

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXVI

ANNÉE 1976

FASCICULE 1-A

SOMMAIRE

Jeanete MARON RAMOS. <i>Haploscoloplos kerguelensis</i> McIntosh, 1885. Nouvel Orbiniidae en Méditerranée occidentale	1
Jeanete MARON RAMOS. <i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862). Remarques taxinomiques	11
Jean-Michel AMOUROUX. Ethologie et filtration de <i>Macra glauca</i> (Born)	21
Ilse BARTSCH. Ergänzungen zur Halacariden-Fauna (Halacaridae, Acari) im Becken von Arcachon	31
Brian WEST and Lynda WEST. A note on the uptake of dissolved nutrients from sea water by the entoparasitic myzostome <i>Pulvinomyzostomum pulvinar</i> , in situ in its host <i>Leptometra phalangium</i>	47
Françoise JACQUES. L'œil nauplien et les organes frontaux chez les larves de Stomatopodes. Développement.	53
Pierre NOËL. L'évolution des caractères sexuels chez <i>Processa edulis</i> (Risso) (Décapode, Natantia)	65
Riccardo BRUNETTI. Biological cycle of <i>Botrylloides leachi</i> (Savigny) (Ascidacea) in the venetian lagoon	105
Raymonde FINIGER. Contribution à l'étude biologique et écologique des Civelles (<i>Anguilla anguilla</i> Linné 1759) lors de leur pénétration dans un étang méditerranéen	123
Peter WIRTZ. A key to the european Blennioidea	145
Anne KOHLER. Observations biologiques et biométriques sur <i>Atherina boyeri</i> R. dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault)	157

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur P. DRACH, Directeur de la Publication, ou M. 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. PÉRÈS (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 XXVI

ANNÉE 1976

FASCICULE 1-A

SOMMAIRE

Jeanete MARON RAMOS. <i>Haploscoloplos kerguelensis</i> McIntosh, 1885. Nouvel Orbiniidae en Méditerranée occidentale	1
Jeanete MARON RAMOS. <i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862). Remarques taxinomiques	11
Jean-Michel AMOUROUX. Ethologie et filtration de <i>Maetra glauca</i> (Born)	21
Ilse BARTSCH. Ergänzungen zur Halacariden-Fauna (Halacaridae, Acari) im Becken von Arcachon	31
Brian WEST and Lynda WEST. A note on the uptake of dissolved nutrients from sea water by the entoparasitic myzostome <i>Pulvinomyzostomum pulvinar</i> , in situ in its host <i>Leptometra phalangium</i>	47
Françoise JACQUES. L'œil nauplien et les organes frontaux chez les larves de Stomatopodes. Développement.	53
Pierre NOËL. L'évolution des caractères sexuels chez <i>Processa edulis</i> (Risso) (Décapode, Natantia)	65
Riccardo BRUNETTI. Biological cycle of <i>Botrylloides leachi</i> (Savigny) (Ascidacea) in the venetian lagoon	105
Raymonde FINGER. Contribution à l'étude biologique et écologique des Civelles (<i>Anguilla anguilla</i> Linné 1759) lors de leur pénétration dans un étang méditerranéen	123
Peter WIRTZ. A key to the european Blennioidea	145
Anne KOHLER. Observations biologiques et biométriques sur <i>Atherina boyeri</i> R. dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault)	157

MASSON



Publication bimestrielle

HAPLOSCOLOPLOS KERGUELENSIS
Mc Intosh, 1885 - NOUVEL ORBINIIDAE
EN MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

par Jeanete MARON RAMOS

Departemento de Ciencias Biologicas - AUSU
Rua Fernando Ferrari, 75 - 20.000 Rio de Janeiro, Brasil

ABSTRACT

Haploscoloplos kerguelensis McIntosh, 1885, a polychaete belonging to the family Orbinidae is recorded from the Western Mediterranean. It is the first record from the Mediterranean of a species more particularly known from antarctic and sub-antarctic regions.

Parmi les genres de la famille des *Orbinidae*, *Haploscoloplos* Monro, 1933, et *Berkeleyia* Hartman, 1971, se caractérisent par la présence de soies capillaires et l'absence constante d'uncini aux parapodes thoraciques. Le genre *Haploscoloplos* renferme les formes dépourvues de soies aciculaires aux neuropodes abdominaux, alors que celles-ci existent chez *Berkeleyia*; il comprend actuellement dix espèces valides dont les caractères distinctifs sont mis en évidence dans la clef dichotomique ci-après.

***HAPLOSCOPOLOS KERGUELENSIS* McIntosh, 1885**

(Fig. 1 A, B et 2 A-F)

MATÉRIEL ÉTUDIÉ.

Un spécimen incomplet, femelle mûre, provient de la station 77, 42° 18', 30 N et 3° 17', 30 E, au nord du Cap Creus, par 20 mètres de profondeur dans un fond de sable fin (D. DESBRUYÈRES, A. GUILLE et J. RAMOS, 1973).

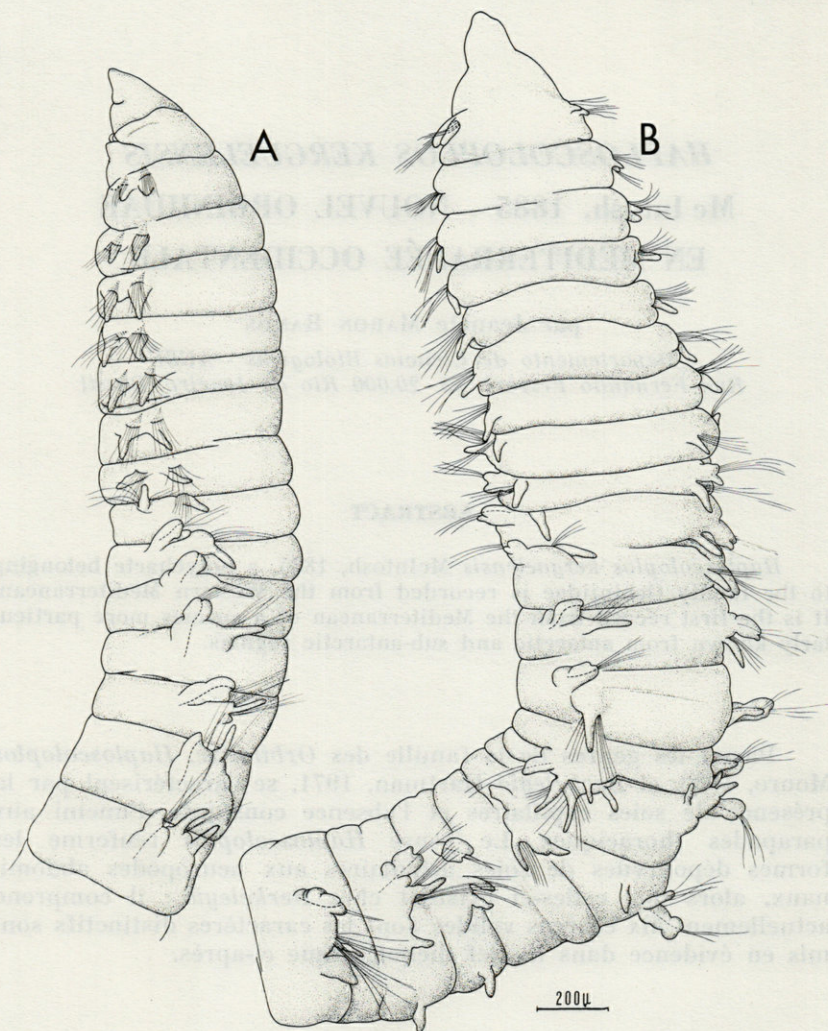


FIG. 1. — *Haploscoloplos kerguelensis* ; A, vue de profil. Région antérieure et moyenne ; B, vue en face dorsale.

DESCRIPTION.

L'exemplaire compte 24 segments, mesure 7 mm de longueur et 0,6 mm de largeur. Le corps est de teinte blanchâtre. Les yeux et les taches oculaires font défaut.

Le prostomium est en forme de triangle équilatéral et mesure 0,20 mm de longueur et 0,24 mm de largeur. Le segment buccal est apode et achète, bien distinct du prostomium et du premier segment sétigère (Fig. 1, A, B).

Le corps est divisé en deux régions : une région thoracique abranche et une région abdominale branchifère.

La région thoracique compte huit segments sétigères. Les parapodes comprennent deux rames, notopode et neuropode, toutes deux pourvues seulement de soies capillaires à plaquettes crénelées. Les lobes postsétaux dorsaux et ventraux, subégaux d'abord, courts et triangulaires, deviennent de plus en plus allongés et coniques (Fig. 1, A, B).

La région abdominale débute au neuvième segment sétigère qui constitue un segment de transition. Elle est caractérisée par la présence d'un lobe ventral bien développé, à deux languettes inégales et arrondies. Le lobe dorsal digitiforme est long ; les deux rames portent des soies capillaires à plaquettes crénelées (Fig. 2, A, B) et chaque rame est soutenue par un ou deux acicules. Il n'y a pas de cirre intermédiaire. Les branchies sont présentes à partir du 14^e segment sétigère ; elles sont coniques au début, puis, à partir du 16^e segment sétigère, deviennent foliacées, très larges, à bord dépourvu de ciliation (Fig. 2, F).

Des soies fourchues sont présentes aux segments postérieurs (Fig. 2, E). Le pygidium est inconnu.

DISCUSSION.

Depuis sa description originale, au London River, à Kerguelen, *H. kerguelensis* a été retrouvée et décrite à nouveau par divers auteurs : EHLERS (1897), à Ushuaia (Terre de Feu) considère qu'il s'agit d'une forme juvénile de *Scoloplos armiger* ; GRAVIER (1911) l'a récoltée dans le chenal de Roosen en face de Port Lockroy (Péninsule Antarctique) par 28 mètres de profondeur dans la vase ; AUGENER (1914) la signale en Australie ; FAUVEL (1932) aux Indes ; le même auteur (1916) a récolté aux îles Falkland, Roy Cove, Atlantique, des spécimens qu'il a identifiés comme *H. kerguelensis*, malgré des différences morphologiques remarquables, surtout la présence de soies aciculaires dont « l'extrémité est légèrement recourbée et parfois bidentée, aux neuropodes de la région abdominale ». D'après les données actuelles, il faut admettre que l'espèce de FAUVEL (1916) constitue une forme distincte de l'espèce décrite par McINTOSH. Selon HARTMAN (1971), la présence de soies aciculaires aux neuropodes abdominaux, d'un seul segment achète

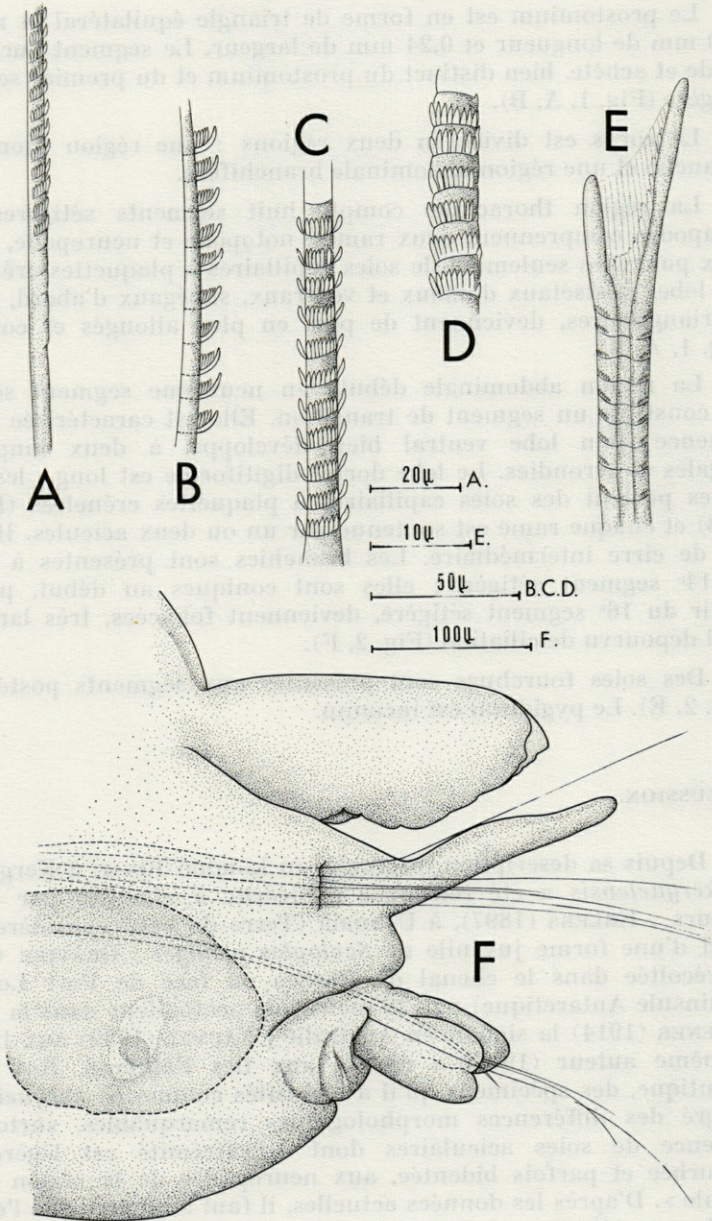
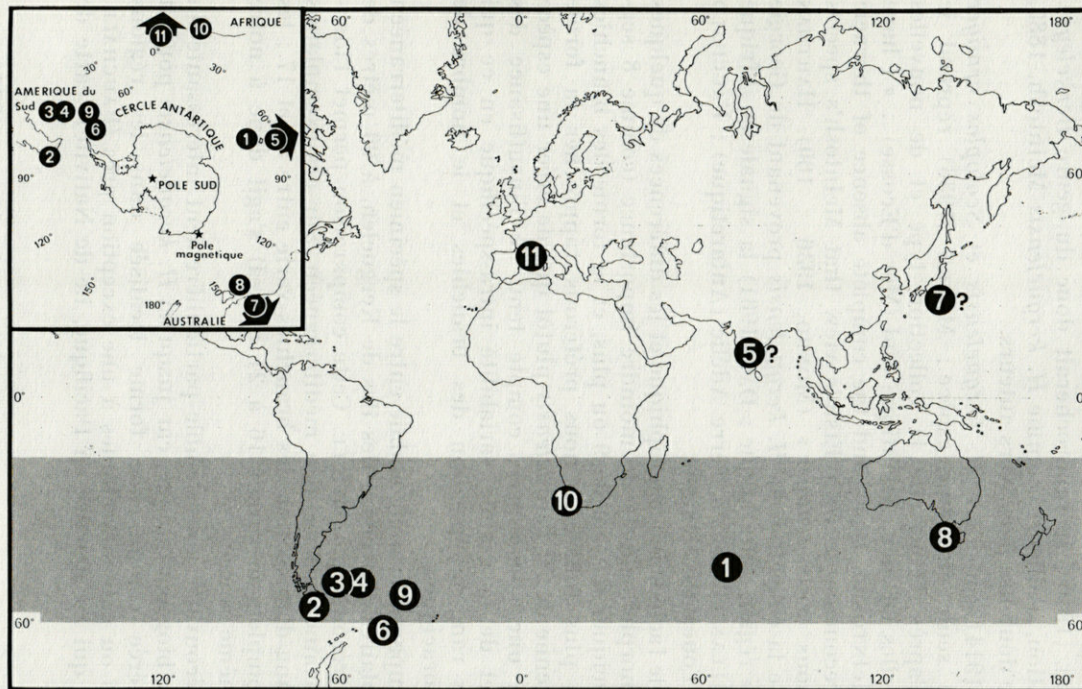


FIG. 2. — *Haploscoloplos kerquelensis*; A à D, détail de la soie capillaire crénelée; E, soie fourchue des parapodes postérieurs; F, parapode de la région moyenne.



CARTE I. — Carte de répartition géographique :

1. Iles de Kerguelen, 143-245 m (McINTOSH, 1885) ; 2. Ushuai. Terre de Feu (EHLERS, 1897) ; 3. Port-Lockroy, Antarctique (GRAVIER, 1911) ; 4. Iles Falkland (FAUVEL, 1916) ; 5. Inde (FAUVEL, 1932) ; 6. Iles Orkney du Sud Atlantique Sud (Mer d'Ecosse) (MONRO, 1936) ; 7. Japon (OKUDA, 1937, 1938) ; 8. Australie, région Antarctique (BENHAM, 1921) ; 9. South Georgia (HARTMAN, 1953) ; 10. Afrique du Sud (DAY, 1961) ; 11. Rosas, Cap Creus (Méditerranée Occidentale).

derrière le prostomium (segment péristomial) et seulement des soies capillaires aux parapodes thoraciques, sont des caractères du genre *Berkeleyia* Hartman, 1971, créé à l'occasion de la découverte de l'espèce abyssale, *B. profunda* Hartman, 1971. *H. kerguelensis* sensu FAUVEL (1916), se rapprocherait donc du genre *Berkeleyia*. Sa classification, d'ailleurs, comme *H. kerguelensis* McIntosh, 1885, est reconnue douteuse par divers auteurs.

EISIG (1914) considère *H. kerguelensis* et *Scoloplos armiger* comme une seule et même espèce ; MONRO (1936) reprend le problème d'après l'étude de la collection type et de nouvelles récoltes aux îles Orkney, Atlantique Sud (Mer d'Ecosse) : « I have examined McINTOSH's types and the complete absence of thoracic hooks is irreconcilable with Eisig's view that McIntosh's species is synonymous with *armiger* » (MONRO, 1936 : 160). HARTMAN (1957) étudie la collection de *H. kerguelensis* provenant de Georgie Sud, dans la région Antarctique ; DAY (1961) la signale en Afrique du Sud ; BELLAN (1972) en Terre Adélie (Antarctique) ; FAUCHALD (1972) dans l'ouest du Mexique.

Malgré le facteur biogéographique et les différences de quelques caractères morphologiques de moindre importance (comme 8 segments thoraciques au lieu de 9 ou plus, et la forme des branchies postérieures plus foliacées) nous préférons rapprocher la forme méditerranéenne de *H. kerguelensis* plutôt que de créer une espèce nouvelle ou une sous-espèce, compte tenu de l'insuffisance des spécimens et de la grande variabilité intra-spécifique en ce qui concerne le rang d'apparition des branchies et le nombre de segments thoraciques.

Une comparaison a été établie entre le spécimen méditerranéen et 26 exemplaires provenant des îles de Kerguelen, à 90 mètres de profondeur, récoltés par GUILLE. Cette comparaison permet l'identification certaine du spécimen méditerranéen. Sur ces exemplaires étudiés le rang d'apparition des branchies varie entre 12 et 17 ; les individus complets mesurent 16 à 21 mm. Il s'agit donc à notre avis d'une même espèce.

Cette découverte nous semble particulièrement intéressante du point de vue biogéographique, car jusqu'ici *H. kerguelensis* pouvait être considérée comme une forme localisée dans les régions antarctiques ou sub-antarctiques à une exception près (FAUCHALD, 1972 : 167 qui l'a signalée en Pacifique, île de Nativité) (carte de répartition).

Clef dichotomique du genre *Haploscoloplos* Monro, 1933

1. Branchies présentes.
- Branchies absentes.

H. abbranchiata Hartman, 1967.

- | | | |
|--|--|---|
| 2. Branchies présentes sur les régions, thoracique et abdominale. | | 3 |
| Branchies présentes seulement sur la région abdominale ou sur quelques segments de transition. | | 6 |
| 3. Organes latéraux présents sur les segments abdominaux. | <i>H. elongatus</i> Johnson, 1901. | |
| Organes latéraux absents sur les segments abdominaux. | | 4 |
| 4. Parapodes abdominaux avec cirre ventral. | | 5 |
| Parapodes abdominaux sans cirre ventral. | <i>H. mexicanus</i> Fauchald, 1972. | |
| 5. Parapodes thoraciques avec papilles podiales sur quelques segments. | <i>H. panamensis</i> Monro, 1933. | |
| Parapodes thoraciques sans papilles podiales. | <i>H. bifurcatus</i> , Hartman, 1957. | |
| 6. Branchies dichotomées sur quelques segments abdominaux. | <i>H. cylindrifer</i> Ehlers, 1905. | |
| Branchies non dichotomées. | | 7 |
| 7. Parapodes abdominaux avec cirre intermédiaire. | | 8 |
| Parapodes abdominaux sans cirre intermédiaire. | | 9 |
| 8. Parapodes abdominaux avec cirre ventral. | <i>H. fragilis</i> Verrill, 1873. | |
| Parapodes abdominaux sans cirre ventral. | <i>H. robustus</i> Verrill, 1873. | |
| 9. Lobe neurosétal grand foliacé. | <i>H. foliosus</i> Hartman, 1951. | |
| Lobe neurosétal cylindrique. | <i>H. kerguelensis</i> (McIntosh, 1885). | |

RÉSUMÉ

L'auteur signale l'espèce *Haploscoloplos kerguelensis* McIntosh, 1885, Polychaeta de la famille des Orbiniidae, en Méditerranée occidentale.

C'est la première signalisation en Méditerranée, cette espèce étant connue spécialement dans les régions antarctiques et sub-antarctiques.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor meldet das Vorkommen der Art *Haploscoloplos kerguelensis* McIntosh, 1885 (Polychaeta, Orbiniidae) im westlichen Mittelmeer. Es handelt sich um den ersten Fund im Mittelmeer. Die Art war bisher aus der antarktischen und sub-antarktischen Zone bekannt.

BIBLIOGRAPHIE

- AUGENER, H., 1914. Fauna Südwest-Australiens. Polychaeta sedentaria. Herausgegeben Michaelsen, Hartmeyer, éd. Jena, 5 : 1-170.
- BELLAN, G., 1972. Invertébrés Marins des XII^e - XV^e. Expéditions Antarctiques Françaises en Terre Adélie. 4, Polychètes des Terres Australes et Antarctiques Françaises. *Tethys*, 1 (4) : 61-68.
- DAY, J.H., 1961. The Polychaet fauna of South Africa. Pt 6. Sedentary Species dredged off Cape Coasts with a few records from the shore. *J. Linn. Soc.*, 44 : 463-560.
- DEBRUYÈRES, D., A. GUILLE & J. RAMOS, 1973. Bionomie benthique du Plateau Continental de la Côte Catalane Espagnole. *Vie Milieu*, 23 (2-B) : 335-363.
- EHLERS, E., 1897. Polychaeten. *Ergebn. Hamburger Magalhaenischen 1892-1893*. Hamburg, Friedrichsen and Co., 3 : 1-148.
- EHLERS, E., 1905. Neuseeländische Anneliden. *Abh. K. Ges. Wiss. Göttingen Math-physik. Kl.*, 3 (1) : 1-80.
- EISIG, H., 1914. Zur Systematik, Anatomie und Morphologie der Ariciiden nebst Beiträgen zur generellen Systematik. *Mitt. zool. Stn Neapel*, 21 : 153-600.
- FAUCHALD, K., 1972. Benthic Polychaetous Annelids from deep water off Western Mexico and Adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. *All. Hanc. Monogr. Mar. Biol.*, 7 : 1-575.
- FAUVEL, P., 1916. Annélides Polychètes des Iles Falkland recueillies par M. Rupert Vallentin Esgre (1902-1910). *Archs Zool. exp. gén.*, 55 : 417-482.
- FAUVEL, P., 1932. Annelida Polychaeta of the Indian Museum, Calcutta. *Mem. Indian Mus.*, 12 (1) : 1-262.
- GRAVIER, C., 1911. Expédition Antarctique Française (1903-05) commandée par le Dr. Jean Charcot. Sciences Naturelles : Documents scientifiques. Vers. Annélides Polychètes. Paris, Masson et Cie, éd., 1 : 1-75.

- HARTMAN, O., 1951. The littoral marine annelids of the Gulf of Mexico. *Univ. Tex. Publs*, 2 : 7-124.
- HARTMAN, O., 1957. Orbiniidae, Apistobranchidae, Paraonidae and Longosomidae. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, 15 : 211-324.
- HARTMAN, O., 1967. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island Cruises, chiefly from Antarctic seas. *Allan Hancock Monogr. Mar. Biol.*, 6 : 1-327.
- HARTMAN, O., 1971. Abyssal Polychaetous Annelids from the Mozambique Basin off Southeast Africa, with a Compendium of Abyssal Polychaetous Annelids from World - Wide Areas. *J. Fish Res Bd Can.*, 28 (10) : 1407-1428.
- JOHNSON, H.P., 1901. The Polychaeta of the Puget Sound region. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, 29 : 381-437.
- McINTOSH, W. C., 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Rep. Challenger Soc.*, 12 : 1-554.
- MONRO, C. C. A., 1933. On a Collection of Polychaeta from Dry Tortugas, Florida. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 12 (69) : 244-269.
- MONRO, C. C. A., 1933. The Polychaeta Sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colon in the Panama region and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. "St. George". *Proc. zool. Soc. Lond.*, (2) : 1039-1092.
- MONRO, C. C. A., 1936. Polychaeta worms. "*Discovery*" rep., 11 : 59-198.
- VERRILL, A. E., 1873. Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. *Rep. U. S. Commnr Fish* (1871-1872) : 295-778.

Reçu le 27 juin 1975.

AONIDES OXYCEPHALA (SARS, 1862) **REMARQUES TAXINOMIQUES**

par Jeanete MARON RAMOS

Departamento de Ciencias Biológicas - AUSU
Rua Fernando Ferrari, 75 - 20.000 Rio de Janeiro, Brazil

ABSTRACT

The study of the morphological variation of *Aonides oxycephala* (Sars, 1862) from a collection taken from the coast of Spanish Catalonia has shown that the criteria for distinguishing the species of the genus *Aonides* Claparède, 1864, are inadequate. From comparisons with descriptions and figures, *Aonides californiensis* and *Aonides mayaguezensis* are considered to be synonymous with *A. oxycephala*.

La surprenante variabilité observée lors de l'identification de 97 individus appartenant à l'espèce *Aonides oxycephala* (Sars, 1862) provenant de la baie de Rosas, Espagne (D. DESBRUYÈRES, A. GUILLE et J. RAMOS, 1973) nous a amenée à reprendre l'étude détaillée de la morphologie de cette espèce.

Ainsi, un travail statistique a été entrepris pour juger de la valeur spécifique des caractères définissant *A. oxycephala*. Mais nous avons également repris l'étude des caractères, qui sont souvent du même ordre, servant à la séparation des 5 espèces actuellement connues du genre *Aonides*. Ces caractères spécifiques et intraspécifiques ont une grande variabilité qui remet en cause la définition des espèces du genre.

Le genre *Aonides* Claparède, 1864, a été récemment revu par PETTIBONE (1863) et FOSTER (1971). Il comprend actuellement cinq espèces valides :

- *Aonides oxycephala* (Sars, 1862), Norvège ;
- *Aonides paucibranchiata* Southern, 1914, Irlande ;
- *Aonides californiensis* Rioja, 1947, Californie ;
- *Aonides trifida* Estcourt, 1967, Nouvelle-Zélande ;
- *Aonides mayaguezensis* Foster, 1971, Porto-Rico.

Quant à *Aonides notosetosa* Störch, 1966, elle ne paraît pas appartenir au genre *Aonides*, par suite de la présence de branchies

à partir du 3^e segment sétigère, au lieu du 2^e, et d'un prostomium nettement arrondi et non conique ou allongé, comme chez les cinq autres espèces de ce genre.

En Méditerranée, deux espèces seulement du genre *Aonides* sont représentées : *Aonides paucibranchiata* et *Aonides oxycephala*. Ces deux espèces se distinguent immédiatement par la présence de crochets tridentés chez la première et bidentés chez la deuxième.

VARIABILITÉ INTRASPÉCIFIQUE

Depuis sa découverte sur les côtes de Norvège, *Aonides oxycephala* a été retrouvée et redécrite par plusieurs auteurs.

TABLEAU I

Auteur	Localité	Nombre de branchies	Rang crochet dorsal	Rang crochet ventral
SARS, 1862 p. 64	Florøe, Norvège			
CLAPAREDE, 1864 pp. 45-48, pl. 3, fig. 3	Port-Vendres, Méditerranée	22	46	46
SAINT-JOSEPH, 1894 pp. 81-82, pl. 4, fig. 101-102	Dinard, golfe de Saint-Malo, Manche	21 - 22	30	28
MESNIL, 1896 p. 242, pl. 10, fig. 19, 28	L'Anse Saint-Martin, Manche	20 - 22	36 - 36	32 - 35
ELWES, 1910 p. 62	Manche	20		
SOUTHERN, 1914 ,p. 100	Côte d'Irlande, 1,8 à 5,4 m	22 - 23	36	31
SODERSTROM, 1910 pp. 219, 220		22 - 25	35 - 42	32 - 35
FAUVEL, 1927 pp. 39-40, fig. 13	Méditerranée	20 - 24	35 - 42	32 - 35
FAUVEL, 1936 pp. 58-59	Maroc, Atlantique	20 - 24 20 - 30		
PETTIBONE, 1963 p. 90		20 - 30		
RULLIER, 1963 p. 209	Bosphore	10		
DAY, 1967 pp. 478-480, fig. 18.6. d-g	Afrique, Atlantique	24	35 - 42	32 - 35
HARTMANN-SCHRÖDER, 1971 p. 329	Skagerrak, Mer du Nord	20 - 30	35 - 42	32 - 35

A. oxycephala a été signalée aussi par VERRILL, 1874 à Freat Egg Harbor, New-Jersey ; CZERNIASKY, 1881, en Russie ; LEVINSEN, 1883, en Norvège ; ALLEN, 1915, à Plymouth ; SOUTHERN, 1910, en Irlande ; FRIEDRICH, 1938, en Mer du Nord ; LAUBIER et PARIS, 1962 ; MONNIOT, 1962 ; BELLAN, 1964 ; HARMELIN, 1964 et GUILLE, 1970, en Méditerranée.

D'après ces auteurs, le nombre de paires de branchies varie de 10 à 30, et le nombre de cirres anaux de 4 à 8 ; le rang d'apparition du crochet dorsal est du 30^e au 46^e segment sétigère et celui du crochet ventral du 28^e au 46^e segment.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Une importante collection a été recueillie sur la côte catalane espagnole. Station 20, 42°15', 6 N et 3°09' 6 E, 10 mètres (46) ; Station 52, 42°15', 0'N et 3°08', 7 E, 12 mètres (23) ; Station 59, 42°04', 2'N et 3°12', 8 E, 48 mètres (1) ; Station 64, 42°13', 6 N et 3°24', 5 E, 115 mètres (3) ; Station 104*, 41°45'31" N et 3°07'00" E, 30 mètres (2) ; Station 116*, 41°54'50" N et 3°12'40" E, 50 mètres (2) ; Station 160*, 42°15'36" N et 3°09'36" E, 10 mètres (2).

DESCRIPTION

Les spécimens complets, de taille moyenne, mesurant entre 12 et 20 mm de longueur et 2 à 3 mm de largeur, comptent environ 112 à 126 segments.

Le prostomium est conique et allongé, il porte sur la partie antérieure un tentacule occipital muni, à sa base, de papilles. Deux ou 4 yeux sont également présents ; cependant ils peuvent manquer sur quelques individus (Fig. 1, A-C).

Les branchies apparaissent sur tous les exemplaires dès le deuxième segment. Elles sont au nombre de 12 à 24 paires ; sur 57 individus la moyenne est de 19 paires (Fig. 1, A). Il paraît y avoir une corrélation significative entre le nombre de paires de branchies et la taille de l'animal.

Le premier segment sétigère porte une lamelle dorsale triangulaire légèrement allongée, moins développée que celle des segments suivants. La lamelle ventrale a presque la même forme ; cependant elle a une taille plus petite (Fig. 1, A).

Dans la région branchifère, la lamelle ventrale est plus petite que la lamelle dorsale (Fig. 2, A, B) ; par contre, dans la région

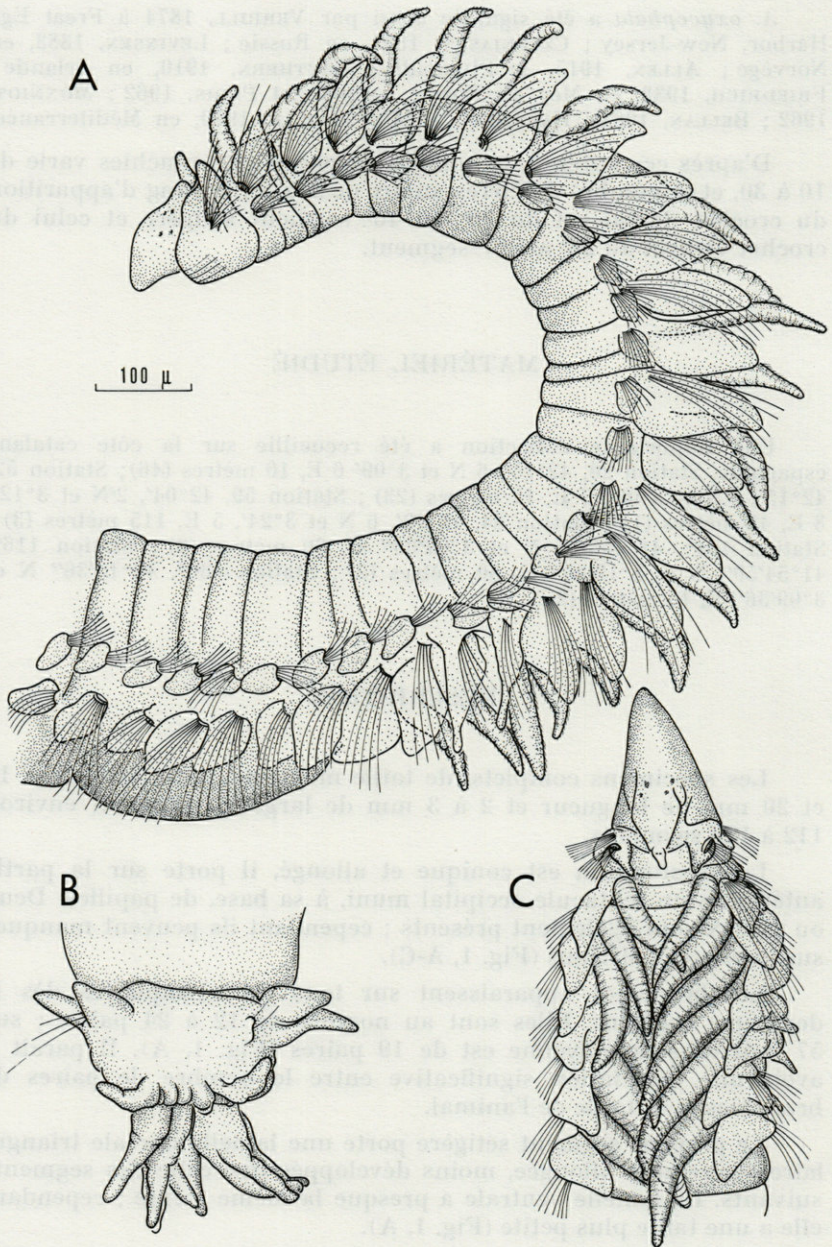


FIG. 1. — *Aonides oxycephala* (Sars, 1864) ; A, partie antérieure, vue de profil ; B, pygidium, vue ventrale ; C, région antérieure, vue dorsale.

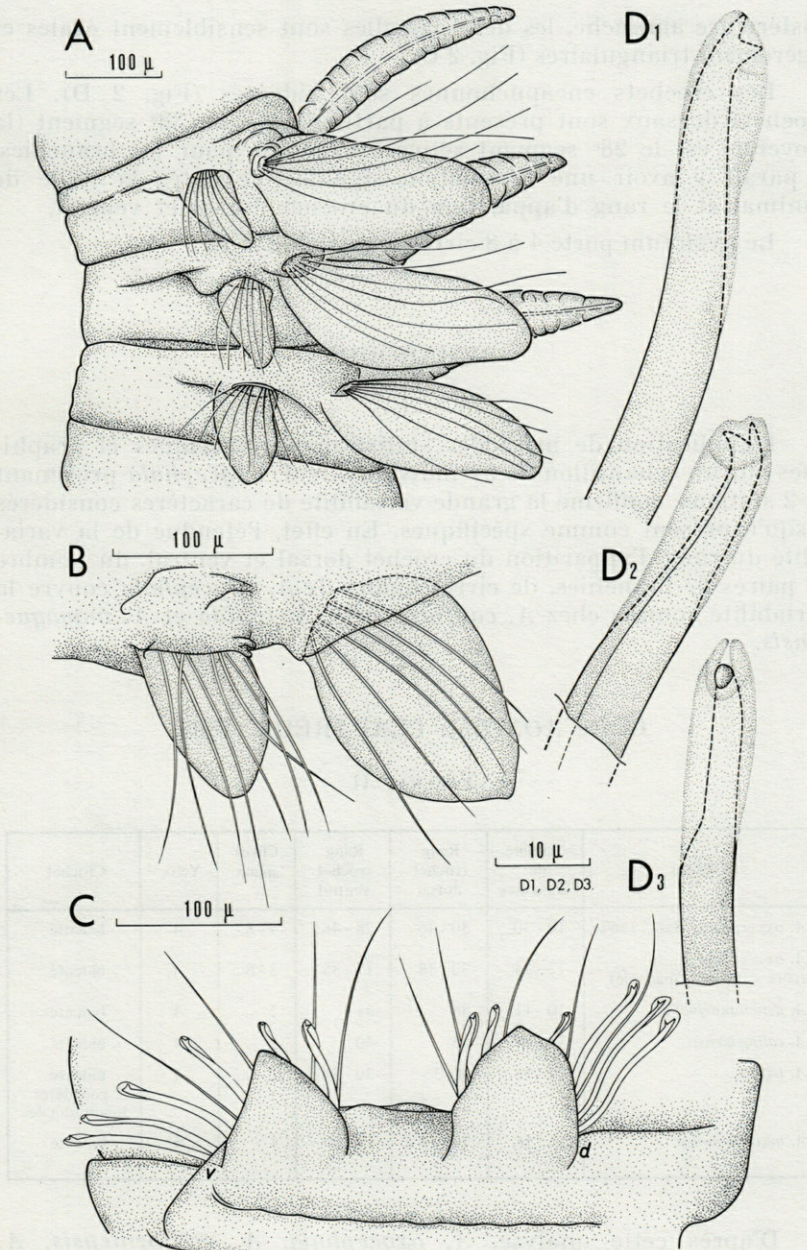


FIG. 2. — *Aonides oxycephala* (Sars, 1864) ; A, région branchifère en vue latérale ; B, parapode post-branchial, région moyenne ; C, parapode post-branchial, région postérieure ; D₁, D₂, D₃, crochets encapuchonnés.

postérieure abranche, les deux lamelles sont sensiblement égales et légèrement triangulaires (Fig. 2 C).

Les crochets encapuchonnés sont bidentés (Fig. 2 D). Les crochets dorsaux sont présents à partir du 20^e au 38^e segment (la moyenne est le 28^e segment sétigère). Comme pour les branchies, il paraît y avoir une corrélation significative entre la taille de l'animal et le rang d'apparition du crochet dorsal et ventral.

Le pygidium porte 4 à 8 cirres anaux (Fig. 1 B).

REMARQUES

L'application de méthodes statistiques numériques et graphiques sur un échantillon de 57 individus de *A. oxycephala* provenant de 2 stations, confirme la grande variabilité de caractères considérés jusqu'à présent comme spécifiques. En effet, l'étendue de la variabilité du rang d'apparition du crochet dorsal et ventral, du nombre de paires de branchies, de cirres anaux de *A. oxycephala* couvre la variabilité connue chez *A. californiensis*, *A. trifida* et *A. mayaguezensis*.

Genre AONIDES CLAPARÈDE, 1864

TABLEAU II

Espèces	Nombre de branchies	Rang crochet dorsal	Rang crochet ventral	Cirres anaux	Yeux	Crochet
<i>A. oxycephala</i> (Sars, 1862)	10 - 30	30 - 46	28 - 46	4 - 8	4	bidenté
<i>A. oxycephala</i> (côte catalane espagnole)	12 - 24	30 - 38	17 - 35	2 - 8	4	bidenté
<i>A. paucibranchiata</i>	10 - 11	36	31	2	4	bidenté
<i>A. californiensis</i>	13 - 14	35	40	2	4	bidenté
<i>A. trifida</i>	12 - 18	30 - 36	30 - 34	2	4	bidenté 2 gouttières longitudinales
<i>A. mayaguezensis</i>	15 - 16	20 - 38	19 - 23	4	4	bidenté

D'après cette analyse, *A. oxycephala*, *A. californiensis*, *A. trifida* et *A. mayaguezensis* apparaissent comme des espèces très proches. *A. trifida* peut cependant se distinguer par la forme du

crochet. En revanche l'identité de *A. californiensis*, *A. mayaguezensis* avec *A. oxycephala* est bien évidente d'après leurs descriptions et les figures. Cette identité nous paraît certaine. Par conséquent le nom spécifique de *A. oxycephala* doit remplacer celui de *A. californiensis* et *A. mayaguezensis* synonymes plus récents.

CONCLUSION

Une nouvelle définition des critères taxinomiques à l'intérieur du genre *Aonides* s'impose donc. Malheureusement les espèces du genre, exception faite de *Aonides oxycephala* sont connues seulement dans la localité type et d'après un nombre très faible de spécimens. En tous cas, dans l'état actuel de nos connaissances, nous pouvons conclure que le rang d'apparition du crochet dorsal et ventral, le nombre de paires de branchies et de cirres anaux et d'yeux, ne peuvent constituer des caractères suffisants pour distinguer les espèces du genre *Aonides*, car leur variabilité est liée probablement à leurs stades de croissance.

RÉSUMÉ

L'étude de la variabilité morphologique de *Aonides oxycephala* (Sars, 1862) d'après une collection provenant de la Côte Catalane Espagnole, montre que les critères de caractérisation des espèces du genre *Aonides* Claparède, 1864, sont insuffisants. D'après leurs descriptions et les figures, *A. californiensis*, *A. mayaguezensis* sont considérées comme synonymes de *A. oxycephala*.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung der morphologischen Variabilität von *Aonides oxycephala* (Sars, 1862) an Material von der spanisch-katalanischen Küste zeigt, dass die Kriterien für die Bestimmung der Artmerkmale in der Gattung *Aonides* Claparède, 1864 unzureichend sind. Aufgrund eines Vergleichs der Beschreibungen und Abbildungen werden *A. californiensis* und *A. mayaguezensis* mit *A. oxycephala* synonymisiert.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, E. J., 1915. Polychaeta of Plymouth and the South Devon Coast including a list of the Archiannelida. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **10** (4) : 592-646.
- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **49** (33) : 1-372.
- CLAPARÈDE, E., 1864. Glanures zotomiques parmi les Annélides de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales). *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **17** (2) : 463-600.
- CZERNIAVSKY, V., 1881. Materialia ad zoographiam ponticam comparatam. III. Vermes. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*, **55** : 213-363.
- DAY, J. H., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Pt 2, Sedentaria. *Trustees Brit. Mus. (nat. Hist.) Publ.*, **656** : 459-878.
- DESBRUYÈRES, D., A. GUILLE & J. RAMOS, 1973. Bionomie benthique du Plateau Continental de la Côte Catalane Espagnole. *Vie Milieu*, **23** (2-B) : 335-363.
- ELWES, E. V., 1910. Notes on the littoral Polychaeta of Torquay. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, Pt 3, **9** (7) : 65-78.
- ESTCOURT, I. N., 1967. Burrowing Polychaete Worms from a New Zealand Estuary. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **9** (7) : 65-78.
- FAUVEL, P., 1927. Polychètes Sédentaires. Lechevalier édit., Paris. *Faune Fr.*, **16**, 494 p.
- FAUVEL, P., 1936. Contribution à la faune des Annélides Polychètes du Maroc. *Mém. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **43** : 1-143.
- FOSTER, N. M., 1971. Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *Stud. Fauna Curaçao*, **36** (129) : 1-183.
- FRIEDRICH, H., 1938. Polychaeta. Die Tierwelt der Nord-und Ostsee. Gedründet von G. Grimpe und E. Wegler, Leipzig, **32** (6, b) : 1-201.
- GUILLE, A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la Côte Catalane française. II - Les Communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (1-B) : 149-280.
- HARMEIN, J. G., 1964. Etude de l'endofaune des « Mattes » d'Herbiers de *Posidonia oceanica* Delile. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **35** (51) : 43-105.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1971. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. tl. 58, Annelida Borstenwürmer, Polychaeta. VEB Gustav Fischer Verlag Jena : 1-594.
- LAUBIER, L. & J. PARIS, 1962. Faune marine des Pyrénées-Orientales, 4, Annélides Polychètes. Hermann édit., 81 p.
- LEVINSEN, G. M. R., 1883. Systematisk-geografisk-Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **2** : 92-350.

- MESNIL, F., 1896. Etudes de morphologie externe chez les Annélides : I. Les Spionidiens des Côtes de la Manche. *Bull. scient. Fr. Belg.*, **29** : 110-287.
- MONNIOT, F., 1962. Recherches sur les graviers à *Amphioxus* de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **13** (2) : 232-332.
- PETTIBONE, M. H., 1963. Revision of some genera of Polychaeta worms of the family Spionidae including the description of a new species of *Scolelepis*. *Proc. biol. Soc. Wash.*, **76** : 89-104.
- RIOJA, E., 1947. Estudios anelidológicos XVII - Contribucion al conocimiento de los anelidos poliuetos de Baja California y Mar de Cortés. *An. Inst. Biol. Univ. Méx.*, **18** (1) : 197-224.
- RULLIER, F., 1963. Les Annélides Polychètes du Bosphore, de la mer de Marmara et de la mer Noire, en relation avec celles de la Méditerranée. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. Scient. Mer Méditerr.*, **17** (2) : 161-260.
- SAINT-JOSEPH, A. de, 1894. Les Annélides Polychètes des Côtes de Dinard. *Annls Sci. nat. Paris*, **17** (7) : 1-395.
- SARS, M., 1862. Om Annelidslaegten *Nerine* og dans norske Arten. *Forh. Videnskensk. Krist.* : 59-67.
- SODERSTROM, A., 1920. Studien über die Polychaetenfamilie Spionidae. Inaugural - Dissertation, Uppsala, Almquist och Wicksells boktrijek : 286 p.
- SOUTHERN, R., 1910. The marine worms (Annelida) of Dublin Bay and the adjoining District. *Proc. R. Ir. Acad.*, **28** (B) : 215-236.
- SOUTHERN, R., 1914. Archiannelida and Polychaeta. Clare Island Survey. *Proc. R. Ir. Acad.*, **31** (47) : 1-60.
- VERRILL, A. E., 1974. Report on the dredgings in the region of Georges Banks, in 1872 in Smith and Harger, **3** : 1-57.

Reçu le 27 juin 1975.

ÉTHOLOGIE ET FILTRATION DE *MACTRA GLAUCA* (BORN)

par Jean-Michel AMOUROUX

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

ABSTRACT

The ethological study of *Mactra glauca* implies the elaboration of a measurement method : we have chosen the hot film probe. Some aspects of the behaviour of the siphons of the animal are defined ; we then described the pattern of the current speeds of the mouth of the exhaling siphon and measured the mean rate of filtration flow of an animal in these conditions.

INTRODUCTION

Les mollusques lamelibranches siphonnés sont représentés par un grand nombre d'espèces extrêmement abondantes dans tous les milieux marins benthiques meubles. L'éthologie de ces espèces est liée au milieu. Nous abordons le problème de la filtration en tant que système respiratoire et alimentaire. Tous ces animaux vivent enfouis dans le sédiment. L'observation de leurs réactions vis-à-vis du milieu se fait au niveau des siphons par leurs mouvements ou contractions musculaires d'une part et par les variations du débit de filtration d'autre part.

L'importance des filtreurs et de la filtration dans l'écologie et la biologie marine a toujours attiré de nombreux chercheurs. Des travaux concernant l'éthologie des mollusques lamelibranches ont été réalisés sur différents aspects de leur comportement de nettoyage de la coquille et la nutrition de *Mytilus edulis* (BENT FRIIS THEISEN, 1972) ; l'activité d'enfouissement par les vagues (BREUM, 1970), l'enfouissement et la migration d'un *Donax* (TRUEMAN, 1971). Les recherches plus approfondies

ont porté sur la filtration principalement et le taux de rétention des filtres compte tenu que les mesures du débit de filtration sont délicates et assez longues. De nombreuses techniques sont utilisées pour cerner ce problème. Certains auteurs ont utilisé des substances en suspension pour évaluer les débits et les taux de filtration (LOOSANOFF et TOMMERS, 1948 ; COLE et HEPPER, 1954 ; HERSH, 1960 ; DAVIDS, 1964 ; ALI, 1970 ; FOSTER-SMITH, 1975). Ils ont montré l'importance de la filtration en tant que base de la nutrition particulière et de la respiration. D'autres auteurs ont cherché une voie plus précise et plus rigoureuse en orientant leur recherche sur l'aspect technique de la mesure du débit de filtration. C'est ainsi que DRINNAN (1964), COUGHLAN et ANSELL (1964) ont essayé des canulations sur les siphons des mollusques mais considérant ce système comme traumatisant pour l'animal, McCAMMON (1965) a mis au point un système de mesure par thermistances qui ne nécessite pas de contacts avec l'animal. REISWIG (1971) a démontré la fiabilité et la précision d'un tel matériel en travaillant *in situ* sur les éponges tropicales.

NOTES ÉTHOLOGIQUES

Nous allons tout d'abord développer l'aspect descriptif du comportement et nous développerons ensuite le problème particulier de la filtration.

L'animal *Mactra glauca* Born a été choisi en raison de sa grande taille (8,8 cm \times 8,4) et du milieu particulièrement propre (Gravelle à Amphioxus) dans lequel il abonde. Il vit enfoui à 10 centimètres de profondeur sous la surface du sédiment. Il possède deux siphons accolés par leur base puis nettement séparés et formant un angle de 30° environ (Fig. 1).

Lorsque l'animal est enfoui, les siphons partent obliquement pour atteindre la surface de façon presque perpendiculaire ; de ce fait ils peuvent être très courbés (Fig. 1). Leur section est légèrement ovale avec une dépression latérale pour le siphon exhalant. Ils sont munis de papilles qui bordent leur orifice. Le siphon exhalant possède en plus une membrane périphérique très fine et transparente qui semble canaliser et régulariser le débit de l'eau rejetée (Fig. 2).

L'observation en plongée nous a permis de constater *in situ* que pendant certaines périodes calmes (hydrodynamisme faible) les siphons sont assez souvent visibles hors du sédiment mais dans la majorité des cas l'animal les rétracte. Cela pose le problème de la respiration et de la nutrition pendant les périodes d'enfouissement total. Placés en aquarium contenant du sédiment sableux, ces animaux s'enfouissent assez rapidement, pendant quelques heures.

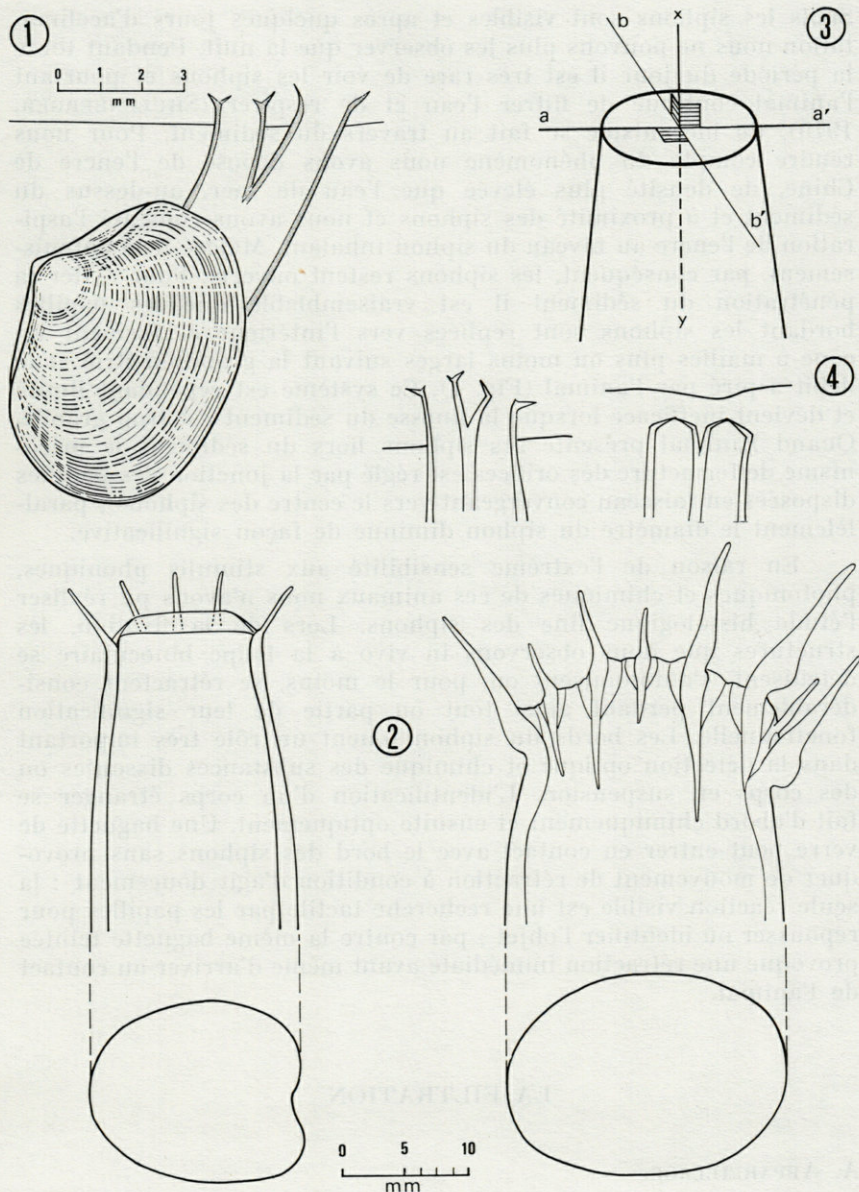


FIG. 1. — Position de *Mactra glauca* dans le sédiment : les siphons sont ouverts.

FIG. 2. — Détail des siphons : coupes longitudinale et transversale.

FIG. 3. — Schématisation d'un siphon exhalant avec les axes suivant lesquels sont mesurés les profils de vitesse.

FIG. 4. — Position des siphons par rapport au sédiment, en période de filtration.

Seuls les siphons sont visibles et après quelques jours d'acclimatation nous ne pouvons plus les observer que la nuit. Pendant toute la période du jour il est très rare de voir les siphons et pourtant l'animal continue de filtrer l'eau et de respirer (SHULENBERGER, 1970). Ce mécanisme se fait au travers du sédiment. Pour nous rendre compte du phénomène nous avons déposé de l'encre de Chine, de densité plus élevée que l'eau de mer, au-dessus du sédiment et à proximité des siphons et nous avons constaté l'aspiration de l'encre au niveau du siphon inhalant. Malgré leur enfouissement, par conséquent, les siphons restent ouverts. Pour éviter la pénétration du sédiment il est vraisemblable que les papilles bordant les siphons sont repliées vers l'intérieur et forment un cône à mailles plus ou moins larges suivant la granulométrie et le débit aspiré par l'animal (Fig. 4). Ce système est cependant limité et devient inefficace lorsque la finesse du sédiment est trop grande. Quand l'animal présente ses siphons hors du sédiment le mécanisme de fermeture des orifices est réglé par la jonction des papilles disposées en faisceau convergeant vers le centre des siphons ; parallèlement le diamètre du siphon diminue de façon significative.

En raison de l'extrême sensibilité aux stimuli phoniques, photoniques et chimiques de ces animaux nous n'avons pu réaliser l'étude histologique fine des siphons. Lors de la fixation, les structures que nous observons *in vivo* à la loupe binoculaire se détruisent, s'autotomisent ou, pour le moins, se rétractent considérablement perdant ainsi tout ou partie de leur signification fonctionnelle. Les bords du siphon jouent un rôle très important dans la détection optique et chimique des substances dissoutes ou des corps en suspension. L'identification d'un corps étranger se fait d'abord chimiquement et ensuite optiquement. Une baguette de verre peut entrer en contact avec le bord des siphons sans provoquer de mouvement de rétraction à condition d'agir doucement : la seule réaction visible est une recherche tactile par les papilles pour repousser ou identifier l'objet ; par contre la même baguette teintée provoque une rétraction immédiate avant même d'arriver au contact de l'animal.

LA FILTRATION

A. APPAREILLAGE.

Nous utiliserons pour ces mesures le montage mis au point et décrit dans une note précédente (AMOUROUX, REVAULT d'ALLONNES et ROUAULT, 1975). Il s'agit d'un système d'aquariums en eau

courante surmonté d'un dispositif de positionnement d'une sonde à film chaud. Cette sonde fonctionne comme une thermistance et joue le rôle d'un vélocimètre. L'observation est faite à l'aide d'une loupe binoculaire équipée d'un micromètre oculaire. Nous assimilerons le siphon exhalant à une paroi cylindroconique d'axe de symétrie XY dont la partie supérieure est rétrécie par une membrane souple qui délimite un cercle de centre O sur XY (Fig. 3). La sonde est placée de telle façon que son axe coïncide avec celui du siphon et sa pointe avec le centre O de l'orifice. L'enregistrement du signal émis par la sonde nous permet de mesurer le profil des vitesses suivant les plans et les axes de symétrie principaux : axe aa' suivant le plan de symétrie de l'animal, axe bb' perpendiculaire à aa', ces deux axes déterminent le plan de l'orifice du siphon et se coupent en O. L'axe longitudinal XY est perpendiculaire au plan aa'-bb' en O (Fig. 3). La sonde est déplacée de point en point suivant les divisions du micromètre oculaire de 0 à 10 c'est-à-dire de 35/100^e de millimètre entre 2 mesures consécutives. A chaque point correspond un enregistrement de débit durant 30 secondes : le niveau d'enregistrement est exprimé en Volts. La correspondance entre cette valeur et la vitesse est établie par l'étalonnage des sondes.

B. RÉSULTATS.

Suivant l'axe XY le profil des vitesses de l'écoulement de l'eau rejetée par l'animal est le suivant (Fig. 5) : vitesse élevée en O et depuis O jusqu'à une distance de 2 centimètres au-dessus en s'éloignant de O ; au-delà la vitesse décroît très rapidement. A l'intérieur du siphon les vitesses restent assez constantes jusqu'à 1 centimètre du point O. Les risques de fermeture du siphon lors d'un contact avec la sonde nous empêchent de descendre plus loin dans le siphon de l'animal (Fig. 5).

En déplaçant la sonde suivant l'axe bb' le profil des vitesses (Fig. 6) est caractéristique d'un écoulement laminaire en conduite cylindrique : partant du bord du siphon où la vitesse est nulle, elle croît progressivement pour atteindre une valeur maximale et durant une grande partie du diamètre du siphon pour diminuer progressivement de façon exactement symétrique de l'autre côté du point O et s'annuler au niveau du bord opposé.

Lorsque la sonde est déplacée suivant l'axe aa' on obtient un profil des vitesses très dissymétrique composé de deux portions de paraboles accolées suivant l'axe XY (Fig. 7 a et 7 b : courbes A, B, C, D, E).

Ainsi d'un point de vue hydrodynamique les deux axes aa' et bb' ne sont pas équivalents. Notre approximation géométrique du

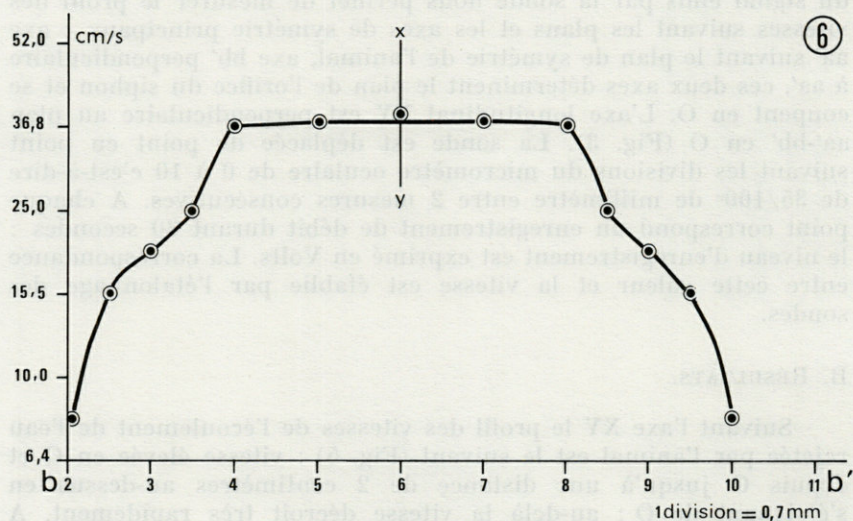
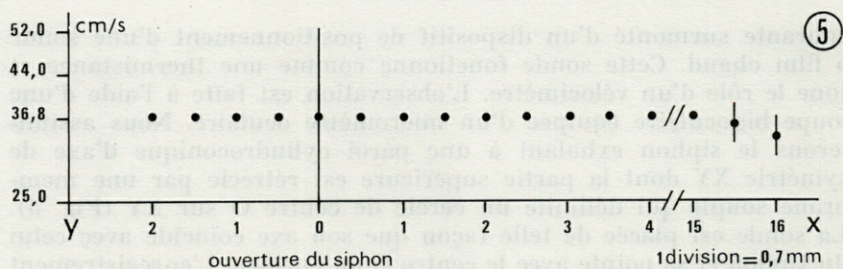


FIG. 5. — Variation de vitesse d'écoulement à la sortie du siphon exhalant suivant l'axe YX.

FIG. 6. — Variation de vitesse d'écoulement à la sortie du siphon exhalant suivant l'axe bb'.

siphon en tant que tube cylindro-conique n'est pas juste. En effet celui-ci est courbe et de section ovale avec une dépression du côté le plus large (Fig. 7). La courbure longitudinale du siphon crée une distorsion dans l'écoulement fluide sans provoquer de turbulence. Le rôle de la membrane fine bordant l'orifice du siphon est très important : en raison de sa très grande élasticité, elle maintient toujours l'écoulement laminaire (Fig. 8).

D'un point de vue pratique, nous pouvons placer la sonde de façon à ce que son axe coïncide avec celui du siphon (XY) mais sa position par rapport à O est beaucoup moins importante : les variations de vitesse suivant YX sont moins rapides que suivant

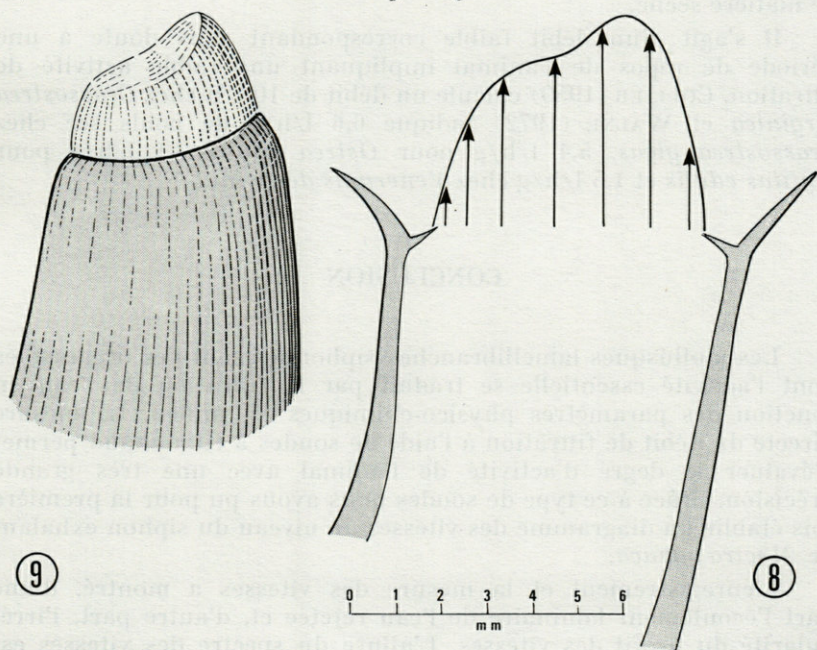
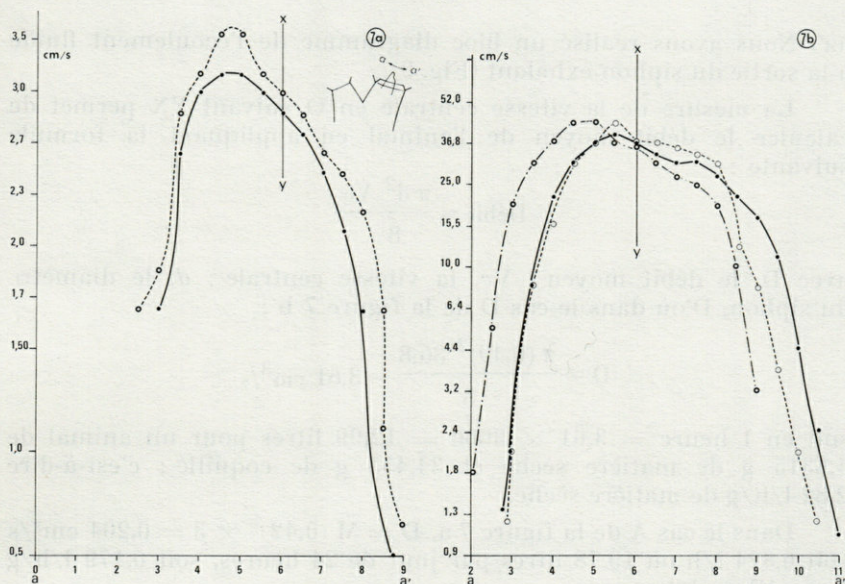


FIG. 7, a et b. — Profils des vitesses suivant l'axe aa' à la sortie du siphon exhalant.

FIG. 8. — Schématisation du profil des vitesses par rapport au siphon exhalant.

FIG. 9. — Bloc diagramme des vitesses d'écoulement à l'intérieur et à la sortie du siphon exhalant.

aa'. Nous avons réalisé un bloc diagramme de l'écoulement fluide à la sortie du siphon exhalant (Fig. 9).

La mesure de la vitesse centrale en O suivant YX permet de calculer le débit moyen de l'animal en appliquant la formule suivante :

$$\text{Débit} = \frac{\pi d^2 V_c}{8}$$

avec D, le débit moyen ; V_c , la vitesse centrale ; d , le diamètre du siphon. D'où dans le cas D de la figure 7 b :

$$D = \frac{\pi (0,49)^2 36,8}{8} = 3,61 \text{ cm}^3/\text{s}$$

soit en 1 heure = $3,61 \times 3600 = 12,99$ litres pour un animal de 4,6315 g de matière sèche et 34,455 g de coquille ; c'est-à-dire 2,82 l/h/g de matière sèche.

Dans le cas A de la figure 7 a, $D = M (0,42)^2 \times 3 = 0,204 \text{ cm}^3/\text{s}$ soit 0,824 l/h ou 19,78 litres par jour de 24 heures, soit 0,179 l/h/g de matière sèche.

Il s'agit d'un débit faible correspondant sans doute à une période de repos de l'animal impliquant une faible activité de filtration. COLLIER (1959) calcule un débit de 10 l/h chez *Crassostrea virginica* et WALNE (1972) indique 6,6 l/h/g de poids sec chez *Crassostrea gigas*, 5,4 l/h/g pour *Ostrea edulis* 3,1 l/h/g pour *Mytilus edulis* et 1,5 l/h/g chez *Venerupis decussata*.

CONCLUSION

Les mollusques lamellibranches siphonnés sont des organismes dont l'activité essentielle se traduit par la filtration de l'eau en fonction des paramètres physico-chimiques du milieu. La mesure directe du débit de filtration à l'aide de sondes à film chaud permet d'évaluer le degré d'activité de l'animal avec une très grande précision. Grâce à ce type de sondes nous avons pu pour la première fois établir un diagramme des vitesses au niveau du siphon exhalant de *Maetra glauca*.

L'enregistrement et la mesure des vitesses a montré, d'une part l'écoulement laminaire de l'eau rejetée et, d'autre part, l'irrégularité du profil des vitesses. L'allure du spectre des vitesses est celui d'une parabole défoncée vers son sommet. Une telle déformation de l'écoulement est à lier à la courbure des siphons entre le niveau d'insertion sur le corps de l'animal et la surface du sédiment.

RÉSUMÉ

L'étude de l'éthologie de *Mactra glauca* implique la mise au point d'une méthode de mesure : nous avons choisi les sondes à film chaud. Après avoir défini quelques aspects du comportement des siphons de l'animal nous avons décrit le profil des vitesses à la sortie du siphon exhalant et mesuré le débit de filtration moyen d'un animal dans ces conditions.

ZUSAMMENFASSUNG

Die ethologische Untersuchung von *Mactra glauca* setzt die Ausarbeitung einer Messmethode voraus : wir haben einen Thermosensor (« hot film probe ») gewählt. Einige Aspekte des Verhaltens der Siphonen werden beschrieben, und im Anschluss daran wird die Verteilung der Strömungsgeschwindigkeiten am Ausgang des Exhalations-Siphos dargestellt und der mittlere Filtrationsdurchfluss eines Tiers unter Versuchsbedingungen gemessen.

BIBLIOGRAPHIE

- ALI, R. M., 1970. The influence of suspension density and temperature on the filtration rate of *Hiatella arctica*. *Mar. Biol.*, 6 (4) : 291-302.
- AMOUROUX, J.-M., M. REVAULT D'ALLONNES & C. ROUAULT, 1975. Sur la mesure directe du débit de filtration chez les Mollusques Lamellibranches. *Vie Milieu*, 25 (2 B) : 339-346.
- BENT FRIIS THEISEN, 1972. Shell cleaning and deposit feeding in *Mytilus edulis* L. *Ophelia*, 10 : 49-55.
- BREUM, O., 1970. Stimulation of burrowing activity by wave action in some marine bivalves. *Ophelia*, 8 : 197-207.
- COLE, H.A. & B. T. HEPPER, 1954. The use of neutral red solution for the comparative study of filtration rates by lamellibranches. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 20 (2) : 197.
- COLLIER, A., 1959. Some observations on the respiration of the American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Publs Inst. mar. Sci. Univ. Tex.*, 6 : 92-108.
- COUGHLAN, J. & A. D. ANSELL, 1964. A direct method for determining the pumping of siphonate bivalves. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 29 (2) : 205-213.

- DAVIDS, G., 1964. The influence of suspension of micro-organisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis*). *Neth. Jnl Sea Res.*, 2 (2) : 233-249.
- DRINNAN, R. E., 1964. An apparatus of recording the water-pumping behaviour of lamellibranchs. *Neth. Jnl Sea Res.*, 2 (2) : 223-232.
- FOSTER-SMITH, R. L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* (L.), *Cerastoderma edule* and *Venerupis pullastra* (Montagu). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 17 : 1-22.
- HERSH, G. L., 1960. A method for the study of the water currents of invertebrate ciliary filter feeders. *Veliger*, 2 : 77-83.
- LOOSANOFF, V.L. & F.D. TOMMERS, 1948. Effects of suspended silt and other substances on rate of feeding oysters. *Science, N.Y.*, 107 : 69-70.
- MCCAMMON, H.M., 1965. Filtering currents in brachiopods measured with a thermistor flowmeter. *Ocean Sci. Ocean Engng*, 2 : 772-780.
- REISWIG, H.M., 1971. In situ pumping activities of tropical Demospongiae. *Mar. Biol.*, 9 (1) : 38-50.
- SCHULENBERGER, E., 1970. Responses of *Gemma gemma* to a catastrophic burrial (Mollusca : Pelecypoda). *Veliger*, 13 (2) : 163-170.
- TRUEMAN, E.R., 1971. The control of burrowing and the migration behaviour of *Donax denticulatus*. (Vivalvia, Tellinacea). *J. Zool. Lond.*, 165 (4) : 453-469.
- WALNE, P.R., 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 52 : 345-374.

Reçu le 9 janvier 1976.

**ERGÄNZUNGEN ZUR HALACARIDEN-FAUNA
(HALACARIDAE, ACARI)
IM BECKEN VON ARCACHON**

von Ilse BARTSCH *

*Biologische Anstalt Helgoland
2 Hamburg 50, Palmaille 9*

ABSTRACT

In the upper littoral zone in the Bay of Arcachon (French Atlantic Coast), 17 halacarid species were found. Two species and one subspecies (*Anomahalacarus similis*, *Copidognathus figeus* and *Copidognathides minutirostris*), new to Science, are described. Seven more species, *Isobactrus uniscutatus*, *I. ungulatus*, *Rhombognathides mucronatus*, *R. merrimani needleri*, *R. spinipes*, and *Halacarellus micropectinatus*, are new to the fauna of Southwest France. *Agauopsis vidae* is considered to be synonymous with *A. tricuspis*.

EINLEITUNG

Während eines Aufenthaltes in Arcachon (französische Atlantiküste) wurde im oberen Eulitoral in drei Substrattypen die Halacariden-Fauna untersucht. Berücksichtigt wurde Bewuchs auf Hartsubstrat (*Enteromorpha*, Balaniden, *Fucus*) (Station 1), detritusarmer Feinsand (Station 2) und Salzwiesen (Station 3).

(*) Mitglied der Taxonomischen Arbeitsgruppe.

HYDROGRAPHIE

Das Becken von Arcachon ist ein großes Brackwassergebiet an der französischen Atlantikküste (Abb. 1). Bei Hochwasser umfaßt es eine Fläche von 155 km², der Tidenhub beträgt 2,1 - 3,9 m (AMANIEU, 1966). Am Eingang der Bucht werden Salzgehaltswerte von 33 - 34 ‰ gemessen (AMANIEU), vor Arcachon je nach Wasserstand und Witterungseinfluß von 22,7 - 34,8 ‰ (AMANIEU); bei starker Wasserführung des Fließchens Eyre kann der Salzgehalt im Becken von Arcachon sogar auf 10 ‰ sinken (GRIPP, 1956).

Vor Arcachon ist das Sediment homogen, feinkörnig (RENAUD-DEBYSER, 1963); in den strömungsarmen Randzonen und im Gebiet der Salzwiesen werden Schwebstoffe abgesetzt (GRIPP, 1956; DAVANT & SALVAT, 1961).

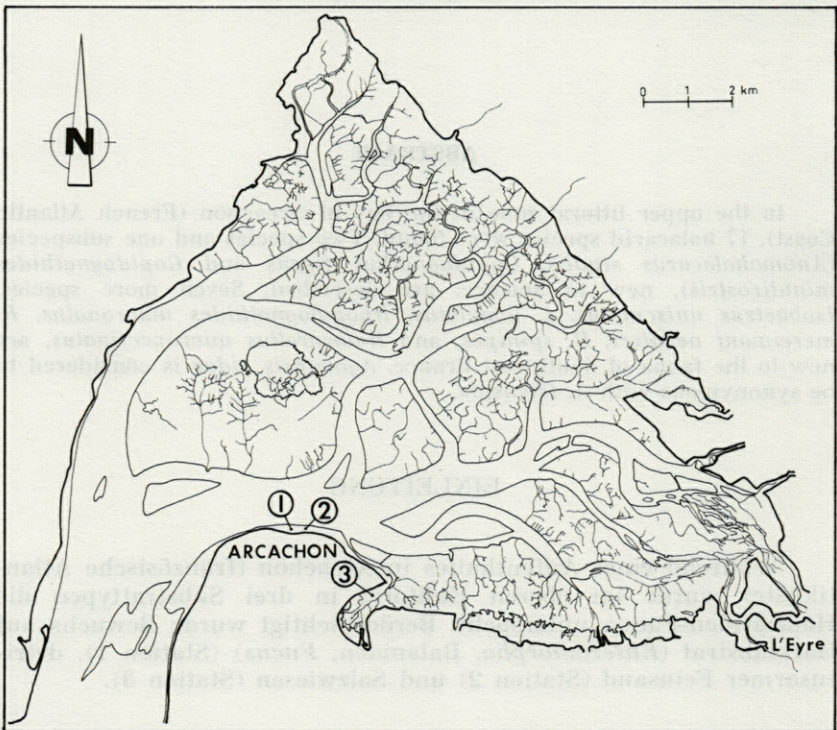


ABB. 1. — Das Becken von Arcachon (nach VERGER, 1968) mit den drei Stationen.

ERGEBNISSE

In Station 1 wurden an einer Hafenummauer Balaniden (*Chthamalus stellatus*, vereinzelt *Elminius modestus*), *Enteromorpha* sp. und einzelne *Fucus vesiculosus*-Büschel untersucht. In den Proben aus der Hochwasserlinie dominierten zahlenmäßig terrestrische Milben, besonders die Oribatiden, dazwischen wurden vereinzelt Gamasiden gefunden. Von den Halacariden waren vertreten: *Metarhombognathus armatus*, *Isobactrus setosus*, *I. unguulatus*, *I. uniscutatus* und *Agauopsis brevipalpus*. In den auch bei Niedrigwasser oft feuchten Zonen, auf *Fucus*-Büscheln, zwischen *Enteromorpha* und Balaniden wurden kaum noch terrestrische Milben beobachtet; die Anzahl der marinen Tiergruppen (Copepoden, Amphipoden, Tanaidaceen, Isopoden) nahm zu; von den Halacariden traten auf: *Rhombognathus notops*, *Isobactrus setosus*, *Rhombognathides merrimani needleri*, *Copidognathus figeus*, *Copidognathides minutirostris magniporus*, *Arhodeoporus gracilipes*, *Agauopsis brevipalpus* und *Lohmannella falcata*.

In einer Sandprobe (Station 2) mit feinem, detritusarmem Sediment fielen besonders Halacariden der für den Feinsand charakteristischen Gattung *Anomahalacarus* auf; hier eine neue Art, *A. similis*. Weiterhin wurde *Rhombognathides merrimani needleri* und *R. mucronatus* der Probe entnommen; beides sind Arten, die häufig im Sandlückensystem anzutreffen sind (NEWELL, 1947; BARTSCH, 1976).

In Station 3 wurde ein Salzwiesenbiotop untersucht. Die Halacariden-Salzwiesenfauna hier zeigte deutliche Übereinstimmung mit der bei Roscoff (französische Kanalküste) gefundenen (cf. BARTSCH, 1975), sie ist artenreicher als die der Nordseeküste (cf. BILIO, 1966; BARTSCH, 1974). Auf *Enteromorpha*, das sich zwischen dem Queller entwickelt hatte, dominierte *Isobactrus uniscutatus*, daneben traten einzelne Exemplare von *Rhombognathides spinipes* und *Agauopsis tricuspis* auf. In den obersten Sedimentschichten lebten *Copidognathus brevirostris* und *Halacarellus micropectinatus*.

TABELLE I

Halacariden-Arten aus dem oberen Eulitoral des Beckens von Arcachon.
N bedeutet Neufund für die französische Atlantikküste.

- Rhombognathus notops* (Gosse).
- Isobactrus setosus* (Lohmann).
- Isobactrus uniscutatus* (Viets), N.
- Isobactrus unguulatus* Bartsch, N.

Rhombognathides mucronatus (Viets), N.
Rhombognathides merrimani needleri Newell, N.
Rhombognathides spinipes (Viets), N.
Metarhombognathus armatus (Lohmann).
Anomahalacarus similis n. sp., N.
Halacarellus micropectinatus Bartsch, N.
Copidognathus brevirostris Viets, N.
Copidognathus figeus n. sp., N.
Copidognathides minutirostris magniporus n. ssp., N.
Arhodeoporus gracilipes (Trouessart).
Agauopsis brevipalpus Trouessart.
Agauopsis tricuspis Benard.
Lohmannella falcata (Hodge).

ZUR SYSTEMATIK EINIGER ARTEN

Bei den Beschreibungen werden folgende Abkürzungen verwendet :

AD	vordere Dorsalplatte.	Mx	Maxillarorgan.
AE	vordere Epimeralplatte.	OC	Okularplatte.
B	Beine, I B bis IV B, die einzelnen Glieder werden von 1 bis 6 durchnummeriert.	P	Palpe.
ds	dorsale Körperhaare.	PD	Postdorsalplatte.
GÖ	Genitalöffnung.	PE	hintere Epimeralplatte.
GP	Genitalplatte.	PN	Protonymphe.
		Ro	Rostrum.
		vs	ventrale Körperhaare.

Bei den den Abbildungen beigefügten Skalen entspricht, sofern nicht anders angegeben, ein Teilstrich 50 μ m.

Die Holotypen werden im Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, deponiert.

Isobactrus ungulatus Bartsch

Wie schon in der Umgebung von Roscoff wurde auch vor Arcachon *Isobactrus ungulatus* in der Hochwasserregion im obersten Balaniden-Gürtel beobachtet. Die in Arcachon gesammelten Exemplare weisen eine etwas geringere Anzahl der Krallenzinken auf als die in der Umgebung von Roscoff gefundenen, sie beträgt hier bei den Adulten nur 6 - 7.

Bei Durchsicht einiger von VIETS in der Adria gesammelten Rhombognathinen war auch *Isobactrus ungulatus* vertreten ; auch dieses Exemplar, ein ♀ aus dem Omba-Fluß bei Dubrovnik (Jugoslawien) trägt an den Krallen nur 6 Zinken.

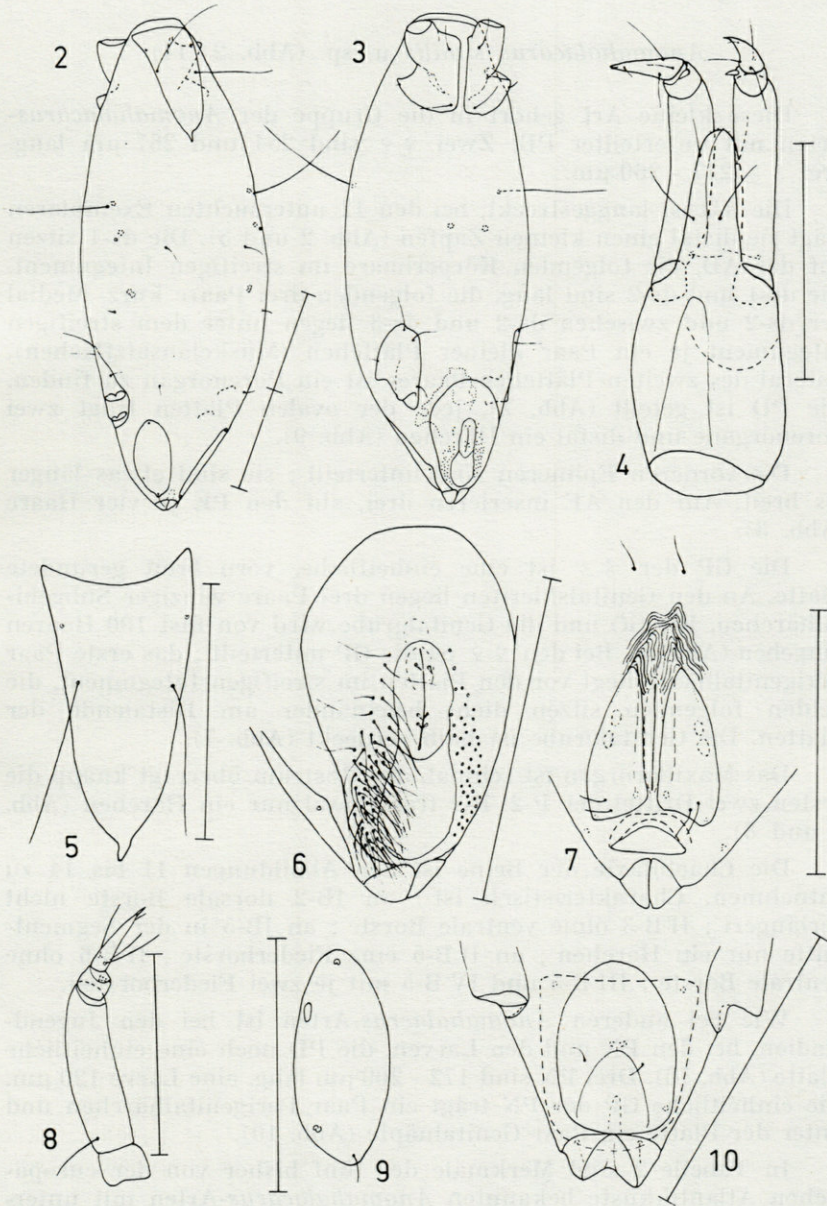


ABB. 2-10. — *Anomahalacarus similis* n. sp. : 2) Dorsalansicht, ♂ ; 3) Ventralansicht, ♂ ; 4) Maxillarorgan, Ventralansicht, ♀ ; 5) Prädorsalplatte, ♀ ; 6) Genitoanalplatte, ♂ ; 7) Genitoanalplatte, ♀ ; 8) Palpe, ♀ ; 9) linke Postdorsalplatte, ♀ ; 10) Körperende, Ventralansicht, Protonympe (Postdorsalplatte gestrichelt gezeichnet).

Anomahalacarus similis n. sp. (Abb. 2 - 14)

Diese kleine Art gehört in die Gruppe der *Anomahalacarus*-Arten mit unterteilter PD. Zwei ♀♀ sind 254 und 267 µm lang, drei ♂♂ 217 - 260 µm.

Die AD ist langgestreckt, bei den 12 untersuchten Exemplaren trägt sie distal einen kleinen Zapfen (Abb. 2 und 5). Die ds-1 sitzen auf der AD, die folgenden Körperhaare im streifigen Integument. Die ds-1 und ds-2 sind lang, die folgenden drei Paare kurz. Medial der ds-2 und zwischen ds-2 und ds-3 liegen unter dem streifigen Integument je ein Paar kleiner Plättchen (Muskelansatzflächen). Lateral des zweiten Plättchen-Paares ist ein Porenorgan zu finden. Die PD ist geteilt (Abb. 2), jede der ovalen Platten trägt zwei Porenorgane und distal ein Härchen (Abb. 9).

Die vorderen Epimeren sind unterteilt; sie sind etwas länger als breit. Auf den AE inserieren drei, auf den PE je vier Haare (Abb. 3).

Die GP der ♂♂ ist eine einheitliche, vorn breit gerundete Platte. An den Genitalskleriten liegen drei Paare winziger Subgenitalhärrchen. Die GÖ und die Genitalgrube wird von fast 100 Haaren umgeben (Abb. 6). Bei den ♀♀ ist die GP unterteilt; das erste Paar Perigenitalhaare liegt vor den Platten im streifigen Integument, die beiden folgenden sitzen dicht beieinander am Distalende der Platten. Die Genitalgrube ist halb verdeckt (Abb. 7).

Das Maxillarorgan ist schmal, das Rostrum überragt knapp die ersten zwei Drittel der P-2. P-2 trägt basal nur ein Härchen (Abb. 4 und 8).

Die Chaetotaxie der Beine ist den Abbildungen 11 bis 14 zu entnehmen. Charakteristisch ist: an IB-2 dorsale Borste nicht verlängert; II B-3 ohne ventrale Borste; an IB-5 in der Segmentmitte nur ein Härchen; an II B-5 eine Fiederborste; II B-6 ohne ventrale Borste; III B-5 und IV B-5 mit je zwei Fiederborsten.

Wie bei anderen *Anomahalacarus*-Arten ist bei den Jugendstadien, bei den PN und den Larven, die PD noch eine einheitliche Platte (Abb. 10). Drei PN sind 172 - 209 µm lang, eine Larve 120 µm. Die einheitliche GP der PN trägt ein Paar Perigenitalhärrchen und unter der Platte ein Paar Genitalnäpfe (Abb. 10).

In Tabelle 2 sind Merkmale der fünf bisher von der europäischen Atlantikküste bekannten *Anomahalacarus*-Arten mit unterteilter PD aufgeführt. *A. similis* ist *A. minutus* und *A. arenarius* ähnlich. Von *A. minutus*, mit der sie nicht nur in vielen Merkmalen sondern auch in der Körpergröße übereinstimmt, sind die ♂♂ von *A. similis* leicht durch die große Anzahl der Perigenitalhaare zu

trennen, die ♀ ♀ durch die Lage des zweiten und dritten Paares der Perigenitalhaare; sie liegen bei *A. similis* dicht beieinander am Ende der GP. Bei den beiden Arten *A. arenarius* und *A. similis* ist die GÖ und die Genitalgrube der ♂ ♂ von einer großen Anzahl von

TABELLE II'

Merkmale der 5 an der europäischen Atlantikküste auftretenden Anomahalacarus-Arten mit unterteilter PD.

	<i>A. anomalus</i> (TROUESSART) nach MONNIOT (1967)	<i>A. arenarius</i> BARTSCH	<i>A. intermedius</i> BARTSCH	<i>A. minutus</i> BARTSCH	<i>A. similis</i> n. sp.
Körperlänge (µm)	ca. 525 403 - 434*	♀ 270 - 372 ♂ 270 - 291	♀ 278 - 440 ♂ 260 - 403	♀ 210 - 287 ♂ 248 - 267	♀ 254 - 267 ♂ 217 - 260
Porenorgane im dorsalen Körperintegument	vorhanden	fehlen	vorhanden	vorhanden	vorhanden
Perigenitalhaare, ♂ ♂	24, 33*	60 - 62	16 - 18	21 - 22	ca. 100
Anzahl der Anhänge an					
AE	2 Paar	3 Paar	3 Paar	3 Paar	3 Paar
PE	3 Paar	4 Paar	4 Paar	4 Paar	4 Paar
P-2	2	1	1	1	1
IB-1	1	0	0	0	0
IB-3	3 dorsal, 1 ventral	3 dorsal	2 dorsal, 1 ventral	3 dorsal	3 dorsal
IB-5, Segmentmitte	1 Dorn, 1 gefiederte Borste, 1 Härchen	2 Härchen	1 Dorn, 1 Härchen	1 Dorn, 1 Härchen	1 Dorn, 1 Härchen
IB-6, Segmentmitte, ventral	2 Borsten	1 Dorn	1 Dorn	1 Dorn	1 Dorn
IIB-1	1	0	0	0	0
IIB-3	3 dorsal, 1 ventral	3 dorsal	2 dorsal, 1 ventral	3 dorsal	3 dorsal
IIB-5, Fiederborsten	2	2	1	1	1
IIB-6, Segmentmitte, ventral	1	1	0	0	0
IIIB-6, dorsal	4	3	3	3	3
IVB-1	1	1	0	0	0
IVB-6, dorsal	4	3	3	3	3

* nach Präparaten der Kollektion TROUESSART aus dem Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Herrn M.H. NAUDO danke ich für die Zusendung der Präparate.

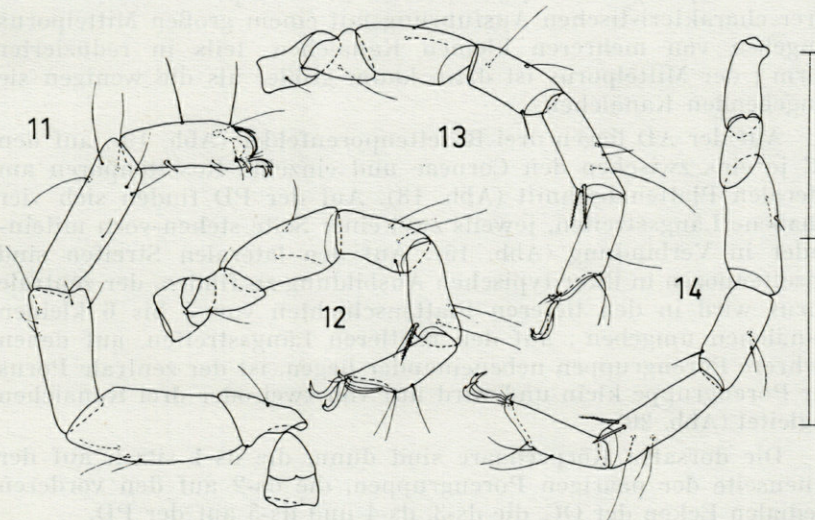


ABB. 11-14. — *Anomahalacarus similis* n. sp. : 11) IE, Medialansicht, ♀ ; 12) IIB, Medialansicht, ♀ ; 13) IIIB, Medialansicht, ♀ ; 14) IVB, Ventromedialansicht, ♀

Perigenitalhaaren umgeben. Wie jedoch aus Tabelle 2 hervorgeht, sind diese Arten durch mehrere Merkmale wie Körpergröße, Vorhandensein bzw. Fehlen der Porenorgane im dorsalen Körperintegument, Chaetotaxie von IB-5, IIB-6 und IV-1 sicher zu unterscheiden.

Copidognathus figeus n. sp. (Abb. 15 - 30)

Drei ♀♀ sind 328 - 344 µm lang, zwei ♂♂ 303 und 323 µm. An einem ♂ und einem ♀ wurden folgende Meßwerte erhalten (in µm) :

	♂		♀	
	Länge	Breite	Länge	Breite
Körper	323	210	344	242
AD	90	92	105	110
OC	112	40	117	35
PD	226	142	235	157
AE	100	182	107	199
GA	177	147	189	164
GÖ	50	43	60	47
Mx	100	70	106	73
Ro	39	27	40	28

Bei *Copidognathus figeus* treten Rosettenporen auf, teils in ihrer charakteristischen Ausführung mit einem großen Mittelporus umgeben von mehreren kleinen Kanälchen, teils in reduzierter Form; der Mittelporus ist dann kaum größer als die wenigen sie umgebenden Kanälchen.

Auf der AD liegen drei Rosettenporenfelder (Abb. 19), auf den OC je eins zwischen den Corneae und einzelne Rosettenporen am lateralen Plattenabschnitt (Abb. 18). Auf der PD finden sich vier erhabene Längsstreifen, jeweils zwei einer Seite stehen vorn miteinander in Verbindung (Abb. 15). Auf den lateralen Streifen sind Rosettenporen in ihrer typischen Ausbildung zu finden, der zentrale Porus wird in den tieferen Plattenschichten von 5 bis 6 kleinen Kanälchen umgeben; auf den mittleren Längsstreifen, auf denen mehrere Porengruppen nebeneinander liegen, ist der zentrale Porus der Porengruppe klein und wird nur von zwei oder drei Kanälchen begleitet (Abb. 20).

Die dorsalen Körperhaare sind dünn, die ds-1 sitzen auf der Innenseite der paarigen Porengruppen, die ds-2 auf den vorderen medialen Ecken der OC, die ds-3, ds-4 und ds-5 auf der PD.

Die Epimeralfortsätze an der Einlenkungsstelle des ersten Beinpaars sind lang und spitz (Abb. 16); an der Einlenkungsstelle

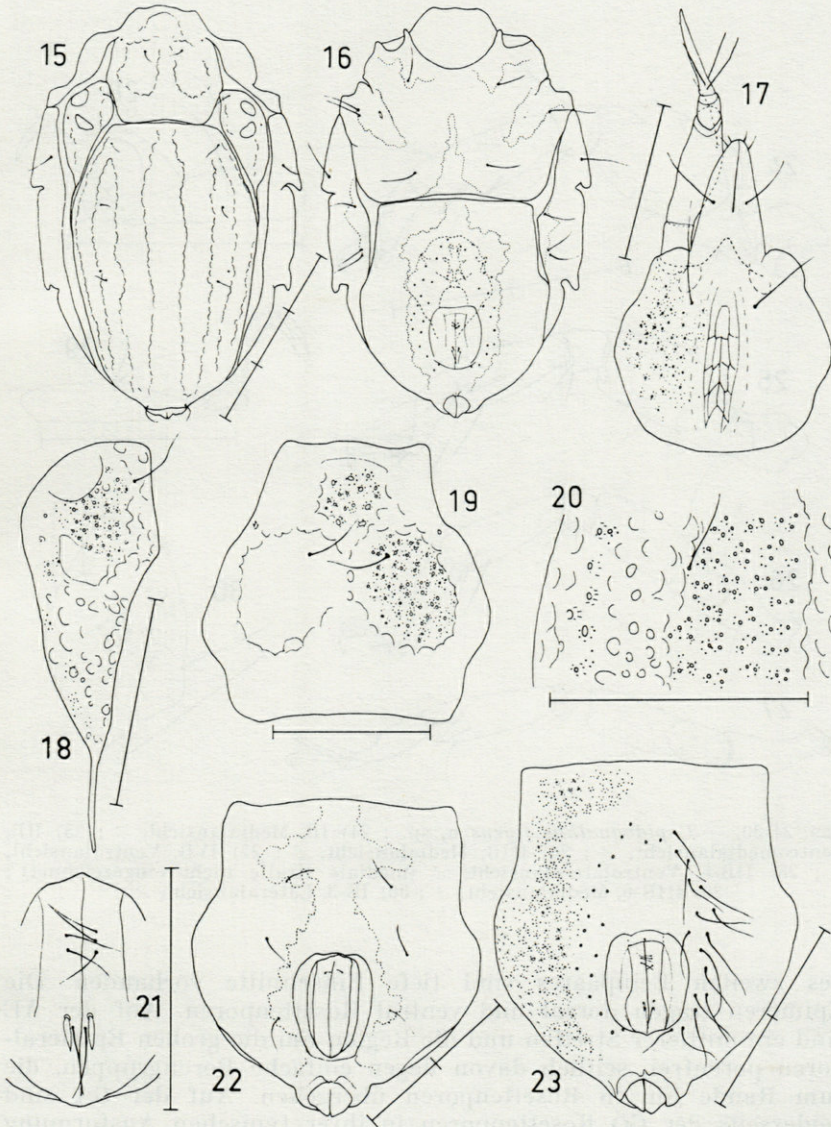


ABB. 15-23. — *Copidognathus figeus* n. sp. : 15) Dorsalansicht, ♂ ; 16) Ventralansicht, ♂ (Porenareale gestrichelt umrandet) ; 17) Maxillarorgan, Ventralansicht, ♂ ; 18) linke Okularplatte, ♂ ; 19) Prädorsalplatte, ♂ ; 20) Teil der PD in Höhe der linken ds-4, ♂ ; 21) Genitalsklerite, ♂ ; 22) Genito-analplatte, ♀ (Porenareale gestrichelt umrandet) ; 23) Genitoanalplatte, ♂.

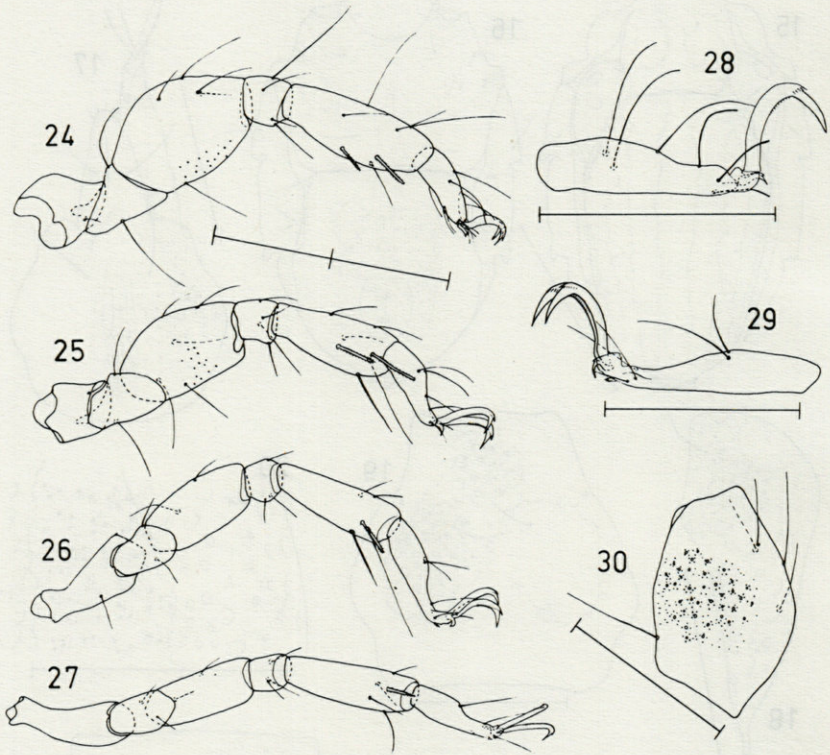


ABB. 24-30. — *Copidognathus figeus* n. sp. : 24) IB, Medialansicht, ♂ ; 25) IIB, Ventromedialansicht, ♂ ; 26) IIIB, Medialansicht, ♂ ; 27) IVB, Ventralansicht, ♂ ; 28) IIB-6, Ventrolateralansicht, ♂ (mediale Krallen nicht eingezeichnet) ; 29) IIIB-6, Medialansicht, ♂ ; 30) IB-3, Lateralansicht, ♂.

des zweiten Beinpaares sind tiefe Einschnitte vorhanden. Die Epimeren tragen dorsal und ventral Rosettenporen. Auf der AE sind ein mittlerer Streifen und die Region um die großen Epimeralporen porenfrei, seitlich davon liegen einfache Porengruppen, die zum Rande hin in Rosettenporen übergehen. Auf der GA sind beiderseits der GÖ Rosettenporen in ihrer typischen Ausformung zu finden, im vorderen Bereich der GA dagegen ist der mittlere Porus kaum größer als die ihn umgebenden Kanälchen ; der Bezirk vor der GÖ bis zum vorderen Rand der GA ist porenlos (Abb. 22 und 23).

Die GÖ der ♂ ♂ ist bei beiden Exemplaren von 35 Perigenitalhaaren umgeben. Im distalen Abschnitt der Genitalsklerite sitzen

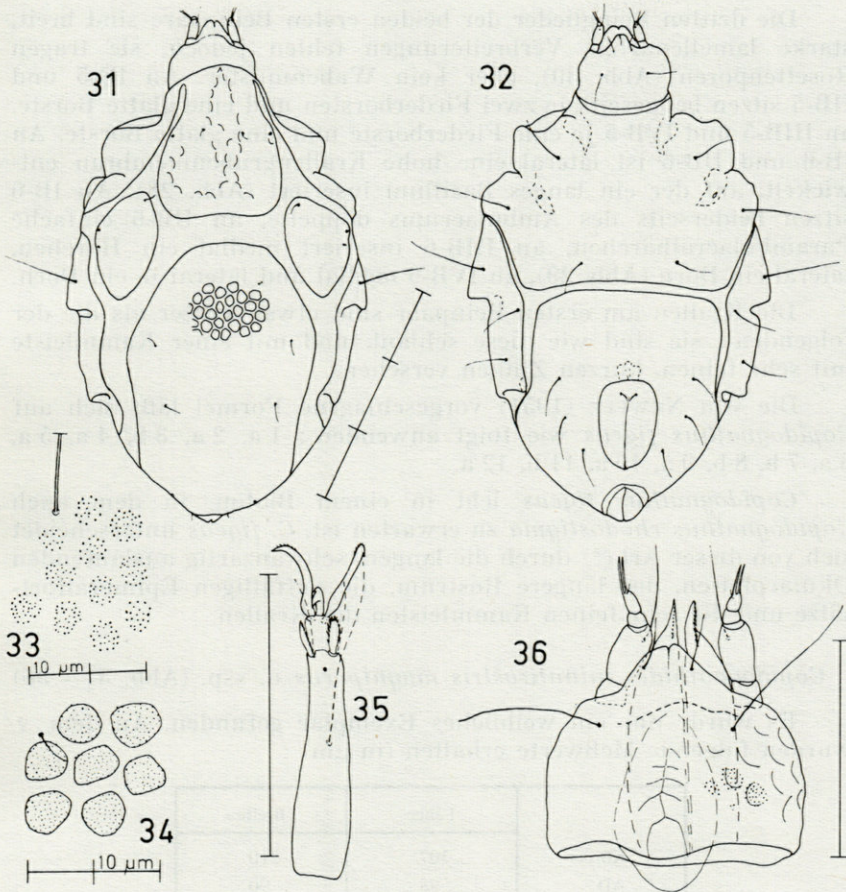


ABB. 31-36. — *Copidognathides minutirostris magniporus* n. ssp. : 31) Dorsalansicht, ♀ ; 32) Ventralansicht, ♀ ; 33) Teil der rechten AE in Höhe der vs-1, ♀ ; 34) Teil der linken PD in Höhe der ds-4, ♀ ; 35) IVB-6, Ventralansicht, ♀ ; 36) Maxillarorgan, Ventralansicht, ♀.

ein Paar dornartiger und ein Paar dünner Subgenitalhärchen, im vorderen Abschnitt inserieren vier bis fünf schlanke Härchen (Abb. 21). Um die GÖ der ♀♀ liegen drei Paar Perigentitalhaare, am proximalen Teil der Genitalsklerite ein Paar kleiner Subgenitalhärchen.

Auch die Basis des Maxillarorgans ist mit kleinen Rosettenporen besetzt. Das Rostrum ragt etwas über IB-3 hinaus, es reicht nicht ganz bis zum Ende von P-2. Dorsal ragt das spitze Tectum über die Mitte der P-1 hinaus (Abb. 17).

Die dritten Beinglieder der beiden ersten Beinpaare sind breit, starke lamellenartige Verbreiterungen fehlen jedoch, sie tragen Rosettenporen (Abb. 30), aber kein Wabenmuster. An IB-5 und IIB-5 sitzen beugeseits je zwei Fiederborsten und eine glatte Borste, an IIIB-5 und IVB-5 je eine Fiederborste und eine glatte Borste. An IB-6 und IIB-6 ist lateral eine hohe Krallengrubenmembran entwickelt, auf der ein langes Bacillum inseriert (Abb. 28). An IB-6 sitzen beiderseits des Ambulacrums doppelte, an IIB-6 einfache Parambulacralthärchen, an IIIB-6 inseriert medial ein Härchen, lateral ein Dorn (Abb. 29), an IVB-6 medial und lateral je ein Dorn.

Die Krallen am ersten Beinpaar sind etwas kürzer als die der folgenden; sie sind wie diese schlank und mit einer Kammleiste mit sehr feinen, kurzen Zinken versehen.

Die von NEWELL (1951) vorgeschlagene Formel läßt sich auf *Copidognathus figeus* wie folgt anwenden: 1 a, 2 a, 3 b, 4 a, 5 a, 6 a, 7 b, 8 b, 9 a, 10 a, 11 b, 12 a.

