

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXVI

ANNÉE 1976

FASCICULE 2-A

## SOMMAIRE

Jacques NEVEUX et Marie-Odile SOYER. Caractérisation des pigments et structure fine de <i>Protoperidinium ovatum</i> Pouchet (Dinoflagellata).	175
C. THIRIOT-QUIEVREUX et M. MARTOJA. Appareil génital femelle des Atlantidae (Mollusca, Heteropoda). II. Étude histologique des structures larvaires, juvéniles et adultes. Données sur la fécondation et la ponte	201
Philippe BOUCHET. <i>Trinchesia genovae</i> (O'Donoghue, 1926). Eolidien méconnu du littoral méditerranéen	235
John A. ALLEN. On the biology and functional morphology of <i>Chama gryphoides</i> Linné (Bivalvia, Chamidae)	243
Dan L. DANIELOPOL. Supplementary data on <i>Pussella botosaneanui</i> Danielopol, 1973 (Ostracoda, Bairdiidae)	261
Jean-Marc GALLO. Description du mâle d' <i>Oncaea subtilis</i> Giesbrecht, 1892 (Copepoda, Cyclopoidea). Le problème de la détermination des mâles du genre <i>Oncaea</i>	275
J. BALASCH et J. CUADRAS. Role of association with <i>Calliactis parasitica</i> Couch in social behaviour of <i>Dardanus arrosor</i> (Herbst)	281
Peter WIRTZ. The otoliths of the mediterranean <i>Tripterygion</i>	293
<i>Documents faunistiques et écologiques</i>	
Catherine THIRIOT-QUIEVREUX. Description de la larve d' <i>Aporrhais serresiana</i> (Michaud) (Mollusca Prosobranchia) dans le plancton méditerranéen	299
<i>Analyses d'ouvrages</i>	305

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 1976

*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., Éditeurs, 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.

Números 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 2-A

---

## SOMMAIRE

Jacques NEVEUX et Marie-Odile SOYER. Caractérisation des pigments et structure fine de <i>Proto-peridinium ovatum</i> Pouchet (Dinoflagellata).	175
C. THIRIOT-QUIEVREUX et M. MARTOJA. Appareil génital femelle des Atlantidae (Mollusca, Heteropoda). II. Étude histologique des structures larvaires, juvéniles et adultes. Données sur la fécondation et la ponte	201
Philippe BOUCHET. <i>Trinchesia genovae</i> (O'Donoghue, 1926). Eolidien méconnu du littoral méditerranéen	235
John A. ALLEN. On the biology and functional morphology of <i>Chama gryphoides</i> Linné (Bivalvia, Chamidae)	243
Dan L. DANIELOPOL. Supplementary data on <i>Pussella botosaneanui</i> Danielopol, 1973 (Ostracoda, Bairdiidae)	261
Jean-Marc GALLO. Description du mâle d' <i>Oncaea subtilis</i> Giesbrecht, 1892 (Copepoda, Cyclopoidea). Le problème de la détermination des mâles du genre <i>Oncaea</i>	275
J. BALASCH et J. CUADRAS. Role of association with <i>Calliactis parasitica</i> Couch in social behaviour of <i>Dardanus arrosor</i> (Herbst)	281
Peter WIRTZ. The otoliths of the mediterranean <i>Tripterygion</i>	293
<i>Documents faunistiques et écologiques</i>	
Catherine THIRIOT-QUIEVREUX. Description de la larve d' <i>Aporrhais serresiana</i> (Michaud) (Mollusca Prosobranchia) dans le plancton méditerranéen	299
<i>Analyses d'ouvrages</i>	305

---

MASSON



Publication bimestrielle



CARACTÉRISATION DES PIGMENTS  
ET STRUCTURE FINE  
DE *PROTOPERIDINIUM OVATUM* POUCHET  
(DINOFLAGELLATA)\*

par Jacques NEVEUX et Marie-Odile SOYER

Laboratoire Arago, 66 650 Banyuls-sur-Mer,  
et Laboratoire de Microscopie Electronique du C.N.R.S., Paris

ABSTRACT

A red-pink Dinoflagellate "bloom", in which *Protoperidinium ovatum* was the most representative species, has yielded an abundant material for a pigment analysis and an ultrastructural study.

Most of the characterized pigments are carotenoids. These carotenoids, when elutriated with acetone-petroleum ether mixtures, form four fractions. Absorption spectra are characteristic of xanthophylls with one or several carbonyl groups, conjugated with all the double bounds of the polyene chain. The  $\text{Na BH}_4$  reaction reveals the presence of one or several aldehydes; the HCl-test shows that there is no 5-6 epoxyde group.

All the cells, most of which was dividing, have a typical dinoflagellate nucleus, with highly condensed chromosomes and a folded nuclear envelope.

The archoplasmic spheres, located near the nucleus, have many golgi apparatuses. The cytoplasm contains many large lipid droplets. A large number of fibrous trichocysts with numerous trichocystoid filaments and some kind of vacuoles are also present. Not a single plastid was observed.

Pigment analysis (carotenoids) and ultrastructural morphology (no plastid, many lipid droplets) thus reveal a new category of non-photosynthetic Dinoflagellates that synthesize many aldehydic carotenoids.

\* Avec la collaboration technique de Mesdames Françoise DE BILLY et Marie ALBERT que nous tenons à remercier ici pour leur aide efficace.

## I. — INTRODUCTION

Parmi les sept espèces de *Protoberidinium* récoltées au large de Banyuls-sur-Mer au cours du printemps 1975 et qui formaient la composante majeure d'une importante phytoexplosion, l'espèce *Protoberidinium ovatum* Pouchet 1883 (= *P. ovatum symmetricum* Dangeard) se trouvait numériquement la plus représentée (pour la systématique, voir BALECH, 1976). Cette espèce se rencontre d'ailleurs fréquemment dans le phytoplancton de la région mais à de faibles densités.

L'abondante quantité du matériel recueilli nous permet donc de déterminer les pigments de la phytoexplosion, puis plus spécialement ceux de *Protoberidinium ovatum* et d'effectuer une approche de son étude photonique et ultrastructurale. En effet, ces cellules, enveloppées d'une thèque particulièrement épaisse, n'ont que difficilement permis la pénétration des agents fixateurs.

## II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. MICROSCOPIE PHOTONIQUE ET ÉLECTRONIQUE.

L'espèce qui nous intéressait a été sélectionnée sous la loupe après fixation en masse des composants de la « marée rouge » (plus exactement rose saumon), par le fixateur de KARNOVSKY (1967) et lavage des culots de centrifugation dans un tampon phosphate 0,2 M. Les cellules ont été ensuite postosmiées dans un mélange à parties égales de tétroxyde d'osmium à 4 % dans le même tampon, puis incluses dans l'épon après une déshydratation visant à la conservation des lipides sans passage à l'oxyde de propylène (IDELMAN, 1964). Les coupes semi-fines (2  $\mu$ ) destinées à la microscopie photonique ont été colorées à l'azur II — bleu de méthylène, au Giemsa ou au vert de méthyle-pyronine. Certaines cellules ont été fixées *in toto* au formol neutre avant leur observation au contraste de phase interférentiel. Toutes les photographies ont été faites à l'aide d'un microscope orthoplan-orthomat Leitz équipé du système interférentiel T. L'épaisseur considérable de la thèque a été non seulement un obstacle au passage des fixateurs mais a rendu difficile la réalisation des coupes (Ultrotome III LKB et couteau de Diamant Dehmer). Les coupes ultrafines ont été contrastées pendant 2 heures par l'acétate d'uranyle alcoolique puis

5 minutes dans le citrate de plomb selon REYNOLDS (1963). Les observations ultrastructurales ont été réalisées soit sur Philips EM 300 du Laboratoire de Microscopie Electronique Appliquée à la Biologie, du C.N.R.S., soit sur Hitachi HU 11 A du Laboratoire Arago.

## 2. TECHNIQUES D'ÉTUDE DES PIGMENTS.

### a) *Extraction.*

Une partie du matériel récolté sur filtres en fibres de verre GF/C Whatman a été traitée immédiatement et le reste congelé à -20 °C. L'extraction des pigments par l'éthanol absolu ou l'acétone a été accélérée par un broyage des filtres à l'aide d'une baguette de verre ou d'un broyeur Virtis.

### b) *Séparation.*

Les pigments en solution acétonique, obtenus à partir du matériel congelé ont été transférés dans l'éther de pétrole (60-80 °C) par partition avec une solution de NaCl à 10 %. L'épiphase éthéropétrolique a été séchée sur Na<sub>2</sub> SO<sub>4</sub> anhydre et évaporée à sec sous azote. Les pigments, repris par l'acétone à 80 %, ont été fractionnés par chromatographie sur colonne de polyéthylène (Pro-labo). Les solvants d'élution étaient successivement des mélanges acétone-eau (80-20 ; 90-10 ; 95-5 ; 100-0), puis des mélanges éther de pétrole (40-60 °C) — acétone (10-90 ; 15-85 ; 20-80 ; 30-70). Chacune des huit fractions obtenues a été transférée dans l'éther de pétrole (60-80 °C), séchée, évaporée sous azote et reprise par quelques millilitres d'éther de pétrole (60-80 °C). 20 µl des différentes solutions ont été chromatographiés sur couches minces de cellulose avec le système de développement : 3 % n-propanol dans l'éther de pétrole (60-80 °C).

## III. — RÉSULTATS

### 1. PIGMENTS.

Les quatre premières fractions obtenues sont composées en totalité des pigments habituellement rencontrés dans les chloroplastes de dinophycées photosynthétiques : ils n'ont pas fait ici l'objet d'une attention particulière.

Les quatre autres fractions sont constituées de pigments caroténoïdes rouges, très abondants, qui, de toute évidence semblent

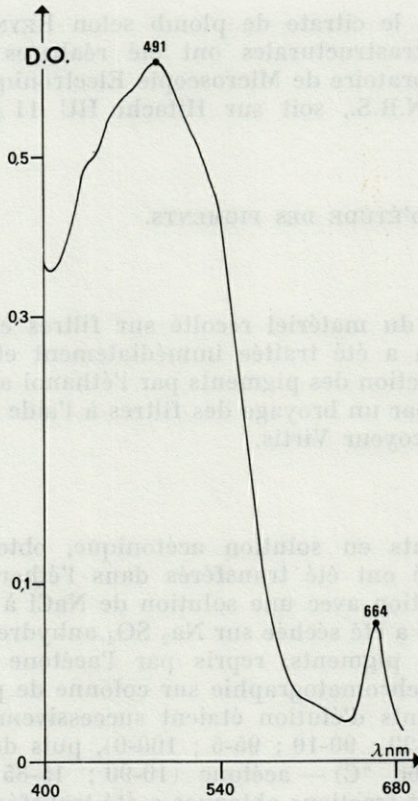


FIG. 1. — Spectre d'absorption de l'extrait total des pigments de la phyto-explosion dans l'acétone à 90 %.

liés à la présence d'importantes gouttelettes lipidiques portées par l'espèce dominante de la phytoexplosion, *Proto-peridinium ovatum*.

Nous avons tenté de les caractériser par leurs spectres d'absorption entre 380 et 580 nm (spectrophotomètre double faisceau Safas 1800), dans divers solvants (éther de pétrole 40-60 °C ; éthanol) et par quelques réactions chimiques effectuées sur solutions éthanoliques des pigments :

- a) action de HCl 10 % : détection des époxydes ;
- b) action de Na BH<sub>4</sub> : réduction des carbonyles ;
- c) test de stabilité aux alcalis (addition d'un volume de potasse à 15 %, égal au 1/5 du volume de la solution de pigments).

Le spectre d'absorption de l'extrait acétonique des pigments, obtenu à partir de matériel frais (Fig. 1), présente un maximum



inhabituel pour des communautés de phytoplancton (490 nm) et un pic chlorophyllien réduit à 664 nm. En outre, après extraction préalable des pigments chloroplastiques dans l'éthanol et centrifugation, apparaît un culot contenant les pigments rouges qui peuvent être dissous dans l'acétone.

Cette extraction sélective n'est possible que sur du matériel frais, la rupture de la thèque de *P. ovatum* (Pl. III, Fig. 1) après congélation ne gênant plus l'action du solvant.

L'analyse chromatographique sur colonne de polyéthylène réalisée à partir du matériel congelé permet de séparer les pigments chloroplastiques de l'ensemble des pigments rouges ; la périдинine,

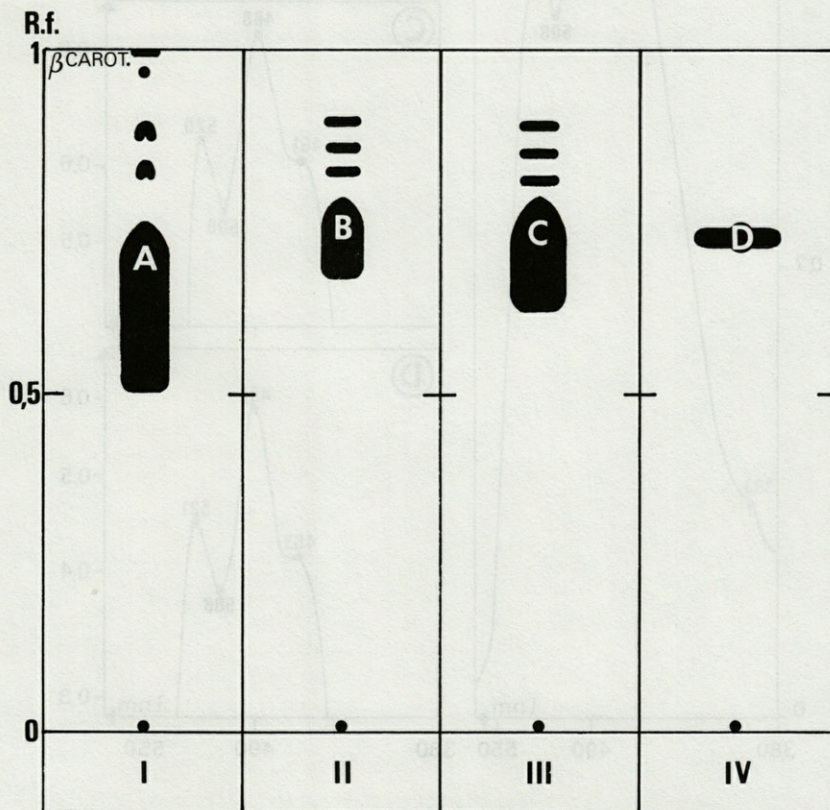


FIG. 2. — Chromatogramme des pigments des fractions I, II, III, IV, sur couche mince de cellulose. Solvant de développement : 3 % n-propanol dans l'éther de pétrole (60-80° C).

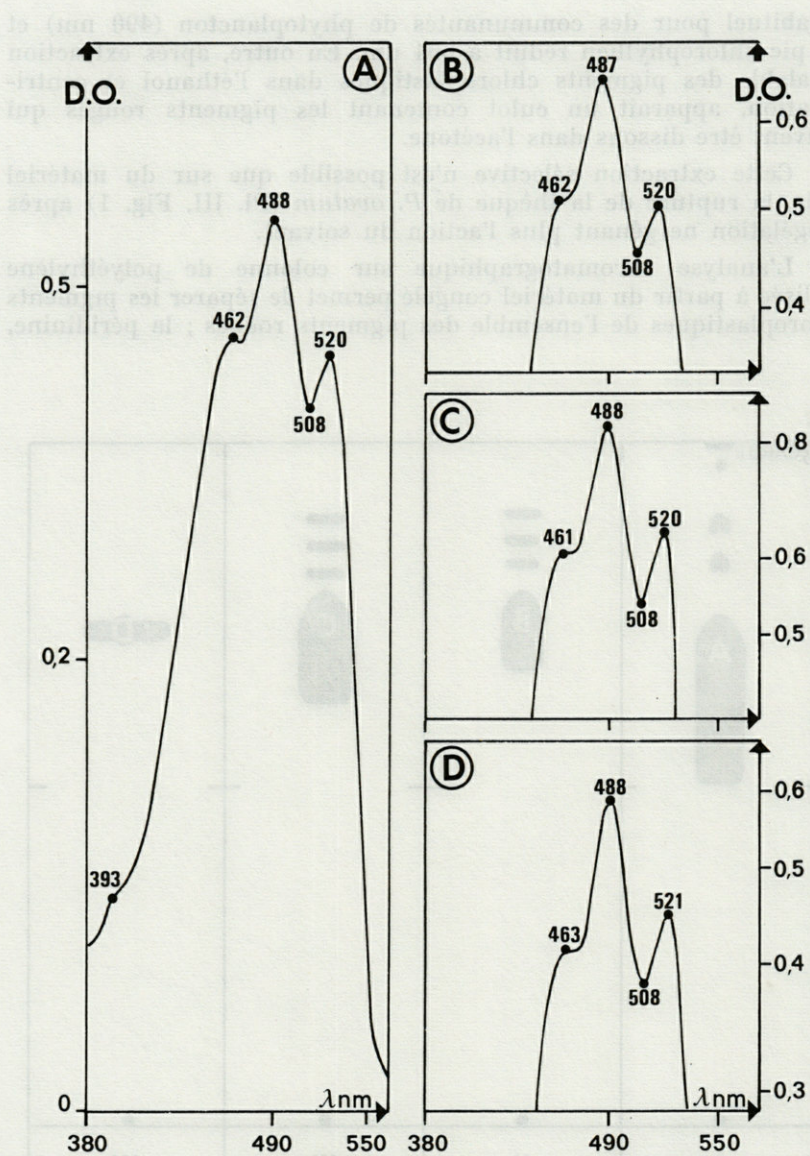


FIG. 3. — Spectres d'absorption dans l'éther de pétrole (40-60°C) des pigments A, B, C, D.

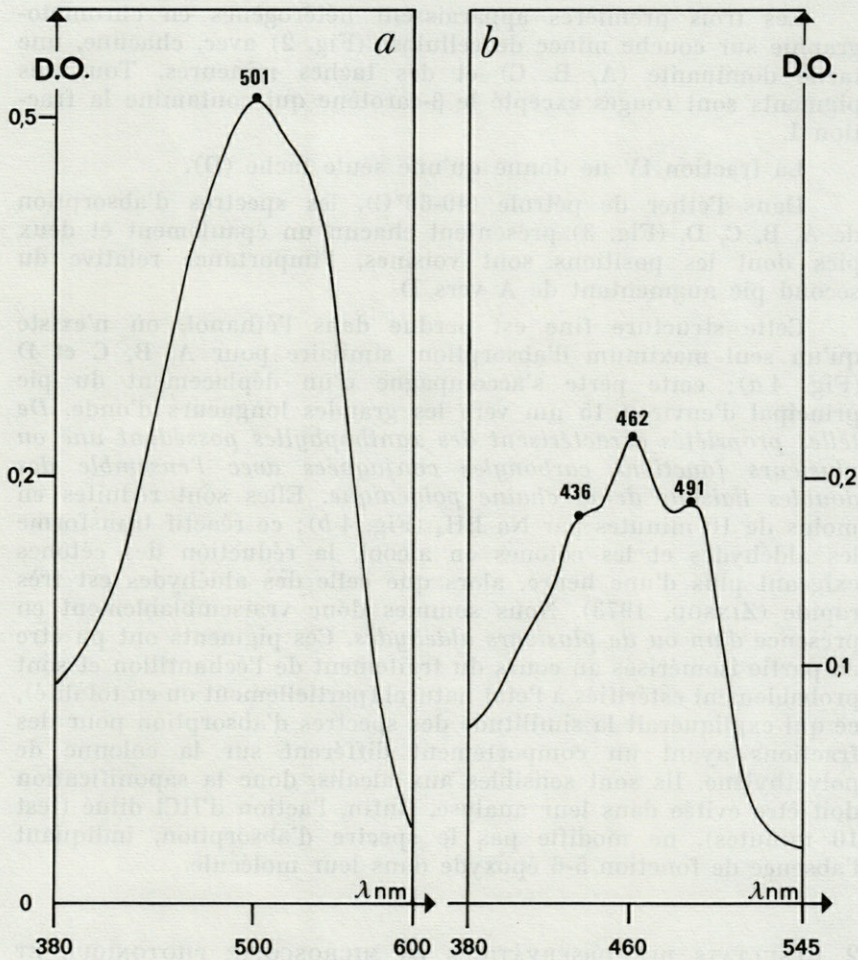


FIG. 4. — Spectres d'absorption dans l'éthanol : a) de C ; b) de son produit de réduction par  $\text{Na BH}_4$ .

éluée avec les pigments chloroplastiques ne représente qu'une très faible fraction des caroténoïdes de l'échantillon.

Les caroténoïdes, élués par les mélanges acétone-éther de pétrole (40-60 °C), ne sont pas nettement séparés sur la colonne ; aussi, le changement de solvant d'éluion est-il conditionné par une diminution marquée de la coloration de l'éluat. Nous obtenons ainsi quatre fractions (I, II, III, IV).

Les trois premières apparaissent hétérogènes en chromatographie sur couche mince de cellulose (Fig. 2) avec, chacune, une tache dominante (A, B, C) et des taches mineures. Tous ces pigments sont rouges excepté le  $\beta$ -carotène qui contamine la fraction I.

La fraction IV ne donne qu'une seule tache (D).

Dans l'éther de pétrole (40-60°C), les spectres d'absorption de A, B, C, D, (Fig. 3) présentent chacun un épaulement et deux pics dont les positions sont voisines, l'importance relative du second pic augmentant de A vers D.

Cette structure fine est perdue dans l'éthanol, où n'existe qu'un seul maximum d'absorption, similaire pour A, B, C et D (Fig. 4 a); cette perte s'accompagne d'un déplacement du pic principal d'environ 15 nm vers les grandes longueurs d'onde. *De telles propriétés caractérisent des xanthophylles possédant une ou plusieurs fonctions carbonyles conjuguées avec l'ensemble des doubles liaisons de la chaîne polyénique.* Elles sont réduites en moins de 10 minutes par  $\text{Na BH}_4$  (Fig. 4 b); ce réactif transforme les aldéhydes et les cétones en alcool, la réduction des cétones exigeant plus d'une heure, alors que celle des aldéhydes est très rapide (ZINSOU, 1973). Nous sommes donc vraisemblablement en présence d'un ou de plusieurs aldéhydes. Ces pigments ont pu être en partie isomérisés au cours du traitement de l'échantillon et sont probablement estérifiés à l'état naturel (partiellement ou en totalité), ce qui expliquerait la similitude des spectres d'absorption pour des fractions ayant un comportement différent sur la colonne de polyéthylène. Ils sont sensibles aux alcalis, donc la saponification doit être évitée dans leur analyse. Enfin, l'action d'HCl dilué (test 10 minutes), ne modifie pas le spectre d'absorption, indiquant l'absence de fonction 5-6 époxyde dans leur molécule.

## 2. RÉSULTATS DES OBSERVATIONS EN MICROSCOPIE PHOTONIQUE ET ÉLECTRONIQUE.

### a) Microscopie photonique.

Presque toutes les cellules recueillies au cours de la marée rouge qui se produisait à Banyuls au printemps 1975 étaient en voie ou en cours de division nucléaire de type binaire. La méthode de fixation et de déshydratation ayant été conduite de façon à protéger au maximum les lipides (IDELMAN, 1964), on peut facilement observer sur coupes semi-fines (Planche II, Fig. 1 à 6) de grosses gouttelettes cytoplasmiques très osmiophiles (réduction du tétr oxyde d'osmium) dont la caractérisation du type lipidique a

été confirmée par une nette pyroninophilie et par une réaction positive au noir Soudan B après fixation au formol à 10 % dans l'eau de mer (LISON, 1934), ces mêmes échantillons ayant servi à la détermination spécifique (Pl. 1, Fig. 1 à 3).

D'autre part, sur le vivant, la couleur des cellules est d'un rose tirant sur le saumon, cette couleur étant localisée aux flaques lipidiques, qui virent au brun sous l'action du Lugol.

Il est aisé d'observer également en microscopie photonique, les sphères archoplasmiques, tout à fait adjacentes au noyau, sphères dont le rôle est de polariser le sens de la division nucléaire suivant un certain axe (Pl. II, Fig. 4, 5, 6 et SOYER, 1971, Fig. 5, a-e). Déjà, au niveau des coupes semi-fines, il est possible d'observer la présence de l'enveloppe du noyau en cours de division, ce qui est une caractéristique supplémentaire de dinoflagellé typique.

De très nombreux trichocystes fibreux (Pl. II, Fig. 4, 5, 6) à localisation rayonnée sont présents à la périphérie interne de la cellule.

#### b) Microscopie électronique.

— *La thèque*, de type G, selon DODGE (1973), forme une sorte de cuirasse, très épaisse, percée de pores (Pl. III, Fig. 1) avec une membrane externe, et une membrane interne séparées par une couche intermédiaire dont la structure à fort grossissement révèle la présence de nombreuses microfibrilles inorganisées, osmiophiles, de nature probablement cellulosique (Pl. III, Fig. 2 et SWEENEY, 1976). Aucun microtubule n'est visible sous la membrane interne de la thèque.

Cette thèque rend difficile le passage des agents fixateurs, préservant moins bien en particulier les structures désoxyribonucléiques, que les structures ribonucléiques (nucléoles et ribosomes sont bien conservés).

— *Le noyau* possède une enveloppe à deux feuillets, formant de multiples replis (Pl. IV) et lui donnant un aspect épaissi. Les chromosomes, bien visibles dans un nucléoplasme clair, sont généralement très condensés mais présentent également des figures plus étendues à arceaux caractéristiques. Un nucléole de grande taille, arrondi, est généralement visible.

— *Le cytoplasme* renferme des mitochondries allongées, à crêtes tubulaires, voisinant avec des vésicules d'origine golgienne, des trichocystes fibreux, entre lesquels s'intercalent d'abondants ribosomes, un ergastoplasme lisse, des vacuoles de type myélinique (Pl. V) et de véritables flaques lipidiques à aspect homogène.

Les nombreux trichocystes fibreux à corps paracristallin sont généralement prolongés par des poches de 1,5 sur 0,5  $\mu$ , parfois plus grosses, cernées par une double membrane discontinue et garnies de microfilaments souples, organisés parallèlement les uns aux autres, et dont l'ensemble est probablement contourné en spirale plus ou moins régulière (Pl. VI, Fig. 1). Chez *Protoperidinium ovatum*, ces vacuoles à filaments peuvent être très abondantes, tassées les unes contre les autres, ou intercalées avec les paracristaux de trichocystes voisins (Pl. VI, Fig. 1). Les filaments trichocystoïdes ont régulièrement 22,6 nanomètres de diamètre (Pl. VI, Fig. 2-3) ; les coupes longitudinales offrent un aspect strié qui peut être dû au fait qu'il s'agit des sous-unités protéiques composantes.

*En aucune place on ne rencontre de formation de type plastidial.*

### 3. DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

La thèque très épaisse se rapproche du type G, défini par DODGE (1973, Fig. 2-4, p. 26) ; sa structure est proche de celle des *Ceratium* ou de certains *Peridinium* sp. mais sans microtubules sous-jacents. Il ne s'agit pas là d'un mur cellulaire tout à fait comparable à celui qui entoure les cystes de *Pyrocystis* (Dinoflagellata), espèce qui possède des couches très élaborées de cellulose, parallèles entre elles. Ici les microfibrilles de cellulose ne semblent pas organisées. D'autre part, toutes les cellules étaient en cours de division binaire et il ne s'agit donc pas de formes enkystées. Il n'est pas improbable toutefois que, de par leur structure, ces formes soient morphologiquement capables de s'enkyster. Il serait intéressant alors, de vérifier si la théorie de Von StOSCH (1973) cherchant à expliquer l'origine des phytoexplosions est justifiée. Des hypnozygotes enkystés (dormance dans les sédiments benthiques) seraient libérés lorsque sont réalisées certaines conditions physico-chimiques (température en particulier) favorisant alors une multiplication active. *C'est d'ailleurs la première fois qu'une phytoexplosion à Protoperidinium ovatum est signalée.*

Les points particulièrement intéressants de la description cytoplasmique sont :

- 1) l'abondance particulière de trichocystes fibreux et de poches à filaments trichocystoïdes adjacentes ;
- 2) l'absence de chloroplastes ;
- 3) la présence d'abondantes flaques lipidiques.

La structure fine et l'ontogénèse des trichocystes fibreux à structure typiquement périodienne sont maintenant bien connues

(BOUCK et SWEENEY, 1966 ; SOYER, 1968, 1970 a, b ; MESSER G. et BEN-SHAUL, 1971 ; HOVASSE et MIGNOT, 1975). Qu'il s'agisse de Dinoflagellés libres ou parasites (ex : *Syndinium*, *Blastodinium*), photosynthétiques ou non photosynthétiques (exemple, *Noctiluca miliaris*, ou *P. ovatum*), la présence de ces formations est toujours constatée, en plus ou moins grande abondance. Cependant, malgré plusieurs théories concernant leur rôle éventuel (capture des proies, rôle osmo-régulateur, etc.) aucune réponse satisfaisante n'a encore été fournie.

Il est toutefois intéressant de noter que chez *Noctiluca miliaris* (= *N. scintillans* Mc Cartney) qui, tout comme *P. ovatum* n'est pas photosynthétique mais possède des moyens hétérotrophes, on observe la présence d'abondants trichocystes fibreux dont les poches à filaments trichocystoïdes sont également très développées ce qui n'excluerait donc pas un rôle protractile lié à la capture de proies, les filaments trichocystoïdes pouvant être assimilés à des néma-desmes, moins bien organisés cependant que ceux des Ciliés (KINK, 1976).

La comparaison avec les Noctiluques ne s'arrête d'ailleurs pas là, puisque les pigments colorés sont également liés aux flaque lipidiques abondantes contenues dans les trabécules cytoplasmiques (SOYER, 1970 b). L'étude analytique de ces pigments est à l'heure actuelle en cours.

On peut lier directement les deux derniers points (2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup>), concernant les observations intracytoplasmiques, aux résultats de l'analyse globale des pigments :

— l'ensemble des observations tend à démontrer que les pigments rouges ont une localisation différente de celle des pigments photosynthétiques. La présence de nombreuses gouttelettes lipidiques rose saumon et l'absence constatée au microscope électronique, de chloroplaste chez *P. ovatum* montrent que ces pigments appartiennent principalement à cette espèce qui, de toute évidence n'est pas photosynthétique.

Jusqu'à présent, les informations concernant les pigments des *Dinoflagellés non photosynthétiques* sont rares. La pigmentation d'espèces photosynthétiques a, par contre, fait l'objet de travaux plus approfondis. Les travaux de JOHANSEN et al. (1974), JEFFREY et al. (1975) ont permis de distinguer les péridiniens contenant de la péridinine et ceux qui contiennent de la fucoxanthine. TUTTLE et LOEBLICH, (1973) étudiant *Cryptothecodinium cohnii* (espèce non photosynthétique) y découvraient du  $\beta$ -carotène et du  $\gamma$ -carotène, ce même  $\gamma$ -carotène qui paraît constituer une partie importante des pigments extraplastidiaux de certains péridiniens autotrophes (WITHERS et HAXO, 1975). Plus récemment, LOEBLICH (1976) établit

la liste de distribution des caroténoïdes caractérisés dans une trentaine d'espèces de Dinoflagellés photosynthétiques et non photosynthétiques (*Crypthecodinium cohnii*).

Notre travail a permis de mettre en évidence une nouvelle catégorie de *Péridiniens non photosynthétiques*, qui synthétisent des caroténoïdes en grande abondance. Ces pigments n'ont pu être identifiés à des aldéhydes déjà connus chez d'autres groupes d'êtres vivants. Une étude plus détaillée, indispensable, pourra être effectuée après une mise en culture de *Proto-peridinium ovatum* ; des tentatives dans ce but sont actuellement en cours au Laboratoire Arago.

### RÉSUMÉ

Une phytoexplosion planctonique dont l'espèce *Proto-peridinium ovatum* constituait l'élément majeur a fourni un matériel abondant pour analyser les pigments présents et effectuer une approche morphologique ultrastructurale.

La majorité des pigments rouges présents est du type caroténoïde. Ces caroténoïdes, élués par les mélanges acétone-éther de pétrole se séparent en quatre fractions. L'analyse de leur spectre d'absorption permet de caractériser des xanthophylles possédant une ou plusieurs fonctions carbonyles, conjuguées avec l'ensemble des doubles liaisons de la chaîne polyénique. L'action de  $\text{NaBH}_4$  permet de mettre en évidence la présence d'un ou plusieurs aldéhydes et le test à l' $\text{HCl}$ , l'absence de fonction 5-6 époxyde.

Les cellules, presque toutes en cours de division, montrent un noyau typique de Dinoflagellés, à chromosomes très condensés, entourées par une enveloppe nucléaire munie de replis. Les sphères archoplasmiques qui polarisent la division, sont riches en corps de Golgi ; le cytoplasme possède des inclusions lipidiques abondantes et de grande taille, des trichocystes fibreux à nombreux filaments trichocystoïdes et des vacuoles diverses. Aucune formation de type plastidial n'a été observée.

L'analyse des pigments (caroténoïdes) complétée par l'étude ultrastructurale (absence de plastes, lipides abondants) permet donc de mettre en évidence une nouvelle catégorie de Dinoflagellés non photosynthétiques, qui synthétisent des caroténoïdes aldéhydiques en grande abondance.



## ZUSAMMENFASSUNG

Eine Phytoplankton-Blüte, in der *Protoperidinium ovatum* vorherrschte, hat ein reiches Material für eine Pigmentanalyse und für ultrastrukturelle Untersuchungen geliefert.

Die Mehrzahl der untersuchten roten Pigmente gehört zum Typus der Karotinoide. In Aceton-Petroleumäther-Mischung ergeben diese Karotinoide vier Fraktionen. Die Analyse ihres Absorptionsspektrums lässt Xanthophylle erkennen, die eine oder mehrere Carbonyl-Gruppen zusammen mit den Doppelbindungen der Polyenkette aufweisen.

Die Wirkung von  $\text{Na BH}_4$  zeigt, dass ein oder mehrere Aldehyde vorhanden sind, und der HCl-Test beweist das Fehlen einer 5-6-Epoxyd-funktion.

Die fast durchwegs in Teilung begriffenen Zellen zeigen den für Dinoflagellaten typischen Kern, mit stark verdichteten Chromosomen, umgeben von einer faltigen Kernmembran. Die Archoplasmakugeln, die die Teilung polarisieren, sind reich an Golgikörpern; das Cytoplasma weist zahlreiche voluminöse Lipideinschlüsse auf, sowie fibröse Trichocysten mit zahlreichen trichocystoiden Filamenten, ausserdem verschiedenartige Vakuolen. Es wurde keinerlei Plastidenbildung beobachtet.

Die Pigmentanalyse (Karotinoide), ergänzt durch die ultrastrukturelle Untersuchung (Fehlen von Plastiden, grosse Lipidmenge), belegt den Nachweis einer neuen Kategorie von nicht photosynthetisierenden Dinoflagellaten, die aldehydische Karotinoide in grossen Mengen synthetisieren.

## BIBLIOGRAPHIE

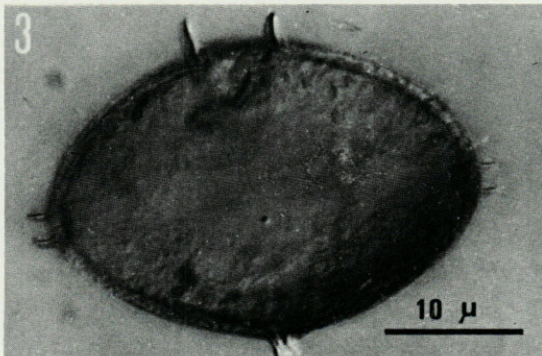
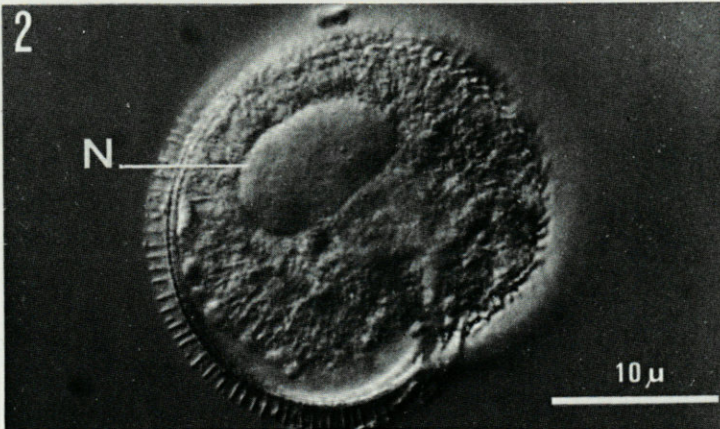
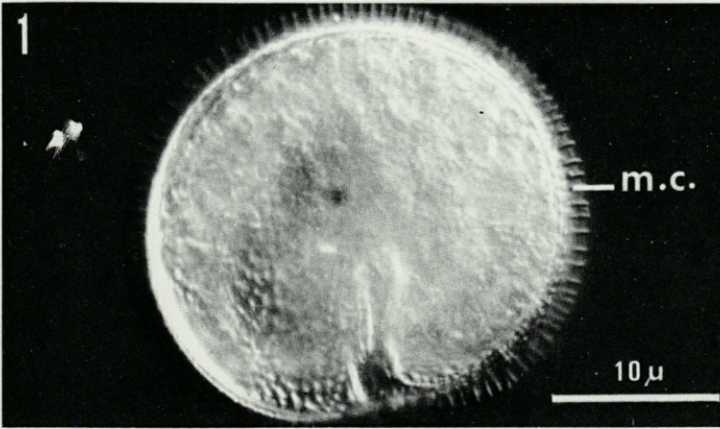
- BALECH E., 1976. Sur quelques *Protoperidinium* (Dinoflagellata) du Golfe du Lion. *Vie Milieu*, **26** (1 B) : 27-46.
- BOUCK B.J. & B.M. SWEENEY, 1966. The fine structure and ontogeny of trichocysts in marine Dinoflagellates. *Protoplasma*, **51** (1-2) : 205-223.
- DODGE J.D., 1973. The fine structure of Algal Cells. Academic Press Inc. London, 261 p.
- HOVASSE R. & J.P. MIGNOT, 1975. Trichocystes et organites analogues chez les Protistes. *Annl. Biol.*, **14** (9-10) : 397-422.
- IDELMAN S., 1964. Conservation des lipides en microscopie électronique. *Jnl. Microscopie*, **3** : 715-718.
- JEFFREY S.W., M. SIELICKI & F.T. HAXO, 1975. Chloroplast pigment patterns in Dinoflagellates. *J. Phycol.*, **11** : 374-384.
- JOHANSSON J.E., W.A. SVEC, S. LIAEEN-JENSEN & F.T. HAXO, 1974. Carotenoids of the Dinophyceae. *Phytochemistry*, **13** : 2261-2271.
- KARNOVSKY M.J., 1967. A formaldehyde-glutaraldehyde of high osmolality for use in electron microscopy. *Jnl Cell Biol.*, **27** : 137 a.

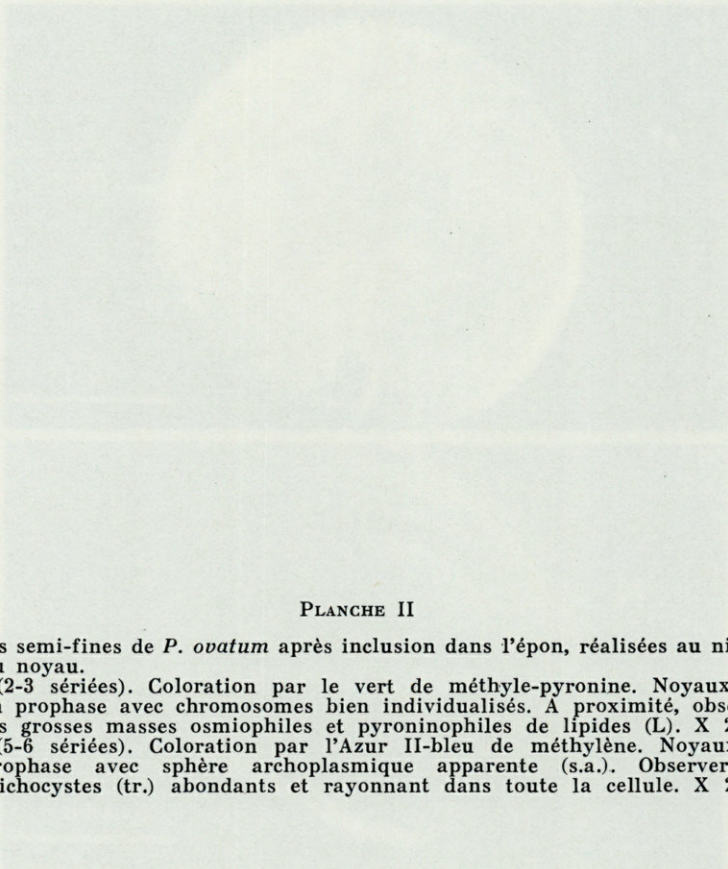
- KINK J., 1976. A localized region of basal body proliferation in growing cells of *Dileptus visscheri* (Ciliata, Gymnostomata). *J. Cell Sci.*, **20** : 115-133.
- LISON L., 1934. Sur de nouveaux colorants histologiques spécifiques des lipides. *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, **115** : 202-205.
- LOEBLICH A.R. III, 1976. Dinoflagellate Evolution : Speculation and evidence. *J. Protozool.*, **23** (1) : 13-28.
- MESSER G. & Y. BEN SHAUL, 1971. Fine structure of trichocyst fibrils of the Dinoflagellate *Peridinium westii*. *J. Ultrastruc. Res.*, **37** : 94-104.
- POUCHET G., 1883. Contribution à l'histoire des Cilio-flagellés. *J. Anat. Physiol., Paris*, **19** : 399-455.
- REYNOLDS S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *Jnl Cell Biol.*, **17** : 208.
- SOYER M.O., 1968. Etude cytologique ultrastructure d'un Dinoflagellé libre, *Noctiluca miliaris* S. : Trichocystes et inclusions paracrystallines. *Vie Milieu*, **19** (2 A) : 305-314.
- SOYER M.O., 1970 a. Les ultrastructures liées aux fonctions de relation chez *Noctiluca miliaris* S. (Dinoflagellata). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **104** : 29-55.
- SOYER M.O., 1970 b. Etude ultrastructurale de l'endoplasme et des vacuoles chez deux types de Dinoflagellés appartenant aux genres *Noctiluca* S. et *Blastodinium* Chatton. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **105** : 350-388.
- SOYER M.O., 1971. Structure du noyau des *Blastodinium* (Dinoflagellés parasites). Division et condensation chromatique. *Chromosoma*, **33** : 70-114.
- SWEENEY B., 1976. Freeze-fracture studies of the thecal membranes of *Gonyaulax polyedra* : Circadian changes in the particles of one membrane face. *Jnl Cell Biol.*, **68** : 451-461.
- TUTTLE R.C. & A.R. III LOEBLICH, 1973. Carotenoids of *Crypthecodinium cohnii*. *J. Protozool.*, **20** : 521.
- VON STOSCH H.A., 1973. Observations on vegetative reproduction and sexual life cycles of two freshwater dinoflagellates, *Gymnodinium pseudopalustre* Schiller and *Woloszynskia apiculata* sp. nov. *Br. Phycol. J.*, **8** : 105-134.
- WITHERS N. & F.T. HAXO, 1975. Chlorophyll  $c_1$  and  $c_2$  and extraplastidic carotenoids in the Dinoflagellate, *Peridinium foliaceum* Stein. *Plant Sci. Lett.*, **5** : 7-15.
- ZINSOU C., 1973. Oxydation enzymatique et photochimique des caroténoïdes : leur rôle dans la protection des chlorophylles. *Thèse de Doctorat d'Etat*, 81 p. Univ. Paris XI.

Reçu le 22 novembre 1976

PLANCHE I

- 1) Vue de face de *Protoperidinium ovatum in toto* (formol 10 % dans l'eau de mer). Observer à la périphérie la membrane cingulaire (m.c.) à aspect dentelé et en surface l'ornementation de la thèque. X 2.450.
- 2) Photographie prise au niveau du noyau N. X 2.450.
- 3) Profil *in toto*. Observer à la partie supérieure deux épines bien prononcées et à la partie inférieure une proéminence conique ou col. On peut voir latéralement, de part et d'autre, les deux membranes bordant la cingulaire. X 2.450.

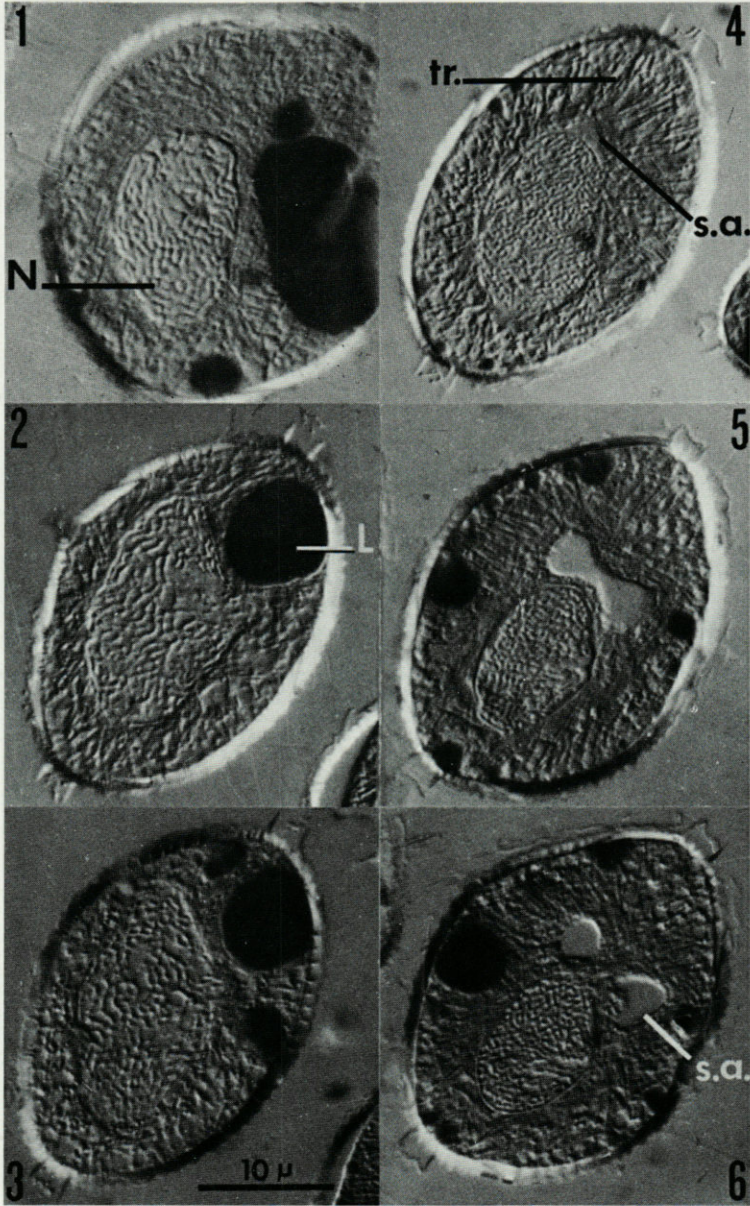




## PLANCHE II

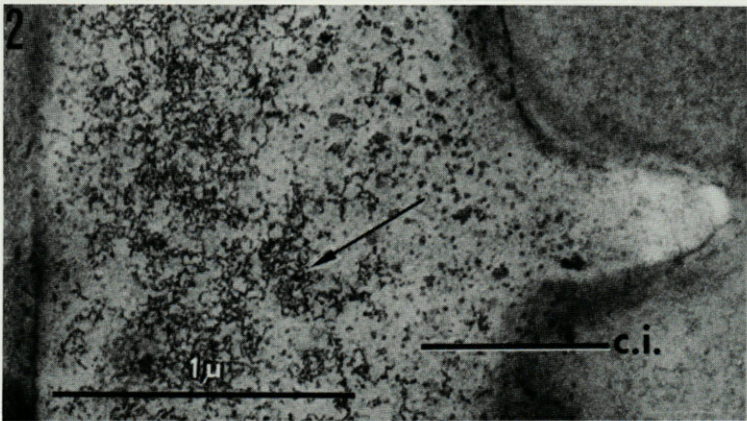
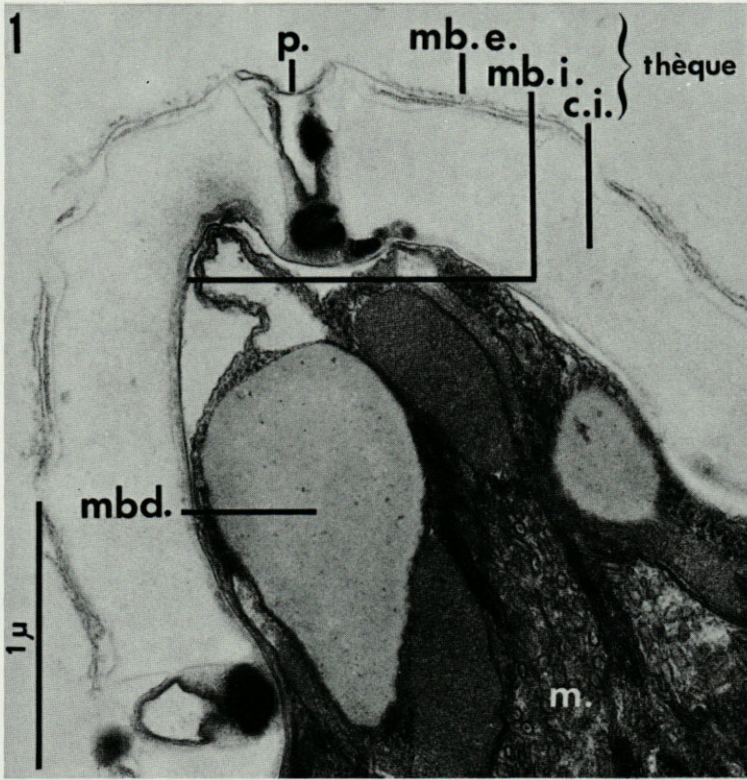
Coupes semi-fines de *P. ovatum* après inclusion dans l'épon, réalisées au niveau du noyau.

- 1-2-3 (2-3 sériées). Coloration par le vert de méthyle-pyronine. Noyaux (N) en prophase avec chromosomes bien individualisés. A proximité, observer les grosses masses osmiophiles et pyroninophiles de lipides (L). X 2.450.
- 4-5-6 (5-6 sériées). Coloration par l'Azur II-bleu de méthylène. Noyaux en prophase avec sphère archoplasmique apparente (s.a.). Observer les trichocystes (tr.) abondants et rayonnant dans toute la cellule. X 2.450.



## PLANCHE III

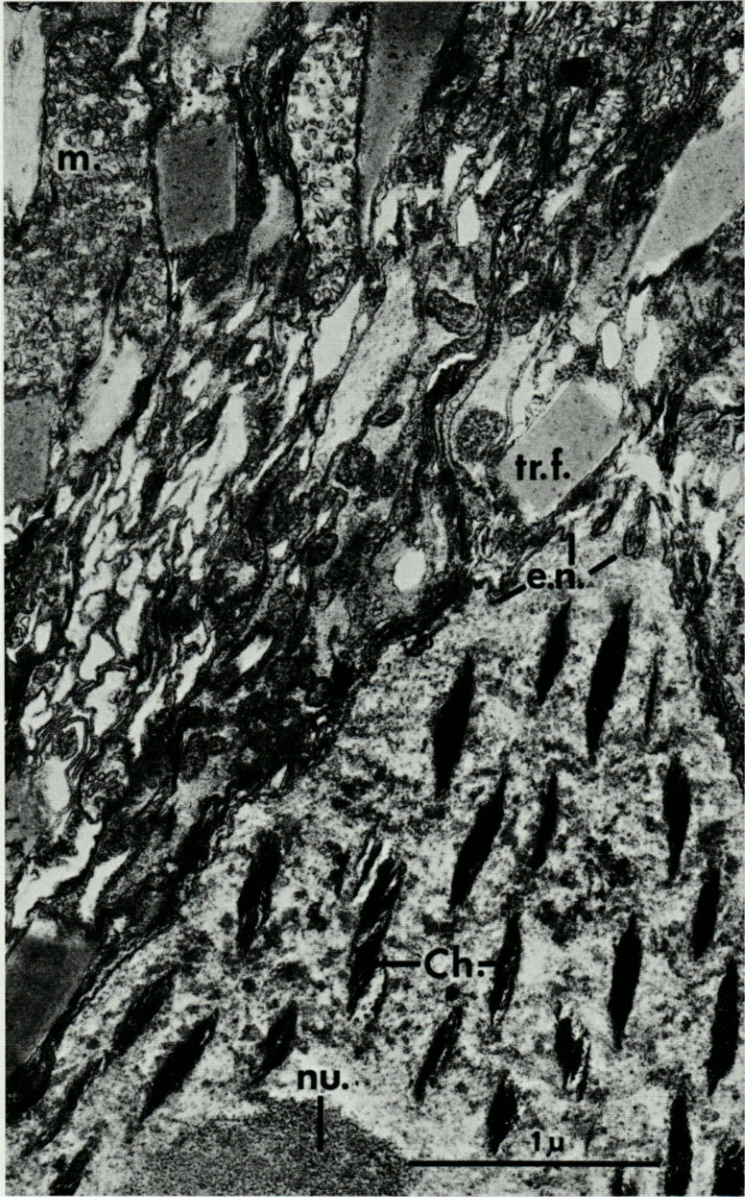
- 1) Coupe ultrafine au niveau de la thèque, perforée (pore p.). On distingue sur cette micrographie, la membrane externe (mb.e.), la membrane interne (mb.i.) et la couche intermédiaire (c.i.). Mitochondries (m.) à crêtes tubulaires, ergastoplasme abondant et microbodies (mbd.) sont présents. X 40.600.
- 2) Détail structural de la couche intermédiaire (c.i.) qui après une fixation osmiée révèle une structure filamenteuse. L'épaisseur de la thèque varie selon le stade de l'individu (enkystement ou non) et augmente avec l'âge. X 45.200.



## PLANCHE IV

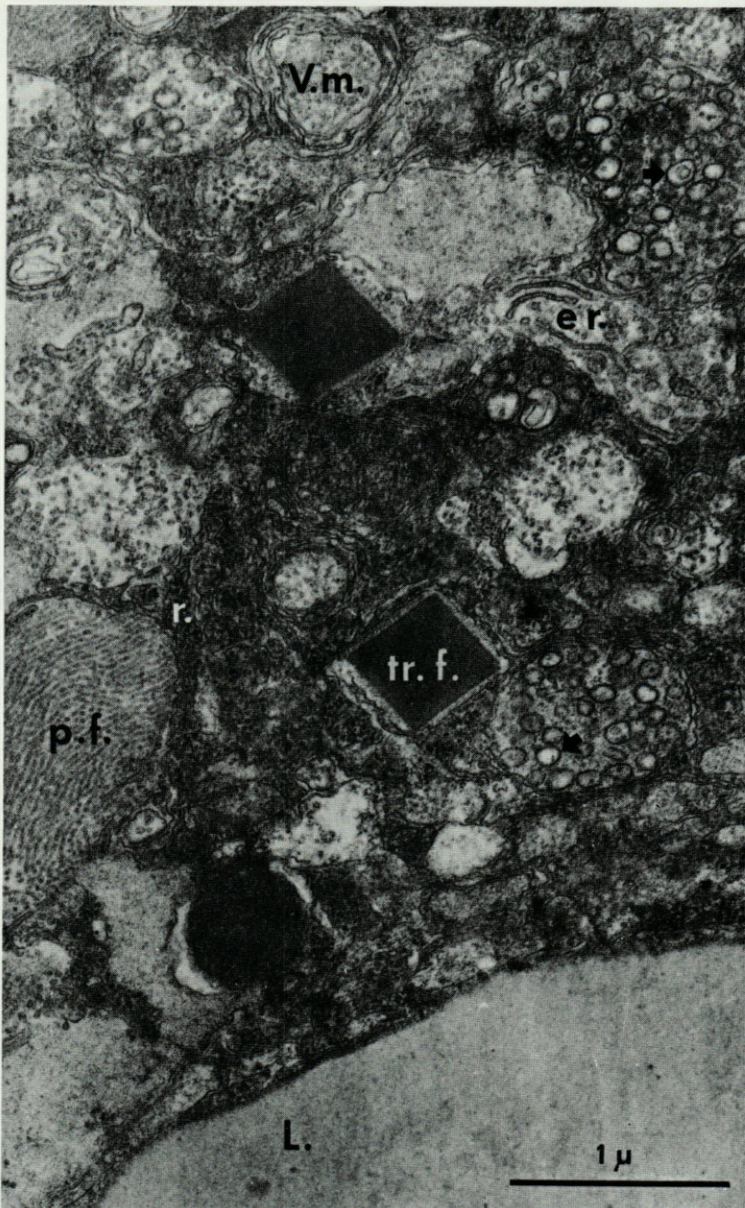
Vue générale de la cellule au niveau du noyau à chromosomes apparents (Ch.) très condensés. L'enveloppe nucléaire (e.n.) montre plusieurs couches dues à des replis. De nombreux trichocystes fibreux (tr. f.) voisinent avec des mitochondries (m.). nu. : nucléole. X 37.500.





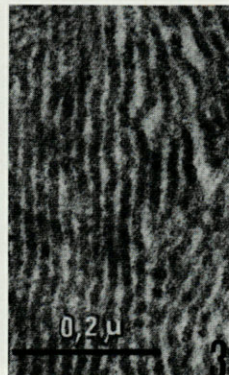
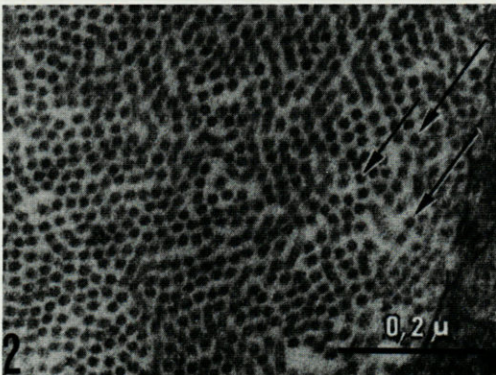
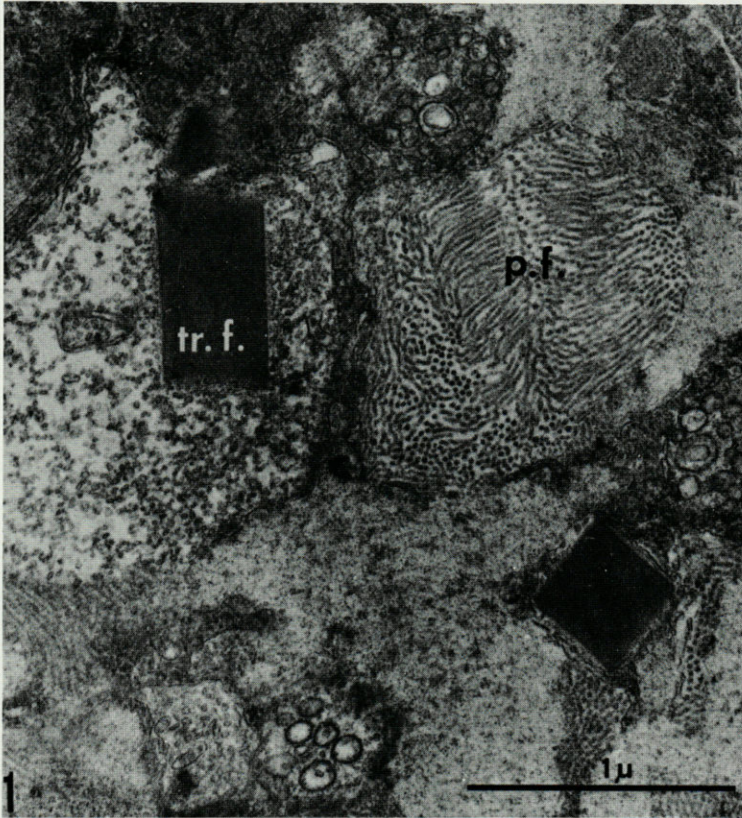
## PLANCHE V

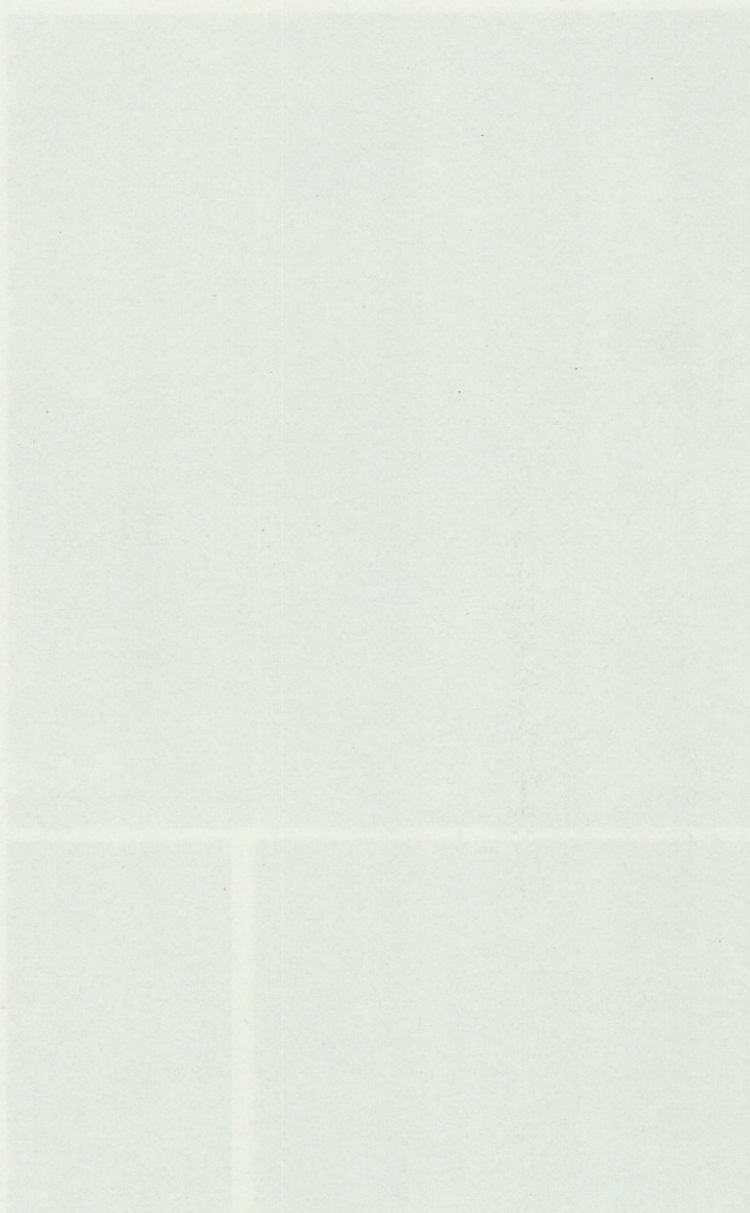
Inclusions cytoplasmiques avec trichocystes fibreux (tr.f.), masses lipidiques (L.), vésicules myéliniques (V.m.) ergastoplasme lisse (er.), ribosomes (r.) et poche à filaments trichocystoïdes (p.f.). X 33.750.



## PLANCHE VI

- 1) Vacuole à trichocystes fibreux et poche à filaments trichocystoïdes (p.f.).  
Noter le développement très important de la quantité de ces filaments à  
apparence microtubulaire. X 40.500.
- 2) Coupe transversale au niveau des filaments trichocystoïdes. X 90.000.
- 3) Coupe longitudinale au niveau des filaments trichocystoïdes dont quelques  
sous-unités sont visibles. X 90.000.





**APPAREIL GÉNITAL FEMELLE  
DES ATLANTIDAE (MOLLUSCA, HETEROPODA).  
II. ÉTUDE HISTOLOGIQUE  
DES STRUCTURES LARVAIRES, JUVÉNILES ET ADULTES.  
DONNÉES SUR LA FÉCONDATION ET LA PONTE**

par C. THIRIOT-QUIEVREUX\* et M. MARTOJA

\* Station Zoologique, 60 230 Villefranche-sur-Mer,  
Institut Océanographique, 195 rue Saint-Jacques, 75 005 Paris

**ABSTRACT**

The genital apparatus of eight species of Atlantidae is described from the larvae, the juvenile female and the adult female. The methods of fertilization and of spawning are considered.

**INTRODUCTION**

La première partie de ce travail a été consacrée à l'étude anatomique de l'appareil génital femelle de huit espèces d'Atlantidae (THIRIOT-QUIEVREUX et MARTOJA, 1974). Il en ressort que le système comporte un ovaire, un oviducte inclus dans la masse viscérale, un conduit glandulaire représentant la glande de l'albumine et la glande de la coque logé dans la voûte palléale, et un seul réservoir à spermatozoïdes dont la position est très variable selon les espèces et qui disparaît même dans un cas (*Atlanta lesueuri*). Dans cinq espèces (*Atlanta fusca*, *Atlanta helicinoïdes*,

*Atlanta inflata*, *Protatlanta souleyeti* et *Oxygyrus keraudreni*), l'ovaire longe la face dorsale de la masse viscérale, l'oviducte débouche dans la glande de l'albumine mais est indépendant du réceptacle séminal. Dans les trois autres espèces (*Atlanta peroni*, *Atlanta inclinata* et *Atlanta lesueuri*), l'ovaire longe le muscle columellaire, l'oviducte n'est pas rattaché à la glande de l'albumine mais au canal du réceptacle séminal ou du secteur de la glande de la coque qui en tient lieu chez *Atlanta lesueuri*. Le conduit glandulaire palléal est desservi par une fente médio-ventrale d'autant plus courte que l'espèce est plus évoluée ; la fente fait place à un vagin différencié chez *Atlanta lesueuri*.

Dans cette seconde partie du travail, nous nous proposons de décrire, dans les mêmes espèces, la structure histologique du système génital au cours des différentes phases du développement, larvaire, juvénile et adulte. Nous envisagerons également la fécondation, la maturation des œufs et la ponte dont nous avons pu saisir les modalités essentielles.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les indications relatives aux espèces étudiées et à leur origine ont été données dans la première partie de ce travail (THIRIOT-QUIEVREUX et MARTOJA, 1974).

Toutes les pièces ont été incluses et coupées à la paraffine. Les méthodes suivantes ont été utilisées, soit seules, soit combinées entre elles (voir MARTOJA, R et M., 1967, pour l'exposé des techniques) :

- coloration à l'azan de Heidenhain ; coloration à l'hématoxyline de Groat-picroindigocarmin précédée ou non de coloration par la fuchsine paraldéhyde (topographie générale) ;
- réaction de Feulgen ; coloration au bleu de toluidine (étude des acides nucléiques) ;
- réaction à l'acide périodique-Schiff (APS) (détection des composés oxydables par l'acide périodique et notamment des glucides) ;
- coloration au bleu alcian à pH 3,2 ; coloration au bleu alcian à pH 0,5 jaune alcian à pH 2,5 (étude des mucines acides sulfatées et carboxylées) ;
- réactions à l'alloxane-Schiff et au D.D.D. (détection globale des protéines) ;
- décoloration par oxydants (caractérisation des mélanines).



## RÉSULTATS

### 1. LA LARVE VÉLIGÈRE.

Au cours des stades larvaires I et II précédemment définis par l'une de nous, l'appareil génital est constitué d'un massif cellulaire intraviscéral (THIRIOT-QUIEVREUX, 1969). A la fin du stade III, une seconde ébauche indépendante de la première s'organise à partir de la voûte palléale. Un segment mésodermique et un segment ectodermique sont donc mis en place avant la métamorphose.

L'ovaire reste, comme aux stades précédents, un massif bien délimité sans lobulation externe ni cavité interne. Il consiste en un amas compact de gros noyaux pour la plupart quiescents ; les limites cellulaires ne sont pas visibles. A l'échelle du microscope photonique, aucun caractère ne permet de prévoir à ce moment l'orientation ultérieure des gonocytes : la diagnose du sexe repose donc sur l'aspect des voies génitales et, en particulier, sur la présence ou l'absence d'appareil copulateur. Ce dernier apparaît, en effet, avant la métamorphose (THIRIOT-QUIEVREUX, 1967).

L'oviducte est une expansion digitiforme de l'ovaire et présente le même aspect que lui. Son origine mésodermique ne fait donc aucun doute. Il est dépourvu de lumière mais ses cellules montrent une disposition radiaire en section transversale. Il se termine au contact de l'ébauche palléale sans entrer en continuité avec elle.

L'ébauche palléale qui donnera naissance aux voies génitales glandulaires peut être repérée sans ambiguïté grâce à sa situation anatomique, juste au-dessous du rectum. D'abord cupuliforme, ensuite plissée, elle n'est encore qu'un épaississement de la voûte palléale (Pl. I, A). L'épithélium interne du manteau, qui est d'ailleurs pavimenteux, devient cylindrique à ce niveau et le nombre des noyaux y est beaucoup plus élevé.

Dans les deux ébauches, les mitoses sont rares. La croissance est donc très faible et cette phase du développement semble correspondre surtout à une période de différenciation anatomique.

### 2. LA FEMELLE IMPUBÈRE ET LA FÉCONDATION.

Les changements qui surviennent entre la métamorphose et la fécondation sont tels que cette période doit être subdivisée en plusieurs stades ; les animaux provenant non d'élevages mais de

captures, il ne nous est pas possible d'indiquer l'âge correspondant à ces stades.

a) *Stade 1.*

L'ovaire, beaucoup plus développé que chez la larve, présente une légère lobulation extérieure. Son enveloppe, la *tunica propria*, devient visible surtout dans la région antérieure mais il n'existe encore aucune cavité et l'aspect de massif cellulaire riche en noyaux se maintient. Presque toutes les gonies sont en phase de multiplication. Quelques unes, toutefois, amorcent leur cytodifférenciation et se trouvent en phase de préméiose. Leur cytoplasme est encore acidophile mais leur noyau devient volumineux ; la chromatine se disperse et le nucléole grossit tout en restant, lui aussi, acidophile. A ce stade du développement, la distinction entre le testicule et l'ovaire est donc tout à fait possible. A côté des noyaux représentant incontestablement la lignée germinale, on note la présence de quelques petits noyaux ovales et plus denses dont l'origine est difficile à préciser mais qui pourraient appartenir à des gonies modifiées.

Chez *A. fusca*, *A. helicinoïdes*, *A. inflata*, *P. souleyeti* et *O. keraudreni*, l'extrémité distale de l'oviducte est rattachée au sac plissé que forment les voies génitales ectodermiques. Chez *A. peroni*, *A. inclinata* et *A. lesueuri*, elle est rattachée à une invagination du manteau qui longe latéralement le futur massif glandulaire. Les connexions caractéristiques de l'adulte sont donc acquises à l'exception de celles qui s'établissent dans le second groupe avec le réceptacle séminal, non encore différencié à ce stade. Dans les deux cas, les différences de structure entre les segments mésodermique et ectodermique restent très apparentes (Pl. I, B). Le premier est un cordon plein composé d'une couche périphérique de cellules aplaties et d'une couche centrale de grosses cellules triangulaires rayonnant autour de l'axe du cordon. La couche de cellules périphériques est en continuité avec la *tunica propria* de l'ovaire. Le segment ectodermique, est, au contraire, un tube creux. Sa paroi est constituée d'une seule couche de cellules dont les caractères sont ceux des voies génitales palléales. Ces dernières ont acquis le nombre et la forme des plis qui caractériseront la glande de l'albumine et la glande de la coque mais aucune différenciation histologique particulière n'annonce l'emplacement des futurs segments. Tous sont formés d'un épithélium simple, cylindrique, non cilié, très riche en noyaux et pauvre en cytoplasme.

Les divisions cellulaires sont très nombreuses à tous les niveaux des voies génitales. A la phase de multiplication goniale

correspond donc une période de croissance intense du tractus génital.

Au fond de la cavité palléale, au voisinage du ganglion viscéral, se remarquent cinq ou six cellules rondes à gros noyaux et ergastoplasme développé, très différentes des cellules plates qui forment le reste de l'épithélium palléal. Certaines contiennent quelques petits grains de sécrétion (Pl. V, A).

#### b) *Stade 2.*

Alors qu'elle n'était auparavant que peu visible, la *tunica propria* enveloppe maintenant tout l'ovaire d'une pellicule bien individualisée, jalonnée de noyaux fusiformes. Les petits noyaux denses apparus précédemment sont toujours présents et différent de ceux de la *tunica propria* par leur forme plus ronde. D'autre part, les gonies commençant à se disjoindre, une cavité se dessine au centre de l'organe. Dans de nombreuses oogonies, les noyaux devenus volumineux ont l'aspect bien connu de vésicule germinative. Dans certaines, encore assez rares, les cytoplasmes s'enrichissent considérablement en ARN sans toutefois augmenter de taille, stade qui correspond au début de la prévitellogénèse.

L'oviducte mésodermique est creusé d'une étroite lumière située au centre de la couronne des grosses cellules internes. L'oviducte ectodermique reste formé d'un épithélium simple dont les cellules sont maintenant cubiques et ciliées. Dans le premier groupe d'espèces, il se prolonge à l'intérieur de la glande de l'albumine par une gouttière ciliée. Dans le second, ses rapports avec le réceptacle séminal sont établis. En effet, celui-ci est différencié à ce stade et il est reconnaissable non seulement par sa position anatomique mais par ses caractères histologiques. L'épithélium de sa paroi est cubique et ses cellules ont un cytoplasme clair, pauvre en ARN où commencent à s'accumuler quelques grains de pigment noir. Les voies génitales, au contraire, restent formées d'un épithélium cylindrique à très forte densité de noyaux où les mitoses sont nombreuses; certains cytoplasmes deviennent riches en ARN (Pl. I, C).

La différenciation du réceptacle séminal coïncide donc avec le début de la prévitellogénèse et précède nettement la différenciation des zones glandulaires du tractus génital. En d'autres termes, les structures qui sont en relation avec la fécondation sont en place bien avant celles qui sont liées à la ponte.

Les grosses cellules du fond de la cavité palléale tapissent une zone assez étendue. Elles s'allongent perpendiculairement à la direction de l'épithélium.

c) *Stade 3.*

L'ovaire atteint sa longueur définitive. Ses contours sont lobés et il existe une véritable cavité interne. La multiplication oogoniale a presque cessé. La plupart des oocytes sont en phase de prévitellogenèse et font saillie dans cette cavité. Leur cytoplasme et maintenant leur nucléole sont fortement basophiles mais encore homogènes l'un et l'autre. L'oviducte et le réceptacle séminal ne subissent aucune modification par rapport au stade précédent. Quant aux voies génitales palléales, leur croissance est achevée et leur différenciation histologique débute. Elle se traduit par un dimorphisme entre les cellules dont les noyaux se répartissent sur deux niveaux, l'un basal, l'autre apical. La glande de l'albumine et la glande de la coque seront donc constituées désormais d'un épithélium pseudostratifié.

Les cellules du fond de la cavité palléale sont hautes et bombées au sommet. Les noyaux occupent plus de la moitié de la hauteur de la cellule tandis que les grains de sécrétion s'accumulent à l'apex.

d) *Stade 4.*

Le caractère majeur de la femelle parvenue à ce stade du développement est d'être fécondable tout en étant encore immature sur le plan de son oogenèse et de l'état de son tractus génital. Cette précocité n'exclut pas d'ailleurs que des adultes puissent aussi être fécondées puisque nous avons examiné des femelles mûres dont le réceptacle séminal était vide et dont la cavité palléale contenait un spermatophore. Certaines données, relatives aux cellules glandulaires de la cavité palléale que nous exposerons plus loin, nous laissent croire qu'en fait, ces animaux sont susceptibles d'être fécondés plusieurs fois.

A la partie antérieure de l'ovaire, se différencie un atrium bordé par un épithélium plat qui est le prolongement de la *tunica propria*. Le reste de l'organe est inchangé. La prévitellogenèse se poursuit activement entraînant une perte d'homogénéité pour le cytoplasme et le nucléole des oocytes. Dans le cytoplasme, apparaissent des enclaves intensément basophiles, APS-positives et entourées d'un halo clair qui représentent les « corps vitellins » des anciens auteurs, structures dont l'étude relève aujourd'hui des méthodes ultra-structurales. Dans les nucléoles, il y a formation de vacuoles centrales qui, en convergeant, donneront à l'organite l'aspect d'un anneau. Le nucléoplasme, lui, se charge de glycogène. Enfin, soulignons que chez ces jeunes femelles, aucun oocyte n'a atteint le stade de la vitellogenèse.

Après fécondation, des spermatozoïdes plus ou moins nombreux atteignent la cavité de l'ovaire. Assez souvent limité, ce phénomène revêt une réelle ampleur chez *A. fusca* dont l'ovaire contient constamment des bouquets de spermatozoïdes parvenus jusqu'à l'apex de l'organe (Pl. II, A).

Immédiatement au-delà de l'atrium, l'oviducte acquiert une structure très particulière. Sa paroi est formée de grandes cellules claires et, semble-t-il, non ciliées. De très longs filaments sont parfois visibles à leur apex mais des corpuscules basaux sont indécélables et il s'agit probablement de microvillosités. Cette paroi comporte des lacunes dont la section circulaire est au moins aussi vaste que celle de la lumière axiale et dont nous ne pouvons préciser s'il s'agit de vacuoles intracellulaires, d'espaces intercellulaires ou encore de vides ménagés entre l'épithélium et la basale. Les lacunes existent avant l'arrivée des spermatozoïdes (Pl. II, D). Lorsque après fécondation des spermatozoïdes remontent l'oviducte, certains d'entre eux y sont piégés et s'y agglutinent en amas compacts (Pl. II, E). Compte tenu de la situation topographique de cette zone et de l'absence probable de ciliature à l'apex de ses cellules, nous pensons qu'il s'agit de l'oviducte mésodermique. Les deux couches cellulaires, si caractéristiques des stades précédents, n'apparaissent plus distinctement mais il ne nous paraît pas exclu qu'elles soient visibles à l'examen ultrastructural tant est complexe et même confuse l'organisation de l'oviducte à ce niveau. L'oviducte distal, incontestablement ectodermique, reste, selon les espèces, un conduit simple cilié et autonome ou bien une gouttière également ciliée creusée dans le pli ventral antérieur de la glande de l'albumine.

La paroi du réceptacle séminal est formée d'un épithélium simple entouré de fibres musculaires bien visibles ce qui, par rapport aux autres segments, est une exception. Quand l'organe est vide, les cellules épithéliales apparaissent cubiques, pourvues d'un cytoplasme clair, d'un gros noyau rond et d'une ciliature réduite. Elles contiennent très souvent de nombreux grains de pigment noir facilement décolorable par oxydation et appartenant au groupe des mélanines. En état de réplétion, la paroi se distend, les cellules deviennent difficilement observables. Les spermatozoïdes se disposent en une rangée très régulière, la tête tournée vers l'épithélium (Pl. II, C). L'aspect est le même chez *Atlanta lesueuri* bien que le réceptacle séminal n'y soit qu'un secteur de la glande de la coque : à ce niveau, l'épithélium reste unistratifié, les cellules se chargent de mélanine et des fibres musculaires sous-jacentes sont visibles.

Dans la glande de l'albumine et dans la glande de la coque, les cellules à noyaux apicaux portent maintenant une ciliature.

Les cellules à noyaux basaux s'élargissent ; leur ergastoplasme se développe et leurs noyaux s'arrondissent. Quelques-uns commencent à élaborer des sécrétions qui forment à leur apex une petite enclave. Les seules sécrétions décelables alors sont des mucopolysaccharides acides. Parmi les divers types de cellules glandulaires des voies génitales, ce sont donc les mucocytes qui deviennent fonctionnels les premiers.

Les cellules du fond de la cavité palléale, dont il faut noter qu'elles ne se développent pas au même rythme que les cellules glandulaires du tractus génital, atteignent dès ce moment leur maturité. Chez la femelle impubère et non fécondée, elles ont une vingtaine de  $\mu$  de haut et la zone supra-nucléaire est occupée par de gros grains de sécrétion, anguleux, non jointifs et ne réagissant positivement qu'aux réactions de détection des protéines (Pl. V, B). Lorsque la cavité palléale contient un spermatophore, ces cellules présentent les signes d'une recrudescence d'activité. Leur hauteur s'accroît jusqu'à dépasser 50  $\mu$  et toute la moitié basale est occupée par un ergastoplasme et par un gros noyau rond à nucléole volumineux. Le nombre des grains de sécrétion augmente beaucoup (Pl. V, D). Après disparition du spermatophore, ces cellules régressent. Leur hauteur passe de 50 à 10 ou parfois même 5  $\mu$  ; les noyaux sont petits et denses, l'ergastoplasme n'est plus visible et le cytoplasme est vidé de ses sécrétions. Ces observations nous conduisent à supposer qu'il existe une relation entre l'activité glandulaire de cette zone et la fécondation par spermatophore. Dans le cadre de cette hypothèse, nous pensons que les protéines détectées dans les sécrétions sont les supports d'enzymes destinées à digérer le spermatophore et à libérer les spermatozoïdes.

Le trajet des spermatozoïdes a pu être reconstitué d'après l'observation des femelles capturées et autopsiées à divers temps suivant la fécondation. Les spermatozoïdes s'échappent du spermatophore au fond de la cavité palléale. De là, ils passent d'abord dans la glande de la coque puis dans la glande de l'albumine (Pl. II, D). Ultérieurement, certains remontent dans l'oviducte et ce n'est que plus tard que les autres se regroupent dans le réceptacle séminal. A ce moment, la glande de la coque et la glande de l'albumine n'en contiennent pratiquement plus. Toutefois, il arrive que quelques uns restent dans les plis de la glande de la coque, alignés contre l'épithélium (Pl. III, B). Le fait est particulièrement fréquent chez *A. inflata* et en ce cas, les cellules ciliées contiennent souvent des grains de mélanine.

### 3. LA FEMELLE ADULTE ET LA PONTE.

La première fécondation ayant lieu chez la femelle impubère, nous retenons l'ovulation comme critère de la maturité génitale.

a) *Ovaire.*

L'ovaire adulte reste un sac lobé pourvu d'une assez vaste cavité ; il ne devient pas, comme chez tant d'autres Prosobranches, un organe tubuleux ramifié. Contre la *tunica propria*, bien individualisée, se disposent des cellules germinales typiques et de petites cellules coniques à noyau dense et à cytoplasme acidophile, légèrement APS-positif (Pl. II, B) ; ces dernières étaient représentées depuis la métamorphose par les petits noyaux ovales déjà signalés. Leur développement coïncide donc avec la vitellogénèse. De même que nous n'avons pu nous prononcer avec certitude sur leur origine, nous ne pouvons qu'émettre une hypothèse sur leur rôle. Elles n'entourent jamais l'oocyte même partiellement et, de ce fait, elles ne peuvent être considérées comme des cellules folliculaires. Plus probablement, elles interviennent comme cellules nourricières. Elles sont particulièrement nombreuses chez *A. inclinata*, *A. heliconoides* et *O. keraudreni*.

Au moment de la ponte, l'ovaire contient des cellules germinales à tous les stades du développement y compris des oogonies en phase de division, plus nombreuses qu'au moment de la première fécondation. En revanche, les oogonies en préméiose et les oocytes en début de prévitellogénèse sont en nette régression. Il y a donc lieu de supposer que l'activité ovarienne est cyclique et que l'animal effectue plusieurs pontes espacées dans le temps.

La plupart des oocytes sont en vitellogénèse, ce qui se traduit par l'accumulation de plaquettes vitellines petites et très nombreuses dans tout le cytoplasme. Nous n'avons pas procédé à une étude histochimique approfondie du vitellus ; nous signalerons seulement qu'il est fortement APS-positif mais réagit très peu aux méthodes générales de détection des protéines, alloxane-Schiff et D.D.D. Au moment de l'ovulation, l'oocyte est une cellule amiboïde d'une soixantaine de  $\mu$  de diamètre où le noyau n'est que légèrement excentrique. Il est dépourvu de chorion, caractère qui va de pair avec l'absence de cellules folliculaires.

Dès qu'ils se sont détachés de la paroi ovarienne, les oocytes gagnent l'atrium qui peut se dilater et en contenir un nombre relativement élevé. De là, ils s'engagent séparément dans l'oviducte proximal dont la structure n'a pas subi de changement depuis le stade précédent. Chez quelques animaux, nous avons pu y observer un ou deux oocytes entourés de spermatozoïdes et il est donc très probable que c'est dans ce segment que s'opère la fécondation (Pl. II, F).

b) *Tractus génital.*

L'oviducte distal et le réceptacle séminal sont inchangés. Ce dernier est toujours rempli de spermatozoïdes parfaitement alignés.

Sans que leur structure soit différente, l'aspect des voies génitales palléales s'est, au contraire, profondément modifié, toutes les cellules glandulaires étant maintenant remplies de sécrétions (Pl. IV, A). Ces voies génitales, même parvenues à maturité, sont constituées exclusivement d'un épithélium pseudostratifié, sans cellules glandulaires sous-jacentes, doublées de quelques rares fibres musculaires. En coupe sagittale, l'épithélium forme sept plis très profonds et, d'après la nature des sécrétions, il y a lieu de considérer que les trois plis postérieurs représentent la glande de l'albumine alors que les quatre plis antérieurs forment la glande de la coque. Toutefois, sur le plan anatomique et histologique, l'ensemble forme un tout homogène et continu (Pl. III, A). Ventralement, les plis sont reliés entre eux par quelques cellules plates et ciliées, sans que des cellules glandulaires soient intercalées entre elles ; cette disposition est plus apparente dans la glande de la coque que dans la glande de l'albumine. En outre, ainsi que nous l'avons signalé, le pli antérieur de la glande de l'albumine est sillonné par une gouttière ciliée prolongeant l'oviducte dans cinq espèces. Enfin, chez *A. lesueuri*, un véritable segment vaginal se différencie au point où les plis convergent. Il est tapissé d'un épithélium prismatique cilié, lui-même doublé d'une importante couche musculuse.

En dehors de ces zones très limitées dans leur étendue, les cellules sécrétrices alternent rigoureusement avec des cellules ciliées (Pl. III, B). Celles-ci sont filiformes sur presque toute leur longueur et ne s'évasent qu'au sommet. Dans la glande de l'albumine, elles ont un noyau rond et apical. Dans la glande de la coque, leur noyau est fusiforme et subapical. Il arrive qu'elles contiennent quelques petits grains de mélanine. Les cellules glandulaires deviennent, quant à elles, volumineuses. Le noyau, l'ergastoplasme et les nucléoles sont très importants dans la glande de l'albumine (Pl. III, C), plus réduits dans la glande de la coque. Ce sont toutefois les sécrétions incluses dans les cellules qui donnent leur physiologie propre à chacun des segments, celles de la glande de l'albumine étant non seulement identiques dans toutes les espèces mais au surplus réparties de la même manière. A l'exception de celles du pli médian, elles se présentent sous forme de petits grains ronds, jointifs mais distincts, de nature glycoprotéique (réaction très intense à l'APS, moyennement intense au D.D.D. et à l'alloxane-Schiff). A maturité, c'est-à-dire lorsqu'ils atteignent l'apex de la



cellule, les grains comportent une fine coque légèrement colorable par le bleu alcian, encore visible au moment de l'extrusion. Dans le pli médian, les cellules ont un contenu spongieux fait de mucines sulfatées non oxydables par l'acide periodique. Les trois plis postérieurs de la glande de la coque élaborent également, dans toutes les espèces, des mucines sulfatées non oxydables par l'acide periodique (Pl. III, A). Toutefois, entre ces trois plis et le segment muqueux de la glande de l'albumine, il existe toujours des différences de colorabilité ou de réactivité : des recherches histo-chimiques approfondies mettraient sans doute en évidence des différences dans la composition finale des sécrétions. Les sécrétions du pli antérieur de la glande de la coque manifestent, à l'inverse de celles des autres plis, d'importantes variations suivant les espèces, bien qu'il s'agisse ici encore de mucines. Celles-ci sont sulfatées et oxydables par l'acide periodique chez *A. fusca*, *A. inclinata*, *A. lesueuri*, sulfatées et non oxydables par cet acide chez *A. neucinoïdes*, *A. peroni*, *O. keraudreni*, carboxylées chez *A. inclinata*. Dans le cas de *P. souleyeti*, les mucocytes de cette zone restent de dimensions réduites et élaborent un mélange de mucines sulfatées et carboxylées.

### c) Maturation de l'œuf et ponte.

On sait que les œufs des Atlantidae sont pondus soit isolément (*A. peroni*, *A. lesueuri*), soit en chapelets (*A. inflata*) (THIRIOT-QUIEVREUX, 1969).

Les observations *in vivo*, menées à plusieurs reprises chez *A. peroni* nous ont permis de préciser les modalités de leur transit dans les voies génitales. En vue dorsale, l'œuf apparaît d'abord à l'extrémité droite de l'anse postérieure de la glande de l'albumine. De là, il gagne l'extrémité gauche, s'y enfonce ventralement pour réapparaître à la gauche de la deuxième anse qu'il parcourt cette fois en direction de la droite. Il traverse ainsi successivement toutes les anses, déformant leurs parois sur son passage, propulsé par des courants ciliaires et décrivant au total une spirale. Son transit dans chaque anse dure de 6 à 9 secondes sauf dans la troisième où le mouvement se ralentit considérablement. Cette anse particulière où les œufs s'accrochent, faute de progression suffisamment rapide, correspond au segment muqueux de la glande de l'albumine. Lorsqu'ils ont atteint l'orifice de ponte, les œufs sont propulsés hors de la cavité palléale par les courants ciliaires de la cténidie puis dispersés dans l'eau par les battements du pied de l'animal. L'oviposition dure plusieurs heures au cours desquelles les œufs sont émis les uns après les autres à la cadence de un toutes les 8 secondes dans les phases de ponte les plus rapides.

Nous avons pu également observer la ponte de *Protatlanta souleyeti*. Chaque œuf ( $60\ \mu$  de diamètre environ) est expulsé isolément dans un fuseau extrêmement transparent d'une longueur variant de  $650$  à  $700\ \mu$  selon les œufs.

Les enveloppes de l'œuf et éventuellement le cordon ovigère sont élaborés uniquement dans les voies génitales, aucune glande pédieuse n'intervenant dans le modelage définitif de la ponte. Les cavités glandulaires sont vides jusqu'à l'arrivée de l'œuf et l'extrusion des sécrétions ne se produit qu'à son contact. Dans la glande de l'albumine, il est entouré d'une couche constituée de minuscules grains qui restent d'abord distincts (Pl. III, C). Dans la glande de la coque, cette couche d'environ  $2\ \mu$  d'épaisseur a pris un aspect fibrillaire et l'on peut supposer que des remaniements de structure ont eu lieu dans le segment muqueux de la glande de l'albumine où les œufs séjournent assez longtemps. Les trois anses postérieures de la glande de la coque sécrètent une seconde enveloppe beaucoup plus fine qui s'applique étroitement sur la première et qui est de nature muqueuse. L'anse antérieure, au contraire, ne participe pas à la formation des enveloppes mais façonne autour de l'œuf une sorte de flotteur indépendant de lui. Lorsque le mucus de cette anse est sulfaté et très fluide, les flotteurs ne peuvent s'accoler et les œufs sont pondus isolément. Lorsqu'il est carboxylé et très visqueux, les flotteurs se soudent les uns aux autres au fur et à mesure de leur émission et il en résulte la formation d'un cordon ovigère. La ponte prend alors l'aspect d'un chapelet d'œufs ; ce cas est celui d'*A. inflata* (Pl. IV, C).

En même temps que l'œuf reçoit ses membranes, sa maturation se poursuit. Comme il est de règle chez les Mollusques, la pénétration du spermatozoïde n'entraîne pas de modifications morphologiques sensibles si bien que l'œuf qui aborde les voies génitales glandulaires présente le même aspect que l'oocyte au moment de l'ovulation. Dans la glande de l'albumine, son cytoplasme est transparent, sur coupes, et seules se colorent les plaquettes vitellines. Dans la glande de la coque, son cytoplasme s'opacifie et devient colorable notamment par la réaction à l'APS (Pl. IV, B). Il est donc probable que sont intervenus à ce niveau les remaniements cytoplasmiques caractéristiques de l'activation. Corrélativement, le nucléole bourgeonne. Dans l'anse antérieure de la glande de la coque, l'œuf présente en son centre une plage claire mais l'enveloppe nucléaire est indiscernable et les nucléoles ont disparu. Nous pensons donc que l'amphimixie est réalisée et qu'il s'agit du noyau de fécondation. Nous n'avons pas pu observer auparavant le pronucleus mâle mais ceci pourrait être dû à l'opacification de l'œuf qui rend difficile l'examen de ses structures. La suite de l'évolution a pu être étudiée chez *A. inflata* où les œufs se trouvent

sériés dans le cordon ovigère. Dans le premier œuf du chapelet, l'enveloppe nucléaire s'est reformée et les chromosomes sont visibles ; dans le second, il y a apparition des deux asters et dans le troisième, formation du fuseau. La segmentation suit donc immédiatement l'oviposition.

Chez les femelles en ponte, les cellules du fond de la cavité palléale sont en phase de restitution (Pl. V, E). Si, ainsi que nous le supposons, leur rôle est de digérer le spermatophore, cette accumulation de sécrétions prépare une nouvelle insémination destinée à féconder la prochaine ponte. L'existence de cette dernière est d'ailleurs rendue probable par les multiplications goniales observées dans l'ovaire à ce moment.

Rappelons enfin que l'appareil génital est irrigué par l'aorte postérieure et innervé par le ganglion viscéral. L'aorte présente la particularité d'être entourée sur toute sa longueur d'une gaine de cellules ovoïdes à noyaux excentriques, non jointives mais disposées avec une parfaite régularité. Le centre du cytoplasme est clair, légèrement APS-positif alors que sa périphérie contient un grand nombre de grains basophiles. Nous pensons qu'il s'agit d'éléments conjonctifs libres du type plasmocyte mais nous tenions à signaler cette disposition. Par ailleurs, conformément à une précédente description (THIRIOT-QUIEVREUX, 1971), le ganglion viscéral est quant à lui entouré d'une couche continue de cellules polyédriques contenant des inclusions glucidiques. Cette couche entoure de la même manière tous les nerfs issus du ganglion viscéral jusqu'à leurs plus extrêmes ramifications dans le rein, le péricarde et le système génital. Il est manifeste que le nombre des grains accumulés dans les cellules croît régulièrement avec l'âge (Pl. V, et C). Il est remarquable que ce ganglion et ses nerfs soient les seuls à présenter une telle structure et diffèrent à cet égard des centres nerveux et des nerfs du céphalopodium.

## DISCUSSION

### 1. DÉVELOPPEMENT.

Selon la théorie classique établie au départ sur des données anatomiques, l'appareil génital des Prosobranches Méso- et Néogastropodes garde, au moins au cours du développement, des rapports étroits avec le système réno-péricardique. Dans certaines familles, ces rapports se maintiennent chez l'adulte et se traduisent alors par l'existence d'un canal gonopéricardique (SIMROTH, 1897-1906, ANKEL, *in* GRIMPE, 1936, JOHANSSON, 1939, FRETTER et GRAHAM,

1962). Il est donc admis que la gonade dérive du péricarde et que le vestige du rein droit donne naissance à un segment du tractus génital. Le plus souvent, il s'agit d'un « oviducte rénal » intercalé entre l'oviducte ovarien et l'oviducte palléal. Toutefois, il peut s'agir d'un autre segment : ainsi chez *Janthina*, c'est le réceptacle séminal qui en dériverait (THIELE, in SIMROTH, 1897-1906). Il a déjà été montré que la gonade pouvait se former indépendamment du péricarde (DE LARAMBERGUE, 1948) et c'est cette éventualité qui est réalisée chez les Atlantidae. Par ailleurs, nous n'avons pas pu mettre en évidence la participation d'une ébauche rénale à l'édification du tractus génital. Nous avons constaté que l'ovaire envoie une expansion digitiforme qui s'accroît de façon régulière jusqu'à rejoindre l'oviducte palléal. La similitude qui existe avant la puberté entre l'oviducte et l'ovaire lui-même nous incite à envisager l'hypothèse de l'origine strictement ovarienne de ce segment.

Nos observations rejoignent donc la plupart des descriptions relatives aux Euthyneures, qu'il s'agisse de Pulmonés ou d'Opisthobranches. Il est bien connu, en effet, que l'appareil génital y est indépendant des cavités coelomiques, rein et péricarde, aussi bien embryologiquement qu'anatomiquement. L'ancienne théorie uniciste étant de plus en plus abandonnée, il semble hors de doute que l'appareil génital dérive dans ces groupes de deux ébauches, l'une mésodermique, l'autre ectodermique (voir MARTOJA, 1964 et TARDY, 1970, pour la bibliographie). Toutefois, dans le cas des Pulmonés, c'est l'invagination palléale qui progresse en direction de l'ébauche mésodermique alors que, chez les Atlantidae comme chez les Opisthobranches, c'est l'ébauche mésodermique qui bourgeonne et atteint l'ébauche ectodermique. Il en résulte que le gonoducte est ectodermique dans le premier cas, mésodermique dans les deux autres ; l'intérêt de cette question tient aux possibilités de régénération de la gonade des Gastéropodes connues depuis les recherches de LAVIOLETTE (1954).

Il ne nous est évidemment pas possible de déterminer si nos constatations peuvent être étendues à d'autres Prosobranches ou s'il s'agit d'une particularité des Atlantidae. Ce type d'organogenèse pourrait représenter l'une des analogies existant entre les Hétéropodes et les Opisthobranches, analogies déjà signalées par PELENEER (1906) et dont l'étude de l'appareil digestif nous a fourni un exemple supplémentaire (MARTOJA et THIRIOT-QUIEVREUX 1975). Il est manifeste toutefois que le terme d'oviducte rénal est, pour les Prosobranches, consacré par l'usage au point d'être employé sans aucune recherche embryologique préalable et peut-être y aurait-il lieu de reconsidérer cette notion dans les cas très nombreux où il n'existe pas de canal gono-péricardique chez l'adulte. Il est d'ailleurs assez remarquable, comme le note déjà CREEK (1951), que ce canal,

interprété comme un caractère archaïque, ait disparu chez beaucoup de Mésogastropodes primitifs mais persiste chez les Néogastropodes Sténoglosses ; on peut ajouter qu'il a aussi disparu chez les Néogastropodes Toxoglosses (MARTOJA, 1958 ; ROBINSON, 1960). Plus curieuse encore, dans le cadre de la théorie classique, est l'observation de ROTH et WAGNER (1960) selon laquelle le canal gonopéricardique d'*Oncomelania* ne peut être identifié chez la femelle infantile alors qu'il est présent aux stades pré-adulte et adulte. Il est difficile, dans ce cas, de l'interpréter comme le vestige d'une connexion embryonnaire.

L'histogenèse de l'appareil génital paraît se dérouler selon des modalités très comparables chez tous les Prosobranches qu'il s'agisse de Mésogastropodes (*Oncomelania*, ROTH et WAGNER, 1960 ; *Pomatias*, DUCROS, 1961), de Néogastropodes Sténoglosses (*Nucella*, KOSTITZINE, 1949) ou Toxoglosses (*Conus* MARTOJA, 1958), et nos données sur les Atlantidae s'inscrivent parfaitement dans le schéma général. Dans tous les cas, la gonade apparaît comme un massif plein où la cavité ne se dessine que très tardivement et les voies génitales se présentent toujours, au départ, sous la forme d'un épithélium simple quelle que soit la complexité histologique des glandes annexes de l'adulte. Tous les auteurs ont insisté sur le fait que cet épithélium n'était pas cilié. D'autres ressemblances sont à noter : c'est ainsi que, chez les Atlantidae comme chez *Pomatias*, les premières sécrétions visibles sont muqueuses.

La chronologie du développement retient davantage l'attention. En effet, depuis les observations de LINKE (1934), relatives à *Littorina littorea*, la notion d'un synchronisme entre l'état de la gonade et celui du tractus génital suscite un vif intérêt. Il ne nous appartient pas de discuter ici des mécanismes endocriniens que cette notion implique et qui fait l'objet de travaux remarquables (voir MARTOJA, 1972, pour la bibliographie). Toutefois, il nous faut souligner que la règle du synchronisme ne peut être appliquée aux Atlantidae, tout au moins d'une manière simple, les divers segments du tractus génital se développant eux-mêmes de manière asynchrone. On doit donc en conclure qu'il existe soit des seuils réactionnels différents, soit des contrôles hormonaux multiples, selon une expression que nous empruntons à la revue de STREIFF (1970).

## 2. STRUCTURES ADULTES.

La séquence des phénomènes qui affectent la cellule germinale femelle avec ses phases de préméiose, prévitellogénèse et vitellogénèse est évidemment conforme au schéma classique et nous

renvoyons donc à l'excellente mise au point de RAVEN (1972) pour la discussion de cette question.

La structure histologique du tractus génital présente des variations plus ou moins marquées chez les Prosobranches. Pour les segments glandulaires, il y a lieu de considérer deux types d'organisation selon que l'épithélium est ou non doublé de tubules. Le premier type est de loin le plus répandu et FRETTER (1946) admet même que la disposition des éléments glandulaires est tout à fait constante et comporte invariablement des groupes de cellules sous-jacentes à l'épithélium. Ultérieurement, ce même auteur devait décrire dans certains genres des glandes annexes constituées uniquement d'un épithélium glandulaire (FRETTER, 1948). Chez les Hétéropodes eux-mêmes, les deux types de structure existent puisque GABE (1951, 1966) décrit des cellules glandulaires sous-jacentes à l'épithélium chez *Pterotrachea* et un épithélium glandulaire sans autres éléments associés chez *Firoloïda*. A cet égard, notons que c'est en ce sens qu'il convient d'interpréter l'expression de l'auteur selon laquelle les « glandes annexes anatomiquement individualisées ont disparu chez *Firoloïda* ». La structure histologique du tractus glandulaire est la même chez les Atlantidae et chez *Firoloïda*, la seule différence portant sur la complexité des méandres décrits par l'épithélium pseudo-stratifié. L'éventuelle similitude des sécrétions est plus difficile à analyser dans l'ensemble des Prosobranches en raison de la diversité des méthodes d'étude qui leur ont été appliquées. Une comparaison est toutefois possible avec *Firoloïda*. Il est clair, en effet, que le segment proximal de l'utérus décrit par GABE correspond, suivant la terminologie actuelle préconisée par FRANC (1968), à la glande de l'albumine et le segment distal à la glande de la coque ; pour ces deux segments, les résultats des méthodes histochimiques sont tout à fait analogues à ceux que nous avons obtenus chez les Atlantidae, bien que le segment muqueux de la glande de l'albumine fasse défaut chez *Firoloïda*. Chez *Pterotrachea*, il semble bien que ce soit la « zone coquillère » qui corresponde à la glande de l'albumine et la « zone mucigène » à la glande de la coque ; là encore, la nature des sécrétions doit pouvoir être rapprochée de celles des Atlantidae. Quant à la zone mucoïde, son interprétation est plus délicate puisque GABE signale que ses cellules ne contiennent pas de sécrétions décelables par les méthodes utilisées. Enfin, les enveloppes de l'œuf sécrétées par ces glandes apparaissent plus simples chez les Atlantidae que chez la plupart des Gastéropodes (voir BAYNE, 1968).

La structure si particulière de l'oviducte des Atlantidae ne nous paraît pas avoir d'équivalent. Le segment musculueux, désigné par la plupart des auteurs sous le nom d'oviducte rénal, manque ; à

l'inverse, nous avons vainement cherché des descriptions où seraient mentionnées les lacunes à spermatozoïdes que nous avons observées dans cette famille. Par la complexité de l'oviducte, les formes les plus proches pourraient être *Cremnoconchus* (LINKE, 1935), *Lacuna* (GALLIEN et DE LARAMBERGUE, 1938) et *Pomacea* (ANDREWS, 1964). Celles-ci sont en effet pourvues d'une gouttière ou de *caeca* rattachés à l'oviducte moyen et servant à emmagasiner les spermatozoïdes. Or, le plus souvent, les spermatozoïdes sont hébergés dans un segment dilaté de l'oviducte sans que le fait entraîne l'apparition de dispositifs spéciaux. Il en est ainsi chez de nombreux Mésogastropodes et notamment chez les autres Hétéropodes étudiés à cet égard, *Pterotrachea* et *Firoloida* (GABE, 1951, 1966). La présence d'un réceptacle séminal, anatomiquement individualisé et distinct du segment spécialisé de l'oviducte, n'est cependant pas le propre des Atlantidae et se retrouve par exemple chez *Littorina* (LINKE, 1933) et *Bythinia* (LILLY, 1953). Les questions anatomiques posées par la multiplicité des réservoirs à spermatozoïdes ont été longuement discutées par JOHANSSON (1956, 1957). Quant au problème biologique de la répartition différentielle des spermatozoïdes entre divers organes, il reste à résoudre. Toutefois, des perspectives de recherche intéressantes sont ouvertes par les observations d'ANDREWS (1964) sur *Pomacea* et de HOUBRICK (1973, 1974) sur *Cerithium* qui montrent que la sélection s'opère entre les spermatozoïdes eupyrrènes et apyrrènes. Les méthodes histologiques ne pouvaient nous permettre de déceler une éventuelle sélection de cet ordre et nos constatations appellent seulement trois remarques. Les spermatozoïdes sont parfaitement orientés dans le réceptacle séminal, fait qui justifie ce terme et nous autorise à rejeter celui de bourse copulatrice. Les spermatozoïdes contenus dans l'oviducte sont responsables de la fécondation donc les lacunes ne peuvent être considérées comme des sites de résorption. Aucun organe ne paraît être impliqué dans la phagocytose de spermatozoïdes telle qu'elle se produit chez les Sténoglosses (KOSTITZINE, 1939 ; FRETTER, 1941 ; TUZET et DUPOUY, 1959) et la mélanisation fréquente des tissus d'Atlantidae au contact des spermatozoïdes obéit certainement à un autre déterminisme.

Parmi les autres particularités morphologiques des Atlantidae, il y a lieu de retenir l'épithélium glandulaire de la cavité palléale qui nous paraît être impliqué dans la digestion des spermatophores. Par sa structure, son rythme d'activité et la nature de ses sécrétions, il est tout à fait comparable à la « glande latérale » décrite par GABE (1966) chez *Firoloida* ; cette glande considérée par GABE comme énigmatique pourrait avoir le même rôle mais des spermatophores n'ont pas encore été identifiés dans le genre *Firoloida*. Aucun organe analogue n'a été décrit chez *Pterotrachea*. Il y a lieu de

retenir également comme particularité morphologique, la structure du ganglion viscéral. Celle-ci est peut-être à rapprocher de l'organisation nerveuse de *Bythinia* (ANDREWS, 1971) où, dans la gonade, les branches du nerf viscéral sont associées à un réseau de cellules remplies de sphérules.

Alors que nous avons relevé un certain nombre de différences entre les Atlantidae et les autres Hétéropodes, la constatation la plus étonnante à laquelle nous a menées notre étude est la ressemblance qui existe entre cette famille et *Lacuna pallidula*. Le fait est d'autant plus remarquable que leurs traits communs sont par ailleurs exceptionnels et avaient déjà attiré l'attention de GALLIEN et DE LARAMBERGUE (1938) lors de leur étude de *Lacuna*. Ils concernent l'anatomie, le développement, la biologie et ce sont surtout :

- 1) le trajet de l'oviducte qui ne débouche pas dans les glandes annexes mais directement dans la cavité palléale chez *L. pallidula* comme dans trois espèces d'Atlantidae ;
- 2) l'asynchronisme du développement des divers segments avec mise en place précoce des structures liées à la fécondation ;
- 3) l'insémination des femelles impubères et la mise en réserve de spermatozoïdes bien avant l'époque où les oocytes sont aptes à être fécondés ;
- 4) les accumulations de spermatozoïdes dans l'ovaire.

D'autres moins particuliers mais peut-être aussi significatifs s'y ajoutent. Ainsi, GALLIEN et DE LARAMBERGUE ne signalent pas de canal gonopéricardique et leurs illustrations montrent que la structure histologique des glandes annexes juvéniles et adultes est très proche de celle des Atlantidae. Or *Lacuna pallidula* appartient à la superfamille des Littorinacea et nous avons déjà constaté d'étroites similitudes entre les Littorinidae et les Hétéropodes au niveau de l'appareil copulateur (MARTOJA et THIRIOT-QUIEVREUX, 1975 b). Il serait certes prématuré de tirer une conclusion de ces analogies mais, l'origine phylétique des Hétéropodes étant inconnue, il nous paraît intéressant de les souligner.

## RÉSUMÉ

L'appareil génital femelle des Atlantidae dérive d'une ébauche intraviscérale (mésodermique) qui apparaît au début de la vie larvaire et d'une ébauche palléale (ectodermique) qui apparaît à la fin de la vie larvaire. Leur fusion ne se réalise qu'après la métamorphose.



La croissance post-larvaire du tractus génital coïncide avec la première poussée de multiplication goniale. La différenciation histologique de l'oviducte et du réceptacle séminal se produit quand les oocytes les plus mûrs sont en prèvitellogénèse. La différenciation des segments glandulaires, plus tardive, ne s'achève qu'au moment de l'ovulation.

L'ovaire adulte est un sac lobé où se côtoient des cellules germinales à tous les stades de maturation et des cellules probablement nourricières ; sa zone antérieure, dépourvue de gonies, constitue un atrium extensible. L'oviducte mésodermique présente une paroi complexe avec des « lacunes » hébergeant des spermatozoïdes. L'oviducte ectodermique est un conduit cilié banal. Il n'y a pas de canal gonopéricardique. Le réceptacle séminal est formé d'un épithélium simple mélanisé. Le tractus glandulaire, qui groupe la glande de l'albumine et la glande de la coque, est constitué d'un épithélium pseudo-stratifié avec alternance de cellules glandulaires et de cellules ciliées. La glande de l'albumine élabore des sécrétions glycoprotéiques sauf dans le pli médian où les sécrétions sont des mucines sulfatées. La glande de la coque élabore à tous les niveaux des mucines, le plus souvent sulfatées. Le fond de la cavité palléale est tapissé d'un épithélium glandulaire à sécrétion protéique, vraisemblablement impliqué dans la digestion du spermatophore.

La première fécondation a lieu chez la femelle impubère avant la vitellogénèse. Les spermatozoïdes sont emmagasinés pour la plupart dans le réceptacle séminal. Quelques-uns séjournent dans l'oviducte où l'oocyte est fécondé. L'œuf reçoit ses enveloppes pendant son transit à travers les anses du tractus glandulaire. L'anse la plus antérieure façonne la ponte en élaborant des flotteurs isolés ou un cordon ovigère. La segmentation débute aussitôt après l'oviposition.

La comparaison des résultats obtenus et des données bibliographiques met en relief une étroite ressemblance entre les Atlantidae et *Lacuna pallidula* (super-famille des Littorinoïdiae). Les analogies portent sur l'organisation de l'appareil génital femelle et la biologie sexuelle.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Der weibliche Genitalapparat der Atlantiden geht aus einer intravisceralen Anlage (mesodermaler Herkunft) hervor, die zu Beginn der Larvenphase erscheint, sowie aus einer pallialen Anlage

(ektodermaler Herkunft), die am Ende der Larvenphase erscheint. Die Verschmelzung der beiden Anlagen findet erst nach der Metamorphose statt.

Das post-larvale Wachstum des Genitaltrakts geht mit der ersten Keimzellenvermehrung einher. Die histologische Differenzierung des Ovidukts und des Receptaculum seminis erfolgt, wenn die in ihrer Reifung am weitesten fortgeschrittenen Oocyten in Praevitellogenese sind. Die Differenzierung der Drüsensegmente erfolgt später und ist erst mit der Ovulation abgeschlossen.

Das Adultovar ist ein gelappter Sack, in dem Keimzellen aller Reifungsstadien und Zellen, die vermutlich eine Nährfunktion erfüllen, nebeneinander liegen; der vordere Teil, in dem keine Vor-Keimzellen liegen, bildet ein dehnbare Atrium. Der mesodermale Ovidukt hat eine komplex aufgebaute Wand mit « Lücken », die Spermatozoiden beherbergen. Der ektodermale Ovidukt ist ein einfacher Gang mit Zilienbesatz. Ein Gonoperikardialgang kommt nicht zur Ausbildung. Das Receptaculum seminis wird von einem einfachen melanisierten Epithel gebildet. Der Drüsentrakt, der die Eiweissdrüse und die Schalendrüse umfasst, besteht aus einem nur scheinbar geschichteten Epithel mit abwechselnd auftretenden Drüsen- bzw. Zilien-Zellen. Die Eiweissdrüse bildet Glykoproteinssekret, mit Ausnahme der Medianfalte, die Sulfat-Muzine ausscheidet. Die Schalendrüse bildet durchwegs Muzine. Der Grund der Mantelhöhle wird von einem Drüsenepithel ausgekleidet, das Proteine ausscheidet, die wahrscheinlich bei der Verdauung der Spermatozoiden eine Rolle spielen.

Die erste Begattung findet beim unreifen Weibchen vor der Vitellogenese statt. Der grösste Teil der Spermatozoiden wird im Receptaculum seminis gespeichert. Einige verbleiben im Ovidukt, wo die Oocyte befruchtet wird. Das Ei erhält seine Hüllen während des Durchgangs durch die Schlaufen des Drüsentrakts. Die vorderste Schlaufe formt den Laich durch Ausbildung einzelner Schwimmkörper oder einer Laichschnur. Die Furchung der Eier setzt sofort nach der Ablage ein.

Der Vergleich unserer Beobachtungen mit den in der Literatur gemachten Angaben weist auf eine starke Ähnlichkeit zwischen den Atlantiden und *Lacuna pallidula* (Ueberfamilie der Littorinoidea) hin. Die Analogien betreffen die Organisation des weiblichen Genitalapparates und die Fortpflanzungsbiologie.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS E.B., 1964. The functional anatomy and histology of the reproductive system of some pilid gastropod molluscs. *Proc. malac. Soc. Lond.*, **36** : 121-140.
- ANDREWS E.B., 1971. The fine structure of the nervous system of *Bythinia tentaculata* (Prosobranchia) in relation to possible neurosecretory activity. *Veliger*, **14** : 13-22.
- ANKEL W.E., 1936. Prosobranchia. In « Die Tierwelt der Nord- und Ostee », Grimpe et Wagler édés., Akad. Verlags. Leipzig, IX.
- BAYNE C.J., 1968. Histochemical studies on the egg capsules of eight Gastropod Molluscs. *Proc. malac. Soc. Lond.*, **38** : 199-212.
- CREEK G.A., 1951. The reproductive system and embryology of the snail *Pomatias elegans*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **121** : 599-640.
- DUCROS C., 1961. Note sur le développement des voies génitales femelles de *Pomatias elegans* (M.), Gastéropode Prosobranchie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **86** : 329-341.
- FRANC A., 1968. Classe des Gastéropodes. In « Traité de Zoologie », Grassé éd., Masson Paris, V.
- FRETTER V., 1941. The genital ducts of some british stenoglossan Prosobranchs. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **25** : 173-211.
- FRETTER V., 1946. The genital ducts of *Theodoxus*, *Lamellaria* and *Trivia* and a discussion on their evolution in Prosobranchs. *J. mar. Biol. Biol. Ass. U.K.*, **26** : 312-351.
- FRETTER V., 1948. The structure and life history of some minute prosobranchs of rock pools : *Skeneopsis planorbis* (Fabricius), *Omalogyra atomus* (Philippi), *Rissoella diaphana* (Alder) and *Rissoella opalina* (Jeffreys). *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **27** : 597-632.
- FRETTER V. et GRAHAM A., 1962. British Prosobranch Molluscs. Ray Society, ed., 1 vol. 755 p.
- GABE M., 1951. Données histologiques sur l'appareil génital femelle de *Pterotrachea mutica* Lesueur. *Cellule*, **54** : 7-38.
- GABE M., 1966. Contribution à l'histologie de *Firoloida desmaresti* Lesueur. *Vie Milieu*, **17** (2 A) : 845-959.
- GALLIEN L. et LARAMBERGUE M. DE, 1938. Biologie et sexualité de *Lacuna pallidula* Da Costa (Littorinidae). *Trav. Stn. zool. Wimereux*, **13** : 293-306.
- HOUBRICK R., 1973. Studies on the reproductive biology of the genus *Cerithium* (Gastropoda Prosobranchia). *Bull. Mar. Sci.*, **23** (4) : 875-904.
- HOUBRICK R., 1974. The genus *Cerithium* in Western Atlantic. *Johnsonia*, **5** : 33-84.
- JOHANSSON J., 1939. Anatomische Studien über die Gastropodenfamilien und Littorinidae. *Zool. Bidr. Upps.*, **18** : 289-296.

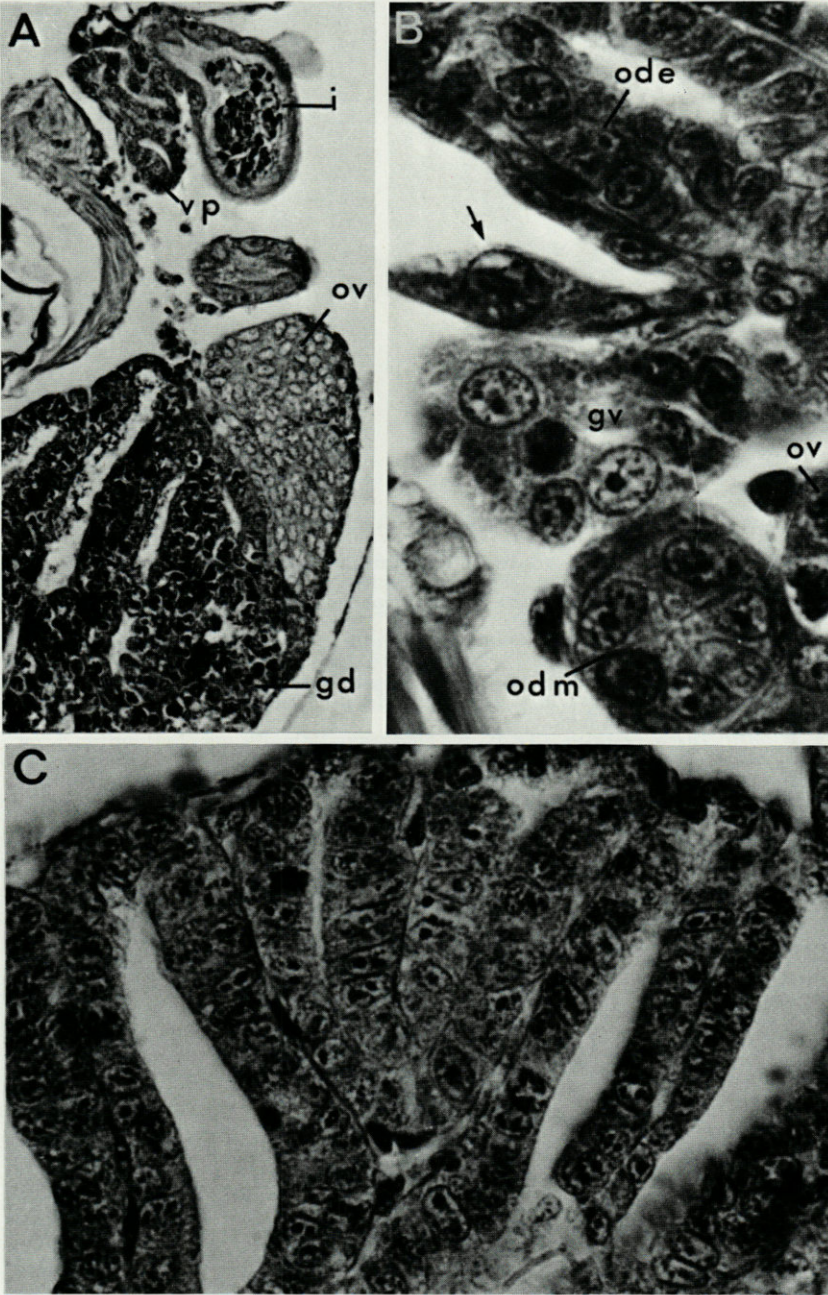
- JOHANSSON J., 1956. On the genital organs of some mesogastropods *Cerithium vulgatum*, *Triphora perversa*, *Nelanella intermedia*. Contributions to the phylogeny of the pallial gonoducts of the Prosobranchia. *Zool. Bidr. Upps.*, **30** : 1-23.
- JOHANSSON J., 1957. Notes on the Littorinacean and Stenoglossan genital organs and a comparison with Rissoacea. *Zool. Bidr. Upps.*, **32** : 81-91.
- KOSTITZINE J., 1939. Phagocytose chez la Pourpre femelle des spermatozoïdes non utilisés dans la fécondation. *C. r. Séanc. Soc. Biol. Paris*, **130** : 186.
- KOSTITZINE J., 1949. Contribution à l'étude de l'appareil reproducteur femelle de quelques Mollusques Prosobranches marins. *Arch. Zool. exp. gén.*, **86** : 145-167.
- LARAMBERGUE M. DE, 1948. Hermaphroditisme et différenciation sexuelle chez les Gastéropodes. XIII Cong. Internat. Zool., 171-172.
- LAVIOLETTE P., 1954. Etude cytologique et expérimentale de la régénération germinale après castration chez *Arion rufus* L. *Annls Sci. nat (Zool.)*, **11<sup>e</sup> sér.**, **16** : 427-535.
- LILLY M.M., 1953. The mode of life and the structure and functioning of the reproductive ducts of *Bythinia tentaculata* (L.). *Proc. malac. Soc. Lond.*, **30** : 87-110.
- LINKE O., 1933. Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen. *Wiss. Meeresunter.* **19** : 1-60.
- LINKE O., 1934. Beiträge zur Sexual-Biologie der Littorinen. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **28** : 170-177.
- LINKE O., 1935. Zur Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Süßwasser Littorinide *Cremanoconchus syhadrensis* Blandford. *Arch. Naturgesch. (N.F.)*, **4** : 72-87.
- MARTOJA M., 1958. Anatomie et histologie de l'appareil génital de *Conus mediterraneus* Brug. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **92** : 183-204.
- MARTOJA M., 1964. Développement de l'appareil reproducteur chez les Gastéropodes Pulmonés. *Année Biol.*, **3** : 199-232.
- MARTOJA M., 1972. Endocrinology of Mollusca. In « Chemical Zoology », Florkin et Scheer édés., Academic Press N.Y., VII, Mollusca.
- MARTOJA R. et MARTOJA M., 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson éd., Paris, 1 vol., 345 p.
- MARTOJA M. et THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1975 a. Données histologiques sur l'appareil digestif et la digestion des Atlantidae (Prosobranchia Heteropoda). *Malacologia*, **15** : 1-27.
- MARTOJA M. et THIRIOT-QUIEVREUX C., 1975 b. Convergence morphologique entre l'appareil copulateur des Heteropoda et des Littorinidae (Gastropoda, Prosobranchia). *Neth. J. Zool.*, **25** : 243-246.
- PELSENEER P., 1906. Mollusca. In « Treatise on Zoology », Ray Lankester éd., Black London, V.
- RAVEN C.P., 1972. Chemical embryology of Mollusca. In « Chemical Zoology », Florkin et Scheer édés., Academic Press N.Y., VII, Mollusca.

- ROBINSON E. 1960. Observations on the Toxoglossan Gastropod *Mangelia bracystoma* (Philippi). *Proc. zool. Soc. Lond.*, **135** : 319-338.
- ROTH A.A. et WAGNER E.D., 1960. The development of sexual maturity in *Oncomelania nosphora* (Robson), snail vector of oriental schistosomiasis. *Trans. Ame. microsc. Soc.*, **79** : 429-438.
- SIMROTH H., 1896-1907. Gastropoda Prosobranchia. In « Klassen und Ordnungen des Tierreichs ». Bronn éd., Akad. Verlags. Leipzig, III.
- STREIFF W., 1970. Apports récents de la culture organotypique dans l'étude du déterminisme de la morphogenèse et du cycle du tractus génital chez les Mollusques Gastéropodes hermaphrodites et gonochoriques. *Année Biol.*, **9** : 417-426.
- TARDY J., 1970. Organogenèse de l'appareil génital chez les Mollusques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **95** : 407-428.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., 1967. Apparition précoce de l'ébauche de l'appareil copulateur chez *Atlanta lesueurii* (Mollusques Hétéropodes). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 265 D : 130-132.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., 1969. Organogenèse larvaire du genre *Atlanta* (Mollusque Hétéropode). *Vie Milieu*, **20** (2 A) : 347-396.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., 1971. Sur la présence de composés glucidiques dans le ganglion viscéral de quelques Atlantidés (Gastéropodes Prosobranches). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 272 D : 1420-1422.
- THIRIOT-QUIEVREUX C. et MARTOJA M., 1974. Appareil génital femelle des Atlantidae (Mollusca Heteropoda). I. Etude anatomique. *Vie Milieu*, **24** (3 A) : 389-412.
- TUZET O. et DUPOUY J., 1959. Phagocytose et mélanisation des spermatozoïdes typiques du *Murex trunculus* L. dans la glande de la femelle. *C. r. Séanc. Soc. Biol. Paris*, **152** : 1740-1742.

Reçu le 24 mai 1976

## PLANCHE I. — Développement

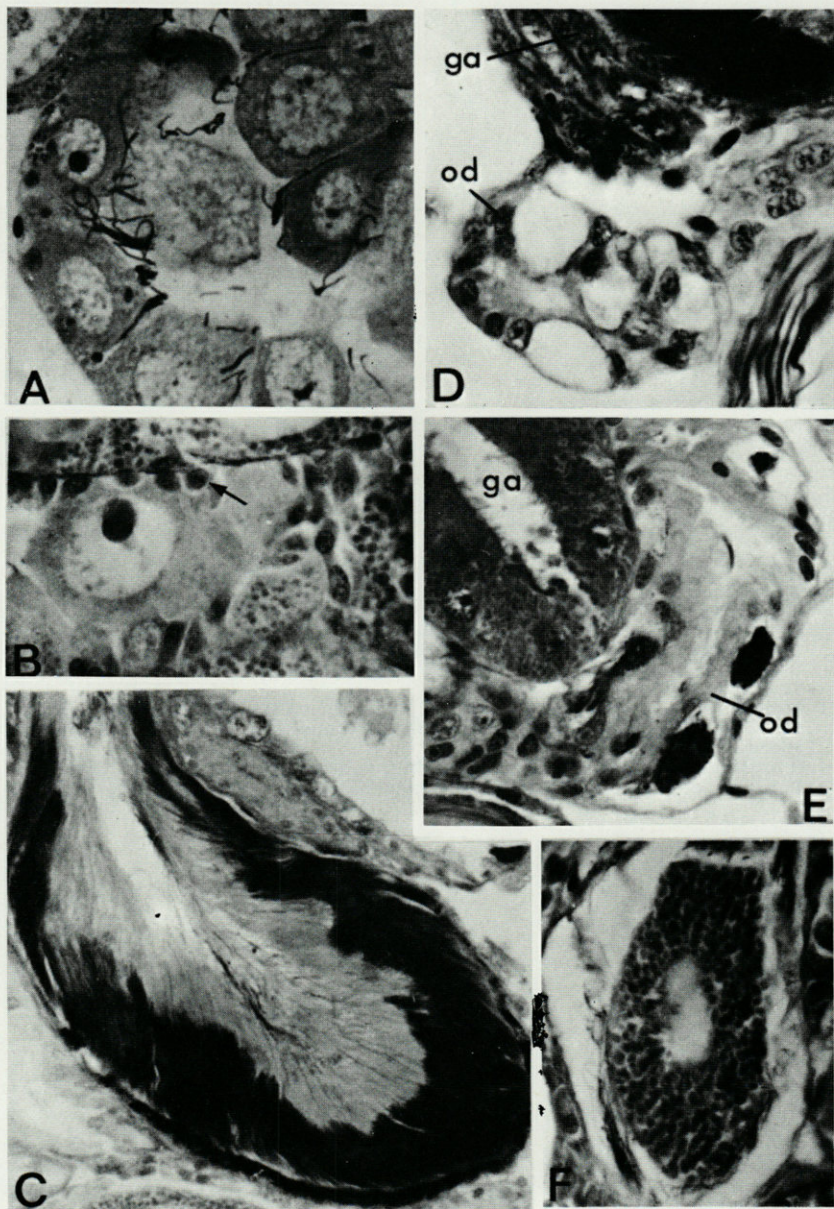
- A : *Oxygyrus keraudreni*, larve au stade proche de la métamorphose. (APS-bleu alcian, hématoxyline. x 180). gd : glande digestive ; i : intestin ; ov : ovaire ; vp : voies génitales palléales.
- B : *Atlanta lesueuri*, femelle juvénile stade 1. (APS-bleu alcian-hématoxyline. x 1400). gy : ganglion viscéral ; ode : oviducte ectodermique ; odm : oviducte mésodermique ; ov : ovaire. Remarquer les cellules glandulaires du fond de la cavité palléale (flèche) qui commencent à se différencier dès ce stade.
- C : *Atlanta lesueuri*, femelle juvénile stade 2. (Azan, x 312). Détail des voies génitales palléales.



## PLANCHE II. — Ovaire et fécondation

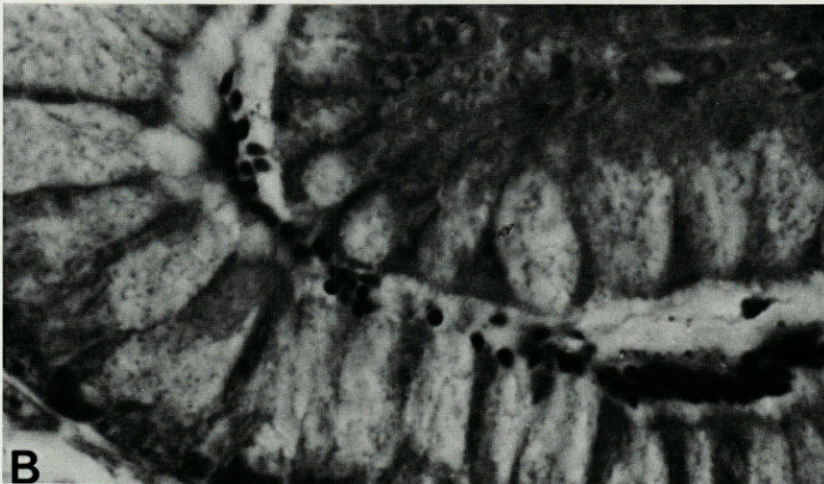
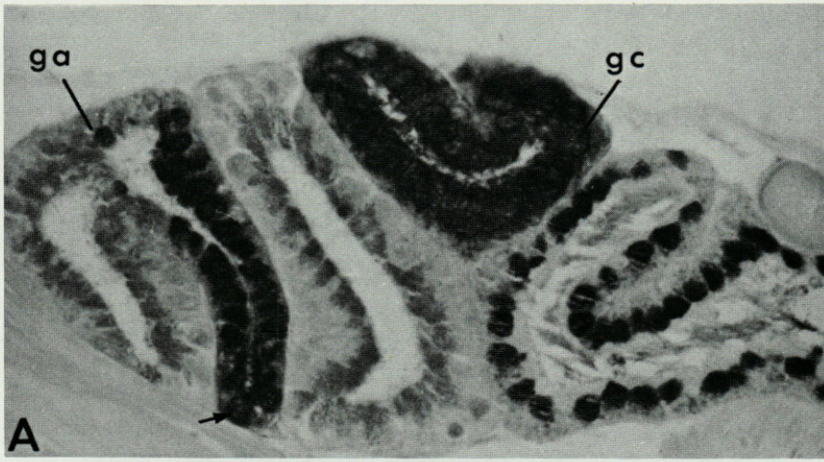
- A : *Atlanta fusca*, adulte. (Azan, x 350). Remarquer les spermatozoïdes dans l'ovaire.
- B : *Oxygyrus keraudreni*, adulte (APS-hématoxyline, x 560). Remarquer les cellules nourricières dans l'ovaire (flèche).
- C : *Oxygyrus keraudreni*, adulte. (APS-hématoxyline, x 350). Spermatozoïdes dans le réceptacle séminal.
- D : *Atlanta fusca*, immature fécondée. (Hématoxyline-picroindigocarmin, x 700). ga : glande de l'albumine ; od : oviducte. Les spermatozoïdes que l'on voit dans la glande de l'albumine ne gagneront que plus tard l'oviducte. Remarquer l'état juvénile de la glande de l'albumine et les lacunes de la paroi de l'oviducte.
- E : *Atlanta fusca*, adulte (Azan, x 560). ga : glande de l'albumine ; od : oviducte. Spermatozoïdes dans les lacunes de l'oviducte. Comparer avec la figure D.
- F : *Oxygyrus keraudreni*, adulte. (APS-hématoxyline, x 560). Œuf entouré de spermatozoïdes dans l'oviducte.





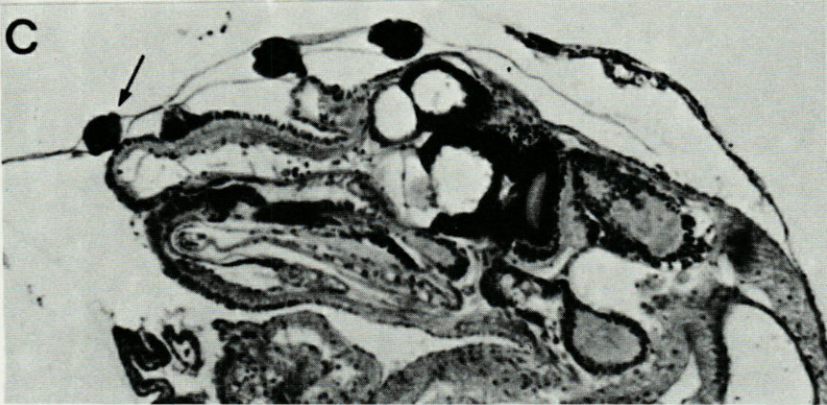
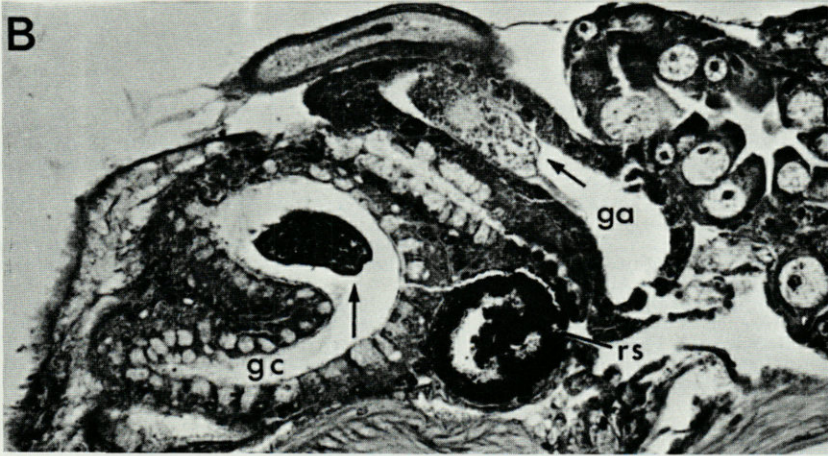
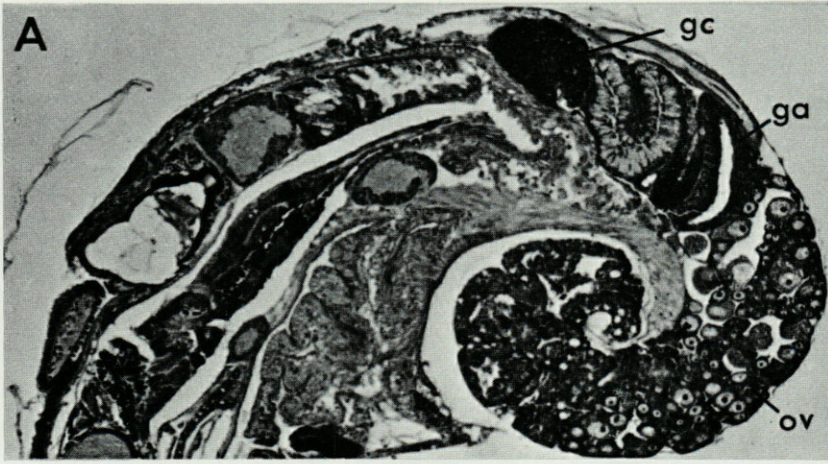
## PLANCHE III. — Voies génitales glandulaires

- A : *Protatlanta souleyeti*, adulte. (coloration de Ravetto au bleu alcian-jaune alcian, x 350). ga : glande de l'albumine ; gc : glande de la coque. Les mucopolysaccharides acides sulfatés, colorés en bleu, apparaissent en noir sur le cliché. Remarquer le segment muqueux de la glande de l'albumine (flèche).
- B : *Atlanta inflata*, adulte. (APS-bleu alcian-hématoxyline, x 1400). Détail de la glande de la coque qui contient souvent dans cette espèce des spermatozoïdes.
- C : *Protatlanta souleyeti*, adulte. (APS-bleu alcian-hématoxyline, x 560). Elaboration des enveloppes de l'œuf dans la glande de l'albumine.



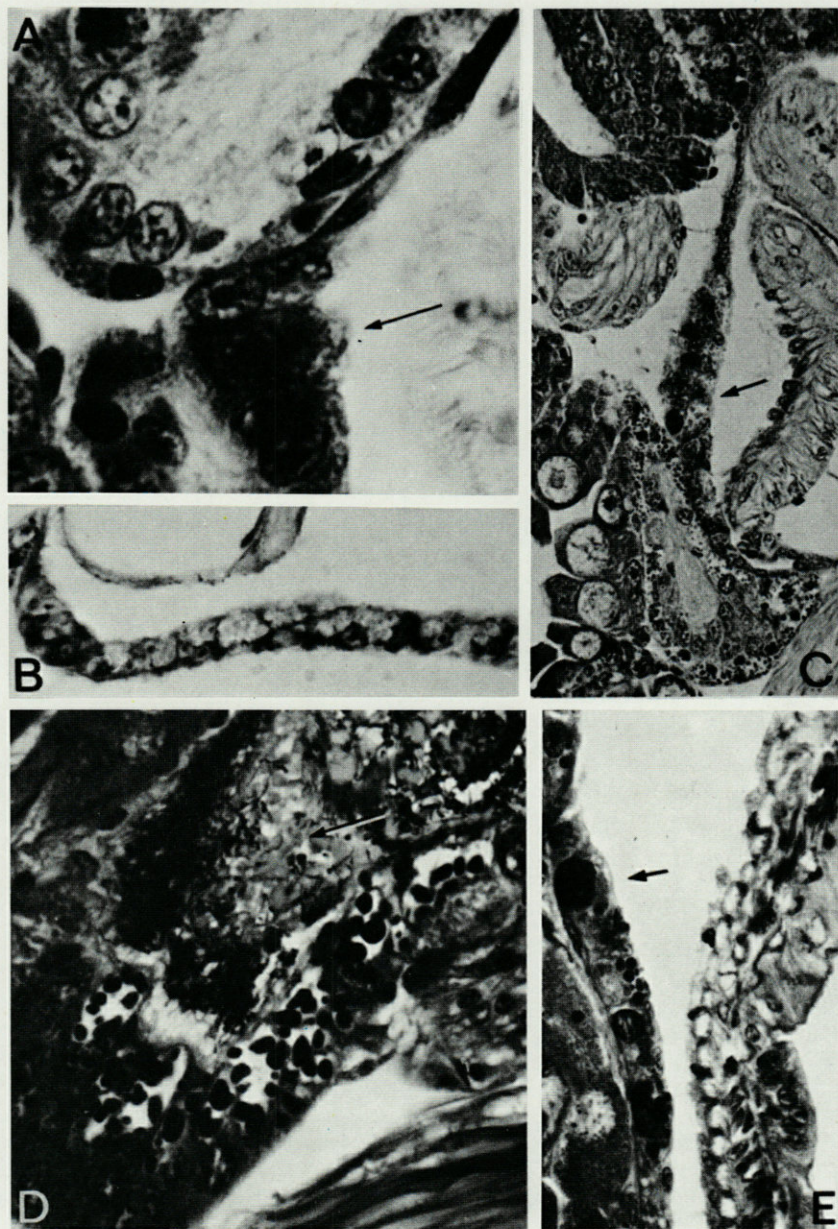
## PLANCHE IV. — Femelle mûre et ponte

- A : *Atlanta inflata*, (APS-bleu alcian-hématoxyline, x 111). ga : glande de l'albumine ; gc : glande de la coque ; ov : ovaire. Vue générale de l'appareil génital.
- B : *Atlanta inflata*, (APS-bleu alcian-hématoxyline, x 285). ga : glande de l'albumine ; gc : glande de la coque ; rs : réceptacle séminal. Remarquer l'évolution de l'œuf entre la glande de l'albumine et la glande de la coque (flèches).
- C : *Atlanta inflata*, (APS-bleu alcian-hématoxyline, x 140). Chapelet d'œufs et cordon ovigère (flèche).



## PLANCHE V. — Epithélium glandulaire de la cavité palléale

- A : *Atlanta lesueuri* (APS-bleu alcian-hématoxyline, x 1400). Début de développement de l'épithélium glandulaire de la cavité palléale (flèche). Remarquer le ganglion viscéral.
- B : *Atlanta lesueuri*, (APS-bleu de toluidine, x 560). Même organe à un stade plus avancé.
- C : *Atlanta lesueuri*, (APS-bleu alcian-hématoxyline, x 285). Même organe chez la femelle adulte. Remarquer la gaine du ganglion viscéral et comparer avec la figure A.
- D : *Atlanta peroni*, (Azan, x 560). Même organe chez la femelle adulte en présence d'un spermatophore en état de digestion assez avancé (flèche). Remarquer l'hypertrophie des cellules par rapport à celles du cliché C.
- E : *Atlanta lesueuri*, (Azan, x 560). Même organe (flèche) en phase de restitution chez la femelle en ponte.







**TRINCHESIA GENOVAE (O'DONOGHUE, 1926)**  
**ÉOLIDIEN MÉCONNU**  
**DU LITTORAL MÉDITERRANÉEN**

par Philippe BOUCHET

*Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie*  
*Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*

**ABSTRACT**

Two different species of *Trinchesia* currently appear in the literature under the name *T. foliata* (Forbes & Goodsir). This name should be restricted to the Atlantic species, whereas the Mediterranean form should be named *Trinchesia genovae* (O'Donoghue).

Au cours du mois de juillet 1975, j'ai récolté dans des algues et des Posidonies ramassées au Racou, près d'Argelès, une petite *Trinchesia* que je n'ai pu rapporter tout d'abord à aucune de celles connues en Méditerranée ou sur le littoral atlantique. Cette espèce a cependant été décrite par différents auteurs méditerranéens sous des noms divers, erronés, et il règne la plus grande confusion à son sujet.

**I. — HISTORIQUE**

TRINCHESE (1887 : planches 30, 32, 33) et VAYSSIÈRE (1888 : p. 55-60 et Pl. 1 Fig. 4, Pl. 5 Fig. 55-64), sous le nom d'*Amphorina alberti* de Quatrefages, décrivent une *Trinchesia* portant une ligne jaune sur la tête, diverses tâches orange sur la tête et le milieu du dos et enfin des papilles à anneau jaune-rouge subterminal et reflets bleutés. Il s'agit, sans doute possible, de la même *Trinchesia* illustrée planche 1 A, C, mais non d'*Amphorina alberti* de

Quatrefages 1844, qui est un *Eubbranchus*, synonyme d'*E. farrani* Alder et Hancock 1844 (Opinion 774, ICZN).

O'DONOGHUE (1926 : p. 130) se rend bien compte que l'espèce illustrée par ces deux auteurs n'est ni *Amphorina alberti* de Quatrefages ni un autre *Eubbranchus* et propose pour elle le nom *Cratena genovae* d'après l'illustration par TRINCHESE d'un individu du port de Gênes.

Malheureusement cette remarque de O'DONOGHUE tombera complètement dans l'oubli et l'erreur de TRINCHESE et VAYSSIÈRE est reconnue une deuxième fois par PRUVOT-FOL (1951 : p. 65) qui appelle cette espèce méditerranéenne *Trinchesia foliata* Forbes et Goodsir 1839, sans doute à cause des dessins orangés de la tête et du dos. Ce que PRUVOT-FOL a voulu illustrer n'est pas très clair, puisque, d'après le texte, à la fois *Trinchesia aurantia* et *T. foliata* seraient illustrés par la planche 4, figures 5 et 6 ! Et pour simplifier la question, SCHMEKEL (1969 : p. 444) reconnaît dans la figure 6 sa *Trinchesia albopunctata*...

De toute façon, PRUVOT-FOL ne faisait que remplacer une erreur par une autre erreur et il ne s'agit pas de la vraie *T. foliata* ni dans le texte de 1951, ni dans celui de 1954 (p. 381-3) : son espèce a des papilles possédant « un anneau jaune sous leur sommet », « un dessin orangé sur le devant et l'arrière de la tête » et « une ligne jaune médiane », donc certainement *Trinchesia genovae*. La prétendue couleur variable de l'hépatopancreas n'est même sans doute due qu'à une mauvaise compilation des figures d'ALDER et HANCOCK (1845) et VAYSSIÈRE (1888).

#### NOMENCLATURE.

*Trinchesia genovae* (O'Donoghue, 1926).

= « *Amphorina alberti* de Quatrefages » Trinchese 1877-79, Vayssièrre 1888 - non *Amphorina alberti* de Quatrefages 1844.

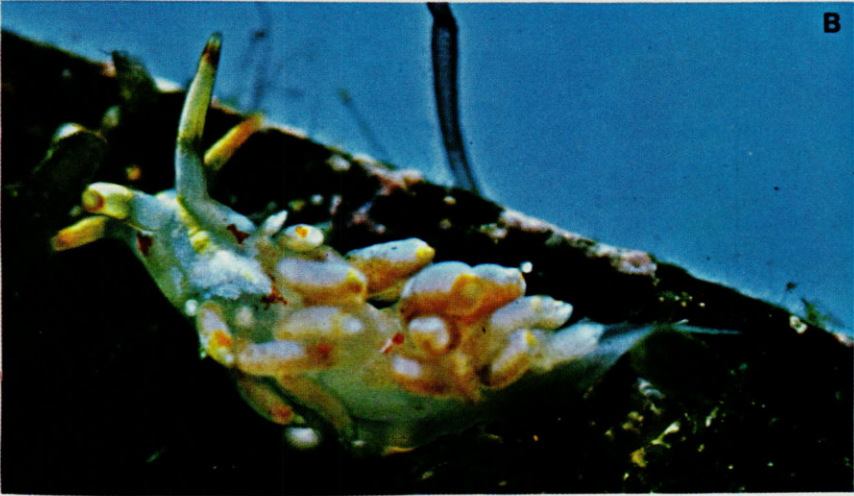
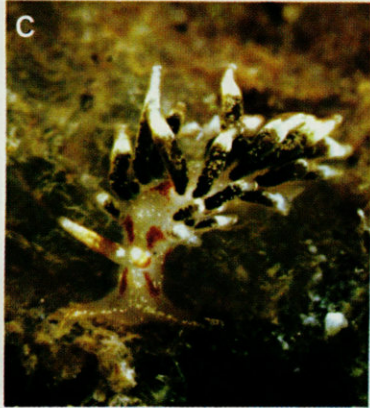
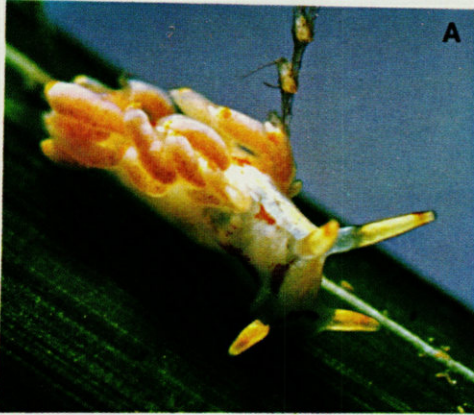
= « *Trinchesia foliata* (Forbes et Goodsir) » Pruvot-Fol 1951, 1954, Vicente 1967, Schmekel 1968 - non *Trinchesia foliata* (Forbes et Goodsir, 1839).

Deux autres auteurs ont utilisé le terme *Amphorina alberti* de Quatrefages. Il s'agit de BERGH (1899 : p. 38-9) pour deux

---

#### PLANCHE I

A,B : *Trinchesia genovae* (O'Donoghue) ; C,D : *T. foliata* (Forbes et Goodsir).  
(Clichés F. DANRIGAL et C. HUYGHENS).



exemplaires des îles Faeroe, sans doute de vraies *T. foliata*, et ODHNER (1914 : p. 167) dans une liste de Mollusques de Rovigno, sans description.

## II. — DESCRIPTION

### TRINCHESIA FOLIATA (Forbes et Goodsir, 1839)

Planche I, B, D : exemplaires récoltés à la pointe du Conguel à Quiberon, Morbihan.

Cette espèce atteint une longueur de 10 mm. Le corps est d'un blanc hyalin piqueté de petits points blanc opaque à blanc jaunâtre. Dans les papilles, l'hépatopancréas est d'un vert olive, tandis que le tégument de la papille porte des points blanc opaque. La disposition des taches orangées sur la tête est remarquablement constante :

- les rhinophores portent, à la moitié ou au tiers inférieur, un anneau orangé ; leur extrémité est blanc opaque à jaunâtre ;
- entre les palpes et les rhinophores on trouve une ligne orangée, qui se poursuit aussi en arrière des rhinophores jusqu'aux premières papilles ;
- au milieu du dos on trouve une tache triangulaire orange dont la base est dirigée vers la tête de l'animal ;
- de façon constante, on trouve aussi une ligne orangée de chaque côté de la tête, au-dessous des rhinophores.

L'implantation des papilles est représentée figure 1, A, sur un exemplaire de Quiberon. Il n'y a pas de différence significative avec la disposition figurée par ODHNER (1939 : Fig. 42) pour un individu de Bodø, Norvège. L'ouverture génitale est située au-dessous des papilles de l'hépatopancréas droit, en avant du dernier rang.

Le ruban radulaire porte des dents pectinées (Fig. 1, B) ; le cuspidé central est plus ou moins bien individualisé et il y a 3 à 5 cuspidés latéraux. On sait cependant depuis SCHÖNENBERGER (1969) quelle peut être la variabilité de la radula à l'intérieur d'une même espèce de *Trinchesia*. Les mâchoires mesurent 0,8 mm dans leur plus grande longueur (pour un animal de 8 mm). Le processus masticateur, très effilé, porte des incisions sur chaque bord de la lame.

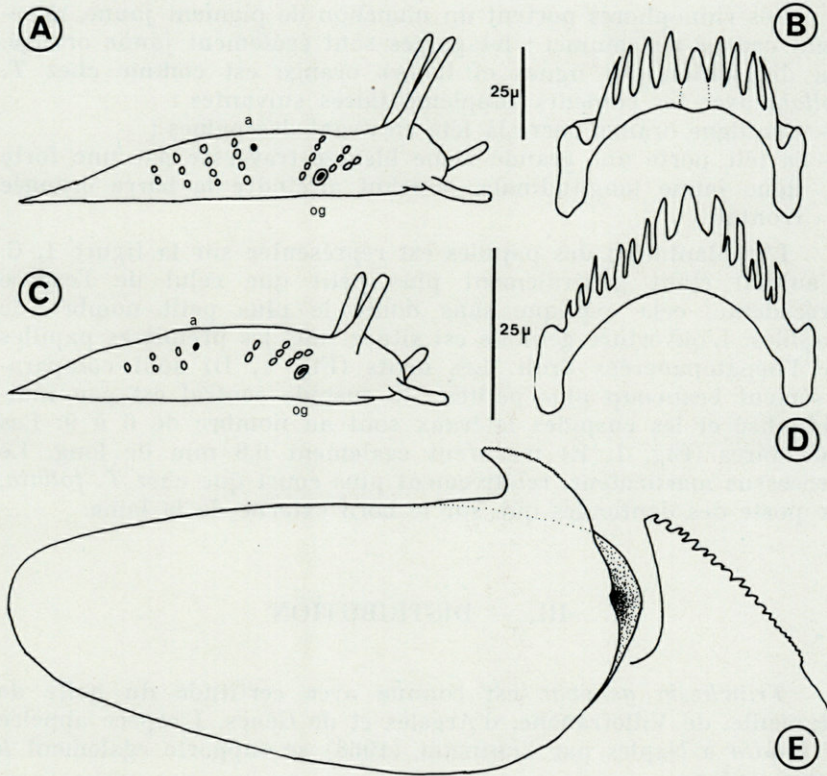


FIG. 1. — *Trinchesia foliata*, A : implantation des papilles et position des orifices génital (og) et anal (a) ; B : dent de la radula. *Trinchesia genovae*, C : implantation des papilles et position des orifices génital (og) et anal (a) ; D : dent de la radula ; E : mâchoire et processus masticateur.

### TRINCHESIA GENOVAE (O'Donoghue, 1926)

Planche I, A, C : exemplaire récolté au Racou, près d'Argelès, Pyrénées-Orientales.

L'espèce semble rarement dépasser 6 mm. Sa coloration est plus complexe que celle de *T. foliata*. Le corps est blanc hyalin ; les papilles portent un anneau subterminal jaune orangé et un large manchon bleu irisé, métallique (VAYSSIÈRE avait noté dans le tégument de la papille la présence de paillettes, sans doute responsables de cette couleur physique) ; l'hépatopancréas est rose saumon, d'apparence très granuleuse.

Les rhinophores portent un manchon de pigment jaune, devenant orangé au sommet ; les palpes sont également jaune orangé. La disposition des lignes et taches orange est comme chez *T. foliata* avec les couleurs supplémentaires suivantes :

- une ligne orange barre la tête en avant des palpes ;
- la tête porte une grande tache bleutée traversée par une forte ligne jaune longitudinale, pouvant atteindre la barre orangée frontale.

L'implantation des papilles est représentée sur la figure 1, C. L'animal étant généralement plus petit que celui de l'espèce précédente, cela explique sans doute le plus petit nombre de papilles. L'ouverture génitale est située sous les premières papilles de l'hépatopancréas droit. Les dents (Fig. 1, D) sont comparativement beaucoup plus petites ; le cuspidé central est peu individualisé et les cuspidés latéraux sont au nombre de 6 à 9. Les mâchoires (Fig. 1, E) mesurent également 0,8 mm de long. Le processus masticateur, relativement plus court que chez *T. foliata*, ne porte des denticules que sur le bord externe de la lame.

### III. — DISTRIBUTION

*Trinchesia genovae* est connue avec certitude du golfe de Marseille, de Villefranche, d'Argelès et de Gênes. L'espèce appelée *T. foliata* à Naples par SCHMEKEL (1968) se rapporte également à cette espèce.

*Trinchesia foliata* vit sur l'ensemble des côtes ouest-européennes depuis la Norvège (ODHNER 1922, 1929), les îles Faeroe (BERGH 1899, LEMCHE 1929), les îles Britanniques (localité-type : îles Shetland), la Manche et l'Atlantique jusqu'à Porto (récolte pers.) au sud. Plus au sud, la mention de cette espèce par PRUVOT-FOL (1953 : p. 52) sur la côte du Maroc est contredite par l'aquarelle publiée par GANTÈS 1958 et qui représente certainement une troisième espèce. En Méditerranée, il n'existe aucune figure ou description se rapportant avec certitude à *T. foliata* (HAEFELFINGER, 1960 ; SWENNEN, 1961 ; ROS, 1975).

### RÉSUMÉ

Le nom *Trinchesia foliata* (Forbes & Goodsir) est habituellement employé pour désigner deux espèces différentes de *Trinchesia*. La

vraie *foliata* vit sur les côtes atlantiques, tandis que l'espèce méditerranéenne doit être nommée *Trinchesia genovae* (O'Donoghue).

## ZUSAMMENFASSUNG

Für gewöhnlich werden zwei verschiedene Arten von *Trinchesia* mit dem Namen *Trinchesia foliata* (Forbes & Goodsir) belegt. Die echte *foliata* lebt an der Atlantikküste ; für die Mittelmeerart gilt der Name *Trinchesia genovae* (O'Donoghue).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALDER J. & A. HANCOCK, 1845. A Monograph of the British Nudibranchiate Mollusca, part 1. Ray Society, London.
- BERGH R., 1899. Nudibranchiate Gasteropoder, in : Den danske Ingolf-Expedition, 2 (3). Copenhagen.
- GANTÈS H., 1958. (sans titre). *Trav. Inst. scient. chérif.*, sér. Zool., 21 : planches 1-2.
- HAEFELFINGER H.R., 1960. Catalogue des Opisthobranches de la rade de Villefranche-sur-mer et ses environs (Alpes Maritimes). *Revue suisse Zool.*, 67 (3) : 323-351.
- LEMICHE H., 1929. Gastropoda Opisthobranchiata, in : Zoology of the Faeroes, 53.
- ODHNER N., 1914. Beiträge zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien. *Zool. Anz.*, 44 (4) : 150-170.
- ODHNER N., 1922. Norwegian Opisthobranchiate Mollusca in the collections of the Zoological Museum of Kristiania. *Nyt Mag. Naturvid.*, 60 : 1-47.
- ODHNER N., 1929. Aeolidiiden aus dem Nördlichen Norwegen. *Tromsø Mus. Årsh.*, 50 (1) : 1-22.
- ODHNER N., 1939. Opisthobranchiate Mollusca from the western and northern coast of Norway. *Det Kong. norske Vidensk. Selsk. Skrifter*, 1 : 1-93.
- O'DONOGHUE C., 1926. On the status of the Nudibranch genera *Amphorina*, *Cratena*, *Eubranthus* and *Galvina*. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 17 (2-3) : 127-131.
- OPINION 774. *Eubranthus* Forbes, 1838 : added to the official list with suppression under the plenary powers of several *nomina dubia*. *Bull. Zool. Nomencl.*, 23 : 87-90.
- PRUVOT-FOL A., 1951. Etude des Nudibranches de la Méditerranée. *Arch. Zool. exp. gén.*, 88 (1) : 1-80.

- PRUVOT-FOL A., 1953. Etude de quelques Opisthobranches de la côte atlantique du Maroc et du Sénégal. *Trav. Inst. scient. chérif.*, 5 : 1-93.
- PRUVOT-FOL A., 1954. Mollusques Opisthobranches, Faune Fr., 58. Lechevalier éd., Paris.
- QUATREFAGES J.-L. DE, 1844. Mémoire sur les Gastéropodes Phlébentérés, ordre nouveau de la classe des Gastéropodes, proposé d'après l'examen anatomique et physiologique des genres Zéphyrine (*Zephyrina* Nob.), Actéon (*Actaeon* Oken), Actéonie (*Acteoniae* Nob.), Amphorine (*Amphorina* Nob.), Pavois (*Pelta* Nob.), Chalide (*Chalidis* Nob.). *Annls Sci. nat.*, 3<sup>e</sup> sér., 1 : 129-183.
- ROS J., 1975. Opisthobranchios del litoral ibérico. *Investigación pesq.*, 39 (2) : 269-372.
- SCHMEKEL L., 1968. Ascoglossa, Notaspidea und Nudibranchia im Litoral des Golfes von Neapel. *Revue suisse Zool.*, 75 (1) : 103-155.
- SCHMEKEL L., 1969. Vier neue Cuthonidae aus dem Mittelmeer : *Trinchesia albopunctata* n. sp., *Trinchesia miniostrata* n. sp., *Trinchesia ilonge* n. sp. und *Catriona maua* Marcus & Marcus, 1960. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 36 : 437-457.
- SCHÖNENBERGER N., 1969. Beiträge zur Entwicklung und Morphologie von *Trinchesia granosa* Schmekel. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 37 : 236-292.
- SWENNEN C., 1961. On a collection of Opisthobranchia from Turkey. *Zool. Meded., Leiden*, 38 (3) : 41-75.
- TRINCHESE S., 1877. Aeolididae e famiglie affini del porto di Genova, 1<sup>re</sup> partie, atlas. *Atti Univ. Genova*, 2 : 1-94, pl. 1-35.
- VAYSSIÈRE A., 1888. Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques Opisthobranches du golfe de Marseille, 2<sup>e</sup> partie : Nudibranches et Ascoglosses. *Annls Mus. Hist. nat. Marseille*, 3 (4) : 1-160.
- VICENTE N., 1967. Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches du golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 42 (58) : 133-179.

Reçu le 10 mai 1976



ON THE BIOLOGY  
AND FUNCTIONAL MORPHOLOGY  
OF *CHAMA GRYPHOIDES* LINNÉ  
(BIVALVIA; CHAMIDAE)

John A. ALLEN

*University Marine Biological Laboratories,  
Millport, Scotland KA28 OEG*

ABSTRACT

The functional morphology of *Chama gryphoides* from a population at Banyuls-sur-Mer is described. Unlike previously described species of *Chama*, *C. gryphoides* does not have a marked tangential component of growth and does not exhibit a marked degree of asymmetry. Nevertheless the adductor muscles are elongated, a feature which can be related more to the weakness of the hinge than to the tangential component of growth.

Although living in waters subject to turbulence carrying large particles in suspension, gills, palps, and stomach are designed to select small particles. The stomach has a morphology intermediate to those of two other species and leads to the conclusion that the division of the bivalve stomach into types IV and V is not valid, at least in the case of the Chamidae.

Analysis of the reproductive state of the population (mature in late July) suggests that there is an alteration of sex, the youngest and oldest specimens being male, and the intermediate sizes female. A three-year life cycle is possibly suggested.

YONGE (1967) in his fine monograph on the form, habit and evolution of the Chamidae, recounts how his observations, initially started in 1949, were for various reasons spread over many years but that the "long period (was) abundantly justified — owing to the development — of ideas on such matters as the — form and evolution within the Bivalvia". In like manner some of the data on which this paper are based were initially gathered in 1952, but then put to one side later to be extended in 1975 on a return visit to the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

YONGE (1967) did not examine *Chama gryphoides*, nor is there any account of this species in the literature other than that given in various taxonomic accounts (e.g. BUCQUOY et al. 1882; RIELD, 1963).

It is no way intended to repeat details given by YONGE (1967), though for comparative purposes the paper follows the order of that paper. Thus, although the gross morphology is well figured, morphological details are not mentioned unless they differ from earlier descriptions or are of significance to the discussion. In a number of ways *Chama gryphoides* is less modified than *C. pellucida* and *Pseudochama exogyra*, the species described by YONGE (1967). Because of this, the study has provided additional information on the probable course of evolution of the genus, and it has also given new information on reproduction.

#### MANTLE/SHELL

Specimens of *C. gryphoides* were obtained from the underside of rocks at depths of water ranging from approximately 0.5 to 6.0 m off the west headland of the bay of Banyuls-sur-Mer close to the Laboratoire Arago. The specimens varied in size from 0.7 cm to 3.8 cm as measured from the umbo to the ventral margin of the free valve. In all cases the animal was closely cemented to the rock by the left valve. The anterior part of the left valve is very fragile and tenuous while the posterior part, including the hinge region, is raised and thickened, thus lifting the inhalent and exhalent apertures away from the rock face (Fig. 1b). Apart from this anterior region of the attached left valve, the shell is thick, rugose and brittle, with rough concentric ornamentation on the surface of the unattached right valve. Specimens vary considerably in the degree of concavity of both valves and in the extent and depth of the umbonal cavity. While some specimens approach the inequivalve asymmetry described by YONGE (1967) in which the

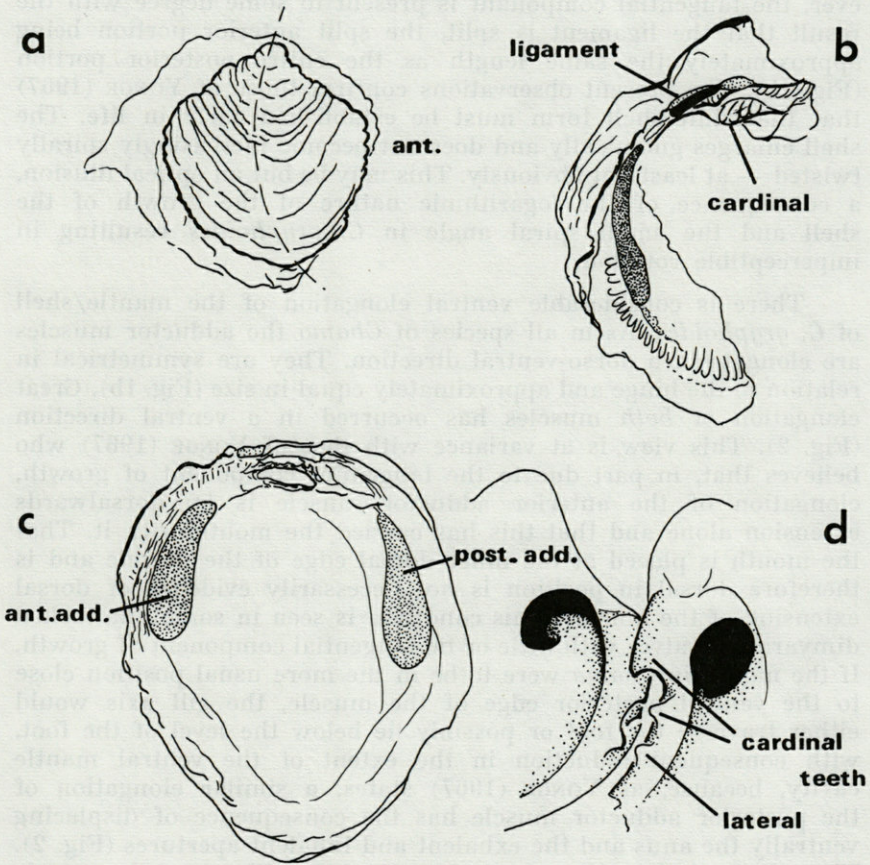


FIG. 1. — *Chama gryphoides*. a : external view of the right valve, the broken line indicates the demarcation line of shell ; b : internal view of left valve ; c : internal view of right valve ; d : internal view of hinge region of attached valves to show lateral and cardinal hinge teeth and umbonal cavities.

umbonal region of the left side is much enlarged, for the most part the valves of *C. gryphoides* are not grossly asymmetrical. The right valve is rarely flat but concave and, like the left valve, with the viscera extending into an umbonal cavity. This is particularly true of the smaller specimens (Fig. 1d). Possibly associated with the less marked bilateral asymmetry of the umbonal region, the tangential component of growth also is not extreme and the demarcation line not greatly curved (YONGE 1967) (Fig. 1a). How-

ever, the tangential component is present to some degree with the result that the ligament is split, the split anterior portion being approximately the same length as the entire posterior portion (Fig. 1b). The present observations confirm those of YONGE (1967) that the adult shell form must be established early in life. The shell enlarges gnomonically and does not become increasingly spirally twisted — at least not obviously. This may be but an optical illusion, a consequence of the logarithmic nature of the growth of the shell and the small spiral angle in *C. gryphoides* resulting in imperceptible rotation.

There is considerable ventral elongation of the mantle/shell of *C. gryphoides*. As in all species of *Chama* the adductor muscles are elongate in a dorso-ventral direction. They are symmetrical in relation to the hinge and approximately equal in size (Fig. 1b). Great elongation of both muscles has occurred in a ventral direction (Fig. 2). This view is at variance with that of YONGE (1967) who believes that, in part due to the tangential component of growth, elongation of the anterior adductor muscle is by dorsalwards extension alone and that this has carried the mouth with it. That the mouth is placed at the inner dorsal edge of the muscle and is therefore dorsal in position is not necessarily evidence of dorsal extension of the muscle. This condition is seen in some unattached dimyarian bivalves with little or no tangential component of growth. If the mouth in *Chama* were to be in the more usual position close to the ventral posterior edge of the muscle, the gill axis would either traverse the foot or possibly lie below the level of the foot, with consequent reduction in the extent of the ventral mantle cavity, because, as YONGE (1967) states, a similar elongation of the posterior adductor muscle has the consequence of displacing ventrally the anus and the exhalent and inhalent apertures (Fig. 2). Thus the posterior point of attachment of the gill axis at the mantle edge is also ventral. The orientation of the body of *Chama* has been determined by the elongation of the mantle/shell in a ventral direction. In many species of *Chama*, but minimally in *C. gryphoides*, this has been further and markedly modified by the tangential component of growth (YONGE 1967) resulting in the bilateral asymmetry of some of the organs.

YONGE (1967) argues that the size of the adductors can be related to the habitat of the animal. Many of the species live off exposed surf pounded coasts and undoubtedly large muscles are advantageous in these conditions. However, a survey of the Bivalvia shows that adductor muscle size can be related also to the strength of the hinge and ligament. The better developed the hinge the less developed the muscles, assuming equal activity pattern. Thus in the case of byssally attached species of *Arca* and

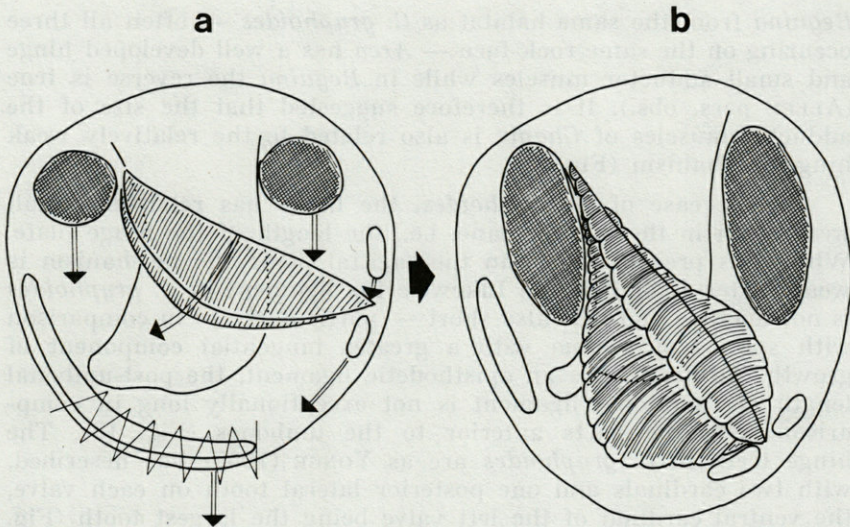


FIG. 2. — Derivation of form in *Chama gryphoides*. a: the condition in a relatively unmodified eulamellibranch bivalve, arrows indicate the growth and displacement of the various parts to produce b: the condition in *C. gryphoides*.

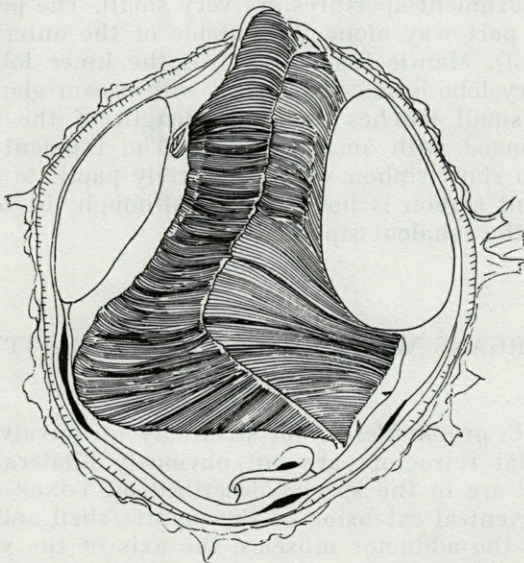


FIG. 3. — Lateral view of the left side of *C. gryphoides* to show the extent of the gill. Note that the inhalent siphon is retracted into the mantle cavity.

*Beguina* from the same habitat as *C. gryphoides* — often all three occurring on the same rock face — *Arca* has a well developed hinge and small adductor muscles while in *Beguina* the reverse is true (ALLEN pers. obs.). It is therefore suggested that the size of the adductor muscles of *Chama* is also related to the relatively weak hinge mechanism (Fig. 1).

In the case of *C. gryphoides*, the hinge has relatively small weak teeth in the lateral plane, i.e., the length of the hinge plate. While this prevents sheer in the sagittal plane the mechanism is weak in terms of hinging. Likewise the ligament in *C. gryphoides* is not massive and it is also short — particularly so in comparison with species of *Chama* with a greater tangential component of growth. Although it is an opisthodontic ligament, the post-umbonal length of functional ligament is not exceptionally long in comparison with the parts anterior to the umbones (Fig. 1b). The hinge teeth in *C. gryphoides* are as YONGE (1967) has described, with two cardinals and one posterior lateral tooth on each valve, the ventral cardinal of the left valve being the largest tooth (Fig. 1d). All are scroll-like, the left cardinals overriding the right and the right lateral overriding the left.

The degree of mantle fusion in *C. gryphoides* differs little from that described by YONGE (1967) for other species. Pedal, inhalent and exhalent apertures are very small. The pedal aperture only extends part way along the outside of the anterior adductor muscle (Fig. 3). Mantle fusion involves the inner lobe only. The middle sensory lobe is mottled brown with cream glandular tissue scattered in small patches along the length of the mantle. The mantle is fringed with small papillae. The inhalent aperture is produced as a short siphon with a minutely papillate rim, the rim of the exhalent siphon is not papillate although the outer surface is, as is also the inhalent siphon.

#### ORGANS WITHIN THE MANTLE CAVITY

Because *C. gryphoides* is not strikingly inequivalve, the palps, gills and pedal retractors are not obviously bilaterally asymmetrical as they are in the species described by YONGE (1967). As a result of the ventral extension of the mantle/shell and the ventral elongation of the adductor muscles, the axis of the visceral mass (primitively antero-posterior) lies in a dorsoventral plane. This is also true of the gills which occupy much of the available lateral mantle space.

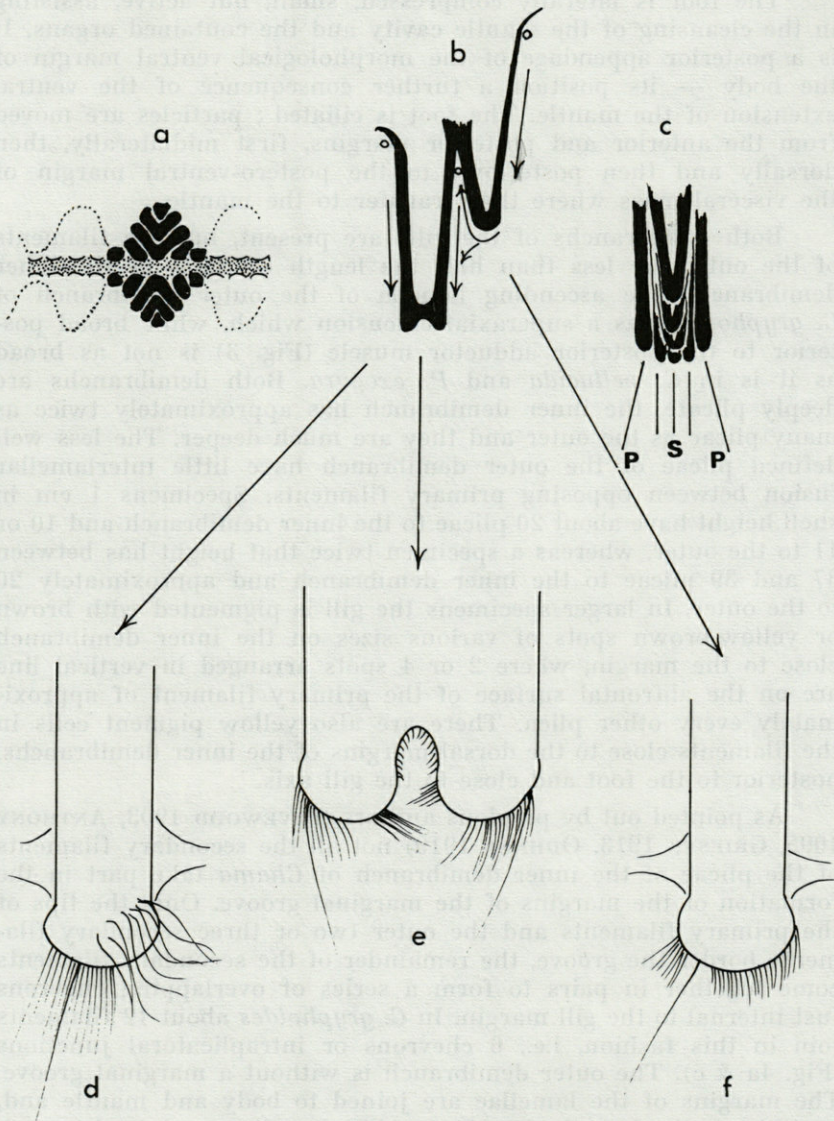


FIG. 4. — Detail of the gill of *C. gryphoides*. a : marginal view of a plica of the inner demibranch to show fusion of the central secondary filaments ; b : transverse vertical section through gill to show movement of particles on frontal surfaces ; c : lateral view of margin of the inner demibranch (P-primary, S-secondary filaments) ; e, f, g, enlargement of the marginal tips of the filaments ; d : lateral view of inner demibranch ; e : cross-section of inner demibranch ; f : lateral view of outer demibranch.

The foot is laterally compressed, small, but active, assisting in the cleansing of the mantle cavity and the contained organs. It is a posterior appendage of the morphological ventral margin of the body — its position a further consequence of the ventral extension of the mantle. The foot is ciliated; particles are moved from the anterior and posterior margins, first midlaterally, then dorsally and then posteriorly to the postero-ventral margin of the visceral mass where they transfer to the mantle.

Both demibranchs of the gills are present, but the filaments of the outer are less than half the length of those of the inner demibranch. The ascending lamella of the outer demibranch of *C. gryphoides* has a superaxial extension which, while broad posterior to the posterior adductor muscle (Fig. 3) is not as broad as it is in *C. pellucida* and *P. exogyra*. Both demibranchs are deeply plicate, the inner demibranch has approximately twice as many plicae as the outer and they are much deeper. The less well defined plicae of the outer demibranch have little interlamellar fusion between opposing primary filaments. Specimens 1 cm in shell height have about 20 plicae to the inner demibranch and 10 or 11 to the outer, whereas a specimen twice that height has between 37 and 39 plicae to the inner demibranch and approximately 20 to the outer. In larger specimens the gill is pigmented with brown or yellow-brown spots of various sizes on the inner demibranch close to the margin, where 2 or 4 spots arranged in vertical line are on the abfrontal surface of the primary filament of approximately every other plica. There are also yellow pigment cells in the filaments close to the dorsal margins of the inner demibranchs, posterior to the foot and close to the gill axis.

As pointed out by previous authors (RIVEWOOD 1903, ANTHONY 1095, GRIESER 1913, ODHNER 1919) not all the secondary filaments of the plicae of the inner demibranch of *Chama* take part in the formation of the margins of the marginal groove. Only the tips of the primary filaments and the outer two or three secondary filaments border the groove, the remainder of the secondary filaments come together in pairs to form a series of overlapping chevrons just internal to the gill margin. In *C. gryphoides* about 12 filaments join in this fashion, i.e., 6 chevrons or intraplicatorial junctions (Fig. 4a & c). The outer demibranch is without a marginal groove. The margins of the lamellae are joined to body and mantle and, posterior to the foot, the inner ascending lamellae are joined to each other, all by tissue junctions. As YONGE (1967) reports, the gill axis is free of the body over the posterior third of its length, but joins the septum between the inhalent and exhalent siphons.

In *C. gryphoides*, all movement of particles is to the ventral margin on the inner demibranch, while on the outer demibranch,



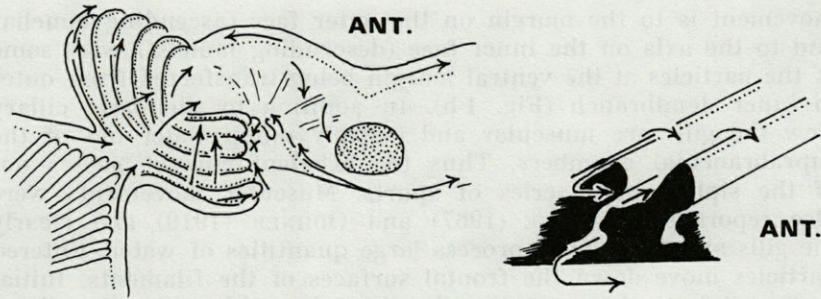


FIG. 5. — The morphology of the inner face of the right palps and lips of *C. gryphoides*, arrows indicate the direction of ciliary movement. Inset is a diagrammatic cross-section of a palp ridge.

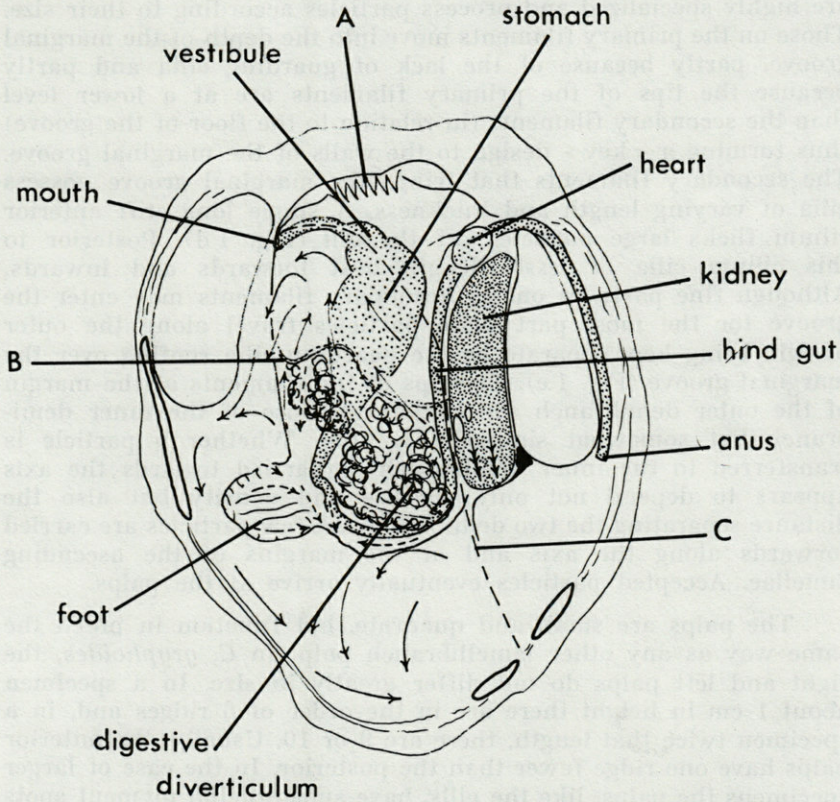


FIG. 6. — Lateral view of the left side of *Chama gryphoides* with the gill removed to show the course of the gut as well as the direction of ciliary movement on the body and mantle. A: position where ovary and testis are in contact in a functional female; B: posterior limit of gonad; C: line of gill axis. Broken arrows indicate ciliation on body anterior to gill axis; triple-headed arrows, ciliation on body posterior to gill axis; plain arrows, ciliation on the mantle.

movement is to the margin on the outer face (ascending lamella) and to the axis on the inner face (descending lamella) with some of the particles at the ventral margin being transferred from outer to inner demibranch (Fig. 1 b). In addition to the basic ciliary flow the gills are muscular and actively pump water out of the suprabranchial chambers. Thus the exhalent current passes out of the siphon in a series of spurts. Muscular movements were also reported by YONGE (1967) and ODHNER (1919) and clearly the gills are designed to process large quantities of water. Filtered particles move down the frontal surfaces of the filaments. Initial sorting takes place on the demibranchs with only the finest particles reaching the primary filaments in the depths between the plicae. The tips of the filaments bordering the marginal groove are highly specialized and process particles according to their size. Those on the primary filaments move into the depth of the marginal groove, partly because of the lack of guarding cilia and partly because the tips of the primary filaments are at a lower level than the secondary filaments (in relation to the floor of the groove) thus forming a « key » design to the walls of the marginal groove. The secondary filaments that fringe the marginal groove possess cilia of varying length and thickness. A single long stiff anterior cilium flicks large particles off the gill (Fig. 1 d). Posterior to this cilium cilia of lesser length beat forwards and inwards. Although fine particles on the secondary filaments may enter the groove for the most part these particles travel along the outer margin being kept separate by the guarding cilia roofing over the marginal groove (Fig. 1 e). The tips of the filaments at the margin of the outer demibranch are similar to those of the inner demibranch but somewhat simpler (Fig. 1 f). Whether a particle is transferred to the inner demibranch or carried towards the axis appears to depend not only on size and density but also the distance separating the two demibranchs. A few particles are carried forwards along the axis and at the margins of the ascending lamellae. Accepted particles eventually arrive at the palps.

The palps are small and quadrate, but function in much the same way as any other lamellibranch palp. In *C. gryphoides*, the right and left palps do not differ greatly in size. In a specimen about 1 cm in height there are in the order of 6 ridges and, in a specimen twice that length, there are 9 or 10. Usually, the anterior palps have one ridge fewer than the posterior. In the case of larger specimens the palps, like the gills, have subepithelial pigment spots scattered within the tissue. The palp ridges are thick in cross section, not very high, and are highly mobile. There is the usual complement of ciliated tracts on the ridge (Fig. 5). Accepted particles move over the crests towards the mouth, the smallest and

largest particles on the palp face tend to be rejected to the ventral edge while medium sized particles tend to be carried to the oral groove. Rejected particles accumulate at the level of the third or fourth ridge before falling on to the mantle. *C. gryphoides* also has a short finger-like process on the edge of the posterior lip close to its junction with the palp. This is ciliated with movement towards its base.

The currents on the inner mantle surface are as indicated in figure 6. They are similar to those of most other eulamellibranchs with a major rejection tract leading from the region of the palps along the inner edge of the anterior adductor muscle and the inner muscular lobe of the mantle to a point immediately ventral to the inhalent aperture. On the posterior dorsal part of the mantle currents are generally towards this collecting point, further anterior the currents are to the mouth region and the anterior end of the rejection tract.

The general body surface is also lightly ciliated and particles are carried to a posterior ventral position where they join those arriving from the foot at a point above the main rejection tract of the mantle (Fig. 6).

## GUT

Accepted particles enter the mouth to a relatively long oesophagus that opens into a wide vestibule on the anterior face of the stomach. The oesophagus has approximately five ill-defined longitudinal ridges. The stomach and combined mid gut and style sac are elongate and extend to a point immediately above the anterior margin of the foot. Here the hind gut follows a short inverted-U course before passing dorsally over the posterior adductor muscle to the anus (Fig. 6). Immediately below the umbo the hind gut passes through the heart.

PURCHON (1958, 1960) in his detailed works on the stomach of bivalves describes the internal morphology and ciliary currents of two species of *Chama*, *C. lazarus* and *C. multisquamosa*. These species differ from each other in a number of respects. One of the consequences of these differences is that *C. multisquamosa* is placed with species with a stomach of type IV while *C. lazarus* is placed with type V. PURCHON (1960) states that the distinction between these two stomach types is striking. The diagnostic feature of type V is that there is an extension of the major typhlosole and the intestinal groove into two caeca, one of the right side of the oesophageal orifice and the other to the left. In contrast, in stomach

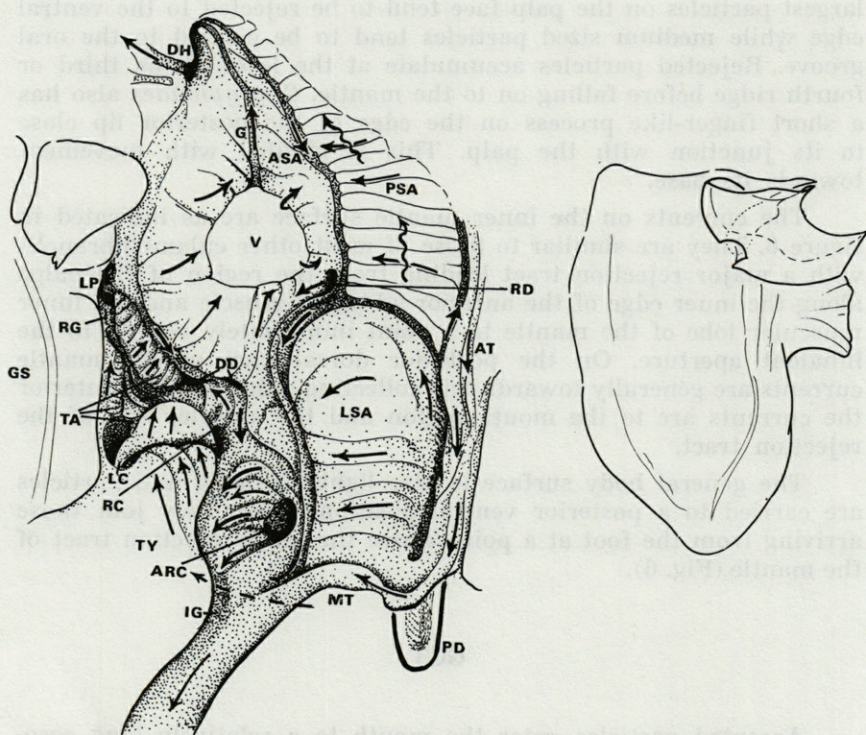


FIG. 7. — Stomach of *C. gryphoides* opened by a dorsal longitudinal cut through the gastric shield and style sac. For explanation of the lettering see text p. 255. Inset shows the outline of a removed gastric shield.

type IV the major typhlosole and the intestinal groove « terminate on the left floor of the stomach within or close to the mouth of the left pouch » and the « major typhlosole does not possess a tongue nor does it invade any of the orifices of the ducts from the digestive diverticula on the anterior or right side of the stomach » (PURCHON, 1957, 1958). PURCHON (1960), while regarding stomach type IV as primitive, paradoxically believes that the stomach as exemplified by *C. multisquamosa* is in fact secondarily modified and derived from type V, the modification being related to the small size of the adult.

The stomach of *C. gryphoides* has features in common to both of the above species yet differs in other respects. Little can be said of the relative proportions of the three stomachs for the simple diagrams given by PURCHON (1958, 1960) are not strictly to scale.

In *C. gryphoides* (Fig. 7) a groove (G) from the vestibule (V) leads particles to a short dorsal hood (DH). From there accepted particles pass down the acceptance tract (AT) to the head of the minor typhlosole (MT) which lies just within the posterior wall of the stomach. They then pass onto the major typhlosole (TY) and forwards to the various entrances of the digestive ducts. The major typhlosole penetrates the aperture of the right caecum (RC) and terminates in the aperture of the left caecum (LC). As in the species of *Chama* examined by PURCHON (1958, 1960) there is an accessory right caecum (ARC), and in *C. gryphoides* as in *C. multisquamosa*, the typhlosole does *not* penetrate its entrance, instead a well marked rejection groove passes from it to the intestinal groove (IG). On the left side of the stomach is a large gastric shield (GS) with flanges into the dorsal hood and left pouch (LP). The latter is immediately anterior to the left caecum and the typhlosole does not extend forward to it. A rejection groove (RG) passes from the left pouch to the intestinal groove and in the triangular area between these grooves and the margin of the gastric shield there are three small sorting areas (TA) which move particles to the rejection groove or the mouth of the left pouch according to which area they are on (Fig. 7). At the posterior right corner of this triangular area, close to the entrance of the right caecum, there are two small apertures (DD) to the digestive diverticula which in the intact stomach may be part of the duct system of the right caecum. There is also an isolated right duct (RD) at the posterior rim of the vestibule. Any particles carried anterior to the apertures to the digestive diverticula are passed to the vestibule and so again to the dorsal hood. Between acceptance tract and the right hand side of the vestibule and to the right of the apertures to the digestive diverticula, i.e. the right wall of the stomach, there are three major sorting areas. Of these the main posterior sorting area (PSA) extends from the dorsal hood to a postero-ventral diverticulum (PD) close to the minor typhlosole. The posterior half of the posterior sorting area is restricted to a deep groove — the continuation of the diverticulum. As in all other eulamellibranchs the posterior sorting area is transversely ridged, particles on the crests being carried to the dorsal hood, those in the grooves carried to the left and to the main rejection tract from the dorsal hood. Between the latter rejection tract and the dorsal groove from the oesophagus is a second sorting area (ASA) on which particles are carried to the dorsal hood. The third, a right lateral sorting area (LSA), lies anterior to the minor typhlosole and is bounded laterally by the posterior part of the posterior sorting area and by the main rejection tract of the stomach leading to the intestinal groove. Particles on this area are rejected to the rejection tract, (Fig. 7).

The morphology of the stomach of *C. gryphoides* is similar to that of *C. multisquamosa* (PURCHON, 1958) except that there is a single isolated right duct (not present in *C. multisquamosa*), far fewer right ducts close to the right caecum, a posterior diverticulum to the posterior sorting area and a much larger gastric shield. *C. lazarus* on the other hand, possesses two isolated right ducts and a posterior diverticulum, but the major typhlosole is of the type V stomach and penetrates the accessory right caecum. The gastric shield of *C. lazarus* is very small.

The major typhlosole of *C. gryphoides* enters deep into the entrance of the caecae but not into the entrance of the ducts themselves. It seems to the present author that if the distinction between the two types of stomach is a matter of the degree to which the typhlosole approaches or enters the caecae then the distinction is not one of great significance. Of much more significance is that the Chamidae have two familial features, namely the accessory right caecum and the vestibule. There seems to be no evidence that the so-called type IV condition is secondarily derived from the type V — at least in the case of the Chamidae; in fact rather the reverse for *C. gryphoides* has fewer ducts to the digestive diverticula and has a large gastric shield, features usually associated with the primitive stomach. It is too large a species to expect secondary simplification of the stomach due to small size. There is no increase in the number of the ducts to the digestive diverticula with increasing specimen size.

The digestive gland envelops the stomach and, all but the posterior part of the style sac. The kidney is very large, in volume similar to that of the posterior adductor muscle. It is bright red or red-brown in colour and lies in its usual position anterior to the posterior adductor muscle and adjacent to the gill axis. The heart is antero-dorsal to the kidney with a short reno-pericardial duct at this point. The kidney aperture opens via a small pore close to the gonadial papilla two-thirds along the length of the kidney; posterior to the kidney the body wall lining the hypobranchial cavity is strongly ciliated, the beat directed to the exhalant aperture.

#### REPRODUCTION

Previous workers (DALL, 1895; WHITE, 1942; YONGE, 1967) have reported that the species of *Chama* are dioecious. Initial examination of *C. gryphoides* appeared to confirm this. All the specimens examined during the first three weeks of July 1975 were

mature. Fortunately all specimens were measured as a standard procedure and it became apparent that sex was related to size. The smallest specimens (7.5 mm to 17.0 mm — ave. 11.5) were all male, those of intermediate size (16.0 mm to 25.0 mm — ave. 18.5 mm) were female and the largest (24.0 mm to 37.5 mm — ave. 27.0 mm) were all male. In each case the gonad penetrates the mantle, but on closer examination of the functional females it was found that while ovary filled the outer part of the body, testis filled the mantle. For the most part the testis was not mature and in one case only was live sperm noted. There is little or no mixing of the testis and ovary, in only one specimen had ovarian tissue invaded the mantle and then only to a small extent. It is not known whether the animals of intermediate size ever release sperm ; there is only one gonadial aperture.

Many thousands of eggs are produced, they are small and measure approximately 60  $\mu$ m. They are released as a continuous stream being carried out of the exhalent aperture by the water flow and ciliary activity of the body wall within the hypobranchial chamber. Brooding does not occur.

Fertilization in the laboratory was successful and the 4-cell stage was reached within 90 minutes of fertilization. Thereafter divisions were rapid, cleavage spiral, with swimming trochophores formed in a little less than 20 hours at a water temperature of 22 °C. The prodissoconch was positively identified at 44 hours but may well have developed before that time, possibly at 36 hours. Unfortunately the length of time before settlement was not established but it is likely to be much shorter than 14 days, a normal period for microlecithal development of a eulamellibranch larva.

## DISCUSSION

*Chama gryphoides* although much less inequivalve than most other species of the genus differs in only minor details from the basic design so lucidly described by YONGE (1967). However, in addition to confirming a general morphology previously undescribed, the study of a relatively unspecialized species of *Chama* has shown possible differences in interpretation of evolutionary trends within the genus.

The anterior split of the ligament is not extensive nor is the ligament extended greatly in the posterior direction, presumably because the tangential component of growth is not great. Although there is therefore little antero-dorsal and postero-dorsal shell

growth leading to the anterior split and posterior elongation of the ligament, the adductor muscles are greatly elongated in a dorso-ventral direction. This great extension is probably due to ventral elongation of the mantle/shell and not related in any great extent to the tangential component of growth. It is probably a response to the weakness of the hinge and ligament mechanism.

The shell opens in the manner of a snuff box or door, the scroll-like teeth set antero-posteriorly, one half of the hinge being attached to a rigid frame (the attached valve),\* and the other to the door or lid (the unattached valve).

YONGE (1967) speculates that these animals live in water with little suspended material, but then later says that the turbidity of the water explains the shortness of the gut. Observations on the habitat of *C. gryphoides* suggest that at times it is a region of considerable turbulence and there is much suspended material in the water with a high percentage of large particles. Hence the elaborate guarding cilia in an animal that is selecting fine particles for ingestion. The stomach is typical of bivalves that ingest fine particles (ALLEN, 1958). Comparison of *C. gryphoides* with *C. lazarus* and *C. multisquamosa* suggests that the stomach of *C. gryphoides* is relatively unspecialized and that the conclusion of PURCHON (1960) that in the Chamidae stomach type IV has been derived from stomach type V cannot be sustained. In fact it raises doubts as to the need for a major division of the eulamellibranchs based on stomach types — and certainly not necessary in the case of the Chamidae. However, it is clear that there is a number of stomach features, such as the accessory right caecum and vestibule, that are distinct to the Chamidae.

Although only some forty specimens were examined, and relatively few of these (7) were more than 27.0 mm in height, there seems to be a relationship between sex and size. Females were found to be specimens of intermediate size. A three-year life cycle is probable, protandry followed by a return to the male phase. The few surviving large male specimens are of considerable importance to the species, for they provide a safety device should there be a poor settlement in any year thus leading to a dearth of young males. A titre of sperm will be maintained, with the few older males producing the equivalent number of sperms of many younger males.

It gives me great pleasure to acknowledge the kindness of Professor Drach and the staff of the Laboratoire Arago. I would

\* Note the Strongest part of the hinge is the cardinal tooth on the free valve and that this is also the case in *Pseudochama* (see YONGE, 1967).



also like to thank M. P. Bouchet and J.-M. Amouroux who so kindly assisted in obtaining specimens from deeper waters.

### RÉSUMÉ

La morphologie fonctionnelle de *Chama gryphoides* d'une population de Banyuls-sur-Mer est décrite. Contrairement aux espèces de *Chama* déjà décrites, *C. gryphoides* n'a pas de composant de croissance tangentiel marqué et ne présente pas d'assymétrie marquée. Néanmoins, les muscles adducteurs sont allongés, caractère qui peut être en relation, plus avec la faiblesse de la charnière, qu'avec le composant tangentiel de croissance.

Bien que vivant dans des eaux sujettes à la turbulence et qui contiennent une grande quantité de grosses particules en suspension, les branchies, les palpes et l'estomac servent à détecter de petites particules. L'estomac a une morphologie intermédiaire à celle des autres espèces ce qui nous amène à la conclusion que la division de l'estomac en types IV et V est inexacte, du moins dans le cas des Chamidae.

L'analyse de l'état de reproduction de la population (mature fin juillet) suggère un changement de sexe, les spécimens les plus jeunes et les plus âgés étant des mâles, les spécimens de taille intermédiaire des femelles. Un cycle de vie de trois ans est suggéré.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Funktionsmorphologie von *Chama gryphoides* aus einer Population von Banyuls wird beschrieben. Im Gegensatz zu früher beschriebenen Arten von *Chama* zeigt *C. gryphoides* keine ausgeprägte tangentielle Wachstumskomponente und keine deutliche Asymmetrie. Immerhin sind die Adduktor-Muskeln verlängert; dieses Merkmal lässt sich der schwachen Ausbildung des Scharniers eher zuordnen als der tangentialen Wachstumskomponente.

Obwohl die Art in bewegtem Wasser mit grossen Gewebe-Partikeln lebt, sind Kiemen, Fühler und Magen für die Auswahl kleiner Partikel konstruiert. Der Magen, dessen Morphologie eine Zwischenstellung hinsichtlich zweier anderer Arten einnimmt, legt den Schluss nahe, dass die Unterteilung des Magens in die Typen IV und V nicht haltbar ist, zumindest nicht für die Chamiden.

Die Analyse des Fortpflanzungszustandes der Population (reif gegen Ende Juli) weist auf eine Geschlechtsumwandlung hin, indem die jüngsten und die ältesten Tiere männlich, die der mittleren Altersgruppe weiblich sind. Es könnte ein dreijähriger Lebenszyklus vorliegen.

## REFERENCES

- ALLEN J.A., 1958. On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea (Eulamellibranchia). *Phil. Trans. R. Soc. B.*, **241** : 421-484.
- ANTHONY R., 1905. Influence de la fixation pleurothetique sur la morphologie des mollusques acéphales dimyaires. *Annl. Sci. nat., Sér. Zool.*, **1** : 165-396.
- BUCQUOY E., P. DAUTZENBERG & G.F. DOLLFUS, 1882. Les mollusques marins du Roussillon. 2. Paris.
- DALL W.H., 1895. Contributions to the Tertiary fauna of Florida, with special references to the Miocene silex-beds of Tampa and the Pliocene beds of the Caloosahatchie River. Pt. III. *Wagner Free Inst. Sci.*, **3** : 485-570.
- GRIESER E., 1913. Ueber die Anatomie von *Chama pellucida* Broderip. *Zool. Jb.*, **4** (suppl. 13) : 207-280.
- ODHNER N.H., 1919. Studies on the morphology, the taxonomy and the relations of recent Chamidae. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, **59** (3) : 1-102.
- PURCHON R.D., 1957. The stomach in the Filibranchia and Pseudolamelibranchia. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **129** (1) : 27-60.
- PURCHON R.D., 1958. The stomach in the Eulamellibranchia; stomach type IV. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **131** (4) : 487-525.
- PURCHON R.D., 1960. The stomach in the Eulamellibranchia; stomach types IV and V. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **135** (3) : 431-489.
- RIDEWOOD W.G., 1903. On the structure of the gills of the Lamellibranchia. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, **195** : 147-284.
- RIEDL R., 1963. *Fauna und Flora der Adria. Ein systematischer Meeresführer für Biologen und Naturfreunde*. 640 pp. Hamburg.
- WHITE K.M., 1942. The pericardial cavity and the pericardial gland of the Lamellibranchia. *Proc. malac. Soc., Lond.*, **25** : 37-88.
- YONGE C.M., 1967. Form, habit and evolution in the Chamidae (Bilvalvia) with reference to conditions in the rudists (Hippuritacea). *Phil. Trans. R. Soc.*, **B**, **252** : 49-105.

Reçu le 21 mai 1976.

**SUPPLEMENTARY DATA**  
**ON *PUSSELLA BOTOSANEANUI***  
**DANIELOPOL, 1973**  
**(OSTRACODA, BAIRDIIDAE)**

by Dan L. DANIELOPOL

*Limnologisches Institut, österreichische Akademie der Wissenschaften,  
Wien A-1090, Autriche*

**ABSTRACT**

The diagnosis of the genus *Pussella* and a supplementary description of *Pussella botosaneanui* Danielopol, 1973 are presented. *Pussella* has close affinities with *Anchistrocheles*; both genera form a unit which can be considered from the systematical point of view as a subfamily of Bairdiidae, i.e. Pussellinae. Several morphological peculiarities of the Pussellinae are discussed: the carapace size, the reduction of some of the antennal bristles, the specialization of the mouth parts.

**INTRODUCTION**

*Pussella botosaneanui* is a remarkable bairdiid ostracod living in a marine interstitial habitat on the Cuban coast. It has been briefly described by DANIELOPOL (1973) and has been proposed as the type of a new family Pussellidae. Recently Dr R. MADDOCKS (Houston) found a second interstitial species of the genus *Pussella*. She noticed that this genus has many affinities with *Anchistrocheles*

and that both form a subfamily within the Bairdiidae (MADDOCKS, 1976).

In this contribution a supplementary description of *Pussella botosaneanui* is presented and the systematic position of the genus *Pussella* is discussed. The last part of the paper deals with some morphological peculiarities of the Pussellinae.

## SYSTEMATICS

Family BAIRDIIDAE Sars, 1866

Subfamily PUSSELLINAE Danielopol, 1976

Family Pussellidae Danielopol, in Maddocks, 1976, p. 197. (For Family Pussellidae Danielopol, 1973, p. 145, unavailable because the type genus was a *nomen nudum*).

MADDOCKS (1969) considered that the recent bairdiids belong to the family Bairdiidae, which can be divided into two sub-families Bairdiinae and Bythocypridinae. The genus *Anchistrocheles* is a bythocypridine group that is placed near the genera *Bythocypris* and *Zabythocypris*. According to HARTMANN & PURI (1974) the recent bairdiids represent a superfamily *Bairdiacea* with two families, Bairdiidae and Bythocyprididae, and the genus *Anchistrocheles* belongs to the Bairdiidae.

The present data suggest that *Anchistrocheles* and *Pussella* represent a group which has affinities with both bairdiids and bythocypridids. This taxon may be ranked as family Pussellidae in the system of HARTMANN & PURI or as subfamily Pussellinae in the system of MADDOCKS.

Genus *PUSSELLA* Danielopol, 1976

*Pussella* Danielopol, 1976, in Maddocks, 1976, p. 197. (For *Pussella* Danielopol, 1973, p. 145, *nomen nudum*).

TYPE-SPECIES : *Pussella botosaneanui* Danielopol, 1973, p. 145.

Derivation of name : from Puss — a young girl in English (see Collins Dictionary p. 702).

### DIAGNOSIS.

The carapace is elongated with calcareous lamellae ; an inner list is present on the anterior side ; there are 5 adductor muscle

scars arranged in two rows. The male 1st thoracic leg is transformed into a clasping apparatus; the distal claw is fused with the 4th endopodial segment and is curved forward, forming an angle of about 120°. The protopodites of 2nd and 3rd thoracic legs in both male and female have one long ventral seta (most probably representing an exopodite), which exceeds the length of the 1st segment of the endopodite. The brushlike organ of the male is assymetrical. The copulatory tube of the male is not covered by the peniferum. The furca has a well developed shaft.

#### AFFINITIES.

The genus *Pussella* has close affinities with the genus *Anchistrocheles*, as suggested by MADDOKS (1976). The elongated shape of the carapace occurs in most of the *Anchistrocheles* species (see MAADOCKS, 1969). The assymetrical brushlike organ is present in many Bairdiidae. The reduced number of adductor muscle scars of *Pussella's* carapace suggests affinities with *Anchistrocheles*, *Bythocypris* and *Zabytocypris*. These last two groups differ from *Pussella* in the symmetrical shape of the brushlike organ. *Bythocypris* has a remarkable antennal dimorphism, i. e., the male has an annulated bristle near the distal claw of the 2nd antenna which, in the female, is replaced by a normal bristle. In *Zabythocypris* and *Anchistrocheles* the male copulatory tube is not covered by the peniferum, and the 1st thoracic leg has a slight sexual dimorphism, i. e., the anterior side of the male endopodite is slightly concave and forms with the distal claw a clasping apparatus (the distal claw articulates with the distal endopodial segment).

#### *PUSSELLA BOTOSANEANUI* Danielopol 1973 (1)

#### SUPPLEMENTARY DESCRIPTION

*Carapace* (Fig. 1A-D, 3A) with thin calcareous lamella, elongate shape. Dorsal margin markedly curved; anterior margin truncate, slightly bent; posterior margin strongly bent (compared with the anterior margin); ventral margin slightly concave in the anterior third; sharp angle between the anterior and the ventral margin. On each valve in the middle of the anterior margin, there is a process-like spike. A similar spike is present also on the postero-ventral edge of the valves. Surface of carapace with few normal pore canals and thin hairs. The outer lamella covered

(1) Lectotype and paratypes deposited in the collections of the U.S. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C. (Lectotype-USNM 168569, paratypes USNM 168570 - 168574).

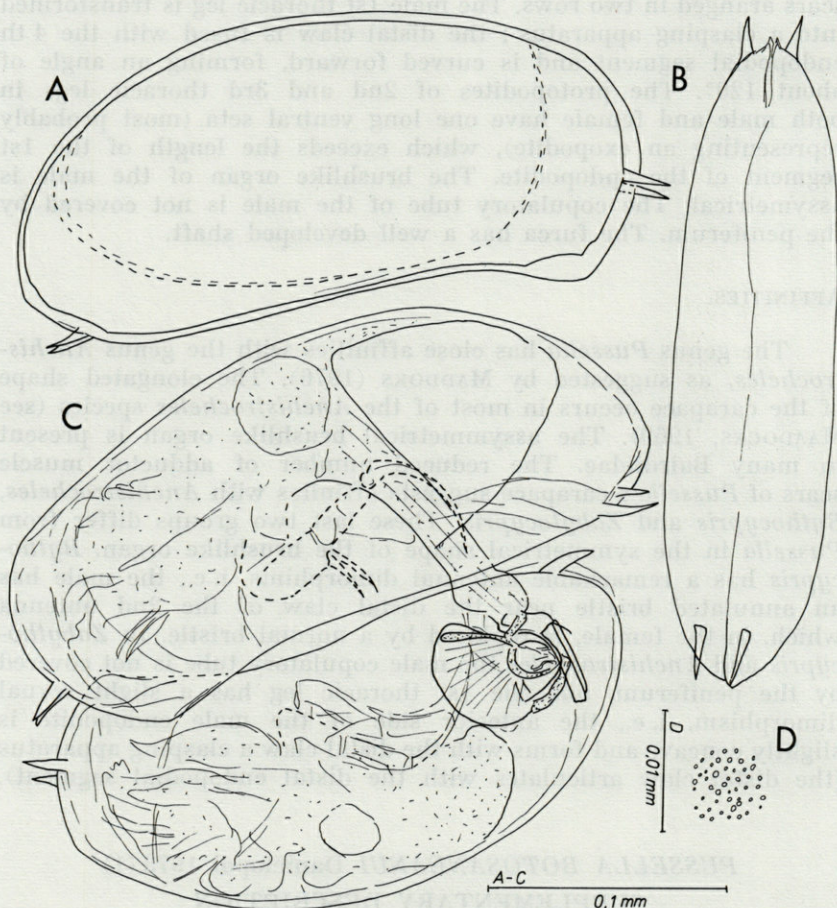


FIG. 1. — *Pussella botosaneanui* Dan.; A, B: carapace, male; A: lateral view; B: ventral view; C: male and female specimen in mating position; D: ornamentation of the carapace.

with minute pits. The asymmetry of the valves is not markedly distinct: left valve overlaps the right one especially on the ventral side (anterior third). The inner calcified lamella is well developed on the anterior and the posterior sides; the maximum length of the anterior vestibulum represents about 13% of the total carapace length. The fused zone is narrow and traversed by few marginal pore canals. In the antero-ventral corner, the fused zone is more indented (see Fig. 1A). The inner marginal line

is straight, to largely bent on the anterior side, and is more arched on the posterior side. An inner list is present on the left valve in the middle of the inner calcareous lamella. Selvage and flange slightly developed (better seen in the antero-dorsal and the postero-ventral sides). Hinge adont, the left valve has a dorsal groove. The length of male carapace measures 0.28 mm (without spikes); the maximum height is 0.12 mm, and it is located in the middle of the valves; the width of the carapace is about 1/4 of the shell length (0.07 mm). The female carapace is 0.26 mm in length; the maximum height is 0.10 mm and the width is 0.06 mm.

*The antennula* (Fig. 2A) has 4 segments; the 1st and 2nd segments bear short bristles on the outer distal margin; the 3rd segment has originated by the fusion of 3 segments and bears setae which exceed the antennular shaft. The *antenna* (Fig. 2B) has a reduced exopodite represented by a scale like segment and a small bristle. Both male and female have a two-segmented endopodite. The 1st segment (which results, most probably, from the fusion of the first 3 endopodial segments) bears on the posterior margin a short bristle in the upper part and a long one in the postero-distal corner; a third small bristle is also visible, but it is not clear if it is inserted on this segment or on the next one. The distal segment represents about 13 % of the total length of the endopodial segments, and bears a long largely curved claw. The length ratio between the endopodite (segments) and the distal claw is 1 : 2.3. A minute distal bristle is inserted on the outer margin. The *mandible* (Fig. 2C) has a gnathobasis with 6-7 teeth. The first tooth (D1) has a broad lamellar shape with 4 rounded cusps. The 2nd and 3rd teeth, lamellar, with only 3 cusps. The last 2-3 teeth sharply pointed. A longer bristle which exceeds the length of the teeth could be a "guide" seta. There are no interdental bristles. On the outer face of the mandibular gnathobasis there is a slender bristle. The mandibular palp is four-segmented. The 1st segment is very long, exceeding the total length of segments 2 and 3. The length ratios of the 4 segments are: 7.5 : 2.1 : 2.9 : 4.2. The 2nd segment, bears a long bristle on the inner side; the 3rd segment bears one anterior and one posterior bristle which reach the extremity of the distal segment. The 4th segment has distally a strong claw and an inner thin bristle. The *maxilla* (Fig. 2D-G) has three slender endites and palp. The 1st endite (anterior nearest palp) with 2 distal smooth claws; the 2nd one has a spoon-like claw and a "normal" claw; the 3rd one with 2 distal bristles; the maxillar palp (PMx) is unsegmented and shorter than the endites; it has only one bristle. The respiratory plate has 7-8 long plumose setae. The *lower lip* (Fig. 2H) has near the anterior margin one

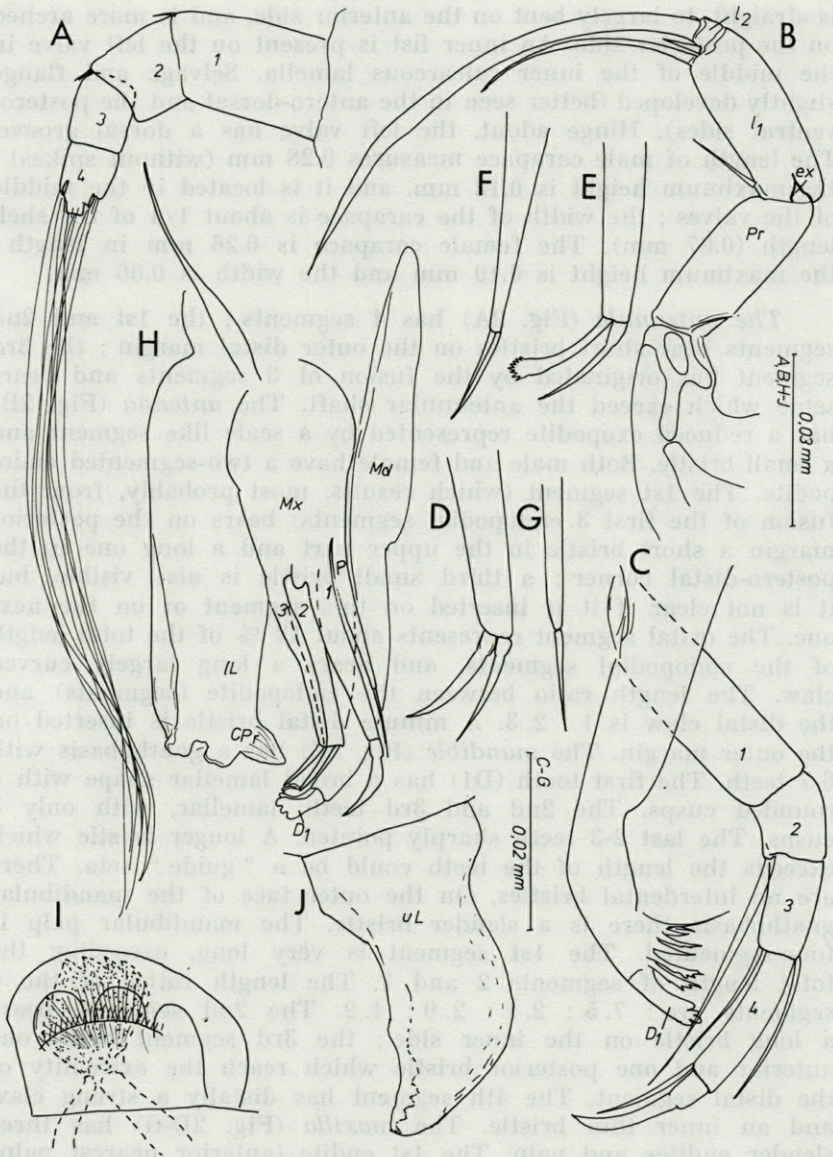


FIG. 2. — *Pussella botosaneanui* Dan., male; A: antennula; B: antenna; C: mandible; D-G: maxilla, details; D: 1st endite; E: 2nd endite; F: 3rd endite; G: maxillar palp ( $P_{Mx}$ ); H: lower lip (IL), maxilla (Mx) and mandible (Md); general view; I: the oesophagean chewing organ; J: upper lip (uL).



conical process on the lateral sides. The *upper lip* (Fig. 2J) is elongated and has on the anterior margin small teeth. The *oesophagean chewing organ* (Fig. 2I) with a distal oval sclerotized plate (SPL) which distally bears 4-6 teeth. This plate is moved by 2 strong muscles. The 1st *thoracic leg* (Fig. 1C, 3B) has a strong sexual dimorphism. The female has a normal pediform limb. The 1st podomere bears a long seta (an exopodite ?) on the posterior margin which exceeds the length of the 1st endopodial podomere (see DANIELOPOL, 1973). The endopodite has 2 long segments and a short distal one (length ratio 3.3 : 3.2 : 0.6). The 1st segment is devoid of bristles ; the 2nd segment (resulting from the fusion of 2 endopodial segments) has a short subdistal bristle. The distal segment bears a long slightly bent claw. The male's 1st thoracic leg is transformed into a clasping apparatus. The endopodite with 2 strong bristles on the margin of the 1st segment (Fig. 1C). The width of this segment is larger than that of the female's. The 2nd segment similar to that of the female. The 3rd segment strongly sclerotized and fused with the distal claw. The protopodite has a strong plumose seta on the posterior side. The *2nd and 3rd thoracic legs* (Fig. 4A-D) are pediform limbs with long distal claws. They have no sexual dimorphism. The 1st podomere bears a well developed plumose seta (exopodite ?) on the posterior margin. The endopodites have 3 segments ; the 1st segment without setae ; the 2nd segment with a short distal bristle on the anterior side ; the 3rd segment is small and bears a long claw ; the length ratio of the endopodial segments and the claw are 13 : 15 for the 2nd thoracic leg and 12 : 12.5 for the 3rd one. *Brush shaped organ (BO) of the male* (Fig. 4A) is asymmetrical and situated between the 2nd and the 3rd thoracic legs. The *furca* (Fig. 3C) has a strong shaft (Fu) which bears subdistally 2 slender bristles. Between the 2 furcal shafts there is one bristle (l). The *posterior part of the male body* is markedly extended during copulation (Fig. 1C). *Eyes and pigments* of the body are lacking. The *male copulatory organ* (Fig. 3C-E) is paired. Each hemipenis has a strong clasping apparatus (Cp) which resembles a spoon. The peniferum has a spiniferous bulge-like process (bp) on its distal side. The strongly sclerotized copulatory tube (Cot) is located outside of the peniferum. Its distal extremity is sharply pointed (Fig. 3E). The proximal part is inflated (VS) and resembles the seminal vesicle of the Bairdiinae (see DANIELOPOL, 1972). The copulatory tube, which is bent towards the posterior does not exceed the extremity of the bulge-like process. Several strong muscles are situated inside the peniferum.

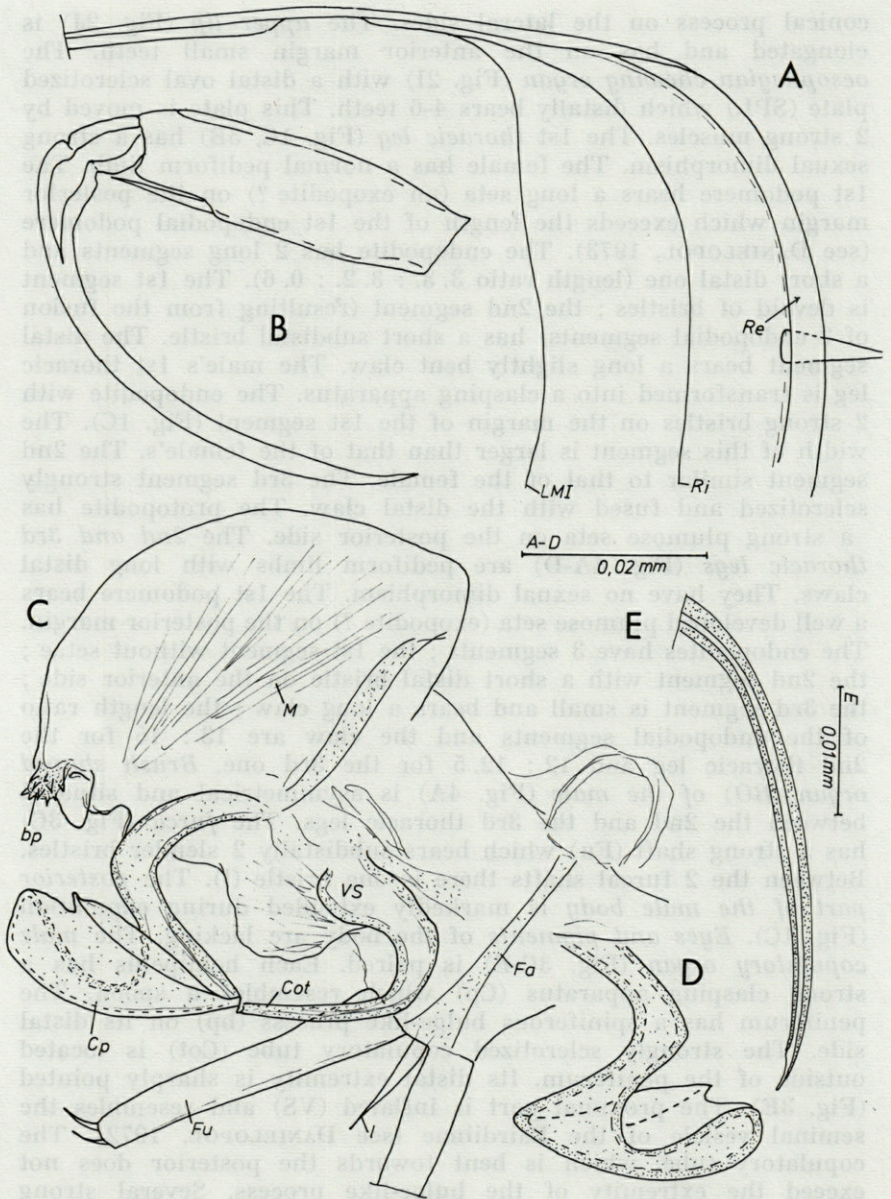


FIG. 3. — *Pussella botosaneanui* Dan., male; A: left valve detail of the antero-dorsal area; B: 1st thoracopod, endopodite; C: copulatory organ, furca and the posterior bristle "e"; D: the clasping process (Cp), detail; E: the ejaculatory (copulatory) tube (cot), detail.

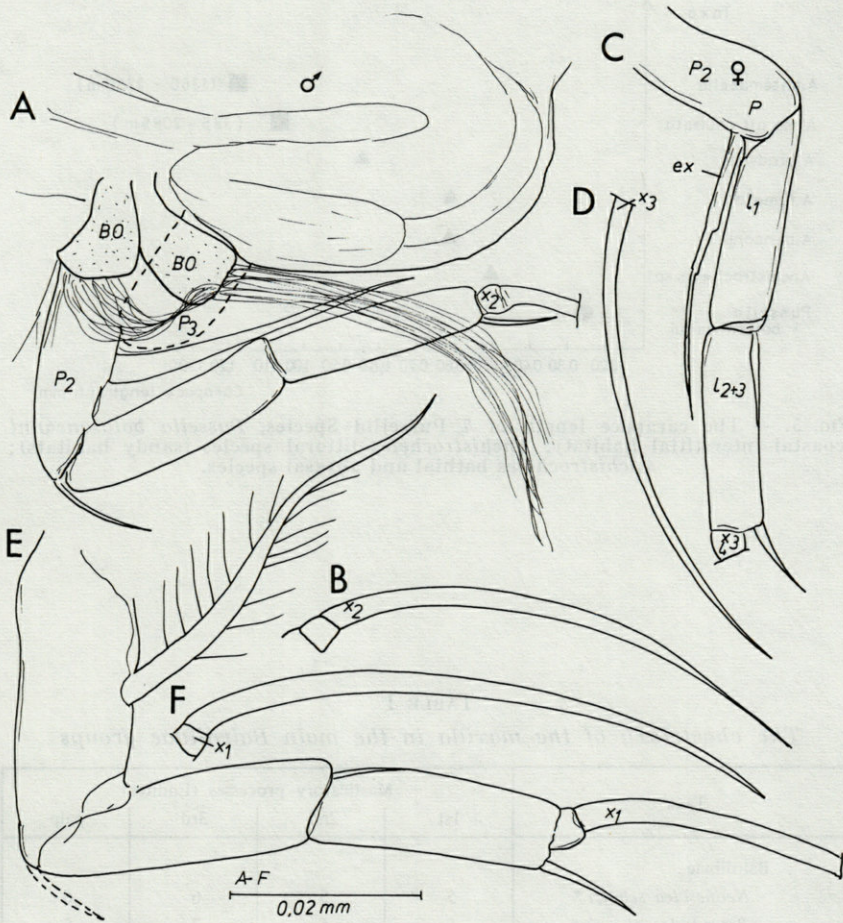


FIG. 4. — *Pussella botosaneanui* Dan., A,B,E,F: male; C,D: female; A: extremity of the body with brush like organ (BO) and the 2nd thoracopod; B: 2nd thoracopod, the distal claw; C,D: 2nd thoracopod; E,F: 3rd thoracopod.

SOME REMARKS ON THE MORPHOLOGY OF PUSSELLINAE

THE SIZE OF CARAPACE.

MADDOCKS (1976) discussed several evolutionary trends of the *Anchistrocheles-Pussella* group. She pointed out the trend towards reduction in size of the carapace. Figure 5 shows the

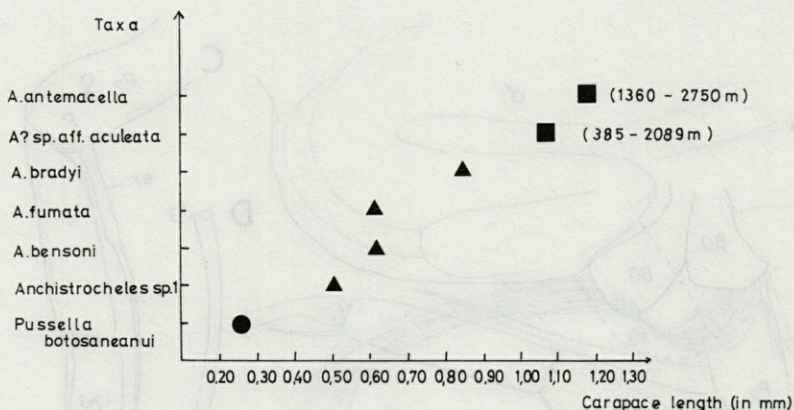


FIG. 5. — The carapace length of 7 Pussellid Species. *Pussella botosaneanui* (coastal interstitial habitat); *Anchistrocheles* littoral species (sandy habitats); *Anchistrocheles* bathial and abyssal species.

TABLE I

The chaetotaxy of the maxilla in the main Bairdiidae groups

Taxa	Masticatory processes (Endites)			
	1st	2nd	3rd	palp
<b>Bairdiinae</b>				
<i>Neonesidea schulzi</i> *	5	5	6	6
<i>Paranesidea algicola</i> *	5	5	7	5
<i>Triebelina bradyi</i> *	6	6	8	6
<i>Bairdopilata alcionicola</i> *	5	6	7	6
<b>Bythocypridinae</b>				
<i>Bythocypris eltanina</i> *	6	5	6	6
<b>Pussellinae</b>				
<i>Anchistrocheles bensoni</i> *	3	3	4	5
<i>Pussella botosaneanui</i>	2	2	2	1

(\* data from MADDOCKS, 1969); the 1st endite is located anteriorly, the nearest to the palp.

length of 6 *Anchistrocheles* species and one *Pussella* species. *Anchistrocheles* sp. 1., *A. bensoni*, *A. fumata* and *A. bradyi* all live in marine littoral environments, on sand substrates. The size-range of the carapace varies between 0.50 mm and 0.84 mm; *A. sp. aff. aculeata* Maddocks 1969 and *A. antemacella* occur in bathyal and abyssal environments; their carapace lengths are larger than those of littoral species (between 0.92 mm and 1.17 mm). *Pussella botosaneanui* which was found in the coastal groundwater of a coralligenous sandy beach has the smallest carapace (0.26 — 0.28 mm). These data suggest that in the Pussellinae group there are two trends in the evolution of the carapace size i. e. reduction in those species which are specialized for the interstitial environment and increase in size of the carapace of species which are adapted to deep sea conditions.

#### THE REDUCTION OF THE LIMB BRISTLES.

MADDOCKS (1976) showed that another evolutionary trend in the Pussellinae group is the reduction of the number of bristles and segments of the limbs. *Pussella botosaneanui* has the lowest number of bristles among the recent *Bairdiacea* ostracods. DANIELOPOL (1972) pointed out that *Neonesidea sp. aff. ifalikensis* Madd. has three blunt bristles inserted on the 1st endopodial segment of the 2nd antenna, which stained very quickly with methylene blue; two other similar bristles were observed on the 3rd and 4th segments. It was suggested that these bristles are chemosensorial organs. In the *Anchistrocheles* genus, MADDOCKS (1969) illustrated 3 long bristles on the 1st endopodial segment of the 2nd antenna of *Anchistrocheles* sp. 1, which are equivalent to the 3 bristles described in *Neonesidea sp. aff. ifalikensis* Madd. There is no evidence of any blunt bristles on the 3rd and 4th endopodial segments. *Pussella botosaneanui* has only one bristle on the inner side of the 1st endopodial segment.

*Pussella botosaneanui* has no interdental bristles on the mandibular gnathobasis and the 1st tooth is very large with four rounded cusps. In other Bairdiinae and Bythocypridinae the mandibular gnathobasis has conspicuous interdental bristles as well as 3 brush-shaped bristles.

If one compares the maxillary chaetotaxy of *Pussella botosaneanui* with those of representatives of *Neonesidea*, *Paranesidea*, *Bairdopilata*, *Triebelina* (Bairdiinae) and *Bythocypris* (Bythocypridinae) (see also Table I), it appears obvious that the first species (*Pussella botosaneanui*) has a very reduced number of bristles (Fig. 2D-H).

## ACKNOWLEDGEMENTS

The author is much indebted to Prof. Dr. H. LÖFFLER (Limnolog. Institut, Wien), Mrs. S. POWELL (Wien) and Dr. R. MADDOCKS (University of Houston, Texas) for useful discussions and for reading and criticizing a first draft of this paper.

## RÉSUMÉ

La diagnose du genre *Pussella* et une description supplémentaire de *Pussella botosaneanui* Danielopol 1973, sont présentées. *Pussella* offre des affinités étroites avec *Anchistrocheles*; les deux genres forment une unité qui du point de vue systématique peut être interprétée comme une sous-famille appartenant aux Bairdiidae, i. e. Pussellinae. Plusieurs particularités morphologiques des Pussellinae sont discutées: la dimension de la carapace, la réduction de certains poils antennaires, la spécialisation des appendices buccaux.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Arbeit bringt eine Diagnose der Gattung *Pussella* und eine zusätzliche Beschreibung der *Pussella botosaneanui* Danielopol 1973. Die Gattung *Pussella* ist nahe mit der Gattung *Anchistrocheles* verwandt. Beide bilden eine Einheit, die systematisch gesehen als Unterfamilie der Bairdiidae, d. h. Pussellinae gilt. Einige morphologische Eigenschaften der Pussellinae werden besprochen: die geringe Carapax-Grösse, die Reduktion einiger antennaler Borsten und die Spezialisierung der Mundteile.

## REFERENCES

- DANIELOPOL D.L., 1972. Supplementary data on the morphology of Neonesidea and remarks on the systematic position of the family Bairdiidae (Ostracoda, Podocopida). *Proc. biol. Soc. Wash.*, **85**, 2: 39-48.
- DANIELOPOL D.L., 1973. Preliminary report on the new family Pussellidae (Ostracoda, Podocopida). *Résultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba*: 145-149. Acad. R.S.R. éd. Bucaresti.

HARTMAN G. & H.S. PURI, 1974. Summary of neontological and paleontological Classification of Ostracoda. *Mitt. hamburg. zool. Mus. Inst.*, **70** : 7-73.

MADDOCKS R.F., 1969. Revision of Recent Bairdiidae (Ostracoda). *Bull. U.S. Natn Mus.*, **295** : 1-126.

MADDOCKS R.F., 1976. Pussellinae are interstitial Bairdiidae (Ostracoda). *Micropaleontology*, **22** (2) : 194-214.

*Reçu le 12 février 1976.*





DESCRIPTION DU MÂLE  
D'*ONCAEA SUBTILIS* GIESBRECHT, 1892  
(COPEPODA, CYCLOPOIDEA).  
LE PROBLÈME  
DE LA DÉTERMINATION DES MÂLES  
DU GENRE *ONCAEA*

par Jean-Marc GALLO

Laboratoire de Zoologie et de Biologie cellulaire  
40, Avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex

ABSTRACT

The unknown male of *Oncaea subtilis*, Giesbrecht 1892 is described. This description permits the definition of a simple criterion for determination of males of the genus *Oncaea*.

Sur les trente espèces du genre *Oncaea* Philippi 1843 actuellement connues, seuls dix-huit mâles ont été décrits, et les clés de détermination sont basées uniquement sur la description des femelles (ROSE, 1933 ; SHMELEVA, 1969). La description de la femelle d'*Oncaea subtilis* a été réalisée par GIESBRECHT (1892) et reprise par ROSE (1933) ; plus récemment, quelques précisions sur les appendices ont été apportées par RAZOULS (1974). Le mâle d'*Oncaea subtilis* a été trouvé dans des prélèvements en surface effectués dans la rade de La Pallice, près de La Rochelle (Charente-Maritime). Les individus examinés proviennent de pêches réalisées au mois de septembre 1974, à une température de 15 à 17° C et une salinité de 34,7 à 34,8 ‰.

DESCRIPTION DU MÂLE  
*d'ONCAEA SUBTILIS*, GIESBRECHT, 1892

Le céphalothorax, ovale, est constitué de six segments, le dernier porte la cinquième paire de pattes thoraciques, réduites à un nodule portant 3 soies nues. L'abdomen est également divisé en six segments, le segment génital est plus long que le reste, le segment anal est aussi long que les trois précédents réunis. Les longueurs du segment anal et de la furca sont comparables. Chaque rame furcale porte cinq soies terminales et une soie latérale.

L'antennule est composée de quatre articles, le troisième étant le plus long. L'antenne est constituée de trois articles, dont le troisième est plus long que le deuxième. Ce troisième porte en outre deux soies proximales dont une forte.

Le deuxième maxillipède présente un bord interne dentelé, avec deux épines, le crochet terminal est lisse.

La pointe conique terminale, absente sur l'endopodite des P 1 et P 4 est présente sur les P 2 et P 3. La soie interne proximale est absente de l'article distal des endopodites des quatre paires de pattes natatoires.

Le mâle est plus petit que la femelle (0,45 mm pour 0,62 mm).

DISCUSSION

L'identification de ce mâle du genre *Oncaea* à partir des clés de ROSE (1933) et de SHMELEVA (1969), prévues pour les individus femelles nous conduit à le classer dans le groupe des espèces ne présentant pas de pointe conique terminale sur l'endopodite de P 4 et dont le troisième article de l'A 2 est plus long que le deuxième. Dans ce groupe figurent trois espèces atlantiques ou méditerranéennes : *O. exigua* Farran 1908, *O. tenella* G. O. Sars 1916, *O. subtilis* Giesbrecht, 1892.

Si on se réfère aux mâles connus, en particulier à ceux décrits par SHMELEVA (1969), on remarque que la structure des pattes est la même dans les deux sexes (Tableau I). Sur les trois espèces du

groupe précédemment défini, seule *O. subtilis* présente des P 2 et P 3 avec une pointe conique terminale et sans soie interne proximale sur l'endopodite. Ces caractères, présents également chez le mâle étudié permettent donc de le rapporter à l'espèce *O. subtilis*. Il semble donc que nous soyons en présence de caractères spécifiques, indépendants du sexe. En adoptant ce critère pour les trois espèces précitées, on obtient la clé suivante :

- 1. Enp. de P 2 et P 3
  - sans pointe conique terminale, *O. exigua*, Farran 1908
  - avec pointe conique terminale, 2
- 2. Enp. de P 2 et P 3
  - sans soie interne proximale, *O. subtilis*, Giesbrecht 1892
  - avec soie interne proximale, *O. tenella*, G. O. Sars, 1916.

La structure des pattes chez ces trois espèces est résumée dans le tableau II.

#### REMERCIEMENTS

Nous tenons à adresser nos sincères remerciements à Monsieur le Professeur J. SCHREVEL et à Monsieur C. RAZOULS pour leurs utiles conseils lors de la rédaction de cet article, ainsi qu'à M<sup>lle</sup> DECOURT pour la dactylographie du manuscrit.

#### RÉSUMÉ

Le mâle du Copépode *Oncaea subtilis*, Giesbrecht 1892 est décrit. Cette description permet la mise en évidence d'un critère simple pour la détermination des mâles du genre *Oncaea*.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Das männliche Tier des Copepoden *Oncaea subtilis*, Giesbrecht 1892 wird beschrieben. Diese Beschreibung erlaubt es, für die Bestimmung der Männchen der Gattung *Oncaea* nach einem einfachen Merkmal vorzugehen.

TABLEAU I

Comparaison des structures des pattes chez les mâles et les femelles de quelques espèces du genre *Oncaea*. p. c. t. : pointe conique terminale ; s. i. p. : soie interne proximale.

Espèce	Appendice	P2		P3		P4	
		p.c.t.	s.i.p.	p.c.t.	s.i.p.	p.c.t.	s.i.p.
<i>O. prendeli</i> Shmeleva, 1969	♀		x		x		x
	♂		x		x		x
<i>O. longiseta</i> Shmeleva, 1969	♀	x	x	x	x		x
	♂	x	x	x	x		x
<i>O. ivlevi</i> Shmeleva, 1969	♀				x		x
	♂				x		
<i>O. brodskii</i> Shmeleva, 1969	♀						
	♂						
<i>O. tregoubovi</i> Shmeleva, 1969	♀		x		x		x
	♂		x		x		x
<i>O. vodjanitski</i> Shmeleva, 1969	♀				x		
	♂				x		
<i>O. subtilis</i> Giesbrecht, 1892	♀		x		x		
	♂		x		x		

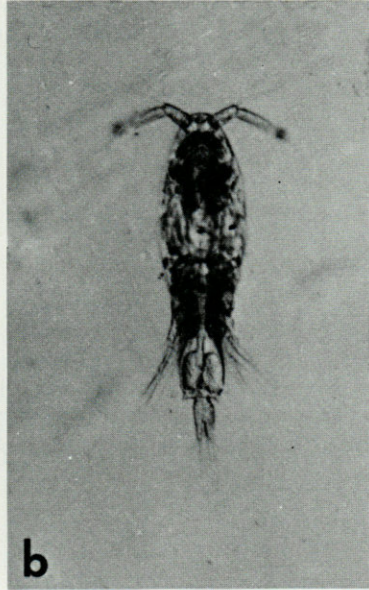
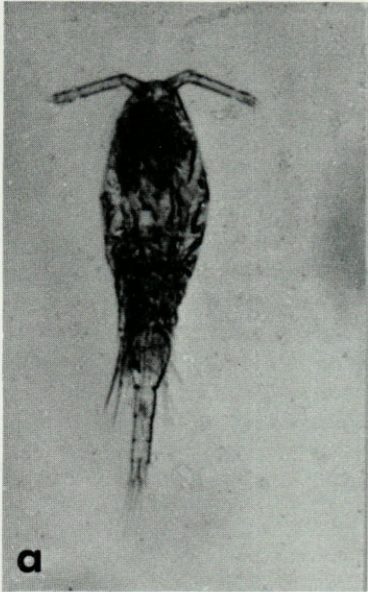
TABLEAU II

Structure des pattes chez *Oncaea subtilis*, *O. tenella* et *O. exigua*. p. c. t. : pointe conique terminale ; s. i. p. : soie interne proximale.

Espèce	Appendice	P2		P3		P4	
		p.c.t.	s.i.p.	p.c.t.	s.i.p.	p.c.t.	s.i.p.
<i>O. subtilis</i> Giesbrecht, 1892		x		x			
<i>O. tenella</i> G.O. Sars, 1916		x	x	x	x		
<i>O. exigua</i> , Faran, 1908							

## PLANCHE I

*Oncaea subtilis*. Femelle, a : vue d'ensemble x 100) ; Mâle, b : vue d'ensemble x 100).



## BIBLIOGRAPHIE

- GIESBRECHT W., 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna Flora Golf. Neapel*, 19 : 1-831.
- RAZOULS C., 1974. Les *Oncaeidae* (Copepoda, Cyclopoida) de la région de Banyuls (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, 24 (2 A) : 235-264.
- ROSE M., 1933. Copépodes pélagiques. *Faune Fr.*, 26 : 374 p.
- SARS G.O., 1916. Liste systématique des Cyclopoïdes, Harpacticoïdes et Monstrilloïdés recueillis pendant les campagnes de S.A.S. le prince Albert de Monaco, avec des descriptions et figures des espèces nouvelles. *Bull. Inst. oceanogr. Monaco*, 323 : 1-15.
- SHMELEVA A.A., 1969. Espèces nouvelles du genre *Oncaea* (Copepoda, Cyclopoida) de la mer Adriatique. *Bull. Inst. oceanogr. Monaco*, 68 (1393) : 1-28.

Reçu le 25 juin 1976

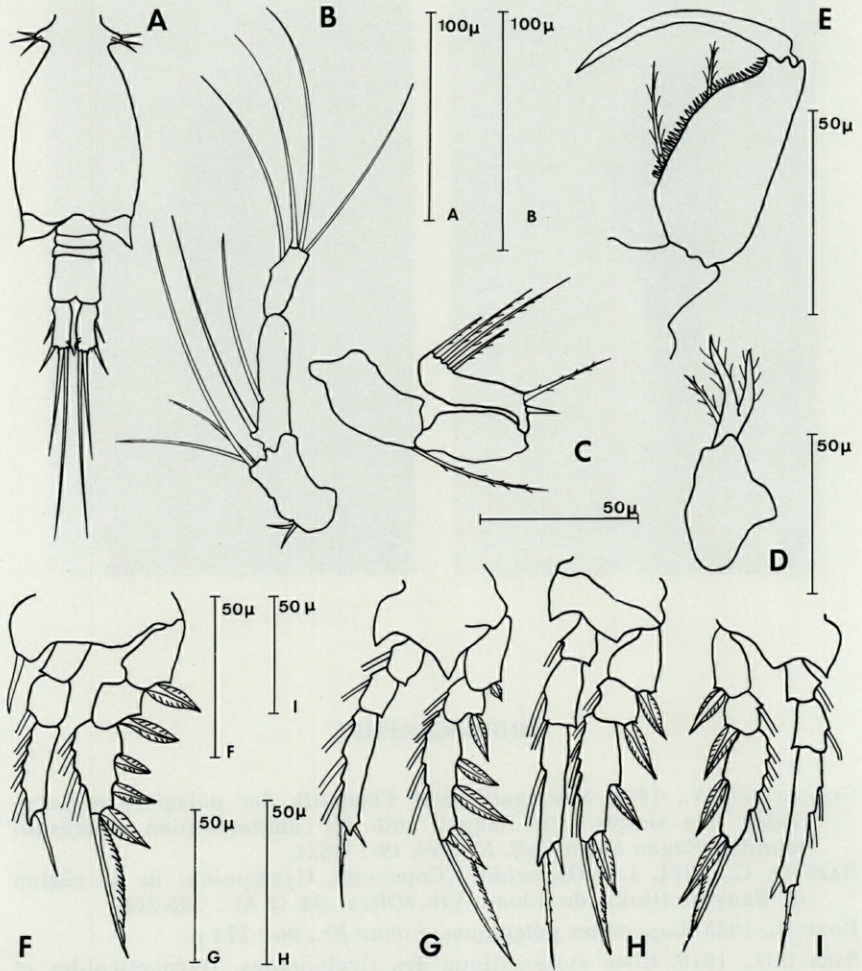


FIG. 1. — *Oncaea subtilis* mâle. A : Urs ; B : A<sub>1</sub> ; C : A<sub>2</sub> ; D : Mx<sub>2</sub> ; E : Mxp ; F : P<sub>1</sub> ; G : P<sub>2</sub> ; H : P<sub>4</sub> ; I : P<sub>3</sub>.

**ROLE OF ASSOCIATION  
WITH *CALLIACTIS PARASITICA* COUCH  
IN SOCIAL BEHAVIOUR  
OF *DARDANUS ARROSOR* (HERBST)**

par J. BALASCH et J. CUADRAS

*Departamento de Fisiología Animal, Facultad de Ciencias,  
Universidad Autónoma de Barcelona, Spain.*

**RÉSUMÉ**

Le Bernard-l'hermite méditerranéen, *Dardanus arrosor*, établit avec *Calliactis parasitica* et d'autres faunes installées sur des coquilles inhabitées de Gastéropodes, une étroite association. La plupart de ces associations montrent un rapport hauteur/largeur allant de 1/1,8 à 1/1,2 ce qui est approximativement le rapport de la coquille du Gastéropode.

La dominance établie n'est affectée, ni par la forme visuelle ni par le volume de l'association entière montrée par le gagnant ou le perdant, mais les animaux d'un statut social élevé (les plus gros), choisissent des types de défense plus légers (coquille + association, en relation avec leur propre poids) que les plus petits. Ce qui signifie que le comportement défensif évolue des petits individus vers les plus gros.

Hermit crabs can protect their soft abdomen inside empty gastropod shells. The association established on the surface of the gastropod shell give hermits an efficient direct defence through acontia (ROSS, 1971; BALASCH & MENGUAL, 1974; Mc LEAN & MARISCAL, 1973), some cryptic possibilities (BALASCH & CUADRAS, 1976), warning (MAINARDI & ROSSI, 1969), as well as the possibility of correcting some mechanical characteristics of the shell (BALASCH, CUADRAS & ALONSO, 1977).

The probability of winning an intraspecific agonistic encounter is increased in *Clibanarius vittatus* (HAZLETT, 1970) if we enlarge the apparent size of the inhabited shell with a piece of wax. *Coenobita rugosus* is particularly attracted by objects for which the Height/Width ratio is close to 1/2 (which is in general the ratio for gastropod shells (OHTA, 1971).

These two observations would mean that shape (visual shape) of the whole defensive device of hermits (shells + association) may play a role in social behaviour.

This work deals with social order, as related to the shape and weight of the defensive device.

## MATERIAL AND METHODS

I. — We collected *Dardanus arrosor* from the coast of Barcelona, in a 60 metres deep drag zone. The animals were left in tanks for two days.

For each animal we noted the following data : length of left cheliped, sex, visual index (visual shape of the shell association occupied ) and the increase of visual area due to the association (Tabl. I, Fig. 1).

Then, we selected 10 pairs of the same sex and weight. Placed in a 40 × 30 cm tank, we noted which animal was dominant, according to the criteria of HAZLETT (1968, 1970, 1972) and REESE (1962).

Then, we removed all the associates from shell inhabited by the dominant crab and after 15 minutes both individuals of the same pair were placed in another tank of similar characteristics. As the association of the other animal was not removed, we manipulated it in a similar way in order to avoid any difference in the results.

We noted any change in the social order.

II. — From a sample of 40 *Dardanus* we noted the weight of the hermit, the weight of the inhabited shell and we calculated.  $\log$  (Weight Inhabited Shell/Weight *Dardanus*) (Fig. 2).

From a sample of 28 *Dardanus* we noted the weight of the hermit, and the indices : Weight of Association/Weight of *Dardanus* (Fig. 3), and Weight of the whole defensive device/Weight of *Dardanus* (Fig. 4).



TABLEAU I

The size corresponds to the length of the left cheliped. The increase of volume is the percentage due to the association (in relation to shell volume). Visual index indicates Height/Width.

Animal	Size	Sex	Increase of volume	Visual index	Pair
1	3.5	F	67.6	1/1.4	3
2	3.5	F	124.2	1/2.1	3
3	3.5	F	142.5	1/1.9	5
4	3.5	F	144.1	1/1.5	5
5	4	F	2500.0	1/1.2	6
6	4	F	195.8	1/1.9	9
7	4	F	255.5	1/1.5	6
8	4	F	127.8	1/1.8	9
9	4	F	127.3	1/2.0	1
10	4	F	51.2	1/1.8	1
11	4.5	F	92.8	1/2.0	4
12	4.5	F	135.1	1/2.5	4
13	4.5	M	28.6	1/1.2	8
14	4.5	M	168.9	1/1.8	8
15	5	M	54.3	1/1.8	2
16	5	M	70.3	1/1.8	10
17	5	M	62.5	1/1.9	10
18	5	F	91.4	1/2.4	7
19	5	F	100.0	1/1.8	7
20	5	M	144.2	1/1.2	2

## RESULTS

I. — In order to draw the shape of each association, handling was necessary ; the *Calliactis* consequently closed their oral disc while still keeping their turgency. As the sea-anemones are very sensitive to any alteration in environmental conditions, we accept that the drawings represented normal configurations.

Most animals showed a Height/Width ratio of between 1/1.8 and 1/1.2 (12 from 20, i.e. 60 %) which is approximately the gastropod shell ratio.

From the experiment done, we obtained the results shown in Tabl. II : from 10 pairs, 9 established a clear relation of dominance, which was not affected either by the visual shape or by the volume of the whole defensive device.

In pair 5, both individuals ran away if they approached each other through normal perambulation.

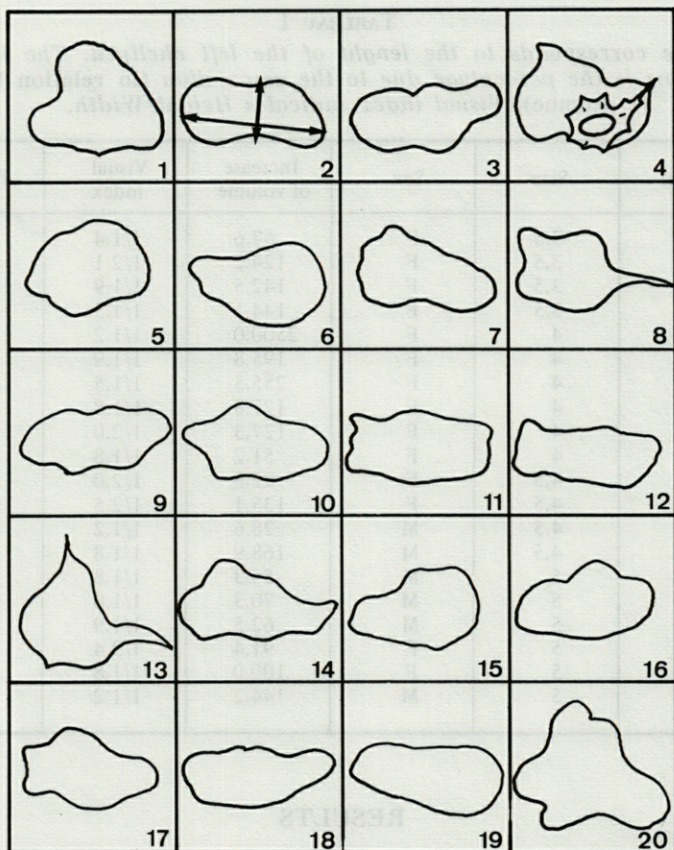


FIG. 1. — Frontal views of the 20 animals. In square two we indicate the two axes taken in order to define the shape of the defensive device. In square 4 the position of the shell in the association is shown.

On considering pair 7, we observed that the dominant animal seemed to lose its status, but the other animal did not become dominant.

II. — We observed that the dispersion of  $\log CA/CO$  (Inhabited shell/*Dardanus*) diminished as the weight of the crab increased. The coefficient of linear regression had the value  $r = -0.5021$ , not comprised in the interval  $(-0.3125, +0.3125)$  that corresponds to the regression (38 d.f.), thus we did not accept the hypothesis that the regression line is horizontal (with a risk of 0.05). The

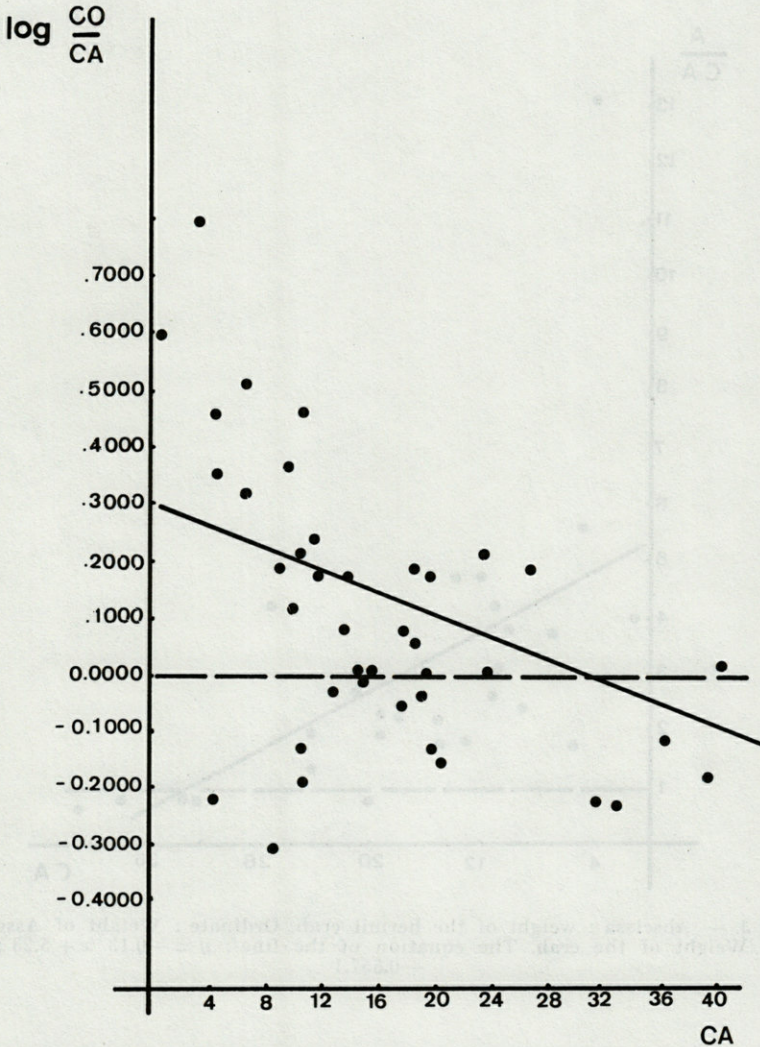


FIG. 2. — Abscissa : weight of the crab (CA). Ordinate : log Weight of the shell/Weight of the crab which inhabits it.

equation of the line is :  $y = -0.01 \times + 0.32$  (Fig. 2). All this permitted us to conclude that as the weight of *Dardanus* grew, the index  $\log CO/CA$  diminished.

We also observed that the ratio  $A/CA$  (Weight of association Weight of the crab) was related to the weight of the animal in

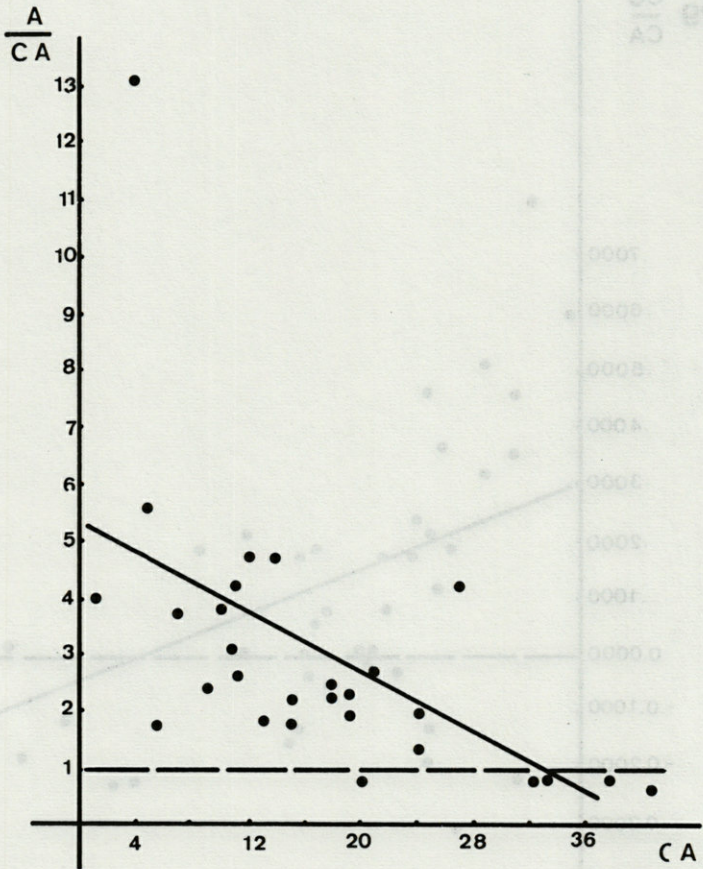


FIG. 3. — Abscissa : weight of the hermit crab. Ordinate : Weight of Association/Weight of the crab. The equation of the line :  $y = -0.13 x + 5.23$  ;  $r = -0.5571$

such a way that :  $r = -0.5571$ , less than  $-0.3620$  (at the 0.05 level). That means that as the weight of *Dardanus* grew, the index  $A/CA$  diminished.

Then we considered the ratio  $(A + CO)/CA$  [(weight of association + weight of shell)/weight of crab) Fig. 3)]. In this case, the coefficient of linear regression had the value  $r = -0.5468$ , clearly significant (26 d.f. and 0.05 level) ;  $y = -0.20 x + 7.76$ .

As we can observe in the same figure, the ratio  $(A + CO)/CA$  remained greater than 1, i.e. *Dardanus* always carries a heavy

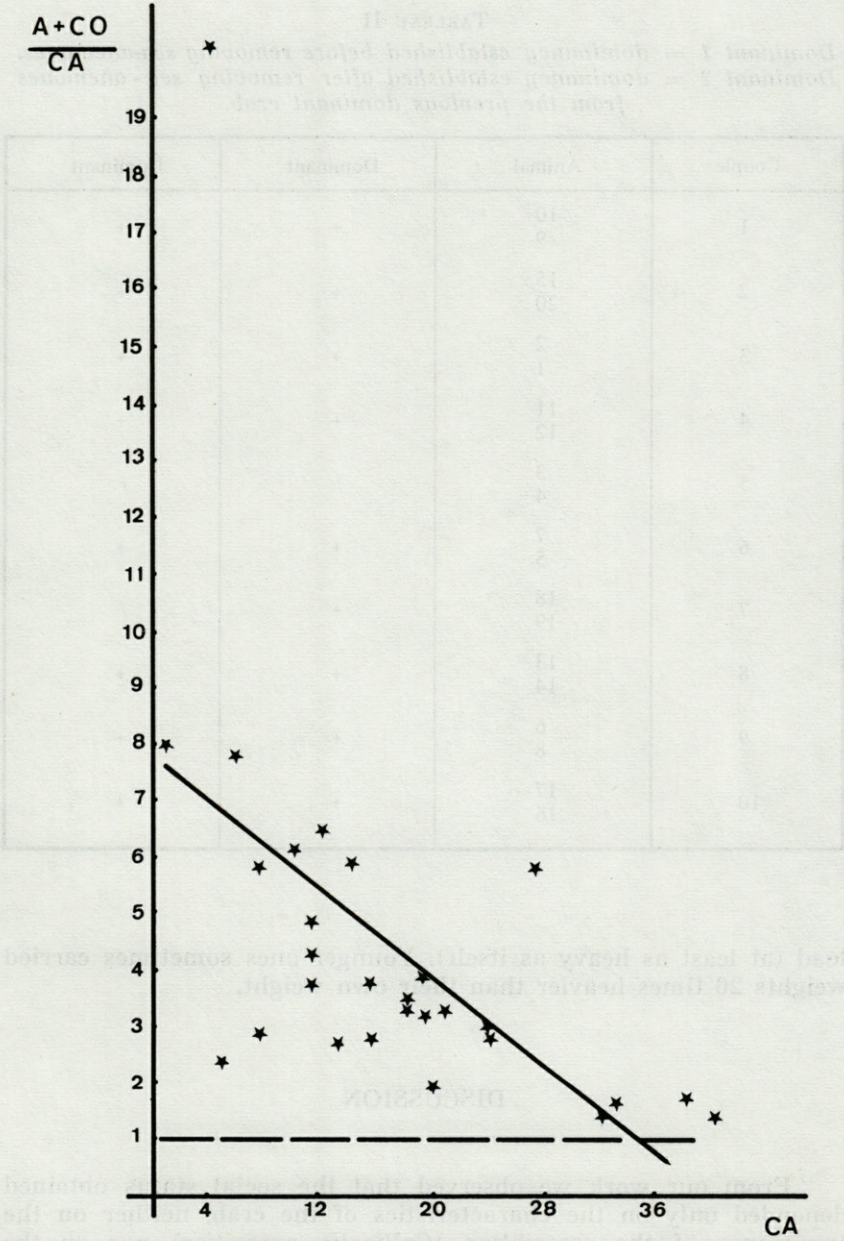


FIG. 4. — Abscissa : weight of the crabs. Ordinate : weight of the whole defensive device (Shell + Association)/Weight of the crab. The equation of the line :  $y = -0.20 x + 7.76$  ;  $r = -0.5468$ .

TABLEAU II

*Dominant 1* = dominancy established before removing sea-anemones.  
*Dominant 2* = dominancy established after removing sea - anemones  
 from the previous dominant crab.

Couple	Animal	Dominant	Dominant
1	10 9	+	+
2	15 20	+	+
3	2 1	+	+
4	11 12	+	+
5	3 4	/	/
6	7 5	+	+
7	18 19	+	/
8	13 14	+	+
9	6 8	+	+
10	17 16	+	+

load (at least as heavy as itself). Younger ones sometimes carried weights 20 times heavier than their own weight.

#### DISCUSSION

From our work we observed that the social status obtained depended only on the characteristics of the crab, neither on the luxuriance of the association (*Calliactis parasitica*) nor on the visual index. These results appear to disagree with those expected from HAZLETT.

The Height/Width ratio in the whole defensive device remained close to the Height/Width ratio of the gastropod shell, that is to say the shape of association did not diminish the intraspecific attraction.

We supposed that the first agonistic experience was not enough to influence the results of the second fight (as MAINARDI-ROSSI (1971) observed when the previous experience was more considerable).

We observed that as the weight of the crab grew, the dispersion for the three considered indices diminished. These variations would mean that animals with a high social status (the bigger ones) can choose more suitable shells. Smaller ones would have to adopt shells left by bigger ones. Bigger crabs could obtain more suitable defensive devices than smaller ones, that is to say there is a pressure on the smaller animals towards a less adequate defensive device. One of the advantages of having a high social status is the possibility of obtaining a lighter autoprotective device. The index  $\log CO/CA$  is clearly greater in small animals than in big ones. We suggest that defensive behaviour of *Dardanus arrosor* would evolve from withdrawal in the case of small individuals (which inhabit larger shells) to active defensive behaviour in large animals with well developed chelipeds.

## CONCLUSIONS

The defensive device (Shell + Association) of *Dardanus arrosor* shows approximately the same shape as the inhabited gastropod shell.

The defensive device does not play any role in the agonistic activities of the hermit crab.

Small individuals inhabit larger shells than big ones in relation to their size.

The bigger the crab, the closer its own weight is to the weight of its autoprotective device.

The defensive behaviour of *Dardanus arrosor* would evolve from withdrawal in small animals to active behaviour in big ones.

Thanks are given to Dr. Pedro ARTE, Director of the Aquarium of the Instituto de Investigaciones Pesqueras of Barcelona for providing us with marine current water tanks, where the material could be stocked and observed.

## SUMMARY

The mediterranean hermit crab *D. arrosor* establishes a close association with *Calliactis parasitica* and other fauna settled on the surface of the inhabited gastropod shell. Most of these associations showed a height/width ratio of between 1/1.8 and 1/1.2 which is approximately the gastropod shell ratio.

The established dominance was not affected either by the visual shape or by the volume of the whole association exhibited by the winner or the loser, but animals with a high social status (the larger ones) choose lighter defensive devices (shell + association in relation to their proper weight) than small ones. That is to say that defensive behaviour evolves from small individuals to large ones.

## ZUSAMMENFASSUNG

Der mittelmeeische Einsiedlerkrebs *Dardanus arrosor* stellt eine enge Verbindung mit *Calliactis parasitica* und anderen Faunenelementen her, welche die von ihm gewählte Gastropodenschale besiedeln. Die meisten Assoziationen zeigen ein Höhen/Breiten-Verhältnis zwischen 1/1,8 und 1/1,2, also dem der Gastropodenschale etwa entsprechend.

Die einmal erreichte Dominanz wird weder durch den Aspekt (Form) noch durch das Volumen der vom Gewinner bzw. von Verlierer getragenen Assoziation beeinflusst; jedoch wählen ranghöhere (grössere) Tiere leichtere Verteidigungsmittel (Schale + Assoziation) im Vergleich zu ihrem eigenen Gewicht als kleinere Tiere. Dies zeigt, dass sich das Verteidigungsverhalten mit zunehmender Grösse der Tiere stärker ausbildet.

## REFERENCES

- BALASCH J. & J. CUADRAS, 1976. The defensive algorithm in *Dardanus arrosor*. *Investigacion pesq.*, 40, (1) 249-260.
- BALASCH J., J. CUADRAS & G. ALONSO, 1977. Distribution of *Calliactis parasitica* on gastropod shells inhabited by *Dardanus arrosor*. *Mar Beh. Physiol.*, 5.



- BALASCH J. & V. MENGUAL, 1974. The behavior of *Dardanus arrosor* in association with *Calliactis parasitica* in artificial association. *Mar. Beh. Physiol.*, **2** : 251-260.
- HAZLETT B.A., 1968. Communicatory effect of body position in *Pagurus bernhardus*. *Crustaceana*, **16** : 210-214.
- HAZLETT B.A., 1968. Further investigations of the cheliped presentation display in *Pagurus bernhardus*. *Crustaceana*, **17** : 31-35.
- HAZLETT B.A., 1970. The effect of shell size and weight on the agonistic behavior of the hermit crab. *Z. Tierpsychol.*, **27** (3) : 369-374.
- HAZLETT B.A., 1972. Shell fighting and sexual behavior in the hermit crab genera *Paguristes* and *Calcinus*, with comments on *Pagurus*. *Bull. mar. Sci.*, **22** (4) : 806-823.
- MCLEAN R.M. & R.N. MARISCAL, 1973. Protection of a hermit crab by its symbiotic sea-anemone *Calliactis tricolor*. *Experientia*, **29** : 128-130.
- MAINARDI D. & A.C. ROSSI, 1969. Social status and its effects in some Hermit Crabs. 5th European Marine Biology Symposium, 317-326. Ed. by B. BATTAGLIA, Piccin Editore, Milano.
- MAINARDI D. & A.C. ROSSI, 1971. L'influence d'expériences sociales récentes sur les rapports de dominance-soumission chez le pagure *Diogenes pugilator*. *Atti Accad. naz. Lincei Rc. Sed. solen.*, **5** : 399-404.
- OHTA S., 1971. Visual discrimination of size and form in the shell searching behavior of the land hermit crab *Coenobita rugosus*. H. Milne Edwards. *Annotnes zool. jap.*, **44** (2) : 76-89.
- REESE E.S., 1962. Submissive posture as an adaptation to aggressive behavior in hermit crabs. *Z. Tierpsychol.*, **6** : 645-651.
- ROSSI D.M. 1971. Protection of hermit crabs *Dardanus* spp. from *Octopus* by commensal sea-anemone *Calliactis* spp. *Nature*, **230** : 401-402.

Reçu le 8 mars 1976.



## THE OTOLITHS OF THE MEDITERRANEAN *TRIPTERYGIION*

by Peter WIRTZ

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

### ABSTRACT

The otoliths of the three mediterranean species of the genus *Tripterygion* are described and compared. They are very similar in outline, but show species-specific differences.

### INTRODUCTION

Teleost otoliths are species-specific, genus-typical, and often family-typical (see for instance SCHMIDT, 1968; CASTEEL, 1974). Many fossil species of fish have been described from otoliths only (WEILER, 1968). The description of otoliths of recent species provides a clue to the systematic position of these fossil species; some of them may even be identical to recent species, whose otoliths are as yet undescribed. The stomach of fish predators often contains otoliths (MARTINI, 1966; FITCH and BROWNELL, 1968). Otoliths have been found at archaeological sites (FITCH, 1970). Descriptive studies of otoliths are therefore of potential usefulness to the taxonomist, palaeontologist, archaeologist and ecologist.

The only description of an otolith of a fish of the family Tripterygiidae seems to be CHAINE'S (1956) description of the otolith (sagitta) of *Tripterygion tripteronotus* (CHAINE uses the synonym

*T. nasus*). This paper describes and compares the sagittae of the three mediterranean *Tripterygion* species.

## MATERIAL AND METHODS

Specimens were collected in the Banyuls-sur-Mer region by skin diving and by SCUBA-diving. The sagittae were extracted from the largest specimens available, cleaned from sacculus remains and studied under a stereomicroscope.

The material consisted of seven specimens of *Tripterygion tripteronotus* (Risso 1810) ranging from 5.6 to 7.4 cm total length, seven specimens of *Tripterygion xanthosoma* Zander and Heymer 1970 ranging from 5.2 to 6.8 cm total length, and five specimens of *Tripterygion melanurus minor* (Kolombatovic 1892) ranging from 3.6 to 4.2 cm total length.

The following measurements were taken : TL = total length of the fish, SL = standard length of the fish, OL = otolith length, OW = otolith width, OT = otolith thickness.

## RESULTS

### 1. GENERAL DESCRIPTION (Fig. 1).

The otoliths are large (mean value of OL : TL = 1 : 28). The outline is elliptical. Rostrum long and pointed, antirostrum short and round. Excisura shallow. The outer face (lateral side) convex, inner face only slightly convex. The dorsal rim is more strongly curved than the ventral rim. The highest point of the dorsal rim is over the middle of the otolith. In the largest specimens, the dorsal and ventral rim is slightly corrugated. Outer face smooth. The highest point of the inner face is a rim running towards the tip of the rostrum, probably an extension of the crista inferior. Crista superior not raised over the level of the dorsal area. Both cristae slope gently down to the sulcus. Ostium triangular. Sulcus restricted by a narrow collum. Cauda drop-shaped.

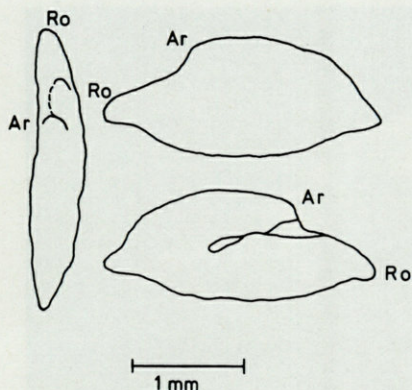


FIG. 1. — Left sagitta of *Tripterygion xanthosoma* ( $\sigma$ , 6.7 cm TL). Left: view onto the dorsal rim; top: outer face; bottom: inner face.  
Ro = rostrum, Ar = antirostrum.

## 2. OTOLITH PROPORTIONS.

### a) *Tripterygion tripteronotus* (Risso, 1810) (Fig. 2 b).

OL of the specimens studied 2.00 to 2.36 mm.

OL : TL = 1 : 30 (ranging from 1 : 28 to 1 : 35).

OL : SL = 1 : 26 (ranging from 1 : 23 to 1 : 28).

OL : OW = 1 : 0.42 (ranging from 1 : 0.39 to 1 : 0.48).

OL : OT = 1 : 0.20 (ranging from 1 : 0.17 to 1 : 0.22).

### b) *Tripterygion xanthosoma*, Zander and Heymer, 1970 (Fig. 1 and 2 c).

OL of the specimens studied 1.71 to 2.46 mm.

OL : TL = 1 : 29 (ranging from 1 : 27 to 1 : 30).

OL : SL = 1 : 24 (ranging from 1 : 23 to 1 : 25).

OL : OW = 1 : 0.42 (ranging from 1 : 0.35 to 1 : 0.47).

OL : OT = 1 : 0.20 (ranging from 1 : 0.19 to 1 : 0.21).

### c) *Tripterygion melanurus minor* (Kolombatovic 1892) (Fig. 2 a).

OL of the specimens studied 1.32 to 1.54 mm.

OL : TL = 1 : 26 (ranging from 1 : 22 to 1 : 31).

OL : SL = 1 : 23 (ranging from 1 : 19 to 1 : 25).

OL : OW = 1 : 0.43 (ranging from 1 : 0.38 to 1 : 0.47).

OL : OT = 1 : 0.26 (ranging from 1 : 0.24 to 1 : 0.29).



FIG. 2. — a : left sagitta of *Tripterygion melanurus* (♂ 3.9 cm TL) ; actual length 1.50 mm.



FIG. 2. — b : left sagitta of *Tripterygion tripteronotus* (♂ 6.2 cm TL) ; actual length 2.28 mm.

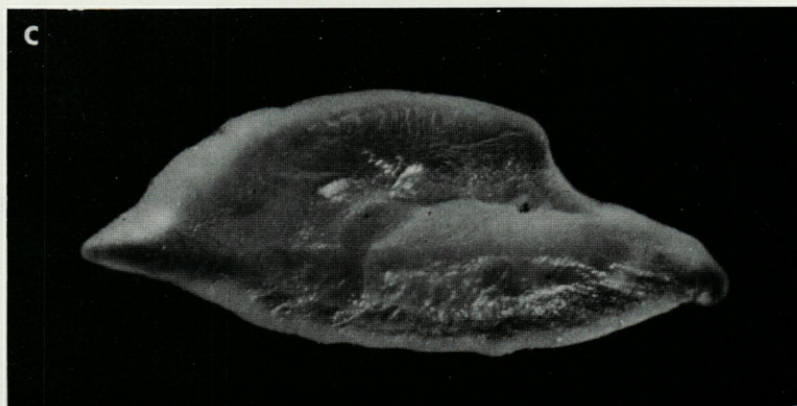


FIG. 2. — c : left sagitta of *Tripterygion xanthosoma* (♂ 6.7 cm TL) ; actual length 2.46 mm.

### 3. DIAGNOSTIC FEATURES.

The sagittae of *T. melanurus minor* can be told apart from those of *T. tripteronotus* and *T. xanthosoma* by their greater thickness.

The sagittae of *T. tripteronotus* and *T. xanthosoma* can be told apart by the orientation of the tip of their rostrum. In *T. tripteronotus* the tip of the rostrum points cranially, in *T. xanthosoma* it points cranioventral. Two colleagues of mine, hitherto unacquainted with otolith studies, were presented with sagittae of both species in random order. They correctly identified 96 % of them.

## DISCUSSION

The otoliths of the mediterranean *Tripterygion* show species-specific differences. Which of the features common to them are genus-typical, and whether there are family-typical features, can only be decided when additional species and genera have been studied.

## ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful to Prof. Dr. P. DRACH for his hospitality at the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer. Ms. B. KNAUER made the drawing for figure 1, Mrs L. DINNENDAHL made the photographs for figure 2 a and c my sincere thanks to them.

## RÉSUMÉ

Les otolithes des trois espèces méditerranéennes du genre *Tripterygion* sont décrits et comparés. Leurs contours sont très semblables ; ils montrent cependant des différences, d'ordre spécifique.

## ZUMAMMENFASSUNG

Die Otolithen (Sagittae) der mediterranen *Tripterygion* werden beschrieben. Sie sind einander sehr ähnlich, zeigen aber arttypische Unterschiede.

## REFERENCES

- CASTEEL R.W., 1974. Identification of the species of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) native to North America based upon otoliths. *Copeia* 1974 (2) : 305-311.
- CHAINED J., 1956. Recherches sur les otolithes des poissons. *Bull. Cent. Etud. Rech. scient. Biarritz*, 1 : 159-275.
- FITCH J.E. & R.L. JR. BROWNELL, 1968. Fish otoliths in cetacean stomachs and their importance in interpreting feeding habits. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 25 : 2561-2574.
- FITCH J.E., 1970. Review of « Vergleichend morphologische Studie über die Otolithen mariner Knochenfische » by W. Schmidt. *Copeia*, 1970 (2) : 401.
- MARTINI E., 1966. Otolithen in Gewöllen der Westmöve (*Larus occidentalis*). *Bonn. zool. Beitr.*, 3/4 : 202-227.
- SCHMIDT W., 1968. Vergleichend morphologische Studie über die Otolithen mariner Knochenfische. *Arch. FischWiss.*, 19, (Suppl. 1) : 1-96.
- WEILER W., 1968. Otolithi Piscium. In : Fossilium Catalogus I, Animalia Pars 117. W. Junk, The Hague, Netherlands.
- ZANDER C.D. & A. HEYMER, 1970. *Tripterygion tripteronotus* (Risso 1810) und *Tripterygion xanthosoma* n.sp. -eine ökologische Speziation. *Vie Milieu*, 21 (2 A) : 363-394.
- ZANDER C.D. & HEYMER, 1976. Morphologische und ökologische Untersuchungen an den speleophilen Schleimfischartigen *Tripterygion melanurus* Guichenot 1850 und *T. minor* Kolombatovic 1892. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 14 (1) : 41-59.

Reçu le 20 octobre 1975.



DOCUMENTS FAUNISTIQUES ET ÉCOLOGIQUES

---

DESCRIPTION DE LA LARVE  
D'*APORRHAI*S *SERRESIANA* (MICHAUD)  
(*MOLLUSCA PROSOBRANCHIA*)  
DANS LE PLANCTON MÉDITERRANÉEN

Dans la région de Banyuls-sur-Mer, les adultes des deux espèces *Aporrhais pespelicani* et *Aporrhais serresiana* \* sont signalés dans la faune benthique. *A. pespelicani* est récoltée assez fréquemment (BUCQUOY, DAUTZENBERG et DOLLFUS, 1898 ; GUILLE, 1970), alors que *A. serresiana* est rare sur le plateau continental (GUILLE, 1970), mais caractéristique de la vase profonde méditerranéenne (REYSS, 1971).

Dans le plancton, la larve d'*Aporrhais pespelicani*, bien connue grâce aux travaux de LEBOUR (1933) et THORSON (1946), est récoltée de février à juillet au cours d'observations de cycles annuels suivis à Banyuls-sur-Mer, (THIRIOT-QUIEVREUX, 1970), alors qu'il n'existait aucun renseignement sur *A. serresiana*. Toutefois, en 1962, FRETTER et GRAHAM émettent l'hypothèse d'un développement à phase pélagique.

Ayant pu identifier la larve d'*A. serresiana*, l'objet de cette note est de décrire cette véligère en mettant en évidence les différences entre les deux espèces du genre *Aporrhais*.

(\*) *A. serresiana* (d'après la nomenclature de FRETTER et GRAHAM, 1962).

## OBSERVATIONS

Récoltée en février et mars 1970 dans le plancton de Banyuls-sur-Mer au-dessus des fonds de 100 m et de 850 m, ce type de véligère a été retrouvé dans le plancton de la rade de Villefranche-sur-Mer en mars-avril 1975, ainsi qu'en mars 1976.

La coquille (PL. I, b, c, d) est globuleuse, lisse et transparente; au stade proche de la métamorphose, elle peut atteindre 1,2 mm de diamètre maximal et a deux tours et demi de spire à trois tours, les tours de spire étant enroulés presque dans un même plan. L'ouverture de la coquille est large et du côté gauche on observe une très légère pointe, début du canal siphonal. Du côté ventral de la coquille se distingue un ombilic large et profond.

Sur certains spécimens, le périostracum est visible au microscope sous la forme d'une fine pellicule transparente.

Le vélum présente six lobes très longs et flexueux avec un liseré brun rouge et une grosse tache brun rouge à l'extrémité de chaque lobe. Du pigment brun s'observe également sur le front, au début de l'oesophage et sur l'intestin. Le pied est mobile et effilé, avec une légère pigmentation brunâtre en son milieu; l'opercule est transparent.

Les yeux et les tentacules sont bien développés.

La glande digestive est brun-jaune.

Cette véligère a une forme assez proche de celle de *A. pespelicani*, mais ces deux espèces se distinguent aisément dans le plancton. Tout d'abord, les lobes du vélum d'*A. serresiana* sont beaucoup plus longs que ceux d'*A. pespelicani* et, surtout, les taches brunes sont nettement plus grandes chez *A. serresiana*, ce caractère étant même visible lorsque le vélum est rentré dans la coquille. La coquille de *A. serresiana* reste toujours lisse, alors que celle de *A. pespelicani* présente un début d'ornementation au stade proche de la métamorphose. L'ombilic profond de *A. serresiana* se différencie de celui de *A. pespelicani* par sa forme presque circulaire, enfin le canal siphonal est plus pointu et allongé chez *A. pespelicani*. L'aspect général plus foncé de *A. serresiana* est un dernier critère distinctif des 2 espèces.

L'identification de la véligère a pu être réalisée grâce aux caractéristiques de la radula.

WOODWARD (1875, Fig. 10) figure la radula de *A. pespelicani* et YONGE, 1937, la décrit comme ayant une dent médiane denticulée et trois dents latérales, dont deux transverses et une en forme de griffe plus courte.

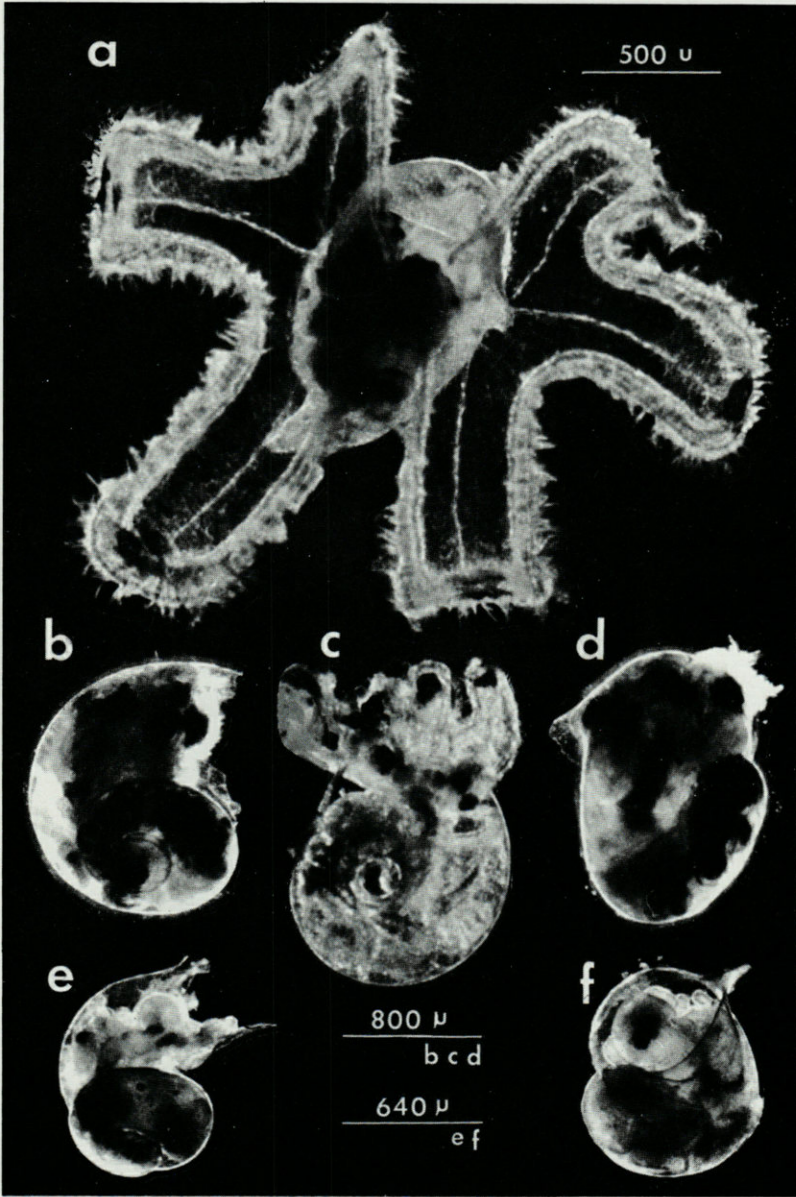


PLANCHE I

(Clichés J. LECOMTE)

a : Véligère d'*Aporrhais serresiana* (vélum en extension) ; b,c,d : coquilles larvaires d'*A. serresiana* (b, vue dorsale ; c, vue ventrale ; d, vue de profil) ; e,f. : coquilles larvaires de *A. pespelicani* (e, vue dorsal ; f : vue ventrale).



PLANCHE II

a : radula de *A. serresiana* (mise au point sur la dent médiane) ; b : radula de *A. serresiana* (mise au point sur les dents latérales) ; c : radula de *A. pespelicani*.

A la métamorphose d'*A. pespellicani*, la radula (PL. II, c) présente environ quatorze rangées de dents, avec une dent médiane à petits denticules, deux dents latérales fines et longues qui se croisent au-dessus des dents médianes et une troisième dent latérale plus courte et effilée.

L'examen de la radula de la larve d'*A. serresiana* (PL. II, a, b) montre une dizaine de rangées de dents, mais aucune radula au stade de la métamorphose n'a pu être observée. De type semblable à celle d'*A. pespellicani*, c'est-à-dire une dent médiane plus trois dents latérales dont deux se croisent au-dessus des dents médianes, la radula de *A. serresiana* en diffère cependant légèrement par la forme de la dent médiane dont les denticulations sont moins nombreuses et plus bombées.

### CONCLUSION

Parmi l'ensemble des véligères de Gastéropodes, il existe trois types de vélum : bilobé, tétralobé et hexalobé; les espèces connues possédant un vélum hexalobé sont nettement les moins nombreuses : Aporrhaidae, *Aporrhais pespellicani*, (LEBOUR, 1933), *A. serresiana*, (MICHAUD); Strombidae, *Strombus gigas* (D'ASARO, 1965), *Pterocera byronia* (GOHAR et EISAWY, 1967), Lamellariidae, *Lamellaria spp.* (LEBOUR, 1935), Atlantidae, toutes les espèces (THIRIOT-QUIEVREUX, 1973), Conidae, *Conus mus* ? (LEBOUR, 1945, espèce non identifiée avec certitude).

Il est intéressant de noter que les familles Aporrhaidae, Strombidae, Lamellariidae et Atlantidae sont classés phylogéniquement proches les unes des autres.

Catherine THIRIOT-QUIEVREUX,  
Station zoologique  
06230 Villefranche-sur-Mer

### BIBLIOGRAPHIE

- BUCQUOY E., Ph. DAUTZENBERG & G.F. DOLLFUS, 1882-1898. Les Mollusques marins du Roussillon. J.B. Baillères et fils, édit.
- D'ASARO C.N., 1965. Organogenesis, development and metamorphosis in the queen conch, *Strombus gigas* with notes on the breeding habits. *Bull. mar. Sci. Gulf. Caribb.*, 15 (2) : 339-416.
- FRETTER V. & A. GRAHAM, 1962. British Prosobranch Molluscs. Ray Society, London 755 pp.

- GOHAR H.A.F. & A.M. EISAWY, 1967. The egg-masses and development of Taenioglossan Prosobranchs from the Red Sea. *Publs mar. biol. Stn Ghardaqa*, 14 :109-147.
- GUILLE A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte française catalane. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, 21 (1 B) : 149-280.
- LEBOUR M., 1933. The eggs and larvae of *Turritella communis* Lamarck and *Aporrhais pespelicani*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 18 : 499-506.
- LEBOUR M., 1935. The echinospira larvae of Plymouth. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 163-174.
- LEBOUR M., 1945. The eggs and larvae of some Prosobranchs from Bermuda. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 114 : 462-489.
- REYSS D., 1971. Les canyons sous-marins de la mer Catalane, le rech du Cap et le rech Lacaze Duthiers. III. Les peuplements de macrofaune benthique. *Vie Milieu*, 22 (3 B) : 529-616.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., 1970. Cycles annuels de populations planctoniques de Mollusques en 1968 dans la région de Banyuls-sur-Mer. Comparaison avec les années précédentes 1965-1967. *Vie Milieu*, 21 (2 B) : 311-335.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., 1973. Heteropoda. *Oceanogr. mar. biol. Annu. Rev.*, 11 : 237-261.
- THORSON G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). *Meddr Kommn Danm. Fisk.-og Havunders*, plankton, 4 : 1-527.
- YONGE C.M., 1937. The biology of *Aporrhais pespelicani* (L.) and *A. serresiana* (Michaud). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 21 : 687-704.
- WOODWARD S.P., 1875. A Manual of the Mollusca. London.

Reçu le 25 juin 1976.

## ANALYSE D'OUVRAGE

Organochlorine insecticides : persistent organic pollutants.  
F. MORIARTY, ed., Academic Press, 1975, 302 pages.

L'ouvrage « Organochlorine insecticides : persistent organic pollutants », publié par F. MORIARTY aux Academic Press 1975, comprend six chapitres rédigés par des spécialistes qui développent séparément différents aspects des problèmes causés par la persistance des résidus des polluants organochlorés.

A. V. HOLDEN classe les polluants organiques persistants et expose les difficultés de leur inventaire. Il expose les actions entreprises à ce sujet concernant les sols et les sédiments, l'eau, l'air et les précipitations atmosphériques, la végétation, les invertébrés et les vertébrés : poissons, mammifères et oiseaux. Cette étude est terminée par une discussion sur la représentativité des résultats analytiques, le coût et l'organisation des programmes d'inventaire.

Le deuxième chapitre, rédigé par MORIARTY, commence par un exposé didactique de la théorie des modèles à un ou plusieurs compartiments avec des exemples concrets de calcul des constantes permettant d'écrire les équations exprimant la teneur en résidu en fonction du temps dans le tissu adipeux d'un animal, après ingestion du pesticide, soit à dose unique, soit de manière continue. Les relations entre divers compartiments, le sang étant considéré comme compartiment central chez les vertébrés, sont illustrées par une étude sur la répartition de la dieldrine dans le sang, le foie et les graisses des rats soumis à un régime contenant 50 mg/kg de dieldrine.

L'état stationnaire attendu à la suite d'une absorption continue de polluant est considéré de manière objective et critique, pour conclure à la précarité de cette notion.

De très nombreuses données expérimentales concernant les vitesses d'accumulation et celles d'élimination des pesticides et des DPC sont citées pour les espèces aquatiques, les mammifères terrestres et les oiseaux.

Les causes des variations de l'absorption et de l'élimination des polluants sont examinées par Ch. WALKER.

Après un rapide examen des possibilités d'absorption, l'auteur développe l'étude des phénomènes enzymatiques intervenant dans le métabolisme des pesticides chez diverses espèces.

Une longue étude critique du rôle de la thyroïde dans la production des effets subléthaux des pesticides organochlorés et des diphényl chlorés constitue le chapitre 4 de l'ouvrage, rédigé par D. J. JEFFERIES.

L'activation des métabolismes dans le foie et la destruction consécutive des hormones thyroïdiennes entraînant une activité accrue jusqu'à épaissement de la glande pituitaire et par voie de conséquence de la thyroïde, créent des conditions successives d'hyper et d'hypothyroïdie qui déroutent les recherches et retardent les conclusions sur les mécanismes d'action de ces composés.

Préciser l'effet des insecticides organochlorés sur les populations animales est l'objet du cinquième chapitre. J.-P. DEMPSTER y examine successivement trois causes de diminutions : effet toxique direct, toxicité secondaire et suppression des prédateurs avant de décrire des cas d'accroissement des populations d'insectes plus affectées à long terme par leurs prédateurs normaux que par les insecticides.

De même, des espèces voisines de celles détruites peuvent proliférer par suite d'une biologie différente les rendant plus aptes à survivre aux traitements.

Par contre, les effets secondaires des doses subtoxiques peuvent entraîner le déclin de certaines espèces, les rapaces par exemple.

L'ouvrage continue par des analyses théoriques de P. A. VICTOR et W. M. MANSELL sur les aspects économiques de l'utilisation des pesticides dans les exploitations agricoles, britanniques en particulier. Il se termine avec l'exposé des règlements sur les pesticides en vigueur au Royaume-Uni et quelques commentaires rapides sur la réglementation internationale.

Prof. R. MESTRES

*Laboratoire de Chimie  
appliquée à l'Expertise  
Faculté de Pharmacie  
34060 Montpellier Cedex*



## TABLE DES MATIÈRES

John A. ALLEN. On the biology and functional morphology of <i>Chama gryphoides</i> Linné (Bivalvia, Chamidae) . . . .	243
Jean-Michel AMOUROUX. Ethologie et filtration de <i>Mactra glauca</i> (Born) . . . . .	21
Analyse d'ouvrage . . . . .	305
J. BALASCH et J. CUADRAS. Role of association with <i>Calliactis parasitica</i> Couch in social behaviour of <i>Dardanus arrosor</i> (Herbst) . . . . .	281
<i>glauca</i> (Born) . . . . .	
Ilse BARTSCH. Ergänzungen zur Halacariden-Fauna (Halacaridae, Acari) im Becken von Arcachon . . . . .	31
Philippe BOUCHET. <i>Trinchesia genovae</i> (O'Donoghue, 1926), Eolidien méconnu du littoral méditerranéen . . . . .	235
Riccardo BRUNETTI. Biological cycle of <i>Botrylloides leachi</i> (Savigny) (Asciadiacea) in the venetian lagoon . . . . .	105
J. CUADRAS, cf. J. BALASCH . . . . .	281
Dan L. DANIELOPOL. Supplementary data on <i>Pussella botanecanui</i> Danielopol, 1973 (Ostracoda, Bairdiidae) . . . .	261
Documents faunistiques et écologiques . . . . .	299
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
Jean-Marc GALLO. Description du mâle d' <i>Oncaea subtilis</i> Giesbrecht, 1892 (Copépoda, Cyclopoidea). Le problème de la détermination des mâles du genre <i>Oncaea</i> . . . . .	275
Françoise JACQUES. L'œil nauplien et les organes frontaux chez les larves de Stomatopodes - Développement . . . . .	53
Anne KOHLER. Observations biologiques et biométriques sur <i>Atherina mochon</i> C.V. dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault) . . . . .	157
Jeanete MARON RAMOS. <i>Haploscoloplos kerguelensis</i> Mc Intosh, 1885 - Nouvel Orbiniidae en Méditerranée occidentale . . . . .	1
Jeanete MARON RAMOS. <i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862) - Remarques taxinomiques . . . . .	11

M. MARTOJA, cf. C. THIRIOT-QUIEVREUX .....	201
Jacques NEVEUX et Marie-Odile SOYER. Caractérisation des pigments et structure fine de <i>Proto-peridinium ovatum</i> Pouchet (Dinoflagellata) .....	175
Pierre NOËL L'évolution des caractères sexuels chez <i>Processa edulis</i> (Risso) (Décapode, Natantia) .....	65
Marie-Odile SOYER, cf. Jacques NEVEUX .....	175
C. THIRIOT-QUIEVREUX et M. MARTOJA. Appareil génital femelle des Atlantidae (Mollusca, Heteropoda). II. Etude histologique des structures larvaires, juvéniles et adultes. Données sur la fécondation et la ponte .....	201
Catherine THIRIOT-QUIEVREUX. Description de la larve d' <i>Aporrhais serresiana</i> (Michaud) (Mollusca Prosobranchia) dans le plancton méditerranéen .....	299
Brian WEST and Lynda WEST. A note on the uptake of dissolved nutrients from sea water by the entoparasitic myzostome <i>Pulvinomyzostomun pulvinar</i> , in situ in its host <i>Leptometra phalangium</i> .....	47
Lynda WEST, cf. Brian WEST .....	47
Peter WIRTZ. A key to the european Blennioidea .....	145
Peter WIRTZ. The otoliths of the mediterranean <i>Tripterygion</i> .....	293

# 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 2-A

---

## CONTENTS

Jacques NEVEUX & Marie-Odile SOYER. Pigments characterization and fine structure of <i>Protoperdinium ovatum</i> Pouchet (Dinoflagellata) . . . .	175
C. THIRIOT-QUIEVREUX & M. MARJOTA. Female genital apparatus of Atlantidae (Mollusca, Heteropoda). II. Histological study of the larval juvenile and adult structures. Data on fecundation and egg-laying.	201
Philippe BOUCHET. <i>Trinchesia genovae</i> (O'Donoghue, 1926), an Eolidian hitherto unknown on the Mediterranean coast . . . . .	235
John A. ALLEN. On the biology and functional morphology of <i>Chama gryphoides</i> Linné (Bivalvia, Chamidae) . . . . .	243
Dan L. DANIELOPOL. Supplementary data on <i>Pussella botosaneanui</i> Danielopol, 1973 (Ostracoda, Bairdiidae) . . . . .	261
Jean-Marc GALLO. A description of the male of <i>Oncaea subtilis</i> Giesbrecht, 1892 (Copepoda, Cyclopoidea). The problem of identification of the males of the genus <i>Oncaea</i> . . . . .	275
J. BALASCH & J. CUADRAS. Role of association with <i>Calliactis parasitica</i> Couch in social behaviour of <i>Dardanus arrosor</i> (Herbst) . . . . .	281
Peter WIRTZ. The otoliths of the Mediterranean <i>Tripterygion</i> . . . . .	293
<i>Faunal and ecological records</i>	
Catherine THIRIOT-QUIEVREUX. A description of the larvae of <i>Aporrhais serresiana</i> (Michaud) (Mollusca Prosobranchia) from the Mediterranean plankton . . . . .	299
<i>Books review</i> . . . . .	305

---

MASSON & Co

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly