

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXV

ANNÉE 1975

FASCICULE 2 - A

SOMMAIRE

E. COPPEJANS. Sur <i>Polysiphonia banyulensis</i> nov. sp. (Ceramiales, Rhodophyceae)	179
G. GUGLIELMI. Etude de quelques espèces marines de Rivulariacées en microscopie électronique	189
F. DE BOVÉE. Etude morphométrique de <i>Dorylaimopsis mediterranea</i> Grimaldi de Zio, Nématode libre marin	215
F. DE BOVÉE. <i>Dorylaimopsis mediterranea</i> Grimaldi de Zio (Nematoda Comesomatidae), description d'une forme intersexuée	227
Pierre KERAMBRUN. Evolution de la composition chimique élémentaire relative de <i>Sphaeroma hookeri</i> (Isopode Flabellifère) au cours du cycle d'intermue	235
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Etude des phénomènes chromatiques chez <i>Lyasmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). Adaptation chromatique physiologique	251
A. SELLAMI et J. BRUSLE. Contribution à l'étude de la sexualité de la Saupe <i>Boops salpa</i> Linnaeus 1758 (Téléostéen Sparidae) des côtes de Tunisie	261
Louis EUZET et Jean-Claude VALA. Monogènes de poissons marins des côtes du Maroc. Description de <i>Calceostoma herculanea</i> n. sp. parasite d' <i>Umbrina canariensis</i> Valenciennes, 1845	277
Françoise LAFARGUE. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre <i>Lissoclinum</i> , genre <i>Diplosoma</i>	289
Armin HEYMER und Claus Dieter ZANDER. Morphologische und ökologische Untersuchungen an <i>Blennius rouxi</i> , Cocco 1833 (Pisces, Perciformes, Blenniidae)	311
<i>Documents faunistiques et écologiques</i>	
M. BHAUD et J.-M. AMOUROUX. Signalisation nouvelle de <i>Phyllochaetopterus socialis</i> (Annélide Polychète) à Banyuls-sur-Mer	335
M. BHAUD et J.-C. DUCHENE. Présence de <i>Mesochaetopterus minutus</i> (Annélide Polychète, Chaetopteridae) dans la région de Banyuls-sur-Mer ..	341
<i>Analyses d'ouvrages</i>	345

MASSON



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 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries : Série A : Biologie marine — Série B : Océanographie — Série C : Biologie terrestre.

Pour chaque tomaiison, 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, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, 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. PÈRÈS (Marseille, France), J. POCHON (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), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT-GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

ABONNEMENTS 1975

France et zone franc (pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) 140,00 Francs
Règlement par mandat, chèque postal à MASSON & Cie (joindre les 3 volets) ou chèque bancaire.

Italie 32 000 Lires
Exclusivement par E.T.M.I., Via Settembrini, 27 20124 - Milano.

Autres pays 160,00 Francs
Montant également payable dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement.

Les règlements peuvent être effectués par :

- chèque sur Paris, émis par une banque étrangère,
- transfert par banque provenant d'un compte étranger,
- mandat postal international.

MASSON & Cie S.A., Editeurs, 120, bd Saint-Germain, F 75280 - Paris Cedex 06.
Téléphone

Rédaction et Administration : 326-56-11, 633-85-21, 325-32-11, 033-77-84, 033-70-81.

Abonnements : 588-50-50, 588-14-66.

Changement d'adresse : Retourner l'étiquette modifiée, ou indiquer le numéro d'abonné.

Numéros séparés et Collections : S'adresser à MASSON & Cie Service, 15, rue de Savoie, 75006 - Paris, Tél. : 325-74-73, 325-74-95.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXV

ANNÉE 1975

FASCICULE 2 - A

SOMMAIRE

E. COPPEJANS. Sur <i>Polysiphonia banyulensis</i> nov. sp. (Ceramiales, Rhodophyceae)	179
G. GUGLIELMI. Etude de quelques espèces marines de Rivulariacées en microscopie électronique	189
F. DE BOVÉE. Etude morphométrique de <i>Dorylaimopsis mediterranea</i> Grimaldi de Zio, Nématode libre marin	215
F. DE BOVÉE. <i>Dorylaimopsis mediterranea</i> Grimaldi de Zio (Nematoda Comesomatidae), description d'une forme intersexuée	227
Pierre KERAMBRUN. Evolution de la composition chimique élémentaire relative de <i>Sphaeroma hookeri</i> (Isopode Flabellifère) au cours du cycle d'intermue	235
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Etude des phénomènes chromatiques chez <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). Adaptation chromatique physiologique	251
A. SELLAMI et J. BRUSLE. Contribution à l'étude de la sexualité de la Saupe <i>Boops salpa</i> Linnaeus 1758 (Téléostéen Sparidae) des côtes de Tunisie	261
Louis EUZET et Jean-Claude VALA. Monogènes de poissons marins des côtes du Maroc. Description de <i>Calceostoma herculanea</i> n. sp. parasite d' <i>Umrina canariensis</i> Valenciennes, 1845	277
Françoise LAFARGUE. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre <i>Lissoclinum</i> , genre <i>Diplosoma</i>	289
Armin HEYMER und Claus Dieter ZANDER. Morphologische und ökologische Untersuchungen an <i>Blennius rouxi</i> , Cocco 1833 (Pisces, Perciformes, Blenniidae)	311
<i>Documents faunistiques et écologiques</i>	
M. BHAUD et J.-M. AMOUROUX. Signalisation nouvelle de <i>Phyllochaetopterus socialis</i> (Annélide Polychète) à Banyuls-sur-Mer	335
M. BHAUD et J.-C. DUCHENE. Présence de <i>Mesochaetopterus minutus</i> (Annélide Polychète, Chaetopteridae) dans la région de Banyuls-sur-Mer ..	341
<i>Analyses d'ouvrages</i>	345

MASSON



Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU
BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO
SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE
VOLUME 27
PARTICULE 2-A

**FORMATION D'UNE SOCIÉTÉ INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE
DES PHÉNOMÈNES ÉVOLUTIFS
CHEZ LES MICROORGANISMES EUCARYOTES**

Lors de la récente « Première Conférence Internationale sur l'Évolution de la mitose chez les microorganismes Eucaryotes » qui vient d'avoir lieu à Boston (Massachusetts, Boston University) en juin 1975, les participants réunis décidèrent de l'opportunité de créer une Société Internationale intéressant plus particulièrement les scientifiques évolutionnistes.

Le Docteur Alan SCHWARTZ (Université de Nimègue) représentant la Revue *Biosystems* (Journal of Molecular, Cellular and Behavioral origins and Evolution), publiée à Amsterdam, proposa alors cette revue comme organe de publication de tous les articles de type évolutionniste chez les Protistes, ce qui fut agréé par l'assemblée. Les articles en langue anglaise, et française (grâce à une intervention de la représentante française) pourront être acceptés.

Pour tous renseignements, les lecteurs intéressés, qu'ils soient microscopistes (photoniques ou électroniques), biochimistes, phylogénéticiens, protistologues en général (phycologistes, parasitologistes, mycologistes, biologistes cellulaires, etc.) peuvent contacter l'une des cinq personnes suivantes :

- Dr Lynn MARGULIS, Biological Science Center, Boston, Massachusetts 02215.
- Dr F.J.R. TAYLOR, Department of Oceanography, University of British Columbia, Vancouver B.C., Canada.
- Dr John CORLISS, Department of Zoology, University of Maryland, College Park, Maryland 207402.
- Dr Hans RIS, Department of Zoology, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin 53706.
- Dr Marie-Odile SOYER, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France.

**SUR *POLYSIPHONIA BANYULENSIS* NOV. SP.
(CERAMIALES, RHODOPHYCEAE)**

par E. COPPEJANS

*Laboratorium voor Systematiek, Morfologie en Ekologie van de Planten.
Rijksuniversiteit Gent. Ledeganckstraat, 35. B-9000 Gent, Belgique*

ABSTRACT

Polysiphonia banyulensis nov. sp. (section *Oligosiphonia*) is a species with four pericentral cells, without any cortication. The isolated erect thalli have pseudodichotomous ramifications that are markedly narrower at their base: they originate in the axils of trichoblasts. These are very large and are characterized by the very large sub-basal cell. The phyllotaxis of the trichoblasts is 1/4 but the number of segments that occur between two trichoblasts is variable. The tetraspores occur isolated or in two contiguous segments in the upper half of the thallus. The male and female gametophytes are still unknown. Collected at Banyuls-sur-Mer, Pyrénées-Orientales, France in July 1974.

INTRODUCTION

Polysiphonia banyulensis nov. sp. a été récolté sur le coralligène de Banyuls (Pyr.-Or., France, Méditerranée) en juillet 1974. Bien que nous n'ayons récolté que des tétrasporophytes, ceux-ci présentent des caractères distinctifs suffisamment nets et constants par rapport aux *Polysiphonia* mentionnés de la région (FELDMANN, 1942) et par rapport à tous les autres *Polysiphonia* décrits à notre connaissance (AGARDH, KÜTZING, DE TONI, BOERGENSEN, FUNK, etc.) pour justifier la création d'une nouvelle espèce.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Spécimen HEC-2542 (holotype) déposé dans l'Herbier de la Rijksuniversiteit Gent (GENT); récolté en juillet 1974, Rech de Milan (environs de Banyuls) dans une anfractuosit  du concr tionnement corallig ne   25 m de profondeur.

Sp cimen HEC-2543 (isotype) d pos  dans l'Herbier National de Belgique (BR).

Sp cimen HEC-2544 identifi  par l'auteur, conserv  dans l'Herbier C.-F. BOUDOURESQUE, Laboratoire de Biologie V g tale de Luminy, Marseille, France.

DESCRIPTION

1. APPAREIL V G TATIF.

P. banyulensis peut atteindre 4 cm de haut; il cro t en individus isol s,  piphyte sur diverses esp ces. Sa partie basale, plus ou moins rampante, est fix e par de nombreux rhizo ides unicellulaires non ramifi s,   membrane  paisse et se terminant souvent par des expansions disco ides.

La ramification, pseudodichotomique, prend parfois l'aspect dichotomique dans les parties anciennes. Le nombre de segments entre 2 ramifications successives est tr s variable sur un m me individu (8-17) (Pl. I). La pr sence de 4 cellules p ricentrales place *P. banyulensis* dans la section *Oligosiphonia*. Nous n'avons jamais observ  de cortication.

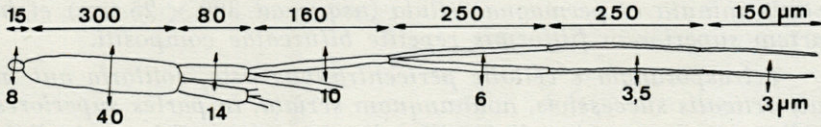
Le diam tre du thalle peut atteindre 300 μm   la base o  les segments sont isodiam triques (Pl. II : A). Ce diam tre s'att ne apr s chaque ramification et n'est plus que de 25 μm au sommet. Dans les parties moyennes du thalle les segments sont 1 1/2 - 2 fois plus longs que larges (Pl. II : B).

Chaque cladome fils, qui na t   l'aisselle d'un trichoblaste, pr sente un r tr cissement net   sa base (Pl. II : D, E; Pl. III : A, B).

	25 mm	8 mm	5 mm	2 mm	1,5 mm	650 μ m
A	142	100	86	66	60	48 μ m
B	85	90	68	52	46	34 μ m
C	60	70	46	32	30	20 μ m
D	75	80	64	44	42	30 μ m

Chaque colonne représente des mesures effectuées aux distances de l'apex indiquées.

Ces trichoblastes très longs (jusqu'à 1 100 μ m) ont un aspect très caractéristique : la première cellule basale est très petite ($15 \times 8 \mu$ m) et constitue un petit pédicelle. La deuxième cellule après la coxale est longue et renflée; elle peut mesurer jusqu'à 300 (400) $\times 25 \mu$ m et est régulièrement cylindrique. Ensuite le trichoblaste se ramifie trois fois pseudodichotomiquement. Très rarement les articles de la première dichotomie sont également renflés. Les trichoblastes présentent une phyllotaxie de divergence 1/4; le nombre de segments entre 2 trichoblastes successifs est en général très variable (5-16) mais ce nombre peut être assez constant dans certaines parties du thalle.



2. ORGANES REPRODUCTEURS.

Les organes sexués demeurent inconnus jusqu'à ce jour. Les tétrasporocystes ne se forment pas dans des segments contigus, comme c'est le cas pour les autres *Polysiphonia*. Les segments porteurs de tétrasporocystes sont généralement isolés, rarement groupés par 2 et très exceptionnellement par 3 (Pl. I; Pl. II : A, D; Pl. III : C, D).

DISCUSSION

Polysiphonia banyulensis appartient à la section *Oligosiphonia* déjà très riche en espèces; il se distingue des autres *Polysiphonia* à 4 cellules péricentrales et sans cortication par le rétrécissement des cladomes fils à leur base; par le fait que ces ramifications

sont insérées à l'aisselle d'un trichoblaste; par la structure très caractéristique de ces trichoblastes; par le fait que les tétrasporocystes soient généralement isolés et séparés les uns des autres par un nombre variable de segments stériles.

DESCRIPTIO

Plantae solitariae, erectae, teretiusculae, usque ad 4 cm altae, rhizoidibus unicellularibus ex cellulis pericentralibus ortis saepe disco expanso substrato adfixae.

Axis cum cellulis pericentralibus 4, totus ecorticatus.

Frons inferior 300 μm crassa, articulis diametro aequalibus, in medio 150 μm , articulis duplo longioribus quam latis, ad apicem 25 μm crassa, articulis brevioribus, omnibus cylindraceutis.

Ramuli secundarii inferne attenuati, regulariter decrescentes ad apicem, e cellula basale trichoblastorum nascentes. Thallus in partibus superioribus trichoblastos spiraliter ordinatos (phyllotaxis 1/4) gerens, ad basim nudus. Trichoblasti articulati, monosiphonii, cellula minuta et permagna cellula (usque ad $300 \times 25 \mu\text{m}$) et in partem superiorem filiformis repetitive bifurcatae compositi.

Tetrasporangia e cellulis pericentralibus orta, solitaria aut in duis articulis successivis, nonnunquam seriata, in partes superiores thallus immersa sed unilateraliter laeviter exserentes, maturitate 90 μm diametro.

Cystocarpia et spermatangia adhuc ignota.

Habitat in Mari Mediterraneo prope Banyuls ad 15-30 m infra superficiem maris, epiphytica.

Typus in Herbario Gandavensis (GENT) HEC 2542.

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ici mes remerciements au Professeur J. FELDMANN qui a eu l'amabilité de faire des observations sur le matériel type et qui m'a conseillé au cours du présent travail.

Mes remerciements vont également au Dr. Ch.-F. BOUDOURESQUE pour son aide précieuse lors de la rédaction du manuscrit.

RÉSUMÉ

Polysiphonia banyulensis nov. sp. est une espèce à 4 péricentrales (Section *Oligosiphonia*), sans cortication, dressée, haute de 4 cm, croissant en individus isolés. Les cladomes fils sont nettement rétrécis à leur base. Ils naissent à l'aisselle des trichoblastes. Ces trichoblastes longuement persistants sont très longs et sont caractérisés par la deuxième cellule après la basale qui est très grande. Phyllotaxie des trichoblastes : 1/4, avec un nombre variable de segments entre chaque trichoblaste et entre les cladomes fils successifs. Tétrasporecystes isolés ou dans deux segments contigus dans la moitié supérieure du thalle. Gamétophytes mâle et femelle inconnus. Récolté à Banyuls-sur-Mer, Pyrénées-Orientales, France, en juillet 1974.

ZUSAMMENFASSUNG

Polysiphonia banyulensis nov. sp. (Gruppe der *Oligosiphonia*) ist eine Art mit vier perizentralen Zellen, ohne Cortex-Bildung. Die einzeln wachsenden, aufgerichteten Thalli zeigen pseudodichotome Verzweigungen mit verschmälerter Basis, die in der Achsel der Trichoblasten ihren Ursprung haben. Diese langlebigen Trichoblasten sind sehr lang und durch die beachtliche Grösse der zweiten subbasalen Zelle gekennzeichnet. Phyllotaxie der Trichoblasten : 1/4, mit variabler Segmentzahl zwischen jeder Trichoblaste und zwischen den aufeinander folgenden Tochterkladomen. Die Tetrasporen stehen entweder einzeln oder in zwei aneinander stossenden Segmenten in der oberen Hälfte des Thallus. Die männlichen und weiblichen Gametophyten sind einstweilen unbekannt. Das Material wurde im Juli 1974 in Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales, Frankreich) gesammelt.

BIBLIOGRAPHIE

- AGARDH, C., 1823-1826. Species Algarum rite cognitae. Vol. I-II, Gryphiswaldiae, 531 + 189 pp.
 AGARDH, C., 1824. Systema Algarum. Lundae, 312 pp.
 AGARDH, J., 1863. Species, Genera et Ordines Algarum, 2 (3). Lundae.
 BØRGESEN, F., 1913-1920. The Marine Algae of the Danish West-Indies. 2. Rhodophyceae. *Dansk bot. Arkiv.*, 3 (1) : 1-504.

- BØRGESEN, F., 1930. The Marine Algae of the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria III. Rhodophyceae. 3. Ceramiales. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.*, 6 (6) : 1-97.
- BØRGESEN, F., 1945. Some Marine Algae from Mauritius III. Rhodophyceae. 3. Ceramiales. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.*, 9 (1) : 1-159.
- DE TONI, J., 1903. *Sylloge Algarum*, 4 (3) : Patavii.
- FALKENBERG, P., 1901. Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel, in *Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Zool. Stat. Neapel*, 26.
- FUNK, G., 1927. Die Algenvegetation des Golfes von Neapel. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, (suppl.) 7 : 1-507.
- FUNK, G., 1955. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, (suppl.) 25 : 1-178.
- HOLLENBERG, G., 1942. An account of the species of *Polysiphonia* on the Pacific Coast of North America. I. Oligosiphonia. *Ann. J. Bot.*, 29 : 772-785.
- HOLLENBERG, G., 1961. Marine red algae of Pacific Mexico. Part. 5. The genus *Polysiphonia*. *Pacif. Nat.*, 2 (6) : 345-375.
- HOLLENBERG, G., 1968. An account of the species of *Polysiphonia* of the central and western tropical Pacific ocean, I. Oligosiphonia. *Pacif. Sci.*, 22 (1) : 56-98.
- KÜTZING, F., 1843. *Species Algarum*. Lipsiae. 922 p.
- MEÑEZ, E., 1964. The taxonomy of *Polysiphonia* in Hawaii. *Pacif. Sci.*, 18 (2) : 207-222.
- SEGI, T., 1951. Systematic study of the genus *Polysiphonia* from Japan and its vicinity. *J. Fac. Fish. pref. Univ. Mie-Tsu*, 1 (2) : 169-272.
- TSENG, C., 1944. Marine Algae of Hong Kong, IV. The genus *Polysiphonia*. *Pap. Mich. Acad. Sci.*, 29 : 67-82.

Reçu le 18 août 1975

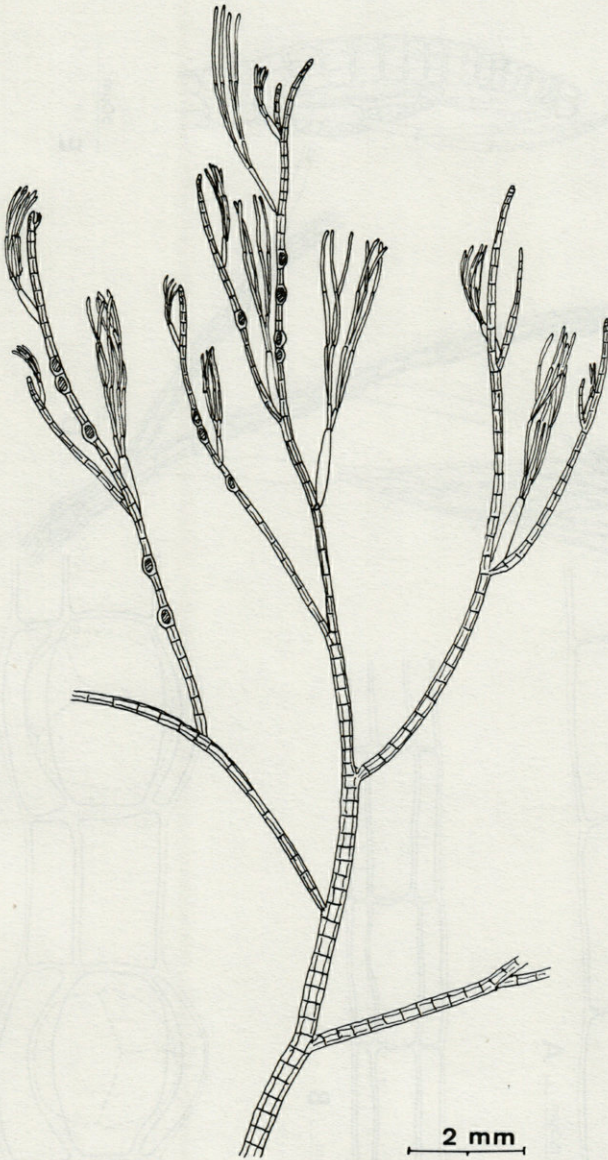


PLANCHE I
Polysiphonia banyulensis nov. sp.
Aspect général de l'algue.

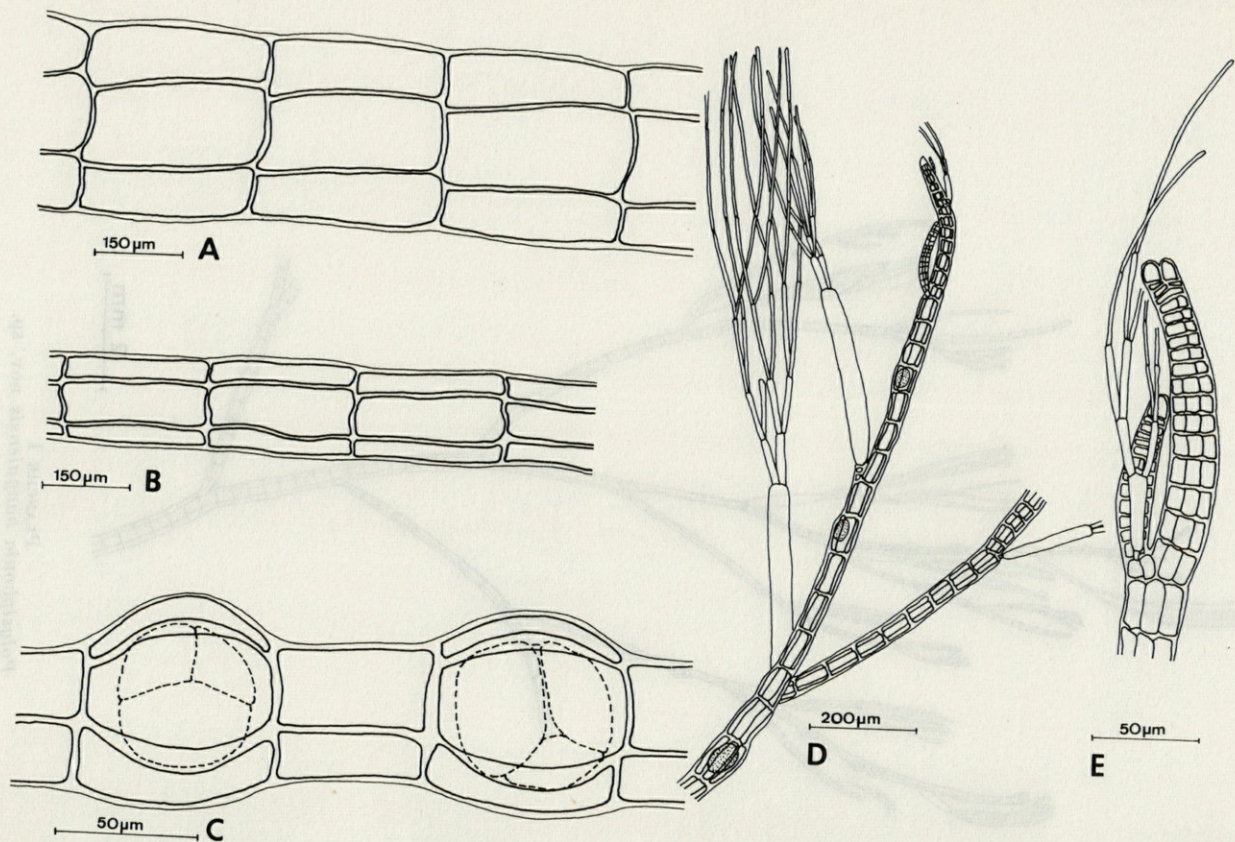


PLANCHE II

Polysiphonia bangulensis nov. sp.

A : articles de la base. B : articles de la partie centrale. C : articles avec deux tétrasporocystes isolés. D : apex du thalle avec trichoblastes et tétrasporocystes. E : détail de l'apex.

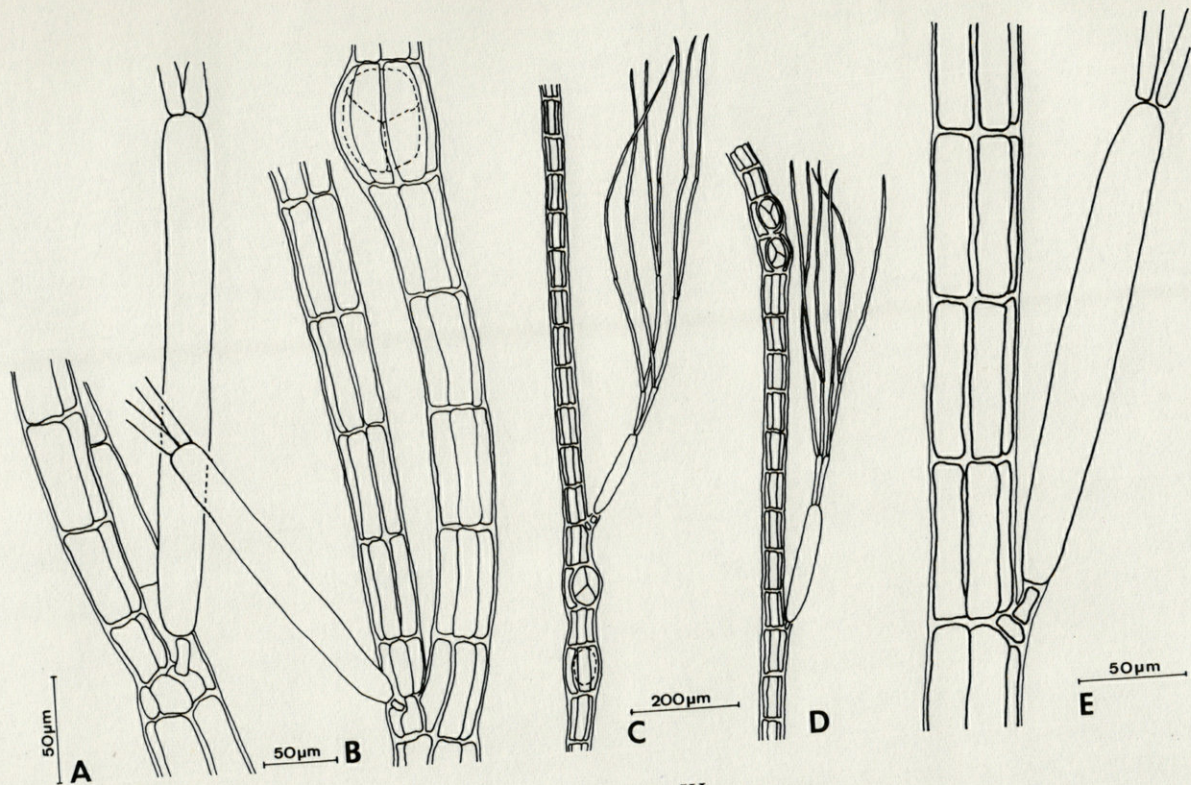


PLANCHE III

Polysiphonia banyulensis nov. sp.

A et B : ramifications axillant dans l'aisselle de trichoblastes. C et D : thalle avec tétrasporocystes et trichoblastes adultes. E : détail de la base d'un trichoblaste.

ÉTUDE DE QUELQUES ESPÈCES MARINES DE RIVULARIACÉES EN MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

par G. GUGLIELMI

Laboratoire de Biologie Végétale Marine
7, quai Saint Bernard, 75005 Paris

ABSTRACT

Six species of marine Rivulariaceans have been studied by Electron microscopy. Except for *Calothrix crustacea*, all have a similar structure. Hair cells are always seen with dilated thylacoids and there is a reduction in the number of so-called reserve inclusions. Dilation of photosynthetic profiles appears to occur early in certain heterocysts.

With time, the ultrastructure of *Rivularia mesenterica* becomes "vacuolated". In this species and for the first time, two types of structured granules have been found; the first delimited by a dark line (possibly a unit-membrane) can be stained with silver, the second, which is often the larger, shows no reaction with silver proteinate after periodic oxidation and treatment with TCH. The latter alone is considered to be analogous to cyanophycin.

La plupart des recherches sur l'ultrastructure des Cyanophycées (organismes procaryotiques photosynthétiques) ont été effectuées sur des espèces dulçaquicoles ou terrestres. Ce travail est à notre connaissance, la première étude ultrastructurale de six espèces de Rivulariacées marines récoltées dans la nature. Cette famille est parmi les Cyanophycées, une des plus évoluées. Le trichome, polarisé, est le siège d'une différenciation remarquable qui nous a permis l'étude, non seulement des cellules végétatives et des hétérocystes, mais encore des cellules des poils.

La cytologie du *Rivularia mesenterica* Thur. a fait l'objet d'une note (FELDMANN et GUGLIELMI, 1973). Cette étude préliminaire a été étendue à trois autres espèces de *Rivularia* (*R. atra* Roth., *R. bullata* (Poir.) Berk., *R. polyotis* (Ag.) Born et Flah.) ainsi qu'à deux *Calothrix* (*C. parasitica* (Chauv.) Thur. et *C. crustacea* Thuret), ce qui nous a permis de tirer un certain nombre de conclusions plus générales (*).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le *Rivularia mesenterica* a été récolté au mois de mai à Villefranche-sur-mer ainsi que le *Calothrix crustacea* et le *Rivularia polyotis*; en juillet à Banyuls-sur-mer ainsi que le *Calothrix parasitica*; en août, septembre et octobre à Villefranche-sur-mer. Le *Rivularia bullata* provient de la région de Roscoff.

Les échantillons ont été fixés, dès la récolte, par une solution à 4 % de glutaraldéhyde dans l'eau de mer, en présence d'ions Ca^{++} , pendant une heure, suivie d'une post-fixation par le tétr oxyde d'osmium à 2 % dans l'eau de mer pendant une heure. Des fixations parallèles ont été effectuées durant une heure à 0 °C par le glutaraldéhyde à 6 % (2 vol) dans le tampon cacodylate 0,4 M (1 vol) à pH 7,4 auquel est ajouté 1 volume de NaCl à 7 %. Après lavage dans le tampon cacodylate 0,4 M (1 vol) auquel est ajouté du NaCl à 4 % (1 vol), le matériel est postfixé par le tétr oxyde d'osmium à 2 % (2 vol) dans le tampon cacodylate (1 vol) en présence de NaCl (1 vol d'une solution à 10 %). Après déshydratation le matériel a été inclus soit dans l'Epon, soit dans le Spurr.

I. — LES ENVELOPPES CELLULAIRES

A — GAINES ET MUCILAGES

Les gaines polysaccharidiques des trichomes (Pl. II, Fig. B; Pl. III, Fig. B) sont constituées de fibrilles dont l'ordonnance et l'épaisseur varient en fonction des espèces étudiées. Le mucus qui permet la cohésion des filaments chez les espèces coloniales, semble provenir, en partie, de la désorganisation des fibrilles les plus externes des gaines.

Elles peuvent être relativement minces (1 500 à 2 000 nm), plus ou moins homogènes chez le *Calothrix parasitica* ou beaucoup

(*) Cette note constitue une partie d'une thèse de 3^e cycle soutenue le 13 décembre 1974, à l'Université de Paris VI, ayant pour titre : « Comparaison et évolution des ultrastructures de quelques Cyanophycées marines ».

plus importantes, de l'ordre de 3 000 nm chez tous les *Rivularia*. Chez ces derniers, elles présentent des couches successives qui leur donnent un aspect zoné en coupe transversale (Pl. II, Fig. B, Pl. V, Fig. A et B). Cette zonation indique des arrêts et des reprises d'activité sécrétrice synchrones pour un nombre assez important de cellules d'un même trichome. Elle est particulièrement visible chez le *Calothrix crustacea* dont les gaines atteignent 5 μm d'épaisseur. En aucun cas une structure hélicoïdale ou en arceau, observée par différents auteurs chez des espèces mobiles n'a été visible. Toutefois THOMAS (1972) l'a signalée chez le *Rivularia atra*.

B — LA PAROI CELLULAIRE

Les parois cellulaires des six espèces sont de constitution identique à celle des bactéries Gram négatives : une L IV opaque aux électrons et tripartite de 6 à 9 nm d'épaisseur, une L III non opaque (15-20 nm), une L II de densité moyenne (6-15 nm) et une L I transparente aux électrons (7-12 nm) limitée vers l'intérieur par le plasmalemme. Nous avons souvent observé chez les Rivulaires et au contact de la zone L IV de très fines fibrilles, plus ou moins perpendiculaires, qui se courbent ensuite, s'agrègent après s'être détachées, pour constituer les fibrilles plus grosses, longitudinales, caractéristiques de la gaine.

Des vésicules, limitées par la zone L IV sont produites par la paroi de toutes les espèces. Elles semblent contenir du matériel de la zone L III et sont accumulées dans les gaines où on les retrouve fréquemment (Pl. I, Fig. D; Pl. III, Fig. C; Pl. VI, Fig. C).

Lors de la formation des septums, la zone L II s'invagine et participe à l'élaboration des cloisons transversales. Lorsque celle-ci est terminée, on observe généralement un épaississement de la L II, au niveau de sa jonction avec la paroi longitudinale. Cette structure favorise peut-être la cassure du trichome lors de la formation des hormogonies.

Des microplasmodesmes sont parfois visibles (Pl. I, Fig. D).

II. — LE SYSTÈME MEMBRANAIRE CYTOPLASMIQUE

LES THYLACOÏDES

Chez les Rivulariacées la distribution des thylacoïdes n'est pas toujours homogène; elle diffère parfois selon les espèces envisagées et surtout en fonction de l'état physiologique des cellules.

1) *Variation des thylacoïdes selon les espèces.*

A ce point de vue, les espèces étudiées présentent une distribution relativement homogène, correspondant aux électrographies publiées des espèces appartenant au groupe des Nostocales. Les thylacoïdes habituellement associés sont répartis dans tout le volume cellulaire pénétrant largement la zone centrale nucléoplasmique. Une tendance à une accumulation périphérique des profils photosynthétiques semble une règle générale, exception faite du *Calothrix crustacea*, chez lequel les thylacoïdes courts sont fortement sinueux, souvent enroulés sur eux-mêmes et distribués uniformément dans tout le contenu cellulaire. Ils sont isolés ou associés par 2 ou 3 au maximum. Seuls quelques profils sont parallèles au plasmalemme au niveau des septums (Pl. VI, Fig. A). Cet aspect le différencie du *Calothrix parasitica* (Pl. V, Fig. C).

2) *Variation des thylacoïdes en fonction de l'âge des cellules.*

Une telle évolution du système lamellaire cytoplasmique a été observée en particulier chez le *Rivularia mesenterica* dont nous avons récolté des thalles à plusieurs reprises durant sa période de végétation.

Au mois de mai, les lamelles photosynthétiques, relativement espacées (90 nm en moyenne) sont flexueuses, s'enroulent par endroits et pénètrent la partie centrale de la cellule. On note la présence de thylacoïdes plus courts qui longent le plasmalemme au niveau des septums (Pl. I, Fig. A).

Au début de juillet, ils paraissent s'être allongés et suivent préférentiellement la paroi sur 5 ou 6 rangées. Cette disposition est peut-être due à la présence de nombreuses vésicules qui occupent parfois un volume considérable, comprimant les profils membranaires vers la périphérie cellulaire; un nombre plus restreint de vésicules semble entraîner un arrangement moins régulier (Pl. II, Fig. A).

Alors que dans les préparations précédentes, tous les trichomes possédaient une ultrastructure équivalente, des fixations diverses et répétées, du mois d'août au mois d'octobre, mettent en évidence des différences notables dans l'organisation cellulaire de trichomes parfois voisins. Bien qu'un certain nombre garde la structure précédemment décrite, on constate chez la plupart, un gonflement des thylacoïdes (intra-lamellar vesicles des auteurs Anglo-saxons) dont les membranes se séparent largement, par endroits, donnant tout à fait l'impression de vacuoles transparentes aux électrons (Pl. III, Fig. C). Il semble que ce gonflement intéresse en premier lieu les thylacoïdes les plus internes et gagne progressivement les lamelles photosynthétiques périphériques.

3) *Variation des thylacoïdes en fonction des conditions externes.*

Ce problème n'a pu être envisagé que dans le cas du *Rivularia mesenterica* et occasionnellement, chez le *Rivularia polyotis*, espèces soumises à des exondations plus ou moins prolongées. Lors de nos premières observations, nous avons trouvé un fort pourcentage de trichomes à cellules réticulées ayant subi une dessiccation importante. Nous avons alors émis l'hypothèse d'un changement d'ultrastructure en fonction de l'état d'humectation des thalles lorsqu'un état se prolongeait suffisamment. Nous avons essayé d'approfondir ce problème afin de confirmer ou d'infirmer notre première hypothèse.

De nouvelles inclusions de thalles récoltés dans la nature au mois d'août, à divers degrés d'humectation, ainsi que des dessiccations et des réhumectations effectuées en laboratoire, ne nous ont pas permis d'observer une telle réorganisation des profils membranaires photosynthétiques. Dans tous les cas, certaines cellules ont des thylacoïdes dilatés, d'autres, une ultrastructure normale. Cette dernière semble toutefois plus fréquente lorsque les thalles sont immergés à 15 °C pendant 10 à 15 jours. Le phénomène de réticulation (Pl. III, Fig. D) après nos premières observations, s'est révélé assez rare et a été retrouvé aussi bien au mois de juillet qu'au mois d'août, ainsi que dans les échantillons ayant subi une dessiccation ou une réhumectation.

Des échantillons ont été conservés à 15 °C dans du milieu de Von Stosch jusqu'à fin décembre, alors que cette espèce a disparu de son biotope depuis la fin octobre. Bien que les cellules soient en voie de dépérissement, aucune hypertrophie des profils lamellaires n'a pu être détectée.

4) *Connections plasmalemme-thylacoïdes.*

Nous avons constaté, d'une manière quasi générale, une continuité relativement fréquente entre le plasmalemme et les thylacoïdes. Ces connections semblent augmenter en nombre, chez le *Rivularia mesenterica* lorsque les cellules présentent une réticulation des lamelles photosynthétiques.

5) *Autres formations membranaires.*

Des inclusions membranaires osmiophiles sont souvent observées dans les portions nucléoplasmiques et entre les profils photosynthétiques (Pl. I, Fig. A, Pl. II, Fig. A, Pl. III, Fig. D, Pl. VI, Fig. A). Elles présentent parfois une connection directe avec les thylacoïdes. Elles semblent identiques aux *hollow electron-dense*

bodies de PEAT et WHITTON (1967) et aux *granuli del secundo tipo* de GRILLI (1964).

Ces inclusions sont extraites par l'eau oxygénée et sont argentaffines après oxydation périodique, passage par la TCH, et le protéinate d'argent. Ce sont de telles formations qui obturent fréquemment le canal du pore de l'hétérocyste (Pl. II, Fig. C et D).

Une convergence d'aspect, aussi bien que leur réactivité vis à vis du citrate de plomb, ainsi qu'au test Ac. périodique-TCH-Argent, avec la calotte osmiophile de certains grains de cyanophycine a été remarqué (FELDMANN et GUGLIELMI, 1973), (Pl. III, Fig. A).

6) *Les vésicules.*

Nous avons déjà signalé la présence de nombreuses vésicules chez le *Rivularia mesenterica* récolté en juillet (FELDMANN et GUGLIELMI, 1973) (Pl. II, Fig. A et B). De tels éléments ont été observés chez le *Rivularia atra* (Pl. V, Fig. A) et très rarement chez le *Calothrix parasitica* (Pl. V, fig. D) où le contenu apparaît parfois opaque aux électrons et granuleux. Chez ces deux dernières espèces nous n'avons pu vérifier leur affinité vis-à-vis du protéinate d'argent après oxydation périodique.

III. — LES INCLUSIONS

A — LES GRANULES POLYGLUCOSIDIQUES

Une variation en taille et en nombre de ces inclusions de réserve est constatée au cours de la période de végétation du *Rivularia mesenterica*. Au mois de mai, ils sont pratiquement absents ou peu nombreux (Pl. I, fig. A); en juillet ils occupent pleinement l'espace interthylacoïdal et atteignent 25 nm de diamètre (Pl. II, Fig. A, Pl. III, Fig. A). Ils tendent à disparaître à partir du mois d'août (Pl. III, Fig. C, Pl. IV, Fig. A, B et C). Chez ces Nostocales ils sont toujours ovoïdes, jamais cylindriques comme c'est souvent le cas chez les Oscillatoriacées.

B — LES GRANULES STRUCTURÉS

Toutes les espèces étudiées renferment dans leur cytoplasme de gros granules plus ou moins sphériques, atteignant jusqu'à 1 μm

de diamètre. Leur opacité aux électrons, variable après coloration par le citrate de plomb, est toujours très grande après l'emploi conjugué de l'acétate d'uranyle et du citrate de plomb. Ils sont fortement contrastés par l'acide phosphotungstique (FELDMANN et GUGLIELMI, 1973) (Pl. IV, Fig. E).

Chez *Rivularia mesenterica*, certains de ces granules sont limités par une fine ligne sombre de 8 nm d'épaisseur. En mai, ils atteignent 300 à 600 nm de diamètre et sont présents dans la plupart des cellules (Pl. I, Fig. A).

En juillet, ils atteignent 500 à 800 nm, parfois 1 μm , non limités par une ligne sombre, et sont très abondants dans certaines zones des trichomes que nous interprétons comme de futures hormogonies; d'autres portions en sont totalement dépourvues.

Le test Ac. périodique-TCH-Argent, révèle chez cette espèce une propriété étonnante; certaines de ces inclusions sont argentaffines. Au mois de mai elles le sont toutes (Pl. I, Fig. C); plus tard, seules les plus petites réagissent (Pl. IV, Fig. C). Les grains d'argent mettent en évidence, parfois, la structure rayonnée, sinueuse, observée après utilisation du citrate de plomb. En juillet, les granules les plus gros sont enchâssés par une calotte argentaffine et osmiophile signalée précédemment dans le paragraphe consacré aux inclusions membranaires.

C — AUTRES TYPES D'INCLUSIONS

Des inclusions cristallines (protéiques ?) ont été observées dans les cellules du *Rivularia mesenterica* récolté en juillet, du *Calothrix crustacea* et du *Calothrix parasitica* (Pl. V, Fig. C). L'espace compris entre deux bandes sombres de la trame cristalline, mesurée de centre à centre, varie de 12-13 nm selon les espèces. D'une manière générale, il semble que ces inclusions traduisent un état physiologique cellulaire déficient.

Nous avons constaté dans les cellules du *Rivularia mesenterica* à partir du mois d'août uniquement, la production de grosses inclusions sphériques, de densité moyenne aux électrons, entourées par les thylacoïdes (Pl. IV, Fig. A). L'oxydation périodique ne démasque pas de groupements aldéhydiques; elles ne sont pas contrastées par l'acide phosphotungstique et sont peu préservées par une fixation à l'acide osmique seul (Pl. IV, Fig. B). Il est probable qu'il s'agit d'inclusions de nature protéique.

D — LES CARBOXYSOMES

Des inclusions polyhédriques, limitées par une membrane non unitaire sont toujours présentes dans les plages nucléoplasmiques de toutes les espèces étudiées. Elles correspondent aux carboxysomes de SHIVELY (SHIVELY, BALL, et KLINE, 1973) (SHIVELY, BALL, BROWN et SAUNDERS, 1973). Ce dernier terme qui a l'avantage de mieux caractériser ce type d'inclusion, est synonyme de granule polyhédrique couramment employé jusqu'ici.

IV. — LES CELLULES PARTICULIÈRES

A — LES HÉTÉROCYSTES

Il est souvent difficile d'affirmer à l'examen en microscopie photonique si, chez les Rivulaires l'hétérocyste est enveloppé ou non, par la gaine du trichome. L'étude d'un grand nombre d'électronographies nous permet de supposer que pour un hétérocyste primaire, le moment de sa différenciation, par rapport à celle de la gaine, entraînera leur disposition respective. Ainsi, un hétérocyste primaire, tôt différencié, ne sera pas entouré par la gaine; il le sera par contre, s'il est formé tardivement. Un hétérocyste de remplacement sera donc toujours compris dans l'enveloppe polysaccharidique.

Le court canal cellulaire passant à travers le pore contient généralement des structures membranaires osmiophiles (Pl. II, Fig. C et D). On observe fréquemment à sa base, un gros granule structuré (Pl. I, Fig. D; Pl. IV, Fig. D et E) fortement contrasté par l'acide phosphotungstique, qui ne semble pas toujours réagir après oxydation périodique et passage sur la TCH, avec le protéinate d'argent. A ce niveau, les structures membranaires semblables aux thylacoïdes sont abondantes et sinueuses. Tout le volume de cette cellule est occupé par la substance cytoplasmique dans laquelle sont répartis les profils membranaires. Les diverses inclusions ont régressé, en particulier les granules polyglucosidiques (Pl. II, Fig. D). Les carboxysomes sont toujours présents dans les plages nucléoplasmiques.

Il n'est pas du tout certain que dans notre matériel, la présence de thylacoïdes dilatés soit caractéristique des hétérocystes âgés. En effet, nous avons constaté, à plusieurs reprises, des trichomes sur le point de se fragmenter (Pl. II, Fig. B; Pl. V, Fig. C); la cellule

basale de la portion supérieure, arrondie, ne possédant pas d'enveloppe représente, peut-être, un futur hétérocyste. Il semblerait donc que chez certains hétérocystes, la vacuolisation des thylacoïdes puisse se manifester à un stade précoce de leur différenciation.

B — LES CELLULES DES POILS

Chez la plupart des Rivulariacées, le trichome se prolonge, du côté opposé à l'hétérocyste, par un long poil incolore et caduque, dont l'ultrastructure est de type « vacuolisé » de manière constante. Insensiblement, les cellules terminales du trichome s'allongent, les thylacoïdes, de moins en moins nombreux, se gonflent en vésicules, tandis que toutes les inclusions dites de réserves régressent. C'est le seul cas observé où le nucléoplasme peut venir au contact du plasmalemme.

Les poils du *Calothrix crustacea* sont à opposer à tous ceux des autres espèces. Les cellules présentent une immense vésicule centrale (provenant vraisemblablement de la fusion de plusieurs vésicules) visible en microscopie optique, laissant subsister une couche cytoplasmique accolée au plasmalemme (Pl. VI, Fig. D et E). Les vacuoles limitées par une unit-membrane, proviennent toutes de l'hypertrophie des lamelles photosynthétiques, dont aucune ne garde son ultrastructure normale en double feuillet accolés. Le nucléoplasme persiste sous forme d'enclaves minuscules, nettement plus réduites que chez les Rivulaires.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

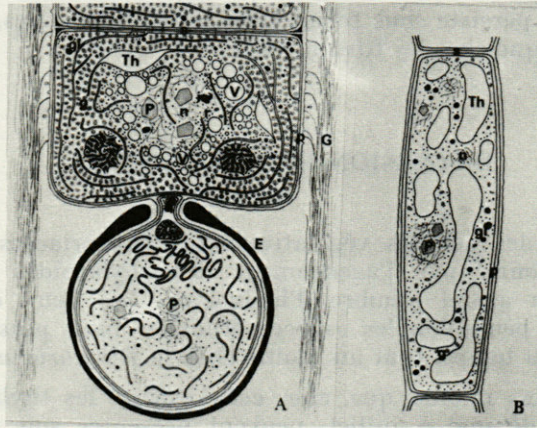
L'aspect des cellules végétatives des Rivulariacées est largement conditionné par l'agencement des thylacoïdes et par la présence d'un grand nombre d'inclusions. Ces deux composants varient assez peu selon les espèces étudiées, mais plus largement en fonction du temps, tout au moins chez le *Rivularia mesenterica*.

Nous avons montré que, chez cette espèce, les thylacoïdes qui s'accroissent de mai à juillet, peuvent présenter soit une réticulation, soit des renflements en vésicules. Cette dilatation est observée surtout en fin de végétation et a été interprétée par de nombreux auteurs, sur un matériel différent, soit comme un vieillissement cellulaire, soit comme un artefact de fixation. Deux principales observations nous permettent de repousser cette dernière explication; tout d'abord, malgré l'emploi de diverses techni-

ques de fixation, cette ultrastructure s'est révélée constante à partir du mois d'août, de plus, nous avons retrouvé sur une même coupe ultrafine, des cellules à thylacoïdes dilatés et des cellules à structure normale. On peut conclure que l'hypertrophie des thylacoïdes est le reflet d'un état physiologique, qui est le fait propre de cellules spécialisées (poils, hétérocystes); elle est probablement causée par un vieillissement cellulaire (cellules végétatives et peut-être hétérocystes); enfin, dans le cas des cellules végétatives, elle est peut-être induite par certaines conditions externes. Il s'agit probablement toujours d'une altération cellulaire, qui n'entraîne pas obligatoirement et à brève échéance, la mort de la cellule. La présence de cellules à profils réticulés, vraisemblablement altérées elles aussi, demeure énigmatique. Elle peut être considérée, semble-t-il, non comme un stade de transition, mais plutôt comme un stade final de l'évolution cellulaire. Les inclusions de réserve, peu abondantes, quasi inexistantes semblent confirmer ce point de vue. Toutefois, et bien que peu probable, un artefact de fixation n'est pas totalement repoussé.

La distribution des thylacoïdes ne semble pas homogène dans le genre *Calothrix*.

A ce point de vue, le *Calothrix parasitica* est proche des Rivulaires et diffère fortement du *Calothrix crustacea*. Ce dernier



SCHÉMAS DE L'ORGANISATION ULTRASTRUCTURALE D'UNE CYANOPHYCÉE DE TYPE *Rivularia*

C : granule structuré; E : enveloppe de l'hétérocyste; G : gaine muqueuse; g : granule polyglucosidique; gl : globule lipidique; i : inclusion membranaire osmiophile; n : nucléoplasme; P : carboxysome (granule polyhédrique); p : paroi cellulaire; r : ribosome; s : septum; Th : thylacoïde dilaté; V : vésicule.
A : cellule végétative et hétérocyste; B : cellule du poil.

présente une distribution des profils photosynthétiques tout à fait particulière, identique à celle observée par LANG et WHITTON (in CARR and WHITTON, 1973) chez *Calothrix brevissima*. Nous l'avons retrouvée chez un petit commensal du *Rivularia mesenterica* appartenant au genre *Calothrix*. Toutefois les observations sont encore trop peu nombreuses pour que nous puissions en tirer des conclusions d'ordre taxonomique.

La nature et l'abondance des inclusions cellulaires ont été précisées en fonction du développement des thalles. L'affinité d'une partie des granules structurés pour l'argent, après oxydation périodique et passage sur la TCH, est remarquable. Tous les granules observés se sont révélés positifs au mois de mai et négatifs en juillet. A partir du mois d'août seuls les plus petits sont réactifs. Bien que toutes ces inclusions soient fortement contrastées par l'acide phosphotungstique, seules celles non limitées par une ligne sombre et montrant une réaction négative avec l'acide périodique-TCH-Argent, sont considérées comme analogues aux granules de cyanophycine de SIMON (1971) et LANG (LANG, SIMON et WOLK, 1972). Le granule visible en microscopie optique au niveau du pore des hétérocystes des Rivulariacées correspond, selon la période de végétation, soit à l'un soit à l'autre type de granule.

Les électronographies des hétérocystes sont semblables en général, à celles déjà publiées par de nombreux auteurs. Toutefois les dilatations des thylacoïdes chez ces cellules particulières, interprétées par LANG (1965) comme le stade ultime de leur différenciation est peut-être remis en question par nos observations. Bien que ce problème se présente différemment chez le *Chlorogloea fritschii*, WHITTON et PEAT (1967) font la distinction entre les hétérocystes H1, présentant très tôt cette structure, et les hétérocystes H3 où elle apparaît tardivement. Les granules de polyphosphates signalés fréquemment chez des espèces cultivées, n'ont jamais été observés dans notre matériel récolté dans la nature. Il est probable que la présence de polyphosphates, résulte d'une perturbation du métabolisme, notamment en milieux trop riches en phosphates, comme l'avaient laissé supposer les travaux de JENSEN (1968), NIEMEYER et RICHTER (1969) et RODRIGUEZ-LOPEZ et al. (1971).

RÉSUMÉ

Six espèces de Rivulariacées marines récoltées dans la nature sont étudiées au microscope électronique. Toutes ont une ultrastructure comparable à l'exception du *Calothrix crustacea*. Les

cellules des poils présentent toujours des thylacoïdes dilatés et une régression des inclusions dites de réserve. Il semble que la dilatation des profils photosynthétiques soit précoce chez certains hétérocystes.

L'ultrastructure du *Rivularia mesenterica*, étudiée en fonction du temps, évolue vers une structure « vacuolisée ». Chez cette espèce et pour la première fois, il est trouvé deux types de granules structurés; le premier, limité par une ligne sombre (peut-être une unit-membrane) est argentaffine, le second, souvent plus volumineux ne réagit pas avec le protéinate d'argent après oxydation périodique et passage sur la TCH. Ce dernier type est seul considéré comme analogue à la cyanophycine.

ZUSAMMENFASSUNG

Sechs Arten von marinen Rivulariaceen wurden elektronenmikroskopisch untersucht. Alle, mit Ausnahme von *Calothrix crustacea*, haben eine vergleichbare Ultrastruktur. Die Haarzellen zeigen immer ausgeweitete Thylacoïde und eine Verminderung der sogenannten Reserveeinschlüsse. Es scheint, dass die Ausdehnung der photosynthetischen Profile bei gewissen Heterocysten sehr frühzeitig erfolgt.

Die Ultrastruktur von *Rivularia mesenterica*, deren Entwicklung verfolgt wurde, entwickelt sich in Richtung einer « vakuolisierten » Struktur. Zwei Typen von strukturierter Granula finden sich zum ersten Mal bei dieser Art. Im ersten Fall sind sie von einer dunklen Linie (eventuell einer Unit-membrane) begrenzt und färben sich mit Silber. Im zweiten Fall sind sie viel breiter und reagieren nicht mit einer Thierry-Reaktion, nach periodischer Oxydation und Aufbringen auf TCH. Der letztere Typ wird allein als dem Cyanophycin entsprechend angesehen.

BIBLIOGRAPHIE

- CARR, N.G., & B.A. WHITTON, 1973. The biology of blue-green Algae. Botanical Monographs, Vol. 9, Blackwell Scientific Publications.
- FELDMANN, G., & G. GUGLIELMI, 1973. Sur la cytologie du *Rivularia mesenterica* Thuret et l'influence du milieu extérieur sur son ultrastructure. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, ser. D, 276 : 1417-1420.
- GRILLI, M., 1964. Infrastrutture di *Anabaena azolle* vivente nelle foglioline di *Azolla caroliniana*. *Annali Microbiol.*, 14 : 69-90.

- JENSEN, T.E., 1968. Electron microscopy of Polyphosphate Bodies in a Blue-green Alga *Nostoc pruniforme*. *Arch. Mikrobiol.*, **62** : 144-152.
- LANG, N.J., 1965. Electron microscopic study of heterocyst development in *Anabaena azollae* Strasburger. *J. Phycol.*, **1** : 127-134.
- LANG, N.J., R.D. SIMON, & C.P. WOLK, 1972. Correspondence of Cyanophycin granules with structured granules in *Anabaena cylindrica*. *Arch. Mikrobiol.*, **83** : 313-320.
- NIEMEYER, R., & G. RICHTER, 1969. Schnellmarkierte Polyphosphate und Metaphosphate bei der Blaualge *Anacystis nidulans*. *Arch. Mikrobiol.*, **69** : 54-59.
- PEAT, A., & B.A. WHITTON, 1967. Environmental effects on the structure of the blue-green algae, *Chlorogloea fritschii*. *Arch. Mikrobiol.*, **57** : 155-180.
- RODRIGUEZ-LOPEZ, M., M.L. MUNOZ CALVO & J. GOMEZ-ACEBO, 1971. The effect of Rifamycins in the ultrastructure of *Anacystis montana*. *J. Ultrastruct. Res.*, **36** : 595-602.
- SHIVELY, J.M., F.L. BALL, & B.W. KLINE, 1973. Electron Microscopy of the Carboxysomes (Polyhedral Bodies) of *Thiobacillus neapolitanus*. *J. Bact.*, **116** : 1405-1411.
- SHIVELY, J.M., F. BALL, D.H. BROWN, & R.E. SAUNDERS, 1973. Functional Organelles in Prokaryotes : Polyhedral Inclusions (Carboxysomes) of *Thiobacillus neapolitanus*. *Science*, **182** : 584-586.
- SIMON, R.D., 1971. Cyanophycin granules from the blue-green alga *Anabaena cylindrica* : a reserve material consisting of copolymers of aspartic acid and arginine. *Proc.natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **68** : 265-267.
- THOMAS, J.C., 1972 Ultrastructure de la gaine chez les Rivulariacées. *J. Microsc.*, **14** : 2, 97 a.

Reçu le 7 mai 1975

Milieux d'inclusion : Epon (Pl. II, III, IV, V, Fig. A, C, D);
Spurr (Pl. I, V, Fig. B, VI).

Contrastant : Nous avons utilisé la plupart du temps le citrate de plomb seul.

Abréviations : C, granule structuré ou cyanophycine; E, enveloppe de l'hétérocyste; G, gaine muqueuse polysaccharidique; g, granule polyglucosidique; gl, globule lipidique; H, hétérocyste; i, inclusion membranaire osmiophile; ip, inclusion peut-être de nature protéique; n, nucléoplasme; P, carboxysome (granule polyhédrique); p, paroi cellulaire; po, pore de l'hétérocyste; s, septum; T, thylacoïde; Th, thylacoïde dilaté; V, vésicule.

PLANCHE I

Rivularia mesenterica (mois de mai).

- A. × 12 500. Portion de trichome de la zone de multiplication. Les granules structurés (C) sont limités par une ligne sombre qui est peut-être une unit-membrane (flèches). Un des septum est inachevé.
- B. × 14 000. Cellule d'un poil. Tous les thylacoïdes sont dilatés (Th).
- C. × 19 600. Portion cellulaire après oxydation périodique et passage par la TCH et le protéinate d'argent. Les granules structurés sont fortement contrastés. Les granules polyglucosidiques sont petits et peu nombreux.
- D. × 12 500. Coupe longitudinale au niveau du pore de l'hétérocyste. Présence d'un granule structuré entouré d'une ligne sombre (C) au niveau du pore (po). Le septum (s) est perforé par de fins microplasmodesmes.

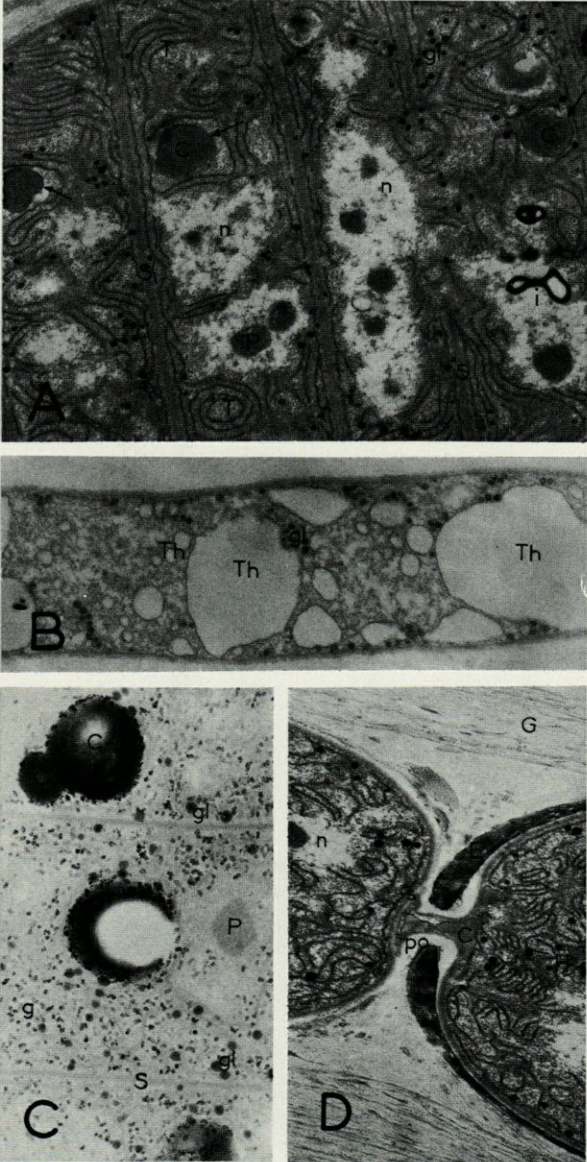


PLANCHE II

Rivularia mesenterica (mois de juillet).

- A. \times 12 500. Deux cellules renfermant de nombreuses vésicules (V) limitées par une unit-membrane. Les granules polyglucosidiques sont abondants (g). Comparez avec la fig. A de la Pl. I.
- B. \times 4 350. Ac. périodique-TCH-Argent. Les gaines (G) et les vésicules (V) sont argentaffines. Le trichome du bas va se scinder en deux parties grâce à une cellule morte (flèche). Il semble que la cellule basale de la portion supérieure (à droite) soit en train de se différencier en hétérocyste (H). Notez la présence de thylacoïdes déjà dilatés dans cette cellule.
- C. \times 12 500. Coupe au niveau du pore d'un jeune hétérocyte. Inclusions membranaires osmiophiles (i) et vésicules (V).
- D. \times 24 000. Ac. périodique-TCH-Argent. Hétérocyste plus âgé qu'en C. Les granules polyglucosidiques (g), présents dans les cellules végétatives (en haut à droite) ont totalement disparu. Les inclusions membranaires osmiophiles (i) sont argentaffines. La plage blanche comprise entre ces inclusions représente peut-être un granule de cyanophycine.

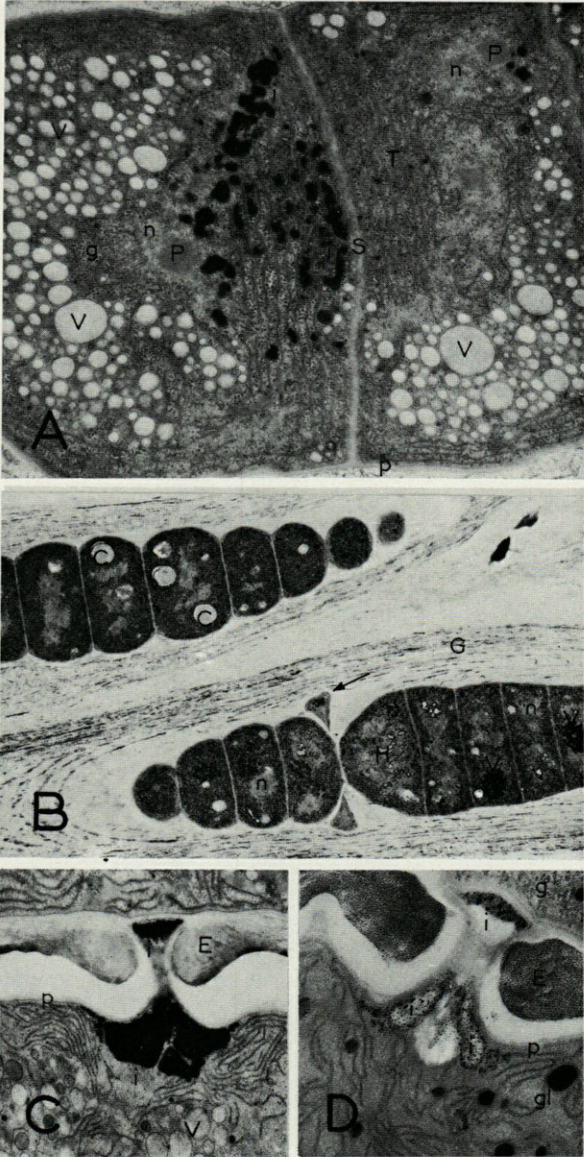




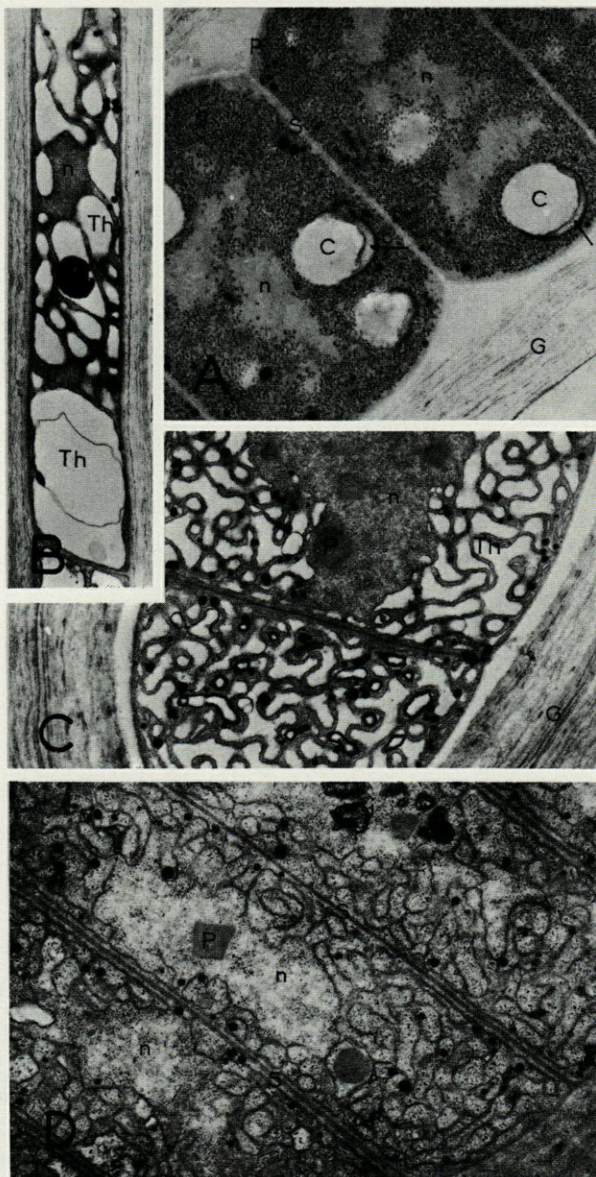
PLANCHE III

Rivularia mesenterica (mois de juillet).

- A. $\times 12\,500$. Ac. périodique-TCH-Argent. A l'inverse des granules polyglucosidiques (g), les granules structurés (C) n'ont pas réagi. Ils sont interprétés comme analogues aux granules de cyanophycine. Une calotte argentaffine correspondant aux inclusions membranaires osmiophiles les enveloppe souvent en partie (flèches).
- B. $\times 9\,200$. Cellule d'un poil. Tous les thylacoides sont dilatés (Th). Les inclusions ont regressé en particulier les granules polyglucosidiques.

Rivularia mesenterica (mois d'août).

- C. $\times 9\,200$. Cellules à thylacoïdes dilatés. Les granules polyglucosidiques ont nettement regressé.
- D. $\times 12\,500$. Cellules de la zone méristématique à thylacoïdes réticulés. Les inclusions de réserve sont très peu abondantes.



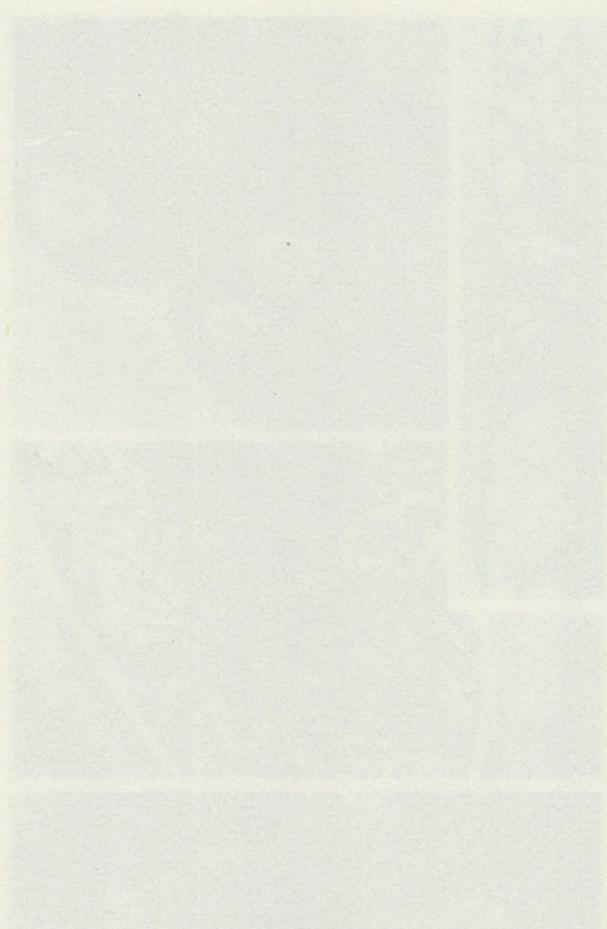


PLANCHE IV
Rivularia mesenterica (mois d'août).

- A. \times 14 000. Portion de cellules provenant d'un thalle conservé 15 jours dans deux centimètres d'eau de mer, à 15 °C, et à la lumière du jour. Le granule structuré est limité par une ligne sombre (flèche). Le gros granule à droite (ip) est entouré par les thylacoïdes.
- B. \times 22 800. Portion cellulaire provenant d'un thalle récolté dans la nature. La fixation par l'ac. osmique seul conserve mal les inclusions (ip) identiques à celle de la fig. A.
- C. \times 22 800. Ac. périodique-TCH-Argent. Granule argentaffine.
- D. \times 6 900. Ac. périodique-TCH-Argent. Granule non argentaffine près du pore de l'hétérocyte.
- E. \times 3 500. Granule structuré près du pore de l'hétérocyte fortement contrasté par l'ac. phosphotungstique.

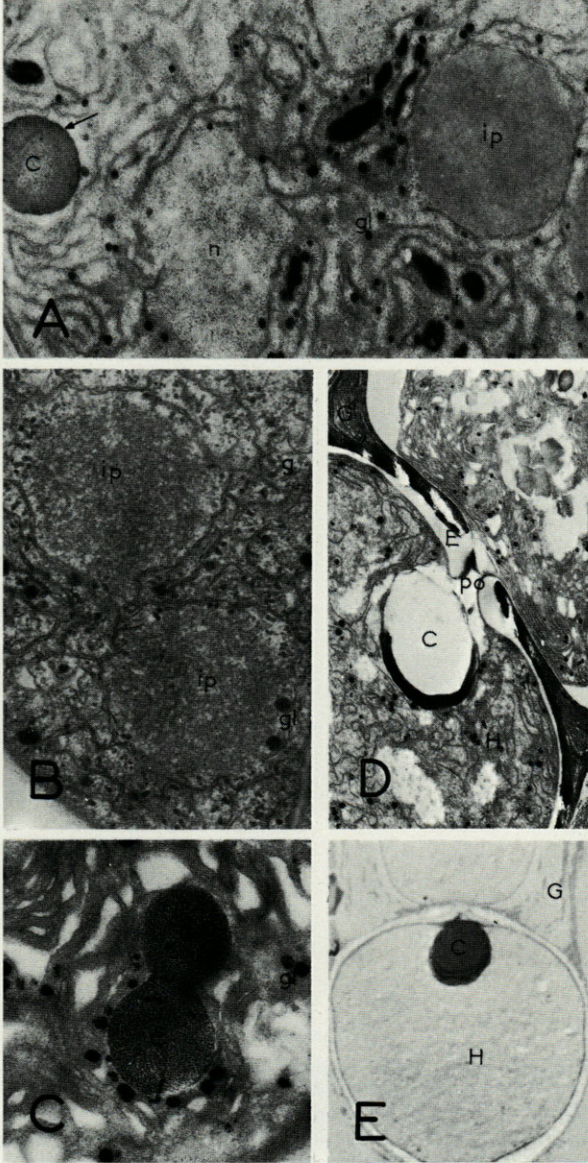
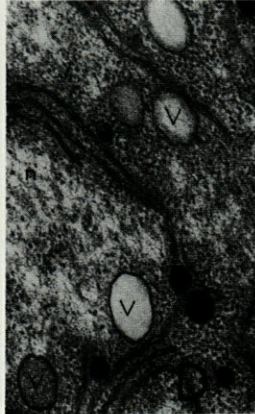
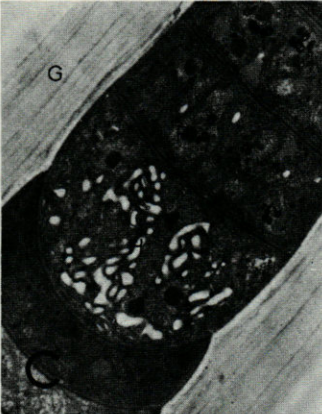
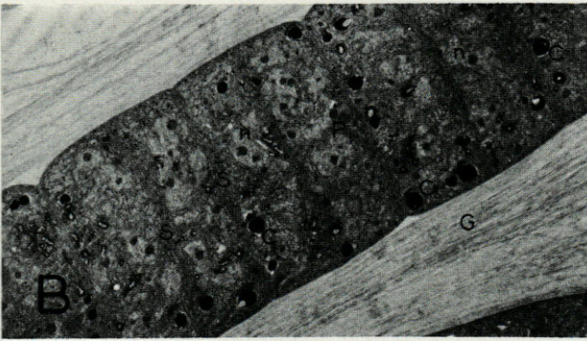
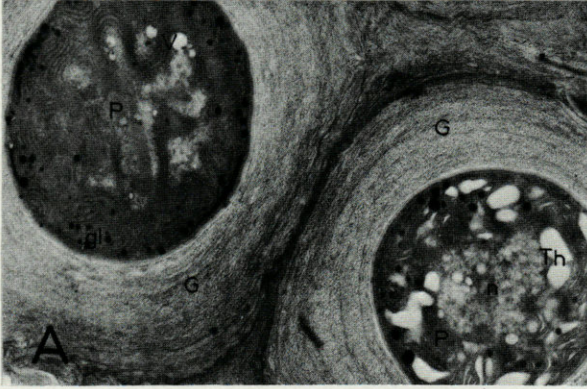


PLANCHE V

- A. $\times 9\ 200$. *Rivularia atra*. Deux trichomes en coupe transversale. La cellule de droite possède des thylacoïdes dilatés (Th).
- B. $\times 3\ 300$. *Rivularia polyotis*. Portion de trichome.
- C. $\times 6\ 900$. *Calothrix parasitica*. La portion basale (à gauche) est en mauvais état; la cellule à thylacoïdes dilatés représente peut-être un futur hétérocyste. Les deux inclusions cellulaires (en grisé clair en haut à droite) représentent des inclusions cristallines, peut-être protéiques.
- D. $\times 30\ 500$. *Calothrix parasitica*. Notez les diverses apparences des vésicules.



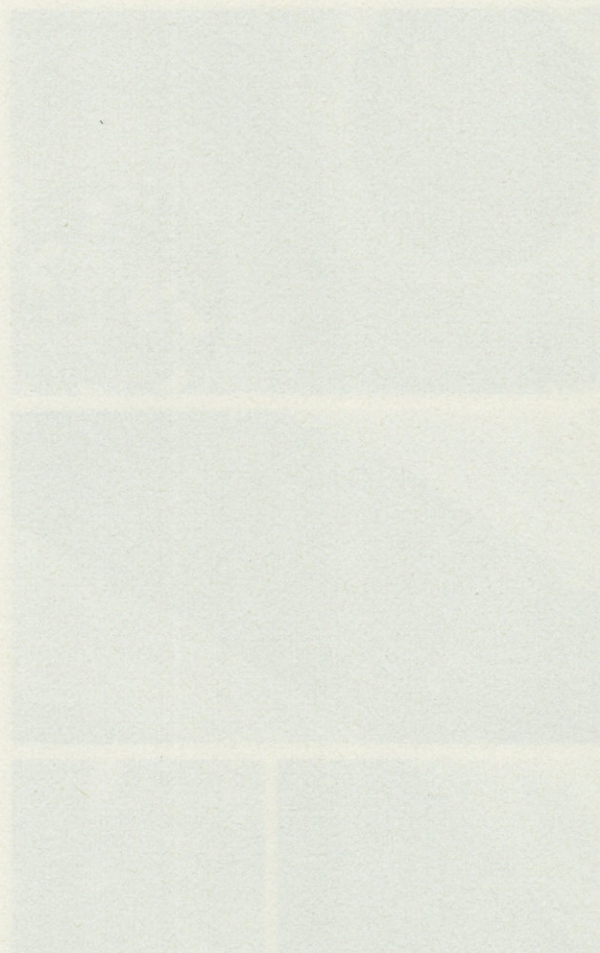
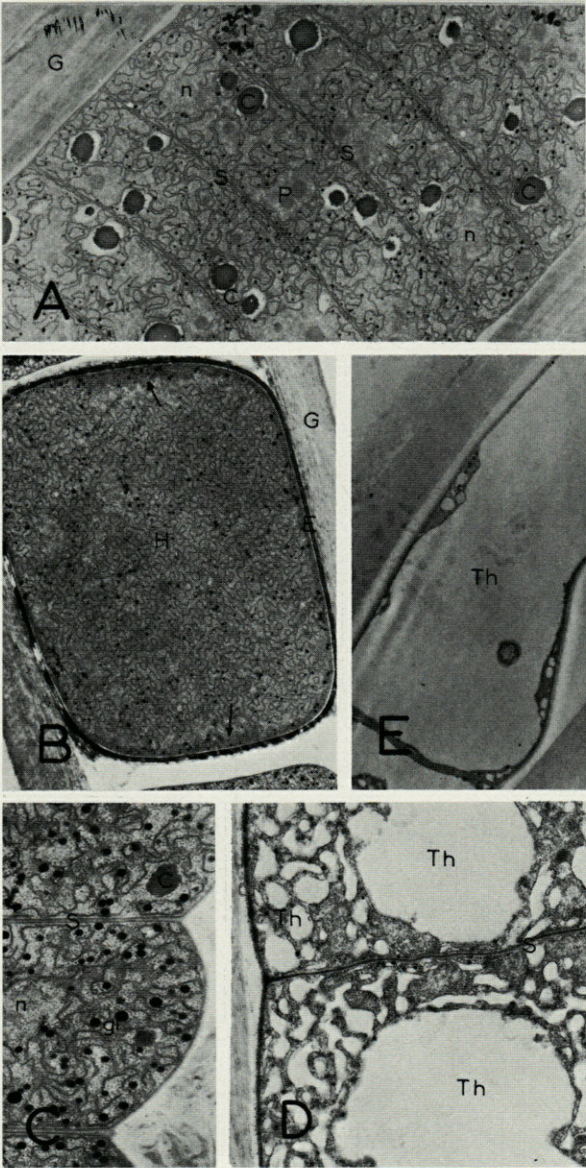


PLANCHE VI

Calothrix crustacea.

- A. \times 5 300. Portion de trichome.
- B. \times 4 200. Hétérocyste intercalaire. Remarquer l'accumulation du système membranaire aux deux pôles des hétérocystes (flèches).
- C. \times 12 500. Partie basale d'un trichome. Par rapport à la fig. A, les granules polyglucosidiques et les globules lipidiques sont plus abondants, tandis que les granules structurés ont régressés.
- D. \times 6 900. Partie basale du poil.
- E. \times 5 300. Partie terminale du poil. La vésicule centrale s'est accrue; le cytoplasme est réduit à une mince couche pariétale.



**ÉTUDE MORPHOMÉTRIQUE
DE *DORYLAIMOPSIS MEDITERRANEA*
GRIMALDI DE ZIO, NÉMATODE LIBRE MARIN***

par F. de BOVÉE

Laboratoire Arago, 66650 - Banyuls-sur-Mer, France

ABSTRACT

The study of 183 adult specimens of *Dorylaimopsis mediterranea* from the coastal terrigenous muds of Banyuls-sur-Mer has shown that the females were larger than the males.

From information obtained through the analysis of morphometric data and of the temporal pattern of the sex-ratio, we succeeded in demonstrating the shorter life span of males compared to that of females.

The allometric relationships of the different organs differ little, if at all, between the sexes.

INTRODUCTION

*Dorylaimopsis mediterranea** Grimaldi de Zio est une des formes caractéristiques des Vases Terrigènes Côtiers de Banyuls-sur-Mer. Cette espèce a été décrite par GRIMALDI DE ZIO (1968) à partir d'individus récoltés au large de Bari par 50 mètres de fond, dans des vases grises à Turritelles. Cet auteur rattache à *D. mediterranea*, *D. punctata* Ditlevsen 1919, sensu SCHUURMANS-STEKHOVEN (1950) recueilli dans des vases grises de la baie de Villefranche-

* Ce travail a été réalisé dans le cadre du contrat C.N.R.S. L.A. 117 et du contrat CNEXO n° 75 1199.

* La nomenclature adoptée est celle de GERLACH et RIEMANN (1973).

sur-Mer par 50, 80 et 230 mètres de profondeur. BOUCHER (1972a) à partir d'exemplaires trouvés à Banyuls-sur-Mer, en complète la description systématique, en analysant le fonctionnement des pièces buccales et en précise l'écologie (BOUCHER, 1972 b; 1972-1973).

Préalablement à une étude plus fine de l'écologie et de la dynamique de population de cette espèce, il nous est apparu indispensable de définir les caractères biométriques de ce taxon et l'amplitude de leurs variations. De plus, si les relations morphométriques semblent assez bien connues chez les Nématodes en général (*in* TOWSHEND et BLACKITCH, 1975), il n'en est pas de même pour les Nématodes libres marins où, à notre connaissance, aucun travail en ce sens n'a encore été réalisé.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements ont été réalisés en plongée, par carottage manuel, au niveau d'une station fixe située par 35 mètres de fond. Le substrat est constitué par une vase dont près de 50 % des particules mesurent moins de 40 μ et 90 % ont une taille inférieure à 100 μ (de BOVÉE et SOYER, 1974).

Les carottes sont fixées au TAF neutralisé, à l'eau de mer. Afin de faciliter le tri, le sédiment est passé sur une colonne de 5 tamis dont le plus petit a une maille de 40 μ (de BOVÉE, SOYER et ALBERT, 1974). Les Nématodes sont ensuite extraits sous la loupe binoculaire puis montés dans la glycérine pure après traitement par la méthode glycéro éthanol. Les individus sont mesurés par report d'une échelle micrométrique sur le tracé de l'animal, réalisé à la chambre claire, avec un objectif $\times 100$ à immersion.

RELATIONS MORPHOMÉTRIQUES

Les variations dimensionnelles intraspécifiques susceptibles d'être observées chez les individus adultes peuvent avoir, dans une première approximation, quatre origines :

— origine liée au système trophique (variation dans la quantité et la qualité des apports nutritifs);

— origine liée aux caractères physicochimiques du milieu (variation de la salinité, de la température, présence de chocs thermiques...);

- origine liée à la biologie de l'espèce (taille variable de l'individu en fonction du stade du cycle biologique);
- origine liée au dimorphisme sexuel.

Les formes adultes de *D. mediterranea* étudiées dans le présent travail proviennent du tri de 18 échantillons répartis au cours d'un cycle annuel. La réunion de ces prélèvements intègre les trois premières causes de variations et permet une meilleure définition des caractères dimensionnels et des variations purement liées au sexe.

Il nous a été possible de mesurer 183 individus adultes soit 58 mâles, 62 femelles non ovigères et 63 femelles ovigères (le critère de séparation de ces deux catégories étant l'absence de la présence d'œufs). Sur chacun des individus, nous avons mesuré la longueur totale (LT), la longueur de l'œsophage (LO), la longueur de la queue (LQ), le diamètre maximal (dM), le diamètre céphalique (dC), le diamètre anal (dA) et calculé les coefficients de de Man (a, b, c) et le rapport LQ/dA. Pour les mâles, nous y avons ajouté la longueur du spicule (LS) et calculé les rapports LQ/LS et LS/dA; pour les femelles, la distance de la vulve à l'extrémité antérieure (LV) et calculé le pourcentage correspondant (V).

Le tableau I reprend l'ensemble des données biométriques pour les 58 mâles, les 62 femelles non ovigères, les 63 femelles ovigères et l'ensemble des 125 femelles. Nous y avons porté la valeur moyenne (m), l'écart-type (Sd) et le coefficient de variation (Cv %) de chaque longueur d'organe ou rapport calculé. Les trois dernières colonnes de ce tableau comprennent les résultats des tests t de différence des moyennes au seuil de probabilité indiqué par le figuré.

Les femelles ovigères ont une taille moyenne et une longueur moyenne de l'œsophage et de la queue supérieures à celles des autres femelles et des mâles. Les femelles non ovigères ont une longueur totale moyenne qui n'est pas significativement différente de celle des mâles. Les femelles ovigères ont un plus grand diamètre maximal et une vulve plus éloignée de l'extrémité antérieure que les autres femelles.

Ce dernier point est à mettre en relation, comme le montrent les indices V, avec la plus grande taille des premières. Chez le mâle, on observe un plus grand développement du diamètre anal.

Les coefficients de variation des caractères morphométriques et allométriques des femelles non ovigères sont plus élevés que ceux des mâles et des femelles ovigères. Ceci peut s'expliquer par le mélange en ce groupe d'individus plus jeunes et plus âgés (femelle ayant déjà pondue). Les femelles ovigères présentent généralement les coefficients de variation les plus faibles, ceci indiquant une meilleure homogénéité de cet ensemble.

TABLEAU I

Dorylaimopsis mediterranea. Moyenne (m); écart type (Sd); coefficient de variation (Cv %) des caractères morphométriques et allométriques pour les mâles, les femelles non ovigères, les femelles ovigères et l'ensemble des femelles ($\Sigma \varphi$). Les trois dernières colonnes comprennent les résultats des tests *t* de différence des moyennes entre chacune des trois premières catégories : (n.s.) non significatif; (●) significatif à P 0,05; (●●) à P 0,01; (*) à P 0,001.

	Mâles			Femelles			Femelles ovigères			Σ femelles			δ/φ	$\delta/\varphi\omega$	$\varphi/\varphi\omega$
	m	Sd	Cv %	m	Sd	Cv %	m	Sd	Cv %	m	Sd	Cv %			
LT	2012,03	198,89	9,58	1998,50	245,95	12,31	2090,70	151,18	7,23	2044,97	208,15	10,18	n.s.	●	●
LO	263,57	21,85	8,29	274,81	27,97	10,18	283,60	20,99	7,40	279,31	25,20	9,02	●	*	n.s.
LQ	181,05	20,90	11,55	189,42	21,22	11,20	200,57	15,79	7,88	195,04	19,43	9,96	●	*	*
dM	61,29	6,28	10,25	68,31	10,59	15,51	73,06	7,61	10,42	70,58	9,53	13,50	*	*	●●
dC	14,49	1,21	8,41	14,48	1,68	11,58	14,83	1,14	7,71	14,66	1,44	9,82	n.s.	n.s.	n.s.
dA	50,42	4,26	8,45	46,31	5,26	11,35	46,16	3,63	7,86	46,41	4,34	9,35	*	*	n.s.
a	32,99	3,06	9,28	29,48	2,52	8,54	28,80	2,56	8,90	29,20	2,64	9,04	*	*	n.s.
b	7,64	0,49	6,41	7,28	0,53	7,34	7,38	0,36	4,88	7,32	0,45	6,15	*	*	n.s.
c	11,15	0,89	7,96	10,56	0,69	6,56	10,46	0,74	7,09	10,51	0,72	6,85	*	*	n.s.
LS	194,96	24,93	12,79												
LQ / LS	0,94	0,10	10,64												
LS / dA	3,86	0,37	9,56												
LQ / dA	3,60	0,30	8,33	4,10	0,40	9,84	4,31	0,33	7,57	4,23	0,46	10,87	*	*	●●
LV				949,66	114,77	12,09	991,65	86,24	8,70	971,62	100,43	10,34			●
V				47,27	1,90	4,02	47,41	1,73	3,65	47,34	1,81	3,82			n.s.

Chez les mâles, les coefficients de variation sont compris entre 12,8 (longueur du spicule) et 6,4 (b). Les plus stables sont, pour les caractères morphométriques, la longueur de l'œsophage (8,3) et les diamètres céphalique et anal (8,4 et 8,5) et pour les caractères allométriques, les coefficients b et c (6,4 et 7,9).

Chez les femelles non ovigères, les coefficients de variation sont compris entre 15,5 (diamètre maximal) et 4,0 (V). Les plus stables sont, pour les caractères morphométriques, la longueur de l'œsophage (10,2) et pour les caractères allométriques, les coefficients V et c (4,0 et 6,6).

Chez les femelles ovigères, les coefficients de variation sont compris entre 10,4 (diamètre maximal) et 3,7 (V). Les plus stables sont, pour les caractères morphométriques, la longueur totale et la longueur de l'œsophage (7,2 et 7,4) et pour les caractères allométriques, les coefficients V et b (3,7 et 4,9).

Les formes de Banyuls-sur-Mer présentent des dimensions très proches de celles des individus décrits par GRIMALDI DE ZIO et les tailles limites sont voisines de celles que nous avons mesurées. Il est donc légitime de penser que la différence de taille des femelles des deux régions n'est pas significative.

RELATIONS D'ALLOMÉTRIE

Pour étudier les relations d'allométrie, nous avons calculé les divers coefficients de corrélation entre la longueur totale et quelques autres caractères morphométriques (Tableau II) et les paramètres des équations de régression linéaires correspondantes (Tableau III). Toutefois, comme ces variables sont en fait interdépendantes et que l'on étudie leurs variations simultanées, nous avons calculé les axes principaux A1 (Axe majeur) et A2 (Axe mineur). Le tableau IV fournit les équations des axes principaux et les valeurs λ_1 et λ_2 (valeurs propres) attachées à chacun de ces axes. λ_1 et λ_2 sont des quantités analogues à des variances et mesurent la variabilité le long des axes majeurs et mineurs (*in* SOKAL et ROHLF, 1969). Sur les figures 1, 2, nous avons représenté les droites de régression (RL) et les axes principaux (A1 et A2); les échelles étant très différentes, ces derniers ne sont pas orthogonaux.

Les coefficients de corrélation sont toujours significatifs au seuil de P 0,001. Toutefois, pour les femelles ovigères, les coefficients entre le diamètre anal et la longueur totale et entre le diamètre anal et la longueur de la queue, sont à la limite du seuil de probabilité 0,05.

TABLEAU II

Valeur des coefficients de corrélation entre les différents caractères morphométriques et allométriques pour les mâles, les femelles non ovigères et les femelles ovigères. (n.s.) non significatif; (●) significatif à P 0,05; (●●) à P 0,01; (*) à P 0,001.

	LT/LO	LT/LQ	LT/dM	LT/dC	LT/dA	LT/a	LT/b	LT/c	LO/LQ	LO/dC	LQ/dA	LT/LS	LS/dA	LT/LV	LT/V
Mâles	0,75*	0,71*	0,54*	0,47*	0,65*	0,45*	0,50*	0,18 ^{n.s.}	0,61*	0,56*	0,66*	0,65*	0,64*		
Femelles	0,79*	0,84*	0,83*	0,69*	0,71*	0,03 ^{n.s.}	0,55*	0,41*	0,71*	0,63*	0,65*			0,94*	0,18 ^{n.s.}
Femelles ovigères	0,78*	0,60*	0,53*	0,60*	0,29*	0,20 ^{n.s.}	0,30*	0,36 ^{●●}	0,56*	0,45*	0,26*			0,91*	0,21 ^{n.s.}

TABLEAU III

Paramètres des équations de régression linéaire entre les différents caractères morphométriques pour les mâles, les femelles non ovigères et les femelles ovigères. Y, variable dépendante; X, variable indépendante; bxy, coefficient de régression linéaire; a, intersection avec l'axe des Y.

Y	X	Mâles		Femelles		Femelles ovigères	
		bxy	a	bxy	a	bxy	a
LT	LO	6,59	276,41	6,98	80,63	5,62	498,03
LO	LT	0,08	93,51	0,09	94,40	0,108	57,11
LT	LQ	6,58	820,83	9,68	164,94	5,84	921,63
LQ	LT	0,08	25,57	0,07	45,36	0,06	70,40
LO	LQ	0,64	148,45	0,93	97,88	0,74	134,75
LV	LT			0,44	59,45	0,52	- 97,54
LT	LV			2,05	67,82	1,60	503,19
LO	dC	10,25	115,05	10,54	122,20	10,16	131,32
LQ	dA	3,16	22,37	2,62	68,16	1,08	149,48
dM	LT	0,02	26,20	0,04	- 3,40	0,03	18,30
LT	LS	5,15	1021,79				
LS	dA	3,74	6,53				

TABLEAU IV

Equations des axes principaux A1 (Axe majeur) et A2 (Axe mineur) pour les mâles (LT et LO, LT et LQ) et pour les femelles non ovigères et ovigères (LT et LO, LT et LQ, LV et LT). λ_1 et λ_2 : valeurs propres des axes A1 et A2.

	Mâles	Femelles	Femelles ovigères
LT/LO	λ_1	37472,955	60984,132
	λ_2	210,241	287,134
	Axe 1	LT = 11,76 LO - 1088,58	LT = 11,03 LO - 1031,25
Axe 2	LT = - 0,09 LO + 2034,44	LT = - 0,09 LO + 2023,42	LT = 0,11 LO + 2121,61
LT/LQ	λ_1	37429,115	60803,854
	λ_2	213,530	135,435
	Axe 1	LT = 12,87 LQ - 317,38	LT = 13,84 LQ - 623,44
Axe 2	LT = - 0,08 LQ + 2026,10	LT = - 0,07 LQ + 2012,18	LT = - 0,06 LQ + 2103,27
LV/LT	λ_1		71986,377
	λ_2		1048,654
	Axe 1		LV = 0,45 LT + 46,54
Axe 2		LV = - 2,23 LT + 5435,57	LV = - 1,84 LT + 4846,44

TABLEAU V

Equations de régression multiple de LT en fonction de LO et LQ pour les mâles, les femelles non ovigères et les femelles ovigères. R z.xy : coefficient de corrélation multiple.

Mâles	LT = 171,219 + 3,797 LQ + 4,376 LO $R_{LT.LO LQ} = 0,814$
Femelles	LT = -183,872 + 6,351 LQ + 3,564 LO $R_{LT.LO LQ} = 0,883$
Femelles ovigères	LT = 316,250 + 2,231 LQ + 4,679 LO $R_{LT.LO LQ} = 0,804$

TABLEAU VI

Coefficients de corrélation partielle entre LT, LQ, LO pour les mâles, les femelles non ovigères et les femelles ovigères (n.s.) : coefficient non significatif au seuil P 0,05.

	Mâles	Femelles non ovigères	Femelles ovigères
$R_{LQ LO . LT}$	0,163 ^{ns}	0,137 ^{ns}	0,186 ^{ns}
$R_{LO LT . LQ}$	0,561	0,520	0,671
$R_{LT LQ . LO}$	0,491	0,636	0,309

La comparaison des pentes des droites de régression (test F) ne permet pas de mettre en évidence de grandes variations entre les relations d'allométrie des caractères mesurés. Les différences significatives sont rares et il n'est pas possible d'en donner une explication satisfaisante.

Une étude plus approfondie a été réalisée sur les trois dimensions : longueur totale, longueur de l'œsophage et longueur de la queue (Fig. 1, 2). Les équations de régression multiple de LT en fonction de LO et LQ et les coefficients de corrélation multiple correspondants figurent sur le tableau V. L'augmentation des coefficients de corrélation traduit une meilleure détermination de la longueur totale à partir de LO et LQ. L'emploi de la méthode des coefficients de corrélation partielle nous a permis de préciser les relations existant entre ces trois caractères (Tableau VI).

Pour les trois catégories (mâles, femelles non ovigères, femelles ovigères), on constate que la longueur de la queue ou de l'œsophage est fonction de la longueur totale; mais pour une taille donnée de l'animal, il n'y a pas de relation significative entre la longueur de la queue et celle de l'œsophage. Donc, les corrélations observées entre la longueur de la queue et celle de l'œsophage (0,56, 0,71 et 0,61) sont dues à la relation qui existe entre ces deux dimensions et la longueur totale.

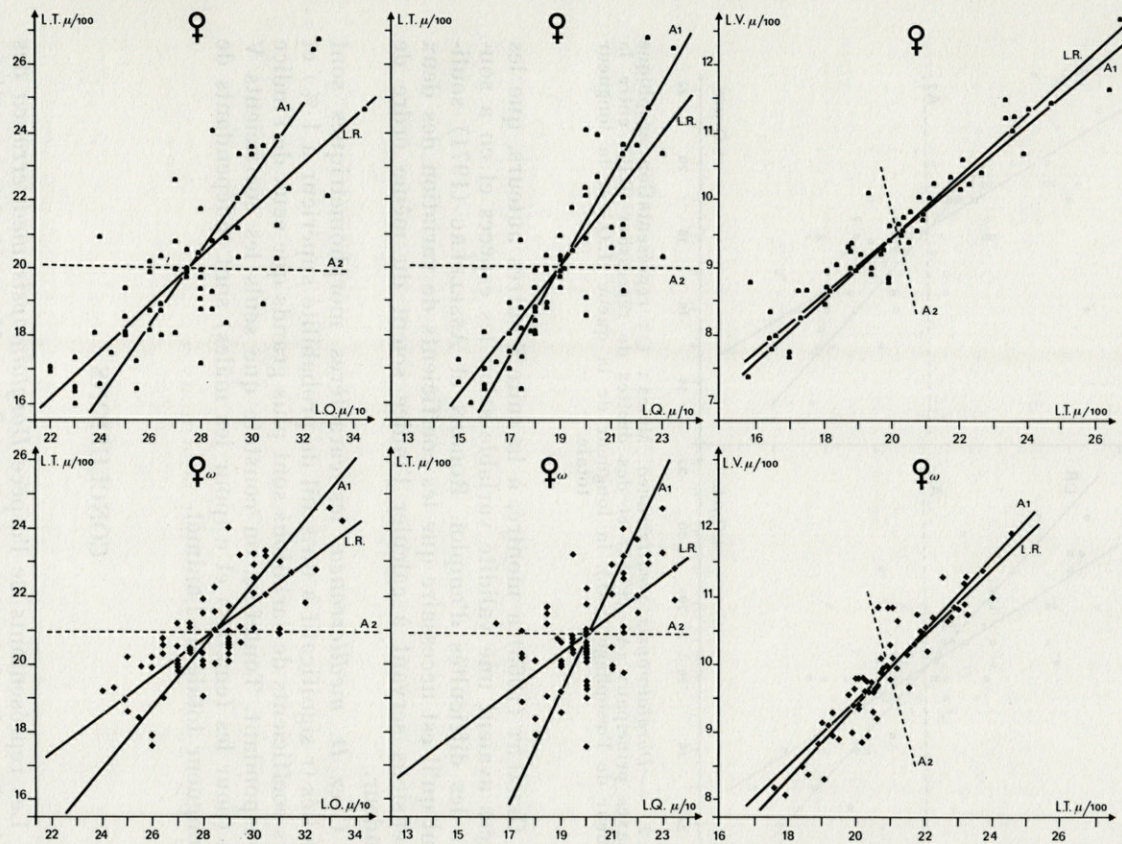


FIG. 1. — *Dorylaimopsis mediterranea*.

Femelles : \blacktriangle ; femelles ovigères : \blacklozenge ; représentation graphique des axes principaux (A1 et A2) et des droites de régression (L.R.) entre la longueur de l'œsophage (L.O.), la longueur de la queue (L.Q.), la distance de la vulve à l'extrémité antérieure (L.V.) et la longueur totale (L.T.).

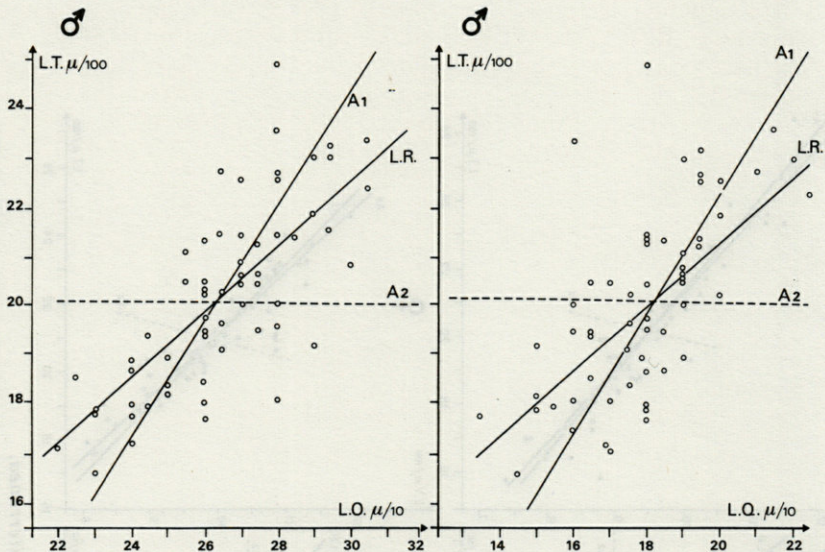


FIG. 2. — *Dorylaimopsis mediterranea*. Mâles : \circ ; représentation graphique des axes principaux (A1 et A2) et des droites de régression (L.R.) entre la longueur de l'œsophage (L.O.), la longueur de la queue (L.Q.) et la longueur totale.

GERAERT (1968) a montré, à la suite d'autres auteurs, que les indices avaient une validité variable selon les espèces et en a souligné les difficultés d'emploi. ROGGEN et ASSELBERG (1971) soulignent qu'il est nécessaire que les coefficients de variation des deux dimensions servant à calculer l'indice soient du même ordre de grandeur.

Chez *D. mediterranea*, les caractères morphométriques sont bien liés (r significatif à un seuil de probabilité supérieur à 1 %) et leurs coefficients de variations sont plus grands que ceux de l'indice correspondant. Toutefois, on constate que seuls les coefficients V et a (pour les femelles) et c (pour les mâles) sont indépendants de la longueur totale de l'animal.

CONCLUSIONS

Les représentants de l'espèce *Dorylaimopsis mediterranea* des Vases Terrigènes Côtières de Banyuls-sur-Mer ont des caractères biométriques très proches, sinon identiques, de ceux décrits par GRIMALDI DE ZIO dans les vases à Turritelles au large de Bari.

Les femelles de *D. mediterranea* se séparent des mâles par une longueur des différents organes plus grande et des coefficients de *Man* plus faibles. Donc, pour une même taille, les mâles auront un diamètre maximal, une longueur de l'œsophage et de la queue inférieurs à ceux des femelles. GRIMALDI DE ZIO, lors de la description du type, signalait une queue plus longue chez les femelles que chez les mâles; ce point se trouve ici confirmé.

Les femelles et les mâles arrivent à maturité avec une taille semblable et sont en nombre sensiblement égal (62/58). Après la fécondation et conjointement à l'apparition des œufs, la taille des femelles continue de s'accroître. Mais le sex ratio devient alors très déséquilibré si l'on compare l'ensemble des 125 femelles et le nombre de mâles (58). La plus grande taille des femelles ovigères et l'évolution du sex ratio nous permettent de penser à une plus grande longévité des femelles, les mâles disparaissant après la fécondation.

La présence d'œufs entraîne un plus grand développement du diamètre maximal des femelles ovigères. Chez les mâles, celle de l'appareil reproducteur serait la cause d'un plus grand diamètre anal.

Les relations d'allométrie entre les différents organes sont proches chez les deux sexes et sans doute de type complexe, comme nous avons pu le montrer en étudiant les rapports longueur totale, longueur de l'œsophage et longueur de la queue.

RÉSUMÉ

L'étude de 183 individus adultes de *Dorylaimopsis mediterranea* provenant des Vases Terrigènes Côtiers de Banyuls-sur-Mer, a permis de mettre en évidence une plus grande taille des femelles. A partir des données fournies par l'analyse des données morphométriques et de l'évolution du sex ratio, il nous a été possible de montrer que les mâles avaient une durée de vie inférieure à celle des femelles. Les relations d'allométrie entre les divers organes ne sont pas différentes, ou peu, d'un sexe à l'autre.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung von 183 adulten Individuen von *Dorylaimopsis mediterranea* vom eingeschwemmten Küstenschlamm vor Banyuls-sur-Mer zeigt, dass die Weibchen grösser werden als die

Männchen. Aufgrund der Analyse von Morphometrie und Entwicklung des Geschlechterverhältnisses können wir zeigen, dass die Männchen eine kürzere Lebensdauer haben als die Weibchen. Die Allometrieverhältnisse unter den verschiedenen Organen unterscheiden sich wenig oder gar nicht von einem Geschlecht zum andern.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUCHER, G., 1972a. Redescription de neuf espèces de Nématodes libres marins de la baie de Banyuls-sur-Mer. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 3^e série, 40 (34) : 449-474.
- BOUCHER, G., 1972 b. Distribution quantitative et qualitative des Nématodes d'une station de vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer. *Cah. Biol. mar.*, 13 : 457-474.
- BOUCHER, G., 1972-73. Premières données écologiques sur les Nématodes libres marins d'une station de vase côtière de Banyuls. *Vie Milieu*, 23 (1B) : 69-100.
- DE BOVÉE, F. & J. SOYER, 1974. Cycle annuel quantitatif du méiobenthos des vases terrigènes côtières. Distribution verticale. *Vie Milieu*, 24 (1 B) : 141-157.
- DE BOVÉE, F., J. SOYER & P. ALBERT, 1974. The importance of the mesh size for the extraction of the muddy bottom meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 19 (2) : 350-354.
- GERAERT, E., 1968. Morphometric relations in Nematodes. *Nematologica*, 14 : 171-183.
- GERLACH, S.A. & F. RIEMANN, 1973. The Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophora excluding the Dorylaimida (part 1). *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, suppl. 4 (1) : 1-404.
- GRIMALDI-DE ZIO, S. 1968. Una nuova specie die Nematodi Comesomatidae : *Dorylaimopsis mediterraneus*. *Boll. Zool.*, 35 : 137-141.
- ROGGEN, D.R. & R. ASSELBERG, 1971. The use of ratios in Nematology. *Nematologica*, 17 : 187-189.
- SCHUURMANS-STEKHOVEN, J.H., 1950. The free living marine Nematodes of the Mediterranean. I. The bay of Villefranche. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 37 : 1-220.
- SOKAL, R. & J. ROHLF, 1969. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman & Co, édit., 776 p.
- TOWSHEND, J.L. & R.E. BLACKITH, 1975. Fungal diet and the morphometric relationships in *Aphelencus avenae*. *Nematologica*, 21 : 19-25.

Reçu le 25 août 1975

DORYLAIMOPSIS MEDITERRANEA

GRIMALDI DE ZIO (NEMATODA COMESOMATIDAE).

DESCRIPTION D'UNE FORME INTERSEXUÉE *

par F. DE BOVÉE

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The author reports the discovery of an intersexed specimen belonging to the species *Dorylaimopsis mediterranea*. This species shows a functional female gonad and an outline of male reproductive apparatus. An amphid of 3 twirls and 15 preanal papillae constitute the other main male characters. This observation being isolated, we must consider the intersexuality of *Dorylaimopsis mediterranea* as an accidental fact.

INTRODUCTION

Au cours de nos travaux sur *Dorylaimopsis mediterranea*, il nous a été donné de trouver un individu intersexué. Ce type d'observation est rare chez les Nématodes libres marins et, il nous a semblé utile d'en apporter la description.

Mesures en microns : longueur totale, 1930. Longueur des soies céphaliques, 7. Diamètre céphalique, 12. Diamètre de l'amphide, 10. Diamètre céphalique correspondant, 16. Longueur de l'œsophage, 245. Diamètre maximum, 60. Diamètre anal, 51. Longueur de la queue (équivalent en diamètre anal), 200 (3, 9). Spicule droit (corde), 60 (52). Spicule gauche (corde), 51 (36). Distance de

* Ce travail a été réalisé dans le cadre du contrat laboratoire associé L.A. 117 et de la convention CNEXO n° 75.1199.

la vulve à l'extrémité antérieure, 930. Coefficients de de Man, a : 32,2; b : 7,9; V % : 48,2.

DESCRIPTION

L'individu intersexué récolté présente une ornementation cuticulaire tout à fait semblable à celle décrite chez les autres formes, mâles ou femelles de la même espèce. La rangée médiane de ponctuations débute à 10μ sous l'amphide (fig. 1 a). Cette distance est intermédiaire de celles mesurées par GRIMALDI DE ZIO (1968) et BOUCHER (1972).

L'amphide est une spirale à 3 tours et représente 62,5 % du diamètre céphalique correspondant.

La vulve s'ouvre vers le milieu du corps (V : 48,2 %). Les deux gonades sont fonctionnelles et nous pouvons observer (planche I) de nombreux ovocytes. L'un d'eux, d'une longueur de 70μ , situé près de la vulve, était vraisemblablement sur le point d'être expulsé.

La région anale est caractérisée par la présence de deux spicules assymétriques très fortement cuticularisés. Le spicule droit (fig. 1 c-d), peu courbé, possède un capitulum légèrement globuleux. Ce spicule, renflé dans sa partie médiane présente deux apophyses ventrales. L'apophyse externe, recourbée en palette est

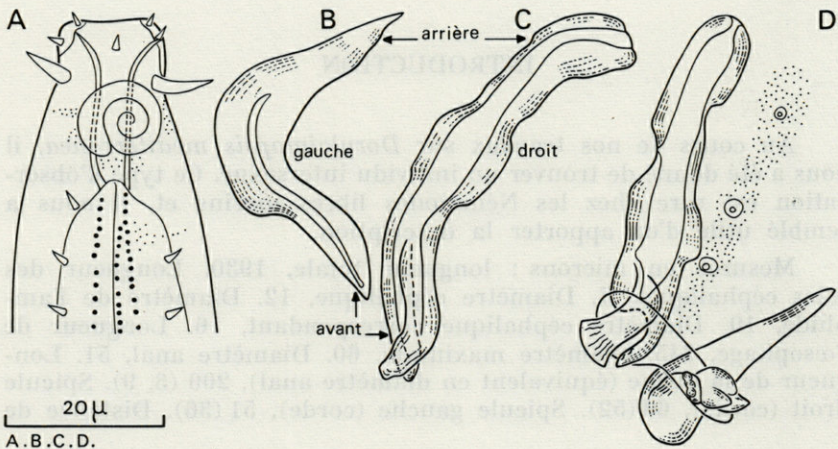


FIG. 1. — *Dorylaimopsis mediterranea*.

A : vue latérale de la tête; B : vue latérale du spicule gauche;
C : vue latérale du spicule droit; D : vue ventrale des spicules.

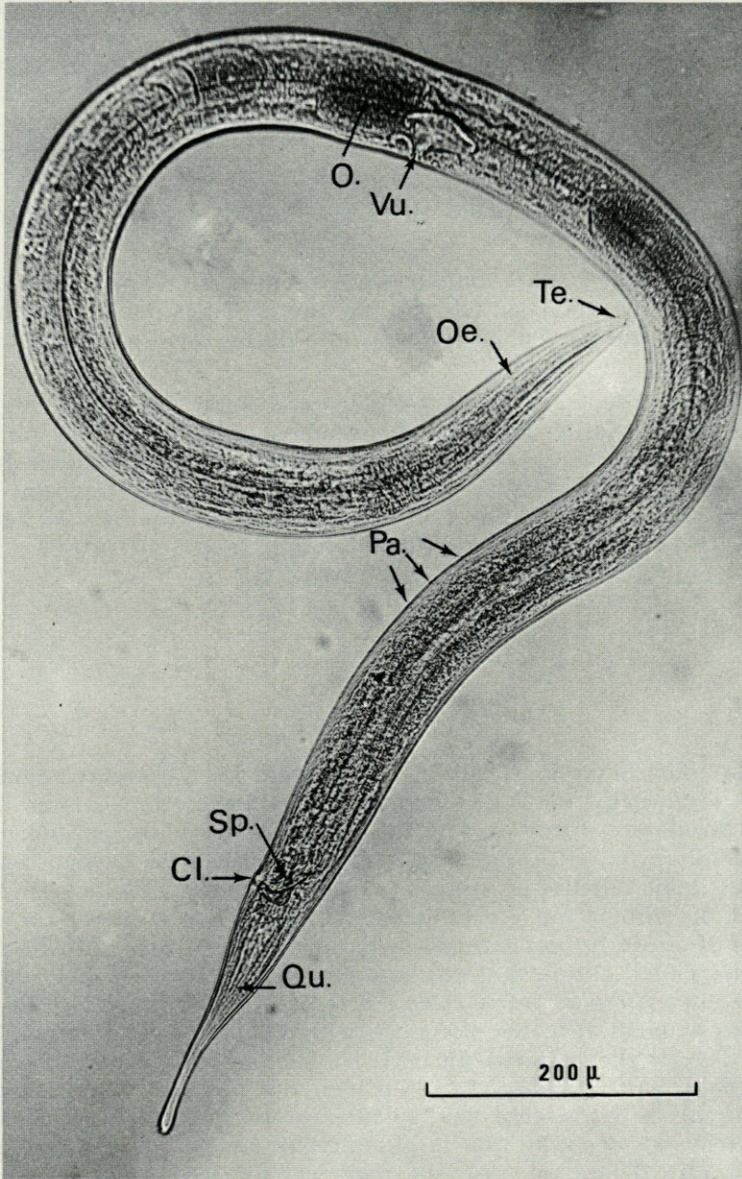


PLANCHE I

Dorylaimopsis mediterranea.

Vue générale. Oe : oesophage; Te : tête; Vu : vulve; O : œuf; Sp : spicules; Cl : cloaque; Qu : queue; Pa : papilles pré-anales.

striée sur sa face supérieure; l'apophyse interne, effilée, avec quelques renflements sur la partie proximale, passe sous l'apophyse externe. Le spicule gauche (fig. 1 b-d) plus petit que le droit, très arqué, est, en vue latérale, effilé aux deux extrémités. En vue ventrale (fig. 1-d), on constate que la partie proximale se complique dans sa portion antéro-interne de deux grosses boursouflures surmontant une barre de 4 petits mamelons.

Nous n'avons pas observé de formation équivalente à un gubernaculum.

Ces ébauches sont donc très différentes de l'appareil reproducteur mâle normal caractérisé par des spicules longs, à double courbure, et par un gubernaculum doté d'une forte apophyse caudale.

Une file de 15 papilles tubuleuses s'étend depuis la région anale, les plus antérieures sont nettement visibles sur la photographie de la planche I. Ce nombre est légèrement inférieur à celui des mâles normaux (18 à 22). Distance en microns séparant les papilles précloacales : anus-1 : 12; 1-2 : 9; 2-3 : 13; 3-4 : 14; 4-5 : 19; 5-6 : 17; 6-7 : 22; 7-8 : 20; 8-9 : 22; 9-10 : 17; 10-11 : 22; 11-12 : 24; 12-13 : 22; 13-14 : 24; 14-15 : 29.

DISCUSSION

En 1866, SCHNEIDER fait état d'une femelle d'*Enoplus communis* (*E. cochleatus*) dotée de spicules et considère ce fait comme tout à fait accidentel. DE MAN, 1893 décrit *Neochromadora poecilosoma* (*Chromadora p.*), chez une des femelles il observe un organe reproducteur mâle identique aux structures normales. Dans le même travail, cet auteur fait état d'une femelle de *Thoracostoma coranatum* (*T. figuratum*) dotée d'une armature mâle, de même forme que celle des mâles, et dont l'utérus contient 5 œufs. En 1904, cet auteur trouve chez *Enoplus michaelsenii* 3 femelles intersexuées dont les spicules peuvent être très différents à semblables à ceux des mâles. Deux d'entre elles avaient un œuf. DITLEVSEN 1919 décrit *Rhabdodemia gracilis* (*Demania g.*). S'il n'en fait pas état dans le texte, cet auteur a représenté les spicules d'une femelle intersexuée (Pl. XI-7). On constate que le gubernaculum, en forme de plaque mince, fait défaut et que les spicules sont très différents de l'armature habituelle (Pl. XI-1). WULKER et SCHUURMANS-STEKHOVEN 1933 signalent d'autres trouvailles de femelles intersexuées chez *Sphaerolaimus gracilis*, *Sphaerolaimus hirsutus*, *Anticoma pelucida* et *Halichoanolaimus microspiculum*. Ce dernier cas décrit

par ALLGEN, 1928, pourrait être en fait, une jeune femelle intersexuée de *H. menzeli* (SCHUURMANS-STEKHOVEN, 1935) ou, selon STEINER in ALLGEN 1955, le reste d'un acte de cannibalisme. ALLGEN 1958 a récolté une femelle intersexuée de *Rhabdodemanina minor* (*R. scandinavica*) dont les gonades étaient bien développées, avec un œuf et dont les spicules avaient une forme classique pour l'espèce. Dans le même travail, cet auteur décrit *Sphaerolaimus latilaimus* : les spicules sont bien dessinés mais la vulve est limitée à une fente entourée d'une glande granuleuse. ALLGEN 1959 mentionne quelques-unes des formes intersexuées récoltées. *Desmodora greenpatchi* Allgen 1953 possède un ovaire antérieur bien développé et des spicules réduits. *Sphaerolaimus asetosus* et *Sphaerolaimus duplex* Allgen 1952 montrent des gonades femelles et un appareil reproducteur mâle bien formé.

Chez les Nématodes libres marins il est peu fréquent de récolter des individus intersexués. Hormis l'observation d'ALLGEN sur *Sphaerolaimus latilaimus* qui pourrait constituer un cas d'intersexualité mâle, tous les autres individus rencontrés sont des intersexués à gonade femelle le plus souvent fonctionnelle. Et, les ébauches mâles sont susceptibles, même au sein d'une même espèce (DE MAN, 1904) de présenter des variations considérables.

La forme intersexuée de *Dorylaimopsis mediterranea* que nous

TABLEAU I

Paramètres des équations de régression linéaire entre la longueur de la queue (LQ), le diamètre maximal (dM), le diamètre anal (dA) et la longueur totale (LT). Dimensions estimées chez les mâles, les femelles ovigères, dimension mesurée chez l'individu intersexué.

	mâles	femelles	femelles ovigères	intersexué
bx.y	0,077	0,072	0,062	
a	25,57	45,36	70,40	
LQ estimé	174,76	184,32	190,45	
LQ mesuré	—	—	—	200
bx.y	0,017	0,036	0,026	
a	26,20	-3,40	18,30	
dM estimé	59,79	65,69	68,86	
dM mesuré	—	—	—	60
bx.y	0,014	0,015	0,068	
a	22,02	16,00	31,93	
dA estimé	49,04	45,14	45,06	
dA mesuré	—	—	—	51

avons récolté répond au cas le plus courant énoncé par Nigon 1965 : gonade femelle et ébauche plus ou moins rudimentaire d'appareil spiculaire.

Son amphide à trois tours est de type mâle (BOUCHER, 1972). L'exemplaire étudié a une taille inférieure à la taille moyenne des adultes normaux mais comprise dans les limites de variation de l'espèce. Au cours de notre travail sur l'étude morphométrique de *Dorylaimopsis mediterranea*, nous avons montré que les femelles avaient une longueur de la queue et un diamètre maximal supérieur à ceux des mâles. La présence de spicules chez les mâles serait la cause d'un plus grand diamètre anal. En calculant une valeur estimée à partir des équations de régression précédemment définies (DE BOVÉE, 1975), nous avons recherché si l'intersexualité modifiait les caractéristiques biométriques de l'animal. La comparaison de ces données avec les dimensions mesurées (Tab. I) ne saurait avoir de valeur statistique mais est cependant susceptible de nous fournir quelques indications. La longueur de la queue (200 μ) est plus proche des caractères femelles tandis que le diamètre maximal (60 μ) et anal (51 μ) sont plus voisins des valeurs estimées mâles.

Le matériel étudié comprenait 192 adultes répartis en 61 mâles et 131 femelles. La forme décrite était la seule à posséder ces caractères intersexués. Cette anomalie reste donc rare chez *D. mediterranea*, et doit être considérée comme accidentelle.

RÉSUMÉ

L'auteur signale la découverte d'un individu intersexué appartenant à l'espèce *Dorylaimopsis mediterranea* Grimaldi de Zio. Cette forme présente une gonade femelle fonctionnelle et une ébauche d'appareil reproducteur mâle. Une amphide à 3 tours et 15 papilles préanales constituent les autres principaux caractères mâles. Cette observation restant isolée, il faut considérer que l'intersexualité, chez *D. mediterranea*, reste un fait accidentel.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor berichtet über den Fund eines zwittrigen Individuums der Art *Dorylaimopsis mediterranea* Grimaldi de Zio. Diese Form zeigt eine funktionstüchtige weibliche Gonade und die Anlage eines männlichen Fortpflanzungsapparates. Eine Amphide mit drei

Windungen und 15 präanale Papillen bilden die anderen Hauptmerkmale des männlichen Geschlechts. Da diese Beobachtung einzig dasteht, muss angenommen werden, dass die Zwitterigkeit bei *D. mediterranea* ein Ausnahmezustand ist.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLGEN, C.A., 1928. Neue oder wenig bekannte freilebende marine Nematoden von der schwedischen Westküste. *Zool. Anz.*, **77** : 287-307.
- ALLGEN, C.A., 1952. Über das Vorkommen von Hermaphroditismus bei zwei südlichen Arten der Gattung *Sphaerolaimus* Bastian. *Zool. Anz.*, **149** : 189-191.
- ALLGEN, C.A., 1953. Über einen Fall von Hermaphroditismus in der Gattung *Desmodora* de Man (Chromadoroidea, Nematodes). *Zool. Anz.*, **151** : 95-98.
- ALLGEN, C.A., 1955. Zur Biologie und Ökologie freilebender mariner Nematoden. *Zool. Jb. (Syst.)*, **83** : 485-502.
- ALLGEN, C.A., 1958. Zwei weitere Fälle von Bisexualität bei schwedischen freilebende marinen Nematoden. *Zool. Anz.*, **161** : 317-319.
- ALLGEN, C.A., 1959. Freelifving marine Nematodes. *Further zool. Results Swed. Antarct. Exped.*, **5** (2) : 1-293.
- BOUCHER, G., 1972. Redescription de neuf espèces de Nématodes libres marins de la baie de Banyuls-sur-Mer. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **40** (34) : 449-474.
- DE BOVEE, F., 1975. Etude morphométrique de *Dorylaimopsis mediterranea* Grimaldi de Zio, Nématode libre marin. *Vie Milieu*, **25** (2A) : 215-226.
- DITLEVSEN, H., 1919. Marine freelifving Nematodes from Danish waters. *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.*, **70** : 147-214.
- GRIMALDI DE ZIO, S., 1968. Una nuova specie di Nematodi Comesomatidae : *Dorylaimopsis mediterraneus*. *Boll. Zool.*, **35** : 137-141.
- DE MAN, J.G., 1893. Cinquième note sur les Nématodes libres de la mer du Nord et de la Manche. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **6** : 81-125.
- DE MAN, J.G., 1904. Nématodes libres. Expédition Antarctique belge. *Result. Voyage S.Y. Belgica* : 1-51.
- NIGON, V., 1965. Développement et reproduction des Nématodes. In : *Traité de Zoologie*, P.-P. Grassé édit., **4** (2) : 218-386.
- SCHNEIDER, A., 1866. Monographie der Nematoden. G. Reimer édit. : 357 p.
- SCHUURMANS-STEKHOVEN, J.H., 1935. Nematoda : Systematischer Teil, Nematoda errantia. In : *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, **5** (b) : 1-173.
- WULKER, G. et J.H. SCHUURMANS-STEKHOVEN, 1933. Nematoda. Allgemeiner Teil. In : *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, **5** (a) : 1-64.

Reçu le 26 septembre 1975

**ÉVOLUTION DE LA COMPOSITION CHIMIQUE
ÉLÉMENTAIRE RELATIVE DE
SPHAEROMA HOOKERI (ISOPODE FLABELLIFÈRE)
AU COURS DU CYCLE D'INTERMUE**

par Pierre KERAMBRUN

*Station Marine d'Endoume, Laboratoire Associé au C.N.R.S. n° 41
et
Laboratoire d'Hydrobiologie marine, Centre Universitaire
de Luminy, 70 route Léon Lachamp, 13009 Marseille*

ABSTRACT

During the moult cycle, the relative growth of carbon, hydrogen and nitrogen contents in relation to the increase in ash content shows different phases that are an expression of the cyclic character of the elementary organic growth of *Sphaeroma hookeri*. One of these phases, characterized by the stability of C, H and N growth coefficients, may be referred to stage C. These changes in elementary growth cause an important variability of the composition of organisms in natural populations.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Le phénomène de l'exuviation, qui préside à la croissance des Crustacés, détermine périodiquement dans l'organisme des perturbations physiologiques traduisant d'importants remaniements dont les aspects morphologiques, pondéraux ou histologiques sont assez bien connus notamment depuis les travaux de DRACH (1939). Le caractère cyclique du métabolisme des Crustacés Décapodes a été mis en évidence par RENAUD (1949) qui a montré l'importance des modifications physiologiques qui se produisent parallèlement aux transformations du tégument.

Les premières observations de modifications de nature biochimique se produisant au cours du cycle d'intermue sont dues à DRILHON (1935), sur *Maia squinado*, puis DRILHON (1939), sur *Eriocheir sinensis*, qui signale d'importants changements quantitatifs des protéines sériques. DRACH et TEISSIER (1939) et DRACH (1939) ont montré que la concentration en protéines du milieu intérieur de *Carcinus maenas* présente de fortes variations au cours de l'intermue. TRAVIS (1951, 1955), chez *Panulirus argus*, a décrit les modifications physiologiques qui affectent le sang et l'urine. ZUCKERKANDL (1956, 1960), sur *Maia squinado*, FRENTZ (1960), MARTIN et CECCALDI (1969), sur *Carcinus maenas*, BARLOW et RIDGWAY (1969), sur *Homarus americanus*, GHIDALIA *et al.* (1970), sur *Macropipus puber*, ont montré que les fractions protéiques sériques, isolées par électrophorèse à différentes étapes du cycle d'intermue, présentent des variations quantitatives considérables. MARTIN (1969, 1973), HEATH et BARNES (1970) montrent, d'autre part, que l'hétopancréas de *Carcinus maenas* manifeste d'importants changements de composition biochimique durant l'intermue. Plus récemment, CARLISLE et DOWNER (1972) ont mis en évidence, dans le sang des Ecrevisses, un cycle des lipides et des hydrocarbures, associé au cycle de mue.

Cependant, depuis le travail de DRACH (1939), c'est surtout la partie tégumentaire des organismes et leur milieu intérieur qui ont retenu le plus l'attention. L'édification progressive de la carapace, puis le phénomène de l'exuviation, ont été étudiés d'un point de vue biochimique dans divers groupes de Crustacés, mais essentiellement Décapodes (DRACH et LAFON, 1942; LAFON, 1948). LAFON (1948) montre notamment qu'au moment de l'exuviation, un *Carcinus maenas* de taille moyenne perd de 44 à 50 p. 100 de son poids sec, environ 16 p. 100 de sa matière organique totale, 15 p. 100 de son azote total et plus de 90 p. 100 de son calcium. JEUNIAUX (1961) examine les aspects biochimiques de l'exuviation des Arthropodes, tandis que SKINNER (1962) insiste sur les modifications métaboliques subies par le tégument au cours du cycle de mue.

Les données de la littérature relative aux petites espèces et notamment aux Isopodes sont rares et ne fournissent que des indications fragmentaires. Cependant, si l'on considère le calcium, par exemple, on constate que la perte en calcium est très variable selon les espèces : 25 p. 100 chez *Ligia exotica* (NUMANOI, 1934), 40 p. 100 chez *Oniscus asellus* (AUZOU, 1953), 42,5 p. 100 chez *Limnoria lignorum* (HARRISON et MARTIN, 1954), 51 p. 100 chez *Porcellio scaber* (AUZOU, 1953). Elle paraît encore plus variable, d'ailleurs, chez les Amphipodes, où elle est de 33 p. 100 chez *Orchestia gammarella* et 77 p. 100 chez *Gammarus pulex* (GRAF, 1969). La composition biochimique du squelette tégumentaire d'un

certain nombre d'Isopodes a, par ailleurs, été étudiée par LAGARRIGUE (1969) et LAGARRIGUE et TRILLES (1969).

Ces données montrent, d'une part, à quel point est variable la composition du tégument des Crustacés, et laissent, d'autre part, entrevoir que les conséquences de la mue pourront présenter des aspects différents selon les espèces.

Un phénomène très général, cependant, chez les Crustacés aquatiques, et bien connu chez les Brachyours, réside en une forte augmentation de la teneur en eau des organismes immédiatement après la mue. CHARMANTIER (1971) a montré que chez *Sphaeroma serratum* cette teneur passe de 59,7 p. 100 au stade D2 à 77,2 p. 100 au stade A. Parallèlement, on note des modifications plus ou moins importantes de la natrémie, de la chlorémie ou de la kaliémie (ROBERTSON, 1960; GLYNN, 1968; CHARMANTIER et TRILLES, 1971) ainsi que de la cuprémie (ZUCKERKANDL, 1960).

Du point de vue de la composition élémentaire, on peut dire schématiquement, qu'au cours des étapes successives du cycle d'intermue se produisent des modifications progressives de l'organisme qui le conduisent à augmenter de poids par incorporation de matière organique et inorganique. Toutefois, la littérature ne fournissant aucun renseignement sur l'évolution de la composition élémentaire relative des Crustacés, il est malheureusement impossible d'aborder cette question d'un point de vue comparatif.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Etant donné le dimorphisme sexuel biochimique que manifeste *Sphaeroma hookeri* (KERAMBRUN, 1971, 1972), une ségrégation s'impose pour l'obtention de résultats comparatifs. Or, nous avons vu, d'une part, que les femelles représentaient toujours dans les populations naturelles une gamme de poids inférieure à celle des mâles, et, d'autre part, que les données qu'elles fournissaient étaient toujours assorties d'un écart-type plus élevé. Il en résulte une moins bonne définition des paramètres étudiés. Nous avons donc choisi le sexe mâle qui semble plus propice à une étude comparative de la croissance élémentaire relative au cours d'intermues successives.

Il s'avère, toutefois, difficile de déterminer avec précision, sur le vivant, et pour peu que l'on veuille conserver l'animal intact, l'étape du cycle d'intermue à laquelle il se trouve (TCHERNIGOVITZEFF et RAGAGE-WILLIGENS, 1968). Aussi, après avoir illustré par quelques exemples la variabilité individuelle due au cycle de mue que

l'on observe dans les populations naturelles, nous avons considéré la composition élémentaire en carbone, hydrogène et azote des organismes pour des taux donnés en éléments minéraux. Nous avons ainsi déterminé les coefficients de croissance des teneurs en carbone, hydrogène et azote pour des teneurs croissantes en matériel minéral.

Nous considérerons ici un lot de 174 individus de sexe mâle provenant des populations de l'étang de Berre (région de Marseille). D'une manière générale, les exemplaires recueillis sont placés, après transport au laboratoire, dans des bacs contenant de l'eau de leur station d'origine et laissés ainsi sans apport de nourriture jusqu'au lendemain. Cette période de jeûne semble à la fois assez longue pour permettre une évacuation maximale du contenu digestif et suffisamment brève pour ne pas solliciter de la part de l'organisme l'utilisation d'éventuelles réserves, ce qui pourrait modifier la composition des organismes.

Le poids sec de chaque exemplaire a été déterminé après une dessiccation de trois heures à l'étuve à 110 °C. Les dosages de carbone, hydrogène et azote ont été effectués à l'aide de l'analyseur Perkin Elmer, modèle 240. A l'issue de chaque analyse, les cendres résiduelles ont été pesées au centième de mg. Toutes les pesées ont été effectuées à l'aide d'une microbalance électromagnétique Cahn « Gram ».

Les données des analyses ont été classées en fonction de la teneur en cendres des organismes évaluée par rapport à leur poids sec et considérée par intervalles de 1 p. 100. Dans chaque classe ainsi définie se sont trouvés rassemblés des exemplaires de taille croissante représentant une gamme de poids sensiblement comparable d'une classe à l'autre et n'ayant en commun que leur teneur en cendres.

RÉSULTATS

1. VARIABILITÉ INDIVIDELLE OBERVÉE DANS LES POPULATIONS NATURELLES.

Selon le stade du cycle d'intermue, les *Sphaeroma hookeri* peuvent présenter des teneurs en eau, en éléments minéraux et en carbone, hydrogène et azote très différentes.

La teneur en eau présente des variations importantes selon les individus, et nous avons noté des valeurs extrêmes de 46,6 p. 100 et 70 p. 100 du poids frais.

En ce qui concerne les éléments minéraux, on observe que les *S. hookeri* peuvent présenter des teneurs en cendres variant de l'ordre de 18 p. 100 du poids sec (stade A) à 44 p. 100 et même parfois davantage (stade D2).

Quant aux teneurs élémentaires en carbone, hydrogène et azote, elles varient également dans des proportions considérables. Envisagées par rapport au poids sec, elles varient normalement en raison inverse du taux de cendres. Nous avons noté des valeurs extrêmes de :

17,9 et 40,4 p. 100 du poids sec pour le carbone,
1,6 et 5,8 p. 100 du poids sec pour l'hydrogène,
2,1 et 6,9 p. 100 du poids sec pour l'azote.

Le tableau I permet d'apprécier les compositions relatives très différentes de quelques exemplaires, illustrant cette variabilité de composition chimique élémentaire de *S. hookeri*.

TABLEAU I

Quelques compositions chimiques élémentaires très différentes notées chez des Sphaeroma hookeri des deux sexes.

Sexe	Poids sec (mg)	Cendres (p. 100)	Carbone (p. 100)	Hydrogène (p. 100)	Azote (p. 100)	C/N
♀	1,60	33,1	26,1	3,5	4,4	5,99
	2,41	21,6	36,6	5,1	5,4	6,74
	3,13	18,5	40,4	5,8	6,9	5,85
	5,01	19,0	40,2	5,4	6,4	6,33
	5,67	44,1	17,9	1,6	2,1	8,40
♂	2,35	33,2	25,0	2,9	4,4	5,76
	4,93	22,9	33,6	4,7	6,9	4,84
	6,46	29,3	29,2	3,8	5,0	5,87
	8,87	39,3	19,8	2,0	2,8	7,10
	9,82	23,7	32,6	4,6	5,7	5,76

2. CROISSANCE RELATIVE DES TENEURS EN CARBONE, HYDROGÈNE ET AZOTE AU COURS DU CYCLE D'INTERMUE.

La composition élémentaire en carbone, hydrogène et azote des organismes de chaque classe est donnée par le tableau II dans lequel figurent les teneurs moyennes en carbone, hydrogène et azote, ainsi que les valeurs du rapport C/N correspondant à chacune des classes envisagées. On remarque que seuls ont été pris en considération pour cette comparaison les exemplaires présentant entre 24 et 36 p. 100 de cendres, teneurs qui sont respectivement assez nettement supérieure pour la première et

TABLEAU II

Composition élémentaire (C, H, N), en fonction du taux de cendres, des Sphaeroma hookeri de l'étang de Berre.

Teneur en cendres (en % du poids sec) par intervalles de 1 p. 100	Poids sec moyen (mg)	Teneur moyenne en carbone (en p. 100 du poids sec)	Teneur moyenne en hydrogène (en p. 100 du poids sec)	Teneur moyenne en azote (en p. 100 du poids sec)	Évaluation moyenne du rapport C/N
24 - 25	6,81	33,07	4,45	5,37	6,15
25 - 26	6,93	32,51	4,45	5,34	6,09
26 - 27	5,75	31,27	4,16	5,32	5,88
27 - 28	6,08	29,93	3,78	5,17	5,79
28 - 29	5,87	28,95	3,74	4,91	5,89
29 - 30	7,17	28,19	3,63	4,76	5,92
30 - 31	7,19	26,78	3,51	4,78	5,60
31 - 32	5,50	25,93	3,23	4,63	5,60
32 - 33	6,38	24,99	3,17	4,52	5,53
33 - 34	4,54	24,17	2,97	4,47	5,41
34 - 35	6,01	24,47	2,89	4,40	5,56
35 - 36	6,16	23,60	2,69	4,12	5,72

inférieure pour la seconde aux valeurs extrêmes qui ont pu être observées chez certains individus et qui ont été précédemment citées (cf. Tableau I). La raison en est la petitesse des effectifs de ces classes extrêmes qui ne permet pas de leur attribuer une valeur comparative et qui semble d'ailleurs pouvoir s'interpréter en

TABLEAU III

Valeurs des coefficients d'allométrie du carbone par rapport au poids sec, en fonction du taux de cendres considéré par intervalles de 1 p. 100, chez les Sphaeroma hookeri de l'étang de Berre.

α et β : coefficients définissant l'axe majeur réduit,

a et b : coefficients définissant la droite de régression.

Teneur en cendres (en % du poids sec) par intervalles de 1 p. 100	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$\beta \pm \sigma_\beta$	a	b
24 - 25	0,89 0,08	- 1,26 0,06	0,87	- 1,25
25 - 26	1,02 0,03	- 1,37 0,02	1,02	- 1,37
26 - 27	0,96 0,09	- 1,35 0,06	0,93	- 1,33
27 - 28	1,06 0,04	- 1,47 0,03	1,05	- 1,46
28 - 29	1,09 0,06	- 1,49 0,05	1,06	- 1,47
29 - 30	1,06 0,03	- 1,49 0,03	1,05	- 1,48
30 - 31	1,02 0,03	- 1,47 0,02	1,01	- 1,46
31 - 32	1,02 0,03	- 1,50 0,02	1,01	- 1,50
32 - 33	0,96 0,03	- 1,47 0,02	0,95	- 1,46
33 - 34	1,14 0,05	- 1,61 0,03	1,13	- 1,60
34 - 35	1,05 0,05	- 1,57 0,04	1,03	- 1,56
35 - 36	1,02 0,08	- 1,58 0,06	1,00	- 1,57

fonction d'une variabilité assez grande de teneur en éléments minéraux des spécimens venant de muer ou en début de mue.

Les valeurs des coefficients d'allométrie (droite de TEISSIER (1948) et droite de régression) des teneurs en carbone, hydrogène et azote, ainsi que leur écart-type, ont été déterminés pour chaque classe et sont groupés respectivement dans les tableaux III, IV, et V.

On constate qu'avec l'augmentation de la teneur en cendres, c'est-à-dire en éléments minéraux, l'allométrie de la teneur en carbone (Tableau III), d'abord minorante pour les faibles teneurs en cendres, devient légèrement majorante pour les teneurs de 27 à 33 p. 100 et redevient ensuite progressivement minorante pour les fortes teneurs.

TABLEAU IV

Valeurs des coefficients d'allométrie de l'hydrogène par rapport au poids sec, en fonction du taux de cendres considéré par intervalles de 1 p. 100, chez les Sphaeroma hookeri de l'étang de Berre.

α et β : coefficients définissant l'axe majeur réduit,
a et b : coefficients définissant la droite de régression.

Teneur en cendres (en % du poids sec) par intervalles de 1 p. 100	$\alpha \pm \sigma_\alpha$		$\beta \pm \sigma_\beta$		a	b
24 - 25	0,96	0,05	- 1,23	0,04	0,95	- 1,23
25 - 26	0,88	0,03	- 1,18	0,02	0,88	- 1,17
26 - 27	0,94	0,03	- 1,23	0,02	0,93	- 1,22
27 - 28	0,94	0,04	- 1,24	0,03	0,93	- 1,23
28 - 29	1,03	0,04	- 1,33	0,03	1,02	- 1,32
29 - 30	0,97	0,03	- 1,29	0,03	0,96	- 1,29
30 - 31	0,98	0,03	- 1,30	0,03	0,96	- 1,29
31 - 32	0,98	0,03	- 1,32	0,02	0,97	- 1,31
32 - 33	0,98	0,03	- 1,33	0,02	0,97	- 1,32
33 - 34	1,05	0,03	- 1,38	0,02	1,04	- 1,37
34 - 35	0,92	0,03	- 1,30	0,02	0,92	- 1,29
35 - 36	0,96	0,06	- 1,36	0,04	0,95	- 1,35

L'allométrie de la teneur en hydrogène (Tableau IV) apparaît majorante pour presque tous les intervalles de classe considérés, et il semble que l'on puisse dire que son caractère majorant est indépendant de la teneur en éléments minéraux. En effet, on constate, dans les rares classes où elle apparaît minorante et notamment la première et la troisième classes, que les coefficients sont assortis d'un écart-type particulièrement élevé, ce qui ne semble pas permettre de les considérer valablement.

Quant à l'allométrie de la teneur en azote (Tableau V), elle semble présenter des variations comparables à celles du carbone, bien que moins accusées. On observe, en effet, que les valeurs des

TABLEAU V

Valeurs des coefficients d'allométrie de l'azote par rapport au poids sec, en fonction du taux de cendres considéré par intervalles de 1 p. 100, chez les *Sphaeroma hookeri* de l'étang de Berre

α et β : coefficients définissant l'axe majeur réduit,
a et b : coefficients définissant la droite de régression.

Teneur en cendres . (en % du poids sec) par intervalles de 1 p. 100	$\alpha \pm \sigma_\alpha$		$\beta \pm \sigma_\beta$		a	b
24 - 25	0,94	0,01	- 0,43	0,01	0,94	- 0,43
25 - 26	0,98	0,01	- 0,47	0,01	0,98	- 0,47
26 - 27	0,93	0,04	- 0,46	0,03	0,93	- 0,45
27 - 28	1,02	0,02	- 0,54	0,01	1,02	- 0,54
28 - 29	1,05	0,04	- 0,58	0,03	1,05	- 0,57
29 - 30	1,01	0,02	- 0,56	0,01	1,01	- 0,55
30 - 31	1,01	0,02	- 0,58	0,02	1,01	- 0,58
31 - 32	1,01	0,02	- 0,59	0,01	1,01	- 0,59
32 - 33	1,01	0,03	- 0,61	0,02	1,00	- 0,60
33 - 34	1,00	0,02	- 0,62	0,01	1,00	- 0,61
34 - 35	0,98	0,02	- 0,60	0,02	0,98	- 0,60
35 - 36	0,94	0,04	- 0,58	0,03	0,94	- 0,58

coefficients de croissance tendent à diminuer dans les classes extrêmes par rapport aux classes médianes. Toutefois, à l'exception de deux classes où elle apparaît majorante, l'allométrie de la teneur azotée présente un caractère assez uniformément minorant quelle que soit la teneur en éléments minéraux.

Ces variations de croissance relative des teneurs en carbone, hydrogène et azote en fonction de l'augmentation de teneur en éléments minéraux, c'est-à-dire en fonction d'une minéralisation croissante de l'individu et en particulier de son exosquelette,

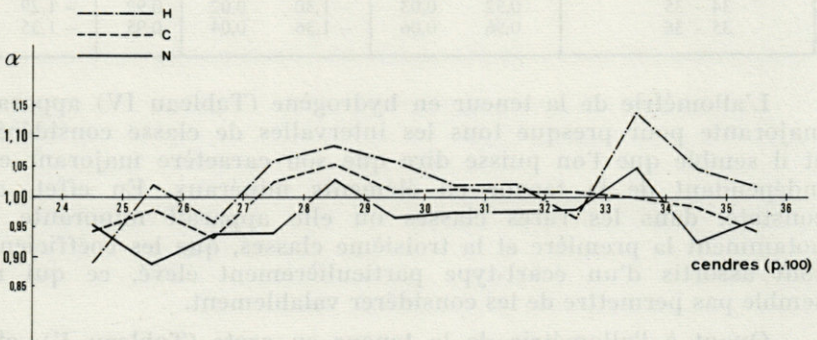


Fig. 1. — Variations des taux de croissance allométrique des teneurs en carbone, hydrogène et azote en fonction de la teneur en cendres.

permettent de donner une image de l'évolution de la croissance élémentaire organique de *Sphaeroma hookeri* au cours du cycle d'intermue. Cette évolution est illustrée par la figure 1.

DISCUSSION

1. VARIABILITÉ INDIVIDELLE OBSERVÉE DANS LES POPULATIONS NATURELLES.

Considérée à un moment donné, une population naturelle est constituée d'individus qui se trouvent à des stades variés du cycle d'intermue. Certaines observations, cependant, inciteraient à penser qu'une certaine simultanéité du phénomène de mue se trouve réalisée dans les populations naturelles. Ainsi peut s'expliquer l'observation par LEJUEZ (1960), à Regnéville, d'une laisse de mer formée de mues de *Sphaeroma monodi*. DAGUERRE DE HUREAUX (1966) signale, chez les *Sphaeroma serratum* du Maroc, deux « saisons de mue », en février et septembre. Les résultats de CHARMANTIER (1971), sur les *S. serratum* de l'étang de Thau, semblent confirmer l'existence de ces « périodes de mue intense » que cet auteur situe au début du printemps et au début de l'automne. En fait, si l'on observe effectivement dans les populations naturelles une prédominance d'un stade particulier, tous les stades s'y trouvent réunis simultanément et cette diversité est responsable de la variabilité qui se manifeste au niveau de la composition élémentaire des individus.

Les différences de teneur en eau que nous avons notées sont à rapprocher des variations bien connues chez les Brachyours au moment de la mue et également des résultats de CHARMANTIER (1971) relatifs à *Sphaeroma serratum*. Toutefois, les chiffres fournis par cet auteur (59,7 p. 100 au stade D2, 77,2 p. 100 au stade A) semblent montrer que *S. serratum* présente, au cours du cycle d'intermue, un intervalle de variation de sa teneur en eau plus restreint que *S. hookeri*.

Les différentes étapes du cycle d'intermue étant fondées sur le degré d'élaboration de l'exosquelette, on peut s'attendre, logiquement, à trouver, selon les individus, des taux très différents de matière minérale incorporée au sein des assises tégumentaires, et donc des valeurs pouvant aller du simple au double ou davantage selon le stade.

Quant à la composition chimique élémentaire en carbone, hydrogène et azote des *S. hookeri* analysés, les valeurs extrêmes que nous avons notées doivent être interprétées en tenant compte

de la perte de poids sec que subit l'individu lors de la mue. En effet, si l'individu est susceptible de présenter immédiatement après la mue une légère augmentation de son poids frais due à l'absorption d'eau qui détermine l'augmentation de volume de l'animal, son poids sec subit par contre une diminution importante. Ces différences de composition se reflètent dans les valeurs du rapport C/N.

2. CROISSANCE RELATIVE DES TENEURS EN CARBONE, HYDROGÈNE ET AZOTE AU COURS DU CYCLE D'INTERMUE.

Les faibles teneurs en cendres correspondant au début de la période de postmue se rencontrent chez des organismes ayant subi un état de dénutrition plus ou moins prolongé qui, d'abord progressif peu avant la mue, prend un caractère absolu pendant la mue. A ce stade, l'individu manifeste donc non seulement un besoin de nourriture, mais aussi, pour reconstituer sa nouvelle cuticule, un besoin impérieux en sels minéraux. Il semble notamment que les sels calciques jouent un rôle prépondérant en période de postmue. Chez *Carcinus maenas*, LAFON (1948) a montré que lorsque l'apport calcique est insuffisant, même si l'apport d'aliments organiques est surabondant, l'hypoderme ne sécrète pas de couche principale; dans ces conditions, 45 jours après la mue, la composition tégumentaire demeure comparable à celle de l'étape A1, ce qui conduit l'auteur à attribuer au calcium le rôle de facteur limitant. Parmi les Isopodes, des faits analogues ont été décrits par LAGARRIGUE (1969) chez *Armadillo officinalis* : le besoin en sels minéraux se manifeste par l'ingestion, après la mue, de l'exuvie précédemment abandonnée. La suppression de cette exuvie, c'est-à-dire l'impossibilité pour l'animal de se procurer, peu après la mue, une certaine quantité de sels minéraux et principalement de calcium, empêche la croissance et une calcification cuticulaire normale, et provoque sa mort.

Cette période pourrait correspondre à une augmentation du taux de croissance de la teneur en carbone qui traduit l'incorporation par l'organisme de quantités importantes de matière organique.

Il semble d'ailleurs logique d'invoquer ce facteur « sels minéraux » pour la réalisation d'un certain état d'équilibre physiologique permettant à l'organisme d'entrer dans une phase de croissance active correspondant aux teneurs de 27 et 28 p. 100 de cendres. Au cours de cette période, on observe, en effet, une augmentation sensible des taux de croissance élémentaire organique (carbone, hydrogène et azote).

Ensuite, cette croissance diminue d'intensité pour se stabiliser à un taux sensiblement uniforme correspondant aux teneurs de 29 à 33 p. 100 de cendres.

Cette stabilité de la croissance, d'ailleurs illustrée par une certaine constance du rapport C/N, ne peut être que le reflet d'une stabilité physiologique d'ensemble et il apparaît raisonnable de la rapporter au stade C.

En effet, les variations conjuguées des taux de croissance élémentaire des teneurs en carbone et azote, observées en relation avec l'augmentation de teneur en éléments minéraux, peuvent s'interpréter en fonction, sinon d'un véritable stockage, du moins d'une incorporation massive de matière organique entre les stades B et C. Si les valeurs observées ne témoignent pas de façon nette d'une accumulation de substances de réserve sous la forme de lipides, qui devrait se manifester par un accroissement de la seule teneur en carbone, il semble que les valeurs des coefficients de croissance des teneurs en carbone et azote, étant donné les variations sensiblement parallèles de ces paramètres, traduisent une augmentation de teneur protéique ou lipoprotéique au stade considéré. La stabilisation ultérieure de ces coefficients à des niveaux rigoureusement constants pour les teneurs en éléments minéraux de 29 à 33 p. 100 environ traduit une stabilité de croissance qui correspond à une activité métabolique importante ($\alpha_C \# 1,02$ et $\alpha_N \# 0,98$) compte tenu de l'accroissement de la teneur relative en matière minérale. Il paraît raisonnable de rapprocher cette évolution de la constitution biochimique de *Sphaeroma hookeri* des résultats de MARTIN (1969) qui montrent, chez *Carcinus maenas*, une teneur protéique régulièrement croissante de l'hépatopancréas durant toute l'étape C.

Au-delà d'un certain taux de cendres, voisin de 33 p. 100, apparaissent de nouvelles perturbations dans la croissance élémentaire. Elles traduisent vraisemblablement l'intervention de phénomènes qui, aux stades D0 puis D1, ont pour effet de mobiliser la physiologie de l'individu en vue de l'édification de la nouvelle cuticule. Lorsque approche le stade D2, l'individu se nourrit de moins en moins ce qui semble pouvoir expliquer, d'une part, la diminution graduelle des coefficients de croissance observés pour les teneurs élevées en cendres, et, d'autre part, le caractère mino- rant de l'allométrie élémentaire organique.

CONCLUSION

Préparée et consommée par une dépense d'énergie en période de jeûne, la mue constitue pour l'organisme une crise physiologique grave dont les conséquences peuvent d'ailleurs être fatales. Elle apparaît, en effet, comme une période de perturbation majeure de la composition élémentaire, non seulement par la perte de matériel minéral (exuviation), mais aussi par la rupture d'un certain équilibre dont témoignent les valeurs du rapport C/N. Cette perturbation se caractérise par des changements rapides de composition, déterminant une grande variabilité de composition des organismes au voisinage de la mue.

Au cours du cycle d'intermue, l'étude comparée de la croissance des teneurs en carbone, hydrogène et azote permet de déceler diverses phases conduisant à attribuer un caractère cyclique à la croissance élémentaire organique de *Sphaeroma hookeri*, reflétant le caractère périodique du métabolisme des Crustacés. L'une de ces phases, caractérisée par la stabilité des taux de croissance des teneurs en carbone, hydrogène et azote, peut être rapportée au stade C.

RÉSUMÉ

Au cours du cycle d'intermue, l'étude de la croissance des teneurs en carbone, hydrogène et azote en fonction de l'accroissement de la teneur en éléments minéraux permet de déceler diverses phases qui montrent le caractère cyclique de la croissance élémentaire organique de *Sphaeroma hookeri*. L'une de ces phases, caractérisée par la stabilité des taux de croissance des teneurs en carbone, hydrogène et azote peut être rapportée au stade C. Ces variations de croissance élémentaire sont responsables d'une importante variabilité de composition des organismes au sein des populations naturelles.

ZUSAMMENFASSUNG

Die im Laufe des Häutungszyklus festzustellende Zunahme des Kohlenstoff-, Sauerstoff- und Stickstoffgehaltes in Abhängigkeit von der Zunahme des Mineralgehaltes weist mehrere Phasen auf, die den zyklischen Charakter des elementaren organischen

Wachstums von *Sphaeroma hookeri* belegen. Eine dieser Phasen, die durch die gleichmässige Zunahme von Kohlenstoff-, Sauerstoff- und Stickstoffgehalt gekennzeichnet ist, kann auf das Stadium C bezogen werden. Diese Schwankungen im elementaren Wachstum sind verantwortlich für die grosse Variabilität in der Zusammensetzung der Organismen innerhalb der natürlichen Populationen.

BIBLIOGRAPHIE

- AUZOU, M. L., 1953. Recherches biologiques et physiologiques sur deux Isopodes onisciens : *Porcellio scaber* Lat. et *Oniscus asellus* L. *Annls Sci. nat. (Zool.)*, **15** : 71-98.
- BARLOW, J. & G.J. RIDGWAY, 1969. Changes in serum proteins during the molt and reproductive cycles of the american Lobster (*Homarus americanus*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **26** : 2101-2109.
- CARLISLE, D.B. & R.G.H. DOWNER, 1972. Mise en évidence d'un cycle, associé au cycle de la mue, des lipides et des hydrocarbures dans le sang des Ecrevisses. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **275** : 1447-1448.
- CHARMANTIER, G., 1971. Etudes écologiques et écophysiologiques sur *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787), Isopode Sphaeromatidae. *Thèse 3^e cycle Montpellier*, 110 pp.
- CHARMANTIER, G. & J.P. TRILLES, 1971. Recherches physiologiques chez *Sphaeroma serratum* (Fabricius) (Isopode Flabellifère). Variations de la teneur en eau de l'organisme, et de la teneur en ions Cl⁻, Na⁺, K⁺ et Ca⁺⁺ de l'hémolymphe, au cours du cycle d'intermue. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **272** : 286-288.
- DAGUERRE DE HUREAUX, N., 1966. Le cycle de mue chez *Sphaeroma serratum*. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **46** : 181-195.
- DRACH, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **19** (3) : 103-392.
- DRACH, P. & M. LAFON, 1942. Etudes biochimiques sur le squelette tégumentaire des Décapodes Brachyours (variations au cours du cycle d'intermue). *Archs Zool. exp. gén.*, **82** : 100-118.
- DRACH, P. & G. TEISSIER 1939. Mue et protidémie chez les Crabes. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **131** : 1199-1201.
- DRILHON, A., 1935. Etude biochimique de la mue chez les Crustacés Brachyours. *Annls Physiol. Physicochim. biol.*, **11** : 301-326.
- DRILHON, A., 1939. Les protéines sériques chez un crabe euryhalin *Eriocheir sinensis*. Teneur et variations. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **130** : 52-53.
- FRENTZ, R., 1960. Contribution à l'étude biochimique du milieu intérieur de *Carcinus maenas* L. *Thèse Doct. ès Sc., Nancy*, 176 pp.
- GHIDALIA, W., R. VENDRELY & M. DE MONTY DE REZE, 1970. Analyse électrophorétique de la variation des fractions protéiques du sérum de *Macropipus puber* (L.) mâle au cours du cycle d'intermue. *Archs Zool. exp. gén.*, **111** : 77-92.

- GLYNN, J.P., 1968. Studies on the ionic, proteins and phosphate changes associated with the moult cycle of *Homarus vulgaris*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **26** (3) : 937-946.
- GRAF, F., 1969. Le stockage de calcium avant la mue chez les Crustacés amphipodes *Orchestia* (talitridé) et *Niphargus* (gammaridé hypogé). *Thèse Doct. ès Sc.*, Dijon, 215 pp.
- HARRISON, F.M. & A.W. MARTIN, 1954. Calcium distribution and conservation during the molting period in *Limnoria lignorum* (Rathke). *J. cell. comp. Physiol.*, **43** : 247-256.
- HEATH, J.R. & H. BARNES, 1970. Some changes in biochemical composition with season and during the moulting cycle of the common shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **5** : 199-233.
- JEUNIAUX, C., 1961. Biochimie de la mue chez les Arthropodes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **86** : 590-599.
- KERAMBRUN, P., 1971. Le matériel minéral de *Sphaeroma hookeri* (Isopoda Flabellifera). Croissance comparée de la teneur en cendres dans différentes populations. *Mar. Biol.*, **11** (4) : 330-336.
- KERAMBRUN, P., 1972. Dimorphisme sexuel biochimique de *Sphaeroma hookeri* (Isopoda Flabellifera) relatif à sa teneur en carbone, azote et hydrogène. *Mar. Biol.*, **13** (1) : 34-42.
- LAFON, M., 1948. Nouvelles recherches biochimiques et physiologiques sur le squelette tégumentaire des Crustacés. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **45** : 1-28.
- LAGARRIGUE, J.G., 1969. Recherches écophysiologiques sur les Oniscoïdes (Isopodes terrestres). *Thèse Doct. ès Sc.*, Montpellier, 258 pp.
- LAGARRIGUE, J.G. & J.P. TRILLES, 1969. Nouvelles recherches écologiques sur les Isopodes *Cymothoïdae* méditerranéens. I. — L'importance, la calcification et les constituants organiques de la cuticule, ses variations suivant les espèces. *Vie Milieu*, **20** (1A) : 117-136.
- LEJUEZ, R., 1960. Observation à Regnéville (Côte occidentale du Cotentin) d'une laisse de mer formée de mues de Sphéromes. *Bull. Soc. linn. Normandie*, 10^e série, **1** : 192-194.
- MARTIN, J.L.M., 1969. Etude des variations de quelques facteurs biologiques et biochimiques de l'hépatopancréas, de l'hémolymphe, de l'ovaire et de l'exosquelette chez *Carcinus maenas* (Crustacés Décapode), au cours du cycle d'intermue et de l'ovogenèse. *Thèse 3^e cycle Marseille*, 77 pp.
- MARTIN, J.L.M., 1973. Etude du métabolisme de l'eau et de l'azote dans l'hépatopancréas et l'ovaire de *Carcinus maenas* (L.), Crustacé Décapode. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **30** (1) : 41-44.
- MARTIN, J.L.M. & H.J. CECCALDI, 1969. Evolution des protéines de l'hémolymphe chez *Carcinus maenas* L. mâle et femelle durant le cycle d'intermue. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **163** : 2362-2365.
- NUMANOI, H., 1934. Calcium contents of the carapace and other organs of *Ligia exotica* during non-molting and molting phases. *J. Fac. Sci. Imper. Tokyo, Univ. (Zool.)*, **3** : 359-364.

- RENAUD, L., 1949. Le cycle des réserves organiques chez les Crustacés Décapodes. *Annls Inst. océanogr. Paris*, **26** : 259-357.
- ROBERTSON, J.D., 1960. Ionic regulation in the Crab *Carcinus maenas* (L.) in relation to the moulting cycle. *Comp. Biochem. Physiol.*, **1** : 183-212.
- SKINNER, D.M., 1962. The structure and metabolism of a Crustacean integumentary tissue during a molt cycle. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **122-123** : 635-647.
- TCHERNIGOVITZEFF, C. & J. RAGAGE-WILLIGENS, 1968. Détermination des stades d'intermue chez *Sphaeroma serratum* (Isopode flabellifère). *Archs Zool. exp. gén.*, **109** (2) : 305-318.
- TEISSIER, G., 1948. La relation d'allométrie; sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** : 14-53.
- TRAVIS, D.F., 1951. Physiological changes which occur in the blood and urine of *Panulirus argus* Latreille during the molting cycle. *Anat. Rec.*, **111** (1) : 573.
- TRAVIS, D.F., 1955. The molting cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus* (Latreille). III. — Physiological changes which occur in the blood and urine during the normal molting cycle. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **109** : 484-503.
- ZUCKERKANDL, E., 1956. La variation au cours du cycle d'intermue des fractions protéiques de l'hémolymphe de *Maia squinado*, séparées par électrophorèse. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **150** : 39-41.
- ZUCKERKANDL, E., 1960. Hémocyanine et cuivre chez un Crustacé Décapode dans leurs rapports avec le cycle d'intermue. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **38** : 1-122.

Reçu le 28 juillet 1975

ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES CHROMATIQUES
CHEZ *LYSMATA SETICAUDATA* RISSO
(CRUSTACÉ, DÉCAPODE).
ADAPTATION CHROMATIQUE PHYSIOLOGIQUE

par Yvonne COUTURIER-BHAUD
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

There is a distinct physiological chromatic adaptation to a dark substrate in *Lysmata seticaudata*, which results in the maximum spread of the red pigment of the two types of chromatophores.

In the case of adaptation to a white background, the results are much more complex.

For type II chromatophores, adaptation is comparable to that observed in other Natantia (better in the males than in the females with minimal spreading index at stage D).

For type I chromatophores, adaptation differs with different individuals and no clear - cut interpretation of the observations can be given.

INTRODUCTION

Beaucoup de Crustacés sont capables de modifier la couleur de leur livrée afin de l'adapter au milieu ambiant. L'étendue de cette adaptation est très variable : elle peut aller d'une simple modification de l'intensité de la teinte (éclaircissement ou assombrissement) à une homochromie parfaite avec le substrat. De tels changements de couleur, connus depuis longtemps, ont été étudiés en détail chez quelques espèces de Natantia par CHASSARD-BOUCHAUD (1965). Les manifestations observées sont de deux sortes :

les unes rapides et brèves réalisent l'adaptation chromatique physiologique; les autres durables, accompagnées de variations quantitatives de pigments, constituent l'adaptation chromatique morphologique.

Les phénomènes chromatiques connus chez les Crustacés, sont sous la dépendance d'hormones issues du pédoncule oculaire et du système nerveux central. Dans le pédoncule oculaire, la glande du sinus, organe de stockage de substances chromactives, semble être sensible à l'action de la lumière. Ce facteur externe agirait par l'intermédiaire de l'œil, organe photorécepteur.

L'ensemble de la lumière reçue par l'œil d'un Crustacé dépend d'une part de la lumière incidente directe (Li) atteignant les ommatidies dorsales et d'autre part, de la lumière réfléchie (Lr) impressionnant les ommatidies ventrales. En admettant que dans les conditions expérimentales, l'intensité de la source soit constante, le facteur lumineux total $E = Lr + Li$ dépendra de la variation de Lr (PANOUSE, 1946).

La valeur de Lr est fonction de la couleur du substrat. Sur fond blanc, la réflexion peut être considérée comme totale, Lr et E atteignent leur valeur maximale. Sur fond noir éclairé, la lumière incidente est presque totalement absorbée, Lr tend vers 0 et E est égal à la moitié de sa valeur maximale. Le blanc et le noir sont donc les couleurs donnant les valeurs limites de E (maximum sur fond blanc, minimum sur fond noir). Pour cette raison nous utiliserons ces couleurs de substrats comme référence au cours de nos expériences.

L'adaptation chromatique physiologique chez les Crustacés a été étudiée par de nombreux auteurs. La description de ces mouvements pigmentaires, mentionnés pour la première fois par KRÖYER (1842) sur *Hippolyte varians*, s'accompagne à partir des travaux de KOLLER (1927) et de PERKINS (1928) d'une étude du contrôle endocrine des phénomènes observés. Chez les Natantia, l'adaptation chromatique physiologique a été étudiée en détail par CHASSARD-BOUCHAUD (1965) sur cinq espèces de *Caridea*; cet auteur montre que l'adaptation physiologique est très étroitement liée à certains facteurs intrinsèques tels que le cycle d'intermue, la reproduction et l'âge des animaux.

ADAPTATION CHROMATIQUE PHYSIOLOGIQUE

L'adaptation chromatique physiologique est une réponse rapide, transitoire et réversible du système pigmentaire à la couleur du substrat; elle se traduit par la concentration ou l'étalement du

pigment à l'intérieur du chromatophore en un temps allant de quelques minutes à une heure. Les réactions les plus nettes sont observées lors du transfert de l'animal d'un fond blanc à un fond noir et vice-versa. Ce passage correspond à la variation optimale de l'intensité de la lumière réfléchie reçue par l'œil du Crustacé, cette valeur était maximale sur fond blanc et minimale sur fond noir.

MÉTHODE D'ÉTUDE.

Les animaux observés, 25 en phase mâle et 25 en phase femelle non ovigère, sont placés dans des boîtes individuelles immergées dans un bac d'eau de mer courante. Les crevettes sélectionnées le jour de la mue, sont gardées en élevage jusqu'à l'exuviation suivante. L'adaptation aux fonds colorés s'effectue dans de petits récipients dont la base et les parois sont peints en blanc ou noir.

Pour éviter que les phénomènes adaptatifs étudiés soient perturbés ou masqués par le déroulement normal du cycle nyctéméral, les observations sont faites tous les jours, aux mêmes heures, pendant la phase de stabilité de la livrée chromatique diurne. Les résultats exposés ci-dessous, rendent compte d'expériences réalisées en juin 1968. Pendant cette période, la longueur du cycle d'intermue est de 22 jours, aussi bien chez les mâles que chez les femelles; la température de l'eau de mer est alors de 16 °C. Les animaux dont on étudie les capacités adaptatives au fond blanc sont préalablement maintenus 1 h 30 sur fond noir; ils sont ensuite placés sur fond blanc. La durée d'étude du comportement des deux types de chromatophores rouges sur fond blanc n'excède jamais 1 h 30; en effet, au-delà de ce temps, les phénomènes pigmentaires tendent à s'inverser et on constate une remontée rapide de l'indice d'étalement des chromatophores qui dépasse souvent sa valeur normale. Au cours des observations, les indices des deux types chromatiques sont notés toutes les 15 minutes.

RÉSULTATS.

a) *Adaptation au fond blanc.*

— *Chromatophores de type I.*

Sur 25 femelles observées tout au long de leur cycle d'intermue, 15 ont réagi de façon comparable à la couleur du fond. Les 10 femelles restantes ont présenté des phénomènes pigmentaires inattendus, tant par le sens que par l'amplitude des migrations. Pour la majorité des femelles, la meilleure adaptation des chromatophores de type I au fond blanc se réalise au cours du stade D_0 du cycle d'intermue. Avant et après la mue, la faculté d'adaptation est très diminuée (tableau I, Fig. 1). Cependant, ces résultats ne portant

TABLEAU I
Lysmata seticaudata

Adaptation chromatique physiologique au fond blanc. Indices de concentration maximale atteints par les chromatophores de type I au cours d'un cycle d'intermue.

Stades du cycle d'intermue d'i	Jours suivant la mue	Indices d'étalement des chromatophores de type I
Stade A	mue n	4,5
	1er jour	4,5
	2ème jour	4,5
	3 " "	4,5
	4 " "	4
	5 " "	4
	6 " "	4
	7 " "	3
Stade D0	8 " "	3
	9 " "	2,5
Stade D2"	10 " "	2,5
	11 " "	3
	12 " "	3
	13 " "	3,5
	14 " "	3,5
	15 " "	3,5
	16 " "	3,5
	17 " "	3,75
	18 " "	3,75
	19 " "	4,5
	20 " "	4,5
21 " "	4,5	
	mue n + 1	4,5

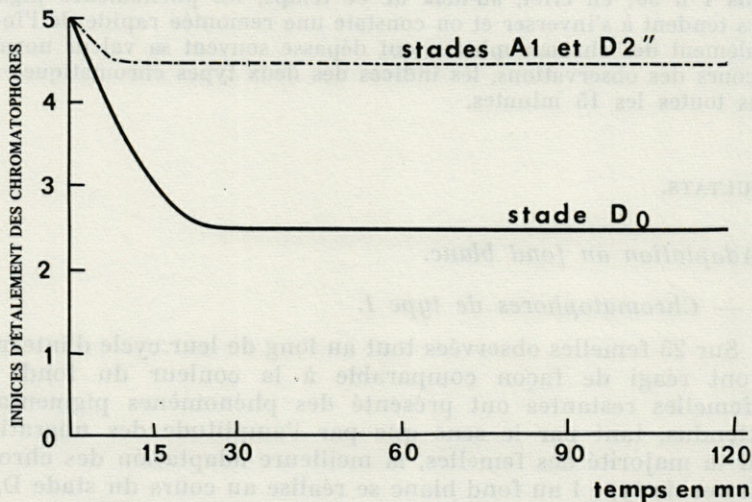


FIG. 1. — *Lysmata seticaudata*. Adaptation chromatique physiologique au fond blanc. Phase sexuelle femelle. Comportement des chromatophores de type I au cours du cycle d'intermue (moyennes portant sur 20 femelles).

TABLEAU II
Lyismata seticaudata

Adaptation chromatique physiologique au fond blanc. Comportement des chromatophores de type II en fonction des stades du cycle d'intermue (moyennes des indices d'étalement portant sur 25 femelles et 25 mâles).

Stades d'intermue Phase sexuelle	Stades A1 et D2''	Stade D0
Mâles	1,5	0
Femelles	2,5	1

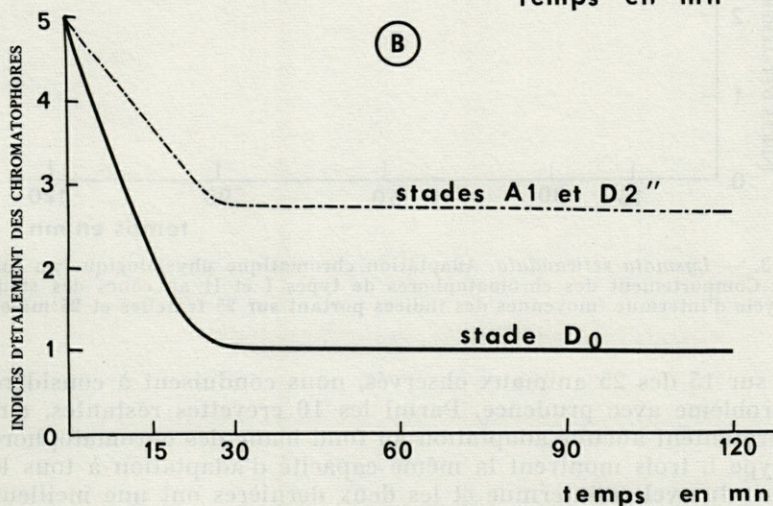
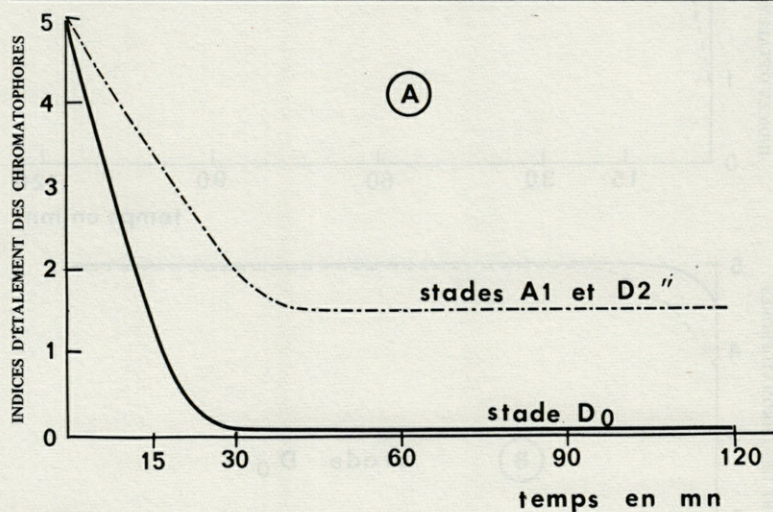


FIG. 2. — *Lyismata seticaudata*. Adaptation chromatique physiologique au fond blanc. Comportement des chromatophores de type II au cours du cycle d'intermue. A : femelles; B : mâles (moyenne des indices portant sur 25 femelles et 25 mâles).

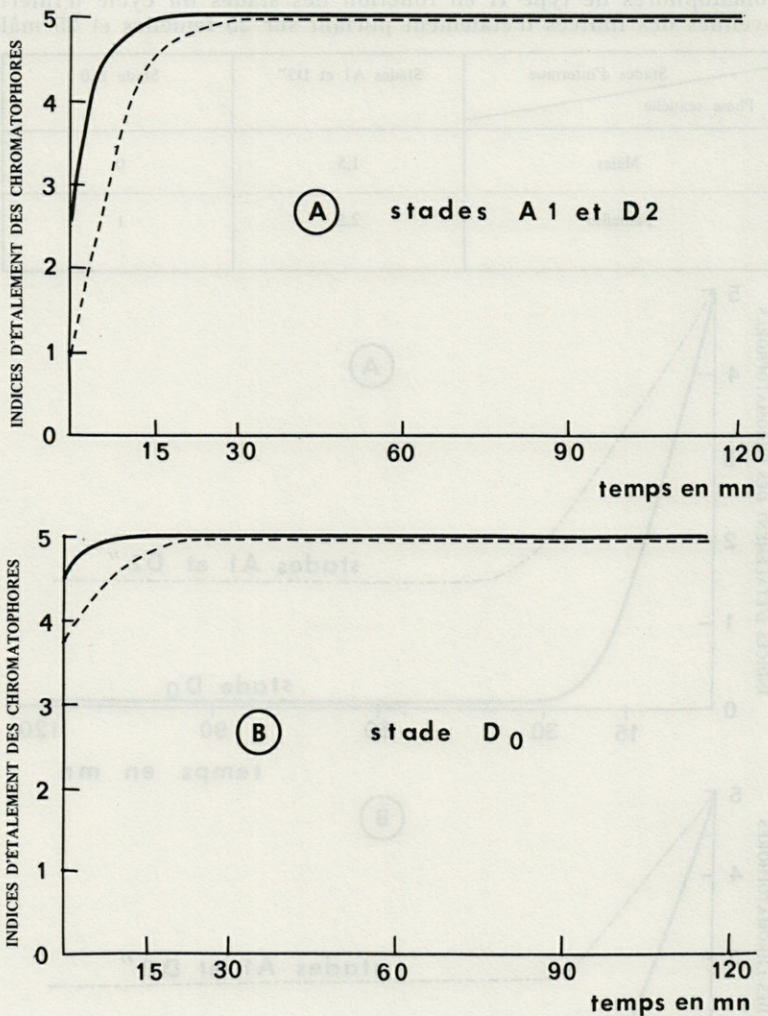


FIG. 3. — *Lysmata seticaudata*. Adaptation chromatique physiologique au fond noir. Comportement des chromatophores de types I et II au cours des stades du cycle d'intermue (moyennes des indices portant sur 25 femelles et 25 mâles).

que sur 15 des 25 animaux observés, nous conduisent à considérer le problème avec prudence. Parmi les 10 crevettes restantes, cinq ne présentent aucune adaptation au fond blanc des chromatophores de type I, trois montrent la même capacité d'adaptation à tous les stades du cycle d'intermue et les deux dernières ont une meilleure adaptation au fond blanc au moment de la mue.

Chez les mâles les résultats sont totalement incohérents : les réactions pigmentaires observées vont de la non adaptation complète des chromatophores de type I au maximum de concentration ou de dispersion au moment de la mue. Il est difficile de tenter un essai d'interprétation de ces phénomènes.

— *Chromatophores de type II.*

Le comportement de ces chromatophores est uniforme. Chez tous les individus observés, mâles et femelles, la capacité minimale de rétraction se situe au moment de la mue, le maximum se réalisant au stade D₀ (Tableau II, Fig. 2).

b) *Adaptation au fond noir.*

L'adaptation chromatique physiologique au fond noir est totale pour les deux catégories de chromatophores rouges. Ceci est vrai pour tous les animaux, mâles et femelles, à tous les stades du cycle d'intermue.

Dans les 30 minutes suivant la mise sur fond noir des animaux préalablement adaptés au fond blanc, les chromatophores de types I et II atteignent l'indice maximum 5. Contrairement à ce que l'on observe sur fond blanc, le degré d'étalement se maintient tant que les crevettes sont laissées sur fond noir (les expériences n'ont jamais dépassé 2 h 30) (Fig. 3).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Chez *L. seticaudata*, les résultats obtenus, nets en ce qui concerne l'adaptation physiologique au fond noir, doivent être examinés avec réserve dans le cas de l'adaptation au fond blanc.

a) L'adaptation au fond noir se traduit par l'étalement maximal du pigment rouge des deux types de chromatophores.

— Le pigment des chromatophores de type II, normalement rétracté pendant la phase diurne s'étale lors de la mise sur fond noir. Dans ce cas précis, nous pouvons comparer nos résultats à ceux obtenus chez d'autres Natantia, en particulier chez *Palaeomonetes* (BROWN, WEBB et SANDEEN, 1952) où la dispersion du pigment rouge est due à l'action de la RPDH (Red Pigment Dispersing Hormone), hormone présente dans le pédoncule oculaire et la chaîne nerveuse ventrale, mais non dans la commissure tritocérébrale. Cette hormone, dispersant le pigment rouge, serait synthétisée ou libérée lorsque le facteur lumineux total est inférieur ou

égal à E/2; la mise sur fond noir provoque l'augmentation du taux de cette substance dans le sang. Les réactions pigmentaires peuvent être dues également à la non-activité d'une RPCH (Red Pigment Concentrating Hormone) qui dans les conditions normales provoquerait la concentration diurne du pigment rouge. La libération ou la synthèse de la RPCH nécessiterait une intensité lumineuse supérieure à E/2; dans ce cas, la mise sur fond noir entraîne son inefficacité, la dispersion du pigment rouge pouvant être purement passive.

— Les chromatophores de type I sont étalés le jour mais l'étalement normal n'atteint généralement pas l'indice maximal. La mise sur fond noir entraîne une amplification de l'étalement. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer cette différence de comportement entre les deux types chromatiques; la première laisserait supposer que l'hormone dispersant le pigment rouge des chromatophores de type I est différente de celle dispersant le pigment rouge des chromatophores de type II, les lieux de production de ces hormones pouvant être confondus ou distincts; la seconde hypothèse permettrait de penser qu'une seule et même hormone agit au niveau des deux types chromatiques. Dans ce cas il faut admettre que la sensibilité des chromatophores de type I à cette hormone est différente de celle des cellules pigmentaires de type II.

Les études de FINGERMAN et COUCH (1967) mettent en évidence l'existence, chez *Palaemonetes vulgaris*, de RPDH et de RPCH ayant une action sur les chromatophores rouges du crabe *Uca pugnator*; ces substances sont différentes de celles qui contrôlent le comportement chromatique des érythrocytes de *P. vulgaris*. De tels résultats tendent à démontrer que le nombre d'hormones chromactives libérées dans l'hémolymphe de ce *Natantia* est très grand et que ces hormones ne sont pas toutes utilisées par l'animal. Cette constatation serait en faveur d'un contrôle séparé des chromatophores de type I et II chez *L. seticaudata*.

b) Chez *L. seticaudata*, l'adaptation physiologique au fond blanc est très variable d'un individu à l'autre pour les chromatophores de type I. Au contraire, le comportement des chromatophores de type II peut être rapproché de celui d'autres *Natantia*. Pour les deux phases sexuelles, les faits observés confirment les résultats obtenus chez *Leander serratus* (CHASSARD, 1958) et chez *Palaemon paucidens* (OTO, 1961); il y a incapacité nette de concentration du pigment rouge au moment de la mue. De même nous constatons une différence de réponse pigmentaire en fonction de la phase sexuelle des crevettes: l'adaptation est meilleure chez les mâles que chez les femelles et l'indice d'étalement est minimal au stade D pour les deux sexes. Dans le cas de *L. seticaudata*, il

est difficile de savoir si cette différence de comportement est due au sexe ou simplement au fait que les mâles sont plus jeunes que les femelles. En effet, si CHASSARD-BOUCHAUD (1965) note que d'une façon générale, les mâles s'adaptent mieux au fond blanc que les femelles, cet auteur observe que seuls les jeunes animaux peuvent atteindre une concentration totale du pigment. BELLON-HUMBERT (1967) montre que chez *Lysmata uncicornis*, le transfert de l'animal d'un fond coloré à un autre ne crée pas un grand changement dans l'état des chromatophores. La concentration du pigment, provoquée par le passage du fond blanc au fond noir, est inférieure à 0,5 (variation de l'indice); un étalement du même ordre est obtenu lors du transfert inverse.

RÉSUMÉ

Chez *Lysmata seticaudata*, l'adaptation chromatique physiologique au fond noir est nette; elle se traduit par l'étalement maximal du pigment rouge des deux types de chromatophores.

Dans le cas de l'adaptation au fond blanc, les résultats sont beaucoup plus complexes.

Pour les chromatophores de type II, l'adaptation est comparable à celle observable chez les autres *Natantia* (adaptation meilleure chez les mâles que chez les femelles et indice d'étalement minimal au stade D).

Pour les chromatophores de type I, l'adaptation est différente selon les individus et les résultats ne permettent pas d'interpréter valablement les phénomènes observés.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei *Lysmata seticaudata* ist die physiologische Farbanpassung an Schwarzgrund deutlich; sie äussert sich in der maximalen Ausbreitung des roten Pigments beider Chromatophorentypen.

Bei der Anpassung an Weissgrund herrschen komplexere Verhältnisse.

— Bei den Chromatophoren des Typus II ist die Anpassung der bei den *Natantia* zu beobachtenden vergleichbar (Anpassung bei männlichen Tieren besser als bei weiblichen, Ausbreitungsindex minimal im Stadium D).

— Bei den Chromatophoren des Typus I ändert die Anpassung je nach Individuum, die Beobachtungen lassen sich nicht einheitlich interpretieren.

BIBLIOGRAPHIE

- AOTO, T., 1961. Chromatophorotropins in the prawn *Palaemon paucidens* and their relationship to long-term background adaptation. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, sér. VI, 14 : 544-560.
- BELLON-HUMBERT, C., 1967 (paru 1968). Recherches sur *Lysmata unci-cornis* (Holthuis et Maurin). I. Observations sur le comportement chromatique. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, 47 : 283-294.
- BROWN, F.A. Jr., H.M. WEBB et M.I. SANDEEN, 1952. The action of the two hormones regulating the red chromatophores of *Palaemonetes*. *J. exp. Zool.*, 120 : 391-420.
- CHASSARD, C., 1958. Adaptation chromatique et cycle d'intermue chez *Leander serratus* (Crustacé, Décapode). *C.r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, 257 : 1039-1042.
- CHASSARD-BOUCHAUD, C., 1965. L'adaptation chromatique chez les Nantia (Crustacés, Décapodes). *Cah. Biol. mar.*, 6 (5) : 469-576.
- FINGERMAN, M. et L.F. COUCH, 1967. Differentiation of chromatophorotropins from the prawn, *Palaemonetes vulgaris* and the fiddler-crab, *Uca pugilator*. *J. exp. Zool.*, 165 (2) : 183-194.
- KOLLER, G., 1927. Über Chromatophorensystem, Farbensinn und Farbwechsel bei *Crangon vulgaris*. *Z. vergl. Physiol.*, 5 : 191-246.
- KRÖYER, H., 1842. Monographisk Fremstilling afstaegeten *Hippolyte's* nordiske Arten. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, 9 : 209-361.
- PANOUSE, J.B., 1946. Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. Adaptation chromatique et croissance ovarienne chez *Leander serratus*. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 23 : 65-147.
- PERKINS, E.B., 1928. Colour changes in Crustaceans, especially in *Palaemonetes*. *J. exp. Zool.*, 50 : 71-105.

Reçu le 14 novembre 1974

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DE LA SEXUALITÉ DE LA SAUPE
BOOPS SALPA LINNAEUS 1758
(TÉLÉOSTÉEN SPARIDAE) DES COTES DE TUNISIE

par A. SELLAMI (1) et J. BRUSLÉ (2)

(1) *Laboratoire de Physiologie animale, Faculté des Sciences de Tunis.*

(2) *Laboratoire de Biologie marine, Faculté des Sciences, 66 000 Perpignan et Laboratoire Arago, 66 650 Banyuls sur mer.*

ABSTRACT

Histological studies of 188 gonads of the sparid *Boops salpa* from the coast of Tunisia reveal protandric hermaphroditism comparable to that studied in the same fish from the northern littoral of the Mediterranean.

There is some slight geographical variation with respect to the onset of sexual maturity, the age of sex-reversal and the spawning period.

La Saupe, *Boops salpa* (LINNAEUS, 1758) = *Box salpa* (L., 1758) = *Salpa salpa* (L., 1758), est un poisson côtier qui fréquente les rochers couverts d'algues et les prairies littorales en Méditerranée (C.L.O.F.N.A.M., 1969 et 1973; BINI et coll., 1973), dans l'Adriatique, la Mer Noire et l'Atlantique orientale, du Golfe de Gascogne (rare) à l'Afrique du sud.

Sa présence en Tunisie, où il est connu sous le nom de « chelba », a été signalée dans de nombreux travaux (VINCIGUERRA, 1883 et 1884; Anonyme, 1923; LE DANOIS, 1925; GRUVEL, 1926; SEURAT, 1935; BOURGOIS et FARINA, 1961; FODERA, 1964; BEN MUSTAPHA, 1966; LUBET et AZOUZ, 1969; AZOUZ, 1971; BEN OTHMAN, 1973). Sa

pêche, sur des fonds d'herbiers à Posidonies et Caulerpes (BEN OTHMAN, 1973) de la zone circalittorale, donne des rendements annuels (de 1970 à 1973) de 300 à 400 tonnes (FAO, 1973).

La sexualité et la reproduction de ce Sparidé n'ayant fait l'objet d'aucune étude sur les côtes méridionales de la Méditerranée, il nous a paru intéressant de chercher à préciser les modalités de l'*hermaphroditisme* (*protérandrie* : STEPHAN, 1901; REINBOTH, 1962; LISSIA-FRAU, 1966 et 1968; REMACLE, 1970 a et b; ou bien hermaphroditisme *rudimentaire* ou *potentiel* : D'ANCONA, 1949 a et b, 1950 et 1956; MICHÈLE, 1972; MICHÈLE et LAFAURIE, 1974; MALO-MICHÈLE, 1975), ainsi que la période de ponte sur le littoral tunisien, de façon à établir des comparaisons avec les autres secteurs de la Méditerranée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

188 Saupes, pêchées dans le Golfe de Tunis, de 1970 à 1973, ont été mesurées (L.S., L.T.), puis leurs gonades ont été fixées (Bouin-Hollande), et traitées par les techniques histologiques classiques (coupes sériées de 6 μ , colorations topographiques...).

RÉSULTATS

a) ORGANISATION GONADIQUE.

La glande génitale de *Boops salpa*, typique des Sparidés, est *hétérosexuelle* : les territoires ovarien et testiculaire coexistent, la partie ovarienne, dorsale, liée à la paroi de la cavité générale, est séparée par une cloison conjonctive de la partie testiculaire ventrale (Pl. 1, Fig. 1).

1 — Gonade *juvénile* : l'indépendance des deux territoires, mâle et femelle, rend possible la distinction d'une zone ovarienne où les ovogonies sont disposées autour de la cavité de l'ovaire, et d'une zone testiculaire contenant des spermatogonies dispersées dans un stroma dense (Pl. 1, Fig. 2).

2 — Gonade « mâle » : la partie testiculaire de la gonade fonctionnelle est formée de cystes séminifères (Pl. 1, Fig. 3); la spermatogenèse se déroule de façon synchrone à l'intérieur de chacun des cystes.

3 — Gonade « femelle » : la partie ovarienne (Pl. 1, Fig. 4) est constituée de lamelles ovariennes contenant des ovogonies et des ovocytes à différents stades de croissance et de maturation : ovocytes prévitellogénétiques de 20 à 90 μ , ovocytes en croissance ou auxocytes de 100 à 200 μ , ovocytes en vitellogenèse jusqu'à 380-420 μ , puis ovocytes vitellogénétiques matures (800 μ environ).

Après la ponte, un tissu lacuneux occupe la place des ovocytes vitellogénétiques résiduels non émis (ovaire « spent » ; Pl. 1, Fig. 5) ; de nouvelles générations d'ovocytes prévitellogénétiques sont alors visibles sur le bord des lamelles ovariennes.

b) CYCLE ANNUEL.

1) Cycle spermatogénétique (Tabl. I).

L'activité méiotique (spermatocytes I et II, spermatides...) débute en septembre, la maturité sexuelle (spermatozoïdes dans les cystes et les canaux séminifères et déférents) est atteinte début octobre et se maintient en octobre et novembre, des spermatozoïdes demeurant résiduels en décembre. De janvier à août (période de repos sexuel), le testicule est de taille réduite et uniquement constitué de spermatogonies.

2) Cycle ovogénétique (Tabl. II).

La vitellogenèse débute en septembre et se poursuit au cours des mois d'octobre et de novembre qui correspondent à la période de ponte. Des ovaires « spent » (ovocytes vitellogénétiques non émis atrophiques et lacunes post-ponte) sont observables en novembre et décembre.

c) CYCLE VITAL.

L'étude des gonades des 188 échantillons de longueur totale (LT) comprise entre 12 et 33 cm, au cours des différentes saisons, permet d'établir un classement en *juvéniles*, *mâles*, *hermaphrodites* et *femelles* (Tabl. III), destiné à nous renseigner sur la dynamique de différenciation et de maturation génitales au sein de la population de Saupes.

1) *jusqu'à 18 cm*, on rencontre des gonades juvéniles contenant des gonies (ovogonies et spermatogonies) (catégorie 1, Tabl. III et Pl. 1, Fig. 2) ; ces poissons n'ont pas encore atteint la maturité sexuelle.

2) de 18,1 à 26 cm (28 cm chez certains exemplaires), les mâles fonctionnels possèdent des gonades hétérosexuelles correspondant à différents types (Tabl. III) dont la partie testiculaire est :

a) très développée alors que la zone ovarienne est très réduite (catég. 2, Pl. 2, Fig. 1).

b) dominante (catég. 3, Pl. 2, Fig. 2)

c) égale à l'ovaire (catég. 4, Pl. 1, Fig. 1)

d) moins développée que la partie ovarienne (catég. 5, Pl. 2, Fig. 3). Les gonades « hermaphrodites », nettement hétérosexuelles, dont la fréquence maximale se situe pour des tailles comprises entre 24 et 28 cm, sont soit en repos sexuel (I), soit matures (I ou J, Tabl. III), en fonction de la saison considérée. Notons que les trois exemplaires de la classe 18,1-20 cm, les plus jeunes, ne manifestent qu'une spermatogenèse limitée à quelques cystes, même en période de reproduction.

3) Au-delà de 28 cm, les femelles fonctionnelles présentent des ovaires volumineux, la partie testiculaire apparaissant très réduite et limitée à une crête ventrale (catég. 6, Tabl. III et Pl. 2, Fig. 4). Les mâles fonctionnels deviennent rares au-delà de la taille de 28 cm, seuls trois exemplaires de la catégorie 2 sont encore présents (un dans la classe 28,1-30 cm et deux dans la classe 30,1-32 cm).

DISCUSSION

Chez *Boops salpa*, l'organisation bisexuelle de la gonade, caractéristique des Sparidés, est connue depuis longtemps (SYRSKI, 1876; Mac LEOD, 1881; HOECK, 1890; STEPHAN, 1901). L'évolution de cette glande hétérosexuelle hipotentielle a donné lieu à deux interprétations : hermaphrodisme *protérandrique* pour les uns (STEPHAN, 1901; REINBOTH, 1962; LISSIA-FRAU, 1966 et 1968; LISSIA-FRAU et CASU, 1968; REMACLE, 1970 a et b), hermaphrodisme *rudimentaire* (ou potentiel) pour les autres (D'ANCONA, 1949 a et b, 1950 et 1956; MICHÈLE, 1972; MICHÈLE et LAFAURIE, 1974).

Nos observations font nettement apparaître un hermaphrodisme de type *protérandrique* dans les populations tunisiennes de *Boops salpa* : tous les poissons de taille inférieure à 24-26 cm sont soit immatures, soit des mâles fonctionnels, et les femelles ne se rencontrent qu'au-delà de 28 cm. Seuls trois mâles fonctionnels de la catégorie 2 des classes 28,1-32 cm font exception à cette règle et peuvent être considérés comme de possibles « gonochoriques » (ou hermaphrodites potentiels). Cette protérandrie ressemble à celle décrite chez d'autres Saupes méditerranéennes, notamment celles

de Marseille (STEPHAN, 1901), Banyuls et Naples (REINBOTH, 1962), de Sardaigne (LISSIA-FRAU, 1966 et 1968) et du Golfe du Lion (REMACLE, 1970 a et b). Elle n'a pu être prouvée avec certitude à Naples par D'ANCONA (1946 et 1949 a) qui n'a disposé que d'un nombre réduit d'exemplaires; ainsi, après avoir admis une protérandrie (1946), cet auteur a ensuite penché pour un hermaphrodisme rudimentaire (1949 a). La protérandrie a été, par ailleurs, mise en doute par MICHÈLE (1972) puis par MICHÈLE et LAFaurIE (1974), à Nice; en effet, ayant surtout étudié la différenciation des gonades au cours des trois et quatre premières années de l'évolution génitale, ils ont observé qu'une seule aire, testiculaire ou ovarienne de la gonade hétérosexuelle, parvenait à maturité, l'autre présentant une régression, et ils ont conclu à un hermaphrodisme potentiel. Cependant, de nouvelles observations récentes, portant sur des échantillons plus âgés, ont conduit MALO-MICHÈLE (1975) à admettre l'existence d'individus protandres à côté de gonochoriques secondaires mâles et femelles.

L'*inversion sexuelle* se situe, en Tunisie, entre 26 et 28 cm (LT); elle peut toutefois être plus tardive. Elle tend cependant à se réaliser, pour le plus grand nombre, plus précocement qu'ailleurs, puisque REINBOTH (1962) l'observe à Banyuls chez deux exemplaires de la classe 31,5-36,4 cm et que LISSIA-FRAU (1966), en Sardaigne, note chez quelques poissons une régression du territoire testiculaire pour des tailles de 27,1-29 cm, les premières femelles fonctionnelles se rencontrant dans la classe 31,1-33 cm. Ce dernier auteur juge d'ailleurs assez labile cette période de changement de sexe, puisqu'il la situe entre la 6^e et la 8^e année, tout comme MALO-MICHÈLE (1975) qui estime qu'elle peut intervenir de la 4^e à la 7^e année.

La *taille de première maturité sexuelle* (mâle) est de 18-20 cm en Tunisie; elle est voisine de celle proposée en Adriatique (> 19,2 cm) par D'ANCONA (1949 a) et à Banyuls (> 21,5 cm) par REINBOTH (1962). La maturité sexuelle est atteinte en Sardaigne au cours de la 4^e-5^e année de vie (LISSIA-FRAU, 1968); elle est plus précoce (3^e année) pour les mâles, à Nice où le frai des femelles se produit à la fin de la 4^e année (MICHÈLE et LAFaurIE, 1974). Seule une étude systématique, portant sur un grand nombre d'exemplaires au cours d'une même période et en différents secteurs de la Méditerranée, menée parallèlement à une analyse de la croissance, devrait permettre un jugement comparatif valable.

La *période de frai* se situe en Méditerranée au début de l'automne : septembre-octobre à Naples (Lo BIANCO, 1909; RANZI, 1930), en Sardaigne (LISSIA-FRAU, 1966) et en Algérie (DIEUZEIDE et coll., 1954), de la mi-septembre à la mi-octobre à Nice (MICHÈLE et LAFaurIE, 1974). Elle paraît légèrement plus tardive sur le littoral

tunisien où elle ne débute qu'en octobre, bien que des mâles soient matures dès septembre. D'ailleurs, la maturité mâle ne précède et ne prolonge la maturité femelle que d'une durée réduite (moins d'un mois), à la différence de ce que l'on observe (travaux en cours) chez divers autres Sparidés tels que *Pagellus erythrinus* et *Diplodus annularis*.

CONCLUSION

Le Sparidé *Boops salpa* présente en Tunisie un hermaphroditisme protérandrique qui ressemble à celui décrit en d'autres secteurs de la Méditerranée (Marseille, Naples, Banyuls, Sardaigne...).

Sur le littoral méridional de la Méditerranée, une relative précocité de première maturité sexuelle et un léger retard de la période de frai par rapport à la Méditerranée septentrionale traduisent une variabilité d'ordre zoogéographique. Il n'est toutefois pas possible de préciser si ces différences sont sous la dépendance de variations climatiques locales et temporaires ou bien si elles correspondent à des particularités génétiques de populations zoogéographiquement indépendantes, considérées comme races écologiques ou races sexuelles géographiques.

RÉSUMÉ

L'étude histologique de 188 gonades du Sparidé *Boops salpa* des côtes de Tunisie a révélé un hermaphroditisme *protérandrique* comparable à celui observé chez les Saupes du littoral septentrional de la Méditerranée.

Une légère variabilité zoogéographique concerne la taille de première maturité sexuelle, l'âge au moment de l'inversion du sexe et la période de ponte.

ZUSAMMENFASSUNG

Die histologische Untersuchung von 188 Gonaden des Spariden *Boops salpa* von der tunesischen Küste hat ergeben, dass diese Art ein *protandrischer* Hermaphrodit ist und damit den Meerbrassen der nördlichen Mittelmeerküsten entspricht.

Hinsichtlich der Grösse bei Erreichen der Geschlechtsreife, des Alters bei der Geschlechtsumkehr und der Laichperiode ist eine gewisse geographische Variabilität festzustellen.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1923. Etude des fonds de pêche des côtes tunisiennes. Résultat des recherches effectuées au cours des croisières de « La Perche » en 1920, de « L'Orvet » en 1921-22, du « Pourquoi-Pas » en 1923 et de différents chalutiers. *Dir. gén. Trav. publ., Tunis*, 42 p.
- AZOUZ A., 1971. Etude des biocoenoses benthiques et de la faune ichthyologique des fonds chalutables de la Tunisie : régions N. et S.E. *Thèse Doct. Etat, Caen, AO 6 472*, 243 pp.
- BEN MUSTAPHA A., 1966. Présentation d'une carte de pêche pour les côtes Nord de la Tunisie. *Bull. Inst. océanogr. Salammbô*, 1 : 21-36.
- BEN OTHMAN S., 1973. Le sud tunisien (Golfe de Gabès) : hydrologie, sédimentologie, flore et faune. *Thèse 3^e cycle Biol. mar., Fac. Sci. Tunis*, 166 pp.
- BINI G. & coll., 1973. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche : Méditerranée et Mer Noire, vol. 1, W. FISCHER ed., FAO, Rome.
- BOURGOIS F. & L. FARINA, 1961. Rapport au Gouvernement de la Tunisie concernant les essais de chalutage au large des côtes tunisiennes. *Rep. FAO-EPTA*, n° 1410, 31 pp.
- C.L.O.F.N.A.M., 1969. Catalogue de Poissons du N.E. Atlantique et de la Méditerranée. Hamburg, 8-11/4/1969, 46 pp.
- C.L.O.F.N.A.M., 1973. Catalogue de Poissons du N.E. Atlantique et de la Méditerranée. J.C. HUREAU et Th. MONOD, Unesco, Paris, 413 p.
- D'ANCONA, U., 1946. Ermafroditismo e gonochorismo in alcuni Sparidi. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, 22 : 617-618.
- D'ANCONA, U., 1949 a. Il differenziamento della gonade e l'inversione sessuale degli Sparidi. *Archo. Oceanogr. Limn.*, 6 : 97-164.
- D'ANCONA, U., 1949 b. Ermafroditismo ed intersessualita nei Teleostei. *Experientia*, 5 : 381-9.
- D'ANCONA, U., 1950. Détermination et différenciation du sexe chez les Poissons. *Archs. Anat. microsc. Morph. exp.*, 39 : 274-292.
- D'ANCONA, U., 1956. Morphogenèse et différenciation sexuelle chez les Poissons Téléostéens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 81 : 219-229.
- DIEUZEIDE, R., M. NOVELLA & J. ROLAND, 1954. Catalogue des Poissons des côtes algériennes. II Ostéoptérygiens. *Bull. Stn Aquic. Pêche Castiglione*, 5 : 11-258.
- F.A.O., 1973. Annuaire statistique des Pêches, vol. 36, Rome, 357 pp.
- FODERA V., 1964. Rapport au Gouvernement de la Tunisie sur la prospection systématique des fonds de pêche au large des côtes tunisiennes. *Rep. FAO/EPTA*, n° 1 836, 57 pp.

- GRUVEL A., 1926. L'industrie des pêches sur les côtes tunisiennes. *Bull. Stn océanogr. Salammbô*, 4 : 1-135.
- HOECK P.P.C., 1890. Verslag van de onderzoekingen, verricht aan de Nederlandsche Tafel van het zoologisch Station te Napels van 1 januari tot 1 april 1890. *Staatscourant*, 1890.
- LE DANOIS E., 1925. Recherches sur les fonds chalutables des côtes de Tunisie (croisière du chalutier « Tanche » en 1924). *Off. sci. techn. Pêches marit.*, 3 : 7-56.
- LISSIA-FRAU A.M., 1966. Ricerche sul differenziamento sessuale di *Boops salpa* (L.) (Teleostei, Sparidae). *Atti Acad. gioenia, Sci. nat.* 18 : 165-174.
- LISSIA-FRAU A.M., 1968. Le manifestazioni della sessualità negli Sparidi (Teleostei, Perciformes). *Studi sassar*, 2 : 1-19.
- LISSIA-FRAU A.M. & S. CASU, 1968. Il processo gonadico genetico in alcune specie di Sparidi (Teleostei, Perciformes). *Studi sassar*, 1 : 1-23.
- LO BIANCO S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente el periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn. Neapel*, 19 : 513-561.
- LUBET P. & AZOUZ A., 1969. Etude des fonds chalutables du Golfe de Tunis. *Bull. Inst. océanogr. Pêche Salammbô*, 1 : 87-111.
- MAC LEOD J., 1881. Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur femelle des Téléostéens. *Archs Biol., Paris*, 2 : 497-530.
- MALO-MICHÈLE M., 1975. Contribution à l'étude histologique de la gonade, en particulier de l'ovaire, chez *Boops salpa* L. (Téléostéen, Sparidae). Données supplémentaires sur son type d'hermaphroditisme. *Table ronde Endocr. Reprod. Poissons, Barcelone, 26-27 mai 1975*.
- MICHÈLE M., 1972. Phénomènes d'atrésie ovarienne observés au cours de la différenciation sexuelle de la Saupe, *Boops salpa*, Poisson Téléostéen (Sparidae). *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 166 : 906-908.
- MICHÈLE M. & LAFABRIE M., 1974. Etude histologique de la gonade au cours de la différenciation sexuelle chez la Saupe, *Boops salpa* LINNE (Poisson Téléostéen Sparidae). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 99 : 401-415.
- RANZI S., 1930. Stadi giovanili di Sparidi del Golfo di Napoli. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 10 : 407-416.
- REINBOTH R., 1972. Morphologische und funktionelle Zweigeschlechtlichkeit bei marinen Teleostiern (Serranidae, Sparidae, Centracanthidae, Labridae). *Zool. Jb. Physiol.*, 69 : 405-480.
- REMACLE, C., 1970 a. Contribution à l'étude de la sexualité chez certains Labridae et Sparidae (Téléostéens Perciformes). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 46 : 1-13.
- REMACLE, C., 1970 b. Action des hormones androgènes et œstrogènes sur les cellules germinales de *Symphodus* (Labridae) et *Boops* (Sparidae). *Annls. Soc. r. zool. Belg.*, 100 : 313-334.
- SEURAT L., 1935. Le « pain de mer » des pêcheurs de Djerba et des Kerkennah (*Goedia cydonium* J., Spongiaire Tetractinellidae). *Bull. Stn Aquic. Pêche Castiglione*, 1 : 89-102.

TABLEAU I
Cycle spermatogénétique

∞ rares
+ peu nombreux
++ nombreux
+++ très nombreux

Stade spermatogénétique Mois	Spermatogonies	Spermatocytes I	Spermatocytes II	Spermatides	Spermatozoïdes		Spermatozoïdes résiduels
					Tubes séminifères	Canaux déférents	
Janvier	+++						
Février	+++						
Mars	+++						
Avril	+++						
Mai	+++						
Juin	+++						
Juillet	+++						
Août	+++						
Septembre	++	+	+	+	∞		
Octobre	∞	+	++	++	++	++	
Novembre	+	∞	+	+	+	+	
Décembre	++						∞

TABLEAU II
Cycle ovogénétique

+ peu nombreux
++ nombreux
+++ très nombreux

Stades ovogénétiques Mois	Ovocytes prévitello-génétiques	Ovocytes en cours de vitellogénèse	Ovocytes en fin de vitellogénèse	Ovocytes vitellus liquéfié	Lacunes post-pontes
Janvier	++				
Février	+++				
Mars	+++				
Avril	+++				
Mai	+++				
Juin	+++				
Juillet	+++				
Août	+++				
Septembre	++	+			
Octobre	+	+	++		
Novembre	+	+	+	++	+
Décembre	+				++

TABLEAU III
Répartition des types de gonades en fonction de la taille

I = un exemplaire.
 ♀ = un exemplaire à gonade hétérosexuelle dont la partie testiculaire est mature, submature ou postmature (spermatozoides résiduels).
 ♂ = un exemplaire à gonade dont la partie ovarienne est mature, submature ou post-mature (structure post-ponte).

Types de gonades	Juvénile	Testicule + partie femelle réduite	Hermaphrodite			Ovaire ± crête testiculaire
			Testicule dominant	Testicule = ovaire	Ovaire dominant	
L.T. (cm) / Catégories	①	②	③	④	⑤	⑥
12 - 14	II					
14,1 - 16	IIIIII III					
16,1 - 18	IIIIIIII IIIIIIII IIIIII					
18,1 - 20	IIIIIIII IIIIIIII IIIIIIII I	♂♂♂				
20,1 - 22	IIIIIIII IIIIIIII III	♂				
22,1 - 24	IIIII	IIIII ♂♂	IIIIIII			
24,1 - 26		I ♂♂	IIIIIIIII	III ♂ I	I	
26,1 - 28		♂♂♂	♂ II	♂III ♂	III ♂	IIIIIII ♀♀
28,1 - 30		♂	♂ I	I	♂II	♂ IIIIIII II♀ I ♀♀♀♀
30,1 - 32		♂♂				III ♀ II ♀♀ ♀ II ♀♀
32,1 - 34						IIII ♀♀
Nombre d'échantillons	81	20	21	13	9	44

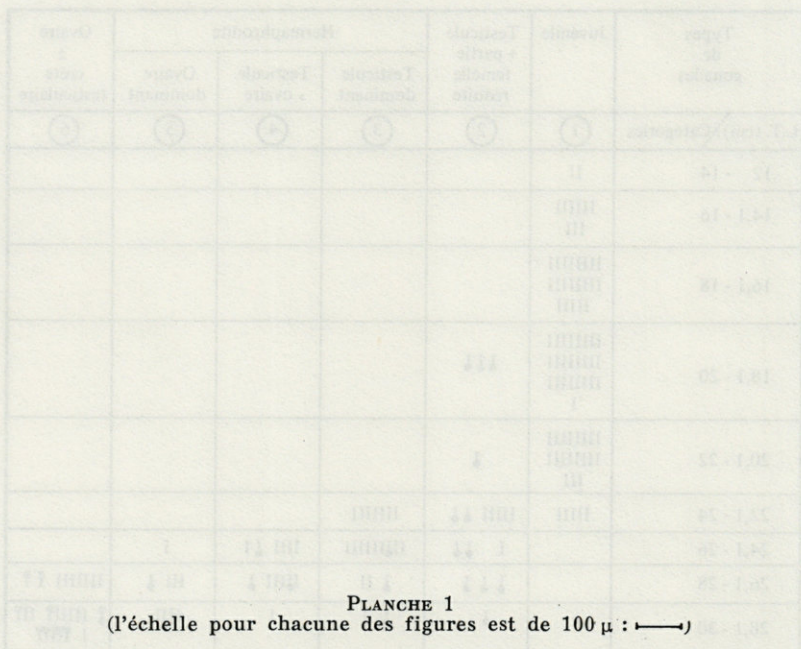


FIG. 1. — Gonade hermaphrodite, à zone testiculaire (test.) ventrale (v.) et à zone ovarienne (ovar.) dorsale (d.) d'égale importance (catégorie 4) *Boops salpa*, LT = 25,3 cm, 6/1973.

FIG. 2. — Gonade juvénile, à zone testiculaire (test.) contenant des spermatozoaires (spg.) et à partie ovarienne (ovar.) renfermant des ovogonies (ovg.) (catégorie 1) *Boops salpa*, LT = 15,9 cm, 11/1973.

FIG. 3. — Testicule fonctionnel. *Boops salpa*, LT = 26,7 cm, 10/1971.

FIG. 4. — Ovaire fonctionnel. *Boops salpa*, LT = 29 cm, 11/1970.

FIG. 5. — Ovaire « spent » (post-ovulate). *Boops salpa*, LT = 31,5 cm, 11/1973.
c.c. : cloison conjonctive; c.d. : canaux déférents; c.o. : cavité ovarienne;
c.s. : cystes séminifères; l.p. : lacune post-ovulate; ov.m. : ovocyte mature;
ov.pv. : ovocyte prévitellogénétique; ov.v. : ovocyte vitellogénétique; spt. :
spermatozoaires; spz. : spermatozoaires; z.s. : zone stérile de l'ovaire.

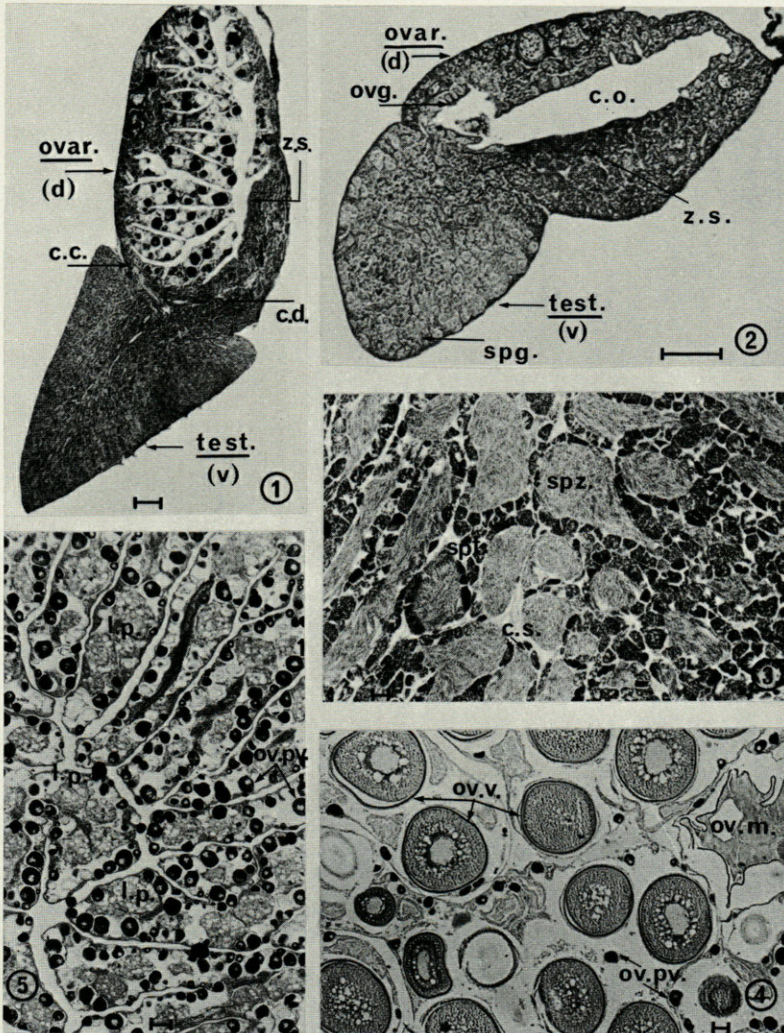


PLANCHE 2

(l'échelle pour chacune des figures est de 100 μ \longleftarrow)

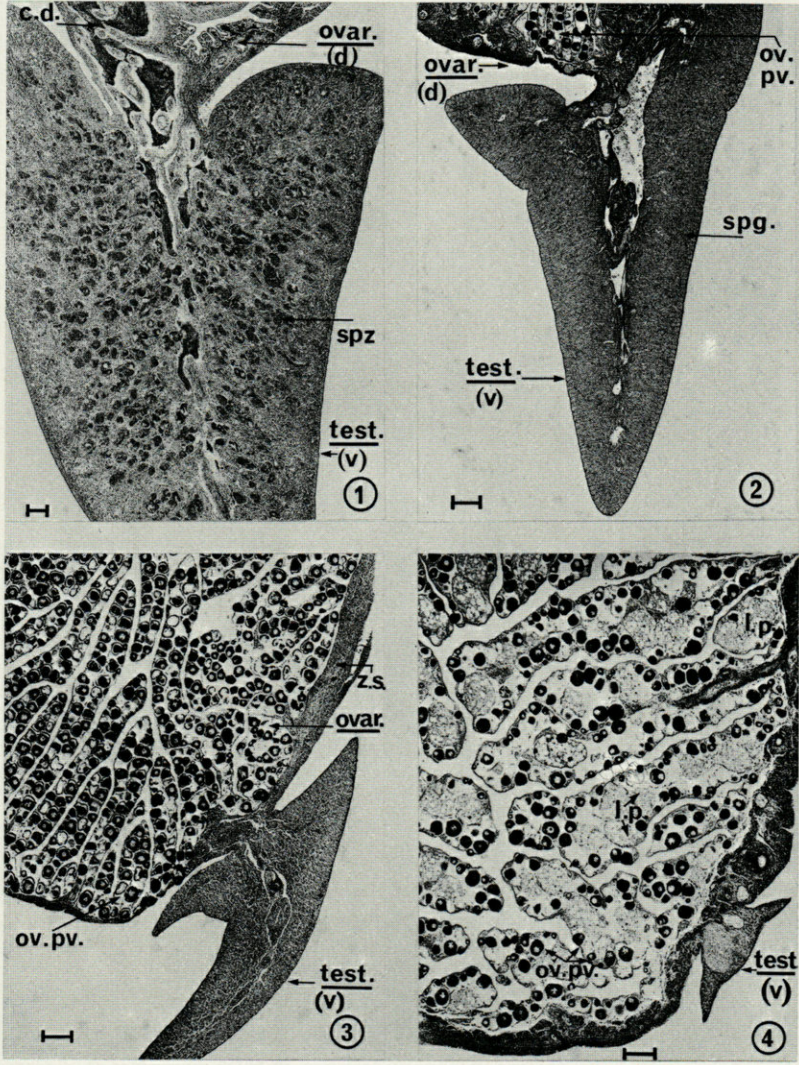
FIG. 1. — Gonade hétérosexuelle à partie testiculaire (test.) ventrale (v) très développée et fonctionnelle et à zone ovarienne (ovar.) latéro-dorsale (d) très réduite. (catégorie 2) *Boops salpa*, LT = 23,7 cm, 9/1973.

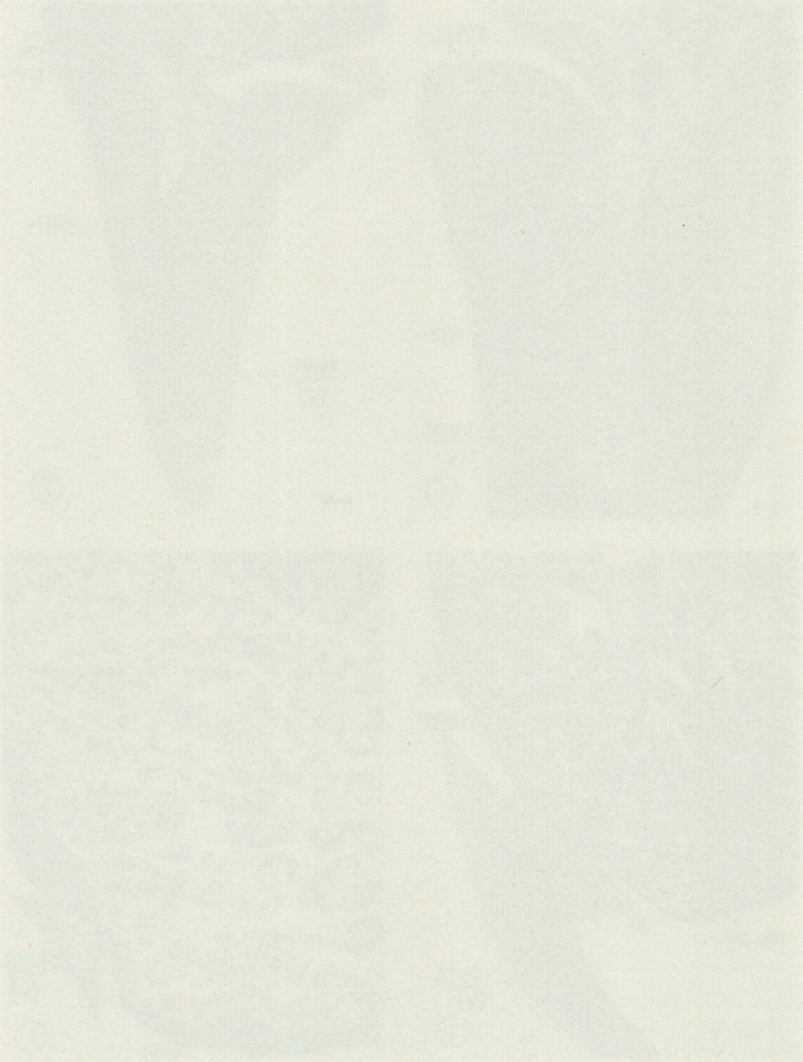
FIG. 2. — Gonade hétérosexuelle à zone testiculaire (test.) dominante (catégorie 3) *Boops salpa*, LT = 24,5 cm, 5/1972.

FIG. 3. — Gonade hétérosexuelle à partie testiculaire (test.) moins développée que la zone ovarienne (ovar.) (catégorie 5) *Boops salpa*, LT = 26,1 cm, 3/1973.

FIG. 4. — Gonade hétérosexuelle à zone ovarienne très développée et fonctionnelle (ovaire « spent ») et à partie testiculaire (test.) réduite à une crête ventrale stérile. (catégorie 6) *Boops salpa*, LT = 31,6 cm, 11/1973.

c.d. : canaux déférents; l.p. : lacune post-ponte; ov.pv. : ovocyte prévitellogénétique; spg. : spermatogonies; spz. : spermatozoïdes; z.s. : zone stérile.





**MONOGÈNES DE POISSONS MARINS
DES CÔTES DU MAROC.
DESCRIPTION DE
CALCEOSTOMA HERCULANEA N. SP. PARASITE
D'*UMBRINA CANARIENSIS* VALENCIENNES, 1845**

par Louis EUZET et Jean-Claude VALA

Laboratoire de Parasitologie Comparée, U.S.T.L.
Place Eugène Bataillon, 34 060 Montpellier Cedex

ABSTRACT

Nine species of Monogenea from Morocco (Mediterranean and Atlantic coasts) are recorded with an account of their distribution. *Calceostoma herculanea* is described as a new species characterized by the size of the haptor posterior hooks and cirrus morphology.

Le « Mediterranean Marine Sorting Center », que nous remercions ici, nous a confié un ensemble de Poissons marins formolés en vue de la recherche de Monogènes parasites branchiaux. Ces Poissons ont été pêchés au mois de juillet 1969 sur les côtes du Maroc, d'une part en Méditerranée au niveau de Cabo Negro, d'autre part dans l'Atlantique au large de Tanger, Asilah et Larache.

Il y avait en tout 183 individus répartis en 17 lots : 11 lots de Méditerranée (162 poissons) et 6 lots de l'Atlantique (21 poissons). Chaque lot homogène était composé par les représentants d'une même espèce. Nous avons ainsi pu examiner :

MÉDITERRANÉE.

Scyliorhinidae		
	<i>Scyliorhinus canicula</i> (L., 1758)	3 individus
Squalidae		
	<i>Squalus blainvillei</i> (Risso, 1826)	5 individus
Rajidae		
	<i>Raja noevus</i> Müller et Henle, 1841	2 individus
Torpedinidae		
	<i>Torpedo marmorata</i> Risso, 1810	2 individus
Congridae		
	<i>Conger conger</i> (L., 1758)	4 individus
Macrouridae		
	<i>Coelorhynchus coelorhynchus</i> (Risso, 1810)	10 individus
Merlucciidae		
	<i>Merluccius merluccius</i> (L., 1758)	1 individu
Gadidae		
	<i>Micromesitius poutassou</i> (Risso, 1826)	4 individus
	<i>Gadiculus argenteus</i> Guichenot, 1850	10 individus
	<i>Phycis blennoïdes</i> (Brünnich, 1768)	10 individus
Scorpaenidae		
	<i>Helicolenus dactylopterus</i> (Delaroche, 1809)	10 individus
Lophiidae		
	<i>Lophius budegassa</i> Spinola, 1807	1 individu

ATLANTIQUE

Clupeidae		
	<i>Alosa alosa</i> (L., 1758)	1 individu
Merlucciidae		
	<i>Merluccius merluccius</i> (L., 1758)	7 individus
Gadidae		
	<i>Micromesitius poutassou</i> (Risso, 1826)	3 individus
Carangidae		
	<i>Trachurus trachurus</i> (L., 1758)	6 individus
Sciaenidae		
	<i>Umbrina canariensis</i> Valenciennes, 1843	3 individus
Lophiidae		
	<i>Lophius budegassa</i> Spinola, 1807	1 individu

La nomenclature employée ci-dessus est celle du Catalogue des Poissons de l'Atlantique du Nord-Est et de la Méditerranée (Clofnam).

Parmi ces Poissons, 8 espèces ne présentaient aucun Monogène. Ce sont *Scyliorhinus canicula*, *Squalus blainvillei*, *Raja noevus*, *Alosa alosa*, *Conger conger*, *Coelorhynchus coelorhynchus*, *Gadiculus argenteus* et *Lophius budegassa*.

Chez un ou plusieurs individus de toutes les autres espèces nous avons récolté des Monogènes branchiaux. Le plus souvent ces parasites étaient en mauvais état plus ou moins déformés ou contractés par le mode de fixation. Mais après coloration au Carmin au borax et montage au baume du Canada, l'étude du haptère et de quelques points de l'anatomie nous a permis leur détermination.

Nous regrettons de ne pas avoir pu étudier plus de matériel d'une même espèce de Poisson provenant de deux localités, une de la Méditerranée et une de l'Atlantique, afin de comparer l'helminthofaune de ce Poisson de part et d'autre du détroit de Gibraltar. Mais les premiers résultats obtenus nous incitent à reprendre cette question.

Dans le matériel récolté nous avons pu reconnaître 3 Monopisthocotylea dont un nous paraît être une espèce nouvelle et 6 Polyopisthocotylea. Ce sont :

Monopisthocotylea

Calceostomatidae Parona et Perugia, 1890

Calceostoma herculanea n. sp.

Amphibdellatidae Bychowsky, 1957

Amphibdella torpedinis Chatin, 1874

Amphibdelloides vallei Llewellyn, 1960

Polyopisthocotylea

Diclidophoridae Price, 1936

Diclidophora minor Olsson, 1876

Diclidophora phycidis Parona et Perugia, 1889

Discocotylidae Price, 1936

Anthocotylinae Price, 1936

Anthocotyle merlucci Van Ben et Hesse, 1863

Microcotylidae Taschenberg, 1879

Microcotyle sebastis Goto, 1892

Axinidae Unnithan, 1957

Heteraxine sp.

Gastrocotylidae Price, 1943

Gastrocotyle trachuri Van Ben et Hesse, 1863

CALCEOSTOMA HERCULANEA n.sp.

Hôte : *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 (Sciaenidae).

Habitat : arcs branchiaux.

Localité : côte atlantique du Maroc (1)

Matériel étudié : 9 individus colorés et montés *in toto*.

Type et paratype déposés au Muséum national d'Histoire naturelle Paris (Vers) sous les numéros Ti 203 et Ti 204.

Les individus adultes mesurent de 2,5 à 3,5 mm de longueur et de 0,40 à 0,50 mm de largeur au niveau du testicule. La partie antérieure est formée par une large membrane extensible. Cette membrane, échancrée du côté ventral, forme une sorte d'entonnoir dont le diamètre peut atteindre 0,60 mm. Chez les individus fixés, les bords sont en général plissés, mais sur le vivant elle peut s'étaler en disque. La bouche s'ouvre au centre de l'entonnoir en face de l'échancrure ventrale (Fig. 1).

Le hapter postérieur circulaire forme une ventouse très aplatie de 0,3 à 0,5 μm de diamètre bordée par une bande marginale de 50 à 90 μm de largeur. Mais ce hapter est très extensible. A la limite de la bande marginale et de la ventouse, on distingue sur la face ventrale une couronne de 12 petits mamelons disposés symétriquement de part et d'autre du plan médio-longitudinal. Chaque mamelon porte à son extrémité un crocheton à ogive souvent difficile à distinguer. Ces crochetons marginaux mesurent 12-14 μm de longueur avec une lame de 5-6 μm , une toute petite garde et un manche de 7-8 μm .

Dans la moitié postérieure du hapter sur le plan de symétrie, on distingue deux crochets de part et d'autre d'une pièce médiane. Nous assimilons ces crochets postérieurs aux crochets dorsaux des *Dactylogyroidea* bien qu'ils aient une morphologie particulière. Les crochets *p* ont leur pointe dirigée vers l'avant. La lame courbe qui mesure de 45 à 50 μm (corde de l'arc) se termine par une pointe amincie légèrement sinueuse. La base du crochet élargie et bosselée englobe la garde. Une excroissance postérieure en croissant (10-12 μm de longueur) peut être assimilée au manche (Fig. 2).

Entre ces crochets, il existe une pièce sclérifiée médiane *m* qui a la forme d'un T à barre médiane (50 à 65 μm de longueur) dirigée vers l'avant. La base des crochets vient s'articuler aux extrémités de la barre transversale qui mesure 14 à 16 μm de longueur (Fig. 2).

(1) Depuis, l'un de nous (J.-C. V.), a retrouvé ce parasite toujours sur les arcs branchiaux de *U. canariensis* sur les côtes d'Algérie (Beni Saf, Oran, Mostaganem). Ce matériel (20 individus) nous a permis de compléter la description.

Plus antérieurement, on distingue de chaque côté de cet ensemble, sur une bosse plus ou moins marquée, un crochet hamuliforme *h*. Ce crochet mesure de 12 à 13 μm de longueur avec un manche de 8 μm . Contre chaque crochet *h*, il existe un crocheton à ogive légèrement plus long que les marginaux (16 μm). Le manche est souvent confondu avec celui des crochets hamuliformes de telle sorte que ces crochetons passent souvent inaperçus (Fig. 3). D'après le travail d'EUZET et KTARI (1970) sur le développement post-larvaire des Calceostomatidae, ces crochetons représentent ceux de la première paire.

Le hapter comprend donc 7 paires de crochetons à ogive (1 à 7), 2 paires de grands crochets (*p* et *h*), et une barre transversale (*m*) entre les crochets *p*.

De chaque côté le hapter forme une dépression circulaire en ventouse plus ou moins nette.

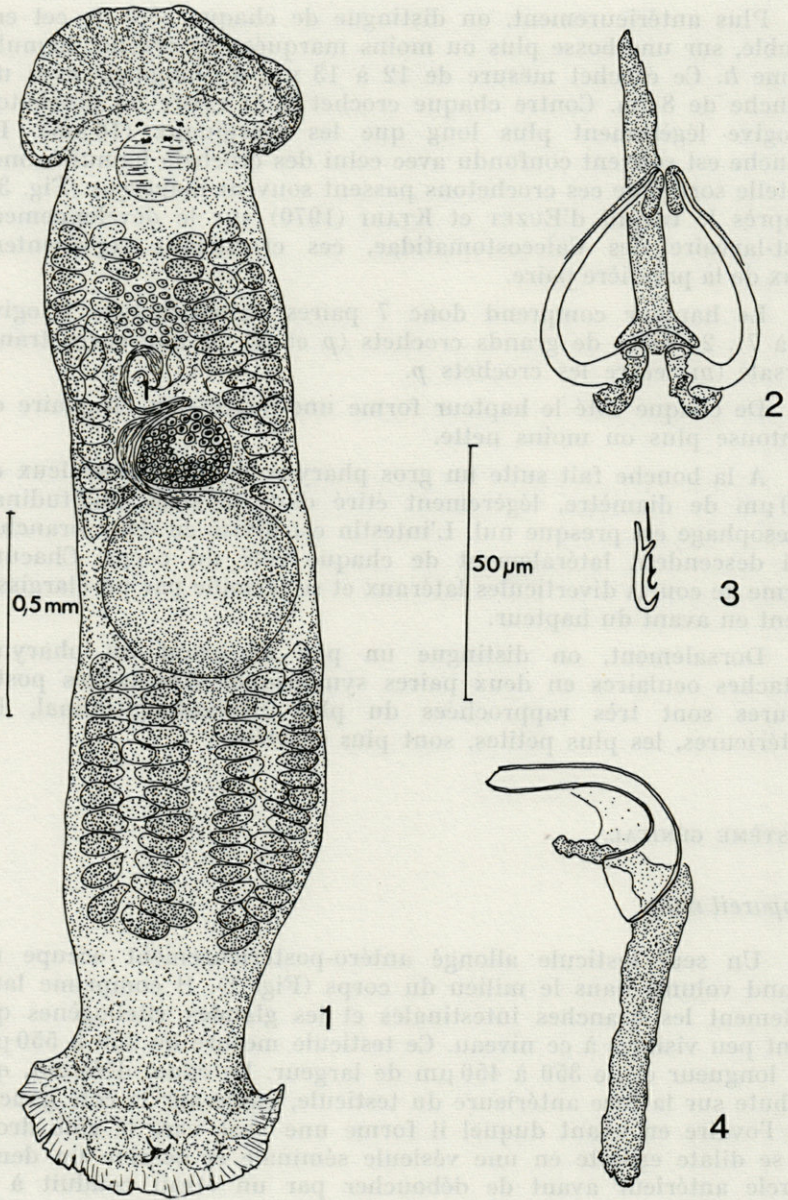
A la bouche fait suite un gros pharynx médian musculeux de 100 μm de diamètre, légèrement étiré dans le sens longitudinal. L'œsophage est presque nul. L'intestin est divisé en deux branches qui descendent latéralement de chaque côté du corps. Chacune forme de courts diverticules latéraux et se termine par un élargissement en avant du hapter.

Dorsalement, on distingue un peu en avant du pharynx, 4 taches oculaires en deux paires symétriques. Ces taches postérieures sont très rapprochées du plan médio-longitudinal, les antérieures, les plus petites, sont plus écartées.

SYSTÈME GÉNITAL.

Appareil mâle.

Un seul testicule allongé antéro-postérieurement occupe un grand volume dans le milieu du corps (Fig. 1). Il comprime latéralement les branches intestinales et les glandes vitellogènes qui sont peu visibles à ce niveau. Ce testicule mesure de 450 à 550 μm de longueur et de 350 à 450 μm de largeur. Le canal déférent, qui débute sur la face antérieure du testicule, passe sur le côté gauche de l'ovaire en avant duquel il forme une anse vers le côté droit. Il se dilate ensuite en une vésicule séminale et dessine un demi-cercle antérieur avant de déboucher par un étroit conduit à la base du cirre. Celui-ci a grossièrement la forme d'un 7. La partie supérieure est formée par un tube creux de 40 μm environ, élargi à la base et coudé à angle droit. La partie inférieure est une lame pleine de 50 à 70 μm de longueur à bords un peu sinueux. Une



Calceostoma herculanea n.sp.

FIG. 1. — Animal en vue dorsale, d'après une préparation *in toto*.

FIG. 2. — Crochets postérieurs *p* avec la barre transversale *m*.

FIG. 3. — Crochet hamuliforme et crocheton postérieur 1.

FIG. 4. — Cirre.

petite expansion irrégulière prolonge la base vers la concavité du tube et représente la barre transversale du 7 (Fig. 4).

A côté du déférent on observe une petite vésicule prostatique ($50 \times 30 \mu\text{m}$) qui, par un canal parallèle au déférent, vient déboucher à la base du cirre (Fig. 1).

Appareil femelle.

L'ovaire, situé immédiatement en avant du testicule, est légèrement étiré transversalement (100 à $130 \mu\text{m} \times 180$ à $200 \mu\text{m}$). L'oviducte débute au centre de l'ovaire où l'on observe une vésicule claire parfois emplie de spermatozoïdes. Ce réceptacle séminal est relié par un court canal à l'oviducte. Celui-ci, après avoir reçu le vitellooducte médian, se continue vers l'avant par un ootype tétraédrique, marqué à son début par une couronne de glandes de Mehlis. Les parois de cet ootype, qui joue le rôle d'utérus, sont épaisses. Il débouche ventralement par un court conduit à côté du cirre.

Les glandes vitellogènes latérales s'étendent autour des branches intestinales depuis le niveau du pharynx jusqu'au hapter. Les vitellooductes transverses, parfois visibles de part et d'autre du testicule, se réunissent au niveau de l'ovaire et donnent le vitellooducte médian qui se jette dans l'oviducte. Nous n'avons pas observé de vagin.

Un œuf observé dans l'utérus a la forme d'un tétraèdre de $50 \mu\text{m}$ de côté. Trois pôles, dont le postérieur, sont prolongés par un filament de $30 \mu\text{m}$ environ.

DISCUSSION

Ce Monopisthocotylea possède toutes les caractéristiques des Calceostomatidae et rappelle l'espèce type du genre *Calceostoma*: *C. calceostoma* Wagener, 1857 parasite branchial de *Sciaena aquila* (LACÉPÈDE, 1803).

Mais l'espèce que nous venons de décrire s'en distingue par les caractères suivants :

— les crochets postérieurs sont plus petits $45-50 \mu\text{m}$ pour $80-110 \mu\text{m}$ chez *C. calceostoma*;

— la barre transversale est beaucoup plus courte $50-65 \mu\text{m}$ pour $150-210 \mu\text{m}$ chez *C. calceostoma*;

— le cirre mesure $40 \mu\text{m}$ pour le tube creux et $50-70 \mu\text{m}$ pour la lame alors que ces parties mesurent respectivement $55-65 \mu\text{m}$ et $65-100 \mu\text{m}$ chez *C. calceostoma*;

— l'ovaire est massif alors qu'il est nettement lobé chez *C. calceostoma*.

Parmi les autres Calceostomatidae connus (YAMAGUTI, 1963), aucune espèce ne possède toutes les caractéristiques que nous avons soulignées. Nous estimons que le parasite d'*Umbrina canariensis* représente une espèce nouvelle pour laquelle nous proposons le nom de *Calceostoma herculanea*. Nous voulons rappeler ainsi le lieu de sa découverte près du détroit de Gibraltar (Colonnes d'Hercule).

AMPHIBDELLA TORPEDINIS Chatin, 1874

Hôte : *Torpedo marmorata* Risso, 1810.

Habitat : branchies.

Localité : Cabo Negro, Méditerranée.

Matériel étudié : 7 individus montés *in toto*.

1 seule Torpille était parasitée.

Nos exemplaires possèdent un hapter armé de deux paires de crochets mesurant 150 μm environ de longueur. Le cirre est un long tube mince (100 μm) dont l'extrémité distale passe entre des pièces accessoires sclérifiées. La morphologie et la taille de ces pièces correspondent à celles données en 1960 par LLEWELLYN pour *Amphibdella torpedinis* Chatin, 1874. Ce Monogène décrit à l'origine en Méditerranée chez *Torpedo marmorata*, a été retrouvé sur les branchies et dans le cœur de ce Sélacien en divers points de la Méditerranée. Il a été signalé, toujours chez *T. marmorata*, dans l'Atlantique sur les côtes du Sénégal (EUZET et MAILLARD, 1967).

AMPHIBDELLOIDES VALLEI Llewellyn, 1960

Hôte : *Torpedo marmorata* Risso, 1810.

Habitat : branchies.

Localité : Cabo Negro, Méditerranée.

Matériel étudié : 5 individus montés *in toto*.

Les deux torpilles examinées étaient parasitées.

Le hapter de ce petit parasite porte deux paires de crochets de 100 μm environ de longueur séparés par une petite barre transversale de 45 μm . Le cirre et les pièces accessoires ont une taille et une morphologie conformes à la description originale de LLEWELLYN. Cette espèce décrite d'après du matériel recueilli sur les branchies de *Torpedo marmorata* à Sète n'a pour le moment été signalée qu'en Méditerranée.

DICLIDOPHORA MINOR Olsson, 1968

Hôte : *Micromesitius poutassou* Risso.

Habitat : branchies.

Localité : Cabo Negro, Méditerranée.

Matériel étudié : 3 individus montés *in toto* récoltés sur 2 des 4 *M. poutassou* examinés.

Nos exemplaires mesurent de 2,5 à 3,2 mm de longueur et de 0,4 à 0,5 mm de largeur au niveau de l'ovaire. Le haptéur comprend 4 paires de pinces portées chacune par un long pédoncule. Toutes ces pinces ont un squelette de pièces sclérifiées, asymétriques, caractéristique du genre *Diclidophora*. Ces pinces mesurent en moyenne $160\ \mu\text{m} \times 130\ \mu\text{m}$. Entre les pinces postérieures, sur le plan de symétrie, on peut observer une minuscule languette portant 1 paire de crochets larvaires postérieurs, 1 paire de crochets postéro-latéraux et 1 paire d'hamulis.

Dans l'appareil génital mâle, l'ouverture antérieure est entourée par une douzaine d'épines caractéristiques, avec une base implantée dans la musculature et une lame en croc repliée en gouttière.

Ce parasite correspond à *Diclidophora minor* décrit chez *Micromesitius poutassou* sur les côtes atlantiques européennes. EUZET et TRILLES l'ont signalé en 1961 en Méditerranée sur les *M. poutassou* pêchés dans le Golfe du Lion. Nous le signalons donc pour la deuxième fois en Méditerranée mais à une latitude beaucoup plus méridionale.

DICLIDOPHORA PHYCIDIS Parona et Perugia, 1889

Hôte : *Phycis blennoïdes* (Brunnich, 1768).

Habitat : branchies.

Localité : Cabo Negro, Méditerranée.

Matériel étudié : 2 individus montés *in toto*.

Les deux spécimens récoltés sur un seul poisson sont très contractés. Le haptéur est composé de quatre paires de pinces très brièvement pédonculées du type *Diclidophora*. L'ouverture génitale mâle antérieure est marquée par une couronne de 8 crochets à lame en gouttière.

Ce Monogène a été décrit sur les branchies de *Phycis blennoïdes* à Gênes (Italie) et retrouvé chez le même hôte dans l'Atlantique Nord (côtes de Grande-Bretagne) (SPROSTON, 1946).

ANTHOCOTYLE MERLUCII van Beneden et Hesse, 1863

Hôte : *Merluccius merluccius* (L., 1758).

Habitat : branchies.

Localité : côte marocaine de l'Atlantique.

Matériel étudié : 6 individus montés *in toto*.

Les individus récoltés sont de taille très variable. Le hapter, caractéristique, porte 4 paires de pinces très inégales. Celles de la quatrième paire, la plus antérieure, sont de beaucoup les plus grandes mais inégales entre elles. Cette inégalité paraît augmenter avec la taille des pinces celle-ci étant directement liée à celle du parasite. Nous avons ainsi noté :

Pinces antérieures : $750 \times 600 \mu\text{m}$ et $550 \times 400 \mu\text{m}$;
 $480 \times 280 \mu\text{m}$ et $320 \times 220 \mu\text{m}$;
 $400 \times 250 \mu\text{m}$ et $250 \times 180 \mu\text{m}$;
 $380 \times 250 \mu\text{m}$ et $260 \times 200 \mu\text{m}$.

Cette différence est sans doute liée au microbiotope occupé par le parasite sur la branchie.

Les trois autres paires de pinces, beaucoup plus petites ($75 \times 50 \mu\text{m}$), sont semblables. Le squelette est conforme aux schémas déjà donnés. Entre les pinces de la première paire il existe sur le plan de symétrie une petite languette postérieure longue de $250 \mu\text{m}$ à l'extrémité de laquelle nous avons observé trois paires de crochets (postérieurs, postéro-latéraux et hamulis). Le manche des crochets postérieurs forme une pointe qui fait saillie dorsalement sur la languette. L'ensemble paraît fonctionner d'une manière semblable à ce que l'on a signalé chez *Plectanocotyloides obscurum* Euzet et Suriano, 1974.

Anthocotyle merlucii a été décrit à plusieurs reprises sur les branchies du Merlu de l'Atlantique Nord mais plus rarement en Méditerranée (PALOMBI, 1949). Sa présence sur les côtes atlantiques du Maroc n'est donc pas surprenante mais représente le point de récolte le plus méridional.

MICROCOTYLE SEBASTIS Goto, 1894

Hôte : *Helicolenus dactylopterus* (Delaroché, 1809).

Habitat : branchies.

Localité : Cabo Negro, Méditerranée.

Matériel étudié : 6 individus montés *in toto*.

Les 6 exemplaires récoltés sur 4 des 10 Poissons examinés possèdent un hapter subtriangulaire où nous avons compté de 19

à 27 paires de pinces à squelette de type *Microcotyle*. L'atrium génital présente de nombreuses petites épines en forme de cône. Ce parasite, qui ressemble à *Microcotyle donavini* van Ben. et Hesse, 1863, fait partie d'un groupe d'espèces du genre *Microcotyle* dont la distinction est difficile.

Nous rapportons le matériel récolté à *Microcotyle sebastis* Goto, 1894. Cette espèce, découverte chez *Sebastes* au Japon, a été signalée sur les côtes américaines du Pacifique chez *Sebastodes* et *Ophiodon*.

Un *Microcotyle* attribué à *M. sebastis* a été trouvé sur les branchies d'*Helicolenus dactylopterus* au large de Sète.

Mais un examen détaillé de toutes les espèces de ce groupe devra être réalisé pour déterminer leurs caractères distinctifs.

HETERAXINE sp.

Hôte : *Trachurus trachurus* (L., 1758).

Habitat : branchies.

Localité : côte marocaine de l'Atlantique.

Matériel étudié : 1 individu monté *in toto*.

L'unique spécimen récolté est très contracté. Le corps massif mesure 900 μm de longueur et 450 μm de largeur. Le haptéur postérieur n'est séparé du corps que par un léger étranglement.

Ce haptéur asymétrique porte 6 pinces du côté gauche et 17 pinces du côté droit dont les deux antérieures en formation sont très petites. Les pièces sclérifiées ont la disposition caractéristique du genre *Microcotyle*.

L'anatomie est peu visible par suite du développement des glandes vitellogènes et surtout à cause de l'état de contraction.

En nous basant sur la structure des pinces et sur leur disposition dans le haptéur, nous plaçons ce Monogène dans le genre *Heteraxine* Yamaguti, 1938. Mais nous n'avons pu déterminer s'il existe ou non un vagin. De nouvelles recherches sont donc nécessaires pour préciser sa position systématique.

Nous pensons que ce *Polyopisthocotylea* correspond au *Microcotyle* sp. récolté à Plymouth sur les branchies de *T. trachurus* et dont la larve a été décrite par LEWELLYN (1957).

GASTRICOTYLE TRACHURI Van Beneden et Hesse, 1863

Hôte : *Trachurus trachurus* (L., 1758).

Habitat : branchies.

Localité : côte marocaine de l'Atlantique.

Matériel étudié : 9 individus montés *in toto*.

Nos exemplaires correspondent exactement à l'espèce *Gastrocotyle trachuri* signalée sur les branchies de *T. trachurus* et chez divers Carangidae dans tous les océans.

RÉSUMÉ

On signale sur les côtes du Maroc (Méditerranée et Atlantique) 9 espèces de Monogènes dont on étudie la répartition géographique. On décrit *Calceostoma herculanea* espèce nouvelle qui se distingue par la taille des crochets postérieurs du hapter et la morphologie du cirre.

ZUSAMMENFASSUNG

Die geographische Verbreitung an den Küsten Marokkos (Mittelmeer und Atlantik) von neun Monogenea wird untersucht. *Calceostoma herculanea*, eine neue Art, die durch die Grösse der hinteren Fanghaken und die Morphologie des Cirrus gekennzeichnet ist, wird beschrieben.

BIBLIOGRAPHIE

- EUZET, L. & M.H. KTARI, 1970. Le développement larvaire et la position systématique des *Calceostomatidae*. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **271** : 2332-2335.
- EUZET, L. & C. MAILLARD, 1967. Parasites de poissons de mer ouest-africains, récoltés par J. Cadenat. VI. Monogènes de Sélaciens. *Bull. Inst. Fondam. Afr. noire*, **29** (4) : 1435-1493.
- EUZET, L. & J.P. TRILLES, 1961. Présence de *Diclidophora minor* (Olsson, 1868) en Méditerranée (Monogenea - Polyopisthocotylea). *Rapp. P.-v. Réun. Commn. int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **16** (2) : 291-295.
- LLEWELLYN, J., 1957. The larvae of some monogenetic trematode parasites of Plymouth fishes. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, **36** (2) : 243-259.
- LLEWELLYN, J., 1960. Amphibdellid (Monogenean) parasites of electric rays (Torpedinidae). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **39** : 561-589.
- PALOMBI, A., 1949. I trematodi d'Italia. Parte 1. Trematodi monogenetici. *Arch. zool. ital.*, **34** : 203-408.
- SPROSTON, N.G., 1946. A synopsis of the monogenetic Trematodes. *Trans. zool. Soc. Lond.*, **25** (4) : 185-600.
- YAMAGUTI, S., 1963. Systema helminthum IV. Monogenea and Aspidocotylea. Interscience Div., John Wiley and Sons, Inc., New York, 699 p.

Reçu le 7 août 1975

**RÉVISION TAXONOMIQUE DES DIDEMNIDAE
DES CÔTES DE FRANCE (ASCIDIÉS COMPOSÉES).
DESCRIPTION DES ESPÈCES DE BANYULS-SUR-MER.
GENRE *LISSOCLINUM*. GENRE *DIPLOSOMA***

par Françoise LAFARGUE

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

ABSTRACT

A description is given of four species of the family Didemnidae, collected in the area of Banyuls-sur-Mer, which possess a straight spermiduct. The definition of these species also takes into account those features shown in specimens collected from a larger geographical area (English Channel, Atlantic, Western Mediterranean and Adriatic).

The synonymies are given in a tabular form and have been established after examining type material from collections and from samples collected by diving on the type localities. The four species *Lissoclinum perforatum* (Giard, 1872), *Lissoclinum weigelei* Lafargue, 1968; *Diplosoma listerianum* (Milne Edwards, 1841), *Diplosoma spongiforme* (Giard, 1872) are common to both the Atlantic and the Mediterranean.

INTRODUCTION

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une révision approfondie des espèces de la famille des Didemnidae. Les espèces appartenant à la lignée à spermiducte spiralé ont été traitées antérieurement : genre *Trididemnum* (LAFARGUE, 1974), genre *Didemnum* (LAFARGUE, 1975-1976), genre *Polysyncrator* (LAFARGUE, 1975).

TABLEAU DE

Descriptions originales	Descriptions ultérieures	Nomenclature révisée
<i>Leptoclinum perforatum</i> Giard, 1872, p. 152		<i>Lissoclinum perforatum</i> (Giard, 1872)
<i>Diplosoma pseudoleptoclinum</i> Von Drasche, 1883, p. 39		<i>L. perforatum</i>
<i>Lissoclinum argyllense</i> Millar, 1950, p. 389		<i>L. perforatum</i> d'après description originale précise complète
	pars <i>Lissoclinum pseudoleptoclinum</i> HARANT, 1927 p. 221	<i>L. perforatum</i> <i>Didemnum lahillei</i> Hartmeyer, 1909 (échantillon retrouvé)
	<i>L. pseudoleptoclinum</i> HARANT, 1931, p. 63-64 HARANT et VERNIERES, 1933, p. 74 et p. 15, fig. 20 p. 221 p. 221 p. 221	<i>L. perforatum</i> <i>L. weigelei</i> <i>Polysyncraton canetense</i>
	<i>Didemnum perforatum</i> HARANT, 1931, p. 64	? <i>Didemnum</i> sp.
	<i>Didemnum perforatum</i> HARANT et VERNIERES, 1933, p. 69 et p. 67, fig. 77	<i>L. perforatum</i> par la forme des spicules et la structure du tube digestif
	<i>L. pseudoleptoclinum</i> PERES, 1959, p. 302	<i>L. perforatum</i>
	<i>L. pseudoleptoclinum</i> PERES, 1952, p. 41	<i>L. perforatum</i>
	<i>L. pseudoleptoclinum</i> PERES, 1948, p. 60	probablement <i>L. perforatum</i>
	<i>L. argyllense</i> LAFARGUE, 1968, p. 422	<i>L. perforatum</i>
	<i>L. argyllense</i> MÉDIONI, 1970, p. 45	<i>L. perforatum</i>

SYNONYMIE

Localité-type ou localités ultérieures	Lieu de dépôt des collections	Espèces synonymes
Manche Roscoff	Roscoff topotype Tu 22 72 (zoïdes mûrs) et récoltes personnelles	<i>Lissoclinum perforatum</i> (Giard, 1872)
Zaule Baie de Trieste	Vienne 3 colonies syntypiques (zoïdes mûrs)	<i>L. pseudoleptoclinum</i> (Von Drasche, 1883)
Argyll		<i>L. argyllense</i> Millar, 1950
Banyuls	Collections perdues	pars <i>L. pseudoleptoclinum</i> HARANT, 1927
	n° 1539 Banyuls déterm. HARANT La Ruine, avril 1927 1 colonie (zoïdes mûrs, larves) sur un fragment de <i>Pinna rudis</i>	
Banyuls	Collections perdues	pars <i>L. pseudoleptoclinum</i> HARANT, 1931 HARANT et VERNIERES, 1933
Sète	Collection perdue	
	Pas de collections	<i>Didemnum perforatum</i> (Giard, 1872) sensu HARANT et VERNIERES 1933, p. 69 (p. 67, fig. 77)
Mer d'Alboran St. 1282 (110 m) St. 1297	Endoume (testicules, larves)	<i>L. pseudoleptoclinum</i> PERES, 1959
Corse St. 157	Endoume (zoïdes mûrs)	<i>L. pseudoleptoclinum</i> PERES, 1952
Marseille St. 31 face Est grotte îlot Nord Endoume (plongée)	Collection perdue	<i>L. pseudoleptoclinum</i> PERES, 1948
Glénan (Atlantique)	Banyuls matériel abondant	<i>L. argyllense</i> LAFARGUE, 1968
Banyuls	Banyuls matériel abondant	<i>L. argyllense</i> MEDIONI, 1970

Le genre *Lissoclinum* sera envisagé en premier lieu car il est plus étroitement apparenté au genre *Polysyncraton* par la présence de spicules calcaires que le genre *Diplosoma* dépourvu de spicules.

LISSOCLINUM Verrill, 1871

Voir LAFARGUE, 1968, p. 422.

Lissoclinum perforatum (Giard, 1872) (Fig. 1 et 2).

Synonymie

Restreinte : voir tableau annexe.

Matériel examiné

— Les collections mentionnées dans le tableau de synonymie.
 — 113 colonies, 69 récoltes dont 21 ont été effectuées dans la région de Banyuls, les autres proviennent de la région de Marseille, de Port-Cros (Iles d'Hyères) et de la région de Rovinj (Yougoslavie) (1). Ce matériel est déposé dans la collection du Laboratoire Arago n° 1916 à 1941.

A ces échantillons il faut ajouter ceux qui ont été récoltés en abondance à Saint-Jean-de-Luz (zoïdes mûrs, larves, le 5.8.1967) sur les algues et les hydraïres recouvrant les blocs de béton de la jetée de Socoa; ceux qui ont été récoltés aux Açores (Punta Delgada) par L. LAUBIER (2) (grandes colonies à zoïdes mûrs et larves, le 26.6.1969).

Description

Cette espèce ayant déjà fait l'objet d'une description détaillée en 1968, p. 422 (sous le nom de *L. argyllense*), je ne mentionnerai ici que des points importants ou particuliers.

Outre les deux formes de couleur trouvées en Atlantique (blanches : petites colonies; grises : grandes colonies), il existe également en Méditerranée trois autres formes colorées. Une forme jaune soufre (ou orange vif); une forme vert d'eau qui brunit dans le formol (devient mauve puis orange pâle après 24 heures dans ce fixateur, comme toutes les autres formes); une forme de couleur beige rosé sur le vivant qui devient orange après fixation au formol.

Chez la plupart des colonies, les spicules sont très denses (Fig. 1). Quelques colonies, vastes (18 × 18 cm), jaune soufre, vert d'eau ou

(1) Mission accordée par le C.N.R.S. en 1970 dans le Cadre de la Convention d'Echanges.

(2) Du Centre Océanologique de Bretagne (Brest).

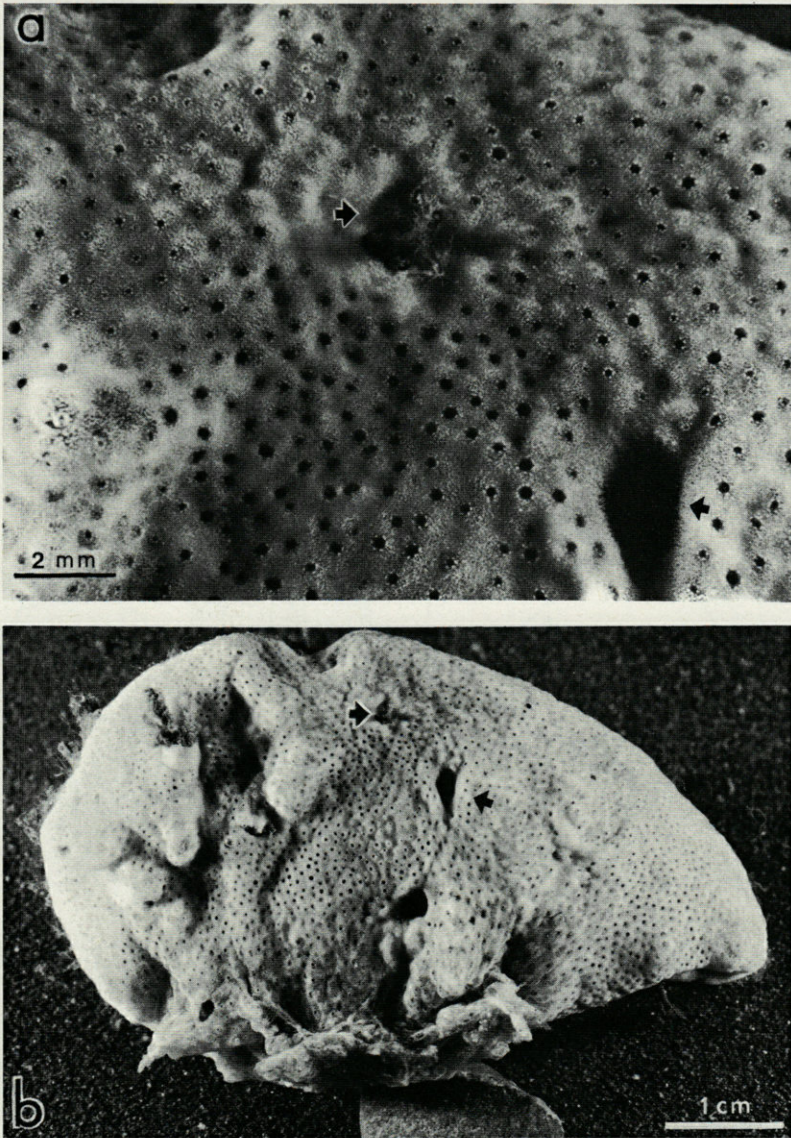


FIG. 1. — *Lissoclinum perforatum* (Giard), colonie fixée sur moule : a, détail de b, flèches au niveau des ouvertures cloacales communes. Photo J. LECOMTE, C.N.R.S.

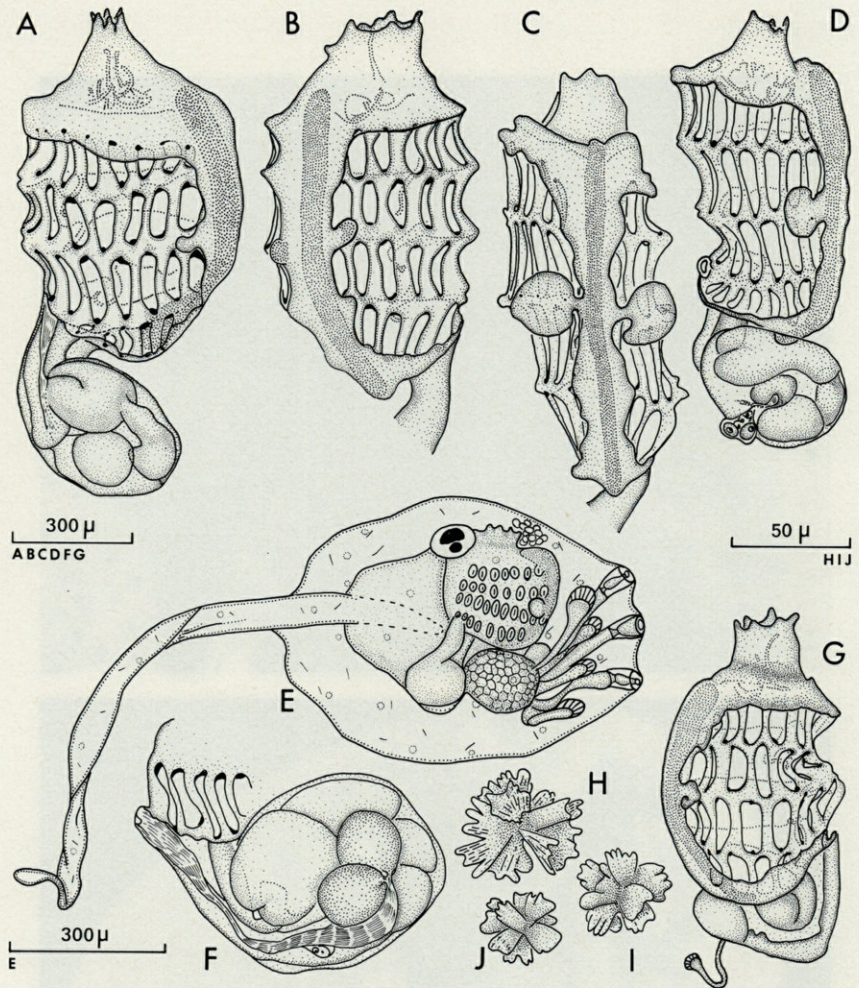


FIG. 2. — *Lissoclinum perforatum* (Giard) : A, zoïde face droite; B, thorax face latéro-ventrale; C, thorax face ventrale; D, zoïde face droite; E, larve (Yougoslavie); F, anomalie de la gonade mâle; G, zoïde face gauche; H, I, J, spicules de forme anormale.

beige rosé, étaient toutefois presque totalement dépourvues de spicules sauf à la périphérie du cormus où ils étaient clairsemés mais régulièrement répartis. Chez ces spicules, l'extrémité distale des rayons, élargie, porte de profondes indentations (Fig. 2 H, I, J). Chez les colonies peu spiculées, les organes thoraciques latéraux des zoïdes sont minuscules. Chez quelques colonies à spicules denses, les O.T.L. (3) sont

(3) Organes thoraciques latéraux.

de taille variable même au sein de la même colonie (Fig. 2 A, B, C, D et G). Ils peuvent être minuscules et passer inaperçus, alors que chez les échantillons récoltés en Atlantique, les O.T.L. sont pratiquement toujours de grande taille.

Chez deux colonies jaune soufre, récoltées l'une aux Roches de Torreilles, l'autre au Cap Rédéris, quelques zoïdes présentaient un testicule à deux lobes individualisés (Fig. 2 F).

La fréquence de ces caractères (rareté des spicules; taille réduite des O.T.L.; testicule divisé en deux lobes) est suffisamment faible (< 2 %) pour qu'ils soient considérés comme des anomalies d'ordre tératologique.

Enfin, dans une colonie récoltée à Banjole (Yougoslavie), le 26 juin 1970, les larves présentaient des O.T.L. développés (fig. 2 E).

Reproduction

Légèrement protandrique.

Tout au long de l'année, la majorité des colonies récoltées contenaient des zoïdes mûrs et des larves; seulement 18 % étaient immatures.

ÉCOLOGIE

Cette espèce semble particulièrement peu exigeante.

Elle est fréquente dans les ports (de commerce ou de plaisance) au niveau de la surface ou à son voisinage, sur la coque des bateaux restant à quai, sur les parois bétonnées des quais et sur les moules (Port-Vendres, Banyuls-sur-Mer, Caranten de Pomègue près de Marseille, dans les îles d'Hyères à Port-Cros, et Rovinj en Yougoslavie).

Dans l'étage infralittoral, l'espèce est fréquente sur tous les types de support (animal, végétal, minéral); elle remonte près de la surface à la faveur des surplombs et des pierres (face intérieure).

Dans l'étage circalittoral, elle est fréquente dans le coralligène (hypolithe) sur les Mélobésiées, les gorgones, etc.

Enfin, dans la biocoenose de la roche du large, VACELET, 1969, p. 213, signale une Synascidie recouvrant presque totalement un exemplaire du Spongiaire *Reniera rhizophora* (St. 8, 130-150 m, Cassidaigne). Je l'ai examinée, il s'agit de *Lissoclinum perforatum* (zoïdes mûrs, larves).

Les supports sont variés. Outre ceux déjà cités, signalons les plus fréquents :

de nature végétale : *Codium*, Cystoseirés, posidonies...

de nature animale : Spongiaire (*Cliona viridis*); Bryozoaires (*Hippodiplosia fascialis*); Ascidies (Microcosmes des fonds rocheux);

de nature minérale : roche en place; ardoises immergées au Troc (26 m) et à l'Île Grosse (10 m, face horizontale inférieure).

Localités des récoltes effectuées dans la région de Banyuls : Cap Béar, Cap Oullestreil, Le Sphinx, les Elmes, le Port, l'Île Grosse, Cap l'Abeille, Les Lloses, Cap Rédéris.

DISCUSSION

De toutes les espèces de Didemnidae de nos côtes françaises (d'Atlantique comme de Méditerranée), celles du genre *Lissoclinum* qui sont au nombre de deux seulement, sont incontestablement les moins difficiles à reconnaître. Les différences spécifiques nettes, reposent sur un ensemble de caractères relativement faciles à mettre en évidence et déjà mentionnés dans le tableau de la page 430 (LAFARGUE, 1968). La présence d'une languette cloacale chez *L. weigelei* et son absence chez *L. perforatum* offrent l'avantage de pouvoir assurer la diagnose en l'absence de gonades et de spicules (dans le cas où ces derniers auraient disparu au cours de la conservation).

Dans ces conditions, il peut paraître curieux que *L. perforatum* ait fait l'objet de nombreuses confusions et que *L. weigelei* n'ait été découvert qu'en 1968. En fait, *L. weigelei*, sans être vraiment rare car il est abondant mais de façon très localisée, peut passer inaperçu étant inaccessible aux engins de récolte indirecte (dragues, chaluts, etc.). Quant à *L. perforatum*, espèce banale au contraire, elle a fait l'objet de nombreuses descriptions erronées et a été attribuée à des genres différents selon les auteurs. La difficulté à son sujet est avant tout d'ordre taxonomique. Il me semble approprié d'exposer ici une vue d'ensemble de cette question complexe déjà traitée ailleurs (LAFARGUE, 1971) et dont les résultats détaillés sont portés sur le tableau de synonymie, joint à l'étude de cette espèce.

L'insuffisance et l'inexactitude des descriptions ont été à l'origine d'une surestimation de la diversification : plusieurs auteurs ayant décrit à son sujet une espèce nouvelle, dans des zones géographiques distinctes. Les récoltes que j'ai effectuées dans diverses localités-types ainsi que l'examen des collections correspondantes m'ont permis de m'assurer de l'identité absolue de ces différentes espèces. Pour respecter la loi de priorité, l'espèce de VON DRASCHE, 1883 (Rovinj, Adriatique), celle de MILLAR 1950 (Argyll, côte ouest d'Ecosse) doivent donc être mises en synonymie avec celle de GIARD 1872 (Roscoff, Manche).

Les auteurs les plus anciens ont attribué cette espèce à une

lignée phylétique différente. GIARD (1872, p. 152) suivi de LAHILLE (1890, p. 88) classent l'espèce dans le genre *Leptoclinum* (synonyme de *Didemnum*, lignée à spermiducte spiralé), sans donner d'ailleurs plus de précisions sur la structure de la gonade mâle. C'est pour cette raison, sans doute, que HARANT distingue deux espèces à spicules flabellés, d'aspect identique : l'une à spermiducte droit *Lissoclinum perforatum* (Von Drasche, 1883) et l'autre à spermiducte spiralé *Didemnum perforatum* (Giard, 1872). Cette dernière espèce n'a été trouvée qu'une seule fois en état de maturité sexuelle par HARANT à Sète, en août 1930; il signale alors la présence d'un seul follicule testiculaire et d'un spermiducte à 6 tours de spire. Malheureusement, les caractères spécifiques évoqués par HARANT ne sont pas valables. Une partie est erronée et l'autre, contradictoire, tend à prouver qu'il y a eu confusion entre plusieurs espèces.

A propos de *L. pseudoleptoclinum*, HARANT signale (1927, p. 221) un cormus glaireux blanchâtre, des spicules flabellés, deux lobes testiculaires, un spermiducte droit. L'échantillon de la collection de Banyuls n° 1539 déterminé par HARANT que j'ai examiné, correspond en fait à *Didemnum lahillei* Hartmeyer, 1909 (notons que l'aspect glaireux du cormus s'applique mieux à *D. lahillei* qu'à *L. pseudoleptoclinum*).

Les spécimens de VON DRASCHE conservés au Muséum de Vienne que j'ai examinés ainsi que les topotypes que j'ai récoltés vivants dans la région de Rovinj, sont identiques en tous points à l'espèce de GIARD (spécimens de la collection de Roscoff et topotypes récoltés personnellement) : absence de languette cloacale, testicule unique, spermiducte droit. Ces caractères ne correspondent pas à ceux observés par HARANT qui en 1931, p. 63 et 64, signale la présence d'une languette cloacale (comme chez *L. weigelei*), un cormus blanchâtre veiné de rouge (aspect du cormus de *Poly-syncraton canetense*) et toujours la présence de deux lobes testiculaires (comme chez *L. weigelei*) avec un spermiducte droit. La présence de spicules flabellés correspond à *L. perforatum* (les spicules de *L. weigelei* sont très différents). La longueur respective des lobes buccaux n'a pas l'intérêt spécifique accordé par HARANT. Comme le fait justement remarquer PERES, 1952, p. 41, ce caractère est inconstant. Toujours à propos de *L. pseudoleptoclinum*, HARANT et VERNIERES (1933, p. 74 et p. 15, fig. 20) reprennent les caractères cités précédemment et donnent une figure du zoïde mais pas des spicules. Le dessin du tube digestif, trop schématique, ne permet pas d'interprétation.

L'ensemble de ces publications montre que le taxon *L. pseudoleptoclinum* au sens de HARANT désigne un mélange d'espèces dont *L. perforatum* représente la plus grosse partie ainsi que *L. weigelei*; *P. canetense* et *D. lahillei* ne représentent qu'une très faible part.

Quant au *L. pseudoleptoclinum sensu PERES*, les spécimens que j'ai examinés correspondent à *L. perforatum*.

En ce qui concerne l'autre espèce reconnue par HARANT, *Didemnum perforatum*, une excellente figure en est donnée par cet auteur (1933, p. 67, Fig. 77). Un zoïde immature y est représenté encore enveloppé par une fine couche de tunique commune qui emprisonne quelques spicules. Cette figure montre clairement qu'il s'agit d'un *Lissoclinum*. La structure du tube digestif est en effet tout à fait conforme à celle des espèces appartenant à la lignée à spermiducte droit (LAFARGUE, 1968, p. 361). La forme flabellée des spicules et l'absence de languette cloacale permettent de conclure qu'il s'agit bien de *L. perforatum*. Le *D. perforatum* signalé à Sète reste indéterminable étant donné qu'aucune espèce de nos côtes ne correspond aux caractères mentionnés : testicule simple, spermiducte spiralé, absence de languette cloacale, présence de spicules flabellés.

Donc la plus grande partie du matériel de *D. perforatum sensu HARANT* doit être placée en synonymie avec *L. perforatum*. Il en est sans doute de même du *D. perforatum* au sens de PÉRÈS (1948, p. 405) que je n'ai pas pu examiner.

Enfin, je n'ai pas cherché à examiner l'holotype de MILLAR. La description précise et complète donnée par l'auteur ne laisse aucun doute quant à l'identité de cette espèce avec celle de GIARD.

Lissoclinum weigelei Lafargue, 1968

(Fig. 3)

Synonymie

Lissoclinum weigelei Lafargue, 1968, p. 429 (matériel atlantique)

Lissoclinum weigelei (MEDIONI, 1970, p. 45, matériel méditerranéen).

Matériel examiné

- Le matériel cité en synonymie.
- 39 colonies récoltées dans la région de Banyuls, de Marseille et de Port-Cros.
- 24 colonies récoltées en Yougoslavie à Pomer en juin 1970 (zoïdes mûrs, larves); 1 colonie récoltée à Figarola (zoïdes immatures).
- 45 colonies récoltées aux Açores le 26.6.1969 (4) (Punta

(4) Par L. LAUBIER.

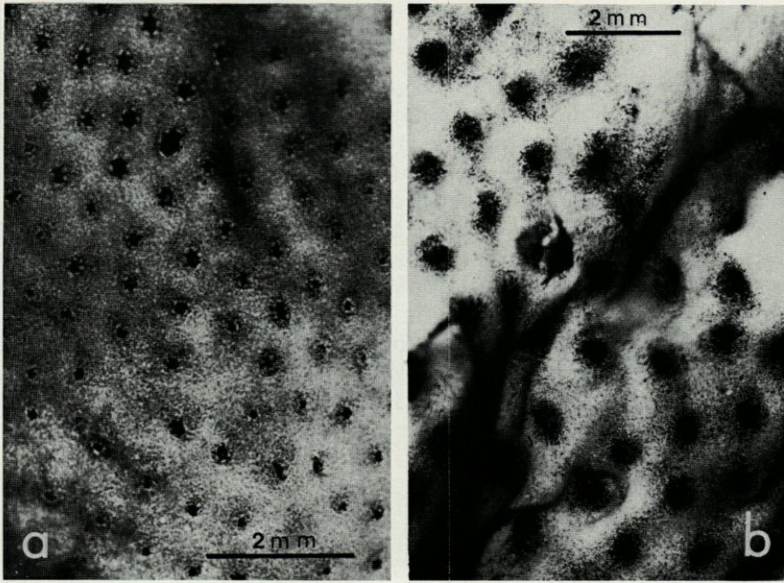


FIG. 3. — *Lissoclinum weigelei* Lafargue : a, colonie des Açores; b, colonie de l'Archipel de Glénan. Photo J. LECOMTE, C.N.R.S.

Delgada) sur une épave métallique située à la sortie du port, à 10-20 m (zoïdes mûrs) et sur les roches à 8-10 m.

Ce matériel est déposé dans la collection du Laboratoire Arago (n° 1908 à 1915; 2006).

Description

Cette espèce a été décrite en détail en 1968, p. 426. Les échantillons mentionnés ci-dessus présentent seulement des différences dans l'aspect extérieur des colonies qui seront traitées en même temps que l'écologie.

Reproduction

Légèrement protandrique.

Juin : zoïdes mûrs dans la région de Banyuls; zoïdes mûrs et larves dans la région de Rovinj.

Août-septembre : zoïdes mûrs et larves dans la région de Banyuls. Les récoltes sont trop rares durant les autres mois de l'année pour donner des renseignements valables sur le cycle de reproduction.

ÉCOLOGIE

Les colonies récoltées au large de Collioure sur de vastes dalles horizontales à 20 m de profondeur, formaient de grandes plaques d'une vingtaine de centimètres d'envergure, de couleur beige chamois. Dans la région de Banyuls, les colonies sont plus petites (quelques centimètres d'envergure), fixées sur les parois rocheuses verticales surplombantes de l'étage infralittoral et dans les grottes superficielles. L'espèce n'est jamais très abondante contrairement à ce qui a été observé en Atlantique à Saint-Jean-de-Luz. Là, les colonies (zoïdes mûrs, larves) de 15 cm de diamètre environ, sont régulièrement réparties tous les 20 cm sur les blocs de béton situés au pied de la jetée de Socoa (épibiose du premier degré ou du deuxième degré sur les algues). Enfin, à Pomer (Yougoslavie), les colonies étaient abondantes à la face inférieure des pierres près de la surface (baie abritée).

DISCUSSION

L'espèce a été déjà discutée à propos des spécimens décrits en Atlantique (LAFARGUE, 1968, p. 429). En ce qui concerne les spécimens méditerranéens, la comparaison avec *L. perforatum* a été traitée à propos de cette espèce. Deux autres espèces sont à considérer : *Lissoclinum fragile* et *Leptoclinum marginatum*.

La colonie de *L. weigelei* est extrêmement fragile, la couche supérieure se désagrège rapidement au contact des pinces, aussi dans les collections, les colonies sont-elles rarement intactes. Ce caractère rapprocherait cette espèce du *Lissoclinum fragile* (Van Name, 1902, p. 370) des Bermudes. La figure de la colonie donnée par cet auteur en 1902, celles des spicules et du zoïde (1902, 1921, 1945) confirment son étroite parenté. La description est incomplète (O.T.L., larves), il faudrait examiner les types de collection et les topotypes vivants, pour décider si *L. weigelei* est une espèce distincte de *L. fragile*.

Je me suis demandée (5) si *Lissoclinum weigelei* pouvait être placé en synonymie avec *Leptoclinum marginatum* Von Drasche, 1883, p. 34. J'ai en effet retrouvé *L. weigelei* dans la région de Rovinj. Mais rien ne permet d'affirmer l'identité des deux espèces actuellement. La description originale de VON DRASCHE bien que très succincte, signale cependant deux éléments défavorables à cette

(5) A la suite d'une suggestion émise par F.W.E. ROWE du British Museum, lors d'une communication personnelle.

hypothèse : la consistance de cuir du cormus d'une part, et l'attribution au genre *Leptoclinum* d'autre part (synonyme de *Didemnum* à spermiducte spiralé et non droit comme chez *Lissoclinum*). Or à ma connaissance, le travail de VON DRASCHE bien que très ancien, ne comporte aucune erreur d'attribution de lignée sur l'ensemble des espèces décrites. Il distinguait en effet dans ce groupe d'espèces deux familles : les Didemnidae rassemblant les espèces à spermiducte spiralé et les Diplosomidae rassemblant les espèces à spermiducte droit. Enfin l'holotype étant resté introuvable au Muséum de Vienne, l'incertitude demeure. L'espèce de VON DRASCHE peut être rapportée aussi bien à une espèce du genre *Didemnum* comme le fait HARANT (1927 p. 218 et 1933, p. 70) qui la considère synonyme de *Didemnum canum* Hartmeyer, 1909.

DIPLOSOMA Mac Donald, 1859

Voir LAFARGUE, 1968, p. 406. LAFARGUE et VALENTICIC, 1973, p. 147.

Diplosoma listerianum (Milne Edwards, 1841)

(Fig. 4 a, b et c)

Synonymie

- voir *Diplosoma listerianum*; LAFARGUE, 1968, p. 406.
- pars *Diplosoma listerianum*; PÉRÈS, 1956, p. 282, St. 527 algue souple (zoïdes mûrs), conservé à la Station marine d'Endoume.
- pars *Lissoclinum pseudoleptoclinum* PÉRÈS, 1956, p. 7, échantillon 304, immature (lagune de Venise) conservé à la Station marine d'Endoume. La présence ou l'absence d'appendice fixateur permet d'éviter une confusion entre *L. perforatum* (*L. pseudoleptoclinum*) et *D. listerianum* (*D. gelatinosum*) en l'absence de spicules et de larves.

Matériel examiné

- les spécimens cités plus haut.
- 111 colonies, 28 récoltes (dont 22 effectuées dans la région de Banyuls-sur-Mer, 3 à Arcachon (6), 3 dans la région de Rovinj (Yougoslavie). Ce matériel est déposé dans la collection du Laboratoire Arago (n° 1942 à 1964).

(6) Sur les « pignots » des parcs à huitres et sur les bidons flottants du port de plaisance et du port de la Vigné.

Description

Voir LAFARGUE, 1968, p. 408.

Dans la région de Banyuls, l'aspect des colonies de *D. listerianum* ne présente pas de différences notables avec celles de l'Archipel de Glénan. Les photographies (Fig. 4 a, b et c) mettent en évidence la transparence de la tunique, la présence de granules pigmentaires d'aspect analogue aux spicules qui n'existent pas chez les espèces du genre; cette ressemblance a pu prêter à confusion (CARLISLE, 1953,

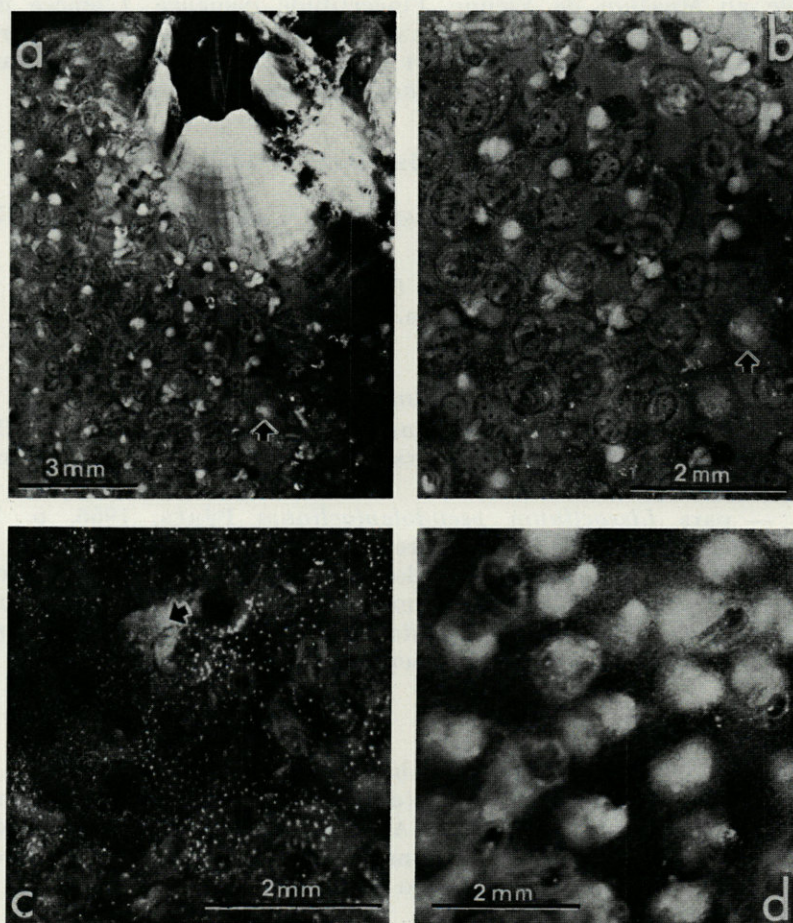


FIG. 4. — *Diplosoma listerianum* (Milne Edwards) colonie fixée sur moule : a, forme typique, zoïdes et larve (flèche) visibles par transparence; b, détail de a; c, forme à granulations pigmentaires, Copépoïde cyclopoïde vu par transparence (flèche); d, *Diplosoma spongiforme* (Giard). Photo J. LECOMTE, C.N.R.S.

p. 61). Sur la figure 4 c, on aperçoit entre les zoïdes un Copépode Cyclopoïde vu par transparence. Sur la figure 4 a et b, on aperçoit par transparence non seulement les zoïdes dont les lobes buccaux sont pigmentés mais encore des larves à queue enroulée.

A Pirano (Yougoslavie), dans les fonds vaseux situés à 22 mètres de profondeur, les colonies de *D. listerianum* forment de grandes plaques minces, évidées dans la partie centrale, reposant directement sur le substrat meuble.

Reproduction

L'espèce est légèrement protandrique.

La segmentation des œufs s'effectue après que ces derniers aient été expulsés dans la tunique commune contrairement à *D. spongiforme*, espèce chez laquelle la segmentation des œufs s'effectue alors qu'ils se trouvent encore dans le sac viscéral du géniteur (LAFARGUE, 1968, p. 417).

Tout au long de l'année, la majorité des colonies récoltées contiennent des zoïdes mûrs, des œufs en segmentation et des larves. Le 18 mars 1970, une plaque d'ardoise immergée depuis deux mois en pleine eau, à 10 m, au-dessus d'un fond situé à 26 m, portait une belle colonie contenant des œufs en segmentation (4 blastomères).

Les spermatozoïdes mesurent une quarantaine de μ de long. Une étude ultrastructurale a été effectuée sur cette espèce et sur *Lissoclinum perforatum* désigné sous le nom de *L. pseudoleptoclinum* (TUZET, BOGORAZE et LAFARGUE, 1972).

ECOLOGIE

Sauf exceptions, l'espèce est cantonnée dans les hauts niveaux de l'étage infralittoral ce qui confirme les observations faites à ce sujet en Atlantique. Elle est abondante sur les coques de bateaux qui restent à quai dans les ports, sur les moules, les *Padina pavonia*, etc. ainsi que dans les bacs de l'aquarium public du Laboratoire Arago (sur les parois rocheuses cimentées et sur les Crustacés décapodes).

En Adriatique Nord, près de Rovinj, *Diplosoma listerianum* a été récolté dans les hauts niveaux mais également à des profondeurs relativement grandes (22 mètres et 35 mètres) sur des fonds vaseux riches en microcosmes. Cette eury bathie semble tout à fait exceptionnelle. Cependant je l'ai trouvé une fois en chalutage au large de Banyuls entre 44 et 98 mètres de profondeur.

Les supports sont de types variés : animaux sessiles (Asciidiidae) ou vagiles (Décapodes divers), végétaux, roches, épaves diverses, pontons flottants, bidons métalliques flottants des ports de plaisance, etc.

Localités des récoltes effectuées dans la région de Banyuls : Port de Banyuls, Ile Grosse, Cap l'Abeille, Port de Port-Vendres.

DISCUSSION

Diplosoma listerianum est très proche de *Diplosoma spongiforme* que je nommais en 1968 *D. cupuliferum* (voir discussion de *Diplosoma spongiforme*, à ce sujet).

Diplosoma migrans (Menker et Ax, 1970) p. 323, de la Mer du Nord, est également très proche (voir LAFARGUE, 1972, p. 110) mais s'en distingue par la structure de la tunique, des « glandes pyloriques » et par la position des gonades.

Diplosoma carnosum Von Drasche, 1883, p. 41, de l'Adriatique est une bonne espèce que j'ai eu l'occasion de récolter dans la localité type, très voisine de *Diplosoma listerianum*. Les colonies et les zoïdes sont plus grands, les testicules comprennent 2 à 5 lobes (au lieu de 2), la larve présente un nombre supérieur de prolongements ectodermiques (3 à 4 paires, au lieu de ≤ 2 paires). *Diplosoma chamaelon* Von Drasche, 1883, p. 40, n'est pas une bonne espèce mais est synonyme de *Diplosoma spongiforme* (Giard, 1872). J'ai examiné 5 colonies syntypiques conservées au Muséum de Vienne et présentant tous les stades du cycle sexuel.

Diplosoma spongiforme (Giard, 1872)

(Fig. 4 d)

Synonymie

- *Astellium spongiforme* Giard, 1872, p. 157 (topotypes examinés).
- pars *Diplosoma spongiforme*; LAHILLE, 1890, p. 123 (topotypes examinés).
- non *Diplosoma carnosum-spongiforme* Drasche sensu LAHILLE, 1890, p. 125, que la description succincte ne permet par d'identifier.
- *Diplosoma chamaelon* Von Drasche, 1883, p. 40.
- 5 colonies syntypiques examinées présentant tous les stades du cycle sexuel, conservées au Muséum de Vienne.
- *Lissoclinum cupuliferum* Kott, 1952, p. 79, holotype conservé au Musée de Londres (examiné).
- *Diplosoma cupuliferum*; LAFARGUE, 1968, p. 413 (abondant matériel d'Atlantique).
- *Diplosoma cupuliferum*; MEDIONI, 1970, p. 46 (matériel méditerranéen).
- pars *Diplosoma listerianum*; PÉRÈS, 1956, p. 282, St. 527, sur Cystoseires. Echantillon (zoïdes mûrs, larves) conservé à la station marine d'Endoume.

Matériel examiné.

- Les spécimens cités en synonymie.
- 69 colonies, 37 récoltes dont 31 effectuées dans la région de Banyuls (les autres proviennent de Brest, Biarritz, Marseille et Rovinj en Yougoslavie). Ce matériel est déposé dans la collection du Laboratoire Arago (n° 1970 à 1987).

Description

Voir LAFARGUE, 1968, p. 413.

Dans la région de Banyuls, les colonies sont d'une taille généralement inférieure à celles de l'archipel de Glénan (l'anatomie des zoïdes et des larves est identique). Comme l'a fait remarquer justement MEDIONI, ces colonies de Banyuls ne présentent qu'une seule couche de zoïdes car la périphérie du cormus ne se retourne pas sur le substrat comme cela se produit en Atlantique (Glénan, LAFARGUE, 1968, p. 437). Toutefois les colonies présentent la même faculté d'enveloppement qu'en Atlantique. La photographie (Fig. 4 d) montre la surface d'une colonie; la tunique plus opaque que celle de *D. listerianum* laisse voir cependant les zoïdes par transparence. Cette colonie est en épibiose de 4^e ordre; elle enveloppe complètement le Mollusque *Avicularia hirundo* et recouvre totalement des colonies de *Didemnum maculosum* qui se trouvent fixées sur l'aviculaire. Le Mollusque est lui-même fixé sur la gorgone *Lophogorgia sarmentosa* qui provient des fonds situés au large du Cap Rédérès à 35-40 m. Toutes ces espèces sous-jacentes sont bien vivantes car la colonie de *Diplosoma spongiforme* forme un voile lâche à travers lequel la circulation d'eau s'effectue abondamment. Bien entendu, la tranche de la coquille du Mollusque est libre : ses valves peuvent s'entre-bailler normalement.

Comme l'écrit PÉRÈS, 1956, p. 282 : « il est indiscutable que les diverses formes de *D. listerianum* (forma *typica*, *spongiforme*, etc.) sont unies par tous les intermédiaires ». En ce qui concerne l'aspect des colonies, les variations d'épaisseur, d'opacité, de pigmentation sont telles qu'il est impossible dans certains cas de distinguer *D. listerianum* de *D. spongiforme*. Seul l'examen des œufs et des larves permet d'établir une diagnose certaine.

Reproduction

Légèrement protandrique.

Le cycle de reproduction semble moins rapide que chez *D. listerianum*. Chez *D. spongiforme*, les colonies contiennent des zoïdes immatures d'octobre à décembre. En janvier, les testicules apparaissent (chez une partie des spécimens récoltés). En février, mars, la spermiogénèse est active. En avril, les ovocytes apparaissent puis les œufs se segmentent. En mai, les embryons se développent : 50 % des colonies contiennent des larves prêtes à éclore; ce pourcentage augmente jusqu'en septembre.

ECOLOGIE

L'eury bathie de cette espèce est plus grande en Méditerranée qu'en Atlantique. C'est ainsi que dans le port de Port-Vendres *D. spongiforme* remonte jusqu'à la surface sur les ponts flottants et les quais. *D. spongiforme* se fixe également à la face inférieure des pierres dans les cinq premiers mètres de profondeur et sur les surplombs à faible profondeur. Dans l'ensemble de l'étage infralittoral, *D. spongiforme* se fixe sur des surfaces rocheuses diversement inclinées et orientées. Dans l'étage circalittoral, il existe sur le coralligène et un peu partout en épibiose sur divers types de support. Parmi les supports les plus fréquents, il faut citer les gorgones : *Eunicella stricta* (*D. spongiforme* recouvre souvent alors le Bryozoaire *Schismopora avicularis* qui entoure quelques ramifications de la gorgone), *Lophogorgia sarmentosa* (dans ce cas, l'Ascidie se fixe sur le Mollusque *Avicularia hirundo*), les microcosmes, les huîtres, les Cystoseïres, les épaves métalliques coulées, etc.

Localités des récoltes effectuées dans la région de Banyuls : Roches de Torreilles, Port-Vendres, Grotte de Béar, Sphinx, Ile Grosse, Cap l'Abeille, Cap Rédéris, Cap Creus.

DISCUSSION

La plupart des espèces de *Diplosoma* ont déjà été discutées en 1968 (p. 419). J'avais montré en particulier, que le mode de développement des œufs ainsi que la structure des larves constituaient les meilleurs critères pour séparer les deux espèces de nos côtes : *D. listerianum* et *D. spongiforme* que j'appelais alors *D. cupuliferum*. Ce changement de taxonomie mérite un développement.

La plupart des auteurs européens ne reconnaissaient qu'une espèce de *Diplosoma* (*D. listerianum*). A Roscoff, en 1872, GIARD fut le premier à les séparer en décrivant *Astellium spongiforme* de façon incomplète et erronée. A Plymouth, en 1952, KOTT retrouve l'espèce de GIARD qu'elle décrit de façon plus complète en tenant compte des larves, en particulier. Elle considère l'espèce comme nouvelle et l'attribue par erreur au genre *Lissoclinum* (présence de granulations pigmentaires d'aspect analogue à celui des spicules). En 1968, j'avais déjà pensé que l'espèce de KOTT et de GIARD étaient identiques. Depuis, j'ai pu m'en assurer de façon certaine en comparant les topotypes de l'espèce de GIARD à l'holotype de l'espèce de KOTT. *Diplosoma cupuliferum* doit être placé en synonymie avec *D. spongiforme* pour respecter la loi d'antériorité.

CONCLUSION

Dans la région de Banyuls-sur-mer (Méditerranée occidentale) quatre espèces de Didemnidae à spermiducte droit ont été identifiées. Ces espèces sont communes à l'Atlantique Nord Oriental tempéré et à la Méditerranée. Deux appartiennent au genre *Lissoclinum* (*L. perforatum* et *L. weigelei*) caractérisé par la présence de spicules et d'organes thoraciques latéraux. La diagnose de ces espèces repose essentiellement sur la structure de la gonade mâle et des spicules. Les deux autres espèces appartiennent au genre *Diplosoma* (*D. listerianum* et *D. spongiforme*) caractérisé par l'absence de spicules et d'organes thoraciques latéraux. Leur diagnose spécifique repose essentiellement sur le mode de développement des œufs et la structure des larves.

RÉSUMÉ

Quatre espèces de Didemnidae appartenant à la lignée à spermiducte droit (genre *Lissoclinum* et genre *Diplosoma*) sont décrites à partir d'échantillons récoltés dans la région de Banyuls-sur-mer. Cependant, la définition de ces espèces tient compte, également des caractères présentés par les spécimens récoltés dans une zone géographique plus vaste (Manche, Atlantique, Méditerranée occidentale, Adriatique). Les synonymies sont présentées sous la forme de tableaux détaillés; elles ont été établies d'après l'examen des types de collection et des échantillons prélevés en plongées par l'auteur dans les localités-types correspondantes. Ces quatre espèces : *Lissoclinum perforatum* (Giard, 1872), *Lissoclinum weigelei* Lafargue, 1968, *Diplosoma listerianum* (Milne Edwards, 1841), *Diplosoma spongiforme* (Giard, 1872) sont communes à l'Atlantique et à la Méditerranée.

ZUSAMMENFASSUNG

Vier Didemniden-Arten mit geradem Spermidukt (Gattung *Lissoclinum* und Gattung *Diplosoma*) werden anhand von Exemplaren beschrieben, die in der Gegend von Banyuls-sur-Mer gesammelt wurden. Die Definition dieser Arten berücksichtigt jedoch ebenfalls die Merkmale in anderen Gegenden gesammelter Exem-

plare (Aermelkanal, Atlantik, westliches Mittelmeer, Adria). Die Synonymien sind in einer Tafel zusammengestellt; sie beruhen auf der Untersuchung von Typusexemplaren und von Tieren, die an den entsprechenden Typlokalitäten gesammelt wurden. Diese vier Arten sind im Atlantik und im Mittelmeer verbreitet : *Lissoclinum perforatum* (Giard, 1872), *Lissoclinum weigelei* Lafargue, 1968, *Diplosoma listerianum* (Milne Edwards, 1841), *Diplosoma spongiforme* (Giard, 1872).

BIBLIOGRAPHIE

- CARLISLE, D.B., 1953. Presenza di spicole in *Diplosoma listerianum* (Milne Edwards). Contributo alla systematica degli Ascidiacea, Didemnidae. *Publ. Staz. zool. Napoli*, 24 : 62-68.
- DRASCHE, R. von, 1883. Die Synascidien der Bucht von Rovigno (Adria). Wien : 1-41.
- GIARD, A.M., 1872. Recherches sur les Ascidies Composées ou Synascidies. *Archs Zool. exp. gén.*, 1 (sér. 1) : 501-704.
- HARANT, H., 1927. La faune ascidiologique de Banyuls et de Cette. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 4 : 209-251.
- HARANT, H., 1931. Contribution à l'histoire naturelle des Ascidies et de leurs parasites. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, 8 : 231-389.
- HARANT, H. & P. VERNIÈRES, 1933. Tuniciers, in : *Faune de France*, Paris 27 : 1-99.
- HARTMEYER, R., 1909-1911. Tunicata (Manteltiere). *Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs*, 3, supplt : 1281-1773.
- KOTT, P., 1952. Observations on compound Ascidiacs of the Plymouth area, with descriptions of two species. *J. mar. biol. ass. U.K.*, 31 : 65-83.
- LAFARGUE, F., 1968. Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. II. Les Didemnidae. Systématique. Ecologie. *Vie Milieu*, 19 (2A) : 353-446.
- LAFARGUE, F., 1971. Note préliminaire concernant les Ascidies récoltées dans la région de Rovinj (Yougoslavie). *Thalassia Yougosl.*, 7 (2) : 515-524.
- LAFARGUE, F., 1972 a. Les Didemnidae (Prochorta) d'Helgoland. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 23 : 100-116.
- LAFARGUE, F., 1974. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies Composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Généralités. Genre *Trididemnum*. *Annls Inst. océanogr., Paris*, 50 (2) : 173-184.
- LAFARGUE, F., 1975. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies Composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre *Didemnum* première partie : larves à 3 ventouses. *Annl. Inst. océanogr.*, Paris, 51 (2) : 173-194.
- LAFARGUE, F., 1975. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies Composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre *Polysyncraton*. *Vie Milieu*, 25 (1A) : 133-164.

- LAFARGUE, F., 1976. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies Composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre *Didemnum* 2^e partie : larves à 2 ventouses. *Annl. Inst. océanogr., Paris*, 52 (1) (sous-presse).
- LAFARGUE, F. & T. VALENTICIC, 1973. *Diplosoma carnosum* Von Drasche, 1883 (Ascidie Composée, Nord Adriatique) et Essai de clé tabulaire des espèces européennes du genre *Diplosoma*. *Biol. Věst. (Ljubljana)*, 21 (2) : 139-151.
- LAHILLE, F., 1890. Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse : 1-330.
- MÉDIONI, A., 1970a. Ascidies du benthos rocheux de Banyul-sur-Mer. Didemnidae (Ascidies Composées). *Vie Milieu*, 21 (1A) : 25-48.
- MENKER, D. & P. AX, 1970. Zur Morphologie von *Arenadiplosoma mi-grans* n.g., n.sp., einer vagilen Ascidiën-Kolonie aus dem Mesopsammal der Nordsee (Tunicata, Ascidiacea). *Z. Morph. ökol. Tiere*, 66 : 323-336.
- MILLAR, R.H., 1950. *Lissoclinum argyllense* n.sp., a new ascidian from scotland. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29 : 289-292.
- MILNE EDWARDS, H., 1841. Observations sur les Ascidies Composées des côtes de la Manche. *Mem. Acad. Sci., Paris*, 18 : 217-326.
- PÉRÈS, J.M., 1948a. Recherches sur le sang et la tunique commune des Ascidies Composées. I. Aplousobranchiata (Polyclinidae et Didemni-dae). *Annl. Inst. océanogr. Monaco*, 23 (4) : 345-473.
- PÉRÈS, J.M., 1948c. Notes sur deux espèces d'Ascidies du golfe de Marseille. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 8 (2-3) : 54-61.
- PÉRÈS, J.M., 1952. Ascidies de la roche littorale Corse. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 6 (2) : 35-43.
- PÉRÈS, J.M., 1956a. Note sommaire sur quelques Ascidies récoltées dans la lagune de Venise par H. Giordani-Soika. *Boll. Mus. Civ. Venezia*, 9 : 7-9.
- PÉRÈS, J.M., 1956b. Etudes sur le seuil Siculo-Tunisien. II. Ascidies. *Résultats scientifiques des campagnes de la Calypso, in Annl. Inst. océanogr. Monaco*, 32 : 265-304.
- PÉRÈS, J.M., 1959. Campagne de la « Calypso » en Mer d'Alboran et dans la baie Ibero-Marocaine (1958). I. Ascidies. *Annl. Inst. océanogr. Monaco*, 37 (4) : 295-313.
- TUZET, O., D. BOZORAZE & F. LAFARGUE, 1972. Recherches ultrastructurales sur la spermiogenèse de *Diplosoma listerianum* (Milne Edwards, 1841) et *Lissoclinum pseudoleptoclinum* (Von Drasche, 1883) (Ascidies Composées, Aplousobranches). *Annl. Sci. nat. (sér. 12)*, 14 : 177-190.
- VACELET, J., 1969. Eponges de la roche du large et de l'étage bathyal de Méditerranée. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. (sér. A)*, 59 (2) : 146-219.
- VAN NAME, W.G., 1902. The ascidians of the Bermuda Islands. *Trans. Conn. Acad. Arts. Sci.*, 11 : 325-412.
- VAN NAME, W.G., 1921. Ascidians of the west region and South-eastern United States. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 44 : 283-494.
- VAN NAME, W.G., 1945. The North and South American Ascidians. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 84 : 1-476.

**MORPHOLOGISCHE
UND ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
AN *BLENNIUS ROUXI*, COCCO 1833
(PISCES, PERCIFORMES, BLENNIIDAE)¹**

von Armin HEYMER* und Claus Dieter ZANDER**

* Laboratoire d'Ecologie Générale, F 91 800 Brunoy
et Laboratoire Arago, F 66 650 Banyuls-sur-Mer

** Zoologisches Institut der Universität, D2 Hamburg

ABSTRACT

The morphology and ecology of the mediterranean blenny *Blennius rouxi* have been investigated mainly in the Banyuls-sur-Mer region. Ecological data have been obtained by snorkel and SCUBA-diving. At Banyuls-sur-Mer, *B. rouxi* lives at a depth of 1 m to 36 m. Bare, rocky substrate is preferred in the shallow zone down to about 6 m. Lower down, it also inhabits substrate covered by algae and sedentary animals, and at a depth of 20 m to 36 m this species reaches a maximum density of 1 ♂ and 3 ♀ per 10 m² on coralline substrate.

We could not confirm that the colouration, a white body with a conspicuous dark horizontal band, can be regarded as a sign of cleaning activity *in statu nascendi*. An exception among the mediterranean blennies, *B. rouxi* feeds by grazing off the substrate. Algae, sponges and sedentary polychaetes are the main components of its food, comprising 63 % of the total amount of food of the surface population and 55,5 % of the total amount of food of the population in deep water. Harpacticoids and ostracods are probably taken accidentally together with the algae and sponges they inhabit. Regarding its photic requirements, *B. rouxi* is euryphotic in the widest sense, receiving 40 % of the incoming light at a depth of 4 m and only 2 % at 36 m.

The data on the morphology and ecology of *B. rouxi* are compared with those known for *B. sphinx*, *B. incognitus* and *B. zvonimiri*, its closest relatives.

(1) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

I. — EINLEITUNG

Blennius rouxi gehört wie seine nächsten Verwandten *B. sphinx*, *B. incognitus* und *B. zvonimiri* zu den Endemiten des Mittelmeeres (ZANDER 1972 a, 1973 a). Trotz seiner auffälligen und von anderen *Blennius*-Arten abweichenden Färbung gibt es nur wenige ausführliche Daten über Morphologie, Ökologie und Ethologie (1). Das mag daraus resultieren, daß diese Art im Gegensatz zu den Angaben von BATH (1973) nicht im gesamten Mittelmeerraum vorkommt, sondern in Nordafrika und an der israelisch libanesischen Küste zu fehlen scheint und weiter besondere ökologische Ansprüche stellt.

Nachdem die verwandten Arten *B. sphinx*, *B. incognitus* und *B. zvonimiri* bereits genauer untersucht worden sind (GUITEL, 1893; ABEL, 1962, 1964; BATH, 1968; ZANDER, 1972 b), war es daher von Interesse, *B. rouxi* als vierte Art dieser Artengruppe (im Sinne von NORMAN, 1943) genauer kennen zu lernen. Nach ZANDER (1973 a) dürfte den Mittelmeer-Endemiten unter den *Blennius*-Arten nur ein geringer Zeitraum für ihre Speziation zur Verfügung gestanden haben, so daß ein morphologischer, ökologischer und ethologischer Vergleich Aussagen über den Werdegang evolutorischer Prozesse geben könnte.

II. — MATERIAL UND METHODE

Für morphologische Untersuchungen standen Exemplare aus folgenden Gebieten des Mittelmeeres zur Verfügung :

1. Banyuls-sur-Mer/Frankreich			
Juli 1969		1 ♀	(2 m)
Juli 1970	8 ♂♂	34 ♀♀	(2 - 6 m)
Juli 1974	2 ♂♂	14 ♀♀	(15 - 18 m, Ile Grosse)
	5 ♂♂	11 ♀♀	(20 - 32 m, Cap Abeille)
2. Dramont/Frankreich			
August 1971	1 ♂		(5 m)
August 1972	1 ♂	3 ♀♀	(3 m)
3. Taormina/Italien			
Juni 1972	1 ♂		(8 m)
4. Vouliagmeni/Griechenland			
November 1972		1 ♀	(1 m)

(1) Die ethologischen Untersuchungen werden aus Raumgründen an anderer Stelle veröffentlicht (HEYMER und AUGER DE FERRET, im Druck).

Die ökologischen Beobachtungen im Freiwasser wurden in den Jahren 1969, 1970 und 1974 weitgehend in Banyuls-sur-Mer mit Hilfe des Schwimmtauchens und mit Preßluft-Tauchgeräten durchgeführt (Abb. 1). An den anderen Fundstellen konnten wir sie durch weitere Beobachtungen ergänzen : in Dramont durch U. VON HACHT, ebenso 1973 während einer Türkeireise bei den Orten Finike und Marmaris.

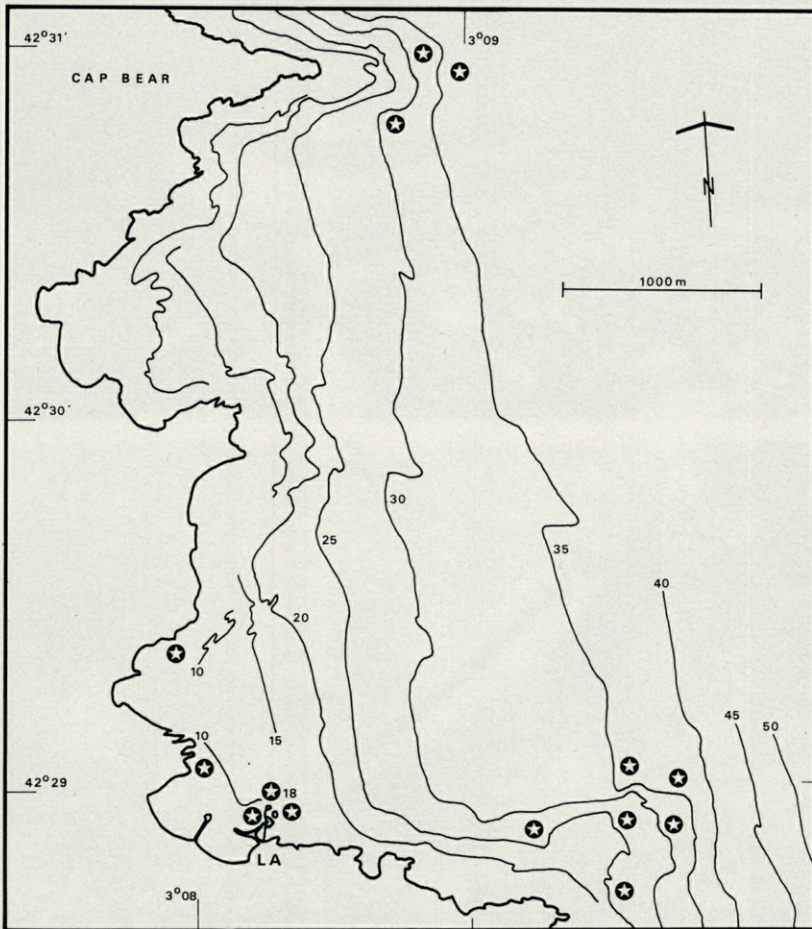


ABB. 1. — Das Arbeitsgebiet bei Banyuls-sur-Mer zwischen Cap Bear im Norden und Cap Abeille im Süden mit den eingezeichneten Isobathen und den Orten, an denen *Blennius rouxi* beobachtet und gefangen wurde; LA - Laboratoire Arago.

III. — MORPHOLOGIE

Der Körper von *Blennius rouxi* ist langgestreckt und kompress (Abb. 2). Die ♀♀ erreichten eine Totallänge von höchstens 71, die ♂♂ von maximal 78 mm.

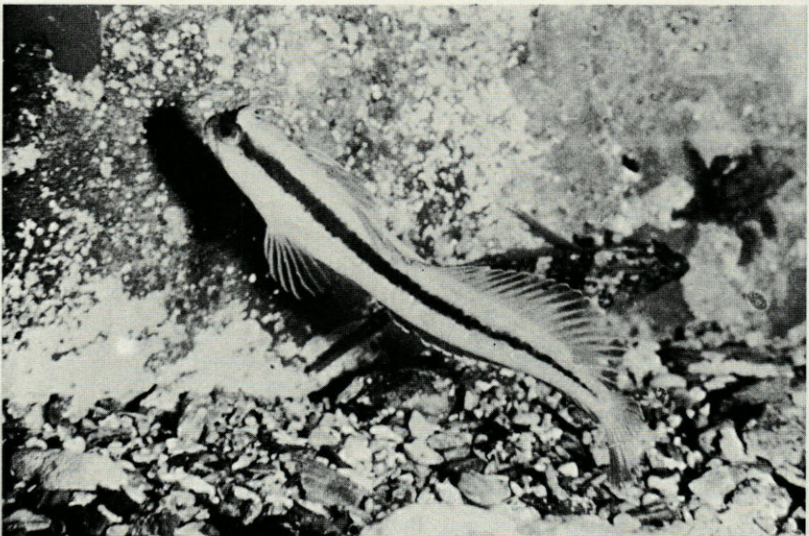
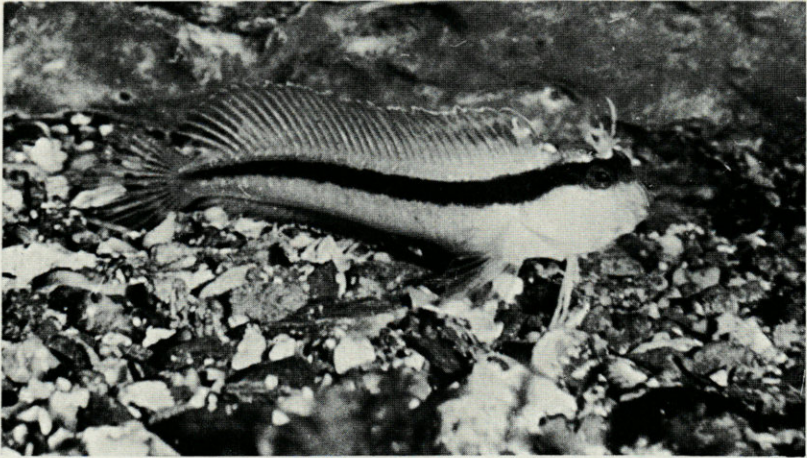


ABB. 2. — *Blennius rouxi*-♂ : A. in Ruheposition, B. frei schwimmend. Fotos : C.D. ZANDER.

Die Augen sind mittelgroß, etwas elliptisch gestaltet, die Cornea an der Oberkante mit Pigment versehen. Das Maul wird von einer breiten Ober- und einer schmalen Unterlippe begrenzt und reicht etwas weiter als der hintere Augenrand. Die Kiefer enthalten eine größere Anzahl normaler Zähne, die in beiden Kiefern von je 2 großen Eckzähnen flankiert werden. Das untere Nasenloch ist ein wenig ausgezogen, das obere liegt auf dem Rand eines erhobenen Wulstes. Die kurzen Nasententakel sind entweder fadenförmig oder mehrfach aufgespalten. Die größeren Augententakel sind dagegen stets mehrfach gefiedert (Abb. 3). Bei den ♂♂ wachsen sie zur Fortpflanzungszeit länger aus und übertreffen die Augententakel der ♀♀ um ein Vielfaches (Abb. 4). Diese Erscheinung ist auch bei den verwandten Arten *B. sphinx*, *B. incognitus* und *B. zvonimiri* bekannt (ZANDER, 1975); es ist wahrscheinlich, daß auch *B. rouxi*-♂♂ ihre ♀♀ damit optisch anzulocken vermögen.

Das Seitenorgansystem erscheint als sehr reduziert, da am Kopf nur ein einfacher Porenring um die Augen herum vorhanden ist und die Seitenlinie nicht einmal ganz um die Pectoralia herumreicht, sondern vorher endet (Abb. 3). Sie weist im postorbitalen Bereich einige zusätzliche Poren auf, sonst sind nur wenige Seitenkanäle vorhanden.

Die Strahlen der Flossen sind relativ schwach ausgebildet. Zwar enden die unteren 4 Strahlen der Pectoralia in kleinen Häkchen, diese sind jedoch nicht in der Lage, eine Klammerfunk-

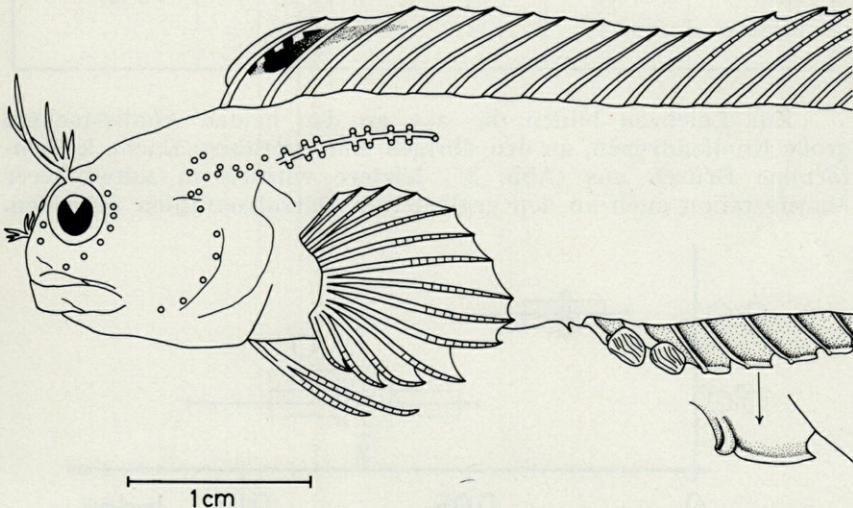


ABB. 3. — Vorderende eines *Blennius rouxi*-♂ mit dem Seitenorgansystem und dem Ocellus in der Dorsalflosse und den Drüsenbildungen an der Afterflosse.

tion auszuüben, wie dies bei anderen *Blennius*-Arten der Fall ist (ZANDER, 1973 b). Das gleiche gilt auch für die Analis und die langen, schlanken Ventralia. Letztere besitzen nur 3 Strahlen (1 ungliedert, 2 gegliedert); in diesem Merkmal weicht *B. rouxi* von den anderen *Blennius*-Arten des Mittelmeeres ab. Der hintere Teil der Dorsalis mit den gegliederten Strahlen ist höher als der vordere Teil mit den ungliederten Strahlen; beide Flossenteile sind daher durch eine Stufe voneinander abgesetzt (Abb. 3), die jedoch während der Fortpflanzungszeit kaum wahrnehmbar ist. Die hier an größerem Material gewonnenen Ergebnisse über die durchschnittlichen Flossenstrahlzahlen stimmen mit denen von STEINDACHNER und KOLOMBATOVIC (1883) überein (Abb. 5 und Tabelle 1), während die Werte von VINCIGUERRA (1883) an deren oberer Grenze liegen. COCCOS Angabe (1833) von 55 Dorsalisstrahlen erscheint unerklärbar. Der Vergleich von Tieren aus den flacheren Biotopen mit denen aus tieferen Lebensräumen brachte keine Unterschiede.

TABELLE I
Zahl der Flossenstrahlen von *Blennius rouxi*.

	s. Abb. 5	COCCO	STEINDACHNER KOLOMBATOVIC	VINCIGUERRA
1. Dorsalis	11–12	55	12	11
2. Dorsalis	19–22		20–21	24
Analis	II/21–24	25	II/22–23	II/24
Pectoralia	13–15	14		

Zur Laichzeit bilden die ♂♂ an den beiden Analisstacheln große Knollendrüsen, an den übrigen Analisstrahlen flache kolbenförmige Drüsen aus (Abb. 3); letztere wurden in schwächerer Manifestation auch an den gegliederten Dorsalisstrahlen gefunden.

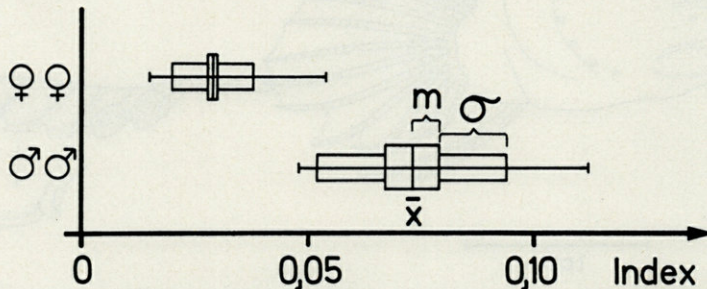


Abb. 4. — Relative Tentakellänge von 11 ♂♂ und 39 ♀♀ von *Blennius rouxi*.

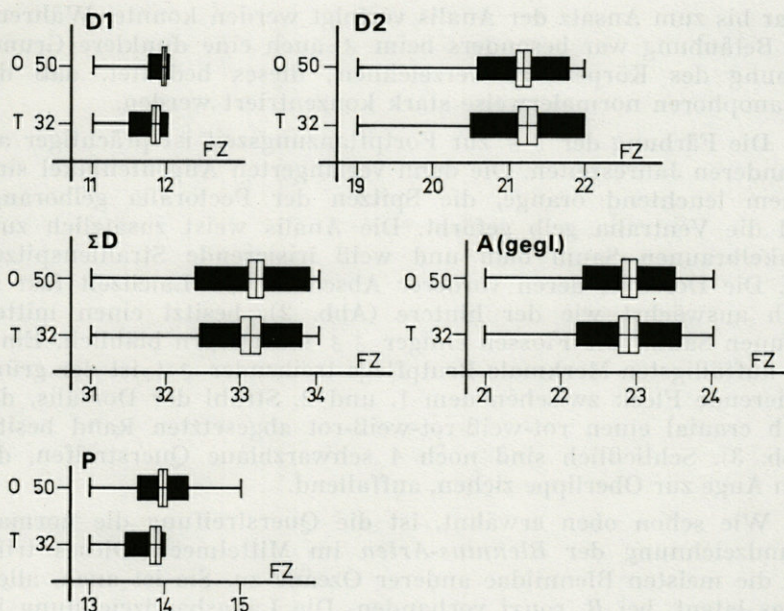


ABB. 5. — Vergleich meristischer Merkmale zweier Populationen von *Blennius rouxi* aus Banyuls-sur-Mer. Erklärungen: O = Oberflächenpopulation (n = 50); T = Tiefenpopulation (n = 32); D 1, D 2, D = 1., 2. bzw. Gesamtdorsalis; A = Analis; P = Pectoralia; FZ = Flossenstrahlzahl.

Damit sind hier die gleichen Verhältnisse wie bei *Blennius incognitus* und *B. zvonimiri* zu finden, während *B. sphinx* nur kolbenförmige Drüsen besitzt (ZANDER, 1975).

Eine Cuticula, die den ventralen Flossen oder Flossenteilen Schutz bieten könnte, war bei *B. rouxi* nicht zu finden.

IV. — FÄRBUNG

Die auffallende, und von den übrigen Mittelmeer-Blenniidae abweichende Färbung wurde bereits von COCCO (1833) und VINCIGUERRA (1883) im wesentlichen beschrieben: Über den hellen, leicht gelb getönten Körper zieht vom Auge bis zum Schwanzstiel ein breiter, dunkelbrauner Längsstreifen (Abb. 2). Die sonst bei *Blennius* übliche Querstreifung ist zuweilen andeutungsweise vorhanden, wie bereits STEINDACHNER und KOLOMBATOVIC (1883) und später ABEL (1962) feststellten. Bei Tieren, die mit MS 222 betäubt wurden, kam diese Querstreifung deutlich zum Vorschein, die dann

sogar bis zum Ansatz der Analis verfolgt werden konnte. Während der Betäubung war besonders beim ♂ auch eine dunklere Grundfärbung des Körpers zu verzeichnen; dieses bedeutet, daß die Melanophoren normalerweise stark konzentriert werden.

Die Färbung der ♂♂ zur Fortpflanzungszeit ist prächtiger als in anderen Jahreszeiten. Die dann verlängerten Augententakel sind zudem leuchtend orange, die Spitzen der Pectoralia gelborange und die Ventralia gelb gefärbt. Die Analis weist zusätzlich zum dunkelbraunen Saum blau und weiß irisierende Strahlenspitzen auf. Die Dorsalis, deren vorderer Abschnitt zur Laichzeit fast so hoch auswächst wie der hintere (Abb. 2), besitzt einen mittelbraunen Saum. Die Flossen einiger ♂♂ schimmern bläulich. Eines der auffälligsten Merkmale Brutpflege treibender ♂♂ ist der grüne irisierende Fleck zwischen dem 1. und 2. Strahl der Dorsalis, der nach cranial einen rot-weiß-rot-weiß-rot abgesetzten Rand besitzt (Abb. 3). Schließlich sind noch 4 schwarzblaue Querstreifen, die vom Auge zur Oberlippe ziehen, auffallend.

Wie schon oben erwähnt, ist die Querstreifung die normale Grundzeichnung der *Blennius*-Arten im Mittelmeer. Dieses trifft auf die meisten Blenniidae anderer Ozeane zu. Sie ist auch, allerdings latent, bei *B. rouxi* vorhanden. Die Längsbandzeichnung ist auch bei den salariinen Blenniidae *Ecsenius frontalis* und *Enchelyurus petersi* (SPRINGER, 1971, 1972) bekannt, bei ersterem als eine unter 3 Farbvarietäten. Bei *Blennius pilicornis* (= *B. vandervekeni*) gibt es besonders unter jungen Exemplaren solche mit einer Längsbandzeichnung (BATH, 1966). Diese sehen dann bei gleicher Größe im Biotop *B. rouxi* zum Verwechseln ähnlich.

V. — ÖKOLOGIE

1. GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG.

BATH (1973) ist der Annahme, daß *B. rouxi* über das gesamte Mittelmeer verbreitet ist. Exakte Funde liegen allerdings nur von der europäischen und der türkischen Küste vor, während diese Art nach eigenen Untersuchungen in Nordafrika, Israel und im Libanon zu fehlen scheint. Die Beobachtung dieser Art in Algerien (BATH, mündl. Mitteilung) mag evtl. auf einer Verwechslung mit juvenilen *B. pilicornis* beruhen, da sowohl DIEUZEIDE et al. (1955) diese Art nicht erwähnen, als auch von uns während einer Reise entlang der Nordafrikanischen Küste nicht festgestellt werden konnte (ZANDER, 1969). So kann als bisher südlichstes Vorkommen Taramay bei

Motril/Spanien (BATH, mündl. Mitteilung), Sizilien (*locus typicus* von COCCO, 1833 : Messina; Taormina) und Finike (Türkei) angegeben werden. Vom Bosphorus, dem Marmaris- und Schwarzen Meer liegen bisher keine Funde vor, das gleiche gilt für die Küsten des Atlantiks.

Es handelt sich bei *Blennius rouxi* wahrscheinlich um einen echten Mittelmeer-Endemiten, der aber im Gegensatz zu seinen drei Verwandten *B. sphinx*, *B. incognitus* und *B. zvonimiri* nicht das gesamte, sondern nur das nördliche Mittelmeer zu besiedeln scheint. Ob allein klimatische Faktoren dafür verantwortlich sind, erscheint wahrscheinlich, kann aber nicht endgültig entschieden werden. In diesem Fall wäre *B. rouxi* als kalt-stenotherm zu bezeichnen, wie es auch schon ABEL (1962), allerdings aufgrund der vertikalen Verbreitung, tat.

2. VERTIKALE VERBREITUNG

ABEL (1962) erkannte für das Habitat von *Blennius rouxi* zwei Voraussetzungen : « Die Umgebung muß aus weißem, aufwuchslosem Fels bestehen, und das Wasser muß mindestens 1,5 m tief sein ». Ferner fiel ABEL auf, daß Wasser im Ökotoptop von *B. rouxi* an der Untersuchungsstelle (Sorrent) kälter als das umgebende Wasser war, und folgerte daher, daß diese Art stenotherm ist.

In Banyuls-sur-Mer bewohnt diese Art ganz unterschiedliche Biotope und konnte dort bis 36 m Tiefe nachgewiesen werden (Abb. 1). Direkt am Laboratoire Arago ist *Blennius rouxi* neben der Mole im Gebiet der Ile Grosse ab 1,5 m Tiefe zu finden, nachdem der steile Uferabfall in ein nur allmählich auf 6 m absinkendes Plateau übergeht (Abb. 6). Dieses Untersuchungsgebiet umfaßt einen flachen ufernahen Teil von 1,5-2 m Tiefe mit einigen herausragenden Felsblöcken und sehr viel Kleingeröll, in dem *Blennius sanguinolentus* dominiert. Von dort erfolgt ein kontinuierlicher Abfall, wobei nur der Übergang von 3 auf 4 m teilweise steiler ist. Zwischen 4 und 6 m liegt ein Geröllfeld, von dem einige wenige größere Blöcke an die Wasserlinie heranragen. Hier wies *B. rouxi* seine größte Abundanz auf, die bis auf 1,5 m herauf stetig abnahm. Ab 6 m Tiefe folgt dem Geröllfeld seewärts eine ziemlich dicht bewachsene *Posidonia-oceanica*-Wiese, die bei 9 m Tiefe in einen Feinsandgrund übergeht. Auch dort ist *B. rouxi* noch zahlreich zwischen dem höhlenartigen Wurzelgeflecht des Neptungrases anzutreffen (Abb. 6). Im Gebiet der Ile Grosse fanden wir diese Art auf Hartbodensubstrat mit entsprechenden Wohnmöglichkeiten mehr oder weniger regelmäßig bis in 18 m Tiefe, wo der Grund abrupt in einen Feinsandboden übergeht; die Besiedlungsdichte der

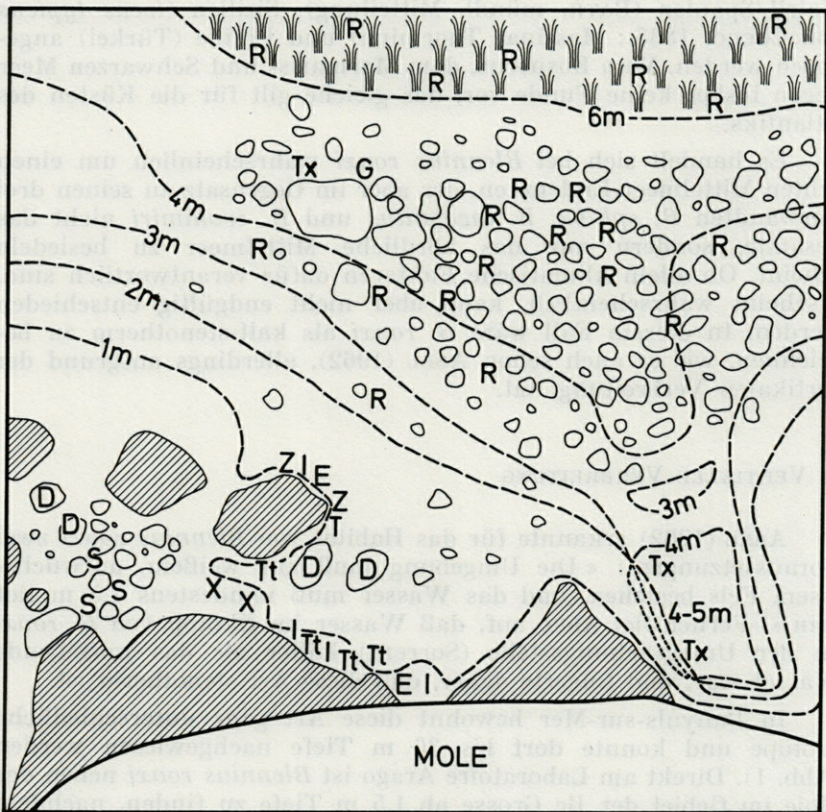


ABB. 6. — Horizontale Verbreitung von *Blennius rouxi* an der Ile Grosse beim Laboratoire Arago, mit Angabe der Isobathen. Erklärungen: D = *Blennius dalmatinus*; E = *B. caneuae*; I = *B. incognitus*; R = *B. rouxi*; S = *B. sanguinolentus*; T = *B. trigloides*; X = *B. sphinx*; Z = *B. zvonimiri*; Tt = *Tripterygion tripteronotus*; Tx = *T. xanthosoma*.

standorttreuen $\delta\delta$ ist von den den zur Verfügung stehenden haptischen Höhlen abhängig.

Im Geröllfeld in 4-6 m Tiefe war das Gestein stets hell gefärbt und bis auf einen feinen *Cladophora*-Überzug unbewachsen. Es gab dort viele Bohrmuschellöcher, die *B. rouxi* als Verstecke dienten. Während der Untersuchungszeit im Juni/Juli besetzten die $\delta\delta$ diese als Mittelpunkt ihres Reviers und als Laichhöhle, während die ♀♀ meistens herumstreiften, bei Gefahr aber ebenfalls Verstecke aufsuchten. Meist flüchteten sie - bei großer Gefahr im Sprungschwimmen - unter und zwischen die Geröllblöcke.

Die großen Felsblöcke bilden oft aufsteigende Überhänge,

die mit verschiedenen Schwämmen und röhrenbewohnenden Polychaeten bewachsen sind; dort errichteten oft *Tripterygion xanthosoma*-♂♂ ihre Reviere. Die ufernahen, über die Wasserlinie herausragenden Blöcke sind dagegen mit dichten Algen bewachsen, an der Schattenseite besonders Kalkalgen (*Lithothamnium*, *Corallina*). Dort sind *Blennius trigloides*, *B. canevae*, *B. incognitus*, *B. zvonimiri* und *Tripterygion tripteronotus* bis in eine Wassertiefe von 1,5 m vertreten, während *B. sphinx* und *B. dalmatinus* auf horizontalen, der Sonne ausgesetzten Plateaus zu finden sind (Abb. 6).

Dort, wo die Hartbodenstruktur nicht abrupt endet, geht *B. rouxi* in noch größere Tiefen als zunächst angenommen wurde. Nördlich und südlich von Banyuls-sur-Mer, am Cap Béar und am Cap Abeille, konnte *rouxi* kontinuierlich bis 36 m Wassertiefe nachgewiesen werden (Abb. 1).

In diesen Tiefenbiotopen finden wir zwischen 12 und 20 m Tiefe teilweise sehr dichten Bewuchs von *Eunicella stricta*, durchzogen von dünnen Schichten von *Hymeniacodon sanguinea* (Porifera) und *Polysyncraton lacazei* (Ascidia) sowie vereinzelte Vorkommen von *Paracentrotus lividus* und *Arbacia lixula*. In diesem Gebiet ist *rouxi* sporadisch vertreten und erreicht bei weitem nicht die Populationsdichte wie im Geröllfeld zwischen 4 und 6 m (Abb. 6).

Zwischen 20 und 23 m Tiefe beginnen die ersten korallinen Konkretionen, die sich verdichten und ab 25 m eine homogene Einheit bilden. Dieses koralline Plateau endet plötzlich nach einem letzten steilen Abfall von 2-3 m in einer Tiefe von 38 m, wo der Grund nunmehr aus feinem, lockerem Schlamm ohne Aufwuchs besteht. Das « Coralligène » besteht aus massiven Ansammlungen von Kalkalgenthallen der Familien *Lithothamniae* und *Squamariaceae*, es bildet eine homogene, stark zerklüftete Hartbodenstruktur mit vereinzeltem Aufwuchs von Rotalgenbüscheln und Ansammlungen verschiedener Anthozoa und *Corallium rubrum* in den dunklen Hohlraumbildungen (Abb. 7). *Blennius rouxi* ist hier recht häufig und erreicht an manchen Stellen eine maximale Dichte von 1 ♂ und 3 ♀♀ pro 10 m².

Bei der Frage nach den optimalen abiotischen Faktoren für das Vorkommen von *B. rouxi* scheint die Wassertiefe an sich keine primäre Rolle zu spielen. Wenn man das Gesamtvorkommen im Mittelmeer betrachtet, wäre der Einfluß kälteren Wassers denkbar. Temperaturmessungen in Banyuls-sur-Mer schienen diese Annahme zunächst zu bestätigen. Im Geröllbiotop in 4-6 m wurden mit 20 °C im Juli nur wenig geringere Werte als an der schon relativ kühlen Oberfläche gemessen. Die Temperaturschwankungen am Cap Abeille in 25 m Tiefe zeigen ebenfalls kaum Werte über 20 °C im Jahresverlauf (Abb. 8). Aber schon die Hälterung der Tiere im Aquarium



ABB. 7. — Ausschnitt aus dem typischen koralligen Lebensraum der Tiefenpopulation von *Blennius rouxi* in 25 m Wassertiefe bei Cap Abeille. Foto: J. LECOMTE.

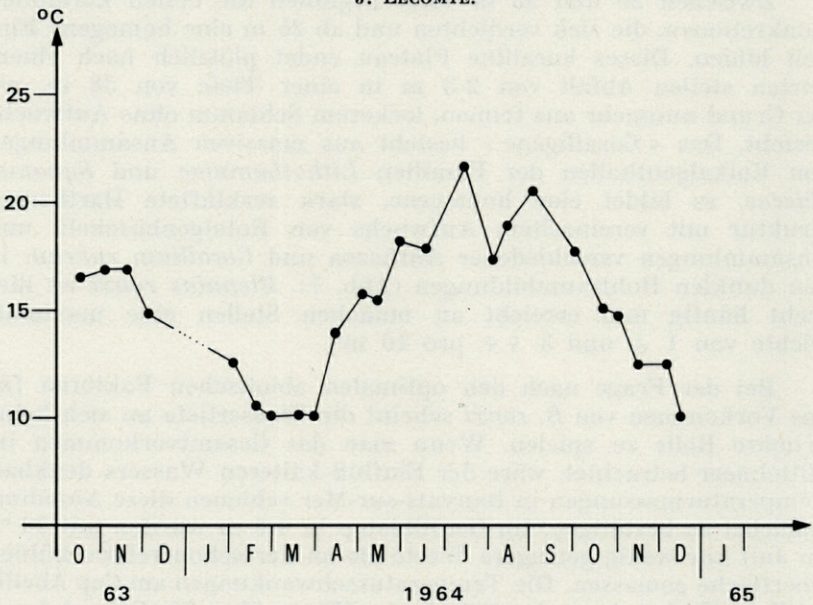


ABB. 8. — Wassertemperaturen im *Blennius rouxi*-Biotop bei Cap Abeille in 25 m Tiefe (nach LAUBIER, 1966).

bei höheren Temperaturen als im Habitat, die im Gegensatz zu ABEL (1962) keine Schwierigkeiten machte, zeigte, daß die Tiere durchaus nicht « im wärmeren Wasser rasch zugrunde gehen ». In lokal sich stark erwärmenden Buchten, die sehr geschützt liegen, wie z.B. am Sanatorium (C.H.M.) von Banyuls-sur-Mer, kommt *B. rouxi* schon in einer Tiefe von 2,5-3 m in hoher Abundanz vor. An anderen Fundstellen konnten Temperaturunterschiede zu den Habitaten anderer *Blennius*-Arten nicht festgestellt werden : so wurden in Dramont (Von HACHT) und Rovinj Wassertemperaturen von 24-26 °C festgestellt. In Finike (Türkei) ergab sich sogar eine Schichtung von kühlerem Oberflächenwasser über wärmerem Tiefenwasser von 26 °C. Die Grenzschicht lag dort bei 0,4 m (morgens) bis 1,5 m (nachmittags), wobei sich das Oberflächenwasser auf 24 °C im Laufe des Tages erwärmte. *B. rouxi* blieb stets im Bereich der tieferen, wärmeren Wasserschichten.

Hinsichtlich der Lichtansprüche konnten die Erkenntnisse aus dem Geröllbiotop in 4-6 m Tiefe zunächst die Ergebnisse von ABEL (1962) bestätigen, daß *B. rouxi* photophil sei, da dieser Lebensraum dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt ist. Abgesehen von der Wassertiefe würde dann diese Art in ihren Ansprüchen mit *Blennius sanguinolentus* übereinstimmen. Die Funde von *B. rouxi* bis zu Tiefen von 38 m widersprechen allerdings dieser Annahme, da nach Messungen von LAUBIER (1966) auf 32 m Tiefe der Lichtempfang nur noch 2,6 % im Verhältnis zur Oberfläche beträgt und dieser Tiefenbereich bereits zur Reflexlichtzone zu rechnen ist (vergl. RIEDL, 1966).

Die Frage nach dem entscheidenden Faktor, der die vertikale Verteilung von *B. rouxi* bewirkt, konnte während einiger Sturmtage im Juli 1970 beantwortet werden. Während an der Wasseroberfläche meterhohe Wellen hinwegrasten, waren im Geröllbiotop in 4-6 m Tiefe zwar ihre Auswirkungen in Form von flottierenden Wasserkörpern zu spüren, diese besaßen aber nur einen Bruchteil der Kraft, die an der Wasseroberfläche wirksam wurde (Abb. 12). Selbst bei solchen Wetterbedingungen waren immer noch einige *B. rouxi* außerhalb ihrer Verstecke zu finden. — In Vouliagmeni (Griechenland), wo das Ende einer schmalen, tief eingeschnittenen Bucht untersucht wurde, die also extrem geschützt lag, besaßen *B. rouxi* bereits in 80 cm Wassertiefe ihre Wohnlöcher, in Marmaris (Türkei) in ca. 1,5 m.

Mit diesen Beobachtungen sind nun auch die morphologischen Befunde in Einklang zu bringen (ZANDER, 1972 b; 1973 b). Es war festgestellt worden, daß *B. rouxi* gegenüber anderen *Blennius*-Arten des Mittelmeeres außerordentlich schwach entwickelte Flossenstrahlen an Pectoralia, Ventralia und Analis besitzt. Diese sind bei Bewohnern der Brandungszone (*Blennius galerita*, *B. trigloides*,

B. sphinx und *B. cristatus*) besonders kräftig und dienen bei bewegtem Wasser als Klammerorgane, mit denen sie sich an Unebenheiten des Substrats festhalten. Es kann angenommen werden, daß *B. rouxi* hinsichtlich der Flossen-Morphologie einen ursprünglichen Typ unter den *Blennius*-Arten repräsentiert, als Folge des Verharrens an Biotopen außerhalb der von der Brandung beeinflussten Zone.

Schon aufgrund seines Vorkommens in größeren Tiefen weicht *B. rouxi* von den meisten *Blennius*-Arten des Mittelmeeres — außer *B. ocellaris*, *B. tentacularis* — ab, die nicht in mehr als 8 m Tiefe gefunden wurden.

3. NAHRUNG.

Während für die meisten *Blennius*-Arten des Mittelmeeres die Art der Nahrung und als ihr bedeutendstes Reservoir das Phytal bekannt ist (GIBSON, 1969; ZANDER und BARTSCH, 1972), fehlen entsprechende Hinweise für *B. rouxi*. Gelegentliche Aquarienbeobachtungen zeigten, daß diese Art aus den angebotenen thallösen Algen durchaus Nahrungstiere herausuchte, ferner lutschte sie Schnecken (*Turitella*) aus dem Gehäuse heraus. Demgegenüber war vollkommen unklar, welche Nahrungsbasis *B. rouxi* in seinem natürlichen Habitat vorfindet, da dort ein Phytal, bestehend aus

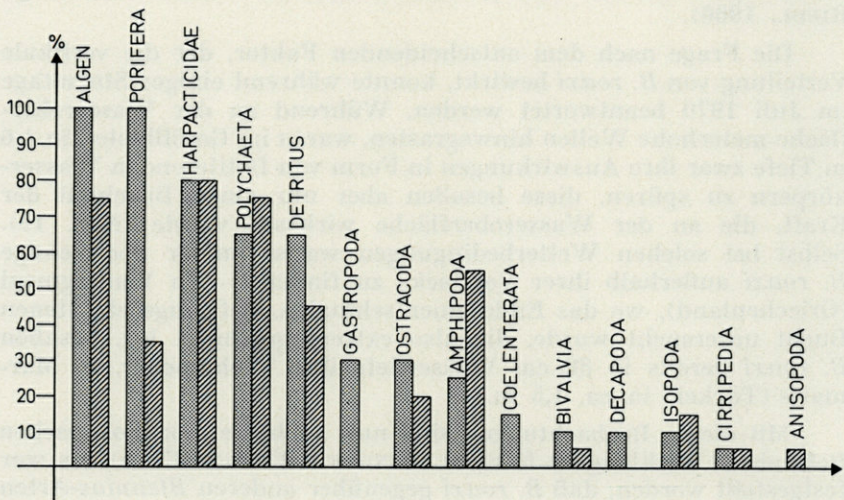


ABB. 9. — Frequenz der Nahrungskomponenten von *Blennius rouxi* bei je 20 Exemplaren der Oberflächenpopulation aus 2-6 m (punktiert) und der Tiefenpopulation aus 20-36 m (schraffiert). Anzahl der untersuchten Mageninhalte in %.

großwüchsigen Algen, fehlt. Häufigste Wirbellose im Geröllbiotop auf 4-6 m sind *Paracentrotus lividus* und *Arbacia lixula*, ferner die Schnecke *Patella coerulea*, die alle als Nahrungsquelle ausscheiden.

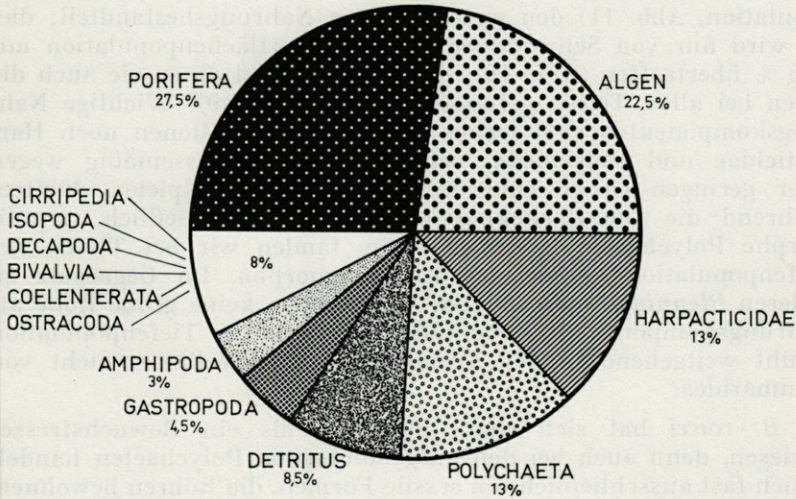


ABB. 10. — Prozentanteile der Nahrungskomponenten bei *Blennius rouxi* (n = 20) einer Oberflächenpopulation (2-6 m); bei den Polychaeten handelt es sich besonders um Serpulimorpha, bei den Amphipoden nur um Gammaridea.

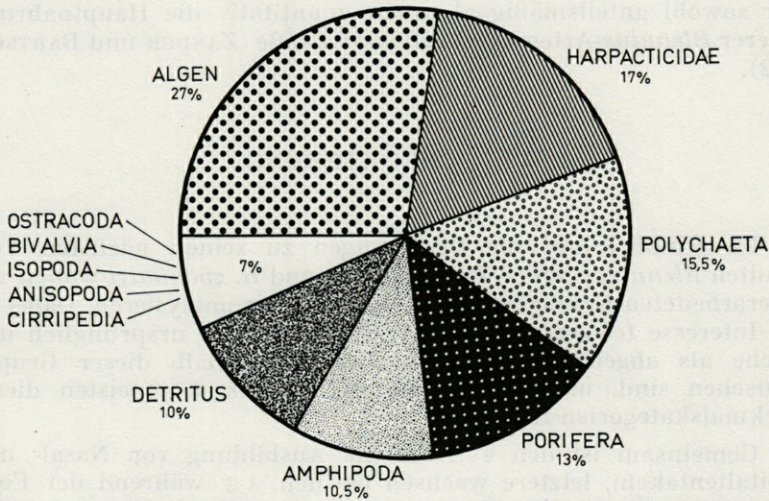


ABB. 11. — Prozentanteile der Nahrungskomponenten bei *Blennius rouxi* (n = 20) einer Tiefenpopulation (20-36 m); bei den Polychaeten handelt es sich besonders um Terrebelloomorpha; unter den Amphipoden befinden sich sehr viele Caprellidea.

Die vergleichende Untersuchung von je 20 Exemplaren aus dem Geröll- und den Tiefenbiotopen brachte unterschiedliche und überraschende Ergebnisse (Abb. 9, 10, 11). Bei einer grob quantitativen Auswertung bilden Algen mit 22,5 bzw. 27 % (Tiefenpopulation, Abb. 11) den wesentlichsten Nahrungsbestandteil; dieser wird nur von Schwämmen bei der Oberflächenpopulation mit 27,5 % übertroffen (Abb. 10). Bei letzteren sind diese wie auch die Algen bei allen Tieren gefunden worden (Abb. 9). Wichtige Nahrungskomponenten sind ferner in beiden Populationen noch Harpacticidae und Polychaeta, wobei erstere biomassemäßig wegen ihrer geringen Größe eine unbedeutende Rolle spielen dürften. Während die Oberflächenpopulation fast ausschließlich serpulimorphe Polychaeten gefressen hatte, fanden wir bei Tieren der Tiefenpopulation vorwiegend Terebellomorpha. Im Gegensatz zu anderen *Blennius*-Arten spielten Amphipoden keine große Rolle als Nahrungskomponenten, ihr größerer Anteil in der Tiefenpopulation beruht weitgehend in der Aufnahme von Caprellidae, nicht von Gammaridea.

B. rouxi hat sich somit eindeutig als ein Bewuchsfresser erwiesen, denn auch bei den aufgenommenen Polychaeten handelt es sich fast ausschließlich um sessile Formen, die Röhren bewohnen. Harpacticiden und Ostracoden wurden sehr wahrscheinlich zufällig mit den Algen und Schwämmen, zwischen denen sie lebten, gefressen. Nur gelegentlich wurden vagilere Tiere wie Decapoden oder gammaride Amphipoden aufgenommen; gerade letztere bilden aber sowohl anteilmäßig als auch quantitativ die Hauptnahrung anderer *Blennius*-Arten vergleichbarer Größe (ZANDER und BARTSCH, 1972).

VI. — ERÖRTERUNG

Im Hinblick auf die Beziehungen zu seinen nächsten Verwandten *Blennius sphinx*, *B. incognitus* und *B. zvonimiri* wollen wir die erarbeiteten Ergebnisse nachfolgend näher analysieren. Dabei ist von Interesse festzustellen, welche Merkmale als ursprünglich und welche als abgeleitet und spezialisiert innerhalb dieser Gruppe anzusehen sind, und auf welche Art jeweils die meisten dieser Merkmalskategorien zutreffen.

Gemeinsam ist den 4 Arten die Ausbildung von Nasal- und Orbitaltentakeln, letztere wachsen bei den ♂♂ während der Fortpflanzungszeit aus und dienen als optische Signale (bei *B. sphinx* zusätzlich die hohe 1. Dorsalis; ZANDER, 1975). Die ♂♂ aller Arten bilden ebenfalls zur Laichzeit an den gegliederten Dorsalis-

und Analisstrahlen Kolbendrüsen aus, außer *B. sphinx* auch noch 2 Knollendrüsen an den beiden Analisstacheln (*B. sphinx* weist dort ebenfalls Kolbendrüsen auf). Alle Arten suchen — mindestens die ♂♂ zur Laichzeit — haptische Höhlen auf, die den Körper eng umschließen. Die Zahlen der Strahlen in I. Dorsalis (12) und Pectoralia (14) sind identisch.

Die größten Unterschiede waren im Bau des Seitenorgansystems, der Stärke der Flossenstrahlen und in der Färbung festzustellen. *B. rouxi* weist das am weitesten reduzierte Seitenorgansystem dieser Gruppe auf. Die Rückbildung der Seitenlinie geht noch über die bei *B. zvonimiri* gezeigte Stufe hinaus (ZANDER, 1972 b). Ferner ist hier auch nicht mehr wie bei den anderen Arten ein doppelter, sondern nur ein einfacher Porenring vorhanden.

Hinsichtlich der Flossenmorphologie wurde schon früher festgestellt (ZANDER, 1972 b, 1973 b), daß *B. rouxi* innerhalb dieser Artengruppe die schwächsten Flossenstrahlen an Pectoralia, Ventralia und Analis besitzt. Diese sind kaum geeignet, sich ans Substrat anzuklammern, wie es besonders *B. sphinx* vermag. An senkrechten Wänden kann *B. rouxi* nur durch Schlängelbewegungen einem Abrutschen entgegenwirken. Trotzdem sind auch bei dieser Art Klammerorgane in Form von Häkchen an den unteren Pectoraliastrahlen und der Analis vorhanden.

Wie schon erwähnt, ist die Querstreifung die normale Grundzeichnung vieler *Blennius*-Arten im Mittelmeer. Dieses trifft auch auf die meisten Blenniidae anderer Ozeane zu. Sie ist auch, allerdings latent, bei *Blennius rouxi* vorhanden. Eine Längsbandzeichnung wie bei dieser Art ist ferner bei den salariinen Blenniiden *Escenius frontalis*, *E. gravieri* und *Enchelyurus petersi* bekannt (LOTHAN, 1969; SPRINGER, 1971, 1972); bei ersteren als eine unter drei Farbvarietäten. Auch bei *Blennius pilicornis* (*B. vandervekeni*) gibt es besonders unter jungen Exemplaren solche mit einer Längsbandzeichnung (BATH, 1966). Diese sehen dann bei gleicher Körpergröße im Biotop *Blennius rouxi* zum Verwechseln ähnlich. Außerdem haben auch die bekannten Arten wie *Aspidontus taeniatus* als Putzernachahmer sowie *Runula albolinea* und *R. rhy-norhynchus* Längsbandzeichnungen und SPRINGER (1972) nennt noch einige mehr; vor allem Blenniiden mit Mimikry-Beziehungen zu anderen Fischen. Wir glaubten eine Zeitlang, die Längsbandzeichnung mit einer biologischen Besonderheit in Beziehung bringen zu können, die von CASIMIR (1969) und HEYMER (1972) beobachtet wurde: Danach wäre es möglich, daß sich *Blennius rouxi* als gelegentlicher Putzer betätigt. Der dunkle Längsstreifen wäre dann evtl. als Putzertracht in *statu nascendi* anzusehen, an dem Kunden ihren « Barbier » erkennen, analog der blau-weiß-schwarzen Längsstreifentracht des Putzerlippfisches *Labroides dimidiatus* im Indo-

pazifik und der Putzergrundel *Gobiosoma oceanops* in der Karibischen See. Die weiter oben beschriebenen Magenuntersuchungen lassen diese Hypothese allerdings als unwahrscheinlich erscheinen. Außerdem konnten zahlreiche Tauchabstiege bis 36 m Tiefe keine Bestätigung dieser zufälligen Beobachtungen erbringen (HEYMER und AUGER DE FERRET, MS im Druck). *Blennius rouxi* hat aber ganz offensichtlich eine Mimikry-Beziehung mit dem verblüffend ähnlichen Gobiiden *Gobius vittatus*, worüber wir an anderer Stelle berichten werden (HEYMER und ZANDER, in Vorbereitung).

In ökologischer Sicht kommen die drei abiotischen Faktoren Licht, Wärme und Wasserbewegung sowie die biotischen Faktoren Nahrung und Nahrungsquelle (Lebensraum der Nahrung) zur Diskussion (Tabelle 2). Im Gegensatz zu *B. sphinx* (photophil) und *B. zvonimiri* (photophob) erwies sich *B. rouxi* hinsichtlich der Lichtansprüche als euryphot im weitesten Sinne, da z. B. im Geröllbiotop auf 4 m 40 % des Lichtes an der Wasseroberfläche empfangen werden kann, in 38 m aber weniger als 2 %. Der ebenfalls euryphote *B. incognitus* unterscheidet sich von *B. rouxi* eindeutig dadurch, daß er nur bis 2 m Tiefe vorkommt und in diesem Bereich sowohl sonnige als auch schattige Habitate, niemals aber Überhänge oder Großhöhlen bewohnt, also im Bereich der Oberlichtzone *sensu* RIEDL (1966) bleibt. Obwohl bei den 4 Arten keine Unterschiede in den Temperatursprüchen erkennbar sind, wenn diese sympatrisch vorkommen, ist es dennoch auffällig, daß *B. rouxi* im südlichen Mittelmeer, wo höhere Jahresdurchschnittstemperaturen im Wasser herrschen, zu fehlen scheint. Denkbar wäre allerdings auch, daß er sich dort ausschließlich in tieferen Bereichen — entsprechend dem «Coralligène» in Banyuls-sur-Mer — aufhält und die oberen, warmen Wasserschichten meidet. Bevor nicht an anderen Stellen Untersuchungen in größeren Tiefen durchgeführt worden sind, kann dieses Problem nicht restlos geklärt werden. Hinsichtlich des Faktors Wasserbewegung hat *B. rouxi* Gemeinsamkeiten mit *B. zvonimiri* (klydophob); dieser Anspruch ist eine unabdingbare Folge seiner morphologischen Konstitution, besonders der der schwachen Flossenstrahlen, während *B. zvonimiri* diese stärker ausbildet wie etwa der eng verwandte *B. incognitus*. Die Flossen von *B. sphinx* dagegen sind sogar für das Leben in der Brandungszone ausgebildet (ZANDER, 1972 b, 1973 b).

Auch in der Art der Nahrung weicht *B. rouxi* von seinen Verwandten ab. Während für letztere gammaride Amphipoden die Hauptnahrung darstellen, die aus dem Phytal herausgesucht wird, frißt *B. rouxi* den Bewuchs vom Gestein seines Lebensraumes und nimmt dabei vorwiegend Algen, Schwämme und röhrenbewohnende Polychaeten auf.

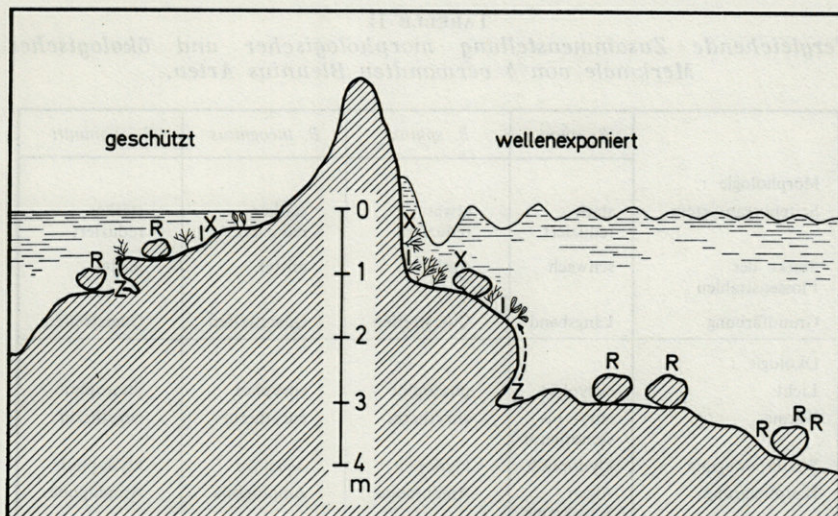


ABB. 12. — Typische Verteilung von 4 verwandten *Blennius*-Arten in Abhängigkeit von der Wasserbewegung. Links würde der Situation in Vouliagmeni (Griechenland), rechts der in Banyuls-sur-Mer gefundenen entsprechen. I = *B. incognitus*; R = *B. rouxi*; X = *B. sphinx*; Z = *B. zvonimiri*.

Bei sympatrischem Vorkommen der 4 Arten im oberen Felslitoralbereich können die jeweiligen Habitate folgendermaßen charakterisiert werden (Abb. 12): An den meisten Fundstellen, die dem Meer gegenüber exponiert liegen, ist *B. sphinx* nahe der Wasserlinie, meist auf unbewachsenem Gestein zu finden. *B. incognitus* lebt etwas tiefer, oft zwischen größeren Algen. *B. zvonimiri* hat in lichtarmen (Halbhöhlen) tieferen Bereichen seine Wohnlöcher, kommt aber zur Nahrungssuche nach oben in die tiefere Phytalzone. *B. rouxi* ist dort ab ca. 3 m Tiefe auf unbewachsenem, der vollen Sonne ausgesetztem Fels oder Geröll zu finden. An geschützten Stellen, an denen kein Einfluß von Wellen spürbar ist, wird *B. incognitus* zusammen mit *B. sphinx* dicht an der Wasserlinie gefunden, wobei für *B. incognitus* das Phytal Wohn- und Futterplatz, für *B. sphinx* nur Futterplatz zu sein scheint. Auch *B. rouxi* geht hier noch über die 1-m-Grenze hinauf, falls geeignete Biotope, z.B. horizontal liegendes Gestein, vorhanden sind. Das Vorkommen von *B. zvonimiri* ist wieder von der Existenz extremer Schattengebiete abhängig, allerdings liegen an wellengeschützten Stellen sowohl seine Wohnlöcher als auch sein Futterplatz näher zur Oberfläche als in exponierten Biotopen. Für die tieferen Bereiche erübrigt sich ein derartiger Vergleich, da dort nur noch *B. rouxi* allein gefunden werden kann.

Da die Verwandtschaftsgruppe der 4 besprochenen *Blennius*-

TABELLE II
 Vergleichende Zusammenstellung morphologischer und ökologischer
 Merkmale von 4 verwandten *Blennius* Arten.

	<i>B. rouxi</i>	<i>B. sphinx</i>	<i>B. incognitus</i>	<i>B. zvonimiri</i>
Morphologie : Seitenorgansystem	stark reduziert	etwas reduziert	stärker reduziert	stärker reduziert
Stärke der Flossenstrahlen	schwach	stark	mittel	mittel
Grundfärbung	Längsband	Querstreifen	Querstreifen	Querstreifen
Ökologie :				
Licht	euryphot	photophil	euryphot	photophob
Wärme	eury- bis stenotherm	eurytherm	eurytherm	eurytherm
Wasserbewegung	klydophob	klydophil	stenoklyd	klydophob
Hauptnahrung	Algen / Schwämme / Polychaeta	Amphipoda	Amphipoda	Amphipoda
Nahrungsquelle	Bewuchs	Phytal	Phytal	Phytal

Arten endemisch im Mittelmeer ist, erhebt sich natürlich die Frage nach ihrer Entstehung. ZANDER (1972 a) hält eine Abstammung der *Sphinx*-Gruppe von Arten des *Blennius-gattorugine*-Formenkreises für möglich, die auch im Atlantik vorkommen; die Differenzierung zu den 4 hier behandelten Arten müßte dann nacheinander innerhalb des Mittelmeeres erfolgt sein (ZANDER, 1973 a). Im allgemeinen spräche ein großer Toleranzbereich gegenüber ökologischen Faktoren für einen ursprünglichen Zustand, ein kleiner dagegen für eine Spezialisierung. In unserem Fall mag dieses Prinzip für den Faktor Licht und mit Einschränkung für die Temperatur gelten, nicht aber für den Faktor Wasserbewegung, wie früher dargelegt wurde (ZANDER, 1972 a). Da jede der 4 Arten demnach ursprüngliche und abgeleitete Merkmale aufweist (Tabelle 2) und auch die Nahrungsfaktoren keine eindeutigen Aussagen in dieser Hinsicht erlauben, ist eine unabhängige Entwicklung von einem gemeinsamen Vorfahren wahrscheinlich.

DANKSAGUNGEN

Unsere Untersuchungen wurden von Herrn Prof. Dr. P. DRACH, Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, durch die Gewährung von Arbeitsplätzen an seinem Institut in dankenswerter Weise unterstützt. Weiter halfen uns Herr U. VON HACHT, Hamburg, mit Material aus Dramont,

die Herren H. SASSE und H.J. SPITZENBERGER, Hamburg, bei der morphologischen Auswertung und Herr St. TASSOS, Athen, der die Untersuchungen in Vouliagmeni ermöglichte; Frl. M. HÄNEL zeichnete die Abbildungen 3-6 und 12. Außerdem danken wir der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die zuteilgewordene Unterstützung für einen Teil unserer Untersuchungen.

ZUSAMMENFASSUNG

Morphologie und Ökologie des Mittelmeer-Schleimfisches *Blennius rouxi* wurden vorwiegend bei Banyuls-sur-Mer untersucht. Die ökologischen Freiwasserbeobachtungen wurden mit Hilfe des Schwimmtauchens und mit Preßluft-Tauchgeräten durchgeführt. *Blennius rouxi* kommt bei Banyuls-sur-Mer von 1 m bis 36 m Wassertiefe vor und besiedelt in den flachen Zonen bis 6 m vorwiegend aufwuchsloses Hartbodensubstrat. In größeren Tiefen kommt er auch auf stark bewachsenem Substrat vor und zwischen 20-36 m bewohnt dieser Schleimfisch in einer maximalen Dichte von 1 ♂ und 3 ♀ pro 10 m² den korallinen Grund.

Daß die weiße Körperfärbung mit dem dunklen Längsstreifen als Putzertracht *in statu nascendi* anzusehen sei, konnte nicht bestätigt werden. *Blennius rouxi* ist, und das ist eine Ausnahme unter den Mittelmeer-Blenniiden, ein typischer Bewuchsfresser (Abb. 9, 10, 11). Die Hauptnahrungskomponenten sind Algen, Poriferen, Polychaeten (Sedentaria), die bei der Oberflächenpopulation insgesamt 63 % der Nahrungsmenge ausmachen, bei der Tiefenpopulation 55,5 %. Harpacticiden und Ostracoden werden wohl zufällig mit den Algen und Poriferen aufgenommen, zwischen denen sie leben. Bezüglich seiner Lichtansprüche ist *B. rouxi* euryphot im weitesten Sinne - im Vergleich zur Oberfläche auf 4 m = 40 % und bei 36 m = 2 % Lichtgenuß.

Die morphologischen und ökologischen Ergebnisse werden mit bekannten Daten der nächsten Verwandten *B. sphinx*, *B. incognitus* und *B. zvonimiri* verglichen.

RÉSUMÉ

La morphologie et l'écologie de *Blennius rouxi* ont été étudiées principalement à Banyuls-sur-Mer. Les recherches écologiques ont été effectuées en plongée libre et à l'aide d'un scaphandre autonome. Dans les eaux de Banyuls-sur-Mer, *B. rouxi* a une répartition

verticale de 1 à 36 m de profondeur. Dans les zones peu profondes jusqu'à 6 m environ, il peuple surtout un substrat rocheux dur et nu. Dans les profondeurs plus grandes, il habite aussi le substrat recouvert d'algues et d'animaux sédentaires. Entre 20 et 36 m, ce poisson peuple le coralligène à une densité maximale de 1 ♂ et 3 ♀ par 10 m².

Sa coloration blanche avec une raie longitudinale noire n'a rien à voir avec une activité de nettoyage supposée. Ce poisson, du type brouteur dans son comportement alimentaire, est une exception parmi les Blenniidae méditerranéens. Les composants alimentaires sont en priorité les Algues, Porifères et Polychètes sédentaires qui constituent pour la population de surface de 2 à 6 m, 63 % de la masse nutritive, chez la population de 20 à 36 m de profondeur, 55,5 %. La grande quantité d'Harpacticides et d'Ostracodes est probablement prise au hasard en broutant les Algues et les Porifères entre lesquels ces animaux vivent. En ce qui concerne ses exigences photiques, *B. rouxi* est euryphote dans le sens le plus large. La quantité de lumière par rapport à la surface est de 40 % à 4 m et seulement de 2 % à 36 m de profondeur.

Les résultats de nos recherches morphologiques et écologiques sont comparés avec les données existantes sur les trois espèces apparentées à *B. rouxi*, à savoir *B. sphinx*, *B. incognitus* et *B. zvonimiri*.

LITERATUR

- ABEL, E.F., 1962. Freiwasserbeobachtungen an Fischen im Golf von Neapel als Beitrag zur Kenntnis ihrer Ökologie und ihres Verhaltens. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **47** : 219-290.
- ABEL, E.F., 1964. Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsethologie zweier Mittelmeerfische, *Blennius caneuae* Vinc. und *Blennius inaequalis* C. + V. *Z. Tierpsychol.*, **21** : 205-222.
- BATH, H., 1966. Erstmaliger Nachweis von *Blennius vandervekeni* Poll 1959 im Mittelmeer (Pisces, Blennioidea, Blenniidae). *Senckenberg. biol.*, **47** : 411-418.
- BATH, H., 1968. Untersuchung von *Blennius zvonimiri* Kolombatovic und Beschreibung von *Blennius incognitus* n.sp. aus dem Mittelmeer (Pisces, Blennioidea, Blenniidae). *Senckenberg. biol.*, **49** : 367-386.
- BATH, H., 1973. Blenniidae. In : Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean. J.C. HUREAU und Th. MONOD éd., **1** : 519-527.
- CASIMIR, M.J., 1969. Zum Verhalten des Putzerfisches *Symphodus melanocercus* (Risso). *Z. Tierpsychol.*, **26** : 225-229.
- COCCO, A., 1833. Su di alcuni pesci de mari di Messina. *G. Sci. Lett. Art. Sicilia*, **42** : 9-21.
- DIEUZEIDE, R., M. NOVELLA und J. ROLAND, 1955. Catalogue des poissons des Côtes Algériennes, Pt. 3. *Bull. Stn Aquicult. Pêche Castiglione* (N.S.), **6** : 1-384.

- GIBSON, R.N., 1969. The food and feeding relationships of littoral fish in the Banyuls region. *Vie Milieu*, **19** (1 A) : 447-456.
- GUITEL, F., 1893. Observations sur les mœurs des trois Blenniidés *Clinus argentatus*, *Blennius montagui* et *Blennius sphinx*. *Archs Zool. exp. gén.* (Ser. 3), **1** : 325-384.
- HEYMER, A., 1972. Ethologische Freiwasserbeobachtungen an Putzsymbiosen im Mittelmeer. *Rev. Compt. Anim.*, **6** : 17-24.
- HEYMER, A. und C. AUGER DE FERRET, 1976. Zur Ethologie des Mittelmeerschleimfisches *Blennius rouxi* Cocco, 1833. *Z. Tierpsychol.* (im Druck).
- LAUBIER, L., 1966. Le Coralligène des Albères - Monographie biocéno-tique. Thèse d'Etat, Série A N° 4693, CNRS N° 5541, Masson et Cie, Ed. 137-316.
- LOTHAN, R., 1969. Systematic remarks on fishes of the family Salariaeidae in the Red Sea. *Israel J. Zool.*, **18** : 363-378.
- NORMAN, J.R., 1943. Notes on the blennioid fishes. I. A provisional synopsis of the genera of the family Blenniidae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **10** : 793-812.
- RIEDL, R., 1966. Biologie der Meereshöhlen. 636 pp., Hamburg und Berlin.
- SPRINGER, V.G., 1971. Revision of the fish genus *Ecsenius* (Blenniidae, Blenniinae, Salariaeini). *Smithson. Contr. Zool.*, **72** : 1-74.
- SPRINGER, V.G. und W.F. SMITH-VANIZ, 1972. Mimetic relationships involving fishes of the family Blenniidae. *Smithson. Contr. Zool.*, **112** : 1-36.
- STEINDACHNER, F. und G. KOLOMBATOVIC, 1883. Beiträge zur Kenntnis der Fische der Adria. *Sber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl.*, **88** : 1193-1202.
- VINCIGUERRA, D., 1883. Risultati ittologici delle crociere del « Violante ». *Annali Mus. civ. Stor. nat.*, **18** : 465-590.
- ZANDER, C.D., 1969. Mitteilung über die Verbreitung und Ökologie von Blennioidei des Mittelmeeres (Pisces). *Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst.*, **66** : 59-63.
- ZANDER, C.D., 1972 a. Zur Verbreitungsgeschichte der Gattung *Blennius* (Blennioidei, Pisces). *Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst.*, **68** : 213-230.
- ZANDER, C.D., 1972 b. Beiträge zur Ökologie und Biologie von Blenniidae (Pisces) des Mittelmeeres. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **23** : 193-231.
- ZANDER, C.D., 1973 a. Evolution of Blennioidei in the Mediterranean Sea. *Revue Trav. Pêche marit. Nantes*, **37** : 215-221.
- ZANDER, C.D., 1973 b. Zur Morphologie der Flossen von Blenniidae (Pisces) des Mittelmeeres. *Journées ichthyol. C.I.E.S.M., Rome, 1970*, 93-96.
- ZANDER, C.D., 1975. Secondary sex characteristics of Blennioid fishes (Perciformes). *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **39** : 717-727.
- ZANDER, C.D. und I. BARTSCH, 1972. In situ Beziehungen zwischen Nahrungsangebot und aufgenommenen Nahrung bei 5 *Blennius*-Arten (Pisces) des Mittelmeeres. *Mar. Biol.*, **17** : 77-81.

DOCUMENTS FAUNISTIQUES ET ECOLOGIQUES

SIGNALISATION NOUVELLE DE *PHYLLOCHAETOPTERUS SOCIALIS* (ANNÉLIDE POLYCHÈTE) A BANYULS-SUR-MER

Compte tenu des diagnoses déjà existantes, peu nombreuses et surtout insuffisantes se rapportant aux différentes espèces du genre *Phyllochaetopterus*, toute nouvelle récolte justifie, à notre avis, une description. Il semble nécessaire, en effet, de s'assurer de l'existence réelle des espèces déjà décrites. Ainsi, pour *Ph. gracilis*, les descriptions de GRUBE, 1863, LANGERHANS 1881, McINTOSH 1915, sont nettement insuffisantes. Il en est de même pour *Ph. solitarius* connue uniquement par la description de RIOJA 1917.

Quant aux divisions systématiques classiques basées, dans le cas particulier de cette famille, sur le nombre de segments moyens, le nombre de soies notopodiales postérieures ou la taille de l'animal, elles paraissent pour le moins incertaines. Ce manque d'observations est certes moins prononcé pour *Ph. socialis* mais même dans ce cas il n'est pas inutile de compléter la diagnose et de connaître l'importance de la variation intraspécifique.

La description originale de cette espèce remonte à CLAPARÈDE (1868) dans la région de Naples. Plus récemment nous l'avons retrouvée en grande quantité dans le même secteur (BHAUD, 1974). Pour le reste de la Méditerranée occidentale, BELLAN (1964) signale des individus en bon état, provenant de fonds coralligènes, à nodules de Mélobésiés, à graviers organogènes ou à laminaires; leur provenance est variée : Marseille, mer d'Alboran, cap Corse. En se rapprochant de notre point de récolte, notons que REYSS

(1971) signale *Ph. socialis* comme espèce dominante dans la « vase profonde » des rechs catalans, donc à partir de 300 m de profondeur. Mais selon une communication personnelle de l'auteur, ces récoltes restent peu exploitables dans la mesure où la morphologie du tube est uniquement utilisée pour la détermination, les animaux étant le plus souvent mal conservés. Enfin, relevons, pour la région proche du Laboratoire, l'observation de LAUBIER (1966) qui récolte des colonies fixées en exolithes hyperlithes, plus rarement périlithes, sur des fonds coralligènes et surtout sur des fonds composés de graviers à nodules de Lithothamniées, vers 30 m de profondeur. Le nombre d'animaux récoltés n'est pas indiqué mais l'espèce est signalée comme rare. C'est la seule récolte effectuée à proximité immédiate du Laboratoire. Il ne semble donc pas inutile de donner quelques détails sur la présente récolte.

Une centaine d'individus ont été recueillis en juillet 1975 à l'aide du scaphandre autonome, à 40 m de profondeur sur la face nord-ouest du cap Béar. La colonie s'étend sur 2 à 3 dm² seulement; elle repose sur une formation coralligène qui domine le fond meuble environnant de 30 à 70 cm. La faune associée est composée d'Ascidies simples : *Microcosmus*, d'Ascidies coloniales : *Distomus variolosus*, d'Alcyons : *A. acaule* et *A. digitatum*, de Gorgones en nombre restreint : *Lophogorgia sarmentosa*, *Eunicella stricta* et de diverses Eponges. Les tubes de Phyllochaetoptères sont dressés et dépassent de 5 à 6 cm la surface du substrat. Ils donnent un aspect gazonnant à la colonie. Leur base contournée et souvent enchevêtrée se perd dans le substrat où les tubes sont le plus souvent contigus; les anastomoses sont très rares. Chaque tube ne contient qu'un seul individu. L'extrémité distale de certains tubes est fermée par une cloison transversale, mais cette fermeture n'est pas complète : l'animal ménage une petite ouverture. C'est une perforation provenant de l'action de la dent spéciale du quatrième sétigère, le corps de l'animal étant recourbé et le quatrième sétigère se trouvant au niveau de la cloison. Cette petite ouverture représente donc une perforation et non une absence de sécrétion comme cela a déjà été signalé dans le cas de *Telepsavus costarum* (BARNES, 1965). D'anciennes cloisons, intégrées à la paroi du tube, se remarquent aussi à proximité de l'extrémité distale. La trace du découpage de la cloison par la soie géante du quatrième sétigère est nettement reconnaissable.

Le corps de l'animal se compose des 3 régions caractéristiques de la famille. Sur 20 individus examinés 19 comportent 14 segments sétigères antérieurs; un seul en compte 15. CLARAPÈDE (1968) note à Naples 13 segments sétigères dans la région antérieure. Nos propres observations d'individus provenant de la même localité montrent que le nombre de segments le plus fréquent est de 13

avec une variation possible entre 12 et 15. Des taches brunes se remarquent sur les longs tentacules, le prostomium et le péristomium. Dorsalement les taches n'atteignent pas le premier sétigère, ventralement elles se limitent au second groupe de soies. En vue ventrale, le péristomium, s'il n'est pas profondément et nettement fendu, se divise du moins en 2 lobes bien marqués. Cette observation déjà faite par BARNES (1965) rappelle la présence chez la larve d'une fente buccale en forme de Y (BHAUD, 1974) et confirme en même temps l'identification de cette larve. Sur la région thoracique la face ventrale ne montre pas d'écusson transversal bien marqué comparable à ceux du genre *Spiochaetopterus*. La zone glandulaire thoracique est homogène; elle s'étend du 2^e segment sétigère jusqu'au dernier; très élargie dans sa partie médiane elle se rétrécit aux deux extrémités. Au quatrième sétigère, il n'existe qu'une seule soie géante dont la morphologie varie avec l'âge (BHAUD, 1974). Elle est caractérisée par un léger amincissement précédent l'extrémité distale, elle même peu renflée mais creusée en coupe dont la marge porte une grosse dent accompagnée de 2 autres plus petites reliées sur le reste de la couronne par une marge ondulée résultant de l'usure de dents secondaires (1). Dans le parapode cette soie est orientée de façon telle que la dent principale est en position latéro-externe; la surface concave fait face à la partie la plus antérieure du sillon cilié médio-dorsal, compte tenu de l'orientation générale du parapode vers l'avant.

La région moyenne comporte un nombre de sétigères difficile à apprécier compte tenu de la difficulté d'obtenir des animaux entiers. Sur 10 individus avec une région moyenne complète, le nombre de segments comptés varie de 9 à 15. CLARAPÈDE (1868) indique 9 segments moyens et nous-mêmes, pour des animaux de même origine avons observé que ce nombre s'étend de 3 à 13 avec un maximum pour 8 segments (BHAUD, 1974). Ces segments ont la structure habituelle déjà bien décrite par CLARAPÈDE. Nous précisons cependant que la rame ventrale du premier segment moyen se compose toujours d'un seul lobe uncinigère.

Les segments de la région postérieure portent des rames dorsales capitées, cylindriques avec une seule soie à l'extrémité élargie en palette et terminée par une pointe effilée très courte. Les rames ventrales portent chacune deux lobes uncinigères: le plus grand, proche du plan médian a l'aspect d'une languette dirigée vers l'arrière du corps; le plus petit, en position latérale

(1) Les illustrations de la Faune de France (FAUVEL, 1927) doivent à ce point de vue être corrigées. En dehors du fait que l'une d'entre elles se rapporte à des individus provenant des îles Falkand (FAUVEL, 1916), la disposition des dents de la couronne supérieure est difficilement compréhensible.

est plus massif. Les uncini des régions moyenne et postérieure ont une forme en plaquette triangulaire portant un grand nombre de petites dents inclinées. D'un lobe à l'autre la direction des dents est opposée. Nous avons déjà signalé (BHAUD, 1974) que la forme des plaques onciales peut être avantageusement utilisée comme critère de diagnose des espèces du genre *Phyllochaetopterus*. La forme des uncini peut être proche d'une palette triangulaire portant de nombreuses petites dents au nombre supérieur à 20, ou d'une étrille grossièrement rectangulaire, portant de grosses dents, disposées sur une dizaine de rangs. Les premiers ont toujours une dimension plus petite, un nombre de dents plus grand et possèdent en outre une cavité bien visible que surplombe la première dent recouverte.

Si notre prospection benthique se porte particulièrement sur cette famille, ce n'est pas sans raison. D'une part il est nécessaire de confirmer ou de compléter les diagnoses originales, d'autre part il est urgent de préciser l'identité des types larvaires connus et qui deviennent de plus en plus nombreux au fur et à mesure des observations. Le cas de *Phyllochaetopterus socialis* est intéressant à plus d'un titre. Il semble paradoxal de constater que la larve n'ait pas encore été récoltée dans notre région alors que les adultes sont certainement bien représentés même si leur localisation est encore imprécise (2). Une telle situation est encore plus nette en baie de Naples où les adultes sont très importants mais les larves non encore décrites. Un problème biologique relatif au cycle de reproduction apparaît donc chez cette espèce. De plus, on sait que deux catégories larvaires nouvelles ont été décrites de Banyuls (BHAUD, 1966; BHAUD et von BUREN 1974); elles appartiennent certainement à 2 espèces du genre *Phyllochaetopterus*: *Ph. solitarius* et *Ph. gracilis* mais compte tenu des descriptions insuffisantes des adultes correspondants, l'identification précédente ne peut être que provisoire. S'il est tentant d'attribuer les larves d'un secteur donné aux adultes connus dans la même région, il n'est cependant pas possible de rapprocher l'un des deux types venant d'être signalés de l'espèce *Ph. socialis*: la morphologie de la soie spécialisée du quatrième sétigère l'interdit. Nous avons déjà fait remarquer que ce critère n'est pas utilisé dans les diagnoses classiques.

En définitive, deux raisons doivent encourager les descriptions soignées des stades adultes de Chaetopteridae: d'une part s'assurer de l'existence des espèces rarement signalées et compléter leur

(2) La présente récolte vient d'être suivie d'une autre, plus importante, effectuée en août 1975 par F. LAFARGUE, à 20 m de profondeur à proximité de Collioure, sur les « roches de Tavac » qui représentent une ancienne terrasse disloquée en gros blocs; les *Phyllochaetoptères* sont fixés sur les parois verticales des fissures.

description à l'aide de caractères nouveaux; d'autre part permettre une identification des larves planctoniques qui possèdent rarement les éléments de diagnose classique utilisés chez les adultes.

M. BHAUD et J.-M. AMOUROUX
Laboratoire Arago
 66 650 Banyuls-sur-Mer

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES, R.D., 1965. Tube building and feeding in Chaetopterid Polychaetes. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 129 (2) : 217-233.
- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 49 (33) : 1-370.
- BHAUD, M., 1966. Etude du développement et de l'écologie de quelques larves de Chaetopteridae (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, 17 (3A) : 1087-1120.
- BHAUD, M., 1974. La campagne Hydromède II du N.O. Jean-Charcot. Première description de deux larves de Phyllochaetoptères (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, 24 (3A) : 453-470.
- BHAUD, M. & M. VON BUREN, 1974. Une nouvelle larve d'Annélide Polychète observée dans la région de Banyuls-sur-Mer. Contexte écologique d'une telle observation. *Vie Milieu*, 24 (3A) : 471-478.
- CLAPARÈDE, E., 1868. Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève* (1^{re} partie), 20 : 1-209.
- FAUVEL, P., 1916. Annélides Polychètes des îles Falkland. *Archs zool. exp. gén.*, 55 : 417-482.
- FAUVEL, P., 1927. Polychètes sédentaires. *Faune Fr.*, 16 : 494 p. Lechevalier éd., Paris.
- GRUBE, E., 1863. Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. 5. Zahlreiche Gattungen. *Arch. Naturgesch.*, 29 : 37-69.
- LANGERHANS, P., 1881. Ueber einige canarische Anneliden. *Nova Acta Léopoldina*, 42 : 93-124.
- LAUBIER, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. Thèse Doc. ès Sci., Univ. Paris. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 43 (2) : 137-316.
- MCINTOSH, 1915. A monograph of the British Annelida. 3 (1) : Polychaeta Ophelidae to Amphictenidae. Ray Soc., London, 368 p.
- REYSS, D., 1971. Les canyons sous-marins de la mer Catalane : le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. III. Les peuplements de la macrofaune benthique. *Vie Milieu*, 22 (3B) : 529-613.
- RIOJA, E., 1971. Nota sobre algunos anelidos interesantes de Santander. *Boln R. Soc. esp. Hist. nat.*, 17 (4) : 221-228.

Reçu le 1^{er} octobre 1975

PRÉSENCE DE *MESOCHAETOPTERUS MINUTUS* (ANNÉLIDE POLYCHÈTE, CHAETOPTERIDAE) DANS LA RÉGION DE BANYULS-SUR-MER

Dans plusieurs notes antérieures (BHAUD, 1966 a; BHAUD et AMOUROUX, 1973) nous avons montré que la pêche des stades larvaires planctoniques suivie d'une identification rigoureuse, peut constituer un complément appréciable aux études de faunistique benthique. Ainsi la récolte du méroplancton néritique de la région de Banyuls fournit pendant une partie de l'année, en juillet, août et septembre, une catégorie larvaire de la famille des Chaetopteridae qui a été rattachée par élevages à l'espèce *Mesochaetopterus minutus* (cf. BHAUD, 1966 b et 1969).

Cette espèce, bien que fréquente pour ce qui concerne les stades larvaires planctoniques semble beaucoup plus rare lorsque l'adulte est considéré. Elle n'est pas signalée dans la région de Banyuls (LAUBIER et PARIS, 1962; GUILLE et LAUBIER, 1966). Il en est de même pour la région de Marseille (BELLAN, 1964) et pour la côte catalane espagnole (MARON RAMOS, 1973). Cependant cette espèce est commune à Naples où CLARAPÈDE (1870) l'a décrite pour la première fois sous le nom de *Ranzania sagittaria*; LO BIANCO (1893) la signale aussi, et nous-mêmes l'avons récoltée dans le même secteur.

Bien que CLARAPÈDE fasse état de 2 régions du corps, cet auteur distingue cependant 3 catégories de sétigères; les 2 premiers segments postérieurs dans la diagnose de *Ranzania sagittaria* Claparède 1868 ou dans celles de *Ranzanides sagittaria* Chamberlin

1919 étant l'équivalent des segments moyens de *Mesochaetopterus minutus* Potts 1914. En 1961 DAY suggère qu'entre ces espèces la différence générique n'est plus soutenable. Après une comparaison morphologique des individus de Méditerranée et d'Océan Indien nous avons abouti aux mêmes conclusions (BHAUD, 1969).

Un seul individu de cette espèce a été récolté en mai 1975 par 90 m de profondeur sur un fond appartenant à la sous-communauté à *Auchenoplax crinita*, l'un des éléments de la communauté à *Amphiura filiformis*. Le sédiment est constitué d'une fraction sableuse importante : 5 à 20 % de sable fin (40-200 μ); 50 à 80 % de sable grossier (200 μ - 2 mm); la proportion de pélites est faible et n'atteint pas 5 %.

L'individu est incomplet, la région postérieure étant absente. Les deux autres sont très bien conservées. La région antérieure comprend 9 segments sétigères. Le prostomium ou lèvre inférieure forme un entonnoir presque complet laissant libre dans l'échancrure dorsale le lobe céphalique de petite taille. Les deux tentacules sont tombés, mais leur zone d'insertion peut être reconnue; les taches oculaires sont visibles à l'extérieur du départ des tentacules. Le quatrième sétigère se remarque immédiatement par les soies spécialisées : 4 soies en palette peu dissymétriques, très transparentes, en position dorsale; leur extrémité dépasse nettement la limite du parapode; 5 soies à partie distale aplatie rendue dissymétrique par une encoche unilatérale du limbe; leur forme générale est sigmoïde; enfin en position ventrale, 7 soies plus grosses dépassent peu la limite du parapode; leur section est arrondie et l'extrémité tronquée obliquement avec un bord garni de petites dents. La face ventrale de la région antérieure porte un écusson glandulaire homogène. Le premier segment moyen suit immédiatement le 9^e segment antérieur. De chaque côté la rame ventrale est constituée par une seule grande lame latérale uncinigère rabattue vers l'arrière du corps. La rame dorsale est une expansion lamelleuse de taille réduite. A cet ensemble fait suite une petite cupule dorsale puis une très longue région intersétigère. Le 2^e segment moyen se compose d'une rame ventrale uncinigère bilobée, le lobe inférieur étant dirigé postérieurement, et d'une rame dorsale aliforme de grande dimension, armée de quelques soies dont l'extrémité n'atteint pas la marge supérieure. Ce second segment moyen est plus allongé que le précédent; dans sa région terminale il porte en position dorsale une cupule de grande dimension. Un sillon médio-dorsal part de cette cupule ouverte antérieurement et parcourt les régions moyenne et antérieure.

Pour ce qui concerne les données écologiques on peut rappeler d'une part la présence des larves dans le plancton côtier pendant l'époque estivale, d'autre part la distribution géographique qui

montre que cette espèce a une répartition sub-tropicale et qu'à Banyuls, elle se trouve à la limite septentrionale de son aire de répartition. Si l'on admet que l'entrée en reproduction des adultes benthiques est sous le contrôle principal de la température du milieu de vie, il est à prévoir, compte tenu des deux éléments précédents que l'optimum thermique pour la vie végétative aussi bien que pour la maturation est relativement élevé, et sa partie centrale coïncide avec la période estivale du cycle thermique local. Il s'en suit alors que la répartition verticale de tels animaux doit être limitée vers le bas par la tranche d'eau qui ne subit pas l'augmentation estivale de température. Il faut donc s'attendre à récolter les adultes benthiques dans les 20 premiers mètres. Si ces prévisions ont été vérifiées pour *Spiochaetopterus costarum* (BHAUD, 1975), la présente signalisation d'un adulte de l'espèce *Mesochaetopterus minutus* vers 90 m de profondeur ne rentre pas dans le schéma précédent. Plusieurs remarques permettent cependant de limiter la portée de cette récolte : 1) à la profondeur considérée, les individus sont vraisemblablement très rares, ce que confirme l'échantillonnage poussé et l'étude détaillée du macrobenthos à l'origine de cette signalisation, 2) la zone prospectée peut constituer une partie de l'aire de dispersion stérile de l'espèce, 3) les larves ne sont pas rencontrées au delà de l'isobathe des 50 m ou bien ce sont des larves âgées.

En définitive, il est trop tôt pour conclure si une grande signification s'attache à une telle récolte. Pour supprimer toute ambiguïté sur la répartition verticale de l'espèce, il semble encore indispensable d'effectuer la même recherche détaillée sur un fond de même nature mais plus superficiel.

M. BHAUD et J.-C. DUCHENE
Laboratoire Arago
66 650 Banyuls-sur-Mer

BIBLIOGRAPHIE

- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 49 (33) : 1-371.
- BHAUD, M., 1966 a. Larves planctoniques d'Annélides Polychètes : leur intérêt pour une meilleure connaissance faunistique. *Vie Milieu*, 17 (1B) : 435-437.
- BHAUD, M., 1966 b. Etude du développement et de l'écologie de quelques larves de Chaetopteridae (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, 17 (3A) : 1087-1120.

- BHAUD, M., 1969. Remarques systématiques et biogéographiques sur le genre *Mesochaetopterus* Potts, 1914. *Vie Milieu*, **20** (2B) : 325-332.
- BHAUD, M., 1975. Rapports entre époque de reproduction, biogéographie et répartition verticale. Un exemple particulier : *Spiochaetopterus costarum* (Annélide Polychète). *Vie Milieu*, **25** (1B) : 123-140.
- BHAUD, M. & J.-M. AMOUROUX, 1973. Sur la présence d'individus adultes de *Spiochaetopterus costarum* (Annélide Polychète) dans la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **23** (2 A) : 371-373.
- CHAMBERLIN, R.V., 1919. The Annelida Polychaeta (Rep. Sci. Res. Exped. U.S. Fish St. « Albatros ». *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, **48** : 1-514.
- CLAPARÈDE, E., 1868. Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples. Supplément, *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **19**, **20** : 365-528.
- DAY, J.H., 1961. The Polychaet fauna of South Africa. Part. 6. Sedentary species dredged off Cape coasts with a few new records from the shore. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **44** : 463-560.
- GUILLE, A. & L. LAUBIER, 1966. Additions à la faune des Annélides Polychètes de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **17** (1B) : 259-282.
- LAUBIER, L. & J. PARIS, 1962. Faune marine des Pyrénées Orientales, Annélides Polychètes, Fasc. 4 : 80 p. Hermann éd., Paris.
- LO BIANCO, S., 1893. Gli anellidi tubicoli trovati nel Golfo di Napoli. *Atti R. Acad. Sci. fisic. math., Napoli* (ser. 2), **5** (11) : 1-97.
- MARON RAMOS, J., 1973. Annélides Polychètes du plateau continental de la côte catalane espagnole. *Thèse doct. Université Paris VI*, **1** : 1-290.
- POTTS, F.A., 1914. Polychaeta from the N.E. Pacific. The Chaetopteridae with an account of the phenomenon of asexual reproduction in *Phyllochaetopterus* and the description of two new species of Chaetopteridae from the Atlantic. *Proc. zool. Soc., Lond.*, **1914** : 955-994.

Reçu le 29 septembre 1975

ANALYSE D'OUVRAGE

RECHERCHES BIOLOGIQUES CONTEMPORAINES

dédiées à la mémoire de
Manfred GABE (1916-1973)

Ce livre composé par le Docteur L. ARVY, résulte de l'association de 46 travaux réalisés par 80 chercheurs. Les sujets étudiés sont très variés et reflètent diverses orientations biologiques actuelles :

Coelomcytes and blood cells of vermiform Invertebrates : R. FÄNGE. — Cytologie et histochimie comparées de l'endosternite dans trois ordres d'Arachnides (Scorpions, Opilions et Araignées) : J. KOVOOR. — Extracellular symbionts of tick-sperm : B. FELDMAN-MÜHSAM. — Les Hybrides de première génération entre *Jaera (albifrons) posthirsuta* et les autres membres de la super-espèce *Jaera albifrons* Leach (Crustacés Isopodes) : C. BOCQUET, P. LECHER et M. SOLIGNAC. — Parenté phylogénétique des Isopodes Cryptonisciens rangés jusqu'ici dans les familles des Liriopsidae et des Crinoniscidae : J. BOCQUET-VEDRINE. — Les cellules lumineuses du Coléoptère *Phengodes* : J.-M. BASSOT. — Aridité et variation spécifique de quelques populations d'insectes du Sahara et de la zone sahélienne : J. MATEU et F. PIERRE. — Sur l'espèce *Colias erate* Esper (1803), (Pieridae, Lepidoptera), en Roumanie : C. MÂNDRU et J. GABE. — Activité ATP-asiqque associée à un revêtement particulière de la membrane plasmique dans le proctodeum d'un Insecte Thysanoure (*Lepismodes inquilinus*). Histochimie ultrastructurale : C. NOIROT-TIMOTHÉE et C. NOIROT. — Contribution à l'étude morphologique de l'intestin moyen de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) : M. PAPILLON, M.-A. FAINMAUREL et P. CASSIER. — Histochimie des activités succinodéshydrogénase et acétylcholinestérase dans les ganglions céphaliques de *Polistes gallicus* L. (Hyménoptère, Vespidae) : C. STRAMBI. — Les cellules hormonales du système digestif des cyclostomes : S. VAN NOORDEN et A.G.E. PEARSE. — Mitochondrial displacement in coronet cells of the *Saccus vasculosus* of dogfish (*Scylliorhinus caniculus*) after osmotic stress : J.-C. VAN DE KAMER, W.F.G. FLIGHT et A.-M. HEUSSEN. — Etude de l'ultrastructure des fibres neurosécrétrices dans l'hypophyse des Muges (Téléostéens) : M. ABRAHAM. — The relationship between nerve fibers and adeno-hypophysial cell types in the cichlid Teleost *Tilapia*

mossambica : H.-A. BERN, R.-S. NISHIOKA et Y. NAGAHAMA. — Données ultrastructurales sur le *stratum compactum* intestinal de *Salmo fario* L. (Téléostéen, Salmonidae) : L. ZYLBERBERG. — Quadri comparativi di attività ATP-asi che nella mucosa gastrica di Vertebrati : G. BERNOCCHI et A. FRASCHINI. — The neurohypophysis of *Hydromantes italicus* (Amphibia caudata — fam. Plethodontidae) : M. FARNZONI, A. FASOLO et V. MAZZI. — Hypothalamic control over thyroïdal activity in *Bufo bufo* larvae : A. GUASTALLA et E. CAMPANTICO. — La thyroïde des Tritons palmés néoténiques, aspects cytochimiques en microscopie électronique : P. SENTENIN et J. GABRION. — Cell density as a factor of negative control of tissue proliferation in the early development of the chick embryo limb : R. AMPRINO. — Note sur des déplacements saisonniers de Serpents dans l'ouest de la France : R. DUGUY. — Données histochimiques sur l'élaboration de mucines dans le segment terminal du néphron des Sauropsidés : recherche interrompue : M. GABE. — Convergent surface structures in the sound producing scales of some snakes (Reptilia : Serpentes) : C. GANS et D. BAIC. — Les cellules à activité $\Delta 5 - 3 \beta$ HSDH dans les gonades de Canards hybrides (δ *Anas platyrhynchos* \times ♀ *Cairina moschota*) : L. GOMOT, A. DERAY et C.-R. MARCHAND. — Glandes spécialisées de la mâchoire inférieure chez les Anguimorphes : E. KOCHVA. — Sur le rôle des somites et de la crête apicale au cours des premiers stades du développement des membres chez les Reptiles : A. RAYNAUD, J. VASSE et Cl. PIEAU. — Données histologiques sur l'organe de Jacobson de *Sphenodon punctatus* Gray (Reptilia, Rynchocephalia) : H. SAINT GIRONS. — Intraepidermal sensory organs : W. MONTAGNA et E. MACPHERSON. — Recherches néphrologiques chez les Pinnipèdes. Rappel historique et examen des reins de *Zalophus californianus* (LESSON) 1825, *Arctocephalus gazella* (PETERS) 1875, *Leptonychotes weddelli* (LESSON) 1826, *Pusa hispida* (SCHREBER) 1775, *Phoca vitulina* (LINNE) 1758, *Mirounga leonina* (LINNE) : L. ARVY. — Densité de population et biomasses de grands Mammifères dans une zone de savane du nord de la République Centrafricaine : P. PFEFFER et J.L. TEMPORAL. — Apport fondamental de l'histologie dans la découverte de la vitamine C₂ : J.-M. GAZAVE. — Etude volumétrique et caryométrique de l'épiphyse cérébrale, de l'organe subfornical et des lobes hypophysaires chez quelques Rongeurs : H. LEGAIT, E. LEGAIT et G. DUSSART. — Hétérogénéité ultrastructurale et cytochimique des granules neurosécrétoires du système hypothalamo-neurohypophysaire du Rat : D. PICARD, F. TASSO et J.-L. BOUDIER. — Les petits Mammifères de France et leurs biotopes : M.-C. SAINT GIRONS. — Etude en microscopie électronique à balayage des régions distales du tube urinaire chez quelques Mammifères : *Cavia*, *Mesocricetus*, *Mus*, *Rattus* et *Oryctolagus* : J. HAGEGE et G. RICHET. — Etude histochimique des mucines épithéliales dans la métaplasie intestinale de l'estomac humain : Cl. MARCHE, P. GANTER, L. BOCQUET et Ch. DEBRAY. — Utilisation des hétérogreffes valvulaires dans la réparation de la voie d'éjection du ventricule droit : C. PLANCHE. — Strategies and tactics in evolution : R.E. BLACKITH. — New aspects on the nature of pancreatic islets : T. FUJITA. — Utilisation en cytophotométrie des techniques de détection successive de l'ADN et des protéines nucléaires : H. LECHENAULT, J.-C. JEANNY et M. GONTCHAROFF. — Technique d'isolement des cellules épithéliales recto-coliques. (Application en cytochi-

mie et en immunologie) : E. HUITRIC et R. LAUMONIER. — Une méthode de marquage biologique appliquée à la migration des cellules de la crête neurale de Caille chez l'embryon de Poulet : N. LE DOUARIN. — Les colorations polychromes sont-elles encore des méthodes actuelles ? : M. MARTOJA et R. MARTOJA. — Aspetti e prospettive disciplinari e interdisciplinari del metodo comparativo in biologia animale : M. VIALLI. — De la nécessité des synthèses scientifiques : A. TETRY.

L'ouvrage se termine par la liste chronologique des 360 publications du Docteur M. GABE.

Ce livre de 493 pages et de 477 figures, 19 tableaux et 8 quadrichromies a été publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique; il est édité par la Maison VAGNER, 3, rue du Manège, F., 54000 Nancy, où il est en vente pour le prix de 200 F. C.C.P. n° 2506 Z Nancy.

TABLE DES MATIÈRES

C. AMIARD-TRIQUET. Etude comparative de la contamination par le Colbat 60 et le Caesium 137 de quelques Invertébrés marins fouisseurs	19
J.-M. AMOUROUX, cf. M. BHAUD.	335
Apostol APOSTOLOF. Les Harpacticoïdes marins de la mer Noire. Description de quelques formes nouvelles	165
Klaus BANDEL. Das Embryonalgehäuse mariner Prosobranchier der Region von Banyuls-sur-Mer. I. Teil.	83
M. BHAUD et J.-M. AMOUROUX. Signalisation nouvelle de <i>Phyllochaetopterus socialis</i> (Annélide Polychète) à Banyuls-sur-Mer.	335
M. BHAUD et J.-C. DUCHÈNE. Présence de <i>Mesochaetopterus minutus</i> (Annélide Polychète, Chaetopteridae) dans la région de Banyuls-sur-Mer.	341
Philippe BOUCHET. Nudibranches nouveaux des côtes du Sénégal.	119
F. de BOVÉE. Etude morphométrique de <i>Dorylaimopsis mediterranea</i> Grimaldi de Zio, Nématode libre marin.	215
F. de BOVÉE. <i>Dorylaimopsis mediterranea</i> Grimaldi de Zio (Nematoda Comesomatidae), description d'une forme intersexuée.	227
J. BRUSLE, cf. A. SELLAMI.	261
Guy CAHET, cf. Guy JACQUES, Michel FIALA, Jacques NEVEUX et Michel PANOUSE.	1
E. COPPEJANS. Sur <i>Polysiphonia banyulensis</i> nov. sp. (Ceramiales, Rhodophyceae).	179
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Etude des phénomènes chromatiques chez <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). Evolution de la livrée chromatique au cours du développement larvaire.	59
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Etude des phénomènes chromatiques chez <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). Physiologie chromatique des stades larvaires....	67
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Etude des phénomènes chromatiques chez <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). Adaptation chromatique physiologique.	251

J.-C. DUCHÈNE, cf. M. BHAUD.	341
Louis EUZET et Jean-Claude VALA. Monogènes de poissons marins des côtes du Maroc. Description de <i>Calceostoma herculanea</i> n. sp. parasite d' <i>Umbrina canariensis</i> Valenciennes, 1845.	277
Michel FIALA, cf. Guy JACQUES, Guy CAHET, Jacques NEVEUX, Michel PANOUSE.	1
G. GUGLIELMI. Etude de quelques espèces marines de Rivulariacées en microscopie électronique.	189
Armin HEYMER und Claus Dieter ZANDER. Morphologische und ökologische Untersuchungen an <i>Blennius rouxi</i> , Cocco 1833 (Pisces, Perciformes, Blenniidae).....	311
Guy JACQUES, Guy CAHET, Michel FIALA, Jacques NEVEUX et Michel PANOUSE. Caractéristiques du milieu pélagique des étangs de Bages-Sigean et de Salses-Leucate pendant l'été 1974.	1
Pierre KÉRAMBRUN. Evolution de la composition chimique élémentaire relative de <i>Sphaeroma hookeri</i> (Isopode Flabellifère) au cours du cycle d'intermue.	235
Françoise LAFARGUE. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre <i>Polysyncraton</i>	133
Françoise LAFARGUE. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre <i>Lissoclinum</i> , genre <i>Diplosoma</i>	289
Lucien LAUBIER. <i>Lacydonia laureci</i> sp. n. Annélide polychète nouvelle de l'étage bathyal de Méditerranée orientale. . .	75
Jacques NEVEUX, cf. Guy JACQUES, Guy CAHET, Michel FIALA et Michel PANOUSE.	1
Michel PANOUSE, cf. Guy JACQUES, Guy CAHET, Michel FIALA, Jacques NEVEUX.	1
A. SELLAMI et J. BRUSLE. Contribution à l'étude de la sexualité de la Saupe <i>Boops salpa</i> Linnaeus 1759 (Téléostéen Sparidae) des côtes de Tunisie.	261
Jean-Claude VALA, cf. Louis EUZET.	277
VU TAN TUE. Contribution à l'étude histologique des cellules hépithéliales, glandulaires et endocrines du tube digestif de <i>Chimaera monstrosa</i> L. (Pisces, Holocephali).	41
Claus Dieter ZANDER, cf. Armin HEYMER.	311

Imprimerie Louis-Jean — 05002 GAP

Le Directeur de la Publication : P. DRACH

Dépôt légal n° 4906

— Date de parution : septembre 1976

— N° d'impression : 424-1976

Numéro d'enregistrement à la Commission Paritaire : 22 217

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 des feuilles numérotées ne doivent pas excéder 20 pages, et seront présentés, en double exemplaire, sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, 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 (ou des adresses) du laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Un sommaire en anglais doit figurer en début du texte, et deux résumés, l'un en français, l'autre en allemand à la fin du texte. Dans le cas d'un article en langue étrangère, un résumé sera dans la langue de l'article, l'autre en français. Ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177). Un titre courant (45 signes et espaces), pour haut de page doit être fourni.

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. & L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163.

PRUVOT, G., 1895 a. 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.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales.

2) ILLUSTRATIONS.

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le nombre des Tableaux et Figures doit être réduit au maximum.

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 et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

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 joint aux épreuves.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXV

YEAR 1975

PART 2 - A

CONTENTS

E. COPPEJANS. On <i>Polysiphonia banyulensis</i> nov. sp. (Ceramiales Rhodophyceae)	179
G. GUGLIELMI. An electron microscopic study of some marine species of Rivulariaceae	189
F. DE BOVÉE. A morphometric study of <i>Dorylaimopsis mediterranea</i> Grimaldi de Zio, a free living marine Nematode	215
F. DE BOVÉE. Description of an intersexed specimen of <i>Dorylaimopsis mediterranea</i> Grimaldi de Zio (Nematoda Comesomatidae)	227
Pierre KERAMBRUN. Evolution of the relative elementary chemical composition of <i>Sphaeroma hookeri</i> (Isopoda, Flabellifera) during a moulting cycle	235
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Study of the chromatic phenomena in <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacea, Decapoda). Physiological chromatic adaptation	251
A. SELLAMI & J. BRUSLE. Contribution to the study of the sexuality of the sea-bream <i>Boops salpa</i> Linnaeus 1759 (Teleostean, Sparidae) of the Tunisian coasts	261
Louis EUZET & Jean-Claude VALA. Monogena of marine fishes from the coast of Morocco. Description of <i>Calceostoma herculanea</i> n. sp. a parasite of <i>Umbrina canariensis</i> Valenciennes, 1845	277
Françoise LAFARGUE. Taxonomic revision of the Didemnidae of the coasts of France (Compound ascidians). Description of the species of Banyuls-sur-Mer, genus <i>Lissoclinum</i> , genus <i>Diplosoma</i>	289
Armin HEYMER & Claus Dieter ZANDER. Studies in the Morphology and ecology of <i>Blennius rouxi</i> , Cocco 1833 (Pisces, Perciformes, Blenniidae)	311
<i>Faunal and ecological records</i>	
M. BHAUD & J.-M. AMOUROUX. New record of <i>Phyllochaetopterus socialis</i> (Annelida Polychaeta) at Banyuls-sur-Mer	335
M. BHAUD & J.-C. DUCHENE. Presence of <i>Mesochaetopterus minutus</i> (Annelida Polychaeta) in the region of Banyuls-sur-Mer	341
<i>Book review</i>	345

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly