

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXII

ANNÉE 1971

FASCICULE 2 - A

SOMMAIRE

Guy BOUCHER et Francis de BOVÉE. <i>Trochamus carinatus</i> gen. et sp. n. et <i>Adeuchromadora megamphida</i> gen. et sp. n. Chromadoridae (Nematoda) à dix soies céphaliques de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer.	231
Daniel REYSS. Résultats scientifiques de la campagne Polymède. II - Polychètes <i>Aphroditidae</i> de profondeur en Méditerranée. Remarques systématiques et biogéographiques	243
Lucien LAUBIER. A propos d'une espèce de <i>Paradoneis</i> (Polychète paraonidae) nouvelle pour la Méditerranée occidentale	259
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 5. <i>Stenhelia</i> (<i>Delavalia</i>) <i>coineauae</i> n. sp., <i>Stenhelia</i> (<i>D.</i>) <i>bocqueti</i> n. sp. et <i>Typhlamphiascus bouligandi</i> n. sp. (Diosaccidae, Sars)	263
Gustave CHERBONNIER et Alain GUILLE. Note sur l'Holothurie dendrochrote <i>Phyllophorus granulatus</i> (Grube)	281
Jean-Pierre DIAZ. Cycle évolutif d' <i>Acanthocheilus quadridentatus</i> Molin, 1858 (Nematoda)	289
John R. HALL and Robert R. HESSLER. Aspects in the population dynamics of <i>Derocheilocaris typica</i> (Mystacocarida Crustacea)	305
Bernard BUISSON. Activités électriques spontanées et réactions motrices au cours des rythmes comportementaux de la colonie de <i>Veretillum cynomorium</i> Pall. (Cnidaire Pennatulidae)	327
VU-TAN-TUE. Contribution à l'étude histologique du système interrénal et du système chromaffine de <i>Chimaera monstrosa</i>	373
<i>Analyses d'ouvrages</i>	389

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, Paris-VI

Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS — BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries :

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

Pour chaque tomatson, 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. J. SOYER, 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), M. GABE (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), O. TUZET (Montpellier, France), E. VIVIER (Lille, 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), L. LAUBIER (C.O.B., Brest, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POUCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

A. 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) 100,00 FF
Règlement par chèque bancaire ou chèque postal (C.C.P. 599, Paris) ou mandat.

Autres pays 118,00 F

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 20,00 FF

Changement d'adresse 0,50 FF

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXII

ANNÉE 1971

FASCICULE 2 - A

SOMMAIRE

Guy BOUCHER et Francis de BOVÉE. <i>Trochamus carinatus</i> gen. et sp. n. et <i>Adeuchromadora megamphida</i> gen. et sp. n. Chromadoridae (Nematoda) à dix soies céphaliques de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer.	231
Daniel REYSS. Résultats scientifiques de la campagne Polymède. II - Polychètes <i>Aphroditidae</i> de profondeur en Méditerranée. Remarques systématiques et biogéographiques	243
Lucien LAUBIER. A propos d'une espèce de <i>Paradoneis</i> (Polychète paraonidae) nouvelle pour la Méditerranée occidentale	259
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 5. <i>Stenhelia</i> (<i>Delavalia</i>) <i>coineauae</i> n. sp., <i>Stenhelia</i> (<i>D.</i>) <i>bocqueti</i> n. sp. et <i>Typhlamphiascus bouligandi</i> n. sp. (Diosaccidae, Sars)	263
Gustave CHERBONNIER et Alain GUILLE. Note sur l'Holothurie dendrochirote <i>Phyllophorus granulatus</i> (Grube)	281
Jean-Pierre DIAZ. Cycle évolutif d' <i>Acanthocheilus quadridentatus</i> Molin, 1858 (Nematoda)	289
John R. HALL and Robert R. HESSLER. Aspects in the population dynamics of <i>Derocheilocaris typica</i> (Mystacocarida Crustacea)	305
Bernard BUISSON. Activités électriques spontanées et réactions motrices au cours des rythmes comportementaux de la colonie de <i>Veretillum cynomorium</i> Pall. (Cnidaire Pennatulidae)	327
VU-TAN-TUE. Contribution à l'étude histologique du système interrénal et du système chromaffine de <i>Chimaera monstrosa</i>	373
<i>Analyses d'ouvrages</i>	389

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, Paris-VI

Publication bimestrielle

TROCHAMUS CARINATUS gen. et sp. n.
ET
ADEUCHROMADORA MEGAMPHIDA gen. et sp. n.
CHROMADORIDAE (NEMATODA)
À DIX SOIES CÉPHALIQUES
DE LA VASE TERRIGÈNE CÔTIÈRE
DE BANYULS-SUR-MER

par Guy BOUCHER * et Francis de BOVÉE **

* *Laboratoire de Zoologie des Vers, associé au C.N.R.S.,
Muséum National d'Histoire Naturelle, 75-Paris,*

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

SOMMAIRE

Description de *Trochamus carinatus* et *Adeuchromadora megamphida* nouveaux genres de Chromadoridae (Nematoda). Position systématique de ces deux genres par rapport à *Rhyps* Cobb, 1920 et *Nygmatochus* Cobb, 1933.

TROCHAMUS n. gen.

Ce genre, classé dans la sous famille des Hypodontolaiminae De Coninck 1965, est caractérisé par la présence d'une couronne de dix soies labiales externes et céphaliques, par une cavité buccale armée d'une dent dorsale et de deux petits denticules sub-ventraux, par une amphide en forme de fente peu visible, par une cuticule de

structure hétérogène à différenciation latérale, par un spicule simple et par l'absence de renforcement dans la région cloacale. Son espèce type est : *Trochamus carinatus* n. sp.

***Trochamus carinatus* n. sp. (Fig. 1 a-g)**

Matériel étudié : 5 ♂ ; 11 ♀.

Holotype : 1206 AB; Allotype : 1182 AB; Paratypes : 1172 AB, 1174 AB, 1183 AB, 1193 AB déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris).

Origine : Banyuls-sur-Mer, vase terrigène côtière (35 m).

Mesures en μ :

Mâles : longueur totale : 505; 480; 440; longueur de l'œsophage : 103; 104; 90; diamètre céphalique : 8; 8; 7,5; diamètre maximum : 30; 29; 26; diamètre cloacal : 19; 19; 17; longueur du spicule (corde) : 20 (20); 19 (17); 23 (21); longueur de la queue : 79; 84; 80.

Femelles : longueur totale : 470; 525; 450; longueur de l'œsophage : 91; 110; 93; diamètre céphalique : 8; 8; 8; diamètre maximum : 34; 35; 33; diamètre anal : 18; 18; 18; distance de la vulve à l'extrémité antérieure : 220; 250; 215; longueur de la queue : 87; 89; 81.

Coefficients de De Man

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>v</i>
♂	16,8	4,9	6,3	—
♂	16,5	4,6	5,7	—
♂	16,8	4,6	5,5	—
♀	13,8	5,1	5,4	46 %
♀	15	4,7	5,8	47 %
♀	13,6	4,8	5,5	47 %

Description :

Cette espèce, assez trapue, présente des extrémités fusiformes.

La région antérieure porte une couronne de dix soies labiales externes et céphaliques dont les plus longues mesurent un peu moins de la moitié du diamètre correspondant. Les parois de la capsule buccale sont renforcées par douze baguettes cuticulaires et le fond de celle-ci est armé d'une dent dorsale fixe et de deux denticules subventraux très fins (Fig. 1 a et 1 b). L'amphide, en forme de fente

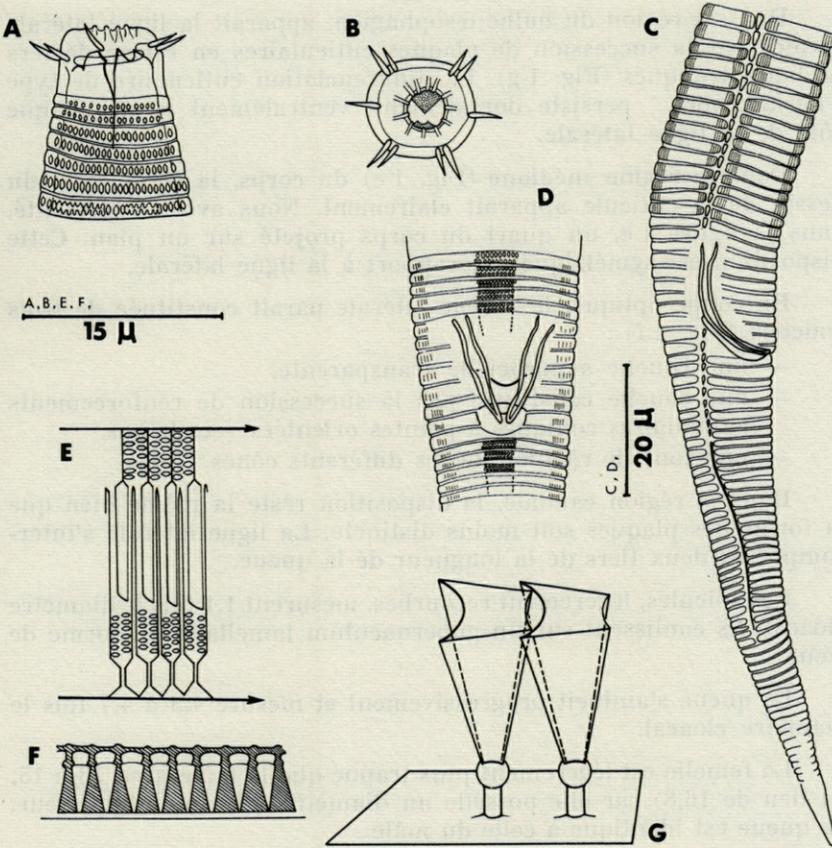


FIG. 1. — *Trochamus carinatus* gen. et sp. n. : a : extrémité antérieure en vue latérale gauche; b : vue apicale; c : spicule et queue du mâle en vue latérale; d : appareil copulateur en vue ventrale; e : détail projeté sur un plan; f : coupe optique sagittale de la ligne latérale; g : bloc diagramme des plaques de la ligne latérale.

transversale peu visible, mesure environ les deux tiers du diamètre céphalique.

L'oesophage se termine par un bulbe allongé doté de deux interruptions plasmatiques.

La cuticule présente une ornementation hétérogène.

Dans la région cervicale (Fig. 1 a), le dessin est de type "basket work" en cote de maille; chaque anneau porte une rangée transversale de formations hexagonales. Celles-ci se soudent progressivement en s'estompant.

Dans la région du bulbe œsophagien, apparaît la ligne latérale formée par la succession de plaques cuticulaires en forme de fers de lance tronqués (Fig. 1 g). La différenciation cuticulaire de type "basket work" persiste dorsalement, ventralement et de chaque côté de la ligne latérale.

Dans la région médiane (Fig. 1 e) du corps, la complexité du dessin de la cuticule apparaît clairement. Nous avons représenté, dans la figure 1 e, un quart du corps projeté sur un plan. Cette disposition est symétrique par rapport à la ligne latérale.

En coupe optique, la carène latérale paraît constituée de trois couches (Fig. 1 f) :

- une couche superficielle transparente,
- une couche constituée par la succession de renforcements cuticulaires coniques à pointes orientées vers le bas,
- une zone de réunion de ces différents cônes.

Dans la région caudale, la disposition reste la même bien que la forme des plaques soit moins distincte. La ligne latérale s'interrompt aux deux tiers de la longueur de la queue.

Les spicules, légèrement recourbés, mesurent 1,1 fois le diamètre cloacal. Ils coulissent sur un gubernaculum lamellaire en forme de cœur.

La queue s'amincit progressivement et mesure 4,3 à 4,7 fois le diamètre cloacal.

La femelle est légèrement plus trapue que le mâle ($a = 13$ à 15 , au lieu de $16,8$) car elle possède un diamètre maximum supérieur. Sa queue est identique à celle du mâle.

L'espèce est caractérisée par sa taille, par la structure de la ligne latérale, par la forme du bulbe œsophagien, par la forme du spicule, et par la longueur de la queue.

ADEUCHROMADORA n. gen.

Ce genre, classé dans la sous-famille des Hypodontolaiminae, est caractérisé par la présence d'une couronne de dix soies labiales externes et céphaliques, par une cavité buccale armée d'une dent dorsale pointue et de deux denticules subventraux, par une large amphide elliptique à parois épaisses non jointives, par une cuticule de structure hétérogène dotée d'une ligne latérale carénée et par l'absence de renforcement dans la région cloacale. Son espèce type est *Adeuchromadora megamphida* n. sp.

Adeuchromadora megamphida n. sp. (Fig. 2 : a-d)

Matériel étudié : ♂ : 1; ♀ : 2; juvénile : 1.

Holotype 1196 AB; Allotype 1195 AB; Paratype 1340 AB; déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle.

Origine : Banyuls-sur-Mer, vase terrigène côtière (35 m).

Mesures en μ :

Mâle : longueur totale : 682; longueur de l'œsophage : 120; diamètre céphalique au niveau de l'amphide : 14; longueur de l'amphide : 10; longueur des soies céphaliques : 5; diamètre maximum : 38; diamètre cloacal : 23; longueur de la queue : 110; longueur du spicule (corde) : 20 (18); longueur du gubernaculum : 15.

Femelle : longueur totale : 705; longueur de l'œsophage : 140; diamètre céphalique au niveau de l'amphide : 18; longueur de l'amphide : 13; longueur des soies céphaliques : 4; diamètre maximum : 30; diamètre anal : 20; distance de la vulve à l'extrémité antérieure : 330; longueur de la queue : 100.

Coefficient de De Man :

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>v</i>
♂	19,2	5,6	6,2	—
♀	23,5	6,0	7,0	46,8

Description :

La région antérieure porte une couronne de dix soies labiales externes et céphaliques dont les plus longues mesurent 40 % du diamètre céphalique correspondant. Les parois de la capsule buccale sont renforcées par douze baguettes cuticulaires déterminant un contour labial festonné. Elle est armée d'une dent dorsale acérée et de deux fins denticules sub-ventraux (Fig. 2 a et 2 b).

L'amphide elliptique, à parois épaissies non jointives, occupe 75 à 80 % du diamètre corporel correspondant.

L'œsophage est doté d'un bulbe allongé à deux interruptions plasmatiques.

La cuticule présente une ornementation hétérogène sur toute la longueur du corps.

— Dans la région cervicale, le dessin est constitué d'une ornementation de type "basket work", en cote de maille, constituée de petits hexagones allongés disposés en rangées transversales. Plus

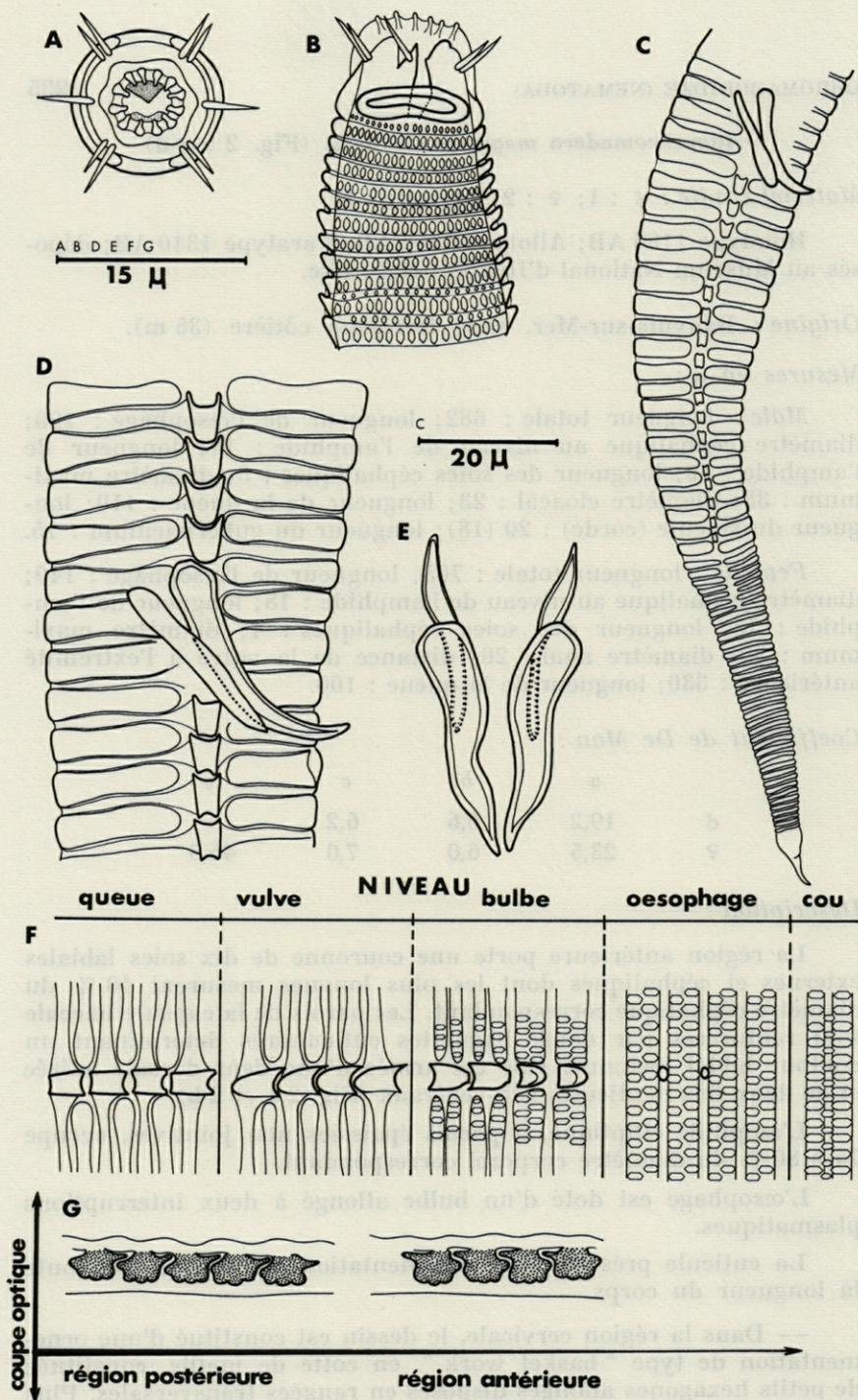


FIG. 2. — *Adeuchromadora megamphida* gen. et sp.n. : a : vue apicale ; b : vue latérale de la région antérieure ; c : vue latérale de la région caudale du mâle ; d : vue latérale de l'appareil copulateur ; e : schéma de la ligne latérale à différents niveaux du corps ; f : coupe optique longitudinale des plaques de la ligne latérale ; g : vue ventrale de l'appareil copulateur.

bas, ces hexagones se dédoublent progressivement et se disposent en quinconces.

— Dans la région médiane de l'œsophage les champs latéraux se différencient. Des petites plaques s'intercalent entre les rangées de polygones en quinconces. Celles-ci s'organisent, dans la région du bulbe œsophagien, en une rangée longitudinale de plaques de forme lancéolée dont l'apex change d'orientation vers le milieu du corps. En coupe optique longitudinale, ces plaques présentent trois lobes externes et une expansion arrière ou avant suivant qu'elles se trouvent dans la région antérieure ou postérieure du corps.

La partie limitrophe de la ligne latérale conserve dans la région bulbaire des structures en "basket work" qui disparaissent dans la région intestinale. A ce niveau la jonction des anneaux cuticulaires change d'aspect : les anneaux intercalaires aux plaques s'interrompent, alors que les plages interannulaires se fondent avec les plaques latérales.

— Dans la région caudale, les plaques sont plus anguleuses et présentent des extrémités concaves. La ligne latérale s'interrompt aux $3/5$ de la longueur de la queue.

Selon les individus observés cette ornementation est plus ou moins marquée et, la forme des plaques de la ligne latérale pose des problèmes d'interprétation. Cependant le schéma de base reste toujours aisément reconnaissable.

Les spicules, courts et trapus, présentent un capitulum globuleux. Leur corde mesure 0,8 fois le diamètre cloacal. En vue ventrale ils montrent une forme aplatie. Le gubernaculum est constitué de deux lames étroites mesurant 80 % de la longueur du spicule.

La queue s'amincit progressivement et mesure 4,7 fois le diamètre cloacal.

La femelle est un peu plus grande que le mâle et ne présente pas de dimorphisme sexuel.

L'espèce est caractérisée par sa taille ($a = 19$ à 23), la structure de la ligne latérale, la forme du spicule et la longueur de la queue.

DISCUSSION GÉNÉRALE

La vue apicale nous a permis de mettre en évidence, chez les deux genres précédemment décrits, une couronne de dix soies labiales externes et céphaliques. Cette disposition nous autorise à les rapprocher de deux genres de Chromadoridae : *Rhips* Cobb, 1920 et *Nygmatochus* Cobb, 1933.

Rhyps Cobb, 1920 se caractérise par des formations triangulaires dans la région céphalique et par ses spicules doubles.

Nygmatonchus Cobb, 1933, retrouvé par MURPHY (1965), se distingue par l'insertion des soies céphaliques et labiales externes sur six mamelons, par une ornementation cuticulaire différente, par des épaisissements cuticulaires pré et post-anaux sur la face ventrale et par les pièces latérales (telamon) de l'appareil copulateur.

Selon MURPHY, *Nygmatonchus fossiferus* Wieser, 1954 présente une position générique douteuse du fait de l'absence de renforcements pré et post-cloacaux. La description de WIESER (1954) rend cette espèce proche de *Trochamus carinatus* gen. et sp. n. trouvée en Méditerranée.

Nous proposons donc de la transférer au sein de *Trochamus* n. gen. caractérisé, par ses dix soies céphaliques et labiales, par une cavité buccale armée d'une dent dorsale et de deux petits denticules subventraux, par une amphide en forme de fente à contours indistincts, par une cuticule de structure hétérogène, par son spicule simple et par l'absence de renforcements dans la région cloacale.

Le genre nouveau *Adeuchromadora* est caractérisé par ses dix soies labiales externes et céphaliques, par sa cavité buccale armée d'une dent dorsale pointue et de deux denticules subventraux, par son amphide elliptique à parois épaisses non jointives, par sa cuticule de structure hétérogène dotée d'une ligne latérale carénée et par l'absence de renforcements dans la région cloacale.

Il présente des caractères proches de *Actinonema* Cobb, 1920 mais diffère par la disposition des soies labiales externes et céphaliques (10 au lieu de 6 + 4), par la présence d'un bulbe œsophagien et par l'existence de deux denticules subventraux dans la cavité buccale.

Ces quatre genres de Chromadoridae possédant une couronne de 10 soies labiales externes et céphaliques sont classés au sein de la sous-famille des Hypodontolaiminae De Coninck 1965. Ce taxon est représenté, d'autre part, par une majorité de genres à 4 soies céphaliques. La généralisation de la vue apicale chez les Chromadoridae permettra de savoir si la disposition en une couronne de dix soies reste une exception ou si, au contraire, elle existe chez d'autres genres. Nous pensons tout particulièrement au genre *Actinonema* Cobb, 1920 et au genre *Pareuchromadora* Stekhoven et Adam, 1931 mis en synonymie avec le précédent par WIESER (1954). Ce dernier n'a été étudié qu'en vue latérale sur des individus juvéniles ou mal fixés. Son amphide en spirale, à bords élargis, semble proche de celle de *Rhyps* et de *Adeuchromadora*.

Les autres genres d'Hypodontolaiminae à 4 soies céphaliques diffèrent largement des genres précédemment cités. Ils se distinguent

de *Rhips* et *Adeuchromadora* par la forme de l'amphide peu visible. Ils se séparent de *Nygmatonchus* et *Trochamus* par l'absence de différenciation latérale de la cuticule comme chez *Graphonema* ou par une différenciation cuticulaire différente et une dent dorsale peu marquée comme chez *Neochromadora*.

CLÉ DES CHROMADORIDAE A DIX SOIES CÉPHALIQUES

1) *Spicule double*. Six plaques triangulaires dans la région céphalique. Champs latéraux formés de différenciations en forme de V : *Rhips* Cobb, 1920.

A) Queue courte :

Rhips ornata Cobb, 1920

B) Queue longue :

Rhips longicauda Timm, 1961.

2) *Spicule simple*.

A) Amphide en fente transversale à contours indistincts :

a) Épaississements post et pré-anaux. Appareil copulateur doté d'un telamon. Soies céphaliques insérées sur un mamelon :

Nygmatonchus Cobb, 1933

aa) Longueur = 0,7 mm. Bulbe œsophagien piriforme. Épaississements post et pré-anaux non saillants :

Nygmatonchus scriptus Cobb, 1933

ab) Longueur = 1,8 mm. Bulbe œsophagien allongé. Épaississements post et pré-anaux saillants :

Nygmatonchus alii Murphy, 1965

b) Pas d'épaississements post et pré-anaux. Appareil copulateur sans telamon. Pas de mamelon à la base des soies céphaliques :

Trochamus n. gen.

ba) a = 60-76. Queue = 7,8 fois le diamètre cloacal :

Trochamus fossiferus (Wieser, 1954)

bb) a = 13-16. Queue = 4,3 à 4,7 fois le diamètre cloacal :

Trochamus carinatus n. sp.

B) Amphide à bords épaissis non jointifs : *Adeuchromadora* n. gen.

Adeuchromadora megamphida n. sp.

RÉSUMÉ

Trochamus carinatus et *Adeuchromadora megamphida*, nouveaux genres de Chromadoridae à dix soies céphaliques, ont été trouvés dans la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer, par 35 m de fond, au large de la plage du Troc. Le prélèvement a été effectué par carottage, en plongée. Le matériel a été récolté, après tamisage sur une soie de 40 μ .

A la suite des descriptions les auteurs discutent la position systématique de ces deux genres par rapport à *Rhyps* Cobb, 1920 et *Nygmatochus* Cobb, 1933. Une clé de diagnose de ces quatre genres et des espèces qui les constituent est donnée.

SUMMARY

Trochamus carinatus and *Adeuchromadora megamphida*, new Chromadoridae genera having ten cephalic bristles were discovered in sublittoral mud in the vicinity of Banyuls-sur-Mer (Western Mediterranean), off the Troc beach at a depth of 35 m. The nematode samples were obtained by Scuba-diving by pushing cores into the sediment. The material was washed in a 40 μ sieve.

The authors describe the new genera and discuss their systematic position in relation to *Rhyps*, Cobb 1920 and *Nygmatochus*, Cobb 1933. A key to these four genera and their species is given.

ZUSAMMENFASSUNG

Trochamus carinatus und *Adeuchromadora megamphida*, neue Chromadoridengattungen mit 10 Kopfborsten, wurden in 35 m Tiefe im sublittoralen Schlamm vor dem « Troc »-Strand bei Banyuls-sur-Mer gefunden. Der Fang wurde beim Tauchen mittels Stechrohr (« carottage ») ausgeführt und das Material in einem 40 μ — Sieb ausgewaschen.

Im Anschluss an ihre Beschreibung wird die systematische Stellung der beiden Gattungen im Hinblick auf *Rhyps*, Cobb 1920 sowie *Nygmatochus*, Cobb 1933 diskutiert. Ferner wird für diese vier Gattungen und ihre Arten ein Schlüssel gegeben.

BIBLIOGRAPHIE

- COBB, N.A., 1920. One hundred new nemas. *Contributions to a science of Nematology*, 9 : 217-243.
- COBB, N.A., 1933. New nemic genera and species with taxonomic notes. *J. Parasit.*, 20 : 81-94.
- DE CONINCK, L., 1965. Némathelminthes. *Traité de Zoologie*, Grassé, IV, Masson édit., 1-601.
- MURPHY, D.G., 1965. The marine nematode genus *Nygmatochus* Cobb, 1933 rediscovered with the description of *N. alii*, new species. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 9 : 204-209.
- SCHUURMANS-STEKHOVEN, J.H. and W. ADAM, 1933. The free-living marine nemas of the Belgian coast. *Mem. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 2 (49) : 1-56.
- TIMM, R.W., 1961. The marine nematodes of the Bay of Bengal. *Proc. Acad. Sci. Pakistan*, 1 : 1-88.
- WIESER, W., 1954. Free-living marine nematodes. II. *Chromadoridae*. *Rep. Lund Univ. Chile Exp. 17. Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd 2*, 50 : 1-48.
- WIESER, W. and B. HOPPER, 1967. Marine nematodes of the east coast of North America. I. Florida. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 135 (5) : 239-344.

Reçu le 4 mai 1971.

RÉSULTATS SCIENTIFIQUES DE LA CAMPAGNE POLYMÈDE

II — POLYCHÈTES *APHRODITIDAE* DE PROFONDEUR EN MÉDITERRANÉE

Remarques systématiques et biogéographiques⁽¹⁾

par Daniel REYSS

Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29 N - Brest

SOMMAIRE

Description de deux espèces de Polychètes *Aphroditidae*, *Macellicephalo laubieri* n. sp. et *M. annae* n. sp. récoltées dans la plaine abyssale du bassin occidental de la Méditerranée. Ces descriptions conduisent à revoir la systématique du genre *Macellicephalo* et à étudier la répartition géographique et verticale des espèces déjà connues.

INTRODUCTION

Lors de la campagne Polymède du N.O. « Jean Charcot », organisée par le Centre Océanologique de Bretagne en Méditerranée occidentale, il fut effectué une série de 12 dragages entre 2 000 et 3 000 m à l'aide d'une drague traîneau inspirée de l' "epibenthic

(1) Résultats scientifiques de la campagne du N.O. Jean Charcot en Méditerranée occidentale, mai-juin-juillet 1970, publication n° 3. Contribution n° 32 du Groupe Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

sled" de HESSLER et SANDERS (1967) (P. CHARDY, L. LAUBIER, D. REYSS, et M. SIBUET, 1971).

Dans la collection de Polychètes récoltées, les Aphroditiens n'étaient représentés que par un certain nombre d'individus du genre *Macellicephala* (Mc Intosh, 1885). La présence de ce genre avait déjà été signalée en Méditerranée (REYSS, 1968), avec deux espèces récoltées sur les pentes bathyales de deux vallées sous-marines de la région de Banyuls-sur-Mer, *Macellicephala mirabilis* (Mc Intosh, 1885) et *M. arctica* Knox, 1959. L'étude des spécimens recueillis lors de Polymède a conduit à décrire deux nouvelles espèces.

MACELlicEPHALA LAUBIERI, n. sp. (2)

Matériel étudié :

27 exemplaires provenant de 4 dragages :

DS 04 (2 632 m - 37°16'5 N et 06°18'4 E) : 2 exemplaires

DS 09 (2 447 m - 38°27' N et 04°08' E) : 12 exemplaires

DS 10 (2 665 m - 40°59'3 N et 05°03' E) : 12 exemplaires
(dont l'holotype)

DS 13 (2 699 m - 39°46'5 N et 04°59'4 E) : 1 exemplaire,

l'holotype est déposé dans la collection de l'Institut zoologique de Léningrad sous le n° 36 643 (*Annelida*).

Description :

le corps est court et massif; il mesure 6 mm de long et 4 mm de large, soies comprises. Il possède 19 segments et 9 paires d'élytres (Fig. 2 A).

Le prostomium est formé de deux lobes globuleux, sans yeux ni cornes frontales, nettement séparés par une profonde échancrure.

Entre ces lobes et en arrière de l'échancrure médiane se trouve un gros cirrophore redressé, cylindrique qui doit porter l'antenne médiane (absente sur tous nos exemplaires). Il n'existe pas d'antennes latérales paires, et on ne distingue aucune trace d'insertion de telles antennes.

Le prostomium porte deux longs palpes, lisses et terminés en pointe effilée. Ces palpes peuvent atteindre le tiers de la longueur du corps. La trompe est forte, et, dévaginée, atteint la moitié de la longueur du corps. Elle possède 18 papilles molles, 9 dorsales et

(2) Cette espèce est très amicalement dédiée à M. L. LAUBIER, responsable du Groupe scientifique du C.O.B.

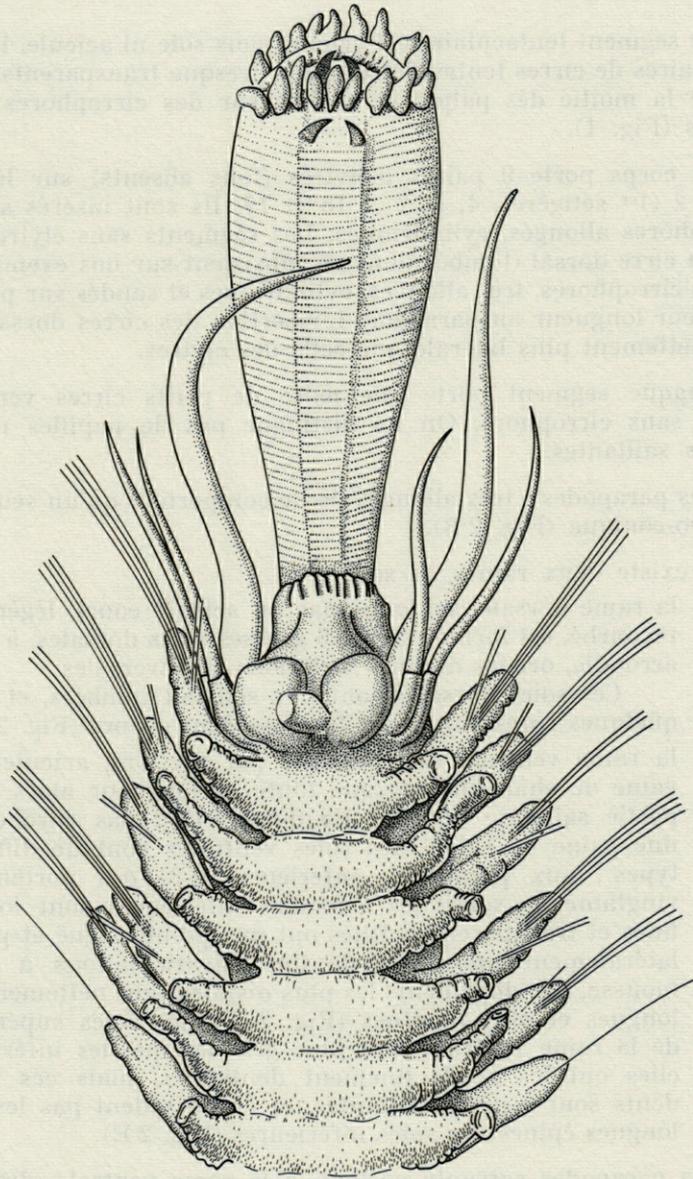


FIG. 1. — *Macellicephalo laubieri*, n. sp., détail de la partie antérieure.

9 ventrales, et est armée de 4 grosses dents, 2 dorsales et 2 ventrales.

Le segment tentaculaire est achète, sans soie ni acicule, il porte deux paires de cirres tentaculaires, fins, presque transparents, longs comme la moitié des palpes et insérés sur des cirrophores cylindriques (Fig. 1).

Le corps porte 9 paires d'élytres (tous absents) sur les segments 2 (1^{er} sétigère), 4, 5, 7 ... 15 et 17. Ils sont insérés sur des élytrophores allongés, cylindriques. Les segments sans élytres portent un cirre dorsal (tombé) dont ne subsistent sur nos exemplaires que les cirrophores, très allongés, cylindriques et soudés sur presque toute leur longueur au parapode. L'insertion des cirres dorsaux est donc nettement plus latérale que celle des élytres.

Chaque segment porte une paire de petits cirres ventraux, effilés, sans cirrophore. On ne distingue pas de papilles nephriennes saillantes.

Les parapodes : très allongés ils ne comportent qu'un seul lobe, cylindro-conique (Fig. 2 B).

Il existe deux rames de soies :

- la rame dorsale, soutenue par un acicule court, légèrement recourbé, est formée de 3 à 5 grosses soies dorsales, à pointe arrondie, ornées de fines striations transversales.

Ces soies dorsales sont très souvent tombées, et seules quelques rares parapodes les possèdent encore (Fig. 2 C);

- la rame ventrale est soutenue par un long acicule droit, gainé de chair sur presque toute sa longueur alors que la partie saillante de l'acicule dorsal n'est pas enrobé dans une gaine de chair. Les soies ventrales sont de différents types : aux parapodes antérieurs (2-3) qui portent une vingtaine de soies, les ventrales inférieures sont longues, fines et transparentes. Elles ont une pointe aiguë et portent latéralement une série de fines denticulations à pointe mousse. Les deux dents les plus distales sont nettement plus longues et plus pointues (Fig. 2 F). Les soies supérieures de la rame ventrale sont plus grandes que les inférieures, elles ont les bords finement denticulés, mais ces petites dents sont à peine saillantes, et ne possèdent pas les deux longues épines des soies inférieures (Fig. 2 E).

Les parapodes suivants portent, à la rame ventrale, des soies en palettes plus larges que celles des pieds antérieurs, au bord finement denticulé. Ces soies ont la forme en cuillère classique dans le genre (Fig. 2 D, G).

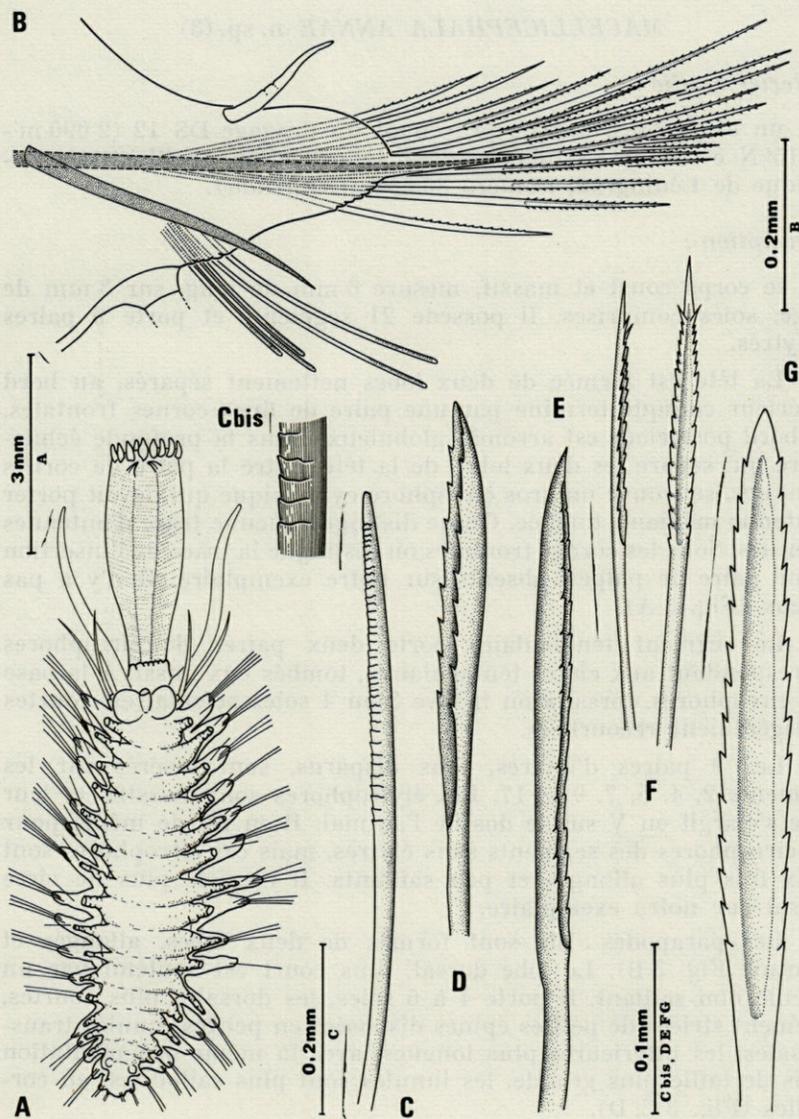


FIG. 2. — *Macellicephala laubieri* n. sp. : A, habitus; B, parapode antérieur; C, soie dorsale; D, soie ventrale (parapode postérieur); E, soie ventrale supérieure (2° parapode); F, soie ventrale inférieure (2° parapode); G : soie ventrale (5° parapode).

MACELLICEPHALA ANNAE n. sp. (3)*Matériel étudié :*

un exemplaire unique provenant du dragage DS 12 (2 090 m - 42°15' N et 04°28' E) (déposé dans la collection de l'Institut zoologique de Leningrad, numéro 36 644) (*Annelida*).

Description :

le corps court et massif, mesure 6 mm de long, sur 3 mm de large, soies comprises. Il possède 21 segments et porte 9 paires d'élytres.

La tête est formée de deux lobes nettement séparés, au bord antérieur conique terminé par une paire de fines cornes frontales. Le bord postérieur est arrondi, globuleux. Dans la profonde échancre qui sépare les deux lobes de la tête, entre la paire de cornes frontales, se trouve un gros cirrophore cylindrique qui devait porter l'antenne médiane, tombée. On ne distingue aucune trace d'antennes latérales. Sous les cornes frontales on distingue la trace de l'insertion d'une paire de palpes, absents sur notre exemplaire. Il n'y a pas d'yeux (Fig. 3 A).

Le segment tentaculaire porte deux paires de cirrophores correspondant aux cirres tentaculaires, tombés eux aussi. A la base des cirrophores dorsaux on trouve 3 ou 4 soies aciculaires, courtes et légèrement recourbées.

Les 9 paires d'élytres, tous disparus, sont insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9 ... 17. Les élytrophores sont massifs, et leur base s'élargit en V sur le dos de l'animal. Il en est de même pour les cirrophores des segments sans élytres, mais ces cirrophores sont deux fois plus allongés et peu saillants. Il n'existe plus de cirre dorsal sur notre exemplaire.

Les parapodes : ils sont formés de deux lobes, allongés et pointus (Fig. 3 B). Le lobe dorsal, plus court est soutenu par un acicule non saillant. Il porte 4 à 6 soies, les dorsales plus courtes, finement striées de petites épines disposées en petites lunules transversales, les inférieures plus longues, avec la même ornementation mais de taille plus grande, les lunules sont plus saillantes, en corbeilles (Fig. 3 C, D).

Le lobe ventral, soutenu par un long acicule saillant de sa gaine porte de longues soies, fines et transparentes. Ces soies sont en palettes étroites, au bord finement denticulé. Il n'en existe que

(3) Cette espèce est affectueusement dédiée à ma femme.

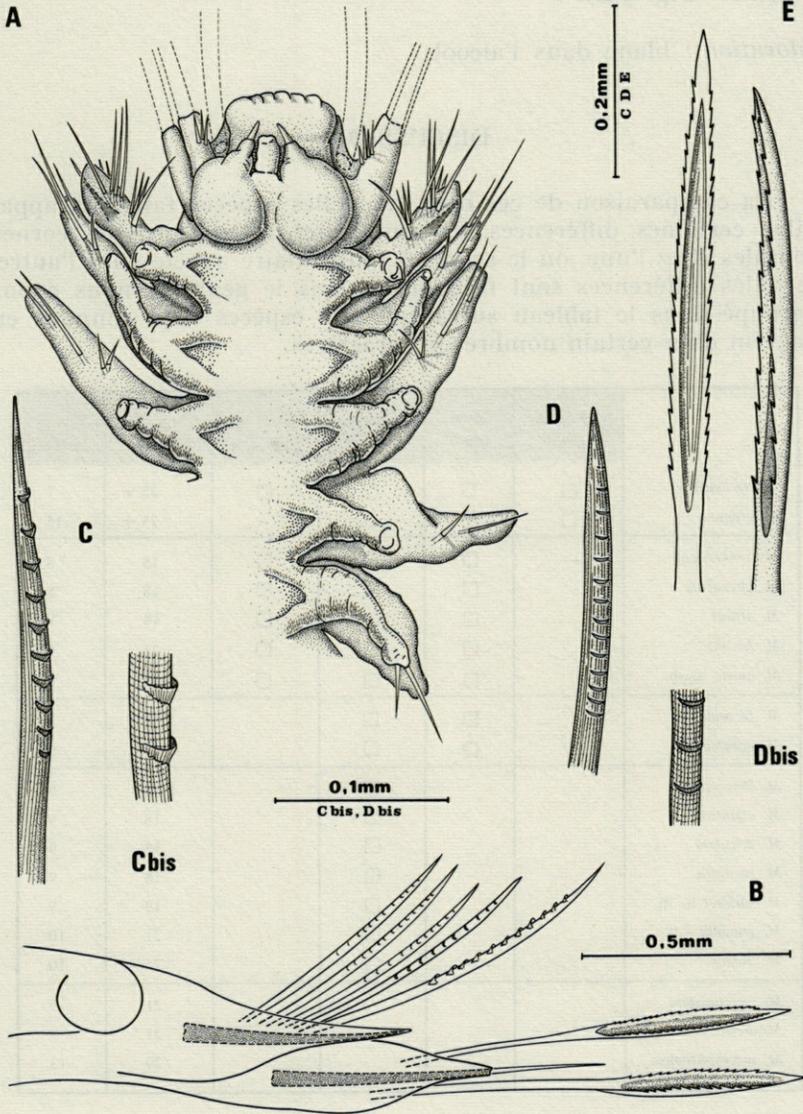


FIG. 3. — *Macellicephala annae* n. sp. : A, partie antérieure; B, parapode antérieur; C, soie dorsale inférieure; D, soie dorsale supérieure; E, soie ventrale.

très peu d'exemplaires sur notre spécimen, mais on peut distinguer, sur quelques parapodes, la trace ou la base cassée de 5 ou 6 soies ventrales (Fig. 3 E).

Coloration : blanc dans l'alcool.

DISCUSSION

La comparaison de ces deux nouvelles espèces fait déjà apparaître certaines différences, en particulier la présence de cornes frontales chez l'une, ou le segment tentaculaire achète chez l'autre. De telles différences sont fréquentes dans le genre et nous avons regroupé dans le tableau suivant les 17 espèces déjà connues en fonction d'un certain nombre de caractères.

	Antennes latérales	Cornes front.	Antennes médianes	Soies sur 1er sétig.	Segments nombre	Elytres nombre
<i>M. nationalis</i>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	25 +	?
<i>M. eltanina</i>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>		25 +	15
<i>M. zenkevitchi</i>		<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	15	8
<i>M. abyssicola</i>		<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	18	8
<i>M. affinis</i>		<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	18	9
<i>M. hadalis</i>		<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	21	9
<i>M. annae</i> n. sp.		<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	21	9
<i>M. bicornis</i>		<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>		?	?
<i>M. mirabilis</i>		<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>		18	9
<i>M. longipalpa</i>			<input type="checkbox"/>		18	9
<i>M. atlantica</i>			<input type="checkbox"/>		18	9
<i>M. aciculata</i>			<input type="checkbox"/>		18	9
<i>M. remigata</i>			<input type="checkbox"/>		18	9
<i>M. laubieri</i> n. sp.			<input type="checkbox"/>		19	9
<i>M. grimaldi</i>			<input type="checkbox"/>		21	10
<i>M. polaris</i>			<input type="checkbox"/>		25 +	10
<i>M. paucidentata</i>					21	9
<i>M. arctica</i>					21	9
<i>M. macrophthalma</i>					29	13

On y distingue en fait 4 groupes principaux :

Le premier avec *M. nationalis* (Ehlers, 1913) et *M. eltanina* (Hartman, 1967) est caractérisé par la présence de petites antennes

latérales paires. En accord avec USCHAKOV (communication personnelle), nous pensons qu'en fait ces deux espèces n'appartiennent pas au genre, dont une des caractéristiques est justement l'absence d'antennes paires.

EHLERS (1913) avait récolté une larve qu'il pensait pouvoir être la larve de *Chaetosphaera nationalis* Haeker, 1898, en dépit d'importantes différences de taille et de morphologie. HARTMAN (1967) redécrit à partir de différents stades larvaires et adultes, une *Macellicephala (Chaetosphaera) nationalis* (Ehlers, 1913) nouvelle espèce qu'elle différencie ainsi nettement de l'espèce de HAEKER. D'autre part, le générotipe de *Chaetosphaera (Ch. falconi)*, Haeker, 1898) connu par une larve est d'après HARTMAN (1959) sans doute une larve de *Spionidae*. Ainsi la *Macellicephala nationalis* redécrite par HARTMAN ne serait connue que par des exemplaires larvaires et adultes de l'Antarctique et par une larve (EHLERS, 1913) de l'Atlantique nord. Quoiqu'il en soit, pour cette espèce comme pour *M. eltanina*, la présence d'une paire de petites antennes latérales sépare nettement ces deux formes de *Macellicephala*, *sensu stricto*.

Le deuxième groupe, auquel appartient *M. annae* n. sp. est caractérisé par la présence d'une paire de cornes frontales et par la présence de soies aciculaires au segment tentaculaire.

Dans ce groupe nous trouvons : *M. zenkevitchi* Uschakov, 1955, *M. abyssicola* Fauvel, 1913, *M. affinis* Fauvel, 1914, *M. hadalis* Kirkegaard, 1956 et *M. annae* n. sp. Le tableau nous montre que seules ces deux dernières espèces ont un certain nombre de caractères en commun, mais la morphologie de la tête est différente chez ces deux espèces et il ne fait aucun doute que *M. annae* soit bien une nouvelle espèce.

Une autre espèce nouvelle *M. kirkegaardi* Uschakov (Trudy Inst. Okean. Moscow, sous presse) appartient aussi à ce groupe, et est caractérisée par la présence de 17 segments.

Le troisième groupe est caractérisé par l'absence de cornes frontales et par un segment tentaculaire achète. Mais, entre ces deux groupes, nous trouvons deux espèces aux caractères intermédiaires : *M. bicornis* Levenstein, 1962, connue d'après un fragment antérieur, avec des cornes frontales et un segment tentaculaire achète, dont on ne connaît ni le nombre de segments ni le nombre d'élytres, et *M. mirabilis* (Mc Intosh, 1885) qui possède aussi des cornes frontales et un segment tentaculaire achète, 18 segments et 9 paires d'élytres (cette espèce est identique à *M. violacea (Oligolepis violacea)* (Levinsen, 1887).

Dans ce groupe nous trouvons : *M. grimaldi* Fauvel, 1913 et *M. polaris* Uschakov, 1957, toutes deux avec 10 paires d'élytres, *M. longipalpa* Uschakov, 1957, caractérisée par ses très longs palpes,

M. atlantica Støp-Bowitz, 1948, qui possède une trompe sans papilles, *M. remigata* Moore, 1910, dont les parapodes possèdent deux lobes nettement individualisés, *M. aciculata* Moore, 1910, sans trace de soies dorsales, et *M. laubieri*, n. sp. dont les caractères la différencient des autres espèces du groupe (trompe avec papilles, parapode à un seul lobe, soies dorsales). Le quatrième groupe enfin, avec trois espèces caractérisées par l'absence d'antenne médiane impaire, *M. paucidentata* Eliason, 1962, *M. arctica* Knox, 1959 et *M. macrophthalma* Fauvel, 1913.

DISTRIBUTION VERTICALE ET GÉOGRAPHIQUE DES MACELLICEPHALA

La figure 4 donne la distribution des différentes espèces de *Macellicephalo* en fonction de la profondeur.

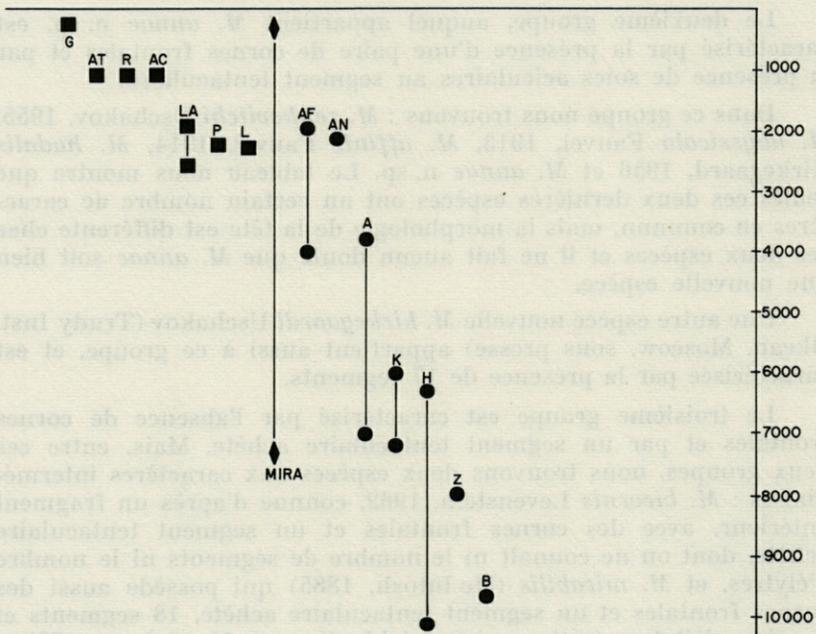


FIG. 4. — Tableau de distribution verticale des différentes espèces de *Macellicephalo* :

G : *M. grimaldi*; AT : *M. atlantica*; R : *M. remigata*; AC : *M. aciculata*; LA : *M. laubieri*; P : *M. polaris*; L : *M. longipalpa*; AF : *M. affinis*; AN : *M. annae*; A : *M. abyssicola*; K : *M. kirkegaardi*; H : *M. hadalis*; Z : *M. zenkevitchi*; B : *M. bicornis*.

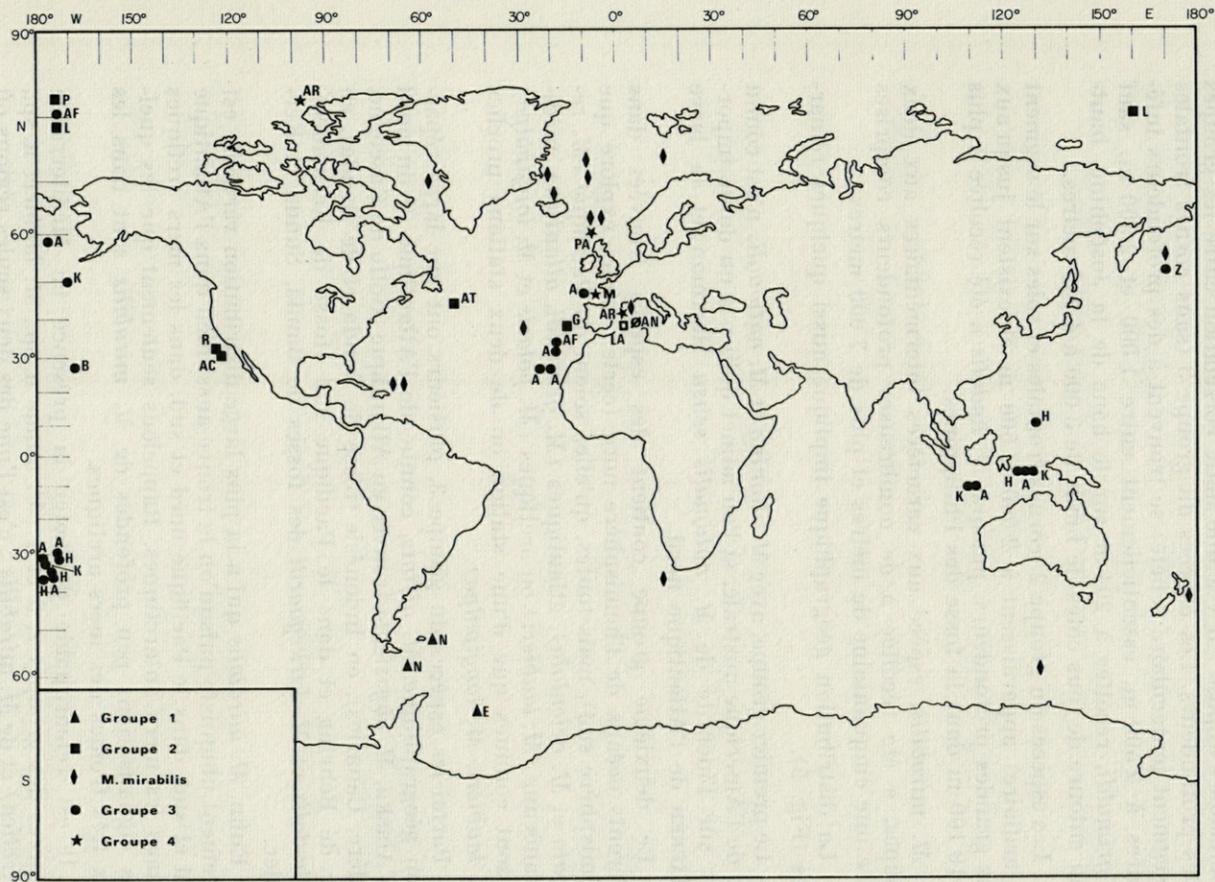


FIG. 5. — Carte de distribution.
 groupe 1 : N : *M. nationalis*; E : *M. eltanina*.
 groupe 2 : groupe 3 : même légende que fig. 4.
 groupe 4 : PA : *M. paucidentata*; AR : *M. arctica*; M : *M. macrophthalma*.

Nous n'y avons porté que les espèces des groupes 2 et 3. Une conclusion s'impose : il y a une nette corrélation entre les groupes et les profondeurs. Les espèces du groupe 3 (sans cornes frontales et segment tentaculaire achète) se trouvent à des profondeurs inférieures à 2 500 m, essentiellement entre 1 000 et 2 500 m, sauf *M. grimaldi*, récoltée à 204 m sur le banc de la Joséphine, haut-fond entouré de tous côtés de fonds de 3 000 à 4 000 mètres.

Les espèces du groupe 2 (cornes frontales et soies sur le segment tentaculaire) apparaissent à 2 000 - 2 500 m et existent jusqu'aux plus grandes profondeurs, puisque *M. hadalis* a été récoltée à plus de 10 100 m dans la fosse des Philippines.

M. mirabilis, espèce aux caractères intermédiaires aux deux groupes, a été récoltée à de nombreuses profondeurs comprises entre une cinquantaine de mètres et plus de 7 000 mètres.

La distribution géographique implique aussi quelques remarques (Fig. 5).

Le premier groupe, avec *M. eltanina* et *M. nationalis* n'est connu que de l'Amérique australe, si l'on admet qu'il y a un doute important sur l'identité de *M. nationalis sensu* Hartman et la larve d'HAEKER de l'Atlantique nord.

Le deuxième groupe contient des espèces trouvées dans différents océans de l'hémisphère nord (certes mieux exploré que l'hémisphère sud), mais toutes, qu'elles soient du Pacifique (*M. remigata* et *M. aciculata*), atlantiques (*M. grimaldi*, *atlantica*), méditerranéenne (*M. laubieri*) ou arctiques (*M. polaris* et *M. longipalpa*) ne sont connues que d'une station ou de deux stations proches (*M. laubieri*, *M. longipalpa*).

Parmi les espèces du groupe 3, plusieurs ont une large répartition géographique, *M. affinis*, connue de l'Atlantique et du nord de l'Alaska, *M. abyssicola* trouvée en Atlantique (Golfe de Gascogne, Madère, Canaries), en Indonésie (fosse de Sunda et de Banda), en mer de Behring et dans le Pacifique sud (fosse de Kermadec). *M. hadalis* et *M. kirkegaardi* des fosses de Banda, Sunda et Kermadec.

Enfin, *M. mirabilis* qui a la plus large distribution verticale est largement ubiquiste puisqu'on la trouve aussi bien dans l'Atlantique nord et sud, dans le Pacifique nord et sud, dans les mers arctiques et dans les mers antarctiques. Rappelons seulement que les quelques signalisations peu profondes de *M. mirabilis* sont dans les eaux très froides des mers arctiques.

Il est remarquable de noter la présence en Méditerranée d'espèces des groupes 2, 3 et 4 (*M. annae* n. sp., *M. laubieri* n. sp., *M. arctica*) et de *M. mirabilis* : c'est l'une des deux seules régions où l'on ait trouvé des espèces des groupes 2 et 3 ensemble (la seconde

étant une station située dans l'Océan Arctique par 80° N et 170° W, 2 245 m).

Ainsi des considérations d'ordre morphologique et biogéographique, en particulier la distribution verticale, conduisent à individualiser 3 groupes d'espèces au sein du genre *Macellicephala*, *sensu stricto*. Il n'est pas question cependant et dans l'état actuel de nos connaissances de diviser ce genre qui garde une unité certaine (nombre de segments peu élevé, de 15 à 25, 8 à 10 paires d'élytres, absence d'antennes latérales paires et un type de soies en fines palettes à bords denticulés qui se retrouve chez toutes les espèces). Il existe simplement un groupe caractérisé par la présence de cornes frontales et de soies sur le segment tentaculaire qui peuple les fonds abyssaux profonds et ultrabyssaux (ou hadaux) et un groupe sans cornes frontales, au segment tentaculaire achète, que l'on trouve dans l'étage bathyal et dans l'abyssal supérieur.

RÉSUMÉ

Deux espèces nouvelles de Polychètes *Aphroditidae*, *Macellicephala laubieri* n. sp. et *Macellicephala annae* n. sp. ont été récoltées dans une série de dragages profonds sur la plaine abyssale du bassin occidental de la Méditerranée. La comparaison de ces deux espèces avec les autres déjà connues dans le genre, les distributions verticales et géographiques conduisent à distinguer 3 groupes d'espèces dans le genre *Macellicephala*, *sensu stricto*.

Le premier groupe contient des espèces caractérisées par la présence de cornes frontales et d'un segment tentaculaire portant des soies, vivant dans les fonds de l'étage abyssal profond et de l'étage hadal.

Le second, composé d'espèces sans cornes frontales et au segment tentaculaire achète, que l'on trouve dans l'étage bathyal et l'étage abyssal supérieur.

Le troisième, où l'on trouve des espèces sans antenne médiane, semble localisé dans l'Atlantique nord, l'Arctique et la Méditerranée.

SUMMARY

Two new species of Polychaetous Annelids, *Macellicephala laubieri* n. sp. and *Macellicephala annae* n. sp. were collected by deep-dredging in the abyssal plain of the occidental basin of the

Mediterranean. A comparison of the species of *Macellicephala*, *sensu stricto*, including their vertical and geographical distribution allows to distinguish 3 groups of species within the genus.

The first group contains species characterized by having frontal peaks and setae on the tentacular segment; they are found at lower-abyssal and hadal depths.

The second one contains species devoid of frontal peaks and without setae on the tentacular segment; they live at bathyal and upper-abyssal depths.

The last group is composed of species having no median antenna; their geographical distribution is confined to the North Atlantic Ocean, the Arctic sea and the Mediterranean.

ZUSAMMENFASSUNG

Zwei neue Polychätenarten aus der Familie der Aphroditidae, *Macellicephala laubieri* n. sp. und *M. annae* n. sp. wurden mit der Dredge in der Tiefsee-Ebene des westlichen Mittelmeerbeckens gefangen. Der Vergleich dieser beiden Arten mit den schon bekannten, die vertikale und die geographische Verteilung erlauben die Unterscheidung von 3 Artengruppen innerhalb der Gattung *Macellicephala*, s. str.

Die erste Gruppe enthält Arten, die durch Frontalfortsätze und ein borstentragendes Tentakelsegment gekennzeichnet sind; sie leben auf der unteren abyssalen und der hadalen Stufe.

Die zweite Gruppe setzt sich aus Arten zusammen, bei denen Frontalfortsätze und Borsten am Tentakelsegment fehlen; sie leben auf der bathyalen und der oberen abyssalen Stufe.

Die dritte Gruppe, die Arten ohne mediane Antenne aufweist, scheint nur im Nordatlantik, in der Arktis und im Mittelmeer aufzutreten.

BIBLIOGRAPHIE

- CHARDY, P., L. LAUBIER, D. REYSS et M. SIBUET, 1971. Données préliminaires sur les résultats biologiques de la campagne Polymède. I. - Dragages profonds. *Rapp. p.v. Réun. Commn int. Explor. scient. mer Méditerr.* (sous presse).
- EHLERS, E., 1913. Die Polychaeten-Sammlungen der deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Dt. Südpol.-Exped.*, 13 (4) : 397-598.
- ELIASON, A., 1962. Die Polychaeten der Skagerak Expedition 1933. *Zool. Bidr. Upps.*, 33 : 207-293.

- FAUVEL, P., 1913. Quatrième note préliminaire sur les Polychètes provenant des campagnes de l'*Hirondelle* et de la *Princesse Alice* ou déposées dans le Musée Océanographique de Monaco. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 270 : 1-180.
- FAUVEL, P., 1914. Aphroditiens pélagiques des campagnes de l'*Hirondelle*, de la *Princesse Alice* et de l'*Hirondelle II* (Note préliminaire). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 287 : 1-8.
- HAEKER, V., 1898. Die pelagischen Polychaeten- und Achaeten-Larven der Plankton Expedition. *Ergebn. Atlant. Ozean Planktonexped. Humboldt-Stift.*, 3 : 1-50.
- HARTMAN, O., 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the World. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn.*, 23 : 1-197.
- HARTMAN, O., 1967. Polychaetous Annelids collected by the USNS *Eltanin* and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic seas. *All. Hanc. Monogr. mar. Biol.*, 2 : 1-387.
- HESSLER, R. et H. SANDERS, 1967. Faunal diversity in the deep-sea. *Deep-sea Res.*, 14 : 65-78.
- KIRKEGAARD, J.B., 1956. Benthic Polychaeta from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Rep.*, 2 : 63-78.
- KNOX, G.A., 1959. Pelagic and benthic Polychaetes of the Central Arctic Basin. *U.S. Air Force Camb. Res. Center, Geophysical Res. Pap.*, n° 63, *Scientific Studies at Fletcher's Ice Island, T-3, 1952-1955*, 1 : 105-114.
- LEVENSTEIN, R.Y., 1962. The Polychaetes from three abyssal trenches in the Pacific Ocean (En Russe, résumé en Anglais). *Zool. Zh. Moscow*, 51 : 1142-1148.
- LEVINSEN, G.M.R., 1887. Kara-Havets Ledorme (Annulata). In LÜTKEN, C.F., *Dijmphna-Togetets Zoologisk-botaniske Udbytte. København, J. Hagerup.* : 288-303.
- McINTOSH, W.C., 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. *Challenger*. *Challenger Reports*, 12 : 1-554.
- MOORE, J.P., 1910. The polychaetous annelids dredged by the U.S.S. *Albatross* off the coast of southern California in 1904. Polynoidae, Aphroditidae and Sigalionidae. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 62 : 328-402.
- REYSS, D., 1968. Présence en Méditerranée du genre *Macellicephala*, Polychète Aphroditidae. *Vie Milieu*, 19 (2 A) : 323-328.
- STØP-BOWITZ, C., 1948. Polychaeta from the *Michael Sars* North Atlantic deep-sea expedition, 1910. *Rep. Scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep-sea Exped.*, 1910, 5 (8) : 1-91.
- USCHAKOV, P.V., 1955. Mnogoshchetinkovy chervi sem. Aphroditidae Kurilo-Kamchatskoi vpadiny. *Trudy Inst. Okeanol., Akad. nauk. SSSR*, 12 : 311-321.
- USCHAKOV, P.V., 1957. Faune Mnogoshchetinkovykh chervej (*Polychaeta*) arktiki i antarktiki : 1 = mnogoshchetinkovy chervi (*Polychaeta*) iz thantral'nykh rajonov arktiki po sboram drejfujuschikh pol jar-nykh stanthij 1950-1955. *Zool. Zh. Moscow*, 36 : 1659-1672.

Reçu le 11 janvier 1971.

À PROPOS D'UNE ESPÈCE DE *PARADONEIS*
(POLYCHÈTE PARAONIDAE) NOUVELLE
POUR LA MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE ⁽¹⁾

par Lucien LAUBIER

Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29 N - Brest

Parmi une petite collection d'Annélides Polychètes recueillie dans la région de Banyuls-sur-Mer qui m'a été envoyée pour identification par M. AMOUROUX (Laboratoire Arago, 66-Banyuls-sur-Mer) figuraient trois spécimens d'une espèce de *Paraonidae* décrite récemment des côtes de Bretagne, *Paradoneis armata* Glémarec, 1967. Deux ans plus tard, l'espèce est retrouvée en Méditerranée orientale sur les côtes de Crète (Kalo-Limmiones) dans l'endofaune d'une prairie à *Halophila stipulacea* par HARMELIN (1969), qui décrit et figure les principaux caractères distinctifs de ce *Paraonidae* (la référence à la description originale est erronée, GLÉMAREC ayant rapporté cette forme au genre *Paradoneis* Hartman, 1965, et non au genre *Paraonides* Cerruti *sensu* Hartman, 1965). La découverte de *P. armata* à Banyuls-sur-Mer témoigne donc de la continuité probable de l'aire de répartition de cette espèce, depuis la Crète jusqu'aux côtes du Finistère. J'ai pu comparer les trois individus de Méditerranée occidentale avec des spécimens de Bretagne qui m'ont été aimablement confiés par M. GLÉMAREC, et cette comparaison m'a conduit à reprendre également l'examen d'une forme voisine, *Cirrophorus branchiatus* Ehlers, 1908, découverte en Méditerranée depuis quelques années (LAUBIER, 1966).

Les trois individus méditerranéens de *Paradoneis armata* ont été récoltés par 9 m de profondeur, à la station Riv. 9, soit à 500 m

(1) Contribution n° 37 du Groupe Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

au large de la plage, au nord d'Argelès, en face de l'embouchure de la Riberette, sur la côte du Roussillon, le 9 mars 1970, par M. AMOUROUX; cette station appartient à la biocénose des sables fins à *Spisula subtruncata*.

L'étude des soies dorsales modifiées fournit les meilleurs critères distinctifs. GLÉMAREC décrit trois types de soies : des soies capillaires finement limbées dorsales et ventrales, des soies dorsales lyriformes apparaissant entre le 3° et le 10° segment sétigère remplacées à partir du 17°-18° segment sétigère par une ou deux soies dorsales en forme de baïonnette, que cet auteur considère comme des soies lyriformes modifiées. Les soies capillaires sont identiques sur les individus méditerranéens. Les soies lyriformes dorsales de la région branchifère existent du 6° au 13°-14° segment sétigère, au nombre de deux à trois soies par rame. Comme le signale GLÉMAREC, les branches de ces soies sont de longueur différente. Chaque branche est garnie de fines épines disposées selon une génératrice latéro-interne. En outre, l'examen de ces soies en vue de profil montre que les deux rangées d'épines sont situées respectivement de part et d'autre du plan passant par les deux branches. Ce détail, qui n'avait pas été observé par GLÉMAREC, a été signalé chez une espèce de *Cirrophorus*, *C. furcatus* Hartman, 1965. Le second type de soie dorsale modifiée remplace ensuite les soies lyriformes. Sur les trois spécimens méditerranéens, entre la dernière soie lyriforme et la première soie en baïonnette existent un ou deux segments portant des soies de transition, plus fines que les soies en baïonnette normales, et possédant encore quelques épines sur la partie aciculaire de l'extrémité de la soie (15° segment sétigère). Les soies en baïonnette proprement dites correspondent aux observations de GLÉMAREC, et peuvent être distinguées des soies aciculaires aristées de *C. branchiatus* par la forme de la pointe de la soie et le mode d'insertion de l'arista dont la base épaisse et recourbée à angle droit rappelle en effet l'allure d'une baïonnette.

Les trois exemplaires de Banyuls et le spécimen crétois décrit par HARMELIN sont semblables : branchies sur 13 segments en moyenne, soies lyriformes à partir du 6° segment sétigère, soies en baïonnette à partir du 15° segment sétigère. Par rapport aux spécimens bretons, ils portent un nombre plus réduit de branchies, et les soies en baïonnette sont plus antérieures.

Chez *C. branchiatus*, forme qui pourrait être confondue avec *P. armata*, d'après les spécimens signalés en Méditerranée par LAUBIER (1966), il n'existe pas de soies lyriformes dans la région branchifère. Cependant, les premières soies aristées qui apparaissent dès le 5° segment sétigère (et non le 6° comme je l'avais indiqué) peuvent être qualifiées de soies de transition : l'arista est très puissante, la soie elle-même reste fine vis-à-vis des dimensions des véritables soies aciculaires postérieures.

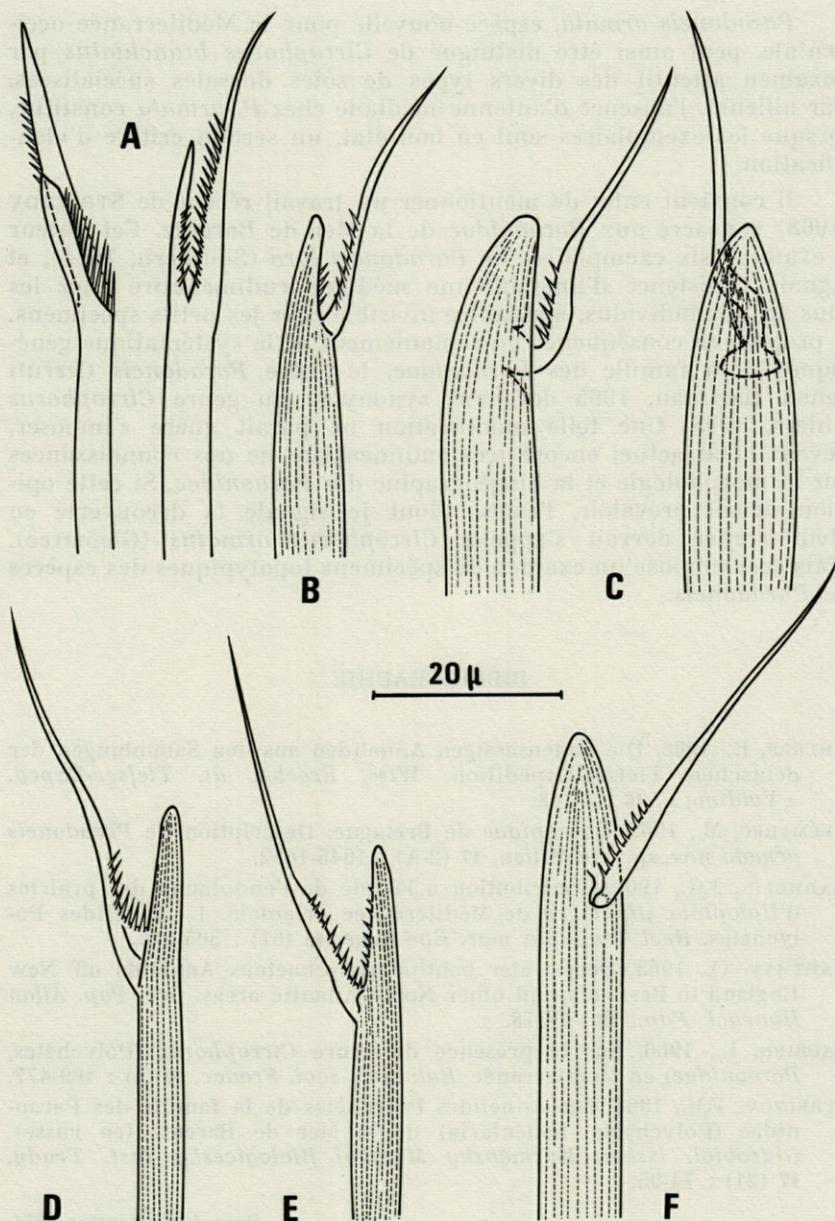


FIG. 1. — *Paradoneis armata* : A, soie lyriforme du 13^e segment, face et profil; B, soie de transition du 15^e segment; C, soie aciculaire à baïonnette du 20^e segment.

Cirrophorus branchiatus : D, soie de transition du 5^e segment; E, soie de transition du 7^e segment; F, soie aciculaire aristée du 10^e segment.

Paradoneis armata, espèce nouvelle pour la Méditerranée occidentale, peut ainsi être distingué de *Cirrophorus branchiatus* par l'examen attentif des divers types de soies dorsales spécialisées. Par ailleurs, l'absence d'antenne médiane chez *P. armata* constitue, lorsque les exemplaires sont en bon état, un second critère d'identification.

Il convient enfin de mentionner un travail récent de STRELZOV (1968) consacré aux *Paraonidae* de la Mer de Barentz. Cet auteur a examiné six exemplaires de *Paradoneis lyra* (Southern, 1914), et signale l'existence d'une antenne médiane rudimentaire chez les plus grands individus, appendice invisible chez les petits spécimens. Il propose en conséquence un remaniement de la systématique générique de la famille des *Paraonidae*, le genre *Paradoneis* Cerruti sensu Hartman, 1965 devenant synonyme du genre *Cirrophorus* Ehlers, 1908. Une telle modification ne paraît guère s'imposer, devant l'état actuel encore très rudimentaire de nos connaissances sur la morphologie et la biogéographie des *Paraonidae*. Si cette opinion devait prévaloir, l'espèce dont je signale la découverte en Méditerranée devrait s'appeler *Cirrophorus armatus* (Glémarec). Mais ceci suppose un examen de spécimens topotypiques des espèces de *Paradoneis*.

BIBLIOGRAPHIE

- EHLERS, E., 1908. Die bodensässigen Anneliden aus den Sammlungen der deutschen Tiefsee-Expedition. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. « Valdivia »*, 16 : 1-168.
- GLÉMAREC, M., 1967. *Paraonidae* de Bretagne. Description de *Paradoneis armata* nov. sp. *Vie Milieu*, 17 (2-A) : 1045-1052.
- HARMELIN, J.G., 1969. Contribution à l'étude de l'endofaune des prairies d'*Halophila stipulacea* de Méditerranée orientale. I. - Annélides Polychètes. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 45 (61) : 305-316.
- HARTMAN, O., 1965. Deep-water benthic polychaetous Annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn.*, 28 : 1-378.
- LAUBIER, L., 1966. Sur la présence du genre *Cirrophorus* (Polychètes, *Paraonidae*) en Méditerranée. *Bull. Soc. zool. France*, 90 (4) : 469-477.
- STRELZOV, V.E., 1968. Les Annélides Polychètes de la famille des *Paraonidae* (Polychaeta, Sedentaria) de la Mer de Barentz (en russe). *Gidrobiol. Issled. Murmanskoy Morskoy Biologicesky Inst. Trudy*, 17 (21) : 74-95.

Reçu le 12 février 1971.

CONTRIBUTION
À L'ÉTUDE DES COPÉPODES HARPACTICOÏDES
DE MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE.

5. *STENHELIA (DELAVALIA) COINEAUAE* n. s.p.,
STENHELIA (D.) BOCQUETI n. s.p.
ET *TYPHLAMPHIASCUS BOULIGANDI* n. s.p.
(DIOSACCIDAE, SARS)

par Jacques SOYER

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

Parmi les 55 espèces de Diosaccidae (Crustacea, Copepoda) récoltées sur les substrats meubles du plateau continental de la côte catalane française, trois formes sont inédites : *Stenhelia (D) coineauae* n. sp., *S. (D.) bocqueti* n. sp. et *Typhlamphiascus bouligandi* n. sp.

La famille des Diosaccidae Sars est l'une des plus importantes chez les Copépodes Harpacticoïdes. Sur les substrats meubles de la région de Banyuls, nous avons récolté 55 espèces, se rattachant à 17 genres (SOYER, 1970). Parmi celles-ci, deux formes appartenant au genre *Stenhelia* Boeck et une forme du genre *Typhlamphiascus* Lang, étaient inédites. Nous en faisons ici la description.

STENHELIA (DELAVALIA) COINEAUAE n. sp. (1)

MATÉRIEL EXAMINÉ

12 femelles, 7 mâles, récoltés sur les fonds vaso-sableux, entre 10 et 30 m de profondeur.

La présente description est fondée sur la dissection de deux exemplaires de chacun des sexes. Les caractères principaux ont été reconnus sur les autres individus. L'ensemble, préparations et série examinées, est conservé dans la collection personnelle de l'auteur.

DESCRIPTION (Pl. 1, 2 et 3)

Femelle

Taille comprise entre 650 et 720 μ . Morphologie générale du genre. Rostre articulé, bien développé, à extrémité bilobée. Métasome sans ornementation. Segments 1 et 2 de l'urosome soudés; suture à peine marquée latéralement. Ornementation des segments 2, 3 et 4 nulle. Cinquième segment présentant quelques spinules ventrales à la base des rames furcales. Pseudo-operculum semi-circulaire, bien marqué. Rames furcales trois fois plus longues que larges, armées de deux soies apicales longues, d'une courte soie interne, d'une soie supérieure à base, et d'une épine et d'une courte soie fine externes.

Antennule : composée de huit articles. Le premier, deux fois plus long que le second, porte une soie apicale. L'aesthéasque, avec sa soie accompagnatrice, est porté par le quatrième article. Sur le huitième article, aesthéasque long et fin et soie accessoire, avec une longue soie fine apicale et quatre soies articulées, à base.

Antenne : coxa inerme - exopodite de trois articles, portant respectivement une, une et quatre soies, dont trois distales. Bord antérieur de l'allobase avec une longue soie et une rangée de spinules. Endopodite avec deux fortes épines, une rangée de spinules au bord antérieur et six (sept) soies terminales.

Mandibule : précoxa avec pars incisiva forte, lacinia mobilis bidentée, sept épines et une soie plumeuse. Pars molaris bien marquée. Près de l'implantation du coxa-basis, rangée de très courtes spinules. Coxa-basis avec quatre soies longues à la partie distale. Exopodite de deux articles, le premier avec deux soies, le second

(1) C'est très amicalement que nous dédions cette espèce à M^{me} N. COINEAU, Chargée de Recherche au C.N.R.S.

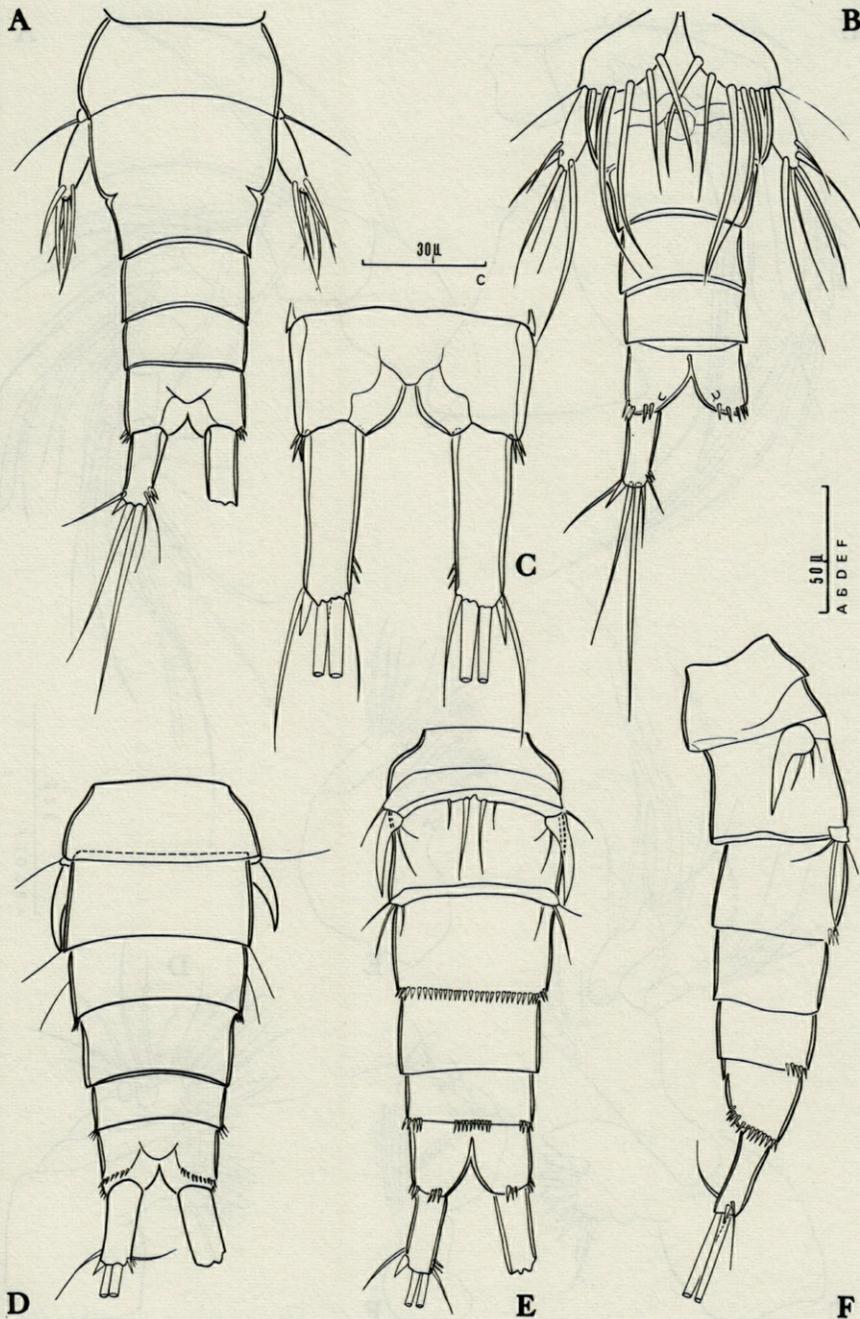


PLANCHE 1. — *Stenhelia (D.) coineauae* n. sp. Femelle : A, urosome (vue dorsale); B, urosome (vue ventrale); C, rames furcales. Mâle : D, urosome (vue dorsale); E, urosome (vue ventrale); F, urosome (vue latérale).

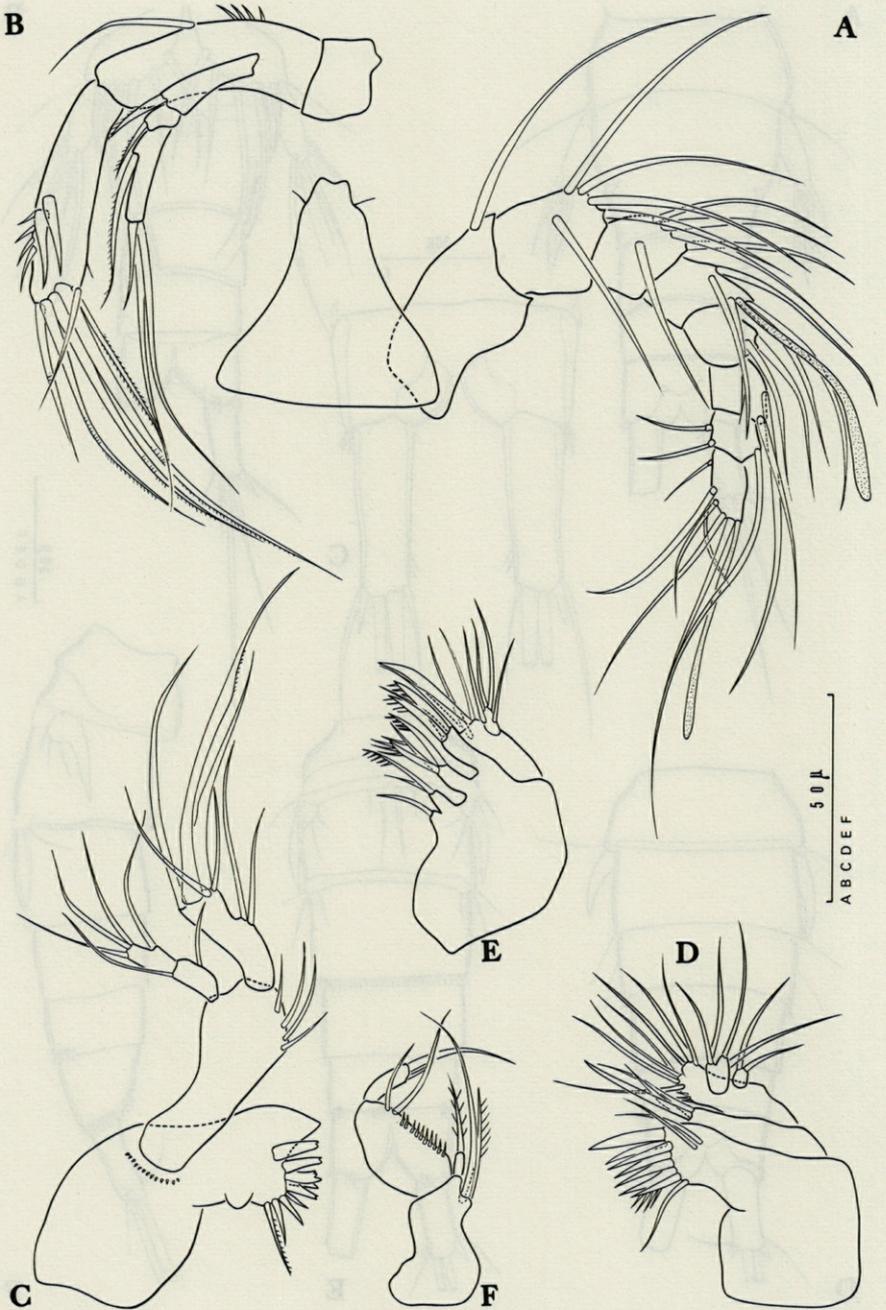
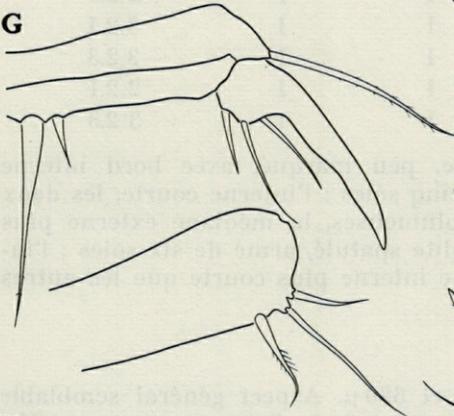
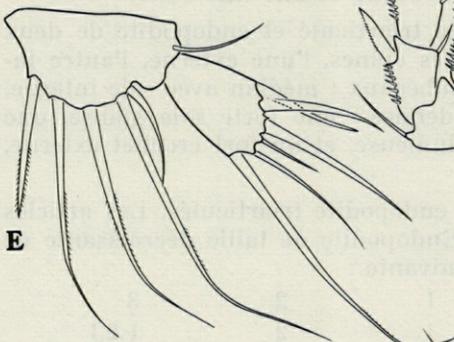
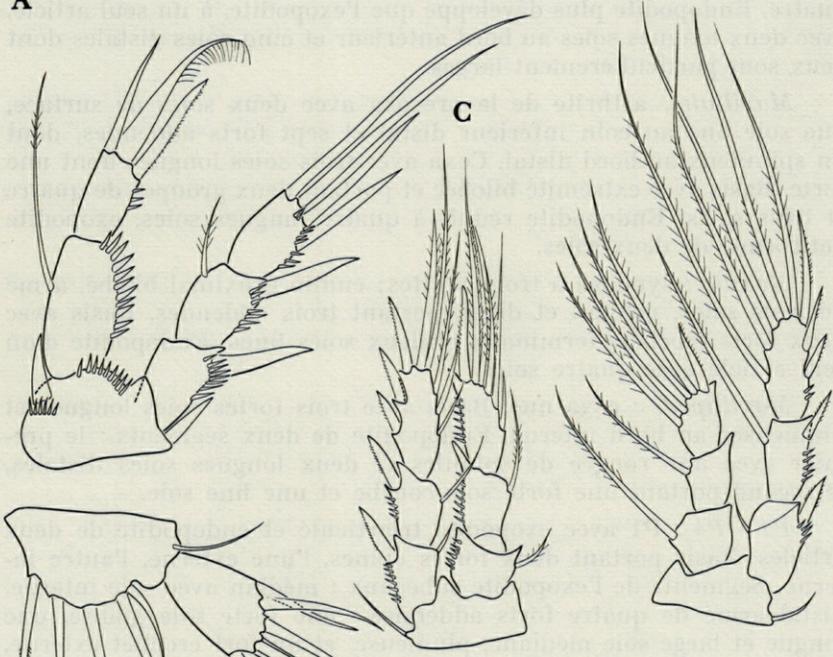


PLANCHE 2. — *Stenhelia (D.) coineauae* n. sp. Femelle : A, antennule et rostre. B, antenne. C, mandibule. D, maxillule. E, maxille. F, maxillipède.

A

D



H

B

F

PLANCHE 3. — *Stenhelia* (*D.*) *coineauae* n. sp. Femelle : A, P1. B, P2. C, P3. D, P4. E, P5. Mâle : F, endopodite de P2. G, P5. H, P6.

quatre. Endopodite plus développé que l'exopodite, à un seul article, avec deux longues soies au bord antérieur et cinq soies distales dont deux sont particulièrement larges.

Maxillule : arthrite de la précoxa avec deux soies de surface, une soie fine au coin inférieur distal et sept forts addendés, dont un spinuleux au bord distal. Coxa avec trois soies longues dont une forte. Basis avec extrémité bilobée et portant deux groupes de quatre et trois soies. Endopodite réduit à quatre longues soies, exopodite petit armé de deux soies.

Maxille : syncoxa à trois endites; endite proximal bilobé, armé de trois soies, médian et distal portant trois addendés. Basis avec deux forts crochets terminaux et deux soies fines. Endopodite d'un seul article avec quatre soies.

Maxillipède : coxa nue. Basis avec trois fortes soies longues et plumeuses au bord interne. Endopodite de deux segments : le premier avec une rangée de spinules et deux longues soies distales, le second portant une forte soie courbe et une fine soie.

P1 - P4 : P1 avec exopodite triarticulé et endopodite de deux articles. Basis portant deux fortes épines, l'une externe, l'autre interne. Segments de l'exopodite subégaux : médian avec soie interne, distal armé de quatre forts addendés : une forte soie glabre, une longue et large soie médiane, plumeuse, et un fort crochet externe, également plumeux.

P2 - P4, avec exopodite et endopodite triarticulés. Les articles sont tous relativement courts. Endopodite de taille décroissante de P2 à P4. La chétotaxie est la suivante :

		1	2	3
P2	End.	1	2	1.2.1
	Ex.	1	1	2.2.3
P3	End.	1	1	3.2.1
	Ex.	1	1	3.2.3
P4	End.	1	1	2.2.1
	Ex.	1	1	3.2.3

P5 : baséoendopodite large, peu marqué, avec bord interne concave et bord distal portant cinq soies : l'interne courte, les deux médianes internes longues et plumeuses, la médiane externe plus longue, l'externe courte. Exopodite spatulé, armé de six soies : l'interne la plus longue, la médiane interne plus courte que les autres et nue.

Mâle

Taille comprise entre 610 et 680 μ . Aspect général semblable à celui de la femelle. Segments 1 et 2 de l'urosome non soudés.

Ornementation plus complexe. Pas de spinulation dorsale. Sur le segment 5, la rangée de spinules qui entoure la base des rames furcales se prolonge vers le pseudo-operculum. Ventralement, présence sur le segment 3 d'un peigne de spinules, auquel s'ajoutent sur le segment 4, des peignes latéraux. Rames furcales cf. femelle.

Antennule : haplocère.

Endopodite de P2 : deux articles, transformé. Premier segment court, avec soie spiniforme au bord interne. Article distal, subtriangulaire, avec groupe de fortes spinules à la partie proximale externe. Deux soies implantées à la partie médiane interne, l'une plumeuse, avec une courte épine. Apex armé d'une très longue soie plumeuse, d'une courte spinule et d'une soie forte spiniforme.

P5 : baséoendopodite peu marqué, très large, portant une forte soie large interne et une courte soie. Lobe externe très particulier, rappelant celui de *S. (D.) cornuta* Lang : la partie externe est prolongée en un appendice falciforme. Lobe interne avec trois soies.

P6 : en lame portant trois soies; interne plumeuse, médiane longue et fine, externe courte.

Discussion

La morphologie de P1 rapproche cette espèce des formes suivantes : *S. (D.) longicaudata* Boeck, *S. (D.) arenicola* C.B. Wilson, *S. (D.) longipilosa* Lang et *S. (D.) mastigochaeta* Wells. La chétotaxie de P2-P4 est identique à celle des deux premières espèces. *S. (D.) coineauae* n. sp. se distingue de celles-ci par la morphologie et la chétotaxie de la P5 femelle (5 soies au baséoendopodite). Les caractéristiques très particulières de P2 et P5 du mâle confirment l'originalité de la forme par rapport à *S. (D.) longicaudata*. P1 est différente de celle de *S. (D.) arenicola*. Par contre, la P5 du mâle est proche de celle de *S. (D.) cornuta*.

STENHELIA (DELAVALIA) BOCQUETI n. sp. (2)

MATÉRIEL EXAMINÉ

3 femelles, récoltées sur des graviers très envasés par 44 et 52 m de fond (stations 64 et 81).

La présente description est fondée sur la dissection de deux exemplaires. Les caractères principaux ont été reconnus sur le troisième individu. L'ensemble est conservé dans la collection personnelle de l'auteur.

(2) C'est très respectueusement que nous dédions cette espèce à M. le Pr. Ch. BOCQUET.

DESCRIPTION (Pl. 4 et 5)

Femelle

Taille comprise entre 650 et 683 μ . Morphologie générale du genre. Rostre triangulaire, à bord concave, légèrement bilobé à son apex. Segments du métasome sans ornementation. Segments de l'urosome avec ornementation latérale et ventrale. Segments 1 et 2 non soudés : le premier avec peignes de spinules latéraux, le second avec peigne ventral et peignes latéraux. 3^e segment cf. le second. 4^e inerme. Dernier segment avec deux rangées de spinules ventrales à la base des rames furcales. Rames furcales trois fois plus longues que larges; bord interne avec fines spinules à la partie distale et proximale. Bord distal armé de deux fines soies et d'une épine externes, de deux soies apicales, d'une courte épine interne et d'une soie fine articulée, supérieure et interne. Les deux soies apicales sont soudées à leur base.

Antennule : composée de 7 (8) articles. Septième article allongé présentant une trace de suture, mais ne semble pas articulé. Les aesthétaques, avec leur soie accompagnatrice, sont portés par le quatrième article et le dernier. Celui-ci porte de plus une longue soie apicale et deux soies à base au bord postérieur.

Antenne : coxa réduite, inerme. Allobasis avec une soie longue plumeuse aux deux-tiers supérieurs. Exopodite bien développé, à trois articles : premier article avec fortes spinules et une soie, second court portant également une soie. Article distal avec une soie implantée au tiers inférieur et trois soies apicales. Endopodite portant des spinules à la partie proximale, deux forts crochets au bord antérieur et six addendes au bord distal, dont un crochet et trois soies géniculées.

Mandibule : précoxa avec pars incisiva et lacinia mobilis bidentées, six épines et une soie fine au coin du bord interne. Le coxobasis possède une spinulation fine et trois longues soies à la partie distale. Exopodite de petite taille, armé de cinq soies, dont trois distales. Endopodite bien développé, avec six soies, dont deux apicales très développées.

Maxillule : arthrite de la précoxa armée, en plus des deux soies de surface, de six crochets et de deux soies à sa partie distale. Coxa avec trois soies fines. Basis légèrement bilobé, portant sept soies en deux groupes à sa partie distale. Exopodite, petit, armé de deux longues soies. Endopodite portant quatre soies.

Maxille : syncoxa à trois endites, portant respectivement trois, deux et trois addendes. Basis avec deux forts crochets et une soie fine. Endopodite d'un seul article avec quatre soies.

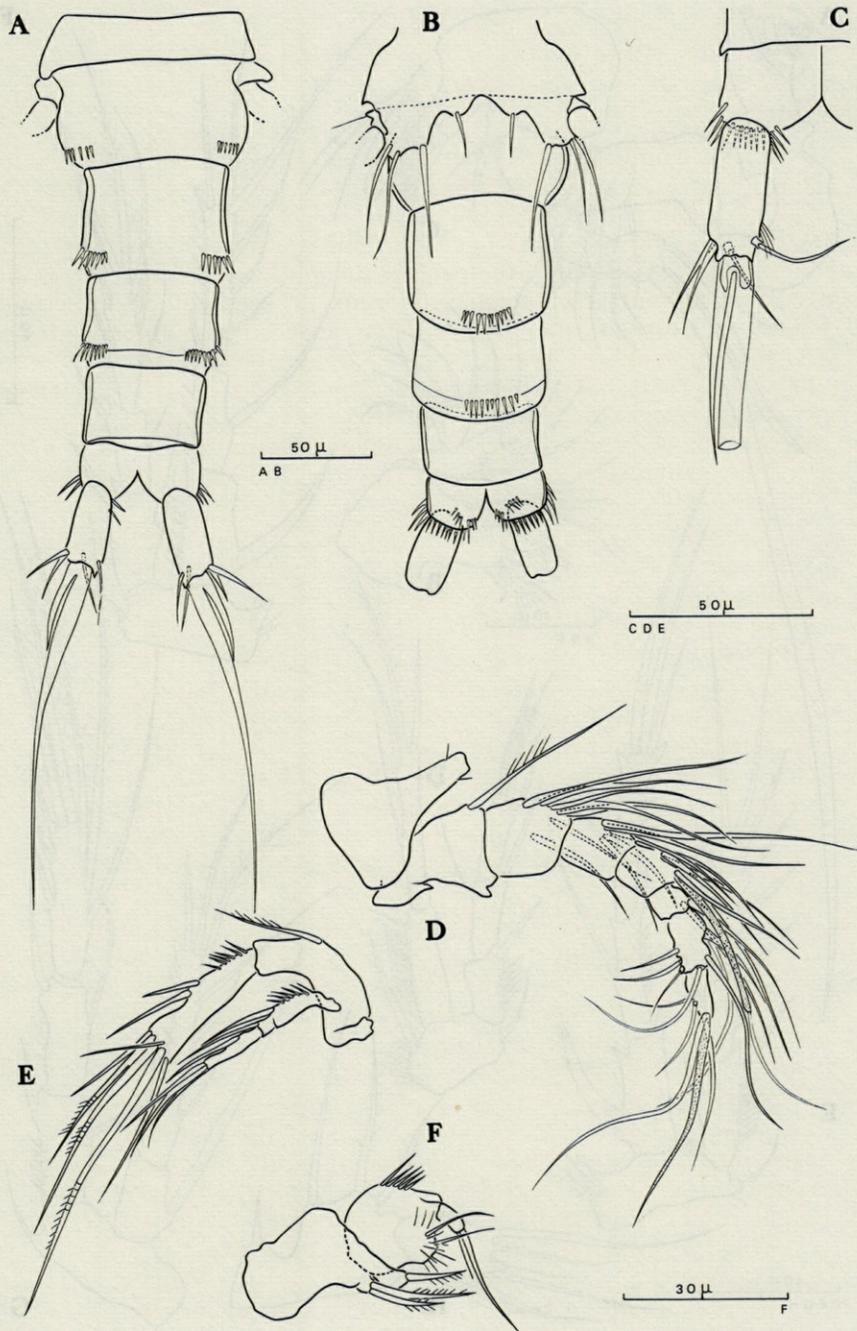


PLANCHE 4. — *Stenhelia (D.) bocqueti* n. sp. A, urosome (vue dorsale). B, urosome (vue ventrale). C, rame furcale. D, antennule et rostre. E, antenne. F, maxillipède.