Copidognathus figeus lebt in einem Biotop, in dem auch *Copidognathus rhodostigma* zu erwarten ist. *C. figeus* unterscheidet sich von dieser Art (*) durch die langen, schwanzartig auslaufenden Okularplatten, das längere Rostrum, die auffälligen Epimeralfortsätze und die sehr feinen Kammleisten der Krallen.

Copidognathides minutirostris magniporus n. ssp. (Abb. 31 - 36)

Es wurde nur ein weibliches Exemplar gefunden. An dem ♀ wurden folgende Meßwerte erhalten (in µm):

	Länge	Breite
Körper	307	210
AD	98	90
OC	72	42
PD	182	137
AE	108	199
GA	152	132
GÖ	58	40
Mx	59	62
Ro	13	30

Das Exemplar ist etwas kleiner als die Nominatform. Auf den Dorsalplatten fallen schon bei schwacher Vergrößerung die großen,

(*) Nach Vergleich mit einem Exemplar (Holotyp?) aus dem Hancock Museum, Newcastle-upon-Tyne. Herrn A.G. Long danke ich für die Zusendung des Präparats.

durch breite Chitinbalken getrennten Poren von 5 bis 9 μm Durchmesser auf. In den Lochporen durchziehen feine Poren das Integument (Abb. 34). Auf den Ventralplatten liegen die feinen Poren gruppenweise zusammen (Abb. 33), die Zwischenräume zwischen den Porengruppen sind aber nicht wie auf den Dorsalplatten erhalten.

In der Chaetotaxie des Körpers und der Beine bestehen keine wesentlichen Unterschiede zur Nominatform.

Agauopsis tricuspis Bénard

In den Salzwiesenproben wurden mehrere Exemplare von *Agauopsis tricuspis*, Adulte und Nymphenstadien, gefunden. Weitere Exemplare dieser Art liegen mir von der Bretagneküste vor. Die Art ist gekennzeichnet durch die fünf Dornen an IB-5, ventral liegen drei dicht hintereinander, medial finden sich ein großer und ein kleiner Dorn (BÉNARD, 1962). Eine entsprechende Anordnung ist auch bei *Agauopsis vidae* KRANTZ (1970) zu finden. Bei einer Überprüfung an dem im Zoologischen Institut und Zoologischen Museum, Hamburg deponierten Paratypus von *A. vidae* konnten keine wesentlichen Unterschiede festgestellt werden. *A. vidae* ist wahrscheinlich *A. tricuspis* als Synonym zuzuordnen.

ZUSAMMENFASSUNG

Im oberen Eulitoral im Becken von Arcachon (französische Atlantikküste) wurden 17 Halacariden-Arten gefunden. Zwei Arten, *Anomahalacarus similis* und *Copidognathus figeus*, und eine Unterart, *Copidognathides minutirostris magniporus*, sind neu für die Wissenschaft. Weitere 7 Arten, *Isobactrus uniscutatus*, *I. ungulatus*, *Rhombognathides mucronatus*, *R. merrimani needleri*, *R. spinipes*, *Halacarellus micropectinatus* und *Copignathus brevirostris*, sind neu für die Fauna Südwestfrankreichs. *Agauopsis vidae* wird *A. tricuspis* als synonym zugeordnet.

RÉSUMÉ

Dans le bassin d'Arcachon j'ai trouvé 17 espèces d'halacariens (Halacaridae, Acari). Deux espèces et une sous-espèce, *Anomahala-*

carus similis, *Copidognathus figeus* et *Copidognathides minutirostris magniporus*, sont décrites. 7 espèces, *Isobactrus uniscutatus*, *I. ungulatus*, *Rhombognathides mucronatus*, *R. merrimani needleri*, *R. spinipes*, *Halacarellus micropectinatus* et *Copidognathus brevisrostris*, sont nouvelles pour la faune du bassin d'Arcachon. *Agauopsis vidae* est synonyme de *Agauopsis tricuspis*.

LITERATUR

- AMANIEU, M., 1966. Introduction à l'étude écologique des plages abritées et des étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon. *Act. Soc. linn. Bordeaux*, 103, Sér. A (9) : 1-60.
- BARTSCH, I., 1974. Ein Beitrag zur Systematik, Biologie und Ökologie der Halacaridae (Acari) aus dem Litoral der Nord- und Ostsee. II. Ökologische Analyse der Halacaridenfauna. *Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg*, (NF) 17 : 9-53.
- BARTSCH, I., 1975. Ein Beitrag zur Rhombognathinen-Fauna (Halacaridae, Acari) der Bretagne-Küste. *Acarologia*, 17 : 53-80.
- BARTSCH, I., 1976. Beitrag zur Halacariden-Fauna (Halacaridae, Acari) der Bretagne-Küste. Beschreibung von fünf Arten aus dem Sandlückensystem. *Acarologia*, 17 : 652-667.
- BENARD, F., 1962. Sur une nouvelle espèce d'acarien marin, *Agauopsis tricuspis* (superfamille des Prostigmata, famille des Halacaridae). *Acarologia*, 4 (2) : 215-229.
- BILIO, M., 1966. Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord- und Ostsee. II. Ökologische Faunenanalyse : Hydrozoa, Nematodes, Rotatoria, Gastrotricha, Nemertini, Polychaeta, Oligochaeta, Halacaridae, Ostracoda, Copepoda. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 51 : 147-195.
- DAVANT, P. & B. SALVAT, 1961. Recherches écologiques sur la macrofaune intercotidale du Bassin d'Arcachon. I. Le milieu physique. *Vie Milieu*, 12 (3) : 405-471.
- GRIPP, K., 1956. Das Watt ; Begriff, Begrenzung und fossile Vorkommen. Mit einem Anhang : Das Einzelwatt von Arcachon. *Senckenberg. leth.*, 37 : 149-181.
- KRANTZ, G.W., 1970. *Agauopsis vidae*, a new species of Halacaridae (Acari : Prostigmata) from the Northern Adriatic Sea, with notes on its behavior. *Archo Oceanogr. Limnol.*, 16 : 247-261.
- MONNIOT, F., 1967. Deux halacariens endopsammiques : *Halacarus anomalus* Trouessart 1894 et *Halacarus marcandrei* n. sp. *Cah. Biol. mar.*, 8 : 89-98.
- NEWELL, I.M., 1947. A systematic and ecological study of the Halacaridae of eastern North America. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 10 : 1-232.
- NEWELL, I.M., 1951. Further studies on Alaskan Halacaridae (Acari). *Am. Mus. Novit.*, 1536 : 1-56.

RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables, Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu Suppl.*, 15 : 157 p.

VERGER, F., 1968. Marais et wadden du littoral français, étude de géomorphologie. *Thèse Doc. Etat, Fac. Sci., Bordeaux*, 541 p.

Reçu le 1^{er} septembre 1975.

**A NOTE ON THE UPTAKE
OF DISSOLVED NUTRIENTS FROM SEA WATER
BY THE ENTOPARASITIC MYZOSTOME
PULVINOMYZOSTOMUM PULVINAR, *IN SITU*
IN ITS HOST *LEPTOMETRA PHALANGIUM***

by Brian WEST and Lynda WEST

*Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France
and Departments of Zoology and Biology, Trinity College,
Dublin 2, Ireland.*

ABSTRACT

When *Leptometra phalangium* were exposed to ^3H -glucose and ^{14}C -amino acids in sea-water at ambient concentrations both labels entered the tissues of adult female *Pulvinomyzostomum pulvinar* which were *in situ* in the crinoid digestive tract. Uptake and incorporation of both nutrients were evident after only 15 minutes of incubation, and persisted for eight days when the experiment ended. The concentrations of the ethanol soluble fractions of the nutrients were comparable to those in the host tissues, though the concentrations of ethanol insoluble (incorporated) nutrients were generally considerably lower than in the host. High concentration ratios for the ethanol soluble ^{14}C suggest that an active process for amino acid transport may be involved.

INTRODUCTION

In the course of an investigation of the capacity of *Leptometra phalangium* (J. MÜLLER) to take up and utilise glucose and amino acids from sea water at ambient concentrations (WEST, 1976) a

number of specimens of the myzostome *Pulvinomyzostomum pulvinar* (GRAFF) were encountered. Adult females, found *in situ* in the digestive tracts of the comatulids, were removed at the end of the experiment and the opportunity was taken to investigate their capacity for uptake. The results, though few and based only upon seven individuals, are reported here since little is known about the feeding of myzostomes (PLATEL, 1962 ; PRENANT, 1960), and nothing about their abilities to utilize nutrients in solution in sea water.

EXPERIMENTAL

The methods used are described in detail by WEST (*loc. cit.*), and are summarised here. Nine *L. phalangium* were incubated at 16°C in a dark aquarium containing sea water, antibiotics and about 16 nM D-glucose-1-³H and 300 nM amino-acids-¹⁴C (in a mixture similar to a hydrolysate of *Chlorella*). At a series of times extending over eight days individual crinoids were removed and the activity due to ³H and ¹⁴C was counted in both ethanol soluble and insoluble fractions of hosts and parasites. For this purpose the hosts were dissected into three components, cirri, arms and "body", and any *P. pulvinar* adult females present were removed. Radioactivity of the sea water in the aquarium and also in a control sample containing no *L. phalangium* was monitored at each sampling time. The experiment was performed in duplicate.

P. pulvinar is protandrous. The males, which may occur on the arms and disc of the host or on the surface of the adult female, are minute and were ignored here. Adult females are found in the oesophagus and stomach of the host, but never is more than one present. In the eighteen *L. phalangium* used here seven adult females of *P. pulvinar* were found. The average wet weight was 14 mg.

The results are expressed in terms of concentrations and concentration ratios (Table I). Since concentrations were estimated from radioactivities, knowing the specific activities of the substrates at the start of the experiment only and without knowing the amount of substrate altered by metabolism within the tissues, the values are only approximate. Nonetheless, the labels from both substrates appeared in the tissues, free and incorporated, within 15 minutes of the hosts' exposure to them.

Glucose was taken up less effectively than the amino acids, and its extract concentration ratio was less than one during the first ten

TABLE I

Uptake and Incorporation of glucose and amino acids by Pulvinomyzostomum pulvinar, in situ in its host Leptometra phalangium. Figures in parentheses represent the values obtained for the tissues of the host body. All concentrations are expressed per g wet weight of soft tissue (host skeleton excluded). Concentration ratios are, for Extract, concentration free in tissue : concentration in sea water ; for Total Uptake, concentration free and incorporated in tissue : concentration in sea water.

Time (hours)	CONCENTRATIONS			CONCENTRATION RATIOS	
	In Sea water	Free in tissue (ethanol soluble)	Incorporated in tissue (ethanol insoluble)	Extract	Total Uptake
GLUCOSE-1- ³ H (concentrations in pmoles/g)					
00.00	11.0	—	—	—	—
00.15	10.3	4.6 (8.3)	8.2 (9.5)	0.5 (0.8)	1.3 (1.8)
00.45	9.3	8.9 (13.0)	18.1 (11.3)	0.9 (1.4)	2.8 (2.6)
02.20	8.5	5.2 (9.5)	5.5 (17.2)	0.6 (1.1)	1.2 (3.1)
10.00	7.2	5.3 (13.4)	6.4 (29.3)	0.7 (1.7)	1.4 (5.3)
22.00	6.5	12.6 (16.5)	12.2 (34.5)	2.3 (3.1)	4.6 (9.7)
188.30	5.4	11.1 (31.9)	7.1 (41.8)	2.0 (5.8)	3.3 (13.8)
AMINO ACIDS- ¹⁴ C MIXTURE (concentrations in nmoles/g)					
00.00	0.21	—	—	—	—
00.15	0.19	1.2 (1.2)	0.8 (1.9)	6.4 (6.3)	10.3 (16.2)
00.45	0.18	1.5 (2.3)	0.9 (4.5)	8.4 (12.5)	13.3 (37.1)
02.20	0.11	1.5 (1.3)	1.3 (3.2)	13.9 (11.9)	25.7 (41.4)
10.00	0.07	0.8 (1.5)	1.3 (8.3)	11.1 (20.2)	28.8 (131)
22.00	0.06	1.7 (1.4)	2.9 (8.4)	28.7 (23.2)	78.3 (165)
188.30	0.02	1.0 (2.1)	0.7 (10.2)	45.3 (116)	75.6 (574)

hours though it reached two thereafter. The values for the body also were low, but about twice those for the parasite. Glucose may have entered the tissues by diffusion, or by an active process followed by rapid metabolism. In either case it was rapidly utilised by the tissue as evidenced by its appearance in ethanol insoluble substances within 15 minutes.

The amino acids were taken up by *P. pulvinar* in a manner comparable to uptake by the body of *L. phalangium*. In this case extract concentration ratios were all greater than five ; their increase with time was due more to depletion of substrate in the medium than to progressive accumulation by the tissue. These high values suggest that an active process may have been involved in the uptake mechanism. Incorporated and free amino acids were of similar concentrations, but incorporation was considerably less than in the host. However, utilisation of amino acids, as evidenced by the total uptake ratio, was substantial.

DISCUSSION

In view of the well documented uptake of dissolved nutrients from sea water by polychaetes (BASS, CHAPMAN & CHAPMAN, 1969 ; CHAPMAN & TAYLOR, 1968 ; CHIEN, STEPHENS & HEALEY, 1972 ; ERNST & GOERKE, 1969 ; REISH & STEPHENS, 1969 ; STEPHENS, 1963, 1964 ; STEPHENS & SCHINSKE, 1961 ; TAYLOR, 1969) it is not surprising to find a similar phenomenon in the myzostomes. However, the entoparasitic habit of *P. pulvinar* poses the interesting question of how the organism comes in contact with these nutrients. They could be transported directly in the sea water which is wafted into the gut of the crinoid from the ambulacra and circulates in the gutter-shaped depression on the dorsal surface of the myzostome, and which is said to bring the particles upon which *P. pulvinar* feeds (PRENANT, 1960 ; PROUHO, 1892). Alternatively, the nutrients could reach it indirectly via mucus or other synthetic products of the host which pass into its gut and are either ingested by the parasite, or digested by host enzymes and absorbed through the epidermis of the parasite. In either case, however, dissolved nutrients not only reach the parasite and are absorbed by it, but also are utilised since ^3H and ^{14}C occur in the ethanol insoluble fraction of the tissues. The significance of this potential nutrient source to *P. pulvinar* remains to be investigated.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by a grant from the French-Irish (C.N.R.S. - N.S.C.) Cultural Exchange Programme. We would like to thank Professor Drach, Director of the Laboratoire Arago, for kindly allowing us to use the facilities of his laboratory ; our colleagues M. Péquignat, Mme. Fiala-Médioni, Drs. Frank Jeal and George Sevastopulo for their help and encouragement ; Professor Gabrièle Pérès, Director of the Institut Michel Pacha, Tamaris, and M. Girard Brichon of that Institut, for allowing us to use their facilities for scintillation counting.

RÉSUMÉ

Lorsque des *Leptometra phalangium* sont exposés au glucose marqué au ^3H et aux acides aminés marqués au ^{14}C dans l'eau de mer, les deux éléments marqués entrent dans les tissus de la femelle adulte de *Pulvinomyzostomum pulvinar* qui sont *in situ*

dans le tractus digestif crinoïde. L'absorption et l'incorporation des deux éléments nutritifs sont évidentes après seulement 15 mn d'incubation et persistent après la fin de l'expérience pendant 8 jours. Les concentrations des fractions solubles dans l'éthanol des éléments nutritifs sont comparables à celles des tissus hôtes, bien que les concentrations d'éléments nutritifs insolubles dans l'éthanol soient généralement plus faibles que dans l'hôte. Des taux de concentration élevés pour le ^{14}C soluble dans l'éthanol suggèrent qu'un processus actif pour le transport de l'acide aminé peut être impliqué.

ZUSAMMENFASSUNG

Leptometra phalangium wurde mit H_3 -Glukose und C_{14} -Aminosäuren behandelt; die Seewasserkonzentration entsprach natürlichen Bedingungen. Dabei wurde beobachtet, dass beide markierten Substanzen in das Gewebe adulter Weibchen von *Pulvinomyzostomum pulvinar*, die *in situ* im Verdauungstrakt des Crinoiden lebten, eindringen. Aufnahme und Einbau beider Nährstoffe war schon nach 15 Minuten Inkubationszeit nachweisbar; dieser Zustand setzte sich bis zum Ende des Versuches nach 8 Tagen fort. Die Konzentrationen der Aethanol-löslichen C_{14} lässt vermuten, dass ein aktiver Prozess für den Transport von Aminosäuren besteht.

REFERENCES

- BASS, N., G. CHAPMAN & J.H. CHAPMAN, 1969. Uptake of leucine by larvae and adults of *Nereis*. *Nature Lond.*, **221** : 476-477.
- CHAPMAN, G. & A.G. TAYLOR, 1968. Uptake of organic solutes by *Nereis virens*. *Nature Lond.*, **217** : 763-764.
- CHIEN, P.K., G.C. STEPHENS & P.L. HEALEY, 1972. The role of ultrastructure and physiological differentiation of epithelia in amino acid uptake by the bloodworm, *Glycera*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **142** : 219-235.
- ERNST VON W & H. GOERKE, 1969. Aufnahme und Umwandlung gelöster Glucose- ^{14}C durch *Lanice conchilega* (Polychaeta, Terebellidae). *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **11** : 313-326.
- PLATEL, R., 1962. Histologie du tube digestif de *Myzostomum cirriferum* (Leuckart) (Myzostomides). *Cah. Biol. mar.*, **3** : 261-288.
- PRENANT, M., 1960. Classe des Myzostomides in *Traité de Zoologie*, éd. by P.P. Grassé, Tome V (1^{er} Fasc.) : 714-784. Masson, Paris.

- PROUHO, H., 1892. Sur deux Myzostomes parasites de l'*Antedon phalangium* (Müller). *C.r. hebdomadaire Acad. Sci.*, **115** : 846-849.
- REISH, D.J. & G.C. STEPHENS, 1969. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. V. The influence of age on the uptake of glycine- C^{14} by the polychaete *Neanthes arenaceodentata*. *Mar. Biol.*, **3** (4) : 352-355.
- STEPHENS, G.C., 1963. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. II. Accumulation of amino acids by the bamboo worm, *Clymenella torquata*. *Comp. Bioch. Physiol.*, **10** : 191-202.
- STEPHENS, G.C., 1964. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. III. Uptake of glycine by brackish water annelids. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **126** : 150-162.
- STEPHENS, G.C. & R.A. SCHINSKE, 1961. Uptake of amino acids by marine invertebrates. *Limnol. Oceanogr.*, **6** : 175-181.
- TAYLOR, A.G., 1969. The direct uptake of amino acids and other small molecules from sea water by *Nereis virens* Sars. *Comp. Bioch. Physiol.*, **29** (1) : 243-250.
- WEST, B., 1976. Utilisation of dissolved glucose and amino acids by *Leptometra phalangium*. in preparation.

Reçu le 10 mars 1976.

L'ŒIL NAUPLIEN ET LES ORGANES FRONTAUX CHEZ LES LARVES DE STOMATOPODES. DÉVELOPPEMENT

par Françoise JACQUES

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The larvae of Stomatopodes have a nauplius eye s.l., comprising the nauplius eye s.s. and the dorsal frontal organ ; furthermore they have a well developed ventral frontal organ (*Lysiosquilla occulta*) or a rudiment associated with double cells carrying rhabdomes (*Squilla mantis* and *Squilla desmaresti*). The nauplius eye is photoreceptive.

INTRODUCTION

L'œil nauplien et les organes frontaux des Crustacés ont depuis longtemps suscité de nombreux travaux : CLAUS (1891), HANSTRÖM (1931), (1933), (1934), ELOFSSON (1963), (1965), (1966), DAHL (1954), (1965), etc.

C'est HANSTRÖM (1931) qui étudie le premier l'œil nauplien et les organes frontaux chez les Stomatopodes ; WOODLAND (1914) avait seulement remarqué la persistance de l'œil triparti chez l'adulte. HANSTRÖM (1931) situe et décrit l'œil nauplien ainsi que son innervation chez *Squilla mantis*. Il découvre l'organe frontal ventral. Rappelons que SHINO (1942), au cours d'une étude sur l'embryogenèse de *Squilla oratoria*, donne des précisions sur l'organogenèse de l'œil nauplien et des organes frontaux.

Le développement post-embryonnaire de ces organes n'ayant pas encore été observé chez les Stomatopodes, ce travail a pour but d'étudier la morphogenèse des organes sensoriels protocérébraux chez les larves de trois espèces : *Lysiosquilla occulta*, *Squilla mantis* et *Squilla desmaresti*.

MÉTHODES

Les animaux sont fixés au mélange de Halmi ; les plus volumineux subissent une fixation sous vide pendant 20 mn. Le temps de fixation totale est de 24 heures. Les coupes, de 5 à 8 μ , sont faites à la paraffine. La coloration au bleu alcian, suivie de l'A.P.S. et de l'hématoxyline de Groat, donnant des résultats particulièrement satisfaisants pour ce matériel, est la plus couramment utilisée. Toutefois, l'azan, la fuchsine paral-déhyde, l'hématoxyline chromique et la coloration de Mann-Dominici sont aussi employées.

DÉVELOPPEMENT DE L'ŒIL NAUPLIEN ET DES ORGANES FRONTAUX

1) CHEZ *Lysiosquilla occulta*.

Stade I.

a) Œil nauplien.

A l'éclosion, les yeux composés sont encore très rapprochés et constituent une masse peu distincte du protocérébron (Pl. I, Ax). Au milieu de la partie antéroventrale du cerveau, on trouve l'œil médian composé de trois cupules, une ventrale et deux latérales, comprenant chacune trois cellules sensorielles. Les pigments bruns, en grains arrondis et réguliers, ne sont pas contenus dans les cellules spéciales mais sont répartis dans un tissu se trouvant au centre des cellules sensorielles. Ces dernières sont ovales (grand diamètre = 5 à 6 μ), on observe un ou deux nucléoles entourés d'un vaste espace périnucléolaire. Deux des noyaux des cupules latérales sont sur le même plan, le troisième est situé plus postérieurement. Le cytoplasme est abondant et finement granuleux (Pl. I, A et B). A ce stade précoce, les rhabdomes des cellules sensorielles ne sont pas visibles. L'œil médian est « encastré » à la partie antérieure, ventrale du protocérébron ; de ce fait, étant en contact direct avec les cellules cérébrales, on ne voit pas de nerf propre à l'organe.

b) Organes frontaux.

On observe de part et d'autre de l'œil médian deux groupes de trois ou quatre cellules bipolaires, fusiformes, contiguës aux cupules

latérales de l'œil médian (10 μ de long, 2 μ de large). Leurs noyaux sont granuleux et contiennent plusieurs nucléoles. Le cytoplasme n'est pas visible. Les prolongements de ces cellules se réunissent du côté interne pour rejoindre les cellules ganglionnaires du protocérébron et, du côté externe, elles aboutissent à l'épiderme (Pl. I, B).

Cette description de l'œil médian et de l'œil frontal dorsal chez une larve de Stomatopode (Stade I) correspond très exactement à celle que représente HANSTRÖM (1931) chez *Tanymastix* (Phyllo-podes) (Pl. I, B et E). Cette analogie de structure entre Entomostracés et Malacostracés est un point sur lequel nous reviendrons au cours de la discussion.

Stade II.

a) Œil nauplien.

Comme précédemment, l'œil médian s.s. est composé de trois cupules comptant trois cellules chacune ; leurs noyaux sont ovales (grand diamètre = 7 μ). La chromatine se présente en gros grains essentiellement appliqués contre la membrane nucléaire, le cytoplasme est homogène (Pl. I, D). Cet organe sensoriel est situé au milieu des deux moitiés symétriques du cerveau qui est lui-même inséré entre les yeux composés. Un nerf court relie l'œil médian au cerveau.

b) Organes frontaux.

Entourant immédiatement les cupules latérales de l'œil nauplien s.s., on observe quelques cellules à noyaux arrondis : ce sont les cellules de l'organe frontal dorsal ; elles sont issues de cellules existant au premier stade. Un peu plus dorsalement, on remarque des cellules allongées dont les prolongements se rendent au protocérébron. Ces cellules, encore indifférenciées, se transforment peu à peu en éléments sensoriels qui viennent augmenter le nombre de cellules de l'organe frontal dorsal (Pl. I, D).

On ne voit pas d'organe frontal ventral dans les deux premiers stades larvaires de *Lysiosquilla occulta*.

Stade III.

a) Œil nauplien.

Les yeux composés sont plus écartés qu'aux stades I et II, de ce fait, le cerveau est plus dégagé. L'œil nauplien est situé ventralement à la partie antérieure du protocérébron. Il est irrigué par le

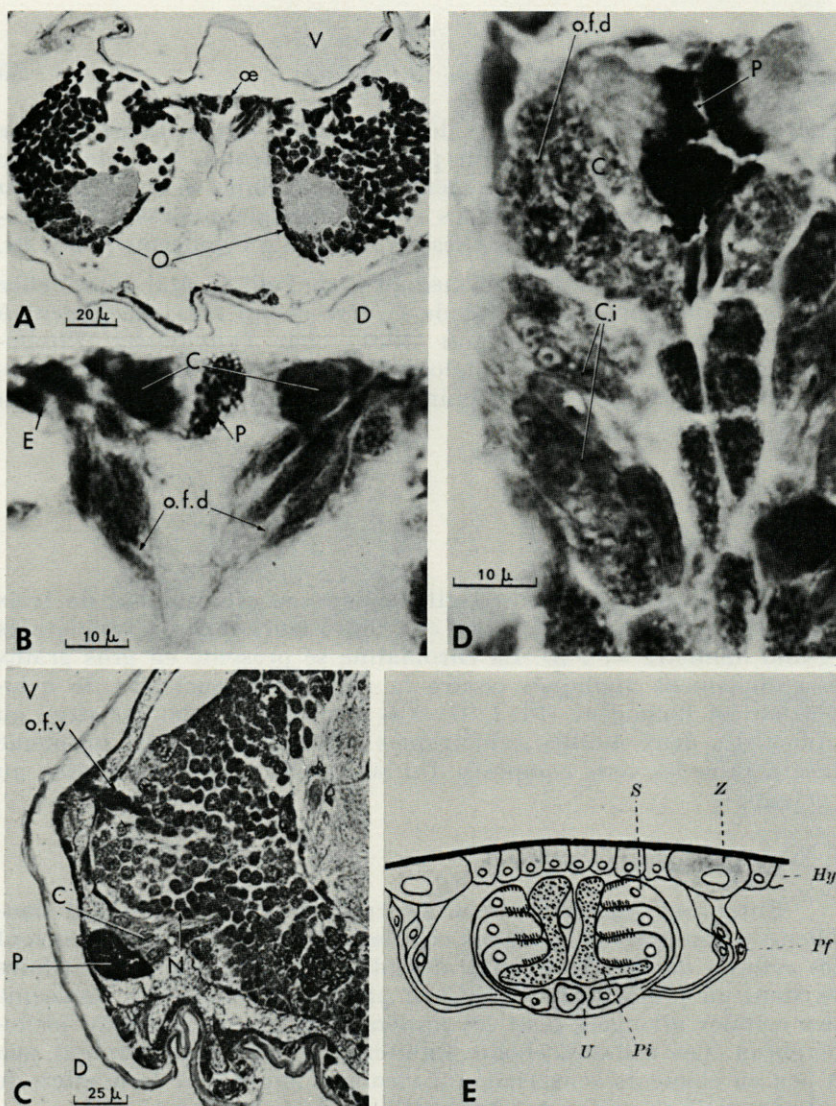


PLANCHE I

A : coupe transversale de la région antérieure d'une larve de *Lysiosquilla occulta* (stade I) montrant l'œil nauplien (Oe) entouré des yeux latéraux composés (o) ; D : dorsal ; V : ventral (Halmi, bleu alcian, A.P.S., hématoxyline de Groat, P.I.C.). — B : détail de la photo A ; C : cellules sensorielles des cupules latérales de l'œil nauplien ; E : cellules épidermiques ; p : pigments. — C : coupe parasagittale du cerveau d'une larve de *Squilla mantis* (stade IV) ; C : cellules sensorielles de la cupule ventrale de l'œil nauplien s.s. ; D : dorsal ; N : nerf de l'œil médian ; o.f.v. : organe frontal ventral ; p : pigments ; V : ventral (Halmi, coloration id.). — D : œil nauplien et organe frontal dorsal de *Lysiosquilla occulta* (stade II) ; C : cellules de l'œil nauplien ; C.i : cellules indifférenciées ; o.f.d. : organe frontal dorsal ; P : pigments de l'œil nauplien. — E : dessin d'après HANSTRÖM (1931) montrant l'œil nauplien et l'organe frontal pair (organe frontal dorsal) de *Tanysmatia* (Phyllopoetes). Comparer avec la photo B. Hy : hypoderme ; Pf : organe frontal pair ; Pi : cellules à pigments ; S : cellules sensorielles de l'œil nauplien ; U : masse visuelle imparie ; Z : cellules épidermiques.

sinus sanguin qui baigne cette région et entouré par les muscles antéroventraux.

On observe toujours les deux cupules latérales et la cupule ventrale ; plus latéralement, de part et d'autre des cupules latérales, des cellules sont en continuité avec les cellules épidermiques : ce sont les cupules latérales postérieures, ces cellules sont maintenant complètement différenciées. Le nerf de l'œil médian a une origine paire, mais ses deux branches se rejoignent tout de suite pour ne former qu'un nerf qui chemine entre les deux moitiés du protocérébron. A son entrée dans la masse visuelle, de nouveau le nerf de l'œil médian s.l. se divise en deux branches. Près du pigment, dans les cellules sensorielles de l'œil médian, on observe des rhabdomes qui se présentent comme des épaisissements perpendiculaires à la paroi interne des cellules.

b) *Organes frontaux.*

A ce stade, apparaît une importante différenciation protocérébrale : l'organe frontal ventral. Il se présente comme un ensemble de cellules associées par deux formant un rhabdome entre elles (« mill-stones ») ; elles sont situées à la partie antéromédiane du protocérébron ; leurs prolongements rejoignent le nerf de l'œil médian (Pl. II, B). Ces cellules photoréceptrices sont le plus souvent triangulaires, le noyau renferme une chromatine dense. L'organe frontal ventral ainsi formé émerge à l'épiderme, ventralement par rapport à l'œil nauplien et à la base de l'épine frontale.

Stades suivants.

Les organes sensoriels protocérébraux ne subissent pas, au cours de la suite du développement larvaire, de changements notables. Il y a lieu seulement de noter l'accroissement du nombre de cellules à rhabdomes dans l'organe frontal ventral.

2) CHEZ *Squilla mantis* ET *Squilla desmaresti*.

La disposition des organes frontaux et de l'œil nauplien est à peu près la même chez les deux espèces. Les yeux composés sont largement pédonculés, le cerveau est très dégagé. L'œil nauplien est bien développé et occupe toute la partie antéromédiane du cerveau. Il n'est pas nécessaire de décrire les organes sensoriels protocérébraux stade par stade chez les deux espèces de *Squilla* car, à l'éclosion, les organes sont en place et ne subissent pas de changements fondamentaux. Dès l'origine, ils sont semblables à ceux décrits chez l'adulte par HANSTRÖM (1931) (Pl. I, C).

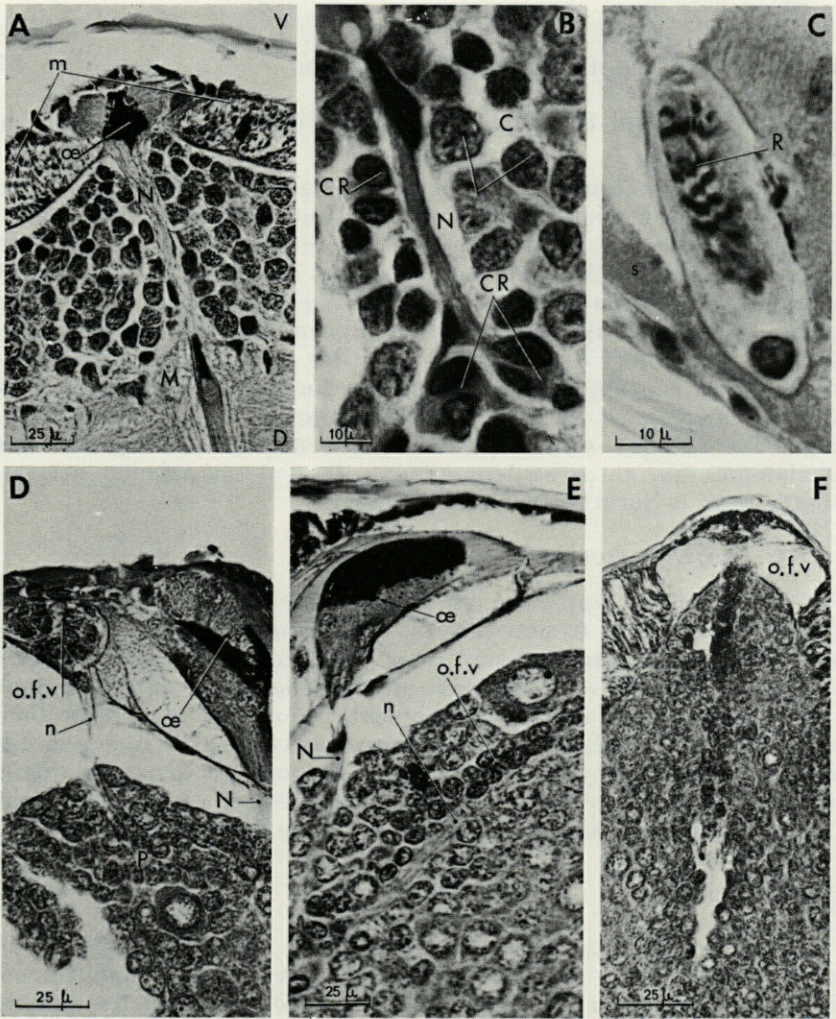


PLANCHE II

A : coupe transversale du protocérébron de *Lysiosquilla occulta* (stade VIII). A la partie antéromédiane ventrale se trouve l'œil nauplien (oe). Remarquer l'origine paire du nerf (N) dans la masse visuelle neuropilaire (M). D : dorsal ; m : muscles antéroventraux (Halimi, bleu alcian, A.P.S., hématoxyline de Groat, P.I.C.). — B : détail de la même région que précédemment, quelques coupes plus loin. C : cellules protocérébrales ; CR : cellules doubles à rhabdomes ; N : nerf de l'œil nauplien. Remarquer la jonction des cellules à rhabdomes avec le nerf de l'œil nauplien. — C : coupe saggitale montrant les rhabdomères de l'œil nauplien s.s. d'une larve de *Lysiosquilla occulta* (stade VIII). R : rhabdomères ; s : sinus sanguin (Halimi, Mann-Dominici). — D : coupe saggitale dans la région antérieure d'une larve de *Squilla desmaresti* (stade VIII), œil nauplien (oe) et son nerf (N). Le nerf (n) de l'organe frontal ventral (o.f.v.) rejoint celui de l'œil médian ; P : protocérébron (Halimi, azan). — E : coupe saggitale dans la région antérieure d'une larve de *Squilla desmaresti* (stade IX). Œil nauplien (oe) et son nerf (N). o.f.v. : organe frontal ventral composé de petites cellules et d'un nerf (n) rejoignant le nerf de l'œil nauplien (Halimi, bleu alcian, A.P.S., hématoxyline de Groat, P.I.C.). — F : coupe transversale du protocérébron d'une post-larve de *Squilla desmaresti* (stade I). o.f.v. : organe frontal ventral (Halimi, coloration id.).

L'œil nauplien s.s. est constitué par trois cupules, le pigment est abondant et ne semble pas lié à des cellules spécialisées ; il est concentré à la paroi interne des cellules sensorielles. Ces cellules ont des rhabdomes qui, comme chez *Lysiosquilla occulta*, se présentent sous l'aspect d'épaississements perpendiculaires à la paroi interne des cellules sensorielles. Le nerf reliant l'œil nauplien s.s. au cerveau est très gros, il dessert également l'organe frontal dorsal.

L'organe frontal ventral est visible à partir du deuxième stade ; il est intracérébral pendant la majeure partie de son trajet. Il est formé de cellules à noyaux arrondis et à chromatine très dense. Ces cellules sont accompagnées de fibres formant un nerf qui rejoint celui de l'œil nauplien à son entrée dans le centre visuel protocérébral (Pl. II, E). Pour les stades précoces et moyens on peut observer quelques cellules doubles à rhabdomes accompagnant l'organe.

Chez *Squilla desmaresti*, dans les derniers stades, l'organe frontal ventral présente à l'endroit de sa jonction avec l'épiderme, un massif de cellules semblables aux cellules ganglionnaires, limité par une membrane et relié à la partie intracérébrale de l'organe par le nerf de l'organe ventral (Pl. II, D). Chez la post-larve, ceci disparaît et l'organe frontal ventral rejoint directement l'épiderme. Il forme un cordon constitué de petites cellules au centre du protocérébron. Le contact avec les cellules épidermiques se fait toujours de façon impaire (Pl. II, F).

CONCLUSIONS

1) RÔLE DES ORGANES SENSORIELS PROTOCÉRÉBRAUX.

Un rôle sécréteur de l'œil nauplien a souvent été évoqué mais jamais démontré nettement.

DE LERMA (1947) observe une activité sécrétrice de l'organe frontal médian chez *Ctenolepisma* au moment de la maturité sexuelle femelle.

HANSTRÖM (1948) émet l'hypothèse que l'organe frontal ventral pourrait exercer une fonction sécrétrice chez les Malacostracés mais, étant donné l'irrégularité de la présence de ces organes chez diverses espèces, il pense qu'il y a peu de chance pour qu'il en soit ainsi. Cependant, chez les Stomatopodes, il observe dans l'organe frontal ventral des condensations colorées par l'éosine et la fuchsine acide qui peuvent suggérer une activité sécrétrice.

Aoto (1963) montre que des injections d'extraits d'œil nauplien chez *Palaemon paucidens* ne provoquent pas de réactions sur les pigments. Il conclut donc que l'organe ne sécrète pas d'hormone chromactive.

Cependant, le même auteur (1965) trouve que des extraits d'œil nauplien de *Palaemon paucidens* agissent sur la concentration du pigment rouge et empêchent la crevette de s'adapter aux changements de couleur du substrat.

Aucun argument n'est bien convaincant pour affirmer que les organes frontaux et l'œil nauplien exercent une fonction sécrétrice. Chez les larves de Stomatopodes, il n'existe aucune preuve cytologique d'une activité sécrétrice de ces organes. Par contre, considérant leurs caractères morphologiques, les organes frontaux et l'œil nauplien peuvent fonctionner comme photorécepteurs.

De fait, Aoto (1963) montre que chez *Palaemon paucidens* la réponse directe à l'illumination est maintenue chez des animaux épédonculés ; chez ces animaux opérés, une illumination plus intense donne une réponse plus nette. La réponse négative est accrue quand on enlève aussi l'œil nauplien. Celui-ci se comporte donc comme un organe photorécepteur fonctionnel.

J'ai repris les expériences d'Aoto sur les larves de Stomatopodes : j'ai observé que les larves alimas épédonculées montraient toujours un phototactisme positif quelle que soit l'intensité de la lumière. Les larves erichthus épédonculées conservent un phototactisme négatif. On peut conclure d'après ceci que l'œil nauplien des larves de Stomatopodes fonctionne également comme photorécepteur.

Le rôle des organes frontaux, surtout celui de l'organe frontal ventral est plus difficile à établir étant donné son intégration à la masse cérébrale. Rappelons que chez les larves de *Lysiosquilla occulta* les cellules doubles à rhabdomères de l'organe frontal ventral ont des prolongements qui rejoignent le nerf de l'œil nauplien : il pourrait donc avoir aussi une fonction photoréceptrice.

2) DISCUSSION.

Chez les larves de Stomatopodes, mis à part les premiers stades de *Lysiosquilla occulta*, les organes frontaux dorsaux ont déjà l'aspect observé chez l'adulte, c'est-à-dire qu'ils se présentent comme des cupules latérales postérieures formées de plusieurs cellules sensorielles. Leurs noyaux sont petits et denses, il y a peu de cytoplasme et leurs limites ne sont pas visibles.

Chez les larves de *Penaeus duorarum* ELOFFSON (1966) montre que les organes frontaux dorsaux sont visibles dans les premiers

stades (jusqu'au quatrième nauplius) sous forme de ponts cellulaires reliant l'épiderme aux cellules ganglionnaires cérébrales. A partir du cinquième nauplius, ces ponts sont incorporés peu à peu aux couches cellulaires protocérébrales et les organes frontaux dorsaux ne sont plus discernables jusqu'à l'état adulte.

L'organe frontal ventral de *Penaeus duorarum* est également représenté par une jonction cellulaire entre le cerveau et l'épiderme comme l'organe frontal dorsal qui apparaît de chaque côté de la cupule ventrale. Ensuite, ces cellules-ponts s'incorporent à la couche cellulaire du cerveau et l'organe n'est plus visible.

Les larves de *Caridion gordonii* présentent, comme les larves de Stomatopodes, un œil nauplien s.l. dont l'organe frontal dorsal est représenté par des cellules entourant les cupules latérales de l'œil nauplien s.s. Il n'y a pas de trace d'organe frontal ventral chez les larves de *Caridion gordonii*.

Les larves de *Lysiosquilla occulta* ont un organe frontal ventral muni de nombreuses cellules à rhabdomes, localisées dans la région médioventrale du protocérébron. L'organe adulte est inconnu.

Squilla mantis et *Squilla desmaresti* présentent un organe frontal ventral déjà semblable à celui de l'adulte c'est-à-dire constitué par un cordon de petites cellules arrondies et de fibres, situé au centre du protocérébron ; son contact à l'épiderme se fait en un point unique, ventral par rapport à l'œil médian. Il faut remarquer que quelques cellules à rhabdomes accompagnent parfois l'organe alors qu'elles n'existent plus chez l'adulte (ELOFFSON, 1965).

Nous avons vu que la description de l'œil médian et des organes frontaux de *Lysiosquilla occulta* (Stade I) correspond très exactement à celle que donne HANSTRÖM (1931) des mêmes organes chez *Tanymastix* (Phyllopoies). ELOFFSON (1966) pense que les yeux frontaux des Crustacés se rattachent à quatre types différents : Malacostracés, Phyllopoies, Anostracés et Maxillipodes-Ostracodes et il estime que ces organes ne sont même pas homologues dans les quatre groupes ; il base ces affirmations sur l'observation de caractères morphogénétiques et de structures dissemblables relevés chez les Malacostracés (1965), les Décapodes (1963, 1966) et chez les non Malacostracés (1966).

Pendant, d'après les précédentes observations, les descriptions similaires de l'œil médian et des organes frontaux dorsaux d'un Phyllopoie et d'un Stomatopode fournissent une forme de transition de ces organes sensoriels entre un non-Malacostracé adulte et une larve de Stomatopode. Ceci pourrait être la première ébauche d'une théorie monophylétique des yeux frontaux chez les Crustacés.

RÉSUMÉ

Les larves de Stomatopodes ont un œil nauplien s.l., comportant l'œil nauplien s.s. et l'organe frontal dorsal ; elles ont, par ailleurs, un organe frontal ventral formé (*Lysiosquilla occulta*) ou accompagné (*Squilla mantis* et *Squilla desmaresti*) de cellules doubles à rhabdomes. L'œil nauplien est photorécepteur.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Larven der Stomatopoden haben ein Nauplius-Auge s.l., das sich aus dem Nauplius-Auge s.s. und dem dorsalem Frontalorgan zusammensetzt ; ferner haben sie ein voll ausgebildetes ventrales Frontalorgan (*Lysiosquilla occulta*) oder eine von doppelten Zellen mit Rhabdomen begleitete Organanlage (*Squilla mantis* und *Squilla desmaresti*). Das Naupliusauge ist lichtempfindlich.

BIBLIOGRAPHIE

- AOTO, T., 1963. The primary response of white chromatophores and the nauplius eye in the prawn *Palaemon paucidens*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 6 (15) : 177-189.
- AOTO, T., 1965. On the possible participation of the nauplius eye in the chromatophoral regulation in the adult prawn *Palaemon paucidens*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 6 (15) : 652-661.
- CLAUS, C., 1891. Das Medianauge der Crustaceen. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, 9 : 225-266.
- DAHL, E., 1954. Frontal organs in free living Copepods. *Acta Univ. Lund*, 2 (23) : 1-7.
- DAHL, E., 1965. Frontal organs and photocerebral neurosecretory systems in Crustacea and Insecta. *Gen. compar. Endocr.*, 5 (6) : 614-617.
- DE LERMA, B., 1947. L'organe frontale mediale di *Ctenolepisma targionii* : suo valore di organo endocrino. *Archo zool. ital.*, 32 (1) : 251-269.
- ELOFSSON, R., 1963. The nauplius eye and frontal organs in Decapoda. *Sarsia*, 12, 68 p.
- ELOFSSON, R., 1965. The nauplius eye and frontal organs in Malacostraca. *Sarsia*, 19, 54 p.
- ELOFSSON, R., 1966 a. The nauplius eye and frontal organs of the non Malacostraca (Crustacea). *Sarsia*, 25, 128 p.

- ELOFSSON, R., 1966 b. Notes on the development of the nauplius eye and frontal organs of Decapod Crustacea. *Acta Univ. Lund*, **27**, 23 p.
- HANSTRÖM, B., 1931. Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. I. *Z. morphol. ökol Tiere*, **23** : 80-236.
- HANSTRÖM, B., 1933. Neue Untersuchungen über Sinnerorgane und Nervensystem der Crustaceen. II. *Zool. Jb.*, **56** : 387-520.
- HANSTRÖM, B., 1948. The brain, the sense organs and the incretory organs of the head in the Crustacea Malacostraca. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, suppl. **33** : 98-126.
- SHIINO, S.N., 1942. Studies on the embryology of *Squilla oratoria*. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ.*, **17 B**, 1 : 77-174.

Reçu le 21 janvier 1976.

L'ÉVOLUTION DES CARACTÈRES SEXUELS
CHEZ *PROCESSA EDULIS* (RISSO)
(DÉCAPODE, NATANTIA)

par Pierre NOËL

Laboratoire de Zoologie, Université Pierre et Marie Curie,
4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05

ABSTRACT

The male and female genital apparatus of *Processa edulis edulis* are described. The evolution of secondary sexual characters related to the length of males (endopodites of 1st pair of pleopods and *appendix masculina*) and of females (ovigerous setae and *receptaculum seminis*) is studied. The influence of parasites of these sexual characters is also considered. No morphological or anatomical intermediary state between male and female exists. Therefore, a few intersexed specimens lead to the conclusion of a protandric hermaphroditism. A comparison with other hermaphrodite prawns is given.

INTRODUCTION

L'évolution de l'appareil génital et des caractères sexuels est une question encore fort mal connue chez les Natantia et mises à part quelques espèces de Pandalidae pouvant avoir un intérêt économique, il n'existe que très peu de données dans la littérature. En ce qui concerne les Processidae, il ne semble exister que de vagues esquisses : CANO (1891) donne un schéma d'ovaire et de « spermatophore » (= ?) de *Nika edulis* ; CUÉNOT (1905) figure la disposition de la gonade parmi les principaux organes céphalothoraciques d'une *Processa* ; ZARIQUIEY CENARRO (1941) évoque la rareté des mâles par rapport aux femelles qui sont beaucoup plus

grosses ; SCHEER (1960) envisage pour plusieurs espèces de *Processa* un hermaphrodisme successif ; RYCKAERT et CECCALDI (1973) comparent dans un tableau les stades d'évolution de l'ovaire et des œufs chez *Processa edulis edulis*.

Parallèlement à nos études sur la physiologie chromatique de *Processa edulis* (NOËL, 1972, 1973), nous avons essayé de préciser quelques aspects de la biologie de cette crevette en utilisant principalement les données biométriques dont nous disposons pour la sous-espèce *P. edulis crassipes* présente à Roscoff (NOËL, 1973 a). L'interprétation de ces premiers résultats nous avait conduit à envisager un cycle en deux ans avec une phase mâle la première année, une inversion sexuelle en fin d'été et une phase femelle l'année suivante. Il devenait alors nécessaire et intéressant d'examiner la structure de l'appareil génital et l'évolution des caractères sexuels afin de pouvoir compléter ces premiers résultats et les comparer avec des faits déjà observés chez d'autres crevettes hermaphrodites. Nous nous proposons donc d'envisager successivement chez la sous-espèce méditerranéenne *P. edulis edulis* présente à Banyuls :

- l'évolution des caractères sexuels primaires ;
- l'évolution des caractères sexuels secondaires mâles et femelles ;
- enfin, nous examinerons quelques cas particuliers démontrant l'hermaphrodisme chez les Processidae.

MÉTHODES

Les animaux fraîchement pêchés en gangui de nuit à l'herbier du Racou et déterminés selon les critères définis par NOUVEL et HOLTHUIS (1957), sont disséqués dans l'eau de mer ; une légère fixation au Bouin aqueux ou au Halmi en cours d'opération fait apparaître les structures qui sont normalement transparentes chez le mâle ou la femelle en repos sexuel et facilite ainsi la dissection. Une fois prélevé, l'appareil génital est fixé puis coloré au carmin aluné avant d'être monté *in-toto* pour l'observation morphologique. L'étude histologique est faite soit sur des céphalothorax entiers, soit sur des gonades isolées. Les coupes sériees ainsi que les pléopodes montés *in-toto* sont colorés à l'hématoxyline-éosine ou à l'hématoxyline-picro-indigo-carmin.

Plus d'une centaine d'appareils génitaux ont ainsi été étudiés, choisis autant que possible sur des animaux de différentes tailles, récoltés à diverses époques de l'année. N'ayant pu faire d'élevages sur de longues périodes, nous avons étudié l'évolution des caractères sexuels en fonction de la taille, considérant que les animaux sont d'autant plus âgés qu'ils sont plus grands. La longueur est mesurée de la pointe du rostre à l'extrémité du telson.

A titre de comparaison, il sera fait appel au cours de cette étude à quelques données obtenues à Roscoff chez la sous-espèce *P. edulis crassipes*.

I. — ÉVOLUTION DE L'APPAREIL GÉNITAL MÂLE ET FEMELLE

L'appareil génital se différencie à partir de l'ébauche gonadique des post-larves. Cette ébauche est essentiellement constituée de cellules germinales. Dans le cas présent, tous les caractères sexuels des mâles apparaissent sensiblement en même temps, entre 11 et 15 mm (forme de la gonade, canaux déférents, glandes androgènes et gonopodes) ; chez les femelles, les oviductes se différencient vers 14-16 mm, à un âge qui n'est pas obligatoirement plus avancé que celui des mâles du fait de l'existence d'une différence de croissance entre les deux sexes. Les caractères sexuels secondaires femelles qui sont liés au fonctionnement de l'ovaire n'apparaissent que plus tardivement, lors des premières vitellogénèses (18-19 mm).

1°) GONADES DES JUVÉNILES (Fig. 1 a).

Chez les individus de taille inférieure à 13 mm qui n'ont pas de caractères sexuels apparents, la gonade est très petite et a la forme d'un H allongé. Elle est composée de deux cordons rectilignes parallèles médians réunis en leur milieu. Située sur la face dorsale de l'hépatopancréas, elle y est plus ou moins incluse dans une gouttière. Aucun gonoducte n'est décelable ; la glande androgène est absente ou difficile à caractériser. Il est pratiquement impossible de distinguer les mâles des femelles à ce stade sexuellement indifférencié.

2°) L'APPAREIL GÉNITAL MÂLE (Fig. 1 b et 1 d).

Au moment de la différenciation des caractères sexuels secondaires, vers 12 - 13 mm (Fig. 1 b), les testicules ont encore l'aspect en H de la gonade indifférenciée. Les ébauches des canaux déférents apparaissent alors à la partie postérieure des testicules.

Testicules (Fig. 1 d).

Chez les jeunes mâles, de 14 - 16 mm, les testicules forment deux fins cordons cylindriques sinueux situés sous le cœur, dans la région médiane du céphalothorax, dorsalement à l'hépatopan-

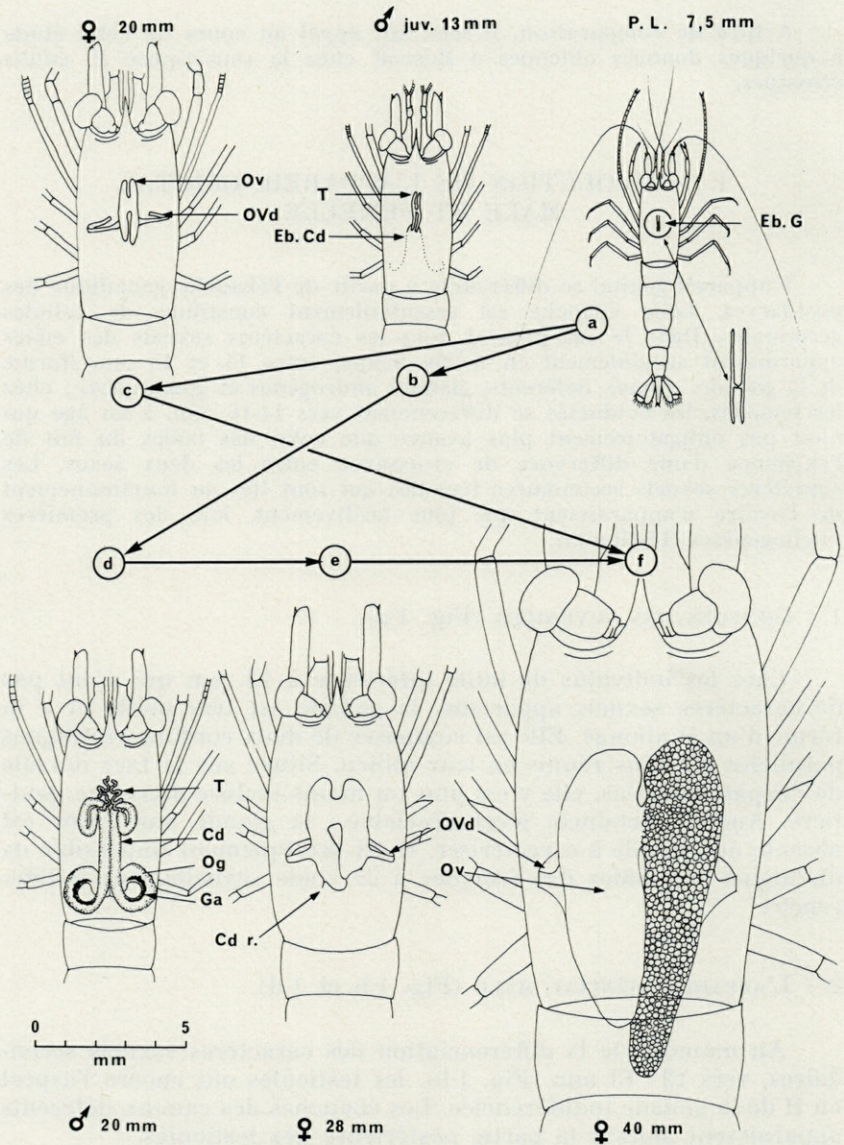


FIG. 1. — Evolution de la gonade chez *Processa edulis*

a) post-larve de 7,5 mm (ébauche gonadique) — b) mâle juvénile de 13 mm en début de différenciation sexuelle — c) femelle primaire de 20 mm en repos sexuel — d) mâle adulte de 20 mm en activité sexuelle — e) jeune femelle secondaire de 28 mm en début d'activité sexuelle — f) femelle reproductrice (primaire ou secondaire) en vitellogenèse.
 Cd = canal déférent, Cd r. = canal déférent résiduel, Eb.Cd = ébauche du canal déférent, Eb.G = ébauche de la gonade, Ga = glande androgène, Og = emplacement de l'orifice génital, Ov = ovaire, Ovd = oviducte, T = testicule.

créas ; ils se développent progressivement pour atteindre plus antérieurement la région pylorique de l'estomac (mâles de 16 - 26 mm). Les lobes gauche et droit sont réunis par un pont (exceptionnellement deux) situé au tiers antérieur de la gonade ; leur longueur déroulée est de 2 à 3 mm. On peut rencontrer quelques chromatophores rouges de petite taille sur leur face dorsale, surtout chez les grands individus. La structure des testicules est identique sur toute leur longueur ; la zone des cellules germinales est située sur le côté interne. On peut observer des spermatozoïdes dans les jeunes testicules ; ces spermatozoïdes en forme de punaise sont émis dans les canaux déférents où ils sont mis en réserve au fur et à mesure de leur formation. A aucun moment nous n'avons observé d'ovogénèse dans le testicule.

Canaux déférents (Fig. 1 d).

Les canaux déférents se différencient chez les mâles au même moment que les glandes androgènes et les caractères sexuels secondaires. Leur formation n'est complète que chez les mâles de 16 mm. Ils ne comportent à leur surface aucun chromatophore et sont parfaitement transparents sur le vivant. Ils partent près de l'extrémité postérieure des testicules, sur le côté externe, par une portion étroite et très courte. Leur diamètre est ensuite beaucoup plus important (0,3 à 0,4 mm) et à peu près constant sur toute leur longueur (8 mm). Ils décrivent latéralement une boucle complète passant sous les testicules ; ils se rejoignent plus dorsalement dans le plan médian avant de plonger sous le cœur où ils se séparent en formant de chaque côté une crosse descendante. Leur partie la plus postérieure est en contact avec la musculature de la portion antérieure du premier segment abdominal. Ils aboutissent à la base de la cinquième paire de pattes locomotrices où leur portion terminale est plus ou moins renflée et musculeuse (portion musculaire éjaculatrice). L'orifice génital mâle est très peu visible et se situe au niveau de la base du coxopodite ; il ne semble pas ouvert chez les jeunes mâles. S'il advient que l'on crève un canal déférent en cours de dissection, il en sort immédiatement une quantité plus ou moins importante de sperme, ce qui semblerait indiquer que ce dernier y est sous pression. Chez les mâles pubères, les spermiductes jouent le rôle de vésicule séminale.

L'étude histologique (Pl. 1 c) montre qu'intérieurement les canaux déférents sont bordés d'un épithélium non cilié dont les cellules peuvent devenir très distendues, avec des noyaux aplatis en disque (diamètre pouvant atteindre 35 à 40 μm) chez les mâles matures, dont les spermiductes sont gonflés de sperme. Nous n'avons pas observé de différenciation locale de cet épithélium, ni

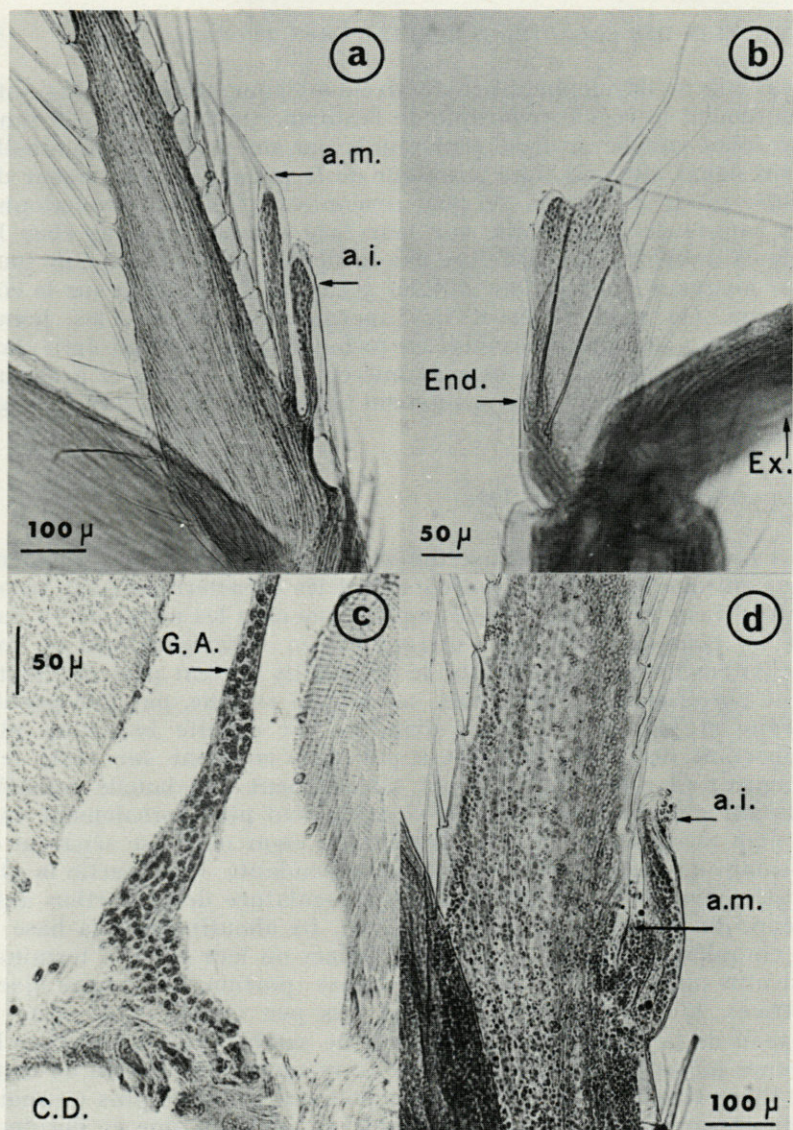


PLANCHE I
Caractères sexuels mâles de *Processa edulis*

a) Endopodite de la deuxième paire de pléopodes d'un jeune mâle de 14 mm montrant l'*appendix masculina* en cours de croissance. — b) Endopodite de la première paire de pléopodes du même mâle de 14 mm ; la présence de soies distales est caractéristique des mâles immatures. — c) Glande androgène d'un mâle de 22 mm, en coupe histologique. — d) *Appendix masculina* réduit chez un mâle de 21 mm, probablement en début d'inversion sexuelle.

Coloration : hématoxyline-éosine ; a.i. = *appendix interna*, a.m. = *appendix masculina*, C.D. = canal déférent, End. = endopodite, Ex. = expodite, G.A. = glande androgène.

au niveau de la glande androgène, ni à un niveau diamétralement opposé. Extérieurement, les canaux déférents sont limités par une fine tunique conjonctive contenant deux couches musculaires surtout développées dans leur partie distale. Les muscles circulaires et longitudinaux assurent par leurs contractions l'éjaculation du sperme lors de l'accouplement. Il n'y a pas de spermatophores ; les spermatozoïdes commencent à être présents dans les canaux déférents chez les mâles de 16 mm ; ils n'y sont en abondance qu'à partir de 17 - 19 mm. Chez les mâles pubères, le volume moyen des canaux déférents est d'environ $1,75 \text{ mm}^3$ et la densité des spermatozoïdes est de 1 pour $10\,000 \mu\text{m}^3$, si bien que les deux canaux déférents peuvent contenir environ 175 000 spermatozoïdes ; si l'on considère que 15 à 20 % seulement du sperme peut être disponible lors d'une copulation, il y a de l'ordre de 10 000 spermatozoïdes pour féconder les 1 000 à 3 000 ovocytes pondus par la femelle. Une seule copulation peut donc suffire à la fécondation d'une ponte.

Glande androgène (Fig. 1 d et Pl. 1 c).

Elle n'est nettement différenciée que chez les mâles vers 13 - 14 mm, lorsque les canaux déférents apparaissent. Elle a la forme d'un long ruban accolé du côté antérieur interne de la crosse descendante du canal déférent. Elle peut présenter des élargissements et des perforations vers ses extrémités. Sa longueur totale chez les mâles adultes est de 2 mm pour une largeur de 50 à 100 μm . Elle est séparée de l'épithélium du canal déférent par une fine tunique conjonctive et par les couches musculaires qui entourent ce dernier.

La glande a une structure uniforme sur toute sa longueur : le diamètre des cellules est de 8 à 12 μm , leur membrane plasmique est difficilement visible et leur cytoplasme est souvent finement granuleux ; les noyaux qui sont situés de préférence au pôle externe de la cellule sont arrondis ou ovoïdes, d'un diamètre de $5 \times 7 \mu\text{m}$. La chromatine y est relativement dense, un nucléole est souvent présent au centre du noyau. Le rapport nucléoplasmique est élevé.

3°) L'APPAREIL GÉNITAL FEMELLE (Fig. 1 c, 1 e et 1 f).

Il existe deux types de femelles chez *Processa*. Les femelles primaires qui se différencient d'emblée en femelles ; elles semblent assez rares à Banyuls et sont peut-être limitées à une époque précise de l'année. Au contraire, les femelles secondaires sont beaucoup plus nombreuses ; elles fonctionnent d'abord comme mâles puis changent de sexe et se reproduisent ensuite comme femelles. Contrairement à certains autres *Natantia* hermaphrodites, *Processa* ne

conserve aucune structure morphologique mâle pendant la phase femelle si bien qu'il est impossible de différencier les femelles primaires des femelles secondaires, chez les adultes.

Jeune ovaire des femelles primaires (Fig. 1 c).

Comme l'ébauche génitale indifférenciée des juvéniles, le jeune ovaire est plus ou moins inclus dans une gouttière dorsale de l'hépatopancréas ; il est formé de deux parties cylindriques allongées, rectilignes, réunies au milieu et plus ou moins coalescentes dans la moitié postérieure. Les oviductes qui partent latéralement de la partie moyenne de l'ovaire sont alors à peine distincts ; ils apparaissent chez les femelles primaires vers 14,5 - 16 mm.

Ovaire de l'adulte (Fig. 1 e et 1 f).

Au moment de l'entrée en première vitellogenèse et ultérieurement après chaque ponte pendant la saison de reproduction, la taille de l'ovaire s'accroît considérablement par suite du développement des ovocytes ; il peut ainsi passer de 2 à 4 mm de long sur 1 mm de large, à 12 mm de long sur 5 mm de large chez les grosses femelles. Parallèlement, l'ovaire initialement incolore puis blanchâtre devient progressivement jaunâtre puis verdâtre. Les régions moyennes restent fusionnées tandis que les deux lobes antérieurs s'élargissent et s'épaississent, laissant néanmoins un foramen où passent les artères hépatiques. Les deux lobes postérieurs s'individualisent en s'allongeant. L'un d'eux est plus développé que l'autre. Entre le cœur et l'ovaire se trouve un muscle ligamenteux plat dont le rôle est d'éviter une compression du compartiment cardiaque lors de la vitellogenèse. Peu de temps avant la ponte, l'ovaire qui a atteint sa taille maximale a une couleur verte. Il s'étend dorsalement de la région gastrique jusqu'au premier segment abdominal où les lobes postérieurs pénètrent entre les faisceaux musculaires ventraux et dorsaux, surtout chez les gros individus. Il emplit pratiquement toute la partie dorsale du céphalothorax. Il se vide complètement juste après la mue, lors de la ponte. Les œufs sont beaucoup plus nombreux chez les grosses femelles que chez les petites ; leur nombre varie en fonction de la saison et de la taille des femelles, de 370 pour les plus petites (20,5 mm) à au moins 3 000 pour les plus grosses (40 mm et plus).

En histologie (Pl. II a et II b), on peut observer la zone des cellules germinales formée de deux bandelettes longitudinales ; elle est située contre la paroi de l'ovaire, du côté interne, sur toute la longueur des moitiés gauche et droite. Cette zone germinative latérale devient presque interne en période de vitellogenèse, au fur et à mesure de la formation et du développement des ovocytes qui

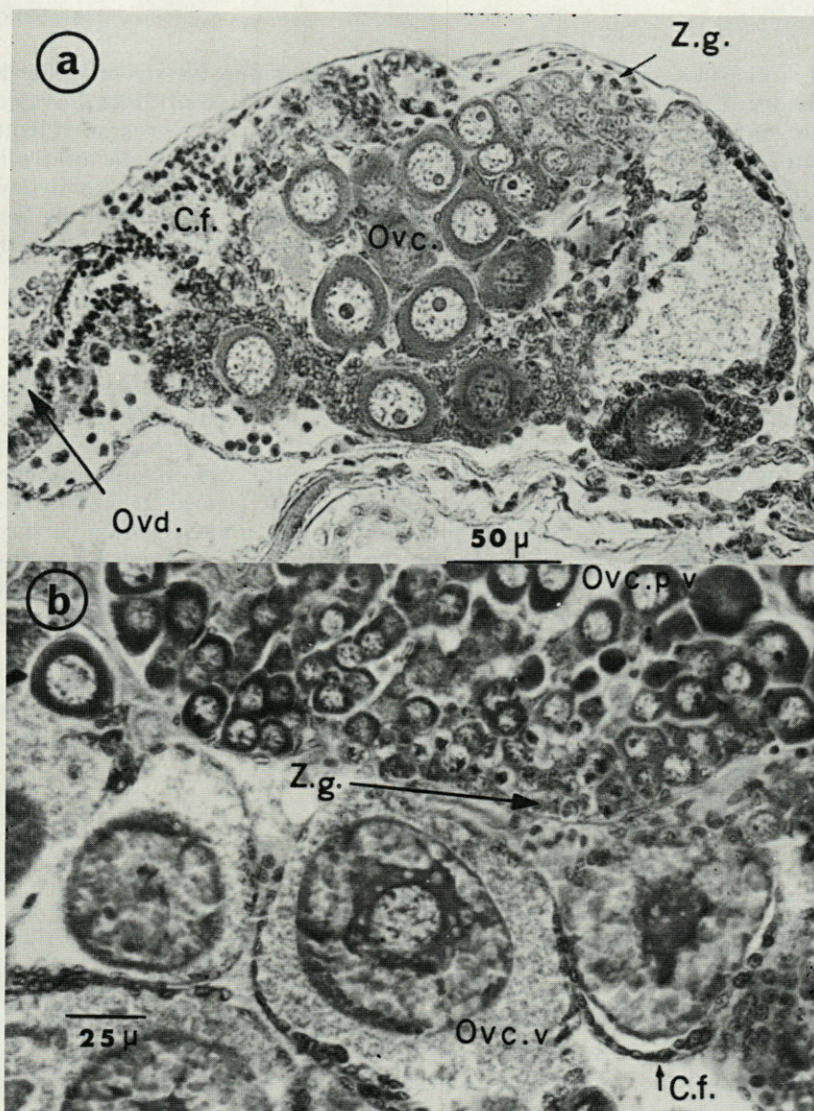


PLANCHE II
Ovaire de *Processa edulis*

a) Vue d'ensemble d'un lobe ovarien en coupe transversale au niveau de l'oviducte chez une femelle de 30 mm en dehors de la période de reproduction (janvier) et proche d'une exuviation (stade D_1') ; noter les ovocytes en vitellogenèse plus ou moins lysés. — b) Détail de la zone des cellules germinales et des ovocytes de l'ovaire d'une femelle ovigère de 38 mm en vitellogenèse (mai). Coloration : hématoxyline-éosine ; C.f. = cellules folliculeuses, Ovc. = ovocyte, Ovc.p.v. = ovocyte en prévitellogenèse, Ovc.v. = ovocyte en vitellogenèse, Ovd. = oviducte, Z.g. = zone des cellules germinales.

en sont issus, du fait de l'accroissement considérable de la taille de l'ovaire. Les ovocytes en vitellogenèse, qui emplissent alors l'ovaire, sont entourés par les cellules folliculeuses. Ces dernières se retrouvent en abondance après la ponte et vont entourer la nouvelle génération d'ovocytes. Après la période de reproduction, les ovocytes en cours de vitellogenèse demeurés dans l'ovaire entrent en lyse et disparaissent. Nous n'avons jamais pu observer dans l'ovaire de traces de spermatogenèse.

Oviductes.

Les oviductes, larges et plats, partent latéralement de la partie médiane de l'ovaire, sensiblement au même niveau que deux gros chromatophores blancs profonds situés sur la face dorsale de l'hépatopancréas, sous la région antérieure du cœur ; ces chromatophores sont pratiquement toujours présents chez cette espèce. Les oviductes contournent latéralement l'hépatopancréas et aboutissent à la base de la face interne des coxopodites de la troisième paire de pattes locomotrices où se trouve l'orifice génital femelle ; cet orifice est difficile à distinguer chez *Processa*. Il n'y a pas de réceptacle séminal interne.

Les oviductes sont formés d'un épithélium très mince aux noyaux d'un diamètre de 5 à 8 μm . On ne distingue pas de couche musculaire périphérique ; leur lumière est peu importante, elle peut contenir une substance anhiste.

Canaux déférents (Fig. 6).

Une seule femelle a été observée avec à la fois oviductes et canaux déférents normalement développés. Ce cas particulier sera étudié séparément (p. 87). Rarement, chez de jeunes femelles d'une vingtaine de millimètres, on peut observer un filament ténu au niveau de l'insertion possible du canal déférent sur la gonade (Fig. 1 e) ; ce reste d'une phase mâle antérieure ne peut s'observer que chez les jeunes femelles secondaires chez lesquelles il disparaît rapidement. L'ovaire n'a donc pratiquement jamais de canaux déférents dans sa partie postérieure chez *Processa*.

II. — LES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES ET LEUR ÉVOLUTION

Au cours du développement post-larvaire, les individus sont sexuellement indifférenciés ; nous les appellerons juvéniles neutres étant donnée l'absence des caractères sexuels morphologiquement apparents.

Cette notion de neutralité sexuelle doit être ici interprétée uniquement comme une absence de différenciation sexuelle, qui peut être soit primitive dans le cas des juvéniles, soit acquise secondairement par différenciation dans le cas des individus parasités que nous examinerons plus loin. Les caractères sexuels secondaires mâles sont représentés par la forme de l'endopodite de la première paire de pléopodes et par l'*appendix masculina* porté par la seconde paire de pléopodes. Ils apparaissent assez précocement au moment de la différenciation de la jeune gonade en testicule et de la formation du canal déférent et de la glande androgène. Les deux premières paires de pléopodes ayant un rôle important lors de l'accouplement peuvent être considérées comme des gonopodes. Les femelles primaires gardent des caractères juvéniles beaucoup plus longtemps.

Après l'étude des caractères sexuels secondaires purement morphologiques et de l'action des parasites sur ceux-ci, nous envisagerons également des caractères éthologiques ; en effet, nous considérons que les comportements des individus constituent de vrais caractères sexuels secondaires qui changent au cours de l'évolution sexuelle.

1°) CARACTÈRES JUVÉNILES (NEUTRES).

Ils ne peuvent se définir que négativement : absence d'une quelconque différenciation sexuelle. Il n'y a pas de lobe interne avec soies rétinaculaires à l'endopodite de Pl_1 ni d'*appendix masculina* sur Pl^2 (Fig. 2, a et 2, b) ; il n'y a pas de réceptacle séminal externe à la base de la cinquième paire de pattes locomotrices, ni de soies ovigères sur les pléopodes. Ces caractères se retrouvent chez tous les individus de moins de 12 - 13 mm ainsi que chez les femelles primaires de moins de 18 mm et chez certains sujets parasités par des Epicarides.

2°) CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES MÂLES.

Endopodite de la première paire de pléopodes.

Chez les très jeunes mâles (Fig. 2, d) comme chez les juvéniles de moins de 12 - 13 mm, l'endopodite de Pl_1 est environ trois fois plus petit que l'exopodite correspondant et a une forme en feuille de laurier ; c'est d'ailleurs à peu près cette forme qui se rencontre également chez les femelles de toutes tailles avec des proportions peu différentes par rapport à l'exopodite. Chez les mâles plus âgés, il se transforme par croissance de son extrémité distale et de son bord interne où apparaissent des soies rétinaculaires en crochet, destinées à coupler les deux pléopodes (Pl. I, b, Fig. 2, c et 2, e). La zone distale nouvellement formée est d'abord bordée de soies (Fig.

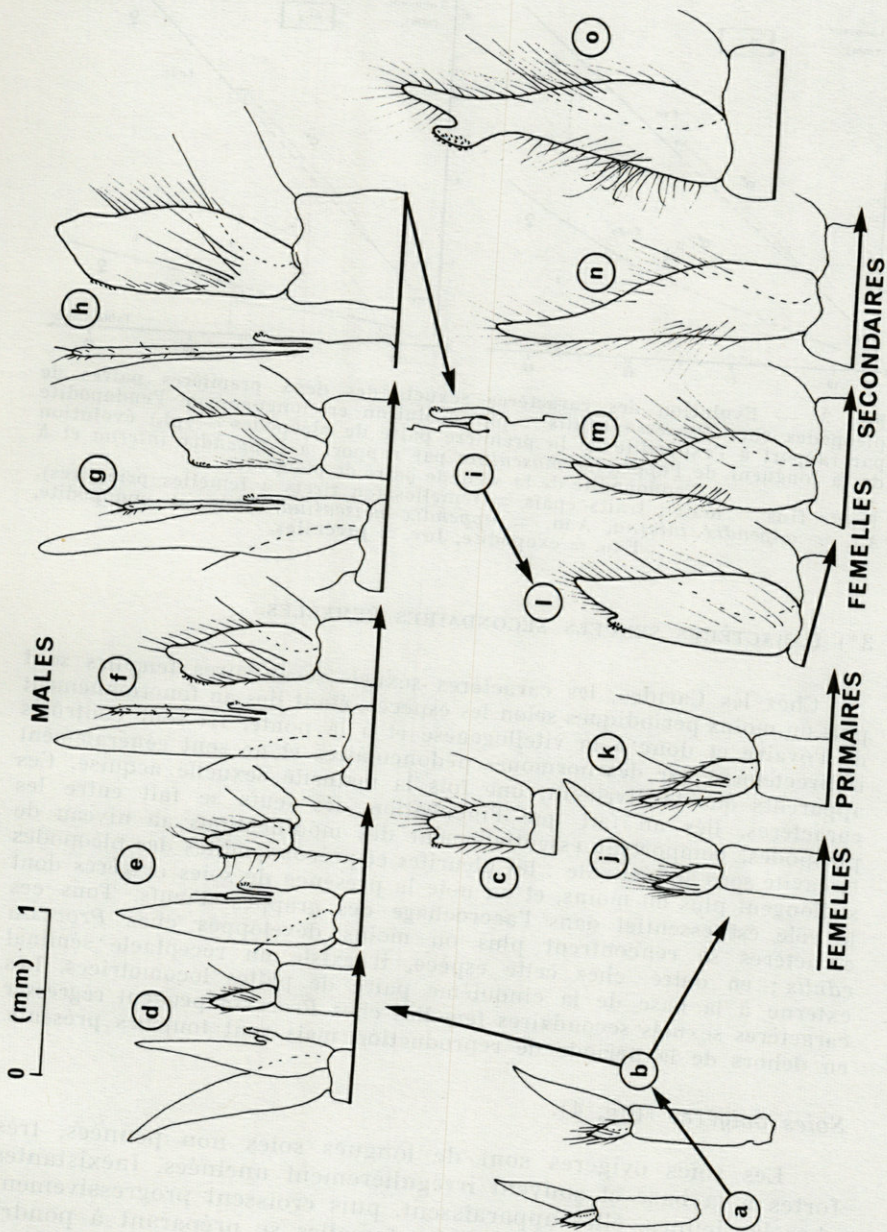
2. f) chez les mâles de 13 à 16 mm, puis glabre (Fig. 2, g et 2, h) chez les mâles de 17 à 26 mm. La taille de l'exopodite correspondant est alors de deux fois environ celle de l'endopodite (Fig. 3).

Appendix masculina.

Cet *appendix* caractéristique du mâle est une excroissance rigide de l'endopodite de la seconde paire de pléopodes située entre le bord interne de ce dernier et l'*appendix interna* ; il se rencontre chez les mâles de *Peneidea* et *Caridea* mais on le trouve également chez des *Axiidae* et *Polychelidae* (BALSS, 1941) ainsi que chez les *Glypheidae* (FOREST *et al.*, 1975). Chez *Processa*, il est remarquablement long par rapport à celui de nombreux autres *Natantia* ; la figure 3 montre l'évolution de la longueur de l'*appendix masculina* en fonction de celle de l'*appendix interna* correspondant et de la longueur totale du mâle. Tandis que l'*appendix interna* a une croissance régulière proportionnelle à la croissance de l'animal, l'*appendix masculina* apparaît chez les mâles entre 12 et 15 mm selon les individus et l'époque de l'année ; sa croissance à partir d'un petit bourgeon initial est très rapide (Pl. I a, Fig. 2 d et 2 f), et il atteint très vite sa dimension normale qui est d'environ trois fois à trois fois et demie celle de l'*appendix interna* correspondant. Sa croissance est ensuite proportionnelle à celle de l'animal ; sa longueur atteint 1,0 à 1,5 mm chez les plus grands mâles.

Fig. 2. — Schéma de l'évolution morphologique des gonopodes chez *Processa edulis*. Ont été représentés chez les mâles l'endopodite de Pl_1 (à droite) et le bord interne de l'endopodite de Pl_2 portant l'*appendix masculina* (à gauche), et chez les femelles l'endopodite de Pl_1 . Seules les soies de l'endopodite de Pl_1 ont été figurées.

a) Pl_1 d'une post-larve de 7 mm — b) Pl_1 d'un juvénile de 10 mm — c) endopodite bifurqué du Pl_1 d'un mâle de 16 mm, avec soies rétinaculaires sur le bord interne — d) Pl_1 et Pl_2 d'un mâle de 13 mm à *appendix masculina* à l'état de bourgeons — e) Pl_1 et Pl_2 d'un mâle de 14 mm avec *appendix masculina* en cours de croissance (cf. Pl. Ia et Ib) — f) Pl_1 et Pl_2 d'un mâle immature de 16 mm, avec soies distales sur l'endopodite de Pl_1 — g) Pl_1 et Pl_2 d'un mâle de 17 mm ayant atteint la maturité sexuelle : les soies distales de l'endopodite de Pl_1 ont disparu — h) Pl_1 et Pl_2 d'un mâle adulte de 25,5 mm — i) *appendix masculina* très régressé d'un mâle de 21 mm, sans doute en début d'inversion sexuelle (cf. Pl. Id) — j) Pl_1 d'une jeune femelle primaire de 14,5 mm — k) Pl_1 d'une femelle primaire ovigère de 20,5 mm — l) endopodite bilobé de Pl_1 chez une femelle secondaire de 28,5 mm en fin d'inversion sexuelle ; le lobe distal est bordé de soies et le lobe interne porte des soies rétinaculaires — m) Pl_1 d'une femelle ovigère de 35 mm — n) Pl_1 d'une femelle de 41 mm — o) endopodite bifurqué du Pl_1 d'une femelle post-ovigère de 41 mm à gonade hermaphrodite (cf. fig. 6). Le lobe interne porte des soies rétinaculaires et le lobe distal est bordé de soies (morphologie unilatérale accidentelle, probablement tératologique).



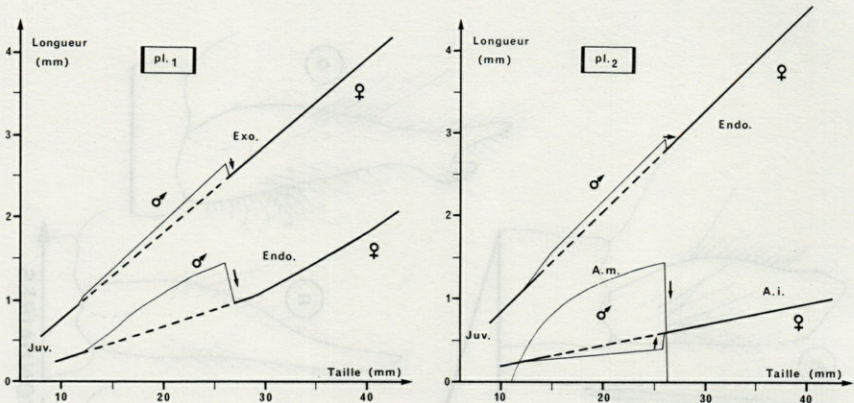


FIG. 3. — Evolution des caractères sexuels des deux premières paires de pléopodes chez *Processa edulis* : pl₁) évolution en longueur de l'endopodite par rapport à l'exopodite de la première paire de pléopodes — pl₂) évolution de la longueur de l'appendix masculina par rapport à l'appendix interna et à l'endopodite de la seconde paire de pléopodes.

Traits fins = mâles, traits épais = femelles (en tirets : femelles primaires), A. i. = appendix interna, A. m. = appendix masculina, Endo. = endopodite, Exo. = exopodite, Juv. = juvéniles.

3°) CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES FEMELLES.

Chez les Caridea, les caractères sexuels secondaires femelles sont plus ou moins périodiques selon les espèces, étant liés au fonctionnement de l'ovaire et donc à la vitellogenèse et à la ponte. Ils sont contrôlés indirectement par des hormones pédonculaires et ne sont généralement apparents que tardivement, une fois la maturité sexuelle acquise. Ces caractères, liés au fait que l'incubation des œufs se fait entre les pléopodes, comportent essentiellement des modifications au niveau de la cavité sous-abdominale : les pleurites et précoxopodites des pléopodes s'allongent plus ou moins, et on note la présence de soies ovigères dont le rôle est essentiel dans l'accrochage des grappes d'œufs. Tous ces caractères se rencontrent plus ou moins développés chez *Processa edulis* ; en outre, chez cette espèce, il existe un réceptacle séminal externe à la base de la cinquième paire de pattes locomotrices. Les caractères sexuels secondaires femelles chez *Processa* peuvent régresser en dehors de la période de reproduction mais sont toujours présents.

Soies ovigères (Fig. 4).

Les soies ovigères sont de longues soies non pennées, très fortes à la base et souvent irrégulièrement uncinées. Inexistantes chez les jeunes, elles apparaissent, puis croissent progressivement sur plusieurs intermues chez les femelles se préparant à pondre entre 18 et 26 mm selon les individus ; elles n'atteignent leur déve-

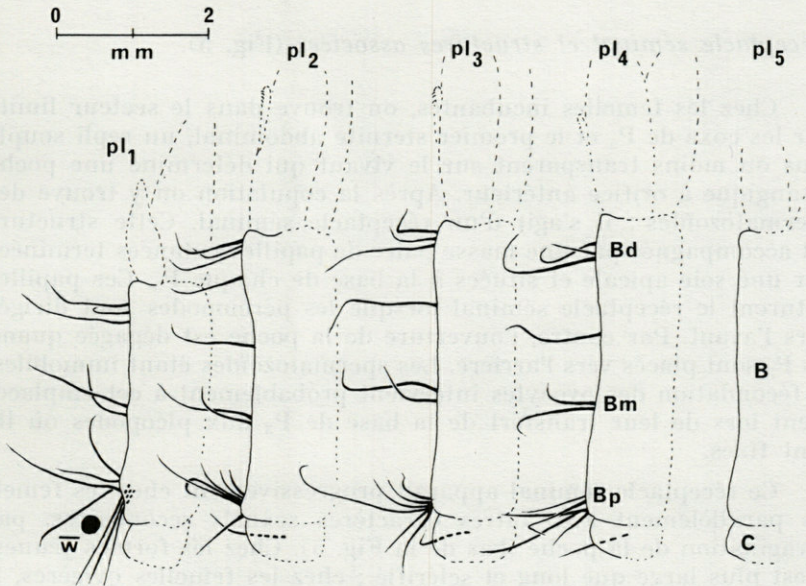


FIG. 4. — Disposition schématique des soies ovigères sur les pléopodes d'une femelle ovigère de *Processa edulis*.
 B = basipodite, Bd = groupe distal de soies ovigères du basipodite, Bm = groupe médian, Bp = groupe proximal, C = coxopodite, Pl₁ à Pl₅ = pléopodes 1 à 5, ω = œuf.

loppement normal qu'au moment des premières pontes et elles se maintiennent pendant toute la saison de reproduction (de mars à octobre) ; elles régressent partiellement ensuite. On les trouve principalement sur l'arête interne du basipodite des quatre premières paires de pléopodes. Leur nombre et leur emplacement sont relativement constants. Le tableau suivant (tableau I) résume leur disposition sur les différents pléopodes.

TABLEAU I

Emplacement des soies ovigères sur les pléopodes de Processa edulis.
 Bd : groupe distal du basipodite ; Bm : groupe médian ; Bp : groupe proximal ; il y a en tout 52×2 soies ovigères

Pléopodes		Pl ₁	Pl ₂	Pl ₃	Pl ₄	Pl ₅
Endopodite		0	0	0	0	0
Basipodite	Bd	3	3 + 1	3	3	0
	Bm	2	2 + 1	2 + 1	2 + 1	0
	Bp	7	6	6	5	0
Coxopodite		0	1	1 (ou 2)	1	0

Réceptacle séminal et structures associées (Fig. 5).

Chez les femelles incubantes, on trouve dans le secteur limité par les coxa de P_5 et le premier sternite abdominal, un repli souple plus ou moins transparent sur le vivant qui détermine une poche losangique à orifice antérieur. Après la copulation on y trouve des spermatozoïdes : il s'agit d'un réceptacle séminal. Cette structure est accompagnée par une masse paire de papilles cutanées terminées par une soie apicale et situées à la base de chaque P_5 . Ces papilles obturent le réceptacle séminal lorsque les péréiopodes sont dirigés vers l'avant. Par contre, l'ouverture de la poche est dégagée quand les P_5 sont placés vers l'arrière. Les spermatozoïdes étant immobiles, la fécondation des ovocytes intervient probablement à cet emplacement lors de leur transfert de la base de P_3 aux pléopodes où ils sont fixés.

Ce réceptacle séminal apparaît progressivement chez les femelles parallèlement aux autres caractères sexuels secondaires, par invagination de la poche (bas de la Fig. 5). Chez les formes jeunes, il est plus large que long et sclérifié ; chez les femelles ovigères, il reste souple et est à son maximum de développement, sa longueur dépassant sa largeur. Il est partiellement sclérifié et régressé en dehors de la période de reproduction.

Un tel réceptacle séminal semble caractéristique de la famille des Processidae ; en effet, outre *Processa edulis*, nous l'avons retrouvé chez les espèces françaises *P. robusta*, *P. acutirostris*, *P. macrophthalma*, *P. parva*, *P. elegantula*, *P. canaliculata* et *P. mediterranea*, ainsi que chez une espèce du second genre (exotique) de Processidae : *Nikoides danae*.

Par contre, il est inexistant chez la quasi totalité des autres Caridea que nous avons pu examiner et appartenant à différentes familles : Pandalidae (*Plesionika martia*, *Pandalina brevirostris*), Pasiphaeidae (*Pasiphaea sivado*, *P. multidentata*), Hippolytidae (*Hippolyte inermis*, *H. varians*, *H. holthuisi*, *H. longirostris*, *Thoralus cranchi*, *T. sollaudi*, *Eualus occultus*, *Lysmata seticaudata*), Alpheidae (*Alpheus macrocheles*, *A. dentipes*, *Athanas nitescens*), Palaemonidae (*Palaemon serratus*, *P. xiphias*, *P. adspersus*, *P. elegans*, *Palaemonetes varians*, *Balssia gastii*, *Periclimenes amethysteus*, *P. sagittifer*, *P. scriptus*), Crangonidae (*Philocheras fasciatus*, *P. monacanthus*, *P. bispinosus*, *P. trispinosus*, *Pontocaris cataphracta*, *P. lacazei*, *Crangon crangon*). Toutefois, *Atyaephyra desmaresti*, de la famille des Atyidae (Caridea dulcaquicoles), présente un réceptacle séminal avec un repli formant une poche ; ce réceptacle a été décrit récemment par DESCOUTURELLE (1971 a).

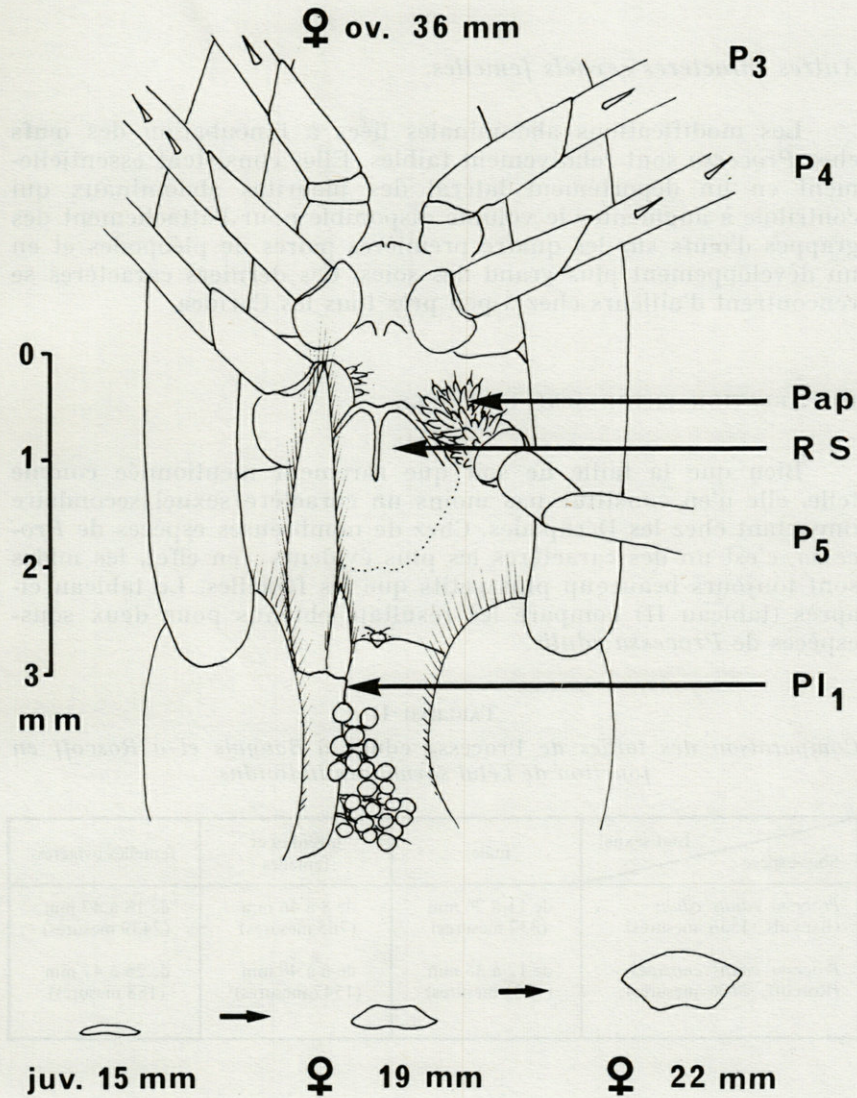


FIG. 5. — Le réceptacle séminal et son évolution chez *Processa edulis*. La P_5 gauche est représentée déportée vers l'arrière pour montrer la masse des papilles. Sous le schéma, trois stades de l'évolution de la poche du réceptacle séminal chez des sujets immatures.

P_3 à P_5 = bases de la troisième à la cinquième paires de pattes locomotrices, Pap = papilles cutanées, Pl_1 = premier pléopode droit avec grappes d'œufs, RS = repli souple formant la poche à orifice antérieur du réceptacle séminal.

Autres caractères sexuels femelles.

Les modifications abdominales liées à l'incubation des œufs chez *Processa* sont relativement faibles. Elles consistent essentiellement en un déportement latéral des pleurites abdominaux qui contribue à augmenter le volume disponible pour l'attachement des grappes d'œufs sur les quatre premières paires de pléopodes et en un développement plus grand des soies. Ces derniers caractères se rencontrent d'ailleurs chez à peu près tous les Caridea.

4°) RELATION ENTRE SEXE ET TAILLE.

Bien que la taille ne soit que rarement mentionnée comme telle, elle n'en constitue pas moins un caractère sexuel secondaire important chez les Décapodes. Chez de nombreuses espèces de *Processa*, c'est un des caractères les plus évidents ; en effet, les mâles sont toujours beaucoup plus petits que les femelles. Le tableau ci-après (tableau II) compare les résultats obtenus pour deux sous-espèces de *Processa edulis*.

TABLEAU II

Comparaison des tailles de Processa edulis à Banyuls et à Roscoff en fonction de l'état sexuel des individus

Sous-espèce \ Etat sexuel	mâles	juvéniles et femelles	femelles ovigères
<i>Processa edulis edulis</i> (Banyuls, 3536 mesures)	de 11 à 26 mm (332 mesures)	de 8 à 46 mm (765 mesures)	de 18 à 47 mm (2439 mesures)
<i>Processa edulis crassipes</i> (Roscoff, 2706 mesures)	de 12 à 35 mm (1001 mesures)	de 6 à 48 mm (1547 mesures)	de 26 à 47 mm (158 mesures)

5°) INFLUENCE DES PARASITES SUR LES CARACTÈRES SEXUELS.

Deux Isopodes Epicarides peuvent parasiter les différentes espèces de *Processa* à Banyuls (tableau III). L'un, le Bopyridae *Urobopyrus processae* est branchial, tandis que l'autre, le Phyxidae *Pliophryxus philonika* est abdominal.

TABLEAU III

Epicarides parasitant des Processidae récoltés à Banyuls

Hôte et nombre d'individus examinés	Parasite	<i>Urobopyrus processae</i>	<i>Pliophryxus philonika</i>
<i>P. edulis edulis</i>	(env. 3000)	3	8
<i>P. robusta</i>	(env. 1000)	40	—
<i>P. acutirostris</i>	(env. 1000)	28	2
<i>P. macrophthalma</i>	(env. 50)	—	—
<i>P. parva</i>	(env. 250)	—	2
<i>P. elegantula</i>	(1)	—	—
<i>P. canaliculata</i>	(5)	—	1
<i>P. mediterranea</i>	(3)	—	—

Action d'Urobopyrus processae sur les caractères sexuels des Processa.

La plupart des individus de *P. edulis edulis* parasités par *U. processae* observés dans nos récoltes ont la taille et les caractères sexuels se rapprochant de ceux des femelles ; cependant, l'un d'eux récolté le 19/6/1975 est un mâle de 27 mm avec les deux endopodites de Pl_1 et les deux *appendix masculina* normaux. Il semble exister quelques très courtes soies ovigères sur les pléopodes (groupe basal du basipodite) et une ébauche de réceptacle séminal. Les autres individus parasités sont des femelles dont le réceptacle séminal est complètement sclérifié ; quelques soies ovigères proximales courtes figurent sur les basipodites des pléopodes.

De même, chez l'espèce très voisine *P. robusta* où le taux d'infestation quoique variable, peut être beaucoup plus élevé que chez *P. edulis* (4 à 21 % selon les récoltes), nous avons observé d'une part trois individus de 25 à 28,5 mm avec des caractères sexuels mâles, et d'autre part une femelle ovigère, parasités. Par ailleurs, un mâle de *P. acutirostris* de 24 mm a également été trouvé porteur d'un jeune parasite.

Chez ces différentes espèces de *Processa*, la taille des mâles parasités est nettement plus élevée que la taille habituelle des mâles non parasités des mêmes récoltes, mâles dont les longueurs respectives sont de 18 à 24 mm pour *P. edulis*, 18 à 22 mm pour *P. robusta* et 18 à 25 mm pour *P. acutirostris*. Pour ces individus, il n'y a donc non seulement pas eu de féminisation, mais en plus conservation de l'état sexuel mâle au-delà de la taille normale. Ce fait rare chez les Décapodes méritait d'être signalé.

L'action du parasite chez les femelles se traduit très généralement par une stérilisation (une seule femelle ovigère parasitée observée), accompagnée de la neutralisation plus ou moins poussée des caractères sexuels et secondaires.

Action de Pliophryxus philonika sur les caractères sexuels des Processa.

Ce parasite semble ne pas encore avoir été signalé chez *P. edulis* (communication personnelle de R. BOURDON) ; les exemplaires parasités de cette espèce sont des femelles typiques quant à leurs caractères sexuels secondaires : il ne semble pas y avoir d'action du parasite ni sur le réceptacle séminal, ni sur les soies ovigères qui sont normalement développées. Cependant, aucune femelle ovigère n'a été observée. Cette action est identique chez *P. acutirostris*, *P. parva* et *P. canaliculata*.

Action combinée des deux parasites.

Une femelle de *P. acutirostris* a été trouvée parasitée à la fois par *Urobopyrus processae* et *Pliophryxus philonika* adultes. Ses caractères sexuels sont « neutralisés » comme dans le cas d'une infestation simple par *U. processae*.

6°) COMPORTEMENT DES DEUX SEXES LORS DES DIFFÉRENTES PHASES DE LA REPRODUCTION.

Comportement lors de l'accouplement.

Chez *Processa* comme chez la plupart des Natantia, le rapprochement sexuel ne comporte pas d'appariage initial. L'accouplement des crevettes Caridæ étant de très courte durée (voir revue dans HAZLETT, 1975), il est nécessaire pour l'observer d'utiliser l'artifice employé par NOUVEL et NOUVEL (1935). Après la récolte, les femelles ovigères de *Processa edulis* en fin de vitellogenèse et proches de l'exuviation sont séparées des mâles dans des bacs d'élevage. L'éclosion des larves de la portée précédente a généralement lieu la veille ou l'avant veille du jour de l'exuviation. Le rejet de l'exuvie intervient peu après la tombée de la nuit ; dans l'heure qui suit, les femelles encore entièrement molles sont placées dans un récipient contenant un ou plusieurs mâles. L'espèce étudiée étant lucifuge, un éclairage aussi faible que possible est préférable pour l'observation de la copulation qui se déroule alors de la façon suivante : après un temps de latence et d'orientation pouvant varier de 10 secondes à une minute, le mâle nage activement à la

recherche de la femelle. Il se rapproche de son partenaire par l'arrière, monte sur l'abdomen et une fois arrivé au niveau du céphalothorax, se glisse ventralement, en biais, sous la région thoraco-abdominale de la femelle. Il prend une position crispée en « S » et se contracte fortement ; ses gonopodes sont tendus vers le réceptacle séminal de la femelle alors que les autres pléopodes sont plus ou moins rabattus vers l'arrière sous le pléon. Dans certains cas, le mâle peut se séparer lui même de la femelle après deux secondes d'efforts dans cette position ; le plus souvent c'est cette dernière qui s'en écarte par un brusque bond qui laisse alors le mâle tout étourdi quelques instants (parfois jusqu'à 30 secondes). Un temps très bref s'écoule donc entre le moment où le mâle se glisse en croix sous la femelle et la fin du rapprochement sexuel, de l'ordre de 1 à 2 secondes.

Généralement, la femelle n'accepte qu'un seul accouplement ; un second peut cependant avoir lieu. La femelle chasse ensuite tout mâle s'approchant d'elle. Les mâles évincés cessent rapidement toute tentative sur les femelles couvertes ; ils peuvent néanmoins s'accoupler une seconde fois cinq minutes plus tard avec une autre femelle plus réceptive ; les mâles ne cherchent pas à s'accoupler lorsqu'ils viennent eux-mêmes de muer.

Ponte, fécondation et incubation.

En Manche comme en Méditerranée, l'époque de ponte s'étend de mars à octobre ; on trouve aussi parfois accidentellement des femelles ovigères en hiver. La ponte intervient dans les heures qui suivent la mue et l'accouplement ; elle n'excède pas elle-même une heure pour les individus de taille moyenne. Les ovocytes émis à la base des P_3 sont conduits vers le réceptacle séminal où a probablement lieu la fécondation ; les œufs sont ensuite fixés aux pléopodes et commencent leur développement.

Quand les femelles sont séparées des mâles ou lorsque ces derniers ne se sont pas accouplés, il n'y a pas fécondation et les œufs ne sont pas fixés sur les pléopodes ; ils se retrouvent sur le fond des bacs d'élevage. Les mâles de taille supérieure à 27 mm récoltés à Roscoff ne semblent pas fécondants.

Les œufs sont au stade 8 une dizaine d'heures après la fécondation. L'incubation dure environ 23 jours à 15-16°C. Les œufs embryonnés sont verts au moment de la ponte puis deviennent gris-vert, puis gris et peu avant l'éclosion jaune-orangés.

Des mâles de *Processa robusta* ou de *P. acutirostris* ne tentent pas d'accouplement avec les femelles de *P. edulis* réceptrices prêtes à pondre ; les mêmes mâles s'accouplent normalement avec leurs

femelles respectives venant de muer ; par ailleurs, une fécondation a été obtenue entre une *Processa edulis crassipes* de Roscoff femelle et un mâle de *P. edulis edulis* de Banyuls. Ceci constitue une preuve éthologique de la validité de ces espèces distinguées par NOUVEL et HOLTHUIS (1957) d'après des critères morphologiques ; on notera par ailleurs que deux des sous-espèces de *P. edulis* semblent être interfécondes.

III. — ÉTUDE DE QUELQUES CAS PARTICULIERS

Si les caractères sexuels tels qu'ils viennent d'être décrits sont ceux de la grande majorité des animaux, nous avons trouvé plusieurs cas d'individus présentant un mélange de caractères mâles et femelles. Il faut souligner que les cas particuliers ci-dessous sont des cas très exceptionnels, rencontrés lors de l'examen d'un grand nombre d'animaux (environ 3 500).

1^{er} CAS : INDIVIDU MÂLE DE 21 mm RÉCOLTÉ LE 11/12/72.

La gonade est un testicule normal ; les canaux déférents sont volumineux et pleins de spermatozoïdes ; leur portion musculuse est bien développée. La glande androgène ne présente pas de caractères particuliers.

La morphologie de l'endopodite de la première paire de pléopodes est celle d'un mâle mature : son bord distal est glabre. Sur chaque second pléopode on trouve, entre l'*appendix interna* et l'endopodite, un *appendix masculina* très réduit (0,1 mm), environ moitié moins grand que l'*appendix interna* correspondant (Pl. I, d). Cette taille est très inférieure à ce qu'elle est habituellement chez les mâles de 21 mm. L'*appendix masculina* gauche porte une petite soie apicale tandis que l'autre est glabre ; à part ce caractère, les deux pléopodes sont parfaitement symétriques.

2^e CAS : INDIVIDU FEMELLE DE 25 mm RÉCOLTÉ LE 4/3/75.

La gonade est un ovaire typique d'environ 3 mm de long sur 1,5 mm de large, avec deux oviductes latéraux. Le lobe gauche de l'ovaire est plus long que le droit ; il n'y a pas de canaux déférents bien développés mais il existe deux filaments ténus de part et d'autre de la partie postérieure de l'ovaire qui pourraient représenter des restes de canaux déférents (comme Fig. 1, e). La zone des cellules germinales a déjà donné de nombreux ovocytes en

prévitellogenèse et en vitellogenèse qui remplissent la totalité de l'ovaire. Il n'y a pas trace de spermatogénèse.

L'endopodite de la première paire de pléopodes, quoique très légèrement plus long que chez les femelles de 25 mm, a une morphologie correspondant à celle d'une femelle de cette taille. On trouve de courtes soies ovigères sur le basipodite. Bien que très nettement asymétrique, la deuxième paire de pléopodes est celle d'un mâle ; en effet, on y rencontre de chaque côté un *appendix masculina*. Le droit, plus développé que l'autre, a une longueur de 1,0 mm qui correspondrait à celle d'un mâle normal de 17 mm ; il est terminé par un groupe d'épines distales. L'autre, de 0,65 mm est donc plus réduit ; il est terminé par un groupe de soies pennées. Sur chaque basipodite on trouve des jeunes soies ovigères. Les soies ovigères sont plus développées du côté où l'*appendix masculina* est plus régressé.

3^e CAS : INDIVIDU FEMELLE POST-OVIGÈRE DE 41 mm, RÉCOLTÉ LE 23/9/74.

La gonade (Fig. 6) est un gros ovaire assez plat de 7 mm de long sur 3 mm de large dont les deux lobes postérieurs sont à peu près de la même longueur et un peu plus élargis qu'ordinairement. Tout l'ovaire est rempli d'ovocytes, même dans sa région postérieure ; il n'y a pas de trace de spermatogénèse. Deux oviductes partent latéralement au niveau du tiers postérieur ; plus postérieurement encore, on trouve deux volumineux canaux déférents dont le trajet correspond à celui d'un mâle normal, mais ne contenant pas de spermatozoïdes. La glande androgène sur la face antéro-interne du tiers distal des canaux déférents, paraît être dégénérée.

L'endopodite de la première paire de pléopodes est nettement asymétrique, son aspect est normal du côté gauche ; du côté droit, il est bifurqué (Fig. 2, o). La branche interne présente sur son bord interne des soies rétinaculaires ; elle pourrait ainsi avoir la valeur d'un *appendix interna*. Les autres pléopodes sont normaux, avec des soies ovigères bien développées ; sur certaines d'entre elles, on rencontre encore quelques filaments d'attache des œufs.

4^e CAS : INDIVIDU FEMELLE DE 28,5 mm OBTENU A PARTIR D'UN ÉLEVAGE DE MÂLES.

Cette femelle provient d'un lot de petits mâles (entre 14 et 18 mm) élevés du 7 septembre au 14 novembre 1975. Après ce délai, la taille des mâles était de 22 à 25 mm. Seul cet individu avait

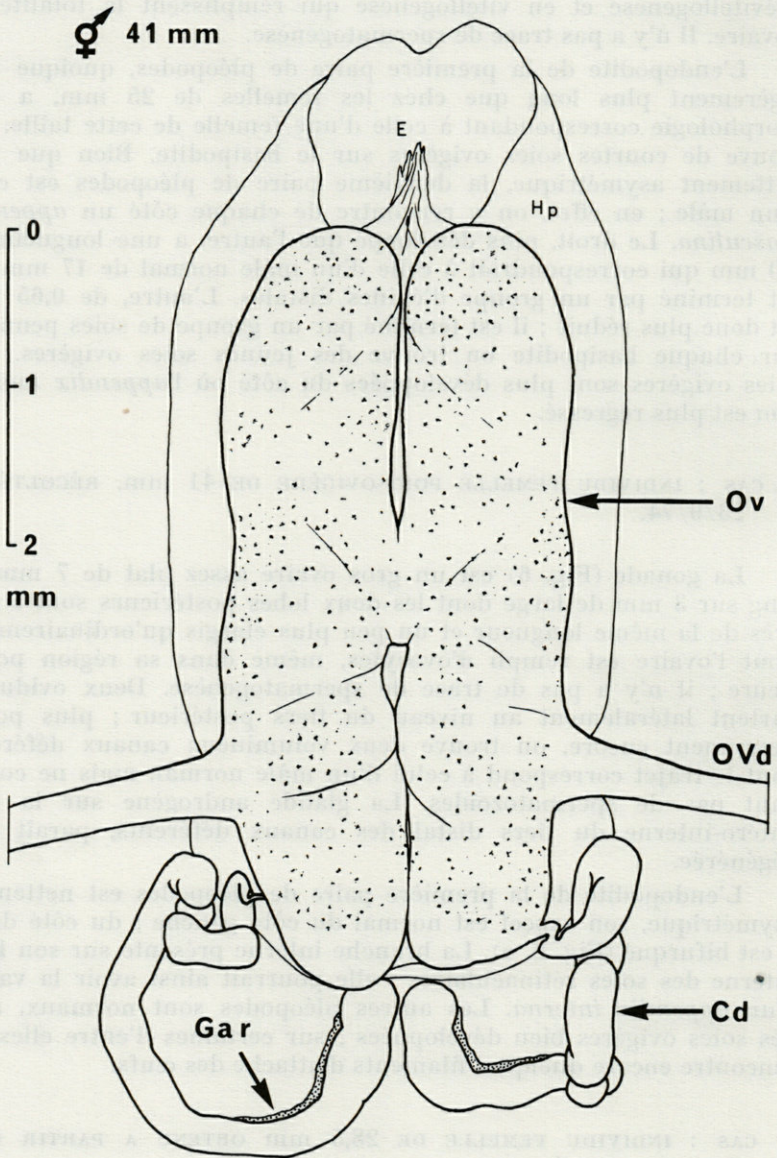


FIG. 6. — Appareil génital d'une *Processa edulis* femelle de 41 mm (face dorsale)
 Cd = canal déférent, E = estomac, Hp = hépatopancréas, Ov = gonade (ovaire),
 Ovd = oviducte étalé (après dissection), Gar = glande androgène résiduelle.

franchi la taille de 26 mm, taille maximum des mâles et taille probable de son inversion sexuelle. La gonade est un ovaire de $2,5 \times 4$ mm, donc relativement courte par rapport à sa largeur ; les oviductes sont bien formés ; l'ovogenèse a débuté mais il n'y a pas de vitellogenèse. Dans la partie postérieure de la gonade, à l'emplacement de l'ancien canal déférent, il ne reste qu'un fin filament résiduel (Fig. 1, e).

Au niveau des pléopodes, les deux endopodites de Pl_1 sont nettement bilobés (Fig. 2, l) ; sur les lobes internes, il existe des soies rétinaculaires et les lobes externes sont très allongés, en pointe, et bordés de soies. Cette morphologie de l'endopodite de Pl_1 est très comparable à celle des jeunes mâles de 14 mm. Aucune trace d'*appendix masculina* n'existe sur Pl_2 ; de courtes soies ovigères existent sur les pléopodes (Pl_1 à Pl_4), avec un gradient de développement : elles sont plus développées sur les pléopodes antérieurs que sur les postérieurs. La poche du réceptacle séminal est bien formée, mais les papilles de la base de P_5 n'existent qu'à l'état d'ébauches.

ESSAI D'INTERPRÉTATION DE CES CAS PARTICULIERS.

Le premier cas examiné est un mâle de 21 mm récolté en décembre, avec deux *appendix masculina* très réduits, mais tout a fait normal par ailleurs. Ce mâle n'est pas un juvénile attardé car d'autres caractères montrent qu'il a atteint sa puberté : les endopodites de Pl_1 sont glabres et les canaux déférents sont gonflés de spermatozoïdes. Les deux *appendix masculina* étant pratiquement symétriques et tous les pléopodes étant par ailleurs entiers et avec une taille normale, il est hautement improbable qu'il s'agisse d'une régénération consécutive à une amputation. Un début de dégénérescence des caractères sexuels mâles pourrait expliquer ce cas particulier.

Le second cas examiné est une femelle de 25 mm récoltée début mars avec deux *appendix masculina* presque normaux. Leur présence chez cette femelle peut difficilement s'expliquer autrement que par l'existence d'une phase mâle antérieure, phase qu'elle vient de quitter. La présence de soies ovigères et d'ovocytes en vitellogenèse montre par ailleurs que cette femelle se prépare à pondre pour fin mars ou début avril ce qui est exactement le début de la saison de reproduction. On notera en plus qu'il est peu habituel chez les Décapodes de trouver des soies ovigères sur des pléopodes portant des *appendix masculina*.

Le troisième cas observé est celui d'une vieille femelle post-ovigère de 41 mm récoltée en fin de saison de reproduction, et

dont la gonade possède à la fois oviductes et canaux déférents normalement développés. Comme dans le cas précédent, cette femelle a dû traverser au cours de sa vie une phase mâle. L'endopodite bifurqué de la première paire de pléopodes dont le lobe interne porte des soies en crochet n'est probablement que la suite d'une régénération monstrueuse. Cette curiosité anatomique est néanmoins intéressante ; il est possible de la rapprocher d'un *appendix interna* ou du lobe interne de l'endopodite du mâle. Les causes du maintien exceptionnel des canaux déférents chez cette femelle jusqu'à la fin de sa vie sont difficiles à déterminer ; il semblerait qu'il faille considérer ceci comme une forme tératologique. Un dérèglement hormonal de sénescence pourrait expliquer la régénération bifide de Pl_1 .

Enfin, le dernier cas d'une femelle obtenue à partir d'un élevage de mâles en automne, montre indiscutablement, comme les deux cas antérieurs, l'existence d'une phase mâle précédant la phase femelle.

Des faits exposés ci-dessus, il est logique de conclure qu'un certain nombre d'individus mâles se transforment en femelle vers 25 mm, et que les caractères sexuels s'inversent globalement quasi instantanément. Les quelques cas particuliers observés ne sont que très rares (1/1000) et ne traduisent que la rapidité du phénomène, puisque les caractères mâles tels que la forme de l'endopodite de Pl_1 ou l'*appendix masculina* peuvent disparaître avant, ou persister après l'inversion. Cet hermaphrodisme protérandrique de *Processa edulis* semble intéresser la quasi totalité des individus dans le cas des populations de Banyuls ; la proportion semble moindre dans le cas de celles de Roscoff.

IV. — DISCUSSION

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DE L'APPAREIL GÉNITAL.

La différenciation sexuelle des gonades n'est bien connue au sein des Décapodes que chez les Reptantia (PAYEN, 1974) et il serait intéressant de reprendre le problème chez les Natantia hermaphrodites. En ce qui concerne le plan d'ensemble de l'organisation de l'appareil génital mâle et femelle de *Processa*, il ne présente pas de particularités notoires par rapport à celui rencontré chez de nombreux autres Caridea (CANO, 1891, BALSS, 1944...). La morphologie de la gonade de *P. edulis* se rapprocherait davantage, parmi les Natantia hermaphrodites, de celle d'*Argis dentata* (FRÉCHETTE et al., 1970) qui ne possède qu'une seule paire de conduits génitaux.

Chez *Pandalus kessleri* (KUBO, 1951) les oviductes n'existeraient pas avant l'inversion sexuelle. Chez *Pandalus borealis* et *Lysmata seticaudata* (BERREUR-BONNENFANT et CHARNIAUX-COTTON, 1965), les oviductes existent avant, et les canaux déférents persistent après l'inversion sexuelle, si bien que la gonade a toujours deux paires de gonoductes.

La glande androgène de *P. edulis* qui a la forme d'un long ruban est beaucoup plus allongée que celles actuellement décrites chez les autres Natantia : chez *Lysmata seticaudata* (CHARNIAUX-COTTON, 1958), *Palaemon serratus*, *Crangon crangon* (HUGUET et HUGUET, 1971) et *Atyaephyra desmaresti* (HUGUET, 1968), elle a un aspect massif ; chez *Pandalus platyceros* (HOFFMAN, 1969) elle serait compacte avec un aspect en feuille ; chez *Palaemon dayanus* (THAMPY et JOHN, 1972), elle serait plus allongée.

Dans l'ovaire, la réutilisation des cellules folliculeuses après la ponte a été découverte récemment chez *Orchestia gammarellus* par CHARNIAUX-COTTON (1974) qui a retrouvé ce tissu folliculaire permanent chez *Lysmata seticaudata*.

CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES.

Caractères mâles.

Assez peu d'auteurs ont noté l'apparition ou l'évolution des caractères sexuels secondaires mâles chez les Natantia. TURQUIER (1963) signale chez deux espèces d'*Hippolyte* un dimorphisme sexuel plus accentué chez les jeunes que chez les adultes. Chez *Palaemon serratus* (HUGUET et HUGUET, 1971) l'apparition de l'*appendix masculina* se ferait vers la taille de 28 à 32 mm, si bien qu'au-dessous de ces dimensions, tous les individus sont morphologiquement indifférenciés.

Caractères femelles.

Un certain nombre de travaux analysent les caractères sexuels secondaires femelles et leur évolution chez différents Natantia (HØGLUND, 1943, ANTHEUNISSE et al., 1968, DESCOUTURELLE, 1971, JUBERTHIE-JUPEAU, 1974,...). En ce qui concerne les soies ovigères des femelles chez les Processidae, il est difficile de comparer nos observations avec celles des auteurs antérieurs vue l'incertitude de la nomenclature des espèces et la brièveté des descriptions. NOUVEL en 1932 indique chez *Processa* quelques soies transitoires ; plus tard, HELD (1948) observe chez une *Processa* (il est probable que l'espèce appelée *P. canaliculata* par l'auteur soit en fait une

autre), la présence de soies transitoires du thorax, des péréiopodes, de l'abdomen et des pléopodes ; il y a disparition progressive de ces soies en plusieurs mues après l'émission des larves. YONGE en 1955 donne chez une *P. mediterranea* de 54 mm de Plymouth (sous le nom de *P. canaliculata*) la répartition des soies ovigères qui se rencontrent sur les coxopodites et les basipodites des quatre premières paires de pléopodes, et observe peu de modifications de ces pléopodes chez les femelles ovigères. On notera que le gradient antéro-postérieur de développement des soies ovigères observé dans notre étude du 4^e cas particulier de *P. edulis* est inverse de celui observé dans la différenciation sexuelle femelle chez les Galatheidae (INGRAND, 1937).

Le réceptacle séminal externe qui n'existe semble-t-il que chez un très petit nombre de Caridés a été de ce fait peu étudié ; il a été décrit chez *Atyaephyra desmaresti* par DESCOUTURELLE (1971 a) qui aurait en outre observé des structures voisines chez *Thoralus cranchi* et *Athanas nitescens*. Des structures complexes existent au niveau de cette zone génitale chez l'Hippolytidae *Saron marmoratus* (TIRMIZI et KAZMI, 1971). Parmi les Peneidae, le réceptacle séminal est très différencié et constitue le « thélycum » des femelles, bien connu dans ce groupe ; celui de *Parapenaeopsis stylifera* (TIRMIZI, 1968) se rapprocherait quelque peu de celui de *Processa*. Il est curieux de constater que chez les espèces dont les mâles ont des gonopodes très développés (pétasma ou *appendix masculina* long ou fort), les femelles ont un réceptacle séminal (ou thélycum) hautement différencié.

Action des parasites sur les caractères sexuels.

Chez les Décapodes parasités par des Crustacés, il semble établi depuis longtemps que l'action des parasites sur l'hôte est presque toujours suivie d'une féminisation plus ou moins importante (VEILLET, 1945...). En fait, cette notion qui n'a jamais été dûment démontrée mais qui a été classiquement admise après l'étude de quelques cas particuliers, souffre un certain nombre d'exceptions. CALLAN en 1940 constate que contrairement à ce qu'avancé GIARD en 1888 (à savoir que les *Leander serratus* mâles changent de sexe quand ils sont parasités par *Bopyrus*), *Leander xiphias* et *Leander squilla* ne montrent pas de modifications des caractères sexuels secondaires, et les testicules, quoique plus petits, ne produisent jamais d'ovocytes, comme c'est probablement aussi le cas de *Leander serratus*. L'auteur pense en conclusion que le pouvoir d'un parasite d'induire une inversion sexuelle est probablement limité par le degré de séparation des sexes chez l'espèce hôte et qu'ainsi on pourrait considérer que les espèces qui montrent une castration

parasitaire ont un mécanisme de séparation des sexes moins complet que celles qui, comme *Leander*, ne sont pas féminisées par les parasites. Nous-même avons trouvé dans nos récoltes de nombreux exemplaires de *Palaemon* (= *Leander*) *xiphias* mâles bopyrisés ; nous pensons que l'action du même parasite chez une autre espèce puisse être différente, aussi voisine que soit cette espèce de *P. xiphias*.

Chez l'espèce hermaphrodite *Pandalus montagui* (MISTAKIDIS, 1957, ALLEN, 1963) le parasite *Hemiarthrus abdominalis* ne semble pas trop affecter la vie sexuelle de l'hôte ; les mâles peuvent être plus ou moins féminisés et l'inversion sexuelle est plus précoce ; toutefois, l'Epicaride n'empêche pas la femelle de pondre. Chez *Pandalus borealis*, on trouve des mâles parasités par *Phryxus* (= *Hemiarthrus*) *abdominalis* (HJORT et RUUD, 1938, HORSTED et SMIDT, 1956) on a de même une tendance à la féminisation de jeunes mâles (BERREUR-BONNENFANT et CHARNIAUX-COTTON, 1965).

Chez *Processa*, sur 280 individus parasités par *Urobopyrus processae* BOURDON (1968) n'a rencontré qu'un seul mâle de 9 mm portant un jeune parasite. La différence avec nos propres observations réside probablement dans le fait que la majorité de ces parasites provenaient des côtes de la Manche.

Nos observations sur *Processa* chez qui des mâles parasités atteignent une taille que n'ont jamais les mâles indemnes sont très comparables à celles de VEILLET et *al.* (1963) qui confirment l'existence d'un hermaphrodisme protérandrique régulier chez *Hippolyte inermis* et remarquent, chez les exemplaires parasités par *Bopyrina virbii*, des mâles de taille beaucoup plus grande que d'ordinaire. Ainsi, dans les deux cas, le parasite n'aurait aucune action sur les caractères sexuels secondaires mâles mais retarderait ou même inhiberait l'inversion sexuelle. Le comportement différent des *Processa* sous l'effet des deux espèces d'Epicarides qui les parasitent est à rapprocher de celui des Paguridae qui ne sont pas féminisés par leur Epicaride branchial *Pseudione hyndmanni*, tandis qu'ils le sont par leur Epicaride abdominal (BOURDON, 1968).

Comme le notait déjà MOUCHET en 1931, l'action des parasites sur la sexualité des Décapodes reste donc très confuse et son interprétation hasardeuse vu les diversités de réactions des hôtes et l'intervention de la nature spécifique du parasite.

CONTRÔLE DE LA DIFFÉRENCIATION SEXUELLE CHEZ LES HERMAPHRODITES.

On sait que le mécanisme du contrôle de la différenciation sexuelle chez les Décapodes est un phénomène encore assez obscur

(PAYEN, 1974). Des hypothèses élaborées à partir de diverses données descriptives et expérimentales obtenues chez des espèces gonochoriques (Brachyoures) font actuellement intervenir les notions d'inducteur androgène à action locale et d'hormone (androgène) circulante ; inducteur et hormone étant probablement chimiquement voisins, voire identiques. Les inducteurs locaux assureraient la différenciation mâle des gonies et celle des territoires des pléopodes. L'hormone circulante issue des glandes androgènes déclencherait les modifications conduisant à la puberté. Comme chez d'autres Crevettes hermaphroditiques (CHARNIAUX-COTTON, 1975), chez *Processa*, la disparition des glandes androgènes entraînerait à la fois celle des caractères externes mâles et une féminisation de la gonade. La différenciation mâle des gonies des Décapodes hermaphroditiques apparaît donc contrôlée par l'hormone androgène circulante ; dans ce cas, l'action locale d'un inducteur intragonadique ne serait pas nécessaire.

PLACE OCCUPÉE PAR L'HERMAPHRODISME DES PROCESSIDAE CHEZ LES NATANTIA.

Nos observations démontrent chez *P. edulis edulis* l'existence d'un hermaphrodisme protérandrique. Un tel hermaphrodisme semble exister aussi chez un certain nombre d'autres espèces de la famille des Processidae (*Processa robusta*, *P. acutirostris*, *P. macrophthalmia*, *P. parva*...) ; ces espèces sont à ajouter à la liste des 21 Natantia hermaphroditiques, ou supposés l'être, que nous avons donnée précédemment (NOËL, 1973 a), liste à laquelle on peut adjoindre également *Penaeus kerathurus* (HEEGARD, 1971), *Sergestes similis* (GENTHE, 1969) et *Lysmata uncicornis* (BELLON-HUMBERT in LAGARDÈRE, 1971). En fait, assez peu parmi ces espèces ont été étudiées d'une façon suffisamment précise pour permettre de connaître avec exactitude leur physiologie sexuelle ; nous essayerons néanmoins de distinguer schématiquement trois modalités d'inversion sexuelle chez les Natantia.

1^{er} cas : passage mâle-femelle progressif.

De nombreux Pandalidae ont un hermaphrodisme progressif. L'une des espèces les mieux connues est *Pandalus borealis* que l'on prendra comme exemple type. Chez cette espèce, le cycle biologique se déroulerait schématiquement de la façon suivante (ALLEN, 1959, CARLISLE, 1959, CHARNIAUX-COTTON, 1963, BUTLER, 1964...) :

Après une phase juvénile où les caractères sexuels externes sont encore indifférenciés, on observe l'apparition des attributs

mâles sur les gonopodes ; au cours de l'inversion sexuelle qui a lieu vers l'âge de deux ans (mâles de 95 mm) l'organe copulateur régresse progressivement (l'*appendix masculina* régresse en cinq mues) pour disparaître chez les individus femelles qui vivent jusqu'à l'âge de 3 ou 4 ans. On peut observer de nombreux individus à morphologie intermédiaire entre celle des mâles et celle des femelles. L'appareil génital se compose d'une gonade allongée portant à la fois deux oviductes dans la partie médiane et deux canaux déférents dans la partie postérieure (il ne semble pas que ce soit cependant le cas de tous les Pandalidae hermaphrodites : KUBO, 1951). En phase mâle, la zone germinative qui a un fonctionnement cyclique produit alternativement spermatogonies et ovogonies ; ces dernières se regroupent en un noyau central d'ovocytes mais étant phagocytés, n'entrent jamais en vitellogenèse. L'inversion sexuelle se produit au moment de la dégénérescence de la glande androgène. La portion testiculaire régresse et les ovocytes dont le nombre augmente entrent en vitellogenèse. Un certain nombre d'individus sont d'emblée femelle et ne passent pas par le stade mâle ; ce sont les femelles primaires. Seules les femelles secondaires qui ont d'abord fonctionné comme mâle ont un ovaire avec canal déférent. La proportion entre femelles primaires et femelles secondaires (et donc le cycle sexuel) varierait considérablement selon les populations.

2^e cas : passage mâle-femelle brusque pour les caractères sexuels secondaires, mais progressif pour la gonade.

Assez peu de cas de passage mâle-femelle brusque pour les caractères sexuels secondaires ont été observés chez les crevettes. Tel est cependant le cas chez *Lysmata seticaudata*, le premier Natantia dont on ait reconnu l'hermaphrodisme et qui à ce titre a fait l'objet de nombreux travaux (SPITSCHAKOFF, 1912, CAROLI, 1918, NOUVEL, 1940, DOHRN, 1950, CHARNIAUX-COTTON, 1960, BHAUD-COUTURIER, 1974...).

L'espèce est d'abord mâle la première année (31 - 39 mm) puis passe par une phase intersexuée de courte durée au cours de la deuxième année avant de devenir femelle (37 - 48 mm). L'inversion sexuelle se situe dans la majorité des cas au cours de la deuxième année mais il y a de nombreuses exceptions. Il existe des femelles qui n'effectuent peut-être jamais de spermatogenèse et à l'inverse, il existe des mâles de grande taille (46 - 48 mm) qui sont des animaux de troisième année chez lesquels il n'y a pas eu d'inversion sexuelle. La gonade comporte canaux déférents et oviductes : la région antérieure femelle, d'abord peu importante en phase mâle, se développe lors de l'inversion sexuelle aux dépens de la région postérieure mâle qui se réduit progressivement. Les caractères

sexuels secondaires externes s'inversent en une seule mue si bien que l'on n'observe pas d'états intermédiaires entre la morphologie du mâle et celle de la femelle. Il est probable que l'hermaphrodisme de *Lysmata nilita* (DOHRN et HOLTHUIS, 1950) et de *Lysmata unci-cornis* (BELLON-HUMBERT *vide* LAGARDÈRE, 1971) soit de même type ; quant aux autres espèces d'Hippolytidae données comme hermaphrodites, les études réalisées ne permettent pas de décider du type d'inversion sexuelle.

3^e cas : passage mâle-femelle brusque pour la gonade et les caractères sexuels secondaires.

Notre étude sur *Processa edulis* a montré que cette espèce présente une inversion sexuelle brusque à la fois pour les caractères sexuels secondaires et pour la gonade. L'hermaphrodisme protérandrique récemment décrit chez le Crangonidae *Argis dentata* (FRÉCHETTE *et al.*, 1970) peut semble-t-il s'inclure dans ce troisième cas qui est probablement assez général chez les Processidae. Chez *Argis dentata*, le changement de sexe interviendrait dans un laps de temps très court ; chez les mâles âgés, on observe la dégénérescence de la glande androgène et chez les femelles matures on trouve un vestige de canaux déférents. Il existe quelques types transitoires où l'appareil génital est intermédiaire entre celui du mâle et celui de la femelle mais contrairement aux Pandalidae, l'inversion sexuelle se produit dans un temps relativement court, à une époque précise de l'année après la période de reproduction si bien que les caractères sexuels externes n'évoluent pas. Aucun mâle ne dépasse l'âge de deux ans tandis que les femelles vivent jusqu'à cinq ans.

Il est évident qu'un tel type d'hermaphrodisme est assez difficile à mettre en évidence ; il est possible que l'on doive rapporter à ce type les hermaphrodismes envisagés pour certaines espèces chez lesquelles une démonstration probante reste néanmoins à faire (Peneidea, Campylonotidae, *Crangon crangon*).

CONCLUSION

L'évolution des caractères sexuels chez *Processa edulis* peut donc se résumer de la façon suivante (Fig. 7) :

De 6 - 8 mm (taille acquise après la métamorphose), à 12 - 13 mm, le sexe des individus n'est pas encore reconnaissable. La gonade est filiforme et la glande androgène absente ou mal individualisée. Il n'y a pas de différenciation des caractères sexuels

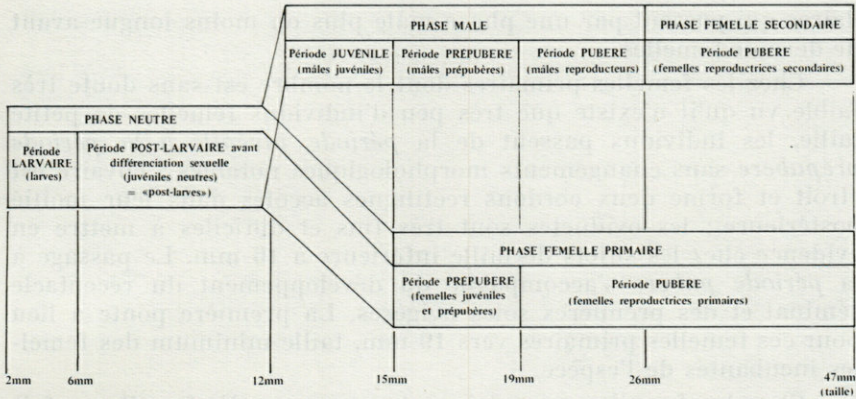


FIG. 7. — Nomenclature des phases sexuelles de *Processa edulis* pris comme exemple type de *Natantia* hermaphrodite.

secondaires et le phénotype des animaux est neutre (voisin de celui des femelles). Cette période est la *période post-larvaire* estivale.

Chez le mâle, entre 11 et 15 mm selon les individus et l'époque de l'année, il y a individualisation de la glande androgène ; on observe parallèlement la formation des canaux déférents et l'apparition de caractères sexuels secondaires mâles : l'endopodite de Pl_1 prend sa forme caractéristique et l'*appendix masculina* qui apparaît et croît rapidement prend presque d'emblée sa morphologie définitive. On peut observer des spermatozoïdes dans le testicule et l'appareil génital n'est pas encore fonctionnel. Cette période est la *période juvénile mâle*.

Entre 16 et 19 mm, les testicules continuent à se développer dans leur région antérieure et produisent de nombreux spermatozoïdes qui s'accumulent dans les canaux déférents. L'endopodite de Pl_1 perd ses soies distales et son lobe terminal devient glabre. Bien que l'appareil génital ainsi constitué semble pouvoir être fonctionnel à ce stade, on peut considérer cette période comme une *période prépubère*, vu la faible quantité de sperme dans les canaux déférents, et l'indifférence de ces jeunes mâles vis-à-vis des femelles se préparant à pondre : ils ne cherchent pas à s'accoupler.

De 19 à 26 mm, la *puberté* est acquise et les mâles ont atteint leur pleine maturité sexuelle. Les canaux déférents sont distendus par la grosse quantité de sperme qu'ils contiennent ; ces grands mâles s'accouplent avec les femelles et sont féconds ; aucun mâle à Banyuls ne dépasse, en tant que tel, la taille de 26 mm.

Il existe deux types de femelles : les femelles primaires qui ne changent jamais de sexe au cours de leur vie, et les femelles secon-

dares qui passent par une phase mâle plus ou moins longue avant de devenir femelles.

Chez les femelles primaires dont le nombre est sans doute très faible vu qu'il n'existe que très peu d'individus femelles de petite taille, les individus passent de la *période juvénile* à la *période prépubère* sans changements morphologiques notables ; l'ovaire est étroit et forme deux cordons rectilignes accolés dans leur moitié postérieure ; les oviductes sont très fins et difficiles à mettre en évidence chez les sujets de taille inférieure à 16 mm. Le passage à la *période pubère* s'accompagne du développement du réceptacle séminal et des premières soies ovigères. La première ponte a lieu pour ces femelles primaires vers 19 mm, taille minimum des femelles incubantes de l'espèce.

Chez les femelles secondaires, le passage mâle-femelle se fait très rapidement, probablement en une seule mue en ce qui concerne les caractères sexuels secondaires ; les glandes androgènes dégénèrent. De même, la gonade s'inverserait globalement subitement, les circonvolutions testiculaires disparaissant par élongation dès les premières ovogénèses. Simultanément, il y aurait formation des oviductes et disparition des canaux déférents. Ce changement de sexe se produit vers 20 - 26 mm, surtout en fin d'été semble-t-il. Les caractères sexuels secondaires femelles liés à la ponte se maintiennent pendant toute la saison de reproduction (de mars à octobre) ; les soies ovigères régressent partiellement pendant l'hiver. Il est possible qu'un petit nombre d'individus amorcent un nouveau cycle de pontes au printemps, leur taille maximale pouvant alors atteindre 47 mm.

Une étude de l'évolution annuelle de la répartition des sexes dans les populations, actuellement en cours, complètera prochainement ces données morphologiques.

REMERCIEMENTS

Il nous est agréable de remercier M. J. FOREST, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et à l'École Pratique des Hautes Etudes, ainsi que M^{lle} G. PAYEN pour la critique du manuscrit, et M. R. BOURDON pour la détermination des parasites.

RÉSUMÉ

Chez *Processa edulis edulis*, l'appareil génital mâle et femelle est décrit ; l'évolution des caractères sexuels secondaires est suivie

en fonction de la taille chez les mâles (endopodite de Pl_1 et *appendix masculina*) et chez les femelles (soies ovigères et réceptacle séminal). L'influence des parasites sur ces caractères sexuels est également étudiée. Il n'existe typiquement pas d'états intermédiaires entre la morphologie et l'anatomie du mâle et celles de la femelle. Quelques cas particuliers étudiés séparément font cependant conclure à un hermaphrodisme protérandrique. Une comparaison est effectuée avec d'autres crevettes hermaphrodites.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Genitaltrakt beider Geschlechter von *Processa edulis edulis* wird beschrieben. Die Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale in Beziehung zur Körpergrösse wurde bei Männchen (Endopodit von Pl_1 und *Appendix masculina*) und Weibchen (Eiborsten und *Receptaculum seminis*) verfolgt. Der Einfluss der Parasiten auf diese Geschlechtsmerkmale wird ebenfalls untersucht. Es bestehen keine Uebergangsformen hinsichtlich Morphologie und Anatomie von Weibchen und Männchen. Einige gesondert untersuchte Spezialfälle lassen allerdings auf protandrischen Hermaphroditismus schliessen. Ein Vergleich mit anderen hermaphroditischen Garnelen wird durchgeführt.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, J.A., 1959. On the biology of *Pandalus borealis* Kröyer, with reference to a population off the Northumberland coast. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 38 (2) : 189-220.
- ALLEN, J.A., 1963. Observation on the biology of *Pandalus montagui* (Crustacea Decapoda). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 43 (3) : 665-682.
- ANTHEUNISSE, L.J., N.P. VAN DEN HOVEN & D.J. JEFFERIES, 1968. The breeding characters of *Palaemonetes varians* (Leach) (Decapoda Palaemonidae). *Crustaceana*, 14 (3) : 259-270.
- BALSS, H., 1941. In « Dr. H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs », 5 (1) (7) : Decapoda, (2) : 161-320.
- BALSS, 1944. (*Ibid.*), (5) : 577-669.
- BERREUR-BONNENFANT, J. & H. CHARNIAUX-COTTON, 1965. Hermaphrodisme protérandrique et fonctionnement de la zone germinative chez la crevette *Pandalus borealis* Kröyer. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 90 : 243-259.
- BHAUD-COUTURIER, Y., 1974. Biologie et physiologie chromatique de *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé, Décapode). *Thèse doct. sci. nat., Paris VI*, AO-CNRS n° 9884, Fr., 186 p., 39 fig.

- BOURDON, R., 1968. Les Bopyridés des mers européennes. *Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, ser. A, t. L, (2) : 77-424.
- BUTLER, T.H., 1964. Growth, reproduction and distribution of Pandalid shrimps in British Columbia. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 21 : 1403-1452.
- CALLAN, H.G., 1940. The effects of castration by parasites and X-rays on the secondary sex characters of prawns (*Leander spp.*). *J. exp. Biol.*, 17 : 168-179.
- CANO, G., 1891. Morphologia dell apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi. *Mitt. zool. Stn Neapel*, 9 : 503-532.
- CARLISLE, D.B., 1959. On the sexual biology of *Pandalus borealis* (Crustacea Decapoda). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 38 (3) : 381-506.
- CAROLI, E., 1918. *Miersa clavigera* Chun., stadio misidiforme di *Lysmata seticaudata* Risso. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 2 : 177-189.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1958. La glande androgène de quelques Crustacés Décapodes et particulièrement de *Lysmata seticaudata*, espèce à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 246 (19) : 2814-2817.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1960. Physiologie de l'inversion sexuelle chez la crevette à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel *Lysmata seticaudata*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 250 (24) : 4046-4048.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1963. La gonade de *Pandalus borealis*, crevette à hermaphrodisme protandrique fonctionnel. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 88 : 350-351.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1974. Données nouvelles concernant la vitellogenèse des Crustacés Malacostracés obtenues chez l'Amphipode *Orchestia gammarellus* (Pallas) : folliculogénèse à partir d'un tissu permanent, action du busulfan ; action inhibitrice de l'hormone juvénile. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 279 : 563-566.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1975. Contrôle hormonal de la différenciation sexuelle et de l'activité génitale chez les Crustacés Malacostracés. VIII° European Marine Biology Symposium, Sorrento (Naples) 1973, *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 39 suppl. : 480-509.
- CUENOT, L., 1905. L'organe phagocytaire des Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 4 (3) : 1-15.
- DESCOUTURELLE, G., 1971. Différenciation des caractères sexuels femelles chez la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea Decapoda Natantia). *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 165 (6) : 1412-1416.
- DESCOUTURELLE, G., 1971 a. Rôles des appendices sexuels mâles dans la copulation et d'un réceptacle séminal femelle dans la ponte chez *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea-Decapoda-Caridea). *Bull. Acad. Soc. Lorr. Sci.*, 10 (1) : 10-14.
- DOHRN, P.F.R., 1950. Studi sulla *Lysmata seticaudata* (Risso). I. Le condizioni normali della sessualità in natura. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 22 : 257-272.

- DOHRN, P.F.R. & L.B. HOLTHUIS, 1950. *Lysmata nilita*, a new species of prawn (Crustacea Decapoda) from Western Mediterranean. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 22 (3) : 339-347.
- FOREST, J. & M. DE SAINT LAURENT, 1975. Présence dans la faune actuelle d'un représentant du groupe mésozoïque des Glyphéides : *Neoglyphea inopinata* gen. nov. sp. nov. (Crustacea, Decapoda, Glypheidae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 281 (2-3) : 155-158.
- FRECHETTE, J., G.W. CORRIVAUT & R. COUTURE, 1970. Hermaphrodisme protérandrique chez une crevette de la famille des Crangonidés, *Argis dentata* Rathbun. *Naturaliste Can.*, 97 (6) : 805-822.
- GENTHE, H.C. Jr., 1969. The reproductive biology of *Sergestes similis* (Decapoda, Natantia). *Mar. Biol.*, 2 (3) : 203-217.
- GIARD, A., 1888. Sur la castration parasitaire chez les Eukyphotes des genres *Palaemon* et *Hippolyte*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 106 : 502.
- HAZLETT, B.A., 1975. Ethological analyses of reproductive behavior in marine Crustacea. VIII° European Marine Biology Symposium, Sorrento (Naples) 1973, *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 39 suppl., : 677-695.
- HEEGAARD, P., 1971. *Penaeus kerathurus* Forskål, a protandric hermaphrodite, *Bull. Inst. nation. sci. tech. Océanogr. Pêche Salammbô*, 2 (2) : 257-266.
- HELDT, J.H., 1948. Note sur des caractères sexuels secondaires périodiques chez deux crevettes : *Processa canaliculata* Leach et *Periclimenes amethysteus* Risso. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie*, 1 (2) : 27-28.
- HJORT, J. & J.T. RUUD, 1938. Deep-sea prawn fisheries and their problems. *Hvalråd. Skr.*, 17 : 1-144.
- HOFFMAN, D.L., 1969. The development of the androgenic glands of a protandric shrimp. *Biol. bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 137 : 286-296.
- HÖGLUND, H., 1943. On the biology and larval development of *Leander squilla* (L.) forma *typica* de Man. *Svenska hydrogr.-biol. Kommn. Skr.* (n. ser) 2 (6) : 1-44.
- HORSTED, S.A. & E. SMIDT, 1956. The deep sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.) in Greenland waters. *Meddr Kommn Havunders.*, N.S., 1 (11) : 1-118.
- HUGUET, D., 1968. Description de la glande androgène et des caractères sexuels secondaires chez la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* (Millet) Crustacea Decapoda Natantia. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 40 (2) : 351-357.
- HUGUET, D. & P. HUGUET, 1971. La glande androgène de *Palaemon serratus* (Pennant), *Crangon crangon* (Linné), *Aristeus antennatus* (Risso) Crustacés Décapodes Natantia). Description et étude expérimentale. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (ser. zool.), 10 : 597-610.
- INGRAND, M., 1937. Morphologie des pinces et caractères sexuels secondaires de *Munida bamffica*. *Trav. Stn. biol. Roscoff*, N.S., 15 : 57-86.

- JUBERTHIE-JUPEAU, L., 1974. Les caractères liés à l'incubation chez *Troglocaris anophthalmus* et *T. inermis*, crustacés décapodes hypogés. *Annls Spéléol.*, **29** (3) : 389-401.
- KUBO, I., 1951. Bionomics of the prawn *Pandalus kessleri* Czerniavski. *J. Tokyo Univ. Fish.*, **38** (1) : 1-26.
- LAGARDÈRE, J.P., 1971. Les crevettes des côtes du Maroc. *Trav. Inst. scient. chérif. Zool.*, **36** : 1-140.
- MISTAKIDIS, M.N., 1957. The biology of *Pandalus montagui* Leach. *Fishery Invest., Lond.*, **2**, **21** (4) : 1-52.
- MOUCHET, S., 1931. Spermatophores des Crustacés Décapodes, Anomoures et Brachyoures et castration parasitaire chez quelques Pagures. *Annls Stn océanogr. Salammbô*, **6** : 1-203.
- NOËL, P., 1972. Livrée chromatique et rythme nyctéméral chez *Processa edulis* (Risso) (Crustacé, Décapode). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **274** : 1353-1356.
- NOËL, P., 1973. Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur le rythme nyctéméral des chromatophores de *Processa edulis* (Risso) Crustacé Décapode). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **276** (15) : 2297-2300.
- NOËL, P., 1973 a. Cycle biologique et inversion sexuelle du Crustacé Décapode Natantia *Processa edulis*. *Cah. Biol. Mar.*, **14** : 217-227.
- NOUVEL, H. & L.B. HOLTHUIS, 1957. Les Processidae (Crustacea Decapoda Natantia) des eaux européennes. *Zool. Verh. Leiden*, **32** : 1-53.
- NOUVEL, H. & L. NOUVEL, 1935. Observations sur la biologie d'une crevette *Athanas nitescens* Leach. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, **685** : 1-8.
- NOUVEL, L., 1932. Les caractères sexuels secondaires de l'abdomen des Crustacés Natantia. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **4** : 407-410.
- NOUVEL, L., 1940. Observations sur la biologie de *Lysmata seticaudata* Risso. *C. r. hebd. Séanc. Acad., Sc. Paris*, **210** : 266-269.
- PAYEN, G., 1974. Recherches sur la réalisation et le contrôle de la différenciation sexuelle chez les Crustacés Décapodes Reptantia. *Thèse doct. sci. nat. Paris VI*, AO-CNRS n° 9930, 202 p.
- RYCKAERT, M. & H.J. CECCALDI, 1973. Variations des protéines de l'hémolymphe chez *Processa edulis edulis* (Crustacé Décapode). *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **167** (11) : 1622-1628.
- SCHEER, B.T., 1960. Aspects of the intermoult cycle in Natantians. *Comp. Bioch. Physiol.*, **1** : 3-18.
- SPITSCHAKOFF, T., 1912. *Lysmata seticaudata* Risso, als Beispiel eines echten Hermaphroditismus bei den Decapoden. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **100** : 190-209.
- THAMPY, D.M. & P.A. JOHN, 1972. The androgenic gland of the shrimp *Palaemon daganus*. *Mar. Biol.*, **12** (4) : 285-288.
- TIRMIZI, N.M., 1968. On the structure and some developmental stages of genitalia in the prawn *Parapenaeopsis stylifera* (H. Milne Edwards) (Decapoda, Penaeidea). *Crustaceana*, **15** : 193-203.

- TIRMIZI, N.M. & M.A. KAZMI, 1971. Sexual dimorphism in *Saron marmoratus* (Olivier) (Decapoda, Hippolytidae). *Crustaceana*, **21** (3) : 283-293.
- TURQUIER, Y., 1963. Sur le dimorphisme sexuel chez deux espèces de crevettes : *Hippolyte varians* Leach et *Hippolyte leptocerus* (Heller). *Bull. Soc. linn. Normandie*, **10** (4) : 111-118.
- VEILLET, A., 1945. Recherches sur le parasitisme des crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Epicarides. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, **22** : 193-341.
- VEILLET, A., J. DAX & A.M. VOUAUX, 1963. Inversion sexuelle et parasitisme par *Bopyrina virbii* (Walz) chez la crevette *Hippolyte inermis* (Leach). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **256** : 790-791.
- YONGE, C.M., 1955. Egg attachment in *Crangon vulgaris* and other Caridea. *Proc. R. Soc. Edinb.*, B, **65** (3) : 369-400.
- ZARIQUIEY CENARRO, R., 1941. Crustáceos del Mediterráneo, familia Processidae Ortmann (Decap. Macr.). *Eos*, **17** : 335-366.

Reçu le 3 mars 1976.

**BIOLOGICAL CYCLE
OF *BOTRYLLOIDES LEACHI* (SAVIGNY)
(ASCIDIACEA) IN THE VENETIAN LAGOON (*)**

by Riccardo BRUNETTI

Istituto di Biologia Animale, Università di Padova, Italy

ABSTRACT

The work presented here is part of a program designed to study the distribution and ecology of ascidians in the Venetian Lagoon (northeast coast of Italy). The area studied, including its principal hydrographic parameters, has been described in a prior publication devoted to *Botryllus schlosseri* (BRUNETTI, 1974).

MATERIALS AND METHODS

Botrylloides leachi is an hermaphroditic, viviparous, colonial ascidian. The colony originates from a "tadpole" larva which, following attachment, undergoes a process of budding referred to as blastogenesis. The development of the buds is similar to that described for the closely related genus *Botryllus* (BERRILL, 1941, 1947 ; SABBADIN, 1955). The development of the buds is synchronous throughout the colony. The buds, in turn, produce secondary buds even before the former have developed to the stage of being capable of filtering water. Normally, three successive blastogenetic generations coexist in any particular colony. It is, hence, possible to apply to *Botrylloides* the sequence of developmental stages developed by BERRILL (1941) and SABBADIN (1955) for *Botryllus schlosseri*.

The seasonal variations of the populations of the Lagoon were followed by monthly observations of colonies forming part of the biocoenoses on 20 × 30 cm asbestos-cement (Eternit) panels main-

(*) This research was supported by a grant of CNR, contract from the Istituto di Biologia del Mare, Venezia, N. 7100396/04115542. The work was carried out at the Stazione Idrobiologica of the University of Padua, Chioggia.

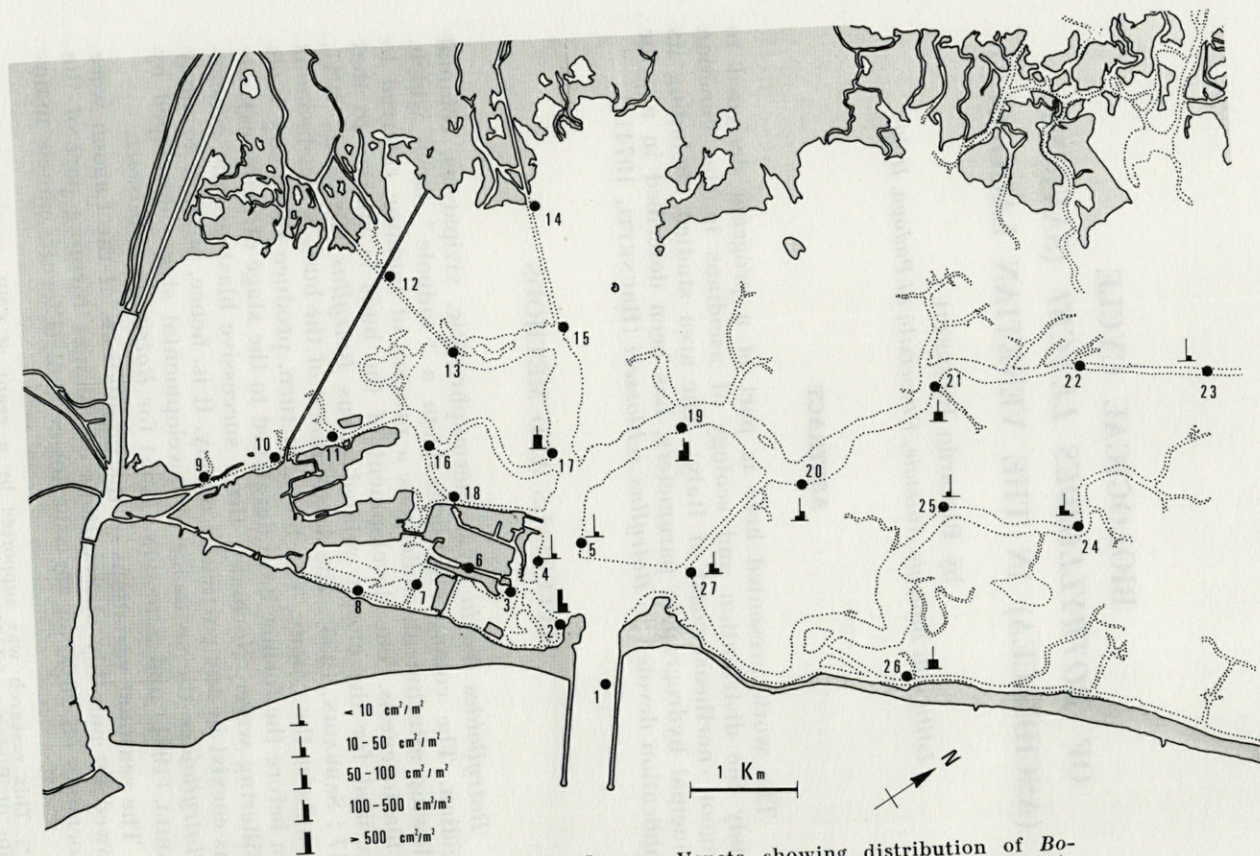


FIG. 1. — Lower basin of the Laguna Veneta showing distribution of *Botrylloides leachi* for end of March (left column) and end of July (right column).

tained at about 1 m below low water at stations 1, 2, 3, 5, and 19 shown in Fig. 1.

The duration of the period of sexual reproduction at these same 5 stations was studied by examination of colonies removed from pilings as well by observations on a second set of panels changed at monthly intervals.

The pattern and intensity of settling was established by counts of new colonies on the lower surface of glass plates (12 × 12 cm). These were held in a horizontal position in a plastic frame and changed at intervals of about 10 days.

RESULTS

DISTRIBUTION AND TEMPORAL VARIATION.

Initial observations on the distribution of *Botrylloides leachi* were performed in 1971-1972. During 1973 a quantitative and more systematic survey of the entire southern basin of the Lagoon was carried out. In that period 27 stations were sampled, from each of which we removed the fouling organisms from about 1 m² of surface. The results are displayed in Table I, expressed as the surface, in cm², occupied by colonies. As can be seen in Fig. 1, *B. leachi* is most abundant along the larger canals of the northern portion of the basin. Such areas are subject to the highest current velocities, have the least domestic pollution input and have the greatest stability in terms of salinity and temperature. In the port entrance channel direct diver observations during May and June revealed an abundance of vigorous colonies from a depth of 50 cm below low water to the bottom (~ 10 m) for the entire length out to its sea end.

The colonies, always in an incrusting form, are to be found on a variety of available surfaces. Well developed colonies often have the surface thrown up in folds so as to resemble the convoluted surface of a brain (Fig. 2). On the muddy partially consolidated bottoms in, and adjacent to, the port entrance channel *B. leachi* settles on any available solid material that is somewhat raised above the surface, often the shells of bivalves. The colonies cover these isolated substrates completely, assuming a spherical aspect. In no case have we observed colonies of the pendant type that is so commonly encountered in the case of *Botryllus schlosseri* (BRUNETTI, 1974).

During the coldest part of the winter the colonies do not possess zooids capable of filtering, but are composed entirely of

TABLEAU I

Surface, in cm^2/m^2 , occupied by colonies of *Botrylloides leachi* at the various stations in the Laguna Veneta (see Fig. 1) for two periods of the year.

Stations	End of March	End of July
1		none collected
2	>1000	14
3	0	0
4	0	10
5	0	9
from 6 to 16	0	0
17	52	76
18	0	0
19	18	190
20	3	30
21	45	42
22	0	0
23	0	2
24	18	4
25	6	0
26	15	48
27	23	2

ampullae and assume the homogeneous aspect of a carpet (Fig. 3-4). These hibernating colonies are often covered with a film of colonial diatoms and other benthonic organisms (Fig. 5).

Examination on 3 July 1972 of the panels set out at station 3 on 7 May 1971 revealed a few (< 10) small colonies of *B. leachi*; these, however, were no longer present on the subsequent examination of 7 September. All other collections of material indicated that stable populations of this ascidian were absent at this station.

At stations 1, 2, 5, and 19 collections of material from surfaces indicated the presence of *B. leachi*.

At station 2, on a panel set out on 31 July 1971, we noted development of newly settled colonies only in the month of May of 1972. At stations 1, 5, 19 a development of young colonies was noted within the first month on panels set out on 1 June 1971. For brevity, we will describe only the observations on the panels of station 2 since the progression of events was similar, though the populations less dense, at the other two stations.

At the end of June 1971, after about a month of exposure, there were numerous small colonies none of which exceeded 1 cm^2 in area. Taken as a whole these colonies occupied slightly less than half of the available surface. At the end of August the population appeared somewhat reduced in overall area. The young colonies

had grown very little, being on average only 1-2 cm² in area and were less in number. There appeared to be considerable spatial competition by other foulers, especially tube-forming amphipods.

At the end of September there were only about 40 colonies remaining per panel. Growth had been quite modest, only about 12 % of the colonies had reached a size of 5 cm², the rest being between 1 to 3 cm²; *B. leachi* occupied less than 1/3 of the overall available surface of the panels. At the end of October examination revealed that the colonies had achieved a notable increment of growth; some had reached a size of 30 cm². On 10 December there was little evidence of further change in area and some colonies (18 % of 55 examined) no longer possessed filtering zooids, i.e. were in the hibernation phase.

On 8 March, an examination of the panels indicated that only about 1/4 of the colonies had survived the winter, and, of these, 1/3 were still in the hibernation phase. Successive observation of 10 April, and in particular those of 2 May, indicated that the colonies had entered a phase of very active growth. By 11 June *B. leachi* was obviously the dominant species on the panels and by 3 July the colonies occupied 70 % of the available surface. It was necessary to interrupt observations of the panels in July. However, collection of material from nearby surfaces has indicated that from the second half of July into August there was an extensive mortality of the large colonies and by the end of August the populations of *B. leachi* were composed almost exclusively of small (newly settled) colonies of the new generation.

SEXUAL REPRODUCTION.

An analysis of the condition of the gonads in the colonies collected at station 2 (Fig. 6), as well as the data relating to the settling and development of new colonies (Table II and III) indicate a period of sexual reproduction of about 2 months, from the second half of May to the first half of July. The initiation and termination of the periods of sexual reproduction of *B. leachi* as determined by our observations in the lower Laguna Veneta for 1971-1974 are as follows :

	Initiation	Termination
1971	—	10 July
1972	10 - 20 May	20 - 30 July
1973	24 May - 5 June	10 - 15 July
1974	16 - 20 May	10 - 16 July

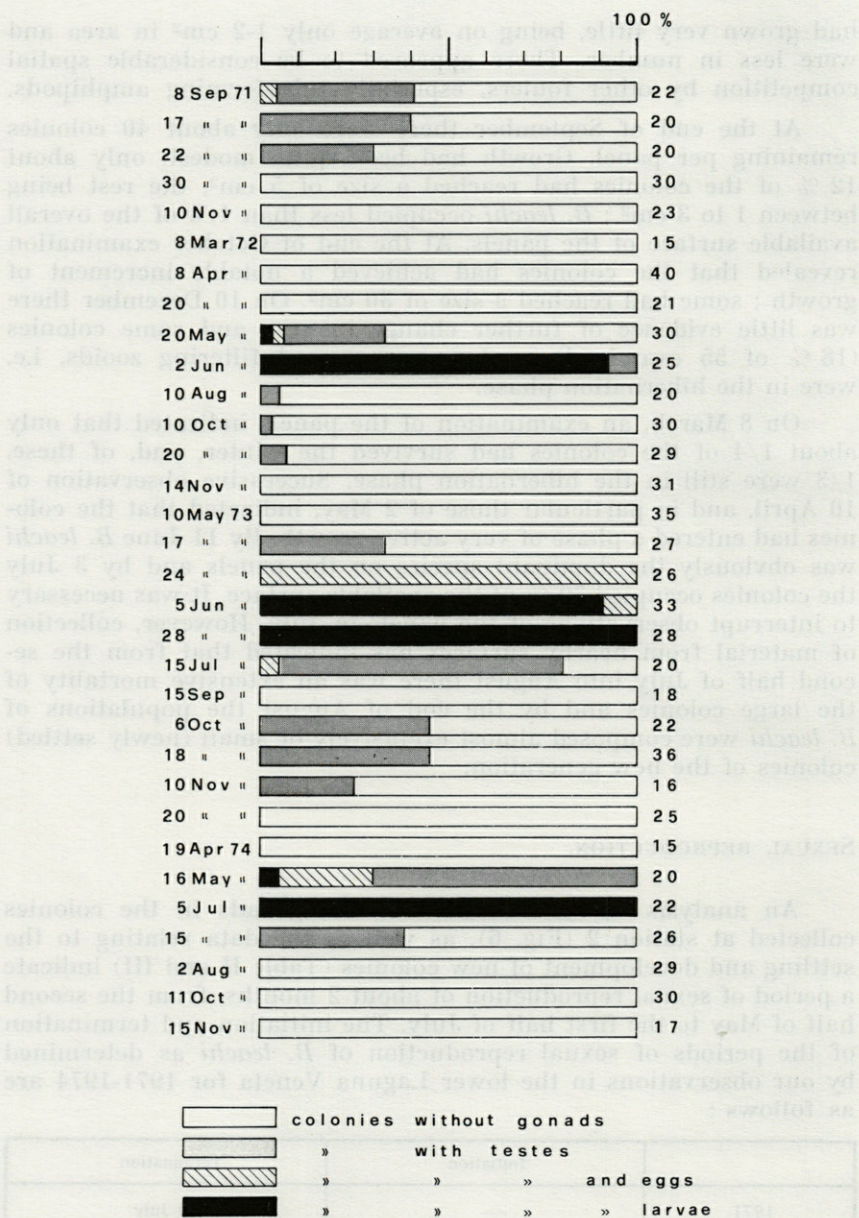


FIG. 6. — Analysis of gonad condition in colonies collected at Station 2 (expressed in percent). The number on the right represents the total number examined.

Considering the water temperatures recorded for the months of May, June and July (Fig. 7), it appears that the period of sexual reproduction for *B. leachi* is initiated when the temperature reaches 17-18 °C and is terminated when the temperature reaches 24-25 °C.

It should be pointed out that in this context sexual reproduction refers to sequential events of gonad maturation, larval development

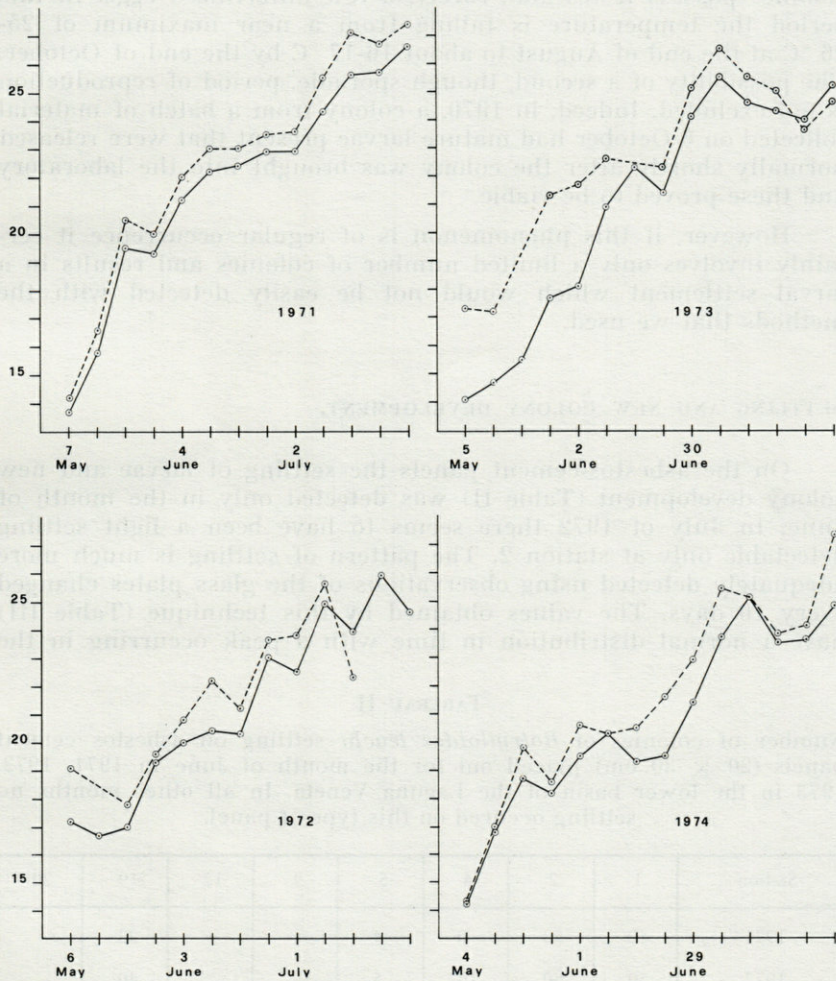


FIG. 7. — Mean weekly temperatures for months of May, June and July 1971-74 for the lower basin of the Laguna Veneta. Solid line : Flood; Dashed line : Ebb.

and release, and subsequent settling. These events all occur within a period of only a few days.

In the colonies examined we have never observed eggs in the absence of mature testes, though the reverse situation is a fairly common occurrence. This indicates that the male elements probably mature considerably in advance of the female gonadal tissues. Occasionally, during the months of September and October some colonies possess testes and, rarely, a few unfertilized eggs. In this period the temperature is falling from a near maximum of 25-26 °C at the end of August to about 16-17 °C by the end of October. The possibility of a second, though sporadic, period of reproduction is not excluded. Indeed, in 1970, a colony from a batch of material collected on 6 October had mature larvae present that were released normally shortly after the colony was brought into the laboratory and these proved to be viable.

However, if this phenomenon is of regular occurrence it certainly involves only a limited number of colonies and results in a larval settlement which would not be easily detected with the methods that we used.

SETTLING AND NEW COLONY DEVELOPMENT.

On the asbestos-cement panels the settling of larvae and new colony development (Table II) was detected only in the month of June. In July of 1972 there seems to have been a light settling detectable only at station 2. The pattern of settling is much more adequately detected using observations of the glass plates changed every 10 days. The values obtained by this technique (Table III) have a normal distribution in time with a peak occurring in the

TABLEAU II

Number of colonies of *Botrylloides leachi* settling on asbestos cement panels (20 × 30 cm) placed out for the month of June in 1971, 1972, 1973 in the lower basin of the Laguna Veneta. In all other months no settling occurred on this type of panel.

Station	1	2	4	5	9	12	19	20
1971	40	50	0	4	—	—	22	—
1972	50	60	10	5	—	—	40	—
1973	44	46	0	—	0	0	—	0

TABLEAU III

Accumulated settlement of *Botrylloides leachi* on glass plates (144 cm²) for approximate 10 days periods. The divisions of the successive periods of the months (first column) are indicated by I, II and III.

1972	Station 19			Station 2		
	Mean	Stand. dev.	N. plates	Mean	Stand. dev.	N. plates
May I	0.00		6	0.00		6
May II	0.16	0.408	6	0.50	0.836	6
May III	0.80	0.447	5	0.66	0.516	6
June I	1.17	1.690	6	15.66	3.444	6
June II	3.00	1.897	6	176.66	69.436	6
June III	13.00	10.984	4	580.00	70.649	4
July I	0.00		6	101.66	20.373	6
July II	0.50	0.547	6	6.50	4.722	6
July III	0.00		6	0.66	0.816	6
August I	0.00		6	0.00		6
August II	0.00		6	0.00		6

last 10 days of June (Fig. 8). These observations, covering with regularity the period from July 1971 throughout all of 1972, have not indicated other periods of settling.

HIBERNATION PHASE.

During the coldest portion of the winter, the colonies of *B. leachi* are lacking completely functional filtering zooids. They resemble a carpet composed of small rounded ampullae completely filled with highly pigmented cells (Figs. 3 and 4). As water temperature drops the colonies undergo a succession of changes culminating in a condition of winter quiescence. Initially there is a notable reduction in general activity: the filtering zooids are less sensitive to mechanical stimuli and the rate of blastogenic development decreases. Under such conditions change in generation is slower, often requiring many days.

In this phase not all the buds reach the stage of filtering zooid, many in fact degenerate together with the parent zooids resulting in an overall reduction in the number of components in the colony. After a series of changes of generations, the number of which depends on environmental factors (temperature and food), none of the buds are capable of functionally replacing the parent zooids and the vascular ampullae, full of pigmented hemocytes, occupy the entire surface of the colony.

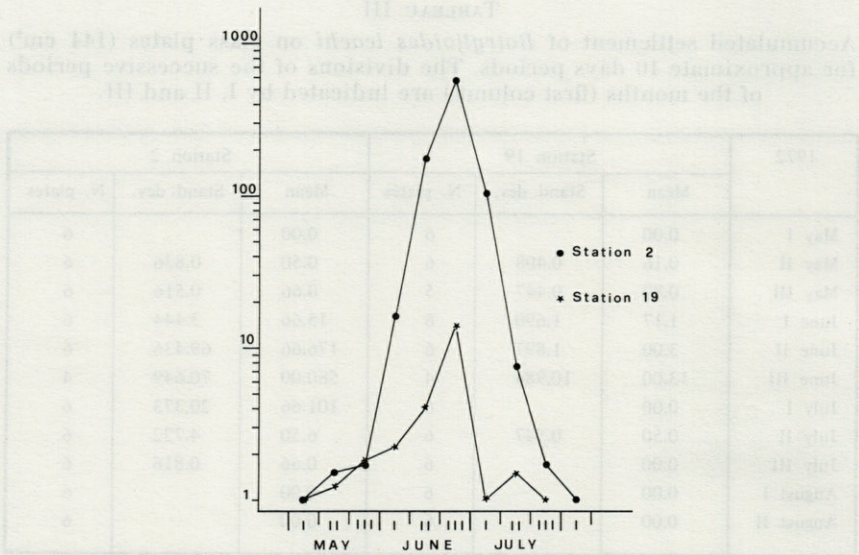


FIG. 8. — Accumulated settlement of *B. leachi* on glass plates (144 cm²) for approximate 10 days periods. The divisions of the successive periods of the months are indicated by I, II and III. The values on the log axis are mean numbers of individuals/plate + 1; i.e. : 0 = 1.

In the spring a few zooids make their appearance at isolated positions on the surface of the colony and from these are reformed small new systems that have no obvious interconnections with each other (Fig. 5). With renewed blastogenic activity there are several changes of generation which lead to a rapid repopulation of the colony surface. At the same time the marginal ampullae assume the elongated appearance typical of a colony in the phase of expansion. By observations of colonies on Eternit panels and of a large volume of material collected periodically from pilings at the different stations (Fig. 9) it was possible to determine the time of initiation and termination of hibernation from 1971-1974.

In 1971 the first signs of reduced activity were noted in November. By the beginning of December about half the colonies examined were already in hibernation or an advanced phase of the precursor stages. By January no active colonies were encountered.

Reactivation began at the beginning of March in 1972. In that year the colonies began to enter into hibernation during December. Reactivation was initiated between 23 March and 5 April of 1973. As in previous years hibernation was first noted somewhat earlier, 15 February, in 1974.

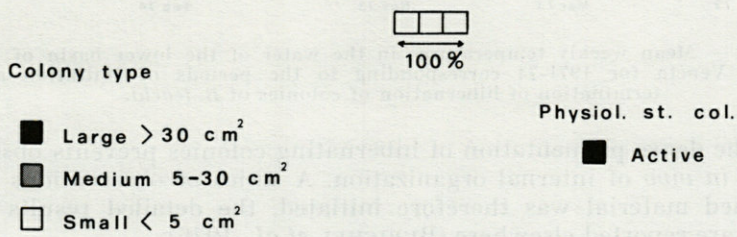
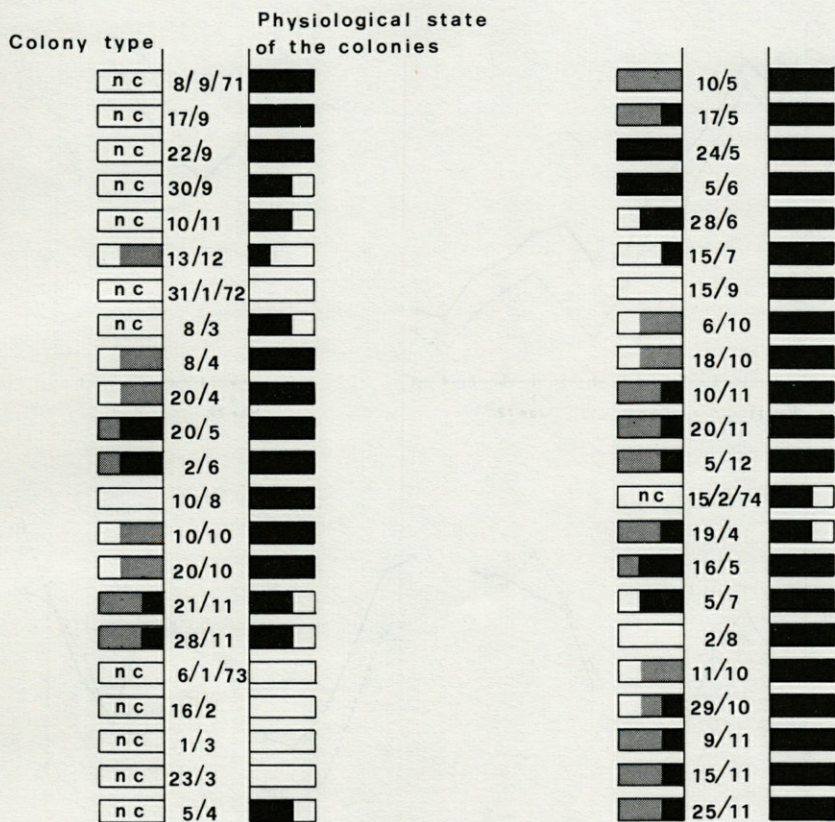


FIG. 9. — Pattern of change in the composition of population with time.

The water temperatures for these periods of observation are illustrated in Fig. 10. It can be seen that the initiation of hibernation was noted as the temperature approached 10 °C and was complete by the time the temperature had dropped consistently below this level.

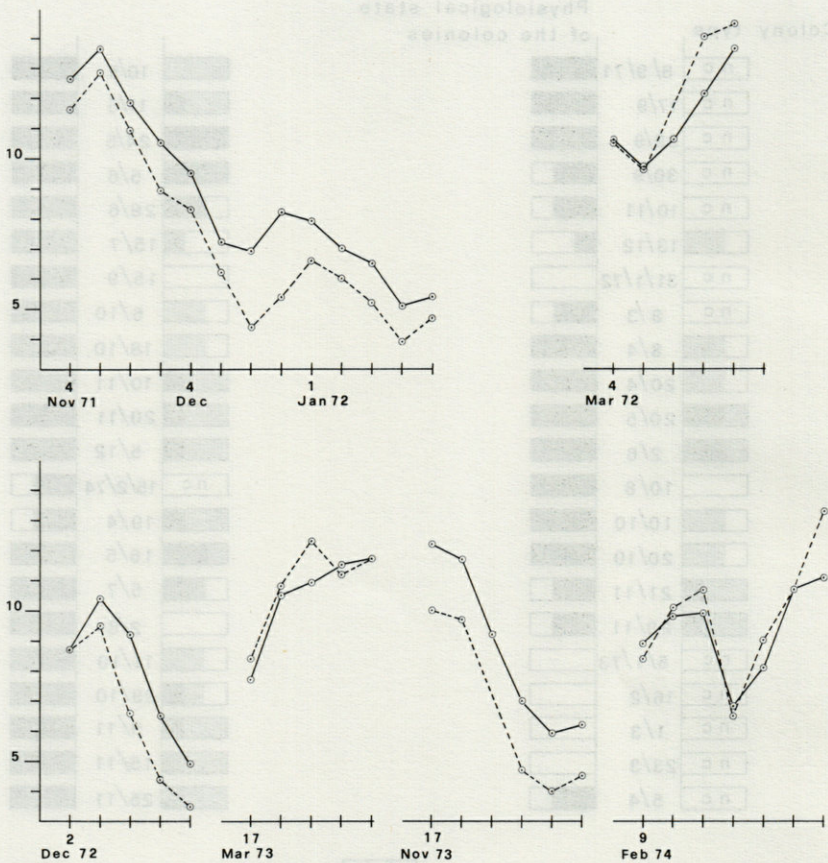


FIG. 10. — Mean weekly temperatures in the water of the lower basin of the Laguna Veneta for 1971-74 corresponding to the periods of initiation and termination of hibernation of colonies of *B. leachi*.

The dense pigmentation of hibernating colonies prevents observation *in vivo* of internal organization. A series of observations on sectioned material was therefore initiated, the detailed results of which are reported elsewhere (BURIGHEL *et al.*, 1976).

Based on these observations it was determined that this phenomenon consists in a general regression of the colonies during which the organs of the zooids and buds break down and are resorbed by the numerous phagocytes present in the hemolymph. In spring the reactivation of the colonies is initiated by the reconstruction of zooids that arise from newly-formed buds that appear along the walls of vessels of the tunic vascular network.

DISCUSSION

Botrylloides leachi undergoes a period of sexual reproduction in the Laguna Veneta that begins in about the second half of May and lasts through the first half of July. This corresponds to the interval in the thermal regime between 17° and 25 °C.

During its life span of about 12 months the colony exhibits several distinct phases of physiological activity. The young colony, established in late spring, undergoes a brief period of blastogenic development that corresponds approximately with the month of June. Growth is rather slow from July through September. In this period of maximum water temperature the colonies often exhibit signs of stress. This period is followed by a period of recovery in autumn that persists until blastogenic development is slowed when the temperature drops below 15°C. After the temperature drops below 10°C the zooids undergo a general regression and the colony, no longer containing filtering zooids, enters into a state of hibernation. In this condition the colonies pass the winter with no indication of overt activity; the tunic surface often becoming covered with detritus and other organisms. During this phase there is a considerable mortality. In spring, with the temperature consistently above 10°C, the colonies enter into a phase of reactivation. This is first signalled by the appearance in the old colonial matrix of small isolated groups of zooids that probably arise from small buds of the vascular type that had formed during the period of hibernation. This reactivation occurs in the Laguna Veneta sometime during March. This reactivation is followed by a period of rapid new blastogenic growth that increases with the rise in water temperature. By the end of May the colonies, already sexually mature, have reached maximum dimensions. After a brief period of sexual reproduction, towards the end of July, the colonies of the preceding year are subject to a new period of high mortality. Thus, during mid-summer, large colonies are encountered only rarely, whereas the small newly-formed colonies are quite abundant.

The possibility of a second period of sexual reproduction in autumn, though not noted by us for the years 1971-1974, cannot be entirely discounted. There were indications of potential larval production, the magnitude of which probably depends on the rate at which water temperature declines and the availability of adequate food in this period.

The phenomenon we have referred to as *hibernation* has been noted by BANCROFT (1903) in one colony he transferred to laboratory aquaria. It is somewhat strange that, after his mention of

this manifestation of response to stress, it has not since been reported by others working with *Botrylloides*. BANCROFT hypothesized that the phenomenon, labelled by him "aestivation", was caused by a rise in temperature though he had no adequate controls on his observations. In fact, under conditions of laboratory rearing, this phenomenon of "aestivation" or "hibernation" can be provoked quite readily by a variety of environmental factors : e.g. a scarcity of food ; presence of toxic materials ; low levels of dissolved oxygen. It therefore appears to be a non-specific response to unfavourable environmental conditions.

BANCROFT attributed considerable significance to his observation of the development of a small "lobe" within the degenerating colony. This "lobe", he hypothesized, was the only portion of the colony that would survive and later serve as the starting point for the reconstruction of the colony. We have never noted such "lobe" formation in the overwintering colonies under natural conditions. It should be pointed out, however, that such "lobe" formation is commonly observed in colonies maintained in aquaria. This is easily explained by the fact that in such closed systems the regression of the colonies usually does not proceed uniformly or with continuity due to variations in the stressing factors. Hence the stressed colonies are capable of occasional spurts of growth in the marginal areas whereas degeneration is more or less irreversible in the more internal areas.

BANCROFT also noted that the pigmentation of the colony resulting from such involution resembled that of *Botrylloides luteum* Von Drasche, whereas the original pigmentation was typical of *Botrylloides gascoi* Della Vale (at present both these species are recognized as synonyms of *B. leachi*). This rather interesting observation might be an indication of some variation in the metabolism of the colony under the conditions leading to "aestivation". We have never noted such variation in pigmentation in the colonies collected from the Laguna, which, regardless of phase, are consistently of a red-orange colour.

Our observations on the distribution of this species in the Laguna Veneta indicate that it is consistently absent in the lower portions of the Southern basin, where the water is quite shallow (0.5-2.0 m) and subject to considerable extremes of both temperature and salinity. The most profuse distribution is in correspondence with the larger and deeper canals in the upper portion of the area studied. Such a distribution, in addition to the restricted seasonal activity of the species, indicates a rather limited thermal range for normal function as well as a rather restricted tolerance to low salinities. This conclusion is somewhat contrary to the observations of DYBERN (1969) who found *B. leachi* to be most

abundant in the innermost reaches and at shallow depths in some Norwegian fjords. It is quite probable that the two populations (Norway and Laguna) represent two distinct geographical races, each of which reflects in its physiological profile considerable selection for tolerance to general hydrographic conditions prevailing in their respective habitats. In fact, DYBERN (1967) has demonstrated just such a pattern of physiological selection in several distinct populations of *Ciona intestinalis*.

In all probability salinity and temperature are not the only factors that influence the distribution of *B. leachi*. We suspect, as suggested by our observations, that dissolved oxygen and the abundance of the proper planctonic material are also significant factors. However, it would be hazardous to draw any definitive conclusion concerning this based only on field observations made in the not easily characterized environment of the Laguna Veneta.

SUMMARY

The biological cycle of *Botrylloides leachi* was studied in the Laguna Veneta by observations on populations attached to both artificial surfaces (fouling plates) and to natural substrates. The duration of the colonial life span, the period of sexual reproduction and the settling rates were determined over a period of more than 3 years.

During its life span of about one year a colony of *B. leachi* passes through several distinct physiological stages. The colonies newly settled in spring and early summer grow quite slowly during the months of Aug.-Sept. In the autumn blastogenic growth is quite rapid until it ceases rapidly with a drop of temperature below 15°C.

At temperatures below 10°C the colonies are in a stage of hibernation during which filtering zooids are absent. In March the colonial matrix is repopulated with zooids derived from small buds of the vascular type that had developed during the phase of hibernation. This blastogenic development occurs quite rapidly and by May the colonies are at a maximum size.

Sexual reproduction takes place from May to July, corresponding to the thermal interval between 17 and 25°C. This is followed by a period of high mortality for the colonies of the previous year class. The distribution of the species in the Laguna indicates that optimal conditions are provided by an environment free of both high and low extremes of temperature and with a relatively high salinity.

RÉSUMÉ

Le cycle biologique de *Botrylloides leachi* dans la Lagune de Venise a été étudié à l'aide d'observations périodiques des populations vivant sur des plaques immergées ou dans le milieu naturel.

On a déterminé pendant trois ans la durée du cycle vital, la période et la durée de la reproduction sexuée, les valeurs d'établissement des nouvelles colonies.

En général le cycle biologique des colonies de *Botrylloides leachi* dure un an et présente différents stades physiologiques. Les colonies nées au printemps se développent très lentement pendant les mois chauds d'août jusqu'à septembre. En automne l'accroissement blastogénétique devient plus marqué mais il ralentit brusquement lorsque la température baisse fin automne. Pendant l'hiver, avec des températures inférieures à dix degrés centigrades, les colonies se trouvent en phase d'hibernation, c'est-à-dire qu'elles sont dépourvues de zooïdes filtrants. Au mois de mars suivant, la matrice de la colonie se peuple de nouveaux zooïdes provenant du développement de petits bourgeons de type vasculaire formés pendant la phase d'hibernation. Ensuite le développement blastogénétique se produit très rapidement et, au mois de mai, les colonies atteignent leurs dimensions maximales. De mai jusqu'à juillet, dans un intervalle entre 17° et 25°C a lieu la reproduction sexuée qui est suivie par une période de haute mortalité.

La distribution de *Botrylloides leachi* dans la Lagune de Venise suggère l'hypothèse que cette espèce s'adapte mal aux basses salinités et aux températures extrêmes (hautes ou basses).

ACKNOWLEDGEMENTS.

I am grateful to professor A. Sabbadin for reading through the manuscript, to Dr. W.J. Canzonier and Dr. E. Ciriello for advice and to the technicians of the Hydrobiological Station of Chioggia for their help.

LITERATURE CITED

- BANCROFT, F.W., 1903. Aestivation of *Botrylloides gascoi* Della Valle. Mark Anniversary Volume. 8 : 149-166.
- BERRILL, N.J., 1941. The development of the bud in *Botryllus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 80 : 169-184.

- BERRILL, N.J., 1947. The developmental cycle of *Botrylloides* Q. *Jl. microsc. Sci.*, 88 : 393-407.
- BRUNETTI, R., 1974. Observations on the life cycle of *Botryllus schlosseri* (Pallas) (Ascidacea) in the Venetian Lagoon. *Boll. Zool.*, 41 : 225-251.
- BURIGHEL, P., G. ZANIOLO & R. BRUNETTI. Hibernation of *Botrylloides leachi* (Savigny) (Ascidacea) : Histological observations. (In preparation).
- DYBERN, B.I., 1967. The distribution and salinity tolerance of *Ciona intestinalis* (L.) *F. typica* with special reference to the waters around southern Scandinavia. *Ophelia*, 4 : 207-226.
- DYBERN, B.I., 1969. Distribution and ecology of Ascidiaceans in Kviturdvickpollen and Vågsbøpollen on the west coast of Norway. *Sarsia*, 37 : 21-40.
- SABBADIN, A., 1955. Osservazioni sullo sviluppo, l'accrescimento e la riproduzione in *Botryllus schlosseri* (Pallas) in condizioni di laboratorio. *Boll. Zool.*, 22 : 243-263.

Reçu le 9 janvier 1976.

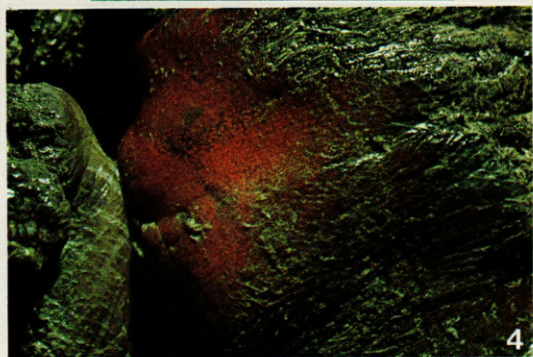
- BRUNETTI, R. 1947. The developmental cycle of *Botryllus leachi*. *Ann. Mag. Nat. Hist. (Zool.)* 88: 393-407.
- HUNTER, R. 1974. Observations on the life cycle of *Botryllus leachi* (Thales) (Ascidacea) in the Venetian Lagoon. *Boll. Zool.* 41: 225-231.
- HUNTER, R., G. NARDINI & R. BRUNETTI. Hibernation of *Botryllus leachi* (Thales) (Ascidacea): Histological observations on propagation. *Ann. Mag. Nat. Hist. (Zool.)* 88: 393-407.
- BRUNETTI, R. 1967. The distribution and seasonal tolerance of *Botryllus leachi* (Thales) (Ascidacea) in the waters around southern Scandinavia. *Opuscula Zoologica* 4: 207-222.
- BRUNETTI, R. 1969. Distribution and ecology of *Botryllus leachi* (Thales) (Ascidacea) on the west coast of Norway. *Zeitschr. für Tierökologie* 18: 21-40.
- BRUNETTI, R. 1955. Osservazioni sulla ecologia e l'attitudine a hibernazione di *Botryllus leachi* (Thales) in condizioni di laboratorio. *Boll. Zool.* 32: 243-252.
- Recup. in 3 gennaio 1976.

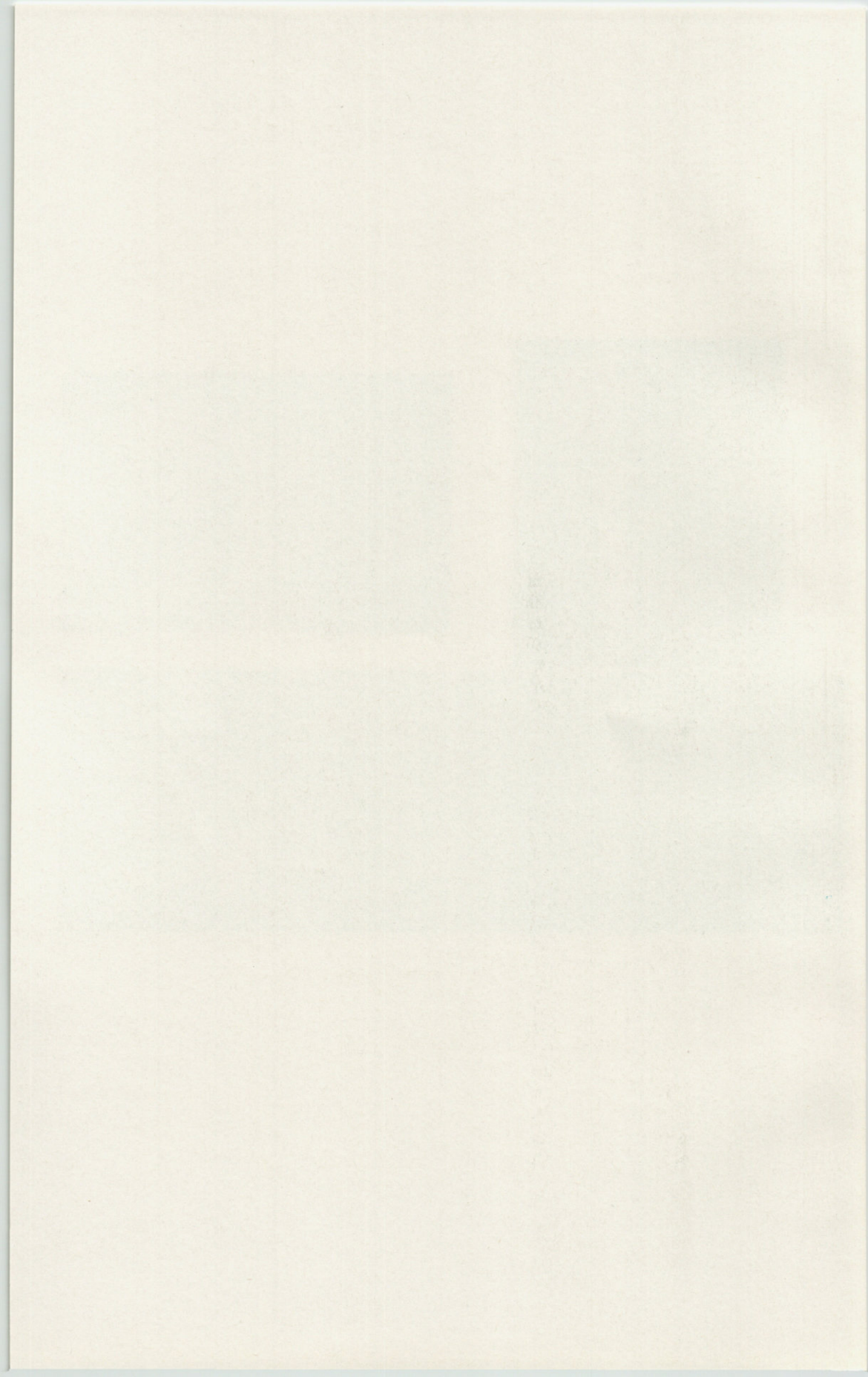
FIG. 2. — Colony of *B. leachi* during period of rapid growth on abestos-cement panel at station 2.

FIG. 3. — Colony of *B. leachi* in hibernation. Some filtering zooids are still visible.

FIG. 4. — Colony of *B. leachi* in hibernation.

FIG. 5. — Colony of *B. leachi* at time of reactivation. Small groups of zooids are seen emerging through a layer of sediment that had accumulated on the colony surface during the winter.





**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE
ET ÉCOLOGIQUE DES CIVELLES
(*ANGUILLA ANGUILLA* LINNÉ 1758)
LORS DE LEUR PÉNÉTRATION
DANS UN ÉTANG MÉDITERRANÉEN**

**I — RECRUTEMENT ET BIOMÉTRIE
AU COURS D'UN CYCLE ANNUEL ⁽¹⁾**

par Raymonde FINIGER

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The recruitment of elvers in the brackish water lagoon of Bages-Sigean (Aude) was studied during the year 1975. The elvers enter the lagoon, attracted by the low salinity water flowing out towards the sea. This situation occurs at each north wind blast. The analysis of the morphometric data shows a variation in total length during the year.

INTRODUCTION

Une étude exhaustive des données bibliographiques montre le peu de travaux concernant la pénétration des Civelles dans les étangs méditerranéens et plus généralement, leur biologie. Les

(1) Ce travail a été réalisé avec l'aide du C.N.R.S., ATP n° 1318 : Dynamique des populations, en collaboration avec M. RAZOULS et en liaison avec le laboratoire d'Hydrobiologie de l'Université de Montpellier (M. AMANIEU) et le laboratoire de l'Institut National de la Recherche Agronomique de Biarritz (M. LAMARQUE).

Anguilles représentent une part non négligeable dans l'économie de la région et les possibilités à long terme de l'exploitation du stock sont conditionnées par l'importance et les conditions de recrutement, et par les causes de mortalité. Nous nous sommes proposée de suivre les entrées de Civelles au cours de l'année dans un étang côtier du Languedoc, l'étang de Bages-Sigean, dont le site est parfaitement adapté à cette étude. Dans la première partie de ce travail, nous avons cherché à définir le cycle annuel quantitatif des entrées et les facteurs qui le déterminent, et à préciser les données morphométriques des Civelles.

I. — CONDITIONS GÉOGRAPHIQUES ET PRINCIPAUX FACTEURS ÉCOLOGIQUES

Toutes les Civelles ont été prélevées dans le chenal de Port-La-Nouvelle, grau de l'étang de Bages-Sigean (Aude). La particularité du site nécessite une présentation à la fois géographique et climatologique, afin de préciser les principales conditions écologiques.

DONNÉES GÉOGRAPHIQUES (Fig. 1).

Le chenal de Port-La-Nouvelle est l'unique grau reliant le complexe lagunaire de Bages-Sigean à la mer Méditerranée. Ce grau a une longueur de 2,5 km, une largeur de 25 à 30 m et une profondeur variant de 3 à 6 m. L'orientation est nord-ouest à sud-est comme l'étang.

Ce chenal est aussi un port. Pour éviter l'envasement rapide du port, un système de vannes est installé à l'entrée de l'étang. Il permet de régulariser et de contrôler totalement les échanges d'eau entre l'étang et la mer.

FACTEURS ÉCOLOGIQUES.

Vents (Fig. 2).

Il existe deux sortes de vents dominants :

— les vents de secteur nord à nord-ouest aussi appelés « Tramontane » ou « Cers » ; ces vents sont secs, froids, violents et aussi les plus fréquents ;

— les vents de secteur sud à sud-est ou vents « Marins » ; ils sont chargés d'humidité et rarement forts.

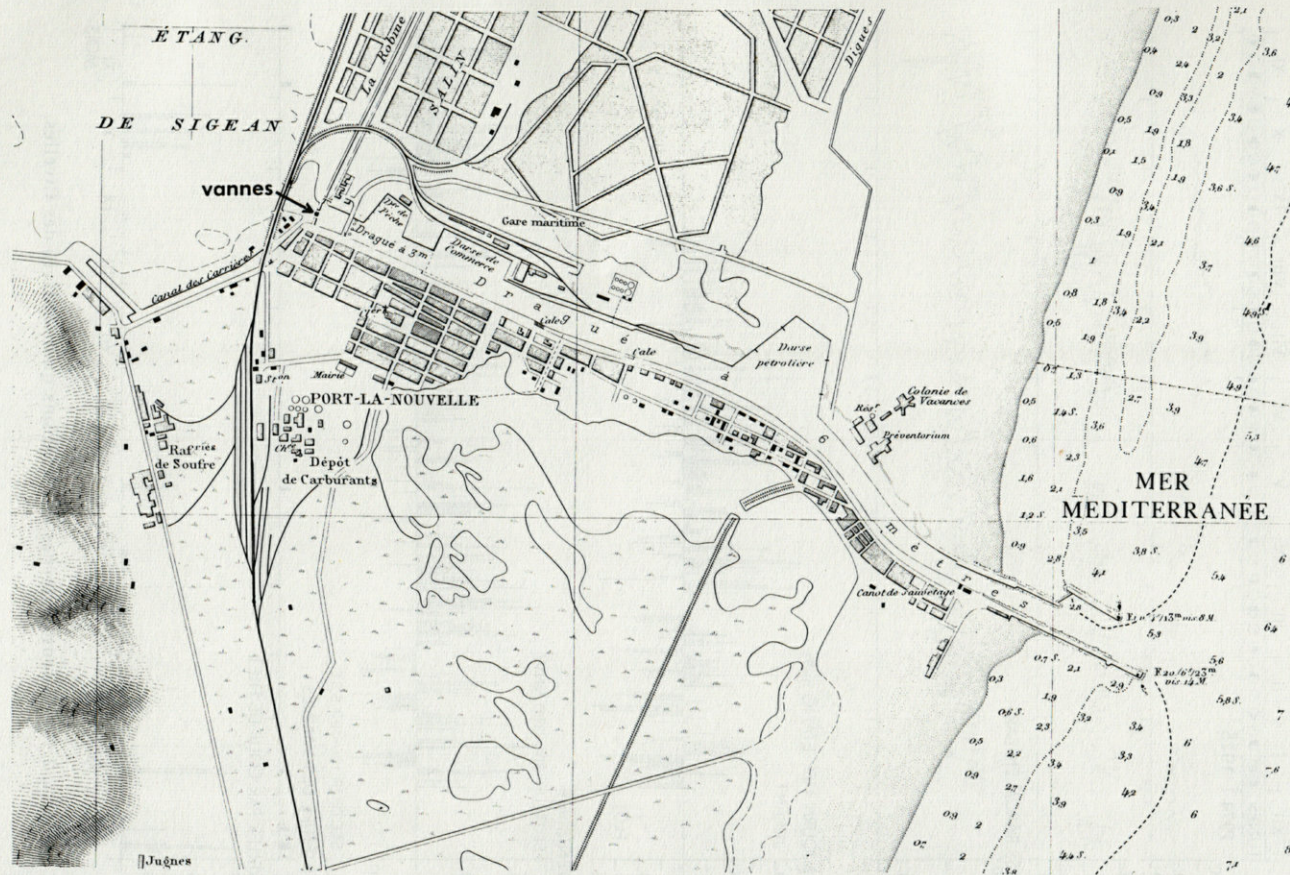


FIG. 1. — Chenal de Port-la-Nouvelle. Extrait de la carte n° 5104 du Service Hydrographique de la Marine.

Effet des vents sur les masses d'eau en présence (Fig. 2).

Les échanges entre l'étang et la mer dépendent de la direction des vents. Les vents de nord soufflent de l'étang vers la mer entraînant les eaux ainsi que la végétation. Les vents du sud-est soufflent en sens inverse en favorisant l'entrée d'eau de mer dans le complexe lagunaire.

Les courants peuvent être parfois très forts comme par exemple le 7 janvier où pour un vent de nord de force supérieure à 15 m/s, le courant sortant avait une vitesse comprise entre 40 et 60 m/s.

Onde de marée (Fig. 3 A, B).

Un marégraphe est placé juste à l'entrée de l'étang, en amont des vannes. Les enregistrements permettent de distinguer un cycle semi-diurne de très faible amplitude par 24 heures.

Cependant, les courants de marées, le courant de flot (mer-étang) et le courant de jusant (étang-mer) ne sont pas négligeables. Ils sont variables en fonction des heures de la marée, et peuvent être fortement augmentés avec les conditions météorologiques : le débit du jusant croît avec les vents du nord, et le débit du flot avec les vents du sud.

Salinité (Fig. 3, D).

La salinité varie en fonction du lieu de prélèvement par rapport à la mer. A l'entrée du chenal, la salinité est comprise entre 35 et 37 ‰. A l'autre extrémité, la salinité varie de 15 à 30 ‰. Les variations dépendent essentiellement des échanges d'eau entre l'étang et la mer.

Température (Fig. 3, C).

Les variations annuelles de la température dans le chenal sont plus fortes que celles enregistrées en mer. La différence entre le mois le plus chaud (août 23°C) et le mois le plus froid (décembre 8°C) est de 15°C dans le chenal, contre 12°C en mer. Les variations sont directement liées à celles de la température de l'air ; la faible profondeur du chenal ne fait que les augmenter.

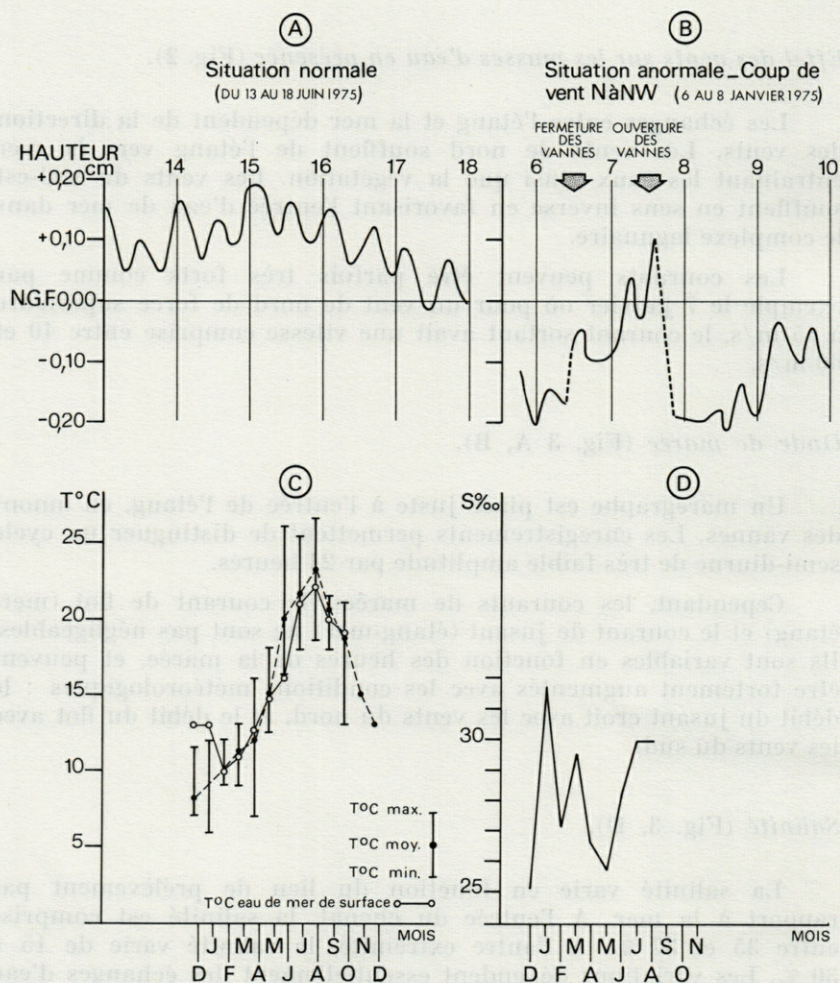


FIG. 3. — Onde de marée à Port-la-Nouvelle : A, B, ondes de marée ; C : variations de la température moyenne ; D : variations de la salinité moyenne.

II. — RAPPEL SUR LE CYCLE DE L'ANGUILLE

ANGUILLA ANGUILLA L. 1758

ET CONNAISSANCE ACTUELLE

SUR LA BIOLOGIE DU STADE CIVELLE

Depuis Johannes SCHMIDT (1912-1922) on admet que les Anguilles d'Europe vont pondre dans l'Atlantique nord, plus précisément

dans la mer des Sargasses, de mars à juillet, entre 100-200 m, à 20°C. De l'œuf sort une larve pélagique : le *Préleptocéphale*, lequel se transforme en une autre larve de forme aplatie comme une feuille : le *Leptocéphale*. C'est sous cette forme qu'il est transporté par le Gulf Stream jusqu'aux côtes européennes. La migration dure environ 3 ans.

A leur arrivée sur le plateau continental, les *Leptocéphales* se transforment en *Civelles* de forme cylindrique et transparente. La métamorphose s'effectue au-dessus des fonds compris entre 2 000 et 200 mètres. Celles-ci remontent les cours d'eau ou restent dans les étangs côtiers pour se transformer en Anguilles jaunes qui, à maturité sexuelle, donneront les Anguilles argentées qui elles, retourneront en mer pour pondre. Le schéma de la Fig. 4 résume notre connaissance actuelle du cycle biologique.

Dans le cas des Anguilles méditerranéennes, un problème se pose. GRASSI, 1914 et MAZZARELLI, 1914, proposent une aire de ponte dans la mer Tyrrhénienne en se fondant sur les similitudes écologiques entre la mer des Sargasses et cette partie de la Méditerranée, et les quelques *Leptocéphales* pêchés, de tailles inférieures à 30 mm. EKMAN (1932) suppose que la Méditerranée est un « piège » à Anguilles où, entrées sous forme de *Civelles*, elles restent jusqu'à leur mort sans se reproduire. SCHMIDT (1924) ne propose qu'une seule aire de ponte : la mer des Sargasses.

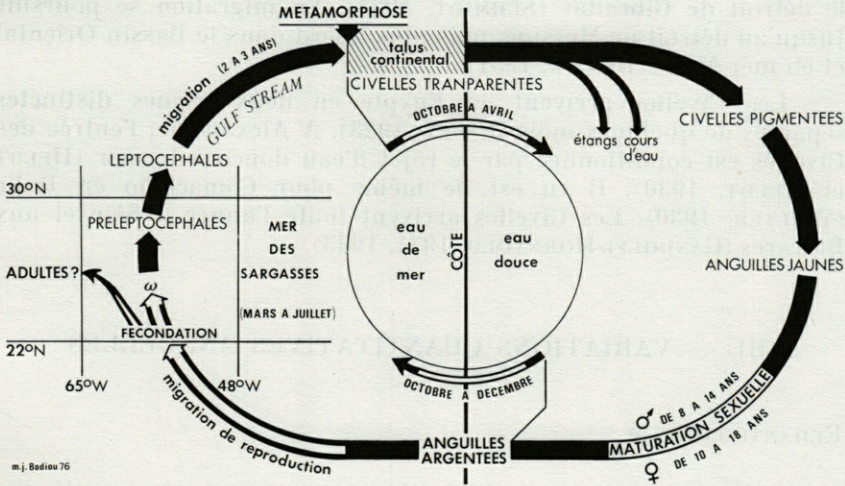


Fig. 4. — Cycle biologique de l'Anguille.

L'étude des groupes sériques entre les Anguilles atlantiques et méditerranéennes ne permet pas de conclure en faveur d'une aire de ponte méditerranéenne. En effet, s'il existe des différences entre les groupes sériques des Anguilles atlantiques et méditerranéennes, il en existe aussi entre les différentes populations d'Anguilles en Méditerranée (DRILHON et FINE, 1971).

La migration des Civelles a surtout été étudiée sur les côtes atlantiques et en Baltique. La montée se fait de nuit, dans les couches superficielles et principalement à marée montante, donc en profitant du flux d'eau (DEELDER, 1960 ; CREUTZBERG, 1961).

Les variations de température, de salinité, ne semblent pas avoir d'importance sur le comportement, de même que les phases de la lune (DEELDER, 1960 ; CREUTZBERG, 1961).

Pour certains auteurs c'est « l'odeur » de l'eau douce qui attirerait les Civelles (CREUTZBERG, 1961).

Dans les estuaires, les Civelles nagent en banc serré ou en cordon. Elles se déplacent à contre-courant (BERTIN, 1951). La période migratoire se situe en Atlantique du mois d'octobre aux mois d'avril-mai. D'octobre à décembre, les Civelles arrivent sur les côtes du Portugal, de l'Espagne et la côte basque française. En janvier elles atteignent les côtes Vendéennes. Elles font leur apparition en Manche et dans la mer du Nord en février-mars. Elles pénètrent dans la mer Baltique en avril-mai (BERTIN, 1951, d'après SCHMIDT).

En Méditerranée, les Civelles arrivent en grande quantité par le détroit de Gibraltar (SCHMIDT, 1924). La migration se poursuit jusqu'au détroit de Messine, puis plus à l'est dans le Bassin Oriental et en mer Noire (BERTIN, 1951).

Les Civelles arrivent en Egypte en deux vagues distinctes séparées de quelques mois (PAGET, 1923). A Alexandrie, l'entrée des Civelles est conditionnée par le rejet d'eau douce à la mer (HELDT et HELDT, 1930). Il en est de même pour Comacchio en Italie (WALTER, 1930). Les Civelles arrivent toute l'année à Sète et aux Baléares (GANDOLFI-HORNYOLD, 1931, 1933).

III. — VARIATIONS QUANTITATIVES ANNUELLES

ECHANTILLONNAGE.

L'étude entreprise consiste à évaluer le nombre de Civelles entrant dans l'étang de Sigeon et à définir les modalités de leur

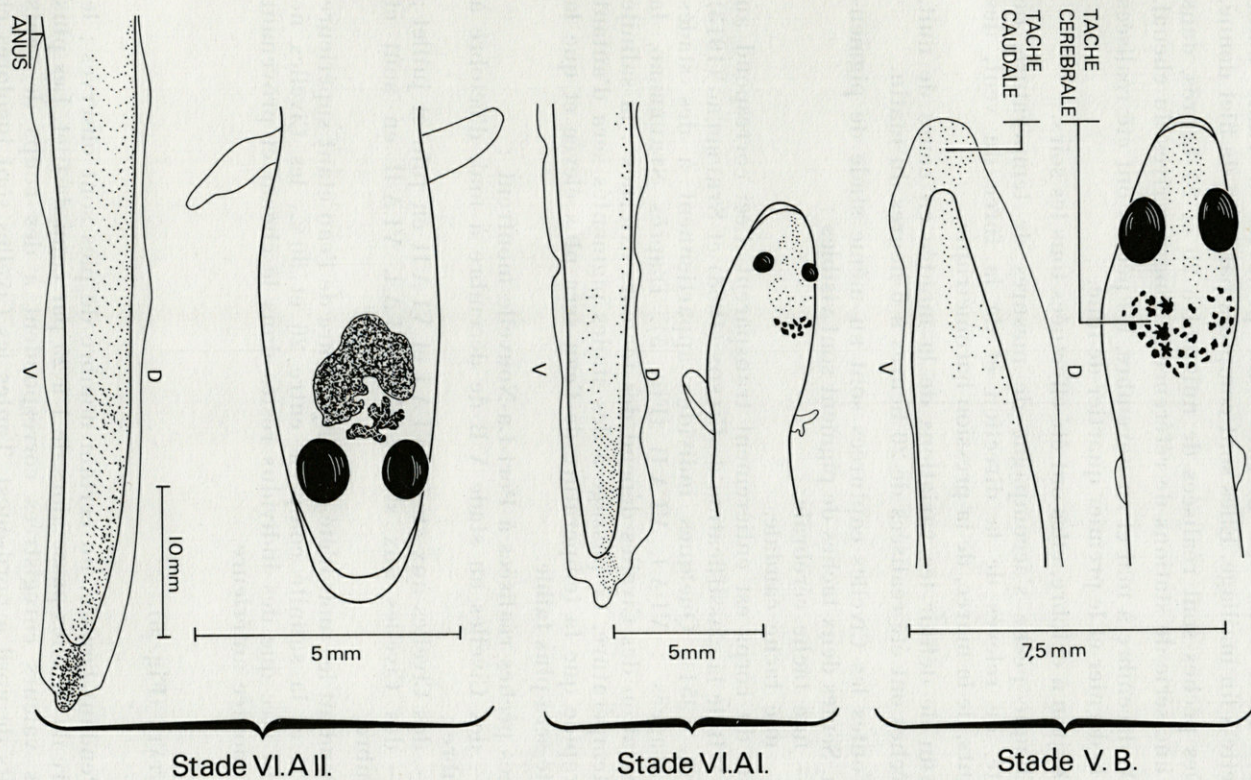


FIG. 5. — Etat de la pigmentation chez les Civelles : a : stade V B ; b : stade VI A I ; c : stade VI A II

montée. Pour cela, les Civelles sont prélevées à l'aide d'une épuisette à fin maillage. Elles sont comptées par coup de filet donné.

Des pêches sont réalisées de nuit entre 20 et 24 heures, dans toute une série de stations de référence le long des rives du chenal.

De décembre à mai et en novembre, les pêches ont été réalisées entre le dernier et le premier quartier de lune.

De juin à octobre, elles ont été effectuées tous les soirs.

Chaque pêche s'accompagne de mesures de température, de salinité, de relevés de la direction et de la force du vent, des courants, de la marée, de la pression barométrique.

Afin de définir les variations de la montée en cours de nuit, des pêches ont été réalisées de 20 heures à 6 heures du matin.

Toutes les Civelles capturées sont au même stade de pigmentation. Seules deux taches de pigment sont visibles :

- une tache cérébrale,
- une tache caudale,

le reste du corps est entièrement transparent. Ceci correspond au stade V B de la classification de GILSON (1908) et STRUBBERG (1913) (BERTIN, 1951). Quelques individus appartiennent à des stades plus avancés : VI A I, VI A II (Fig. 5). D'après STRUBBERG, la pigmentation des Civelles dépend des facteurs externes : la salinité et la température. Le passage à des stades pigmentés sera d'autant plus rapide que la température de l'eau sera plus élevée et que la salinité sera plus faible.

Les pêches réalisées à Port-La-Nouvelle montrent :

- des Civelles au stade V B de décembre à mai, d'octobre à décembre ;
- des Civelles aux stades VI A I et VI A II en juin et juillet ;
- des Civelles aux stades V B, VI A I, VI A II en août et septembre.

Pendant les mois d'été, la température de l'eau étant supérieure à 20 °C et la salinité comprise entre 26 et 30 ‰, les Civelles ne peuvent être que des individus restés dans le chenal et provenant d'une montée antérieure.

RÉSULTATS (Fig. 6).

Pendant l'année, un certain nombre de pics sont observés ; le nombre de Civelles passe alors de 1 à 25 par coup de filet. Les plus hautes valeurs enregistrées correspondent à des coups de vents violents de nord à nord-ouest. Toutes les Civelles sont incolores et appartiennent au groupe VB. Pendant ces coups de vents et tant

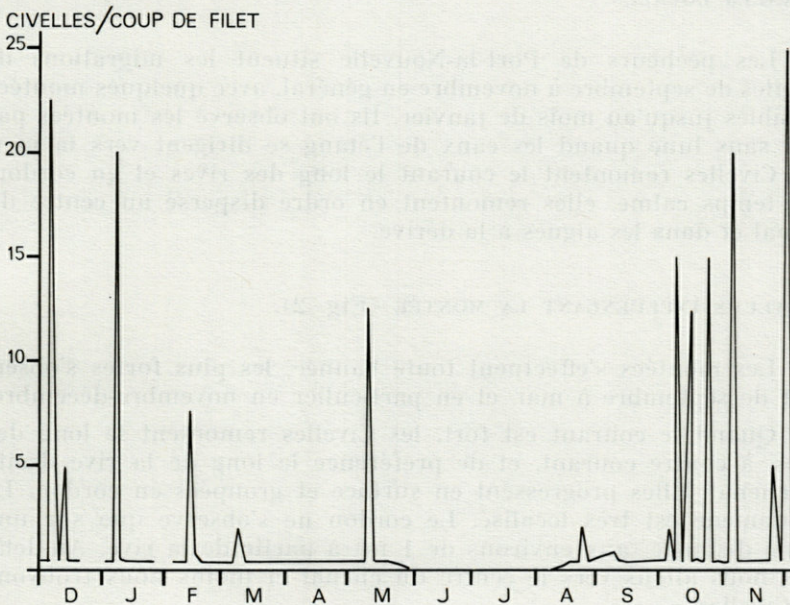


FIG. 6. — Cycle annuel des prises de Civelles par coups de filet.

que les vannes restent ouvertes, un courant d'eau dessalée s'établit entre l'étang et la mer. « L'odeur » de l'eau douce attirant les Civelles nous observons une montée. Ceci est en accord avec les expériences de CALLAMAND (1943) et CREUTZBERG (1961). Si les vents sont forts et si les vannes sont fermées, nous observons en aval de celles-ci, une accumulation d'individus facilitant les captures. Les Civelles diminuent en nombre jusqu'à disparaître dès que les vannes sont ouvertes à nouveau.

Les plus faibles valeurs dans le nombre des Civelles capturées correspondent d'une part à des périodes de temps calme et d'autre part à des vents marins de secteur sud à sud-est. Pendant ces périodes, notre méthode d'échantillonnage comporte un biais : en effet seules les rives du chenal sont explorées. Or, par période de calme, les Civelles peuvent remonter par le centre du chenal où le courant est plus faible.

Pendant les mois de juin-juillet, quelques Civelles pigmentées (stades VI A I et VI A II) ont été prélevées. Ces deux mois ont été caractérisés par des journées sans vent. Ceci peut expliquer le peu de Civelles prises.

DONNÉES LOCALES.

Les pêcheurs de Port-la-Nouvelle situent les migrations de Civelles de septembre à novembre en général, avec quelques montées possibles jusqu'au mois de janvier. Ils ont observé les montées par nuit sans lune quand les eaux de l'étang se dirigent vers la mer. Les Civelles remontent le courant le long des rives et en cordon. Par temps calme, elles remontent en ordre dispersé au centre du chenal et dans les algues à la dérive.

FACTEURS INFLUENÇANT LA MONTÉE (Fig. 2).

Les montées s'effectuent toute l'année, les plus fortes s'observent de septembre à mai, et en particulier en novembre-décembre.

Quand le courant est fort, les Civelles remontent le long des rives, à contre courant, et de préférence le long de la rive droite du chenal. Elles progressent en surface et groupées en cordon. Le phénomène est très localisé. Le cordon ne s'observe que sur une faible distance (aux environs de 1 m) à partir de la rive. Au-delà, plus nous allons vers le centre du chenal et moins nous trouvons de Civelles.

Quand le courant est faible, la montée se fait sur toute la largeur du chenal. D'autre part, il n'est pas rare d'en trouver dans les Zostères à la dérive.

Phases de la lune.

Les pêcheurs locaux estiment que les montées de Civelles se font pendant la période de nouvelle lune. Nos observations ne nous ont pas permis de mettre en évidence la relation « phase de la lune-montée ». Les montées se font aussi bien par nouvelle lune que par pleine lune.

Salinité.

Les variations journalières de salinité ne semblent pas avoir d'influence sur les montées. Nous avons observé que les montées sont concomitantes aux brusques dessalures dues à la vidange de l'étang, faisant suite au coup de vent de nord à nord-ouest.

Température.

Les montées ont cessé d'être importantes quantitativement quand la température de l'eau de surface a dépassé 15 °C. Malheu-

reusement, aucun coup de vent n'est intervenu durant la période estivale. Nous ne pouvons mettre en évidence le rôle de la température sur les migrations de Civelles.

Vents, courants.

Nous avons vu que le complexe lagunaire tendait à se vider par vent de secteur nord à nord-ouest. L'examen des salinités à ce moment-là, montre que l'eau qui s'écoule est dessalée. Un courant d'eau est dirigé vers la mer.

Nous avons remarqué que les montées ont lieu lorsque ces conditions sont réalisées (1).

VARIATIONS QUANTITATIVES PENDANT LA MONTÉE.

Au cours de la nuit, les variations quantitatives de Civelles suivent les variations des conditions externes : vent et courant essentiellement. Tant que le vent du nord souffle et que le courant est dirigé nord-sud, donc vers la mer, les Civelles nagent le long des rives, en cordon.

Si le vent s'annule, le courant diminue, la montée est alors moins localisée dans le chenal. Des Civelles sont capturées de la rive au centre. Si le courant s'annule ou change de direction, le nombre de Civelles prises par coup de filet diminue en passant de 25 et plus, à 5 jusqu'à s'annuler. On peut supposer que les Civelles peuvent alors s'enfouir dans le substrat en attendant de nouvelles conditions favorables, ou bien migrer en ordre dispersé au centre du chenal. Nos engins de pêche sont alors inefficaces. Dans cette situation nous introduisons un biais expérimental.

Au cours de la nuit, par temps calme, le renversement de courant de marée est accompagné d'une variation du nombre de Civelles (1 à 5) par coup de filet. Pendant le jusant (courant descendant) ce nombre passe à 10.

IV. — DONNÉES MORPHOMÉTRIQUES ET VARIATIONS PONDÉRALES

Les données morphométriques sur les Anguilles sont dues à SCHMIDT (1912) puis à EGE (1939). Ces auteurs ont consacré essen-

(1) Ceci explique que les montées ne sont pas liées aux phases de la lune et qu'elles se font aussi bien par pleine lune que par nouvelle lune.

tiellement leur étude aux Anguilles adultes et ont défini un certain nombre de caractères en fonction de la longueur totale :

- la longueur préanale ;
- la distance ano-dorsale ;
- la longueur de la tête ;
- la longueur préanale sans la tête ;
- la longueur prédorsale sans la tête.

L'étude morphométrique des Civelles reste à préciser et à comparer aux données bibliographiques précédentes.

A. — DONNÉES MORPHOMÉTRIQUES.

1) Méthodes de travail.

Un lot de Civelles (100 ou plus) est fixé, puis conservé dans du formol à 10 % pendant 24 heures après la pêche, temps au bout duquel elles sont mesurées. Les différentes mesures effectuées sont (Fig. 7) :

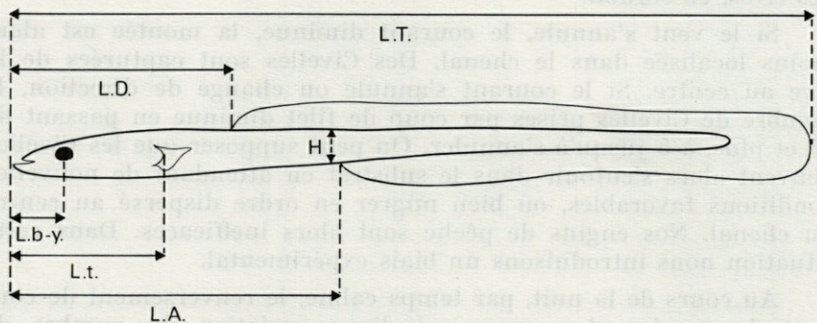


FIG. 7. — Différentes mesures effectuées sur la Civelle.

- la longueur totale LT mesurée de la pointe du museau à l'extrémité de la nageoire « caudale » ;
- la longueur prédorsale LD mesurée de la pointe du museau au 1^{er} rayon de la nageoire « dorsale » ;
- la longueur préanale LA mesurée de la pointe du museau au 1^{er} rayon de la nageoire « anale » ;
- la longueur de la tête Lt mesurée de la pointe du museau à l'opercule ;
- la hauteur du corps H mesurée au niveau de l'anus ;
- la distance bout du museau-yeux Lby .

Les rapports suivants sont déduits en fonction de la longueur totale :

– la distance ano-dorsale

$$\frac{LA - LD}{LT} \times 100 = \text{d.a.d.}$$

– la longueur préanale

$$\frac{LA}{LT} \times 100$$

– la longueur préanale sans la tête

$$\frac{LA - LT}{LT} \times 100$$

– la longueur de la dorsale sans la tête

$$\frac{LD - Lt}{LT} \times 100$$

– la longueur de la tête

$$\frac{Lt}{LT} \times 100$$

2) Résultats.

a) *Distribution annuelle des tailles* (Fig. 8).

1) Les histogrammes de fréquence de taille (longueur totale) ont une allure de « courbe en cloche ». Par la méthode des probits nous obtenons des droites. Les distributions mensuelles sont donc normales.

2) La différence mensuelle entre les tailles extrêmes n'est que de 2 cm. La dispersion des tailles est constante et réduite. Le recrutement se fait dans des limites de taille constantes.

b) *Examen des différentes longueurs mesurées.*

1. — La longueur totale (Tableau I, Fig. 9 A).

La longueur totale moyenne varie au cours des mois. La taille des Civelles des mois de février, mars, avril et juin est inférieure à

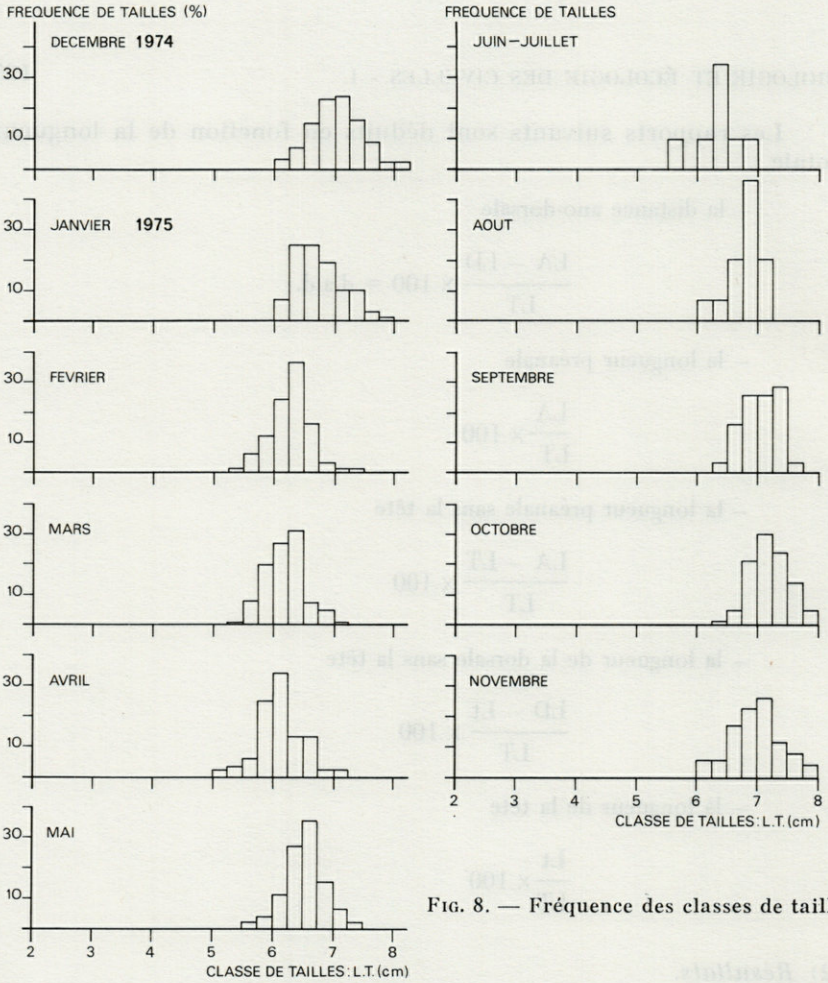


Fig. 8. — Fréquence des classes de taille.

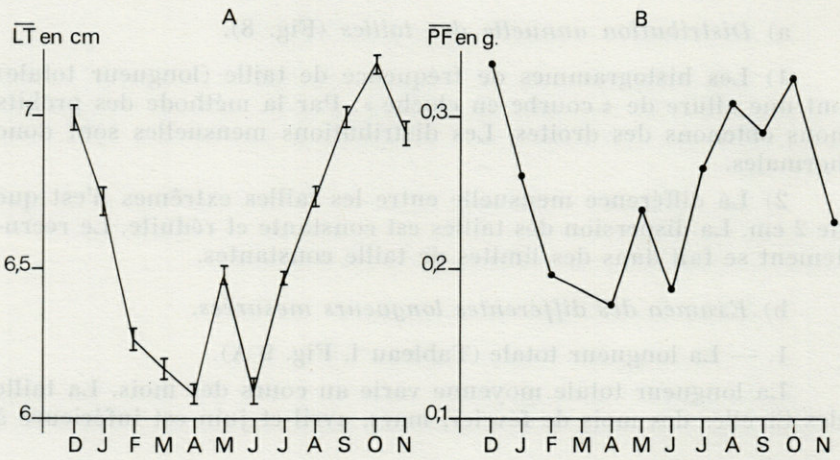


Fig. 9. — A : variations de la longueur totale moyenne (L_T) ; B : variations du poids frais moyen (P_F).

celle des Civelles des autres mois. La comparaison des moyennes montre que la différence est significativement différente (probabilité $p = 0,01$). HELDT et HELDT (1930) et MENZIES (1936) ont observé des différences de 6 mm et plus entre les Civelles arrivées au début et à la fin de la saison de captures. Les auteurs montrent que les Civelles d'hiver sont les plus grandes.

Discussion. — On peut supposer (d'après SCHMIDT, 1922) que la taille des Civelles que nous pêchons dépend essentiellement de la taille du stade précédent, donc de la taille des Leptocéphales. Ceux-ci ont subi une métamorphose à leur arrivée au-dessus du talus continental. A la métamorphose, les Leptocéphales ont atteint leur plus grande taille. Leur croissance dépend des conditions externes et en particulier de l'état thermique du milieu.

Durant la saison froide (janvier-février-mars) la croissance est faible. D'après le tableau fourni par SCHMIDT (1922), les Civelles pêchées d'octobre à janvier sont des Leptocéphales (A) ayant achevé leur croissance pendant les mois froids (janvier à avril).

Les Civelles pêchées de janvier à avril sont des Leptocéphales (B) ayant achevé leur croissance pendant la saison chaude (mai à juillet). Il est probable que les Leptocéphales (A) soient plus petits que les Leptocéphales (B). Par suite, les Civelles des mois d'octobre à janvier sont plus petites que les Civelles des mois de décembre à mai.

La différence de taille peut être due à l'état du développement du squelette caudal. La formation des derniers centres vertébraux débute chez la Civelle et se termine chez l'Anguilette par la fusion des 2 dernières vertèbres (GRASSI, 1913 ; SCHMIDT, 1913).

Reprenons les histogrammes de fréquence de taille des Civelles (Fig. 8). Nous trouvons les grandes tailles (7 à 8 cm) pendant les mois d'octobre à janvier, puis nous avons un décalage vers les petites tailles de février à avril. En mai, nous avons à nouveau de grandes tailles. Si nous supposons qu'après la métamorphose les Civelles restent au-dessus du plateau continental en menant une vie semi-pélagique, ces variations de taille peuvent s'expliquer. Les Civelles pêchées d'octobre à janvier viennent de passer la bonne saison, la nourriture étant suffisante, elles ont une grande taille. Les Civelles pêchées de février à avril ont passé la saison froide, leur croissance est alors faible. Les Civelles de mai profitent du bloom planctonique et reprennent leur croissance. Nous supposons que les Civelles se nourrissent pendant cette phase pélagique. Cependant, l'examen du tube digestif des individus au moment de la migration n'a pas permis de le confirmer, ceux-ci étant toujours vides au moment de la pêche.

TABLEAU I

Variations morphométriques : L_T : longueur totale moyenne ; L_A : longueur préanale moyenne ; L_D : longueur prédorsale moyenne ; L_E : longueur moyenne de la tête ; N : nombre d'individus.

Mois	n	$\overline{L_T}$ (cm)	$\overline{L_A}$ (cm)	$\overline{L_D}$ (cm)	$\overline{L_{tête}}$ (cm)
Janvier	100	6,73	2,50	1,80	0,76
Février	104	6,27	2,40	1,67	0,73
Mars	101	6,17	2,30	1,62	0,72
Avril	101	6,08	2,25	1,63	0,70
Mai	102	6,48	2,40	1,70	0,72
Juin	4	6,09	2,25	1,66	0,71
Juillet	7	6,47	2,45	1,62	0,74
Août	15	6,74	2,50	1,80	0,78
Septembre	32	7,00	2,70	1,80	0,84
Octobre	100	7,18	2,80	1,90	0,80
Novembre	47	6,95	2,70	1,85	0,72
Décembre	100	7,00	2,70	1,87	0,76

TABLEAU II

Comparaison des rapports morphométriques entre les Civelles et les Anguilles (données de EGE, 1939).

Rapport	Tailles cm							
	6,0-7,2	10,0-19,9	20,0-29,9	30,0-39,9	< 45,0	> 45,0 ♂	50,0-59,9 ♀	
$\frac{L_A-LD}{L_T}$	11,30	10,31	11,52	11,34	11,31	11,10	11,08	constant
$\frac{L_t}{L_T}$	11,40	13,39	13,39	12,27 ♂ 13,00 ♀	11,78 ♂ 12,79 ♀	11,29	11,20	↗
$\frac{L_A}{L_T}$	37,70	41,72	42,83	41,93 ♂ 42,63 ♀	41,56 ♂ 42,77 ♀	41,56	41,60	↗
$\frac{LD-L_t}{L_T}$	14,97	18,02	17,93	18,31	18,45	19,17	19,32	↗
$\frac{L_A-L_t}{L_T}$	26,15	28,33	29,44	29,85 ♂ 29,71 ♀	29,76 ♂ 29,99 ♀	30,27	30,40	↗

TABLEAU III

Variations pondérales : P_F : poids frais moyen ; P_S : poids sec moyen ; H : teneur moyenne en eau.

Mois	n	$\overline{P_F}$ (g)	σ	$\overline{P_S}$ (g)	\overline{H} %
Janvier	100	0,26	0,06	0,059	77
Février	104	0,20	0,04	0,019	72
Mars	99	0,19	0,04	0,019	82
Avril	101	0,18	0,05	0,018	80
Mai	100	0,24	0,05	0,024	75
Juin	4	0,19	0,06		
Juillet	7	0,26	0,05		
Août	15	0,31	0,04		
Septembre	32	0,30	0,07		
Octobre	60	0,33	0,05		
Novembre	47	0,26	0,05		
Décembre	100	0,36	0,07	0,034	79

3) *La longueur de la tête, les longueurs anale et dorsale.*

La longueur de la tête est constante. Les variations de taille viennent donc de la partie située en arrière de la tête, soit les longueurs dorsale et anale.

4) *Les différents rapports de taille par rapport à la longueur totale (Tableau II).*

Si nous reprenons les données morphométriques de EGE (1939), sur des Anguilles adultes et si nous les comparons aux valeurs obtenues pour les Civelles, seule la distance ano-dorsale par rapport à la longueur totale reste constante. Le rapport est défini par SCHMIDT comme un critère constant pour la détermination des Anguilles européennes.

B. — VARIATIONS PONDÉRALES.

1) *Méthode.*

Deux poids sont exprimés :

- le poids frais (formolé) PF : obtenu après séchage rapide sur papier filtre ;
- le poids sec PS : obtenu après séchage à l'étuve 70 °C à poids constant.

De ces mesures nous en déduisons la teneur en eau par rapport au poids frais.

2) *Résultats (Tableau III, Fig. 9 B).*

a) Les variations de poids frais suivent les variations de la longueur totale moyenne ($PF = 0,14, LT - 0,663$, coefficient régression = 0,91).

b) Le poids sec moyen varie de 0,018 g à 0,059 g.

b) La teneur en eau est très élevée, elle représente 80 % du poids frais.

CONCLUSION

D'après l'examen du cycle des variations quantitatives des entrées de Civelles dans l'étang de Bages-Sigean nous pouvons ad-

mettre que les Civelles arrivent toute l'année sur nos côtes, avec toutefois comme pour l'Atlantique, un ralentissement, voire un arrêt total, en été. Le principal facteur déterminant la montée est l'écoulement des eaux de l'étang, provoqué par un vent de secteur nord. La migration dans le chenal, vers l'étang, se fait soit sous forme de cordon progressant en surface et dans les zones de faible courant, le long des rives, soit en ordre dispersé sur toute la longueur du chenal.

Le recrutement se fait dans des limites de taille constantes, indiquant des échantillons homogènes, individus appartenant à une même cohorte. La longueur totale varie au cours du cycle annuel. Ces variations de taille sont difficilement interprétables étant donné le peu de connaissances actuelles sur la vie des Civelles en mer.

RÉSUMÉ

Le recrutement des Civelles dans l'étang de Bages-Sigean (Aude) a été suivi pendant l'année 1975. Les Civelles entrent dans l'étang attirées par l'eau de faible salinité s'écoulant du complexe lagunaire vers la mer. Cette situation est réalisée à chaque coup de vent de secteur nord. L'étude des données morphométriques montre une variation de la longueur totale au cours de l'année.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Einwandern von Glasaalen in die Brackwasser-Lagune von Bages-Sigean wurde über das Jahr 1975 untersucht. Die Glasaale werden vom meerwärts auslaufenden Brackwasser angezogen und dringen in den Lagunen-Komplex ein. Die Bedingungen dafür werden durch starken Nordwind geschaffen. Morphometrische Untersuchungen belegen eine Schwankung in der Totallänge im Laufe des Jahres.

REMERCIEMENTS.

Nous remercions le Service de l'Équipement Maritime de Port-La-Nouvelle et le Service de l'E.D.F. pour les informations qu'ils ont bien voulu mettre à notre disposition.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTIN, L., 1951. Les Anguilles. Payot édit., Paris, 191 p.
- CALLAMAND, O., 1943. L'Anguille européenne. Les bases physiologiques de sa migration. *Annls Inst. Océanogr., Paris*, 21 : 361-440.
- CREUTZBERG, F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*A. vulgaris*) in a tidal area. *Neth. Jnl Sea Res.*, 1 (3) : 257 : 338.
- DEELDER, C.L., 1960. The Atlantic eel problem. *Nature, Lond.*, 185 : 589-590.
- DEELDER, C.L., 1960. On the behaviour of elver (*A. vulgaris*) migrating from the sea into fresh-water. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 24 (1) : 135-146.
- DEELDER, C.L., 1973. Synopsis des données bibliographiques sur l'Anguille (*A. anguilla*, L. 1758). *F.A.O. Fish. Biol. Synopses*, 80. Traduction M. LAMARQUE).
- DRILHON, A. & J.M. FINE, 1971. Les groupes de transferrines dans le genre *Anguilla* L. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 161 : 122-125.
- EGE, V., 1939. A revision of the *Anguilla* Shaw : a systematic, phylogenetic and geographical study. *Dana Rep.*, 16 (3) : 256.
- EKMAN, S. 1932. Prinzipielle über die Wanderungen und die Tiergeographische Stellung des europäischen Aales. *Zoogeographica*, 1 : 85 p.
- GANDOLFI-HORNYOLD, A., 1931. Mensurations d'une pêche de Civelles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 56 : 347-352.
- GANDOLFI-HORNYOLD, A., 1933. La Civelle. *Bull. Soc. Océanogr. Fr.*, 71 : 1-8.
- GRASSI, B., 1913. Metamorfosi dei Murenoidi.
- GRASSI, B., 1914. Quel che si sa e quel che non si sa intorno alla storia naturale dell'Anguilla. *Memorie R. Com. tallasogr. ital.*, 37 : 50 p.
- GILSON, G., 1908. L'Anguille : sa reproduction, ses migrations et son intérêt économique en Belgique. *Annls Soc. r. zool. malacol. Belg.*, 43 : 7-58.
- HELDT, H. & H. HELDT, 1930. Sur les modalités de l'empoissonnement en Anguilles du lac de Tunis. *Notes Stn océanogr. Salammbô*, 13 : 5-12.
- MAZARELLI, G., 1914. Note critique sulla biologia dell'Anguilla. *Riv. mens. Pesca Idrobiol.*, 9 : 16 p.
- MENZIES, W.J.M., 1936. The run of elvers in the river Bann, Northern Ireland. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 9 : 249-259.
- PAGET, G.W., 1923. The ascent of elver in Egyptian waters. *Nature. Lond.*, 111 : 290.
- SCHMIDT, J., 1912. Danish researches in the Atlantic and Mediterraan on the life-history of the freshwater eel (*A. vulgaris*). *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 5 (2-3) : 317-342.

- SCHMIDT, J., 1913. On the identification of Muraenoid larvae in their early stages. *Meddr Kommn Havunders* (Ser. Fisk.), 4 : 14 p.
- SCHMIDT, J., 1922. The breeding place of the eel. *Phil. Trans. R. Soc.*, 211 : 179-208.
- SCHMIDT, J., 1924. L'immigration des larves d'Anguilles par le détroit de Gibraltar. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 179 : 729-732.
- STRUBBERG, A., 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outwards conditions. *Meddr. Kommn Havunders* (Ser. Fisk.), 4 (3) : 1-11.
- WALTER, E., 1930. *Der Flusssaal*. Neudamm, Neumann Edit., 346 p.

Reçu le 14 janvier 1976.

A KEY TO THE EUROPEAN BLENNOIDEA

by Peter WIRTZ

*Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abteilung Wickler,
D-8131 Seewiesen, B.R.D.*

ABSTRACT

A key to the European Blennioidea (Tripterygiidae, Clinidae, Blenniidae) is given. Most of the 26 species are represented by a photograph.

INTRODUCTION

Four tripterygiids (genus *Tripterygion*), one clinid (genus *Clinitrachus*), and 21 blenniids (genera *Blennius*, *Coryphoblennius*, *Hypleurochilus*) occur around the European coasts. One of the blenniids (*Blennius fluviatilis*) occurs in European freshwater.

There already exist several keys to European Blennioidea (SLASTENENKO, 1934 ; ALBUQUERQUE, 1954-1956 ; SOLJAN, 1965 ; SEGANTIN, 1968 ; WHEELER, 1969), but all of these are restricted to comparatively small areas and do not contain species which have only recently been described (e.g. *Tripterygion xanthosoma* Zander and Heymer 1970) or which have only recently been detected in the area (e.g. *Hypleurochilus bananensis* (Poll, 1959)).

Synonyms, references to a more detailed description, to the distribution and to the ecology are given in the " *Check-List of the Fishes of the North-eastern Atlantic and of the Mediterranean* " (HUREAU and MONOD, 1973). They are therefore omitted here.

The key presented is an artificial one, i.e. species keying out together are not necessarily related more closely. For the intrage-

neric relationship of the genus *Blennius* see NORMAN (1943) and ZANDER (1972).

KEY

1. a) Three dorsal fins ; large ctenoid scales 2
- b) Two dorsal fins, the first consisting of three spines only ;
 small cycloid scales 5
- c) One dorsal fin, often notched between the spinous and the
 soft part (if so, the first part consists of a least eleven
 rays) ; no scales 6

2. FAMILY TRIPTERYGIIDAE.
 - a) The body of males and females is permanently red ; head
black (males during spawning season) or black-spotted ;
no dark bars across the flanks ; a dark spot on the base
of the caudal fin may be present ; D III/XV (-XVI)/11-12 ;
A II : 22-25 ; up to 5.7 cm 3
 - b) If body red and head black (males during spawning season :
April to end of July) usually larger than 5.7 cm and
often with dark bars across the flanks ; juveniles, males
outside spawning season, and females light grey with dark
bars across the flanks ; the last bar does not form an
extension onto the base of the caudal fin (fig. 1 a) ; D III/
(XV-) XVI (-XVII)/11-13 ; A II : 23-26 ; up to 8 cm (Plate
I, a) *Tripterygion tripteronotus* (Risso 1810)
 - c) Males during spawning season yellow with black head ;
juveniles, males outside spawning season, and females light
grey with dark bars across the flanks ; the last of these
bars forms a distinct black spot on the caudal peduncle
with an extension onto the base of the caudal fin rays
(fig. 1 b) 4

3. *Tripterygion melanurus* ; two subspecies :
 - a) A dark spot on the caudal peduncle
..... *Tripterygion melanurus melanurus* Guichenot 1850
 - b) No dark spot on the caudal peduncle (Plate I, b)
..... *Tripterygion melanurus minor* (Kolombatovic 1892)

4. a) The preopercular-dentary series of cephalic canal pores is complete (fig. 2 a) ; D III/(XVI-) XVII (-XVIII)/12-14 ; A II : 26-27 ; up to 8.5 cm
 *Tripterygion atlanticus* Wheeler and Dunne 1975 (1)

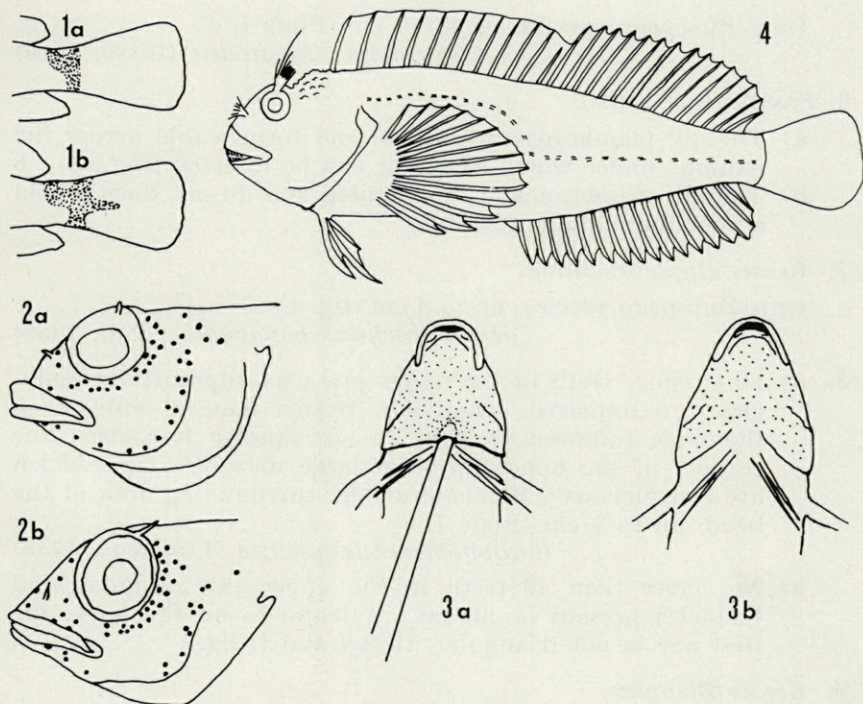


FIG. 1. — Tailspot of a) *Tripterygion tripteronotus* ; b) *T. atlanticus* and *T. xanthosoma*.

FIG. 2. — Cephalic canal pores : a) *Tripterygion xanthosoma* (redrawn after Zander and Heymer 1970) ; b) *T. atlanticus* (redrawn after Wheeler and Dunne 1975).

FIG. 3. — a) Gill membranes forming a fold across the isthmus ; b) Gill membranes not united.

FIG. 4. — *Hypleurochilus bananensis* (redrawn after Poll 1959).

(1) This is probably only a subspecies of *T. xanthosoma*. BATH (1973, fig. 10) figures *T. xanthosoma* from Elba with an uninterrupted preopercular-dentary series. ZANDER (ZANDER and HEYMER, 1976) found *T. xanthosoma* (but not *T. tripteronotus*) in the Atlantic Sea and expresses the opinion that the reports of *T. tripteronotus* from the Atlantic are based on specimens of *T. xanthosoma*. If this is true, another reason for giving *T. atlanticus* specific status, i.e. geographic isolation from the mediterranean *T. xanthosoma*, is no longer valid. Ecological and morphometrical differences between *T. xanthosoma* from the Mediterranean and *T. atlanticus* from the English Channel perhaps justify subspecific rank.

- b) The preopercular-dentary series of cephalic canal pores is interrupted (fig. 2 b) ; D III/(XVI)- XVII (-XVIII)/11-14 ; A II : 24-28 ; up to 8 cm (Plate I, c)
 *Tripterygion xanthosoma* Zander and Heymer 1970
5. FAMILY CLINIDAE.
 Only European species, up to 10 cm (Plate I, d)
 *Clinitrachus argentatus* (Risso, 1810)
6. FAMILY BLENNIIDAE.
 a) The gill membranes are united and form a fold across the isthmus under which a pointer can be inserted (fig. 3 a) 8
 b) The gill membranes are not united and do not form a fold across the isthmus (fig. 3 b) 7
7. *Genus Hypleurochilus*.
 Only European species, up to 8 cm (fig. 4)
 *Hypleurochilus bananensis* (Poll, 1959)
8. a) 50 or more teeth in the upper jaw ; no supraorbital tentacles ; an unpaired, triangular, fleshy, fringed tentacle on the nape followed by four to six smaller tentacles ; the corners of the upper lip form large movable flaps, which are conspicuously lighter than the surrounding area of the head, up to 9 cm (Plate I, e)
 *Coryphoblennius galerita* (Linnaeus, 1758)
 b) Not more than 40 teeth in the upper jaw ; supraorbital tentacles present or absent ; if tentacles on the nape, the first one is not triangular, fleshy and fringed 9
9. *Genus Blennius*.
 a) Supraorbital tentacles absent ; nuchal tentacles (i.e. tentacles on the nape) absent 10
 b) Supraorbital tentacles present ; nuchal tentacles may be present 16
10. a) Lower nasal openings extended to a small tube, which bears one or more small tentacles ; dorsal fin usually notched between spinous and soft part 11
 b) Lower nasal openings not extended to a small tentacle bearing tube ; dorsal fin not notched ; usually a large maze-shaped dark spot with a light margin on the cheeks ; males with a crested head ; up to 18 cm (Plate I, f)
 *Blennius basiliscus* Valenciennes 1836
11. a) The extension of the lower nasal openings bears at least nine small tentacles ; P 13 12

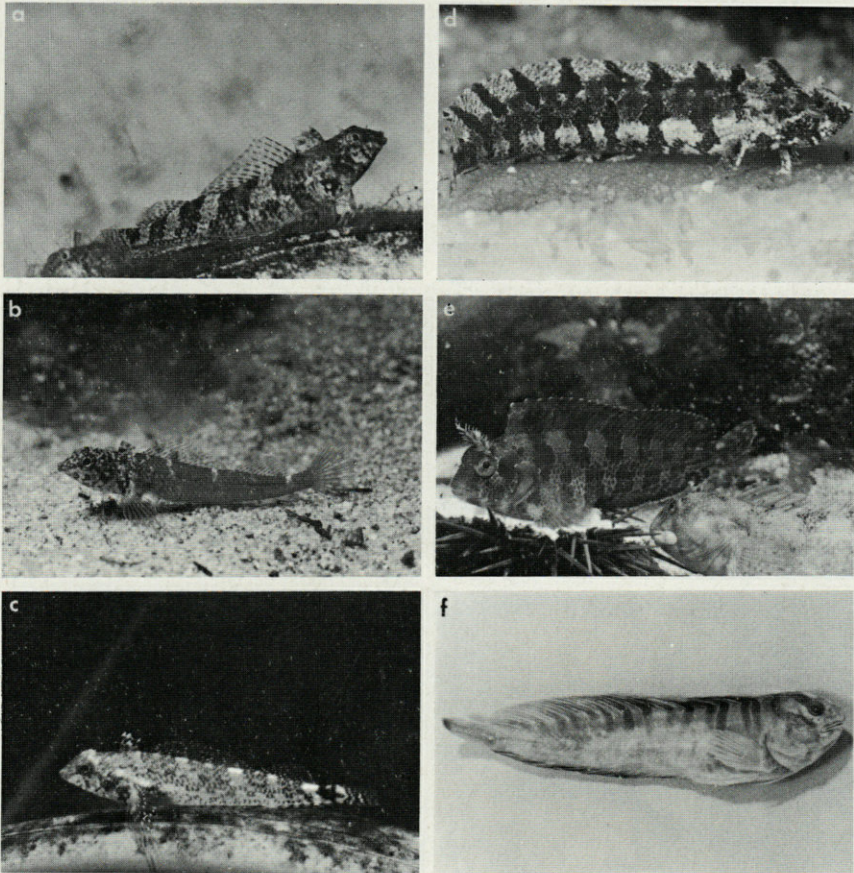


PLATE I

a) *Tripterygion tripteronotus* ♀ (photo Wirtz) ; b) *Tripterygion melanurus minor* (photo Wirtz) ; c) *Tripterygion xanthosoma* ♀ (photo Wirtz) ; d) *Clinitrachus argentatus* (photo Kacher) ; e) *Blennius gattorugine*, juvenile (left) and *Coryphoblennius galerita* (right) (photo Wirtz) ; f) *Blennius basiliscus* ♀, preserved specimen (photo Kacher).

- b) The extension of the lower nasal openings bears not more than three small tentacles ; P 12 13
- 12. a) Upper edges of eyes higher than head profile : there is a distinct groove between the eyes ; D XII : 16-17 ; up to 13 cm (Plate II, a) *Blennius trigloides* Valenciennes 1836
- b) Upper edges of eyes not higher than head profile : there is no groove between the eyes ; D XII : 18-20 ; up to 17 cm (Plate II, b) *Blennius pholis* Linnaeus 1758

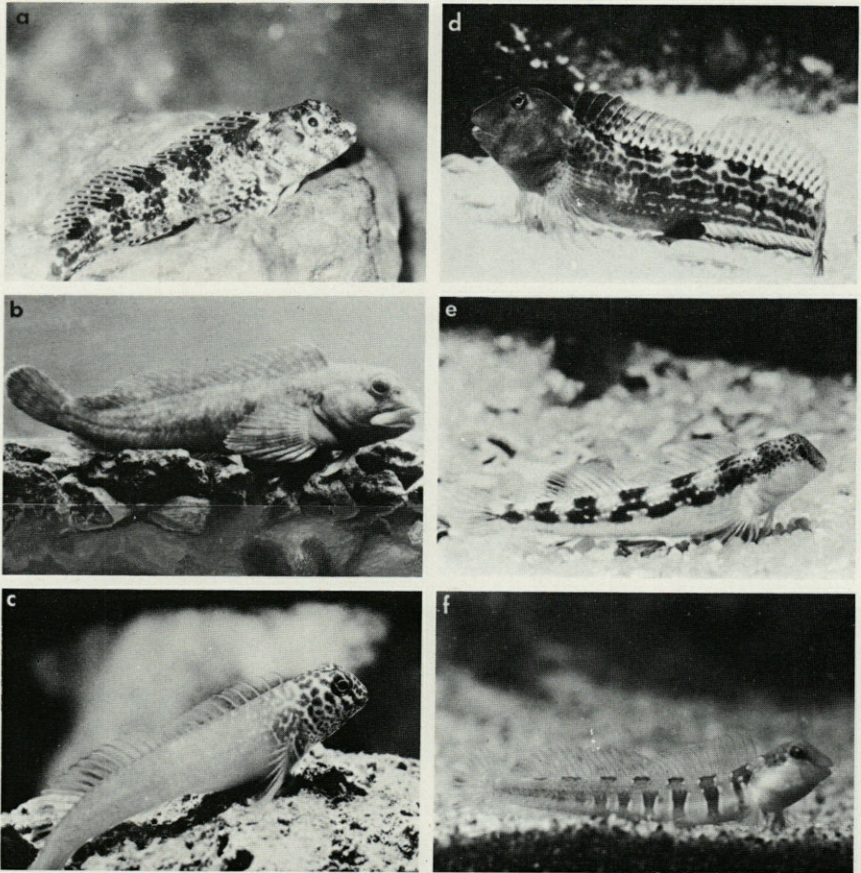


PLATE II

a) *Blennius trigloides* (photo Casimir) ; b) *Blennius pholis* (photo Rowntree) ;
 c) *Blennius nigriceps* (photo Herkner) ; d) *Blennius canavae*, defaecating
 (photo Herkner) ; e) *Blennius adriaticus* (photo Herkner) ; f) *Blennius
 dalmatinus* ♂ (photo Wirtz).

13. a) Body red ; head red-brown to black ; up to 5.5 cm 14
 b) Body not red 15
14. *Blennius nigriceps* ; two subspecies :
- a) A dark spot on the caudal peduncle
 *Blennius nigriceps cypricus* Bath 1972
- b) No dark spot on the caudal peduncle (Plate II, c)
 *Blennius nigriceps nigriceps* Vinciguerra 1883

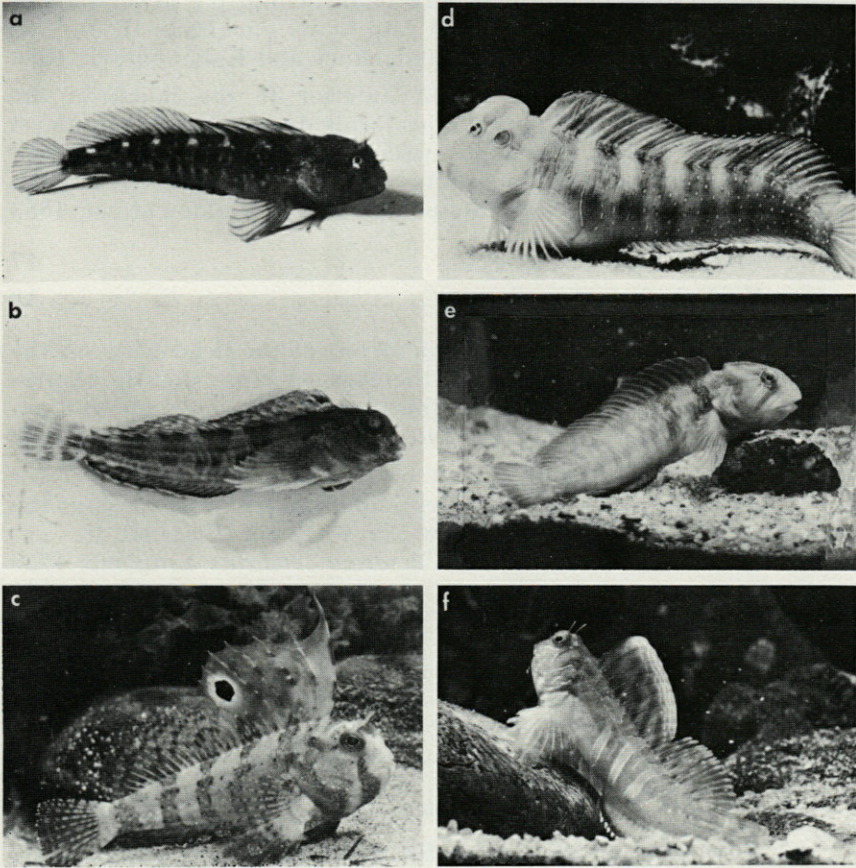


PLATE III

a) *Blennius zvonimiri* ♂ (photo Lecomte) ; b) *Blennius cristatus*, preserved specimen (photo Kacher) ; c) *Blennius ocellaris* (photo Wirtz) ; d) *Blennius pavo* ♂ (photo Herkner) ; e) *Blennius fluvialtilis* ♂ (photo Wickler) ; f) *Blennius sphynx* ♂, courtship posture (photo Casimir).

- 15. a) Beginning of the anal fin level with the notch in the dorsal fin ; body redbrown to black with many thin light longitudinal and vertical lines forming a net pattern on the flanks ; up to 8 cm (Plate II, d) *Blennius canevae* Vinciguerra 1880
- b) Beginning of the anal fin anterior to the notch in the dorsal fin ; the tip of the pectorals reaches the level of the anus ; a thin dark band running from the eye to the corner of the

- lips ; a second parallel dark band behind it ; lower half of the flanks and belly white ; up to 5.5 cm (Plate II, e)
 .. *Blennius adriaticus* Steindachner and Kolombatović 1883
- c) Beginning of the anal fin anterior to the notch in the dorsal fin ; the tip of the pectorals does not reach the level of the anus ; body light with 8 to 11 olive-green vertical bars with a silvery margin ; up to 5.5 cm (Plate II, f)
Blennius dalmatinus Steindachner and Kolombatović 1883
16. a) Nuchal tentacles present 17
 b) Nuchal tentacles absent 18
17. a) Tentacles also present at the front of the head between the lower nasal openings and the eyes ; a large slightly recurved tooth at both ends of the upper teeth row ; up to 8 cm (Plate III, a) *Blennius svonimiri* Kolombatović 1892
 b) No tentacles on the front of the head between the lower nasal openings and the eyes ; no large recurved tooth at the ends of the upper teeth row ; up to 12 cm (Plate III, b)
 *Blennius cristatus* Linnaeus 1758
18. a) The first rays of the dorsal fin are elongated beyond the fin membrane ; below the first ray of the dorsal fin, at the level of the upper edge of the eye, there is a small skin flap ; the first part of the dorsal fin is conspicuously higher (about 1.5 times) than the second part ; usually a dark round spot with a light margin between the sixth and the eighth dorsal fin ray ; up to 18 cm (Plate III, c)
 *Blennius ocellaris* Linnaeus 1758
 b) First rays of the dorsal fin not elongated beyond the fin membrane ; no such skin flap ; the first part of the dorsal fin may be 1.5 times as high as the second part (males of *Blennius sphyinx* only) ; if there is a dark round spot in the dorsal fin, it is not between the 6th and the 8th ray 19
19. a) The supraorbital tentacle of each eye is a single unbranched thread-like filament ; only in rare cases is this filament branched one to three times at the tip 20
 b) Supraorbital tentacles thick and/or branched at the base 21
20. a) Dorsal fin not notched between spinous and soft part ; behind the eyes a red-brown eyespot with a light blue margin ; D XII : 21-24 ; A II : 22-26 ; males with a crested head ; up to 13 cm (Plate III, d) .. *Blennius pavo* Risso 1810

- b) Dorsal fin slightly notched between spinous and soft part ;
no eyespot behind the eyes ; D XII : 17-20 ; A II : 17-20 ;
males with a crested head ; up to 15 cm (Plate III, e)
. *Blennius fluviatilis* Asso 1784
- c) Dorsal fin notched between spinous and soft part ; behind
the eyes a blue eyespot with a red margin ; D XII : 16-17 ;
A II : 16-20 ; in males the first part of the dorsal fin is
conspicuously higher than the second part (about 1.5 times),
up to 8 cm (Plate III, f)
. *Blennius sphynx* Valenciennes 1836
21. a) Body white ; a dark stripe runs from the eye to the base
of the caudal fin 22
- b) Colouration not like this 23
22. a) A second dark band along the base of the dorsal fin ; up
to 11 cm (Plate IV, a)
. *Blennius pilicornis* Cuvier 1829
- b) No second dark band along the base of the dorsal fin ; up
to 8 cm (Plate IV, b)
. *Blennius rouxi* Cocco 1833
23. a) Supraorbital tentacles larger than eye diameter, consisting
of a thick trunk with many small branches on the anterior
and posterior side ; there is no large slightly recurved tooth
at both ends of the upper teeth row ; up to 28 cm (Plate I, e)
. *Blennius gattorugine* Brünnich 1768
- b) If supraorbital tentacle larger than eye diameter, it is not
a thick trunk bearing many small branches on the anterior
and posterior side ; at both ends of the upper teeth row,
there is a large slightly recurved tooth 24
24. a) Dorsal fin with a distinct notch between spinous and soft
part 25
- b) Dorsal fin without a notch between spinous and soft
part 26
25. a) Body reddish brown with five to seven yellow spots along
the base of the dorsal fin ; usually a brownish mottled spot
at the base of the caudal fin ; up to 8 cm (Plate III, a)
. *Blennius zvonimiri* Kolombatović 1892
- b) Body greenish ; without the series of yellow spots and
without the brown spot at the base of the caudal fin ; up
to 7 cm (Plate IV, c) *Blennius incognitus* Bath 1968
26. a) Supraorbital tentacles consist of one thick element, which
may bear lap-like extensions on the posterior side only ; in

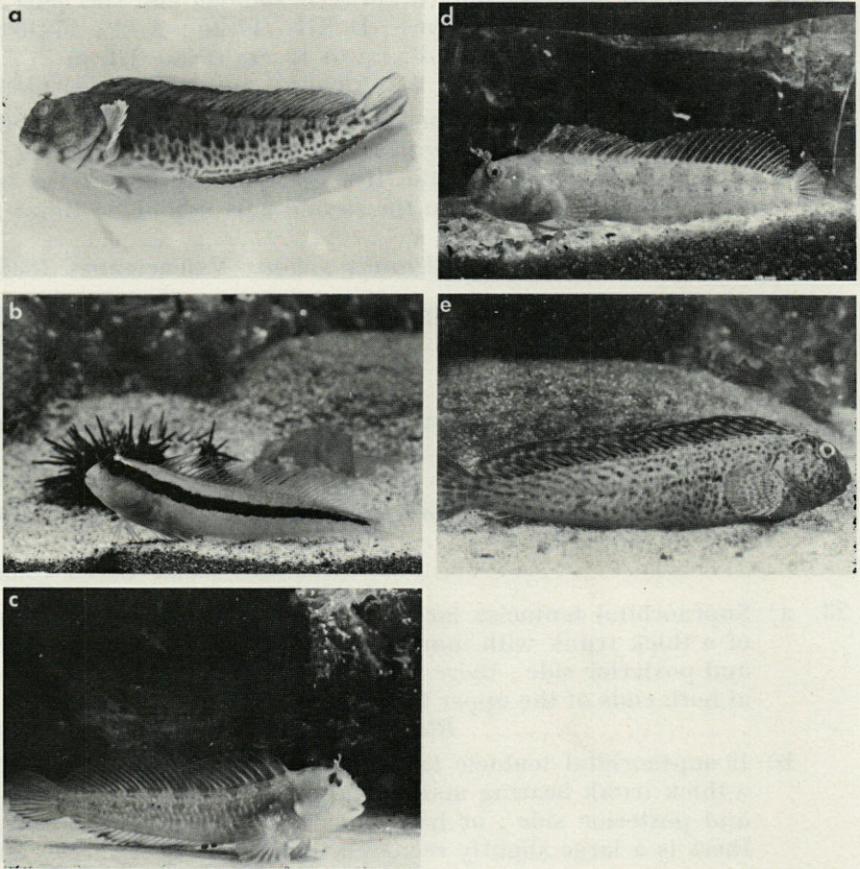


PLATE IV

a) *Blennius pilicornis*, preserved specimen (photo Kacher) ; b) *Blennius rouxi* ♂ (photo Wirtz) ; c) *Blennius incognitus* ♂ (photo Wirtz) ; d) *Blennius tentacularis* ♀ (photo Wirtz) ; e) *Blennius sanguinolentus*, anaesthetized specimen (photo Wirtz).

the male the supraorbital tentacle may be more than twice as long as the eye diameter and usually is without lap-like extensions ; in the female the length of the supraorbital tentacles is about equal to the eye diameter and bears many lap-like extensions on the posterior side only ; up to 16 cm (Plate IV, d) *Blennius tentacularis* Brännich 1768

b) Supraorbital tentacles consist of a group of small thin thread-like filaments 27

27. a) Supraorbital tentacles smaller than half the eye diameter ; at the tip of the pectoral fin the height of the spreaded dorsal fin equals about one third of the body height ; up to 20 cm (Plate IV, e) . . . *Blennius sanguinolentus* Pallas 1811
- b) The length of the supraorbital tentacles is about equal to the eye diameter ; at the tip of the pectoral fin the height of the spreaded dorsal fin equals about one fourth of the body height ; up to 11 cm (Plate IV, a)
 *Blennius pilicornis* Cuvier 1892

ACKNOWLEDGEMENTS.

Most of the photographs accompanying this key were taken during a stay at the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer. I wish to thank Prof. Dr. P. Drach for his hospitality. The following persons kindly supplied further photographs : Dr. M. Casimir, MPI Seewiesen, Mr. B. Rowntree, Marine Science Laboratories Menai Bridge, Dr. H. Herkner, Fa. Wildenauer München, Mr. H. Kacher, MPI Seewiesen, Mr. J. Lecomte, CNRS Lab. Arago, Banyuls-sur-Mer, Dr. W. Wickler, MPI Seewiesen. Dr. F. Terofal, Zool. Staatssammlung München, and Dr. C. D. Zander, Zool. Institut und Museum Hamburg, provided the specimens for photographs I, f and IV, a.

RÉSUMÉ

L'auteur donne une clé pour la détermination des Blennioidea (Tripterygiidae, Clinidae, Blenniidae) européens. La plupart des 26 espèces sont représentées en photo.

ZUSAMMENFASSUNG

Für die europäischen Blennioidea (Tripterygiidae, Clinidae, Blenniidae) wird ein Bestimmungsschlüssel gegeben. Die meisten der 26 Arten sind in Photographien abgebildet.

REFERENCES

- ALBUQUERQUE, R.M., 1954-1956. Peixes de Portugal e ilhas adjacentes. Chavas para a sua determinacao. *Port. Acta biol.*, ser. B, 5 : 1-1164.
- BATH, H., 1973. Wiederbeschreibung und neuer Nachweis von *Tripterygion melanurus*. *Senckenberg. biol.*, 54 : 47-56.

- HUREAU, J.C. & Th. MONOD (eds.), 1973. Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean. Unesco, Paris.
- NORMAN, J.R., 1943. Note on the blennioid fishes. I. A provisional synopsis of the genera of the family Blenniidae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 10 : 793-812.
- POLL, M., 1959. Poissons V. Téléostéens acanthoptérygiens (Pt. 2). Expédition océanographique Belge dans les eaux côtières africaines de l'Atlantique Sud (1948-1949). *Result. Sci. Bruxelles*, 4 (3 B) : 1-416.
- SEGANTIN, G.M., 1968. I Blenniidae del litorale veneto. Primo contributo allo studio dei Blennioidei. *Boll. Mus. civ. Storia nat. Venezia*, 18 : 41-68.
- SLASTENENKO, E.P., 1934. I Blennius del Mar Nero. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 14 : 95-109.
- SOLJAN, T., 1965. Ribe Jadrana. Beograd.
- WHEELER, A., 1969. The fishes of the British Isles and North-West Europe. London.
- WHEELER, A. & J. DUNNE, 1975. *Tripterygion atlanticus* sp. nov. (Teleostei-Tripterygiidae) the first record of a tripterygiid fish in North-Western Europe. *J. Fish Biol.*, 7 : 639-649.
- ZANDER, C.D., 1972. Zur Verbreitungsgeschichte der Gattung *Blennius* (Blennioidei, Pisces). *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.*, 68 : 213-230.
- ZANDER, C.D. & A. HEYMER, 1970. *Tripterygion tripteronotus* (Risso, 1810) und *Tripterygion xanthosoma* n. sp. eine ökologische Speziation (Pisces, Teleostei). *Vie Milieu*, 21 (2A) : 363-394.
- ZANDER, C.D. & A. HEYMER, 1976. Morphologische und ökologische Untersuchungen an den speleophilen schleimfischartigen *Tripterygion melanurus* Guichenot 1850 und *T. minor* Kolombatović 1892. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 14 : 41-59.

Reçu le 8 décembre 1975.

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES ET BIOMÉTRIQUES
SUR *ATHERINA BOYERI* RISSO
DANS L'ÉTANG DU PRÉVOST
A PALAVAS (HÉRAULT)

par Anne KOHLER

Laboratoire d'Hydrobiologie,
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex

ABSTRACT

By means of biometric studies and the analysis of the stomach contents of adult *Atherina boyeri* Risso, 1810 from the Prevost lagoon (Montpellier, France), the processes of growth, gonad maturation, hepatic accumulation and natural feeding are described. The length/weight relationship is allometric whereas the liver/body growth relationship is isometric. Females had heavier liver than males of the same body size. Atherins feed essentially on amphipods (*Gammarus*, *Corophium*), the feeding level varying with body size and time of year.

INTRODUCTION

L'athérine (*Atherina mochon* C.V. 1829 = *A. boyeri* Risso 1810) est pêchée sur toutes les côtes méditerranéennes et représente un apport économique non négligeable, notamment en Italie (BOSCOLO, 1970).

Très euryhaline, cette espèce vit également dans les étangs littoraux et a fait l'objet de nombreuses recherches écologiques et biologiques (MORETTI *et al.*, 1959 ; ROURE, 1959 ; KIENER et SPILLMANN, 1969 ; BOSCOLO, 1970 ; GOGUENHEIM, 1974,... etc.).

L'étang du Prévost, situé à Palavas (Hérault), est actuellement l'objet d'une large étude écologique (GUELORGET et MICHEL, 1973, 1974). On y pêche l'athérine en hiver et au printemps. Au cours de l'année 1974, nous avons récolté 1 700 athérines entre janvier et juin, puis en décembre.

Grâce à ce matériel nous avons pu étudier, par une analyse biométrique du corps et de divers organes, la structure des populations d'athérines du Prévost, la croissance et le déroulement des cycles sexuels et hépatiques.

L'analyse des contenus stomacaux a permis en outre la description du régime et de l'activité alimentaire.

Ces résultats sont discutés à la lumière des travaux précités.

MÉTHODES ET TECHNIQUES

1. — TRAITEMENT DU MATÉRIEL.

La pêche de l'athérine est pratiquée à l'aide de « capêchades », (pièges à poissons utilisés en milieu peu profond, décrits par LASSERRE, 1974) visitées tôt le matin. Les poissons sont aussitôt immergés dans de la formaline à 10 %. Au laboratoire les animaux sont comptés, mesurés (L = longueur totale LT), pesés (W = poids formolé), et répartis en classes de taille. Le sexe est déterminé après dissection. Pour extraire les organes, on pratique une dissection latérale. Le foie et la gonade (unique chez l'athérine) se détachent facilement et sont égouttés sur papier filtre, puis pesés à 1 mg près sur balance Sartorius. Le tube digestif, sectionné au niveau de l'œsophage, est immergé dans du chloroforme, ce qui permet de dissoudre les particules de graisse qui y sont attachées. La dissection de la première anse du tube digestif est pratiquée sous binoculaire. Les contenus stomacaux sont conservés dans de la formaline à 5 %.

2. — BIOMÉTRIE.

Les distributions mensuelles de la taille sont établies. Le rapport entre le poids et la taille est exprimé par :

— la relation poids-taille (calculée d'après LASSERRE, 1974)

$$W = a \cdot L^b$$

— le facteur de condition K

$$K = \frac{W}{L^3} \quad (\text{LE CREN, 1951})$$

Le sex-ratio exprime le rapport de fréquence des 2 sexes dans la population :

$$SR = \frac{\text{nombre de mâles}}{\text{nombre de femelles}}$$

Les variations du poids du foie (W_f) et de la gonade (W_g) au cours de l'année permettent de suivre les cycles hépatiques et sexuels. Le rapport hépatique (RHS) et le rapport gonado-somatique (RGS) précisent le rôle de ces organes au cours de la croissance :

$$\text{RHS} : \frac{W_f}{W} \times 100$$

$$\text{RGS} : \frac{W_g}{W} \times 100$$

3. — ANALYSE DES CONTENUS STOMACaux.

La petite taille des athérines rend délicate la manipulation et le tri des proies. Après une revue des méthodes d'analyse des contenus stomacaux (KÖHLER, 1974), notre choix s'est porté sur la technique de CARR et ADAMS (1972) qui ont adapté la méthode pondérale à l'étude des contenus stomacaux de petite taille.

Le principe en est le suivant : le contenu stomacal est filtré sur tamis de maille décroissante, de façon à obtenir des fractions contenant des proies et fragments de taille voisine (fraction : refus de tamis). Les différentes proies sont comptées, puis chaque fraction est séchée et pesée. La densité des organismes marins étant voisine, toutes les proies ou fragments d'une fraction, qui constituent les différents items, ont un poids équivalent qui peut donc être calculé.

On calcule le poids de l'item en multipliant sa fréquence dans une fraction par le poids de la fraction. La somme des poids d'un item dans chaque fraction, rapportée au poids total (poids de toutes les fractions) donne le pourcentage pondéral de cet item.

Cette technique est exposée en détail dans l'article de CARR et ADAMS (1972).

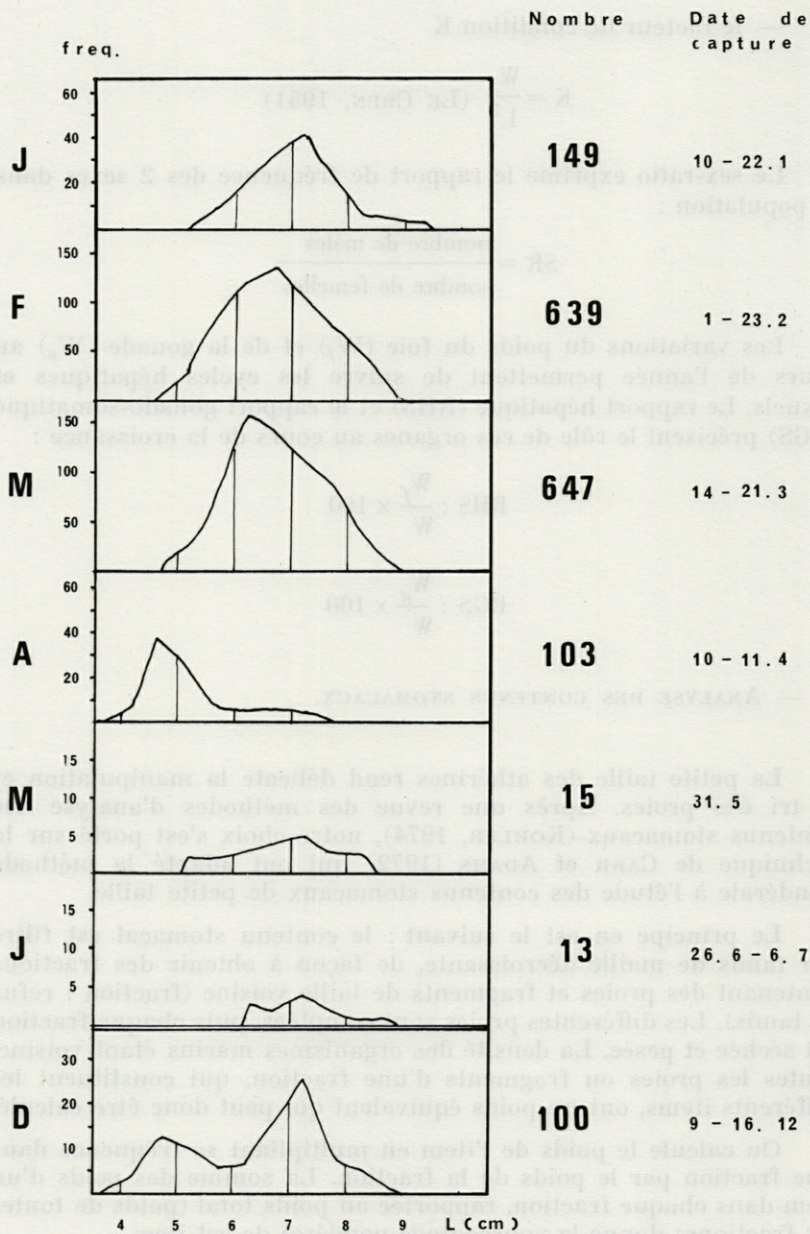


FIG. 1. — Polygone des fréquences de taille (échantillons mensuels).

La taille des proies de l'athérine se situant entre 0,2 mm et 5 mm, nous avons utilisé des tamis à maille de 5, 2, 1,5, 1, 0,5, 0,2 mm.

L'analyse qualitative est réalisée en milieu liquide, sous binoculaire, dans une cellule de Dolfuss. Les fractions sont séchées à 105° pendant 12 heures, puis pesées au mg près.

La taille des proies retrouvées entières dans le tube digestif est évaluée en attribuant aux proies d'une même fraction la taille intermédiaire entre les mailles consécutives de deux tamis.

Pour suivre la prise de nourriture, on détermine les indices suivants :

- indice de vacuité : pourcentage d'animaux dont le tube digestif est entièrement vide ;

$$V = \frac{N \text{ vides}}{N \text{ total}} \times 100$$

- indice de réplétion : pourcentage d'animaux dont l'estomac (1^{re} anse du tube digestif) est très plein.

$$P = \frac{N \text{ très pleins}}{N \text{ total}} \times 100$$

4. — ANALYSE STATISTIQUE.

Les méthodes statistiques appliquées sont tirées des ouvrages de SIEGEL (1956) et SCHWARTZ (1963).

RÉSULTATS

1. — STRUCTURE DES POPULATIONS D'ATHÉRINES.

1. — *Distributions mensuelles de la taille.*

La figure 1 présente les fréquences de taille pour chaque échantillon mensuel, en indiquant le nombre d'individus et les dates de capture. Notons que les échantillons de mai et juin sont très petits, la pêche ayant été faible. De janvier à mars on observe une diminution de la taille (le mode de la distribution se déplace de 7,5 à 6,5 cm). En avril l'échantillon est constitué essentiellement de petits individus. Les deux modes de la distribution de décembre correspondent exactement à ceux de janvier et d'avril précédent.

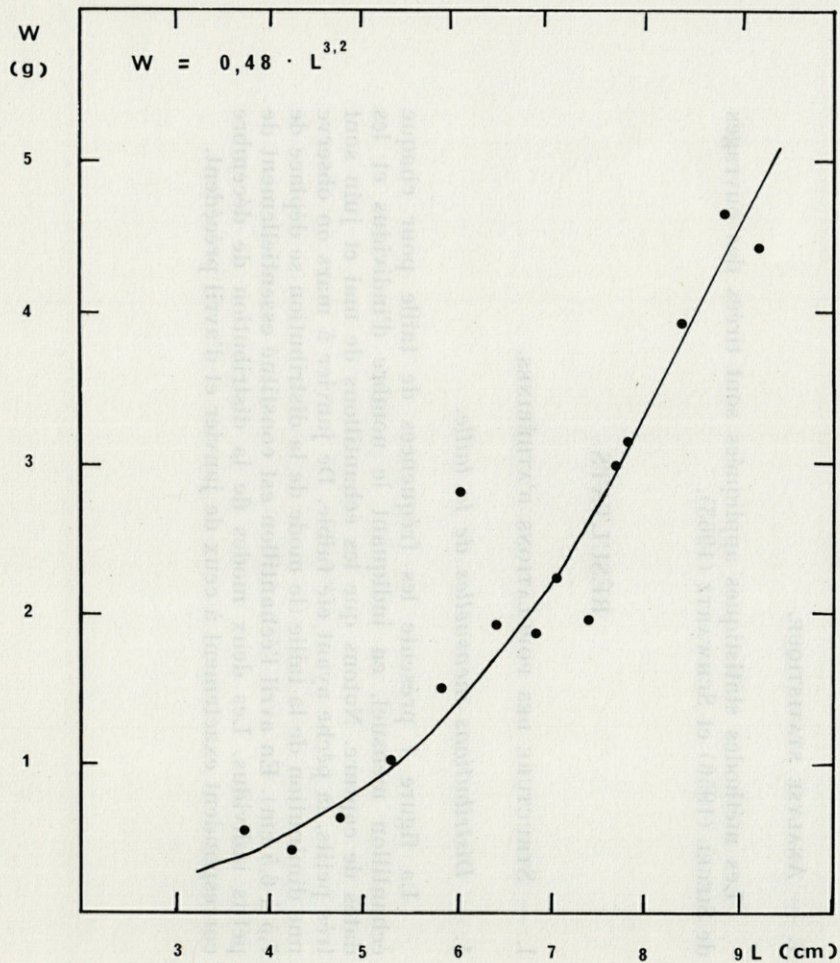


FIG. 2. — Relation entre le poids (W) et la taille (L) (hiver 1974).

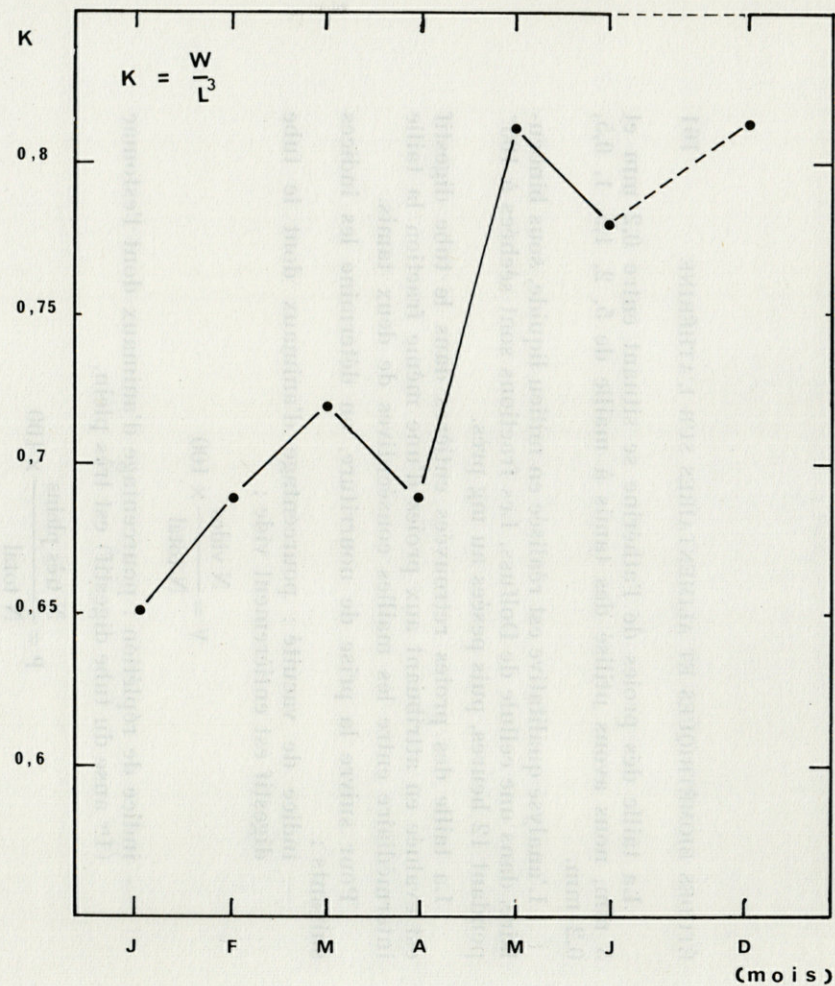


FIG. 3. — Valeurs moyennes mensuelles du facteur de condition, $K = W/L^3$.

2. — *Relation poids-taille.*

La relation poids-taille, calculée à partir de 1 400 données est représentée sur la figure 2. L'expression mathématique de cette relation figure ci-dessous :

$$W = 0,48 \cdot L^{3,2}$$

3. — *Facteur de condition.*

Les valeurs mensuelles moyennes du facteur de condition figurent sur le graphique de la figure 3. On observe une augmentation progressive de ce facteur de janvier à juin. En décembre K est encore très élevé, par rapport au mois de janvier précédent.

4. — *Sex-ratio.*

Le tableau I donne les fréquences des mâles et des femelles en fonction de la taille, le pourcentage des mâles et le rapport des fréquences mâles/femelles. Au total, sur 1 153 animaux, on compte 605 mâles pour 548 femelles, soit 52,3 % de mâles, ou 1,1 mâle pour 1 femelle. Le pourcentage de mâles diminue lorsque la taille augmente : la taille des femelles est nettement supérieure à celle des mâles. Cette différence de taille est significative à 5 % par un test de χ^2 .

Si l'on suit le sex-ratio au cours du temps (Tabl. II), on observe un nombre sensiblement égal de mâles et de femelles, sauf en avril. Ceci s'explique par le fait qu'en avril seuls des petits individus ont été capturés (cf. III, 1, 1) et par conséquent une majorité de mâles. Si l'on exclut l'échantillon d'avril, il n'y a pas de différences numériques entre les sexes (test de χ^2).

TABLEAU I
Sex-ratio en fonction de la taille.

Taille Sexe cm	4 - 5	5 - 6	6 - 7	7 - 8	8 - 9	9 - 10	Totaux
♀	18	82	232	174	40	2	548
♂	38	127	284	147	8	1	605
% ♂	67,9	60,8	55,0	45,8	17,0	—	52,3
Sex-ratio	2,1	1,6	1,2	0,8	0,2	—	1,1
♂ + ♀	56	209	516	321	48	3	1153

TABLEAU II
Sex-ratio en fonction du temps (échantillons mensuels).

Sexe \ Mois	J	F	M	A	M	J	D
♂	98	124	196	68	9	5	47
♀	99	111	180	35	6	8	53
Sex-ratio	1	1,1	1,1	2	—	—	0,9

II. — CROISSANCE ET CYCLE HÉPATIQUE.

La figure 4 présente la relation entre le poids du foie et la taille de l'individu. Les données représentent les poids moyens par classes de taille de 600 individus pêchés entre janvier et mars. Pour les classes de taille étudiées cette relation semble linéaire, de la forme $W_f = a \cdot L + b$. On obtient les relations suivantes :

$$\text{mâle} : W_f = 2,2 \cdot L - 9,7$$

$$\text{femelle} : W_f = 2,8 \cdot L - 11,2$$

Ces relations sont significatives à 5 % par un test de linéarité.

Le poids du foie des femelles apparaît donc supérieur à celui des mâles. Ceci a été vérifié sur l'ensemble des échantillons mensuels par les tests du signe et de Wilcoxon, avec un risque d'erreur inférieur à 1 %.

Les valeurs du rapport hépato-somatique (RHS) figurent sur le Tableau III. Elles sont voisines quelle que soit la taille, ce qui signifie que le poids du foie est directement proportionnel au poids de l'animal. On peut calculer le RHS moyen mensuel (Tabl. III et Fig. 5). On observe une baisse progressive du RHS des deux sexes de janvier à juin.

III. — CYCLE SEXUEL.

La figure 6 présente les relations entre le poids de la gonade et la taille, pour les différents échantillons mensuels. Ce graphique permet de suivre la maturation sexuelle qui débute en décembre et se poursuit jusqu'en avril. De mai à juin, on observe une baisse

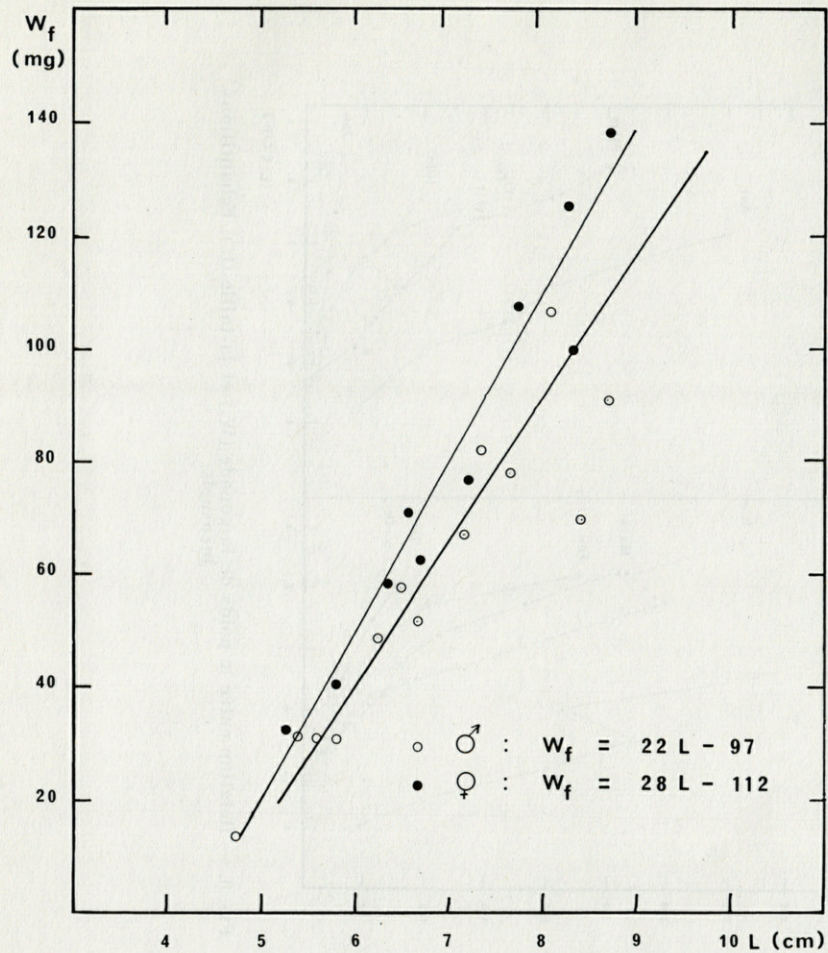


FIG. 4. — Relations entre le poids du foie (W_f) et la taille (L).

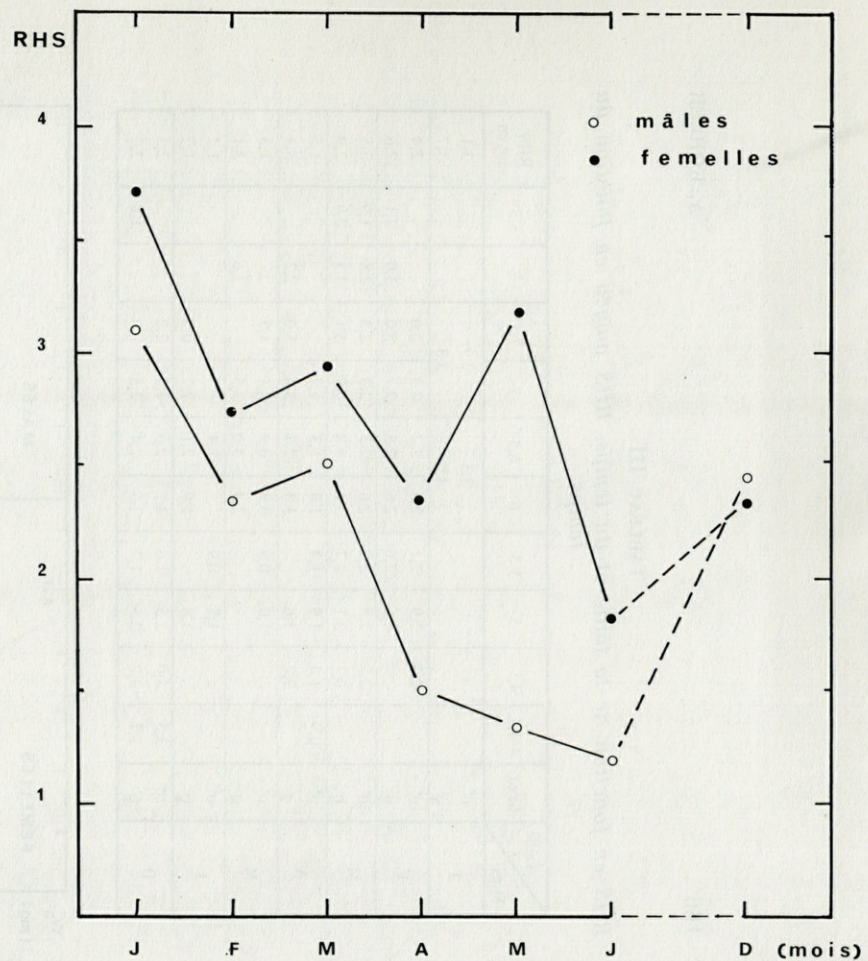


FIG. 5. — Valeurs mensuelles moyennes du rapport hépatosomatique (RHS).

TABLEAU III

RHS en fonction de la taille et du temps. RHS moyen en fonction du temps.

Mois	Taille Sexe	4-4,5	4,5	5	5,5	6	6,5	7	7,5	8	8,5	RHS moyen
		J	♂					3,3		2,9		
	♀					4,0		3,3				3,7
F	♂		2,6	2,9	2,1	2,3	2,2	2,3	2,0			2,4
	♀			2,6	2,6	2,6	2,5	2,7	3,0	3,0	2,1	2,6
M	♂		2,5	2,8	2,9	2,6	2,3	2,3	2,3	2,8	1,9	2,5
	♀		0,7	3,1	2,7	3,1	2,8	2,9	3,1	3,3	2,9	2,9
A	♂	0,9	1,4	1,9	1,4	1,8	1,3	1,7				1,5
	♀		2,7	3,6		3,3	2,8	3,4	5,0	2,2		3,3
M	♂			1,0	0,9	0,9	0,9	2,1	1,5			1,3
	♀					3,4	3,0	3,5		2,6		3,1
J	♂			1,3	0,9		1,4					1,2
	♀			1,8		1,9	2,1	2,7	0,2			1,7
D	♂	3,5	3,0	2,5	1,6	2,1	2,6	2,2	2,2			2,3
	♀	3,7	3,2	2,5	1,7	2,5	2,4	2,5	2,0		1,8	2,2

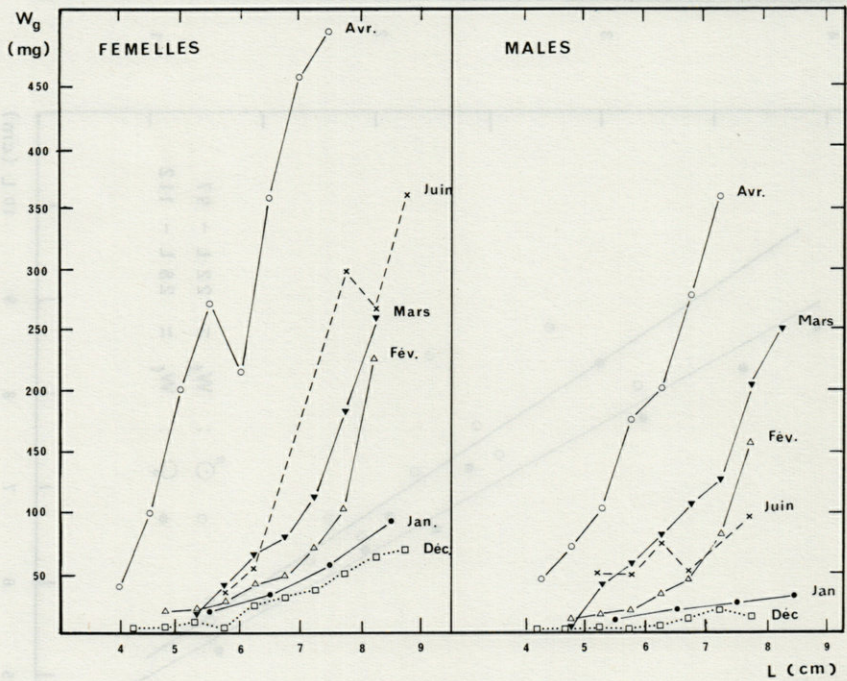


FIG. 6. — Relation entre le poids de la gonade (W_g) et la taille (L). Echantillons mensuels.

de poids progressive due à l'évacuation des produits sexuels : c'est la période de ponte.

Le rapport gonado-somatique (Fig. 7) permet de suivre la maturation de la gonade par rapport au poids de l'animal. Contrairement à ce qui se passe pour le foie (RHS), le RGS dépend de la taille et augmente avec elle. La pente des relations RGS/taille va également augmentant au cours du temps, ce qui indique une croissance plus importante et plus rapide des gonades chez les grands individus.

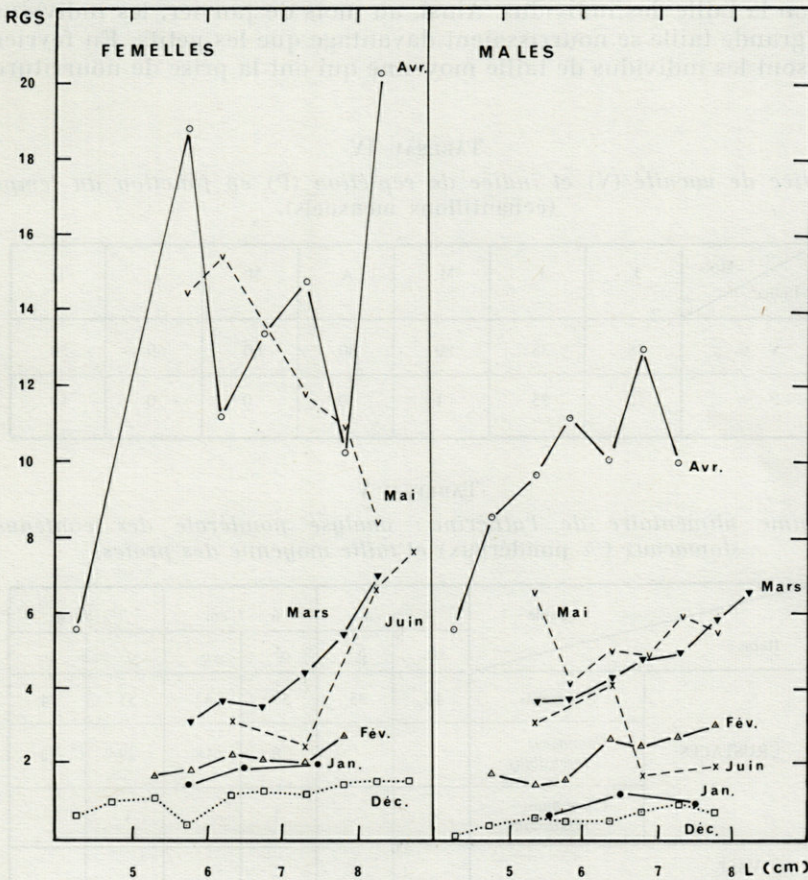


FIG. 7. — Etude du rapport gonado-somatique (RGS) en fonction de la taille (L) et du temps (échantillons mensuels).

IV. — ANALYSE DES CONTENUS STOMACAUX.

1. — *Réplétion et vacuité.*

Le tableau IV indique les pourcentages d'animaux à l'estomac vide (V) et plein (P) pour chaque échantillon mensuel. Sur toute la période considérée, la prise de nourriture est faible : l'indice de vacuité varie de 38 à 80 %. Si l'on sépare les données selon la taille et le sexe, on obtient les résultats consignés sur la figure 8. On observe des différences importantes de la prise de nourriture selon la taille des individus. Ainsi, au mois de janvier, les individus de grande taille se nourrissaient davantage que les petits. En février ce sont les individus de taille moyenne qui ont la prise de nourriture

TABLEAU IV

Indice de vacuité (V) et indice de réplétion (P) en fonction du temps (échantillons mensuels).

Indice \ Mois	J	F	M	A	M	J	D
	V %	58	38	80	80	60	69
P %	10	35	1	0	0	0	19

TABLEAU V

Régime alimentaire de l'athérine : analyse pondérale des contenus stomacaux (% pondéraux) et taille moyenne des proies.

Items \ Taille	4 - 6 cm		6 - 7 cm		7 - 8 cm			
	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
CRUSTACES	Fragments		40	35	57	42	51	74
	<i>Gammarus insensibilis</i>				8	18	29	12
	<i>Corophium insidiosum</i>		+		1		+	
VASE				+				
INDÉTERMINÉ		60	35	35	40	20	14	
Taille moyenne des proies		0,7 mm		0,9 mm		1,7 mm		

la plus importante, et en mars les petits. Il semble y avoir un décalage de l'appétence nutritionnelle selon la taille de l'individu. Les courbes sont voisines pour les individus des deux sexes qui ont donc la même activité alimentaire.

2. — Régime alimentaire.

Les échantillons récoltés à partir d'avril sont trop faibles numériquement pour se prêter à une analyse, d'autant plus que les poissons ne s'alimentent guère. En février, 35 % des poissons avaient l'estomac plein (47 mâles et 41 femelles). Le tableau V analyse cet échantillon et présente les pourcentages pondéraux des différents organismes ou fragments trouvés dans les contenus stomacaux. Le régime alimentaire en hiver se révèle exclusivement à base de crustacés amphipodes, parmi lesquels *Gammarus insensibilis* et *Corophium insidiosum*. Il faut noter cependant l'importance des aliments non-identifiés, à cause d'une digestion avancée, allant de 15 à 65 % selon l'échantillon. Il n'apparaît pas de différence significative entre les deux sexes. En ce qui concerne la taille, on observe une augmentation de l'ingestion des gammares avec la taille. Ceci semble montrer l'existence d'une relation entre la taille du prédateur et de sa proie. Entre 4 et 8 cm, la taille des proies passe de 0,7 à 1,7 cm. Ainsi la taille des proies augmente avec celle du prédateur.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les populations d'athérines de l'étang du Prévost ont une taille inférieure à 9 cm. La taille moyenne de l'adulte se situe entre 5 et 7 cm. La diminution de la taille au cours de l'hiver, en contradiction avec les résultats de BOSCOLO (1970) qui observait un accroissement de la taille, n'est probablement pas significative : les multiples communications du Prévost avec d'autres étendues d'eau ne permettent pas un bon échantillonnage. Par contre, la différence de taille entre mâles et femelles, déjà mise en évidence par BOSCOLO (1970) a trouvé sa confirmation dans nos résultats : les femelles atteignent une taille supérieure à celle des mâles. Mais nous n'avons pas trouvé de prédominance des femelles comme ROURE (1959) qui comptait en mars 2 femelles pour 1 mâle. Le rapport numérique des mâles aux femelles (sex-ratio) est de 1,1, valeur légèrement supérieure à celle trouvée par BOSCOLO (1,01).

La relation poids-taille en hiver est : $W = 0,48 \cdot L^{3,2}$.

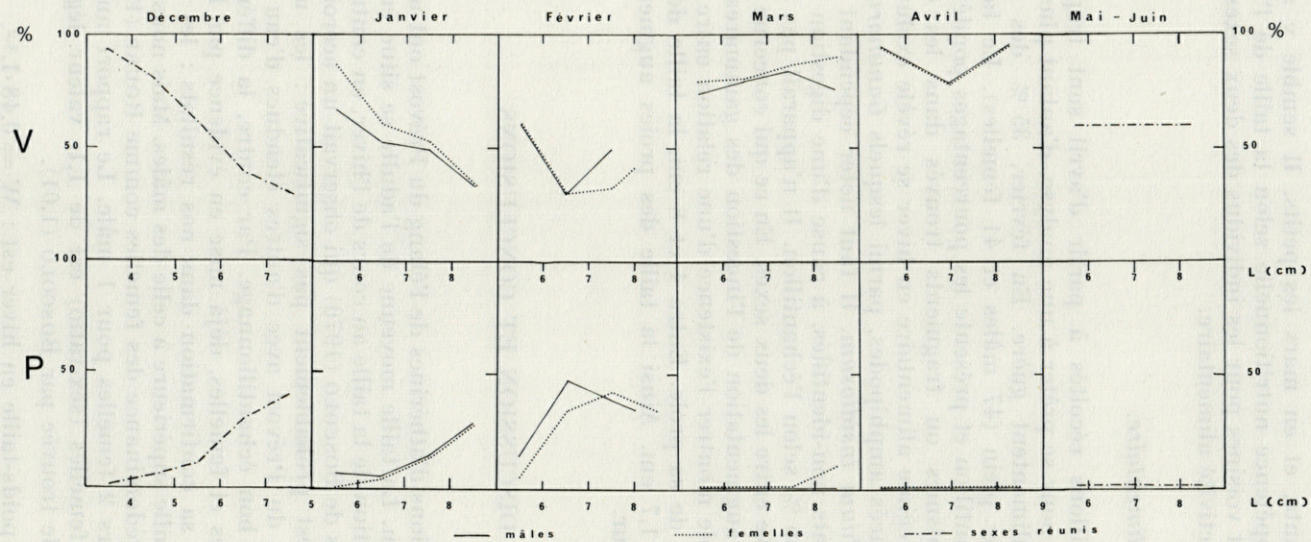


FIG. 8. — Indice de vacuité (V) et indice de réplétion (P) en fonction de la taille. Echantillons mensuels.

Le facteur de condition accuse une hausse entre janvier et juin et traduit ainsi une prise de poids de l'animal qui est à mettre en relation avec la maturation des gonades. En effet celle-ci débute en décembre et se poursuit jusqu'en avril, puis débute la ponte qui s'étale sur plusieurs mois. Dans l'Adriatique, BOSCOLO (1970) a également observé le déroulement de la ponte entre mai et juillet.

Le foie présente un dimorphisme sexuel : la taille et le poids du foie sont toujours supérieurs chez les femelles. BARNABÉ (1973) a observé un cas similaire chez le loup *Dicentrarchus labrax*, au cours du cycle sexuel.

La baisse du rapport hépato-somatique (RHS) entre janvier et juin chez les deux sexes indique une utilisation des réserves hépatiques au cours de cette période.

La comparaison du RGS et du RHS met en évidence l'évolution différente de ces organes au fur et à mesure que l'animal grandit. Le RHS reste constant, c'est-à-dire que le poids du foie demeure proportionnel au poids de l'animal.

Le foie et le corps ont ainsi une croissance isométrique, ce qui tend à démontrer le rôle invariant joué par le foie au cours de la croissance ; le RGS augmente en fonction de la taille (en période de maturation sexuelle), ce qui indique une fécondité potentielle plus élevée chez les grands individus.

Les athérines des deux sexes se nourrissent de la même façon : les indices de vacuité et de réplétion, les aliments ingérés, sont les mêmes pour les deux sexes. La prise de nourriture est faible durant l'hiver puis cesse dès le mois d'avril : en période de ponte les poissons ne s'alimentent plus.

L'utilisation des réserves hépatiques doit compenser cette carence alimentaire. La proportion de poissons qui s'alimentent varie également selon la taille ; il est difficile de proposer une explication à ce phénomène en l'absence de données précises sur le métabolisme.

L'ingestion très faible de nourriture a limité l'étude qualitative du régime alimentaire. On observe une prédominance de Crustacés Amphipodes, espèces dominantes de l'épifaune benthique de l'étang en hiver (GUELORGET et MICHEL, 1973). ROURE (1959) a observé dans l'étang de Thau une nutrition essentiellement planctonique chez l'athérine. Cependant KIENER et SPILLMANN (1969) décrivent un régime mixte : dominance des formes planctoniques en mer et dans les étangs profonds (type étang de Thau) et dominance de formes benthiques (vivant sur la végétation : Gammare, Sphaeromes, ... etc.) dans les étangs peu profonds (type étang du Prévost), ce qui correspond à nos résultats.

RÉSUMÉ

Cet article présente les résultats de l'étude biométrique et de l'analyse des contenus stomacaux de 1 700 athérines (*Atherina boyeri* Risso, 1810) pêchées en 1974 dans l'étang du Prévost, une lagune saumâtre du Languedoc. La taille moyenne de l'athérine adulte varie entre 5 et 8 cm, les femelles étant en moyenne plus grandes que les mâles. La relation poids-taille est égale à : $W = 0,48 \cdot L^{3,2}$. La maturation de la gonade (impaire) débute en décembre et se poursuit jusqu'en avril. La période de ponte s'étend de mai à juillet. Si la gonade est en croissance allométrique avec la taille et devient ainsi relativement plus importante chez les grands individus, le foie présente un cas intéressant de croissance isométrique, ce qui dénote le rôle invariant joué par cet organe au cours de la croissance. A taille égale, le foie des femelles est plus grand que celui des mâles. Le régime alimentaire de l'athérine est à base de crustacés amphipodes (*Gammarus*, *Corophium*). L'absorption de nourriture, faible en hiver, varie selon la taille de l'individu et cesse au terme de la maturation sexuelle. Le relai énergétique est assuré par les réserves hépatiques qui vont diminuant.

ZUSAMMENFASSUNG

Biometrische Studien und Mageninhaltsuntersuchungen wurden 1974 an 1 700 erwachsenen Fischen der Art *Atherina boyeri* Risso 1810, aus der Prevost-Lagune (Montpellier, Süd-Frankreich) vorgenommen. Die Tiere waren zwischen 5 und 8 cm lang, wobei die Körperlänge (L) der Weibchen die der Männchen übertraf. Das Verhältnis Gewicht (W) zu Körperlänge beträgt : $W = 0,48 \cdot L^{3,2}$. Geschlechtsdrüsen- und Leberzyklus werden beschrieben. Das Gewicht der Geschlechtsdrüse steht in einem allometrischen Verhältnis zur Körperlänge, während die Leber ein isometrisches Verhältnis zeigt. Weibchen haben, bei gleicher Körperlänge, grössere Lebern als Männchen. Die Nahrung besteht hauptsächlich aus Amphipoden (*Gammarus*, *Corophium*). Die Nahrungsaufnahme scheint von der Körperlänge abzuhängen, sie variiert im Laufe des Jahres.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNABÉ, G., 1973. Contribution à la connaissance de la croissance et de la sexualité du Loup (*Dicentrarchus labrax* L.) de la région de Sète. *Annls Inst. océanogr., Paris*, 49 : 49-75.

- BOSCOLO, L., 1970. Osservazioni sulla biologia e sulla pesca dell'*Atherina boyeri* Risso 1810 (Osteichthyes Atherinidae) vivente nelle acque dell'alto Adriatico. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **25** : 61-79.
- CARR, W.E. & C.A. ADAMS, 1972. Food habits of juvenile marine fishes : evidence of the cleaning habits in the leatherjacket, *Oligoplites saurus*, and the spottail pinfish, *Diplodus holbrooki*. *Fish. Bull.*, **70** : 1111-1119.
- GUELORGET, O. & P. MICHEL, 1973. Introduction à l'étude de la macrofaune benthique d'une lagune saumâtre du Languedoc : étang du Prévost. *D.E.A. Univ. Sci. Techn. Lang.*, Montpellier, 77 p.
- GUELORGET, O. & P. MICHEL, 1974. Premières données quantitatives sur les peuplements benthiques de l'étang du Prévost. Importance des Vénéridés. Résumé dans *Bull. U.O.F.*, **6** (2) : 15.
- GOGUENHEIM, J., 1974. Etudes préliminaires sur la reproduction d'*Atherina boyeri* Risso 1810 du Bassin de Thau. Résumé dans le *Bull. U.O.F.*, **6** (2) : 14.
- KIENER, A. & C.J. SPILLMANN, 1969. Contribution à l'étude systématique et écologique des Athérines des côtes françaises. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **60 A** : 33-74.
- KOHLER, A., 1974. Le régime alimentaire des Poissons des étangs littoraux. Données préliminaires sur l'athérine, dans l'étang du Prévost (Palavas, Hérault). *D.E.A. Univ. Sci. Techn. Lang.*, Montpellier, 48 p.
- LASSERRE, G., 1974. Recherches sur la dynamique des populations des daurades royales *Sparus auratus* L. des régions de Sète et d'Arcahon. *Thèse 3^e cycle Univ. Sci. Techn. Lang.*, Montpellier, 214 p.
- LE CREN, E.D., 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch. *J. Anim. Ecol.*, **20** : 201-219.
- MORETTI, G., F.S. GIANOTTI & A. GIGANTI, 1959. Il « latterino » (*Atherina mochon* Cuv.) nel Trasimeno (biometria, regime dietetico, pesca e parassitismo). *Riv. Biol.*, **51** : 3-38.
- ROURE, T., 1959. Contribution à l'étude du genre *Atherina* du bassin de Thau. *D.E.S. Univ. de Montpellier*.
- SCHWARTZ, D., 1963. Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. *Editions médicales Flammarion, Paris*, 296 p.
- SIEGEL, S., 1956. Nonparametric statistics for the behavioural sciences. *Mc Graw-Hill Book Co., New York*.

Reçu le 11 décembre 1975.

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., 1895a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, 3 (3) : 629-658.

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 XXVI

YEAR 1976

PART 1-A

CONTENTS

Jeanete MARON RAMOS. <i>Haploscoloplos kerguelensis</i> Mc Intosh, 1885. A new Orbiniidae from the Western Mediterranean	1
Jeanete MARON RAMOS. <i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862). Taxonomic remarks	11
Jean-Michel AMOUROUX. Ethology and filtration of <i>Maetra glauca</i> (Born)	21
Hse BARTSCH. Complementary notes on the Halacaridae (Acari) of the Arcachon basin	31
Brian WEST and Lynda WEST. A note on the uptake of dissolved nutrients from sea water by the entoparasitic myzostome <i>Pulvinomyzostomum pulbinar</i> , in situ in its host <i>Leptometra phalangium</i>	47
Françoise JACQUES. L'œil nauplien et les organes frontaux chez les larves de Stomatopodes. Développement	53
Pierre NOËL. The evolution of the sexual characters of <i>Processa edulis</i> (Risso) (Decapoda, Natantia)	65
Riccardo BRUNETTI. Biological cycle of <i>Botrylloides leachi</i> (Savigny) (Ascidacea) in the venetian lagoon	105
Raymonde FINIGER. Contribution to the ecological and biological study of eelvers (<i>Anguilla anguilla</i> Linné 1759) entering a Mediterranean lagoon	123
Peter WIRTZ. A key to the European Blennioidea	145
Anne KOHLER. Biometrical and biological observations on <i>Atherina boyeri</i> R. in the Prevost lagoon at Palavas (Hérault)	157

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly