var. *robus-*

tum très rare (parages de Durban); var. *Karstenii* présente à presque toutes les stations; var. *longinum*, *contortum*, et formes voisines, nettement océaniques, et seulement récoltées dans les prélèvements de surface.

Océan Indien : Espèce très courante sous ses diverses formes.

DISTRIBUTION MONDIALE : *C. contortum*, *sensu lato*, est une espèce tropicale, assez rare en Méditerranée (où les variétés *Karstenii* et *robustum* prédominent). La répartition latitudinale semble homogène, sauf dans le cas de la var. *robustum* qui, selon STEEMANN NIELSEN, serait plus tempérée — ce que mes observations confirmeraient. L'espèce est, dans l'ensemble, préférentiellement océanique et euphotique, mais, dans le détail, les diverses variétés présenteraient des adaptations particulières, difficiles actuellement à préciser du fait de confusions fréquentes. Ainsi STEEMANN NIELSEN attribue-t-il à la « f. *subcontortum* » une distribution géographique et verticale particulière, malheureusement la diagnose de cette forme est obscure.

Ceratium gibberum Gourret, 1883

GOURRET, 1883, p. 34, pl. 2, fig. 33-35.

La taxinomie de cette espèce est complexe; en effet, les caractères morphologiques sont très variables, et la conception originelle de GOURRET (une espèce type et deux variétés), ne pouvant rendre compte de cette variabilité, doit être abandonnée.

Très variables sont en effet : 1) la longueur et la direction des cornes antapicales, particulièrement chez la corne droite qui se trouve, dans les deux cas extrêmes, parallèle à la corne gauche, ou reployée perpendiculairement à celle-ci, 2) la longueur et l'inflexion basilaire de la corne apicale, 3) la convexité du contour postérieur de l'hypothèque, 4) l'ornementation lamellaire superficielle.

Le critère le plus apparent réside dans la direction de la corne antapicale droite, et c'est sur celui-ci que JÖRGENSEN (1920) fonde sa distinction entre les deux formes *dispar* et *subaequale*. Il est de fait probable que ces deux formes représentent les deux extrêmes d'une série de variations; dans cette hypothèse, je crois devoir élever au rang de variété la forme *dispar*, et, concernant la seconde, à laquelle JÖRGENSEN attribue indifféremment les deux rangs, la traiter également comme variété (et pour mémoire ici, puisque absente de mes récoltes). Les relations entre ces deux extrêmes restent à définir, car les stades de transition sont très peu connus. Enfin, sous son aspect écologique, la question reste entièrement à étudier.

Comme il est dit plus haut, la position de GOURRET ne peut être conservée : cet auteur représente en effet sous le nom de *C. gibberum* (*loc. cit.*, fig. 35 et 35a) deux cas morphologiques différents, l'un (35) s'apparentant, sans pouvoir lui être assimilé, à la variété *dispar*, l'autre (35a) correspondant à un stade de transition assez proche de la f. *subaequale*. En outre, le nom de var. *sinistrum* Gourret doit céder la place à celui de var. *dispar*, pour raison de priorité (JÖRGENSEN, 1920). Enfin, la var. *contortum* Gourret doit être rapportée soit au *C. contortum*, soit, comme le veut JÖRGENSEN, au *C. concilians*.

var. *dispar* (Pouchet) Sournia, 1966

Fig. 73

= *C. tripos* var. *dispar* Pouchet

POUCHET, 1883, p. 423, *vix* fig. D, et 1893, fig. 13b.

= *C. gibberum* f. *dispar* (Pouchet) Jörgensen

JÖRGENSEN, 1920; PETERS, 1934; STEEMANN NIELSEN, 1934; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944; KLEMENT, 1964.

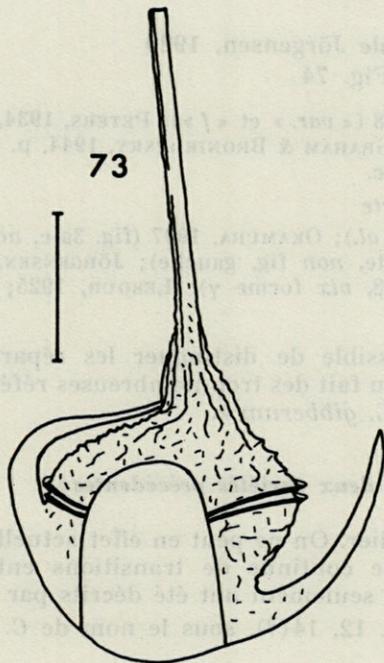


FIG. 73 : *Ceratium gibberum* var. *dispar* (Pouchet) Sournia.

= *C. gibberum* var. *sinistrum* Gourret = « *C. gibberum* f. *sinistrum* Gourret » in plur. auct.

GOURRET, 1883; JÖRGENSEN, 1911; OKAMURA, 1912; LEBOUR, 1925; NIE, 1936.

= *C. concilians* f. *dispar* (Pouchet) Böhm
BÖHM, 1931a et b.

= *C. gibberum* Gourret, pro parte

OKAMURA, 1907 (fig. 3d-e, non al.); WOOD, 1954; HALIM, 1960, non ? 1963.
Non MANGIN, 1912, nec BÖHM, 1931a.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Variété très rare dans les stations littorales (Tuléar, île Maurice; absente à Nossi-Bé), mais assez courante dans les stations océaniques du Nord du canal de Mozambique, à partir de la latitude de Nossi-Bé.

OCÉAN INDIEN : Assez courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Tropicale (Méditerranée incluse), océanique. Répartition verticale incertaine (euphotique ?).

Cette variété a pu cependant être largement confondue avec *C. concilians* (au sujet de cette espèce, voir plus loin).

Pour mémoire :

var. *subaequale* Jörgensen, 1920

Fig. 74

JÖRGENSEN, 1920, p. 70, fig. 68 (« var. » et « f »); PETERS, 1934, p. 44; SCHILLER, 1937, p. 398, fig. 437; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 33, fig. 17f; WOOD, 1954, p. 290, fig. 214c.

= *C. gibberum* Gourret, pro parte

GOURRET, 1883 (vix fig. 35a, non al.); OKAMURA, 1907 (fig. 3a-c, non al.); PAULSEN, 1908 (fig. 98, droite, non fig. gauche); JÖRGENSEN, 1911; MANGIN, 1912 (formes α et β , vix forme γ); LEBOUR, 1925; BÖHM, 1931a.

Il est actuellement impossible de distinguer les répartitions respectives des deux variétés, du fait des trop nombreuses références incertaines sous le nom de « *C. gibberum* ».

Transitions entre les deux variétés précédentes :

Cette question reste à étudier. On ne peut en effet actuellement assurer l'existence d'une suite continue de transitions entre les deux variétés. Quelques stades seulement ont été décrits par :

— DADAY, 1888, pl. 1, fig. 12, 14(?), sous le nom de *C. tripos* var. *curvicorne*.

- MANGIN, 1912, p. 23, fig. 6 (*Ceratium gibberum* Gourret).
- GRAHAM et BRONIKOVSKY, 1944, fig. 17i (*C. concilians* Jörgensen).
- SILVA, 1949, p. 359, pl. 9, fig. 9 (*C. gibberum* Gourret).

Ces transitions, dont je n'ai pu personnellement observer d'exemples, sont à désigner, conformément au système proposé p. 382 sous l'expression : *C. gibberum* Gourret, « *dispar-subaequale* ».

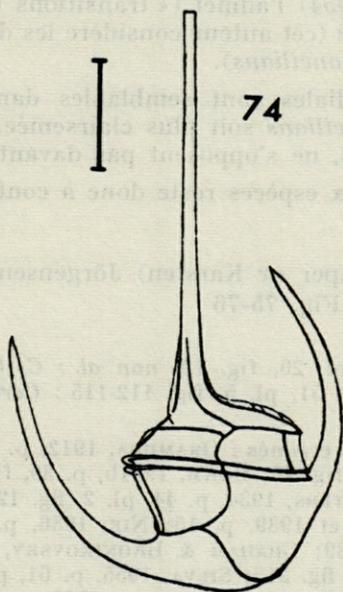


FIG. 74 : *Ceratium gibberum* var. *subaequale* Jörg.

In JÖRGENSEN, 1911, fig. 106.

Pour mémoire :

***Ceratium concilians* Jörgensen, 1920**

JÖRGENSEN, 1920, p. 72, fig. 69; ? BÖHM, 1931b, p. 24, fig. 21; PETERS, 1934, p. 44, pl. 2, fig. 8; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 22, fig. 49, et 1939, p. 13; SCHILLER, 1937, p. 396, fig. 435; RAMPI, 1939, p. 306, fig. 36; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 33, ? fig. 17h-i; WOOD, 1954, p. 290, ? fig. 213; HALIM, 1960, pl. 4, ? fig. 20, et 1963, p. 497, fig. 11.

= *C. concilians* f. *contortum* (Gourret) Böhm

BÖHM, 1931a.

Je ne suis pas certain d'avoir observé cette espèce dans mes récoltes, et doute de sa valeur spécifique. En effet, les critères donnés

par JÖRGENSEN comme distinctifs du *C. gibberum* me semblent peu sûrs :

Corne apicale incurvée à sa base. Contour antapical régulièrement convexe, peu saillant. Corne antapicale gauche plus éloignée du corps central que chez *C. gibberum*. Absence d'ornementation lamellaire superficielle.

J'ai pu effectivement observer dans mes récoltes quelques spécimens du *C. gibberum* qui se rapprochaient de cette description. Il est vraisemblable que tous les intermédiaires existent entre les deux « espèces » : WOOD (1954) l'admet (« transitions to *C. gibberum* occur »), ainsi que BÖHM (cet auteur considère les deux espèces comme deux formes du *C. concilians*).

Les distributions mondiales sont semblables dans les deux cas, quoique celle du *C. concilians* soit plus clairsemée. Les répartitions verticales, incertaines, ne s'opposent pas davantage.

L'autonomie de ces deux espèces reste donc à confirmer.

Ceratium lunula (Schimper ex Karsten) Jörgensen, 1911

Fig. 75-76

KARSTEN, 1905b, p. 142, pl. 20, fig. 12, non al. : *C. tripos lunula* Schimper; JÖRGENSEN, 1911, p. 51, pl. 5, fig. 112-115 : *Ceratium lunula* Schimper in Chun.

Sous divers noms d'auteur erronés : OKAMURA, 1912, p. 10, pl. 2, fig. 25-26; JÖRGENSEN, 1920, p. 74, fig. 70; BÖHM, 1931b, p. 30, fig. 26; WANG & NIE, 1932, p. 305, fig. 18; PETERS, 1934, p. 44, pl. 2, fig. 12c; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 23, fig. 50, et 1939, p. 15; NIE, 1936, p. 56, fig. 23; SCHILLER, 1937, p. 399, fig. 439; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 33, fig. 17j-n; WOOD, 1954, p. 291, fig. 215; SILVA, 1955, p. 61, pl. 8, fig. 3-5. Non CHUN, 1900, p. 73, fig. a-b. Nec ZACHARIAS, 1906, p. 523, fig. 10.

L'origine de ce taxon est ténébreuse, et remonte vraisemblablement à un journal de bord manuscrit tenu par SCHIMPER au cours de la croisière de la « *Valvidia* », journal dont fait état KARSTEN (1905a, p. 136, et 1905b, p. 142). Le nom de « *Ceratium lunula* » a été employé sans nom d'auteur par CHUN, sur la foi de ce manuscrit. Des deux figures données par cet auteur (et reprises par ZACHARIAS, 1906), l'une (a) est très douteuse (*C. tripos* ?), l'autre (b) se rapporte au *C. gibberum*. La publication valide et effective revient donc à KARSTEN, qui attribue (quoique sans certitude) à SCHIMPER le nom de « *C. tripos lunula* ». Postérieurement enfin, JÖRGENSEN (1911) a élevé ce taxon au rang d'espèce.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Centre du canal de Mozambique (rare).

Océan Indien : Espèce répartie sporadiquement dans la zone tropicale et sub-tropicale, moins courante dans l'océan même que

dans les régions indonésiennes; bien connue cependant dans le canal de Mozambique (SILVA, 1956, 1960; TRAVERS, 1965). Les références de KARSTEN et de CZAPEK, citées par WOOD dans son index (1963a) sont douteuses.

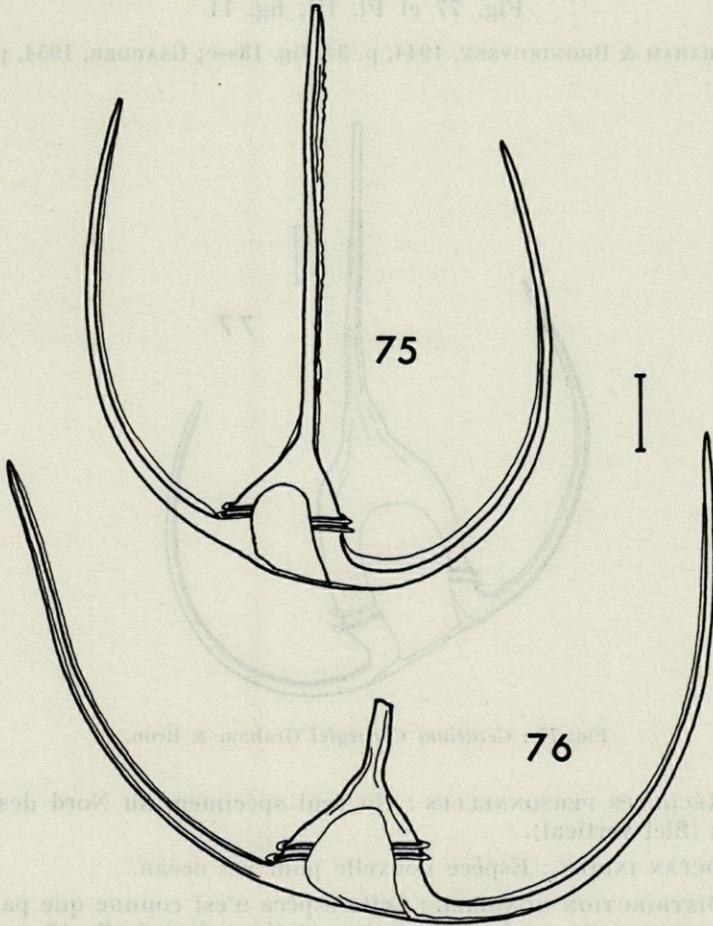


FIG. 75-76 : *Ceratium lunula* (Karsten) Jörg.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale, assez rare en Méditerranée. Oligophotique. Réputée océanique, quoique sa distribution dans l'Océan indien soit plutôt du type néritique.

Les deux formes *brachyceros* et *megaceros* de JÖRGENSEN, basées sur les longueurs relatives des cornes antérieure et posté-

rieures, ne font que traduire la situation des cellules dans une même chaîne; aussi n'ont-elles pas lieu d'être conservées.

Ceratium Carnegiei Graham et Bronikovsky, 1944

Fig. 77 et Pl. III, fig. 11

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 34, fig. 18a-c; GAARDER, 1954, p. 10, fig. 11.

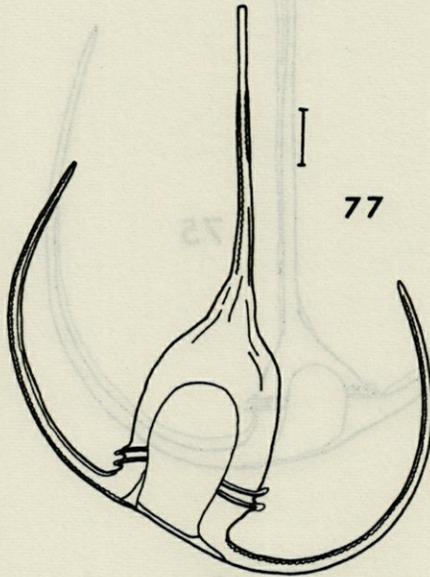


FIG. 77 : *Ceratium Carnegiei* Graham & Bron.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Un seul spécimen, au Nord des Comores (filet vertical).

OCÉAN INDIEN : Espèce nouvelle pour cet océan.

DISTRIBUTION MONDIALE : Cette espèce n'est connue que par les deux auteurs cités ci-dessus : quatre stations dans le Pacifique tropical (GRAHAM et BRONIKOVSKY), et une station dans l'Atlantique tempéré, au Sud des Açores (GAARDER).

Au total, compte tenu de l'observation personnelle rapportée ci-dessus, *Ceratium Carnegiei* est connu, quoique très rare, dans les trois grands océans.

GRAHAM et BRONIKOVSKY donnent trois figures de cette espèce; l'une d'elles (18a) rappelle quelque peu le *C. longipes* var. *ventri-*

cosum Ostf. (cf. OSTENFELD, 1903; PAULSEN, 1908; JÖRGENSEN, 1911). Le spécimen que j'ai observé est identique à celui de la figure 18 c de GRAHAM et BRONIKOVSKY, mais, par son aire ventrale plus développée, s'accorde davantage encore à la description de GAARDER.

Ceratium platycorne Daday, 1888

DADAY, 1888, p. 101, pl. 3, fig. 1-2.

Incl. *C. compressum* Gran.

Les deux espèces ont été réunies dès 1912 par GRAN (voir aussi HJORT, 1911) qui a montré, au terme de l'expédition du « *Michael Sars* » dans l'Atlantique nord, que *C. platycorne* et *C. compressum* traduisent l'adaptabilité à la flottaison d'une espèce unique.

Ce rapprochement est d'autant plus digne de foi qu'il est proposé par l'auteur même du *C. compressum*. Cependant, la plupart des Systématiciens, sans s'opposer expressément à cette conception, affectent de l'ignorer (s'ils ne l'ignorent pas effectivement), ou la traitent de façon allusive.

Nommons pour mémoire le *C. lamellicorne*, dont les caractères sont intermédiaires, et qui de ce fait a été rapproché tantôt du *C. compressum*, tantôt du *C. platycorne*.

JÖRGENSEN (1911) mentionne seulement une ressemblance entre les deux espèces, puis (1911b) une parenté étroite, enfin (1920) crée un « *C. platycorne* var. *compressum* (Gran) » sans justifier malheureusement d'un seul mot cette innovation, peut-être parce qu'il n'a pas récolté cette variété en Méditerranée. OSTENFELD (1931) désigne en toutes lettres le *C. compressum* comme une race nordique du *C. lamellicorne*. Le seul argument que puisse opposer PAVILLARD (1931, 1936, 1937) est que *C. compressum* se présente sous un type morphologique constant, et à la même époque de l'année, dans la mer de Monaco. Enfin, GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944), qui n'ont récolté qu'un seul spécimen de cette dernière espèce, considèrent celle-ci comme distincte et ne mentionnent aucune affinité avec *C. platycorne*.

La position de SCHILLER (1937) n'est pas claire : cet auteur inclut *C. compressum* dans la liste des synonymes de *C. platycorne* (p. 409), mais par ailleurs (p. 390) traite distinctement la première espèce, tout en se référant dans les deux cas à l'iconographie de JÖRGENSEN (1911). Il faut donc penser à une méprise de SCHILLER et, compte tenu de plus d'une omission, lire p. 409, ligne 8 : « non *C. compressum* Gran : JÖRGENSEN, 1911, T. 3... » au lieu de : « *C. compressum* Gran, 1911, T. 3... ».

La variabilité du *C. platycorne*, *sensu lato*, semble essentiellement porter sur la largeur des cornes antapicales. Il est en effet délicat de prendre en considération la forme de la partie terminale de celles-ci, qui

a pu être lésée en cours de prélèvement — comme c'est probablement le cas pour le type de DADAY, ainsi que pour le « *Ceratium* sp. » de SILVA (1949) — ou se trouver autotomisée, ou en voie de régénération. Par ailleurs, la forme de l'épithèque, et la longueur de la corne apicale, semblent sujettes à des variations « désordonnées ». Aussi faut-il abandonner les noms de f. α *incisum* et var. *cuneatum* de JÖRGENSEN.

Je propose finalement de distinguer en la présente espèce deux variétés : l'une thermophile, à cornes postérieures larges et aplaties, correspondant au type originel de l'espèce. L'autre psychrophile, à cornes postérieures tubuliformes, déjà nommée var. *compressum* par JÖRGENSEN, et qui sera traitée ici pour mémoire. Les nombreuses transitions, qui correspondent pour la plupart aux « *C. dilatatum* » et « *C. lamellicorne* », seront désignées conformément au système proposé p. 382.

Enfin, d'après ce qui précède, la section *Platycornia* Jörg. n'a plus de raison d'être : *C. platycorne*, *sensu lato*, peut être intégré sans difficulté à la sect. *Tripos*.

var. *platycorne*

Fig. 78

= *Ceratium platycorne* Daday, *sensu stricto*

DADAY, 1888; PAULSEN, 1908; JÖRGENSEN, 1911, 1920; SCHRÖDER, 1911; LEBOUR, 1925; STEEMANN NIELSEN, 1934; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 19d-f, *non al.*); SILVA & PINTO, 1948; WOOD, 1954.

= *C. platycorne* f. *normale* Gran, *pro parte*

HJORT, 1911 (fig. 13/3, *non 2*); GRAN, 1912 (fig. 228/3, *non 2*).

= *C. platycorne* f. α *incisum* Jörgensen

JÖRGENSEN, 1920; BÖHM, 1931a. *Non* RAMPI, 1942.

= *C. platycorne* var. *cuneatum* Jörgensen = f. *cuneatum* (Jörgensen) Jörgensen

JÖRGENSEN, 1911, 1920; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1942 et 1951b.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Rare : Tuléar, et au large de Beira.

OCÉAN INDIEN : Cette variété y est très sporadiquement répandue. Dans le canal de Mozambique, seulement connue antérieurement par TRAVERS (1965).

DISTRIBUTION MONDIALE : Tropicale ou sub-tropicale, peu courante, oligophotique (?), et préférentiellement océanique.

Pour mémoire :

var. *compressum* (Gran) Jörgensen, 1920

JÖRGENSEN, 1920, p. 79 et 81.

= *Ceratium compressum* Gran

GRAN, 1902; PAULSEN, 1908; JÖRGENSEN, 1911, 1911b; LÉBOUR, 1925;
PAVILLARD, 1931; SCHILLER, 1937; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944;
WOOD, 1954.

Variété psychrophile : mers froides des deux hémisphères. Plus rare dans les mers tempérées et en Méditerranée.

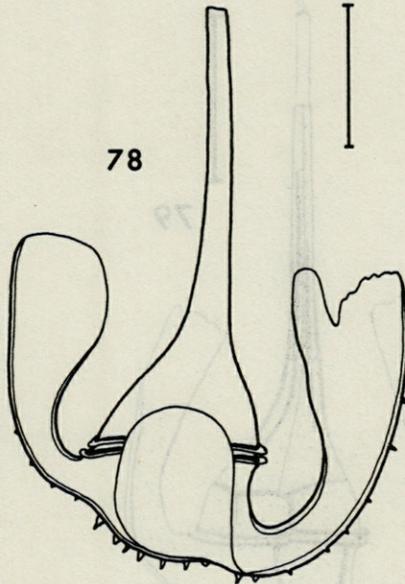


FIG. 78 : *Ceratium platycorne* Daday var. *platycorne*.

Transitions entre les deux variétés précédentes

Fig. 79

Je n'ai personnellement pas observé de formes de transition dans le canal de Mozambique. La bibliographie en montre cependant de nombreux exemples, que je désignerai sous l'expression : *C. platycorne* Daday, « *platycorne-compressum* » :

= *C. tripos* f. *dilatatum* Karsten = *C. dilatatum* (Karsten) Kofoid = *C. platycorne* var. (f.) *dilatatum* (Karsten) Jörgensen = *C. platycorne* subsp. *dilatatum* (Karsten) St. Nielsen.

KARSTEN, 1905a; KOFOID, 1907d; JÖRGENSEN, 1920; STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939; SCHILLER, 1937.

= *Ceratium lamellicorne* Kofoid

KOFOID, 1908a et b; JÖRGENSEN, 1911 et 1911b; LEBOUR, 1925.

= *C. platycorne* f. *normale* Gran : in GRAN, 1912 (fig. 228/2, non 3).

= *C. platycorne* Daday : in GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 19c, g. non al.

= *C. platycorne* f. *incisum* Jörg. : in RAMPI, 1942, p. 223, fig. 3.

= *Ceratium* sp. : in SILVA, 1949, p. 357, pl. 6, fig. 23, et pl. 9, fig. 3.

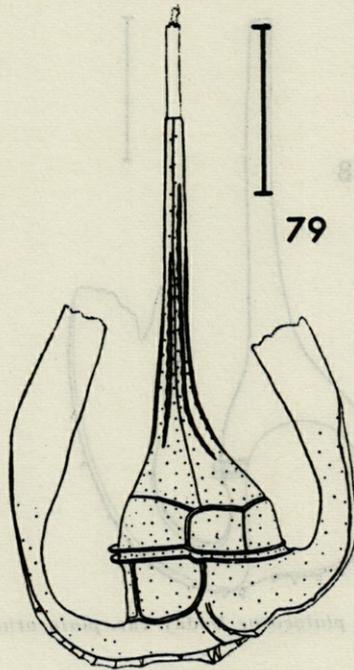


FIG. 79: *Ceratium platycorne* Daday, « *platycorne - compressum* ».

In KOFOID, 1908a, fig. 28.

Voici de plus, pris également dans la bibliographie, deux exemples de : *C. platycorne* Daday, « *compressum* > *platycorne* » :

— STEEMANN NIELSEN, 1934, fig. 57, sous le nom de *C. platycorne* var. *dilatatum* (Karsten) Jörgensen.

— GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 19c (*C. platycorne* Daday).

SECT. *DENSA* JÖRGENSEN

Ceratium dens Ostenfeld & Schmidt, 1901

Fig. 80

OSTENFELD & SCHMIDT, 1901, p. 165, fig. 16; KARSTEN, 1907, p. 414, pl. 48, fig. 8a-b; JÖRGENSEN, 1911, p. 31, pl. 3, fig. 58; SCHILLER, 1937, p. 381, fig. 420; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 15, fig. 27, et 1939, p. 9; NIE, 1936, p. 44, fig. 14; WOOD, 1954, p. 284, fig. 204.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé, très rare (observée une seule fois, sous la forme d'une chaîne d'une quinzaine d'individus).

Océan Indien : Mer Rouge, golfe d'Aden, mer d'Arabie, Seychelles, canal de Mozambique, Indonésie.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce donnée par STEEMANN NIELSEN comme typiquement tropicale et néritique. Elle est très peu connue en dehors de l'Océan indien et du Sud-Ouest asiatique; rencontrée

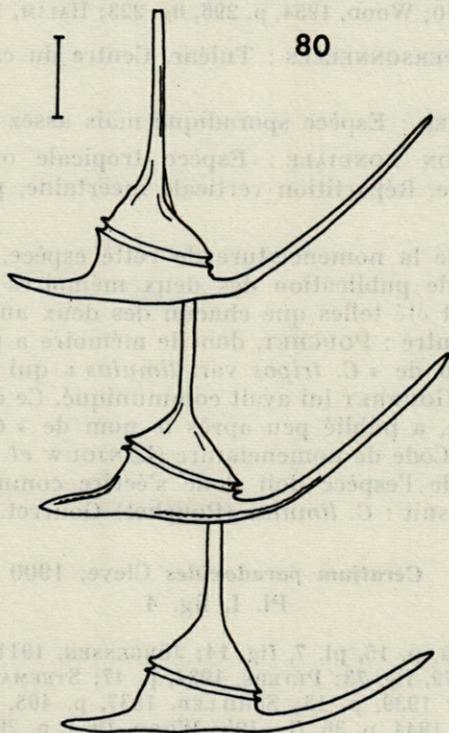


Fig. 80 : *Ceratium dens* Ostf. & Schm.

dans les parages de la côte orientale de l'Australie, elle y jouerait le rôle d'espèce indicatrice des courants (WOOD); plus à l'Est dans le Pacifique, elle n'est reportée que par PAVILLARD (1935) à proximité des îles Marquises. *C. dens* demeure inconnu dans l'Atlantique et en Méditerranée.

SECT. *LIMULUS* JÖRGENSEN

Ceratium limulus (Gourret ex Pouchet) Gourret, 1883

Pl. I, fig. 5

POUCHET, 1883, p. 424, pl. 18-19, fig. 4 : *C. tripos* var. *limulus*; GOURRET, 1883, p. 33, pl. 1, fig. 7; PAVILLARD, 1907, p. 149; OKAMURA, 1907, p. 127, pl. 3, fig. 8, et 1912, p. 11; JÖRGENSEN, 1911, p. 57, pl. 6, fig. 122, et 1920, p. 77, fig. 72; BÖHM, 1931a, p. 361, fig. 13-14, et 1931b, p. 31, fig. 27b; PETERS, 1934, p. 46, pl. 1, fig. 6; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 24, fig. 54, et 1939, p. 13; SCHILLER, 1937, p. 407, fig. 448; RAMPI, 1939, p. 307, fig. 19; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 35, fig. 19a; SILVA, 1949, p. 360, pl. 9, fig. 10; WOOD, 1954, p. 296, fig. 223; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 14.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar. Centre du canal de Mozambique (rare).

Océan Indien : Espèce sporadique mais assez courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale ou sub-tropicale, plutôt océanique. Répartition verticale incertaine, peut-être euphotique.

Au sujet de la nomenclature de cette espèce, une précision : les conditions de publication des deux mémoires de GOURRET et de POUCHET ont été telles que chacun des deux auteurs a pu citer le travail de l'autre : POUCHET, dont le mémoire a paru le premier, a publié le nom de « *C. tripos* var. *limulus* » qui figurait dans le manuscrit que GOURRET lui avait communiqué. Ce dernier, se corrigeant lui-même, a publié peu après le nom de « *C. limulus* ». En application du Code de nomenclature (LANJOUW *et al.*, 1961, recom. 46c), le nom de l'espèce doit donc s'écrire comme ci-dessus, ou abrégé comme suit : *C. limulus* (Pouchet) Gourret.

Ceratium paradoxides Cleve, 1900

Pl. I, fig. 4

CLEVE, 1900a, p. 15, pl. 7, fig. 14; JÖRGENSEN, 1911, p. 57, pl. 6, fig. 123, et 1920, p. 79, fig. 73; PETERS, 1934, p. 47; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 24, fig. 55, et 1939, p. 13; SCHILLER, 1937, p. 408, fig. 449; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 36, fig. 19b; WOOD, 1954, p. 296, et 1963b, p. 40, fig. 147; SILVA, 1955, p. 62, pl. 8, fig. 6.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Au Nord des îles Comores. Au large du Kenya. Rare, et seulement dans les récoltes verticales.

Océan Indien : Espèce rare. Dans la région du canal de Mozambique, seulement signalée jusqu'ici par STEEMANN NIELSEN (1939) dans le secteur même où je l'ai récoltée.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale ou sub-tropicale, très clairsemée. Rare en Méditerranée. A la différence de *C. limulus*, c'est très nettement une espèce d'ombre. (STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 45, mentionne par erreur sans doute le *C. paradoxides* parmi les espèces de surface, car il développe ailleurs l'opinion contraire : *ibid.*, p. 24, et 1939, p. 13).

SECT. PALMATA (PAVILLARD) JÖRGENSEN

Ceratium ranipes Cleve, 1900

Fig. 81-82

CLEVE, 1900a, p. 15, pl. 7, fig. 1; JÖRGENSEN, 1920, p. 82, fig. 76; BÖHM, 1931a, p. 361, et 1931b, p. 31, fig. 28-31; PETERS, 1934, p. 47, pl. 2,

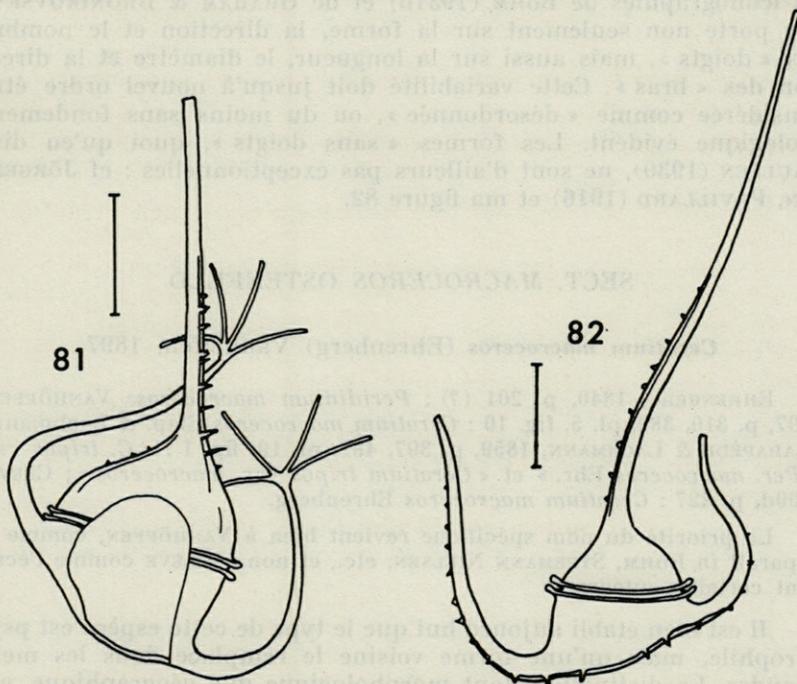


FIG. 81-82 : *Ceratium ranipes* Cleve

fig. 12d-e; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 24, fig. 58, et 1939, p. 13; SCHILLER, 1937, p. 409, fig. 451; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 37, fig. 19i-k, 20, 21a; WOOD, 1954, p. 299, fig. 227; SILVA, 1955, p. 62, pl. 9, fig. 1; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 16, et 1963, p. 498, fig. 26.

= *Ceratium palmatum* (Schröder) Schröder = *C. tripos* f. *palmatum* Schröder. = *C. ranipes* var. *palmatum* (Schröder) Jörgensen

SCHRÖDER, 1901, 1906; KARSTEN, 1907; JÖRGENSEN, 1911, 1920; OKAMURA, 1912; BÖHM, 1931a et b; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; KLEMENT, 1964.

= *C. palmatum* var. *furcellatum* (Lemmermann) Jörgensen = *C. tripos* var. *furcellatum* Lemmermann

LEMMERMANN, 1899; JÖRGENSEN, 1911; BÖHM, 1931b.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar. Centre du canal de Mozambique.

Océan Indien : Espèce assez courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale et sub-tropicale, préférentiellement océanique, et largement répandue dans les trois océans et en Méditerranée. Oligophotique.

La variabilité de cette espèce est considérable (voir entre autres les iconographies de BÖHM (1931b) et de GRAHAM & BRONIKOVSKY; elle porte non seulement sur la forme, la direction et le nombre des « doigts », mais aussi sur la longueur, le diamètre et la direction des « bras ». Cette variabilité doit jusqu'à nouvel ordre être considérée comme « désordonnée », ou du moins sans fondement écologique évident. Les formes « sans doigts », quoi qu'en dise PAULSEN (1930), ne sont d'ailleurs pas exceptionnelles : cf JÖRGENSEN, PAVILLARD (1916) et ma figure 82.

SECT. *MACROCEROS* OSTENFELD

Ceratium macroceros (Ehrenberg) Vanhöffen, 1897

EHRENBERG, 1840, p. 201 (?) : *Peridinium macroceros*; VANHÖFFEN, 1897, p. 310, 382, pl. 5, fig. 10 : *Ceratium macroceros* Clap. & Lachmann; CLARAPÈDE & LACHMANN, 1859, p. 397, 481, pl. 19, fig. 1 : « *C. tripos* var. α *Per. macroceros* Ehr. » et « *Ceratium tripos* var. *macroceros* »; CLEVE, 1900d, p. 227 : *Ceratium macroceros* Ehrenberg.

La priorité du nom spécifique revient bien à VANHÖFFEN, comme il apparaît in BÖHM, STEEMANN NIELSEN, etc., et non à CLEVE comme l'écrivent certains auteurs.

Il est bien établi aujourd'hui que le type de cette espèce est psychrophile, mais qu'une forme voisine le remplace dans les mers chaudes. La distinction, tant morphologique que géographique, est si nette que JÖRGENSEN a fait du substitut thermophile une sous-

espèce et non une variété; il me semble cependant que le second terme convient mieux, et qu'il s'agit ici d'un cas typique de « variabilité thermique » dont nous avons déjà vu maints exemples (voir aussi p. 382). SCHILLER (1937) et HALIM (1960) ont d'ailleurs avant moi effectué cette modification, toutefois sans la justifier, ce qui peut laisser croire à une méprise (chez SCHILLER en effet les désignations infra-spécifiques se trouvent fréquemment interverties).

La variété psychrophile — puisque variété il y a — correspond au type de l'espèce, et doit de ce fait être appelée var. *macroceros* (traitée ici pour mémoire, puisqu'absente de mes récoltes); rappelons que GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944) ont créé, sous la même acception, le terme « subsp. *macroceros* n. subsp. », en partie illégal (cf. p. 383).

Pour la variété thermophile, j'ai proposé (1966) le nom de var. *gallicum* (Kofoid) Sournia.

Quant aux stades de transition, bien qu'ils soient assez rares dans le cas présent, il importe cependant de pouvoir les nommer, ce pour quoi je propose l'expression : *C. macroceros* (Ehr.) Vanh., « *macroceros-gallicum* ».

Pour mémoire :

var. *macroceros*

Fig. 83

= *Ceratium macroceros* (Ehr.) Vanhöffen, *stricto sensu*

OSTENFELD & SCHMIDT, 1901; OKAMURA, 1907, PAULSEN, 1908; JÖRGENSEN, 1911; LEBOUR, 1925 (*via* pl. 35); OSTENFELD, 1931; SCHILLER, 1937; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, WOOD, 1954; KLEMENT, 1964.

= *C. macroceros* var. *hainanense* Nie : NIE, 1936.

Absente de mes récoltes, cette variété l'est peut-être également de l'océan indien : si divers auteurs cependant la signalent (cf. index de WOOD, 1963a, et SILVA, 1956, 1960, TRAVERS, 1965), peu d'entre eux la décrivent ou la figurent, et dans ce dernier cas l'identification est douteuse : BALLANTINE (1961, p. 225, fig. 56) semble avoir vu sous le nom de « *C. macroceros* » la variété *gallicum*. KARSTEN d'autre part (1907, pl. 49, fig. 26, et pl. 51, fig. 11) mentionne « *C. tripos* var. *macroceros* » mais il s'agit du *C. deflexum*. Il est finalement probable que la plupart des références se rapportent à la variété *gallicum* (1); rappelons en ce sens que STEEMANN NIELSEN (1939) signale, pour l'océan indien et le sud-ouest asiatique, cette variété seulement et non le type.

Au reste, la var. *macroceros* est nettement tempérée et subboréale (très rare en Méditerranée : PAULSEN, 1930 ?, et FORTI, 1922). GRAHAM

(1) J'ai moi-même fait figurer par erreur cette variété dans un inventaire préliminaire du plancton de l'île Maurice (SOURNIA, 1965) : il s'agissait là d'une transition entre les deux variétés.

& BRONIKOVSKY ont posé le problème de sa bipolarité : la forme que ces auteurs ont rencontrée dans le Pacifique sud, et celle que PETERS signale dans l'Atlantique sud, sont-elles semblables au type de l'Atlantique nord ?

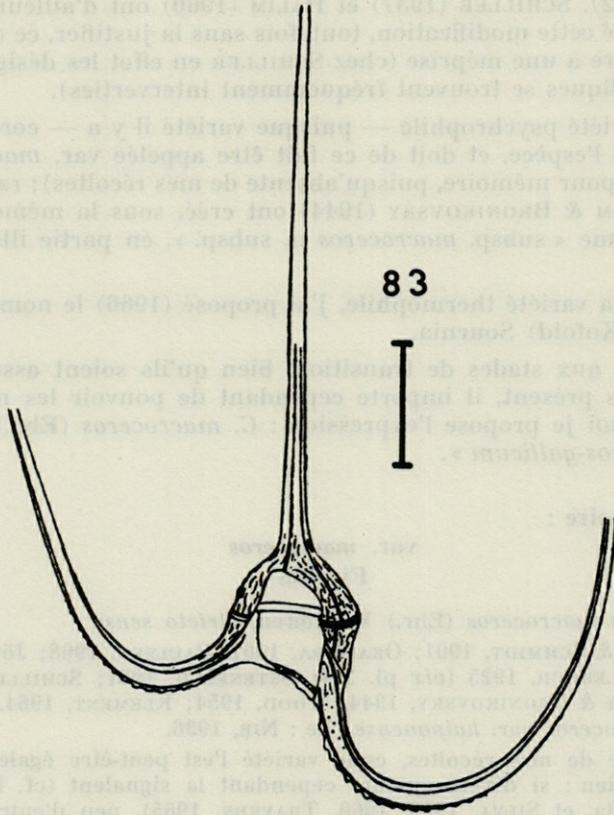


FIG. 83 : *Ceratium macroceros* (Ehr.) Vanh. var. *macroceros*.
In JÖRGENSEN, 1911, fig. 133.

var. *gallicum* (Kofoid) Sournia, 1966

Fig. 84

SCHILLER, 1937, p. 430, fig. 469. Vix RAMPI, 1939, p. 310, fig. 42 : chez ces deux auteurs, sous le nom erroné de « var. *gallicum* (Kofoid) Jörgensen ».

= *C. macroceros* subsp. *gallicum* (Kofoid) Jörgensen

JÖRGENSEN, 1911, 1920; FORTI, 1924; ABÉ, 1927; PAULSEN, 1930; BÖHM, 1931b; STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944;

WOOD, 1954; HALIM, 1963 (« f. *gallicum* (Kof.) Jörg. »).

= *Ceratium gallicum* Kofoid

KOFOID, 1907c, 1908a.

? = *C. macroceros* var. *Karstenii* Abé : ABÉ, 1927.

Diffère du type par les caractères suivants :

Cellule plus petite et plus délicate. Cingulum souvent peu apparent ou imparfaitement développé. Cornes antapicales, à leur origine, très peu divergentes entre elles, la base de la corne gauche étant presque parallèle à l'axe apical. Partie basale de ces deux cornes faisant, avec la partie médiane, un angle très brusque, ce caractère étant plus accentué chez la corne droite pour laquelle cet angle est égal ou inférieur à 90° (chez var. *macroceros* : angle supérieur à 90°). Epines et crêtes très réduites ou absentes.

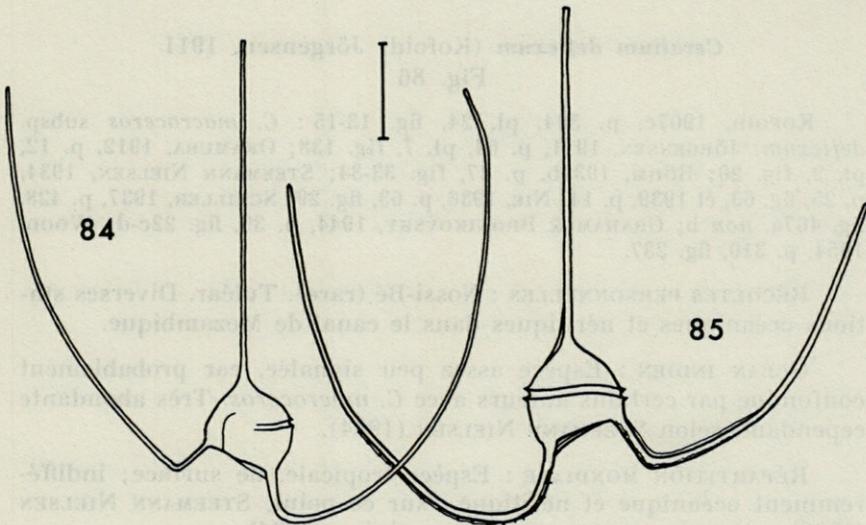


FIG. 84 : *Ceratium macroceros* var. *gallicum* (Kofoid) Sournia. — 85 : *C. macroceros* (Ehr.) Vanh., « *gallicum* > *macroceros* ».

RÉCOLTES PERSONNELLES : Variété rare à Nossi-Bé, où elle est plutôt estivale. Tuléar. Ile Maurice. Au cours de la croisière de l'« Anton Bruun », cette variété était largement représentée du Nord au Sud du canal de Mozambique, tant dans les prélèvements horizontaux que verticaux.

Océan Indien : Variété courante, quoique le plus souvent désignée sous le nom spécifique, et sous réserve de quelques confusions possibles (voir var. *macroceros*).

DISTRIBUTION MONDIALE : Tropicale et sub-tropicale (Méditerranée incluse). Océanique. Répartition verticale uniforme.

Transitions entre les deux variétés précédentes :

Fig. 85

En voici quelques exemples, pour lesquels j'ai proposé plus haut l'expression : *C. macroceros* (Ehr.) Vanh., « *macroceros-gallicum* » :

ABÉ, 1927, fig. 44a-d (*C. macroceros*).

PAULSEN, 1930, fig. 54a-b, *vix c* (*C. macroceros* subsp. *gallicum*).

WANG, 1932, fig. 29 (*C. macroceros*).

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 21f (*C. macroceros*).

***Ceratium deflexum* (Kofoid) Jörgensen, 1911**

Fig. 86

KOFOID, 1907c, p. 304, pl. 24, fig. 13-15 : *C. macroceros* subsp. *deflexum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 64, pl. 7, fig. 138; OKAMURA, 1912, p. 12, pl. 2, fig. 20; BÖHM, 1931b, p. 37, fig. 33-34; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 25, fig. 63, et 1939, p. 14; NIE, 1936, p. 63, fig. 29; SCHILLER, 1937, p. 428, fig. 467a, *non b*; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 39, fig. 22c-d; WOOD, 1954, p. 310, fig. 237.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (rare). Tuléar. Diverses stations océaniques et néritiques dans le canal de Mozambique.

Océan Indien : Espèce assez peu signalée, car probablement confondue par certains auteurs avec *C. macroceros*. Très abondante cependant, selon STEEMANN NIELSEN (1934).

RÉPARTITION MONDIALE : Espèce tropicale, de surface; indifféremment océanique et néritique : sur ce point, STEEMANN NIELSEN (1939) est revenu sur sa première opinion (1934).

C. deflexum est-il confiné à l'Indo-Pacifique ? PETERS (1934), qui fait de cette espèce une forme de *C. massiliense*, l'aurait récoltée dans l'Atlantique. Toutefois, cet auteur ne donnant ni description ni figure, GRAHAM & BRONIKOVSKY pensent qu'il s'agit effectivement de la forme de cette dernière espèce qu'ils décrivent dans leur travail (p. 38, fig. 22 h), mais non du *C. deflexum* lui-même. D'autre part, PAVILLARD (1931, p. 92) aurait observé *C. deflexum* en diverses stations de l'Atlantique tempéré et tropical, mais précise « Détermination un peu douteuse en raison des ressemblances avec *C. macroceros* ou avec *C. carriense* ». Le même auteur (1937) doute pareillement de ses récoltes dans la mer de Monaco. Plus récemment enfin,

TRAVERS (1962) signale cette espèce dans le golfe de Marseille, sans insister sur l'intérêt de cette découverte, et précisant qu'un seul spécimen a été observé.

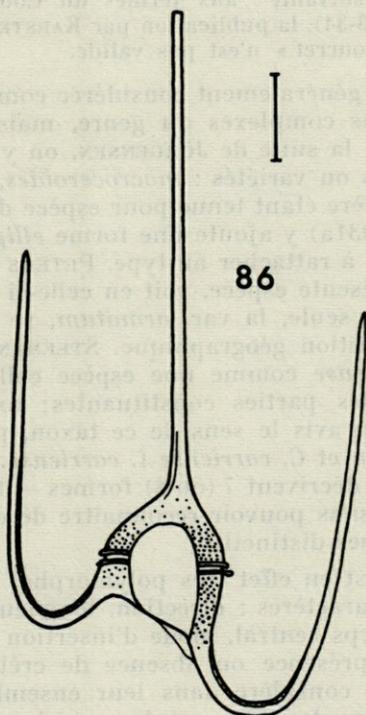


FIG. 86 : *Ceratium deflexum* (Kofoid) Jörg.

A propos de la forme *recurvatum* (Schröder) Jörgensen (= *C. recurvatum* Schröder) que je n'ai pu examiner, il semble préférable de la maintenir au rang de forme plutôt que d'en faire un synonyme de l'espèce comme le voudrait SCHILLER (1937, p. 428, fig. 467 b).

***Ceratium massiliense* (Gourret) Jörgensen, 1911**

GOURRET, 1883, p. 27, pl. 1, fig. 2, *vix* 2a : *C. tripos* var. *massiliense*; KARSTEN, 1905b, p. 145 : *Ceratium massiliense* Gourret; JÖRGENSEN, 1911, p. 66, pl. 7, fig. 140-143, et pl. 8, fig. 144-146 : *Ceratium massiliense* (Gourret).

Le nom de cette espèce pourrait peut-être revenir par priorité au *Ceratium aequatoriale* ou au *C. undulatum* de SCHRÖDER (1906). Cependant, l'épithète *massiliense* ayant été universellement consacrée par

l'usage, il est instamment préférable de la conserver. JÖRGENSEN (1920), qui donne une historique détaillé de ce problème, propose l'expression « *C. massiliense* (Gourret, Karsten) Jörgensen », laquelle est illégale pour la raison principale suivante : aux termes du Code de nomenclature (LANJOUW *et al.*, art. 33-34), la publication par KARSTEN (*loc. cit.*) du nom de « *C. massiliense* Gourret » n'est pas valide.

Cette espèce est généralement considérée comme l'une des plus variables et des plus complexes du genre, mais ce jugement est peut-être excessif. A la suite de JÖRGENSEN, on y reconnaît le plus souvent trois formes ou variétés : *macroceroides*, *armatum* et *protuberans* (cette dernière étant tenue pour espèce distincte par PAULSEN, 1930). BÖHM (1931a) y ajoute une forme *ellipticum* qui est, du moins partiellement, à rattacher au type. PETERS (1934), qui réunit *C. deflexum* à la présente espèce, voit en celle-ci 5 formes qu'il ne décrit pas, dont une seule, la var. *armatum*, se distingue de l'ensemble par sa répartition géographique. STEEMANN NIELSEN (1939) considère *C. massiliense* comme une espèce collective dont il est impossible d'isoler les parties constituantes; toutefois, il élargit excessivement à mon avis le sens de ce taxon, puisqu'il semble y rattacher *C. deflexum* et *C. carriense* f. *carriense*. Enfin, GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944) décrivent 7 (ou 8) formes — tout en en dénombrant 9 au total — sans pouvoir reconnaître de critères biogéographiques ou écologiques distinctifs.

C. massiliense est en effet très polymorphe, la variabilité portant ici sur divers caractères : direction, longueur et diamètre des cornes, forme du corps central, mode d'insertion et divergence des cornes antapicales, présence ou absence de crêtes et d'épines. A titre d'hypothèse, je considère dans leur ensemble ces variations comme réparties entre deux cas extrêmes (voir p. 382) : la variété thermophile est ici représentée par la var. *macroceroides*, c'est-à-dire le type de l'espèce; ce nom illégal doit être remplacé par celui de var. *massiliense*. La variété psychrophile correspond à la var. *protuberans*, ou peut-être à la var. *armatum*, ramenée au rang de forme par JÖRGENSEN (1920), et qui demeure mal connue. (N'ayant pas observé personnellement cette dernière forme, je la traite ici pour mémoire).

var. *massiliense*

= *C. massiliense* var. α *macroceroides* (Karsten) Jörgensen = « f. *macroceroides* » *in plur. auct.*

KARSTEN, 1905b (*C. tripos macroceroides*); JÖRGENSEN, 1920; BÖHM, 1931a et b; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954; HALIM, 1963.

= *Ceratium massiliense* (Gourret) Jörgensen, *stricto sensu*

JÖRGENSEN, 1911; MANGIN, 1912; FORTI, 1924; ABÉ, 1927, PAULSEN, 1930; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944; HALIM, 1960; MARGALEF, 1961a; KLEMENT, 1964.

= *C. massiliense f. ellipticum* Böhm, *pro parte*
BÖHM, 1931a (fig. 17a-b, *vix* 18a, *non* 18b).

RÉCOLTES PERSONNELLES : L'une des formes les plus courantes du genre. A Nossi-Bé, très fréquente, et quasi pérennante. Tuléar. Ile Maurice. Au cours de la croisière de l'« *Anton Bruun* », rencontrée dans tout le canal de Mozambique, quoique plus rarement dans le Sud, en milieu océanique et néritique, et tant dans les prélèvements horizontaux que verticaux.

Océan Indien : Cette variété y est très courante, sous réserve de confusions possibles avec la suivante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Largement répandue dans les mers tempérées et tropicales; toutefois le maximum d'abondance se situe. selon JÖRGENSEN (1911) et STEEMANN NIELSEN (1934) sous les latitudes purement tropicales. Indifféremment océanique et néritique. Répartition verticale : selon STEEMANN NIELSEN, « résolument » oligophotique; selon GRAHAM & BRONIKOVSKY, moins nettement; enfin, d'après mes propres observations, eurybathe.

var. *protuberans* (Karsten) Jörgensen, 1911

KARSTEN, 1905b, p. 145, pl. 22, fig. 27 : *C. tripos protuberans*; JÖRGENSEN, 1911, p. 67, pl. 7, fig. 143, et pl. 8, fig. 144-145, et 1920, p. 86, fig. 79; FORTI, 1922, p. 66, pl. 4, fig. 53; *vix* DANGEARD, 1927, p. 379, fig. 43b; BÖHM, 1931a, p. 362; *non* GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 38, fig. 22i.

Sous le nom erroné de « *f. protuberans* (Karsten) Jörgensen » : SCHILLER, 1937, p. 424, fig. 463c-d; RAMPI, 1939, p. 310, fig. 40; WOOD, 1954, p. 308, fig. 235c; HALIM, 1963, p. 499, fig. 29.

= *Ceratium protuberans* (Karsten) Paulsen
PAULSEN, 1930; PAVILLARD, 1937.

Caractères distinctifs de la variété précédente (d'après JÖRGENSEN, 1911) :

Cellules plus petites et plus robustes; corne antapicale gauche ne dépassant pas, ou dépassant à peine, à son origine, le prolongement du contour postérieur du corps; ce dernier, légèrement concave, surtout en vue ventrale; corne apicale souvent légèrement fléchie, et pourvue de crêtes longitudinales; cornes robustes à leur origine et s'effilant vers leur extrémité; dents plus ou moins développées sur la courbure postérieure des cornes antapicales.

PAULSEN donne comme caractère distinctif essentiel : contour général du corps central plus arrondi que chez le type; mais ce critère n'est pas toujours décisif.

La présente diagnose exclut celle de GRAHAM & BRONIKOVSKY (*loc. cit.*).

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (très rare). Tuléar. Sud du canal de Mozambique.

Océan Indien : Cette variété semble n'y avoir été signalée que par JÖRGENSEN (1911), du moins comme telle : elle a pu être par ailleurs reportée sous le nom de spécifique.

DISTRIBUTION MONDIALE : Selon JÖRGENSEN (1911) : même distribution que le type, mais plus sporadique. Postérieurement, selon le même auteur (1920) : moins tropicale que le type. Selon STEEMANN NIELSEN (1934) : distribution plutôt tempérée, qui représenterait l'évolution du *C. massiliense* sous les latitudes moyennes.

Transitions entre les deux variétés précédentes ?

Il n'apparaît pas évident que les deux variétés *massiliense* et *protuberans* soient réunies par une suite continue de transitions. Dans mes récoltes, la distinction entre les deux types était toujours aisée.

Il serait hasardeux de nommer stades de transition les quelques cas difficilement identifiables rencontrés dans la bibliographie (cf. GRAHAM & BRONIKOVSKY). La question reste donc posée.

Pour mémoire :

f. *armatum* (Karsten) Jörgensen, 1920 Fig. 87-88

KARSTEN, 1905a, p. 132, pl. 19, fig. 8 : *C. tripos macroceros* f. *armatum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 67, pl. 8, fig. 146 ; « var. *armatum* (Karsten) », et 1920, p. 86; FORTI, 1924, p. 66, pl. 4, fig. 52; SCHILLER, 1937, p. 424, fig. 463b.

? PETERS, 1934, p. 50, pl. 3, fig. 16a; ? RAMPI, 1939, p. 310, fig. 32; ? GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 38, fig. 221; ? WOOD, 1954, p. 308, fig. 235b.

Diffère de la var. *protuberans*, selon JÖRGENSEN (1911) par les caractères suivants : cellule plus robuste; cornes plus courtes; crêtes épineuses très développées.

Cette forme, que je n'ai pas récoltée, ne paraît avoir été signalée dans l'Océan indien que par KARSTEN (1907), sous le nom de *C. tripos* var. *cristatum* Karsten, au Sud des îles St Paul et Amsterdam, et tout récemment par TRAVERS (1965) à Tuléar. Sa distribution géographique, pour le reste du globe, serait nettement psychrophile selon les auteurs cités ci-dessus, sauf pour GRAHAM & BRONIKOVSKY

qui réservent leur opinion à ce sujet. Toutefois la diagnose de cette forme est incertaine : telle que représentée par JÖRGENSEN (dont la figure est reproduite *in* SCHILLER) et par FORTI, elle semble bien distincte des deux variétés précédentes, et peu éloignée de *C. horridum* var. *horridum*. Les autres auteurs mentionnés la voient diffé-

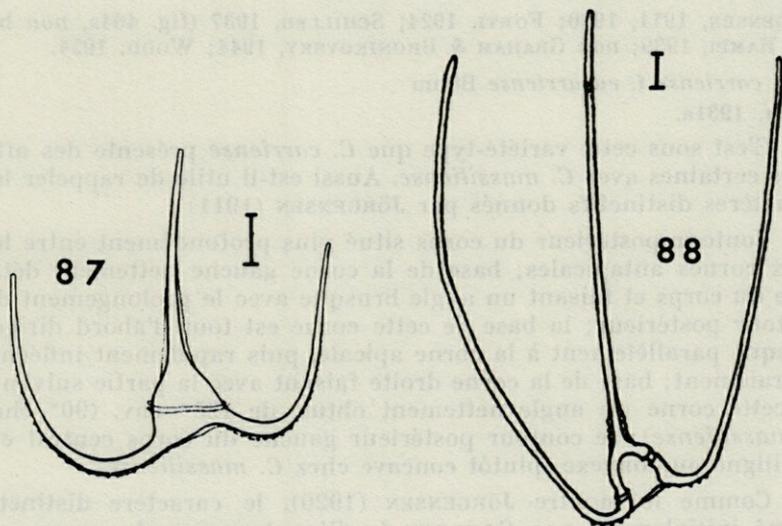


FIG. 87-88 : *Ceratium massiliense* f. *armatum* (Karsten) Jörg. ? — 87 : *in* PETERS, 1934, pl. 3, fig. 16a. — 88 : *in* RAMPI, 1939, fig. 32.

remment (cf. fig. 87-88). Cette divergence mise à part, il reste à décider s'il s'agit là d'une forme secondaire de la var. *protuberans*, ou bien d'une variété propre de l'espèce, dont elle serait le terme psychrophile extrême.

Ceratium carriense Gourret, 1883

GOURRET, 1883, p. 38, pl. 4, fig. 57.

Je maintiens cette espèce distincte de *C. massiliense*. En effet, bien que les deux espèces soient étroitement affines, elles diffèrent cependant assez clairement l'une de l'autre par les caractères définis par JÖRGENSEN (voir ci-dessous). Cependant, cette distinction paraît douteuse à de nombreux auteurs, bien qu'aucun n'eût procédé effectivement au rapprochement; le plus avancé dans cette voie est STEEMANN NIELSEN (1934), qui a observé que *C. massiliense* se développe, en milieu néritique, sous une forme très proche du type de *C. carriense*. Le même auteur semble postérieurement (1939) inclure ce type à « *C. massiliense* (Gourret) Jörg., *sensu lato* ».

D'autre part, la variabilité de cette espèce semble tenir à la présence de deux variétés, que je distingue comme suit :

var. *carriense*

= *Ceratium carriense* Gourret, *stricto sensu*

JÖRGENSEN, 1911, 1920; FORTI, 1924; SCHILLER, 1937 (fig. 464a, *non* b);
RAMPI, 1939; *non* GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944; WOOD, 1954.

= *C. carriense* f. *eucarriense* Böhm

BÖHM, 1931a.

C'est sous cette variété-type que *C. carriense* présente des affinités certaines avec *C. massiliense*. Aussi est-il utile de rappeler les caractères distinctifs donnés par JÖRGENSEN (1911) :

Contour postérieur du corps situé plus profondément entre les deux cornes antapicales; base de la corne gauche nettement détachée du corps et faisant un angle brusque avec le prolongement du contour postérieur; la base de cette corne est tout d'abord dirigée presque parallèlement à la corne apicale, puis rapidement infléchie latéralement; base de la corne droite faisant avec la partie suivante de cette corne un angle nettement obtus, de 135° env. (90° chez *C. massiliense*); le contour postérieur gauche du corps central est rectiligne ou convexe (plutôt concave chez *C. massiliense*).

Comme le montre JÖRGENSEN (1920), le caractère distinctif donné initialement par GOURRET (« sillon transversal concave en bas ») ne peut être conservé, car il provient vraisemblablement de la confusion, fréquente chez GOURRET, des faces ventrale et dorsale.

A cette variété doit être rattaché en partie (JÖRGENSEN, 1911; SCHILLER, 1937; *non al.*) le *Ceratium leptosomum* Jörg. voir p. 479).

var. *volans* (Cleve) Jörgensen, 1911

CLEVE, 1900a, p. 15, *vix* pl. 7, fig. 4 : *C. (tripos* var. ?) *volans*; JÖRGENSEN, 1911, p. 70, pl. 8, fig. 148-149, et 1920, p. 90, fig. 82; PAVILLARD, 1916, p. 17, pl. 1, fig. 4, 1923, p. 918, fig. C (f. *parallelum*) et 1931, p. 89; FORTI, 1922, p. 69, pl. 4, fig. 55; PAULSEN, 1930, p. 90, fig. 57; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 26, *non* fig. 64; *non* SILVA, 1955, p. 66, pl. 9, fig. 5-8.

Sous le nom erroné de « f. *volans* (Cleve) Jörgensen » :

SCHILLER, 1937, p. 426, fig. 465; RAMPI, 1939, p. 310, fig. 37; *non* Wood, 1954, p. 309, fig. 236a.

= *Ceratium volans* Cleve, *pro parte*

CLEVE, 1900a; *non* OSTENFELD & SCHMIDT, 1901; *nec* PAVILLARD, 1905; *nec* OKAMURA, 1907.

Diffère du type par les caractères suivants : aspect général plus ténu. Cornes très longues et très fines. Antapicales infléchies perpendiculairement vers l'avant.

Transitions entre les deux variétés précédentes :

La bibliographie présente divers cas de transitions que je propose de désigner ainsi : *C. carriense* Gourret, « *carriense-volans* » :

= *Ceratium carriense* Gourret, *pro parte*

SCHILLER, 1937, fig. 466b.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 22a.

= *C. carriense* var. *volans* (Cleve) Jörgensen, *pro parte*

STEEMANN NIELSEN, 1934, fig. 64.

SILVA, 1955, pl. 9, fig. 8.

HALIM, 1960, pl. 5, fig. 11.

= *C. massiliense* f. *ellipticum* Böhm, *pro parte*

BÖHM, 1931a, fig. 18a.

= « *C. volans* Cleve forma » in SCHRÖDER, 1906, fig. 34.

= *Ceratium elegans* Schröder, in SCHRÖDER, 1906, fig. 36.

= *Ceratium ceylanicum* Schröder = *C. carriense* var. *volans* f. *ceylanicum* (Schröder) Jörgensen

SCHRÖDER, 1906; JÖRGENSEN, 1911; OKAMURA, 1912; PAVILLARD, 1931; ? SCHILLER, 1937; WOOD, 1954 (? fig. 236b).

= ? *Ceratium Hundhausenii* Schröder = *C. carriense* f. *Hundhausenii* (Schröder) Wood

SCHRÖDER, 1906; OKAMURA, 1912; *non* PAVILLARD, 1931; WOOD, 1954.

POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS :

RÉCOLTES PERSONNELLES : Cette espèce est étonnamment rare dans mes prélèvements : exceptionnelle à Nossi-Bé; très rare à Tuléar et à l'île Maurice; sporadique dans le centre et le Nord du canal de Mozambique. Aucune discrimination écologique n'a pu être établie entre les deux variétés; on a seulement noté que la var. *volans* dominait.

Océan Indien : Espèce courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale et sub-tropicale, océanique, largement répandue dans les trois océans et en Méditerranée. Répartition verticale incertaine : hypothétiquement oligophotique pour STEEMANN NIELSEN, plutôt euphotique pour GRAHAM & BRONIKOVSKY.

Il est possible que la var. *volans* possède une distribution plus nettement tropicale que la variété-type : c'est du moins ce qui ressort clairement des observations de PETERS (1934).

Ceratium trichoceros (Ehrenberg) Kofoid, 1908

Fig. 89

EHRENBERG, 1873, p. 3, pl. 1, fig. 1 : *Peridinium trichoceros*; KOFOID, 1908a, p. 361, fig. 16-19 : « *Ceratium trichoceros* », et 1908b, p. 388 : « *Ceratium trichoceros* (Ehrenberg) »; JÖRGENSEN, 1911, p. 75, pl. 9, fig. 159, et 1920, p. 95, fig. 85; ABÉ, 1927, p. 441, fig. 49; WANG & NIE, 1932, p. 303, fig. 15; PETERS, 1934, p. 51, pl. 1, 4, fig. 3a-c, 17a; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 27, fig. 68, et 1939, p. 15; SCHILLER, 1937, p. 430, *non* fig. 470, *nec* var. *contrarium*; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 40, fig. 22b; SILVA, 1949, p. 361, pl. 7, fig. 4; WOOD, 1954, p. 311, fig. 239a, b (b : sous le nom erroné de *C. macroceros* var. *contrarium*); HALIM, 1960, pl. 5, fig. 18, et 1963, p. 499, fig. 31; DAVIS & STEIDINGER, 1966.

A propos de la variété *contrarium*, voir ci-dessous : *Ceratium contrarium*.

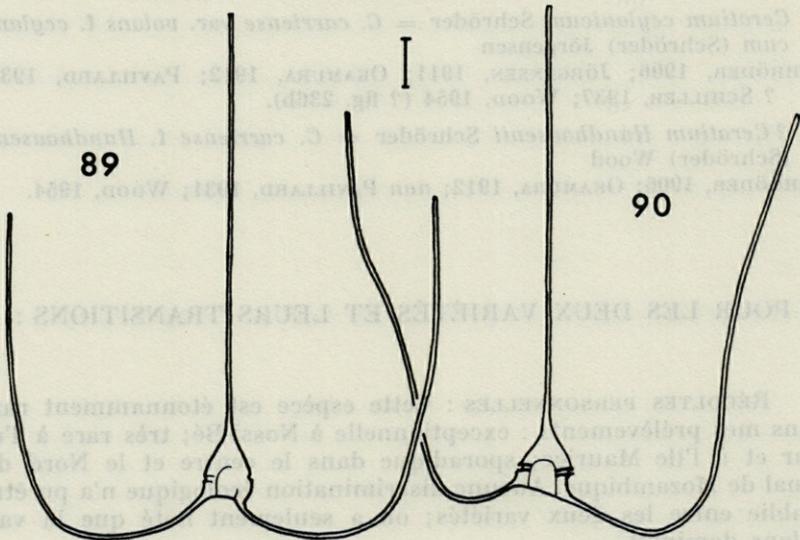


FIG. 89 : *Ceratium trichoceros* (Ehr.) Kofoid. — 90 : *C. contrarium* (Gourret) Pav.

RÉCOLTES PERSONNELLES : L'une des espèces les plus courantes du genre : Nossi-Bé (espèce pérennante, souvent abondante). Tuléar. Ile Maurice. Présente à toutes ou presque toutes les stations de l'« *Anton Bruun* » dans le canal de Mozambique, en quantités plus importantes dans les prélèvements superficiels.

Océan Indien : Espèce courante, ou très courante (STEEMANN NIELSEN, 1939).

RÉPARTITION MONDIALE : Espèce tropicale sténotherme, commune dans les trois océans. JÖRGENSEN (1920) la donnait comme assez rare en Méditerranée, mais ceci semble inexact : *C. trichoceros* est pérennant et abondant dans le golfe de Marseille (TRAVERS, 1962). Ce *Ceratum* est indifféremment océanique et néritique; sa distribution verticale est controversée.

La longueur des cornes est particulièrement variable (cf. KOFOID, 1908a et PETERS, 1934).

Ceratum contrarium (Gourret) Pavillard, 1905

Fig. 90

PAVILLARD, 1905, p. 53, pl. 2, fig. 1, 1907, p. 229, 1931, p. 89, pl. 3, fig. 3, et 1937, p. 9; JÖRGENSEN, 1920, p. 93, fig. 84; PAULSEN, 1930, p. 90, fig. 58; PETERS, 1934, p. 50, pl. 2, fig. 10c; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 77, fig. 67, et 1939, p. 15; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 40, fig. 22e, 24a, b; SILVA, 1949, p. 361, pl. 9, fig. 12; MARGALEF, 1957, p. 47, fig. 3f; HALIM, 1963, p. 499, fig. 30.

= *Ceratum inflexum* (Gourret) Kofoid.

JÖRGENSEN, 1911; SCHRÖDER, 1911; OKAMURA, 1912; PAVILLARD, 1916; ABÉ, 1927 (fig. douteuses).

= *Ceratum trichoceros* var. *contrarium* (Gourret) Schiller.

SCHILLER, 1937; WOOD, 1954 (fig. 239c, non b).

SCHILLER (1937) suivi par WOOD (1954, non 1963a) fait de cette espèce une variété de *C. trichoceros*. Les caractères distinctifs du *C. contrarium* sont assez manifestes pour s'opposer à ce rapprochement :

Corps central plus volumineux. Contour gauche de l'hypothèque plus oblique, légèrement concave. Epithèque plus large que haute (chez *C. trichoceros* : plus haute que large). Cingulum normalement développé. Base de la corne antapicale gauche presque en continuité avec le contour postérieur de l'hypothèque. Corne gauche, à son origine, non infléchie, mais régulièrement courbée. Corne droite courbée à peu de distance de son insertion : cette distance est inférieure ou égale au diamètre cingulaire (chez *C. trichoceros* : distance environ égale au double du diamètre). Courbures majeures des cornes antapicales non symétriques : celle de la corne droite légèrement plus rapide, et nettement plus antérieure.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (beaucoup plus rare que *C. trichoceros*). Tuléar. Ile Maurice. Diverses stations océaniques de la croisière de l' « Anton Bruun ».

Océan Indien : Espèce très courante.

RÉPARTITION MONDIALE : Espèce tropicale ou sub-tropicale, très commune dans les trois océans et en Méditerranée. Nettement océanique, selon STEEMANN NIELSEN du moins et mes observations personnelles; euphotique. *C. contrarium* diffère donc de l'espèce précédente non seulement par sa morphologie, mais aussi, comme l'a montré STEEMANN NIELSEN (1939), par sa distribution et sa biologie.

Pour mémoire :

F. claviceps (Schröder) Jörgensen

Absente de mes prélèvements. Cf. JÖRGENSEN, 1920; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944; WOOD, 1954 (fig. 239d, *non c*); HALIM, 1960.

Ceratium horridum (Cleve) Gran, 1902

CLEVE, 1897, p. 302, fig. 4 : *C. tripos* var. *horridum*; GRAN, 1902, p. 54, 193 : « *C. (macroceros* subsp.) *horridum* Cl. » et « *C. horridum* Cl., s. dilat. »; JÖRGENSEN, 1920, p. 96, fig. 86-92.

Incl. *Ceratium tenue* Ostenfeld & Schmidt.

C. intermedium (Jörgensen) Jörgensen.

C. tenuissimum, *C. inclinatum*, *C. claviger*, et *C. molle* Kofoid.

C. batavum Paulsen.

C. denticulatum (Jörgensen) Paulsen.

C. buceros Zacharias, emend. Böhm in Schiller.

Non *C. leptosomum* Jörgensen, et syn.

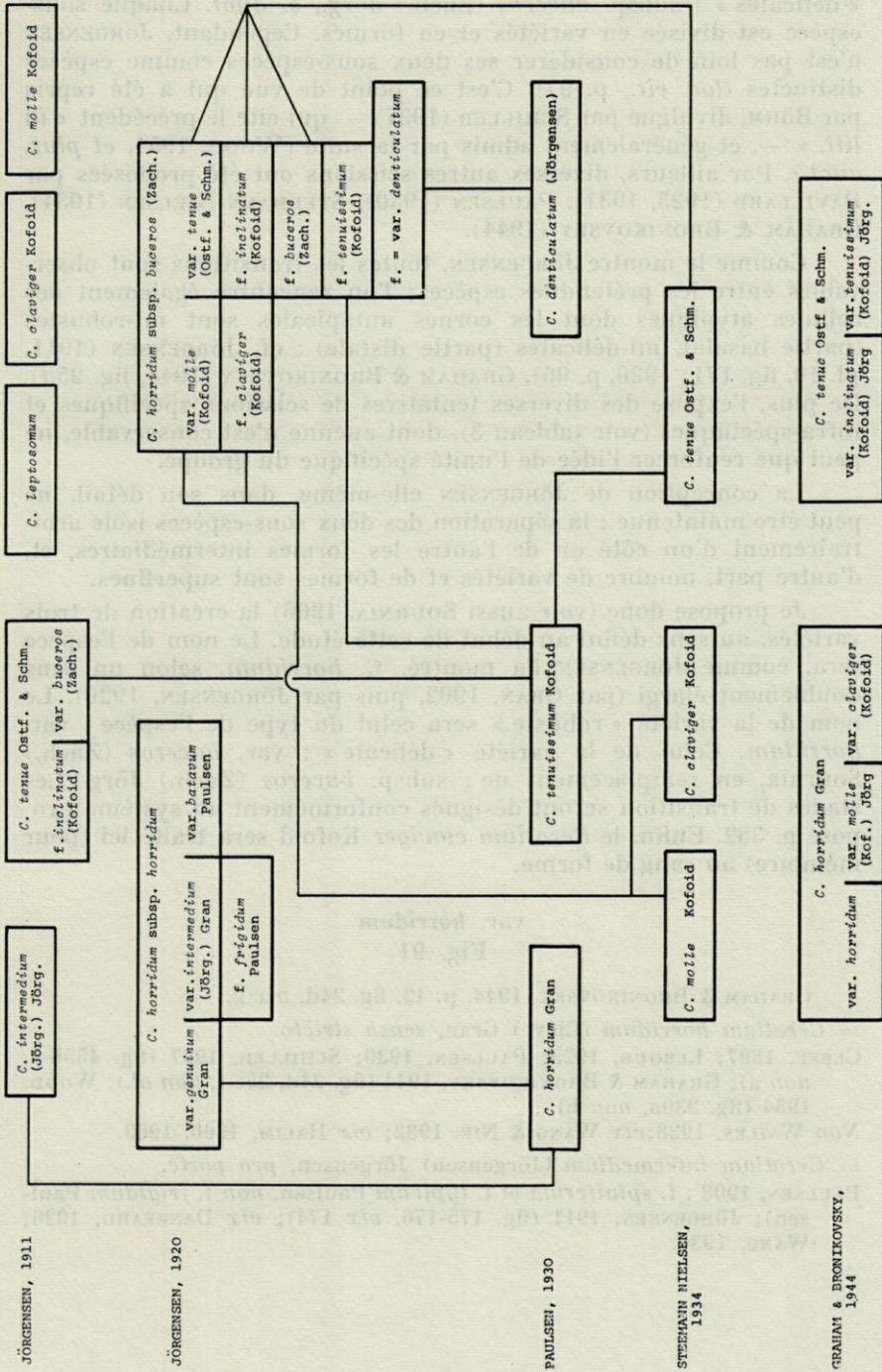
Une des innovations majeures du travail de JÖRGENSEN (1920) réside en la fusion, sous le nom spécifique commun « *C. horridum* Gran s. dilat. » de tout un groupe d'espèces considérées jusqu'alors comme distinctes, et qui pour la plupart avaient été précédemment traitées comme telles par JÖRGENSEN lui-même (1911). Notons qu'un tel esprit de synthèse est peu courant dans l'œuvre de cet éminent auteur, plutôt porté à multiplier les formes et les variétés qu'à réunir les espèces voisines. Cette initiative n'a pas été suivie par la suite, mais je pense devoir la reprendre aujourd'hui.

Le tableau 3 reproduit la « généalogie bibliographique » de *C. horridum* et des espèces affines, de JÖRGENSEN « à nos jours », et peut-être résumé comme suit :

En 1920, JÖRGENSEN considère une espèce unique, mais divise celle-ci en deux sous-espèces : l'une, septentrionale, comprenant principalement des formes « robustes » : subsp. *α horridum* (Gran)

TABLEAU III

« Généalogie bibliographique » du *Ceratium horridum* (voir p. 476)
 Dans les cas d'innovations nomenclaturales, le nom de l'auteur du taxon
 est celui qui figure dans la colonne gauche.



Jörg.; l'autre, méridionale comprenant principalement des formes « délicates » : subsp. *buceros* (Zach.) Jörg., s. *dilat.* Chaque sous-espèce est divisée en variétés et en formes. Cependant, JÖRGENSEN n'est pas loin de considérer ses deux sous-espèces comme espèces distinctes (*loc. cit.*, p. 97). C'est ce point de vue qui a été repris par BÖHM, divulgué par SCHILLER (1937) — qui cite le précédent « *in litt.* » —, et généralement admis par la suite (WOOD, 1954, *et plur. auct.*). Par ailleurs, diverses autres scissions ont été proposées par PAVILLARD (1923, 1931), PAULSEN (1930), STEEMANN NIELSEN (1934), GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944).

Comme le montre JÖRGENSEN, toutes les transitions sont observables entre les prétendues espèces; l'on rencontre également des cellules atypiques dont les cornes antapicales sont mi-robustes (partie basale), mi-déliques (partie distale) : cf. JÖRGENSEN (1911, pl. 10, fig. 171; 1920, p. 96), GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944, fig. 25d). De plus, l'exposé des diverses tentatives de scissions spécifiques et infra-spécifiques (voir tableau 3), dont aucune n'est conservable, ne peut que renforcer l'idée de l'unité spécifique du groupe.

La conception de JÖRGENSEN elle-même, dans son détail, ne peut être maintenue : la séparation des deux sous-espèces isole arbitrairement d'un côté ou de l'autre les formes intermédiaires, et, d'autre part, nombre de variétés et de formes sont superflues.

Je propose donc (voir aussi SOURNIA, 1966) la création de trois variétés, au sens défini au début de cette étude. Le nom de l'espèce sera, comme JÖRGENSEN l'a montré, *C. horridum*, selon un sens doublement élargi (par GRAN, 1902, puis par JÖRGENSEN, 1920). Le nom de la variété « robuste » sera celui du type de l'espèce : var. *horridum*. Celui de la variété « délicate » : var. *buceros* (Zach.) Sournia, en remplacement de : subsp. *buceros* (Zach.) Jörg. Les stades de transition seront désignés conformément au système proposé p. 382. Enfin, le *Ceratium claviger* Kofoid sera traité ici (pour mémoire) au rang de forme.

var. *horridum*

Fig. 91

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 42, fig. 24d, *vix g.*

= *Ceratium horridum* (Cleve) Gran, *sensu stricto.*

CLEVE, 1897; LEBOUR, 1925; PAULSEN, 1930; SCHILLER, 1937 (fig. 455b-c, *non a*); GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 24d, 25e-f, *non al.*); WOOD, 1954 (fig. 230a, *non b*).

Non WAILES, 1928; *vix* WANG & NIE, 1932; *vix* HALIM, 1960, 1963.

= *Ceratium intermedium* (Jörgensen) Jörgensen, *pro parte.*

PAULSEN, 1908 : f. *spiniferum* et f. *typicum* Paulsen, *non f. frigidum* Paulsen); JÖRGENSEN, 1911 (fig. 175-176, *vix* 174); *vix* DANGEARD, 1926; WANG, 1936.

= *C. horridum* var. *genuinum* Gran.

GRAN, 1902; JÖRGENSEN, 1920.

= *C. buceros* f. *tenuis* (Ostf. & Schmidt) Schiller, *pro parte*.

SCHILLER, 1937 (fig. 456a, *non al.*); BÖHM, 1931a; *non al.*

Cellules robustes. Cornes relativement épaisses par rapport à leur longueur. Diamètre cingulaire : 40-70 μ . Corne apicale rectiligne; cornes antapicales parallèles ou légèrement divergentes, jamais flexueuses. Crêtes et épines fréquentes.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar (très rare).

Océan Indien : Très rare ou inconnue (références incertaines).

DISTRIBUTION MONDIALE : cette variété psychrophile est en fait, sauf confusions, très tolérante à l'égard de la température, et peut être rencontrée sous les latitudes tempérées et sub-tropicales. Signalements pour mémoire la parenté de cette variété avec *C. arcticum* et *C. longipes* (espèces toutes deux absentes de mes récoltes).

var. *buceros* (Zacharias) Sournia, 1966

Fig. 95

= *C. horridum* subsp. *buceros* (Zacharias) Jörgensen, *pro parte*.

JÖRGENSEN, 1920, fig. 87-91, *non al.* : à l'exclusion de var. *molle*.

= *Ceratium buceros* Zacharias, in ZACHARIAS, 1906, p. 551, *vix* fig. 15.

= *Ceratium inclinatum* Kofoid = *C. tenue* f. *inclinatum* (Kofoid) Jörgensen = *C. horridum* subsp. *buceros* var. *tenuis* f. *inclinatum* (Kofoid) Jörgensen = *C. buceros* f. *inclinatum* (Kofoid) Schiller = *C. tenue* var. *inclinatum* (Kofoid) Graham & Bronikovsky.

KOFOID, 1907c; JÖRGENSEN, 1911, 1920; SCHILLER, 1937; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944; WOOD, 1954; HALIM, 1960.

= *Ceratium tenuissimum* Kofoid = *C. horridum* subsp. *buceros* var. *tenuis* f. *tenuissimum* (Kofoid) Jörgensen = *C. buceros* f. *tenuissimum* (Kofoid) Schiller = *C. tenue* var. *tenuissimum* (Kofoid) Graham & Bronikovsky.

KOFOID, 1907c; JÖRGENSEN, 1920; PAULSEN, 1930; SCHILLER, 1937; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944; WOOD, 1954; HALIM, 1963.

= *pro parte* : *Ceratium tenue* Ostfeld & Schmidt = *C. horridum* subsp. *buceros* var. *tenuis* (Ostf. & Schmidt) Jörgensen = *C. buceros* f. *tenuis* (Ostf. & Schmidt) Schiller = *C. horridum* subsp. *tenuis* (Ostf. & Schmidt) Dangeard.

Non OSTENFELD & SCHMIDT, 1901; *nec* JÖRGENSEN, 1911; *vix* OKAMURA, 1912; MANGIN, 1912 (fig. 11, *pro parte*); *vix* PAVILLARD, 1916; *non* DANGEARD, 1927; STEEMANN NIELSEN, 1934; *non* SCHILLER, 1937; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944; HALIM, 1960, 1963.

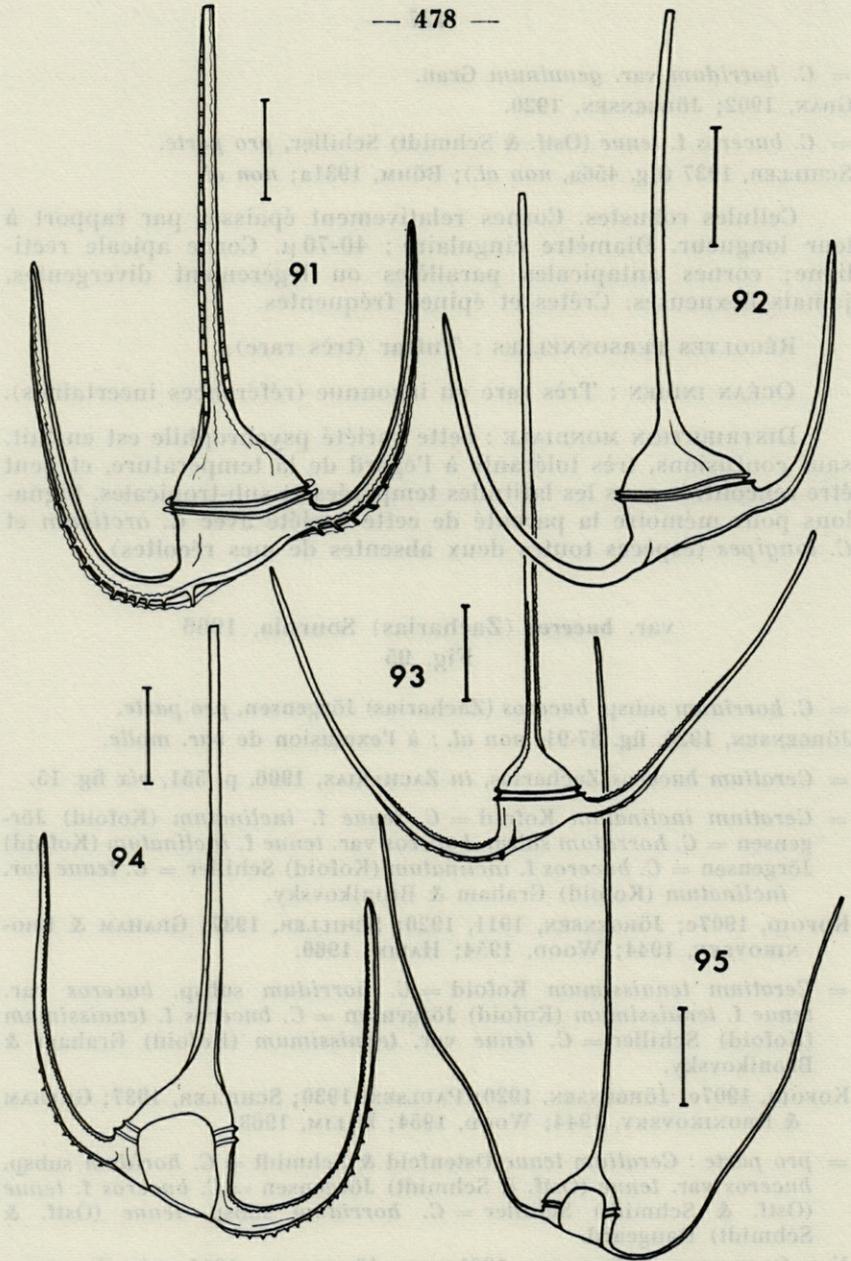


FIG. 91 : *Ceratium horridum* (Cl.) Gran var. *horridum*. — 92 : *C. horridum* (Cl.) Gran, « *horridum - buceros* ». — 93 : *C. horridum* (Cl.) Gran, « *buceros* > *horridum* ». — 94 : *C. horridum* (Cl.) Gran, « *horridum* > *buceros* ». — 95 : *C. horridum* var. *buceros* (Zach.) Sournia.

= *pro parte* : *Ceratium leptosomum* Jörgensen = *C. buceros* f. *leptosomum* (Jörgensen) Schiller.

DANGEARD, 1927; RAMPI, 1942; WOOD, 1954. Non JÖRGENSEN, 1911, nec SCHILLER, 1937 : voir à ce sujet *C. carriense*, p. 470.

= *Ceratium horridum* Gran, *pro parte*.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 25 g, non al.). *Nec al.*

Non *Ceratium molle* Kofoid. (Voir : transitions).

Nec Ceratium denticulatum (Jörgensen) Paulsen. (Voir : transitions).

Cellules délicates. Corne apicale plus ou moins infléchie. Cornes antapicales fines, largement ouvertes, de direction variable, souvent plus ou moins flexueuses. Diamètre cingulaire : 30 - 50 μ . Pas de crêtes lamellaires. Epines présentes ou non sur le bord postérieur des cornes antapicales.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé et île Maurice (très rare). Cette variété était par contre très abondante en domaine océanique, dans le centre et le Nord du canal de Mozambique, et là, seulement dans les prélèvements verticaux.

Océan Indien : Cette variété y est assez courante, mais sa répartition est difficile à distinguer de celle des stades de transition.

DISTRIBUTION MONDIALE : Tropicale et sub-tropicale (Méditerranée incluse). Oligophotique.

Transitions entre les deux variétés précédentes :

Fig. 92-94, et Pl. III, fig. 12

Elles sont très fréquentes, tant dans mes récoltes (en milieu océanique principalement) que dans la bibliographie. Elles représentent dans leur ensemble un groupe cosmopolite, et dont la répartition verticale est plutôt oligophotique. Ce sont, *pro parte*, les taxons suivants :

— *Ceratium horridum* Gran.

— *C. tenue* Ostf. & Schmidt, et ses synonymes (ceux-ci énumérés plus haut).

— *C. molle* Kofoid = *C. horridum* subsp. *buceros* var. *molle* (Kofoid) Jörgensen = *C. buceros* f. *molle* (Kofoid) Schiller.

— *C. denticulatum* (Jörgensen) Paulsen = *C. horridum* subsp. *buceros* var. (f.) *denticulatum* Jörgensen = *C. buceros* f. *denticulatum* (Jörgensen) Schiller.

— *C. intermedium* (Jörgensen) Jörgensen = *C. horridum* subsp. *horridum* var. *intermedium* (Jörgensen) Gran.

— *C. batavum* Paulsen = *C. intermedium* f. *batavum* (Paulsen) Jörgensen = *C. horridum* subsp. *horridum* var. *batavum* (Paulsen) Jörgensen.

En voici quelques exemples, empruntés à l'iconographie mondiale, ainsi qu'à mes propres observations :

C. horridum (Cl.) Gran, « *horridum* — *buceros* »

JÖRGENSEN, 1911, pl. 10, fig. 171, 172, 174, 177, et 1920, fig. 91.

PAULSEN, 1908, fig. 113, 114, et 1930, fig. 61.

SCHILLER, 1937, fig. 456b.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 24 g-i, 25 a, c-d.

Et dans le présent travail : fig. 92.

C. horridum (Cl.) Gran, « *horridum* > *buceros* »

JÖRGENSEN, 1911, pl. 9, fig. 169, 170, et 1920, fig. 87.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 25 b.

Et dans le présent travail : fig. 94, et pl. III, fig. 12.

C. horridum (Cl.) Gran, « *buceros* > *horridum* »

JÖRGENSEN, 1911, pl. 9, fig. 163, 165.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 24 c, e, f.

Et dans le présent travail : fig. 93.

Pour mémoire :

C. horridum f. *claviger* (Kofoid) nov. comb.

= *Ceratium claviger* Kofoid.

KOFOID, 1907 d, p. 170, pl. 4, fig. 27; JÖRGENSEN, 1911 (fig. 168, non 169).
non PAVILLARD, 1916; STEEMANN NIELSEN, 1934.

= *C. horridum* subsp. *buceros* var. *molle* f. *claviger* (Kofoid) Jörgensen.
JÖRGENSEN, 1920.

= *C. buceros* f. *claviger* (Kofoid) Schiller.

SCHILLER, 1937; RAMPI, 1942; SILVA, 1955; non HALIM, 1960.

= *C. horridum* var. *claviger* (Kofoid) Graham & Bronikovsky.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

Cornes antapicales claviformes à leurs extrémités.

Cette forme affecte principalement les stades de transition entre les deux variétés.

Ceratium vultur Cleve, 1900

CLEVE, 1900a, p. 15, pl. 7, fig. 5 : *Ceratium (tripos* var. ?) *vultur*.

Incl. *C. sumatranum* (Karsten) Jörgensen.

Non *C. Pavillardii* Jörgensen.

J'inclus sous ce nom *Ceratium sumatranum*, suivant sur ce point l'opinion générale, mais allant à l'encontre de celle de STEEMANN NIELSEN (1939, non 1934). Au sujet de *C. Pavillardii*, voir plus loin p. 483.

C. vultur est une espèce assez variable, en laquelle on peut reconnaître quatre formes, plutôt que variétés :

— *f. sumatranum* : cornes antapicales largement déployées, plus ou moins « convexes » vers l'intérieur.

— *f. japonicum* : antapicales complètement reployées vers l'avant, et parallèles à la corne apicale.

— *f. vultur* : antapicales en position intermédiaire entre les deux cas précédents.

— *f. recurvum* : antapicales (surtout la gauche) brutalement infléchies vers l'arrière, à mi-distance de leur longueur.

La répartition géographique et la biologie de ces diverses formes semblent jusqu'à présent uniformes.

La présence ou l'absence de crêtes lamellaires (plus fréquentes chez les formes *japonicum* et *vultur*) ne paraît pas devoir justifier de désignation infra-spécifique particulière (cf. *C. robustum* Ostf. & Schmidt, in OSTENFELD & SCHMIDT, 1901 et SCHRÖDER, 1906).

Enfin, il faut exclure de cette espèce les var. *reversum* et *regularis* Graham & Bron, voir à ce sujet *C. Pavillardii*, p. 483) ainsi que la variété *productum* de WOOD (1963c), laquelle semble représenter une espèce distincte.

f. *vultur*

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

CLEVE, 1900a; OKAMURA, 1907, 1912; JÖRGENSEN, 1911 (incl. *f. angulatum*); PAVILLARD, 1931, *non* 1905; STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939; SCHILLER, 1937 (fig. 459 a, *non* b); WOOD, 1954; KLEMENT, 1964.

= *C. vultur* var. *tenue*, et var. *divergens* Okamura.

OKAMURA, 1912.

= *C. vultur* Cleve var. *vultur*.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

f. *japonicum* (Schröder) Wood, 1954

Fig. 96

WOOD, 1954, p. 305, fig. 233 b-c.

= *C. vultur* var. *japonicum* (Schröder) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911; OKAMURA, 1912; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 23 e, *non* f).

= *Ceratium japonicum* Schröder.

SCHRÖDER, 1906; PAVILLARD, 1931.

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

PETERS, 1934 (fig. 7 a, *non* b); SCHILLER, 1937 (fig. 459 b, *non* a).

f. *sumatranum* (Karsten) nov. comb.

= *C. tripus vultur* var. *sumatranum* Karsten.

KARSTEN, 1907, p. 530, pl. 48, fig. 15, pl. 51, fig. 14.

= *C. vultur* var. *sumatranum* (Karsten) « Steeman Nielsen ».

? STEEMANN NIELSEN, 1934 (non fig. 65-66); SCHILLER, 1937 (fig. 460 b, non a-c); GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944; WOOD, 1954; BALLANTINE, 1961.

= *Ceratium sumatranum* (Karsten) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911 (incl. f. *angulatum* Jörgensen), fig. 154-155, non 153; NIE, 1936.

= *Ceratium vultur* Cleve, pro parte.

PETERS, 1934 (pl. 1, fig. 7b, non a).

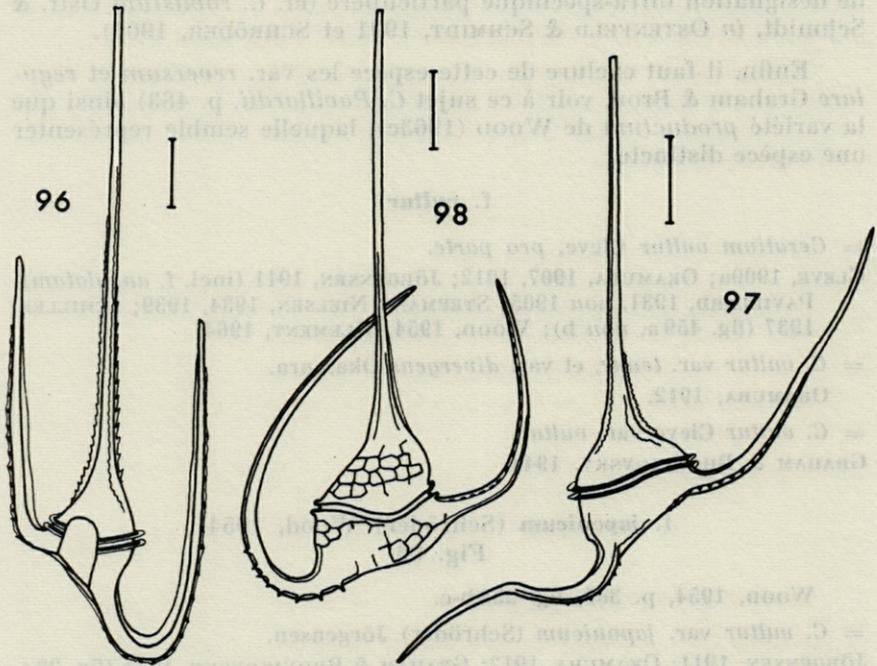


FIG. 96 : *Ceratium vultur* f. *japonicum* (Schr.) Wood. — 97 : *C. vultur* f. *recurvum* (Jörg.) Schiller. — 98 : *C. hexacanthum* Gourret.

f. *recurvum* (Jørgensen) Schiller, 1937

Fig. 97

SCHILLER, 1937, p. 419, fig. 460 c.

= *C. sumatranum* var. *recurvum* Jørgensen.

JØRGENSEN, 1911.

= *C. vultur* var. *recurvum* « Jørgensen ».

STEEMANN NIELSEN, 1934; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

POUR LES QUATRE FORMES :

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar. Ile Maurice (rare). Dans le canal de Mozambique, espèce courante dans le domaine océanique, principalement dans les prélèvements verticaux.

La forme *recurvum* n'a été rencontrée qu'une seule fois (au large de Durban).

Océan indien : Espèce courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Tropicale, océanique, oligophotique. Jusqu'ici inconnue en Méditerranée.

Pour mémoire :

Ceratum Pavillardii Jørgensen, 1911

JØRGENSEN, 1911, p. 74, pl. 9, fig. 157-158, et 1920, p. 92, fig. 83; OKAMURA, 1912, ? p. 14, pl. 1, fig. 12, 15; *non* DANGEARD, 1927, p. 378, fig. 42a; PAVILLARD, 1931, p. 93; SCHILLER, 1937, p. 418, fig. 458; RAMPI, 1939, p. 307, fig. 41; STEEMANN NIELSEN, 1939, p. 15; GRAHAM, 1942, p. 56, fig. 67; WOOD, 1954, ? p. 304, *non* fig. 232; HALIM, 1960, pl. 5, fig. 8.

= *C. vultur* var. *Pavillardii* (Jørgensen) Graham & Bronikovsky.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

Ce *Ceratum*, que je n'ai pas rencontré dans mes récoltes, me semble distinct du *C. vultur*, avec lequel il a pu cependant être souvent confondu : du moins à l'origine, par PAVILLARD (1905), et plus récemment par WOOD (1954), si l'on en juge par l'iconographie donnée par ce dernier.

GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944) font de cette espèce une variété de *C. vultur*, mais ce rapprochement semble encore excessif. Ces deux auteurs décrivent également sous le même nom spécifique deux variétés intéressantes : l'une, var. *reversum*, serait en quelque sorte une inversion du *C. Pavillardii*, l'autre, plus énigmatique encore, rapprocherait *C. masiliense* de *C. vultur*.

La présence de *C. Pavillardii* dans l'Océan indien n'est pas assurée (cf. WOOD, 1963a). Cette espèce n'est en fait guère connue en dehors de la Méditerranée.

Cerathium hexacanthum Gouret, 1883

Fig. 98

GOURRET, 1883, p. 36, pl. 3, fig. 49; JÖRGENSEN, 1920, p. 101, fig. 94; PETERS, 1934, p. 54, pl. 2, fig. 10 a, 11 b; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 29, fig. 73, et 1939, p. 15; SCHILLER, 1937, p. 421, fig. 462; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 44, fig. 27 f-g; WOOD, 1954, p. 306, fig. 234; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 17, et 1963, p. 499, fig. 35; DAVIS, 1965.

= *Ceratium reticulatum* (Pouchet) Cleve.

POUCHET, 1883; CLEVE, 1903; JÖRGENSEN, 1911; OKAMURA, 1912; MANGIN, 1912; PAVILLARD, 1905, 1916; FORTI, 1922; LÉBOUR, 1925.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Très rare : Tuléar, île Maurice. Au cours de la croisière de l' « Anton Bruun » : au large de Beira, et au large de Mombasa.

Dans l'ensemble, les quelques spécimens récoltés possèdent des cornes antapicales relativement robustes et peu incurvées (fig. 98).

Océan Indien : Espèce assez courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Tropicale et sub-tropicale, occasionnellement (mais rarement) tempérée. Répartition verticale incertaine.

Plusieurs variétés et formes ont été décrites, sur la considération de la longueur, du diamètre et de la direction des cornes postérieures. Ces caractères sont malheureusement très fluctuants, et difficiles à évaluer; de plus, comme le remarque JÖRGENSEN (1920), l'extrémité des cornes peut se trouver lésée : dans ce cas, la distinction d'une forme *spirale* (extrémités spiralées) devient plus qu'aléatoire.

Selon PAVILLARD (1916), « *C. reticulatum* », c'est-à-dire *C. hexacanthum*, offre « un des meilleurs exemples de plasticité morphologique en rapport avec l'adaptation saisonnière. Les formes estivales ont une enveloppe moins épaisse et des cornes beaucoup plus longues que les formes hivernales ».

Cette variabilité reste cependant à préciser et à nomenclaturer. Ayant réuni trop peu d'observations personnelles sur cette espèce, je ne puis que donner pour mémoire les références des divers taxons infraspécifiques rencontrés dans la bibliographie :

C. hexacanthum var. *aestuarium* (Schröder) Jörgensen

= *Ceratium aestuarium* Schröder

SCHRÖDER, 1911; JÖRGENSEN, 1920; BÖHM, 1931a; PAVILLARD, 1937; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1937.

Non *C. aestuarium* var. *Pavillardii* Rampi : voir plus bas.

Cette variété sera probablement à conserver, car elle représente un cas extrême : cornes antapicales sub-parallèles; crêtes lamellaires absentes; réticulation incomplète.

C. hexacanthum var. *contortum* Lemmermann

= *C. reticulatum* f. *contortum* (Lemmermann) Jörgensen

LEMMERMANN, 1899; KARSTEN, ? 1905b, 1907; OKAMURA, 1907, 1912; JÖRGENSEN, 1911, 1920; PAVILLARD, 1916; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939, 1942; HALIM, 1963.

C. hexacanthum f. *spirale* (Kofoid) Schiller

= *C. reticulatum* subsp. *spirale* Kofoid

= *C. reticulatum* f. *spirale* (Kofoid) Jörgensen

KOFOID, 1907c; KARSTEN, 1907; STÜWE, 1909; JÖRGENSEN, 1911, 1920; PAVILLARD, 1916, 1937; SCHILLER, 1937; *vix* HALIM, 1963.

Sous la réserve formulée plus haut.

C. hexacanthum f. *hiemale* Pavillard = *C. hexacanthum* var. *hiemale* (Pav.) Pav.

PAVILLARD, 1916, 1931, 1937; JÖRGENSEN, 1920; RAMPI, 1942; SILVA, 1949.

C. hexacanthum var. *Karstenii* Pavillard

PAVILLARD, 1930, 1931.

C. hexacanthum f. *Pavillardii* (Rampi) nov. comb.

= *C. aestuarium* var. *Pavillardii* Rampi.

RAMPI, 1939, p. 308, fig. 34.

= « *C. aestuarium* var. ? » in PAVILLARD, 1937, p. 8, fig. 2.

Il s'agit ici d'un cas d'hétéromorphisme (cornes antapicales dirigées postérieurement), que je propose de ramener au rang de forme.

Il convient enfin d'ajouter à cette liste le *Cerathium obesum* de PAVILLARD (1930, p. 11, fig. 11, et 1931) : forme robuste, corps central arrondi, cornes courtes et lamellaires, réticulation « très peu apparente ».

SECT. REFLEXA JÖRGENSEN

Cerathium reflexum Cleve, 1900

Fig. 99 et pl. III, fig. 13

CLEVE, 1900a, p. 15, pl. 7, fig. 8-9; KARSTEN, 1907, p. 414, pl. 48, fig. 9; JÖRGENSEN, 1911, p. 87, pl. 10, fig. 184; PAVILLARD, 1931, p. 94; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 29, fig. 74, et 1939, p. 15 (?); SCHILLER, 1937, p. 420, fig. ? 461; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 45, fig. 27h; WOOD, 1954, p. 305, et 1963b, p. 40, fig. ? 149; *non* SILVA, 1955, p. 66, pl. 9, fig. 9.

= *C. reflexum* Cleve « *forma* » in SCHRÖDER, 1906.

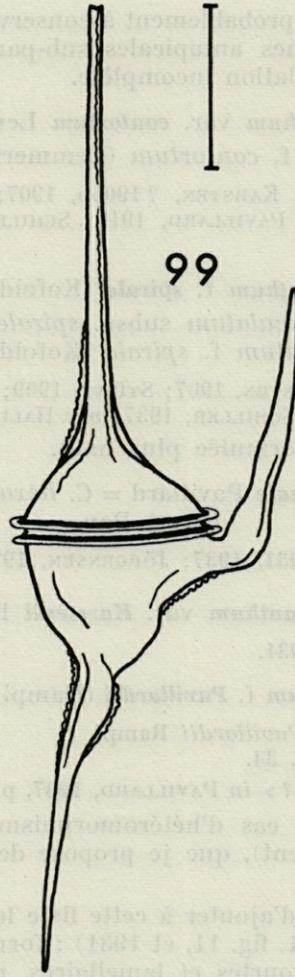


FIG. 99 : *Ceratium reflexum* Cleve.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Ile Maurice (très rare). Centre du canal de Mozambique (rare), dans les prélèvements verticaux seulement.

OcéAN INDIEN : Mer Rouge, golfe d'Aden, Indonésie, et quelques stations océaniques. Espèce nouvelle pour le canal de Mozambique.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale de distribution très clairsemée, plus rare peut-être dans l'Atlantique que dans l'Indo-Pacifique et inconnue en Méditerranée. Oligophotique, océanique.

INDEX ALPHABÉTIQUE

En caractères droits : espèces, formes et variétés traitées dans le présent travail.

En caractères italiques : espèces synonymes.

<i>aequatoriale</i>	465	declinatum	
<i>aestuarium</i>	485	f. brachiatum	439
<i>arcuatum</i>	441	f. declinatum	439
arietinum		f. normale	439
var. arietinum	430	subsp. angusticornum .	440
var. bucephalum	429	subsp. laticornum	440
var. gracilentum	431	var. majus	440
azoricum	435	deflexum	464
<i>batawum</i>	479	dens	457
belone	399	<i>denticulatum</i>	479
<i>Boehmii</i>	406	<i>dilatatum</i>	455
breve		<i>Ehrenbergii</i>	403
var. parallelum	427	<i>elegans</i>	471
var. Schmidtii	427	euarcuatum	436
<i>Brunellii</i>	400	extensum	412
<i>bucephalum</i>	429	falcatiforme	414
<i>buceros</i>	477	falcatum	414
candelabrum		furcæ	
f. subrotundum	395	f. corpulentum	399
var. candelabrum	393	var. eugrammum	398
var. depressum	394	var. furca	396
Carnegiei	452	fuscus	
carriense		var. fuscus	409
var. carriense	470	var. Schuettii	411
var. volans	470	var. seta	409
cephalotum	388	<i>gallicum</i>	463
<i>ceylanicum</i>	471	geniculatum	407
<i>claviger</i>	480	gibberum	
<i>coarctatum</i>	433	var. dispar	447
<i>compressum</i>	455	var. subaequale	448
concilians	449	<i>gracile</i>	432
contortum		gravidum	388
var. contortum	444	<i>heterocamptum</i>	430
var. Karstenii	442	hexacanthum	
var. longinum	444	f. hiemale	485
var. robustum	442	f. Pavillardii	485
contrarium	473	f. spirale	485
f. claviceps	474	var. aestuarium	484
<i>curvicorne</i>	427		

var. contortum	485	platycorne	
var. Karstenii	485	var. compressum	455
<i>hircus</i>	399	var. platycorne	453
horridum		porrectum	425
f. claviger	480	praelongum	386
var. buceros	477	<i>protuberans</i>	467
var. horridum	476	<i>pulchellum</i>	420
<i>Hundhausenii</i>	471	ranipes	459
incisum	400	<i>recurvatum</i>	465
<i>inclinatum</i>	477	reflexum	485
inflatum	412	<i>reticulatum</i>	484
<i>inflexum</i>	473	<i>saltans</i>	444
<i>intermedium</i>	476, 479	<i>scapiforme</i>	413
<i>japonicum</i>	481	<i>Schmidtii</i>	427
<i>Karstenii</i>	442	<i>Schroederi</i>	421
Kofoidii	406	<i>semipulchellum</i>	421
<i>lamellicorne</i>	456	setaceum	407
<i>leptosomum</i>	479	<i>strictum</i>	412
limulus	458	<i>subcontortum</i>	445, 446
lineatum	404	<i>sumatranum</i>	482
<i>longinum</i>	444	symetricum	
longirostrum	413	var. coarctatum	433
lunula	450	var. orthoceras	434
macroceros		var. symetricum	432
var. gallicum	462	<i>tenuis</i>	477
var. macroceros	461	<i>tenuissimum</i>	477
massiliense		teres	405
f. armatum	468	<i>tricarinatum</i>	407
var. massiliense	466	trichoceros	472
var. protuberans	467	<i>tripodoides</i>	419, 420
minutum	406	tripos	
<i>molle</i>	479	f. hiemale	423
<i>neglectum</i>	422	f. subsalsum	423
<i>obesum</i>	485	var. atlanticum	419
<i>orthoceras</i>	434	— f. neglectum	422
<i>pacificum</i>	399	— f. reticulatum	423
<i>palmatum</i>	460	var. balticum	423
paradoxides	458	var. ponticum	423
Pavillardii	483	var. pulchellum	420
<i>pennatum</i>	413	<i>undulatum</i>	465
pentagonum		<i>volans</i>	471
f. pentagonum	403	vultur	
f. turgidum	404	f. japonicum	481
var. robustum	401	f. recurvum	483
var. tenerum	402	f. sumatranum	482
Petersii	436	f. vultur	481

RÉSUMÉ

Cette étude, essentiellement taxinomique, représente un compromis entre un inventaire régional et une révision mondiale. Plusieurs nouvelles combinaisons sont introduites. Un intérêt particulier est accordé au cas des variations morphologiques continues, de nature apparemment thermique, et pour lesquelles un nouveau mode de désignation infraspécifique est proposé.

SUMMARY

This is a chiefly taxonomic study, at half-way between a regional list and a world revision. Several new combinations are introduced. Special interest is given to continuous morphological variations of apparently thermic origin, for which a new type of infraspecific nomenclature is proposed.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese Studie, vornehmlich taxonomischer Art, ist ein Kompromiss zwischen einem Regionalverzeichnis und einer Weltrevision. Mehrere neue Kombinationen werden eingeführt. Den kontinuierlich-morphologischen Variationen, offensichtlich thermischer Art, gilt besonderes Interesse, für die eine neue, infrasppezifische Bezeichnung vorgeschlagen wurde.

BIBLIOGRAPHIE

— Deux publications, que je n'ai pu personnellement consulter sont signalées par un point d'interrogation.

— Les abréviations bibliographiques sont conformes à la World list of scientific periodicals, 4^e édition (1963-65).

Généralités - Divers

ANONYME, 1962. A partial bibliography of the indian ocean. *Woods Hole oceanogr. Instn.*, 395 p. [plankton studies, pp. 95-104].

ANONYME, 1965. News bull. 10 : narrative rep., Anton Bruun cr. 8 — Final cr. rep. : Anton Bruun cr. 7, 8, 9 (vol. 1-2). *U.S. program in biology — International indian ocean expedition. Woods Hole oceanogr. Instn.*

ALLEN, W.E., 1941. Twenty years' statistical studies of marine plankton Dinoflagellates of southern California. *Am. Midl. Nat.*, 26 (3), pp. 603-635 — *Contr. Scripps Inst. oceanogr.*, n. ser., 151.

- BRAARUD, T., 1951. Taxonomical studies of marine Dinoflagellates. *Nyt Mag. Naturvid.*, **88**, pp. 43-48.
- HASLE, G.R., 1950. Phototactic vertical migration in marine Dinoflagellates. *Oikos*, **2** (2), pp. 162-175.
- HASLE, G.R., 1954. More on phototactic diurnal migration in marine Dinoflagellates. *Nyt Mag. Bot.*, **2**, pp. 139-147.
- HUXLEY, J.S., 1938. Clines : an auxiliary taxonomic principle. *Nature*, Lond., **142** (3857), pp. 219-220.
- HUXLEY, J.S., 1939. in : A discussion on " subspecies " and " varieties ". *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **151**, pp. 105-114.
- HUXLEY, J.S., 1939. Clines : an auxiliary method in Taxonomy. *Bijdr. Dierk.*, **27** (Feestnummer), pp. 491-520.
- LANJOUW, J. et al., 1961. Code international de la nomenclature botanique, adopté par le 9^e Congrès international de botanique, Montréal, août 1959. *Utrecht, Regn. veget.*, **23** (En anglais, fr. et allem.).
- MARGALEF, R., 1961b. Distribucion ecologica y geografica de las especies del fitoplancton marino. *Investigacion pesq.*, **19**, pp. 81-101.
- PAULSEN, O., 1949. Observations on Dinoflagellates. *Biol. Skr.*, **6** (4), pp. 1-67.
- PÉRÈS, J.M. et DEVÈZE, L., 1963. *Océanographie biologique et biologie marine*. II - La vie pélagique. Pr. univ. Fr. Paris, 514 p.
- SIGAL, J., 1966. Le concept taxinomique de spectre. Exemples d'application chez les Foraminifères. Propositions de règles de nomenclature. *Soc. géol. Fr.*, Mém. h. Sér., **3**, pp. 1-126, pl. 1-10.
- SOURNIA, A. Diatomées planctoniques du canal de Mozambique et de l'île Maurice. *Mém. O.R.S.T.O.M.*, sous presse.
- WOOD, E.J.F., 1965. *Marine microbial ecology*. Chapman & Hall (London)-Reinhold (New-York), 243 p.

Systematique

- ABÈ, T.H., 1927. Report of the biological survey of Mutsu bay : 3 - Notes on the protozoan fauna of Mutsu bay. I : Peridiniales. *Scient. Rep. Tohoku imp. Univ.*, ser. 4 (Biol.), **2**, pp. 383-438.
- APSTEIN, C., 1909. Über Knospung bei *Ceratium*. *Schr. naturw. Ver. Schlesw. Holst.*, **14** (2), pp. 419-420.
- APSTEIN, C., 1910. Knospung bei *Ceratium tripos* var. *subsalsa*. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **3** (1-2), pp. 34-36.
- APSTEIN, C., 1911. Biologische Studie über *Ceratium tripos* var. *subsalsa* Ostf. *Wiss. Meeresunters. Kiel, N.F.*, **12**, pp. 135-162.
- BALECH, E., 1944. Contribucion al conocimiento del plancton de Lennox y Cabo de Hornos. *Physis*, B. Aires, **19** (54), pp. 423-446, pl. 1-6.
- BALECH, E., 1962. Tintinnoinea y Dinoflagellata del Pacifico, segun material de las expediciones NORPAC y DOWNWIND del Instituto Scripps de Oceanografia. *Revta Mus. Cienc. nat. Zool.*, **7** (1), pp. 1-253, pl. 1-26.
- BALLANTINE, D., 1961. *Gymnodinium chukwanii* n. sp. and other marine dinoflagellates collected in the vicinity of Zanzibar. *J. Protozool.*, **8** (2), pp. 217-228.

- BERGH, R.S., 1882. Der Organismus der Cilio-flagellaten. Eine phylogenetische Studie. *Morph. Jb.*, 7, pp. 177-288, pl. 12-16.
- BÖHM, A., 1931a. Die adriatischen Ceratien. *Bot. Arch.*, 31 (3-4), pp. 349-385.
- BÖHM, A., 1931b. Distribution and variability of *Ceratium* in the northern and western Pacific. *Bull. Bernice P. Bishop Mus.*, 87, pp. 1-46, pl. 1.
- BORGERT, A., 1910. Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium* - Arten. *Arch. Protistenk.*, 20, pp. 1-46, pl. 1-3.
- BRUNEL, J., 1962. Le phytoplancton de la baie des Chaleurs. *Contr. minist. chasse & pêche, Québec*, 91, pp. 1-365, pl. 1-66.
- BÜTSCHLI, O., 1885. Unterabtheilung (Ordnung) Dinoflagellata. In: Protozoa. in: BRONN: *Klass. Ordn. Thier-Reichs*, 1, pp. 906-1029, pl. 51-55. Winter (Leipzig & Heidelberg).
- CASSIE, V., 1961. Marine phytoplankton in New Zealand waters. *Botanica mar.*, 2, suppl., pp. 1-54, pl. 1-8.
- CHATTON, E. et al., 1952. Classe des Dinoflagellés ou Péridiniens. in: GRASSÉ: *Traité de Zoologie*, Masson, 1 (1), pp. 309-406, pl. 1.
- CHUN, C., 1900. Aus den Tiefen des Weltmeeres. *Schilderungen von der deutschen Tiefsee-Expedition*. Fisher, Iena, 549 p.
- CLAPARÈDE, E. et LACHMANN, J., 1858-1859. Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. *Mém. Inst. natn. génév.*, 5-6, pp. 1-482, pl. 1-24.
- CLEVE, P.T., 1897. Report on the phyto-plankton collected on the expedition of H.M.S. "Research", 1896. *A. Rep. Fish. Bd. Scotl.*, 15 (3), pp. 297-304, 1 pl.
- CLEVE, P.T., 1899. Plankton collected by the swedish expedition to Spitzberg in 1898. *K. Svenska Vetensk-Akad. Handl.*, 32 (3), pp. 1-51, pl. 1-4.
- CLEVE, P.T., 1900a. Notes on some atlantic plankton-organisms. *Ibid.*, 34 (1), pp. 1-22, pl. 1-8.
- CLEVE, P.T., 1900b. Plankton from the southern Atlantic and the southern indian ocean. *Ofvers. K. Vetensk. Akad. Forhandl.*, 57 (8), pp. 919-938.
- CLEVE, P.T., 1900c. Plankton from the red sea. *Ibid.*, 57 (9), pp. 1025-1038.
- CLEVE, P.T., 1900d. The seasonal distribution of atlantic plankton organisms. *Göteborgs K. Vetensk. Vitterh o Samh. Handl.*, f. 4, 3, pp. 1-368.
- CLEVE, P.T., 1901. Plankton from the indian ocean and the Malay archipelago. *K. Svenska Vetensk-Akad. Handl.*, 35 (5), pp. 1-58, pl. 1-8.
- CLEVE, P.T., 1903. Report on plankton collected by Mr. Thorild Wulff during a voyage to and from Bombay. *Ark. Zool.*, 1, pp. 329-381, pl. 16-19.
- CLEVE, P.T., 1903b. Plankton researches in 1901 and 1902. *K. Svenska Vetensk-Akad. Handl.*, 36 (8), pp. 1-53.
- CURL, H., 1959. The phytoplankton of Apalachee bay and the northeastern gulf of Mexico. *Inst. mar. Sci.*, 6, pp. 277-320.
- CZAPEK, F., 1909. Zur Kenntnis des Phytoplanktons im indischen Ozean. *Sber. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturw. Kl.*, Abt. 1, 118 (1), pp. 231-239.

- DADAY, E., 1888. Systematische Übersicht der Dinoflagellaten des Golfes von Neapel. *Természettud. Füz.*, 11 (2), pp. 98-104, pl. 3 [Edition bilingue : Hongrois et Allemand].
- DANGEARD, P., 1926. Description des Péridiniens testacés recueillis par la mission Charcot pendant le mois d'août 1924. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, n. sér., 3, pp. 307-334.
- DANGEARD, P., 1927. Phytoplancton de la croisière du Sylvana. *Ibid.*, 4, pp. 285-407.
- DAVIS, J.T., 1964. *Ceratium fusus* (Ehrenberg). *Fla Bd Conserv. mar. Lab., Leaflet Ser. (old Ser.)*, 1 (6), pp. 1-3.
- DAVIS, J.T., 1965. *Ceratium hexacanthum* Gourret 1883. *Ibid.*, 1 (9), pp. 1-3.
- DAVIS, J.T. et K.A. STEIDINGER, 1966. *Ceratium trichoceros* (Ehrenberg) Kofoid. *Ibid. (new Ser.)* 1, 1 (1), pp. 1-3.
- DUJARDIN, F., 1841. Histoire naturelle des Zoophytes, Infusoires, comprenant la physiologie et la classification de ces animaux, et la manière de les étudier à l'aide du microscope. *Suites à Buffon*, Paris, 684 p. + atlas (22 pl.).
- EHRENBERG, C.G., 1834. Dritter Beitrag zur Erkenntniss grosser Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. *Abh. dt. Akad. Wiss. Berl.*, 1833, p. 145-336, pl. 1-11.
- EHRENBERG, C.G., 1836. Das Leuchten des Meeres. Neue Beobachtungen nebst Uebersicht der Hauptmomente der geschichtlichen Entwicklung dieses merkwürdigen Phänomens. *Ibid.*, 1834, pp. 411-575, pl. 1-2.
- EHRENBERG, C.G., 1838. *Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen*. Leipzig, 548 p., pl. 1-64.
- EHRENBERG, C.G., 1840. Charakteristik von 274 neuen Arten von Infusorien. *Ber. Verh. K. Preuss. Akad. Wiss. Berl.*, 1840, pp. 197-219.
- EHRENBERG, C.G., 1854. *Mikrogeologie*. Leipzig, 41 pl., + légende.
- EHRENBERG, C.G., 1860. Über das Leuchten und über neue mikroskopische Leuchthiere des Mittelmeeres. *Mber. dt. Akad. Wiss. Berl.*, 1859, pp. 727-738 et 791-793.
- EHRENBERG, C.G., 1873. Die das Funkeln und Aufblitzen des Mittelmeeres bewirkenden unsichtbar kleinen Lebensformen. *Sber. Ges. naturf. Freunde Berl., Festschrift*, pp. 1-4, 1 pl.
- ENGLER & PRANTL. Cf. : LINDEMANN.
- ENTZ, G., 1905 (et 1902). Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. *Math. naturw. Ber. Ung.*, 1902, 20 (12), pp. 96-144 [1902 : édition hongroise].
- ENTZ, G., 1909 (et 1907). Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. *Ibid.*, 1907, 25 (10), pp. 246-274, pl. 8-11 [1907 : édition hongroise].
- FORTI, A., 1922. Ricerche su la flora pelagica (fitoplancton) di Quarto dei Mille (Mare Ligure). *Memorie R. Com. talassogr. ital.*, 97, pp. 1-248, pl. 1-13.
- FRITSCH, F.E., 1935. *Dinophyceae (Peridinieae) in : The structure and reproduction of the Algae*, I, pp. 664-720, Cambridge (Reprint 1948).
- ? FROST, N., 1938. The genus *Ceratium* and its use as an indicator of hydrographic conditions in Newfoundland waters. *Res. Bull. Div. Fish. Dept natn. Ressources Newfoundl.*, 5, pp. 1-12.

- GAARDER, K.R., 1954. Dinoflagellatae from the "Michael Sars" north atlantic deep-sea expedition 1910. *Rep. scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep Sea Exped.*, 2 (3), pp. 1-62 + tabl.
- GOURRET, P., 1883. Sur les Péridiniens du golfe de Marseille. *Annls Mus. Hist. nat. Marseille, zool.*, 1 (8), pp. 1-114, pl. 1-4, + tabl.
- GRAHAM, H.W., 1941. An oceanographic consideration of the Dinoflagellate genus *Ceratium*. *Ecol. Monogr.*, 11 (1), pp. 99-116.
- GRAHAM, H.W., 1942. Studies in the morphology, taxonomy and ecology of the Peridiniales. *Scient. Results Cruise VII Carnegie 1928-1929, biol.*, 3, pp. 1-129.
- GRAHAM, H.W. et BRONIKOVSKY, N., 1944. The genus *Ceratium* in the pacific and north atlantic oceans. *Ibid.*, 5, pp. 1-209.
- GRAN, H.H., 1902. Das Plankton des norwegischen Nordmeeres, von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. *Rep. Norw. Fishery mar. Invest.*, 2, 2 (5), pp. 1-222, pl. 1.
- GRAN, H.H., 1912. Pelagic plant life, in : MURRAY & HJORT : The depths of the ocean. London, 1912 [pp. 307-386].
- GRASSÉ, P.P. Voir : CHATTON.
- HALIM, Y., 1960. Etude quantitative et qualitative du cycle écologique des Dinoflagellés dans les eaux de Villefranche-sur-Mer. *Annls Inst. océanogr., Monaco, n. sér.*, 38 (2), pp. 123-232, pl. 1-5.
- HALIM, Y., 1963. Microplancton des eaux égyptiennes. Le genre *Ceratium* Schrank (Dinoflagellés). *Rapp. P.-V. Réunion. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 17 (2), pp. 495-502.
- HALIM, Y., 1965. Microplancton des eaux égyptiennes, II - Chrysomonadines, Ebriédiens et Dinoflagellés nouveaux ou d'intérêt biogéographique. *Ibid.*, 18 (2), pp. 373-379.
- HALL, R.P., 1925. Mitosis in *Ceratium hirundinella* O.F.M., with notes on nuclear phenomena in encysted forms and the question of sexual reproduction. *Univ. Calif. Publs Zool.*, 28 (3), pp. 29-65 (incl. pl. 5-9). *trijos* populations in cultures and from the sea. *Avh. Norske Vidensk. Akad. Oslo, I : Mat.-Naturv. Kl.*, 1951 (4), pp. 1-25.
- HASLE, G.R. et NORDLI, E., 1951. Form variation in *Ceratium fusus* and *trijos* populations in cultures and from the sea. *Avh. Norske Vidensk. Akad. Oslo, I : Mat.-Naturv. Kl.*, 1951 (4), pp. 1-25.
- HAUGE, H.V., 1958. On the freshwater species of *Ceratium*. *Nytt Mag. Bot.*, 6, pp. 97-119.
- HENSEN, V., 1887. Über die Bestimmung des Plankton's - oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. *Komm. Wiss. Unters. dt. Meere Kiel 1882-1886, Ber.* 5 (12-16), pp. 1-108, pl. 1-6, + tabl.
- HJORT, J., 1911. The "Michael Sars" north-atlantic deep sea expedition 1910. *Geogr J.*, 37 (4-5), pp. 368-377 et 500-520.
- ISSEL, R., 1934. Ciclo annual del microplancton di superficie del Golfo di Napoli (Golfo interno). *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 14 (1), pp. 1-50, pl. 1-6, + tabl.
- JÖRGENSEN, E., 1899. Protophyten und Protozoën im Plankton aus der norwegischen Westküste. *Bergens Mus. Arb.*, 1899 (6), pp. 1-112, pl. 1-5, + tabl.

- JÖRGENSEN, E., 1911. Die Ceratien. Eine kurze Monographie des Gattung *Ceratium* Schrank. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 4, *Biol. Suppl.*, 2° Ser., pp. 1-124, pl. 1-10.
- JÖRGENSEN, E., 1911b. Peridinales : *Ceratium*. *Bull. trimest. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 1902-1908, 2, pp. 205-250, pl. 27-37.
- JÖRGENSEN, E., 1920. Mediterranean Ceratia. *Rep. dan. oceanogr. Exped. Mediterr.*, 2 (Biol.), J. 1, pp. 1-110.
- KARSTEN, G., 1905a. Das phytoplankton des antarktischen Meeres nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. "Valdivia"*, 2, 2 (1), pp. 1-136, pl. 1-19.
- KARSTEN, G., 1905b. Das Phytoplankton des atlantischen Oceans nach dem Material... *Ibid.*, 2, 2 (2), pp. 137-219, pl. 20-34 (= 1-15).
- KARSTEN, G., 1907. Das indische Phytoplankton nach dem Material... *Ibid.*, 2, 2 (3), pp. 221-548, pl. 35-54 (= 1-20).
- KLEMENT, K.W., 1964. Armored dinoflagellates of the gulf of California. *Bull. Scripps Instn oceanogr.*, 8 (5), pp. 347-372 (incl. pl. 1-3).
- KOFOID, C.A., 1907a. On *Ceratium eugrammum* and its related species. *Zool. Anz.*, 32 (1), pp. 25-28.
- KOFOID, C.A., 1907b. The plates of *Ceratium* with a note on the unity of the genus. *Ibid.*, 32 (7), pp. 177-183.
- KOFOID, C.A., 1907c. Dinoflagellata in the San Diego region. III - Descriptions of new species. *Univ. Calif. Publs Zool.*, 3 (13), pp. 299-340, pl. 22-33.
- KOFOID, C.A., 1907d. New species of Dinoflagellate (Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific... "Albatross" ... : 9). *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 50 (6), pp. 161-207, pl. 1-18.
- KOFOID, C.A., 1908a. Exuviation, autotomy and regeneration in *Ceratium*. *Univ. Calif. Publs Zool.*, 4 (6), pp. 345-386.
- KOFOID, C.A., 1908b. Notes on some obscure species of *Ceratium*. *Ibid.*, 4 (7), pp. 387-393.
- KOFOID, C.A., 1909. Mutations in *Ceratium* (Reports on the scient. results... 20). *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 52 (13), pp. 211-257, pl. 1-4.
- LEBOUR, M.V., 1925. The dinoflagellates of northern seas. *Mar. biol. Ass., Plymouth*, pp. 1-250 (incl. 35 pl.).
- LEMMERMANN, E., 1899. Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific : Planktonalgen. *Abh. naturw. Ver. Bremen*, 16 (2), pp. 313-398, pl. 1-3.
- LEMMERMANN, E., 1901. Das Phytoplankton des Meeres. II. Beitrag. *Ibid.*, 17, pp. 341-413.
- LEMMERMANN, E., 1906. Das Phytoplankton des Meeres. III. Beitrag. *Beih. Bot. Zbl.*, 19, 2 (1), pp. 1-74.
- LINDEMANN, E., 1928. Peridineae (Dinoflagellatae). In : ENGLER & PRANTL : *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Leipzig, 2, pp. 3-104.
- LOHMANN, H., 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters., Kiel, N.F.*, 10, pp. 129-370, pl. 1-17.

- LOPEZ, J., 1955. Variacion alometrica en *Ceratium tripos*. *Investigacion pesq.*, 2, pp. 131-159.
- LOPEZ, J., 1966. Variacion y regulacion de la forma en el genero *Ceratium*. *Ibid.*, 30, pp. 325-427.
- MANGIN, L., 1911. A propos de la division chez certains Péridiniens. *Vol. In : Souvenir Louis Olivier*, Paris, 5 p.
- MANGIN, L., 1912. Phytoplancton de la croisière du René dans l'Atlantique. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 4 (1), pp. 1-66, pl. 1-2.
- MARGALEF, R., 1957. Fitoplancton de las costas de Puerto Rico. *Investigacion pesq.*, 6, pp. 39-52.
- MARGALEF, R., 1961a. Hidrografia y fitoplancton de un area de la costa meridional de Puerto Rico. *Ibid.*, 18, pp. 33-96.
- MARSHALL, S.M., 1933. The production of microplankton in the Great Barrier reef region. *Great Barrier Reef Exped., scient. Rep.*, 2 (5), pp. 111-157.
- MARTIN, G.W., 1929. Dinoflagellates from marine and brackish waters of New Jersey. *Stud. nat. Hist. Iowa Univ.*, 12 (9), pp. 1-30, pl. 1-8.
- MASSUTI, M. et MARGALEF, R., 1950. Introduccion al estudio del plancton marino. *Patr. Juan de la Cierva Investigacion tecn., sec. biol. mar.*, Barcelona, pp. 1-182.
- MEUNIER, A., 1910. Microplankton des mers de Barents et de Kara. *Duc d'Orléans, camp. arct. 1907*, pp. 1-18 et 1-355, pl. 1-36.
- MEUNIER, A., 1919. Microplankton de la mer flamande, 3^e partie : les Péridiniens. *Mem. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 8 (1), pp. 1-116, pl. 15-21.
- MINKIEWICZ, R., 1900. Note sur le [dimorphisme saisonnier] chez le *Ceratium furca* Duj. de la mer Noire. *Zool. Anz.*, 23 (627), pp. 545-546.
- MULFORD, R.A., 1963. Distribution of the Dinoflagellate genus *Ceratium* in the tidal and offshore waters of Virginia. *Chesapeake Sci.*, 4 (2), pp. 84-89.
- MÜLLER, O.F., 1786. *Animalcula infusoria fluvialia et marina*. Op. posth. O. Fabricii, Hauniae, pp. 1-367, pl. 1-50.
- NIE, D., 1936. Dinoflagellata of the Hainan region, I - *Ceratium*. *Contr. biol. Lab. Sci. Soc. China, Zool. Ser.*, 12 (3), pp. 29-73.
- NIELSEN, J., 1956. Temporary variations in certain marine *Ceratia*. *Oikos*, 7 (2), pp. 256-272.
- NITZSCH, C.L., 1817. Beitrag zur Infusionenkunde oder Naturbeschreibung der Zerkarien und Bazillarien. *Neue Schr. naturf. Ges. Halle*, 3 (1), pp. 1-128, pl. 1-6.
- NORDLI, E., 1957. Experimental studies on the ecology of *Ceratia*. *Oikos*, 8 (2), pp. 200-265.
- OKAMURA, K., 1907. An annotated list of plankton microorganisms of the Japanese coast. *Annotnes zool. Jap.*, 6 (2), pp. 125-151, pl. 3-6.
- OKAMURA, K., 1912. Plankton organisms from bonito-fishing grounds. *Rep. imp. Bur. Fish., scient. Invest.*, Tokyo, 1, pp. 4-38, pl. 1-5.
- OKAMURA, K. et NISHIKAWA, T., 1904. A list of the species of *Ceratium* in Japan. *Annotnes zool. Jap.*, 5 (3), pp. 121-131, pl. 6.

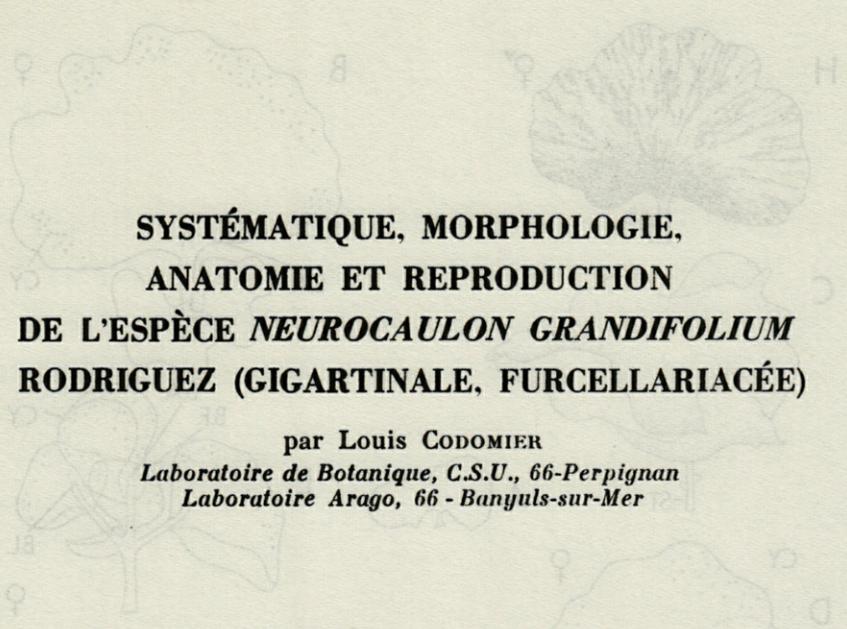
- OSTENFELD, C.H., 1903. Phytoplankton from the sea around the Faeroes. *Botany of the Faeroes*, Copenhagen, 2, pp. 558-611.
- OSTENFELD, C.H., 1906. Plancton végétal. Catalogue des espèces de plantes et d'animaux observées dans le plancton recueilli pendant les expéditions périodiques depuis le mois d'août 1902 jusqu'au mois de mai 1905. *Publs Circonst. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 33, pp. 1-122.
- OSTENFELD, C.H., 1915. A list of phytoplankton from the Boeton strait, Celebes. *Dansk bot. Ark.*, 2 (4), pp. 1-18.
- OSTENFELD, C.H., 1931. Concluding remarks on the plankton collected on the quarterly cruises in the years 1902-1908. *Bull. trimest. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 4, pp. 599-672.
- OSTENFELD, C.H. et SCHMIDT, J., 1901. Plankton fra det Røde Hav og Adenbugten (Plankton from the Red sea and the gulf of Aden). *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, 25, pp. 141-182.
- PAULSEN, O., 1907. The Peridinales of the danish waters. *Meddr Kommn Dann. Fisk. -og Havunders., Plankton*, 1 (5), pp. 1-26.
- PAULSEN, O., 1980. Peridinales. *Nordisches Plankton*, bot. Teil, 18, pp. 1-124 (Réimpression : Asher & Co, Amsterdam 1964).
- PAULSEN, O., 1909. Plankton investigations in the waters round Iceland and in the north Atlantic in 1904. *Meddr Kommn Dann. Fisk. -og Havunders., Plankton*, 1 (8), pp. 1-57.
- PAULSEN, O., 1930. Etudes sur le microplancton de la mer d'Alboran. *Trab. Inst. esp. Oceanogr.*, 4, pp. 1-108.
- PAVILLARD, J., 1905. Recherches sur la flore pélagique (phytoplankton) de l'étang de Thau. *Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier, sér. mixte*, 2, pp. 1-113, pl. 1-3, + carte.
- PAVILLARD, J., 1907. Sur les *Ceratium* du golfe du Lion. I et II. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 54, pp. 148-154 et 225-231.
- PAVILLARD, J., 1923. A propos de la systématique des Péridiniens. I et II. *Ibid.*, 70, pp. 876-882 et 914-918.
- PAVILLARD, J., 1930. Sur quelques formes intéressantes ou nouvelles du phytoplankton (Diatomées, Péridiniens) des croisières du Prince Albert I^{er} de Moanco. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 558, pp. 1-12.
- PAVILLARD, J., 1931. Phytoplankton (Diatomées, Péridiniens) provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert I^{er} de Monaco. *Résult. Camp. scient. Prince Albert I*, 82, pp. 1-208, pl. 1-3.
- PAVILLARD, J., 1935. Péridiniens et Diatomées pélagiques recueillis par Alain Gerbault entre les îles Marquises et les îles Galapagos. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 669, pp. 1-8.
- PAVILLARD, J., 1936. Les Péridiniens et Diatomées pélagiques de la mer de Monaco pendant les années 1909, 1910 et 1911. *Ibid.*, 712, pp. 1-6, + tabl.
- PAVILLARD, J., 1937. Les Péridiniens et Diatomées pélagiques de la mer de Monaco de 1907 à 1914. Observations générales et conclusions. *Ibid.*, 738, pp. 1-56.
- PENARD, E., 1888. Contributions à l'étude des Dino-flagellés. Recherches sur le *Ceratium macroceros* avec observations sur le *Ceratium cornutum*. Genève, 44 p., 3 pl.

- PETERS, N., 1934. Die Bevölkerung des sudatlantischen Ozeans mit Ceratien. *Wiss. Ergebn. Dt. atlant. Exped. "Meteor"*, 12 (1), pp. 1-69, (incl. pl. 1-4).
- ? PINTO, J.S., 1948. Protozoarios, Diatomaceas e outro organismos do plancton da Guiné Portuguesa. *Anais Jta Invest. col.*, 3 (4) ?, ou 5 (4).
- POUCHET, G., 1883. Contribution à l'histoire des Cilio-flagellés. *J. Anat. Physiol. Paris*, 19, pp. 399-455, pl. 18-21.
- POUCHET, G., 1885. Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. *Ibid.*, 21, pp. 28-88, pl. 2-4.
- POUCHET, G., 1893. Histoire naturelle, in : Voyage de « La Manche » à l'île Jan Mayen et au Spitzberg. *Nouv. Archs Missions scient. litt.*, 5 (10), pp. 155-217, pl. 22.
- PRITCHARD, A. et al., 1861. *A history of Infusoria, including the Desmidiaceae and the Diatomaceae, british and foreign*. London, Whittaker & Co, 968 p., 40 pl.
- RAMPI, L., 1939. Ricerche sul fitoplancton del mare Ligure. 1 - I *Ceratium* delle acque di San remo. *Nuovo Gr. bot. ital.*, 46, pp. 299-312.
- RAMPI, L., 1942. Ricerche sul fitoplancton del mare Ligure. 1 - *Ceratium* delle acque di Sanremo, parte 2. *Ibid.*, 49, pp. 221-236.
- RAMPI, L., 1951a. Osservazioni su qualche Peridinea del mare ligure. *Centro talassografico Tireno, Genova*, 10, pp. 1-8.
- RAMPI, L., 1951b. Ricerche sul fitoplancton del mare ligure. 11 - Il fitoplancton delle acque di Sanremo. *Ibid.*, 12, pp. 1-50. = *Atti Accad. Ligure Sci. Lett.*, 8.
- SCHILLER, J., 1912. Bericht über die botanisch Untersuchungen und deren vorläufige Ergebnisse der Kreuzung S.M.S. *Najade* in Sommer 1911 [Plankton : pp. 486-495]. *Ost. bot. Z.*, 62 (10), pp. 359-368, 411-416 et 477-495.
- SCHILLER, J., 1929. Über eine biologische und hydrographische Untersuchung des Oberflächenwassers im westlichen Mittelmeer im August 1928. *Bot. Arch.*, 27 (3-4), pp. 381-419.
- SCHILLER, J., 1937. Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung. Teil 2. In : *Rabenhorsts Kryptogamen-Flora*, Leipzig, 10 (3), pp. 1-589.
- SCHMIDT, J., 1901. Peridinales, in : *Flora of Koh Chang*, by Johs. SCHMIDT. *Bot. Tidsskr.*, 24, pp. 212-221.
- SCHRANK, F.P., 1793. Mikroskopische Wahrnehmungen. *Naturf. Halle*, 27, pp. 26-37, pl. 3.
- SCHRÖDER, B., 1901. Das Phytoplankton des Golfes von Neapel nebst vergleichenden Ausblicken auf das atlantischen Ozeans. *Mitt. zool. Stn Neapel*, 1900, 14 (1-2), pp. 1-38, pl. 1.
- SCHRÖDER, B., 1906. Beiträge zur Kenntnis des Phytoplanktons warmer Meere. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich*, 51, pp. 319-377.
- SCHRÖDER, B., 1909. Phytoplankton von Westindien. *Ber. dt. bot. Ges.*, 27, p. 210-214.
- SCHRÖDER, B., 1911. Adriatisches Phytoplankton. *Sber. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturw. Kl., Abt. 1*, 120 (5), pp. 601-657.

- SCHUBERT, K., 1937. Die Ceratien der deutschen antarktische Expedition. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **34**, pp. 373-431 + tabl.
- SCHÜTT, F., 1893. *Das Pflanzenleben der Hochsee*. Kiel & Leipzig, 1893, pp. 1-76. = *Ergebn. Plankton Exped. Humboldt-Stiftung*, **1**, A, pp. 243-314.
- SCHÜTT, F., 1895. Die Peridineen der Plankton-Expedition. *Ibid.*, **4**, M.a.A, pp. 1-170, pl. 1-27.
- SCHÜTT, F., 1896. Peridinales, in : ENGLER & PRANTL : *Natürlichen Pflanzenfamilien*, **1** (1 b), pp. 1-30.
- SILVA, E.S., 1949. Diatomaceas e Dinoflagelados da Baía de Cascais. *Port. Acta biol., ser. B, vol. Julio Henriques*, pp. 300-382, pl. 1-9, + tabl.
- SILVA, E.S., 1952. Diatomaceas e Dinoflagelados das águas litorais da Guiné Portuguesa. *Bolm cult. Guiné Port.*, **7** (27), pp. 585-606, pl. 1-6.
- SILVA, E.S., 1952b. Estudos de plancton na lagoa de Obidos. I - Diatomaceas e Dinoflagelados. *Revta Fac. Ciênc. Univ. Lis.*, 2ª sér., **C**, **2** (1), pp. 5-44, pl. 1-5, + tabl.
- SILVA, E.S., 1955 et 1957. Dinoflagelados do plancton marinho de Angola. — 1955 : *Anais Jta Invest. Ultramar*, **10** (2), pp. 107-191, pl. 1-11, + tabl. — 1957 : *Trabhs Miss. Biol. marit.*, 1955, 15.
- SILVA, E.S., 1956a. Contribuição para o estudo do microplancton marinho de Moçambique. — *Jta Invest. Ultramar., Est. ens. doc.*, **28**, pp. 1-97, pl. 1-14. — *Jta Invest. Ultramar, Miss. Biol. marit., Colect.*, **1** (8).
- SILVA, E.S., 1956b. Contribution à l'étude du microplancton de Dakar et des régions maritimes voisines. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, **18 A** (2), pp. 335-371, pl. 1-7, + tabl.
- SILVA, E.S., 1958. Nova contribuição para o estudo do microplancton marinho de Angola. — *Trabhs Miss. Biol. marit.*, **18**, pp. 27-85, pl. 1-10, + tabl. — *Anais Jta Invest. Ultramar*, **12** (2).
- SILVA, E.S., 1960. O microplancton de superfície nos meses de Setembro e Outubro na estação de Inhaca (Moçambique). — *Trabhs Cent. Biol. pisc. Lisboa*, **28**, pp. 1-56, pl. 1-23, + tabl. — *Mems Jta Invest. Ultr.*, 2º ser., **18**.
- SILVA, E.S. et PINTO, J.S., 1948. Plancton da baía de S. Martinho do Porto. I - Diatomaceas e Dinoflagelados. *Bolm Soc. port. Ciênc. nat.*, **16** (2), pp. 134-187 (incl. pl. 1-6).
- SOURNIA, A., 1965. Premier inventaire du phytoplancton littoral de l'île Maurice. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 2º s., **37** (6), 1965 (1966), pp. 1046-1050.
- SOURNIA, A., 1966. Sur la variabilité infraspécifique du genre *Ceratium* (Péridinien planctonique) en milieu marin. *C.R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 1966 (1967), **263** (25), pp. 1980-1983.
- SOUZA, J.A., 1950. Nota sobre variação específica em *Ceratium furca* Dujardin do plancton do littoral paulista. *Bolm Inst. Paul. oceanogr.*, **1** (2), pp. 93-97.
- STEMMANN NIELESN, E., 1934. Untersuchungen über die Verbreitung, Biologie und Variation der Ceratien im südlichen stillen Ozean. *Dana Rep.*, **4**, pp. 1-67.

- STEEEMANN NIELSEN, E., 1939. Die Ceratien des indischen Ozeans und der ostasiatischen Gewässer, mit einer allgemeinen Zusammenfassung über die Verbreitung der Ceratien in den Weltmeeren. *Ibid.*, 17, pp. 1-33.
- STEIN, F.R., 1883. *Der Organismus der Arthrodelen Flagellaten, nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet*. Leipzig, pp. 1-30, pl. 1-25.
- STOSCH, H.A. von, 1964. Zur Problem der sexuellen Fortpflanzung in der Peridineengattung *Ceratium*. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, 10 (1-4), pp. 140-152.
- STÜWE, W., 1909. Phytoplankton aus dem Nord-Atlantik in Jahre 1898 u. 1899. *Bot. Jb.*, 43, pp. 225-302, pl. 1-2.
- SUBRAHMANYAN, R., 1958. Phytoplankton organisms of the arabian sea off the west coast of India. *J. Indian bot. Soc.*, 37 (4), pp. 435-441.
- TRAVERS, A. et M., 1962. Recherches sur le phytoplancton du golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 26 (41), pp. 7-139.
- TRAVERS, A. et M., 1965. Introduction à l'étude du phytoplancton et des Tintinnides de la région de Tuléar (Madagascar). *Ibid.*, fasc. h. sér., suppl. n° 4, pp. 125-162 — *Annls malg., sci.*, (2).
- TRÉGOUBOFF, G. et ROSE, M., 1957. *Manuel de planctonologie méditerranéenne*. I - Texte; II - Illustr. Centre natn. Rech. scient., Paris, 587 p., 207 pl.
- VANHÖFFEN, E., 1896. Das Genus *Ceratium*. *Zool. Anz.*, 19 (499), pp. 133-134.
- VANHÖFFEN, E., 1897. Die Fauna und Flora Grönlands. *Grönland-Exp. Ges. Erdk.* Berlin, 2, pp. 1-383, pl. 1-8.
- WAILES, G.H., 1928. Dinoflagellates and Protozoa from British Columbia. With descriptions of new species. I. *Mus. Notes, Vancouver*, 3 (1), pp. 20-31, incl. pl. 1-3.
- WANG, C.C., 1936. Dinoflagellata of the gulf of Pê-Hai. *Sinensia*, Shanghai, 7 (2), pp. 128-171.
- WANG, C.C. et NIE, D., 1932. A survey of the marine Protozoa of Amoy. *Contr. biol. Lab. Sci. Soc. China, Zool. ser.*, 8 (9), pp. 285-385.
- WOOD, E.J.F., 1954. Dinoflagellates in the Australian region. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 5 (2), pp. 171-351.
- WOOD, E.J.F., 1963a. Check-list of Dinoflagellates recorded from the indian ocean. *Rep. Div. Fish. oceanogr. C.S.I.R.O. Aust.*, 28, pp. 1-55, et 1-3.
- WOOD, E.J.F., 1963b. Dinoflagellates in the australian region. II - Recent collections. *Ibid., techn. Pap.*, 14, pp. 1-55.
- WOOD, E.J.F., 1963c. Dinoflagellates in the australian region. III - Further collections. *Ibid.*, 17, pp. 1-20.
- YARRANTON, G.A., 1967. Parameters fro use in distinguishing populations of *Euceratium* Gran. *Bull. mar. Ecol.*, 6 (6), pp. 147-158.
- ZACHARIAS, O., 1906. Über Periodizität, Variation und Verbreitung verschiedener Planktonwesen in südlichen Meeren. *Arch. Hydrobiol. Planktonk.*, 1, pp. 498-575.
- ZEDERBAUER, E., 1904. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*. *Ber. dt. bot. Ges.*, 22, pp. 1-8, pl. 1.

506



**SYSTÉMATIQUE, MORPHOLOGIE,
ANATOMIE ET REPRODUCTION
DE L'ESPÈCE *NEUROCAULON GRANDIFOLIUM*
RODRIGUEZ (GIGARTINALE, FURCELLARIACÉE)**

par Louis CODOMIER

*Laboratoire de Botanique, C.S.U., 66-Perpignan
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer*

SOMMAIRE

L'étude est envisagée sous trois aspects : morphologie (relations entre les deux espèces méditerranéennes de *Neurocaulon*), anatomie (caractères spécifiques intramédullaires et corticaux), reproduction sexuée (origine et formation des différents rameaux carpogoniaux, les gonimoblastes, origine et formation des spermaties). Les affinités des trois genres de la famille des Furcellariacées sont discutées.

I. — HISTORIQUE

J.J. RODRIGUEZ (1896) décrit brièvement une espèce nouvelle : *Neurocaulon grandifolium* Rodriguez en donnant une figure et une coupe anatomique d'après une récolte par dragage (70 à 100 mètres de profondeur) sur les côtes des Baléares (Minorque).

FR. ARDISSONE rattache cette espèce au genre *Constantinea* (*Constantinea grandifolia* Ardissonne).

Le genre *Constantinea* fut créé par A. POSTELS et F. RUPRECHT (1840) à partir d'une algue du Pacifique Nord appelée *Fucus rosa marina* (Gmelin, 1762). Ils y plaçaient aussi une espèce méditerranéenne : *Constantinea reniformis* Postels et Ruprecht (fig. 1 F).

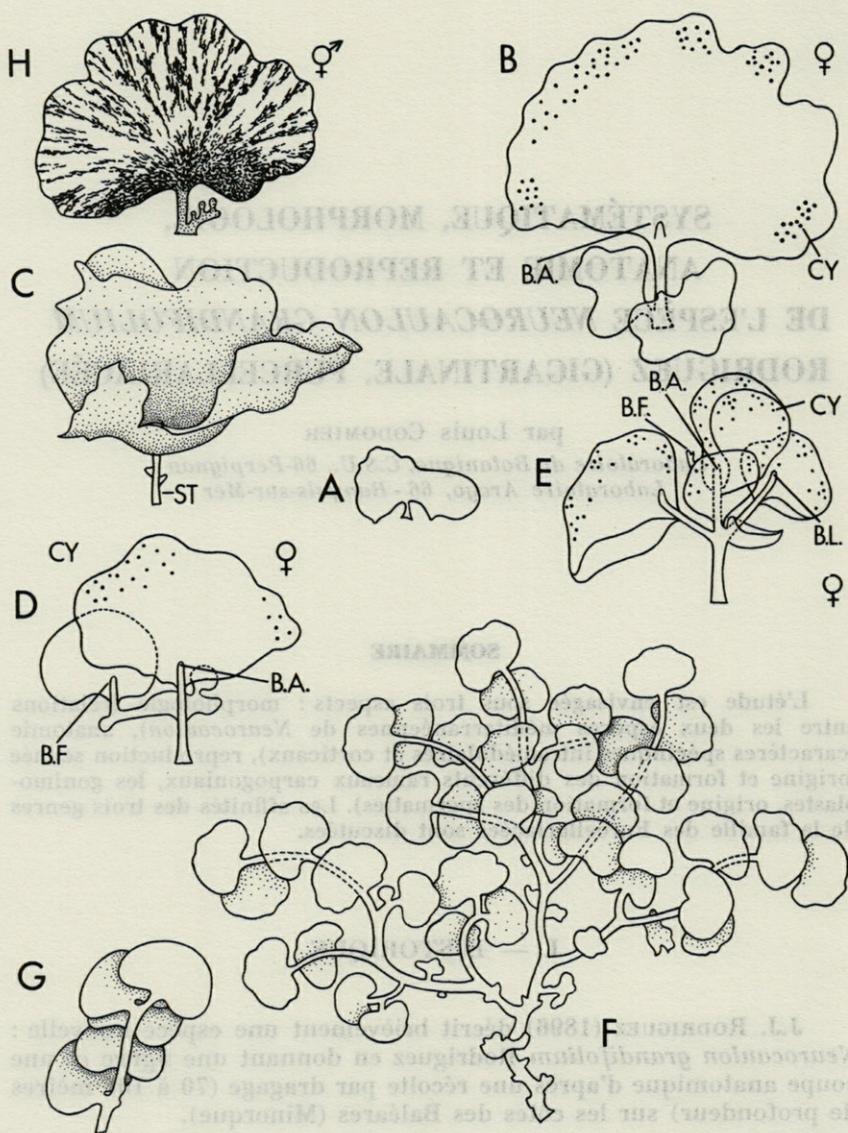


FIG. 1. — *Neurocaulon grandifolium* Rod.; A, thalle jeune; B, thalle ♀; C, thalle stérile; D et E, thalles ♀ ramifiés; F, *Constantinea reniformis* P. et R. (1840); G, *Neurocaulon foliosum* Zan. (1867); H, thalle hermaphrodite.
 B.A., bourgeon apical; B.F., bourgeon foliaire; B.L., bourgeon latéral; CY., cystocarpe; ST., stipe.

C'est G. ZANARDINI (1843) qui créa le genre *Neurocaulon* pour une espèce nouvelle de l'Adriatique : *Neurocaulon foliosum* Zanardini, illustrée par KUTZING en 1867 (fig. 1 G) et que G. ZANARDINI (1865) reconnut identique au *Constantinea reniformis* Postels et Ruprecht qu'il plaça dans le genre *Neurocaulon* [*Neurocaulon reniforme* (Postels et Ruprecht) Zanardini].

Par la suite, J.B. DE TONI (1903) reprenant l'étude du genre *Neurocaulon* admet deux espèces en Méditerranée : *Neurocaulon reniforme* (P. et R.) Zan. et *Neurocaulon grandifolium* Rod.

J. FELDMANN (1942) rapporte à cette dernière espèce deux individus qu'il a récoltés au cap Béar (Banyuls-sur-Mer).

Actuellement, les deux espèces sont classées par H. KYLIN (1954) dans la famille des Furcellariacées (Gigartinales) tandis que les *Constantinea* sont placés dans les Cryptonemiales (Dumontiacées).

Au cours de séjours au Laboratoire Arago (1) (1963-1966), j'ai pu observer le développement du *Neurocaulon grandifolium* Rod. dont la structure et les organes reproducteurs étaient mal connus.

II. — DÉLIMITATION DE L'ESPÈCE

Comme son nom l'indique, les individus de cette espèce se distinguent du *N. reniforme* (P. et R.) Zan. par leur fronde de grande taille. Cependant, mes études morphologiques suggèrent que ces deux espèces ne seraient que deux formes de la même entité.

Les individus des deux espèces sont fixés par un stipe : chez *N. grandifolium*, le stipe a 4 mm à 12 mm de haut et un nombre limité de frondes réniformes (3 à 4 généralement), la plus distale étant très grande (3 à 4 cm de large à partir de son insertion sur le stipe). Souvent, les autres frondes plus basses sont à moitié défruites.

L'examen de quelques types particuliers d'individus montre que la fronde se ramifie. A partir d'un thalle jeune (fig. 1 A) les ramifications peuvent se produire à partir de deux catégories de bourgeons : des bourgeons apicaux et des bourgeons naissant au sommet des frondes. En effet, généralement le stipe porte à son sommet un bourgeon apical (fig. 1 B), parfois deux (fig. 2), mais le second est inséré latéralement, ce qui donne à la plante des ramifications

(1) A cette occasion, je remercie Monsieur le Professeur DRACH, Directeur du Laboratoire Arago, d'avoir bien voulu m'accueillir dans son laboratoire et me permettre d'y effectuer ces travaux dans de très bonnes conditions matérielles.

pseudo-dichotomes. Parfois, il n'y a pas de bourgeons apicaux, le sommet du stipe portant une grande fronde (fig. 1 C), celle-ci est alors peltée. Dans ce dernier cas, l'individu comporte des frondes dont la base d'insertion sur le stipe est d'autant plus engainante qu'elles sont plus proches du sommet. Un deuxième type de bourgeon (fig. 1 D et fig. 1 E) naît au sommet d'une fronde et produit une nouvelle portion de tige cylindrique. Entre le sommet de cette nouvelle excroissance et le sommet de la première fronde, se développe une autre fronde. Progressivement, la première fronde se détruit et se réduit à une ramification partant du stipe comme celle produite par un bourgeon latéral.

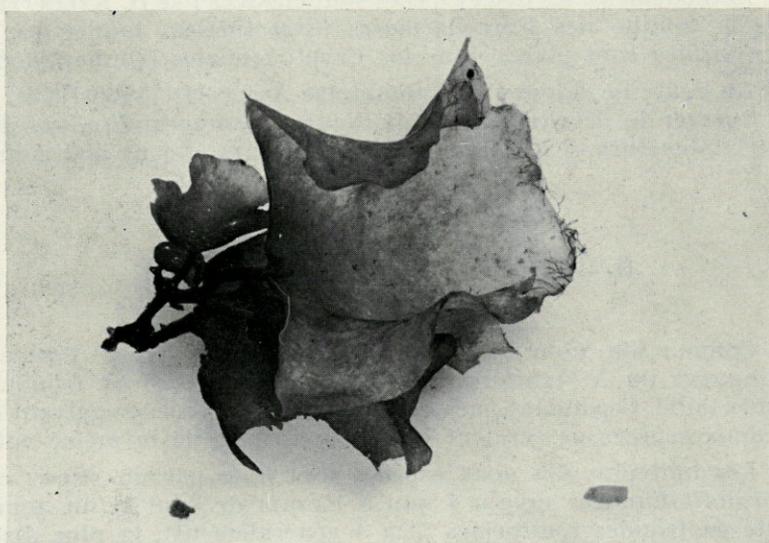


FIG. 2. — *Neurocaulon grandifolium* Rod. Thalle montrant les deux apex apicaux et latéraux.

Ces individus (fig. 2, fig. 1 D, fig. 1 E) sont donc intermédiaires entre le *N. grandifolium* Rod. et le *N. reniforme* (P. et R.) Zan. [cf. fig. 1 F de *Constantinea reniformis* d'après Postels, et Ruprecht et fig. 1 G de *N. foliosum* d'après ZANARDINI (1865)]. Les espèces *grandifolium* et *reniforme* seraient alors une seule et même espèce, la première représenterait l'individu jeune de première année et la deuxième l'individu plus âgé d'une algue qui serait pérennante. L'individu *grandifolium* produirait à partir de son stipe des frondes qui se détruiraient au fur et à mesure de la croissance tandis que certaines se transformeraient en tiges à l'extrémité desquelles un apex fonctionnerait comme l'apex principal (ramifications latérales).

D'autres ramifications primaires se produiraient à partir de bourgeons nés directement sur le stipe principal. Ainsi, tous les ans la plante grandirait en taille et se ramifierait grâce aux bourgeons nés sur les feuilles ou à ceux bourgeonnant à partir du stipe. Un individu sans bourgeon serait à un stade de repos jusqu'à une éventuelle reprise de croissance.

Cet exemple d'individu jeune et d'individu âgé, ayant une morphologie externe différente mais présentant des types intermédiaires entre les deux, se rencontre également dans les *Kallymenia* (*Kallymenia microphylla* J. Ag), cette algue pérennante évoluant d'année en année en se ramifiant.

Je me propose d'apporter ultérieurement de nouvelles précisions sur les relations entre les deux espèces de *Neurocaulon*. Dans ce travail, je me limiterai à l'étude des individus ayant les caractères spécifiques du *N. grandifolium* Rod. que j'ai rencontré aux environs de Banyuls-sur-Mer.

III. — STRUCTURE ANATOMIQUE DU *N. GRANDIFOLIUM* ROD.

En coupe transversale, la fronde montre deux cortex cellulaires encadrant une medulla de nature filamenteuse. Cette partie centrale est formée d'une part de ponts transversaux et d'autre part de cellules presque étoilées, étalées dans le plan d'aplatissement du thalle, bien visibles dans une coupe tangentielle. Le stipe présente une structure semblable avec cortex cellulaire et medulla filamenteuse.

A. — LA FRONDE

1) *En vue superficielle* (fig. 4 A), les cellules corticales sont nettement polyédriques et jointives, de forme irrégulière et mesurant en moyenne 13μ de long sur 9μ de large. Les plastes sont rubanés et peu nombreux : 4 au maximum; leur limite respective est très difficile à discerner.

2) *En coupe transversale* (fig. 3 A), l'épaisseur moyenne des frondes se situe autour de 200μ et varie entre 180 et 250μ . L'épaisseur du cortex est généralement inférieure (parfois égale) à celle de la medulla. De l'extérieur vers l'intérieur, les cellules augmentent de taille. Les cellules les plus internes (20μ) ont environ des dimen-

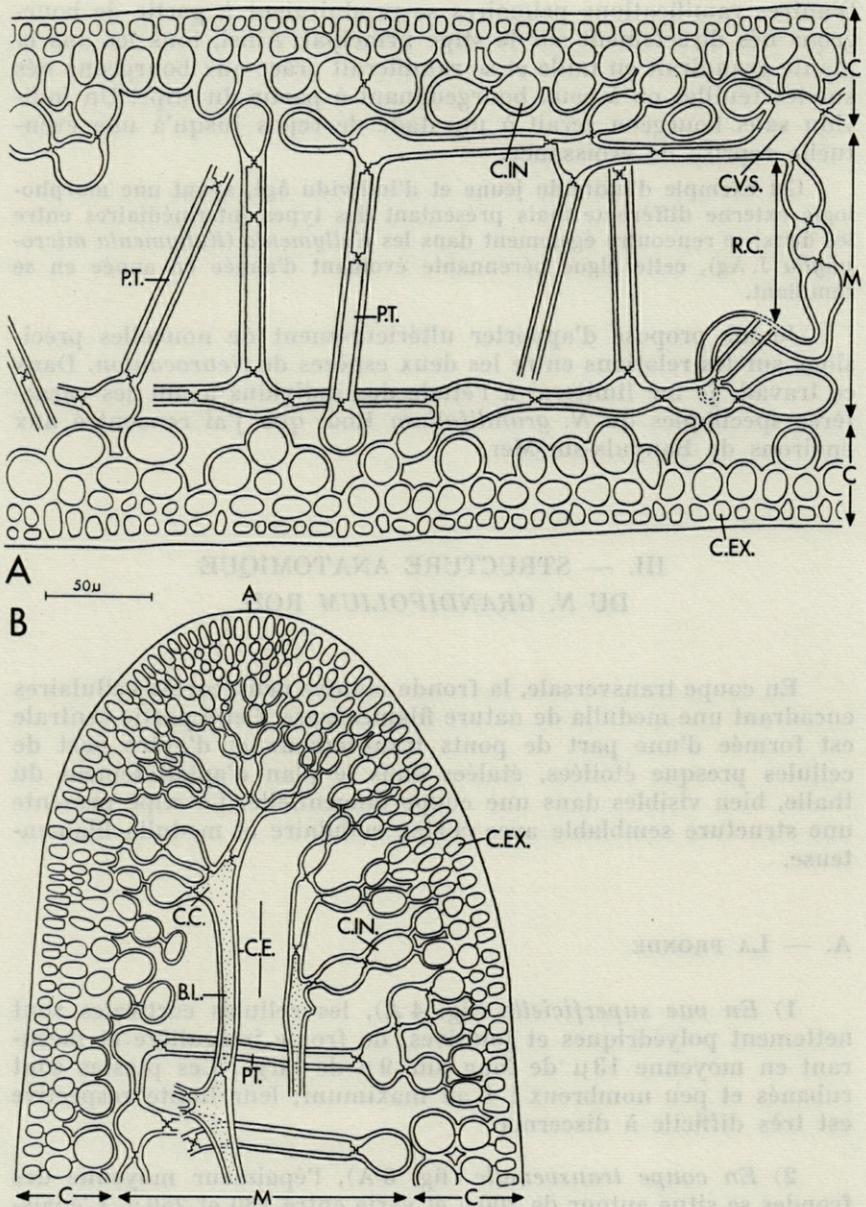


FIG. 3. — *Neurocaulon grandifolium* Rod.; A, coupe transversale de la fronde; B, coupe longitudinale passant par l'apex de la fronde; B.L., long prolongement; C, cortex; C.C., corps cellulaire; C.E., cellule pseudo-étoilée; C.EX., cellule corticale externe; C.IN., cellule corticale interne; C.V.S., cellule végétative support; M., medulla; P.T., pont cellulaire transversal; R.C., rameau carpogonial.

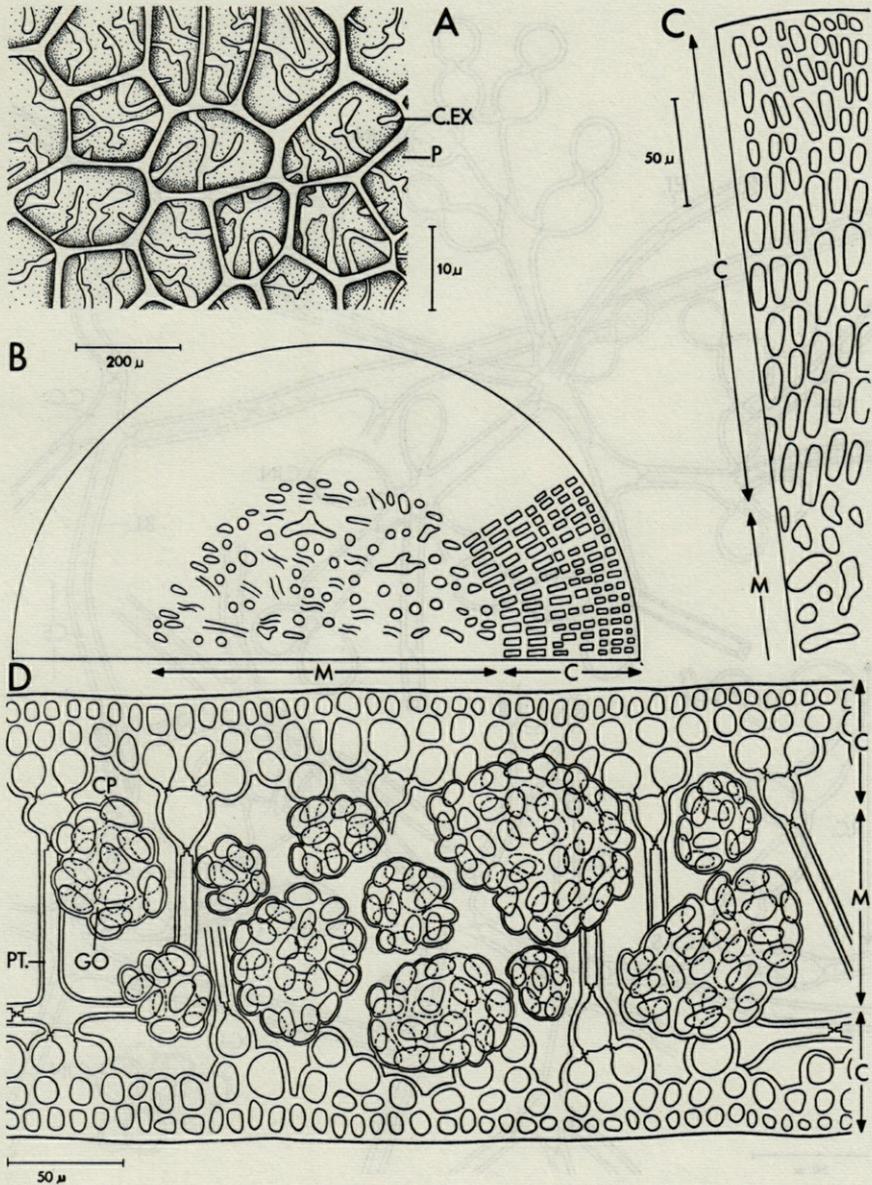


FIG. 4. — *Neurocaulon grandifolium* Rod.; A, vue superficielle des cellules corticales externes de la fronde; B.C., coupes transversales du stipe; D, coupe transversale de la fronde montrant les gonimoblastes.

C, cortex; C.EX., cellule corticale externe; CP., carpospore; GO., gonimolobe; M, medulla; P, rhodoplaste; P.T., pont cellulaire transversal.

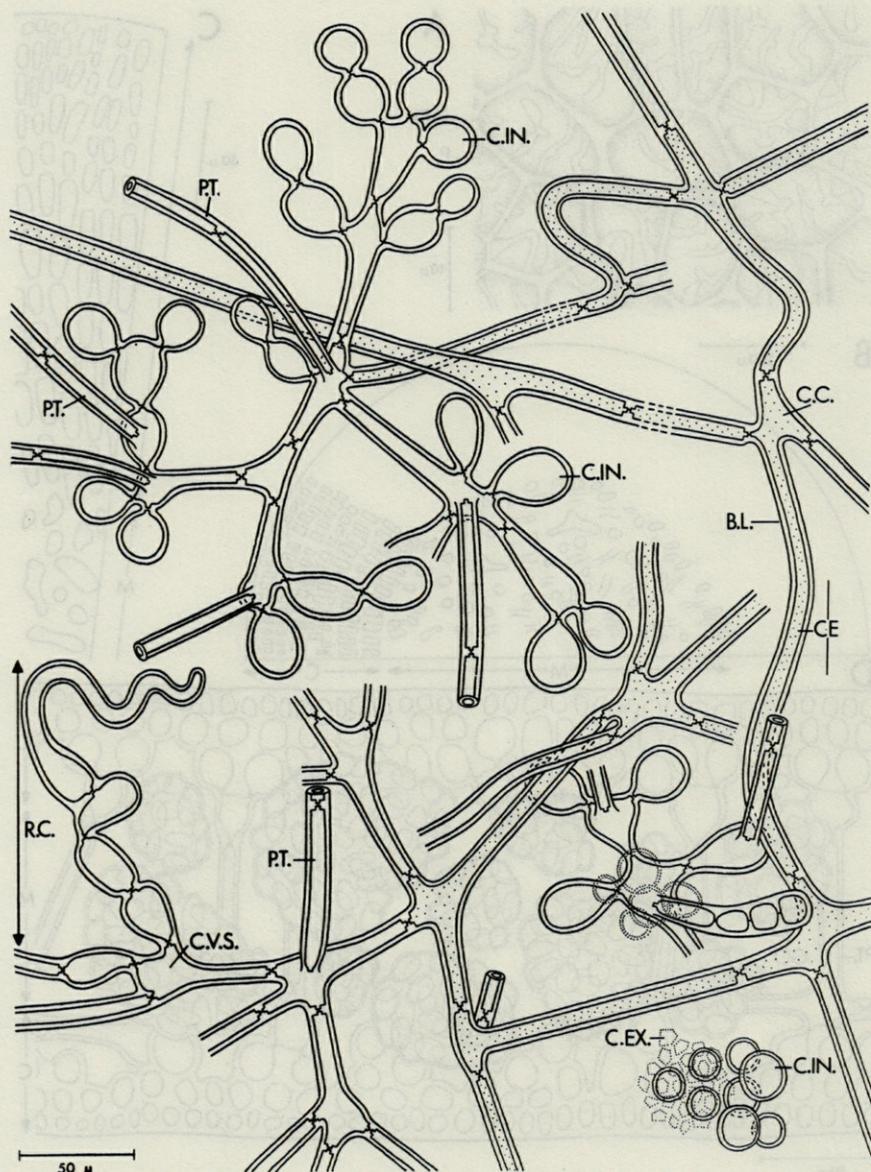


FIG. 5. — *Neurocaulon grandifolium* Rod.; coupe tangentielle. B.L., long prolongement; C.C., corps cellulaire; C.E., cellule pseudo-étoilée; C.EX., cellule corticale externe; C.IN., cellule corticale interne; C.V.S., cellule végétative support; P.T., pont cellulaire transversal; R.C., rameau carpogonial.

sions doubles de celles de l'assise externe (10 μ). Le rapport de taille entre les cellules internes et externes est donc de deux; pour cette espèce le rapport est bien inférieur à celui observé chez le *Kallymenia microphylla* J. Ag. où il est voisin de quatre. Quant au nombre d'assises corticales il est variable : 3 à 4 assises suivant les sections. En effet, les cellules corticales sont étroitement accolées dans l'assise externe mais sont d'autant plus lâchement réunies qu'elles appartiennent à une assise plus interne. Les cellules corticales externes sont allongées anticlinalement et celles des assises les plus internes sont, soit rondes, soit ovales. Dans ce dernier cas, la forme des cellules corticales internes varie en coupe transversale selon l'endroit de la section. La medulla est très riche en cavités parcourues par des ponts cellulaires transversaux issus des cellules corticales internes. Ces ponts ont une longueur toujours inférieure à 100 μ . De semblables ponts cellulaires se rencontrent chez *Halymenia latifolia* Crouan et *Halymenia floresia* (Clem.) J. Ag.

3) *En coupe radiale*, passant par l'apex (fig. 3 B) les cellules médianes ont un corps cellulaire C.C. muni d'un long prolongement basilaire B.L. Ces cellules seraient presque étoilées si les autres prolongements n'étaient pas très courts. Ces derniers sont liés aux cellules corticales ou bien au prolongement B.L. d'autres cellules également presque étoilées. Cette structure de cellules médianes presque étoilées est caractéristique du *N. grandifolium* Rod. et aussi de l'*Halarachnion ligulatum* Kutzing.



FIG. 6. — *Neurocaulon grandifolium* Rod. Cellule étoilée.

4) *En coupe tangentielle*, les cellules médianes presque étoilées sont bien vues de face (fig. 5 + fig. 6) dans *une coupe tangentielle* du thalle. Le corps cellulaire est étalé dans le sens d'aplatissement de la fronde et présente de courts prolongements et le prolongement plus long B.L. Ce dernier peut atteindre des dimensions variables suivant les régions (près de l'apex ou bien dans la région médiane). Dans la région médiane de la fronde, le prolongement B.L. a une longueur de 350 à 400 μ , ce qui explique qu'une coupe transversale médiane de la fronde rencontre rarement le corps cellulaire de ces cellules pseudo-étoilées; le prolongement B.L. est sectionné mais n'est pas reconnaissable. Les cellules corticales internes sont ovales car elles sont allongées suivant une direction radiale; leurs sections transversales seront bien différentes suivant les plans de coupe : rondes ou ovoïdes. Les cellules corticales internes à direction d'allongement radial, présentent des prolongements cylindriques plus ou moins longs qui les unissent et délimitent entre elles des mailles d'autant plus importantes qu'elles appartiennent à une assise plus interne. Ainsi, il est difficile en coupe transversale de savoir le nombre exact d'assises corticales. Pour dénombrer ces dernières de façon certaine, il est nécessaire d'utiliser des coupes radiales passant par l'apex, l'identification des cellules pseudo-étoilées se faisant mieux avec des coupes tangentielles.

B. — LE STIPE

Le cortex du stipe (fig. 4 B et 4 C) est constitué de cellules en files radiales, très serrées et allongées radialement; leur taille augmente aussi de l'assise externe vers l'assise profonde.

La medulla est plus réduite que dans la fronde et est constituée par des cellules pseudo-étoilées en files longitudinales dont le corps cellulaire est étiré dans le sens de l'axe du stipe, le prolongement B.L. restant inchangé; les ponts cellulaires transversaux sont mêlés à ces cellules pseudo-étoilées et ne sont pas apparentes, ce qui donne à une coupe transversale un aspect de medulla filamenteuse.

IV. — LES ORGANES REPRODUCTEURS

A. — LES ORGANES FEMELLES

1) *Historique* :

Les études ont été peu nombreuses et seul H. KYLIN (1954) dit que : « Les branches carpogoniales et les cellules auxiliaires sont

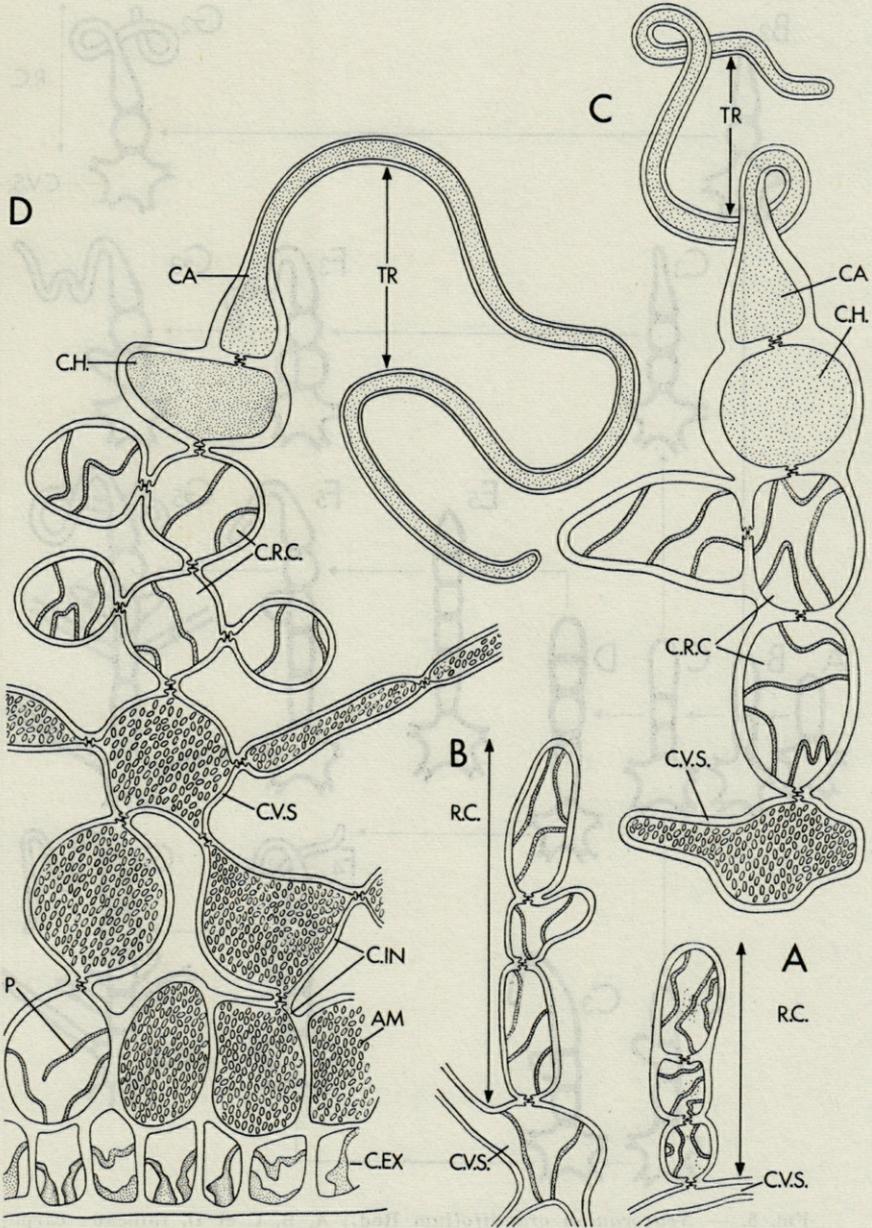


FIG. 7. — *Neurocaulon grandifolium* Rod.; A et B, jeunes rameaux carpogoniaux; C et D, rameaux carpogoniaux mûrs. AM., amidon florideen; CA., carogone; C.EX., cellule corticale externe; C.H., cellule hypogone; C.I.N., cellule corticale interne; C.V.S., cellule végétative support; R.C., rameau carpogonial; TR., trichogyne.

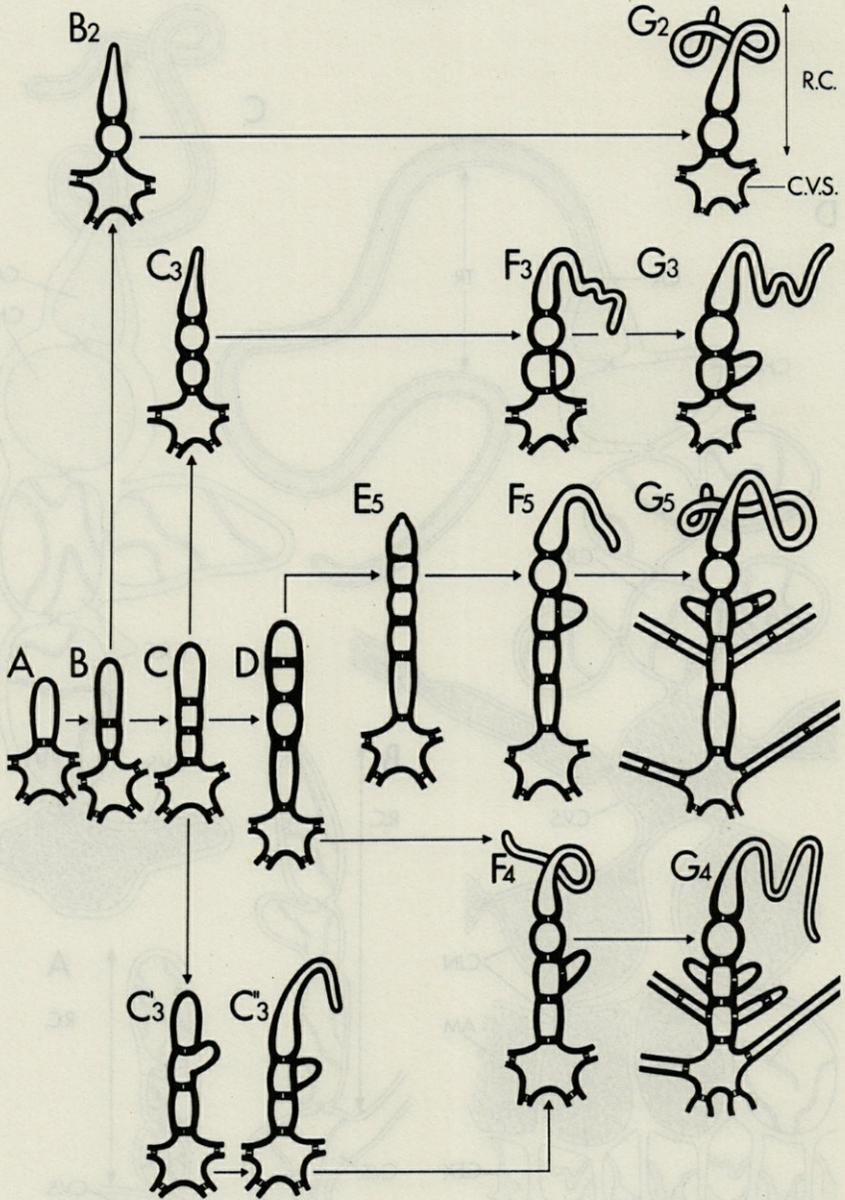


FIG. 8. — *Neurocaulon grandifolium* Rod.; A, B, C et D, rameaux carposporoniaux jeunes indifférenciés; G2, G3, G4, G5, rameaux carposporoniaux mûrs à deux, trois, quatre cinq cellules; A, B, B2, G2, évolution du rameau carposporonial bicellulaire; A, B, C, C3, F3, G3, évolution du rameau carposporonial tricellulaire; A, B, C, C'3, C"3, F4, G4 ou A, B, C, D, F4, G4, évolution du rameau carposporonial quadricellulaire; A, B, C D, E5, F5, F5, évolution du rameau carposporonial à cinq cellules.

C.V.S., cellule végétative support; R.C., rameau carposporonial.

comme chez *Halarachnion ligulatum* Kutz. Les « cystocarpes » n'émergent pas et les gonimoblastes sont composés de plusieurs lobes en forme d'étoile. Les sponranges sont inconnus ».

2) *Mes observations :*

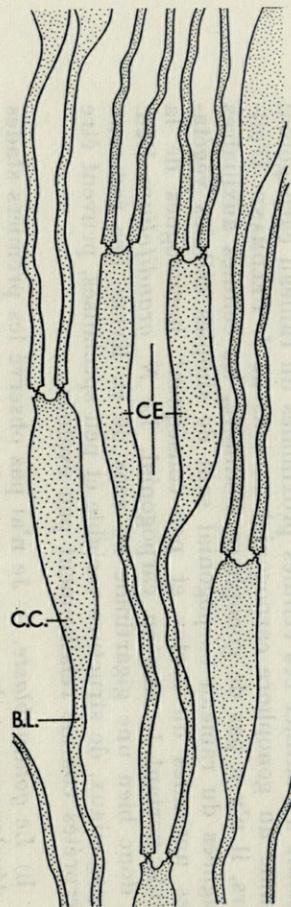
a) *Les rameaux carpogoniaux.* — J'ai moi-même observé tout d'abord les rameaux carpogoniaux. Ces derniers se développent à partir de cellules corticales internes végétatives dont le contenu cellulaire est riche en amidon (cf. cellule C.V.S. des figures 7 A, 7 B, 7 C, 7 D).

Dans *H. ligulatum* Kutz., H. KYLIN (1954) a mentionné que les rameaux carpogoniaux peuvent comporter plusieurs cellules. J'ai observé pour le *N. grandifolium* Rod. quatre types de rameaux carpogoniaux soit à deux cellules (fig. 8 G2), trois cellules (fig. 8 G3), quatre cellules (fig. 8 G4), cinq cellules (fig. 8 G5). Ces rameaux carpogoniaux se développent à partir d'une cellule unique (fig. 8 A). Exceptionnellement, comme chez *H. ligulatum* Kutz d'ailleurs, deux rameaux carpogoniaux peuvent naître à partir d'une même cellule végétative interne du cortex (fig. 9 B).

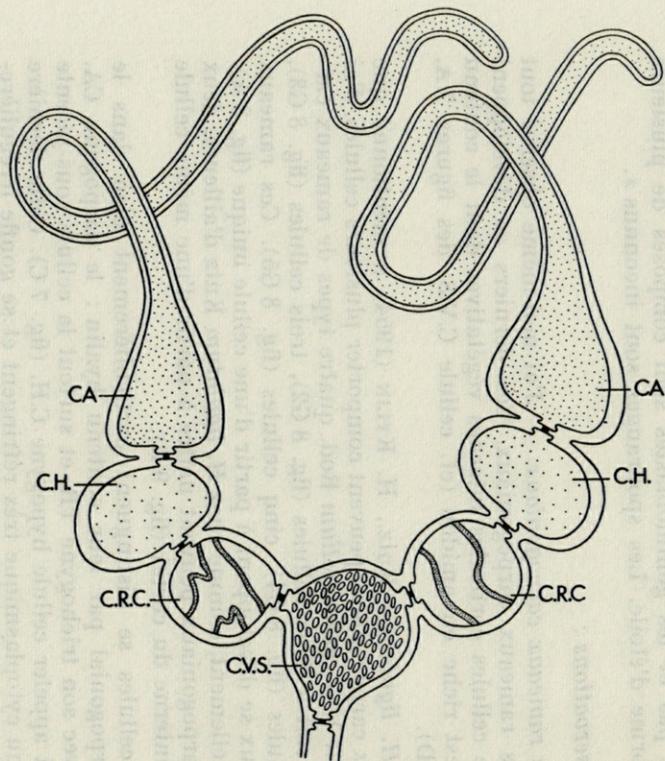
Deux cellules se distinguent particulièrement bien dans le rameau carpogonial par leur contenu hyalin : le carpogone CA. (fig. 7 C) avec son trichogyne TR. et surtout la cellule sous-jacente qu'on peut appeler cellule hypogyne C.H. (fig. 7 C). Cette dernière a un contenu cytoplasmique très réfringent et se gonfle irrégulièrement. Ces deux cellules : carpogone et cellule hypogyne ne se ramifient jamais. Par contre, les autres cellules du rameau carpogonial peuvent se ramifier.

Ces divers types de rameaux carpogoniaux avec un nombre de cellules variable mais où les deux dernières sont parfaitement caractérisées et constantes, permettent d'interpréter cette formation comme un rameau carpogonial bicellulaire. Il pourrait, soit rester ainsi, soit se développer plus ou moins pour donner de ces cellules qui peuvent porter des ramifications latérales. Il ne semble pas possible d'identifier ces cellules proximales du rameau carpogonial comme un gonophore carpogonial au sens de J. FELDMANN. D'ailleurs, il n'y a pas de gonophore auxiliaire, les cellules auxiliaires éloignées du rameau carpogonial sont de simples cellules végétatives normales du cortex et par conséquent, homologues de la cellule portant le rameau carpogonial. Le *N. grandifolium* Rod. est donc bien une gigartinale au sens de H. KYLIN. Ses rameaux carpogoniaux, de structure variable et peu spécialisés, peuvent être interprétés comme relativement peu évolués.

b) *Le gonimoblaste.* — Je n'ai pas observé les premiers stades du développement du carpogone après la fécondation mais seule-



A



B

FIG. 9. — A, *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour., medulla du stipe; B, *Neurocaulon grandifolium* Rod., deux rameaux carposoniaux fixés sur une même cellule végétative support.
 B.L., long prolongement; CA., carposogone; C.C., corps cellulaire; C.E., cellule pseudo-étoilée; C.H., cellule hypogone; C.V.S., cellule végétative support; C.R.C., cellule du rameau carposonial.

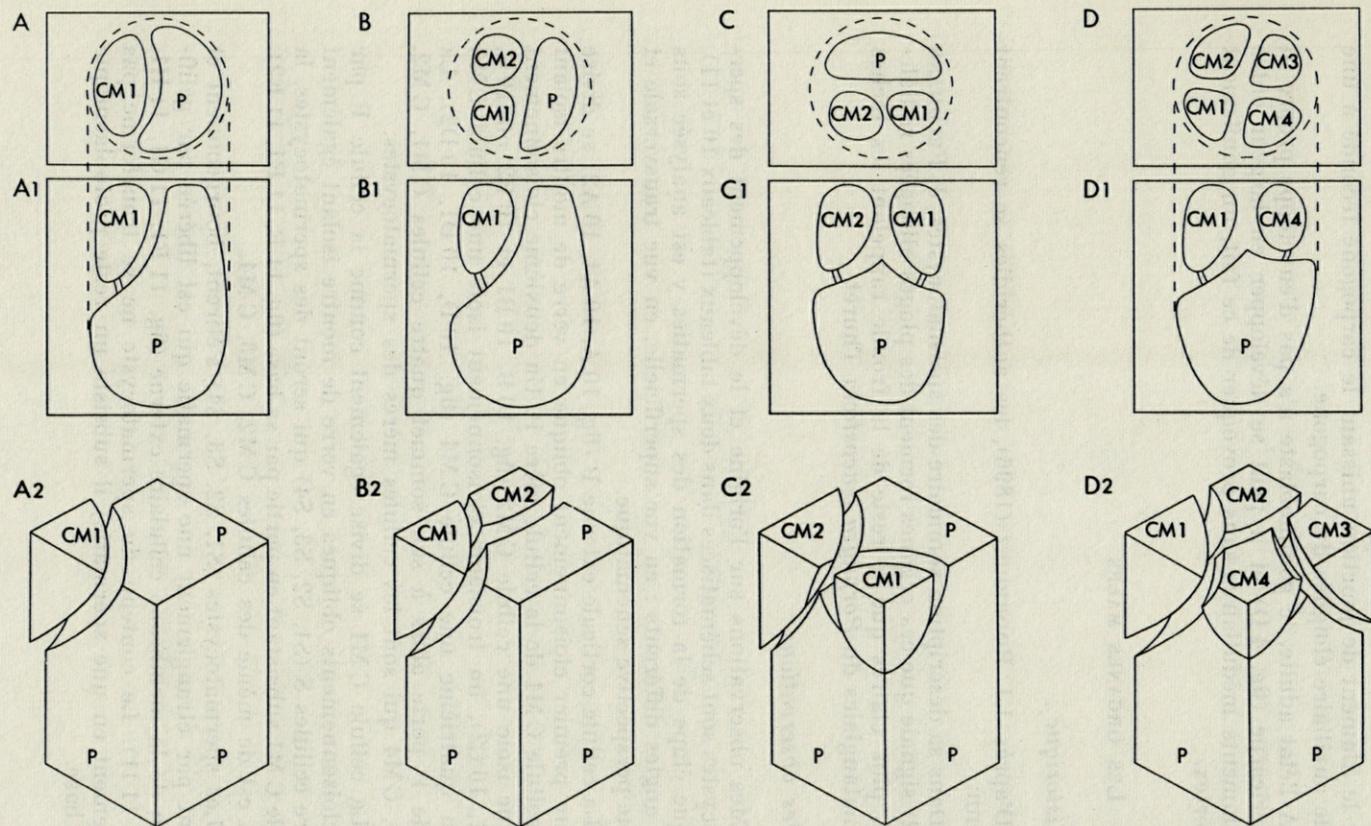


FIG. 10. — *Neurocaulon grandifolium* Rod.; début de la reproduction sexuée mâle; A, B, C, D, vue superficielle des divisions successives des cellules corticales externes; A1, B1, C1, D1, coupe transversale leur correspondant; A2, B2, C2, D2, diagramme schématique leur correspondant; CM1, CM2, CM3, CM4, cellules mères 1, 2, 3, 4 de spermatocystes; P., cellule initiale corticale.

ment le filament de jonction unissant le carpogone fécondé à une cellule auxiliaire éloignée du carpogone.

A l'état adulte, le gonimoblaste n'a pas d'enveloppe propre ni de péricarpe (fig. 4 D) et il peut se développer en largeur entre les filaments médullaires sans provoquer de ce fait, un gonflement du cortex.

B. — LES ORGANES MALES

1) *Historique* :

D'après J.J. RODRIGUEZ (1896), les anthéridies se rencontrent en juin.

Dans sa description sommaire des spermatocystes, J. FELDMANN (1942) signale que ces organes forment des plages allongées radialement, plus claires que le reste de la fronde rappelant les taches spermatangiales du *Porphyra leucosticta* Thuret.

2) *Mes observations* :

Mes observations sur l'origine et le développement des spermatocystes sont schématisées dans deux tableaux (tableaux 10 et 11). Chaque étape de la formation des spermaties y est analysée sous trois angles différents : en vue superficielle, en vue transversale et en vue perspective schématique.

La cellule corticale externe P (fig. 10 A, 10 A1, 10 A2) se divise par un premier cloisonnement oblique en verre de montre isolant une cellule C M1 de la cellule mère P. Un deuxième cloisonnement oblique isole une cellule C M2 (fig. 10 B, 10 B1 et 10 B2 ou 10 C, 10 C1, 10 C2), un troisième cloisonnement isole une cellule C M3 et un quatrième une cellule C M4 (fig. 10 D, 10 D1, 10 D2). La cellule P porte alors à son sommet quatre cellules C M1, C M2, C M3, C M4 qui sont les cellules mères des spermatocystes.

La cellule C M1 se divise également comme la cellule P par des cloisonnements obliques en verre de montre isolant également quatre cellules S (S1, S2, S3, S4) qui seront des spermatocystes, la cellule C M1 subsistant en partie par sa base (fig. 11 E, 11 E1, 11 E2). Il en est de même des cellules C M2, C M3, C M4.

Les spermatocystes (S1, S2, S3, S4) s'étirent, bourgeonnent et isolent par étranglement une spermatie qui est libérée par gélification de la membrane cellulaire externe (fig. 11 F1, 11 G1, 11 H1, 11 I, 11 I1). Le contenu du spermatocyste ne se transforme pas totalement en une spermatie; il subsiste un reste protoplasmique à sa base.

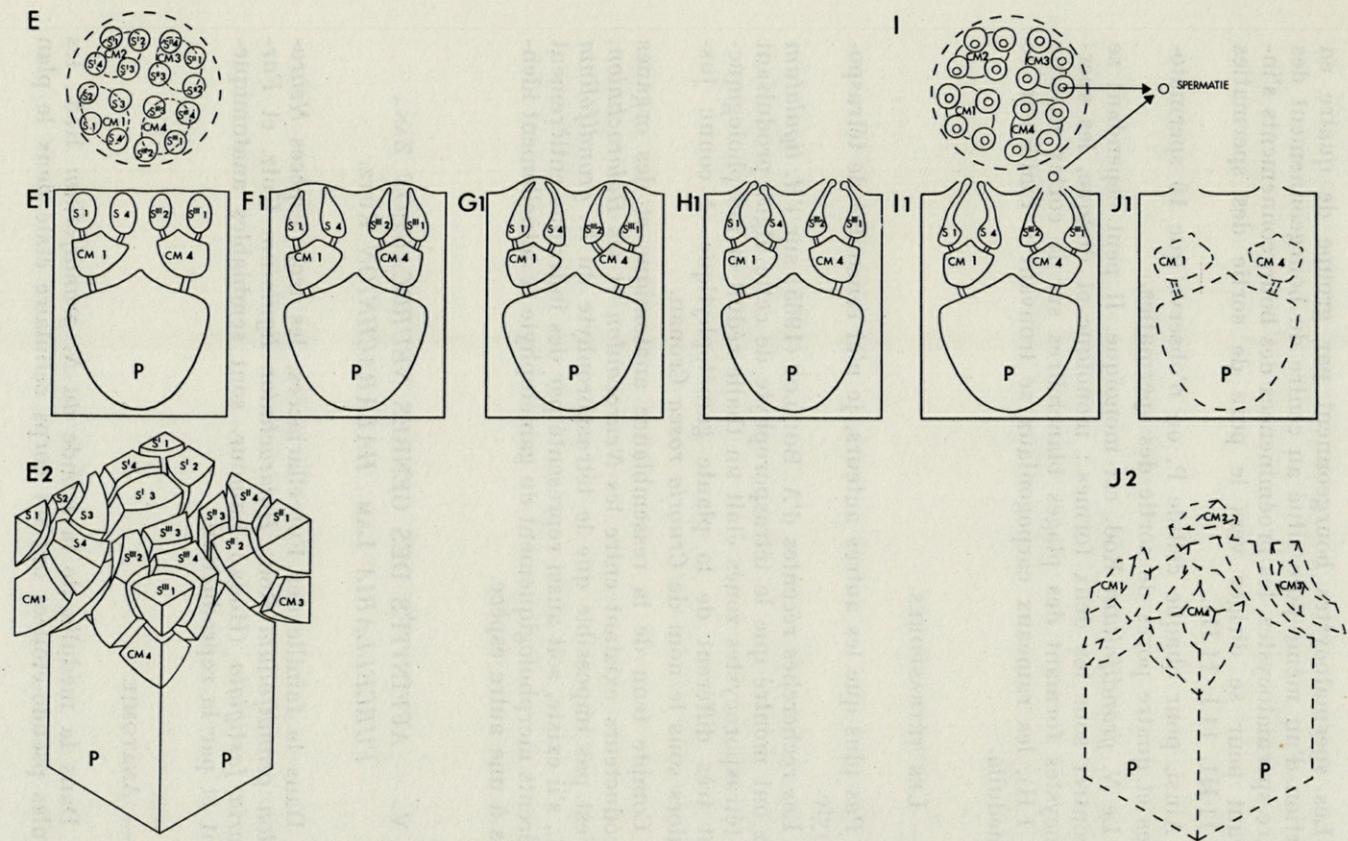


FIG. 11. — *Neurocaulon grandifolium* Rod.; fin de la reproduction sexuée mâle et formation des spermaties; E, I, vue superficielle; E1, F1, G1, H1 et I1, vue en coupe transversale; E2, vue en coupe diagrammatique; J1 et J2, vue transversale et vue schématique théorique. CM1, CM2, CM3, CM4, cellules mères 1, 2, 3, 4; S1, S2, S3, S4, spermatocystes 1, 2, 3, 4; S'1, S'2, S'3, S'4, spermatocystes 1', 2', 3', 4'; S''1, S''2, S''3, S''4, spermatocystes 1'', 2'', 3'', 4''.

Les spermatocystes bourgeonnent par groupe de quatre en direction d'un même pore situé au centre du bourgeonnement des quatre spermatocystes, les proéminences des bourgeonnements s'incurvant pour se diriger vers le pore de sortie des spermaties (fig. 11 H1, 11 I, 11 II).

Ainsi, pour chaque cellule P, on n'observe que 16 spermatocystes et quatre pores de sortie des spermaties.

Le *N. grandifolium* Rod. est monoïque. Il peut cependant se rencontrer sous les deux formes : monoïque et dioïque, les spermatocystes formant des plages blanchâtres sur le cortex externe (fig. 1 H), les rameaux carpoconiaux se trouvant à l'intérieur de la medulla.

C. — LES TÉTRASPORES

Pas plus que les autres auteurs, je n'ai rencontré de tétrasporophyte.

Les recherches récentes d'A. BOILLOT (1965) sur l'*H. ligulatum* Kutz ont montré que le tétrasporophyte de cette algue produisant des tétrasporocystes zonés était un thalle réduit et morphologiquement très différent de la plante gamétophytique et connu jusqu'alors sous le nom de *Cruoria rosea* Crouan.

Compte tenu de la ressemblance anatomique et des organes reproducteurs existant entre les *Neurocaulon* et les *Halarachnion*, il n'est pas impossible que le tétrasporophyte du *N. grandifolium* Rod., s'il existe, soit aussi représenté par des individus entièrement différents morphologiquement du gamétophyte et actuellement identifiés à une autre espèce.

V. — AFFINITÉS DES GENRES *NEUROCAULON* ZAN., *FURCELLARIA* LAM., *HALARACHNION* KUTZ.

Dans la famille des Furcellariacées, les trois espèces *Neurocaulon grandifolium* Rod., *Halarachnion ligulatum* Kutz. et *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour. sont semblables anatomiquement et par la reproduction.

A. — ANATOMIE

Dans la medulla de la fronde du *N. grandifolium* Rod., les cellules pseudo-étoilées ont un corps cellulaire étalé dans le plan

d'aplatissement de la fronde avec un long prolongement B.L. tandis que dans la medulla des stipes, les cellules pseudo-étoilées ont un corps cellulaire étiré dans le sens d'allongement de l'axe.

Ces cellules pseudo-étoilées à corps cellulaire étalé se retrouvent dans le thalle d'*H. ligulatum* tandis que celles à corps cellulaire étiré sont présentes dans le thalle du *F. fastigiata* (Huds.) Lamour (fig. 9 A).

Cependant, les ponts cellulaires transversaux présents dans la fronde de *N. grandifolium* Rod. et dans le thalle de l'*H. ligulatum* Kutz. ne se distinguent pas dans la medulla du stipe du *N. grandifolium* Rod. et du thalle rigide du *F. fastigiata* (Huds.) Lamour.

Les thalles de ces trois espèces sont en définitive des cladomes multiaxiaux dont les axes sont formés de cellules pseudo-étoilées à corps cellulaire plus ou moins comprimé et toujours pourvu du long prolongement basilaire B.L.

B. — REPRODUCTION

Dans les trois espèces les rameaux carpogoniaux se forment soit isolément, soit groupés par 2 ou 3, à partir d'une cellule végétative du cortex interne.

Le *N. grandifolium* Rod. présente fréquemment un seul rameau carpogonial à quatre cellules tandis que le *F. fastigiata* (Huds.) Lamour. montre généralement plusieurs rameaux carpogoniaux à 2 ou 3 cellules sur une même cellule végétative support.

Les gonimoblastes n'ont pas d'enveloppe propre ni de péri-carpe.

Dans les trois espèces, les spermatocystes bourgeonnent, s'étièrent et par étranglement isolent une spermatie.

Toutefois, l'*H. ligulatum* Kutz. est monoïque tandis que le *F. fastigiata* (Huds.) Lamour. est dioïque; le *N. grandifolium* Rod. est monoïque ou dioïque. Enfin, si aucun individu à tétraspore n'a été observé dans la nature pour le *N. grandifolium* Rod., l'*H. ligulatum* (Huds.) Lamour. a un tétrasporophyte réduit. Par contre, l'*Halarachnion latissimum* Okamura et le *F. fastigiata* (Huds.) Lamour. ont un tétrasporophyte morphologiquement identique au gamétophyte.

Aussi bien par l'anatomie que par la reproduction, le *N. grandifolium* Rod. est voisin des deux genres *Halarachnion* Kutzing et *Furcellaria* Lamouroux.

VI. — CONCLUSION

Le *N. grandifolium* Rod. est formé de une ou plusieurs larges frondes insérées sur un même stipe.

A. — ANATOMIE

Anatomiquement, la medulla de la fronde est traversée par des ponts cellulaires transversaux (non visibles, dans le stipe) et par des cellules pseudo-étoilées caractéristiques.

Ces ponts cellulaires transversaux se rencontrent également dans l'*H. ligulatum* (Huds.) Lamour. et dans *Halymenia floresia* (Clem.) J. Ag.

Les cellules pseudo-étoilées ont un corps cellulaire, soit étalé dans le sens d'aplatissement de la fronde, soit étiré dans le sens d'allongement de l'axe du stipe. Ce corps cellulaire porte de petits prolongements et un long prolongement basilaire caractéristique. Le *N. grandifolium* Rod. à large fronde est probablement l'individu de première année d'une espèce pérennante, le *N. reniforme* (P. et R.) Zan. ramifié et à petites frondes serait l'individu de deuxième ou troisième année, l'algue se ramifiant progressivement d'année en année au cours de sa croissance grâce à des bourgeons apicaux, latéraux et foliaires.

B. — REPRODUCTION

Le rameau carpogonial est typiquement bicellulaire (le carpogone surmonté de son trichogyne associé à une autre cellule) porté par une cellule végétative support du cortex interne. Cependant, le rameau carpogonial bicellulaire s'allonge généralement par intercalation d'une, deux ou trois cellules supplémentaires qui peuvent porter des ramifications entre la cellule végétative support et son extrémité bicellulaire. Parfois même deux rameaux carpogoniaux sont portés par la même cellule végétative support. Le type de rameau carpogonial le plus fréquent dans un même individu est celui à quatre cellules avec un seul rameau carpogonial par cellule végétative support.

Après la fécondation, un filament de jonction au moins unit le carpogone fécondé à une cellule auxiliaire végétative éloignée

du carpogone. A l'état adulte, les gonimoblastes n'ont pas d'enveloppe propre ni de péricarpe.

Les éléments reproducteurs mâles naissent par étirement, bourgeonnement puis étranglement de spermatocystes. Ces derniers proviennent de quatre cellules mères qui, par des divisions obliques en produisent quatre chacune. Ces quatre cellules mères résultent également de divisions obliques d'une cellule végétative corticale. Ainsi, seize spermaties au moins sont émises à partir d'une même cellule initiale.

Les individus peuvent être monoïques et dioïques. N'ayant pas trouvé de tétrasporophyte, il est permis de penser que ce dernier s'il existe, est morphologiquement différent du gamétophyte, comme cela est le cas dans l'*Halarachnion ligulatum* Kutz.

C. — AFFINITÉS DES TROIS GENRES DE LA FAMILLE DES FURCELLARIACÉES

Les trois genres *Halarachnion*, *Neurocaulon* et *Furcellaria* sont très voisins anatomiquement et par la reproduction. Les thalles de ces trois genres sont des cladomes multiaxiaux dont les axes sont formés par des files de cellules pseudo-étoilées. Les appareils reproducteurs (rameaux carpogoniaux notamment) sont construits sur le même type. Le *N. grandifolium* Rod. est bien à sa place naturelle dans la famille des Furcellariacées et intermédiaire entre les deux autres genres.

RÉSUMÉ

Cette espèce, voisine anatomiquement et par la reproduction des genres *Halarachnion* et *Furcellaria*, comporte une medulla traversée par des ponts cellulaires transversaux et par des cellules pseudo-étoilées; morphologiquement, c'est probablement l'individu de première année d'une espèce pérennante *N. reniforme* (P. et R.) Zan. Ses rameaux carpogoniaux typiquement bicellulaires portés par une cellule végétative du cortex interne, peuvent porter trois à cinq cellules dont les proximales peuvent se ramifier. Les spermaties naissent par étirement, bourgeonnement et étranglement de seize spermatocystes issus par des divisions obliques d'une cellule initiale corticale.

SUMMARY

This species, closely related by its anatomy and reproduction to *Halarachnion* and *Furcellaria* possesses a medulla crossed by transverse cellular bridges and by pseudo-star shaped cells : morphologically, it is probably the first year's stage of a perennial species *N. reniforme* (P. and R.) Zan. Its typically bicellular carpogonial boughs supported by a vegetative cell of the internal cortex, can bear from 3 to 5 cells, the last of which may be ramified. The spermatie originate by stretching, budding and narrowing of sixteen spermatocytes born by oblique divisions of an initial cortical cell.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese Art, die durch ihre Anatomie und Fortpflanzung den Gattungen *Halarachnion* und *Furcellaria* nahesteht, besitzt eine von Zellbrücken und pseudosternförmigen Zellen durchquerte Medulla; es handelt sich wahrscheinlich morphologisch um das Individuum des ersten Jahres einer perenn' erenden Art, *N. reniforme* (P. et R.) Zan. Seine typisch zweizelligen, carpogoniale Äste, welche einer vegetativen Zelle des inneren Cortex aufliegen, können drei bis fünf Zellen tragen; die proximalen sind oft verzweigt. Die Spermatia entstehen durch Streckung, Knospung oder Abschnürung von 16 Spermatocysten die ihrerseits das Produkt von Schrägteilungen einer initialen Cortezelle sind.

BIBLIOGRAPHIE

- AGARDH, J.G., 1842. *Algae maris mediterranei et adriatici observationes in diagnosin et dispositionem generum*. Fortin et C^o édit., Paris, 164 p.
- AGARDH, J.G., 1848-1876. *Species genera et ordines algarum*, 1 : *Fucoideae*, Lundae, 363 p., 2 (1-2-3) *Floridae*, Lundae, 1291 p., 3 (1) *Epicrasis systematis floridearum*, Lipsiae, 724 p.
- ARDISSONE, Fr., 1883. *Phycologia mediterranea*. *Mem. Soc. Crittogam. Ital.*, Varese, 1, Floridae, 516 p.
- ARDISSONE, Fr., 1901. Note alla phycologia mediterranea. *Rc. Ist. Lomb. Sci. lett.*, (II) 34, 327 p.

- BERTHOLD, G., 1884. Die cryptonemiaceen des golfes von Neapel. *Fauna Flora golf. Neapel*. W. Engelmann. Leipzig, 12, 27 p., 8 taf.
- BOILLOT, A., 1965. Sur l'alternance de générations hétéromorphes d'une rhodophycée, *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützing (Gigartinales, Furcellariacées). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 261 (20) : 4191-4193.
- DE TONI, J.B., 1903. *Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum*, Patavii, 4, 1423-1973.
- FELDMANN, J., 1942. Les algues marines de la Côte des Albères. IV, Rhodophycées. *Revue algol.*, Paris, 11 (1-2), 391 p., 62 fig.
- FRITSCH, F.E., 1945. *The structure and reproduction of the algae*. Cambridge, 2, 939 p.
- HARVEY, W.H., 1846-1851. *Phycologia britannica*. Reeve and Benham. London, 1-4, 388 pl.
- KÜTZING, F.T., 1867. *Tabulae Phycologicae oder abbildungen der Tange*. Nordhausen, 30 p., 100 pl.
- KYLIN, H., 1932. Die florideenordnung gigartinalis. *Acta Univ. lund.*, (2) 28 (8), 88 p., 22 fig., 28 pl.
- KYLIN, H., 1956. *Die gattungen der Rhodophyceen*. Lund, xv + 676 p.
- MENEGHINI, G., 1841. *Algologica dalmatica*. *Atti Congr. Sc. Ital.* Florence, 424 p.
- MONTAGNE, C., 1846. *Algues in Exploration scientifique de l'Algérie*, Botan., Paris, 1, 198 p.
- PREDA, A., 1909. *Algae floridae. Flora italica cryptogama*, Florence, 1 (1-3), 462 p.
- RODRIGUEZ, J.J., 1896. Datos algológicos. *Anals Soc. Esp. hist. nat.*, Madrid, 24, 6 p., 2 pl.
- ZANARDINI, G., 1843. *Saggio di classificazione naturale delle Ficee, con nuovi studi sopra l'audrosace degli antichi*. Venezia, 64, 1 pl.
- ZANARDINI, G., 1865. *Iconographia phycologica mediterraneo adriatica ossia sceleta di Ficee nuove o piu rare dei mari mediterraneo-adriatico, figurate, descritte ed illustrate*. Venezia, 2.

CULTURE DE CELLULES DE MOLLUSQUES MARINS

par Michel RANNOU

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer
Station de Recherches Cytopathologiques, 30 - St-Christol

Des migrations de cellules à partir d'explant d'organes d'Invertébrés ont été faites déjà par KRONTOWSKY et RUMIANZEV (1922) par MURRAY (1927) et autres, mais les techniques beaucoup plus délicates permettant la survie prolongée des cellules isolées d'Invertébrés et, dans certains cas, leur multiplication, sont expérimentées depuis peu. Les travaux récents concernant les Mollusques ont porté sur les Gastéropodes terrestres ou dulçaquicoles (VAGO et CHASTANG, 1958; FLANDRE et VAGO, 1962; BURCH et CUADROS, 1965) ou sur des Bivalves marins : moule (VAGO, 1962; CHARDONNET et PERES, 1964), huître (VAGO et CHASTANG, 1960; PERKINS et MENZEL, 1964), palourde (VAGO, 1962).

Le présent travail a pour objet de reprendre les essais assez sommaires effectués à ce jour sur la moule et d'étendre aux Gastéropodes marins les techniques de culture cellulaire.

MÉTHODES

CHOIX DES ANIMAUX

Le choix des espèces a été dicté par la nécessité d'avoir en abondance des animaux de taille suffisante pour fournir une grande quantité de sang. Les expériences ont été faites avec *Mytilus galloprovincialis* Lamarck (Bivalve), *Murex brandaris* Linné (Gastéropode Streptoneure Néogastéropode), *Archidoris tuberculata* Cuvier (Gastéropode Euthyneure Nudibranche), tous trois communs sur les côtes du Roussillon.

PRÉLÈVEMENT DU SÉRUM

Les ponctions sont faites selon les indications de HAYES (1947), ROBERTSON (1949), VAGO et CHASTANG (1960), en perforant le cœur avec une pipette effilée ou en ouvrant les sinus du pied.

STÉRILISATION DES EXPLANTS

La surface des animaux utilisés étant contaminée par les bactéries, les fragments de tissus doivent être soigneusement nettoyés ayant la mise en culture. Après de nombreux essais, c'est la solution d'antibiotiques proposée par LEE et coll. (1961) qui a donné les meilleurs résultats pour l'élimination de la microflore marine : 20 mg de Chloramphénicol, 100 mg de streptomycine, 5 mg de mycostatine, 2 mg de polymyxine pour 100 ml de solution en eau de mer stérile. Chaque animal est placé dans 300 ml de cette solution et y survit fort bien pendant deux jours. La stérilisation est alors complète et il n'est pas nécessaire d'ajouter d'antibiotiques au milieu de culture. Chez la Moule, cependant, le milieu intérieur est toujours contaminé et l'adjonction d'antibiotiques est indispensable; les doses suivantes ne sont pas nuisibles aux cultures :

Pénicilline 20 000 U / 100 ml

Streptomycine 40 mg / 100 ml

PRÉLÈVEMENT ET MISE EN CULTURE

Après un séjour dans les solutions d'antibiotiques, les animaux sont disséqués au moyen d'instruments stériles. Les fragments de tissus excités sont placés dans des boîtes de Pétri stériles contenant quelques gouttes de solution saline, puis découpés en explants de 1 mm de côté environ et immédiatement déposés sur les lamelles de culture dans quelques gouttes de milieu. Chaque lamelle est lutée sous une lame creuse renversée ou sous une fiole de culture (VAGO et FLANDRE, 1963).

Les préparations restent dans cette position ou sont retournées pour former une goutte pendante; elles sont conservées à la température du laboratoire (18 à 20 °C).

Les cellules émigrent rapidement; elles commencent à sortir de l'explant quelques minutes après la mise en culture. C'est pourquoi ce procédé a été préféré aux digestions enzymatiques (CHARDONNET et PERES, 1963) qui sont toujours préjudiciables aux cellules.

RENOUVELLEMENT DU MILIEU, CONTRÔLES, REPIQUAGES

Périodiquement, quelques gouttes de milieu neuf sont ajoutées aux cultures.

Lorsque les explants sont entourés d'un nombre important de cellules, une goutte de suspension est prélevée et placée dans un nouveau récipient de culture avec un peu de milieu frais : lame creuse ou fiole, permettant de contrôler la croissance au microscope, ou tube à lamelle, plus facile à manipuler.

MILIEUX DE CULTURE

Les milieux de culture se composent d'une solution saline, de substances nutritives (glucides et acides aminés), de sérum ou d'extraits de tissus. Les travaux de ROBERTSON sur la régulation ionique fournissent des renseignements précis sur la composition du sang des Mollusques. Ainsi, la composition ionique du milieu intérieur de la Moule est reproduite rigoureusement en employant les sels suivants dans les quantités indiquées :

CaCl ₂ , 2 H ₂ O	170,93 mg	} Solution saline physiologique
KCl	98,11 mg	
SO ₄ Mg, 7 H ₂ O	913,70 mg	
MgCl ₂ , 6 H ₂ O	396,00 mg	
NaCl	3 011,57 mg	
Eau distillée	pour 100 ml	

En ajoutant 100 mg de glucose et 500 mg d'hydrolysate de lactalbumine à 100 ml de cette solution, puis 20 % de sérum homologue, on obtient un milieu de culture légèrement acide (pH 6,8 environ)

Cependant, la perfection des milieux établis selon cette méthode n'est qu'apparente. En effet, si dans les cultures de tissus, les cellules restent liées les unes aux autres, ici, elles sont isolées et ne conservent pas leurs rapports normaux; elles baignent directement dans le milieu de culture. Or le milieu intercellulaire n'est pas identique au sang de l'animal. Le milieu de culture ne peut reproduire qu'approximativement la composition du liquide où baignent habituellement les cellules, et c'est la valeur pratique du milieu que l'on apprécie.

De plus à l'exception des Céphalopodes, la régulation ionique et osmotique du milieu intérieur des Mollusques est peu importante, et beaucoup de ces animaux peuvent vivre dans des eaux de salinités très variées, ce qui entraîne des changements de composition de leur milieu intérieur. Le pH du sang lui-même est variable.

Toutes ces considérations nous ont amené à remplacer les solutions salines synthétiques par de l'eau de mer dont elles diffèrent peu quant aux principaux ions, comme l'on fait VAGO et CHASTANG (1960), VAGO (1962) pour cultiver des cellules d'huîtres, de moules et de palourdes.

Il est alors prudent de laisser les animaux d'expérience séjourner une semaine dans les aquariums afin que leur milieu intérieur s'adapte au milieu ambiant (ions, pH). Cette précaution concerne particulièrement les moules qui proviennent des étangs littoraux saumâtres.

Ces nouveaux milieux de culture ont été expérimentés sur les trois espèces étudiées. De nombreux résultats positifs ont été obtenus; ils sont analysés ci-dessous.

RÉSULTATS

CULTURE DE CELLULES DE MYTILUS

Pied : les explants prélevés à la périphérie du pied fournissent des cellules épithéliales pigmentées et des cellules conjonctives. Elles ont été suivies pendant 150 à 170 jours.

Intestin : très nombreuses cellules épithéliales en bon état dans les cultures après 200 à 210 jours. On y observe des cellules binucléées.

Manteau : après 120 à 130 jours, les cellules conjonctives binucléées sont fréquentes; les cellules épithéliales sont plus rares.

Branchie : seules les cellules conjonctives se maintiennent dans les cultures.

CULTURE DE CELLULES DE ARCHIDORIS

Pied : après 150 à 170 jours de culture, les préparations comportent de nombreuses cellules épithéliales.

Branchie : après 150 jours, les cellules conjonctives sont abondantes dans les cultures.

CULTURE DE CELLULES DE MUREX

Manteau : après 130 à 190 jours, persistance de nombreuses cellules épithéliales et conjonctives.

Pied : de très nombreuses cellules conjonctives souvent binucléées se trouvent dans les préparations après plus de 4 mois de culture (110 à 160 jours).

CONCLUSION

Il est donc possible d'établir des cultures cellulaires de longue durée à partir de tissus de Mollusques marins appartenant à plusieurs ordres. Les particularités physiologiques de ces animaux permettent d'utiliser des milieux de culture réalisables à partir d'eau de mer. L'utilisation des cellules en culture peut être envisagée pour des recherches de cytologie, de physiologie (régénération de la coquille, etc.), de pathologie, comme cela se fait couramment avec des cellules de Vertébrés ou d'Insectes.

RÉSUMÉ

Dans des milieux semi-synthétiques ou à base d'eau de mer, des cultures cellulaires de longue durée ont été réalisées à partir de tissus pédieux, palléal, branchial, intestinal de trois Mollusques marins : *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, *Murex brandaris* Linné, *Archidoris tuberculata* Cuvier. Des cellules épithéliales et conjonctives obtenues par migration ont été repiquées. Les expériences ont duré de quatre à sept mois.

SUMMARY

Long term cell cultures of pedial, palleal, branchial and intestinal tissues of three marine Molluscs were realised in semi-synthetic or sea-water made media. Numerous subcultures of epithelial and conjonctive cells obtained by migration were made for several months.

ZUSAMMENFASSUNG

Langdauernde Zellkulturen von Pedial-, Pallial-, Branchial- und Inestinalgewebe von drei marinen Mollusken, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, *Murex brandaris* Linné und *Archidoris tuberculata* Cuvier sind in halbsynthetischen und in Meerwassermedien durchgeführt worden. Abgeschiedene Epithel- und Bindegewebezellen sind neu angesetzt worden. Die Versuche dauerten vier bis sieben Monate.

BIBLIOGRAPHIE

- BURCH, J.B. et C. CUADROS, 1965. A culture medium for snail tissues. *Nature*, 206 (4984) : 637-638.
- CHARDONNET, Y. et G. PÉRÈS, 1964. Essai de culture de cellules provenant de Mollusque : *Mytilus galloprovincialis*. *C.R. Séanc. Soc. Biol.*, 157 (8-9) : 1593-1595.
- FLANDRE, O. et C. VAGO, 1963. Culture de tissus de Gastéropodes en coagulum plasmatique. *Annls Epiphyt.*, 14, n° H.S. III : 161-171.
- HAYES, F.R. et D. PELLUET, 1947. The inorganic constitution of molluscan blood and muscle. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 26 (4) : 580-589.
- KRONTOWSKY, A. et A. RUMIANZEW, 1922. Zur Technik der Gewebeskulturen von Regenwürmern in vitro. *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, 195 : 291-299.
- LEE, J.J., S. PIERCE, M. TENTCHOFF et J.J.A. MC LAUGHLIN, 1961. Growth and physiology of the Foraminifera in the laboratory. Part 1 : collection and maintenance. *Micropaleontology*, 7 (4) : 461-466.
- MURRAY, M.R., 1927. Cultivation of Planarian tissues in vitro. *J. exp. Zool.*, 47 : 467-505.
- PERKINS, F.O. et R.W. MENZEL, 1964. Maintenance of Oyster cells in vitro. *Nature*, 204 (4963) : 1106-1107.
- ROBERTSON, J.D., 1949. Ionic regulation in some marine Invertebrates. *J. exp. Biol.*, 26 : 182-200.
- ROBERTSON, J.D., 1953. Further studies on ionic regulation in marine Invertebrates. *J. exp. Biol.*, 30 : 277-296.
- VAGO, C. Culture de tissus d'Invertébrés, 1962. *Atti. Simp. Internaz. Biol. Sper.*, IX-II.
- VAGO, C. et S. CHASTANG, 1958. Obtention de lignées cellulaires en culture de tissus d'Invertébrés. *Experientia*, 14 : 110-113.
- VAGO, C. et S. CHASTANG, 1960. Culture de tissus d'Huitres. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 250 (2) : 2751.
- VAGO, C. et O. FLANDRE, 1963. Culture prolongée de tissus d'Insectes et de vecteurs de maladies en coagulum plasmatique. *Annls Epiphyt.*, 14, n° H.S. III : 127-139.

Manuscrit reçu le 16 avril 1967

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE QUELQUES LARVES D'ANNÉLIDES POLYCHÈTES À BANYULS-SUR-MER ⁽¹⁾

par Michel BHAUD

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

L'auteur donne la description d'un certain nombre de larves d'Annélides Polychètes dont la morphologie n'était pas connue jusqu'à présent, et précise pour plusieurs d'entre elles leur position systématique.

Une clé de détermination, relative aux larves des principales familles rencontrées à Banyuls termine cette étude.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	532
CHAPITRE PREMIER : Méthode d'étude et nomenclature	532
CHAPITRE II : Famille des <i>Amphinomidae</i> Savigny, 1818 et des <i>Euphrosinidae</i> Williams, 1851 : Larves <i>Rostraria</i>	536
CHAPITRE III : Famille des <i>Phyllodocidae</i> Williams, 1852, <i>Phyllo-doce lineata</i> (Claparède, 1870), <i>Mystides limbata</i> (Saint-Joseph, 1888)	538
CHAPITRE IV : Famille des <i>Lacydoniidae</i> Bergström, 1914, <i>Paralacydonia paradoxa</i> Fauvel, 1913	540

(1) Cette note représente une partie de la thèse de 3^e Cycle qui a été présentée à la Faculté des Sciences de Paris le 25 octobre 1966 pour l'obtention du titre de Docteur en Océanographie Biologique, et fait suite aux deux notes précédentes publiées dans la même revue.

CHAPITRE V : Famille des <i>Spionidae</i> Grube, 1850; <i>Nerinides cantabra</i> Rioja, 1919; <i>Nerinides tridentata</i> Southern, 1914; <i>Nerine foliosa</i> (Audouin et Milne Edwards, 1834); <i>Nerine cirratulus</i> Delle Chiaje, 1828); <i>Nerine sp 1</i>	543
CHAPITRE VI : Types larvaires peu fréquents	550
CHAPITRE VII : Conclusion et clé de détermination	551
RÉSUMÉS	555
BIBLIOGRAPHIE	556

INTRODUCTION

La lecture des nombreux ouvrages relatifs au méroplancton montre que l'identification des larves est rarement complète : le plus souvent, seul le genre est précisé. Cette remarque, qui s'applique naturellement aux larves d'Annélides Polychètes m'a amené à rechercher l'identité spécifique d'un certain nombre de larves.

Cette présente note a donc pour thème l'étude du développement de quelques Annélides Polychètes, en partant des stades pélagiques rencontrés dans le plancton jusqu'au stade benthique permettant une identification spécifique correcte de l'animal étudié.

Toutes les larves récoltées ne sont pas décrites ici (1). Seules figurent un certain nombre de larves dont la morphologie et l'identification n'étaient pas encore précisées.

CHAPITRE PREMIER

MÉTHODE D'ÉTUDE

Les auteurs ont trop souvent tendance à rattacher une larve donnée à l'espèce du même genre ou de la même famille, la plus répandue à l'état adulte, ou encore à une espèce dont la larve n'est pas encore connue. De nombreux exemples démontrent amplement l'absence de rigueur de cette méthode. Ainsi, CLAPARÈDE et MECZNIKOW (1868) décrivent une larve qu'ils identifient à *Phyllochaetopterus socialis*. Dans la baie de Naples, où ces auteurs font leurs prélèvements on connaît trois espèces de *Chaetopteridae* dont deux ont leur larve déjà décrite. CLAPARÈDE et MECZNIKOW ratta-

(1) En particulier, cette note ne comprend pas l'étude du développement des larves de la famille des *Chaetopteridae*. En raison de l'homogénéité que présente cette famille, son étude a été publiée séparément (BHAUD, 1966).

chent en conséquence la troisième forme larvaire à la troisième espèce. Mais cette détermination est loin d'être certaine : ces auteurs ne pouvaient connaître les formes adultes supplémentaires découvertes ultérieurement.

Ce procédé suppose que pour une région donnée, toutes les formes adultes sont connues et actuellement on doit reconnaître que ce n'est pas le cas. En réalité, dans une région donnée, le recensement des animaux benthiques est rarement complet. Certaines formes benthiques, non encore récoltées peuvent avoir un stade larvaire planctonique très bien représenté : ainsi, à Banyuls les espèces suivantes *Polydora pulchra*, *Spiophanes bombyx*. D'autres, au stade larvaire commun, viennent seulement d'être récoltées sous forme benthique : *Poecilochaetus serpens*, *Sabellaria spinulosa* (BHAUD, 1966).

L'élevage des larves constitue en fait le seul moyen rigoureux d'identification. Dans de nombreux cas, plusieurs caractères adultes sont présents chez la larve avant la métamorphose. Ainsi, chez les *Chaetopteridae*, les larves possèdent des soies définitives. Les soies provisoires n'existent pas chez cette famille, la métamorphose se réduisant à la perte des couronnes ciliées entraînant un changement du mode de vie. Dans d'autres familles (*Spionidae* par exemple) les soies définitives apparaissent très tôt. Ces deux exemples montrent qu'il est possible d'appliquer certains critères de détermination des adultes aux stades larvaires. Il faut cependant prendre quelques précautions car les caractères quantitatifs (nombre de branchies, par exemple) apparaissent progressivement au cours de l'ontogenèse. Les caractères qualitatifs fournis par la forme des soies ont souvent été utilisés. Ils permettent chez les *Spionidae* de différencier très tôt les larves de *Nerine* (soies à crochet, dorsales et ventrales) et celles de *Nerinides* (soies à crochet, uniquement ventrales).

En se basant sur l'apparition de certains caractères adultes — qui restent constants au cours du développement — il est possible d'établir une clé de détermination des larves déjà connues. Cette méthode est préférable à celle qui utilise des caractères variables dans le temps, tels que couleur du tégument, disposition des troches, forme du corps ou de certains appendices.

Dans l'étude qui suit, la durée de chaque stade n'a pas été précisée. En suivant parallèlement les développements planctoniques des larves dans leur milieu naturel et en élevage, on s'aperçoit que les conditions d'élevage sont loin des conditions naturelles et retardent la métamorphose. Ainsi, les dernières larves de *Ranzanides* se récoltent en septembre, mais deux mois plus tard, en élevage, le stade pélagique n'a pas encore évolué. Cette remarque s'applique à la plupart des larves rencontrées, à l'exception toutefois des larves de *Nephtyidae* et *Aphroditidae* qui se métamorphosent rapidement en élevage.

Les animaux sont isolés et élevés dans des boîtes de Pétri contenant une eau de mer non courante recueillie en surface au large de la côte, et renouvelée chaque semaine.

Ces larves sont nourries à partir de cultures de *Phaedactylum tri-cornutum*, Diatomée pennée ou de *Platymonas*, Chlorophycée unicellulaire, conservées dans des flacons Erlenmeyer. Un demi centimètre cube de culture prélevée aseptiquement est ajouté à l'eau qui vient d'être renouvelée. Ces éléments végétaux ne servent pas seulement comme nourriture. Ils continuent à se développer dans les boîtes d'élevage et maintiennent ainsi, par l'apport d'oxygène, des conditions favorables pour l'élevage des animaux.

Les larves sont conservées dans une chambre froide dont les compartiments sont à une température précise et constante, ce qui permet d'effectuer des élevages à différentes températures.

Les espèces qui se succèdent au long de l'année n'exigent pas le même optimum de température. Les larves récoltées en été demandent une température supérieure à celle qu'exigent les larves récoltées en hiver. Or, les hautes températures (proches de 20°) favorisent la prolifération microbienne et rendent aléatoire l'obtention des stades benthiques. L'élevage des larves qui exigent une température relativement basse, donc récoltées en hiver, présente moins de difficultés.

Enfin, pour l'observation et le dessin, les animaux vivants sont anesthésiés au chlorure de magnésium et montés en lame creuse.

NOMENCLATURE

Avant de décrire les principaux stades de développement, je donne ici une brève définition des termes employés dans les descriptions, relatifs au système ciliaire des larves.

En dehors des cils ayant une fonction sensorielle, et souvent localisés sur le prostomium et sur les cirres dorsaux et ventraux, on peut distinguer deux ensembles de cils :

- cils très longs, puissants, régulièrement disposés : ils constituent les troches, disposées à des emplacements précis du corps ;
- cils très petits recouvrant le corps et le vestibule buccal de certaines larves.

Les différentes troches se rapportent à cinq catégories :

- gastrotroches ou troches ventrales, formées chacune d'une série de cellules ciliées en nombre pair ou impair. Elles existent sur tous les segments. Mais, souvent une fossette ciliée ventrale située sur le deuxième segment repousse la première gastrotroche au niveau du troisième segment sétigère ;
- nototroches ou troches dorsales, distribuées plus ou moins régulièrement (chez *Polydora*) et même absentes chez certains genres (*Scolelepis*) ;

- prototroche développée autour du péristomium, dans la région la plus antérieure de la larve. Chez les *Spionidae*, elle s'interrompt dorsalement au niveau de la crête nucale, et s'arrête ventralement au niveau du vestibule buccal. Il est important de remarquer qu'elle représente un reste ou une modification de l'unique couronne ciliée antérieure de la trochophore. De plus, elle indique (par exemple chez les *Sabellariidae*) la séparation entre épispère et hyosphère, même si une autre couronne se superpose à la précédente;
- télotroche ou troche pygidiale, continue ou non, dorsalement. L'interruption dorsale — quand elle existe — permet le passage des longues soies provisoires dorsales (*Spionidae*). Dans certains cas (*Sabellariidae*) l'interruption est en relation avec la présence de deux courtes rangées longitudinales de cils qui battent donc dans le sens transversal, en retenant les deux faisceaux de soies;
- neurotroche, sur la face ventrale de la larve. Elle s'étend à partir du vestibule buccal (*Sabellariidae*, *Chaetopteridae*) ou de la fossette ciliée (*Spionidae*) jusqu'au pygidium. Les cils très petits et nombreux créent un courant toujours antéro-postérieur. Chez les *Sabellariidae*, la neurotroche atteint son développement maximum. Elle s'étend de la région orale à l'anus. Cette ligne longitudinale de cils est située dans un sillon, qui devient de moins en moins net au fur et à mesure du développement. Au contraire, chez les *Spionidae*, la neurotroche se raccourcit et rejoint la ciliature de la fossette ciliée, qui selon HANNERZ est caractéristique de ce groupe, bien qu'elle soit absente chez *Pygospio*, certains *Polydora*, et douteuse chez *Aonides*.

Gastrotroches et nototroches n'apparaissent que sur des larves déjà évoluées (métatrochophores). Au contraire, prototroche, neurotroche, télotroche existent déjà chez les jeunes trochophores (par exemple trochophores de *Phyllodocidae*).

Les différentes couronnes ciliaires précédentes ont longtemps aidé à la classification des types larvaires : atroches, monotroches, télotroches, polytroches, mésotroches. En réalité, ces termes descriptifs ne désignent que des stades ontogéniques que l'on peut observer successivement sur un même individu. Ainsi, les premiers stades de développement des *Chaetopteridae* possèdent une seule couronne ciliée (stade télotroche), puis une seconde troche apparaît postérieurement à la précédente (stade mésotroche). Les troches ne constituent pas, pour l'ensemble des larves, un critère valable de classification. Mais leur nombre ou leur disposition peut cependant être utilisé comme critère de reconnaissance de certains genres à l'intérieur d'une famille donnée.

Pendant longtemps, on a aussi classé les larves selon leur stade de développement, et il faut rappeler quelques termes rarement utilisés ici qui servent à cette classification :

- stade trochophore : pas de segmentation visible, généralement deux couronnes ciliées équatoriales;

- stade métatrochophore : segmentation visible, sans parapode ou avec des parapodes non fonctionnels;
- stade nectochaete : parapodes fonctionnels utilisés pour la locomotion.

Dans ce qui suit, toutes les familles rencontrées ne sont pas passées en revue. Seules, les plus intéressantes représentées par des formes larvaires non décrites ou nouvelles pour la région, ont été retenues.

CHAPITRE II

FAMILLES DES AMPHINOMIDAE SAVIGNY, 1818

ET EUPHROSINIDAE WILLIAMS, 1851

LARVES ROSTRARIA

Ce n'est que très récemment que les larves du type *Rostraria* ont été rattachées sans doute possible aux familles des *Amphinomidae* et des *Euphrosinidae* (MILEIKOVSKII, 1960, 1961). Mais aucune différence essentielle ne sépare les larves *Rostraria* appartenant à ces deux familles, aussi, cet auteur propose de réunir ces deux familles dans celle des *Amphinomidae* telle que la définit FAUVEL (1923).

Les larves *Rostraria* ont été récoltées en Atlantique entre 40° N et 10° S par HACKER, et en Mer de Norvège, Mer de Barents, Atlantique Nord-Ouest par MILEIKOVSKII (1960, 1961).

La description des auteurs précédents se rapporte généralement à des stades plus évolués que celui décrit dans ce chapitre. Les individus possèdent, en plus des deux faisceaux antérieurs de soies provisoires, leurs soies définitives qui ont permis de déterminer les espèces suivantes (MILEIKOVSKII, *op. cit.*) : *Amphinome pallasii*, *Chloenea atlantica*, *Euphrosyne borealis*.

La durée du stade pélagique pour ce type de larve est particulièrement longue; au cours de cette phase, la larve continue son développement et la phase benthique commence au stade d'une dizaine de segments, avec parapodes complets, fonctionnels.

OBSERVATIONS PERSONNELLES (fig. 1)

La description suivante se rapporte à une larve récoltée une seule fois, en mars 1965, maintenue vivante en élevage jusqu'au mois de juin suivant, sans qu'aucune transformation n'apparaisse.

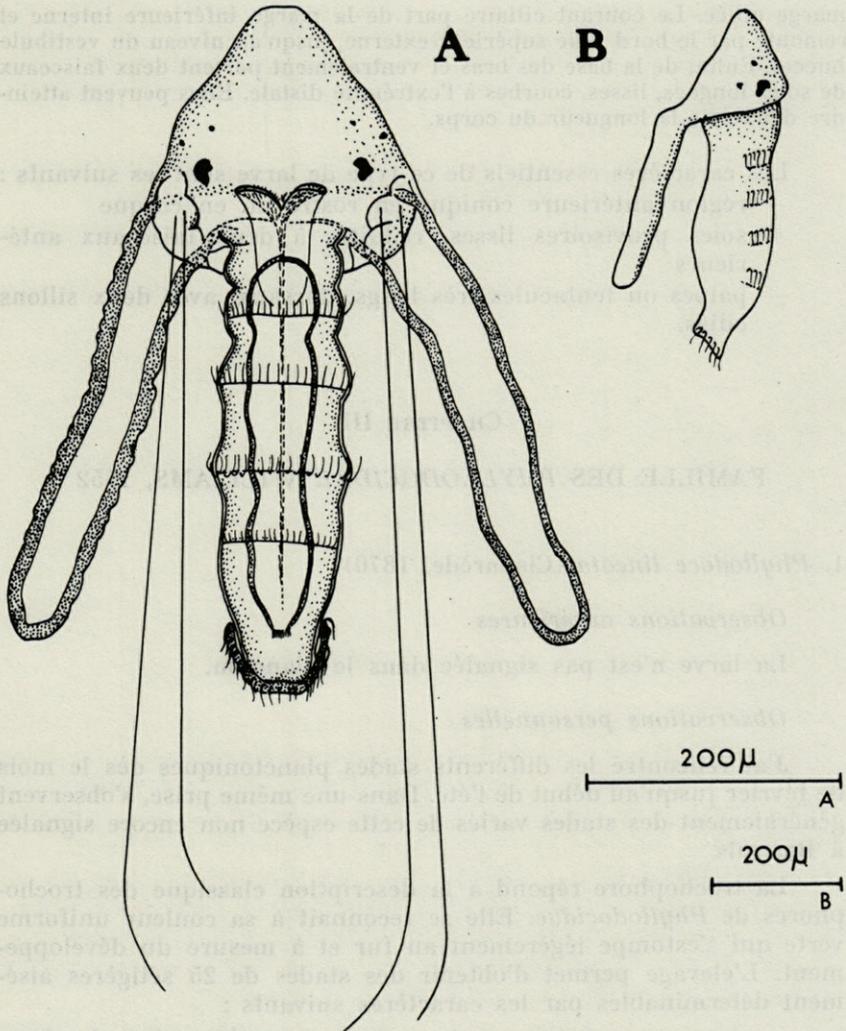


FIG. 1. — Larve Rostraria.

A : très jeune stade, face ventrale,

B : même stade, profil.

La région antérieure conique en forme de capuchon porte trois paires de taches oculaires, dont une plus importante. Le corps a quatre couronnes ciliées, et le pygidium une télotroche; enfin, une neurotroche médio-ventrale joint le vestibule buccal au pygidium.

Cette larve possède deux bras aussi longs que le corps, fixés dorsalement sur le capuchon antérieur. Ces deux bras très larges ont leur

marge ciliée. Le courant ciliaire part de la marge inférieure interne et remonte par le bord cilié supérieur externe, jusqu'au niveau du vestibule buccal. Enfin, de la base des bras et ventralement partent deux faisceaux de soies longues, lisses, courbes à l'extrémité distale. Elles peuvent atteindre deux fois la longueur du corps.

Les caractères essentiels de ce type de larve sont les suivants :

- région antérieure conique en rostre ou en casque
- soies provisoires lisses, réduites à deux faisceaux antérieurs
- palpes ou tentacules très longs, dorsaux, avec deux sillons ciliés.

CHAPITRE III

FAMILLE DES *PHYLLODOCIDAE* WILLIAMS, 1852

1. *Phyllodoce lineata* (Claparède, 1870)

Observations antérieures

La larve n'est pas signalée dans le plancton.

Observations personnelles

J'ai rencontré les différents stades planctoniques dès le mois de février jusqu'au début de l'été. Dans une même prise, s'observent généralement des stades variés de cette espèce non encore signalée à Banyuls.

La trochophore répond à la description classique des trochophores de *Phyllodocidae*. Elle se reconnaît à sa couleur uniforme verte qui s'estompe légèrement au fur et à mesure du développement. L'élevage permet d'obtenir des stades de 25 sétigères aisément déterminables par les caractères suivants :

- deux yeux rouges, quatre antennes, quatre paires de cirres tentaculaires, parapodes uniramés, trompe en deux parties : base avec 20 à 25 rangées longitudinales de papilles, et partie distale hexagonale couverte de grosses papilles.

Au stade de 18-20 sétigères, les troches dorsales bien développées rendent possible la nage en pleine eau, mais le plus souvent l'animal s'aide de ses parapodes pour se déplacer. Le passage de la phase pélagique à la phase benthique est assez long, et l'animal se déplace à l'aide de ses parapodes sur le fond de la coupelle, ou nage à l'aide des cils. La transformation de la trochophore en larve métatrochophore puis nec-

tochaete est relativement rapide. Dès la formation du stade nectochaete, il est possible d'utiliser les caractères systématiques des adultes. Au stade de 25 sétigères, les troches disparaissent. La partie céphalique s'allonge, devient cordiforme avec un bouton occipital visible.

2. *Mystides limbata* (Saint-Joseph, 1888) (fig. 2)

Observations antérieures

Cette espèce semble assez peu répandue en Méditerranée. Elle

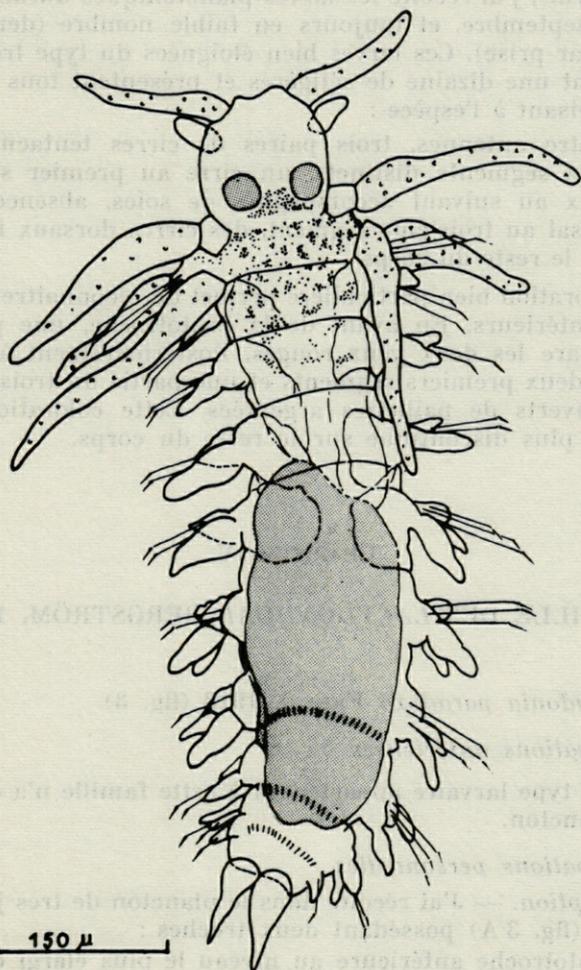


FIG. 2. — *Mystides limbata* : stade nectochaete.

a été récoltée pour la première fois par LAUBIER à l'état adulte (LAUBIER et PARIS, 1962).

Les stades planctoniques ont été observés par GRAVELY (1909) mais décrits sous le nom de « larve phyllodoce type A ». Plus tard, THORSON (1946) identifie sans doute possible le genre *Mystides*. Enfin CASANONA (1953) rattache sans certitude à l'espèce *Mystides limbata* une larve récoltée dans le plancton du golfe de Marseille.

Observations personnelles

A Banyuls, j'ai récolté les larves planctoniques durant les mois de juin à septembre, et toujours en faible nombre (deux à trois individus par prise). Ces larves bien éloignées du type trochophore comprennent une dizaine de sétigères et présentent tous les caractères conduisant à l'espèce :

- quatre antennes, trois paires de cirres tentaculaires sur deux segments distincts, un cirre au premier segment et deux au suivant accompagnés de soies, absence de cirre dorsal au troisième segment, des cirres dorsaux fusiformes sur le reste du corps.

La coloration bien particulière permet de reconnaître les stades larvaires antérieurs. En avant de la prototroche, une plage pigmentée sépare les deux yeux rouges. Postérieurement à la même troche, les deux premiers segments et une partie du troisième semblent recouverts de paillettes argentées. Cette coloration devient de plus en plus discontinue sur le reste du corps.

CHAPITRE IV

FAMILLE DES *LACYDONIIDAE* BERGSTRÖM, 1914

1. *Paralacydonia paradoxa* Fauvel, 1913 (fig. 3)

Observations antérieures

Aucun type larvaire appartenant à cette famille n'a été signalé dans le plancton.

Observations personnelles

Description. — J'ai récolté dans le plancton de très jeunes trochophores (fig. 3 A) possédant deux troches :

- prototroche antérieure au niveau le plus élargi de la larve
- télotroche postérieure précédant un court pygidium.

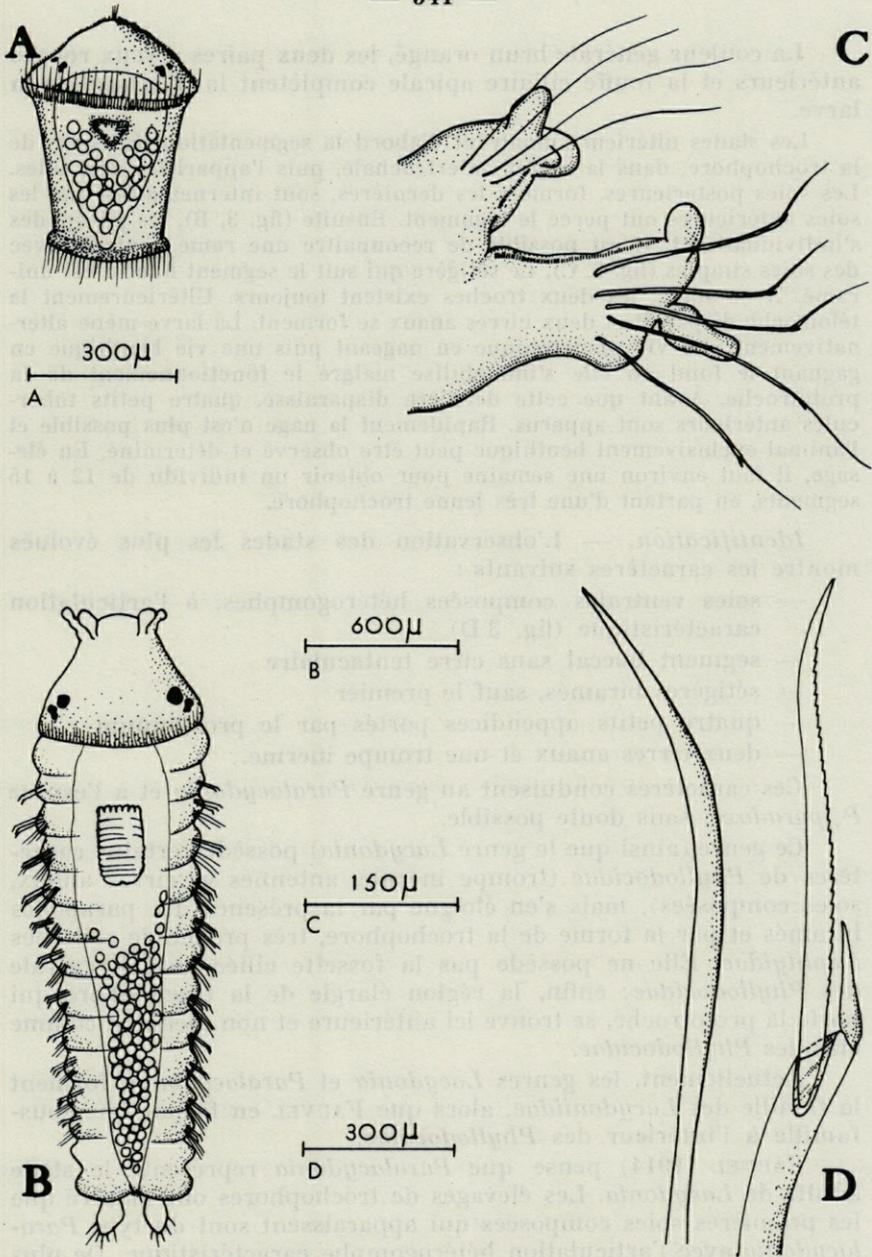


FIG. 3. — *Paracalydonia paradoxa*.

- A : jeune stade trochophore,
- B : nectochaete,
- C : parapode,
- D : soie simple dorsale et soie composée ventrale.

La couleur générale brun orangé, les deux paires d'yeux rouges antérieurs et la touffe ciliaire apicale complètent la diagnose de la larve.

Les stades ultérieurs montrent d'abord la segmentation du corps de la trochophore, dans la région intertrochale, puis l'apparition des soies. Les soies postérieures, formées les dernières, sont internes alors que les soies antérieures ont percé le tégument. Ensuite (fig. 3, B), les parapodes s'individualisent. Il est possible de reconnaître une rame ventrale avec des soies simples (fig. 3, C). Le sétigère qui suit le segment buccal est uniramé. A ce stade, les deux troches existent toujours. Ultérieurement la tétotroche disparaît et deux cirres anaux se forment. La larve mène alternativement une vie planctonique en nageant puis une vie benthique en gagnant le fond où elle s'immobilise malgré le fonctionnement de la prototroche. Avant que cette dernière disparaisse, quatre petits tubercules antérieurs sont apparus. Rapidement la nage n'est plus possible et l'animal exclusivement benthique peut être observé et déterminé. En élevage, il faut environ une semaine pour obtenir un individu de 12 à 15 segments, en partant d'une très jeune trochophore.

Identification. — L'observation des stades les plus évolués montre les caractères suivants :

- soies ventrales composées hétérogomphes, à l'articulation caractéristique (fig. 3 D)
- segment buccal sans cirre tentaculaire
- sétigères biramés, sauf le premier
- quatre petits appendices portés par le prostomium
- deux cirres anaux et une trompe inerme.

Ces caractères conduisent au genre *Paralacydonia* et à l'espèce *P. paradoxa*, sans doute possible.

Ce genre (ainsi que le genre *Lacydonia*) possède certains caractères de *Phyllodocidae* (trompe inerme, antennes et cirres anaux, soies composées), mais s'en éloigne par la présence des parapodes biramés et par la forme de la trochophore, très proche de celle des *Nephtyidae*. Elle ne possède pas la fossette ciliée antéro-ventrale des *Phyllodocidae*; enfin, la région élargie de la trochophore qui porte la prototroche, se trouve ici antérieure et non médiane comme chez les *Phyllodocidae*.

Actuellement, les genres *Lacydonia* et *Paralacydonia*, forment la famille des *Lacydoniidae*, alors que FAUVEL en faisait une sous-famille à l'intérieur des *Phyllodocidae*.

FAUVEL (1914) pense que *Paralacydonia* représente le stade adulte de *Lacydonia*. Les élevages de trochophores ont montré que les premières soies composées qui apparaissent sont du type *Paralacydonia* avec l'articulation hétérogompe caractéristique. De plus je n'ai jamais observé, quel que soit le stade, les cirres du segment buccal, caractéristiques du genre *Lacydonia*. Il faut admettre que les deux genres sont bien distincts.

L'étude complète du développement met en évidence une phase planctonique qui se poursuit après l'individualisation des premiers sétigères, grâce à la permanence des troches. Cette remarque rend compte des observations de BELLAN (1964). Selon cet auteur, les plus jeunes individus récoltés dans les sédiments ont déjà une taille relativement importante : 1 à 1,5 mm.

Presque toutes les larves de ce type ont été récoltées en surface; les larves les plus évoluées, plus rares que les précédentes, ont été rencontrées en profondeur.

Les récoltes réalisées pendant deux années consécutives ont montré une forte localisation dans le temps, de l'époque de présence des larves dans le plancton. Cette époque est réduite aux seuls mois de novembre et décembre.

Bien que le développement pélagique soit relativement rapide, cette larve appartient au groupe biologique des larves planctophiles à vie pélagique longue qui subissent au cours de la phase pélagique une transformation intense, alors que pour les individus à vie pélagique brève, il n'existe aucune modification entre la ponte et la phase benthique.

CHAPITRE V

FAMILLE DES *SPIONIDAE* GRUBE, 1850

OBSERVATIONS ANTÉRIEURES

Le développement des espèces de cette famille a été bien étudié par HANNERZ (1956) d'après les récoltes effectuées dans le Gullmar Fjord; il n'est pas nécessaire de revenir en détail sur le développement des différentes espèces récoltées. En plus des observations sur les genres *Nerine* et *Nerinides* complétant celles réalisées en Suède, je décris le développement de la larve de *Nerinides cantabra* non récoltée par HANNERZ. Les autres genres de la famille : *Polydora*, *Spio*, *Aonides*, *Laonice* ne sont pas étudiés ici.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

1. *Nerinides cantabra* Rioja, 1919

Description

A) *Stade de 12 sétigères* (fig. 4, A-G). — Le prostomium porte quatre yeux rouges qui, en vue dorsale, apparaissent presque en

ligne droite, les yeux latéraux étant légèrement postérieurs aux yeux médians. Dorsalement, la région prostomiale en avant des yeux et les régions latérales du segment buccal qui portent les palpes, sont vert clair. Le pharynx apparaît brun, et les lèvres buccales, gris noirâtre. Excepté le pygidium vert, tout le corps est incolore. Les segments antérieurs présentent cependant, latéralement une pigmentation orange dont l'importance diminue vers la région postérieure.

Cette larve se remarque par les soies provisoires dorsales, très particulières, jamais observées ailleurs. Ces soies très fortes (fig. 4, C) ont l'extrémité coudée rappelant une baïonnette et possèdent trois séries de dents. Celles du premier sétigère sont les plus longues. Elles tombent progressivement, les postérieures en dernier lieu.

Le tube digestif présente des constriction nettes mais moins importantes que celles de la larve de *Nerinides cantabra*.

Les soies à crochet n'existent pas à ce stade.

Le pygidium en fer à cheval, fendu dorsalement, porte neuf groupes de cils. Les groupes dorsaux sont disposés de part et d'autre de l'échancrure pygidiale; ventralement, un groupe occupe le plan de symétrie bilatérale de l'animal.

Les gastrotroches très développées comprennent quatre groupes de cils.

Les nototroches, présentes dès le troisième sétigère, sont constituées chacune par six groupes de cils.

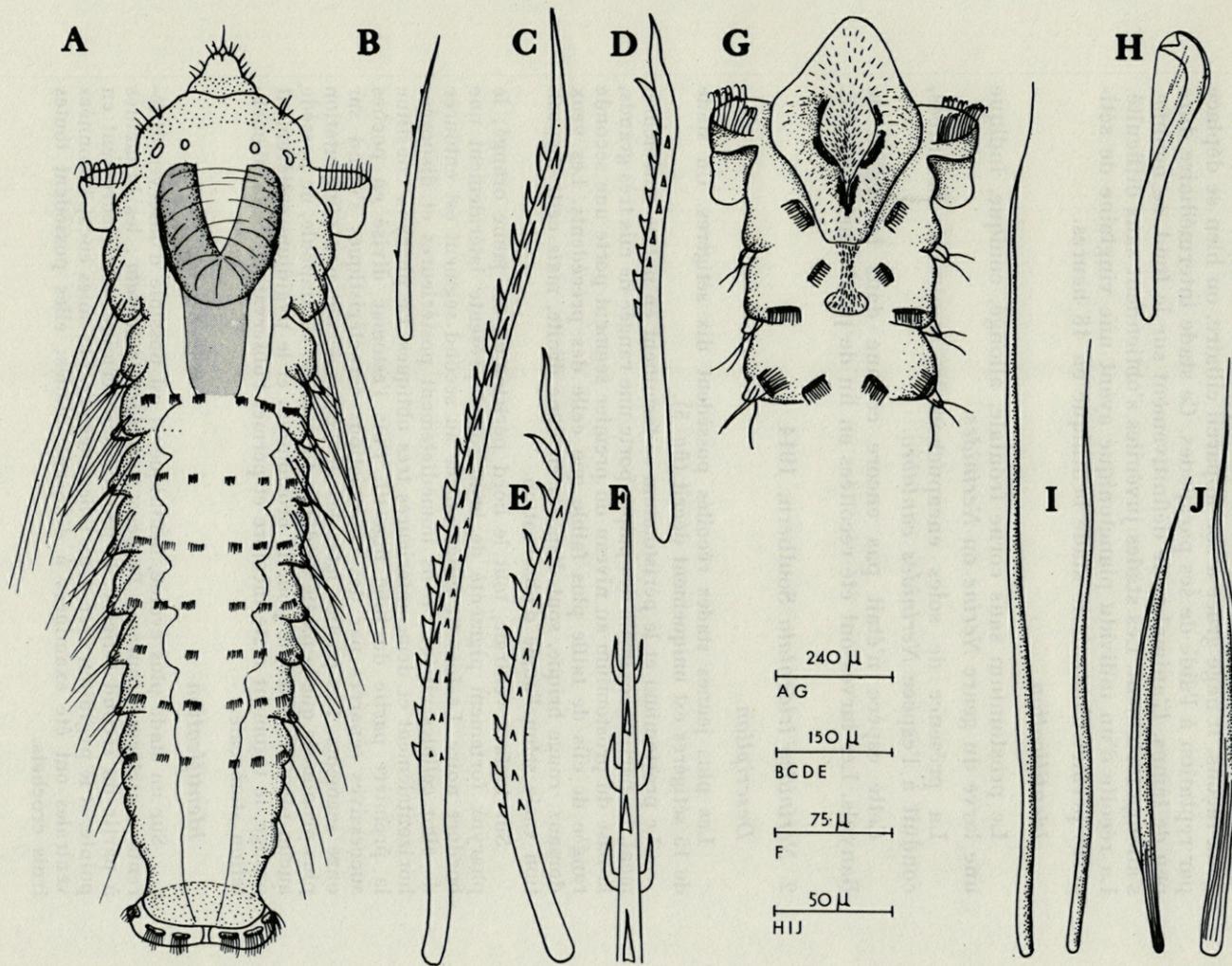
Sur la face ventrale existe une fossette ciliée au second sétigère, encadrée par deux cellules ciliées. En outre, au premier sétigère s'observe une cellule ciliée de chaque côté des lèvres buccales.

B) *Stade de 21 sétigères* (fig. 4, H-J). — Les soies encapuchonnées sont présentes, portées uniquement par les rames ventrales des parapodes postérieurs. Ce sont des soies à crochet bidenté. Elles apparaissent selon les individus entre le 13° et le 15° sétigère.

L'estomac se compose, à ce stade, de douze paires de poches entre le 3° et le 14° segment. A partir du 15° segment, le tube digestif s'amincit, devient rectiligne.

FIG. 4. — *Nerinides cantabra*.

- G : région antérieure ventrale,
- A : larve planctonique de 12 sétigères; vue dorsale,
- B : soie provisoire ventrale,
- C-F : soies provisoires dorsales,
- H : stade de 21 sétigères : soie ventrale postérieure en crochet,
- I : soies dorsales définitives capillaires,
- J : soies dorsales définitives limbées, ornementées.



A ce stade proche de la métamorphose, l'animal se meut de deux façons. Il nage grâce à son appareil ciliaire, ou bien se déplace par reptation à l'aide de ses parapodes. Ce stade intermédiaire dure peu de temps. L'animal reste définitivement sur le fond, se modifie, s'allonge fortement. Les stades juvéniles s'obtiennent sans difficulté. La récolte d'un individu planctonique ayant une vingtaine de sétigères permet d'obtenir le stade benthique en 48 heures.

Identification

Le prostomium sans corne frontale, allongé, conique, indique une larve du genre *Nerine* ou *Nerinides*.

La présence de soies encapuchonnées ventrales, bidentées, conduit à l'espèce *Nerinides cantabra*.

Cette espèce n'était pas encore connue dans la région de Banyuls. Les larves ont été récoltées en fin de printemps et en été.

2. *Nerinides tridentata* Southern, 1914

Description

Les plus jeunes stades récoltés possèdent dix sétigères. Un stade de 15 sétigères est uniquement décrit (fig. 5).

Le prostomium et le péristomium se terminent en pointe antérieurement. La partie proximale des palpes porte une rangée de cils très grands, la base du prostomium au niveau du premier segment porte une seconde rangée de cils de taille plus faible que celle des précédents. Les yeux dorsaux, rouge brique, sont disposés en ligne droite, mais cette disposition varie selon l'angle d'observation.

Sur la face ventrale, tout le bord péristomial est jaune orangé; le pharynx fortement pigmenté de brun foncé présente latéralement une bordure noire. La fossette ciliée portée au second segment est entourée de cinq cellules ciliées : trois immédiatement postérieures et disposées horizontalement et deux antérieures très obliques. Le pharynx constitue la première partie du tube digestif. Puis l'estomac divisé en poches successives séparées par des constriction caractéristiques s'étend sur onze segments. Les parties latérales de l'estomac ont une pigmentation plus prononcée que la partie médiane. Le rectum, en ampoule, ne possède aucun pigment. Excepté pour le prostomium et le pygidium entièrement orange, le tégument reste incolore et permet l'observation de la pigmentation stomacale.

Identification

Sur un stade plus évolué, benthique, il est possible d'observer différents caractères propres à l'espèce *Nerinides tridentata* : les branchies à partir du second sétigère, le prostomium terminé postérieurement en pointe, et le pygidium avec deux lobes inégaux. Les soies encapuchonnées ventrales ont été examinées à différents stades; elles possèdent toutes trois crochets.

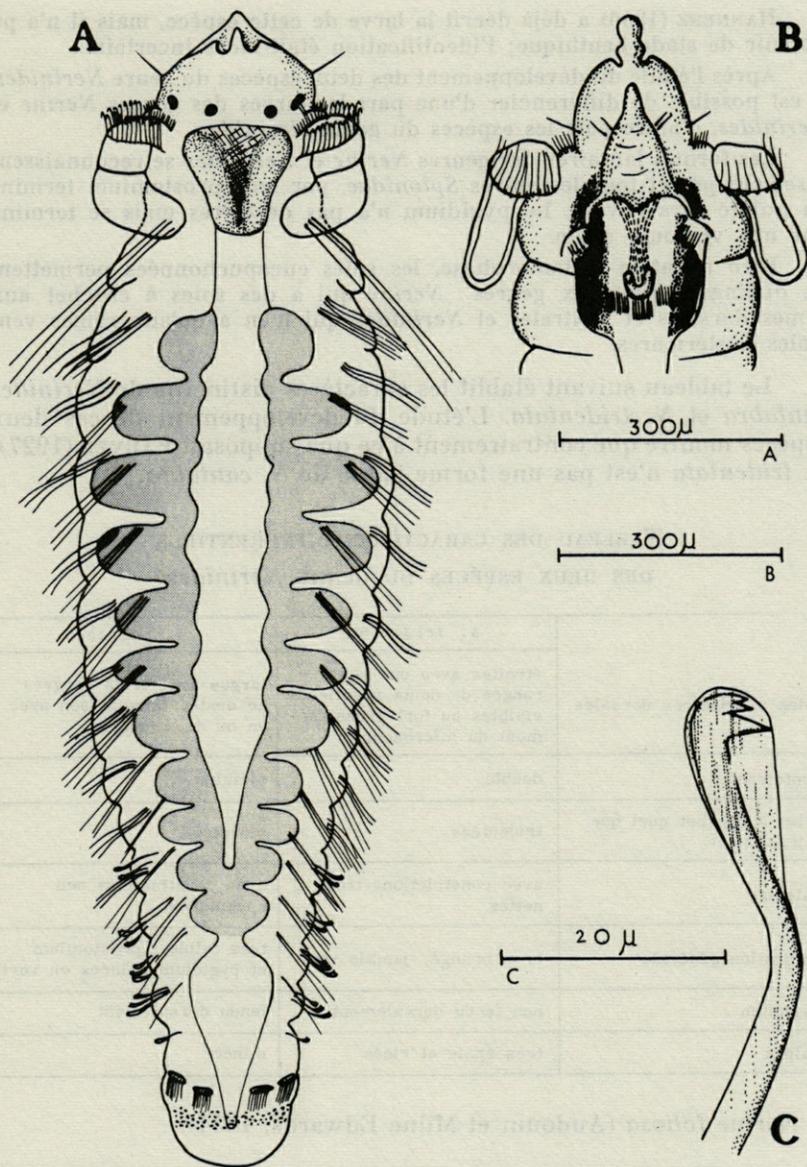


FIG. 5. — *Nerinides tridentata*.

stade de 15 sétigères.

A : vue dorsale,

B : région antéro-ventrale,

C : soie définitive ventrale tridentée.

HANNERZ (1956) a déjà décrit la larve de cette espèce, mais il n'a pu obtenir de stade benthique; l'identification était alors incertaine.

Après l'étude du développement des deux espèces du genre *Nerinides*, il est possible de différencier d'une part les larves des genres *Nerine* et *Nerinides*, d'autre part les espèces du genre *Nerinides*.

Les formes larvaires des genres *Nerine* et *Nerinides* se reconnaissent aisément parmi tous les autres *Spionidae*, par leur prostomium terminé en pointe vers l'avant. Le pygidium n'a pas de cirres mais se termine par une ventouse anale.

Bien avant la métamorphose, les soies encapuchonnées permettent de distinguer les deux genres : *Nerine* qui a des soies à crochet aux rames dorsales et ventrales et *Nerinides* qui n'en a qu'aux rames ventrales postérieures.

Le tableau suivant établit les caractères distinctifs de *Nerinides cantabra* et *N. tridentata*. L'étude du développement de ces deux espèces montre que contrairement à ce que supposait FAUVEL (1927), *N. tridentata* n'est pas une forme jeune de *N. cantabra*.

TABLEAU DES CARACTÈRES DIFFÉRENTIELS
DES DEUX ESPÈCES DU GENRE *Nerinides*

	<i>N. tridentata</i>	<i>N. cantabra</i>
Soies provisoires dorsales	étroites avec une seule rangée de dents régulières visibles au fort grossissement du microscope.	larges avec trois rangées de dents, terminaison avec un ou deux coudes.
Prototroche	double	simple
Soies à crochet quel que soit le stade	tridentées	bidentées
Estomac	avec constrictions très nettes	avec constrictions peu accentuées
Coloration générale	brun orangé, jamais vert	très faible ; prostomium et pygidium colorés en vert
Pygidium	non fendu dorsalement	fendu dorsalement
Palpes	très épais et ridés	minces

3. *Nerine foliosa* (Audouin et Milne Edwards, 1834).

A plusieurs reprises, mais toujours en très faible nombre, a été récolté un type de larve de *Spionidae*, rattaché d'après la diagnose d'HANNERZ à l'espèce *Nerine foliosa*.

Les exemplaires trop rares, l'échec des élevages, n'ont pas permis une détermination certaine.

Selon HANNERZ, les caractères négatifs suivants : canal intestinal non pigmenté de vert, pharynx non pigmenté (à l'opposé de *Nerinides tridentata*), l'absence de pigment rouge sur les segments antérieurs, conduisent à l'espèce *Nerine foliosa*. La pigmentation brune et unie du corps semble un caractère plus important.

Cette espèce est connue avec certitude de Naples (FAUVEL, 1927), avec doute de Marseille (BELLAN, 1964).

A Banyuls, LAUBIER et PARIS (1962) signalent qu'un échantillon de la collection est à rattacher à cette espèce, mais sa provenance est inconnue.

4. *Nerine cirratulus* (Delle Chiaje, 1828)

Une deuxième larve du genre *Nerine* à rattacher à l'espèce *Nerine cirratulus*, a été récoltée dans le plancton de la région de Banyuls, à diverses périodes de l'année (mois de juillet, septembre, octobre).

Les soies dorsales et ventrales, à crochet bidenté, la coloration verte du prostomium, du segment buccal et de ses parties latérales, de la région ventrale antérieure, du pygidium, caractérisent le genre et l'espèce. Le développement est facilement obtenu en laboratoire.

Pour la description des premières phases de développement, il faut se reporter au travail de CLAPARÈDE et MECZNIKOW (1869) qui, les premiers, ont identifié la larve de *Nerine cirratulus*, et aussi à celui de MESNIL (1896) qui a étudié le développement à partir des œufs jusqu'à la larve pélagique.

5. *Nerine sp 1*

Enfin, une troisième larve que j'attribue au genre *Nerine* a été récoltée entre les mois de février et mai.

Cette larve, qui n'a pas été déterminée spécifiquement, a une silhouette caractéristique pendant la nage. La région postérieure, avec des soies à crochet dorsales et ventrales, se recourbe sur la partie antérieure ventrale, et quand elle est irritée, la larve s'enroule complètement en boule.

L'observation des soies et les différents caractères de coloration permettent de rattacher cette larve à celle décrite par HANNERZ sous le nom de *Nerine sp 1*.

CHAPITRE VI

TYPES LARVAIRES PEU FRÉQUENTS

Dans ce chapitre, je résume les principales données morphologiques concernant un certain nombre de larves relativement rares, et non rapportées avec certitude à une espèce précise.

1. Larve *Mitraria*. — En plus des larves de ce type appartenant aux genres *Owenia* et *Myriochele* (THORSON, 1946; WILSON, 1932) j'ai récolté un type très rare, qui ne semble pas avoir été signalé depuis CLAUS et GROBBEN, 1905. Ce type possède deux catégories de soies :

— les unes élargies à l'extrémité distale, en forme de palette, et terminées par une pointe très visible qui se détache de l'extrémité élargie;

— les autres capillaires, dentées, de diamètre uniforme plus courtes que les précédentes.

Cette *Mitraria* présente trois échancrures peu profondes séparées par un lobe de l'ombrelle. Cette dernière a ainsi une symétrie axiale. En vue apicale, elle rappelle un tétraèdre, chacune des trois arêtes se terminant à l'extrémité des lobes précédents.

Le faible nombre de larves récoltées n'a pas permis l'élevage de ce type.

2. Placé provisoirement à côté des larves bien connues de *Poecilochaetus serpens*, un autre type de larve a été récolté de septembre à novembre. Les exemplaires recueillis comportent de 8 à 15 segments. La forme générale rappelle celle d'une jeune larve de *Poecilochaetus*. Mais avant tout, les vives couleurs sont bien caractéristiques : yeux rouges, lèvres buccales rouges et jaunes, tégument médio-dorsal et parapodes rouge-brique; face ventrale jaune. Sur chaque parapode qui porte dorsalement des soies longues, fines et lisses se réunissent les trois couleurs : jaune, bleu, vert. La disposition des lèvres buccales, la présence d'une fossette ciliée, les troches, la forme générale du corps rapprochent fortement cette larve de *Poecilochaetus serpens*, mais d'autres recherches s'avèrent nécessaires pour confirmer cette identification.

3. Une autre catégorie de larves, proche des larves de *Spionidae* a été récoltée en hiver. Ce type est relativement abondant, mais difficile à élever. Les stades récoltés comprennent le plus souvent une vingtaine de segments. Le prostomium nettement arrondi porte

quatre petits yeux rouges, trois longs cils antérieurs, mais aucun appendice. Il existe deux organes nucaux ciliés fortement développés. La trompe inerme possède des papilles nombreuses. Les parapodes biramés portent encore des soies provisoires. La coloration très faible consiste en deux groupes de chromatophores noirs, disposés sur la face dorsale des segments. Ils disparaissent sur les individus les plus âgés. Enfin, le pygidium possède deux urites.

Par sa forme, son mode de déplacement, cette larve est vraisemblablement voisine de la famille des *Spionidae*, mais le prostomium sans appendice, les organes nucaux très développés, la trompe inerme souvent évaginée, font retenir aussi la famille des *Paraonidae*.

Il faut signaler que pour ce type de larve, la métamorphose a lieu en deux étapes : d'abord l'acquisition de la vie benthique, puis longtemps après, apparition des soies définitives. Au contraire chez les autres larves qui possèdent des soies provisoires, l'apparition des soies définitives se fait en même temps que le changement du mode de vie. Pour le type étudié ici, les critères morphologiques et écologiques de la métamorphose se succèdent dans le temps.

CHAPITRE VII

CONCLUSION

La méthode de pêche planctonique des stades larvaires ne permet qu'une identification très tardive; les caractères spécifiques n'étant pas encore formés. Cependant, il faut être moins catégorique que RULLIER (1955). Selon cet auteur, « ni la forme, ni la taille des larves ne renseignent exactement sur l'espèce, et les soies larvaires sont à peu près semblables pour l'ensemble de l'ordre ». Ce n'est pas toujours vrai. Certaines larves possèdent une forme ou une pigmentation propre (les *Chaetopteridae*, les genres *Polydora* et *Lanice*, les *Mitraria*). Les soies larvaires peuvent être aussi très diverses et caractéristiques (soies des *Mitraria*, des *Sabellaridae*, de l'espèce *Nerinides cantabra*). En plus de caractères spécifiquement larvaires certainement très utiles pour la reconnaissance pratique, les caractères des adultes déjà présents chez la larve à un stade évolué, mais précédant de loin la métamorphose, constituent aussi des critères de reconnaissance valables. Ils permettent l'identification des genres, et même des espèces. Les différentes clés déjà existantes (NOLTE, 1936), se basant sur la morphologie, la segmentation larvaire, l'organe natatoire, n'aboutissent qu'à définir des types

morphologiques et un certain nombre de formes larvaires qu'une Annélide donnée peut prendre successivement : cela favorise le regroupement des larves en un nombre limité de catégories, mais ne facilite pas le rattachement à un genre ou à une espèce.

La clé de détermination suivante englobe une vingtaine de familles. Certainement très incomplète, elle n'a pour but qu'une reconnaissance pratique et rapide. Les déterminations génériques et spécifiques n'y sont pas incluses, mais différentes monographies ou articles (HANNERZ, 1956; CAZAUX, 1964; MILEIKOVSKII, 1961; BHAUD, 1966) permettent l'identification spécifique des larves de *Spionidae*, *Poecilochaetidae*, *Sabellaridae*, *Chaetopteridae*, *Amphinomidae*.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES PRINCIPALES LARVES
PÉLAGIQUES D'ANNÉLIDES POLYCHÈTES

1. — Stade larvaire planctonique avec un tube 2
— Stade larvaire planctonique sans tube 3
2. — Tube quatre à six fois plus long que large; des otocystes *Terebellidae* (*Lanice*)
— Tube court deux à trois fois plus long que large; deux lobes adoraux provoquant une dissymétrie dorso-ventrale .. *Amphictenidae*
(*Amphictene*, *Lagis*, *Pectinaria*)
3. — Des soies provisoires larvaires, très souvent semblables, lisses ou dentées, peu nombreuses sur chaque segment, ou en deux faisceaux importants 4
— Pas de soies provisoires larvaires. Les soies définitives apparaissent à divers stades. Elles sont fortement spécialisées et déjà caractéristiques des formes adultes 8
— Jamais de soies — larve polytroche — (4 couronnes ciliées : trois dans la première moitié du corps, la dernière pygidiale) *Protodrilidae*
(*Protodrilus*)
4. — Soies larvaires fortes, non dentées, en deux faisceaux antérieurs très développés; deux bras souvent aussi longs que le corps de la larve .. 5

- Soies larvaires de grande taille, dentées sur les bords 6
- Sur chaque segment : soies larvaires peu développées, courtes non dentées, chromatophores latéraux jaunes très visibles. La forme pélagique peut atteindre 50 segments. Les stades évolués nagent par mouvement ondulatoire du corps *Poecilochaetidae*
5. — Bras garnis de ventouses, toujours en mouvement, souvent enroulés en spirale, sans sillon cilié, avec vaisseau interne très visible. Prostomium obtus .. *Magelonidae* (3 types)
- Bras toujours sans ventouses, garnis de deux sillons ciliés, peuvent s'enrouler en spirale. Prostomium fortement conique et proéminent (Larve *Rostraria*) *Amphinomidae*
6. — Morphologie larvaire du type ombrelle, deux faisceaux de soies s'attachant sous l'ombrelle (larve *Mitraria*) 7
- Morphologie du type champignon, deux faisceaux de soies larvaires *Sabellariidae*
- Larve allongée segmentée, tous les segments portent des soies provisoires, plus longues dorsalement *Spionidae*
7. — Ombrelle avec lobes très nets; grande taille, une catégorie de soies *Oweniidae* : *Owenia fusiformis*
- Ombrelle sans lobes, certaines soies en forme de ski *Oweniidae* : *Myriochele*
8. — Soies définitives apparaissant dans les derniers stades planctoniques. Larve massive presque aussi large que longue, souvent en forme de tonnelet. Une ou deux fortes couronnes ciliées : revêtement ciliaire important *Chaetopteridae*
- Soies définitives apparaissant dès le stade métatrochophore 9
9. — Trochophore et métatrochophore toujours allongées d'un diamètre régulier ou peu différent d'une extrémité à l'autre de la larve qui est au moins deux à trois fois plus longue que large 10

- Trochophore, métatrochophore toujours allongées mais d'un diamètre très grand dans la région antérieure — touffe ciliée apicale — trois segments primaires avec soies thoraciques et uncini abdominaux. *Serpulidae*
- Trochophore trapue, peu allongée, massive 16
- 10. — Parapodes absents, région céphalique avec seulement des yeux de petite taille et une troche; faisceaux de soies antérieures puis crochets postérieurs non intégrés dans les parapodes *Capitellidae*
- Soies présentes dès la fin du stade métatrochophore; ébauches de rames parapodiales, une ou plusieurs catégories de soies 11
- 11. — Prostomium et pygidium portant de larges zones de cils très courts 12
- Prostomium et pygidium avec une seule rangée de cils (prototroche, télotroche) 13
- 12. — Jeune larve avec acrotroche, prototroche scindée en deux parties, métatroche, télotroche, neurotroche constituées de cils très courts sur plusieurs rangées. Segment buccal avec paratroche, sans soies. Second segment avec métatroche. Premières soies au troisième segment *Ariciidae (Scoloplos armiger)*
- Zones ciliaires réduites à la prototroche et à la télotroche. Prostomium fortement conique avec ébauche du premier tentacule. Stade planctonique très court. Pas de statocystes *Terebellidae (sauf Lanice)*
- 13. — Pas de mâchoires, prostomium conique non annelé avec quatre antennes courtes non terminales. Deux cirres anaux *Lacydoniidae*
- Des mâchoires visibles au milieu du corps 14
- 14. — Un cirre anal impair, prostomium rectangulaire *Nephtyidae*
- Deux cirres anaux 15
- 15. — Prostomium conique, annelé, avec quatre antennes terminales *Glyceridae*

- Prostomium non annelé, arrondi, deux antennes, gros yeux noirs. Nectochaete à 3-4 sétigères, soies coudées *Nereidae*
16. — Trochophore à une couronne ciliée (protroche) disposée obliquement, provoquant une dissymétrie. Métatrochophore et nectochaete courte, ramassée. Trois antennes sur le prostomium, soies n'apparaissant pas coudées. Deux à trois paires d'yeux, présence d'élytres *Aphroditidae*
- Trochophore symétrique, jamais d'élytres sur les nectochaetes, région dorsale postérieure au prostomium en bouclier ou carapace 17
17. — Fossette ciliée antéro-ventrale sur la trochophore; métatrochophore avec plusieurs couronnes ciliées; une paire d'yeux.. Nectochaete avec les caractères de la famille (4-5 antennes — trompe toujours inerme — cirres dorsaux foliacés — plusieurs paires de cirres tentaculaires, lisses, non articulés) *Phyllodocidae*
- Métatrochophore avec une ou plusieurs couronnes ciliées; plusieurs paires d'yeux. Nectochaete souvent élargie antérieurement. Pas de cirres dorsaux foliacés, mais allongés; cirres tentaculaires articulés, trompe armée ou inerme; carapace dorsale n'existe pas toujours.. *Hesionidae*

RÉSUMÉ

L'auteur montre tout d'abord l'importance de la méthode d'élevage pour l'identification des larves pélagiques d'Annélides Polychètes. Il donne ensuite pour un certain nombre de larves une description originale ou précise leur morphologie.

Les larves étudiées se rapportent aux quatre familles suivantes : *Amphinomidae*, *Phyllodocidae* (genres *Phyllodoce* et *Mystides*), *Lacydoniidae* (genre *Paralacydonia*) et *Spionidae* (genres *Nerine* et *Nerinides*).

Une clé de détermination termine cette étude. Elle se rapporte aux 20 familles dont les larves pélagiques sont les plus fréquentes à Banyuls-sur-Mer.

SUMMARY

The author has reared planctonic larvae to the young bottom stage, as a method of identification of pelagic larvae. In addition to this, he gives several original descriptions and completes the morphology of some larvae belonging to the following families : *Amphinomidae*, *Phyllodocidae*, *Lacydoniidae*, *Spionidae*.

At the end of the paper, keys are given to the identification of the most common pelagic larvae (20 families) in the Banyuls' area.

ZUSAMMENFASSUNG

Zur genauen Bestimmung der pelagischen Annelidenlarven ist die Gefangenschaftsaufzucht von höchster Bedeutung. In der vorliegenden Arbeit beschreibt der Autor einige Larven auf Grund solcher Zuchten. Diese Larven werden folgenden Familien zugeordnet : *Amphinomidae*, *Phyllodocidae*, *Lacydoniidae*, *Spionidae*.

Der Autor stellt einen Bestimmungsschlüssel der Larven auf. Die Grösste Anzahl der mit Pelagischen Larvenstadien in Banyuls-sur-Mer angetroffenen Polychaeten familien wird in diesem Schlüssel aufgenommen.

BIBLIOGRAPHIE

- ABELOOS, M., 1956. *Les métamorphoses*. E. Colin. Paris : 1-208.
- ADLER, G. et P. JESPERSEN, 1920. Variations saisonnières chez quelques copépodes planctoniques marins. *Meddr Kommn Havunders.*, S. Plankton. Bd. II (I) : 1-46.
- ALLEN, E.J., 1915. Polychaeta of Plymouth and the South Devon coast. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 10 : 417-439.
- BHAUD, M., 1966a. Les larves d'Annélides Polychètes : leur utilité pour une meilleure connaissance de la faune benthique. *Vie Milieu*, 17 (1 B) : 435-437.
- BHAUD, M., 1966b. Ecologie et développement des larves de *Chaetopteriidae* à Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 17 (3 A) : 1087-1120.
- BHAUD, M., 1967. Contribution à l'écologie des larves pélagiques d'Annélides Polychètes à Banyuls-sur-Mer. Comparaisons avec les régions septentrionales. *Vie Milieu*, 18 (2 B) : 273-315.

- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, (49-33) : 1-370.
- BELLAN, G., 1965. Contribution à l'étude des Polychètes profondes des parages de Monaco et des côtes de la Corse. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 65 (1345) : 1-24.
- CASANOVA, L., 1953. Les annélides du plancton dans le golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, (8-3) : 29-36.
- CLAPARÈDE, E., 1868-1870. Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples. *Mem. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, 19-20.
- CLAPARÈDE, E. und E. MECZNIKOW, 1868. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. *Z. wiss. Zool.*, 19 : 163-205.
- FAUVEL, P., 1914. Annélides polychètes non pélagiques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice. *Res. sci. des Campagnes du Prince Albert 1^{er} de Monaco*, 46 : 1-432.
- FAUVEL, P., 1923. *Faune de France*, 5. Polychètes errantes : 1-488.
- FAUVEL, P., 1927. *Faune de France*, 16. Polychètes sédentaires : 1-494.
- FEWKES, J.N., 1883. On the development of certain worm larvae. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 11 : 167-208.
- GRAVELY, F.H. a., 1909. Studies on polychaete larvae. *Q. Jl microsc. Sci.*, N. s. 53 : 597-627.
- GRAVELY, F.H. b., 1909. Polychaete larvae of Port Erin. *Proc. Trans. Lpool biol. Soc.*, 19 (23) : 575-653.
- HACKER, V., 1898. Die pelagischen Polychaeten und Achaetenlarven der Plankton-Expedition. *Ergebn. Plankton Expedition*, II : 1-48.
- HANNERZ, L., 1956. Larval development of the Polychaete families *Spionidae* and *Poecilochaetidae* n. fam. in the Gullmar Fjord. *Zool. Bidr. Upps*, 31 : 1-204.
- LAUBIER, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Anns Inst. océanogr., Monaco*, 43 (2) : 137-316.
- LAUBIER, L. et J. PARIS, 1962. *Faune marine des Pyrénées-Orientales*, 4. Annélides Polychètes : 1-82. Hermann, édit.
- LO BIANCO, S., 1893. Gli anellidi tubicoli trovati nel Golfo di Napoli. *Atti R. Accad. Sci. fisic. e math. Naples*, ser. 2, 5 (11) : 1-97.
- MILEIKOVSKII, S.A., 1960. On the taxonomic position of the larva of the polychaeta of the Rostrarium type from the plankton of the Norwegian sea and Barents sea, in the species *Euprosyne borealis* Oersted, 1843 and of the type of these larvae as a whole in the families *Euprosynidae* and *Amphinomidae* (Polychaeta Errantia Amphinomorpha). *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 134 (3) : 731-734 (en russe).
- MILEIKOVSKII, S.A., 1961. On the attribution of two Polychaet larvae of the Rostraria type from the plankton of the North-West Atlantic to the species *Amphinome pallasii* Quatrefages 1865 and *Chloenea atlantica* Mc'Intosh 1885 (Polychaeta Errantia, Amphinomorpha). *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 141 (3) : 754-757 (en russe).
- Mc'INTOSH, W.C., 1908-1923. *The british Annelids Polychaeta*. II, III, IV, Ray Society London.

- Mc'INTOSH, W.C., 1927. Additions to the marine fauna of St Andrews since 1874. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 9, 19 : 49-94.
- RULLIER, F., 1955. La pêche planctonique de larves d'Annélides polychètes et ses enseignements : microbiotopes. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 41 : 24-26.
- RULLIER, F., 1963. Les annélides polychètes du Bosphore, de la mer de Marmara, et de la mer Noire, en relation avec celles de la Méditerranée. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. mer Méditerr.*, 17 (2) : 161-260.
- SVESHNIKOV, V.A., 1961. Pelagic Polychaet larvae of the White Sea (en russe avec résumé en anglais). *Zool. Zh.*, 40 (2) : 164-177.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish Marine bottom invertebrates. *Meddr Kommn Danm. Fisk-og Havunders.*, S. Plankton. Bd IV (1) : 1-523.
- WILSON, D.P., 1932. On the Mitraria larva of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. *Phil. Trans. R. Soc.*, s. B, vol. 221 : 231-334.
- WILSON, E.B., 1882. The early developmental stages of some polychaetous annelids. *Studies Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Baltimore*, 2 : 271-299.

Manuscrit reçu le 10 janvier 1967

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE *GLYCERA CONVOLUTA* KEFERSTEIN

par C. CAZAUX
Station Biologique, 33-Arcachon

Dans le Bassin d'Arcachon, *Glycera convoluta* Keferstein 1862, Polychète errante de la famille des *Glyceridae*, se rencontre dans presque toutes les plages sablo-vaseuses, mais principalement dans les herbiers de Zostères. Sans être très abondante, cette espèce, l'une des plus représentées de la famille des *Glyceridae*, fait partie de la faune habituelle des plages abritées de la région d'Arcachon.

Le développement larvaire de *Glycera convoluta* a été peu étudié et cet état de fait peut s'expliquer par la délicatesse de l'élevage des larves et les difficultés que l'on rencontre au point de vue nutrition, surtout au niveau de la jeune trochophore et à la métamorphose.

A Plymouth, FUCHS (1911) étudie la jeune trochophore qu'il obtient de juin à août par fécondation artificielle, la décrit mais ne peut faire franchir le premier stade critique à ses élevages. Ce stade se situe au moment où la trochophore ayant épuisé ses réserves doit commencer à s'alimenter. Il pense avec raison que malgré ses différentes tentatives d'alimentation des larves, les élevages ont péri par manque de nourriture. AIYAR (1933) décrit la jeune trochophore d'une espèce de *Glycera* du port de Madras et remarque que beaucoup de larves contiennent une cellule de *Coscinodiscus* et se trouvent fortement distendues par l'ingestion de cette proie. THORSON (1946) étudie différents stades larvaires de *Glycera alba* récoltés de novembre à février dans le Sund et le Kattegat. Comme AIYAR, il pense que ces larves pourraient se nourrir de *Coscinodiscus*. A Roscoff, RULLIER et CORNET (1951) signalent la maturation de *Glycera convoluta* en avril-mai. SIMPSON (1962) obtient des trochophores de *Glycera dibranchiata* d'une fécondation au laboratoire de Salomons, dans le Maryland, mais ne peut les conserver plus de dix-sept jours malgré des soins attentifs. La présence des larves de *Glycera* a été remarquée en

assez grande abondance dans le plancton d'Arcachon par LUBET (1953) entre avril et juin. Cependant la période d'apparition des stades larvaires de *Glycera convoluta* dans le plancton n'est pas fixe dans le temps d'une année à l'autre, et semble liée à la température de l'eau; c'est ainsi qu'en 1966 les larves de cette espèce firent leur apparition en nombre important vers le 15 février alors que la température de l'eau était de 10°5. En 1967, cette température ne fut atteinte qu'à la fin du mois de mars et les premières trochophores de *Glycera convoluta* ne purent être décelées qu'au début du mois d'avril; cette année-là, leur apparition fut échelonnée sur deux mois et leur présence ne se manifesta dans le plancton que par un nombre très réduit d'individus.

L'étude du développement larvaire exposée ici a été faite à l'aide de jeunes stades obtenus par la fécondation au laboratoire d'une part et de différents stades récoltés dans le plancton de la baie d'Arcachon et élevés au laboratoire. Il est relativement aisé d'obtenir des fécondations; il suffit en effet de mettre en présence des mâles et des femelles mûrs en février-mars dans un bac d'élevage, l'émission des gamètes se produisant deux ou trois jours après la mise en élevage. On peut réaliser des fécondations artificielles en prélevant les gamètes par incision du tégument des individus mûrs; dans ce dernier cas cependant, le pourcentage des trochophores obtenues est nettement inférieur à celui présenté dans le premier cas.

Les techniques d'élevage et d'étude de ces trochophores et des autres stades larvaires pêchés dans le plancton sont les mêmes que celles exposées dans des notes précédentes (CAZAUX, 1965). En ce qui concerne l'alimentation des élevages, une souche de *Phaeodactylum tricornutum* convint parfaitement sauf pour les jeunes trochophores nées au laboratoire qui ne pouvaient se nourrir. Aucun résultat favorable n'a été obtenu par l'introduction dans l'eau des élevages de *Coscinodiscus*, même en grande densité. Je n'ai d'ailleurs pas rencontré de trochophore ou autre stade de *Glycera* ayant ingéré une cellule de *Coscinodiscus* alors que les trochophores et métatrochophores de *Nephtys hombergii*, qui apparaissent au même moment, sont caractérisées pour la plupart par la présence d'une cellule de cette diatomée dans leur tube digestif.

DÉVELOPPEMENT

1. — LA TROCHOPHORE (pl. 1, fig. 1 et 2)

La fécondation au laboratoire, étudiée à partir de gamètes recueillis dans les élevages et placés dans des boîtes de Pétri, permet de voir apparaître les premières trochophores au bout d'une quinzaine d'heures.

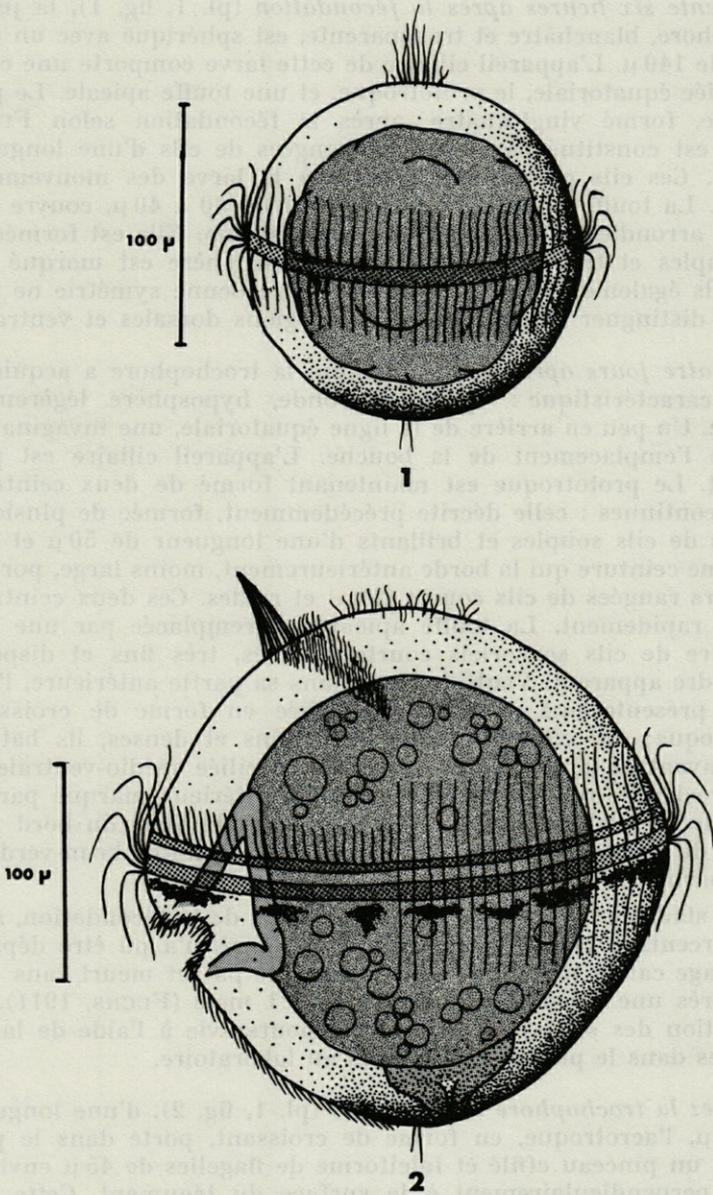


PLANCHE 1

Fig. 1. — Jeune trochophore de trente-six heures. Diamètre 140 μ .
Fig. 2. — Trochophore de dix jours. Diamètre 240 μ .

Trente six heures après la fécondation (pl. 1, fig. 1), la jeune trochophore, blanchâtre et transparente, est sphérique avec un diamètre de 140 μ . L'appareil ciliaire de cette larve comporte une ceinture ciliée équatoriale, le prototroque, et une touffe apicale. Le prototroque, formé vingt-quatre après la fécondation selon FUCHS (1911), est constitué par plusieurs rangées de cils d'une longueur de 40 μ . Ces cils puissants confèrent à la larve des mouvements rapides. La touffe apicale d'une longueur de 30 à 40 μ , couvre une surface arrondie d'un diamètre de 40 μ environ. Elle est formée de cils souples et très fins. Le pôle de l'hyposphère est marqué par deux cils également très fins mais raides. Aucune symétrie ne permet de distinguer extérieurement les régions dorsales et ventrales.

Quatre jours après la fécondation, la trochophore a acquis sa forme caractéristique : épisphère ronde, hyposphère légèrement conique. Un peu en arrière de la ligne équatoriale, une invagination marque l'emplacement de la bouche. L'appareil ciliaire est plus complet. Le prototroque est maintenant formé de deux ceintures ciliées continues : celle décrite précédemment, formée de plusieurs rangées de cils souples et brillants d'une longueur de 50 μ et une deuxième ceinture qui la borde antérieurement, moins large, portant plusieurs rangées de cils courts (20 μ) et raides. Ces deux ceintures battent rapidement. La touffe apicale est remplacée par une aire circulaire de cils sensoriels courts, souples, très fins et disposés sans ordre apparent. Ventralement, dans sa partie antérieure, l'épisphère présente une nouvelle aire ciliée en forme de croissant, l'acrotroque; ces cils sont très courts, fins et denses, ils battent tous d'avant en arrière. Une large bande ciliée médio-ventrale, le neurotrochoïde, relie la bouche au pôle postérieur marqué par les deux cils raides sensoriels décrits plus haut. Le long du bord postérieur du prototroque une ligne de chromatophores brun-verdâtre est apparue.

Ce stade caractéristique obtenu à partir de la fécondation, avec un pourcentage de pertes excessivement élevé, n'a pu être dépassé en élevage car la trochophore ne s'alimente pas et meurt sans évoluer après une survie pouvant atteindre 1 mois (FUCHS, 1911). La description des stades suivants a été poursuivie à l'aide de larves récoltées dans le plancton et élevées au laboratoire.

Chez la trochophore de dix jours (pl. 1, fig. 2), d'une longueur de 240 μ , l'acrotroque, en forme de croissant, porte dans le plan sagittal un pinceau effilé et falciforme de flagelles de 45 μ environ, dressé perpendiculairement à la surface du tégument. Cette aire ciliée est caractéristique de la trochophore de *Glycera*. La bouche ovale transversalement, est bordée de cils courts et denses disposés en continuité avec le neurotrochoïde et la ciliature pharyngienne.

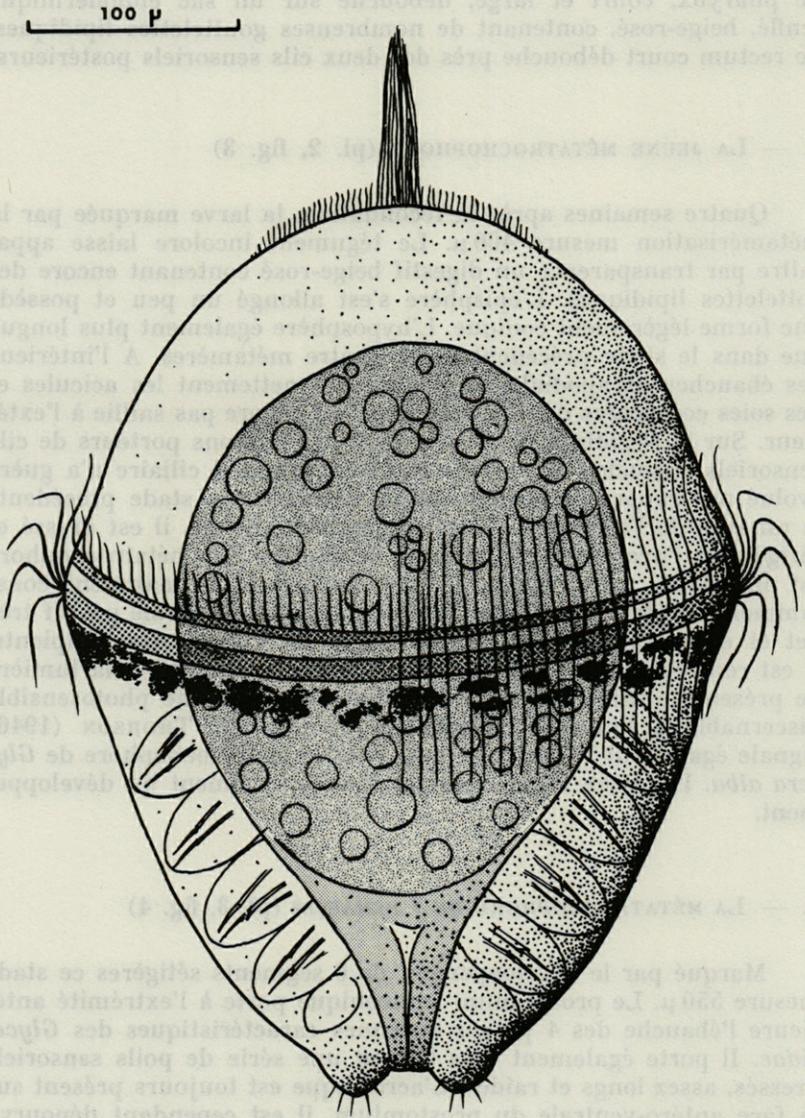
Le pharynx, court et large, débouche sur un sac endodermique renflé, beige-rosé, contenant de nombreuses gouttelettes lipidiques. Le rectum court débouche près des deux cils sensoriels postérieurs.

2. — LA JEUNE MÉTATROCHOPHORE (pl. 2, fig. 3)

Quatre semaines après la fécondation, la larve marquée par la métamérisation mesure 400 μ . Le tégument incolore laisse apparaître par transparence un digestif beige-rosé contenant encore des gouttelettes lipidiques. L'épispère s'est allongé un peu et possède une forme légèrement conique. L'hyosphère également plus longue que dans le stade précédent porte quatre métamères. A l'intérieur des ébauches parapodiales se distinguent nettement les acicules et des soies composées dont la pointe ne fait encore pas saillie à l'extérieur. Sur le pygidium, se développent des boutons porteurs de cils sensoriels, ébauches des cirres anaux. L'appareil ciliaire n'a guère évolué par rapport à la description faite pour le stade précédent; le pinceau de l'acrotroque s'est légèrement allongé, il est dressé et dirigé vers l'avant lorsque la larve se déplace. La métatrochophore est animée de mouvements de nage rapides et se maintient constamment en pleine eau. Elle manifeste un phototactisme positif très net et en élevage occupe la zone la plus éclairée des récipients. Il est remarquable que cette larve si active et sensible à la lumière ne présente aucune structure oculaire, aucun organe photosensible discernable à l'examen morphologique externe. THORSON (1946) signale également l'absence d'yeux chez la métatrochophore de *Glycera alba*. Les yeux n'apparaissent à aucun moment du développement.

3. — LA MÉTATROCHOPHORE DE 7 SEMAINES (pl. 3, fig. 4)

Marqué par le développement de 6 segments sétigères ce stade mesure 550 μ . Le prostomium tronconique porte à l'extrémité antérieure l'ébauche des 4 petites antennes caractéristiques des *Glyceridae*. Il porte également vers l'avant une série de poils sensoriels dressés, assez longs et raides. L'acrotroque est toujours présent sur la face antéro-ventrale du prostomium, il est cependant dépourvu du long faisceau moyen mentionné pour les stades précédents. La métamérisation de l'hyosphère a donné naissance à huit métamères dont six présentent des parapodes saillants formés chacun de deux rames sétigères (trois à cinq soies pour les rames ventrales et une à deux pour les rames dorsales). Les cirres anaux se sont légèrement allongés, ils sont coniques et portent à l'extrémité des poils



3

PLANCHE 2

Fig. 3. — Vue dorsale de la métatrochophore de quatre semaines. Longueur 400 μ .

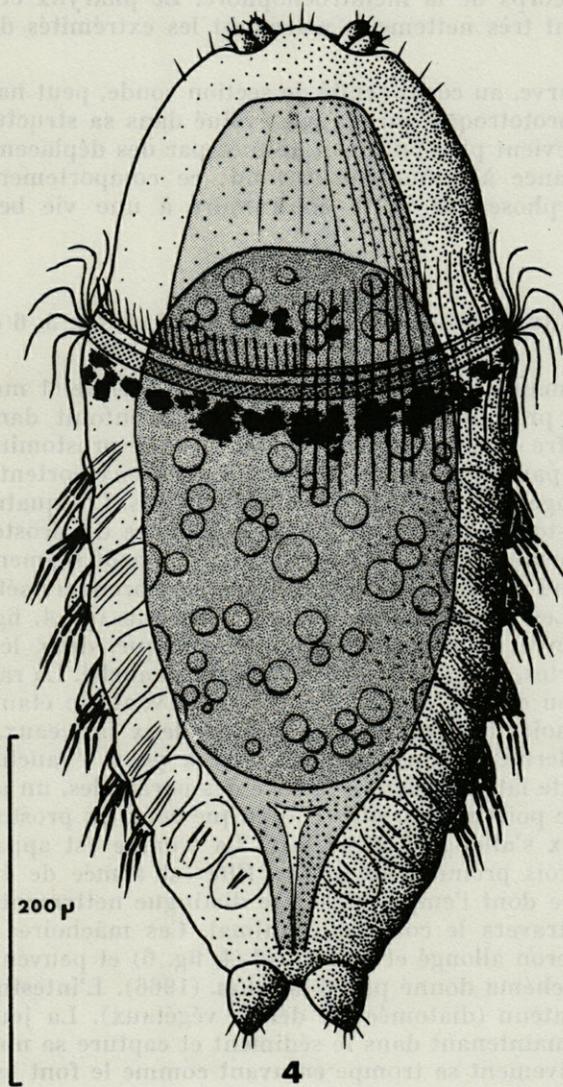


PLANCHE 3

Fig. 4. — Vue dorsale de la métatrichophore de 7 semaines. Longueur 550 μ.

sensoriels assez longs. Le digestif, très développé, occupe la presque totalité du corps de la métatrochophore. Le pharynx et le rectum se discernent très nettement, marquant les extrémités de l'intestin beige-rosé.

Cette larve, au corps renflé de section ronde, peut nager entraînée par le prototroque qui n'a pas évolué dans sa structure. Cependant, elle devient plus lourde et animée par des déplacements lents, elle a tendance à rester sur le fond; ce comportement annonce la métamorphose qui va la contraindre à une vie benthique et fousseuse.

4. — LA LARVE APRÈS LA MÉTAMORPHOSE (pl. 4, fig. 5, 6 et 7)

Une semaine après le stade précédent, la larve (1 mm) possède encore son prototroque. Très active, elle s'enfouit dans le sable qu'on lui offre dans les récipients d'élevage. Le prostomium conique est marqué par cinq anneaux; quatre d'entre eux portent de chaque côté une rangée transversale de poils sensoriels. Les quatre antennes se dressent tout à fait à l'extrémité antérieure du prostomium. En arrière du prototroque, le corps est formé de neuf segments dont les huit premiers sont munis de soies. Les deux premiers sétigères sont uniramés. Les parapodes des segments moyens (pl. 4, fig. 7) possèdent une lèvre antérieure développée, conique, deux lèvres postérieures courtes, et un cirre ventral à peine ébauché. La rame dorsale porte une ou deux soies simples, la rame ventrale étant armée de cinq à six soies composées disposées en deux faisceaux. Les parapodes du dernier segment achète sont à peine ébauchés. Chaque sétigère porte latéralement, à la base des parapodes, un gros bouton plat orné de poils raides, plus courts que ceux du prostomium. Les cirres anaux s'allongent davantage. La trompe est apparue au niveau des trois premiers segments. Elle est armée de 4 mâchoires brun-sombre dont l'emplacement se distingue nettement par transparence à travers le corps de l'animal. Ces mâchoires présentent déjà un aileron allongé et pointu (pl. 4, fig. 6) et peuvent être comparées au schéma donné par C. MICHEL (1966). L'intestin est bruni par son contenu (diatomées et débris végétaux). La jeune Glycère s'alimente maintenant dans le sédiment et capture sa nourriture en projetant vivement sa trompe en avant comme le font les vers plus âgés.

Le corps de cette larve est fusiforme en position de repos. Le tégument est incolore et transparent marqué au niveau du prototroque et autour de la bouche par le pigment brun précédemment décrit.

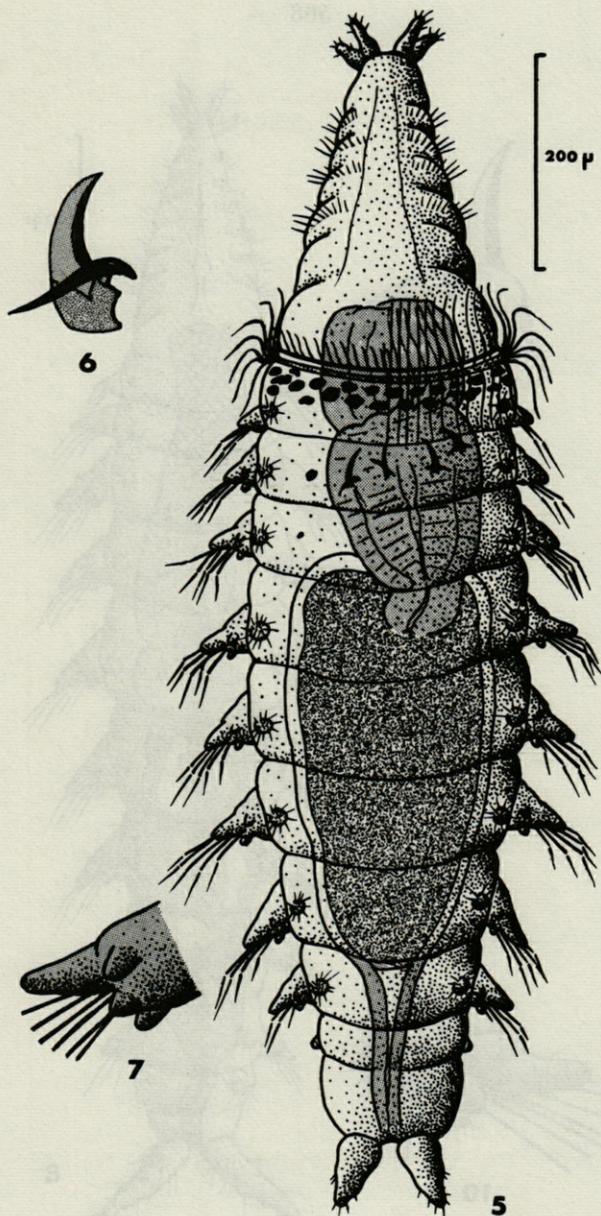


PLANCHE 4

Fig. 5. — Vue dorsale de la larve après la métamorphose. Longueur 1 mm.

Fig. 6. — Vue latérale d'une mâchoire.

Fig. 7. — Vue dorsale d'un parapode moyen gauche. Les soies ne sont pas représentées entièrement.

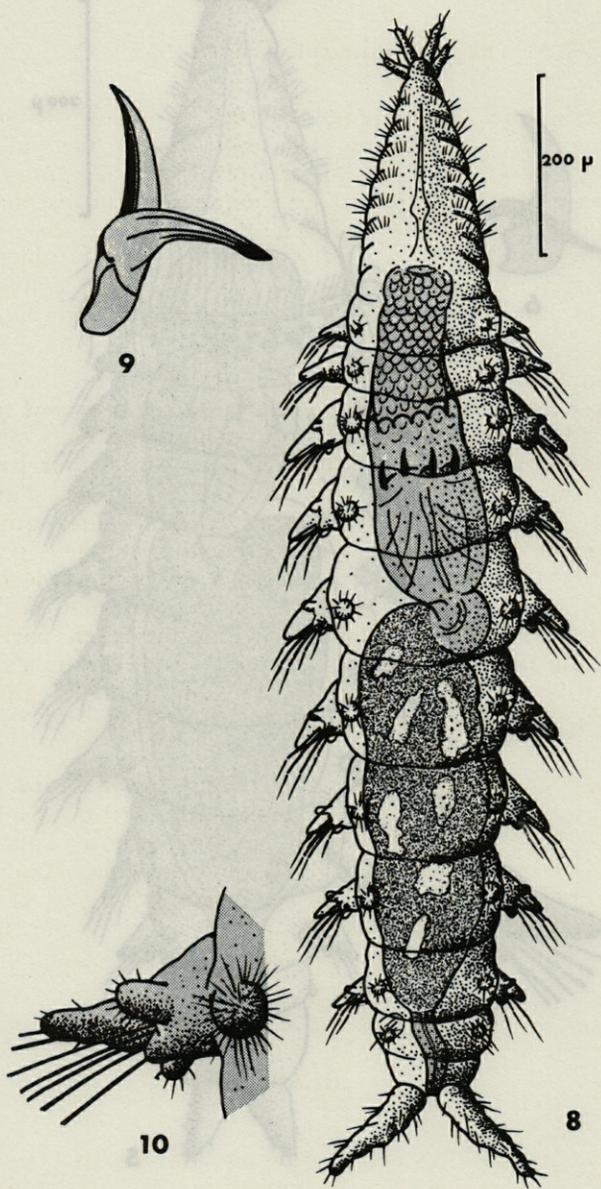


PLANCHE 5

- Fig. 8. — Vue dorsale du jeune ver de 2 mois. Longueur 1 200 μ.
Fig. 9. — Vue latérale d'une mâchoire.
Fig. 10. — Vue dorsale d'un parapode moyen gauche.

5. — LE JEUNE VER DE 2 MOIS (pl. 5, fig. 8, 9, 10)

La croissance de la jeune *Glycère* se manifeste surtout par l'allongement du prostomium et l'augmentation du nombre de segments sétigères. Le prostomium conique et aigu présente maintenant huit anneaux dont six portent de chaque côté un arc de poils sensoriels. Le prototroque a disparu complètement. Les expansions parapodiales (pl. 5, fig. 10) et les cirres anaux ont subi un accroissement très sensible. La surface de la trompe est couverte de papilles fines munies d'un petit ongle chitineux, ces papilles étant caractéristiques de l'espèce.

Les mâchoires puissantes (pl. 5, fig. 9) permettent à l'animal de capturer des proies vivantes et de taille relativement importante. A partir de ce moment-là, le jeune ver ne survit pas en élevage si on lui offre seulement des diatomées pour toute nourriture. Il faut l'alimenter avec des débris animaux, des fragments d'autres polychètes par exemple. *Tharyx marioni* (*Cirratulidae*) qui fréquente les mêmes biotopes dans la baie d'Arcachon, convient parfaitement car la jeune *Glycère* accepte cette espèce avec plus de facilité que d'autres. Chaque fragment doit être placé doucement, à l'aide d'une aiguille montée, au contact du prostomium et en particulier des antennes. La trompe, vivement projetée sur la proie, s'agrippe aux tissus par les mâchoires qui, par des mouvements alternatifs de rétraction, font pénétrer le débris alimentaire à l'intérieur du digestif.

Le développement larvaire de *Glycera convoluta* est rapide. Il est marqué par l'existence de deux stades critiques au cours des élevages, l'un au niveau de la jeune trochophore, l'autre aussitôt après la métamorphose. Deux phases larvaires importantes se dessinent : l'une pélagique, très active, dépendant pour sa nourriture du phytoplancton, l'autre benthique caractérisée par la manifestation soudaine du caractère de prédation si fortement marqué chez le ver adulte.

RÉSUMÉ

La littérature offre peu de travaux concernant l'étude du développement larvaire de *Glycera convoluta*; ce fait s'explique par la difficulté des élevages et principalement la fragilité de la trochophore issue de la fécondation au laboratoire. L'auteur fait un rappel chronologique de ces travaux et expose les méthodes qu'il a utilisées et les conditions dans lesquelles il a étudié le développement

larvaire de cette espèce. Parallèlement à l'étude des larves obtenues au laboratoire par la fécondation artificielle ou spontanée, les observations ont été poursuivies sur du matériel récolté dans le plancton de la baie d'Arcachon. La trochophore née dans les élevages au laboratoire différencie assez tôt des caractères qui permettent de reconnaître cette même trochophore dans le plancton alors qu'elle a franchi dans la nature le stade critique.

Le développement du ver a pu être suivi jusqu'à un stade postérieur à la métamorphose, marqué par la manifestation du caractère de prédation de l'espèce. Chaque stade caractéristique a été représenté et commenté.

SUMMARY

Literature offers few works dealing with the study of *Glycera convoluta* larval development. This can be explained by breeding difficulties and mainly the fragility of the trochophora born of fecundation in the laboratory. The author gives a chronological account of the larval development of this species. At the same time when larvae obtained in the laboratory through artificial or spontaneous fecundation were studied, observations were pursued on material collected among the plancton of the Bay of Arcachon. The trochophora which was born in the laboratory soon offers characteristics which allows to identify this very trochophora in plancton whereas it has already reached the critical stage in nature.

The worm development has been followed up to a stage subsequent to metamorphosis, marked by the manifestation of the predatory character of the species. Every characteristic stage has been drawn and commented upon.

ZUSAMMENFASSUNG

Die literatur bietet wenig Arbeiten, die das Studium der larvenentwicklung von *Glycera convoluta* betreffen; diese Tatsache erklärt sich aus der Schwierigkeit der Aufzucht und vorwiegend aus der Zerbrechlichkeit der Trochophora, die aus der Befruchtung im laboratorium hervorgegangen ist. Der Verfasser macht eine chronologische Aufzählung dieser Arbeiten und stellt die Methoden dar, die er angewandt hat, sowie die Bedingungen, unter denen er die larvenentwicklung dieser Gattung studierte. Parallel zur Unter-

suchung der im laboratorium durch kunstliche oder naturliche Befruchtung erzielten larven, sind die Beobachtungen ausgedehnt worden auf das Material, das im Plankton der Arcachoner Bucht gesammelt wurde. Die in laboratoriumzucht entstandene Trochophora hebt ziemlich früh Charakteristika hervor, die es ermöglichen, diese gleiche Trochophora im plankton wieder zu erkennen, wenn sie in der Natur das Kritische Stadium überschritten hat.

Die Entwicklung des wurms konnte bis zum Stadium, das der Umwandlung folgt, weiter beobachtet werden; das Stadium offenbart sich im charakteristikum des Beutetribs der Gattung. Jedes charakteristische Stadium wurde dargestellt und kommentiert.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AIYAR, R.G., 1933. Preliminary observations on some Polychaet larvae of the Madras coast and a note on the occurrence in tow-net water of the larvae of *Chaetogordius* Moore. *J. Madras Univ.*, 5 : 115-150.
- CAZAUX, C., 1965. Développement larvaire de *Chaetopterus variopedatus* (Renier). *Act. Soc. linn. Bordeaux*, sér. A, 102 (1) : 31 p.
- FUCHS, H.M., 1911. Note on the early larvae of *Nephtys* and *Glycera*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, N.S. 9 (2) : 164-170.
- LUBET, P., 1953. Variations saisonnières du zooplancton du Bassin d'Arcachon. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 78, 2-3 : 204-216.
- MICHEL, C., 1966. Mâchoires et glandes annexes de *Glycera convoluta* (Keferstein), Annélide Polychète *Glyceridae*. *Cah. Biol. mar.*, 7 (4) : 367-373.
- RULLIER, F. & R. CORNET, 1951. Inventaire de la faune marine de Roscoff. Annélides. *Faune mar. Roscoff*, suppl. III, 63 p.
- SIMPSON, M., 1962. Gametogenesis and early development of the polychaete *Glycera dibranchiata*. *Biol. Bull.*, 123 (2) : 412-423.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Medd. Komm. Dan. Fish. Hav. S. Plankton*, 4 : 523 p.

Manuscrit reçu le 24 juin 1967

— 574 —

l'événement ont été faits à marée haute à la limite supérieure de la zone de débordement par mer assez agitée ; le niveau de l'eau interstitielle était à — 10 cm environ sous la surface du sable. A quel-ques certaines de mètres de l'embouchure de la rivière Tabou, les prélèvements ont pu être effectués en eau légèrement dessalée, comme en témoignant la présence de couple d'espèces l'habitent populairement et localement.

QUELQUES ANNÉLIDES POLYCHÈTES INTERSTITIELLES D'UNE PLAGE DE CÔTE D'IVOIRE

par Lucien LAUBIER
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

Quelques prélèvements de faune interstitielle littorale effectués à Tabou-plage, Côte d'Ivoire, ont permis de récolter six espèces d'Annélides Polychètes, dont deux sont nouvelles pour la science : un *Pisionidae* et un *Phyllodocidae*. Cette nouvelle localité confirme le cosmopolitisme de certaines Annélides Polychètes interstitielles.

INTRODUCTION

Au cours d'une mission effectuée pendant l'été 1966 à la Station d'Ecologie tropicale de Lamto, Côte d'Ivoire (Station fondée et dirigée par M. le Professeur M. LAMOTTE, dans le cadre de la R.C.P. 60), M. L.-Ph. KNOEPFFLER, Chargé de recherches au C.N.R.S., a eu l'occasion de récolter quelques prélèvements de faune interstitielle littorale dans les sables de Tabou-plage. Parmi l'abondant matériel rapporté, les Annélides Polychètes étaient bien représentées, puisque six espèces typiquement interstitielles ont été identifiées. Je remercie sincèrement M. KNOEPFFLER de m'avoir confié cette petite, mais intéressante, collection.

La plage de Tabou est constituée d'un sable fin très propre, de teinte ocre, bien calibré, et les Mystacocarides y abondent. Les pré-

lèvements ont été faits à marée haute, à la limite supérieure de la zone de déferlement, par mer assez agitée : le niveau de l'eau interstitielle était à — 70 cm environ sous la surface du sable. A quelques centaines de mètres de l'embouchure de la rivière Tabou, les prélèvements ont peut-être été effectués en eau légèrement dessalée, comme en témoigne la présence du couple d'espèces *Petitia amphophthalma* et *Hesionides arenaria*.

Parmi les six espèces étudiées, deux sont nouvelles pour la science, et pour les quatre autres, des données morphologiques ou biogéographiques nouvelles figurent dans l'étude systématique.

LISTE SYSTÉMATIQUE

PISIONIDAE Southern, 1914

Pisione africana Day, 1963 ?

(Fig. 1, A-H)

DESCRIPTION

Quatre exemplaires d'un petit *Pisione*, tous brisés postérieurement, ont été recueillis dans les prélèvements de Tabou-plage. Ils sont en assez mauvais état : les parapodes sont séparés du corps, et seuls les soies et les acicules maintiennent l'ensemble. La longueur des quatre fragments ne dépasse jamais 2 mm, ils sont blanchâtres, et les yeux noirs sont bien visibles. Sur le plus long spécimen, des œufs verdâtres colorent la région postérieure, mais l'état de fixation ne permet pas de savoir si ces œufs sont agglutinés au corps du ver, ou enfermés à l'intérieur des segments distendus.

Le prostomium possède les trois paires d'appendices habituels, une paire de palpes ventraux et deux paires de cirres dorsaux et ventraux (ces derniers réduits à une petite papille biarticulée). La longueur des palpes et leur annélation varient dans une grande mesure sur les quatre spécimens. Les deux cas extrêmes ont été schématisés sur la figure 1-C. Dorsalement, les deux acicules buccaux sont visibles dans une échancrure médiane située à la base des cirres dorsaux. En vue ventrale, la bouche forme une lèvre transversale à la base des palpes. La trompe est invaginée sur les quatre spécimens.

Les yeux sont situés au niveau du second segment sétigère. Juste en arrière, se distinguent par transparence les deux paires de mâchoires caractéristiques de la famille.

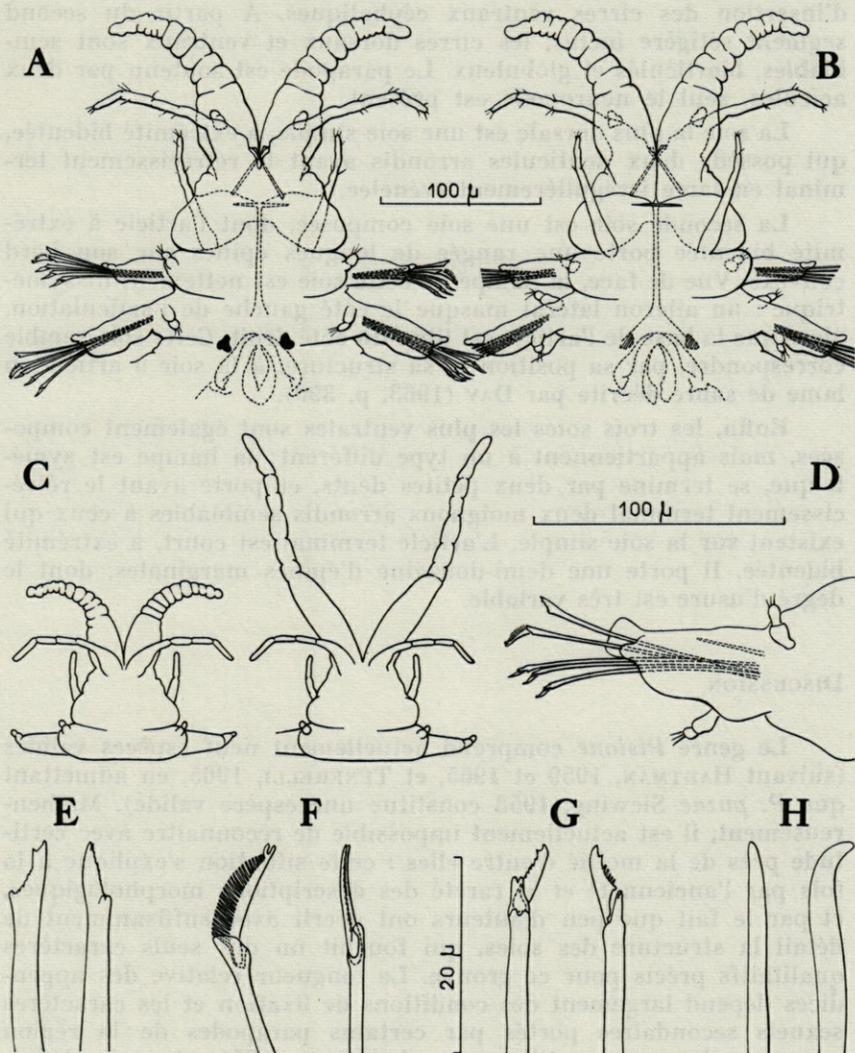


FIG. 1. — *Pisione africana* Day ?; A et B, vues dorsale et ventrale de la partie antérieure; C, dessins schématiques montrant les possibilités de contraction et d'extension des palpes; D, parapodes; E, soie simple dorsale; F, première soie composée dorsale; G, soies composées ventrales; H, acicules, dorsal à gauche, ventral à droite.

Le premier segment sétigère possède un cirre dorsal globuleux biarticulé, et un cirre ventral cirriforme qui atteint le niveau d'insertion des cirres ventraux céphaliques. A partir du second segment sétigère inclus, les cirres dorsaux et ventraux sont semblables, biarticulés et globuleux. Le parapode est soutenu par deux acicules, seul le neuropode est présent.

La soie la plus dorsale est une soie simple, à extrémité bidentée, qui possède deux denticules arrondis avant le rétrécissement terminal en lame irrégulièrement crénelée.

La seconde soie est une soie composée, dont l'article à extrémité bidentée porte une rangée de longues épines sur son bord convexe. Vue de face, la hampe de cette soie est nettement dissymétrique : un aileron latéral masque le côté gauche de l'articulation, alors que la base de l'article est libre du côté droit. Cette soie semble correspondre, par sa position et sa structure, à la soie à article en lame de sabre décrite par DAY (1963, p. 390).

Enfin, les trois soies les plus ventrales sont également composées, mais appartiennent à un type différent; la hampe est symétrique, se termine par deux petites dents, et porte avant le rétrécissement terminal deux moignons arrondis semblables à ceux qui existent sur la soie simple. L'article terminal est court, à extrémité bidentée. Il porte une demi-douzaine d'épines marginales, dont le degré d'usure est très variable.

DISCUSSION

Le genre *Pisione* comprend actuellement neuf espèces valides (suivant HARTMAN, 1959 et 1965, et TENERELLI, 1965, en admettant que *P. puzae* Siewing, 1953 constitue une espèce valide). Malheureusement, il est actuellement impossible de reconnaître avec certitude près de la moitié d'entre elles : cette situation s'explique à la fois par l'ancienneté et la rareté des descriptions morphologiques, et par le fait que peu d'auteurs ont décrit avec suffisamment de détail la structure des soies, qui fournissent un des seuls caractères qualitatifs précis pour ce groupe. La longueur relative des appendices dépend largement des conditions de fixation et les caractères sexuels secondaires portés par certains parapodes de la région moyenne (largement utilisés par ALIKUNHI (1951) dans la définition des deux espèces indiennes) exigent des animaux en très bon état, et bien entendu complets, ce qui n'est pas fréquent.

La première tentative de clarification de la systématique du genre revient à ALIKUNHI (1951) qui fournit un tableau comparatif des quatre espèces *P. oerstedii* Grube, 1857, *P. remota* (Southern, 1914), *P. gopalai* (Alikunhi, 1941) et *P. complexa* Alikunhi, 1947.

ALIKUNHI fait malheureusement intervenir de nombreux caractères quantitatifs, et près d'une dizaine de caractères concernent l'appareil génital et les modifications correspondantes des parapodes copulateurs. Si l'on excepte cette dernière partie, il reste en fait bien peu d'arguments incontestables. Depuis la date de cette publication, cinq espèces nouvelles ont été décrites : *P. puzae* Siewing, 1953, *P. koepkei* Siewing, 1955, *P. longipalpa* Uschakov, 1956, *P. africana* Day, 1963 et *P. alikunhii* Tenerelli, 1965 (= *P. remota*, Alikunhi, 1951).

Deux espèces se distinguent facilement de cet ensemble : *P. oerstedii*, défini par la présence d'un cirre dorsal cylindrique allongé au second segment sétigère, et *P. koepkei*, seule espèce dépourvue de la paire d'acicules buccaux (il est regrettable que HARTMANN-SCHROEDER, 1962, p. 112, qui a récolté dans les eaux interstitielles péruviennes une cinquantaine d'exemplaires de cette espèce, n'ait pas confirmé explicitement ce fait exceptionnel).

Parmi les sept espèces restantes, TENERELLI (1965) a souligné combien les différences entre *P. remota* et *P. puzae* sont minimales : seuls, la structure et le nombre des organes copulateurs permettent de distinguer ces deux espèces. La situation est équivalente entre les trois espèces indiennes, *P. gopalai*, *P. complexa* et *P. alikunhii*; en ce qui concerne les soies, ALIKUNHI (1951, p. 15), précise que les trois espèces possèdent une soie composée (située sous la soie dorsale simple) à long article terminal, caractère présent également chez *P. africana*.

P. longipalpa est défini par l'exceptionnelle longueur des palpes, mais comme je l'ai dit ce caractère est discutable. Cependant, par l'absence d'une soie composée spéciale, remplacée par une soie simple différente de la soie simple dorsale, cette forme appartient au groupe de *P. remota*.

Le *Pisione* de Côte d'Ivoire appartient au groupe *gopalai - complexa - alikunhii - africana* par la possession d'une soie composée spéciale à article allongé en lame de sabre. *P. alikunhii* est encore très mal connu : ALIKUNHI (1951) croyait avoir affaire à *P. remota* et s'est en conséquence abstenu de fournir une description morphologique détaillée. Quant à l'auteur de l'espèce, TENERELLI, si sa conclusion est parfaitement justifiée par la structure particulière des organes copulateurs décrits par ALIKUNHI, il s'est nécessairement référé au texte et aux figures de l'auteur indien, et n'a pas étudié personnellement les spécimens originaux. Je crois donc préférable de laisser provisoirement de côté cette forme.

P. gopalai et *P. complexa* se distinguent par la présence chez *P. gopalai* de glandes pygidiales latérales. Ces deux espèces peuvent être opposées à *P. africana* par la proportion des appendices antérieurs; le cirre ventral du premier sétigère atteint à peine le niveau

de la base des acicules buccaux chez *P. gopalai* et *P. complexa*, alors qu'il dépasse leur extrémité libre chez *P. africana*. Par ailleurs, la soie simple de *P. complexa* est unidentée et bordée de fines épines, alors qu'elle est bidentée et lisse chez *P. africana*. Les soies de *P. gopalai* ne sont malheureusement pas décrites de manière précise mais sont, d'après ALIKUNHI, identiques à celles de *P. complexa*.

Le *Pisone* de Tabou-plage est sur ce point identique à *P. africana*. Cependant, il en diffère légèrement par la longueur des palpes (mais ce caractère est sujet à variations), par la longueur du cirre dorsal du second segment sétigère égale à celles des cirres dorsaux suivants, enfin par la soie composée spéciale à extrémité nettement bidentée. Toutefois, ces différences peuvent être mises au compte du niveau de précision de la description originale. C'est pourquoi je préfère actuellement ne pas distinguer, même en tant que sous-espèce, *P. africana* et la forme de Côte d'Ivoire. Les données biogéographiques renforcent cette conclusion, et le point d'interrogation marque cependant une légère incertitude.

CLEF DICHOTOMIQUE DU GENRE *Pisone* (1)

- 1 — Cirre dorsal du second segment sétigère sphérique 2
 - Cirre dorsal du second segment sétigère cylindrique, deux fois plus long que le parapode *P. oerstedii* Grube, 1857
- 2 — Acicules buccaux présents 3
 - Acicules buccaux absents *P. koepkei* Siewing, 1955
- 3 — Plusieurs types de soies simples et un seul type de soies composées 4
 - Un seul type de soies simples et plusieurs types de soies composées 6
- 4 — Palpes exceptionnellement longs
 - P. longipalpa* Uschakov, 1956
 - Palpes ne dépassant pas la longueur de 5 segments sétigères 5

(1) Cette clef n'a qu'un caractère provisoire, en particulier en ce qui concerne les couples *remota-puzae*, *complexa-alikunhii* et *P. longipalpa*.

- 5 — Organes copulateurs complexes, avec appendices en ventouse et à extrémité conique *P. remota* (Southern, 1914)
— Organes copulateurs de type plus simple, peu nombreux (2 à 4 paires) *P. puzae* Siewing, 1953
- 6 — Cirre ventral du premier sétigère court, ne dépassant pas la base des acicules buccaux 7
— Cirre ventral du premier sétigère long, dépassant, l'extrémité des acicules buccaux *P. africana* Day, 1963
- 7 — Pas de glandes pygidiales latérales 8
— Glandes pygidiales latérales présentes
P. gopalai (Alikunhi, 1941)
- 8 — Organes copulateurs avec un seul processus latéral
P. alikunhii Tenerelli, 1965
— Organes copulateurs avec deux processus latéraux massifs ..
P. complexa Alikunhi, 1947

Anoplopisione minuta Laubier, 1967

(Fig. 2, A-F)

Cette forme est certainement la plus intéressante des prélèvements effectués à Tabou-plage. J'ai déjà fourni dans un travail préliminaire la diagnose différentielle du genre nouveau (LAUBIER, 1967) accompagnée d'une clef dichotomique de la famille des *Pisionidae*. Je me borne ici à fournir la description détaillée de l'espèce.

DESCRIPTION

Un unique spécimen complet et en bon état a été récolté à Tabou-plage. Le corps mesure un peu plus de 1 mm de longueur, palpes et cirres anaux compris, et compte 16 segments. La largeur moyenne est de 0,15 mm, parapodes non compris. L'animal est de teinte blanchâtre, on distingue la paire d'yeux antérieure située au niveau du premier segment sétigère, et sur le prostomium entre les bases des acicules buccaux, une série de petites taches pigmentaires noires.

Le prostomium est grossièrement triangulaire. Les cirres dorsaux du segment buccal sont courts, cylindriques, et portent à

leur base une papille ciliée en position latéro-ventrale, le cirre ventral rudimentaire du segment buccal. Les acicules buccaux sont normalement développés. Leur extrémité tronquée est visible dans l'échancrure qui sépare les bases des deux paires de cirres buccaux. Les palpes sont exceptionnellement longs et épais : ils mesurent plus de 0,3 mm de longueur, soit l'équivalent de huit à neuf segments.

La trompe est visible par transparence; malgré des observations répétées suivant diverses orientations et après éclaircissement à l'acide lactique dilué, je n'ai pu observer de pièces chitineuses chez *Anoplopisione minuta*. L'absence de mâchoires constitue un cas unique dans la famille des *Pisionidae*, et doit être interprétée comme un caractère générique.

Le premier segment visible est *achète*, dépourvu de toute trace de parapodes ou d'acicules. Il porte seulement un cirre dorsal globuleux biarticulé, et un cirre ventral cylindrique qui atteint l'extrémité antérieure du prostomium. Ce caractère, lui aussi exceptionnel à l'échelon familial, doit être interprété comme ayant une valeur générique.

Le second segment visible est le premier segment sétigère. Le parapode, plus court que les suivants, porte les acicules et les soies des segments suivants. Ce segment est caractérisé par un cirre dorsal cylindrique plus long que le parapode. Ce cas se rencontre également chez *Pisione oerstedii* Grube, mais le premier segment de cette espèce est pourvu d'un parapode sétigère normal.

A partir du second segment sétigère, et jusqu'au dixième, les parapodes sont identiques : cirres dorsaux triarticulés, à la limite du corps et du parapode, cirre ventral biarticulé, au tiers proximal du parapode, acicules dorsal et ventral, et soies. Le nombre de soies est de quatre; la soie la plus dorsale est simple, à extrémité parfois légèrement bidentée, et possède deux moignons à la base. Les trois soies suivantes sont composées, et appartiennent au même type. L'article, unidenté, fin, porte une rangée d'épines dont la longueur varie sensiblement suivant le degré d'usure des soies. La hampe de ces soies porte à sa base légèrement élargie deux moignons arrondis semblables à ceux de la soie simple; l'extrémité porte deux dents terminales, dont la droite (en vue de face et lorsque les épines de l'article sont directement visibles) est légèrement plus longue que la gauche.

La seconde partie du corps est caractérisée par la réduction des parapodes. Beaucoup plus courts que ceux de la région antérieure, ces derniers ne possèdent pas de soies; seuls sont visibles les acicules dorsaux et ventraux. Les cirres ont la même forme que sur les parapodes de la région antérieure.

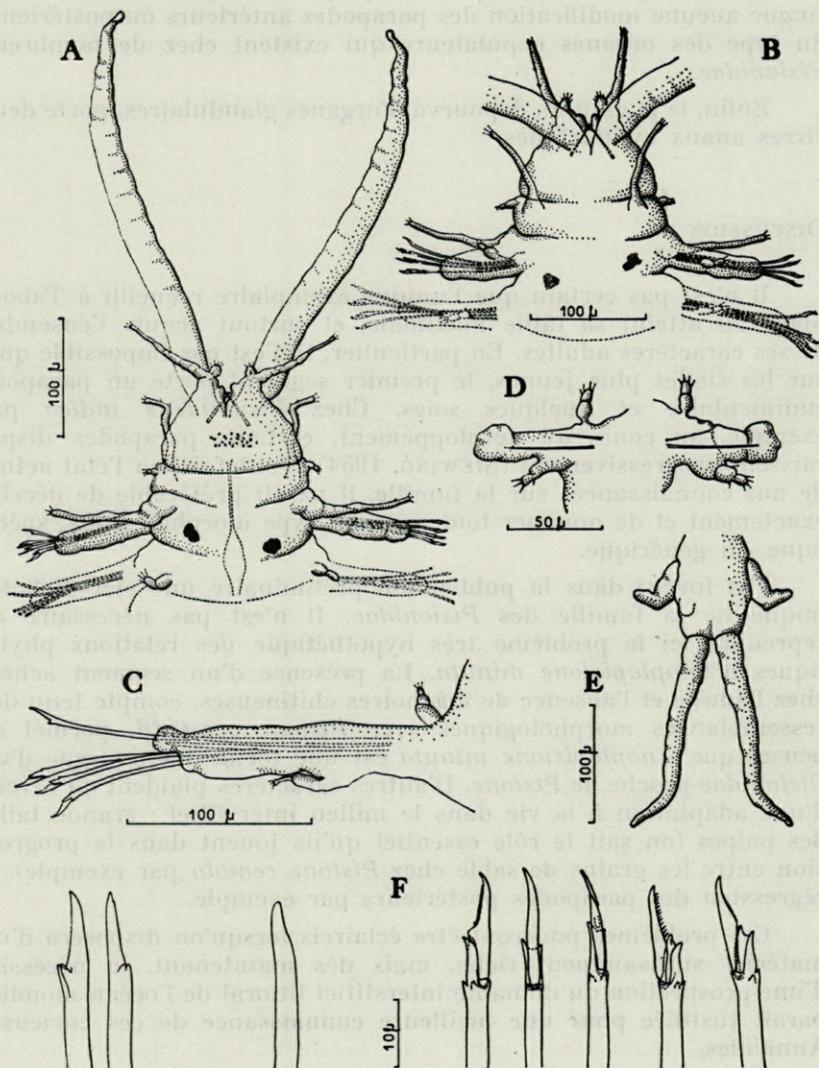


FIG. 2. — *Anoplopisione minuta* Laubier; A, région antérieure en vue dorsale; B, la même en vue ventrale; C, parapode antérieur; D, parapode postérieur; E, pygidium; F, soies et acicule : à gauche, soie simple dorsale de face et de profil; au milieu, acicule ventral; à droite, soies composées ventrales sous divers angles et à différents états d'usure de l'article.

Sur l'unique exemplaire d'*Anoplopisione minuta*, on ne distingue aucune modification des parapodes antérieurs ou postérieurs du type des organes copulateurs qui existent chez de nombreux *Pisionidae*.

Enfin, le pygidium, dépourvu d'organes glandulaires, porte deux cirres anaux cylindriques.

DISCUSSION

Il n'est pas certain que l'unique exemplaire recueilli à Taboupage ait atteint sa taille maximale, et surtout acquis l'ensemble de ses caractères adultes. En particulier, il n'est pas impossible que, sur les stades plus jeunes, le premier segment porte un parapode rudimentaire et quelques soies. Chez *Pisionidens indica* par exemple, au cours du développement, certains parapodes disparaissent progressivement (SIEWING, 1954). Toutefois, en l'état actuel de nos connaissances sur la famille, il paraît préférable de décrire exactement et de nommer tout nouveau type morphologique, spécifique ou générique.

J'ai fourni dans la publication préliminaire une clef dichotomique de la famille des *Pisionidae*. Il n'est pas nécessaire de reprendre ici le problème très hypothétique des relations phylétiques d'*Anoplopisione minuta*. La présence d'un segment achète chez l'adulte et l'absence de mâchoires chitineuses, compte tenu des ressemblances morphologiques avec *Pisione oerstedii*, permet de penser que *Anoplopisione minuta* est une forme jeune, issue d'un *Pisionidae* proche de *Pisione*. D'autres caractères plaident en faveur d'une adaptation à la vie dans le milieu interstitiel : grande taille des palpes (on sait le rôle essentiel qu'ils jouent dans la progression entre les grains de sable chez *Pisione remota* par exemple) et régression des parapodes postérieurs par exemple.

Ces problèmes pourront être éclaircis lorsqu'on disposera d'un matériel suffisamment riche, mais dès maintenant, la nécessité d'une prospection du domaine interstitiel littoral de l'océan mondial paraît justifiée pour une meilleure connaissance de ces curieuses Annélides.

PHYLLODOCIDAE Williams, 1852

Hesionura portmanni sp. n. (1)

(Fig. 3, A-H)

Cette forme nouvelle appartient à un genre dont la plupart des espèces sont strictement interstitielles. L'espèce-type, *Hesionura fragilis* Hartmann-Schröder, 1958 provient des sables coralliens des Bahamas. Deux ans plus tard, le même auteur décrit une seconde espèce de Mer Rouge dont elle fit le type d'un genre nouveau, *Eteonides serrata* Hartmann-Schröder, 1960. Dans une révision d'ensemble de ces *Phyllodocidae* de petite taille, HARTMANN-SCHROEDER (1963) décrit deux nouvelles espèces, *Eteonides mystidoides* et *E. laubieri*, et range dans le genre *Eteonides* plusieurs espèces classées dans des genres différents, dont *Hesionura fragilis*, qu'elle nomme *Eteonides fragilis* (Hartmann-Schröder). Cette erreur de nomenclature a été corrigée récemment par HARTMAN (1965) : cet auteur place le genre *Eteonides* Hartmann-Schröder, 1960 en synonymie avec le nom plus ancien de deux ans, *Hesionura* Hartmann-Schröder, 1958. Cette correction justifiée a déjà été utilisée par HARTMAN (1966) à propos d'une sous-espèce du Pacifique, *Hesionura coineaui difficilis* (Banse, 1963).

DESCRIPTION

Une douzaine d'exemplaires de toutes tailles ont été recueillis à Tabou-plage. Il est intéressant de remarquer dans ces récoltes la présence d'une demi-douzaine d'individus jeunes comptant entre 7 et 12 segments, ce qui témoigne peut-être de la réduction du stade pélagique habituel dans cette famille. Un exemplaire a été désigné comme holotype; il est déposé dans la collection du Laboratoire Arago. Les autres exemplaires sont conservés dans la collection de l'auteur.

L'espèce est de petite taille : les plus grands spécimens comptent une soixantaine de segments sétigères, pour une longueur de 3,5 mm et une largeur moyenne de 0,1 mm, parapodes non compris (de 0,2 mm parapodes compris). Le corps est blanchâtre, seule la partie antérieure est vivement colorée en brun plus ou moins rou-

(1) L'espèce est respectueusement dédiée au Professeur Adolphe PORTMANN, à l'occasion de son soixante-dixième anniversaire.

geâtre : cette coloration visible par transparence correspond à la trompe invaginée. Il n'y a pas d'yeux, ni de taches oculaires.

Le prostomium est presque deux fois plus long que large, ce rapport variant légèrement suivant l'état de contraction : *H. portmanni* sp. n. appartient au groupe d'espèces à prostomium long. Il porte quatre antennes terminales cirriformes, insérées sur une base séparée du prostomium proprement dit par une légère constriction. Chez les plus jeunes individus, on distingue même un sillon médian entre les paires droite et gauche.

La trompe est invaginée sur la plupart des spécimens. Elle est à demi-évaginée sur un individu : on distingue facilement les grosses papilles arrondies irrégulièrement disposées qui revêtent la trompe sur toute sa longueur.

Le premier segment visible porte une paire de cirres tentaculaires allongés et régulièrement amincis. Ce segment, bien délimité, est presque deux fois moins long que les segments suivants.

Le second segment ne porte ni soies, ni acicules. Il possède une paire de cirres tentaculaires dorsaux allongés, et une paire de cirres ventraux ovoïdes. Le troisième segment est le premier segment sétigère, il est dépourvu de cirre dorsal, et porte seulement un cirre ventral acuminé, en plus des soies et de l'acicule. La formule correspond donc bien à celle du genre *Hesionura* :

$$1 + \frac{1}{N} + Sa \frac{O}{N}$$

Les segments suivants à partir du quatrième, soit le second segment sétigère, sont tous semblables. Le parapode, allongé, porte un cirre dorsal ovoïde inséré sur la paroi latéro-dorsale du segment, et un cirre ventral acuminé, dépassant largement l'extrémité du parapode. Le parapode est soutenu par un acicule unique terminé par un bouton légèrement renflé. Le nombre de soies varie de quatre à cinq. Les soies sont toutes composées.

La soie la plus dorsale possède une hampe à extrémité nettement trifide, la dent médiane étant légèrement plus fine, mais un peu plus longue, que les deux dents latérales. L'article possède quelques nervures terminées sur le bord mince par de petites dents irrégulières.

La soie suivante est également une soie composée, quoique l'articulation soit moins nette que chez d'autres espèces. La hampe se termine par quatre dents très longues et minces, formant une sorte de corbeille semi-circulaire autour de la base mince de l'article. La longueur des quatre dents varie régulièrement, comme on peut le

voir sur la figure 3-E : la dent la plus longue est du côté droit lorsque la soie est vue de face, et le bord mince de l'article directement visible. Ces quatre dents rappellent grossièrement celles de la soie correspondante de *H. augeneri* (Friedrich), à la longueur et

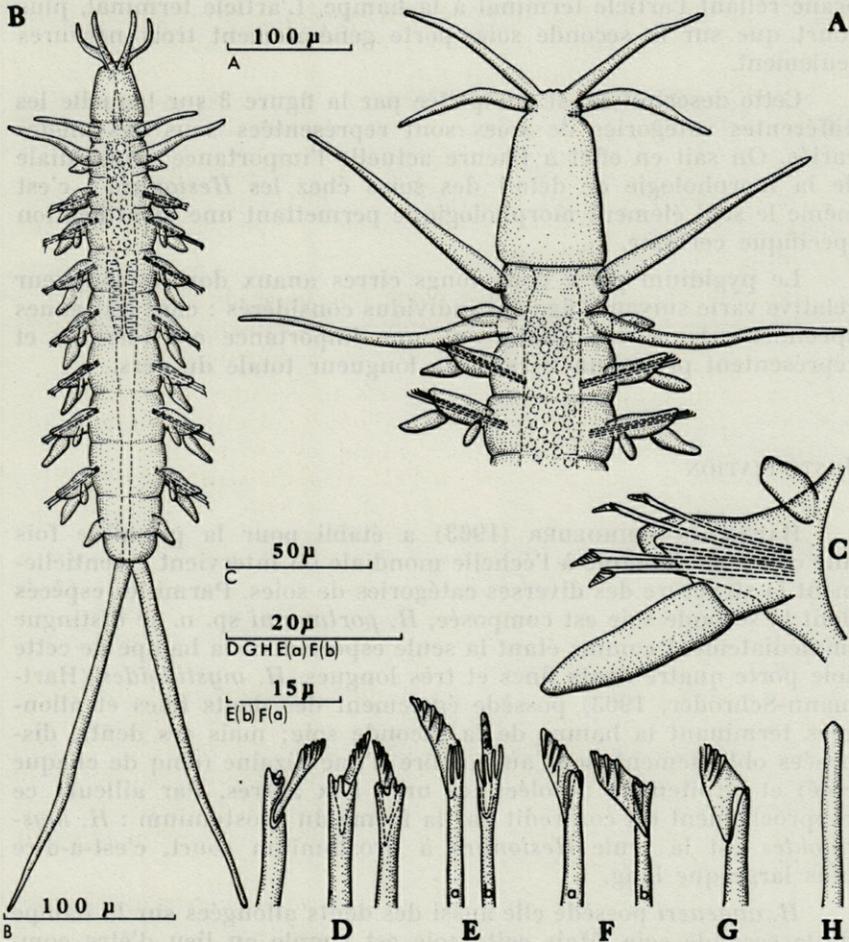


FIG. 3. — *Hesionura portmanni* sp. n.; A, vue dorsale de la partie antérieure de l'holotype; B, un exemplaire jeune en vue dorsale; C, parapode; D, soie composée dorsale, sous divers angles; E, seconde soie composée dorsale, de face et de profil; F et G, soies composées ventrales, sous divers angles; H, acicule.

au nombre près (par ailleurs chez *H. augeneri*, cette soie n'est pas composée, mais simple). L'article lui-même, assez long, porte quatre ou cinq nervures terminées sur le bord mince par de petites dents irrégulières.

Les deux ou trois soies les plus ventrales appartiennent au même type : la hampe se termine par deux dents latérales arrondies, et une troisième dent médiane difficile à observer, qui correspond simplement à un mince épaissement local de la fine membrane reliant l'article terminal à la hampe. L'article terminal, plus court que sur la seconde soie, porte généralement trois nervures seulement.

Cette description est complétée par la figure 3 sur laquelle les différentes catégories de soies sont représentées sous des angles variés. On sait en effet à l'heure actuelle l'importance primordiale de la morphologie de détail des soies chez les *Hesionura* : c'est même le seul élément morphologique permettant une identification spécifique certaine.

Le pygidium porte deux longs cirres anaux dont la longueur relative varie suivant l'âge des individus considérés : chez les jeunes spécimens, les cirres anaux ont une importance considérable et représentent près d'un tiers de la longueur totale du vers.

JUSTIFICATION

HARTMANN-SCHROEDER (1963) a établi pour la première fois une clef dichotomique à l'échelle mondiale où intervient essentiellement la structure des diverses catégories de soies. Parmi les espèces dont la seconde soie est composée, *H. portmanni* sp. n. se distingue immédiatement comme étant la seule espèce dont la hampe de cette soie porte quatre dents fines et très longues. *H. mystidoïdes* (Hartmann-Schröder, 1963) possède également des dents fines et allongées terminant la hampe de la seconde soie; mais ces dents, disposées obliquement, sont au nombre d'une dizaine (cinq de chaque côté) et étroitement accolées les unes aux autres. Par ailleurs ce rapprochement est contredit par la forme du prostomium : *H. mystidoïdes* est la seule *Hesionura* à prostomium court, c'est-à-dire plus large que long.

H. augeneri possède elle aussi des dents allongées sur la hampe de la seconde soie. Mais cette soie est simple au lieu d'être composée, et ses six à sept dents disposées en éventail sont bien différentes de celles de *H. portmanni* sp. n. La longueur relative des cirres dorsaux et ventraux et du parapode sépare également ces deux espèces.

Au sein d'un groupe d'espèces très homogènes, *H. portmanni* sp. n. possède en propre cette seconde soie composée à hampe denticulée, caractère suffisant pour justifier la fondation d'une nouvelle espèce dans l'état actuel de la systématique de ce groupe.

CLEF DICHOTOMIQUE DU GENRE *Hesionura*
(d'après HARTMANN-SCHROEDER, 1963, modifié)

- 1 — Soies toutes composées 2
 Quelques soies composées et une soie simple 7
- 2 — Prostomium plus long que large 3
 Prostomium plus large que long
 H. mystidoides (Hartmann-Schröder, 1963)
- 3 — Soie composée dorsale à hampe bifide 4
 Soie composée dorsale à hampe trifide 5
- 4 — Des yeux *H. serrata* (Hartmann-Schröder, 1960)
 Pas d'yeux *H. fragilis* Hartmann-Schröder, 1963
- 5 — Seconde soie dorsale à hampe trifide, à article garnie de fines épines *H. laubieri* (Hartmann-Schröder, 1963)
 Seconde soie dorsale d'un autre type 6
6. — Seconde soie dorsale à hampe bifide
 H. coineau (Laubier, 1962) (1)
 (et sa sous-espèce *H. coineau difficilis* Banse, 1963)
 Seconde soie dorsale à hampe terminée par quatre longues épines *H. portmanni* sp. n.
- 7 — Soie composée dorsale à hampe bifide
 H. elongata (Southern, 1914)
 Soie composée dorsale à hampe trifide
 H. augeneri (Friedrich, 1937)

(1) Les différences invoquées par HARTMANN-SCHROEDER (1963, p. 215) pour séparer *H. coineau coineau* et *H. coineau difficilis* ne paraissent pas suffisantes, en l'absence d'une description détaillée des diverses soies de cette dernière sous-espèce.

HESIONIDAE Malmgren, 1867

Hesionides arenaria Friedrich, 1937

H. arenarius (ex err.), HARTMANN-SCHROEDER, 1958, p. 233, 1959, p. 101, 1960, p. 74; RENAUD-DEBYSER, 1963, p. 40.

H. arenaria, SIEWING, 1956, p. 423; LAUBIER, 1965, p. 813; LAUBIER et PARIS, 1962, p. 18.

Trois exemplaires seulement ont été recueillis dans les prélèvements effectués à Tabou-plage. Ils sont en bon état, à l'exception des cirres pygidiaux absents sur deux individus. Un des spécimens, très jeune puisqu'il ne compte qu'une douzaine de segments, est blanchâtre, alors que les deux autres, de plus grande taille, ont la coloration habituelle brun clair. Tous trois correspondent parfaitement à la description originale, ils sont en particulier identiques aux spécimens méditerranéens avec lesquels ils ont été comparés.

La répartition d'*Hesionides arenaria* est très large : Mer du Nord, golfe de Gascogne (bassin d'Arcachon), golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer, Argelès, Canet-plage), côtes de la Corse, Mer Rouge, îles Bahamas, côtes du San Salvador, dans le Pacifique. Si l'on tient compte de la très petite taille de cette espèce, et de sa découverte relativement récente, il n'est pas étonnant que les stations soient encore peu nombreuses, bien que très dispersées à l'échelle mondiale. La présence de l'espèce dans les eaux interstitielles de Côte d'Ivoire laisse prévoir une répartition encore plus vaste qu'elle ne l'est actuellement : *Hesionides arenaria* existe certainement sur les deux rives de l'Atlantique, et sans doute aussi dans l'Océan Indien et l'ensemble du Pacifique.

Hesionides arenaria est une forme interstitielle typique, souvent rencontrée dans les eaux interstitielles littorales. La station nouvelle de Côte d'Ivoire correspond donc parfaitement aux données acquises.

SYLLIDAE Grube, 1850

Petitia amphophthalma Siewing, 1956

P. amphophthalma, HARTMANN-SCHROEDER, 1958, p. 235, 1960, p. 100; LAUBIER, 1965, p. 814; LAUBIER et PARIS, 1962, p. 24.

Un unique exemplaire représenté par son prostomium et sept segments sétigères seulement a été récolté. Il est cependant identi-

fiable sans difficulté, et j'ai pu le comparer à des spécimens méditerranéens de l'espèce, caractérisée par la forme particulière des palpes, l'absence d'yeux exceptionnelle chez un Syllidien, enfin, la forme des soies composées à serpes longues.

Petitia amphophthalma a une répartition géographique assez vaste : golfe de Gascogne, golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer, Argelès, Canet-plage), Corse, îles Bahamas, Mer Rouge. Sa découverte en Côte d'Ivoire constitue la signalisation la plus proche de l'Equateur et dès maintenant on peut s'attendre à retrouver cette espèce en bien d'autres régions.

P. amphophthalma, comme *Hesionides arenaria*, peut supporter d'importantes dessalures, et l'espèce est plus commune dans le domaine des eaux interstitielles littorales que dans les sables submergés. Ces deux formes sont très souvent rencontrées dans les mêmes prélèvements, et leur association caractérise des stations typiquement interstitielles.

GONIADIDAE Kinberg, 1866

Goniadides falcigera Hartmann-Schröder, 1962

(Fig. 4, A-E)

G. falcigera, HARTMANN-SCHROEDER, 1964, p. 74.

Trois spécimens de cette espèce, dont un seul entier, ont été recueillis à Tabou-plage.

Le genre *Goniadides* a été créé par HARTMANN-SCHROEDER en 1960 pour une forme nouvelle de Mer Rouge, *Goniadides aciculata* Hartmann-Schröder, 1960. La découverte d'une seconde espèce dans les eaux interstitielles des côtes du Pérou a conduit l'auteur à modifier légèrement la diagnose générique, en ce qui concerne les soies spinigères, dont la présence n'est pas obligatoire.

J'ai pu comparer les trois spécimens de Côte d'Ivoire avec un paratype de *G. falcigera* provenant de Chimbote, Pérou, et qu'a bien voulu me transmettre M^{me} G. HARTMANN-SCHROEDER. D'après l'ensemble des caractères morphologiques externes, les individus de Tabou-plage appartiennent sans aucune contestation à l'espèce péruvienne. Toutefois, j'ai préféré conserver intact l'unique spécimen complet : il n'a donc pas été possible de vérifier la similitude des organes de la trompe et des mâchoires complexes (micro- et macrognathes). Je crois utile de joindre quelques représentations détaillées

des soies falcigères, qui n'ont pas été fournies dans la description originale. Les soies dorsales et les soies ventrales diffèrent légèrement par l'extrémité de l'article, qui peut être effilée (soies ventrales ou au contraire dilatée pour former une dent tronquée (soies dorsales). Le nombre d'épines de l'article terminal de ces soies est assez variable, mais ne constitue pas un caractère systématique réel.

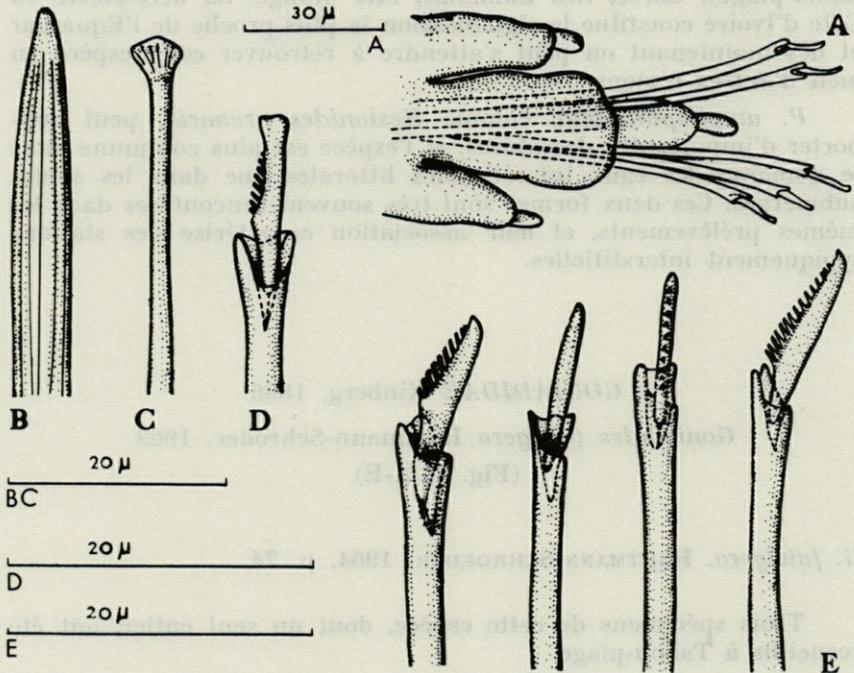


FIG. 4. — *Goniadides falcigera* Hartmann-Schröder; A, parapode d'un exemplaire de Côte d'Ivoire; B, C et D, soie aciculaire, acicule et soie composée dorsale d'un exemplaire de Côte d'Ivoire; E, à gauche, trois soies composées ventrales, sous divers angles; à droite, soie composée ventrale d'un paratype du Pérou.

G. falcigera n'étant encore connue que de la station typique, au Pérou, sa découverte en Côte d'Ivoire étend considérablement son aire de répartition. Jusqu'ici, l'espèce paraît inféodée au système interstitiel littoral ou marin, comme le laisse supposer ses faibles dimensions.

RÉSUMÉ

Quelques prélèvements de faune interstitielle littorale à Tabouplage (Côte d'Ivoire) ont fourni d'intéressants résultats en ce qui concerne les Annélides Polychètes : deux formes de *Pisionidae*, dont l'une constitue le type d'un genre nouveau, *Anoplopisione minuta*, une espèce nouvelle de *Phyllodocidae*, *Hesionura portmanni* sp. n., le couple strictement interstitiel de *Petitia amphophthalma* et *Hesionides arenaria*, enfin une espèce de *Goniadidae* connue seulement sur les côtes du Pérou, *Goniadides falcigera*. Les documents morphologiques obtenus et les nouvelles données biogéographiques démontrent l'intérêt d'une prospection méthodique du domaine interstitiel littoral de l'océan mondial.

SUMMARY

A few samples of littoral interstitial fauna carried out at Tabouplage (Ivory Coast) have provided interesting results concerning the polychaetous Annelids : two species of *Pisionidae*, one of which constitutes the type of new genus, *Anoplopisione minuta*, a new species of *Phyllodocidae*, *Hesionura portmanni* sp. n., the strictly interstitial pair of *Petitia amphophthalma* and *Hesionides arenaria*, lastly one species of *Goniadidae* only known from the coasts of Peru, *Goniadides falcigera*. The morphological results obtained and the new biogeographical data demonstrate the importance of a systematic prospecting in the interstitial littoral environment of the world ocean.

ZUSAMMENFASSUNG

Einige bei Tabou (Elfenbeinküste) vorgenommene Stichproben im littoralen Sandlückensystem ergaben interessante Dokumente im Bereich der Polychaeten Anneliden : zwei *Pisionidae* Formen deren eine die für die Wissenschaft neue Gattung *Anoplopisione minuta* darstellt; eine neue *Phyllodocidae* Art : *Hesionura portmanni* sp. n.; die stets interstitielle Gemeinschaft *Petitia amphophthalma* und *Hesionides arenaria*; endlich ein bisher nur aus Peru bekannter *Goniadidae* : *Goniadides falcigera*.

Die morphologischen und biogeographischen Ergebnisse dieser Untersuchung weisen einmal mehr auf die Notwendigkeit einer methodischen Untersuchung des littoralen Sandlücken-systems der Weltmeere.

BIBLIOGRAPHIE

- ALIKUNHI, K.H., 1951. On the reproductive organs of *Pisione remota* (Southern), together with a review of the family Pisionidae (Polychaeta). *Proceed. Indian Acad. Sci.*, sect. B, **33**, 14-31.
- DAY, J.H., 1963. The Polychaete fauna of South Africa. Part 8 : New species and records from grab samples and dredgings. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, **10** : 383-445.
- HARTMAN, O., 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. Part 1. *Allan Hancock Found. Publ. occas. pap.*, **23** : 1-353.
- HARTMAN, O., 1965. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. Supplement 1960-1965 and Index. *Allan Hancock Found. Publ. occas. pap.*, **23** : 1-197.
- HARTMAN, O., 1966. Quantitative survey of the benthos of San Pedro basin, Southern California. Part II. Final results and conclusions. *Allan Hancock Pacific Exped.*, **19** (2) : 187-456.
- HARTMANN-SCHROEDER, G., 1958. Einige Polychaeten aus dem Küstengrundwasser der Bimini-Inseln (Bahamas). *Kieler Meeresforsch.*, **XIV** (2) : 233-240.
- HARTMANN-SCHROEDER, G., 1959. Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. *Beitr. z. neotrop. Fauna*, **I** (2) : 69-183.
- HARTMANN-SCHROEDER, G., 1960. Polychaeten aus dem Roten Meer. *Kieler Meeresforsch.*, **XVI** (1) : 69-125.
- HARTMANN-SCHROEDER, G., 1962. Zweiter Beitrag zur Polychaetenfauna von Peru. *Kieler Meeresforsch.*, **XVIII** (1) : 109-147.
- HARTMANN-SCHROEDER, G., 1963. Revision der Gattung *Mystides* Théel (Phyllodocidae; Polychaeta Errantia). Mit Bemerkungen zur Systematik der Gattungen *Eteonides* Hartmann-Schröder und *Protomystides* Czerniavsky und mit Beschreibungen zweier neuer Arten aus dem Mittelmeer und einer neuen Art aus Chile. *Zool. Anz.*, **171** (5-8) : 204-243.
- HARTMANN-SCHROEDER, G., 1964. Zum Problem der Anpassung von Polychaeten an das Leben im Küstengrundwasser. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., Kosswig-Festschrift* : 67-78.
- LAUBIER, L., 1964. Deux Polychètes interstitielles des plages de Corse. *Vie Milieu*, **XV** (3) : 813-815.
- LAUBIER, L., 1967. Présence d'une Annélide Polychète de la famille des *Pisionidae* appartenant à un genre nouveau dans les eaux interstitielles littorales de Côte d'Ivoire. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sc., Paris*, sér. D, **264** : 1431-1433.
- LAUBIER, L. et J. PARIS, 1962. Annélides Polychètes. Faune marine des Pyrénées-Orientales, fasc. 4 : 1-81.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas). *Suppl. Vie Milieu*, **15** : 1-157.

- SIEWING, R., 1954. Zur Verbreitung von *Pisionidens indica* Aiyar and Alikunhi. *Kieler Meeresforsch.*, X (1) : 81-83.
- SIEWING, R., 1955. *Petitia amphophthalma* n. gen., n. sp., ein neuer Polychaet aus dem Sandlückensystem. *Vie Milieu*, VI (3) : 413-425.
- TENERELLI, V., 1965. Considerazioni sul genere *Pisione* (*Annelida Polychaeta*) e sua presenza lungo le coste di Sicilia. *Bollet. sedute Accad. Gioenia Sci. nat. Catania*, ser. IV, VIII (5) : 291-311.

Manuscrit reçu le 15 mars 1967

538

de rechercher dans certains cas des erreurs particulières pour la
subdivision de la période post-embryonnaire. Il faut à différents moments
de nos difficultés inhérentes au matériel s'ajoute le fait que les tra-
vaux (DRACH, 1939 et 1944) réalisés se réfèrent généralement les
éprouvés en sont plus à jour en ce qui concerne certains tra-
vaux du cycle : depuis 1939 à la suite d'observations faites sur
le cycle.

SUR LA MÉTHODE DE DÉTERMINATION DES STADES D'INTERMUE ET SON APPLICATION GÉNÉRALE AUX CRUSTACÉS

par Pierre DRACH

et

Catherine TCHERNIGOVITZEFF

Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer

Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Paris

INTRODUCTION

Depuis le travail de DRACH (1939) sur la mue et le cycle d'intermue des Décapodes, il est reconnu que le principe de fractionnement du cycle, proposé alors pour les Brachyours, est valable d'une manière générale pour la classe des Crustacés.

En effet, d'abord adapté aux Natantia (DRACH, 1944), le fractionnement du cycle a été appliqué aux Amphipodes (CHARNIAUX-LEGRAND, 1952), aux Isopodes (STEVENSON, 1961; JUCHAULT-STOLL, 1964), aux Cirripèdes (BOCQUET-VEDRINE, 1956, 1965) et aux Phyllopoies (CHAIGNEAU, 1962). D'autre part, un certain nombre d'auteurs l'ont utilisé pour le traitement de problèmes physiologiques divers (HIATT, 1948; RENAUD, 1949; SEWELL, 1955; TRAVIS, 1955, 1957 et 1963; CHASSARD, 1958; ECHALIER, 1959; ZUCKERKANDL, 1960; SCHEER, 1960; SKINNER, 1962, 1965 et 1966; TRUCHOT, 1964; McWHINNIE et CORKILL, 1964; SATHER, 1966b, ... pour n'en citer que quelques-uns).

La méthode de détermination des stades d'intermue n'est cependant pas toujours correctement mise en œuvre. Certes, pour des groupes ou des espèces n'ayant pas encore été étudiés de ce point de vue, le repérage des stades peut présenter des difficultés : certaines peuvent provenir d'un manque d'habitude à examiner au microscope les tissus frais des appendices, d'autres de la nécessité

de rechercher dans certains cas des critères particuliers pour la subdivision de la période postexuviale. Il faut d'ailleurs reconnaître qu'aux difficultés inhérentes au matériel s'ajoute le fait que les travaux (DRACH, 1939 et 1944) auxquels se réfèrent généralement les chercheurs, ne sont plus à jour en ce qui concerne certaines fractions du cycle : depuis 1939, à la suite d'observations faites sur d'autres groupes que les Brachyours, le fractionnement initial a été un peu modifié.

Les principales modifications ont été signalées par CHARNIAUX-COTTON (1957) dans un travail sur l'Amphipode *Orchestia gammarella* et elles ont été brièvement rappelées par PASSANO (1960). Il nous paraît cependant indispensable d'y revenir plus longuement, non seulement pour mieux faire connaître le système, tel que nous l'appliquons actuellement, et faciliter ainsi le repérage des stades chez tous les Crustacés, mais aussi pour éviter d'éventuelles méprises au sujet de travaux réalisés à différentes dates (après 1939) et basés sur une subdivision du cycle un peu différente. Il faut noter que certaines études récentes sur le cycle d'intermue de Décapodes ignorent encore totalement le stade D_0 , surajouté après les mémoires de 1939 et 1944.

NOMENCLATURE DES DIFFÉRENTES COUCHES CONSTITUANT LA CUTICULE

La description des stades nous amenant à désigner les différentes couches de la cuticule des Crustacés, il nous paraît opportun de rappeler ici quelques synonymies (tableau 1).

TABLEAU 1

Nomenclature des différentes couches de la cuticule des Décapodes

	Drach 1939		Dennell 1960 (en anglais)	Skinner 1962 (en anglais)	Lower 1964 (en anglais)		
	epicuticule		epicuticle	epicuticle	epicuticle		
Couches sécrétées avant l'exuviation	Endocuticule	couche préexuviale = couche pigmentaire	Endocuticle	pigmented layer	Procuticle	pigmented zone = exocuticle	
Couches sécrétées après l'exuviation		couche princi- pale		calcified layer		endocuticle	calcified zone = mesocuticle
		couche membra- neuse		uncalcified layer		membranous layer	membranous zone = endocuticle

La nomenclature adoptée par SKINNER est actuellement assez courante; elle a l'avantage d'être concise, mais présente l'inconvénient d'utiliser le terme d'endocuticule dans un sens très différent de celui qui avait été retenu dans le travail de DRACH (1939). LOWER (1964) applique ce terme à la seule couche membraneuse; chez les Insectes, endocuticule désigne tantôt uniquement la couche postexuviale de la procuticule, tantôt cette couche plus une partie de la couche préexuviale (respectivement : BROWNING, 1942 et WIGGLESWORTH, 1933, cités par RICHARDS, 1951, p. 191).

Dans la nomenclature de DRACH, le terme endocuticule est employé dans le même sens que celui de procuticule, proposé ultérieurement par RICHARDS (*l.c.*). Pour les Crustacés, nous nous reportons à la nomenclature de DRACH, dans laquelle les expressions « couche préexuviale » et « couches postexuviales » ont l'avantage de s'appliquer aussi bien à des cuticules calcifiées que non calcifiées.

STADES D'INTERMUE DÉFINIS EN 1939

On sait que le fractionnement du cycle est basé sur l'étude de l'évolution des téguments au cours de l'intermue et qu'il a été établi en vue de la détermination immédiate du stade auquel se trouve un animal donné, par observation *in vivo*, ou sur des pièces venant d'être prélevées.

En 1939, DRACH distingue dans l'intermue des Brachyours les étapes suivantes :

PÉRIODE A :

Immédiatement après la mue, le squelette est entièrement déformable sous l'action de légères pressions. Cette période est subdivisée en deux étapes. A₁ : la cuticule a une consistance de membrane molle, l'absorption d'eau n'est pas terminée. A₂ : la cuticule, quoique encore molle, acquiert une consistance parcheminée (1).

PÉRIODE B :

Le bouclier dorsal n'est plus déformable, mais reste encore flexible dans certaines régions; la face ventrale de l'animal est encore molle. Cette période est subdivisée d'après la flexibilité du tégument des méropodite et propodite des pinces (B₁ et B₂).

(1) C'est en A₂ que débutent simultanément la calcification de la couche préexuviale et la sécrétion des premières strates de la couche principale (DRACH, 1939, p. 292).

PÉRIODE C :

Le squelette est durci dans son ensemble. Les subdivisions C_1 et C_2 marquent la disparition progressive de la flexibilité de différentes régions qui étaient encore souples en B. En C_3 , le tégument a acquis sa rigidité définitive mais ne possède pas encore de couche membraneuse. L'apparition de la couche membraneuse (2) distingue le stade C_4 du stade précédent : la construction du nouveau tégument est alors achevée; c'est une période de stabilité des téguments (3).

PÉRIODE D :

C'est toute la période de préparation à la mue. Le premier indice noté en 1939, et retenu comme critère du stade D_1 , est la formation de nouvelles soies dans les épipodites branchiaux des maxillipèdes (examinés au microscope). Le stade D_2 , caractérisé par la sécrétion de la couche pigmentaire, est mis en évidence soit par le découpage d'un fragment de la carapace qui laisse voir la nouvelle cuticule sous-jacente, soit par cassure de l'article terminal d'une patte qui fait apparaître l'extrémité de celle-ci enveloppée de sa nouvelle gaine de cuticule. Le stade D_3 , caractérisé par l'état avancé des résorptions de l'exosquelette, est reconnaissable à la fragilité des lignes exuviales. Au stade D_4 , précédant immédiatement la mue, il y a résorption totale (ouverture) le long d'une partie de ces mêmes lignes.

MODIFICATIONS INTRODUITES DEPUIS 1939

La principale modification apportée à ce système de fractionnement du cycle est la caractérisation d'une étape supplémentaire au début de la période D : D_0 . Ce stade a été défini chez les Amphipodes par CHARNIAUX-LEGRAND (1952) et reconnu à la même époque chez les Décapodes (DRACH non publié). En effet, avant d'apercevoir les plis d'invagination autour des matrices des soies (critère du stade D_1), on peut observer la rétraction progressive de ces matrices hors de l'embase squelettique des vieilles soies et l'écartement simultané de l'épiderme situé entre les soies : ces caractères définissent

(2) Prélever un fragment de carapace, le débarrasser de l'épiderme qui y adhère en l'essuyant avec du papier filtre, puis casser le fragment en le pliant face interne en dedans : si rien ne retient les bords de la cassure, il n'y a pas de couche membraneuse; si, au contraire, les bords sont retenus par une membrane souple, on a mis en évidence la couche membraneuse.

(3) C'est cette période (le stade C_4) que certains auteurs de langue anglaise appellent « intermolt », donnant ainsi à ce terme un sens restreint (PASSANO, 1960; BLISS et BOYER, 1964; SATHER, 1966a, parmi d'autres).

le stade D_0 et constituent le premier indice morphologiquement décelable de la préparation d'une mue. Les figures 1 et 2 montrent l'extrémité d'une rame d'uropode chez deux Galathées en D_0 : au début de D_0 (fig. 1), l'épiderme, dont le profil dessine une courbe, est encore peu écarté des boucles formées par la cuticule entre les soies, alors qu'il en est beaucoup plus éloigné en D_0 avancé (fig. 2); la figure 3 montre les matrices des soies et l'épiderme rétractés, dans une écaille antennaire de Squille. Nous avons donné ailleurs des microphotographies d'appendices de *Palaemon serratus* et de *Carcinus maenas* en D_0 (TCHERNIGOVITZEFF, 1965). Nous insistons sur le fait que le décollement de l'épiderme et de la cuticule ne peut être tenu pour certain que s'il est constaté sur du matériel frais, toute fixation provoquant le plus souvent une rétraction artificielle des tissus. En 1952, CHARNIAUX-LEGRAND a appelé ce stade D_{1a} , mais son importance, du point de vue physiologique comme de celui de sa durée relative, et le souci de conserver à l'étape suivante le critère de la mise en place effective d'une partie du squelette des futures soies, ont amené à la rebaptiser D_0 , pour l'individualiser davantage (DRACH non publié, CHARNIAUX-COTTON, 1957). Le chiffre 0 situe simplement ce stade avant D_1 et évite de modifier la numérotation des stades ultérieurs déjà utilisée par divers auteurs. Dans le travail de 1939, le début de D_0 a été inclus dans le stade C_4 , et D_0 plus avancé confondu avec le début de D_1 .

Le fractionnement du cycle chez les Brachyours a été complété ensuite par la subdivision de D_1 qui peut être faite exactement comme chez les Natantia (voir plus loin).

Une modification de méthode a été adoptée pour la détermination du stade D_2 : comme chez les Natantia, on repère ce stade par l'apparition de la cuticule sur l'épiderme banal situé entre les futures soies (figure 4, Planche II), dans les mêmes pièces qui sont examinées au microscope pour la détermination de D_0 et de D_1 . On peut d'ailleurs subdiviser ainsi le stade D_2 d'après l'épaisseur de la couche préexuviale en formation.

GÉNÉRALISATION DU SYSTÈME

L'examen critique de la série d'étapes, établies à l'origine chez *Cancer pagurus*, soulignait la valeur inégale des caractères de repérage et prévoyait dès lors les limites pour la généralisation à d'autres espèces de Crabes (DRACH, 1939, p. 188).

Pour l'ensemble des Crustacés, il y a lieu de considérer séparément le cas des espèces fortement calcifiées et celui des espèces peu ou pas calcifiées.

ESPÈCES FORTEMENT CALCIFIÉES

Le fractionnement de toute la période allant de C_4 à la mue (y compris le stade D_0) a une valeur tout à fait générale. Chaque étape de cette période est définie par l'apparition d'un fait morphologique nouveau de caractère très général : couche membraneuse achevant la formation du tégument (C_4), rétraction de l'épiderme et des matrices des soies (D_0), apparition des fentes dans les matrices (D_1), début de sécrétion de la couche préexuviale (D_2), résorptions manifestes au niveau des lignes exuviales (D_3), puis ouverture de celles-ci (D_4).

Au contraire, les caractères retenus pour la détermination des stades B_1 , B_2 , C_1 et C_2 sont moins nets (puisqu'ils relèvent de l'appréciation du durcissement progressif des téguments) et, se rapportant à un type morphologique particulier, ils ne sont pas automatiquement transposables à d'autres espèces sans une étude préalable de chaque cas (4). De plus, la flexibilité relative des différentes régions de l'exosquelette est difficilement appréciable chez des animaux de petite taille (Crabes de largeur céphalothoracique inférieure à 15 mm par exemple). Toutefois, si le début de la consolidation du squelette d'une part et l'acquisition de sa rigidité maximale d'autre part sont bien repérés (ces caractères très généraux définissant respectivement les stades A_2 et C_3), les étapes intermédiaires peuvent, sans inconvénient, être établies d'après des critères un peu différents d'une espèce à l'autre.

ESPÈCES PEU CALCIFIÉES

Passant à l'étude d'animaux beaucoup moins calcifiés, et souvent en même temps beaucoup plus petits, il apparaît immédiatement que certains stades ne peuvent pas être repérés de la même façon que chez les espèces fortement calcifiées :

1) Le tégument restant flexible tout au long de l'intermue, il est pratiquement impossible de se baser sur l'appréciation du durcissement de ses différentes régions pour fractionner la période postexuviale. Pour suivre les progrès de la sécrétion postexuviale, il faut observer l'épaississement du tégument en coupe optique dans des articles assez transparents ou au niveau des soies; cependant, on ne peut espérer subdiviser cette période en autant d'étapes que chez les espèces fortement calcifiées.

2) La couche principale n'étant pas calcifiée (ou ne l'étant que très peu), la couche membraneuse ne s'en distingue pas suffisamment pour être reconnue lors d'un examen macroscopique (même à

(4) Pour cette étude, on pourra s'inspirer du tableau qui a été fait pour *Maia squinado* (DRACH, 1939, p. 192, tableau 19).

la loupe binoculaire), ni en coupe optique dans des appendices frais (même très transparents). La distinction de C_3 et C_4 sera donc très difficile, sinon impossible.

3) L'absence d'une calcification importante fera également qu'à la fin de la période postexuviale, on ne pourra pas apprécier l'état de résorption des téguments : les stades D_3 et D_4 ne pourront pas être distingués dans la plupart des cas.

Par contre, les stades D_0 , D_1 et D_2 peuvent être déterminés et subdivisés exactement de la même manière que chez les espèces calcifiées, en examinant des articles de faible épaisseur et pourvus d'une rangée linéaire de soies.

Etendant sa méthode aux *Natantia*, avec *Palaemon serratus*, DRACH observe la sécrétion postexuviale au niveau des soies où elle se manifeste par la formation d'une cloison obturant l'étui squelettique de la soie, dans sa partie basale. Chez *P. serratus*, cette cloison prend l'aspect d'un cône plus ou moins effilé, se raccordant tangentiellement à l'étui externe.

Immédiatement après la mue, l'étui de la soie est rempli jusqu'à son extrémité par la partie distale de la matrice, d'aspect souvent bulleux. La pointe de la matrice se rétracte ensuite vers la partie basale de la soie où le « cône » est sécrété à son contact (5).

Invoquant la difficulté d'homologuer les étapes de la formation des cônes et les subdivisions de la période postexuviale établies chez les Brachyours, DRACH (1944) adopta provisoirement des désignations particulières pour les *Natantia* (C_α et C_β), mais il choisit ensuite (cf. CHARNIAUX-COTTON, 1957 et PASSANO, 1960) de désigner par B (B_1 et B_2) la phase de formation des cônes et par C le stade auquel leur sécrétion est achevée, ou sur le point de l'être.

Le fractionnement de la période postexuviale chez *P. serratus* est donc établi ainsi :

- A_1 = immédiatement après la mue, soies pleines d'éléments cellulaires : la pointe de la matrice remplissant l'étui des nouvelles soies jusqu'au voisinage de son extrémité.
 - A_2 = début de rétraction du contenu des soies.
 - B_1 = contenu des soies rétracté à peu près au niveau où se formeront les cônes
 - B_2 = sécrétion des cônes en cours
 - C = cônes bien formés
- } C_α , 1944
} C_β , 1944.

(5) Des obturations similaires interviennent chez la plupart des crevettes Carididés, mais avec des modalités morphologiques très variées d'une famille à l'autre; nous les avons observées également chez quelques Anomoures Galatheidés et Porcellanidés; elles n'existent pas chez les Pénéidés. Chez le Notostracé *Lepidurus apus*, CHAIGNEAU (1962) décrit une obturation des soies morphologiquement très différente des « cônes » des Carididés, mais semblant homologue.

Chez les espèces n'ayant pas de cônes dans les soies, il faudra observer d'autres régions du tégument : on désignera par B, la période d'épaississement et par C l'aspect achevé des téguments. Pour la limite entre les stades B et C, le tableau n° 2 souligne ce qui reste actuellement un point faible du système : l'impossibilité de repérer avec exactitude, chez les espèces peu calcifiées, l'achèvement de la sécrétion postexuviale de la cuticule, c'est-à-dire de délimiter le début du stade C₄. L'examen de Galathéidés et de Porcellanidés, ayant à la fois des cônes dans les soies des uropodes et une carapace calcifiée à couche membraneuse individualisée, montre que celle-ci apparaît après l'achèvement des cônes : ainsi, le stade C des Carididés comprendrait au moins les stades C₃ et C₄ des espèces calcifiées.

TABLEAU 2
Principaux critères de détermination des stades d'intermue

Crustacés fortement calcifiés (type : <i>Cancer pagurus</i>)		Crustacés peu calcifiés (type : <i>Palaemon serratus</i>)	
A ₁ ⁽¹⁾	Immédiatement après la mue, téguments tout à fait mous		A ₁
A ₂ B ₁ B ₂ C ₁ C ₂ C ₃	Période de sécrétion postexuviale : consolidation et épaississement des téguments (appréciation du durcissement des téguments)		A ₂ B ₁ B ₂
Couche membraneuse observable			
C ₄	Période de stabilité des téguments : ils ont leur épaisseur maximale et il n'y a pas de rétraction de l'épiderme dans les pièces bordées de soies		C
D ₀	Rétraction de l'épiderme et des matrices des soies (visible dans les pièces minces bordées d'une rangée linéaire de soies).		D ₀
D ₁	Formation des invaginations autour des matrices des soies : mise en place du squelette des futures soies (D ₁ , D ₁ ..., D ₁ ...)		D ₁
D ₂	Sécrétion de la couche préexuviale visible à la surface de l'épiderme banal entre les soies		D ₂
D ₃	Résorptions apparentes à l'examen macroscopique	(stades généralement non repérables chez les espèces peu calcifiées)	
D ₄	Ouverture des lignes exuviales		

(1) Les expressions *newly molted*, *soft* et *paper shell* correspondraient respectivement aux stades A₁, A₂ et B des espèces fortement calcifiées (DRACH, 1939, p. 187).

C'est à l'occasion de l'étude des stades d'intermue chez *P. serratus*, que DRACH a établi la subdivision de l'étape D_1 selon la profondeur des plis d'invagination autour des matrices des soies : $D_{1'}$ pour la naissance et l'allongement des invaginations, $D_{1''}$ pour le moment où elles semblent atteindre leur profondeur maximale (6). Une troisième subdivision, $D_{1'''}$, désigne les cas où les ornements de la partie distale des nouvelles soies deviennent très apparentes, nettement cuticulaires (7), alors qu'il n'y a pas encore de couche préexuviale sur l'épiderme banal situé entre les soies.

Le tableau 2 rappelle les principaux critères de détermination des stades d'intermue : il s'agit exclusivement de caractères relatifs aux téguments et immédiatement repérables sur le vivant sans qu'il soit nécessaire de mettre en œuvre d'autre technique que l'observation microscopique de pièces fraîchement prélevées et montées en milieu isotonique. Ce tableau est intentionnellement dépouillé de tout commentaire sur les événements physiologiques survenant aux différents stades car l'objet de cet article est de mieux faire connaître une méthode de travail pouvant être utile pour l'étude de la physiologie des Crustacés et non d'esquisser un tableau général du cycle d'intermue chez ces animaux.

Pour une sériation rigoureuse des stades chez une espèce donnée, on aura avantage à observer toujours les mêmes pièces et la même région de ces pièces (par exemple : l'extrémité des rames de pléopodes) en raison de l'existence de gradients dans l'évolution des téguments, aussi bien au cours de la période préexuviale que postexuviale; ces gradients interviennent en particulier pour la morphogenèse des soies créant des décalages dans les rangées bordant les appendices. (Nous nous proposons de revenir sur cette question ultérieurement.)

L'échelle proposée constitue une référence de base : selon les possibilités offertes par le matériel étudié, selon les nécessités de l'étude envisagée, on peut grouper certains stades et subdiviser davantage d'autres stades. Quoiqu'il en soit, il est souhaitable que les auteurs indiquent très précisément les observations d'après lesquelles ils déterminent les stades d'intermue.

(6) Chez *P. serratus*, la pointe de la soie en formation reste en contact avec l'extrémité du cône de la vieille soie et la profondeur maximale des invaginations est un peu inférieure à la moitié de la longueur de la vieille soie correspondante. Chez les Crabes (dans les épipodites branchiaux des maxillipèdes), la pointe de la future soie se trouve, à ce stade, au niveau de l'épiderme rétracté, tout à fait en dehors de l'étui de la vieille soie : la profondeur maximale des invaginations est alors égale à la moitié de la longueur de la vieille soie. Mais dans les cas où la matrice reste engagée assez loin dans la vieille soie, les invaginations sont moins profondes.

(7) En microscopie ordinaire; en contraste de phase, les barbules des futures soies sont bien visibles très précocement, dès $D_{1'}$.

RÉSUMÉ

La détermination des stades d'intermue des Crustacés suivant la méthode de DRACH (1939, 1944) est largement utilisée dans des domaines de recherche variés (développement, croissance, physiologie, biochimie). Une mise au point nécessaire, en raison de certaines divergences d'application, est apportée ici, tenant compte de l'introduction du stade D_0 et des recherches de divers auteurs sur des groupes variés.

La morphogenèse des soies dans la période précédant la mue donne des critères susceptibles d'une vaste généralisation, précisés ici. Les stades qui suivent la mue, au contraire, ne sont pas encore susceptibles d'être détectés par des critères universels; ceux-ci sont en particulier fort différents selon qu'il s'agit d'espèces à cuticule faiblement ou fortement calcifiée; ils doivent faire l'objet d'une étude spéciale dans chaque groupe ou dans chaque genre avant d'être homologués avec les stades précédemment définis chez les Brachyours et chez les Crevettes Caridides.

SUMMARY

The determination of intermolting periods of Crustaceans in accordance with DRACH's method (1939, 1944) is widely used for several research fields (evolution, growth, physiology, biochemistry). A necessary restatement, on account of certain differences in the application of this method is given here, taking into consideration the introduction of a new period D_0 and of different author's researches about several groups.

The morphogenesis of hairs (or setae) in the period before molting gives here stated criterion admitting to large generalization. The periods following molting, on the contrary, are not yet able to be detected by universal criterions; these are very different according as it concerns species with weakly or strongly calcified cuticle; they must be specially studied into each group or into each genus before being homologated with the previously defined periods in the Brachyurans and in the Caridids shrimps.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Bestimmung der Zwischenhäutungsstadien der Krustentiere nach der Methode DRACHS (1939, 1944) wird weitgehend in den verschiedensten Wissenschaftszweigen (Entwicklung, Wachstum, Physiologie, Biochemie) angewandt.

Eine infolge einiger Anwendungsverschiedenheiten notwendig gewordene richtigstellung wird hier gebracht, dabei werden das wichtige neue Stadium D₀ und die Untersuchungen rezenter Autoren bei den verschiedensten Gruppen in Betracht gezogen.

Die Morfogenese der Borsten in der Vorhäutungszeit ergibt weitgehend brauchbare Verallgemeinerungszüge. Die der Häutung folgenden Stadien können dagegen nicht durch allgemeine Charakterisierung bestimmt werden. Die Merkmale unterscheiden sich sehr stark je nach dem ob die Art eine stark oder schwach verkalkte Kutikula besitzt. Sie müssen bei jeder Gruppe und jeder Gattung einer besonderen Untersuchungen unterworfen werden bevor sie, mit den bereits bei Brachyuren und Carididen Garnelen bestimmten Stadien, homologiert werden dürfen.

BIBLIOGRAPHIE

- BLISS, D.E. and BOYER, J.R., 1964. Environmental regulation of growth in the decapod Crustacean *Gecarcinus lateralis*. *Gen. Comp. Endocrin.*, 4 (1) : 15-41.
- BOCQUET-VEDRINE, J., 1956. Corrélation entre le rythme des marées et la mue d'une population de Chthamales. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 243 : 2159-2162.
- BOCQUET-VEDRINE, J., 1965. Etude du tégument et de la mue chez le Cirripède Operculé *Elminius modestus* Darwin. *Arch. Zool. exp. gén.*, 105 (1) : 30-75, 2 pl.
- CHAIGNEAU, J., 1962. Etude préliminaire et repérage des principales étapes de l'intermue de *Lepidurus apus* (Leach) (Crustacé Phyllopode). *C.R. Congr. nat. Soc. sav., France*, 87 : 1175-1183.
- CHARNIAUX-LEGRAND, H., 1952. Le cycle d'intermue chez les Amphipodes et ses particularités chez les formes terrestres (*Talitridae*). *Arch. Zool. exp. gén., N. et R.*, 88 (4) : 178-204.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1957. Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Crustacé Amphipode. *Ann. Sc. nat., Zool.*, Ser. 11, 19 : 411-559.

- CHASSARD, C., 1958. Adaptation chromatique et cycle d'intermue chez *Leander squilla* (Crustacé Décapode). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 247 : 1039-1042.
- DENNELL, R., 1960. Integument and exoskeleton. In "The Physiology of Crustacea". T.H. Waterman éd., Academic Press, New York, 1 (14) : 449-472.
- DRACH, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 19 : 103-391, 6 pl.
- DRACH, P., 1944. Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 78 : 40-62.
- ECHALIER, G., 1959. L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez *Carcinus moenas* (L.) Crustacé Décapode. *Ann. Sc. nat., Zool.*, sér. 12, 1 : 1-59.
- HIATT, R.W., 1948. The biology of lined crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. *Pacific Sc.*, 2 (3) : 135-213.
- JUCHAUT-STOLL, C., 1964. La mue en deux temps chez *Paragnathia formica* (Hesse) (Isopode Gnathiidae). *Arch. Zool. exp. gén., N. et R.*, (1), 104 : 1-22.
- LOWER, H.F., 1964. The arthropod integument. *Stud. gen., Allem.*, 17 (5) : 275-288.
- McWHINNIE, M.A. and CORKILL, A.J., 1964. The hexosemonophosphate pathway and its variation in the intermolt cycle in crayfish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 12 : 81-93.
- PASSANO, L.M., 1960. Molting and its control. In "The Physiology of Crustacea". T.H. Waterman éd., Academic Press, New York, 1 (15) : 473-536.
- RENAUD, L., 1949. Cycle des réserves organiques chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 24 : 259-357.
- RICHARDS, A.G., 1951. The integument of Arthropods. University of Minnesota Press, Mineapolis, 411 p.
- SATHER, B.T., 1966a. Observations on the molt cycle and growth of the crab, *Podophthalmus vigil* (Fabricius) (Decapoda, Portunidae). *Crustaceana*, 11 (2) : 185-197.
- SATHER, B.T., 1966b. Interferences on the physiologic significance of chromium during the molt cycle of the crab, *Podophthalmus vigil*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 19 : 379-386.
- SCHEER, B.T., 1960. Aspects of the intermolt cycle in Natatians. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1 : 3-18.
- SEWELL, M.T., 1955. Lipoprotein cells in the blood of *Carcinus maenas* and their cycle of activity connected with the moult. *Quart. J. Microscop. Sc.*, 96 : 73-83.
- SKINNER, D.M., 1962. The structure and metabolism of a crustacean integumentary tissue during a molt cycle. *Biol. Bull.*, 123 (3) : 635-647.
- SKINNER, D.M., 1965. Amino acid incorporation into protein during the molt cycle of the land crab, *Gecarcinus lateralis*. *J. Exp. Zool.*, 160 (2) : 225-234.

- SKINNER, D.M., 1966. Macromolecular changes associated with the growth of crustacean tissues. *Am. Zoologist*, 6 : 235-242.
- STEVENSON, J.R., 1961. Polyphenol oxydase in the tegumental glands in relation to the molting cycle of the isopod Crustacean *Armadillidium vulgare*. *Biol. Bull.*, 121 : 554-560.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1965. Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 106 (3) : 377-497.
- TRAVIS, D.F., 1955. The molting cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus* Latreille. II. Pre-ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. *Biol. Bull., Woods Hole*, 108 : 88-112.
- TRAVIS, D.F., 1957. The molting cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus* Latreille. IV. Post-ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues. *Biol. Bull., Woods Hole*, 113 : 451-479.
- TRAVIS, D.F., 1963. Structural features of mineralization from tissue to macromolecular levels of organization in the decapod Crustacea. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 109 : 177-245, 57 fig.
- TRUCHOT, J.-P., 1964. Variations de l'intensité respiratoire et du quotient respiratoire de *Carcinus moenas* Pennant au cours du cycle d'intermue. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 258 : 4362-4365.
- ZUCKERKANDL, E., 1960. Hémocyanine et cuivre chez un Crustacé Décapode, dans leurs rapports avec le cycle d'intermue. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 38 (1) : 122 p.

Manuscrit reçu le 10 mars 1967.

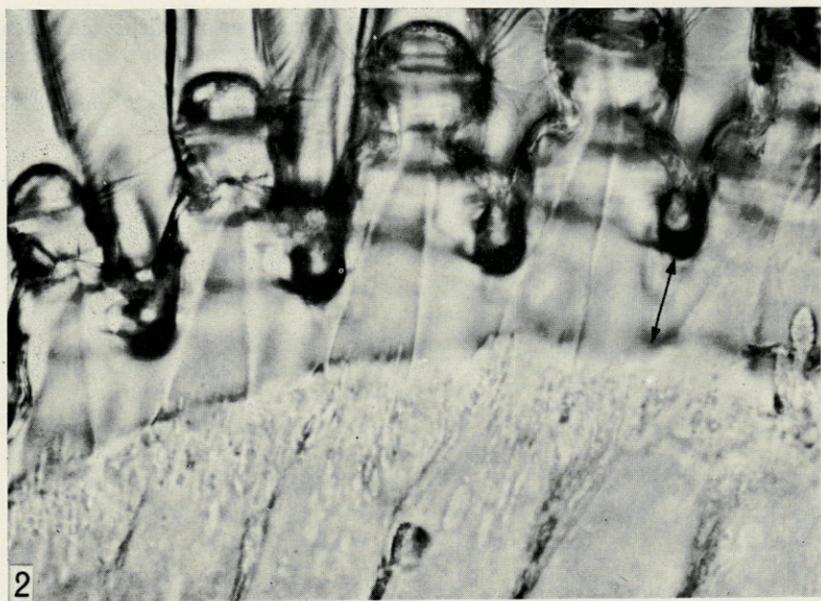
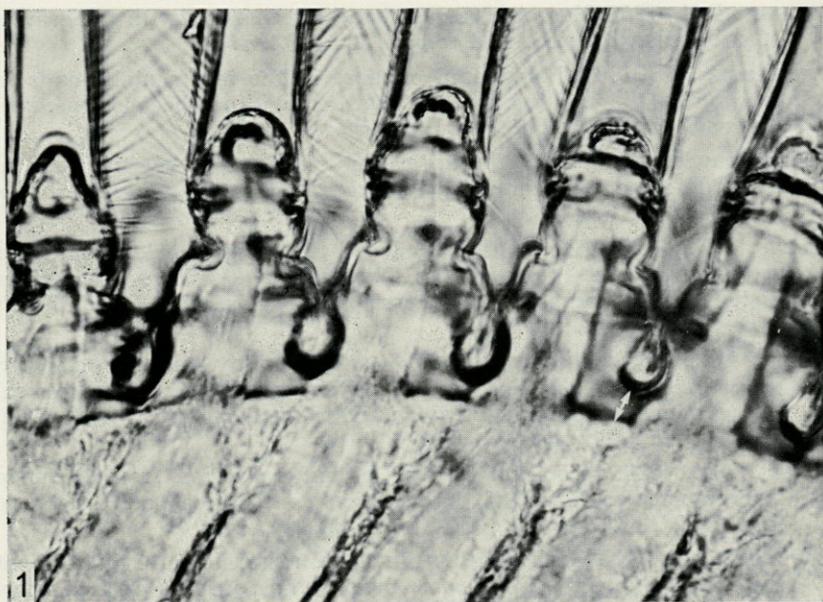


PLANCHE I

FIG. 1. — Extrémité d'une rame d'uropode chez *Galathea intermedia* en début de D_0 : l'épiderme est encore faiblement écarté de la cuticule (l'écartement est indiqué par une flèche). $\times 610$.

FIG. 2. — *G. intermedia*. Même pièce (cf. fig. 1), chez un individu en D_0 plus avancé : l'épiderme est nettement plus éloigné de la cuticule (flèche). $\times 610$.

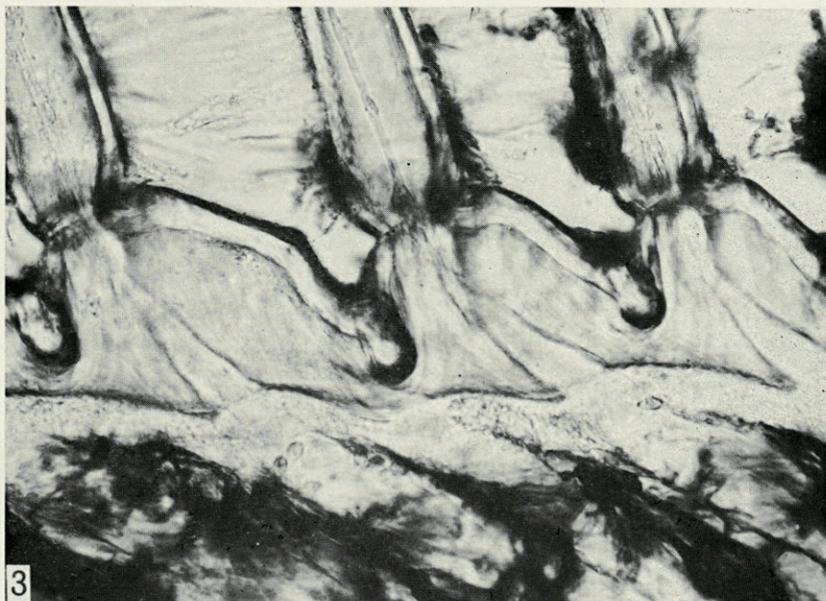


PLANCHE II

FIG. 3. — Bord latéral d'une écaille antennaire de *Squilla mantis* en D_0 avancé.
× 200.

FIG. 4. — Bord latéral d'une rame d'uropode de *Porcellana platycheles* en D_2 .
× 610.

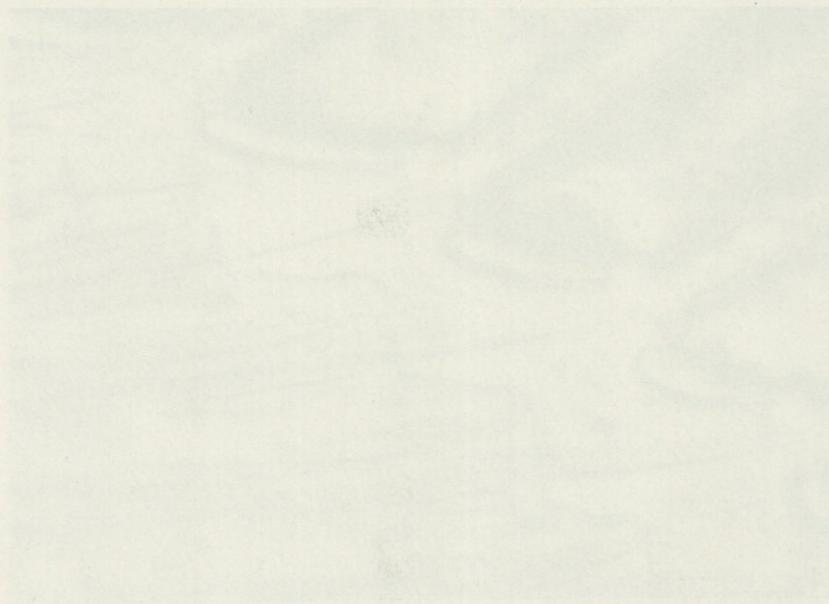


PLANCHE II

Fig. 1 — Carte géométrique de la ville de Paris en 1789.
Fig. 2 — Carte géométrique de la ville de Paris en 1800.

TABLE DES MATIÈRES

TOME XVIII - SÉRIE A

Zach M. ARNOLD. — Utilisation des antibiotiques dans la réalisation des cultures de Foraminifères sous faible volume. II. - Application à la technique des cultures de Foraminifères	36
Michel BHAUD. — Etude du développement de quelques larves d'Annélides Polychètes à Banyuls-sur-Mer	531
Cécile BILLY. — Alginolyse et association bactérienne en milieu marin	1
Sigurd v. BOLETZKY et Wolfgang DOHLE. — Observations sur un Capitellidé (<i>Capitella hermaphrodita</i> sp. n.) et d'autres Polychètes habitant la ponte de <i>Loligo vulgaris</i>	79
Annie BONICHON. — Contribution à l'étude de la neurosécrétion et de l'endocrinologie chez les Céphalopodes. I. <i>Octopus vulgaris</i>	227
P.J.H. van BREE et G. PETIT. — Sur quatre crânes de <i>Tursiops truncatus</i> (Montagu, 1821) (Cetacea, Delphinidae) de Méditerranée (région de Banyuls-sur-Mer, France)	215
Jacques BRUSLÉ. — Recherches complémentaires sur la sexualité d' <i>Asterina gibbosa</i> Pennant de Banyuls	133
Louis CODOMIER. — Systématique, morphologie, anatomie et reproduction de l'espèce <i>Neurocaulon grandifolium</i> Roldiguez (Gigartinale, Furcellariacée)	501
Robert CONNES. — Réactions de défense de l'Eponge <i>Tethya lyncurium</i> Lamarck, vis-à-vis des microorganismes et de l'Amphipode <i>Leucothoe spinicarpa</i> Abildg.	281
Wolfgang DOHLE. — Cf. Sigurd v. BOLETZKY.	
Pierre DRACH et Catherine TCHERNIGOVITZEFF. — Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés	595

Pio FIORONI. — Quelques aspects de l'embryogenèse des Proboscbranchés (Mollusca, Gastropoda)	153
A. GUILLE et J. SOYER. — Nouvelle signalisation du genre <i>Nymphonella</i> Ohshima à Banyuls-sur-Mer : <i>Nymphonella lecalbezi</i> n. sp.	345
E. LAGARDE. — Utilisation des antibiotiques dans la réalisation des cultures de Foraminifères sous faible volume. I. Etude de l'action des antibiotiques sur les microflores hétérotrophes marines	27
Lucien LAUBIER. — Sur quelques <i>Aricidea</i> (Polychètes, Paraoonidae) de Banyuls-sur-Mer	99
Lucien LAUBIER et Jacques THEODOR. — Sur la présence à Banyuls-sur-Mer du Zoanthaire <i>Gerardia savaglia</i> (Bertoloni)	223
Lucien LAUBIER. — Quelques Annélides Polychètes interstitielles d'une plage de Côte d'Ivoire	573
G.O. MACKIE and G.V. MACKIE. — Mesogloal Ultrastructure and Reversible Opacity in a transparent Siphonophore .	47
G.V. MACKIE. — Cf. G.O. MACKIE.	
A. MEDIONI et J. SOYER. — Copépodes Harpacticoïdes de Banyuls-sur-Mer. 6. Nouvelles formes associées à des Bryozoaires	317
G. PETIT. — Cf. P.J.H. van BREE.	
G. PILLERI. — Du comportement de quelques Cétacés en Méditerranée occidentale	355
Michel RANNOU. — Culture de cellules de Mollusques marins.	525
A. SOURNIA. — Le genre <i>Ceratium</i> (Péridinien planctonique) dans le canal de Mozambique. Contribution à une révision mondiale	375
J. SOYER. — Cf. A. MEDIONI.	
J. SOYER. — Cf. A. GUILLE.	
Jan H. STOCK. — Copépodes associés aux Invertébrés des côtes du Roussillon. VI. Sur deux espèces nouvelles de la famille des <i>Spongiocnizontidae</i>	189
Jan H. STOCK. — Copépodes associés aux Invertébrés des côtes du Roussillon. VII. Sur deux espèces-jumelles de Cyclopoides siphonostomes : <i>Scottocheres elongatus</i> (T. et A. Scott) et <i>S. laubieri</i> spec. nov.	203
Angus E. STUART. — The reticulo-endothelial apparatus of <i>Eledone cirrosa</i>	175
<i>Table des matières</i>	611

Catherine TCHERNIGOVITZEFF. — Cf. Pierre DRACH.	
Jacques THEODOR. — Contribution à l'étude des Gorgones (VI) : La dénudation des branches de Gorgones par des Mollusques prédateurs	73
Jacques THEODOR. — Cf. Lucien LAUBIER.	
Jacques THEODOR. — Contribution à l'étude des Gorgones (VII) : Ecologie et comportement de la planula	291
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
Catherine THIRIOT-QUIÉVREUX. — Observations sur le développement larvaire et post-larvaire de <i>Simnia spelta</i> Linné (Gastéropode <i>Cypraeidae</i>)	143
Catherine THIRIOT-QUIÉVREUX. — Description de quelques véligères planctoniques de Gastéropodes	303

12	Colloque International — Et. Louis-Durand Rapport Préliminaire — Contribution à l'étude des VI : L'habitat des Français de l'étranger par les Méthodes nouvelles
131	Colloque International — Contribution à l'étude des VII : Etude de complément de la session des Internationalistes — Organisation d'événements de la session de l'année IV Colloque International de la Commission française de l'habitat international et despace
148	Colloque International — Organisation des Internationalistes de l'habitat international dans l'habitat international
169	Colloque International — Organisation des Internationalistes de l'habitat international

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE :

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales, ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (familles, genres et espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Deux résumés, l'un en français, l'autre en anglais, doivent obligatoirement figurer à la fin du texte; ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. and L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163, 1 fig.

PRUVOT, G., 1895a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, (3) 3 : 629-658, 1 pl.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (*World list of scientific periodicals*, 4^e édition).

2) ILLUSTRATIONS :

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART :

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs, qui doivent retourner l'ensemble après correction dans les meilleurs délais.

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

**IMPRIMERIE
LOUIS-JEAN
— GAP —**

Le Directeur de la publication : P. DRACH

Dépôt légal : N° 4348 — Date de parution : Mai 1968

N° d'impression : 193 - 1968