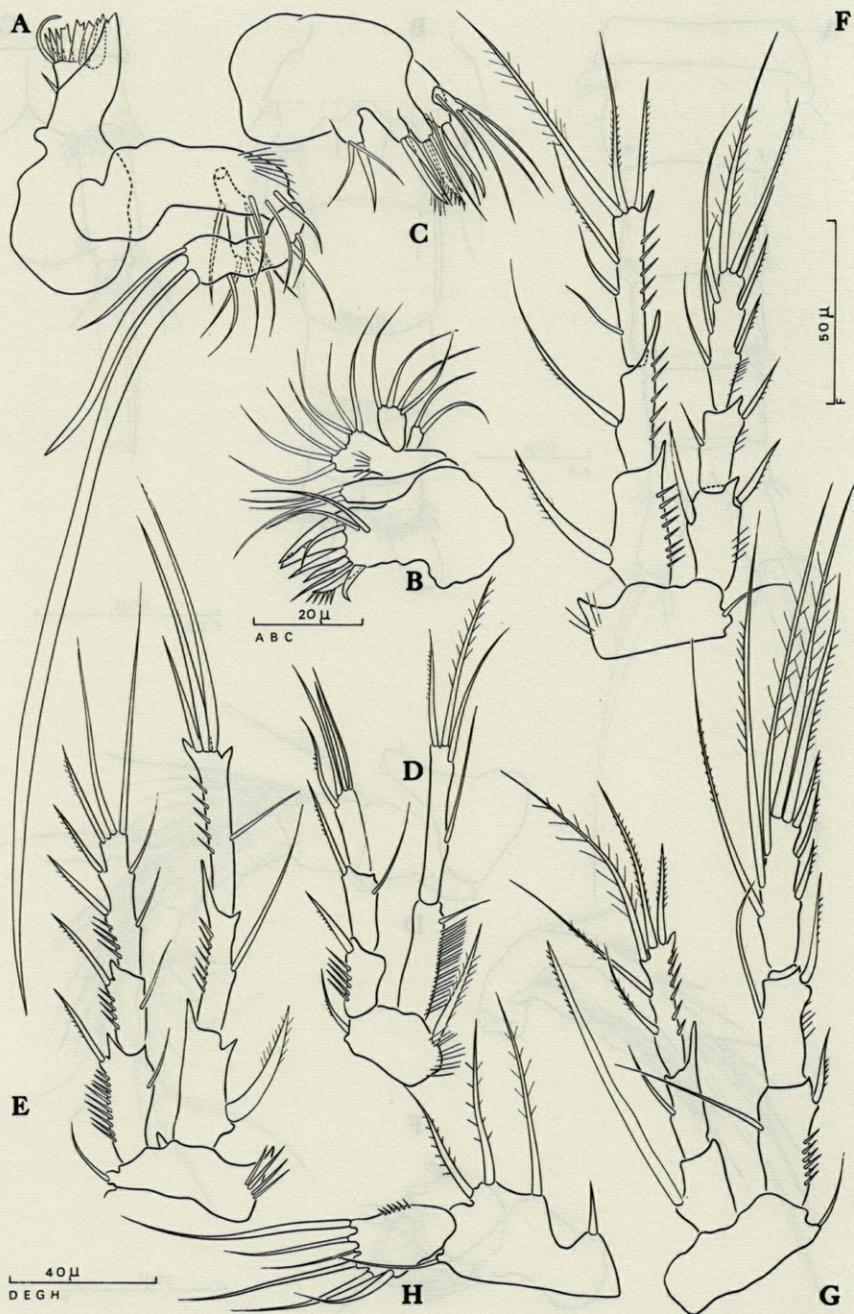


PLANCHE 5. — *Stenhelia (D.) bocqueti* n.sp. A, mandibule. B, maxillule. C, maxille. D, P1. E, P2. F, P3. G, P4. H, P5.

Maxillipède : court. Coxa petite et nue. Basis allongé, présentant un lobe interne apical bien marqué, portant trois soies plumeuses. Endopodite de deux articles; le premier, arrondi, porte une série de spinules externes, deux soies internes accompagnées de quelques poils. Segment terminal armé de deux longues soies fines.

P1-P4 : P1 avec basis armé d'une fine soie plumeuse externe et d'une forte soie interne. Endopodite de deux articles : premier long, avec soie interne, second article, plus long que le précédent, armé de quatre soies, dont trois apicales. Exopodite dont l'article médian présente une soie interne et l'article distal porte quatre soies fines implantées distalement.

P2-P4, avec articles particulièrement allongés pour le genre; addende armant le premier article de l'endopodite toujours très fort. La chétotaxie est la suivante :

		1	2	3
P2	End.	1	1	1.2.1
	Ex.	1	1	2.2.3
P3	End.	1	1	3.2.1
	Ex.	1	1	3.2.3
P4	End.	1	1	2.2.1
	Ex.	1	1	3.2.3

P5 : baséoendopodite large, présentant un lobe interne bien marqué, armé d'une soie. Lobe externe avec trois soies longues, subégales. Exopodite spatuliforme portant six soies, dont la médiane externe est grêle.

Discussion

S. (D.) bocqueti n. sp., par la morphologie de P2-P4, par la confluence de soies furcales à leur base, montre une très grande affinité avec *S. (D.) hanströmi* Lang. Cependant la chétotaxie en diffère par la présence d'une seule soie à l'article médian de l'endopodite de P2. L'originalité de l'espèce est confirmée par la division en deux du lobe interne du baséoendopodite de la femelle.

TYPHLAMPHIASCUS BOULIGANDI n. sp. (3)

MATÉRIEL EXAMINÉ

15 femelles, 7 mâles, récoltés sur les fonds de sables grossiers et fins graviers entre 6 et 30 m de profondeur.

(3) Nous dédions cette nouvelle forme à notre ami Yves BOULIGAND.

La présente description est fondée sur la dissection complète de deux exemplaires de chaque sexe. Les caractères principaux ont été reconnus sur les autres individus. L'ensemble, préparations et série examinées, est conservé dans la collection personnelle de l'auteur.

DESCRIPTION (Pl. 6, 7 et 8).

Femelle

Taille comprise entre 900 et 1 080 μ . Morphologie générale du genre, aspect élancé. Rostre articulé, plus de deux fois plus long que large. Segments 1 et 2 de l'urosome soudés, avec suture visible latéralement. Ornementation des segments complexe, composée de rangées de fines spinules dorsales et ventrales. Bord libre des segments garni de spinules plus fortes. Pseudo-operculum bien marqué, à bord arrondi. Spinulation à la base des rames furcales, forte ventralement, s'affaiblissant latéralement. Rames furcales trois fois plus longues que larges, subcylindriques, se rétrécissant vers l'apex : une soie dorsale longue, deux soies apicales bien développées, l'interne la plus longue, deux soies internes fines, dont l'une est implantée en position légèrement ventrale, et deux soies externes, l'une courte et forte.

Antennule : allongée, composée de huit articles, le second particulièrement long. Aesthétaque principal fin, porté par le 4°. Dernier article avec aesthétaque et soie accompagnatrice, deux longues soies apicales fines et trois soies à base.

Antenne : élancée. Coxa nue. Exopodite de trois articles, dont le premier, allongé, porte une fine soie plumeuse; deuxième article court avec une soie plumeuse, article distal avec trois soies apicales.

Mandibule : précoxa avec pars incisiva dentelée. Lacinia mobilis et épines de morphologie variée. Trois fortes spinules et soie barbelée au coin distal interne. Coxa-basis allongé, avec trois soies longues, plumeuses. Endopodite bien développé, armé d'un groupe médian de deux soies et de six soies apicales. Exopodite réduit, d'un seul article, portant trois soies dont les deux apicales plumeuses sont fortes.

Maxillule : arthrite de la précoxa, avec deux soies de surface. Bord distal armé de trois paires de crochets et de deux fortes épines barbelées. Coxa avec une très forte soie barbelée et deux soies fines. Basis portant trois forts addendes apicaux et deux soies fines externes. Endopodite avec quatre soies, exopodite allongé avec deux soies.

Maxille : syncoxa à trois endites armés chacun de deux addendes forts, barbelés. Basis avec deux forts crochets et deux soies. Endopodite de deux articles armés, le proximal de trois soies, le distal de deux soies.



PLANCHE 6. — *Typhlamphiascus bouligandi* n. sp. Femelle : A, urosome et rame furcale (vue dorsale). B, antennule et rostre. C, antenne. D, maxillipède.

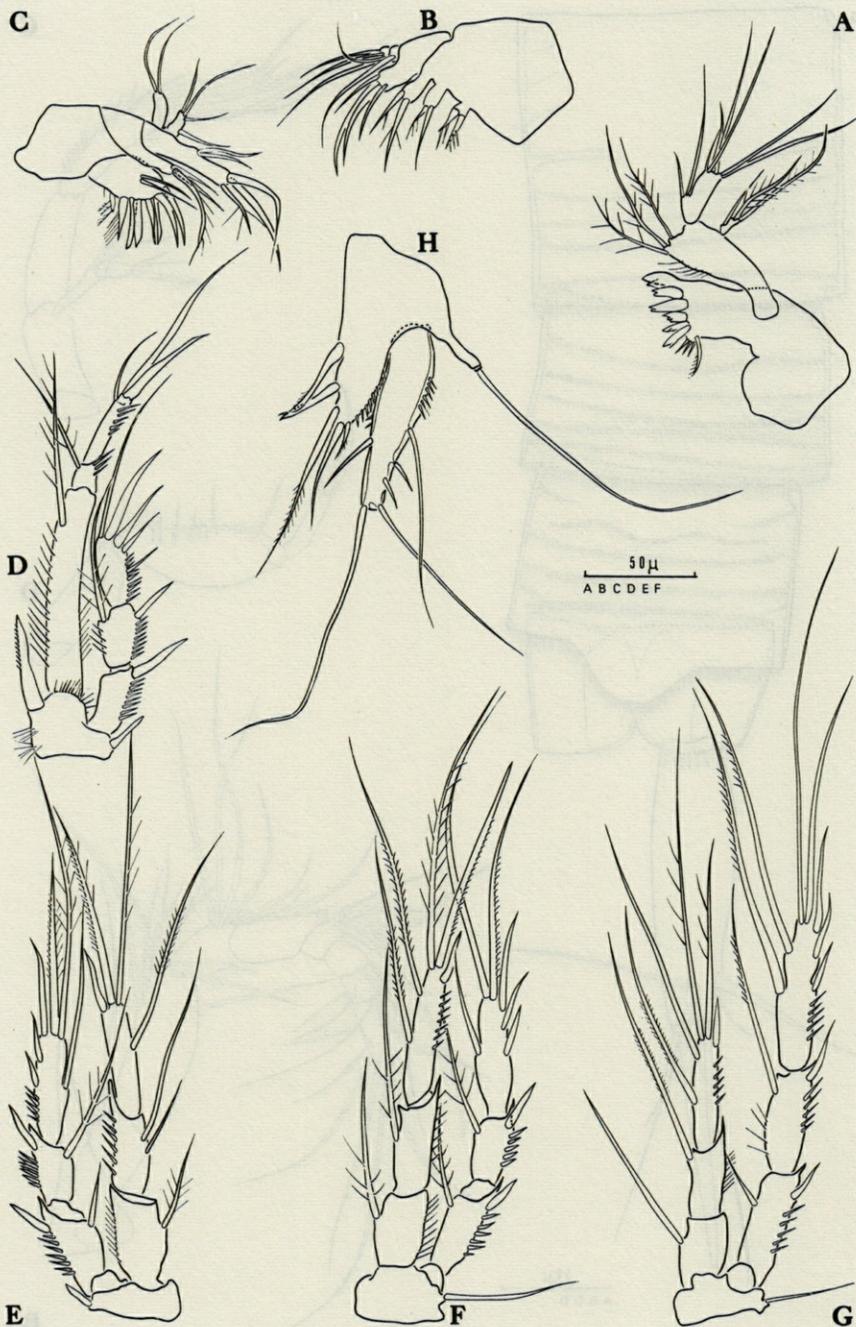


PLANCHE 7. — *Typhlamphiascus bouligandi* n. sp. Femelle : A, mandibule. C, maxillule. B, maxille. D, P1. E, P2. F, P3. G, P4. H, P5.

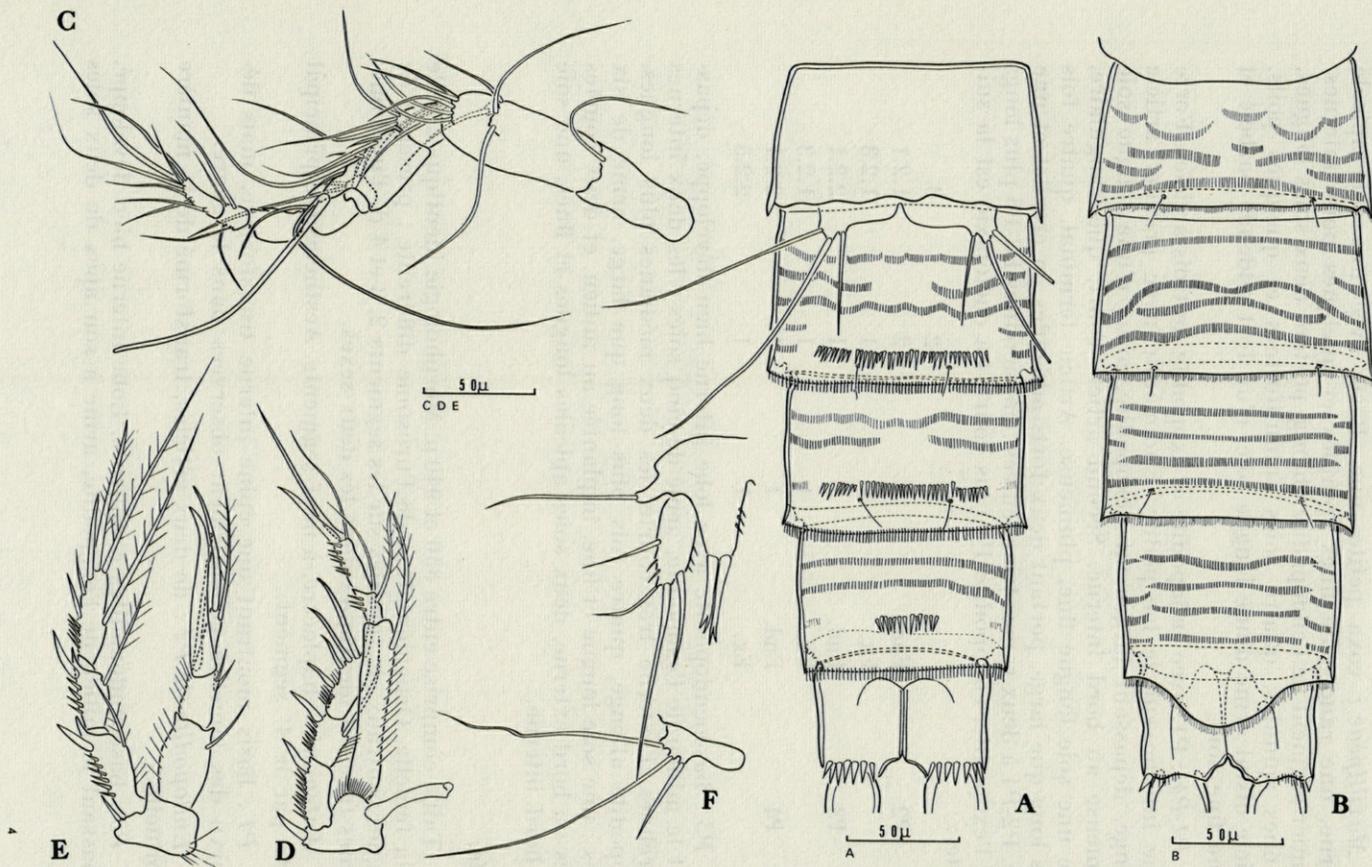


PLANCHE 8. — *Typhlamphiascus bouligandi* n. sp. Mâle : A, urosome (vue ventrale). B, urosome (vue dorsale). C, antennule. D, P1. E, P2. F, P5 et P6.

Maxillipède : coxa petite, nue. Basis avec une soie apicale interne, une rangée de fines spinules et quelques poils internes. Premier segment de l'endopodite oblong, portant deux soies longues, de fines spinules, quatre soies spinuliformes et quelques poils. Article distal armé d'une longue soie, d'un fort addende barbelé et d'une fine soie.

P1-P4 : P1, avec endopodite et exopodite de trois articles. Forte épine interne sur le basipodite. Endopodite avec premier article allongé, dépassant largement l'exopodite, armé d'une longue soie plumeuse au bord interne. Second article court, quadrangulaire, avec une soie longue fine, plumeuse. Article terminal, quatre fois plus long que large, portant deux forts addendes en crochet et une soie. P2-P4 à deux rames triarticulées : endopodites P2-P3 plus longs que l'exopodite, endopodite P4 plus court. La chétotaxie est la suivante :

		1	2	3
P2	End	1	2	1.2.1
	Ex.	1	1	1.2.3
P3	End.	1	1	2.2.1
	Ex.	1	1	1.2.3
P4	End.	1	1	2.2.1
	Ex.	1	1	2.2.3

P5 : baséoendopodite avec lobe interne bien développé, dépassant le milieu de l'exopodite, armé de cinq soies : les deux internes fourchues, l'externe très courte, les deux médianes plus longues. Exopodite allongé, quatre fois plus long que large, armé de six soies : une soie longue et fine, implantée au milieu, et deux courtes soies au bord externe, deux soies apicales longues et fines, une soie au bord interne.

Mâle

Taille comprise entre 850 et 940 μ . Morphologie identique à celle de la femelle. Ornementation de l'urosome différente : présence de peignes ventraux, de spinules sur les segments 2, 3 et 4 de l'urosome. Rames furcales identiques dans les deux sexes.

Antennule : haplocère, à neuf segments. Aesthéasque principal porté par le 4^e segment.

P1 : basis montrant une épine interne transformée, mais dépourvu des lamelles généralement observées dans le genre.

Endopodite de P2 : de deux articles, transformé de la manière habituelle.

P5 : baséoendopodites confluents. Lobe interne bien développé, dépassant le milieu de l'exopodite, armé à son apex de deux soies

fourchues. Exopodite légèrement plus de deux fois plus long que large, portant une soie fine et longue, deux courtes épines au bord externe, deux soies longues et fines à l'apex et une soie forte au bord interne.

P6 : bien développée, avec deux soies fines externes et une forte, raide, interne.

Discussion

T. bouligandi n. sp. est caractérisé par la morphologie et la taille de ses rames furcales. *T. pectinifer* Lang montre également des rames furcales très longues, mais possède une seule soie à l'article distal de l'endopodite de P4, contre deux chez *T. bouligandi* n. sp. La transformation de l'épine interne du basipodite de la P1 chez le mâle, l'absence de lamelles chitineuses sur cet article confirment l'originalité de cette espèce.

RÉSUMÉ

L'auteur décrit trois formes inédites de Copépodes Harpacticoïdes appartenant à la famille des Diosaccidae Sars : *Stenhelia* (*D.*) *coineauae* n. sp., *S.* (*D.*) *bocqueti* n. sp. et *Typhlamphiascus bouligandi* n. sp.

SUMMARY

The author describes three new forms of Harpacticoid Copepods belonging to the Diosaccidae Sars family : *Stenhelia* (*D.*) *coineauae* n. sp., *S.* (*D.*) *bocqueti* n. sp. and *Typhlamphiascus bouligandi* n. sp.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt drei bisher unbekannte Formen Harpaktikoider Copepoden, die zur Familie der Diosaccidae Sars gehören : *Stenhelia* (*D.*) *coineauae* n. sp., *S.* (*D.*) *bocqueti* n. sp. und *Typhlamphiascus bouligandi* n. sp.

BIBLIOGRAPHIE

- Pour les ouvrages antérieurs à 1939, nous renvoyons à LANG (1948).
- BODIN, Ph., 1967. Catalogue des nouveaux Harpacticoïdes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Sér. A, 50 (1) : 1-76.
- LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. 2 vol. Lund.
- LANG, K., 1965. Copepoda Harpacticoidea from the Californian Coast. *K. svenska vetensk. Akad. Handl.*, 10 (2) : 1-566.
- SOYER, J., 1970. Le méiobenthos du plateau continental de la côte des Albères. Copépodes Harpacticoïdes. *Thèse Doct. Etat, Fac. Sci., Paris.*
- WELLS, J.B.J., 1965. Copepoda (Crustacea) from the Meiobenthos of Some Scottish Marine Sub-littoral Muds. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, B, 69 (1) : 1-33.

Reçu le 5 avril 1971.

RESUME

L'auteur décrit trois formes nouvelles de Copépodes Harpacticoïdes appartenant à la famille des Diosaccidae : *Stenobella* (D.) *coarctans* n. sp., *St.* *boqueti* n. sp. et *Typhimphacina* *boqueti* n. sp.

SUMMARY

The author describes three new forms of Harpacticoid Copepods belonging to the Diosaccidae family: *Stenobella* (D.) *coarctans* n. sp., *St.* *boqueti* n. sp. and *Typhimphacina* *boqueti* n. sp.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt drei bisher unbekannte Formen Harpacticoïder Copepoden, die zur Familie der Diosaccidae gehören: *Stenobella* (D.) *coarctans* n. sp., *St.* *boqueti* n. sp. und *Typhimphacina* *boqueti* n. sp.

NOTE SUR L'HOLOTHURIE DENDROCHIROTE *PHYLLOPHORUS GRANULATUS* (GRUBE)

par Gustave CHERBONNIER et Alain GUILLE

Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins

du Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue de Buffon, 75-Paris 5^e

et

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

La récolte, dans la baie de Rosas (Espagne), de *Phyllophorus granulatus* (Grube) a permis d'effectuer une nouvelle description de cette espèce, d'en confirmer la validité, en précisant ses caractères distinctifs par rapport aux deux autres espèces méditerranéennes du genre *Phyllophorus*.

La validité de cette espèce, décrite primitivement par GRUBE (1840) sous le nom générique de *Psolus*, a été encore récemment mise en doute, bien que SARS (1858) en eut donné une longue description et d'excellentes figures. Par la suite, KOEHLER (1927), s'appuyant sur le travail de SARS et sur des exemplaires pour lesquels il ne donne aucune précision, signale les différences existant entre *Ph. granulatus* et *Ph. urna* Grube qui, pour certains auteurs, ne sont qu'une seule et même espèce. Miss DEICHMANN (1938), se fondant sur la description et les remarques de KOEHLER mais n'ayant, semble-t-il, en sa possession, aucun échantillon de *granulatus*, propose pour celui-ci un nouveau genre, *Euphyllophorus*, ignorant sans doute le genre *Hemicrepis* créé antérieurement par MÜLLER (1854).

HEDING et PANNING (1954) remettent en cause la validité de *granulatus* qu'ils considèrent comme synonyme de *urna*. Leur étude est fondée sur des exemplaires conservés au Musée de Copenhague

et provenant de la Station Zoologique de Naples. Or, aucun doute n'est possible : ces exemplaires sont des *granulatus* typiques et non des *urna*, tel qu'il ressort de leur description et de la figuration des spicules, et comme nous avons pu le constater par l'étude des spécimens de Copenhague.

L'an dernier, l'un d'entre nous (A.G.) a récolté en Espagne, dans la baie de Rosas, par 10 mètres de profondeur, sur un fond de sables fins (station BR 23), une petite Holothurie qui présente tous les caractères de *granulatus*. D'autre part, les collections du Muséum national d'Histoire naturelle renferment deux Holothuries que l'on peut rapporter, sans hésitation, à *granulatus*. Comme le type de cette espèce a disparu, nous avons choisi comme néotype l'échantillon le mieux conservé, récolté à Naples sans aucune précision de lieu ni de date.

Phyllophorus granulatus (Grube)

(Fig. A-N)

SYNONYMIE.

Psolus granulatus Grube, 1840, p. 38.

Hemicrepis granulatus J. Müller, 1853, p. 209, pl. VI, fig. 13;
Selenka, 1867, p. 343.

Euphyllophorus granulatus Deichmann, 1938, p. 381.

Phyllophorus granulatus Sars, 1858, p. 148, pl. II, fig. 68-74;
Semper, 1867, p. 245; Lampert, 1885, p. 179; Théel, 1886,
p. 153; Koehler, 1927, p. 199, pl. XIV, fig. 14.

Phyllophorus urna Heding et Panning, 1954, p. 143, fig. 61.

ORIGINE.

Palerme, 1835, 1 ex.; Naples, 1 ex. (néotype); Baie de Rosas, 1 ex.

Le néotype mesure environ 160 mm de long sur 22 mm de plus grand diamètre. Le corps, assez mince sous la couronne tentaculaire, s'épaissit progressivement jusque vers le milieu pour s'amincir ensuite jusqu'à l'anus. Le tégument, blanc jaunâtre, est très mince si bien que l'on distingue très nettement les spicules par transparence. Les podia dorsaux sont longs, coniques, terminés par une petite ventouse soutenue par un disque calcaire très réduit; ces podia sont répartis sur une dizaine de rangées longitudinales assez lâches; leur base est cerclée de très gros spicules à tourelle massive, spicules qui se trouvent aussi dans leurs parois et dont la flèche fait saillie vers l'extérieur (I). On rencontre aussi de tels spicules, très dispersés, dans le tégument.

Les podia ventraux, bien plus nombreux, sont disposés sur une quinzaine de rangs dans les régions antérieure et postérieure; ils deviennent très nombreux et serrés vers le milieu du corps où leur sériation devient difficile à distinguer. Ils sont de deux sortes : des podia longs, cylindriques, à large ventouse et grand disque calcaire; dispersés parmi eux et bien moins nombreux, des papilles coniques à pointe mousse, sans ventouse ni disque calcaire. Tous ces podia ont leurs parois dépourvues de gros spicules, ainsi que leur base; cependant, au voisinage de l'anus où ils se raréfient, ces podia deviennent identiques aux podia dorsaux.

Il y a vingt tentacules, quinze très longs, très feuillus, et cinq petits disposés sur un cercle interne. La couronne calcaire a des interradiales triangulaires, de larges radiales pourvues de prolongements caudaux formés de trois à quatre articles. Muscles rétracteurs très fins s'attachant à des muscles longitudinaux larges et épais. Une grosse vésicule de Poli. Un canal hydrophore de 2,5 mm de long terminé par un madréporite peu calcifié (N). Gonades faites de très gros et courts tubes simples bourrés d'œufs. Intestin rempli de sable fin mêlé de vase noirâtre. Très longs poumons portant des grappes de tubes très courts entrecoupées de tubes isolés. Vaste cloaque de 40 mm de long. Anus fermé par cinq fortes dents rectangulaires allongées, à angles émoussés, surplombées par cinq groupes de trois papilles coniques.

L'exemplaire de Palerme, étiqueté *Pentacta penicillum*, mesure environ 54 mm de long. Il est totalement éviscéré et le trivium a été presque complètement supprimé. Le bivium est couvert de gros mamelons très serrés, bourrés de gros spicules, et dont le sommet porte un petit podia à tégument translucide. Ce revêtement, dû sans doute à la forte contraction de l'animal, lui donne un aspect grenu tout-à-fait caractéristique justifiant le nom de *granulatus* donné par GRUBE à cette espèce. De petits podia cylindriques sont dispersés parmi les gros nodules. Le reste du tégument possède quelques spicules moins importants que ceux des nodules.

Le troisième exemplaire, récolté dans la baie de Rosas, ne mesure que 7 mm de long; très contracté, il est en forme de tonneau; les tentacules sont invaginés. Le tégument, rugueux, est très plissé, de couleur marron clair. Les podia, répartis sans ordre apparent sur tout le corps, sont difficiles à distinguer; cependant, ils semblent identiques, dans leur diversité, aux podia de l'exemplaire de Naples. Nous n'avons pu dénombrer que huit grands tentacules blanchâtres et trois très petits sur un cercle interne. La couronne calcaire est bien calcifiée et quoique très petite, absolument semblable à celle des autres échantillons (E). Les muscles rétracteurs, très courts et cordiformes, s'attachent à des muscles longitudinaux larges et épais. Une vésicule de Poli et un canal hydrophore.

Gonades non développées. Poumons violet clair piquetés de nombreux points violet foncé; ils portent, comme l'exemplaire de Naples, des grappes échelonnées de cinq à six gros tubes. Les mésentères sont colorés de même façon. Vaste cloaque.

SPICULES.

Les spicules des différentes parties du corps sont identiques chez les trois exemplaires, mais de répartition et en abondance variables. Ceux du tégument ventral se présentent sous forme de grandes tourelles à large disque à bords minces, du centre duquel se dresse un haut chapiteau (A) qui, vu de profil, apparaît formé de colonnes perforées portant de nombreuses aspérités, fusionnées ou réunies entre elles par des entretoises (D). Mélangées à ces spicules, on trouve d'autres tourelles, sans doute en voie de formation, plus simples, à chapiteau massif mais peu élevé (C).

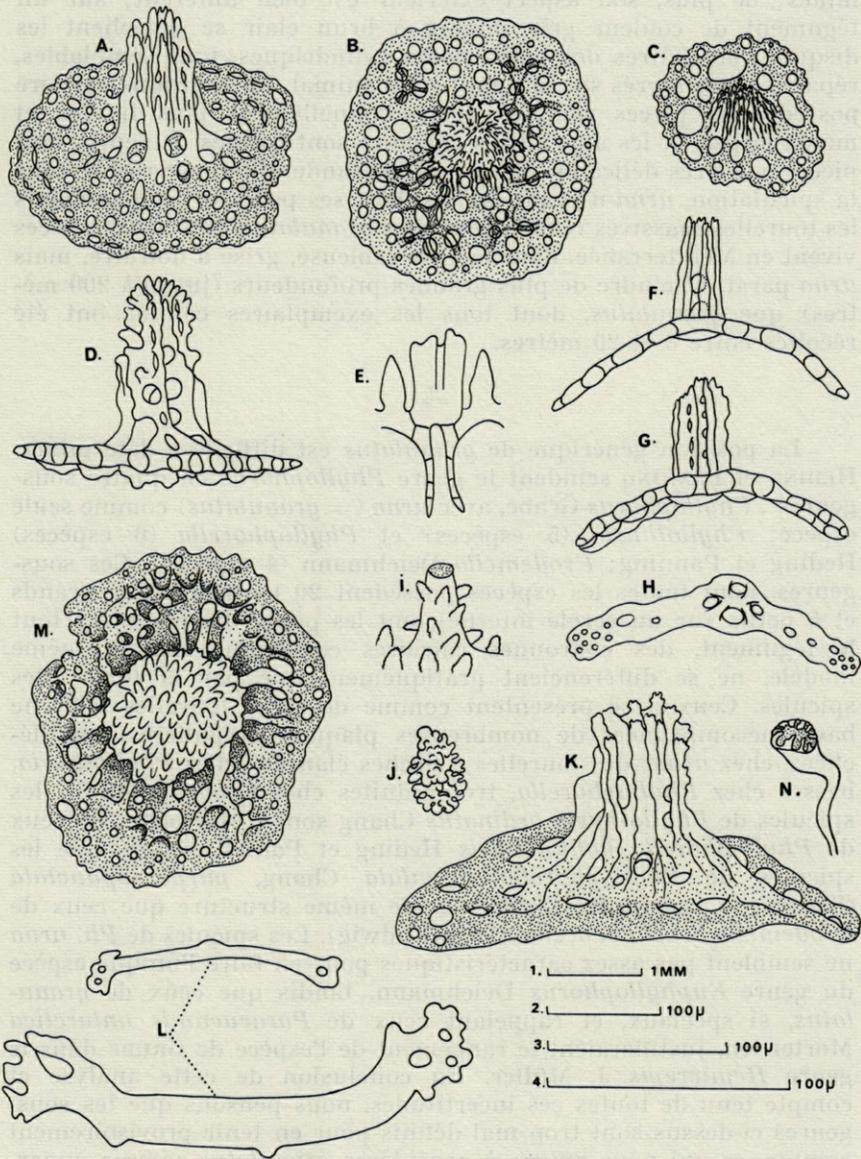
Les parois des podia ventraux sont soutenues uniquement par des baguettes plus ou moins arquées, à nombreuses perforations localisées aux extrémités ou réparties sur toute la surface; leur centre porte une haute flèche de complication variable (F, G); certaines de ces baguettes sont percées de quatre trous centraux entre lesquels s'insèrent les quatre piliers de la flèche (H).

Les parois des podia dorsaux sont soutenues par des tourelles bien plus massives que celles des podia ventraux; sur leur disque basal, un réseau secondaire apparaît (B), se développe de plus en plus en même temps que la flèche prend une extension de plus en plus considérable (M); finalement, elles finissent par prendre l'aspect d'une pyramide élevée faite de couches calcaires réticulées de taille décroissante depuis la base jusqu'au sommet, ou d'un gros nodule dont toute trace de flèche a disparu. Des bâtonnets à base plus large et plus perforée que celle des bâtonnets de podia ventraux s'intercalent parfois en petit nombre entre les tourelles massives (K). C'est l'accumulation de ces énormes spicules dans les podia dorsaux qui donne à l'échantillon de Palerme son aspect si granuleux.

Les bâtonnets des tentacules sont simples, de grande taille dans le tronc, bien plus petits et délicats dans les digitations (L). On rencontre aussi quelques corpuscules crépus à la base des tentacules et dans le péristome (J).

*
**

Phyllophorus urna est généralement de plus grande taille que *Ph. granulatus*; il n'est pas rare, en effet, de rencontrer des exemplaires bien étalés mesurant jusqu'à 25 cm de long, comme c'est



Phyllophorus granulatus (Grube). E, I, N = éch. 1; A-D, F-H, M = éch. 2; K = éch. 3; J, L = éch. 4.

le cas pour deux des vingt-deux exemplaires que nous avons examinés; de plus, son aspect extérieur est bien différent; sur un tégument de couleur gris sombre à brun clair se détachent les disques blanchâtres des petits podia cylindriques, tous semblables, répartis assez serrés sur la totalité de l'animal. La couronne calcaire possède des pièces radiales proportionnellement plus hautes et moins larges, et les appendices caudaux sont formés de sept à huit pièces calcaires délicates. Mais la plus grande différence réside dans la spiculation, *urna* n'ayant jamais dans ses podia et ses téguments les tourelles massives rencontrées chez *granulatus*. Les deux espèces vivent en Méditerranée, dans la vase sableuse, grise à noirâtre, mais *urna* paraît atteindre de plus grandes profondeurs (jusqu'à 200 mètres) que *granulatus*, dont tous les exemplaires connus ont été récoltés entre 8 et 20 mètres.

*

**

La position générique de *granulatus* est difficile à déterminer. HEDING et PANNING scindent le genre *Phyllophorus* en quatre sous-genres : *Phyllophorus* Grube, avec *urna* (= *granulatus*) comme seule espèce; *Phyllothuria* (5 espèces) et *Phyllophorella* (6 espèces) Heding et Panning; *Urodemella* Deichmann (4 espèces). Ces sous-genres, dont toutes les espèces possèdent 20 tentacules (15 grands et 5 petits sur un cercle interne), ont les podia dispersés sur tout le tégument, des couronnes calcaires construites sur le même modèle, ne se différencient pratiquement que par la forme des spicules. Ceux-ci se présentent comme de rares tourelles à flèche basse accompagnées de nombreuses plaques irrégulières non fléchées, chez *urna*; des tourelles à flèches élancées chez *Phyllothuria*, basses chez *Phyllophorella*, très réduites chez *Urodemella*. Or, les spicules de *Phyllothuria ordinatus* Chang sont très proches de ceux de *Phyllophorella kohkutiensis* Heding et Panning, alors que les spicules de *Phyllophorella spiculata* Chang, *purpureopunctata* (Sluiter) et *parvipedes* Clark sont de même structure que ceux de *Urodemella brocki* et *occidentalis* (Ludwig). Les spicules de *Ph. urna* ne semblent pas assez caractéristiques pour en faire l'unique espèce du genre *Euphylophorus* Deichmann, tandis que ceux de *granulatus*, si spéciaux, et rappelant ceux de *Paracucumis antarctica* Mortensen, justifieraient le rangement de l'espèce de GRUBE dans le genre *Hemicrepis* J. Müller. En conclusion de cette analyse et compte tenu de toutes ces incertitudes, nous pensons que les sous-genres ci-dessus sont trop mal définis pour en tenir provisoirement compte, ce qui nous amène à considérer *granulatus* comme appartenant au genre *Phyllophorus*, pris dans un sens large.

Une autre espèce de Méditerranée, *Phyllophorus drachi* Cherbonnier et Guille, est très nettement différente de *Ph. urna* et de

Ph. granulatus, et présente plutôt des affinités avec deux espèces du sud-asiatique : *Phyllophorus (Phyllophorella) kohkutiensis* et *Ph. (Ph.) robusta* Heding et Panning.

RÉSUMÉ

Récolte de *Phyllophorus granulatus* (Grube) en baie de Rosas (Espagne) et nouvelle description de cette espèce.

SUMMARY

Sampling of *Phyllophorus granulatus* (Grube) in the Rosas Bay (Spain). A new description of this species.

ZUSAMMENFASSUNG

Phyllophorus granulatus (Grube) in der Bucht von Rosas (Spanien). Neue Beschreibung der Art.

BIBLIOGRAPHIE

- CHERBONNIER, G. et A. GUILLE, 1968. Sur une nouvelle Holothurie dendrochirote de Méditerranée : *Phyllophorus drachi* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., 40 (3) : 630-633.
- DEICHMANN, E., 1938. Holothurians from the Western Coasts of lower California and central America, and from the Galapagos islands. *Zoologica*, N.Y., 23 (18) : 361-387.
- GRUBE, A.E., 1840. Actinien, Echinodermen und Würmer des Adriatischen und Mittelmeers : 33-43.
- HEDING, S.G. und A. PANNING, 1954. Phyllophoridae. Eine Bearbeitung der Polytentaculaten Dendrochiroten Holothurien des Zoologischen Museums in Kopenhagen. *Spolia zool. Mus. haun.*, 13 : 7-209.
- KOEHLER, R., 1927. Les Echinodermes des mers d'Europe. II. Holothuries. Douin éd. : 135-339.
- LAMPERT, K., 1885. Holothurioidae. Reisen im Archipel der Philippinen, 2, 4, Wiesbaden : 1-210.
- MÜLLER, J., 1854. Ueber den Bau der Echinodermen. *Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin* : 123-219.

- SARS, M., 1858. Bidrag Til Kundskaben om Middelhavets Littoral-Fauna. *Nyt Mag. Naturvid.*, 9 : 120-155.
- SEMPER, C., 1867. Holothurien. Reisen im Archipel der Philippinen, 2, 1. Wiesbaden : 1-289.
- THEEL, Hj., 1886. Report on the Holothurioidea dredged by HMS Challenger. Teil 2. The voyage of HMS Challenger Zoology, 29, 1886 : 153.

Reçu le 22 avril 1971.

SUMMARY

Sampling of *Physiphorus granulatus* (Grube) in the Ross Bay (Spain). A new description of this species.

ZUSAMMENFASSUNG

Physiphorus granulatus (Grube) in der Bucht von Ross (Spanien). Neue Beschreibung der Art.

BIBLIOGRAPHIE

- CHERBONNIER, G. et A. GUILLE, 1968. Sur une nouvelle Holothurie de la région de Méditerranée : *Physiphorus* (n. sp.) Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris 7, ser. 46 (2) : 530-533.
- DANOWSKY, R. 1938. Holothurians from the Western Coast of Lower California and central America, and from the Galapagos Islands. *Zoologica N.Y.* 23 (18) : 301-387.
- GRUBE, A.E. 1840. Actinien, Sclimnarien und Würmer des Adriatischen und Mittelmeeres : 33-43.
- HANSEN, S.G. and A. PANGLOSS, 1964. Physiphoridae. Eine Beschreibung der Ostindischen Gasterochelonen Holothurien der Zoologischen Museum in Kopenhagen. *Spezial. Mus. Bonn.* 13 : 7-108.
- KOENIGER, R. 1927. Les Holothurien des mers d'Europe. II. Holothurien. *Ann. Mus. Nat. Hist. Paris* 64 : 185-239.
- LAMARCK, E. 1826. Holothurioides. Reisen im Archipel der Philippinen. *N. F. Wiesbaden* : 1-216.
- MILLER, J. 1954. Über den Bau der Sclimnarien. *Abh. A. Akad. d. Wiss. Berlin* : 124-219.

**CYCLE ÉVOLUTIF
D'ACANTHOCHEILUS QUADRIDENTATUS MOLIN,
1858 (NEMATODA)**

par Jean-Pierre DIAZ
*Laboratoire de Biologie animale,
Faculté des Sciences, 34-Montpellier*

SOMMAIRE

Description du cycle évolutif d'*Acanthocheilus quadridentatus* qui comprend une phase libre se déroulant dans la mer et une phase parasite intéressant un hôte intermédiaire, *Pagurus prideauxi* et un hôte définitif, *Mustelus mustelus*, *Squalus acanthias* ou *Raja asterias*.

Parmi les nombreuses dissections de Crustacés provenant de la région de Sète, *Pagurus prideauxi* Leach, 1815, devait retenir rapidement notre attention. En effet, les premières autopsies révélèrent que ce Pagure était hautement parasité, en particulier par de nombreux Nématodes juvéniles que nous avons pu rapprocher de la famille des *Acanthocheilidae* Wulker, 1930, dont les représentants adultes sont des parasites de Sélaciens.

Nous n'avons rencontré qu'une seule espèce de cette famille, *Acanthocheilus quadridentatus* Molin, 1858, qui parasitait abondamment *Mustelus mustelus* (Linné, 1758), *Squalus acanthias* Linné, 1758, et *Raja asterias* (F.-E. Delaroche, 1809) et dont les caractères systématiques étaient proches, voire analogues à ceux des larves récoltées dans *Pagurus prideauxi*.

A partir de ces observations nous avons pu reconstituer le cycle d'*Acanthocheilus quadridentatus*.

I. — PHASE LIBRE : DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF
DANS LA MER

Les œufs d'*Acanthocheilus quadridentatus* sont émis en très grand nombre par les femelles mûres, parasites du tube digestif des hôtes sélaciens. Ils sont insegmentés et, suivant l'angle d'observation, ces œufs sont de forme ronde ou présentent un contour ovale (Fig. 1, A). Ils mesurent 70 μ dans leur grand axe et 50 μ dans leur

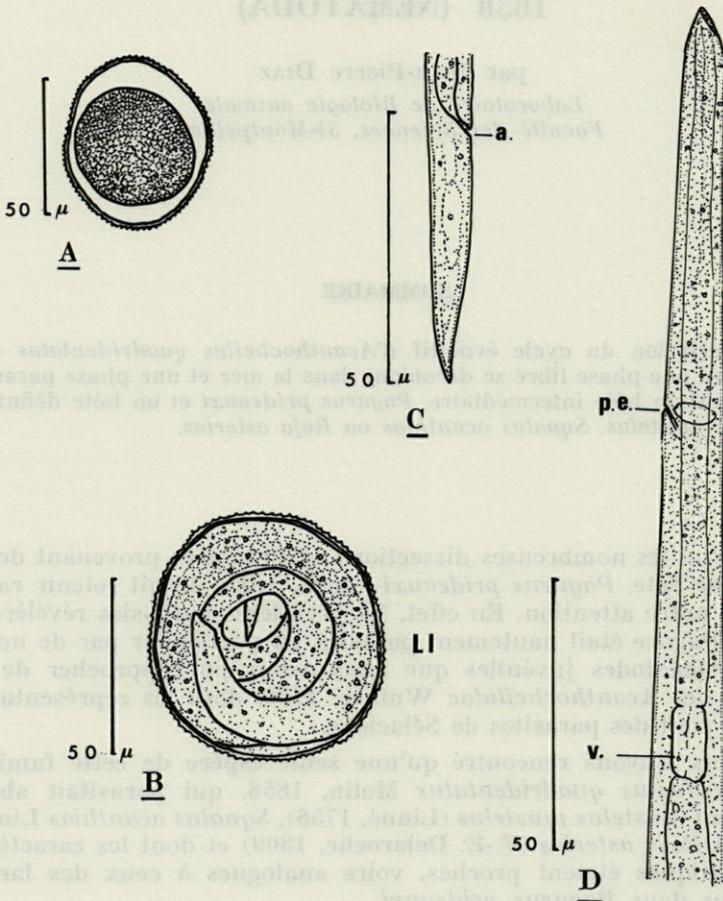


FIG. 1. — A : œuf insegmenté; B : œuf contenant une larve du 1^{er} stade; C : larve du 1^{er} stade, extrémité postérieure; a : anus; D : larve du 1^{er} stade : extrémité antérieure, en vue latérale gauche, p. e. : pore excréteur; v : ventricule.

petit axe. Ces dimensions apparaissent inférieures à celles mentionnées par YAMAGUTI (1941) pour des œufs d'*Acanthocheilus quadridentatus* récoltés dans l'estomac de *Mustelus griseus* Pietschman et de *M. manazo* Bleeker de la mer du Japon ($84-114 \mu \times 60-93 \mu$).

La coque, épaisse de $1,5 \mu$, possède une ornementation aréolée. Elle est séparée de la membrane cellulaire par un espace rempli de liquide.

Nous avons obtenu, au laboratoire, le développement de ces œufs en les déposant, sitôt après leur ponte, dans des tubes à essai remplis d'eau de mer et renouvelée 2 fois par jour. Par décantation, ces œufs sont tombés au fond des tubes à essai, ce qui a facilité leur prélèvement afin d'en contrôler le développement.

Nous avons noté les principales étapes de ce développement.

Les œufs entrent en segmentation dès la 2^e heure de l'expérience pour certains, au bout d'une dizaine d'heures pour la plupart. Ils parviennent à la 24^e heure aux stades classiques, à 3 et à 4 cellules disposées en T, puis en losange. Au bout de 48 heures, tous les embryons sont au stade morula. La gastrulation s'effectue à partir de la 72^e heure et la segmentation et l'organogenèse conduisent à la formation d'un stade têtard, certains embryons évoluant déjà vers l'aspect vermiforme. Dès le 7^e jour, les larves bien constituées, enroulées sur elles-mêmes dans la coque de l'œuf, commencent à être nombreuses (Fig. 1, B et planche I, 2).

Au 19^e jour, les larves sortent de la coque de l'œuf. Ce sont des larves du 1^{er} stade. Elles sont petites, effilées aux 2 extrémités et mesurent 400μ de long et 16μ dans leur plus grand diamètre. L'œsophage, relativement long, atteint 125μ et le ventricule glandulaire qui lui fait suite est plus long que large ($11 \mu \times 6 \mu$), (Fig. 1, D et planche I, 1). La queue mesure 47μ (Fig. 1, C et planche I, 4). L'appareil génital est représenté par une cellule ventrale distante de 240μ de l'extrémité antérieure.

Ces larves ont des mouvements de courbure irréguliers, relativement lents. Elles s'enroulent le plus souvent sur elles-mêmes et semblent ne pas pouvoir se déplacer. Au 21^e jour, elles commencent à muer (planche I, 7). Les jeunes individus du 2^e stade qui en résultent, montrent la même passivité et le même comportement qu'au stade précédent.

II. — PHASE PARASITE

A. ÉVOLUTION DANS *Pagurus prideauxi*.

Nous avons localisé des formes larvaires d'*Acanthocheilus quadridentatus* dans le céphalothorax de *Pagurus prideauxi* et plus pré-

cisément dans les 2 caeca pyloriques qui débouchent dorsalement à la base de l'intestin. La présence de ces parasites détermine un allongement et une distention des caeca sur lesquels apparaissent des digitations alignées. Nous avons également observé ces parasites dans des digitations de l'hépatopancréas qui semble réagir à leur présence. Cette réaction est tellement importante qu'elle devient mortelle pour bon nombre de ces Nématodes.

C'est une larve du 2^e stade, identique à celle résultant de la première mue, qui parvient dans les caeca pyloriques de *Pagurus prideauxi*.

1°) *La larve du 2^e stade.*

Cette larve, translucide, se meut dans le caecum pylorique du Pagure. Sa longueur varie suivant son âge et peut atteindre une dizaine de mm et sa largeur 0,2 mm.

L'extrémité antérieure est pourvue de 3 lèvres, celles situées latéro-ventralement étant plus proéminentes que la lèvre dorsale (planche I, 3 et 5). L'œsophage, relativement long, se termine par un ventricule arrondi (Fig. 2). L'intestin est rectiligne. La queue conique

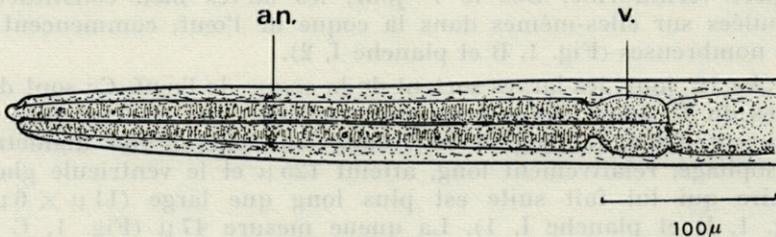


FIG. 2. — Larve du 2^e stade, extrémité antérieure.

mesure une centaine de μ (planche I, 6). L'appareil génital, d'abord représenté par un amas cellulaire chez les jeunes larves, devient un cordon sinueux et ventral chez les larves plus âgées.

La 2^e mue, que nous avons observée, intervient et transforme cette larve en une larve du 3^e stade (planche I, 9).

2°) *La larve du 3^e stade.*

Cette larve mesure 17 mm de longueur et 0,4 mm de largeur. Sa cuticule est finement striée transversalement. La queue conique mesure de 0,10 à 0,25 mm de long et se termine par un minuscule bouton (Fig. 3, E et F, planche II, 2). A 80 μ de l'extrémité postérieure se situent, latéralement, les phasmides difficiles à distinguer.

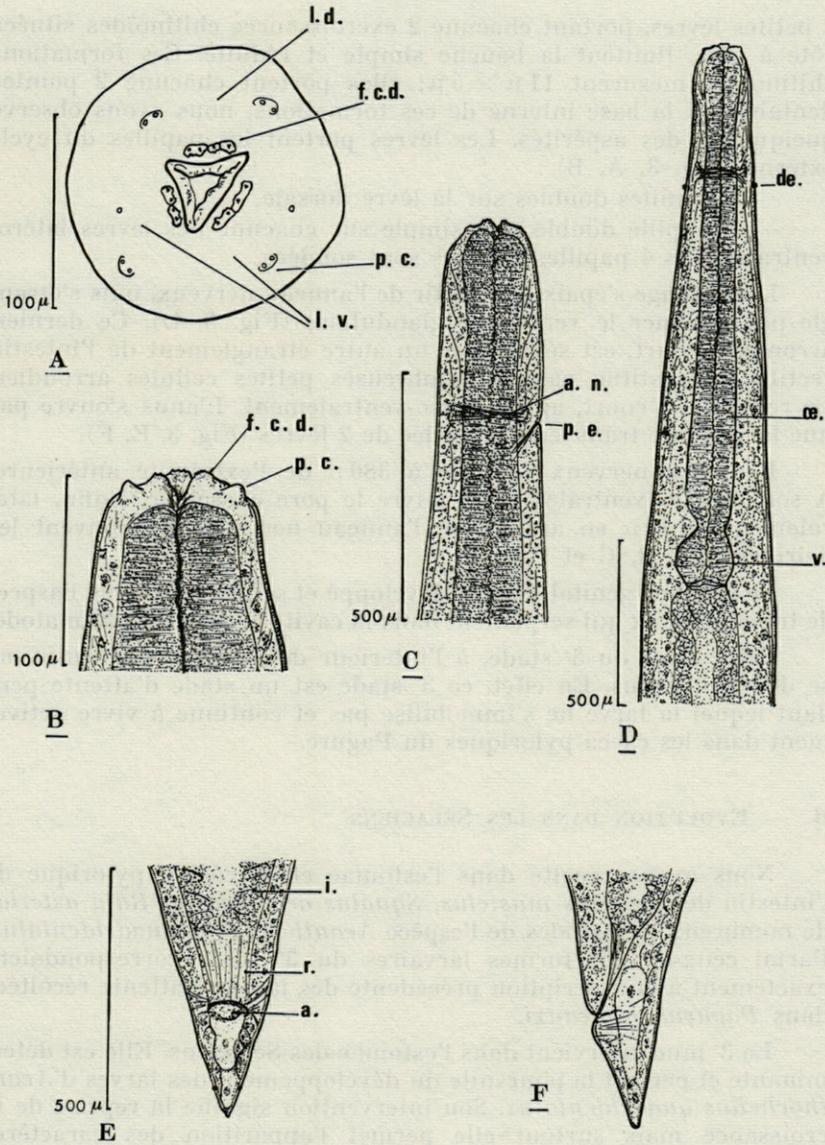


FIG. 3. — Larve du 3^e stade : A : Vue apicale montrant la disposition des papilles céphaliques (p. c.) et des formations chitinoïdes dentaires (f. c. d.) sur les lèvres; l. d. : lèvre dorsale; l. l. v. : lèvres latéro-ventrales; B : Tête : vue ventrale; C : Extrémité antérieure, profil gauche permettant d'observer la position du pore excréteur (p. e.) par rapport à l'anneau nerveux (a. n.); D : Extrémité antérieure en vue ventrale. L'échelle plus réduite qu'en C permet d'observer l'œsophage en entier (œ.), le ventricule glandulaire arrondi (v.) et les deirides (de.) en arrière de l'anneau nerveux; E : Queue en vue ventrale. a : anus; i. : intestin; r. : rectum; F : Queue en vue latérale.

3 petites lèvres, portant chacune 2 excroissances chitinoïdes situées côte à côte, limitent la bouche simple et réduite. Ces formations chitinoïdes mesurent $11\ \mu \times 5\ \mu$; elles portent chacune 2 pointes dentaires. A la base interne de ces formations, nous avons observé quelquefois des aspérités. Les lèvres portent les papilles du cycle externe (Fig. 3, A, B) :

- 2 papilles doubles sur la lèvre dorsale,
- 1 papille double et 1 simple sur chacune des lèvres latéro-ventrales. Les 4 papilles doubles sont soudées.

L'œsophage s'épaissit à partir de l'anneau nerveux, puis s'étrangle pour former le ventricule glandulaire (Fig. 3, D). Ce dernier, arrondi et court, est séparé par un autre étranglement de l'intestin rectiligne constitué par de nombreuses petites cellules arrondies. Le rectum est court, aplati dorso-ventralement. L'anus s'ouvre par une large fente transversale bordée de 2 lèvres (Fig. 3, E, F).

L'anneau nerveux se situe à $380\ \mu$ de l'extrémité antérieure. A son niveau, ventralement, s'ouvre le pore excréteur. Enfin, latéralement, à $30\ \mu$ en arrière de l'anneau nerveux, se trouvent les deirides (Fig. 3, C et D).

Le système génital est peu développé et se présente sous l'aspect de tubes sinueux qui serpentent dans la cavité générale du Nématode.

Cette larve du 3^e stade, à l'intérieur de *Pagurus prideauxi*, ne se développe plus. En effet, ce 3^e stade est un stade d'attente pendant lequel la larve ne s'immobilise pas et continue à vivre activement dans les caeca pyloriques du Pagure.

B. — EVOLUTION DANS LES SÉLACIENS.

Nous avons récolté dans l'estomac et la région pylorique de l'intestin de *Mustelus mustelus*, *Squalus acanthias* et *Raja asterias* de nombreux Nématodes de l'espèce *Acanthocheilus quadridentatus*. Parmi ceux-ci, des formes larvaires du 3^e stade correspondaient exactement à la description précédente des larves d'attente récoltées dans *Pagurus prideauxi*.

La 3^e mue intervient dans l'estomac des Sélaciens. Elle est déterminante et permet la poursuite du développement des larves d'*Acanthocheilus quadridentatus*. Son intervention signifie la reprise de la croissance mais surtout elle permet l'apparition des caractères adultes qui étaient absents ou à peine ébauchés chez la larve du 3^e stade.

1°) La larve du 4^e stade.

Cette larve très différenciée ressemble beaucoup à l'adulte. Ses

dimensions sont intermédiaires entre celles des larves du 3^e stade et celles des adultes.

La cavité buccale est réduite, bordée par 3 petites lèvres qui sont accusées par la présence sur chacune d'elles de 2 paires de dents triangulaires dirigées vers l'avant (Fig. 4, C). Ces paires de dents ont donc remplacé les petites pointes dentaires portées par les excroissances chitinoïdes de la larve du 3^e stade. Sur chaque lèvre, chaque paire de dents est nettement séparée de l'autre. Nous retrouvons les 10 papilles du cycle externe agencées de la même façon qu'au stade précédent (Fig. 4, A). Le tube digestif est semblable à celui de la larve du 3^e stade : l'œsophage, en forme de massue, relativement mince à son extrémité antérieure, a son dia-

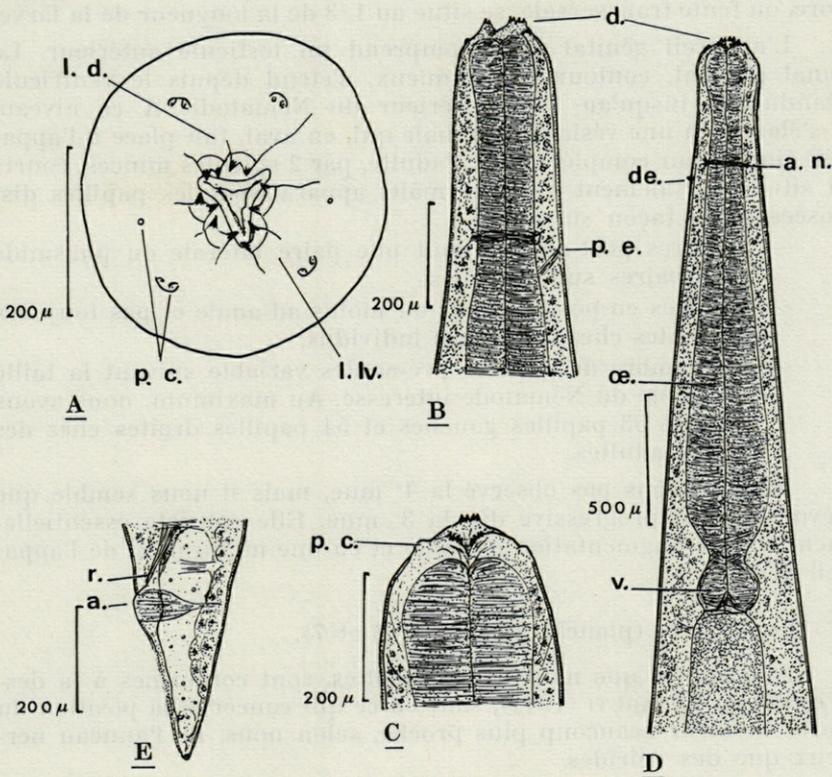


FIG. 4. — Larve du 4^e stade : A : Vue apicale. Les formations chitinoïdes dentaires de la larve du 3^e stade sont remplacées par 4 dents sur chaque lèvre; B : Extrémité antérieure, profil droit; C : Tête en vue ventrale; D : Extrémité antérieure en vue ventrale. de : deirides; v. : ventricule glandulaire; E : Queue d'une jeune femelle.

mètre qui s'accroît nettement, comme chez l'adulte, à partir de l'anneau nerveux. Le ventricule glandulaire rond est analogue à celui du stade précédent (Fig. 4, D, planche II, 4). L'intestin rectiligne aboutit à l'anus qui s'ouvre ventralement à 0,33 mm de l'extrémité caudale.

Les positions relatives de l'anneau nerveux, du pore excréteur et des deirides n'ont pas changé (Fig. 4, B et D). La queue, en forme de corne, est terminée par un petit bouton (Fig. 4, E). Elle porte latéralement les phasmes.

L'appareil génital femelle est bien développé. Les oviductes se rejoignent en un utérus commun, relativement court (il est beaucoup plus long chez l'adulte) et dirigé de l'arrière vers l'avant. Enfin, le vagin, trapu et musculeux, se coude vers la face ventrale. Le gonopore, ou fente transversale, se situe au 1/3 de la longueur de la larve.

L'appareil génital mâle comprend un testicule antérieur. Le canal efférent, contourné et sinueux, s'étend depuis le ventricule glandulaire jusqu'au 1/3 postérieur du Nématode. A ce niveau, il s'élargit en une vésicule séminale qui, en aval, fait place à l'appareil éjaculateur complété, chez l'adulte, par 2 spicules minces, courts et situés dorsalement. Chez le mâle, apparaissent les papilles disposées de la façon suivante :

- 4 paires post-anales, dont une paire latérale ou phasme et 3 paires sub-ventrales,
- 3 paires en position plus ou moins ad-anale et pas toujours présentes chez les jeunes individus,
- un nombre de papilles pré-anales variable suivant la taille et le côté du Nématode intéressé. Au maximum, nous avons compté 53 papilles gauches et 54 papilles droites chez des mâles adultes.

Nous n'avons pas observé la 4^e mue, mais il nous semble que l'évolution est progressive dès la 3^e mue. Elle consiste essentiellement en une augmentation de taille et en une maturation de l'appareil génital.

2°) *Les adultes* (planche II, 3, 4, 5, 6 et 7).

Les adultes que nous avons récoltés, sont conformes à la description de YAMAGUTI (1941), sauf en ce qui concerne la position du pore excréteur beaucoup plus proche, selon nous, de l'anneau nerveux que des deirides.

Voici les dimensions, en mm, minimales et maximales que nous avons relevées :

	mâles	femelles
Longueur	25 - 42	53 - 70
Largeur	0,56 - 0,82	0,90 - 1,13
Oesophage	1,07 - 2,40	2,90 - 3,36
Ventricule glandulaire	0,24 - 0,36	0,38 - 0,43
Extrémité antérieure - anneau nerveux	0,45 - 0,72	0,56 - 0,67
Extrémité antérieure - pore excréteur	0,45 - 0,75	0,57 - 0,67
Extrémité antérieure - deirides	0,47 - 0,83	0,63 - 0,75
Queue	0,11 - 0,17	0,33 - 0,60
Extrémité antérieure - gonopore femelle		17,20 - 24
Longueur des spicules	0,33 - 0,60	

DISCUSSION

Il nous paraît intéressant de souligner, d'une part, que la larve du 1^{er} stade, sortant de la coque de l'œuf, fait sa 1^{re} mue dans la mer, d'autre part, que la jeune larve du 2^e stade, aboutissement de la phase libre du cycle évolutif, s'identifie aux jeunes larves parasites de *Pagurus prideauxi*. Par conséquent, il ne peut y avoir de premier hôte intermédiaire précédant *Pagurus prideauxi*.

Le mode d'infestation du Pagure n'est pas encore éclairci. Cependant, le comportement des larves obtenues au laboratoire nous permet de supposer que cette infestation se fait passivement : les jeunes larves du 2^e stade, dans la mer, doivent reposer au fond et se mêler à la nourriture que le Pagure ingère. Leur petite taille ($400 \mu \times 16 \mu$) leur permettrait de franchir l'estomac du Crustacé sans dommage. Un tactisme, sans doute d'origine chimique, les orienterait alors vers les caeca pyloriques du Pagure.

La détermination des Nématodes juvéniles parasites de *Pagurus prideauxi* s'est avérée difficile. Cependant, le ventricule glandulaire de forme ronde, les 3 petites lèvres qui possèdent chacune 4 pointes dentaires et l'absence d'interlabia (cf. CHABAUD *in* Grassé) nous ont permis de rapprocher ces larves de la famille des *Acanthocheilidae* dont les représentants adultes sont des parasites de Sélaciens. Nous avons récolté ces larves uniquement dans les caeca pyloriques de *Pagurus prideauxi*. Le taux d'infestation est important (50 %) et

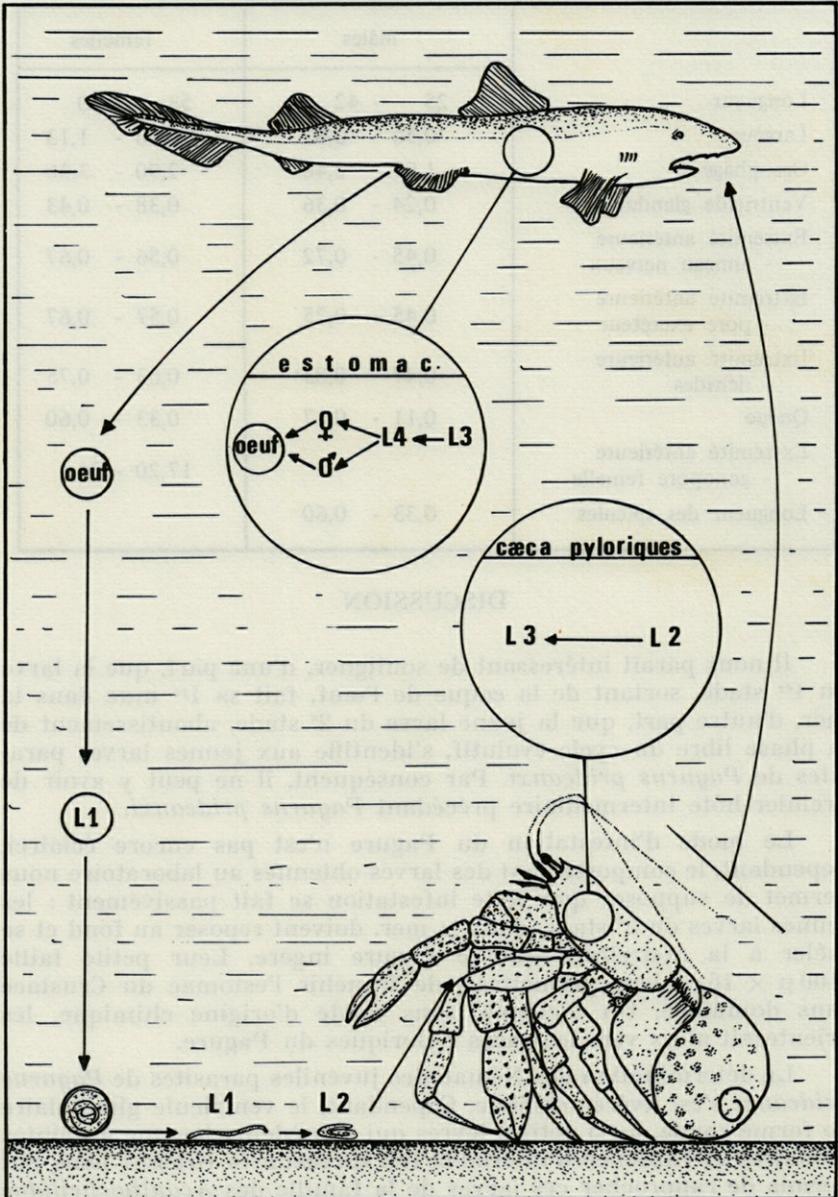


FIG. 5. — Schéma du cycle évolutif d'*Acanthocheilus quadridentatus*. Le Sélacien représenté à l'échelle 1/5 environ, est *Mustelus mustelus*. *Pagurus prideauxi* est schématisé grandeur nature.

le nombre de Nématodes présents dans chaque Pagure parasité varie de 1 à 15. Ce Crustacé est nécessairement l'hôte intermédiaire habituel du cycle de ces Nématodes.

Nous avons récolté dans le tube digestif de 3 Sélaciens, *Mustelus mustelus*, *Squalus acanthias* et *Raja asterias*, des Nématodes adultes faisant partie de la famille des *Acanthocheilidae*. Il s'agit de l'espèce *Acanthocheilus quadridentatus*. Parmi ces Nématodes adultes figuraient des larves du 3^e et du 4^e stade. Celles du 3^e stade présentaient des dimensions et des caractères semblables à celles recueillies dans les caeca pyloriques de *Pagurus prideauxi*. Par ailleurs, le contenu stomacal des petits Sélaciens disséqués, tout en nous permettant de constater qu'ils étaient très friands de petits animaux, notamment de Crustacés, nous a livré quelques restes identifiés appartenant à *Pagurus prideauxi* (pinces, céphalothorax...). Les jeunes Sélaciens s'infestent donc en ingérant des *Pagurus prideauxi*, et les larves parasites du Pagure poursuivent ainsi leur développement dans le tube digestif de *Mustelus mustelus*, *Squalus acanthias* ou *Raja asterias*.

Un autre fait a retenu notre attention : la fréquence des Nématodes parasites chez les Sélaciens sus-cités est liée à leur taille. Ainsi, pratiquement tous les jeunes individus sont infestés, tandis que les plus âgés ne le sont pas, ou très rarement. Pour être plus précis, nous avons disséqué 26 *Squalus acanthias*, dont la longueur est supérieure à 45 cm, aucun n'était parasité. Par contre, sur 19 *Squalus acanthias*, dont la longueur était inférieure à 45 cm, 16 étaient parasités. Nous avons fait la même constatation chez *Mustelus mustelus*.

Ce phénomène peut s'expliquer si nous considérons la nourriture des Squales, en fonction de leur âge. Nous avons constaté que le contenu stomacal des petits individus se composait surtout de Crustacés (Crabes, Crevettes...), tandis que celui des grands Squales comprenait des Poissons (Sardines, Maquereaux...) et des Céphalopodes. L'apport successif de proies différentes conditionne la présence des Nématodes parasites. Les Sélaciens de petite taille s'infestent en se nourrissant de petites proies, dont *Pagurus prideauxi*, que délaissent les Sélaciens de grande taille pour des proies plus importantes, mais non infestées. Si la nourriture joue un rôle dans l'infestation des Sélaciens, nous pouvons également expliquer l'absence de Nématodes chez les gros Squales, par un phénomène bien naturel : la mort de ces Nématodes. Bien que la durée de vie de ces derniers nous soit inconnue, il est logique de penser qu'elle doit être relativement brève.

Cependant, si cette solution paraît plausible, nous ne pouvons pas négliger totalement les phénomènes physiologiques : ainsi, une immunité naturelle intervenant avec l'âge du Sélacien pourrait être une explication possible de ce phénomène.

CONCLUSION

Il ressort de nos observations que le cycle évolutif d'*Acanthocheilus quadridentatus* est hétéroxène. Ce cycle comprend une phase libre qui se déroule dans la mer et une phase parasite, plus longue que la précédente, qui intéresse 2 hôtes successifs : un Arthropode, *Pagurus prideauxi*, et un Sélacien, *Mustelus mustelus*, *Squalus acanthias* ou *Raja asterias*.

La phase libre débute par l'émission de l'œuf dans le milieu marin avec les excréments des Sélaciens. Cet œuf qui est insegmenté à la ponte, se développe, et à l'intérieur de la coque se forme bientôt une jeune larve enroulée sur elle-même.

Nous avons obtenu ce développement au laboratoire et nous avons constaté que cette larve sortait de la coque de l'œuf dès le 19^e jour. La 1^{re} mue intervenait aussitôt : la jeune larve du 2^e stade qui en résultait, restait passive au fond du récipient et n'évoluait plus. Nous ne savons pas comment s'effectue l'infestation du Pagure, toujours est-il que nous retrouvons la jeune larve du 2^e stade dans les caeca pyloriques du Crustacé. Cette larve s'accroît, mue et devient une larve du 3^e stade ou stade d'attente. Bien qu'active dans le caecum, cette larve ne se développe plus.

Le développement ne reprend que lorsque le Pagure infesté est ingéré par un des Sélaciens mentionnés dans l'estomac desquels, 2 mues successives interviennent et transforment la larve du 3^e stade en une larve du 4^e stade, puis en adulte. Le cycle reprendra après accouplement.

Dans la région de Sète, *Pagurus prideauxi* est, semble-t-il, le seul hôte intermédiaire habituel de ce cycle. Par contre, nous avons disséqué 3 hôtes définitifs, *Mustelus mustelus*, *Squalus acanthias* et *Raja asterias*, chez qui l'infestation est fonction de l'âge.

RÉSUMÉ

Le cycle évolutif d'*Acanthocheilus quadridentatus* Molin, 1858 comprend une phase libre qui se déroule en mer, et une phase parasite intéressant deux hôtes successifs, un Arthropode, *Pagurus prideauxi* Leach, 1815 et un Sélacien, *Mustelus mustelus* (Linné, 1758), *Squalus acanthias* Linné, 1758 ou *Raja asterias* (F.E. Delaroche, 1809).

Pendant la phase libre, l'œuf insegmenté à la ponte se développe dans la mer et libère de sa coque une larve du 1^{er} stade.

Cette larve mue aussitôt et la jeune larve du 2^e stade qui en résulte n'évolue plus. Elle parvient dans un caecum pylorique du Crustacé où son développement s'arrête au 3^e stade. Ce développement reprend lorsque le Crustacé infesté est ingéré par un Sélacien dans l'estomac duquel la larve du Nématode deviendra adulte.

SUMMARY

The life cycle of *Acanthocheilus quadridentatus* Molin, 1858, includes a free stage which occurs in the sea and a parasitic stage concerning two successive hosts, an Arthropoda, *Pagurus prideauxi* Leach, 1815 and a Selachian *Mustelus mustelus* (Linné, 1758), *Squalus acanthias* Linné, 1758 or *Raja asterias* (F.E. Delaroche, 1809).

During the free stage, the egg laid unsegmented develops in the sea and frees out its shell a first-stage larva. This larva turns, at once, into a second-stage larva which no longer develops. It reaches the pyloric caecum of the Crustacean where its growth comes to an end with the third-stage. Its development starts again when the infested Crustacean is ingested by a Selachian in the stomach of which the Nematoda larva will turn into an adult.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Entwicklungszyklus von *Acanthocheilus quadridentatus* Molin, 1858 umfasst eine freie, im Meer ablaufende Phase, und eine parasitische Phase in zwei aufeinanderfolgenden Wirten, einem Arthropoden, *Pagurus prideauxi* Leach, 1815 und einem Selachier, *Mustelus mustelus* (Linné, 1758), *Squalus acanthias* Linné, 1758 oder *Raja asterias* (F.E. Delaroche, 1809).

Während der freien Phase entwickelt sich aus dem bei der Ablage unsegmentierten Ei eine Larve des ersten Stadiums, die die Eihülle verlässt. Diese Larve häutet sich sofort; das folgende Stadium 2 entwickelt sich nicht weiter. Die Larve gelangt in einen Blindsack des Krebsdarmes, wo die Entwicklung im Stadium 3 stehen bleibt. Sie geht erst weiter, wenn der befallene Einsiedlerkreb von einem Selachier gefressen wird, in dessen Magen die Nematodenlarve dann adult wird.

BIBLIOGRAPHIE

- FOREST J., 1958. Sur la nomenclature des Pagures des mers françaises. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 30 (1) : 94-100.
- GRASSÉ P.P., 1958. Traité de Zoologie. Némathelminthes (Nématodes). Masson et Cie, 4, fasc. III, 932-937 et 988-992.
- YAMAGUTI S., 1941. Studies on the Helminth fauna of Japan, part. 33. Nematodes of fishes II. *Jap. J. Zool.*, 9 (3) : 344-396.
- YAMAGUTI S., 1961. Systema Helminthum. The Nematodes of Vertebrates. Intersciences Publishers, New-York - London, 1-81.

Reçu le 18 janvier 1971.

PLANCHE I

1. Larve du 1^{er} stade : extrémité antérieure ($\times 1\ 000$); 2. Œuf contenant une larve du 1^{er} stade ($\times 470$); 3. Jeune larve du 2^e stade : extrémité antérieure ($\times 390$); 4. Larve du 1^{er} stade : extrémité postérieure ($\times 750$); 5. Larve âgée du 2^e stade : extrémité antérieure ($\times 320$); 6. Jeune larve du 2^e stade : extrémité postérieure ($\times 240$); 7. 1^{re} mue ($\times 470$); 8. Larve du 3^e stade : extrémité antérieure, vue latérale ($\times 460$); 9. 2^e mue ($\times 150$).

PLANCHE II

1. Larve du 3^e stade : extrémité antérieure ($\times 230$); 2. Larve du 3^e stade : extrémité postérieure ($\times 220$); 3. Adulte : tête, vue latérale gauche montrant les 4 dents sur la lèvre latéro-ventrale gauche (à gauche sur la photographie) et les papilles céphaliques ($\times 290$); 4. Adulte : extrémité antérieure permettant d'observer l'œsophage en forme de massue, le ventricule glandulaire arrondi, l'intestin et le cordon génital ($\times 50$); 5. Adulte : queue d'une femelle ($\times 145$); 6. Adulte : queue d'un mâle ($\times 145$); 7. Adulte : extrémité antérieure montrant la position de l'anneau nerveux ($\times 75$).

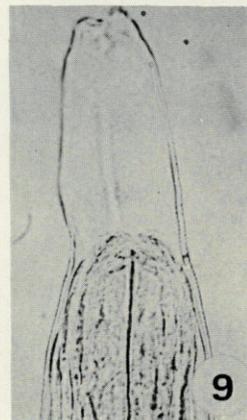
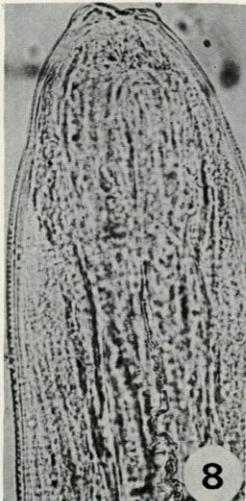
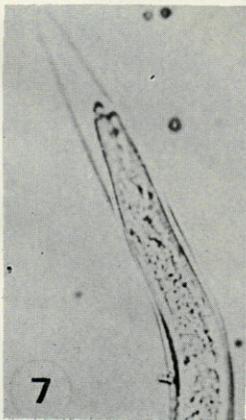
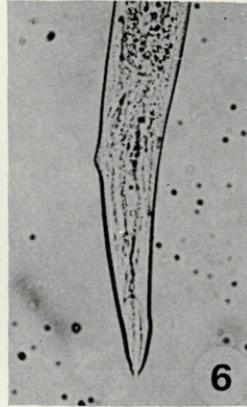
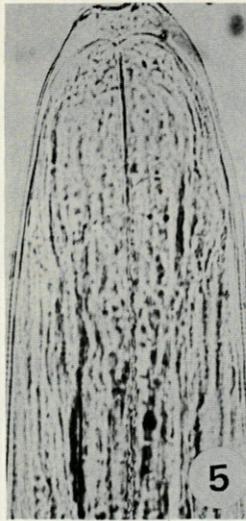
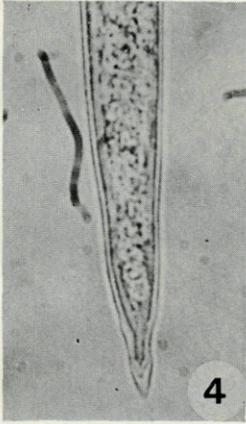
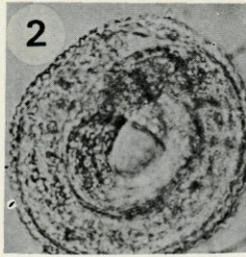
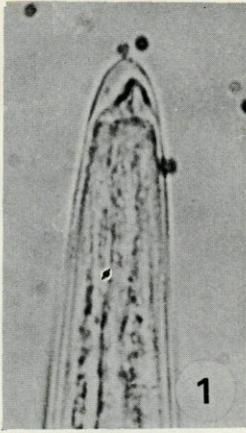


PLANCHE I

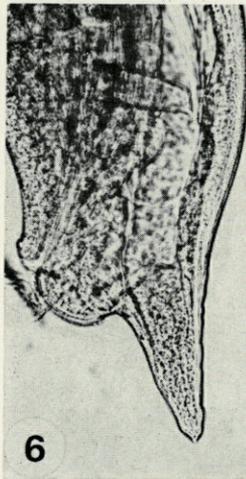
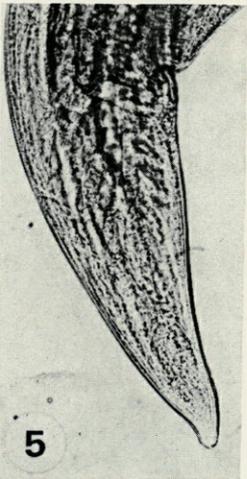
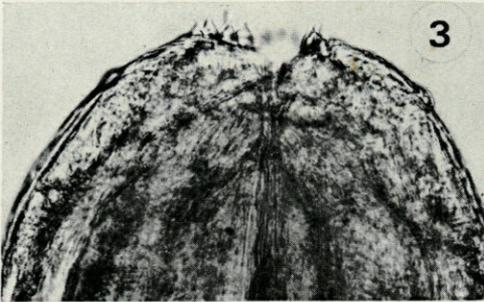
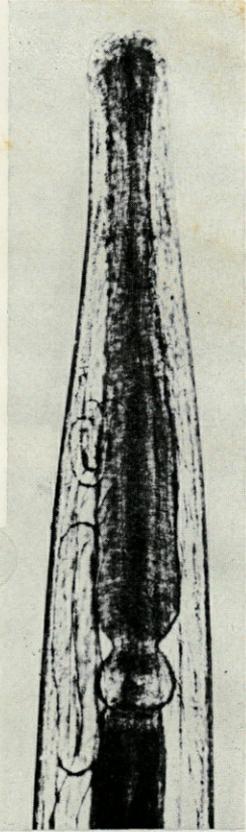
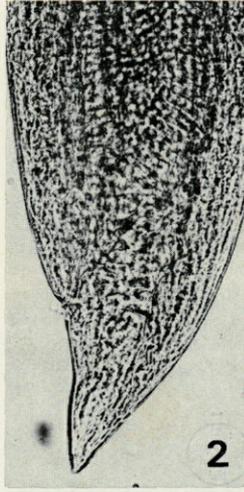
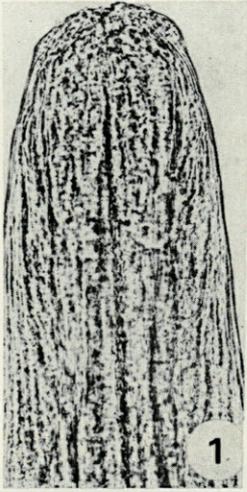


PLANCHE II

**ASPECTS IN THE POPULATION DYNAMICS
OF *DEROCHEILOCARIS TYPICA* ⁽¹⁾
(MYSTACOCARIDA, CRUSTACEA)**

by John R. HALL

*Department of Zoology, University of North Carolina,
Chapel Hill, and Institute of Marine Sciences, Morehead City,
North Carolina, U.S.A. 27514 (2)*

and Robert R. HESSLER

*Scripps Institution of Oceanography,
La Jolla, California, U.S.A. 92037*

ABSTRACT

Derocheilocaris typica is shown to have a maximum life span of one year. Reproduction takes place during spring and summer, with the duration of the recruitment period inversely correlated with latitude. Larval development is completed at Nobska Beach in about fourty days. Total body length is directly correlated with latitude except for individuals from the southern extremity of the animals range.

INTRODUCTION

Historically, the interstitial environment represents a recent discovery in the field of marine biology. The first major studies

(1) The Latin word " caris ", meaning shrimp or crab, is feminine. Therefore the masculine " us " ending is in error for the type species.

(2) Present address : The University of Georgia, Marine Institute, Sapelo Island, Georgia 31327, U.S.A.

of this environment were undertaken by REMANE and his school at Kiel (REMANE, 1952). The development of the field, until recently, has involved primarily systematic investigations with little emphasis on ecological problems other than the variability and effects of various edaphic factors in influencing animal distribution. Within the past ten years, however, increasing attention has been given to the quantification of data collection and the use of moderately sophisticated sensing devices which allow more precise and continuous acquisition of data on changes in environmental factors (JANSSON, 1968; McINTYRE, 1969; and RIEDL & MACHAN, in preparation). Surprisingly, detailed studies of the population kinetics of interstitial organisms are essentially nonexistent. Portions of the population ecology of a few species have been published (PAWLAK, 1969; SCHMIDT, 1968, 1969; STRIETZEL, 1967). The present paper is an attempt to help fill this gap, using the mystacocarid crustacean *Derocheilocaris typica* Pennak and Zinn, 1943. The primary interest in this paper will be the qualitative and to some extent the quantitative dynamics of the annual cycle.

Mystacocarida are one of the most studied groups from the interstitial environment. There are two main reasons. First, when the animal is present, it is abundant and easily collected. Secondly, mystacocarids are easily identified and separated from other members of the interstitial fauna. Both these facts are quite important in influencing selection of a study animal.

The species *Derocheilocaris remanei* Delamare Deboutteville & Chappuis (1951) is the best known. In his monographic work on the biology of the subterranean ground water, DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960) summarized the information he collected on *D. remanei*. RENAUD-DEBYSER (1963), FIZE (1963) and WELLS & CLARK (1965) investigated the distribution pattern of *D. remanei* on a variety of beaches. JANSSON (1966), in an autecological study of *D. remanei*, placed emphasis on distribution patterns and physical factors in determination of observed patterns. AX (1969) described the distribution pattern of *D. remanei* at Canet Plage (French Mediterranean coast). Most recently, MASRY (1970) mentioned the distribution of *D. remanei* f. *achzivi* and a new species *D. tehiyae* Masry & Por (1970) from the Israeli Mediterranean coast.

D. typica has been the subject of fewer ecological studies. BLACKWELDER (MS Thesis, 1966, Wake Forest College) investigated distribution and seasonal abundance on beaches in the Carolinas (USA). HESSLER and SANDERS (1966) described the pre-adult (seven) and adult (two) stages of *D. typica* from the type locality, Nobska Beach (Woods Hole, Mass., USA) and discussed the ecology of the species distribution. HESSLER (1969) considered the role of grain-size as well as species range.

To date, nothing is published about the population dynamics of this important interstitial taxon.

Ideally, a study of population biology should consider the following features: length of life, sex ratios, method of fertilization, fecundity, periodicity of gamete production, development time or growth rate, age specific mortality, dispersal or segregation of stages or sexes, immigration and emigration, and finally changes in abundance both seasonally and from year to year. Additionally, information on latitudinal changes in reproductive biology can be useful.

Because of the difficulty in making a meaningful quantitative census of the interstitial meiofauna, some of these features have been beyond our ability to measure adequately. It is for this reason that we emphasize qualitative factors in this study.

ACKNOWLEDGEMENTS

Hall would like to thank Dr. Rudolf SCHELTEMA for the opportunity of working in his laboratory where most of his work was performed. Appreciation is expressed for the patience and many helpful suggestions of Drs. J. OTT, R. RIEGER, R. RIEDL, H. SANDERS and Messrs. M. CREZEE and E. LINDGREN. Hessler wishes to thank his colleague Mr. George R. HAMPSON for help in the field and Dr. Howard L. SANDERS for many useful discussions.

Hall's work was predominantly supported by a predoctoral fellowship from the Duke University Marine Laboratory and the Cooperative Program of Biological Oceanography, in turn supported through the National Science Foundation Grant GB-8189. Preparation was supported by Sea Grant Institutional Program of the National Science Foundation Grant GH 103. Hessler's work was supported by NSF Grants GB 563 and GB 14488.

This work is a contribution of the Woods Hole Oceanographic Institution (no. 2661) and the Scripps Institution of Oceanography.

METHODS

As is often the case, this study grew gradually, the analysis becoming more detailed as new questions suggested themselves. For this reason there are important gaps in the early data. The results presented here are the merging of two distinct programs. HESSLER's contribution to the present study grew out of an interest in the nature of larval development in the Mystacocarida (HESSLER

and SANDERS, 1966). The resulting sampling program on Nobska Beach (Mass., USA) ($41^{\circ}29.8' N$; $70^{\circ}39' W$) ran from June 11, 1964 to December 6, 1965. Initially, only the relative frequency of different larval stages was measured, but gradually, observations on adult size and reproductive state were added.

HALL's interest was part of an in depth autecological study in which emphasis was placed on population biology, distribution and behavioral responses to selected environmental factors (HALL, Ph.D. Thesis, 1971, University of North Carolina). The sampling program ran from September, 1968 to November, 1969 on Nobska Beach. Additional sampling for comparative purposes ran from December, 1969 to August, 1970 on Iron Steamer Pier (hereafter, ISP) Beach (North Carolina, USA) ($34^{\circ}41.5' N$; $76^{\circ}49.7' W$).

Sampling procedures used in all studies were similar. Within each study all samples (with HESSLER's exception, listed below) were taken at the same site, in an attempt to sample only one population. HESSLER's first sample site (NW end of beach near bath houses) was abandoned after July 10, 1964, as mystacocarids disappeared from this spot. A site one hundred yards further SE was chosen. HALL's site was very near HESSLER's second site, located half-way between the central beach drain and the bath houses (Figure 1).

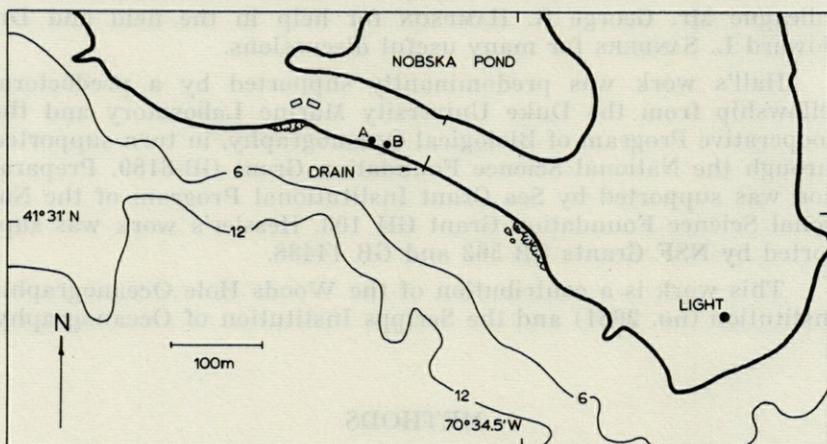


FIG. 1. — Nobska Beach, showing locations of sampling sites of Hall (A) and Hessler (B). Depth contours in meters.

Mystacocarid-bearing sand (from a depth of 20 to 40 cm) was stirred in a bucket of sea water, putting the animals into suspension. The sand was allowed to settle briefly before the water was decanted

through a 74 μm (HESSLER) or 64 μm (HALL) screen. Using a dissecting microscope, animals were picked out and killed in full strength (85 %) lactic acid. This technique has the advantage of killing with minimal distortion (that is, in an absolutely consistent way) which allows for accurate measuring. Great care was taken to assure randomness in selection of animals by completely clearing the optical field of mystacocarids before moving the sample. For any day's sampling, HESSLER attempted to collect at least 100 individuals; HALL, about 200. The animals were stained in a lactic acid solution of methyl blue (Gurr) and inspected for size and stage with a compound microscope.

The animals were measured as follows : with the animal lying on its side, a camera lucida line was drawn along the dorsal surface from the tip of the cephalon to the tip of the supra-anal process (Figure 2). Subsequently, the length of this line was measured and

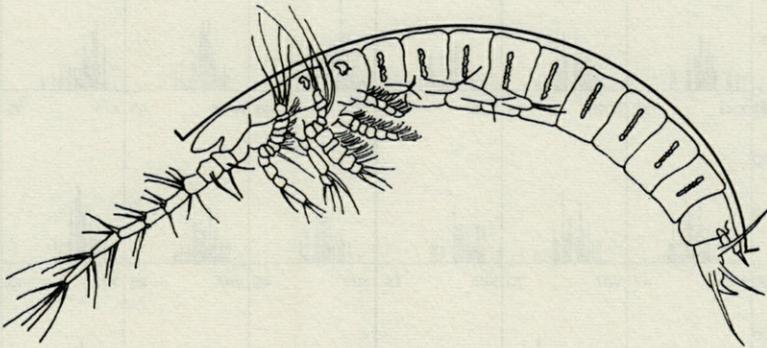


FIG. 2. — *Derocheilocaris typica* (after PENNAK and ZINN, 1943). Curved line along dorsal side shows length measured.

converted to millimeters, the conversion factor being determined with a stage micrometer.

During the winter, the population was sampled at least once a month. HALL's initial sampling was monthly until December, 1968, when samples were taken twice each month. Both authors increased the frequency of their sampling at the start of the reproductive season to a sample every two to five days.

All pre-adult stages were determined according to HESSLER and SANDERS (1966).

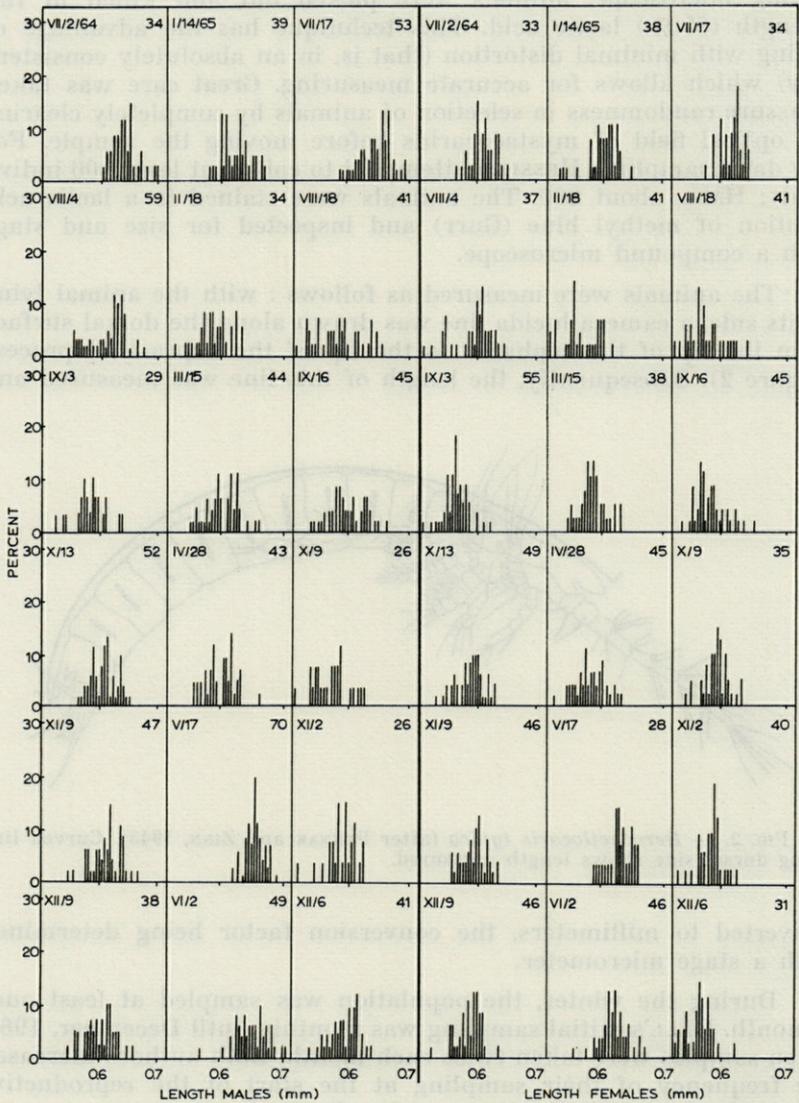


FIG. 3. — Monthly adult measurements presented as percentage size-frequency distributions. Data are from 1964-65. Date of each sample in upper left hand corner of data block; number of individuals measured in upper right hand corner.

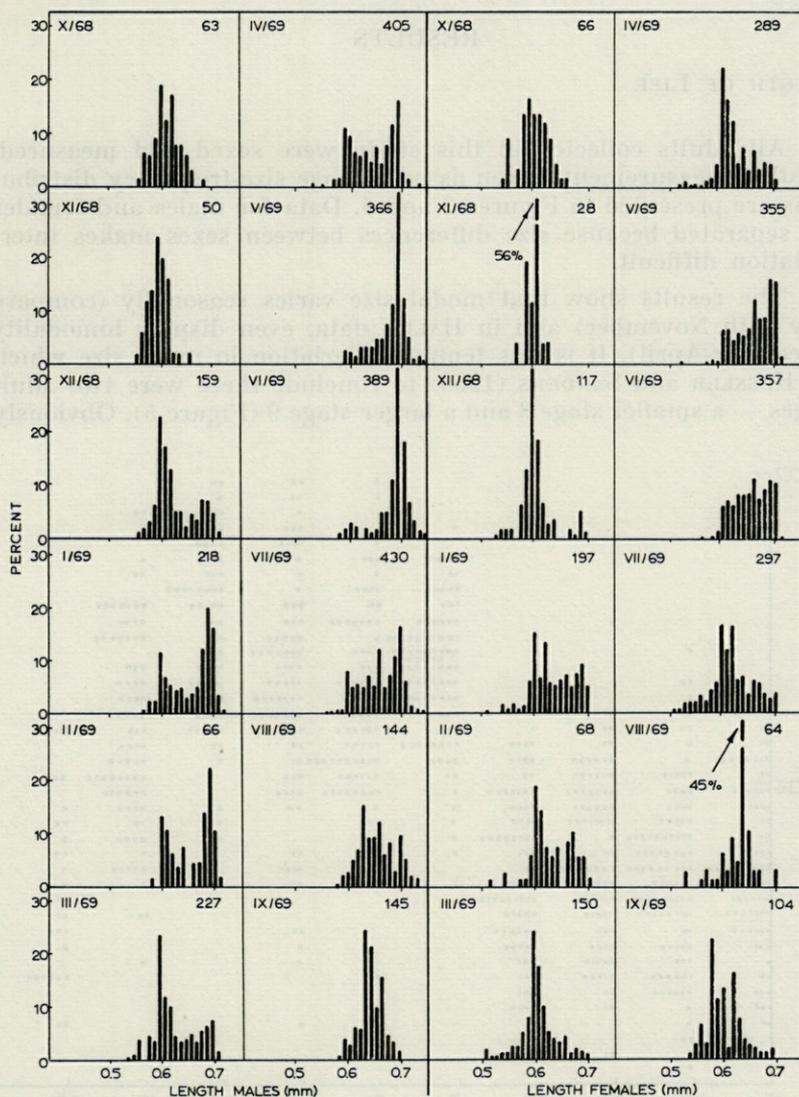


FIG. 4. — Mean monthly adult measurements presented as percentage size-frequency distributions. Data are from 1968-69. Number of individuals measured in upper right hand corner of data block.

RESULTS

LENGTH OF LIFE

All adults collected in this study were sexed and measured. Monthly measurements given as percentage size-frequency distributions are presented in Figures 3 and 4. Data for males and females are separated because size differences between sexes makes interpretation difficult.

The results show that modal size varies seasonally (compare May with November) and in HALL's data, even display bimodality (December-April). It is this temporal variation in mean size which led HESSLER and SANDERS (1966) to conclude there were two adult stages — a smaller stage 8 and a larger stage 9 (Figure 5). Obviously

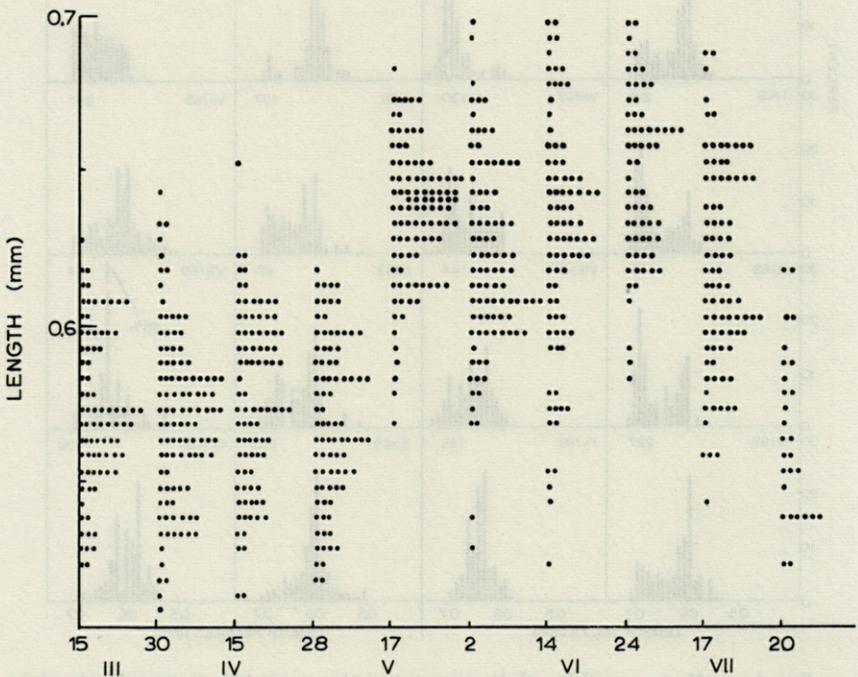


FIG. 5. — Temporal change in length distribution of adult *D. typica* at Nobska Beach interpreted as two adult stages (1965; combined data for males and females). The drop in size between July 17 and July 20 results from the death of the stage 9 adults and the appearance of the new year class as stage 8 adults.

during times when the two stages co-occur, it is impossible to assign specimens of intermediate size to a specific stage.

Within the period dominated by stage 8 individuals (August-late April in HESSLER's study; July-November in HALL's study) we noted small fluctuations in average size. Much of this variation is probably due to our inability to limit sampling to exactly one population (for instance, compare October, 1964, to February, 1965).

The histograms show a seasonality in appearance of the larger adult stage. Two subpatterns emerge. HESSLER found that the smaller stage 8 adults were present in the population from August through April. In April-May, the stage 8 adults molt to stage 9. From late April to early July only the larger adults occur in the population. During July, young produced in early June develop into stage 8 adults, while the stage 9 adults disappear from the population. In HALL's study, only smaller stage 8 adults are present from September through late November, but during the month of December, some of the smaller adults molt, resulting in both adult stages being present in the population and a bimodal length frequency distribution. This bimodal pattern persists through the winter. In late April and early May, the remaining smaller adults molt to stage 9. By mid July, some of the young produced in early June have developed to the smaller stage 8. Adults from the preceding winter start disappearing from the population in August and are completely gone by September. Thus, in 1965, adults overwintered in stage 8; in 1969, overwintering occurred with both adult stages.

From these data, it can be seen that the occurrence of two adult stages in the life cycle of *D. typica* allows a precise determination of the maximum length of life of the individuals in this species at this site. The disappearance of large stage 9 adults each July-August can only mean that all of that generation died at that time. We regard the alternative possibilities of emmigration or ecdysis to a smaller size as extremely unlikely; thus, the maximum life span of this species at this site is about one year. There is no way of knowing from our data whether the maximum life span is actually less than one year.

SEX RATIO

Monthly means of sex ratio are shown in Figure 6 a. On the average, there are distinctly more males than females. Mean ratio for 1964-65 is 1.16; and for the 1968-69 sampling period, 1.40 males per female. Greater variability in sex ratios was found in April and August-September. These are the times when the change from stage 8 to stage 9 (April) and the disappearance of overwintering adults (July-September) occur.

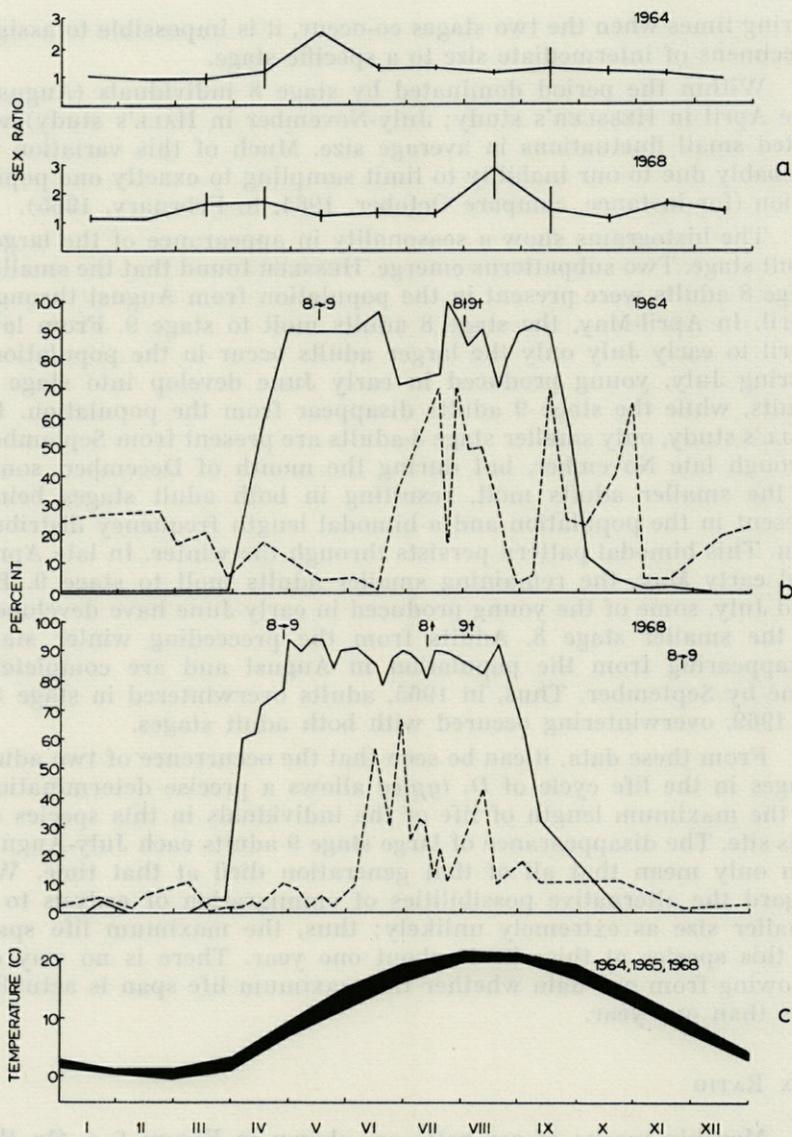


FIG. 6a. — Mean monthly sex ratios (vertical bars represent \pm one standard error).

FIG. 6b. — Seasonal percentage occurrence of young and reproductively mature females of *D. typica*. —, percent reproductively mature females of total females in sample; ----, percent young of sample. Molt from stage 8 to 9 (8-9) and death of stage (9) (\dagger) indicated.

FIG. 6c. — Seasonal temperature envelope constructed from daily surface water temperatures at WHOI dock. 1964, 1965, 1968 data used.

SEASONALITY OF REPRODUCTION.

During certain periods of the year, much of the thoracoabdomen of adult female *D. typica* is filled with a white, opaque substance which is thought to represent reproductive tissue (PENNAK & ZINN, 1943; DAHL, 1952). In this study, the presence of this material was taken to mean that the individual was in some way reproductively active. Figure 6b shows the seasonal occurrence of reproductive maturity expressed as percent of the adult females in the population that were in this condition. Marked on the plot are the approximate dates when overwintering smaller adults molted, when young produced in the spring developed to the smaller adult stage, and when the larger adult stage disappeared from the population.

Reproductive activity is initiated toward the end of March, and by the end of April essentially all females are in a reproductive condition. The production of mature oocytes begins to drop off in August or mid September and has practically ceased by mid October.

While generation of mature oocytes is primarily limited to adult individuals, a very small number of stage 7 also showed this condition in August and September.

Young of the new year class appear in early June (Figure 6 b). This suggests that during this part of the year, it takes a little more than two months from the time of maturation of the oocytes to the hatching of the mature embryo.

Larvae are most abundant during the summer months, but there are some young individuals at all times of the year, even the coldest part of the winter (Figure 6 b). The latter individuals are probably the result of arrested development brought about by the onset of cold weather (Figure 6 c).

DEVELOPMENT TIME OF YOUNG

In the spring, at the initiation of the recruitment period, we sampled the population at shorter time intervals. It was possible to deduce the rate of development of the young by plotting the time of first occurrence of each developmental stage (Figure 7). We had no difficulty in distinguishing the new year class from overwintering young. The latter few individuals belong to older developmental stages and disappeared from the population by the time the new year class reached equivalent development. About forty days are required to complete development to stage 8 adults. Growth rate

appears to be linear, and therefore each instar encompasses about six days.

Since egg release is not a synchronous occurrence, it was impossible to follow the development rate later in the reproductive period. Because temperature increases as the reproductive season progresses, growth rate may also increase somewhat.

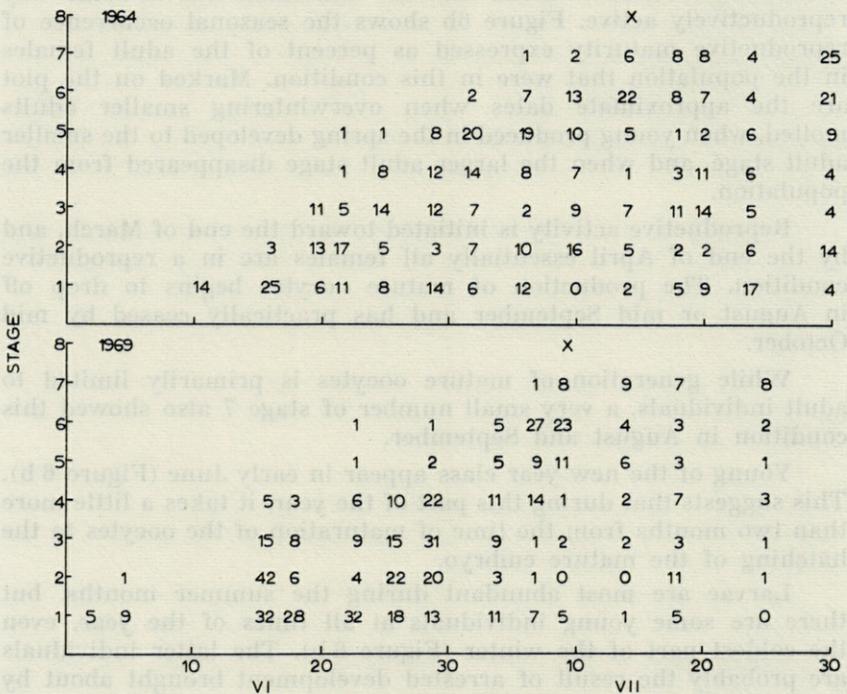


FIG. 7. — Development time of young of *D. typica*. Numbers of each developmental stage collected per sample are shown. "X" indicates first appearance of stage 8 adults.

CLINAL VARIATIONS IN REPRODUCTION

To see whether the events observed in the life cycle of *D. typica* in Massachusetts were similar to those from other parts of the animals' range, HALL also studied a population in North Carolina. In particular, information was sought on the time at which *D. typica* molts from stage 8 to stage 9, duration of the period of mature oocytes, and time of first occurrence of juvenile stages in the spring.

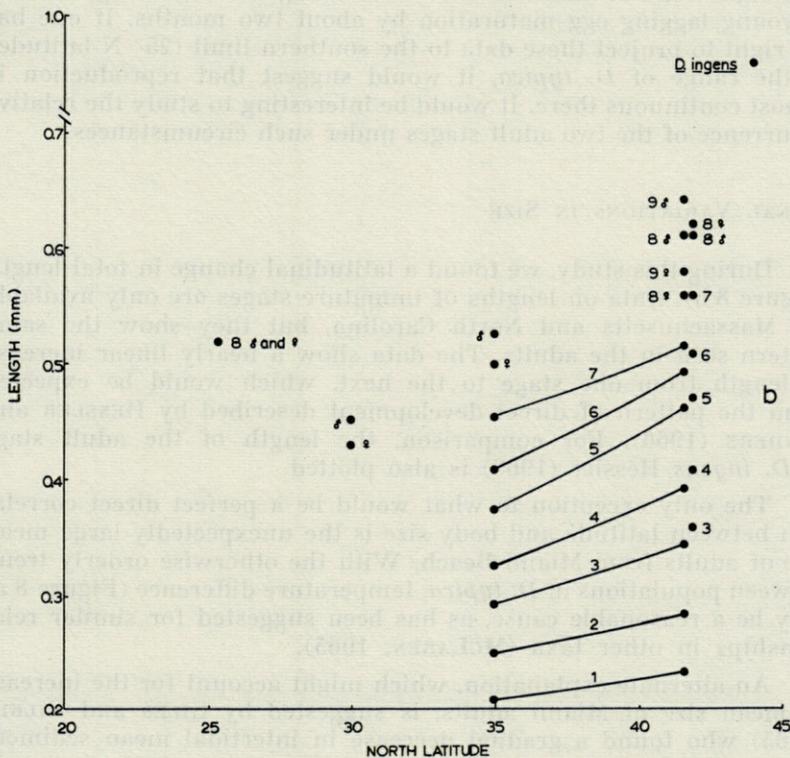
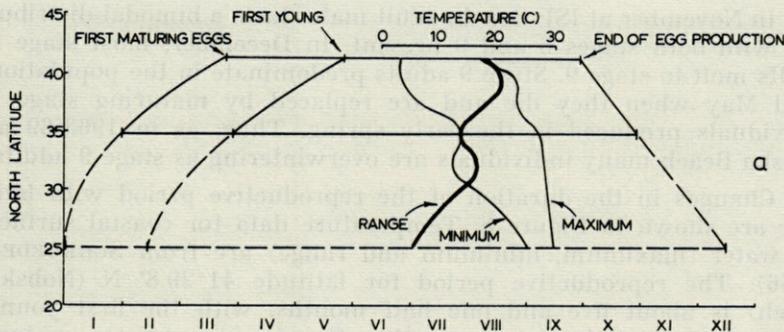


FIG. 8a. — Latitudinal change in the duration of the reproductive period of *D. typica*. Surface sea water temperatures (minimum, maximum and range) from SCHROEDER (1966). Data hypothetically (---) projected for latitude 25° N.

FIG. 8b. — Clinal variation in mean length of each stage of *D. typica*. Length of *D. ingens* included for comparison (from HESSLER, 1969).

In November at ISP Beach, adult males have a bimodal distribution with both stages 8 and 9 present. In December, most stage 8 adults molt to stage 9. Stage 9 adults predominate in the population until May when they die and are replaced by maturing stage 8 individuals produced in the early spring. Thus, as in 1968-69 at Nobska Beach many individuals are overwintering as stage 9 adults.

Changes in the duration of the reproductive period with latitude are shown in Figure 8. Temperature data for coastal surface sea water (maximum, minimum and range) are from SCHROEDER (1966). The reproductive period for latitude $41^{\circ}29.8' N$ (Nobska Beach) is about five and one half months, with the first young stages appearing about two months after females develop mature eggs. At latitude $34^{\circ}41.5' N$ (ISP Beach) the reproductive period is over eight and one half months, with once again the first appearance of young lagging egg maturation by about two months. If one has the right to project these data to the southern limit ($25^{\circ} N$ latitude) of the range of *D. typica*, it would suggest that reproduction is almost continuous there. It would be interesting to study the relative occurrence of the two adult stages under such circumstances.

CLINAL VARIATIONS IN SIZE

During this study, we found a latitudinal change in total length (Figure 8 b). Data on lengths of immature stages are only available for Massachusetts and North Carolina, but they show the same pattern seen in the adults. The data show a nearly linear increase in length from one stage to the next, which would be expected from the pattern of direct development described by HESSLER and SANDERS (1966). For comparison, the length of the adult stage of *D. ingens* Hessler (1969) is also plotted.

The only exception to what would be a perfect direct correlation between latitude and body size is the unexpectedly large mean size of adults from Miami Beach. With the otherwise orderly trend between populations of *D. typica*, temperature difference (Figure 8 a) may be a reasonable cause, as has been suggested for similar relationships in other taxa (McLAREN, 1965).

An alternate explanation, which might account for the increase in mean size of Miami adults, is suggested by GILES and PILKEY (1965) who found a gradual decrease in intertidal mean sediment size with decreasing latitude to Georgia where mean size again gradually increases towards Miami. Perhaps pore space size, a function of sediment size, may influence body size.

Considering the small difference in latitude between Nobska Beach ($41^{\circ}29.8' N$) and Sagamore Beach ($41^{\circ}46' N$), the difference

in size of individuals from these areas is surprisingly distinct. This can be best explained on the basis of the barrier Cape Cod forms between the two localities. Sagamore Beach, in Cape Cod Bay, is bathed by the cold waters of the Gulf of Maine and, therefore, has a much lower summer maximum temperature.

While *D. ingens* does not have genetic continuity with *D. typica*, it, nevertheless, fits the same latitudinal trend. However, the large size of *D. ingens* may be an adaptation to the coarse grain-size of the beach in which it lives (HESSLER, 1969).

DISCUSSION

Differences in timing of stage 8 to stage 9 molting in the two studies can be interpreted variously. The 1964-65 data suggest that individuals produced in the summer overwinter as stage 8 adults, not molting until early spring when reproductive activity recommences. In 1968-69, it is possible that stage 8 adults produced early in the summer molt to stage 9 in early winter while stage 8 adults produced late in the reproductive season overwinter as stage 8 and molt to stage 9 early in the spring, joining the existing stage 9 pool. There remains unanswered the question of why there are no overwintering stage 9 adults in 1964-65, since the reproductive seasons of 1964 and 1968 are closely similar.

As already indicated, the evidence in this study does not reveal whether individuals produced at the beginning of the recruitment period overwinter. That is, might they have two periods of reproduction, separated by a period of winter gonadal dormancy? Early summer animals become sexually mature as soon as they attain stage 8, as evidenced by their well developed gonads and additionally by the presence of early naupliar stages late in the reproductive season, far later than can be explained as resulting from overwintering adults. What we do not know is whether this early summer generation dies after reproducing itself.

Reproductive season is inversely correlated with latitude. At Nobska Beach, the production of young occurs over a period of about three and one half months. By comparison, the reproductive period at ISP Beach is over six and one half months long. During this period, adults display continuous reproductive activity. The number of generations occurring during these periods can only be determined approximately. If the development times determined for the Nobska Beach population are used, it would seem possible for the Nobska population to have about two generations per year. The juvenile development times for ISP Beach are not known. If

they are assumed to be slightly shorter than those from Nobska Beach, a maximum of about four generations could be predicted. If the length of the reproductive season gradually increases toward the south, then it will be a normal occurrence for the development of larvae produced late in the season to be cut short by the onset of winter, thus producing the overwintering young seen in this study.

Information on the number of eggs produced by each female is scant. PENNAK & ZINN (1943) found "... customarily three to seven..." eggs per female in *D. typica*. RIEGER and HALL (in preparation) count about five for the same species. These numbers are similar to the low amounts reported for other mystacocarids (DAHL, 1952; ZAFFAGNINI, 1969). These are, however, only instantaneous values and, therefore, do not necessarily demonstrate a low fecundity.

All authors who have discussed mystacocarid reproductive organs have noted the myriad sperm produced by the male (DAHL, 1952; TUZET & FIZE, 1958, FIZE, 1963; BROWN & METZ, 1967; ZAFFAGNINI, 1969). BROWN and METZ (1967) note that sperm in *D. typica* are flagellate, but are arranged in spermatophores, with two sperm in each.

Almost nothing is known about the reproductive behavior of the Mystacocarida. The only sexual dimorphism that has been noted is the presence of three hook-like spines on each fourth thoraco-abdominal limb in the males (HESSLER & SANDERS, 1966). The conformation of these spines suggests their use in clasping, and, thus, copulation may take place.

Information on all aspects of the reproductive biology of the mesopsammon is incomplete. Research emphasis has been placed on morphology of gametes produced, methods of fertilization, packaging of zygotes, type of brood protection, developmental stages and most recently seasonal aspects of life cycles (Ax, 1969).

Gamete production (the number simultaneously produced) is low, in most cases ten or less, possibly a result of small body size and small cell numbers (SWEDMARK, 1959). Specialized fertilization methods have been developed to increase probability of fertilization (Ax, 1969). Brood protection, optimizing survival of young, is best developed in the Gastrotricha (TEUCHERT, 1968) and Annelida (SCHMIDT, 1969; WESTHEIDE, 1967) although all groups have some specializations. REMANE (1952) estimates that 98 percent of mesopsammal species lack pelagic larvae. The large relative size of the first free-living stage in the Mystacocarida (0.4 adult length) must act to enhance survival.

Most mesopsammal life cycles are seasonal with distinct periods of breeding and young production. As Ax (1969) suggests, some life

cycles are temperature controlled while others are probably genetically determined. During these periods of young production, one or several broods are produced. In some cases, young production is continuous (APELT, 1970) even in temperate climate (POLLOCK, 1970). The present data show a strong seasonality in mystacocarid reproduction with temperature control, as indicated by the latitudinal differences.

SUMMARY

Derocheilocaris typica at Nobska Beach lives in an environment with strong seasonality and, as a result, displays a distinctly seasonal reproductive cycle (Figure 9). Maturation of gametes begins

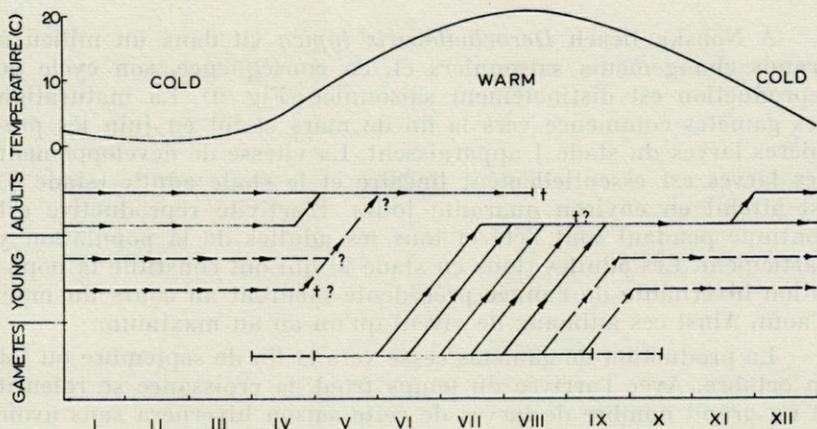


FIG. 9. — Schematic diagram of life cycle of *D. typica* at Nobska Beach. († represents death; when followed by “?” possible fate indicated).

in late March, and the first stage 1 larvae appears in early June. The rate of larval development is essentially linear, and adulthood (stage 8) is achieved in about forty days. Reproductive activity is continuous throughout the summer and involves all the adults in the population. The adults (all in stage 9) which had formed the overwintering population from the previous year die during the month of August. Thus, maximum life span is one year.

Gametogenesis ceases in late September-early October. With the onset of cold weather, growth slows down, and many of the late season larvae will overwinter in an immature state. In December,

many adults, all of which up until now have been in the stage 8 instar, molt to the larger stage 9. Thus, the overwintering population consists of larvae and a varying mixture of stage 8 and 9 adults.

The overwintering larvae disappear before the arrival of corresponding stages of the new year class, either through growth or mortality. In late April, the remaining stage 8 adults molt to stage 9, or if all the adults had overwintered at stage 8, they all molt at this time. This completes the cycle.

The same pattern has been further south, but there, the period of recruitment is much longer.

Size of the animal is correlated by latitude and is probably determined by the temperature regime or sediment size.

RÉSUMÉ

A Nobska Beach *Derocheilocaris typica* vit dans un milieu à grands changements saisonniers et, en conséquence, son cycle de reproduction est distinctement saisonnier (Fig. 9). La maturation des gamètes commence vers la fin de mars et tôt en juin les premières larves du stade 1 apparaissent. La vitesse de développement des larves est essentiellement linéaire et le stade adulte (stade 8) est atteint en environ quarante jours. L'activité reproductive est continue pendant tout l'été et tous les adultes de la population y participent. Les adultes (tous en stade 9) qui ont constitué la population hivernante de l'année précédente meurent au cours du mois d'août. Ainsi ces animaux ne vivent qu'un an au maximum.

La production de gamètes cesse vers la fin de septembre ou tôt en octobre. Avec l'arrivée du temps froid, la croissance se ralentit et un grand nombre de larves de cette saison hivernera sans avoir atteint la maturité. En décembre beaucoup d'adultes du stade 8 muent au stade 9 qui est plus allongé. Ainsi la population hivernante consiste en larves et en un mélange variable d'adultes des stades 8 et 9.

Les larves hivernantes disparaissent avant l'arrivée des stades correspondants de la population récente, soit par croissance ou par la mort. Vers la fin d'avril, le reste des adultes du stade 8 mue au stade 9 ou, si tous les adultes avaient hiverné en stade 8, tous muent à ce moment. Ainsi le cycle est complet.

Le même plan général a été observé plus au sud, mais le cycle de recrutement y est beaucoup plus long.

La taille de l'animal peut être mise en corrélation avec la latitude et elle est probablement déterminée par le régime de température ou les dimensions du sédiment.

ZUSAMMENFASSUNG

Derocheilocaris typica kommt bei Nobska Beach in einem Lebensraum mit starken jahreszeitlichen Schwankungen vor und zeigt daher einen deutlich saisonbedingten Vermehrungszyklus (Fig. 9). Die Reifung der Gameten beginnt im späten März, und die ersten Larven des Stadiums 1 tauchen im frühen Juni auf. Die Geschwindigkeit der Larvenentwicklung ist im wesentlichen linear, und das adulte Stadium (Stadium 8) wird nach etwa vierzig Tagen erreicht. Die Vermehrungsaktivität dauert den ganzen Sommer hindurch an und erfasst alle Adulten der Population. Die Adulten (alle im Stadium 9), welche die überwinternde Population aus dem vorigen Jahr bildeten, sterben im August. Die maximale Lebensdauer beträgt daher ein Jahr. Gametogenese hört im späten September bis frühen Oktober auf. Mit dem Einbruch kalten Wetters wird das Wachstum langsamer, und viele Larven der letzten Saison überwintern im unreifen Stadium. Im Dezember häuten sich viele adulte Individuen vom Stadium 8 zum Stadium 9. Demnach besteht die überwinternde Population aus Larven und einer schwankenden Mischung aus den Adultstadien 8 und 9.

Die überwinternden Larven verschwinden vor dem Auftauchen entsprechender Stadien der neuen Generation durch Wachstum oder Tod. Im späten April häuten sich die übriggebliebenen adulten Individuen des Stadiums 8 zum Stadium 9, oder, falls alle Adulten in Stadium 8 überwintert haben, häuten sich alle zu dieser Zeit. Damit ist der Zyklus geschlossen.

Das gleiche Bild wurde weiter südlich beobachtet, nur ist dort der Fortpflanzungszyklus länger.

Die Grösse des Tieres ist mit der geographischen Breite korreliert und wird vermutlich durch Temperaturgang und Sedimentbeschaffenheit bestimmt.

LITERATURE CITED

- APELT, G., 1969. Fortpflanzungsbiologie, Entwicklungszyklen und vergleichende Frühentwicklung der Acoela (Turbellaria). *Mar. Biol.*, 4: 267-325.
- AX, P., 1969. Populationsdynamik, Lebenszyklen und Fortpflanzungsbiologie der Mikrofauna des Meeressandes. *Zool. Anz., Suppl.*, 32 : 66-113.
- BLACKWELDER, B.C., 1965. Distribution of *Derocheilocaris typicus* (Crustacea, Mystacocarida) on a North and South Carolina beach. M. A. thesis, Wake Forest College, Wake Forest N. C.

- BROWN, G.G. & C.B. METZ, 1967. Ultrastructure studies on the spermatozoa of two primitive crustaceans *Hutchinsoniella macracantha* and *Derocheilocaris typicus*. *Z. Zellforsch. mikrosk. anat.*, 80 : 78-92.
- DAHL, E., 1952. Mystacocarida. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49, 7. *Lunds Univ. Arsskr.* (n. ser.) (2), 48 (6) : 1-41.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann Press, Paris : 1-740.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. & P.A. CHAPPUIS, 1951. Présence de l'ordre des Mystacocarida Pennak & Zinn dans le sable des plages du Roussillon : *Derocheilocaris remanei* n. sp. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 233 : 437-439.
- FIZE, A., 1963. Contribution à l'étude de la microfaune des sables littoraux du Golfe d'Aigues-Mortes. *Vie Milieu*, 14 : 669-774.
- GILES, R.T. & O.H. PILKEY, 1965. Atlantic beach and dune sediments of the southern United States. *J. sedim. Petrol.*, 35 : 900-910.
- HALL, J.R., 1971. An autecological study of *Derocheilocaris typica* Pennak & Zinn (Crustacea, Mystacocarida). Ph. D. dissertation, University of North Carolina, Chapel Hill N. C.
- HESSLER, R.R., 1969. A new species of Mystacocarida from Maine. *Vie Milieu*, 20 : 105-116.
- HESSLER, R.R. & H.L. SANDERS, 1966. *Derocheilocaris typicus* Pennak & Zinn (Mystacocarida) revisited. *Crustaceana*, 11 : 141-155.
- JANSSON, B.-O., 1966. On the ecology of *Derocheilocaris remanei* Delamare and Chappuis (Crustacea, Mystacocarida). *Vie Milieu*, 17 : 143-186.
- JANSSON, B.-O., 1968. Studies on the ecology of the interstitial fauna of marine sandy beaches. Thesis of Dept. of Zool. and Askö Laboratory, Univ. of Stockholm, Stockholm Sweden.
- MASRY, D., 1970. Ecological study of some sandy beaches along the Israeli Mediterranean coast, with a description of the interstitial harpacticoids (Crustacea, Copepoda). *Cah. Biol. mar.*, 11 : 229-258.
- MASRY, D. & F.D. POR, 1970. A new species and a new sub-species of Mystacocarida (Crustacea) from the Mediterranean shores of Israel. *Israel Jnl Zool.*, 19 : 95-103.
- MCINTYRE, A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, 44 : 245-290.
- McLAREN, I.A., 1965. Some relationships between temperature, and egg size, body size, development rate and fecundity of the copepod *Pseudocalanus*. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 528-538.
- PAWLAK, R., 1969. Zur Systematik und Ökologie (Lebenszyklen, Populationsdynamik) der Turbellarian Gattung *Paramalostomum*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 19 : 417-454.
- PENNAK, R.W. & D.J. ZINN, 1943. Mystacocarida, a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut. *Smithson. Misc. Collns*, 103 : 1-11.
- POLLOCK, L., 1970. Distribution and dynamics of interstitial Tardigrada at Woods Hole, Massachusetts, U.S.A. *Ophelia*, 7 : 145-166.

- REMANE, A., 1952. Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensform-typen für die Ökologie. *Verh. dt. zool. Ges., Wilhelmshaven*, 1951, pp. 327-339.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, Ile de Bimini, Bahamas). *Vie Milieu*, suppl. 15 : 1-157.
- RIEDL, R.J. & R. MACHAN. Hydrodynamic patterns in intertidal sands. (In preparation).
- RIEGER, G. & J.R. HALL. Internal anatomy of *Derocheilocaris typica* (Crustacea, Mystacocarida). (In preparation).
- SCHMIDT, P., 1968. Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. I. Faktorengefüge und biologische Gliederung des Lebensraumes. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 53 : 723-780.
- SCHMIDT, P., 1969. Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. II. Quantitative Verteilung und Populationsdynamik einzelner Arten. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 54 : 95-174.
- SCHROEDER, E.H., 1966. Average surface temperature of the western North Atlantic. *Univ. Miami, Bull. mar. Sci.*, 16 : 302-323.
- STRIETZEL, W., 1967. Lebenszyklus und Populationsdynamik von *Nematoplanea coelogygnoparoides* Meixner (Turbellaria, Proseriata) am Sandstrand von Sylt. Staatsexamensarbeit Göttingen.
- SWEDMARK, B., 1959. On the biology of sexual reproduction of interstitial fauna of marine sands. Proc. 15th int. Congr. Zool. London, pp. 327-329.
- TEUCHERT, G., 1968. Zur Fortpflanzung und Entwicklung der Macroda-soyoides (Gastrotricha). *Z. morph. Tiere*, 63 : 343-418.
- TUZET, O. & A. FIZE, 1958. La spermatogenèse de *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis (Crustacea, Mystacocarida). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 246 : 3669-3671.
- WELLS, J.B.J. & M.E. CLARK, 1965. The interstitial Crustacea of two beaches in Portugal. *Revta Biol., Lisb.*, 5 : 87-108.
- WESTHEIDE, W., 1967. Monographie der Gattungen *Hesionides* Friedrich und *Microphthalmus* Mecznirow (Polychaeta, Hesionidae). *Z. morph. Tiere*, 61 : 1-159.
- ZAFFAGNINI, F., 1969. Quelques observations sur l'appareil reproducteur mâle et femelle de *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis (Crustacea, Mystacocarida). *Cah. Biol. mar.*, 10 : 103-107.

Reçu le 29 mars 1971.

**ACTIVITÉS ÉLECTRIQUES SPONTANÉES
ET RÉACTIONS MOTRICES
AU COURS DES RYTHMES COMPORTEMENTAUX
DE LA COLONIE
DE *VERETILLUM CYNOMORIUM* PALL.
(CNIDAIRE PENNATULIDAE)**

par Bernard BUISSON (1)

*Histologie et Biologie Tissulaire, Faculté des Sciences,
43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69 - Villeurbanne (France)*

SOMMAIRE

Une activité électrique spontanée est enregistrée à partir de la masse commune de la Vérétille, principalement au cours de l'expansion insérée dans les activités rythmiques comportementales. Les systèmes de transmission, l'un à facilitation interneurale et l'autre à "through conduction", utilisés par ces signaux spontanés sont, ici, mis en évidence par les stimulations lumineuse et électrique. De plus, il a été possible de dégager, à certains moments des manifestations rythmiques du comportement, des changements d'état au niveau des jonctions neuro-effectrices.

(1) Ce travail correspond à la troisième partie d'une thèse de Doctorat d'Etat, soutenue le 19 février 1971 devant Messieurs les Professeurs PAVANS de CECCATTY et WAUTIER, de l'Université de Lyon, BRIEN, Membre de l'Académie Royale de Belgique, de l'Université de Bruxelles, et TARDENT, de l'Université de Zürich. Il a été effectué au sein de l'Equipe de Recherche Associée au C.N.R.S. n° 183 (Directeur M. PAVANS de CECCATTY) avec le concours du Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer (66 - France) et la collaboration technique de M^{me} J. VILLENEUVE.

<i>Introduction</i>	329
<i>Méthodes</i>	330
<i>Activités électriques spontanées de la masse commune</i>	333
I. Conditions	333
II. Types d'activités enregistrées	335
III. Enregistrement au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne	335
A) Fréquence des activités électriques pour des fractions de temps de 10 minutes	336
B) Fréquence des activités électriques pour des périodes de 60 minutes	338
IV. Essai d'enregistrement au cours des activités rythmiques d'ondes péristaltiques et de pulsations	341
<i>Réactions aux stimulations lumineuses</i>	343
I. Conditions	343
II. Stimulation à intensité constante	343
A) Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne	343
B) Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques de pulsations	346
III. Stimulation sous des intensités différentes	348
A) Stimulation de Vérétilles en expansion	348
B) Stimulation de Vérétilles turgescentes	349
<i>Réactions aux stimulations électriques</i>	350
I. Conditions	350
II. Stimulation à tension constante	350
A) Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne	350
B) Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques de pulsations	356
III. Stimulation sous des tensions différentes	359
A) Stimulation de Vérétilles en expansion	359
B) Stimulation de Vérétilles turgescentes	359
IV. Mise en évidence de la période réfractaire	361
<i>Discussion</i>	363
<i>Bibliographie</i>	369

INTRODUCTION

Le plus souvent la simple observation des Cnidaires à formes polypes (coloniaux ou non) ne permet pas de déceler toutes leurs manifestations comportementales. Il est alors nécessaire, par des artifices techniques de dégager ou de provoquer des réactions. Ce qui souvent conduit à découvrir leur origine.

L'enregistrement d'activités électriques spontanées, qui fait ses preuves depuis une dizaine d'années chez les Cnidaires (voir dans BULLOCK et HORRIDGE, 1965), est de ce fait requise. L'investigation met en évidence, dans une certaine mesure (2), centres d'initiation et systèmes de conduction. Nous ajouterons qu'elle est également à même de révéler des changements d'état.

Les stimulations lumineuse et électrique constituent non seulement des compléments indispensables mais aussi des moyens importants pour apporter des solutions aux questions posées. Il est, de plus, possible de trouver des propriétés intéressantes particulièrement le système nerveux, telles que compétence sensorielle et excitation sélective.

Il convient, par ces procédés techniques, de dégager ce que notre étude précédente des activités rythmiques comportementales de *Veretillum* a suggéré et laissé sous silence (BUISSON, 1971).

Chez *Veretillum*, montrant différentes postures, les activités rythmiques comportementales correspondent, d'une part à un rythme de moyenne fréquence d'expansion (nocturne)-contraction (diurne) voisin d'un rythme endogène à corrélation externe (lumière) et d'autre part à un rythme de haute fréquence (ondes péristaltiques et pulsations de la masse commune).

En dehors de quelques indications sur la transmission des phénomènes observés, nous en déduisons surtout l'existence de centres d'initiation localisés. Ceux-ci, dont les activités se succèdent, évoquent des changements d'état caractéristiques des activités rythmiques (SOLLBERGER, 1965). C'est ce que suggèrent, notamment, les polypes de *Véretilles* collectivement excitables en expansion et réagissant individuellement en turgescence.

C'est afin de ne pas ajouter une confusion supplémentaire avec la fréquence des signaux électriques spontanés et la fréquence des

(2) Cependant, selon HORRIDGE (1968), on constate souvent l'absence de signaux électriques au cours de la manifestation d'activités comportementales évidentes.

impulsions électriques utilisées, que nous allons désigner ici ces rythmes en termes d'activités rythmiques comportementales de contraction-expansion quotidienne et d'activités rythmiques comportementales d'ondes péristaltiques et de pulsations.

MÉTHODES

Enregistrement de l'activité électrique spontanée (Fig. 1).

Les enregistrements sont effectués dans une cage de Faraday. Un bruit de fond de l'ordre de 200 microvolts masque cependant les activités électriques égales ou inférieures à cette amplitude.

Les appareils d'enregistrement sont un oscilloscope Tektronix 502 A à double trace et un enregistreur « rapidgraph » Sefram sur bandes en papier. L'étude se fait simultanément sur les deux appareils.

Le schéma (Fig. 1) indique l'organisation du circuit d'enregistrement. Il ne comprend pas le second enregistreur (sur papier) qu'il suffit de brancher en parallèle à l'entrée de l'oscilloscope.

Un changeur d'impédance, CI avec sa sonde SO, est intercalé entre les électrodes et l'appareil. De plus le circuit comprend un générateur d'impulsions calibrées (GEN) utilisé pour vérifier le fonctionnement du montage.

Les électrodes d'enregistrement à succion sont constituées par des tubes fins de polyéthylène remplis d'eau de mer. La connexion est assurée par un tube et une cuve contenant du chlorure de potassium (3M) gélifié à l'agar-agar.

Les électrodes indifférentes sont soit des tubes de verre coudé, soit des cathéters. Elles sont de toute façon remplies de ClK 3M. Il y a de plus deux demi-cellules au calomel. Ainsi il n'y a pas de jonction eau-métal.

Stimulation lumineuse.

Le schéma (Fig. 2) concerne le dispositif utilisé pour la stimulation lumineuse de *Veretillum*. L'installation comprend deux lampes indépendantes placées à 15 cm du bac d'élevage. La première (1) permet la stimulation latérale partielle ou totale et la seconde (2) l'illumination verticale totale.

Ces sources de lumière sont connectées à un rhéostat branché sur le secteur et elles peuvent être mises sous une gamme de tension allant de 4,5 à 8,5 volts, de volt en volt. L'intensité lumineuse correspondante est mesurée à l'aide du luxmètre de Guerpillon et Cie. Le relevé est fait après avoir immergé la cellule de l'appareil, enveloppée dans un sachet en plastique, dans le bac d'eau de mer qui reçoit la lumière.

Pendant les expériences, la circulation permanente de l'eau de mer assure la constance de la température (17-18°) des bacs.

Nous effectuons souvent les enregistrements sur tambour enfumé.

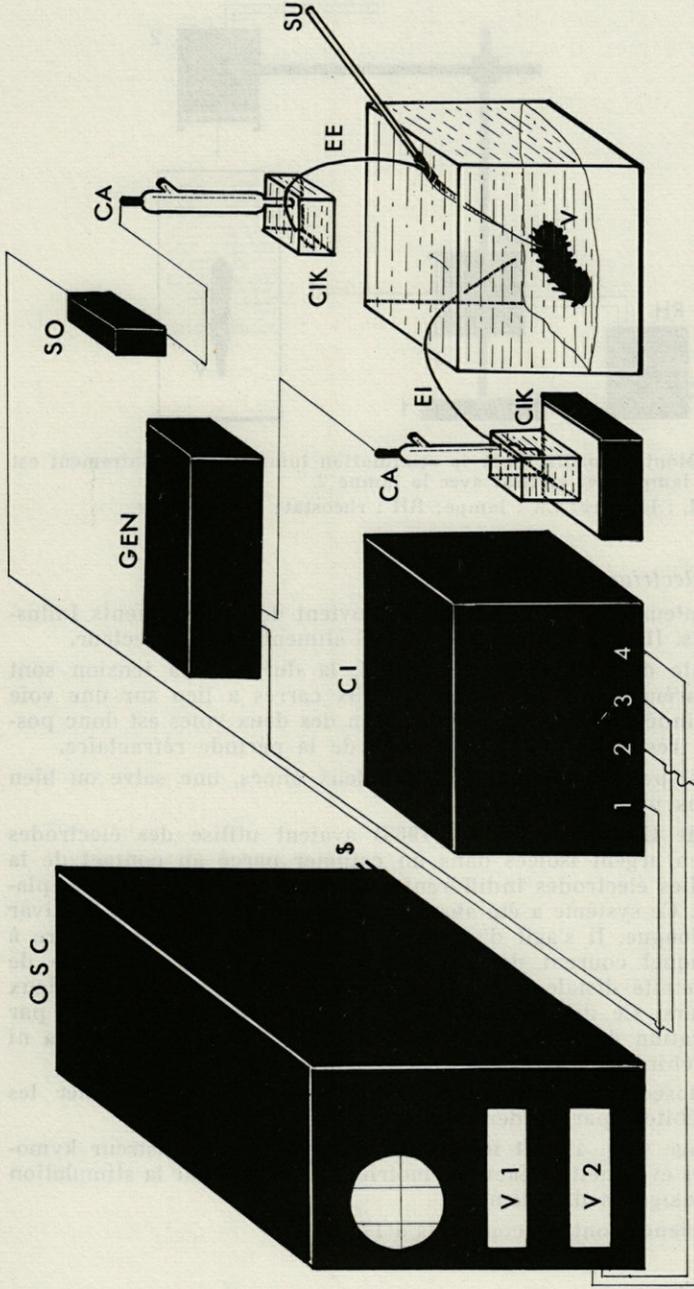


Fig. 1. — Montage utilisé pour l'enregistrement de l'activité électrique de la Vérétille. Le polygraphe n'est pas représenté.

OSC : oscilloscope; V1 : première voie de l'oscilloscope; V2 : deuxième voie de l'oscilloscope; CI : changeur d'impédance; SO : sonde du changeur d'impédance; GEN : générateur d'impulsions calibrées (1 mv); CA : 1/2 cellule au calomel; CIK : cuve contenant du chlorure de potassium-3M; EI : électrode indifférente; EE : électrode d'enregistrement; SU : suction; V : Vérétille.

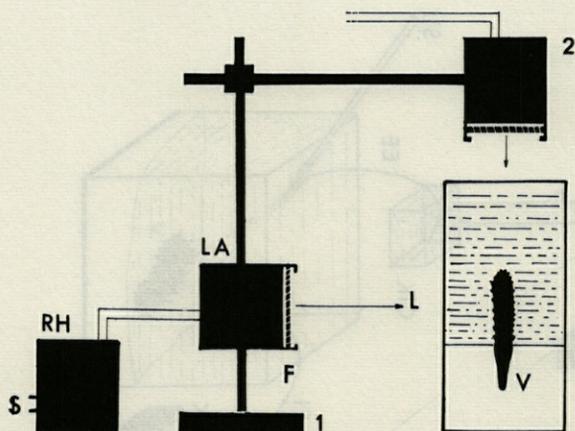


FIG. 2. — Montage utilisé pour la stimulation lumineuse. L'éclairage est latéral avec la lampe 1 et vertical avec la lampe 2.

F : filtre; L : lumière; LA : lampe; RH : rhéostat; V : Vérétille.

Stimulation électrique (Fig. 3).

Le générateur d'impulsions (GEN) provient des Equipements Industriels de Paris. Il s'agit du modèle STII C alimenté par le secteur.

Il présente deux voies dont le délai, la durée et la tension sont réglables séparément. La sortie des signaux carrés a lieu sur une voie commune ou indépendante. La combinaison des deux voies est donc possible et c'est très important pour l'étude de la période réfractaire.

L'appareil peut dispenser un choc, deux chocs, une salve ou bien des impulsions permanentes.

PAVANS de CECCATTY et coll. (1963) avaient utilisé des électrodes d'excitation en argent isolées dans un cathéter percé au contact de la préparation. Les électrodes indifférentes étaient constituées par des plaques d'argent. Ce système a été abandonné au profit de l'électrode Alvar myopunctur longue. Il s'agit d'un tube métallique de faible diamètre à l'intérieur duquel courent deux électrodes isolées dans une gaine de résine. L'extrémité distale biseautée fait apparaître la section des deux fils conducteurs. Ce dispositif produit une stimulation ponctuelle par simple application du biseau sur la préparation biologique. Il n'y a ni brûlure ni déchirure.

Un oscilloscope, connecté au stimulateur, permet de vérifier les impulsions débitées par ce dernier.

Le montage (Fig. 4) fait intervenir un cylindre enregistreur kymographique. Les éventuelles réactions motrices produites par la stimulation sont donc consignées directement.

Les expériences ont été conduites à 17-18°.

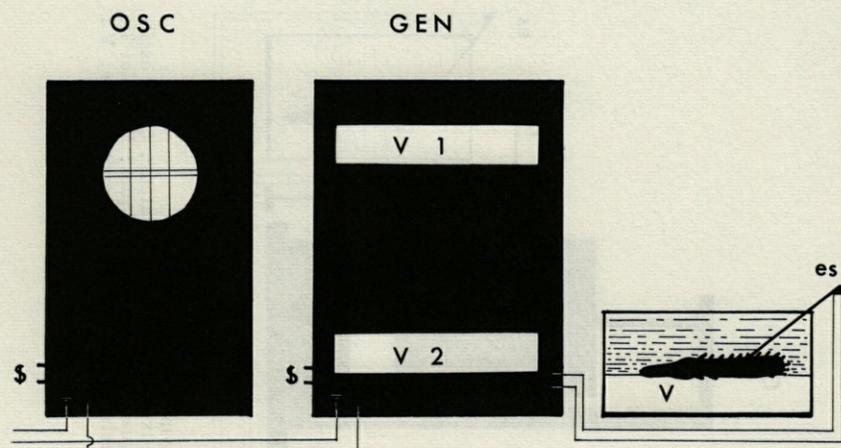


FIG. 3. — Montage utilisé pour la stimulation électrique. Les impulsions débitées par le générateur sont contrôlées à l'oscilloscope.

GEN : générateur d'impulsions; V1 : première voie du générateur; V2 : deuxième voie du générateur; OSC : oscilloscope; ES : électrode de stimulation myopuncteur; V : Vérétille.

ACTIVITÉS ÉLECTRIQUES SPONTANÉES DE LA MASSE COMMUNE

I. CONDITIONS.

Les présents enregistrements proviennent de Vérétilles placées dans une pièce dont l'éclairage du jour est tamisé par le grillage de la cage de Faraday. L'intensité lumineuse est de toute façon inférieure à celle du local qui sert pour l'étude des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne (BUISSON, 1971). De plus les rayons lumineux ne frappent jamais directement le bac d'élevage.

L'application de l'électrode sur le pied ou sur le rachis suffit pour capter des signaux électriques.

Des différences, du reste déjà soulignées (BUISSON et coll., 1967), ont été notées dans la forme et l'amplitude même des impulsions de la Vérétille sur l'écran de l'oscilloscope et au niveau de l'enregistreur sur papier. Ce dernier à 1 mm/s ne retient que la trace partielle des manifestations électriques. Ainsi une impulsion de 2-3 mv sur l'écran de l'oscilloscope laisse un signal de 1,5 mv sur la bande de papier. Le Polygraphe utilisé permet donc plus une étude relative à la fréquence qu'à la forme des impulsions.

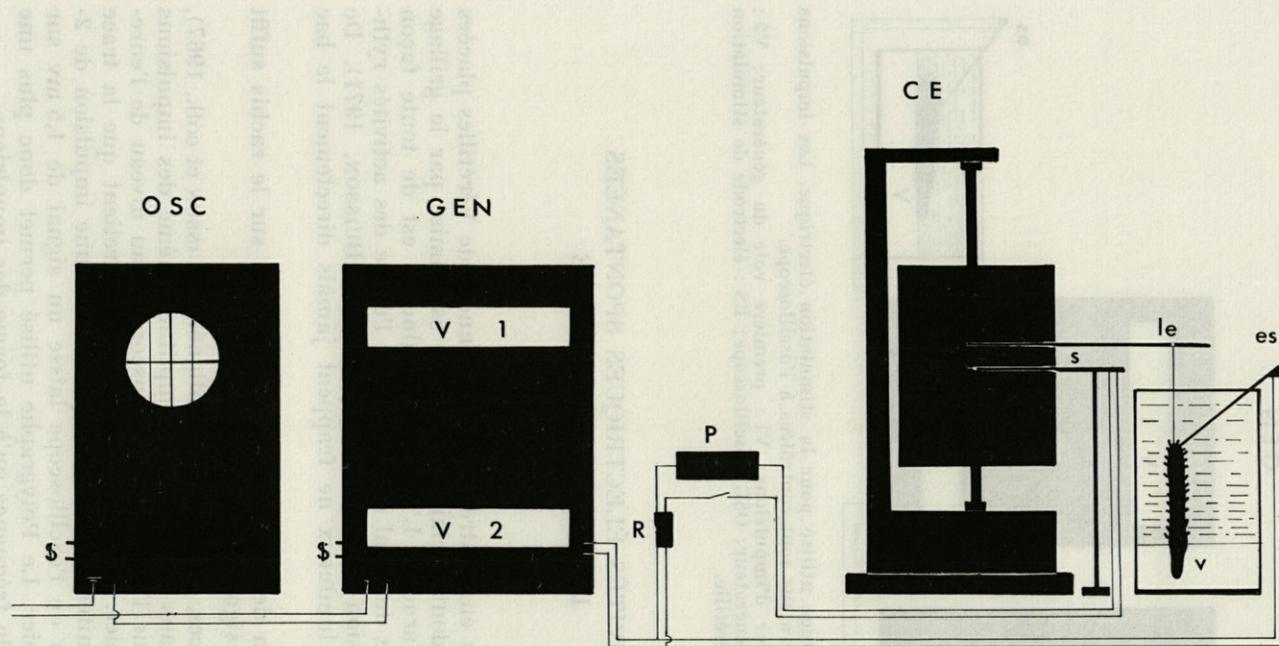


FIG. 4. — Montage utilisé pour la stimulation au cours d'enregistrements kymographiques.
 GEN : générateur d'impulsions; V1 : première voie du générateur; V2 : deuxième voie du générateur; OSC : oscil-
 loscope; CE : cylindre enregistreur; LE : levier enregistreur; S : scripteur marquant les chocs électriques; R : relai lié
 au scripteur électrique; P : pile de 6 volts liée au scripteur électrique; ES : électrode de stimulation myopuncteur; V :
 Vérétille.

II. TYPES D'ACTIVITÉS ENREGISTRÉES.

Nous retrouvons les potentiels déjà décrits (BUISSON et coll., 1967). A côté de ceux-ci nous relevons également des manifestations plus lentes. Il y a aussi de petits signaux que nous distinguons à peine. Ce sont des impulsions monophasiques qu'il est peut-être possible de rapprocher des activités enregistrées dans l'aire de succion de l'électrode par JOSEPHSON et MACKIE (1965) chez *Tubularia*. Cependant en augmentant sensiblement l'intensité de la succion nous ne pouvons prétendre que nous obtenons un plus grand nombre de ces signaux, comme c'est le cas chez ce dernier Hydrozoaire. Ces impulsions électriques ne sont donc pas dues, chez *Veretillum*, à la présence de l'électrode.

Les différents signaux relevés sont soit isolés, soit groupés en salves.

Il est cependant difficile de les ramener à des mouvements précis de l'animal comme ont pu le faire JOSEPHSON et MACKIE (1965) pour certains signaux de Tubulaires. Chez les Cnidaires il y a aussi les activités « cryptiques », dont parlent PASSANO et McCULLOUGH (1963). Néanmoins, chez *Veretillum*, même s'il n'y a pas toujours de relation immédiate avec un mouvement, nous dégageons un rapport avec certaines activités comportementales. Nous avons en effet précisé (BUISSON et coll., 1967) que les potentiels semblaient particulièrement entrer en jeu lors de la phase comportementale qui conduit à l'aspect turgescence.

Il convient alors d'enregistrer l'activité électrique pendant la manifestation des activités rythmiques comportementales d'expansion-contraction quotidienne.

Des essais d'enregistrement sont également effectués pendant l'expression des activités rythmiques d'ondes péristaltiques et de pulsations de la masse commune.

III. ENREGISTREMENTS AU COURS DES ACTIVITÉS RYTHMIQUES DE CONTRACTION-EXPANSION QUOTIDIENNE.

C'est la variation de la fréquence des signaux électriques qui va surtout être étudiée ici.

Nous l'envisagerons d'abord pour des fractions de temps de 10 minutes et ensuite pour des fractions de temps de 60 minutes. L'expérience débute chaque fois avec une Vérétille présentant l'aspect contracté.

A) *Fréquence des activités électriques pour des périodes de temps de 10 minutes* (voir tableau correspondant).

Avec une électrode à succion placée sur le rachis proximal (3) d'un animal contracté nous distinguons des signaux séparés par de longs silences (Fig. 5 A). C'est ce qui se passe parfois chez *Hydra* (Mc CULLOUGH, 1965). Néanmoins la fréquence des impulsions est nettement inférieure chez *Veretillum*. En effet chez ces Vérétilles contractées nous relevons une seule impulsion par dizaine de minutes (a du tableau).

Puis, alors que les polypes sont encore cachés dans la masse commune, nous remarquons l'augmentation passagère de la fréquence de signaux électriques (b du tableau). Nous retombons ensuite dans une phase plus silencieuse (c du tableau) précédant l'apparition d'une séquence de nette activité (d du tableau). A ce moment-là, la Vérétille s'est nettement allongée, bien qu'encore vermiforme. Cela indique que l'animal amorce son expansion quotidienne. Puis dans e, f, g du tableau, nous obtenons des fréquences encore jamais atteintes. Cela ne signifie pas pour autant qu'elles demeurent identiques d'une tranche de temps à l'autre. Il y a au contraire des fluctuations. Les impulsions observées sont d'amplitude variable (Fig. 5 B).

A l'issue de ce laps de temps les polypes qui avaient commencé à pointer sont dévaginés au tiers de leur longueur et dirigés vers le sommet du rachis. La relation entre l'augmentation de la fréquence des activités électriques et l'expansion quotidienne paraît évidente. Ce qui peut être confirmé par les faits que nous allons rapporter. Bien que leur dévagination soit généralement coordonnée sur toute la surface du rachis, il se peut que certains polypes se présentent déjà sous la forme de mamelons dans un territoire déterminé alors qu'ils ne sont pas encore visibles sur un autre. C'est-à-dire que ce dernier est encore contracté. L'électrode d'enregistrement placée sur le premier capte quelques potentiels, tandis que placée sur le second, elle capte un ou deux signaux par période de 10 minutes. Parfois, en cours d'expansion nous constatons pendant quelques dizaines de minutes la disparition des signaux fréquents. Parallèlement nous remarquons l'arrêt de la décontraction. L'absence de signaux se distingue, et cela à tous les niveaux du coenenchyme. Nous avons déjà observé des Vérétilles dont l'expansion est marquée d'un arrêt. Pendant toute la durée de ce dernier les pulsations contractiles de la masse commune réapparaissent (BUISSON, 1971).

(3) La Vérétille comprend un rachis garni de polypes et un pied nu séparé du précédent par la zone intermédiaire. A partir de cette zone de séparation, nous avons respectivement subdivisé pied et rachis en trois parties égales. Nous trouvons ainsi le rachis proximal, médian et distal et le pied proximal (ou sphincter pedonculi), médian et distal (Buisson, 1970).

La dévagination des polypes reprend son cours avec une nouvelle augmentation de la fréquence des impulsions électriques à tous les niveaux de la hampe rachidale.

Ces relevés n'ont cependant pu être effectués en même temps dans toutes les régions. Ainsi, alors que JOSEPHSON et MACKIE (1965) ont pu constater l'existence de la synchronisation d'un certain type d'activité électrique entre deux polypes de Tubulaires, nous ne pouvons, actuellement, rien affirmer quant à la simultanéité des signaux électriques entre les différentes parties du coenenchyme de *Veretillum*. Il semble malgré tout que le phénomène puisse être transmis puisqu'au cours de l'expansion, il est également enregistré sur le pédoncule. Or le pédoncule seul n'est pas à même de manifester les signes de la décontraction (BUISSON, 1971).

Dans les périodes de 10 minutes comprises dans h et i du tableau (et Fig. 5 C), nous retrouvons encore un nombre important de signaux électriques. Les Vérétilles en expansion montrent alors des polypes perpendiculaires au rachis.

Au fur et à mesure que la Vérétille acquiert la turgescence, ses polypes épanouis tournent leur extrémité distale en direction du pédoncule (à partir de j du tableau). La cadence des potentiels diminue alors sensiblement, soit progressivement, soit irrégulièrement.

De l à n (et Fig. 5 D), la fréquence des signaux devient très faible et il arrive que nous puissions constater l'absence de signaux pour plusieurs périodes de 10 minutes. Dans le cas présenté ici, en o, il y a une légère augmentation de la cadence à laquelle font suite un grand nombre de tranches de 10 minutes dans lesquelles nous relevons rarement plus d'un potentiel.

Enfin à l'issue de la turgescence, de r à t (et Fig. 5 E) qui se situe avant le lever du jour ou dans la matinée, nous enregistrons l'augmentation pratiquement progressive de la fréquence des impulsions.

La contraction naturelle a ensuite lieu. En fait, seules les manifestations électriques associées à des contractions partielles se sont inscrites sur l'oscilloscope et le papier du polygraphe. Nous avons déjà signalé la suite d'événements participant au phénomène de contraction quotidienne (BUISSON, 1971). Les tentacules, rappelons-le, manifestent les premiers signes de cette dernière. Mais la Vérétille est réduite, par la suite, à un cylindre lisse dans la stricte mesure où ce sont les tentacules de tous les polypes et non pas de certains d'entre eux qui présentent cette crispation. Sinon la rétraction collective est remise à plus tard. Au moment de l'apparition du phénomène, l'électrode placée sur la surface du rachis proximal transmet des salves de potentiels. Ces derniers sont diphasiques de

l'ordre de 2 mv et rappellent par leur aspect ceux décrits récemment chez *Veretillum* (BUISSON et Coll., 1967). PASSANO et Mc CULLOUGH (1963), quant à eux, décrivent des salves de 20 à 30 mv pendant la contraction d'*Hydra*. Chez *Veretillum* le polygraphe retient une activité continue (trait épais) (Fig. 5 F) au lieu de chacun des composants de la salve.

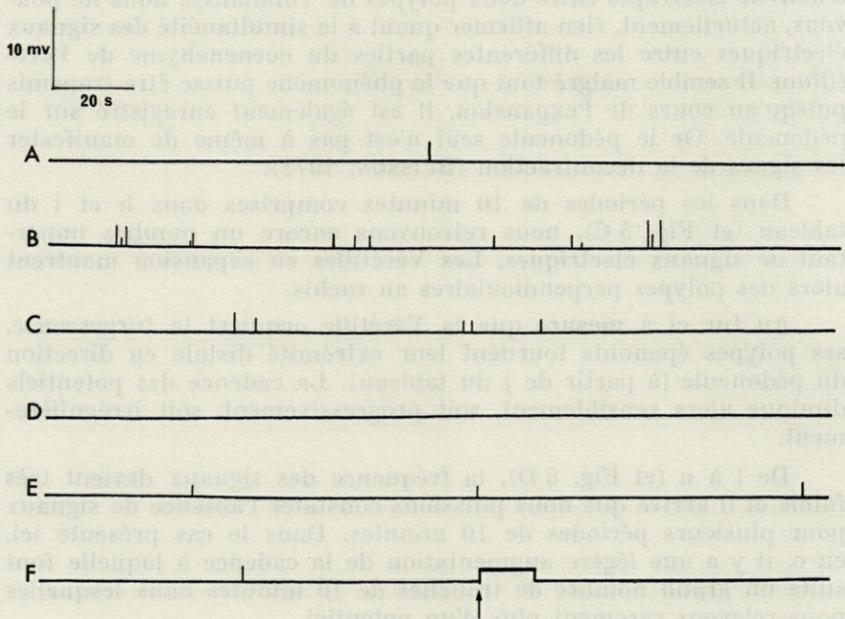


FIG. 5. — Variation de la fréquence des activités électriques au cours des activités rythmiques comportementales.

A : animal contracté; B : animal en expansion polypes dirigés vers le sommet du rachis; C : animal en expansion, polypes perpendiculaires au rachis; D : animal turgescent; E : animal en fin de turgescence; F : la flèche indique l'activité électrique relevée au cours d'une tentative de contraction spontanée.

B) *Fréquence des activités électriques pour des périodes de 60 minutes* (Fig. 6).

Nous faisons, cette fois-ci, non plus la somme des activités électriques pour des fractions de temps de 10 minutes mais pour des tranches d'une heure. Les résultats sont alors portés sur des axes de coordonnées afin d'obtenir un histogramme de fréquence. En abscisses nous alignons les classes de temps d'une heure chacune à partir du début de l'enregistrement, jusqu'à la turgescence complète. En ordonnées nous portons la fréquence des signaux élec-

	1 heure						1 heure						1 heure						1 heure						
	a						b						c						d						
1	Fr	1	0	1	1	0	1	1	1	4	4	1	11	17	2	0	2	1	1	3	4	1	10	2	3
	Aspect																								
2	Fr	10	7	5	10	7	17	8	2	24	2	5	9	4	5	4	6	6	13	4	5	6	9	16	4
	Aspect																								
3	Fr	5	5	8	7	4	3	6	3	10	3	2	1	2	3	1	0	0	3	1	2	0	1	1	1
	Aspect																								
4	Fr	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	4	2	0	2	0	0	1	0	1	0
	Aspect	id.						id.						id.						id.					
5	Fr	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0	2	1	2	0	3	0	2	3	4	1	2	1	5
	Aspect	id.						id.						id.						id.					
		m						n						o						p					
		q						r						s						t					

Légende du tableau : Variation de la fréquence de l'activité électrique au cours de la décontraction quotidienne. Pour chaque tranche d'une heure, nous avons schématisé les aspects successifs présentés par la Vérétille (de a à t). Chaque heure est subdivisée en 6 parties égales. La fréquence de signaux (Fr) est indiquée pour chacune de ces dernières.

triques. Les différentes colonnes s'inscrivent dans une courbe de Gauss bien qu'il y ait des paliers accentués.

Ainsi le coenenchyme de *Veretillum* est-il encore contracté quand la cadence des impulsions augmente et est-elle maximale quand les polypes en expansion présentent le tiers ou la moitié de leur longueur. Il y a cette fois des gradins croissant successivement et non plus des colonnes d'activités souvent séparées par des phases plus ou moins silencieuses comme c'est le cas en considérant des fractions de temps de 10 minutes. Avant de retrouver la chute de l'activité électrique qui correspond à la turgescence, une diminution légère s'intercale parfois entre les deux maxima. Elle se place pratiquement dans le laps de temps qui voit passer les polypes de l'inclinaison en direction du sommet à l'insertion perpendiculaire au rachis.

Pour chaque nouvelle heure qui suit nous assistons à la réduction par palier du nombre des potentiels, pour finalement retrouver la fréquence des activités électriques qui précède la décontraction quotidienne (4).

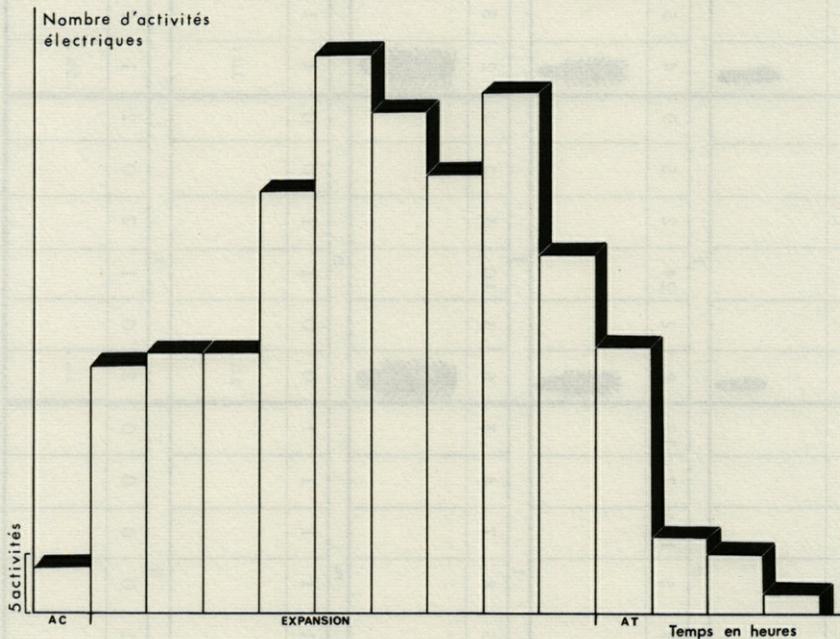


FIG. 6. — Histogramme de fréquences représentant l'activité électrique de *Veretillum*. L'enregistrement débute lorsque l'animal se présente sous l'aspect contracté et prend fin lorsqu'il est turgescent. Chaque classe représente une heure. AC : aspect contracté; AT : aspect turgescent.

(4) La fin de la turgescence ne figure pas sur l'histogramme que nous présentons.

Cette distribution gaussienne des manifestations électriques que nous avons pu consigner dans le cadre d'un jour, semble également connue chez d'autres Invertébrés. C'est en particulier ce que rapportent VENKATACHARI et MURALIKRISHNA DASS (1968) au sujet des impulsions spontanées issues de la chaîne nerveuse ventrale d'un Scorpion.

IV. ESSAIS D'ENREGISTREMENT AU COURS DES ACTIVITÉS RYTHMIQUES DES ONDES PÉRISTALTIQUES ET PULSATIONS DE LA MASSE COMMUNE.

Tout comme JOSEPHSON et MACKIE (1968) nous ne pouvons que constater l'absence de potentiel au moment du passage d'une onde péristaltique. En effet toutes les fois qu'un anneau péristaltique passe sous l'électrode d'enregistrement le spot de l'oscilloscope ne subit aucune déviation. Il convient, malgré tout, de rappeler que le péristaltisme concerne, chez *Veretillum*, les cellules myoépithéliales circulaires du plafond des canaux longitudinaux centraux (BUISSON, 1971). La surface ectodermique du coenenchyme, sur laquelle est placée l'électrode, est donc marquée indirectement par un plissement au moment du passage de la constriction péristaltique.

Nous avons vu plus haut que la disparition des signaux enregistrés est liée à l'arrêt de l'expansion. Cet arrêt, étant inmanquablement attaché à la reprise de l'activité pulsatoire contractile de la masse commune, c'est dire que les potentiels relevés n'ont pas de rapport avec les pulsations.

Il se peut néanmoins que ces activités rythmiques d'ondes péristaltiques et de pulsations soient liées à des impulsions inférieures ou égales à 200 μ v, masquées par le bruit de fond indiqué dans la partie réservée aux méthodes.

Enfin les Vérétilles contractées non implantées manifestent le plus souvent les mouvements de l'implantation (BUISSON, 1971). Le pédoncule s'allonge et se contorsionne d'autant plus que le substrat sur lequel repose l'animal n'est pas favorable à l'implantation. Ce comportement peut aussi avoir lieu au moment où le *Veretillum* non ancré amorce sa décontraction. L'augmentation de la fréquence des impulsions électriques que nous avons commencé à relever disparaît à tous les niveaux de la masse commune pendant toute la durée de la séquence de l'ancrage. C'est dire là aussi que les signaux enregistrés ne peuvent être rapprochés de l'implantation.

La présentation des résultats issus de l'enregistrement de l'activité électrique spontanée de la masse commune établit le parallélisme étroit qui existe avec la manifestation des activités rythmiques comportementales d'expansion-contraction quotidienne

(Fig. 7). La variation de la cadence des signaux électriques est en effet liée à l'expansion. La fréquence des signaux est maximale quand les polypes dévaginés au tiers ou à la moitié de leur longueur sont tournés vers le sommet du rachis et minimale quand, amplement épanouis, ils sont dirigés vers le pédoncule. En fin de turgescence il y a une augmentation du nombre des potentiels. La contraction qui fait suite est peut-être en relation avec une salve électrique. Cette évolution quotidienne de l'activité électrique, participant des activités rythmiques, semble aussi en rapport avec des changements d'état et de réaction de l'organisme qui les accompagne (SOLLBERGER, 1965) que suggérait déjà l'observation des Vérétilles en début d'expansion et des Vérétilles turgescentes. Il est alors nécessaire d'apporter une confirmation en provoquant des réactions à

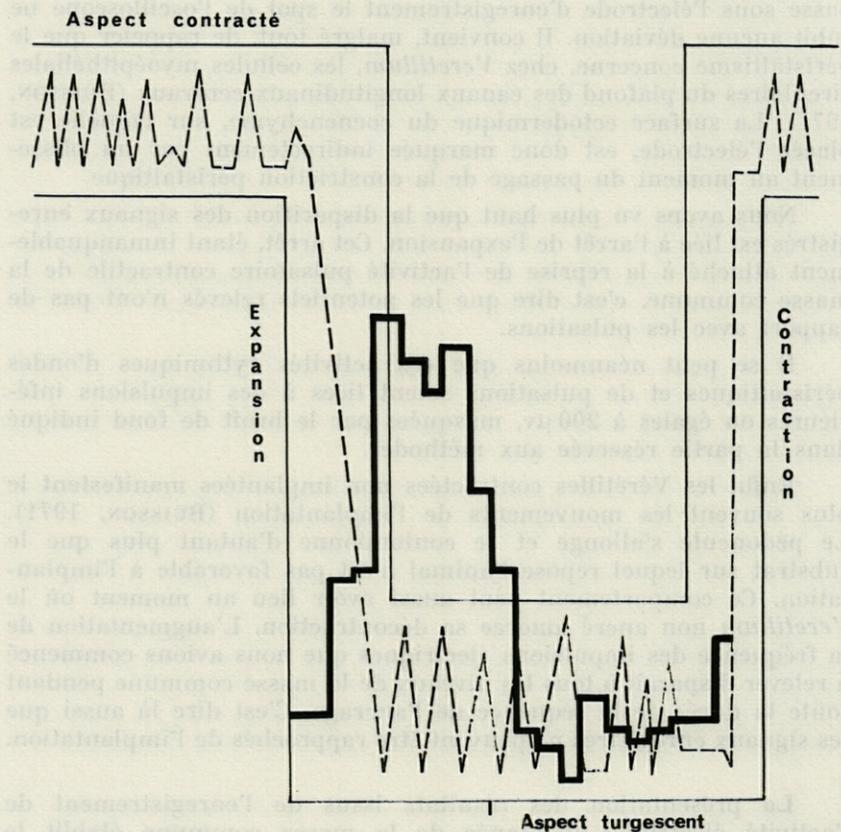


FIG. 7. — Superposition de l'activité électrique de la masse commune et d'une partie du schéma de la représentation des activités rythmiques comportementales (BUISSON, 1971).

l'aide de stimulations lumineuse et électrique. Ce qui permet, de plus, de dégager des voies de transmission suivies par les signaux spontanés et les propriétés qui s'y rattachent.

RÉACTIONS AUX STIMULATIONS LUMINEUSES

I. CONDITIONS.

Avec la méthode employée, l'illumination latérale est la seule possible pour des Vérétilles reposant horizontalement sur le substrat, tandis que l'illumination du rachis de Vérétilles implantées est possible, soit totalement (Fig. 2-2), soit latéralement (Fig. 2-1).

Nous nous proposons alors de rechercher les réactions au cours des différentes activités rythmiques comportementales en stimulant, d'une part à l'aide d'une source lumineuse à intensité constante et d'autre part à l'aide d'une source soumise à des intensités différentes.

II. STIMULATION A INTENSITÉ CONSTANTE (lumière blanche, 10 000 lux).

A) *Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne.*

1°) *Stimulation de Vérétilles en début d'expansion* (polypes à tentacules non déployés dirigés vers le sommet du rachis).

Nous provoquons des réponses qui se manifestent rapidement. Bien que les réactions débutent par les tentacules c'est à peine si nous remarquons les à-coups de la contraction des diverses parties de la Vérétille. Les réactions de *Veretillum* et de *Cavernularia* sont donc différentes puisque cette dernière réagit mal à la lumière pendant les premières phases de l'expansion (MORI, 1960). Certaines de ces Vérétilles subissent plusieurs illuminations successives ponctuées par des phases sans stimulation de 30 minutes chacune. La lumière est arrêtée quand les polypes commencent à s'invaginer dans la masse commune. Il suffit, à ce moment-là d'une minute environ d'exposition. Pendant l'interruption de la lumière, les Vérétilles retrouvent leur aspect antérieur et le dépassent parfois. C'est-à-dire que des animaux montrant des autozoïdes dévaginés au quart de leur longueur normale au moment de la première stimulation peuvent présenter des polypes plus longs quand la seconde exposition lumineuse est amorcée. Dans ce type d'expérience, non seulement les Vérétilles répondent à toutes les stimulations mais répondent, semble-t-il, plus rapidement chaque fois. Fait du reste, qui se

conçoit si nous évoquons l'augmentation parallèle de la fréquence des activités électriques spontanées. Il n'y a donc pas eu, dans ce contexte, adaptation à la lumière. Ce qui paraît rejoindre les observations de RUSHFORTH et Coll. (1963) sur *Hydra*.

2°) *Stimulation de Vérétilles en expansion dont les polypes sont insérés perpendiculairement au rachis.*

Dans les conditions normales d'élevage la contraction totale de *Veretillum* a lieu, soit au moment de lever du jour, soit plus tard lorsque les rayons lumineux frappent directement. Les polypes, par l'intermédiaire de leurs tentacules, sont le siège des premiers signes de la manifestation. Il en est de même chez *Renilla* (PARKER, 1920). C'est ce qui se produit également sous l'influence d'une lumière artificielle dont les faisceaux éclairent tout le rachis d'une Vérétille implantée. La rétraction des polypes est ensuite amorcée. Le phénomène se produit habituellement par à-coups et semble correspondre à celui décrit chez *Hydra* par RUSHFORTH et Coll. (1964) et par TARDENT et FREI (1969). Chez *Veretillum*, les polypes reflètent dans leur ensemble la même attitude et c'est seulement après un temps d'arrêt qu'ils atteignent le degré de raccourcissement suivant. Ces mouvements peuvent ou non se poursuivre après l'interruption de la lumière. Dans l'affirmative ils aboutissent à la contraction totale de l'animal. Cette dernière est généralement passagère et le *Veretillum* entre rapidement dans une nouvelle expansion.

Comme nous allons le voir la contraction ne prend pas obligatoirement naissance dans les tentacules des autozoïdes bien qu'elle débute à leur niveau. A cet effet nous stimulons latéralement la Vérétille implantée (Fig. 8 a et b). Non seulement les polypes directement soumis aux faisceaux lumineux réagissent, comme prévu, mais ceux qui sont insérés sur la partie opposée du rachis placée à l'ombre répondent de même. La réaction de ces derniers commençant également par le spasme des tentacules nous pouvons en déduire que l'excitation lumineuse a été transmise à partir de la zone stimulée.

Lorsque nous appliquons une lumière latéralement sur une partie du rachis seulement, les autozoïdes qui se trouvent au-dessus ou au-dessous du territoire stimulé montrent des réactions avec un retard progressif le long de la hampe rachidale. Il s'agit d'une réponse décroissante.

Le pédoncule étant normalement implanté nous avons également voulu savoir si son illumination entraînait sa contraction ainsi que celle des polypes. L'éclairement latéral du seul pied de Vérétilles non ancrées provoque tout au plus des mouvements locaux de sa part. De plus nous n'observons pas la rétraction des autozoïdes. Ce qui confirme les quelques indications données antérieurement à ce sujet (PAVANS DE CECCATTY et BUISSON, 1965).

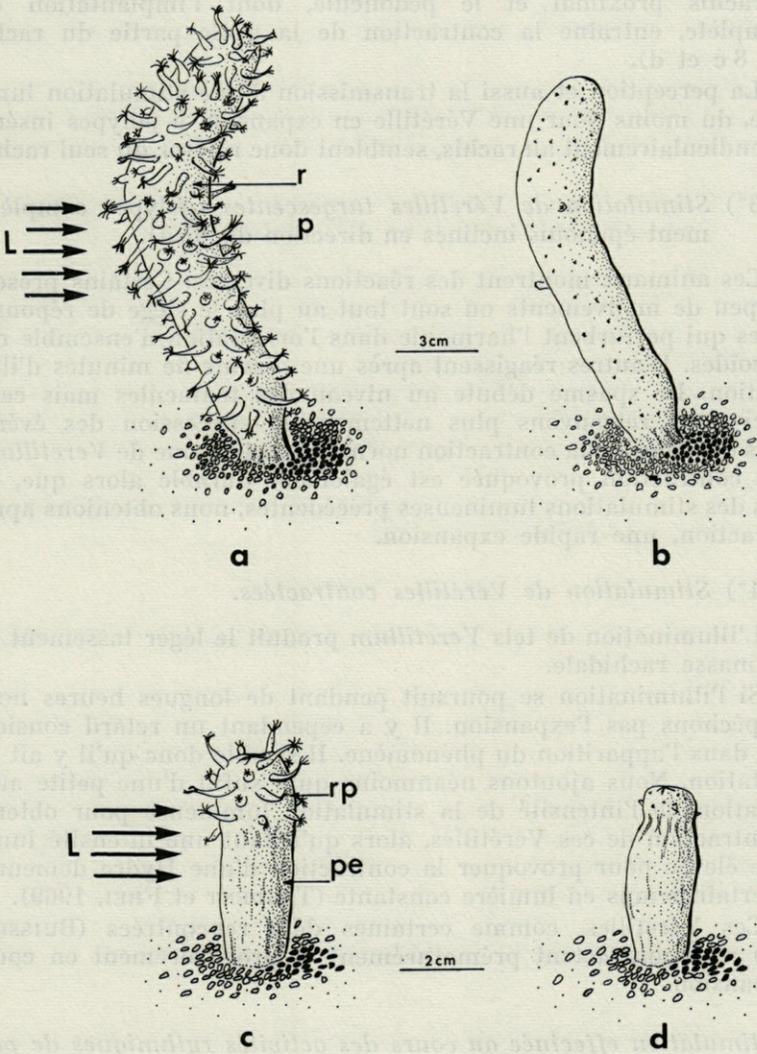


FIG. 8 (a et b). — Stimulation lumineuse latérale d'une Vérétille implantée. La Vérétille est ramenée à un cylindre lisse (b). L : lumière; r : rachi; p : polypes.

(c et d). — Stimulation lumineuse latérale d'une Vérétille incomplètement implantée amputée de la presque totalité du rachi. L'illumination provoque la contraction du restant du rachi. L : lumière; rp : rachi proximal; pe : pédonecule.

Par ailleurs l'éclairement d'un fragment, constitué par la base du rachis proximal et le pédoncule, dont l'implantation est incomplète, entraîne la contraction de la seule partie du rachis (Fig. 8 c et d).

La perception et aussi la transmission d'une stimulation lumineuse, du moins pour une Vérétille en expansion à polypes insérés perpendiculairement au rachis, semblent donc relever du seul rachis.

3°) *Stimulation de Vérétilles turgescents* (polypes complètement épanouis inclinés en direction du pied).

Ces animaux montrent des réactions diverses. Certains présentent peu de mouvements ou sont tout au plus le siège de réponses locales qui perturbent l'harmonie dans l'orientation d'ensemble des autozoïdes. D'autres réagissent après une dizaine de minutes d'illumination. Le spasme débute au niveau des tentacules mais cette fois-ci nous retrouvons plus nettement la succession des événements qui marque la contraction normale quotidienne de *Veretillum*. Cette contraction provoquée est également durable alors que, au cours des stimulations lumineuses précédentes, nous obtenions après contraction, une rapide expansion.

4°) *Stimulation de Vérétilles contractées.*

L'illumination de tels *Veretillum* produit le léger tassement de leur masse rachidale.

Si l'illumination se poursuit pendant de longues heures nous n'empêchons pas l'expansion. Il y a cependant un retard considérable dans l'apparition du phénomène. Il semble donc qu'il y ait ici adaptation. Nous ajoutons néanmoins qu'il suffit d'une petite augmentation de l'intensité de la stimulation lumineuse pour obtenir la contraction de ces Vérétilles, alors qu'il faut une intensité lumineuse élevée pour provoquer la contraction d'une Hydre demeurée un certain temps en lumière constante (TARDENT et FREI, 1969).

Ces Vérétilles, comme certaines déjà rencontrées (BUISSON, 1971) se recontractent prématurément et provisoirement en cours d'expansion.

B) *Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques de pulsations de la masse commune.*

C'est, pour des raisons pratiques, les modifications apportées aux seules pulsations par la stimulation lumineuse que nous allons suivre.

1°) *Stimulation de Vérétilles en expansion.*

Un animal au tout début de son expansion, bien que ne mon-

trant pas encore de polypes, présente déjà une ligne d'enregistrement kymographique inclinée, généralement peu accidentée (voir Fig. 7 et BUISSON, 1971).

Sous l'influence d'une source lumineuse de 10 000 lux l'expansion est arrêtée et les pulsations apparaissent avant l'amorce de la contraction de la masse commune (Fig. 9 A). Lorsque la stimulation lumineuse a lieu plus tard, c'est-à-dire quand les autozoïdes sont en voie de dévagination, la rétraction de ces derniers précède l'apparition d'un pic aigu sur le kymographe indiquant l'élongation du coenenchyme. La contraction générale suit rapidement.

La Vérétille amputée (pédoncule et base du rachis proximal) que nous avons vue plus haut est également soumise à une lumière de 10 000 lux au cours d'enregistrement kymographique, pendant l'expansion. Après la rétraction des quelques polypes qui se trouvent sur la base du rachis proximal et l'élévation de la base de la ligne de l'enregistrement, les pulsations s'inscrivent à nouveau. Pendant ce temps, rappelons-le, seule la partie du rachis s'est contractée. En outre, après l'interruption de la stimulation lumineuse, l'élévation de la base de la ligne d'enregistrement se poursuit. Puis nous assistons à une séquence de battements réguliers en forme de pics (Fig. 9 B) de fréquence plus élevée (20/H). Cette séquence caractérise normalement les Vérétilles après la contraction quotidienne ainsi que les pédoncules isolés (BUISSON, 1971). Elle est en rapport avec l'implantation ou la poursuite de l'implantation. Mais ici cette augmentation de fréquence des pulsations a bien lieu quelque trois heures avant les premières lueurs matinales. Il semble donc que l'apparition prématurée de cette séquence ait un rapport avec l'illumination de ce fragment de Vérétille.

2°) *Stimulation de Vérétilles contractées.*

Le plus souvent l'illumination entraîne une élévation de la base de la ligne de l'enregistrement des pulsations. La masse commune subit donc une légère contraction. Quand la fréquence des battements est de l'ordre de 10 par heure (pulsations du pédoncule proximal) seulement, cette légère contraction s'effectue par petits paliers successifs. Puis les pulsations ont tendance à réapparaître normalement.

Lorsque la lumière agit sur une Vérétille contractée dont la masse commune donne 20 pulsations (pulsations du pédoncule proximal et de l'implantation) par heure, nous relevons également l'élévation de la base de la ligne d'enregistrement. De plus, l'amplitude des battements du rachis devient plus faible et si nous avons affaire à un *Veretillum* dont l'enregistrement des pulsations s'effectue à trois niveaux (rachis distal, rachis médian et pédoncule proximal ou zone intermédiaire), les battements du rachis distal semblent

également entraîner ceux du rachis médian. Normalement ce sont les pulsations du pied proximal qui, à ce moment-là, coordonnent celles des autres territoires de la Vérétille.

A l'issue de cette étude nous décelons donc la variation du temps de réponse, selon l'état de la Vérétille. De plus nous voyons que, au cours des différentes postures il y a (expansion) ou non (turgescence) une réponse prévisible. Il convient dans le premier cas de rechercher s'il existe un seuil d'intensité lumineuse défini et dans le second s'il n'y a pas eu une augmentation de seuil.

III. STIMULATION SOUS DES INTENSITÉS LUMINEUSES DIFFÉRENTES (Fig. 10 A).

Tout comme SINGER et Coll. (1963) pour *Hydra*, nous allons effectuer une étude sous des intensités lumineuses différentes sur des *Veretillum* en expansion (polypes insérés perpendiculairement au rachis) et sur des *Veretillum* turgescents (polypes dirigés vers la base du pédoncule).

Comme nous l'avons vu il est possible de limiter la réaction à la lumière en interrompant la stimulation. C'est la raison pour laquelle nous pouvons définir un temps de réponse. Il s'agit du temps qui sépare le début de l'application des rayons lumineux et le début de la réaction qui s'exprime par la contraction des tentacules et par les premiers signes de la rétraction du haut de la colonne des polypes. La lumière est chaque fois éteinte à ce moment-là (planche 1 A et B). La stimulation est portée à l'aide du montage (Fig. 2-1). Les faisceaux sont donc appliqués latéralement à des Vérétilles implantées.

A) *Stimulation de Vérétilles en expansion* (polypes insérés perpendiculairement au rachis).

Il y a un seuil nettement défini au-dessous duquel nous ne relevons aucune manifestation quelle que soit la durée de l'illumination. Le *Veretillum*, au contraire, poursuit son expansion. *Metridium* (NORTH et PANTIN, 1958), pour sa part, ne semble pas présenter de seuil défini à l'égard d'une source lumineuse.

L'intensité lumineuse requise étant suffisante (5 000 lux), nous remarquons que le temps de réponse est inversement proportionnel à l'intensité. Nous retrouvons ainsi la loi de Bunsen et Roscoe que rapportent SINGER et Coll. (1963) à propos de leur étude sur *Hydra*. A la limite chez *Veretillum* la courbe devient asymptotique à l'axe des temps. Les manifestations, même pour les plus rapides, demeurent cependant relativement lentes à côté des réactions connues provoquées par la stimulation électrique (PAVANS DE CECCATTY et BUISSON, 1965).

B) *Stimulation de Vérétilles turgescentes* (polypes tournés vers le pédoncule).

Chez les animaux turgescents le seuil est plus élevé et c'est seulement à partir de 9 000 lux que nous obtenons le spasme recherché (5).

De plus pour une intensité favorable donnée, le temps de réponse des animaux gorgés d'eau est supérieur à celui des Vérétilles en expansion. C'est ainsi que sous des faisceaux lumineux de 21 000 lux la réponse se produit après plus de 2 minutes pour les premiers et après une minute environ pour les secondes.

Nous avons été rapidement limité par le matériel de stimulation lumineuse dont les 21 000 lux précédents doivent déjà être considérés comme une limite supérieure dépassée. Ainsi nous pouvons seulement retenir quelques points pour dresser une courbe. Elle rappelle la précédente, du moins pour la partie rectiligne évoquant la loi de Bunsen et Roscoe.

Comme nous l'avions vu, certaines de ces Vérétilles turgescentes ont refusé de répondre par la contraction de tous les tentacules des autozoïdes; seuls des mouvements temporaires et locaux ayant pu être relevés à partir de polypes de tels animaux. La légère agitation dont font preuve des polypes isolés situés sur la partie du rachis opposée à celle qui reçoit les faisceaux lumineux semble indiquer que la stimulation a malgré tout été transmise.

Après avoir été perçue par le rachis la stimulation lumineuse est transmise et les modalités des réponses qui en découlent impliquent un phénomène de facilitation.

Lorsque les polypes sont visibles c'est toujours par leur intermédiaire que débute la réaction à la stimulation lumineuse et c'est ensuite que la masse commune amorce sa contraction. Des effets se remarquent même au niveau des activités pulsatoires.

L'augmentation du seuil d'intensité lumineuse efficace, tout comme l'augmentation du temps de réponse, correspond bien à des changements d'état entre les Vérétilles en expansion et les Vérétilles turgescentes. Ce qui de plus convient à la manifestation d'activités rythmiques (SOLLBERGER, 1965). Les derniers faits de cette étude suggèrent que les changements d'état ne participent pas seulement du gonflement inhérent à l'ingestion d'eau puisque la transmission paraît s'effectuer même chez les Vérétilles turgescentes demeurant sans réactions collectives.

(5) Chez *Metridium* les changements de seuils remarquables ont lieu après plusieurs stimulations lumineuses (NORTH et PANTIN, 1958).

La stimulation électrique, dont les paramètres sont plus maîtrisables, s'impose donc tout particulièrement afin de confirmer et de dégager d'autres faits.

RÉACTIONS AUX STIMULATIONS ÉLECTRIQUES

I. CONDITIONS.

Comme pour la stimulation lumineuse nous appliquons des chocs électriques à des Vérétilles présentant des aspects caractéristiques des activités rythmiques comportementales. La stimulation électrique est appliquée à l'aide des électrodes décrites plus haut et ne déclenche jamais le phénomène de luminescence connu chez les Pennatulides et tout particulièrement décrit chez *Veretillum* par TITSCHACK (1964). Cet auteur base son étude sur les vagues lumineuses provoquées par une stimulation électrique dont les caractéristiques diffèrent des nôtres (courant alternatif de 8 volts). En effet notre travail, reposant sur des stimulations par des signaux carrés à tension constante (5 volts) et sur des stimulations sous des tensions différentes (de 2 à 10 volts), comprend, dans les premières, l'utilisation de chocs à moyenne fréquence (20 par seconde) et à basse fréquence (toutes les 1 ou 2 secondes). Il est alors possible de distinguer des voies de transmission différentes (voir dans BULLOCK et HORRIDGE, 1965). De plus, la Vérétille étant à même de répondre à deux chocs, nous pourrions, tout comme HORRIDGE (1957) pour *Tubipora*, dégager une période réfractaire.

II. STIMULATION A TENSION CONSTANTE.

A) *Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne.*

1°) *Stimulation de Vérétilles en début d'expansion* (polyypes dévaginés au tiers de leur longueur, orientés vers le sommet du rachis).

a) Application de signaux carrés de 5 volts à raison de 20 par seconde (délai = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

Nous avons vu plus haut que la stimulation lumineuse donne les réponses les plus marquées chez ces animaux en début d'expansion. Il en est de même quand nous envoyons 20 chocs par seconde. Rappelons, au contraire, que ce ne sont pas les Coraux incomplètement épanouis qui ont fourni les meilleurs résultats à HORRIDGE (1957).

Quel que soit le territoire stimulé nous remarquons la réponse de tous les polypes. La rétraction des tentacules, encore réunis au-dessus de l'ouverture pharyngienne, ainsi que la flexion de la colonne du polype paraissent simultanées. La réaction des polypes précède néanmoins celle du coenenchyme. Ce dernier s'allonge cependant avant de se contracter. En interrompant le circuit de stimulation bien avant la contraction de la masse commune nous arrêtons rarement les mouvements déclenchés. Dans les cas où la réaction disparaît malgré tout, au cours de la reprise de l'expansion, les polypes sont souvent l'objet d'un spasme, comme chez *Renilla* (PARKER, 1920) et chez *Porites* (HORRIDGE, 1957). Nous retrouvons donc un phénomène rappelant une post-décharge.

b) Application de signaux carrés de 5 volts à raison d'un pour deux secondes (délai du premier = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

Chez ces Vérétilles en début d'expansion les chocs électriques dispensés toutes les deux secondes, produisent des effets qui se propagent à partir du point de stimulation. Néanmoins la réponse des autozoïdes s'étend tout de suite et concerne parfois tous les polypes. Ce qui ne semble pas étonnant puisque nous portons une excitation sur un animal dont la fréquence de l'activité électrique spontanée est la plus élevée. Deux chocs suffisent pour provoquer ces mouvements. Un seul choc électrique donne parfois le spasme des tentacules d'un grand nombre de polypes. Chez *Acropora* (HORRIDGE, 1957) la rétraction protectrice des polypes se produit aussi à l'issue d'un seul choc électrique (6).

2°) *Stimulation de Vérétilles en expansion dont les polypes sont insérés perpendiculairement au rachis.*

L'excitation portée soit sur un polype, soit sur la masse commune pédieuse ou rachidale donne des réactions plus facilement analysables que précédemment.

a) Application de signaux carrés de 5 volts à raison de 20 par seconde (délai = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

α) La stimulation de la colonne d'un autozoïde provoque non seulement sa rétraction mais aussi la réaction des autres polypes. Tout comme pour la stimulation lumineuse ce sont tout d'abord les tentacules qui montrent le spasme aboutissant au froissement et à leur réunion au-dessus de l'ouverture pharyngienne. Les polypes

(6) Nous soulignons cependant que les Vérétilles qui répondent à un seul signal carré sont celles qui, en début d'expansion, retournent provisoirement à l'aspect vermiforme durant la nuit (BUISSON, 1971). Ces animaux montrent souvent des réactions spontanées caractérisées par des flexions collectives des autozoïdes.

amorcent ensuite leur flexion, puis leur invagination dans le rachis (chez *Renilla*, PARKER, 1920 remarque la même succession). La réaction des autozoïdes précède celle de la masse commune. Cette dernière montre une élongation suivie d'une contraction globale. TITSCHACK (1964), avec sa méthode, n'obtient ni le phénomène lumineux, ni la rétraction des polypes voisins d'un autozoïde de *Veretillum* stimulé. Fait qui conduit l'auteur à reconnaître l'existence d'une polarité dans un système de transmission de *Veretillum*. PARKER (1920) remarque également qu'un courant faradique sur un autozoïde de *Renilla* laisse ses voisins sans réaction. Nous signalons cependant que ce dernier ne considère pas que les mouvements d'un polype adjacent puissent être imputés à l'extension de la stimulation. L'apposition des électrodes sur les tentacules d'un polype de *Veretillum* est délicate car elle est assortie d'une excitation mécanique non négligeable. Mais alors que cette dernière n'est pas transmise aux autres polypes la stimulation électrique leur parvient comme précédemment (7).

β) L'application légère d'une tige sur la surface de la masse commune ne provoquant pas de réaction collective de la part des autozoïdes, c'est sans précaution particulière que nous pouvons y

(7) La stimulation mécanique, par son imprécision, est d'un emploi rapidement limité chez *Veretillum*. Cependant nous devons souligner que la simple stimulation à l'aide d'une tige de verre conduit à la reconnaissance d'un certain nombre de faits particuliers.

Lorsque nous portons un choc léger sur un tentacule d'un polype décontracté il se recroqueville tout en se portant vers l'ouverture pharyngienne. Un choc plus fort entraîne généralement la réaction d'autres, sinon de tous les tentacules. La stimulation de la colonne d'un polype produit un mouvement de courbure après un choc et entraîne la rétraction après plusieurs. Les autozoïdes voisins demeurent immobiles. Lorsque nous coupons un polype, l'excitation qui en découle n'est pas transmise aux polypes adjacents. C'est également ce que constate PARKER (1920) après avoir sectionné un autozoïde de *Renilla*. Par contre, JOSEPHSON (1961), en pratiquant de la sorte, chez certains Hydrozoaires coloniaux, se rend compte que des polypes situés dans le voisinage de l'élément lésé sont saisis par une contraction.

Quand la tige de verre est appliquée sur le rachis de *Veretillum*, même plusieurs fois, les autozoïdes ne manifestent aucun mouvement. Chez *Renilla* (PARKER, 1920), les chocs mécaniques portés sur la masse commune aboutissent à l'invagination de plusieurs autozoïdes.

Il est difficile d'approcher l'extrémité de la baguette sur un tentacule, sur la colonne d'un polype et même sur le rachis d'une Vérétille en début d'expansion. A ce moment, rappelons-le, les polypes en cours de dévagination se chevauchent plus ou moins en cachant le rachis. Il est alors impossible de limiter l'action de la tige de verre au point souhaité. Quand nous balayons à l'aide d'une baguette de verre, soit les autozoïdes, soit le rachis, d'un bout à l'autre, des Vérétilles très turgescents il n'y a pas non plus de mouvement collectif. Dans le premier cas les polypes montrent des actions locales aux endroits heurtés par la tige et dans le second l'extrémité effilée de la baguette déclenche souvent une traînée lumineuse sur la surface du rachis.

La stimulation légère du pédoncule, aussi bien chez les Vérétilles turgescents que chez les Vérétilles en expansion, ne produit rien au niveau des polypes.

En augmentant la force du stimulus nous déformons localement l'animal et nous ne pouvons plus prétendre que nous dispensons un choc mécanique ponctuel.

poser l'extrémité des électrodes. Lorsque nous délivrons 20 signaux par seconde nous ne tardons pas à obtenir la rétraction de tous les polypes. Ceux-ci agissent aussi en rassemblant d'abord leurs tentacules. Puis après la séquence connue le coenenchyme se contracte à son tour.

L'excitation du rachis médian conduit également à la rétraction des autozoïdes situés de part et d'autre du point stimulé. Il y a donc eu conduction dans toutes les directions comme l'ont du reste observé PANTIN (1935) chez *Calliactis* et PARKER (1920) chez *Renilla*. TITSCHACK (1964) a aussi suivi la diffusion d'une excitation grâce à la luminescence produite chez *Veretillum*. Des chocs électriques dispensés au sommet du rachis ou sur le pédoncule de spécimens non implantés produisent les mêmes effets. C'est-à-dire que nous aboutissons à la contraction totale de la Vérétille selon les modalités décrites plus haut.

C'est afin de savoir si la transmission de l'excitation est strictement ectodermique que nous pratiquons des sections superficielles circulaires du rachis. Dans l'affirmative il n'y aurait pas conduction de l'autre côté de la coupure. Or l'application de chocs électriques d'un côté n'empêche pas la rétraction des polypes de l'autre.

Bien que la rétraction des polypes s'effectue généralement à partir du point stimulé, comme chez *Renilla* (PARKER, 1920) ou chez des Hydrozoaires coloniaux (JOSEPHSON, 1961), un autozoïde isolé, voire même tout un groupe de polypes éloignés du lieu stimulé peuvent amorcer leur rétraction avant d'être suivis par les autres. Ainsi en délivrant des signaux carrés sur le rachis médian le spasme peut d'abord concerner les polypes situés sur le rachis proximal. Ce qui semble indiquer que l'excitation a été transmise loin du point stimulé et que ce n'est qu'ultérieurement que nous assistons à la réponse des polypes.

Ces réactions apparaissent ainsi après un certain temps d'attente que nous retrouverons plus précisément en employant des stimulations sous des tensions différentes. Quand la stimulation est interrompue avant la contraction globale les effets sont généralement arrêtés. Plus rarement, après l'arrêt prématuré d'une excitation, les polypes peuvent être saisis par un spasme alors qu'ils étaient sur le point de retrouver leur aspect primitif. C'est ce qu'a observé JOSEPHSON (1961) chez quelques Hydrozoaires. Il s'agit en somme d'une post-décharge.

b) Application de signaux carrés de 5 volts à raison d'un pour 2 secondes (délai du premier choc = 25 ms, durée des chocs = 10 ms).

Les résultats sont obtenus aussi bien en stimulant les polypes qu'en stimulant la masse commune. Les sections superficielles cir-

culaires du rachis n'empêchent pas la propagation de ce type d'excitation.

En distribuant un choc toutes les deux secondes à partir du sommet du rachis nous suivons la propagation de la rétraction des polypes. Un seul signal carré de 5 volts ne donne pas de réaction visible. En effet, après le second signal, la réaction concerne les polypes placés sur le centimètre de rachis voisin du lieu excité. Après le troisième choc la rétraction s'étend sur un second centimètre. Par la suite, dans la progression de la rétraction, il est difficile de dégager un rapport réel entre le nombre de chocs émis et la distance de réaction des polypes. Nous signalons, de plus, que la réponse est décroissante. En effet, à un moment donné, les polypes voisins du lieu stimulé entrent dans la voie de l'invagination tandis que ceux du rachis médian montrent seulement le froissement au niveau des tentacules. C'est ce que nous avons remarqué pendant la stimulation lumineuse latérale partielle du rachis d'une telle Vérétille (polypes insérés perpendiculairement au rachis).

Nous retenons également que ces animaux en expansion peuvent répondre après avoir reçu deux chocs électriques. Ce qui rejoint des données de PANTIN (1935) sur *Calliactis* et de HORRIDGE (1957) sur *Tubipora*. TITSCHACK (1964), pour sa part, relève un phénomène lumineux chez *Veretillum* après avoir dispensé trois chocs de 8 volts en courant alternatif.

3°) *Stimulation de Vérétilles turgescents* (polypes complètement épanouis, orientés vers le pédoncule).

a) Application de signaux carrés de 5 volts à raison de 20 par secondes (délai = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

La stimulation de tels animaux entraîne le plus souvent des réponses à partir de n'importe quel point stimulé. Mais les résultats ne sont pas aussi nets que dans les cas précédents.

Au cours de l'attente, plus longue, qui précède les mouvements nous notons souvent la rétraction d'un polype isolé. Cela suggère à nouveau, qu'en turgescence, la transmission de l'excitation a lieu en dépit de l'absence de la réponse collective des polypes. Ceci semble de plus confirmé par les Vérétilles dont le rachis médian est emprisonné dans un anneau en caoutchouc (BUISSON, 1971). Ces animaux sont susceptibles de présenter un rachis proximal déjà turgescents (polypes épanouis dirigés vers le pédoncule) et un rachis distal encore en voie d'expansion (polypes incomplètement dévaginés tournés vers le sommet du rachis). Dans ces conditions la stimulation de la base du rachis provoque tout d'abord la rétraction des autozoïdes du sommet.

D'autres Vérétilles turgescents présentent des réactions décroissantes à partir du point stimulé. Ainsi au cours de la stimula-

tion les polypes placés dans le voisinage de l'électrode sont en train de s'invaginer alors que d'autres, plus éloignés, montrent seulement le froissement des tentacules. Ces attitudes rappellent celles adoptées par les polypes de *Pennaria* stimulés électriquement (JOSEPHSON, 1961). En poursuivant l'excitation, chez *Veretillum*, nous provoquons aussi la contraction de la masse commune. L'arrêt de la stimulation, par contre, met fin à la poursuite des mouvements.

Des Vérétilles, du reste rencontrées pendant les expériences utilisant la stimulation lumineuse, refusent parfois toute réaction collective. En effet l'excitation du rachis ou d'un polype avec 20 chocs par seconde ne produit pas la contraction attendue. L'autozoïde choqué disparaît évidemment dans sa partie enfoncée dans la masse rachidale. La stimulation d'autres polypes aboutit au même résultat. Ce sont peut-être de telles Vérétilles qui ont fait dire à TITSCHACK (1964) que ce type de réaction pouvait être l'expression d'une polarité.

C'est généralement à l'issue de deux minutes que la stimulation est interrompue.

La contraction générale intervient parfois quelque temps après l'arrêt de cette longue excitation.

b) Application de signaux carrés de 5 volts à raison d'un pour 2 secondes (délai du premier choc = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

Les chocs sont dispensés à partir du sommet du rachis. Du 5° au 15° choc les mouvements observés sont le fait de polypes isolés voisins du lieu stimulé. Parfois il faut attendre le 30° choc pour distinguer un phénomène. La crispation des tentacules de polypes dispersés se remarque alors et rappelle les signes qui précèdent la contraction quotidienne. D'ailleurs, si la stimulation est maintenue, le phénomène finit par concerner les tentacules de tous les autozoïdes. L'animal ne tarde pas à être réduit à un cylindre lisse.

4°) *Stimulation de Vérétilles contractées.*

a) Application de signaux carrés de 5 volts à raison de 20 par seconde (délai = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

Les Vérétilles contractées qui reçoivent de telles impulsions, prennent, après la lente réduction de leurs dimensions, l'aspect d'une petite tige rigide.

Lorsque nous stimulons des animaux contractés dont quelques polypes font saillie (8), ces derniers répondent, et ce n'est qu'après

(8) Il s'agit de polypes qui n'ont pas eu le temps de s'enfoncer dans le rachis lors de la contraction quotidienne (Buisson, 1971).

un long laps de temps que nous remarquons la réaction décrite de la masse commune. Il y a eu, là aussi, transmission de l'excitation bien avant la manifestation de la réponse.

b) Application de signaux carrés de 5 volts à raison d'un toutes les 2 secondes (délai du premier choc = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

A un choc toutes les deux secondes, communiqué au niveau du rachis distal, la masse commune accuse une légère extension qui précède sa contraction. Cette dernière semble s'effectuer par palier.

L'expansion ultérieure de ces *Veretillum* contractés, après stimulation à raison de 20 chocs par seconde ou à raison d'un choc toutes les deux secondes, est généralement retardée. BATHAM et PANTIN (1950) font également état de la perturbation des activités ultérieures de *Metridium* après stimulation.

B) *Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques de pulsations de la masse commune.*

Les activités de la masse commune étant enregistrées à l'aide d'un kymographe, c'est dire que ce sont les effets produits sur les pulsations qui sont envisagés.

20 chocs par seconde, produisant la contraction générale, aboutissent aussi à la disparition de la pulsation qui était en train de se manifester avant la stimulation. Dans ce qui suit, c'est au plus une impulsion électrique de 5 volts (délai = 25 ms, durée = 10 ms) qui est délivrée par seconde.

1°) *Stimulation au cours de l'expansion.*

Lorsque nous utilisons des Vérétilles en début d'expansion la chute du tracé kymographique caractéristique n'est pas tout de suite perturbée par la stimulation électrique. Les deux premiers chocs ont évidemment provoqué un spasme limité à l'extrémité distale des polypes. Le troisième entraîne le retrait de ces derniers et nous remarquons l'arrêt de la décontraction de la masse commune. Avec le dixième choc réapparaît une pulsation, comme nous l'avions du reste distingué au cours de la stimulation lumineuse. Si l'excitation électrique est interrompue à ce moment-là, la reprise de l'expansion est ou non (Fig. 9 C) tributaire de la manifestation préalable de quelques pulsations.

Chez un animal, dont les polypes sont perpendiculaires au rachis, les pulsations sont habituellement bien définies. Après l'action provoquée par les premiers chocs au niveau des polypes, le battement du coenenchyme surpris dans sa phase ascendante (contraction) montre des modifications (Fig. 9 D). Marqué de paliers,

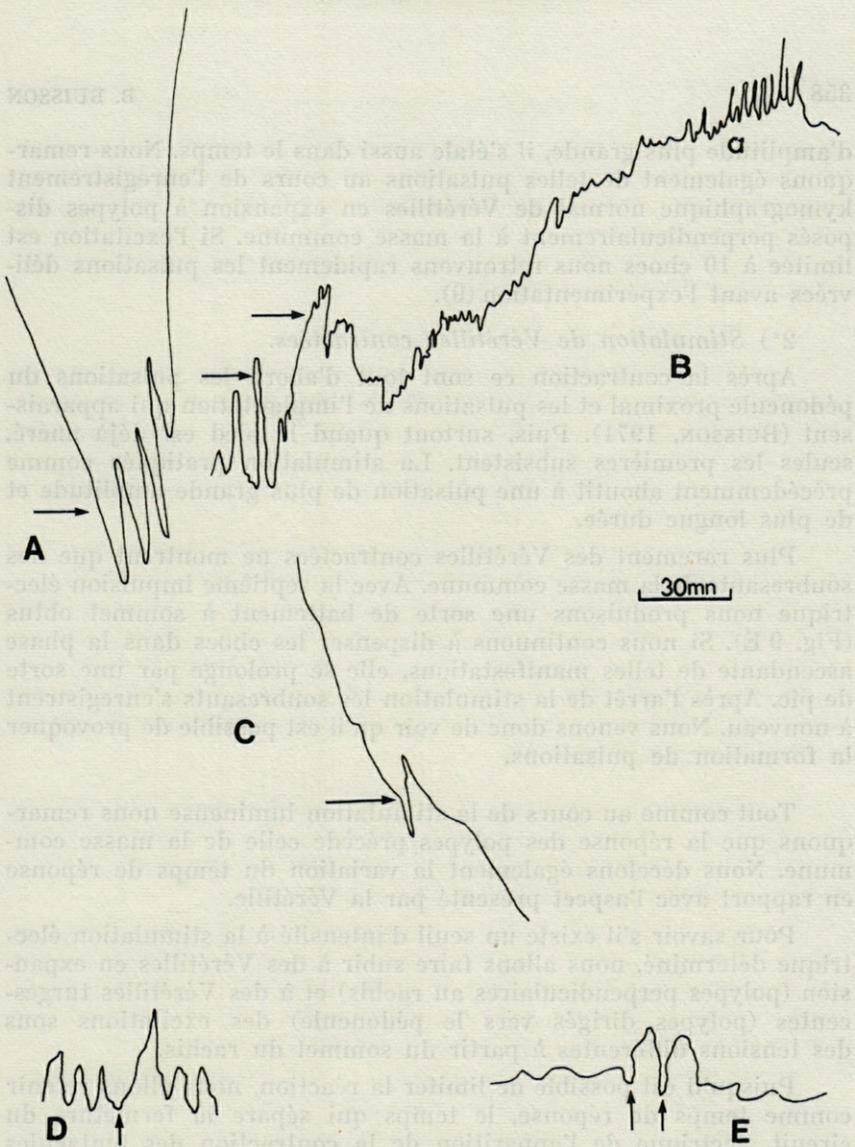


FIG. 9. — Stimulation lumineuse latérale au cours de la manifestation des activités rythmiques comportementales de pulsations.

- A. Stimulation lumineuse d'une Vérétille en début d'expansion. La flèche indique le début de la stimulation.
- B. Stimulation lumineuse d'une Vérétille amputée de la plus grande partie du rachis. La stimulation est portée durant le laps de temps compris entre les deux flèches. En « a » apparition des pulsations qui se manifestent normalement après la contraction naturelle.

Stimulation électrique au cours de la manifestation des activités rythmiques comportementales de pulsations.

- C. Stimulation électrique d'une Vérétille en début d'expansion. La flèche indique le début de la stimulation.
- D. Stimulation électrique d'une Vérétille dont les polypes sont perpendiculaires au rachis et dont la fréquence des pulsations est de l'ordre de 10 par heure. La flèche indique le début de la stimulation.
- E. Stimulation électrique d'une Vérétille contractée dont les activités de pulsations se traduisent par des soubresauts. Les flèches indiquent le début des stimulations.

d'amplitude plus grande, il s'étale aussi dans le temps. Nous remarquons également de telles pulsations au cours de l'enregistrement kymographique normal de Vérétilles en expansion à polypes disposés perpendiculairement à la masse commune. Si l'excitation est limitée à 10 chocs nous retrouvons rapidement les pulsations déliées avant l'expérimentation (9).

2°) *Stimulation de Vérétilles contractées.*

Après la contraction ce sont tout d'abord les pulsations du pédoncule proximal et les pulsations de l'implantation qui apparaissent (BUISSON, 1971). Puis, surtout quand le pied est déjà ancré, seules les premières subsistent. La stimulation pratiquée comme précédemment aboutit à une pulsation de plus grande amplitude et de plus longue durée.

Plus rarement des Vérétilles contractées ne montrent que des soubresauts de la masse commune. Avec la septième impulsion électrique nous produisons une sorte de battement à sommet obtus (Fig. 9 E). Si nous continuons à dispenser les chocs dans la phase ascendante de telles manifestations, elle se prolonge par une sorte de pic. Après l'arrêt de la stimulation les soubresauts s'enregistrent à nouveau. Nous venons donc de voir qu'il est possible de provoquer la formation de pulsations.

Tout comme au cours de la stimulation lumineuse nous remarquons que la réponse des polypes précède celle de la masse commune. Nous décelons également la variation du temps de réponse en rapport avec l'aspect présenté par la Vérétille.

Pour savoir s'il existe un seuil d'intensité à la stimulation électrique déterminé, nous allons faire subir à des Vérétilles en expansion (polypes perpendiculaires au rachis) et à des Vérétilles turgescentes (polypes dirigés vers le pédoncule) des excitations sous des tensions différentes à partir du sommet du rachis.

Puisqu'il est possible de limiter la réaction, nous allons retenir comme temps de réponse, le temps qui sépare la fermeture du circuit électrique de l'apparition de la contraction des tentacules de tous les autozoïdes. La stimulation est alors aussitôt arrêtée. Les chocs sont appliqués toutes les dix minutes. Durant ce laps de temps les animaux retrouvent facilement leur aspect primitif.

(9) Chez les Vérétilles turgescentes, un plus grand nombre de chocs électriques est nécessaire, mais nous obtenons un phénomène qui se présente avec des modalités identiques.

III. STIMULATION SOUS DES TENSIONS DIFFÉRENTES (20 chocs par seconde de 2 à 10 volts — délai de chaque choc = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms — Fig. 10 B).

A) *Stimulation de Vérétilles en expansion* (polypes perpendiculaires au rachis).

La stimulation sous une tension de 2 volts ne provoque pas de réaction quelle que soit la durée de l'application.

Par contre les tentacules de tous les autozoïdes subissent pour la première fois le spasme avec des chocs de 3 volts. Chez la Vérétille il y a donc un seuil bien défini et le temps de « latence » est de l'ordre de 2,3 secondes.

A 5 volts ce temps est de 1,7 seconde tandis qu'il n'est plus que de 1,4 seconde à 10 volts. Avec ces deux dernières tensions l'effet recherché est parfois dépassé malgré l'arrêt de la stimulation.

La courbe obtenue donnant le temps de réponse en fonction de la tension rappelle le tracé issu de la stimulation lumineuse. Tous les temps sont ici inférieurs.

B) *Stimulation de Vérétilles turgescentes* (polypes dirigés vers le pédoncule).

Les Vérétilles turgescentes sont susceptibles de montrer le spasme des tentacules à partir de 3 volts. La réaction est par contre moins intense que chez les animaux en expansion. Devant la négativité de la réponse de certaines Vérétilles nous arrêtons la stimulation. Il est parfois de même à 5 et à 10 volts. Comme au cours des stimulations lumineuses sous des intensités différentes nous retrouvons donc les Vérétilles turgescentes qui répondent et celles qui refusent de le faire.

Dans les cas favorables nous relevons bien ce seuil de 3 volts mais le temps de réponse est plus élevé que chez une Vérétille en expansion (3,5 secondes au lieu de 2,3 secondes).

Il est également possible d'obtenir des temps de réponse à 5 et 10 volts. Ils sont de l'ordre de 2,3 et de 1,7 secondes.

Ainsi les temps de réponse des Vérétilles turgescentes aux différentes tensions sont plus élevés que ceux des Vérétilles en expansion.

Comme nous l'avons vu la Vérétille est à même de manifester une réponse après avoir reçu deux chocs électriques. Il s'agit du

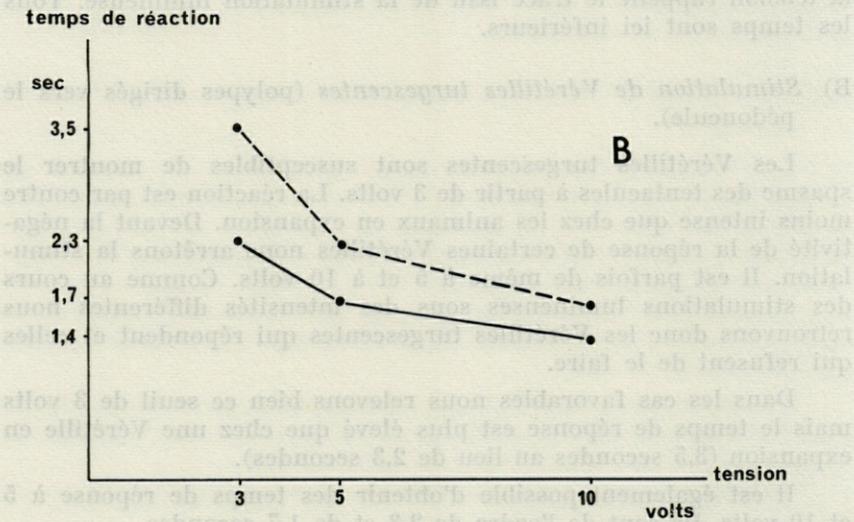
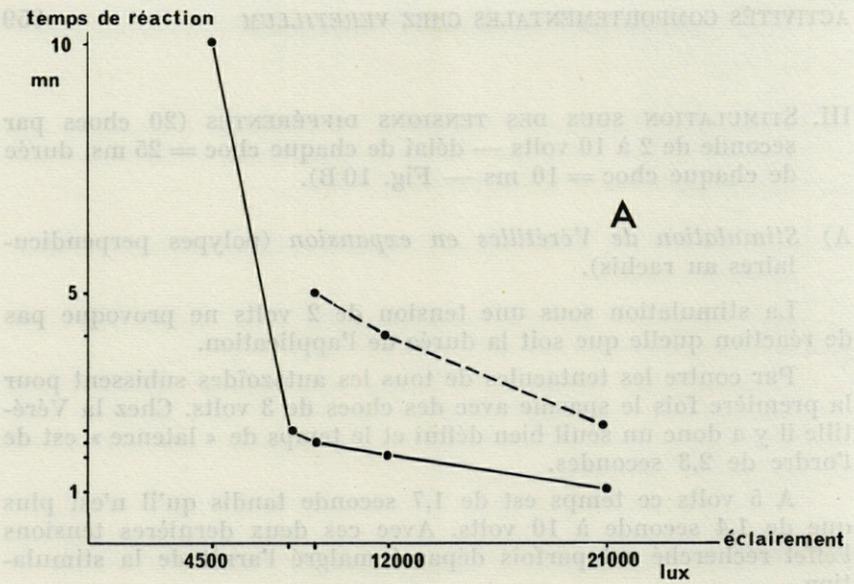


FIG. 10. — A. Stimulation lumineuse latérale sous des intensités différentes. En abscisses figurent les intensités lumineuses utilisées et en ordonnées les temps de réaction en rapport avec la réponse simultanée de l'extrémité distale de tous les autozoïdes.

- en trait plein : Vérétille en expansion à polypes perpendiculaires au rachis.
 - en pointillé : Vérétille turgescente à polypes inclinés vers le pédoncule.

B. Stimulation électrique sous des tensions différentes. En abscisses figurent les tensions utilisées et en ordonnées les temps de réaction en rapport avec la réponse simultanée des tentacules de tous les autozoïdes.

- en trait plein : Vérétille en expansion à polypes perpendiculaires au rachis.
 - en pointillé : Vérétille turgescente à polypes inclinés vers le pédoncule.

spasme des tentacules des autozoïdes. Il est alors possible de dégager une période réfractaire.

IV. MISE EN ÉVIDENCE DE LA PÉRIODE RÉFRACTAIRE.

La stimulation est portée à proximité du sommet du rachis et nous recherchons la réaction simultanée des tentacules de tous les autozoïdes (10) (Pl. 2 A-B). Tout comme HARRIDGE (1957), nous envoyons deux chocs dont l'intensité est bien supérieure au seuil de stimulation. Nous choisissons donc deux chocs de 10 volts (11).

Le générateur d'impulsions est réglé comme suit :

- tension = 10 volts,
- délai de déclenchement du 1^{er} choc = 10 ms,
- durée du premier choc = 10 ms,
- délai de déclenchement du 2^e choc = variable,
- durée du second choc = 10 ms.

La série de deux chocs est dispensée toutes les dix minutes seulement, afin de permettre aux animaux de retrouver au moins l'aspect présenté avant l'excitation.

L'expérience porte sur des Vérétilles montrant des aspects différents. Parmi les postures prises quotidiennement par les *Veretillum* (BUISSON, 1971), nous retenons ici :

- autozoïdes dévaginés au quart de leur longueur, dirigés vers le sommet,
- polypes dévaginés au tiers de leur longueur, même orientation,
- polypes décontractés aux deux tiers de leur longueur, même orientation,
- polypes épanouis insérés perpendiculairement au rachis,
- polypes turgescents dirigés vers la base du rachis.

Pour chacune des attitudes, que nous découvrons progressivement au cours d'une soirée, nous émettons donc des séries de deux chocs.

Le second est d'abord émis à 1 000 ms après le premier. Il y a une réponse. Puis, après chaque essai, nous réduisons le délai jusqu'à ce que nous ne relevions plus rien. La période réfractaire est alors atteinte.

(10) Nous obtenons le même résultat lorsque la stimulation est portée par l'intermédiaire d'un autozoïde.

(11) Quelques Vérétilles répondant parfois à un seul choc électrique nous vérifions toujours, au préalable, qu'un signal de 10 volts n'est pas suivi d'effet apparent.

Les résultats obtenus permettent d'établir un tracé donnant l'évolution de la période réfractaire au cours du temps (les aspects pris par la Vérétille sont en effet fonction du temps). Les points figurant sur la courbe sont des points individuels moyens (Fig. 11).

Les différences apparues entre les Vérétilles en décontraction et les Vérétilles turgescents se retrouvent aussi dans cette étude. Nous assistons à la modification de la période réfractaire. Ainsi au cours de la manifestation des différentes postures retenues nous relevons successivement une période réfractaire de 190 ms, de 40 ms, de 280 ms, de 440 ms et de 600 ms. C'est en effet lorsque les polypes sont dévaginés au tiers de leur longueur que la valeur de la période réfractaire est la plus basse. Chez *Tubipora*, HORRIDGE (1957), trouve

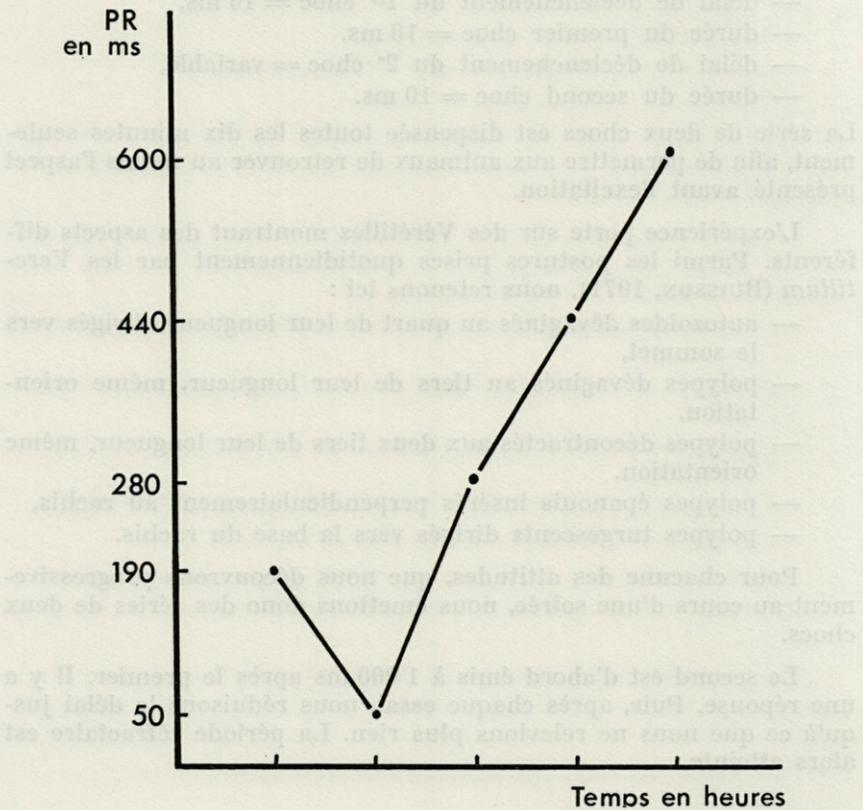


FIG. 11. — Evolution de la période réfractaire en rapport avec le spasme de tous les tentacules des autozoïdes. Les stimulations sont effectuées au cours des différentes postures montrées par les polypes.

20 ms, tandis que chez *Calliactis*, PANTIN (1935) trouve entre 20 et 200 ms. La réponse est aussi plus lente à se manifester au cours de la turgescence. Parfois il est impossible de provoquer la réponse souhaitée.

Cette augmentation de la période réfractaire étant obtenue à partir de Vérétilles stimulées au même endroit, nous pouvons nous demander s'il n'y a pas eu adaptation. Des Hydrozoaires, pour ne citer qu'eux, stimulés pendant de longues périodes sont en effet sujets à des modifications de seuil au voisinage de la zone excitée (JOSEPHSON, 1961). Il n'en est rien chez *Veretillum*. En changeant fréquemment le lieu d'application des électrodes nous aboutissons aux mêmes résultats. De plus des Vérétilles stimulées pour la première fois sous un aspect donné, répondent comme celles qui, suivies dès le début de la décontraction, présentent la même posture.

Par ailleurs, lorsque nous sommes au voisinage de la période réfractaire, le spasme peut se limiter à la contraction des tentacules d'une partie des autozoïdes seulement. Ces derniers sont placés aussi bien à proximité que loin du territoire stimulé. Cela semble indiquer que la transmission des chocs a lieu de toute façon.

Un polype isolé étant à même de tressaillir dès le premier choc, alors que tous ceux qui l'entourent demeurent sans mouvements, il n'est pas hasardeux de reconnaître que ce premier signal a dû traverser tout le système de transmission qui met en rapport tous les autozoïdes.

DISCUSSION

C'est au cours de l'expression des activités rythmiques comportementales de contraction-décontraction quotidienne, que nous avons pu enregistrer une activité électrique spontanée à partir de la masse commune (12). L'électrode externe utilisée capte des potentiels dont l'aspect suggère des origines diverses et dont l'amplitude variable indique des origines territoriales différentes (JOSEPHSON et MACKIE, 1965).

L'évolution de la fréquence des impulsions permet de tracer une courbe de Gauss entre le début de l'expansion et la turgescence. La cadence des signaux est la plus élevée quand les polypes sont tournés vers le sommet du rachis et la plus faible quand ils sont tournés vers la base du pédoncule.

(12) Nous n'avons rien observé au cours de la manifestation des activités rythmiques comportementales de pulsations et d'ondes péristaltiques.

Une salve électrique spontanée pourrait provoquer la contraction quotidienne après une éventuelle augmentation de la fréquence des impulsions en fin de turgescence.

Il ne paraît donc pas impossible de rattacher la partie la plus importante de cette activité électrique spontanée à l'expansion et d'y voir le reflet des centres d'expansion propres au rachis, précédemment évoqués (BUISSON, 1971). Par ailleurs, le pédoncule isolé ne présentant pas les signes de la décontraction, nous pouvons en déduire que l'augmentation de la fréquence des impulsions qu'il montre au cours de l'expansion, dans le contexte de l'animal entier, lui a été communiquée par le rachis. Il y a donc eu conduction. Il s'agit là d'une simple indication sur la transmission et c'est, ici, grâce à la stimulation lumineuse et à la stimulation électrique que nous pouvons dégager des systèmes de conduction suivis par ces signaux spontanés chez *Veretillum*. L'utilisation de ces deux techniques permet, de plus, de confirmer les changements d'état. Ils se traduisent en particulier par une réponse positive ou négative selon que l'excitation est appliquée sur un animal susceptible, selon son aspect, de produire ou non des impulsions électriques spontanées. En effet, un système inerte n'est pas excitable.

La stimulation lumineuse n'est efficace que sur la hampe rachidale garnie de polypes. Il en découle donc une compétence sensorielle particulière susceptible d'être rapportée au système nerveux. Celle-ci ne semble pas limitée aux polypes puisque le rachis en début d'expansion (polypes non encore visibles) répond également à l'excitation lumineuse.

Chez les Vérétilles en décontraction, dont les autozoïdes sont perpendiculaires au rachis, la réaction commence par les tentacules mais elle ne semble pas y prendre naissance. Le phénomène paraît donc transmis dans un système qui aboutit à une réponse décrémenteuse à partir du territoire stimulé. La masse commune suit ensuite de la même façon. Avec JOSEPHSON (1966) nous devons alors reconnaître l'existence de systèmes de transmission montrant une facilitation interneurale. Ces systèmes possèdent, chez *Veretillum*, un seuil défini.

La stimulation lumineuse chez une Vérétille en début d'expansion (polypes tournés vers le sommet du rachis) provoque la rétraction simultanée des polypes et même de la masse commune. L'augmentation du seuil d'excitabilité avec la turgescence ne concerne pas le seul territoire illuminé mais toute la Vérétille. Nous constatons aussi l'absence de réponse chez des *Veretillum* turgescents. Cependant des réactions isolées de quelques polypes placés en dehors des faisceaux lumineux suggèrent la transmission de l'excitation en dépit de l'absence de la réaction collective. Les mouvements contractiles

qui se produisent parfois après l'arrêt de la stimulation lumineuse évoquent un phénomène de post-décharge.

La stimulation lumineuse agit aussi sur les activités comportementales de pulsations en modifiant souvent des séquences ultérieures. Elle peut même faire apparaître un comportement inhérent au pied alors que celui-ci ne montre pas de réactions directes à la lumière.

La transmission de chocs électriques par la masse commune ou par les autozoïdes de Vérétilles en expansion à polypes perpendiculaires provoque d'abord la rétraction de ces derniers, simultanément ou non, et ensuite la contraction de la masse commune. Ceci diffère des indications de PARKER (1920) sur *Renilla* et de TITSCHACK (1964) sur *Veretillum* lui-même, pour qui, la stimulation d'un autozoïde n'est pas suivie par l'invagination de polypes voisins. Nous reconnaissons néanmoins que la stimulation mécanique d'un polype de *Veretillum* n'aboutit qu'à sa seule rétraction dans le rachis. Ce fait est l'expression d'un système de transmission local (BULLOCK et HORRIDGE, 1965). Il peut aussi correspondre à une compétence sensorielle du polype à l'égard d'une stimulation mécanique, que ne possède, du reste pas la masse commune de la Vérétille.

L'excitation électrique étant conduite dans toutes les directions cela nécessite des systèmes de transmission. Ils présentent un seuil défini. Selon les caractéristiques de la stimulation électrique, comme chez d'autres Cnidaires (BULLOCK et HORRIDGE, 1965), il est possible de les différencier. Lorsque nous envoyons 20 chocs par seconde la réponse commence par le spasme simultanée des tentacules de tous les autozoïdes et lorsque nous envoyons un choc toutes les deux secondes nous remarquons une réaction décroissante de la part des polypes à partir du point stimulé. Dans un cas comme dans l'autre la contraction de la masse commune fait suite à l'invagination des autozoïdes.

Il y aurait donc un système de transmission impliquant une "through conduction" et un système impliquant une facilitation interneurale. Un système à "through conduction" est généralement parcouru par le premier choc de l'excitation. C'est, en particulier, ce qu'a pu confirmer PICKENS (1969) en enregistrant une activité électrique provoquée chez *Calamactis*. Il semble aussi, chez *Veretillum*, que le premier choc ait pu traverser tout le système à "through conduction". En particulier, quand nous faisons l'étude de la période réfractaire liée au spasme simultané des tentacules de tous les autozoïdes, des polypes éloignés de l'électrode de stimulation réagissent parfois avec le premier choc. De plus, comme il faut au moins deux chocs pour obtenir le spasme des tentacules de tous les autozoïdes, le phénomène de facilitation que nous observons

paraît se situer au niveau des jonctions des systèmes et des effecteurs (13).

Dans ces modalités différentes de la réponse à la stimulation électrique, il est possible de voir une excitation sélective; propriété susceptible d'être rapportée au système nerveux. Après l'arrêt de la stimulation, la brusque et éventuelle apparition de réactions peut-être interprétée en terme de post-décharge.

Tout comme au cours de la stimulation lumineuse nous remarquons donc des changements de seuils d'excitabilité à tous les niveaux avec la turgescence. Ils ne sont pas dus à des adaptations territoriales successives, se produisant entre autres chez des Hydrozoaires (JOSEPHSON, 1961), puisque la stimulation d'une autre région aboutit aussi au même résultat. Certaines Vérétilles turgescents excitées par la masse commune, refusent aussi toute réponse non seulement au niveau des polypes mais aussi au niveau de la masse commune. Ce qui se conçoit, car certaines d'entre elles ne montrent aucune activité électrique spontanée (14).

La réaction de polypes éloignés de la zone de stimulation signale malgré tout, que la transmission de l'excitation électrique a eu lieu. Les changements, au cours de la prise de turgescence, ne paraissent donc pas se placer dans les systèmes à "through conduction". Par ailleurs l'augmentation parallèle de la valeur de la période réfractaire traduit des modifications au niveau des systèmes de transmission et des effecteurs des tentacules et des autres parties de la Vérétille.

Les mouvements provoqués au niveau des activités rythmiques comportementales de pulsations quotidiennes par la stimulation électrique suivent ceux des autozoïdes. Le cours des séquences ultérieures est souvent modifié. Ce qui rejoint les observations de BATHAM et PANTIN (1950) sur *Metridium*.

En définitive, la réaction de la Vérétille, débutant toujours par les polypes, est fonction de l'activité électrique spontanée de la masse commune. La transmission des stimuli lumineux et électriques à basse fréquence semble s'effectuer au travers d'un système montrant une facilitation interneurale tandis que la propagation de stimuli électriques à moyenne fréquence (ou intense) paraît se produire dans un système à "through conduction". JENNINGS (1905), combattu par PARKER (1919) avait invoqué des changements d'état physiologique chez les Cnidaires. Si de toute évidence les modifica-

(13) Nous avons vu que des Vérétilles en début d'expansion sont à même de répondre à un seul choc. Il s'agit des animaux qui se contractent provisoirement en cours d'expansion (BUISSON, 1971).

(14) La stimulation électrique de polypes de telles Vérétilles provoque quand même leur invagination. Leurs systèmes de transmission ne sont donc pas inhibés.

tions observées ne se situent pas au niveau des systèmes à "through conduction", elles semblent particulièrement se placer entre les systèmes de transmission et les effecteurs.

Ainsi après avoir présenté les activités rythmiques comportementales de *Veretillum* et grossièrement localisé les centres qui les supportent (BUISSON, 1971) et après avoir dégagé, ici même par l'expérimentation, des systèmes de conduction et des changements d'état, il en découle un certain nombre de faits susceptibles d'être rapportés à des structures nerveuses, décrites par ailleurs (BUISSON, 1970).

RÉSUMÉ

Au cours du déroulement des activités rythmiques comportementales de contraction-expansion quotidienne une activité électrique spontanée est enregistrée à partir de la masse commune de la Vérétille. La fréquence des impulsions augmente avec l'expansion et diminue fortement avec la turgescence. La contraction qui suit pourrait être due à une salve électrique. Aucune activité électrique particulière n'a été relevée au cours de l'observation des ondes péristaltiques et des pulsations de la masse commune.

La manifestation de ces activités nécessite des systèmes de transmission, que les stimulations lumineuse et électrique mettent particulièrement en évidence. Des changements d'état sont de plus confirmés. La stimulation lumineuse n'est efficace que sur le rachis. Ce qui implique une compétence sensorielle. Bien que débutant par les tentacules l'excitation est transmise dans des systèmes présentant une facilitation interneurale. Les réponses sont souvent difficiles à obtenir avec des animaux turgescents. Les séquences des pulsations sont modifiées, quoique souvent tardivement, par la lumière. La stimulation électrique, aboutissant d'abord à la réponse des tentacules, permet, selon sa fréquence, de dégager des systèmes différents. L'un à facilitation interneurale, l'autre à "through conduction". Une période réfractaire liée au spasme simultané des tentacules de tous les autozoïdes est également révélée. Les animaux turgescents refusent souvent toute réponse collective. Mais la transmission s'effectuant malgré tout, c'est en particulier, au niveau des jonctions neuro-effectrices que le changement d'état semble prendre place. La stimulation électrique provoque aussi des modifications au niveau des pulsations.

Ainsi dans certaines activités, reconnaissons-nous des propriétés du système nerveux, par ailleurs analysé morphologiquement (BUISSON, 1970), en relation avec les rythmes comportementaux (BUISSON, 1971).

SUMMARY

During the manifestation of rhythmical behavioural activities of daily contraction-expansion, a spontaneous electrical activity is given by the coenenchyme of *Veretillum*. The frequency of the pulses increases with the expansion and strongly decreases with the turgidness. An electrical burst seems to provoke the contraction. No peculiar electrical activity is shown by peristaltic waves and pulsations.

Transmission systems are necessary for these activities and light and electrical stimulations are used to reveal them. State changes are also confirmed. The light stimulation only acts on the rachis. So a sensory capability is involved. Though the reaction begins with the tentacles, systems which present an interneural facilitation conduct the excitation. Responses are often difficult to observe with turgid animals. Pulsation sequences are modified, though often with a delay, by light. The electrical stimulation, causing at first the reaction of the tentacles, demonstrates, according to its frequency, the existence of different systems. One showing interneural facilitation and the other a "through conduction". A refractory period, linked with the simultaneous contraction of the tentacles of whole polyps, has been revealed. General responses are often refused by fully expanded animals. But the transmission occurs. So state changes especially seem to take place on neuro-effector junctions. Pulsations modifications are also provoked by electrical stimulation.

So properties of the nervous system, elsewhere analysed (BUISSON, 1970), are recognized in some of these activities related to behavioural rhythms (BUISSON, 1971).

ZUSAMMENFASSUNG

Während der rhythmischen Verhaltensaktivitäten der täglichen Kontraktionen und Ausdehnungen zeichnet man eine spontane elektrische Aktivität der Totalmasse der Veretille auf. Die Frequenz der Impulsionen erhöht sich während der Ausdehnung und wird durch Turgeszenz wieder erheblich vermindert. Die darauffolgende Kontraktion wird wahrscheinlich durch eine elektrische Salve ausgelöst. Im Laufe der Beobachtungen der peristaltischen Wellen und der Pulsationen der Totalmasse wurde keine besondere elektrische Aktivität aufgezeichnet.

Die Äusserungen dieser Tätigkeiten benötigen Transmissions-systeme, die besonders durch elektrische und Lichtreize hervor-gehoben werden. Zustandsschwankungen der Tiere sind in Betracht zu ziehen. Nur die Rachis wird vom Lichtreiz beeinflusst, was eine sensorielle Kompetenz bedingt. Dieser Reiz wird von einem inter-neuralen Facilitationssystem geleitet, obwohl er bei den Tentakeln beginnt. Die Tiere, die die Turgeszenz erreicht haben, reagieren erheblich träger auf diesen Reiz. Die Pulsationssequenzen werden bei Lichteinfluss, obwohl mit etwas Verspätung, verändert. Der elektrische Reiz, der die Reaktion in den Tentakeln auslöst, erlaubt, je nach seiner Frequenz, verschiedene Systeme zu erkennen. Das Eine mit interneuralem Facilitation, das Andere mit "through conduction". Wir beobachten eine Refraktärperiode, die an eine gleichzeitige Kontraktion der Tentakeln aller Polypen gebunden ist. Die Tiere in Turgeszenz versagen öfters « vis-à-vis » eines Kollektivreizes. Falls eine Transmission erfolgt, findet der Zustands-wechsel vor allem in den neuroeffektorischen Verbindungen statt. Der elektrische Reiz verursacht ebenfalls Veränderungen der Pul-sationen.

So erkennen wir in gewissen Aktivitäten Charakteristika des Nervensystems (Morphologie, BUISSON, 1970) in Verbindung mit den Verhaltensrhythmen (BUISSON, 1971).

BIBLIOGRAPHIE

- BATHAM, E.J. and C.F.A. PANTIN, 1950. Phases of activity in the sea-anemone, *Metridium senile* (L.), and their relation to external stimuli. *J. exp. Biol.*, 27 : 377-399.
- BULLOCK, T.H. and G.A. HORRIDGE, 1965. Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. Freeman and Co, vol. I et II.
- BUISSON, B., 1970. Les supports morphologiques de l'intégration dans la colonie de *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaria Pennatularia). *Z. morph. Okol. Tiere.*, 68 : 1-36.
- BUISSON, B., 1971. Les activités rythmiques comportementales de la colonie de *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaire Pennatulidae). *Cah. Biol. mar.*, 12 : 11-48.
- BUISSON, B., R. TRICOCHÉ et S. FRANC, 1967. Activités électriques spontanées chez *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaire Pennatulidae). *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 161 : 2606-2609.
- HORRIDGE, G.A., 1957. The co-ordination of the protective retraction of coral polyps. *Phil. Trans. R. Soc. (B)*, 240 : 495-529.
- HORRIDGE, G.A., 1968. Interneurons. Freeman and Co.
- JENNINGS, H.S., 1905. Behavior of sea-anemones. *J. exp. Zool.*, 2 : 447-472.
- JOSEPHSON, R.K., 1961. Colonial responses of hydroid polyps. *J. exp. Biol.*, 38 : 559-577.

- JOSEPHSON, R.K., 1966. Mechanisms of pacemaker and effector integration in Coelenterates. Nervous and hormonal mechanisms of integration. Cambridge : at the University press, 33-47.
- JOSEPHSON, R.K. and G.O. MACKIE, 1965. Multiple pacemakers and the behaviour of the hydroïd *Tubularia*. *J. exp. Biol.*, 43 : 293-332.
- MCCULLOUGH, C.B., 1965. Pacemaker interaction in *Hydra*. *Amer. Zool.*, 499-504.
- MORI, S., 1960. Influence of environmental and physiological factors on the daily rhythmic activity of a sea-pen (*Cavernularia obesa*). Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 25 : 333-344.
- NORTH, W.J. and C.F.A. PANTIN, 1958. Sensivity to light in the sea-anemone *Metridium senile* (L.). Adaptation and action spectra. *Proc. R. Soc. (B)*, 148 : 385-396.
- PANTIN, C.F.A., 1935. The nerve net of the Actinozoa. I. Facilitation. *J. exp. Biol.*, 12 : 119-138.
- PARKER, G.H., 1919. The elementary Nervous System. Lippincott, Philadelphia.
- PARKER, G.H., 1920. Activities of Colonial animals. II. Neuro-muscular movements and phosphorescence in *Renilla*. *J. exp. Zool.*, 31 : 475-515.
- PASSANO, L.M. and C.B. MCCULLOUGH, 1963. Pacemaker hierarchies controlling the behaviour of Hydras. *Nature, Lond.*, 199 : 1174-1175.
- PAVANS DE CECCATTY, M. and B. BUISSON, 1965. Reciprocal behavior of the rachis and peduncle in colonies of *Veretillum cynomorium* Pall. *Amer. Zool.*, 5 : 531-535.
- PAVANS DE CECCATTY, M., B. BUISSON et Y.M. GARGOUIL, 1963. Rythmes naturels et réactions motrices chez *Alcyonium digitatum* Lin. et *Veretillum cynomorium* Pall. *C. Séanc. Soc. Biol.*, 157 : 616-618.
- PICKENS, P.E., 1969. Rapid contractions and associated potentials in a sand dwelling anemone. *J. exp. Biol.*, 51 : 513-528.
- RUSHFORTH, N.B., A.L. BURNETT and R. MAYNARD, 1963. Behavior in *Hydra*; Contraction responses of *Hydra pirardi* to mechanical and light stimuli. *Science, N.Y.*, 139 : 760-761.
- RUSHFORTH, N.B., I.T. KROHN, and L.K. BROWN, 1964. Behavior in *Hydra* : inhibition of the contraction responses of *Hydra pirardi*. *Science, N.Y.*, 145 : 602-604.
- SINGER, R.H., N.B. RUSHFORTH and A.L. BURNETT, 1963. The photodynamic action of light on *Hydra*. *J. exp. Zool.*, 154 : 169-174.
- SOLLBERGER, A., 1965. Biological rhythm research. Elsevier publishing company. Amsterdam.
- TARDENT, P. and E. FREI, 1969. Reaction patterns of dark- and light-adapted *Hydra* to light stimuli. *Experientia*, 25 : 265-267.
- TITSCHACK, H., 1964. Untersuchungen über das Leuchten der Seefeder *Veretillum cynomorium* (Pallas). *Vie Milieu*, 15 : 547-563.
- VENKATACHARI, S.A.T. and P. MURALIKRISHNA DASS, 1968. Cholinesterase activity rhythm in the ventral cord of scorpion. *Life Sciences*, 7 : 617-621.

Reçu le 16 avril 1971.

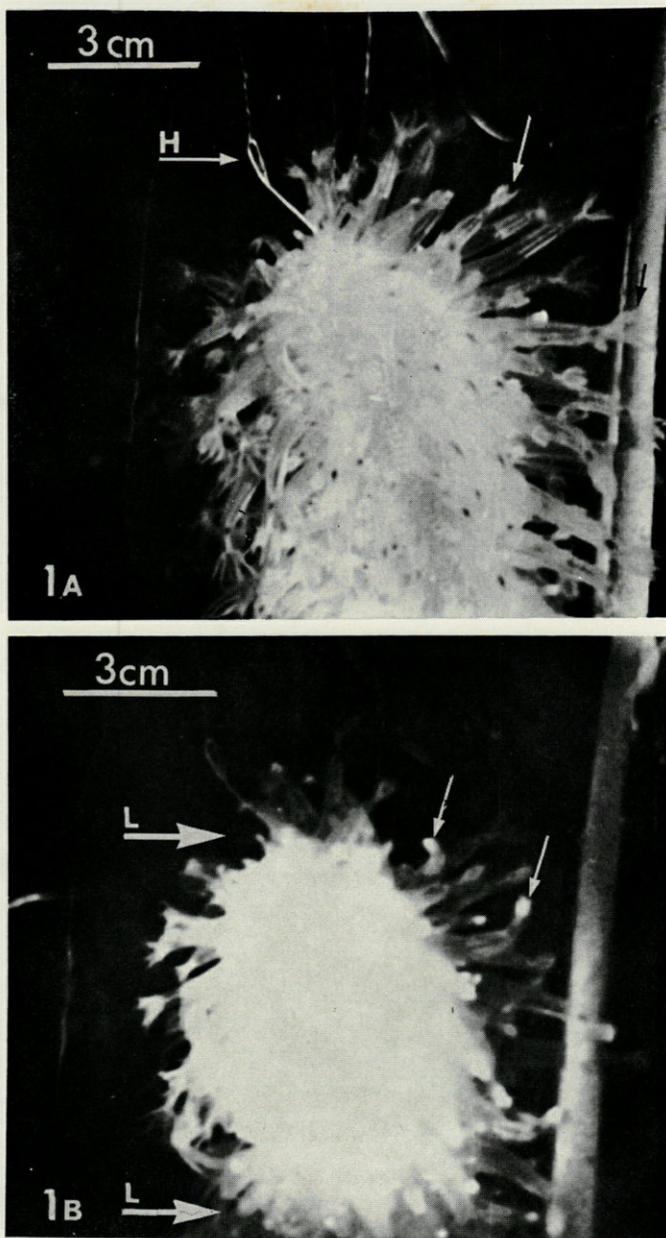


PLANCHE 1

Stimulation lumineuse latérale. A : avant la stimulation; B : pendant la stimulation. Les flèches indiquent l'aspect des mêmes polypes avant et pendant la stimulation.

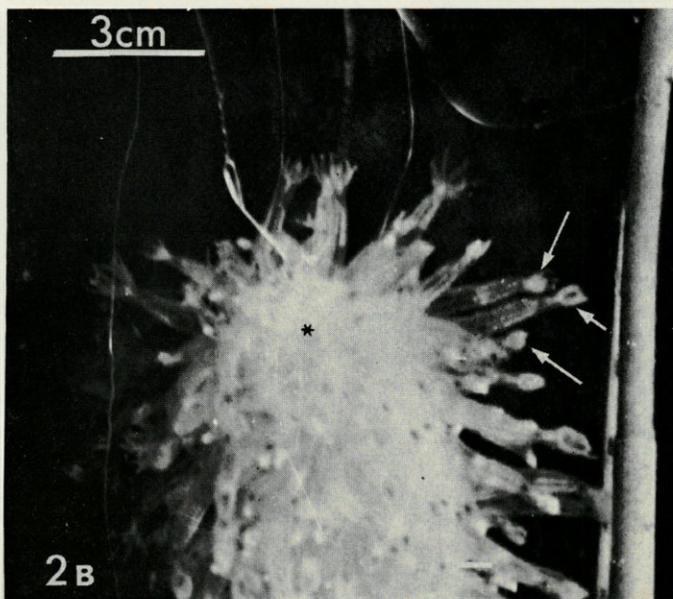
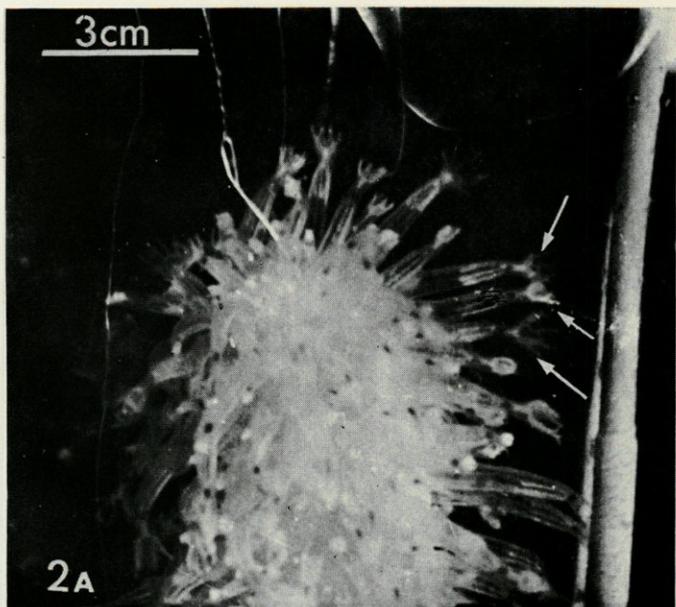


PLANCHE 2

Stimulation électrique pour l'étude de la période réfractaire en rapport avec le spasme des tentacules de tous les autozoïdes. A : avant la stimulation; B : après la stimulation. Les flèches indiquent l'aspect des mêmes polypes avant et après la stimulation.

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU SYSTÈME INTERRÉNAL ET DU SYSTÈME CHROMAFFINE DE *CHIMAERA MONSTROSA*

par VU-TAN-TUE

Laboratoire d'Océanographie Biologique
de l'Institut Océanographique
195, rue Saint-Jacques, Paris (V°)

SOMMAIRE

Les corps interréniaux de *Chimaera monstrosa* sont situés sur la ligne médiane, entre les deux lobes du rein. Les cellules interréniales sont riches en lipides figurés. Les cholestérides y ont été décelés. L'action mitotique des cellules est intense.

Les deux corps axillaires constituent à eux seuls le système chromaffine suprarénal. Ils sont composés de cellules à adrénaline, de cellules à noradrénaline et de neurones du système nerveux autonome.

Les premières descriptions anatomiques des corps suprarénaux et interréniaux de *Chimaera monstrosa* furent données respectivement par DUVERNOY (1837) et LEYDIG (1851). DUVERNOY signala sous le nom de « bulbes artériels » des masses situées sur les artères axillaires; il les crut constituées de tissu musculaire et leur attribua une fonction de cœurs accessoires. LEYDIG, lorsqu'il les retrouva, douta de cette interprétation. Lors du même travail, il découvrit des corps de couleur jaune ocre situés entre les deux reins et pressentit leur homologie avec les glandes surrénales.

Les bulbes artériels de DUVERNOY correspondent en réalité aux corps axillaires ou tissu chromaffine et les corps jaunes de LEYDIG représentent les corps interréniaux.

GRYNFELTT (1904) et DITTUS (1941) mentionnèrent très brièvement que, chez *Chimaera monstrosa*, le corps interrénal avait une forme en bâtonnet (type *Scyllium* ou *Squalus*). Quant aux revues de BACHMANN (1954), CHESTER JONES (1957), BERN et NANDI (1964) et MATTY (1966), elles reprennent les descriptions de DITTUS (1941).

Il résulte de cette revue sommaire des publications que les organes interréniaux et adrénaux, assez souvent étudiés chez les Sélaciens, sont particulièrement mal connus chez les Holocéphales. C'est pourquoi nous avons cru intéressant d'en reprendre la description au cours d'un travail d'ensemble sur les glandes endocrines de *Chimaera monstrosa*.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

L'étude a été faite sur des Chimères méditerranéennes, pêchées à 250-600 mètres de profondeur, à des périodes différentes de l'année. La longueur standard (museau-anus) des poissons est comprise entre 75 et 230 mm.

Les corps interréniaux, prélevés le plus rapidement possible sur le Poisson à la sortie de l'eau, ont été fixés par le liquide de Bouin et celui de Regaud pour l'étude topographique. D'autres pièces ont été fixées par le mélange formaldéhyde - calcium de Baker. L'étude topographique a été réalisée sur coupes à la paraffine colorées par l'azan de Heidenhain, par les trichromes de Prenant, Masson-Goldner, Gabe et Martoja et par la méthode de Mann-Dominici. L'imprégnation argentique des fibres à réticuline a été faite suivant la technique de Gomori. Les fibres élastiques ont été colorées par la fuchsine-paraldéhyde. La réaction à l'APS a été pratiquée pour la recherche des glucides et notamment du glycogène. Les lipides totaux ont été révélés sur coupes à congélation, par le bleu BZL et le noir Soudan B, les cholestérides par la biréfringence des sphérocristaux (phénomène d'extinction en croix noire à la lumière polarisée) et par la réaction de Schultz, variante d'Everett. Enfin, les lipides neutres ont été distingués des lipides acides par la coloration au bleu de Nil.

Certains corps axillaires ont été fixés par le liquide de Bouin. Les méthodes de colorations topographiques citées ci-dessus leur ont été appliquées, ainsi que la coloration par la laque chromique de gallocyanine plus spécialement destinée à l'étude des structures basophiles des cellules nerveuses. D'autres pièces ont été traitées par les techniques de Hillarp et Hökfelt. Les unes ont été immergées dans un mélange de chromate-bichromate de potassium pendant 24 heures, puis dans le formol à 10 %, pour la réaction chromaffine globale. Les autres ont été traitées par une

solution aqueuse saturée d'iodate de potassium pendant 48 heures, puis refléxées par le formol à 10 %, pour la mise en évidence des cellules à noradrénaline. Ces dernières pièces deviennent roses quelques minutes après l'immersion dans la solution d'iodate, puis la teinte vire progressivement au brun foncé quand les pièces sont traitées par le formol. Ces pièces ont été ensuite incluses à la gélatine et débitées au microtome à congélation ou coupées à la paraffine. Les réactions chromaffines ont été renforcées sur coupes par les réactions à l'APS et au ferricyanure ferrique suivant Adams. La détection fluoroscopique des catécholamines n'a pu être pratiquée pour des raisons d'ordre matériel.

Nous renvoyons pour le détail des modes opératoires aux ouvrages de techniques histologiques de MARTOJA et MARTOJA (1967) et de GABE (1968).

Enfin, pour un individu, l'ensemble de la région dorsale de la cavité générale a été fixée par un mélange de chromate-bichromate de potassium-formol. Elle a été débitée en coupes sériées depuis la cavité péricardique jusqu'à l'anus. Il s'agissait en effet de rechercher d'éventuels nodules chromaffines alignés, comme chez les Sélaciens, le long de la colonne vertébrale.

RÉSULTATS

SYSTÈME INTERRÉNAL.

1°) Anatomie macroscopique.

Les corps interréniaux de *Chimaera monstrosa* comportent plusieurs masses situées, comme chez les Sélaciens, entre les deux lobes du rein et appliquées contre la colonne vertébrale (schéma). Leur couleur est blanchâtre chez l'animal vivant. Le nombre et la disposition des masses interréniales varient suivant les individus. En général, à la partie antérieure des reins, il existe deux ou trois petites masses plus ou moins accolées; un peu en arrière, se trouve la masse principale impaire, constante chez tous les individus. Sa forme est approximativement cylindrique mais elle présente des étranglements à certains niveaux. Elle se termine à quelques millimètres de l'extrémité postérieure du rein. Les corps interréniaux s'échelonnent ainsi sur presque toute la longueur du rein.

2°) Histologie.

Chaque masse interrénale est bien individualisée. Une gaine conjonctive l'enveloppe complètement et la sépare du rein (Fig. 1). Aucune cellule interrénale ne pénètre dans le tissu rénal.

La gaine conjonctive est composée de deux sortes de fibres. L'enveloppe externe est constituée de fibres collagènes assez épaisses, disposées en plusieurs couches. L'enveloppe interne, en contact avec

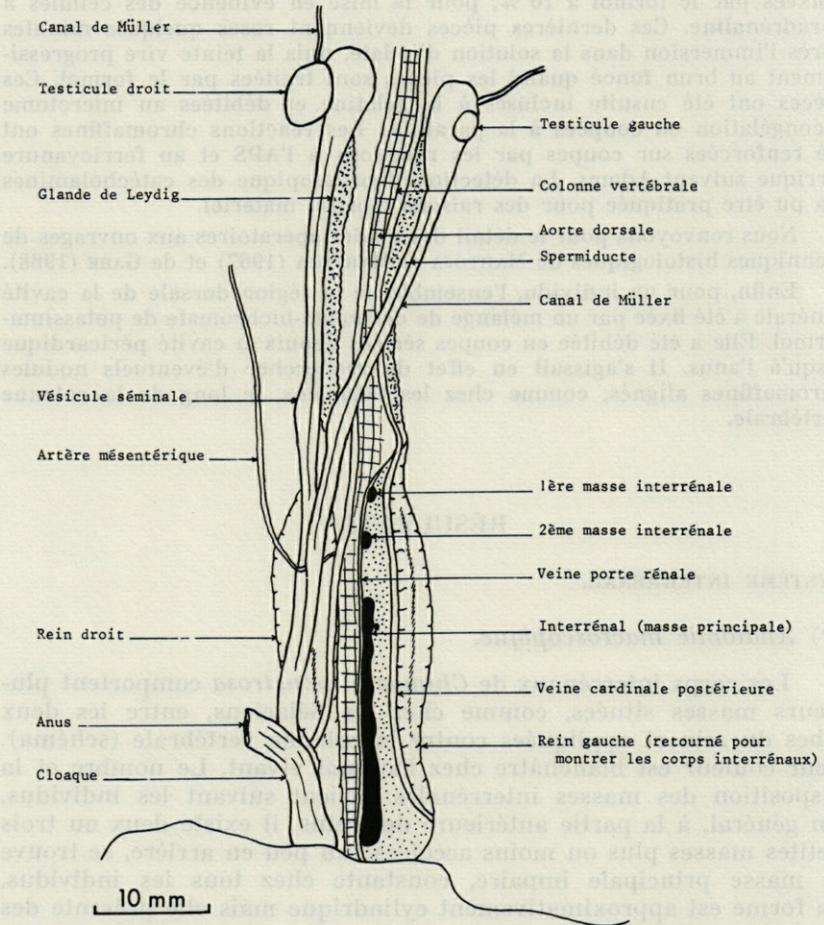


Schéma des corps interrénaux chez *Chimaera monstrosa*.

les cellules interrénales, est formée de fibres de réticuline. Cette couche est beaucoup plus mince que la première, et les fibres sont assez fines. Les fibres qui entrent dans le parenchyme glandulaire proviennent en majeure partie de la couche de réticuline. Elles forment des cloisons partielles qui s'arrêtent non loin de la surface. En effet, les paquets de fibres qui pénètrent à l'intérieur du corps interrénales se divisent très vite pour former un réseau conjonctif lâche. Les fibrocytes sont nombreux aussi bien dans la gaine conjon-

tive que dans le parenchyme. Le degré de développement du tissu conjonctif à l'intérieur de la glande varie suivant les individus. Chez les uns, ce tissu est représenté seulement par des petits paquets de fibres et par des fibrocytes isolés. Chez les autres, il forme un réseau presque continu qui délimite les cordons cellulaires, avec de place en place, de gros paquets de fibres de collagène et de réticuline.

Le parenchyme glandulaire est constitué de cordons cellulaires encadrés de capillaires. Dans chaque cordon, les cellules ont une disposition radiaire si bien que chacune arrive au contact d'un capillaire par l'un des pôles. La vascularisation est par conséquent très bien assurée.

Les cellules interrénales sont de petite taille et de forme prismatique. Leur contour est régulier. Sur coupes à la paraffine, elles semblent vacuolisées. Les « vacuoles » correspondent en réalité à des enclaves lipidiques dissoutes. Le cytoplasme est fibrillaire et légèrement érythrophile. Les noyaux sont sphériques ou parfois ovoïdes. Les nucléoles sont toujours bien visibles. Chaque noyau en possède un ou assez rarement deux. La chromatine est disposée en chapelets le long de la membrane nucléaire.

Des mitoses s'observent fréquemment dans les corps interrénaux. Elles sont plus nombreuses dans la zone périphérique. Les cellules de cette même zone ont un cytoplasme plus dense; la chromatine étant répartie dans tout le nucléoplasme, les noyaux semblent plus colorés. Ceci est probablement en relation avec la division cellulaire. La différence des aspects des cellules périphériques est due au remaniement des cellules au moment de la mitose.

Les lipides sont très abondants dans les cellules interrénales (Fig. 2 et 3). La quantité en est toutefois variable suivant les individus. Les inclusions lipidiques sont plus ou moins grandes selon les cellules d'un même corps interrénal. Certains de ces lipides sont anisotropes et présentent le phénomène de la croix noire (Fig. 4). Par ailleurs, la coloration au bleu de Nil montre que les cellules interrénales contiennent un mélange de lipides neutres et acides; les premiers sont légèrement plus abondants. La présence des cholestérides, déjà suggérée par l'examen en lumière polarisée, a été confirmée par la méthode de Schultz. Dans certains cas, le cholestérol semble plus abondant à la périphérie, mais ceci ne constitue pas un cas général.

En dehors des lipides, les cellules interrénales ne renferment ni chromolipoïdes, ni glyco-gène ou colloïde.

SYSTÈME CHROMAFFINE

1°) Anatomie macroscopique.

Le terme de *corps suprarénaux* employé pour désigner l'ensemble du tissu chromaffine chez les Sélaciens n'est pas justifié chez la Chimère. En effet, chez les Sélaciens, le tissu chromaffine est représenté par de nombreux petits nodules disposés le long de la colonne vertébrale. Ils s'étendent depuis la cavité péricardique (artère axillaire) jusqu'à l'extrémité postérieure du rein. Chez la Chimère, au contraire, toutes les cellules chromaffines se trouvent groupées dans les deux corps axillaires; ceux-ci correspondent à la paire la plus rostrale de nodules suprarénaux des Sélaciens. Les autres nodules à disposition métamérique font défaut.

Les corps axillaires sont constitués de deux masses de couleur blanchâtre, situées sur les deux artères axillaires. Ils ont la forme d'une olive dont le grand axe coïncide avec l'axe de l'artère et mesure au maximum, chez l'adulte, de 2,5 à 3 mm.

2°) Histologie.

Le corps axillaire forme un manchon qui entoure complètement l'artère axillaire (Fig. 5). A l'extérieur, il est enveloppé dans une gaine conjonctive très mince, formée de fibres collagènes entre lesquelles s'insinuent des fibrocytes très allongés et plats. Cette gaine s'interrompt au contact du ganglion nerveux. Du côté interne, le tissu chromaffine est séparé de l'adventice de l'artère axillaire par un tissu conjonctif lâche mais abondant. Dans le réseau de fibres, figurent de nombreux fibrocytes moins filiformes ainsi que les cellules sanguines.

L'artère axillaire envoie deux rameaux dans chaque corps axillaire. A cet endroit sa paroi devient très mince et les cellules chromaffines entrent presque en contact direct avec les vaisseaux afférents. Ces rameaux se subdivisent ensuite pour former de petites artérioles puis des capillaires qui circulent dans tout le corps axillaire.

Le tissu chromaffine est en rapport étroit avec le tissu nerveux. Ce dernier est représenté d'une part par un ganglion de forme allongée (Fig. 6) et d'autre part par des petits groupes de deux ou trois cellules nerveuses ou même par des cellules isolées. Ces cellules se trouvent intimement mêlées aux cellules chromaffines. Les cellules nerveuses sont de grande taille et le corps cellulaire mesure environ 25 à 30 microns. Les noyaux sphériques, volumineux, de 10 à 20 microns de diamètre sont relégués à un pôle. La chromatine est

granuleuse, disposée en réseau. Le nucléole est toujours bien visible. Le cytoplasme est abondant et finement granuleux. Les corps de Nissl sont disposés à la périphérie, contre la membrane cellulaire.

La forme générale des cellules chromaffines du corps axillaire est polyédrique, avec des angles souvent très accentués et aigus. Suivant le plan de coupe, leurs sections sont polygonales, triangulaires ou en flamme. De nombreuses cellules possèdent des prolongements cytoplasmiques qu'il est d'ailleurs difficile de suivre à travers la masse compacte des autres cellules chromaffines. Ces prolongements apparaissent donc entre les cellules sans que les connexions avec les corps cellulaires puissent toujours être observées.

Les méthodes de Hillarp et Hökfelt nous ont permis de distinguer deux sortes de cellules chromaffines : les cellules à adrénaline et les cellules à noradrénaline (Fig. 7 et 8).

Les cellules à noradrénaline sont légèrement plus grandes que les cellules à adrénaline. Le pourcentage de ces cellules dans le corps axillaire varie suivant les individus et peut représenter de 40 à 60 % du nombre total des cellules chromaffines. Leur répartition est quelconque. Parfois elles sont particulièrement nombreuses au centre de l'organe sans que ceci constitue d'ailleurs une zonation véritable; les deux catégories de cellules sont, dans la plupart des cas, mélangées sans aucun ordre. Les noyaux sont sphériques. Les grains de chromatine sont petits. Les nucléoles sont peu apparents et de petite taille. Le cytoplasme est granuleux; on peut y distinguer d'assez grosses granulations. Ces granulations sont fortement colorées quand les coupes sont traitées par l'APS ou par la réaction au ferricyanure ferrique. Les prolongements cytoplasmiques ont souvent un aspect fibrillaire.

Les cellules à adrénaline ont toujours moins d'affinités pour les colorants que les cellules à noradrénaline. Leur forme est très comparable et elles sont également pourvues de prolongements cytoplasmiques. Leur taille est légèrement plus petite. Le cytoplasme clair est finement granuleux et renferme de nombreuses inclusions donnant la réaction chromaffine. Lorsque la réaction chromaffine est suivie d'un traitement à l'APS ou au ferricyanure ferrique, les inclusions sont colorées en rouge ou en bleu selon le cas. Il y a lieu de noter que l'une et l'autre de ces teintes restent assez pâles. Les noyaux sont sphériques ou ovoïdes. La chromatine est peu abondante et en mottes fines, régulièrement réparties dans le nucléoplasme, ce qui donne aux noyaux un aspect clair. Les nucléoles, au nombre d'un ou parfois de deux, sont toujours très visibles.

Il existe dans les corps axillaires des cellules chromaffines dont les affinités tinctoriales sont moindres que celles des cellules à

noradrénaline mais plus fortes que celles des cellules à adrénaline. Il pourrait s'agir de cellules à noradrénaline en cours de décharge de leur produit de sécrétion.

Outre ces cellules, il existe dans les corps axillaires quelques éléments dont le cytoplasme ne contient pas de granulations chromaffines. Les caractères cytologiques sont très proches de ceux des cellules à adrénaline, mais les prolongements cytoplasmiques sont beaucoup plus difficilement visibles. Elles sont très souvent vacuolisées et sont dispersées dans tout l'organe, sans répartition particulière. Ces cellules représentent probablement des cellules à adrénaline dégranulées.

DISCUSSION

La disposition anatomique des corps interrénaux de *Chimaera monstrosa* se rapproche du « type Scyllium » défini par DITTUS (1941) et MATTY (1966). Les îlots antérieurs présentent encore une disposition paire, tandis que la masse principale est impaire. Il y a lieu de penser que, comme chez les Sélaciens, cette masse provient d'une fusion de plusieurs nodules, car sa forme n'est pas celle d'un bâton droit, mais présente un certain nombre d'étranglements échelonnés dans le sens antéro-postérieur.

L'anatomie microscopique de l'organe présente les mêmes caractéristiques que les corps interrénaux des Sélaciens (GRYNFELTT, 1904; FANCELLO, 1937; PITOTTI, 1938; DITTUS, 1941; ABOIM, 1944; TURCHINI, 1957; GRYNFELTT et *al.*, 1957). Le tissu interrénal est entièrement séparé du tissu rénal et du tissu chromaffine. Un fait intéressant à retenir est l'existence de nombreuses mitoses. DITTUS (1941) a observé de nombreuses mitoses au cours du développement embryonnaire dans les corps interrénaux de *Torpedo*. Après la naissance, le nombre de mitoses diminue notablement. Chez un jeune *Torpedo* de 35 grammes, les mitoses sont très rares. Après extirpation partielle du tissu interrénal ou injection d'ACTH, les mitoses ne sont pas augmentées. Donc, contrairement à ce qui existe chez la Torpille, les cellules interrénales continuent à se diviser chez la Chimère adulte. Et il semble exister une zone périphérique préférentielle de mitose.

La teneur en lipides des cellules interrénales est très élevée. A cet égard, des différences quantitatives ont été constatées entre les Poissons pêchés à la même période ou à des périodes différentes de l'année, mais elles ne sont pas très importantes. Ces lipides se présentent toujours en gouttelettes fines ce qui traduit probablement un état actif de la glande comme chez les Téléostéens (CHAVIN, 1966).

La présence des adrénocorticostéroïdes a été établie chez bon nombre de Sélaciens et Téléostéens (CHESTER JONES, 1957; BERN et al., 1962; HOLMES et al., 1963; MATTY, 1966; CHAVIN, 1966). De même, chez *Hydrolagus collicii*, espèce voisine de *Chimaera monstrosa*, l'incubation *in vitro* du tissu interrénal a donné du cortisol et de l'aldostérone. Les réactions histochimiques de détection du cholestérol et de ses dérivés dans les corps interréniaux de *Chimaera* sont nettement positives. On peut donc suggérer que les corps interréniaux des Chimères jouent un rôle similaire à leurs homologues chez les Sélaciens et les Téléostéens.

Le nombre de « corps suprarénaux » est très réduit chez *Chimaera monstrosa*. Toutes les cellules chromaffines sont groupées dans les deux corps axillaires. Il n'existe pas de corps suprarénaux proprement dits, c'est-à-dire des nodules chromaffines pairs, situés le long de la colonne vertébrale comme chez les Sélaciens. C'est le seul exemple connu d'Élasmobranches dont le tissu chromaffine est concentré en un organe pair, unique, anatomiquement individualisé.

Les rapports entre les cellules chromaffines et les cellules du système nerveux autonome sont très étroits. Outre le ganglion qui traverse le corps axillaire et se loge à côté de la paroi de l'artère axillaire, de nombreuses cellules nerveuses se trouvent mêlées aux cellules chromaffines. Le voisinage du tissu adrénal et du tissu nerveux a été signalé déjà chez les Sélaciens et les Téléostéens. Cette disposition commune à tous les Vertébrés résulte probablement de l'origine embryologique du tissu chromaffine.

De même, les caractères cytologiques des éléments chromaffines sont semblables à ceux des autres Vertébrés (voir PICARD et VITRY, 1959). Comme chez tous les Élasmobranches étudiés à ce jour (GRYNFELT, 1904; SACCARAO, 1944; TURCHINI, 1956, 1957 et 1958; OLIVEREAU, 1959), la présence de cellules à adrénaline et à noradrénaline a été constatée dans des corps axillaires. Contrairement au cas de *Scyllium*, les deux types de cellules sont mêlés et aucune zonation n'a été décelée. La proportion des cellules varie suivant les sujets. Les cellules à noradrénaline peuvent représenter environ 40 à 60 % le volume total. Cette teneur se rapproche de celle de *Scyllium* (SHEPHERD et WEST, 1953; OLIVEREAU, 1959).

En conclusion, le système interrénal de *Chimaera monstrosa* est comparable à celui des Sélaciens. Il se rapproche davantage de celui des Pleurotrèmes (Squales). La répartition du tissu chromaffine est au contraire très particulière. Les corps suprarénaux ont complètement disparu et il ne reste que les deux corps axillaires.

RÉSUMÉ

Le système interrénal et le système chromaffine de *Chimaera monstrosa* ont été étudiés par des techniques histologiques classiques.

L'organe interrénal est constitué de plusieurs nodules distincts, situés entre les deux reins et appliqués contre la colonne vertébrale. Les nodules antérieurs sont de petite taille et ont souvent une disposition paire. La masse principale, postérieure, est impaire. Les cellules interrénales sont riches en lipides figurés, acides et neutres. Le cholestérol et ses dérivés y ont été décelés. Les inclusions lipidiques sont de petite taille, ce qui traduit probablement une forte activité de la glande. Les mitoses sont nombreuses, surtout à la périphérie des nodules.

Toutes les cellules chromaffines sont groupées dans deux corps axillaires. Ceux-ci correspondent à la paire la plus rostrale de corps suprarrénaux des Sélaciens. Outre le tissu chromaffine, les corps axillaires comportent un ganglion nerveux. Quelques neurones isolés s'insinuent même à l'intérieur du parenchyme glandulaire. Le tissu chromaffine comprend des cellules à adrénaline et des cellules à noradrénaline. Les deux catégories de cellules chromaffines sont mêlées, sans répartition particulière; les cellules à noradrénaline en représentent environ 40 à 60 %.

SUMMARY

The interrenal and chromaffin system of *Chimaera monstrosa* have been investigated by histological methods.

The interrenal gland is composed of several distinct bodies, lying between the kidneys, against the vertebral column. While the anterior bodies are small and often paired, the principal mass, situated caudally behind them, is rod-shaped and median. Interrenal cells are rich in particulate lipids, both neutral and acid. Cholesterol and derived esters have been found. Lipidic droplets are small, which suggest an intense activity of the gland. Mitosis are frequent, especially at the periphery of the organ.

All the chromaffin cells are concentrated into two axillary bodies which are homologous to the two most rostral of suprarenal bodies in Selachians. Besides the chromaffin tissue, the other component of axillary bodies consists of a nervous ganglion. Some

isolated neurons are found also in the glandular parenchym. The chromaffin cells contain either adrenalin or noradrenalin; these last ones, which have no special repartition, are about 40 to 60 %.

ZUSAMMENFASSUNG

Das interrenale und das chromaffine System von *Chimaera monstrosa* wurden histologisch untersucht.

Das Interrenalorgan besteht aus mehreren zwischen den Nieren und an der Wirbelsäule liegenden Körperchen; die rostralen sind klein und paarig; die Hauptmasse bildet einen runden, medianen Strang. Die Interrenalzellen enthalten reichlich geformte, neutrale und saure Lipide; Cholesterol und seine Ester sind histochemisch nachweisbar. Die Fetttropfchen der Interrenalzellen sind meist klein, was ein Hinweis auf aktive Sekretion sein kann. Zellteilungen sind insbesondere an der Peripherie der Zellstränge verhältnismässig häufig.

Das gesamte chromaffine Gewebe ist in den beiden Axillarkörperchen konzentriert; diese entsprechen den rostral gelegenen Suprarenalkörperchen der Selachier. Neben dem chromaffinen Gewebe enthält jeder Axillarkörper ein Ganglion und zwischen den chromaffinen Zellen zerstreute Neurone. Die chromaffinen Zellen entsprechen den zwei wohlbekannteren, Adrenalin und Noradrenalin sezernierenden Typen; die letzteren, die über das ganze Parenchym zerstreut sind, machen 40 bis 60 % des chromaffinen Gewebes aus.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOIM, N., 1944. L'organe interrénal des Sélaciens. Etude cytologique, histochemique et histophysiologique. *Arch. port. Sci. biol.*, 7 : 89-134.
- BACHMANN, R., 1954. Die Nebennieren. *Möllendorffs Hdbch. Mikr. Anat.*, 5-6 : 1-965. Springer, Berlin.
- BERN, H.A. et J. NANDI, 1964. Endocrinology of Poikilothermic Vertebrates. *In The Hormones. Physiology, Chemistry and Applications.* G. Pincus, K.V. Thimann & E.B. Askwood eds. Academic Press, New York, London.
- BERN, H.A., C.C. de ROOS et E.G. BIGLIERI, 1962. Aldosterone and other corticosteroids from Chondrichthyan interrenal glands. *Gen. compar. Endocr.*, 2 : 490-494.
- CHAVIN, W., 1966. Adrenal histochemistry of some freshwater and marine Teleosts. *Gen. compar. Endocr.*, 6 : 183-194.
- CHESTER JONES, I., 1957. *The Adrenal Cortex.* Cambridge Univ. Press. London & New York.

- DITTUS, R., 1941. Histologie und Cytologie des Interrenalorgans der Selachier unter normalen und experimentellen Bedingungen. Ein Beitrag zum Kenntnis der Wirkungsweise des kortikotropen Hormons und des Verhältnisses von Kern zu Plasma. *Z. wiss. Zool.*, 154 : 40-124.
- DUVERNOY, G.L., 1837. Note sur deux bulbes artériels faisant les fonctions de cœurs accessoires qui se voient dans les artères innomées de la Chimère arctique. *Annls Sci. nat.*, sér. 2, 8 : 35-40.
- FANCELLO, C., 1937. Interrene, surreni e ciclo sessuale nei Selaci oviparii. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 16 : 80-87.
- GABE, M., 1968. Techniques histologiques. Masson & C^{ie}, Paris.
- GIACOMINI, E., 1902. Sulla esistenza della sostanza midollare nelle capsule surrenali dei Teleostei. *Monitore zool. Ital.*, S. 13 : 183-189.
- GRYNFELTT, E., 1904. Recherches anatomiques et histologiques sur les organes surrenaux des Plagiostomes. *Bull. scient. Fr. Belg.*, sér. 6, 38 (7) : 1-136.
- GRYNFELTT, E., J. TURCHINI et S. TURCHINI, 1957. Recherches histochimiques sur les corps interréniaux des Sélaciens. *Bull. Ass. Anat. Paris*, (3) : 382-383.
- HILLARP, N. et B. HOKFELT, 1955. Histochemical demonstration of noradrenalin and adrenalin in the adrenal medulla. *J. Histochem. Cytochem.*, 3 : 1-5.
- HOLMES, W.N., J.G. PHILLIPS et I. CHESTER JONES, 1963. Adrenocortical factors associated with adaptation of Vertebrates to marine environments. *Recent Progr. Horm. Res.*, 19 : 619-672.
- LEYDIG, F., 1851. Anatomie und Histologie der *Chimaera monstrosa*. *Müllers Arch.*, 241-271.
- MARTOJA, R. et M. MARTOJA, 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson & C^{ie}, Paris.
- MATTY, A.J., 1966. Endocrine glands in lower Vertebrates. In Intern. Rev. Gen. Exper. Zool., W.J.L. Felts & R.J. Harrison eds., Academic Press, New York & London.
- NANDI, J., 1962. The structure of the interrenal gland in teleost fishes. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 65 : 129-212.
- OLIVEREAU, M., 1959. Mise en évidence d'adrénaline et de noradrénaline dans le tissu chromaffine d'un poisson sélacien, la Roussette. *Annls Endocr.*, 20 (4) : 645-653.
- PICARD, D. et G. VITRY, 1959. Histophysiologie de la médullo-surrénale. 5^e Réunion des Endocrinologistes de langue française, p. 243-293.
- PITOTTI, M., 1937. Sulla presenza d'una vera capsula surrenale nei Selaci. *Rend. Accad. Naz. Lincei*, 6 (24) : 526-528.
- PITOTTI, M., 1938. Interrene, surreni, maturita sessuale e gestazione nei Selaci. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 17 : 20-23.
- SACCARAO, G.F., 1944. Les corps supraréniaux des Sélaciens. Etude histologique. *Arch. port. Sci. biol.*, 7 : 135-160.
- SHEPHERD, D.M. et G.B. WEST, 1953. Chromaffine bodies of various species of dogfish. *Nature*, 172 (4376) : 509.

TURCHINI, J., 1956. Recherches histochimiques sur les corps suprarénaux des Sélaciens. *Annls Histochem.*, 1 (2) : 78-80.

TURCHINI, J., 1957. Remarques sur les corps inter- et suprarénaux des Sélaciens. *Acta anat.*, 30 (1-4) : 906-910.

TURCHINI, J., 1958. Remarques sur les corps supra- et interréniaux des Scyllidés. *C. r. Ass. Anat.*, 100 : 742-743.

Reçu le 20 mars 1970.

Fig. 1. — Coupe transversale à travers le corps principal des corps inter-
rénaux dans le Hétérochelyon grossièrement 100 diamètres.

Fig. 2 et 3. — Détails d'un corps inter-rénal. Baker, coupe à orientation
X : Coloration au bleu de méthylène (Baker), grossissement 100 fois.
Y : aspect en lumière polarisée, sans coloration, même grossissement.
Z : comparaison des deux détails en lumière polarisée sans coloration.
Lignes des cellules latérales sont indiquées.

Fig. 4. — Détails des épithéliums latéraux indiqués précédemment en grandeur
d'origine au cours de la lumière polarisée. Baker, coupe à orientation, grossis-
sement 400 diamètres.

Fig. 5. — Coupe longitudinale à travers un corps rénal. Hématoxyline, réaction
au ferrocyanure ferrique, grossissement 50 diamètres. Remarque : le ganglion
du système nerveux autonome est dans le canal.

Fig. 6. — Détails d'un corps rénal dans un corps rénal. Hématoxyline, réaction
au ferrocyanure ferrique, grossissement 100 diamètres.

Fig. 7 et 8. — Détails des corps rénaux d'un même animal, traités par les
techniques de Hübner et Lillie et réalisées par la réaction au ferrocyanure
ferrique (grossissement 200 diamètres). 7 : Corps rénaux dans un détail de
position. Les cellules à orientation sont fortement colorées. 8 : Corps
rénaux situés à la réaction chromotique totale. Remarque : les cellules à
orientation sont toujours plus colorées que les cellules à orientation.

FIG. 1. — Coupe transversale à travers la masse principale des corps interréniaux. Bouin, Azan de Heidenhain, grossissement 160 diamètres.

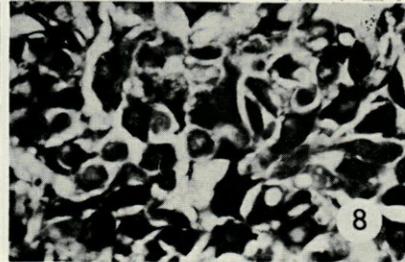
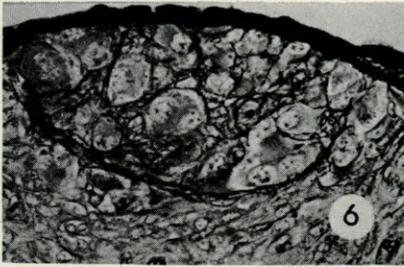
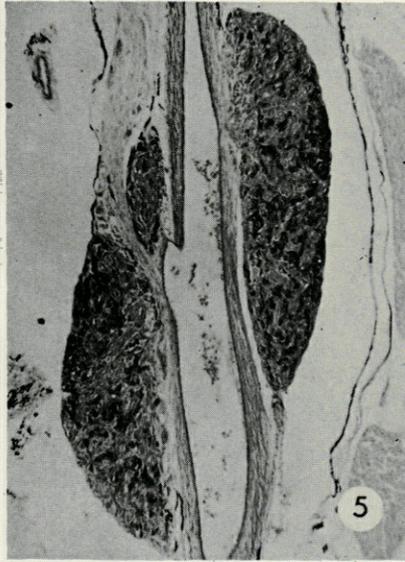
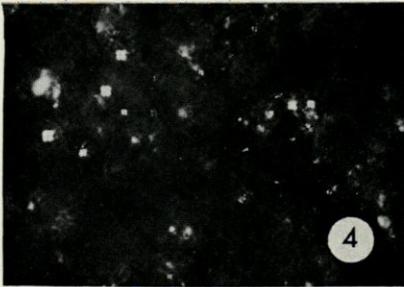
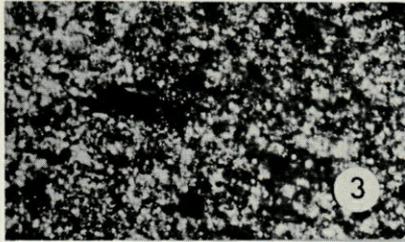
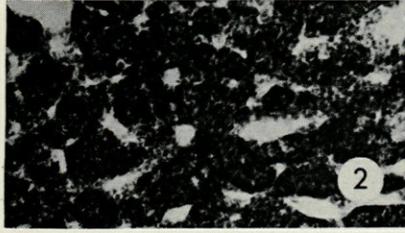
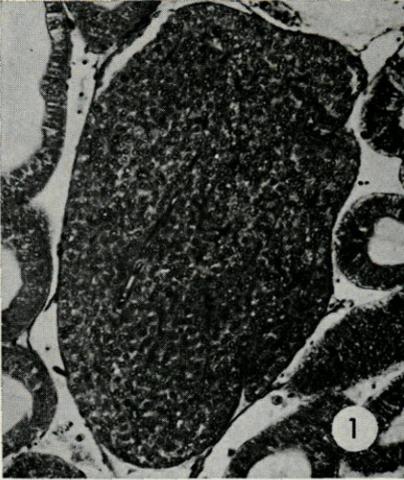
FIG. 2 et 3. — Détail d'un corps interrénal. Baker, coupes à congélation. 2 : Coloration au bleu BZL (recherche des lipides totaux), grossissement 130 diamètres. 3 : Aspect en lumière polarisée, sans coloration, même grossissement. En comparant les deux clichés, on remarque que la presque totalité des lipides figurés des cellules interréniales sont biréfringents.

FIG. 4. — Détail des sphérocristaux biréfringents, présentant le phénomène d'extinction en croix à la lumière polarisée. Baker, coupe à congélation, grossissement 640 diamètres.

FIG. 5. — Coupe longitudinale à travers un corps axillaire. Bouin, réaction au ferricyanure ferrique, grossissement 80 diamètres. Remarquer le ganglion du système nerveux autonome en haut à gauche.

FIG. 6. — Détail d'un nodule nerveux dans un corps axillaire. Bouin, Azan de Heidenhain. Grossissement 320 diamètres.

FIG. 7 et 8. — Détails des corps axillaires d'un même animal, traités par les techniques de Hillarp et Hökfelt et renforcées par la réaction au ferricyanure ferrique. Grossissement 510 diamètres. 7 : Corps axillaire traité par l'iodate de potassium. Les cellules à noradrénaline sont fortement colorées. 8 : Corps axillaire soumis à la réaction chromaffine totale. Remarquer que les cellules à noradrénaline sont toujours plus colorées que les cellules à adrénaline.



ANALYSES D'OUVRAGES

G. REVERBERI, 1971. — **Experimental Embryology of marine and freshwater Invertebrates.** North-Holland Publishing Company, Amsterdam. 587 p. (Hfl. 100.-).

REVERBERI fonde son ouvrage sur cette notion fondamentale bien connue en science : " The recognition of what has been done before us is an essential condition for being able to carry out what we wish to do in the future ". Le livre veut être un pont entre le passé et l'avenir. Les 14 chapitres de ce travail sont consacrés aux données expérimentales chez quelques groupes et individus d'Invertébrés marins et d'eau douce; les données relatives à leur embryologie descriptive sont soigneusement développées. Les différentes parties sont successivement :

- Introduction de J. BRACHET.
- MERGNER, H., Cnidaires (60 fig., 106 réf., 84 p.).
- REVERBERI, G., Ctenophores (16 fig., 24 réf., 19 p.).
- SKAER, R.J., Planaires (6 fig., 45 réf., 22 p.).
- REVERBERI, G., Annélides (28 fig., 103 réf., 38 p.).
- HORSTADIUS, S., Némertes (7 fig., 12 réf., 11 p.).
- REVERBERI, G., Mytilus (8 fig., 28 réf., 13 p.).
- CLÉMENT, A.C., Hymanassa (5 fig., 53 réf., 27 p.).
- HESS, O., Gastéropodes d'eau douce (15 fig., 25 réf., 33 p.).
- REVERBERI, G., Dentalium (13 fig., 12 réf., 17 p.).
- ARNOLD, J.M., Céphalopodes (26 fig., 90 réf., 47 p.).
- GREEN, J., Crustacés (13 fig., 172 réf., 51 p.).
- CZIHAK, G., Echinides (121 fig., 173 réf., 144 p.).
- REVERBERI, G., Ascidies (25 fig., 116 réf., 44 p.).
- REVERBERI, G., Amphioxus (18 fig., 34 réf., 22 p.).

L'ouvrage est destiné tout d'abord aux jeunes chercheurs dont il devrait éveiller l'intérêt pour les problèmes embryologiques, puis aux embryologistes confirmés et, enfin, aux biologistes moléculaires et aux biochimistes auxquels il indiquera ce qu'il est éventuellement possible de réaliser avec des animaux de groupes moins étudiés. L'œuvre de REVERBERI et de ses collaborateurs remplit parfaitement ce but.

Ce livre, œuvre de plusieurs auteurs, est très diversifié. La collaboration de REVERBERI et de spécialistes bien connus dans leur domaine de recherche est la garantie d'un résultat complet, approfondi et sûr. Chacun appréciera pleinement les parties qui le concernent plus directement; toutefois nous attirerons l'attention du lecteur sur les articles de REVER-

BERI, pour leur esprit didactique et sur ceux de GREEN et CZIHAK, pour la façon complète dont ils traitent leur sujet.

A la lecture, on constate une fois de plus, que les Invertébrés sont exploités de façon très variable selon les groupes — en particulier au point de vue biochimique. A notre sens, un des points les plus importants de ce livre est de montrer les vastes terrains d'expériences encore vierges.

Bien que, pour des raisons de délai de parution, la bibliographie soit arrêtée en 1968/69, il ne fait aucun doute que ce livre constitue une aide capitale pour l'enseignement ainsi que pour l'orientation personnelle en proposant des idées vers de nouvelles directions. A l'avenir, ce livre devrait constituer une « référence standard » dans toutes les publications d'embryologie expérimentale chez les Invertébrés. REVERBERI nous présente par l'intermédiaire des éditions « North-Holland Publishing Company », connues pour leur beau travail d'édition, un livre précieux. Cet ouvrage était attendu depuis longtemps; il a sa place dans chaque bibliothèque.

H.-J. MARTHY.

ROACH (S.A.). — **Dénombrement des agrégats aléatoires.** Dunod édit. 1971, 112 p., 28 Frs.

S.A. ROACH est Maître de Conférences d'hygiène professionnelle à l'Ecole d'Hygiène et de Médecine Tropicale de Londres.

La traduction est de Michèle RIGAUD, D.E.A. de statistiques.

De très nombreux phénomènes que l'on observe tous les jours dans l'univers se produisent de façon aléatoire. Dans un premier moment de la recherche, on peut se limiter à décrire la distribution dans le temps ou dans l'espace d'événements dont l'occurrence n'est pas connue; ce problème revient alors à caractériser une distribution d'éléments. Dans un second temps, on suppose que les éléments observés sont sous-estimés et l'on pousse l'investigation pour apprécier le « recouvrement » dans le temps ou dans l'espace des événements élémentaires ! Ce processus n'est pas seulement une simple correction de la méthode précédente, mais constitue par lui-même un but de recherche. C'est précisément le sujet de ce livre. Lorsque des objets sont distribués de façon aléatoire, certains d'entre eux se chevauchent et forment des agrégats. Il s'agit, d'une part de connaître le nombre d'éléments constituant ces agrégats, à partir du nombre de ces derniers et du nombre de vides, d'autre part de calculer la taille des particules élémentaires. Cette étude théorique de la coïncidence aléatoire d'objets dans un espace à une, deux ou trois dimensions constitue le point de départ normal d'une étude pratique des agrégats.

Les principaux points traités se rapportent aux modèles simples suivants : chaînes d'éléments à deux alternatives, disposés sur une seule ligne, puis sur deux lignes (chapitres 2 et 6); lignes formées de petits tirets (chapitre 3); agrégats de lamelles dans un plan (chapitre 4) et coïncidence de points placés au hasard sur une grille (chapitre 5).

Les problèmes sont donc classés selon leur complexité croissante; ceux à trois dimensions, n'ayant pas encore reçu de solution, et parmi

les problèmes à deux dimensions, m et n , la grille caractérisée par $n = x$ et $m = 2$ constitue le premier modèle à deux dimensions complètement résolu.

Dans ce genre de problème relatif à l'hétérogénéité numérique d'un élément donné, il serait utile de savoir, comme le souligne l'auteur, si les agrégats se forment par hasard ou s'il y a interaction ou répulsion entre éléments équivalents. Le livre ne répond pas à cette question. Il faut noter, cependant, que certains modèles de distribution s'interprètent déjà dans ce sens, ainsi une sous-dispersion, de caractère contagieux négatif suppose, en biologie, une « répulsion » entre éléments de la distribution. Malgré l'existence d'une répartition hétérogène qui entraîne la recherche de la fréquence d'agrégats d'une certaine taille, par exemple les agrégats de tirets d'ordre 1, 2 ou 3 ou n , l'analogie avec les problèmes d'échantillonnage classique en biologie n'est que lointaine, ne serait-ce que par la zone de l'échelle numérique, et par les paramètres utilisés, différents dans les deux cas.

Les aspects pratiques soulevés constituent certainement un fort argument pour encourager la diffusion de ce livre. Après dépôt sur des plaques de comptage, les différents éléments de pollution industrielle sont particulièrement difficiles à compter par suite de la superposition des particules. Il s'agit alors de connaître l'erreur provenant de tels chevauchements. La réponse est donnée et les calculs détaillés sont certainement intéressants dans leurs applications sur les comptages automatiques. Alors que le comptage par l'œil peut, au moins dans une certaine mesure, apprécier le nombre d'éléments partiellement ou totalement juxtaposés, les appareils de dénombrement automatique, basés le plus souvent sur l'interruption d'un rayon lumineux, ne le permettent pas. Une telle théorie des recouvrements permet de corriger cette erreur instrumentale. L'auteur montre que dans le cas d'une distribution exponentielle du diamètre des particules, l'erreur dûe au chevauchement est de 100 % pour un diamètre moyen des particules de 5 microns et une densité de 15 000 au mm^2 . L'application des recherches de l'auteur porte aussi sur le surpeuplement des boîtes de culture bactérienne, mais ici les travaux sont moins originaux, car le problème de la sous-estimation des bactériesensemencées a déjà été traité par de nombreux auteurs. On voit donc que les problèmes abordés ne relèvent pas d'une pure spéculation intellectuelle.

Ce petit livre, d'une centaine de pages, peut rendre, certes, de nombreux services dans des disciplines diverses. Il ne constitue pas une théorie générale des agrégats, mais donne des solutions au moins partielles pour un nombre réduit de modèles. Les simplifications utilisées aboutissent à une approximation suffisante pour l'utilisation de tels modèles. On aurait aimé qu'un chapitre de conclusion reprenne les quelques idées force de l'ouvrage et que les noms d'auteurs cités constituent en fin de livre, une liste de références bibliographiques.

Le mérite de l'auteur n'est pas mince et l'exposé des méthodes de mesure des particules en suspension dans l'air devrait contribuer à une meilleure appréciation des sources polluantes. Ne serait-ce qu'à ce point de vue, la traduction d'un tel livre arrive à son heure.

M. BHAUD.

TABLE DES MATIÈRES

TOME XXII — SÉRIE A

Elisabeth BANDERET. — Cf. Pio FIORONI	163
Michel BHAUD. — La phase larvaire d' <i>Oxydromus propinquus</i> (Marion et Bobretzky, 1865), <i>Hesionidae</i>	153
Ph. BODIN, J.-Y. BODIOU et J. SOYER. — Description d' <i>Halec- tinosa cooperatum</i> n. sp. (Copepoda Harpacticoida) ré- coltée sur le littoral charentais (Atlantique) et sur la côte des Albères (Méditerranée occidentale)	113
J.-Y. BODIOU. — Cf. Ph. BODIN	113
Guy BOUCHER et Francis de BOVÉE. — <i>Trochamus carinatus</i> gen. et sp. n. et <i>Adeuchromadora megamphida</i> gen. et sp. n. Chromadoridae (Nematoda) à dix soies céphaliques de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer	231
Francis de BOVÉE. — Cf. Guy BOUCHER	231
Bernard BUISSON. — Activités électriques spontanées et réac- tions motrices au cours des rythmes comportementaux de la colonie de <i>Veretillum cynomorium</i> Pall. (Cnidaire Pennatulidae)	327
Annie CASTRIC-FEY. — Sur quelques Bryozoaires de l'archipel de Glénan (sud-Finistère)	69
Gustave CHERBONNIER et Alain GUILLE. — Note sur l'Holothu- rie dendrochirote <i>Phyllophorus granulatus</i> (Grube)	281
Louis CODOMIER. — Recherches sur les <i>Kallymenia</i> (Cryptone- miales, Kallymeniées)	1
Robert CONNES. — Variations du bourgeonnement de <i>Tethya lyncurium</i> Lamarck dans la nature	133
Yvonne COUTURIER-BHAUD. — Etude des phénomènes chroma- tiques chez <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Déca- pode). Etude expérimentale du contrôle endocrinien de la physiologie chromatique	189
Jean-Pierre DIAZ. — Cycle évolutif d' <i>Acanthocheilus quadri- dentatus</i> Molin, 1858 (Nematoda)	289

Michèle FEBVRE et Marc LAFAURIE. — Le lobe distal de l'hypophyse de <i>Serranus scriba</i> Linné et <i>Serranus cabrilla</i> Linné, castrés et action du monobenzoate d'œstradiol...	213
Pio FIORONI und Elisabeth BANDERET. — Mit dem Dotteraufschluss liierte Ontogenese-Abwandlungen bei einigen decapoden Krebsen	163
George D. GRICE. — A new species of <i>Undinella</i> (Copepoda : Calanoida) from the Mediterranean sea	87
Jean-Pierre GUÉRIN. — Modalités d'élevage et description des stades larvaires de <i>Polyophtalmus pictus</i> Dujardin (Annélide Polychète)	143
Alain GUILLE. — Cf. Gustave CHERBONNIER	281
John R. HALL and Robert R. HESSLER. — Aspects in the population dynamics of <i>Derocheilocaris typica</i> (Mystacocarida Crustacea)	305
Robert R. HESSLER. — Cf. John R. HALL	305
Marc LAFAURIE. — Cf. Michèle FEBVRE	213
Lucien LAUBIER. — A propos d'une espèce de <i>Paradoneis</i> (Polychète paraonidae) nouvelle pour la Méditerranée occidentale	259
Suzanne RAZOULS. — Variations annuelles du métabolisme respiratoire de deux Copépodes pélagiques : <i>Temora stylifera</i> et <i>Centropages typicus</i> à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion)	95
Daniel REYSS. — Résultats scientifiques de la campagne Polymède. II. - Polychètes <i>Aphroditidae</i> de profondeur en Méditerranée. Remarques systématiques et biogéographiques	243
J. SOYER. — Cf. Ph. BODIN	113
Jacques SOYER. — Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée occidentale. 4. Description de deux formes nouvelles : <i>Ectinosoma vervoorti</i> n. sp. et <i>E. pruvoti</i> n. sp. (Ectinosomidae Sars, Olofsson)	121
Jacques SOYER. — Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée occidentale. 5. <i>Stenhelia</i> (<i>Delavalia</i>) <i>coineaue</i> n. sp., <i>Stenhelia</i> (<i>D.</i>) <i>bocqueti</i> n. sp. et <i>Typhlamphiascus bouligandi</i> n. sp. (Diosaccidae, Sars) ..	263
Christian P. VIVARES. — Les Grégarines <i>Porosporidae</i> parasites des Crustacés décapodes brachyours méditerranéens.	55
VU-TAN-TUE. — Contribution à l'étude histologique du système interrénal et du système chromaffine de <i>Chimaera monstrosa</i>	373
<i>Analyses d'ouvrages</i>	389

Imprimerie Louis-Jean — 05002 GAP

Le Directeur de la Publication : P. DRACH

Dépôt légal N° 4597

—

Date de parution : Novembre 1972

—

N° d'impression : 448-1972

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. HOLTUIS, 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 periodical*, 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 × 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.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXII

YEAR 1971

PART 2 - A

CONTENTS

Guy BOUCHER and Francis de BOVÉE. <i>Trochamus carinatus</i> gen. et sp. n. and <i>Adeuchromadora megamphida</i> gen. et sp. n. Chromadoridae (Nematoda) with ten cephalic bristles in the sublittoral mud from Banyuls-sur-Mer.	231
Daniel REYSS. Scientific results of the Polymède cruise. II - Depth Aphroditidae Polychaetous from Mediterranean. Systematics and biogeographic remarks	243
Lucien LAUBIER. About a species of Paradoneis (Polychaeta paraonidae) new for the western Mediterranean	259
Jacques SOYER. Contribution to the study of Harpacticoid Copepods from western Mediterranean. 5. <i>Stenhelia</i> (<i>Delavalia</i>) <i>coineauae</i> n. sp., <i>Stenhelia</i> (<i>D.</i>) <i>bocqueti</i> n. sp. and <i>Typhlamphiascus bouligandi</i> n. sp. (Diosaccidae, Sars)	263
Gustave CHERBONNIER and Alain GUILLE. Data on the Holothurian dendrochirota <i>Phyllophorus granulatus</i> (Grube)	281
Jean-Pierre DIAZ. Life cycle of <i>Acanthocheilus quadridentatus</i> Molin, 1858 (Nematoda)	289
John R. HALL and Robert R. HESSLER. Aspects in the population dynamics of <i>Derocheilocaris typica</i> (Mystacocarida Crustacea)	305
Bernard BUISSON. Spontaneous electrical activities and motor reactions during the behavioural rythms of the colony of <i>Veretillum cynomorium</i> Pall (Cnidoria Pennatulidae)	327
VU-TAN-TUE. Contribution to the histological study of the interrenal and of the chromaffin systems of <i>Chimaera monstrosa</i>	373
<i>Book reviews</i>	389

MASSON & Co

120, Bd St-Germain, Paris-VI

Published Bi-monthly