

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXVII

ANNÉE 1977

FASCICULE 2 - A

## SOMMAIRE

Lucie ARVY. La peau, les phanères et leurs parasites chez les Cétacés ...	137
Klaus BANDEL. Neogastropod radulae from Banyuls-sur-Mer .....	191
D. GALLOIS. Sur la reproduction des Palourdes, <i>Venerupis decussata</i> (Linné) et des Clovisses, <i>Venerupis aurea</i> (Gmelin) de l'étang de Thau (Hérault) .....	233
Colin M. MOORE. Une forme nouvelle de <i>Cletodes</i> Brady (Copepoda, Har- pacticoida) de la côte catalane française .....	255
George D. GRICE and Thomas J. LAWSON. <i>Candacia giesbrechti</i> , a new calanoid copepod from the Mediterranean Sea .....	263
Jean-Philippe LABAT. Ecologie de <i>Crangon crangon</i> (L.) (Decapoda Caridea) dans un étang de la côte languedocienne. I. — Croissance, reproduc- tion, migrations mer/étang .....	273
<i>Documents faunistiques et écologiques</i> .....	293
Francesco CINELLI et Gérard GUGLIelmi. Sur la présence sur la côte des Albères (P.-O.) d'une algue de la famille des Solieriaceés (Rhodo- phyceés Gigartinales) .....	293
<i>Analyses d'ouvrages</i> .....	297

---

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou M<sup>me</sup> N. COINEAU, 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), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBER (Caen, France), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, 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 (G.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 1977

	France	Etranger
Un an .....	185 FF	210 FF

Etablir le titre de paiement au nom de

SPPIF, 120, boulevard Saint-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Pour les pays suivants, s'adresser à :

USA Masson Publishing USA, Inc., 14 East, 60th Street, New York, NY 10022

ESPAGNE Toray Masson D.I.P.S.A., Francisco Aranda, 43, Barcelona 8

ITALIE Etmi S.p.a. Via San Simpliciano, 2, 21121 Milano

REP. FED. Kunst und Wissen, Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, D-7000 d'ALLEMAGNE Stuttgart 1

SUISSE Crispa s.a., 16, avenue de Beaumont, CH-1700 Fribourg

BELGIQUE L.C.L.S., rue Otlet 44, B-1070 Bruxelles

CANADA Somabec, 2475 Sylva Caplin, St-Hyacinthe, Quebec

MASSON, Editeur

Paris, New York, Barcelone, Milan

à Paris, 120, bd St-Germain, 75280 Paris Cedex 06 (Téléphone 329-21-60)

Numéros de l'année et volumes antérieurs :

MASSON Services, 64, bd St-Germain, 75005 PARIS (Tél. : 325-74-73 et 326-68-45)

# VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXVII

ANNÉE 1977

FASCICULE 2-A

## SOMMAIRE

Lucie ARVY. La peau, les phanères et leurs parasites chez les Cétacés ...	137
Klaus BANDEL. Neogastropod radulae from Banyuls-sur-Mer .....	191
D. GALLOIS. Sur la reproduction des Palourdes, <i>Venerupis decussata</i> (Linné) et des Clovisses, <i>Venerupis aurea</i> (Gmelin) de l'étang de Thau (Hérault) .....	233
Colin M. MOORE. Une forme nouvelle de <i>Cletodes</i> Brady (Copepoda, Har- pacticoida) de la côte catalane française .....	255
George D. GRICE and Thomas J. LAWSON. <i>Candacia giesbrechti</i> , a new calanoid copepod from the Mediterranean Sea .....	263
Jean-Philippe LABAT. Ecologie de <i>Crangon crangon</i> (L.) (Decapoda Caridea) dans un étang de la côte languedocienne. I. — Croissance, reproduc- tion, migrations mer/étang .....	273
<i>Documents faunistiques et écologiques</i> .....	293
Francesco CINELLI et Gérard GUGLIELMI. Sur la présence sur la côte des Albères (P.-O.) d'une algue de la famille des Solieriacées (Rhodo- phyccées Gigartinales) .....	293
<i>Analyses d'ouvrages</i> .....	297

---

 MASSON


Publication bimestrielle



## LA PEAU,\* LES PHANÈRES ET LEURS PARASITES CHEZ LES CÉTACÉS

par Lucie ARVY

Directeur de Recherche au C.N.R.S., Faculté de Médecine,  
45, rue des Saints-Pères, 75006 Paris

### ABSTRACT

This is a study, in Odontoceti and Mysticoceti, of the skin-structures (epidermis and dermis) and adipose tissue (blubber, melon and jaw oils). Eye-lashes and eyebrows, as well as whalebones are compared. Cutaneous commensals, parasites or predators (*Cyamus*, *Coronella*, *Balanus*, *Pennella*, etc...) are also compared. The economical importance of skin (for leather) and blubbers (for oils) are emphasized.

### INTRODUCTION

Les Cétacés sont des homéothermes et pourtant ils ne sont pas comme les autres Mammifères, terrestres ou aquatiques, isolés du milieu extérieur par un revêtement pileux. Comme tous les Poissons, les Cétacés vivent constamment dans l'eau et sont néanmoins dépourvus d'un revêtement protecteur d'écailles. Un revêtement suffisant pour protéger le Cétacé contre ses prédateurs, qu'il soit fait d'écailles ou de poils, devrait être très épais; par sa lourdeur et ses discontinuités sinon ses aspérités, il s'opposerait aux besoins hydrodynamiques. En fait, le tégument des Cétacés est parfaitement nu, lisse, souvent d'aspect soyeux, ou velouté, et le Cétacé échappe à ses prédateurs par la fuite. Cette dernière, qui peut être fulgurante, est conditionnée par la forme en fuseau du corps, une puissante musculature et une énorme couche d'un tissu adipeux huileux, périphérique, qui allège le poids spécifique, tout en s'opposant à la déperdition calorifique.

(\*) « Blubber » des anglo-saxons = épiderme + derme + hypoderme.

Les recherches sur la peau, les phanères et leurs parasites chez les Cétacés sont restées relativement rares (Tab. I), la comparaison des peaux est à peine ébauchée; l'étude de leur innervation et de leur pigmentation en particulier est peu satisfaisante. Malgré ces insuffisances de nos connaissances, il apparaît que les peaux d'Odontocètes et de Mysticètes diffèrent sur des points essentiels.

TABLEAU I

*Principales recherches sur la peau, les phanères et leurs parasites chez les Cétacés.*

- 
- Balaena glacialis* : Dall, 1874 — Margolis, 1955 — Leung, 1965.  
*Balaena mysticetus* : Mayer, 1855 — Dall, 1872 — Scammon, 1874 — Rice, 1963 — Leung, 1965.  
*Balaenoptera acutorostrata* : Margolis, 1959 — Sokolov, 1960 — Leung, 1965.  
*Balaenoptera borealis* : Collett, 1886 — Japha, 1905-1910 — Cornwall, 1927-1955 — Ruud, 1940 — Nakai et Shida, 1948 — Ogawa et Shida, 1950 — Pedersen, 1950 — Pike, 1950 — Sokolov, 1960 — Ackman et Eaton, 1966 — Williamson, 1973 — Ackman et al., 1975.  
*Balaenoptera brydei* : Williamson, 1973.  
*Balaenoptera longimana* : Mayer, 1855.  
*Balaenoptera musculus* : Mayer, 1855 — Delage, 1885 — Lillie, 1910 — Japha, 1911 — Barnard, 1932 — Ruud, 1940 — Parry, 1949.  
*Balaenoptera physalus* : Mayer, 1855 — Cornwall, 1927-1955 — Barnard, 1932 — Ruud, 1940 — Parry, 1949 — Naaktgeboren, 1960 — Sokolov, 1960 — Ackman et Eaton, 1965 — Gabe, 1967 — Giacometti, 1967 — Ackman et al., 1971-1975 — Spearman, 1972.  
*Balaenoptera rostrata* : Knox, 1832 — Turner, 1893.  
*Balaenoptera sibbaldi* : Eschricht, 1894 — Aurivillius, 1878 — Cocks, 1855 — Weber, 1886 — Lillie, 1910.  
*Berardius bairdi* : Saiki, 1953 — Sokolov, 1960 — Rice, 1963 — Leung, 1965 — Litchfield et Greenberg, 1974.  
 Dauphins : Chevreul, 1817 — Rousseau, 1830.  
*Delphinapterus leucas* : Bonin et Vladykov, 1940 — Margolis, 1954 — Belkovich, 1959-1964 — Kleinenberg et al., 1964 — Litchfield et al., 1971-1974.  
*Delphinus albirostris* : Clark, 1876 — Cunningham, 1876.  
*Delphinus delphis* : Marcellet 1926 — Gill et Tucker, 1930 — Sokolov, 1960 — Litchfield et Greenberg, 1974.  
*Delphinus globiceps* : Chevreul, 1817-1823.  
*Delphinus leucopleurus* : Eschricht, 1849 — Weber, 1886 — Kükenthal, 1889-1909.  
*Eschrichtius gibbosus* : Dall, 1872 — Scammon, 1874 — Lütken, 1887 — Margolis, 1954-1955 — Rice, 1963 — Leung, 1965.  
*Eubalaena glacialis* : Sokolov, 1960.  
*Globiocephalus chinensis* : Weber, 1886.

TABLEAU I (suite)

- Globicephalus melas* : Eschricht, 1849 — Murie, 1874 — Weber, 1886 — Fjelstrup, 1888 — Kükenthal, 1889 — Tsujimoto et Koyanagi, 1937 — Kraus et Gühr, 1971.
- Grampus griseus* : Murie, 1871 — Flower, 1874 — Litchfield et Greenberg, 1974.
- Hyperoodon ampullatus* : Jangaard et al., 1963 — Spearman, 1972 — Wedmid et al., 1973 — Litchfield et Greenberg, 1974.
- Hyperoodon rostratus* : Kükenthal, 1889.
- Inia boliviensis* : d'Orbigny, 1834 — Kükenthal, 1909.
- Inia geoffrensis* : Penner et Murchinson, 1970 — Ackman et al., 1971-1975 — Tsuyuki et Itoh, 1973 — Litchfield et Greenberg, 1974 — Sokolov, 1974.
- Kogia breviceps* : Sokolov, 1955.
- Kogia simus* : Litchfield et Greenberg, 1974.
- Lagenorhynchus acutus* : Murie, 1871 — Kükenthal, 1889 — Sokolov, 1955.
- Lagenorhynchus albirostris* : Litchfield et Greenberg, 1974.
- Lagenorhynchus obliquidens* : Sokolov, 1960.
- Marsouins : Rousseau, 1830.
- Megaptera boops* : Rawitz, 1905.
- Megaptera novaeangliae* : Dall, 1872 — Scammon, 1874 — Cornwall, 1928 — Scheffer, 1939 — Margolis, 1954-1955 — Rice, 1963 — Leung, 1965 — Ackman et al., 1975.
- Monodon monoceros* : Eschricht, 1849 — Weber, 1886 — Robisch et al., 1972 — Litchfield et Greenberg, 1974.
- Neomeris phocaenoides* : Pilleri et Gühr, 1972.
- Neophocoena phocoenoides* : Sokolov, 1955 — Itoh et Tsuyuki, 1974.
- Orcinus orca* : Sokolov, 1955-1960.
- Phocaenoides dalli* : Nakamura et Tsujino, 1952 — Litchfield et Greenberg, 1974.
- Phocoena phocoena* : Chevreul, 1814 — Rapp, 1830 — Rousseau, 1830 — Eschricht, 1849 — Mayer, 1855 — Weber, 1886 — Lovern, 1934 — Parry, 1949 — Varanasi et Malins, 1970 — Litchfield et Greenberg, 1974.
- Phocoena ventricosa* : Kükenthal, 1889.
- Physeter macrocephalus* : Pouchet, 1888-1892 — Verrill, 1902 — Lillie, 1910 — Bailey, 1952 — Margolis, 1954-1959 — Sokolov, 1955-1960 — Leung, 1965 — Gabe, 1967 — Hansen et Cheah, 1969 — Smet et Bultinck, 1972 — Morris, 1973 — Litchfield et Greenberg, 1974.
- Platanista gangetica* : Kükenthal, 1909 — Japha, 1911 — Pathak et al., 1956 — Tsuyuki et Itoh, 1972 — Litchfield et Greenberg, 1974 — Sokolov, 1974 — Pilleri et Gühr, 1976.
- Pontoporia blainvillei* : Sokolov, 1974 — Pilleri et Gühr, 1976.
- Pseudorca crassidens* : Sokolov, 1955 — Litchfield et Greenberg, 1975.
- Sotalia fluviatilis* : Litchfield et Greenberg, 1974 — Ackman et al., 1975.
- Stenella caeruleoalba* : Sokolov, 1955 — Ross et Bass, 1971.
- Stenella frontalis* : Sokolov, 1955 — Perrin, 1972.
- Stenella graffmani*, Perrin, 1969.
- Stenella longirostris* : Sokolov, 1955 — Leung, 1970.

## TABLEAU I (suite)

- Stenella plagiodon* : Litchfield et Greenberg, 1974.  
*Tursiops gilli* : Varanasi et Malins, 1970.  
*Tursiops truncatus* : Leung, 1967 — Ackman et al., 1973 — Litchfield et Greenberg, 1974.  
*Tursiops tursio* : Van Bambeke, 1888 — Japha, 1912 — Palmer et Weddell, 1964 — Harrison et Thurley, 1972 — Harrison et Fanning, 1973.  
*Ziphius cavirostris* : Kükenthal, 1889.  
*Ziphius novaezealandiae* : Von Haast, 1880.
- 

## PRINCIPALES RECHERCHES ANTÉRIEURES

## I. — LA PEAU

... « il est assez curieux de ne trouver aucune différence dans les cellules de l'épiderme, quand on compare, par exemple, le plus petit oiseau à une baleine. »

GLUGE, 1838.

La peau des Cétacés est bien différente non seulement de celle des Oiseaux, contrairement à la conviction de GLUGE, mais encore de celle des autres Mammifères. Elle est faite d'un épiderme remarquablement mince : « comme du parchemin » ; sur les animaux échoués, il se détache facilement par pellicules successives, car il est constitué par des lamelles kératinisées superposées. Cet épiderme (Fig. 1) recouvre la peau proprement dite ; beaucoup plus épaisse (elle atteint 35 cm, chez *Balaena mysticetus*), elle est sus-jacente à une couche d'un tissu adipeux (environ 15 fois plus épaisse que la peau) plus ou moins panachées de fibres musculaires et de fibres élastiques, mais les épaisseurs relatives de la peau et du tissu adipeux varient fortement suivant les espèces, suivant l'âge, suivant la région du corps considérée et l'état physiologique de l'animal ; par exemple, pour une même épaisseur de peau, le tissu adipeux n'a que trois pouces (8,12 cm) chez le Beluga (BONNATERRE, 1789) ; néanmoins, tous les nouveau-nés sont pauvres en tissu adipeux.

La peau des Cétacés n'est pas également épaisse sur tout le corps (Fig. 2) ; chez l'animal jeune et sain, sur la majeure partie du corps, elle est très épaisse et tendue, comme la peau d'un tambour, mais au niveau des paupières, comme au niveau de

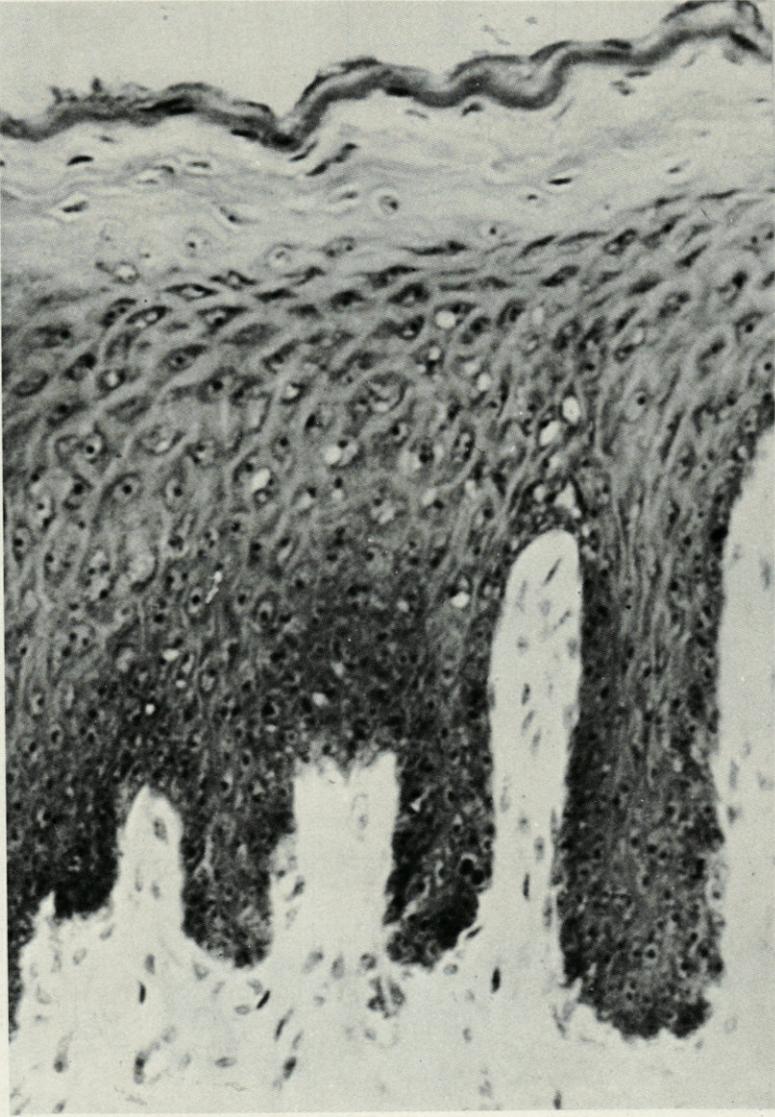


FIG. 1. — Aspect de la peau linguale de *Platanista gangetica*, avec ses papilles dermiques et son épiderme, faiblement kératinisé en surface.

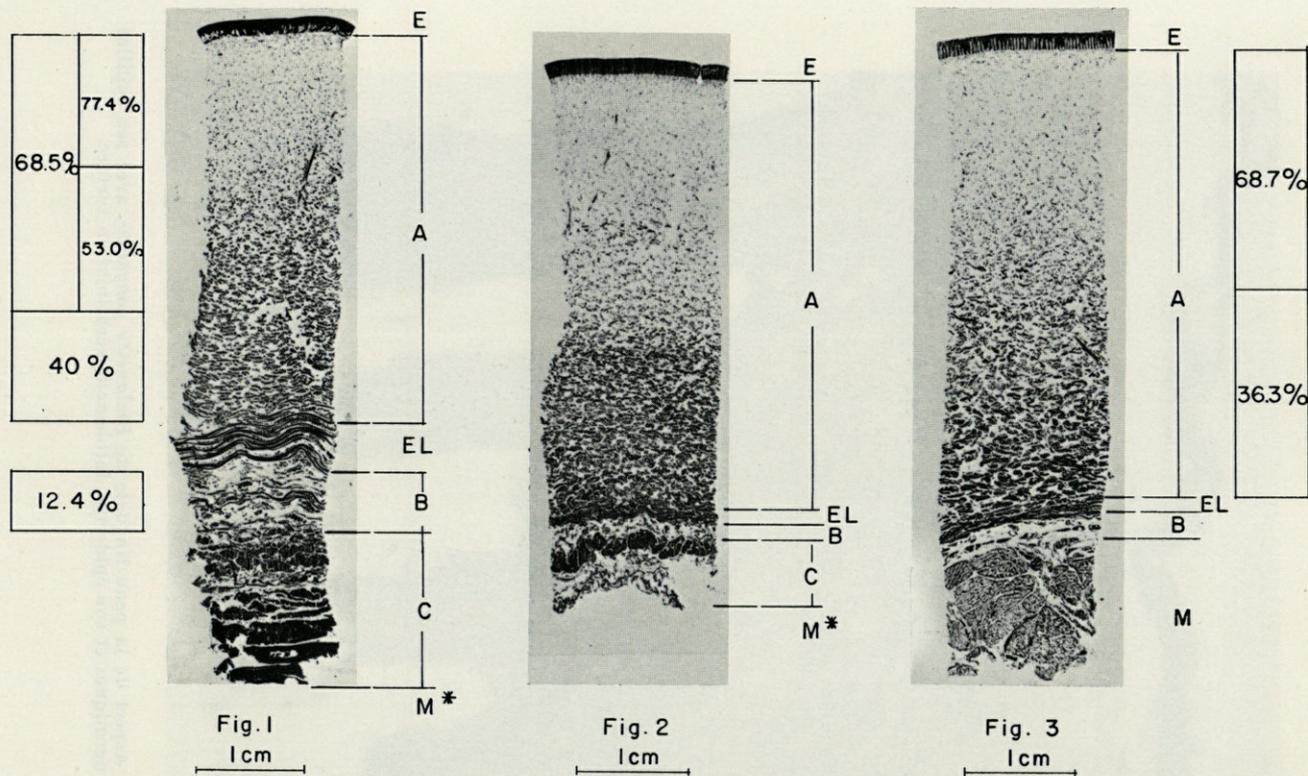


Fig. 2. — Aspect du tissu adipeux sous-cutané de *Balaenoptera borealis*, après coloration par le bleu d'aniline de Mallory, avec à gauche et à droite les valeurs procentuelles des lipides extractibles. A gauche : mâle de 13,4 m de long ; au milieu femelle de 12 m de long et à droite : femelle de 14,5 m de long. A gauche : tissu dorsal, au milieu, tissu du flanc, à droite, tissu abdominal. E : épiderme ; A : tissu adipeux ; EL : couche élastique ; B : tissu adipeux ; M : muscle (d'après ACKMAN et al. 1975).

l'articulation des mâchoires, au niveau des fentes génitales et des gouttières mammaires, la peau est plus mince et plus souple.

#### L'ÉPIDERME EN GÉNÉRAL.

Dans son ensemble, l'épiderme forme un revêtement continu; en effet, il n'est pas interrompu par des follicules pileux, ou des canaux excréteurs de glandes (sébacées (1) ou sudoripares (1)); les Cétacés ne transpirent pas.

Sauf anomalies [acanthose (SMET et BULTINCK, 1972), ou excroissances (SOKOLOV, 1961)], la surface épithéliale est lisse. L'examen microscopique révèle des strates fragmentées d'épithélium kératinisé, toujours peu épais chez l'animal sain.

Au point où la peau se continue par des muqueuses labiale, buccale, linguale, la structure de la peau reste fondamentalement la même (Fig. 1).

#### La pigmentation.

Quand la peau des Mammifères terrestres (FITZPATRICK et BREATHNACH, 1963) est pigmentée, sa pigmentation est due à des mélanocytes et des mélanoblastes intercalés entre les kératinocytes; ces cellules génératrices de pigment sont, chez les Cétacés, immédiatement superposées à la couche « germinative » de Malpighi 1687, riche en mitoses; ils sont plus ou moins nombreux, plus ou moins arborescents ou dendritiformes et plus ou moins chargés de granules de pigment, suivant les cas; GWINN et PERRIN (1975) l'ont étudiée chez *Delphinus delphis*.

Le type de pigmentation cutanée est lié au mode de vie des Cétacés. YABLOKOV (1963) a distingué trois types : les Cétacés qui ont une livrée uniforme et foncée sont des planctonophages; les Cétacés qui ont une livrée panachée, avec des plages claires, vivent volontiers en groupes et se retrouveraient plus aisément grâce à cette particularité; enfin, les Cétacés chasseurs, dévoreurs de Poissons ou de Céphalopodes, ont des teintes contrastées réalisant une sorte de camouflage.

On attribue, très généralement, la pigmentation cutanée des Cétacés à de la mélanine, mais aucune recherche précise n'a été faite sur ce sujet, à ma connaissance, de sorte qu'on ne sait s'il s'agit d'eumélanines, de phéomélanines ou d'autres pigments, etc... or, il pourrait être important de le savoir. Il est établi que les méla-

(1) C'est par erreur que des glandes cérumineuses pourvues de canaux excréteurs ont été décrites chez des Cétacés, comme l'a démontré ICHIHARA (1964).

nines varient du brun au noir et qu'elles résultent de l'oxydation enzymatique de la tyrosine (ARVY, 1957, p. 228), ou de métabolites voisins, alors que les phéomélanines varient du jaune au brun-rougeâtre et sont conditionnées par divers métabolismes soufrés. En outre, il n'est pas exclu que des effets optiques : diffraction, dispersion, interférences, etc... participent à la teinte de la livrée des Cétacés.

L'infrastructure des cellules épidermiques a été analysée chez *Phocoena phocoena* (SOKOLOV, 1971) mais nous ignorons encore si les mélanosomes contiennent les enzymes aptes à oxyder la tyrosine en dopaquinone (tyrosinase, dopa-oxydase, peroxydase, etc...); nous ignorons s'il existe plusieurs types de mélanosomes.

On sait que la teinte varie fortement au cours de l'agonie : elle est différente sur l'animal vu dans l'eau et à terre. Des vaisseaux très superficiels et nombreux peuvent donner par place un aspect rosé, grâce à l'hémoglobine des hématies.

On ne sait si les pigments des phanères sont identiques à ceux de la peau proprement dite, ou s'ils sont voisins des trichochromes connus chez quelques Mammifères.

Certains cas d'albinisme ont été signalés chez les Cétacés, mais leur fréquence est inconnue.

Des variations individuelles de pigmentation de la livrée peuvent être assez étendues pour poser des problèmes de systématique, ou de races; à cet égard, des variations intraspécifiques, ou géographiques ont été analysées par PERRIN (1969-1972), FRASER et NOBLE (1970), MITCHELL (1970), HUBBS (1973), MERCER (1973), etc...

On ne sait pas davantage si lors de leur migration, des zones polaires aux tropiques et vice versa, la livrée des Cétacés change, s'épaissit, ou se mélanise.

On sait que la pigmentation varie avec l'âge; cette évolution de la pigmentation cutanée est tout à fait évidente chez *Delphinapterus leucas*; en effet les fœtus ont la peau brunâtre, mais, en vieillissant, les *D. leucas* deviennent bleus (« bleuvets »), puis gris-blancs (« blanchons ») puis d'un blanc brillant. Chez ces derniers (tous les sujets de plus de 11 pieds de long), l'épiderme a  $9 \text{ mm} \pm 1 \text{ mm}$  d'épaisseur, sa surface est remarquablement lisse à l'œil nu et il réfléchit la lumière, « la peau semble enveloppée dans un étui mince de papier cristal » (BONIN et VLADYKOV, 1940). Le derme varie entre 3 et 5 mm, suivant l'âge, et l'hypoderme adipeux a environ 17 cm chez un ♂ adulte.

*Chez le fœtus* : l'épithélium germinatif de Malpighi est d'abord pavimenteux, simple, puis il se stratifie. La couche profonde basophile est faite de cellules cylindriques, à grand axe implanté

perpendiculairement à la vitrée; l'épithélium est riche en granules de mélanine bruns ou noirs. Vers la surface, les cellules épithéliales tendent à devenir de plus en plus acidophiles et à s'aplatir. Le derme est fait de cellules mésenchymateuses, de collagène dispersé en fibres grêles, parmi de nombreux vaisseaux sanguins.

Chez les *jeunes et les adultes*, l'épiderme s'épaissit; sa zone profonde se dentelle et s'organise en dentelures étroites, effilées, perpendiculaires à la surface pour constituer les crêtes dermiques, longues de 4 mm dans un épiderme de 9 mm d'épaisseur. Les cellules sont grandes, claires.

Chez les « *bleuvets* », (animaux qui ont dépassé 7 pieds de long), la base de l'épithélium se charge de mélanoblastes pourvus de granules de mélanine, dans des cellules rameuses, à nombreux prolongements qui s'insinuent entre les cellules épithéliales.

Chez les « *blanchons* », (animaux de plus de 9 pieds de long), les mélanoblastes se raréfient; la basophilie de la couche basale malpighienne tend à diminuer pendant que l'acidophilie des couches épithéliales superficielles s'accroît. En outre, des tonofibrilles peu apparentes jusque là deviennent nombreuses et trapues entre les cellules immédiatement susjacentes à la couche germinative de Malpighi (1687). Les mélanoblastes subsistent mais ils ne sont plus pigmentogènes. En surface, il existe un épithélium dévitalisé très mince (environ 300  $\mu$ ). Le derme est hérissé de papilles vers la surface épithéliale, chargé de tissu adipeux dans sa majeure partie et l'hypoderme est accolé au *panniculus carnosus* en profondeur. Le derme contient des fibres collagènes, orientées en tout sens, quelques fibres élastiques, des fibroblastes, des vaisseaux. L'hypoderme est fait presque exclusivement de cellules adipeuses (BONIN et VLADYKOV, 1940).

Les *Stenella graffmani* Lönnberg présentent avec l'âge des variations de teintes équivalentes bien que moins tranchées; les nouveau-nés ont le dos gris sombre uniforme et le ventre d'un blanc crémeux; bientôt des taches sombres, grises, apparaissent sur les côtés des mâchoires et en avant des nageoires, puis des taches semblables apparaissent sur toute la surface ventrale. Chez l'adulte, toutes les taches se confondent pour donner une livrée grise uniforme. Enfin, des taches claires apparaissent sur tout le corps, qui varient fortement par leur taille et par le nombre suivant les sujets (PERRIN, 1969).

Les *Inia geoffrensis* de l'Amazone présentent des différences de pigmentation étonnantes: certains sont entièrement roses, d'autres sont noirs sur le dos et roses sur le ventre (LAYNE, 1958); les *Inia geoffrensis* vus par d'ORBIGNY, en 1834, avaient un ventre d'un rose vif superbe. RIBEIRO (1934) a admis que sombre à la

naissance, la pigmentation des *I. geoffrensis* s'éclaircit ensuite et se diversifie.

#### LE DERME ET SES PAPILLES OU CRÊTES PAPILLAIRES.

En tous points, le derme se termine en surface par des crêtes ou papilles, plus ou moins larges (Fig. 3 à 5) suivant les espèces et les zones de tégument [GABE (1967), SOKOLOV (1974)]; elles ont longtemps été confondues avec des nerfs (BRESCHET et al. 1834), des poils (De BLAINVILLE), des canaux excréteurs, etc... Ces papilles dentellent la base de l'épithélium; leur axe contient une multitude d'anses capillaires issues d'une nappe vasculaire périphérique, immédiatement sous-épidermique; cette nappe est formée par de menues artérioles qui traversent tout le tissu adipeux pour donner, en s'anastomosant, ce réseau vasculaire capillaire sous-épidermique (Fig. 6). Ce dispositif n'a pas fait le sujet de recherches méthodiques comparées; on ignore, en particulier, son innervation et les modalités de la vasoconstriction; néanmoins, il ne semble pas douteux qu'il constitue un système de régulation thermique; en effet, on conçoit que, suivant la plus ou moins grande dilatation du réseau, une plus ou moins grande quantité de chaleur puisse être dispersée, à ce niveau. Cependant, BABENKO et al. (1970) ont vu que, chez le dauphin, l'écart de température entre l'eau et la surface du corps n'excède pas 1 °C; l'épiderme est donc un excellent isolant du milieu intérieur du dauphin.

Outre son rôle dans la thermorégulation, la nappe capillaire sous-épidermique assure la nutrition de la base de l'épithélium : la « couche germinative de Malpighi », zone de croissance continue de l'épithélium.

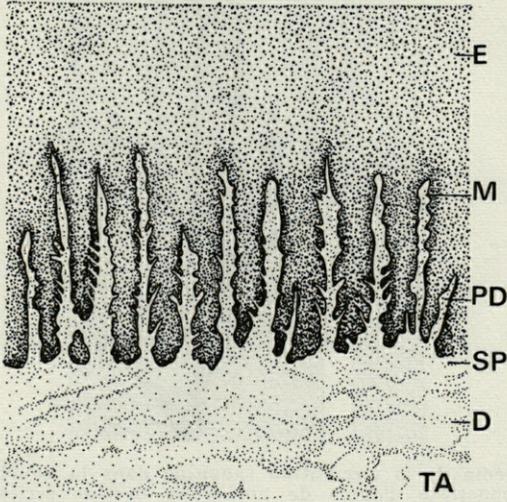
---

FIG. 3. — Coupe de peau de *Pontoporia blainvillei*, avec ses papilles dermiques longues et étroites et son tissu adipeux presque au contact de la couche conjonctive sous-papillaire (d'après SOKOLOV, 1974). E : épithélium malpighien stratifié; M : couche germinative de Malpighi; PD : papille ou crête dermique; SP : zone sous-papillaire; D : derme; TA : tissu adipeux (en clair).

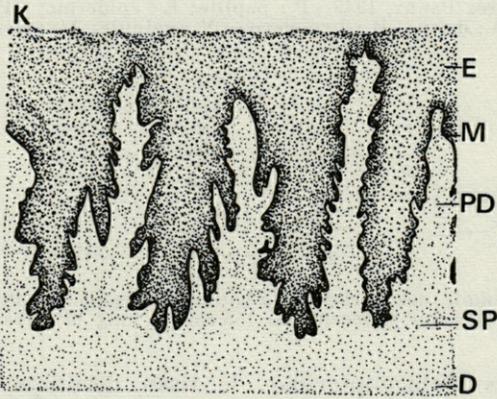
FIG. 4. — Schéma d'une coupe de peau chez *Inia geoffrensis*, avec des papilles dermiques relativement larges, par comparaison avec *Pontoporia blainvillei* (d'après SOKOLOV, 1974). E : épithélium malpighien stratifié; M : couche germinative de Malpighi; PD : papille dermique; SP : tissu sous-papillaire; D : derme; K : kératine.

FIG. 5. — Schéma d'une coupe de peau chez *Platanista gangetica* d'après SOKOLOV, 1974. Remarquer l'axe des papilles oblique par rapport à la surface. E : épithélium malpighien stratifié; M : couche germinative de Malpighi; PD : papille dermique; SP : tissu sous-papillaire; D : derme.

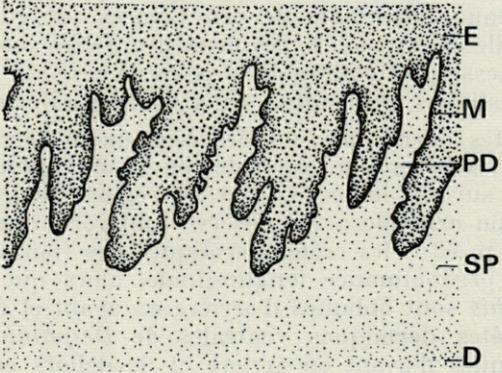
3



4



5



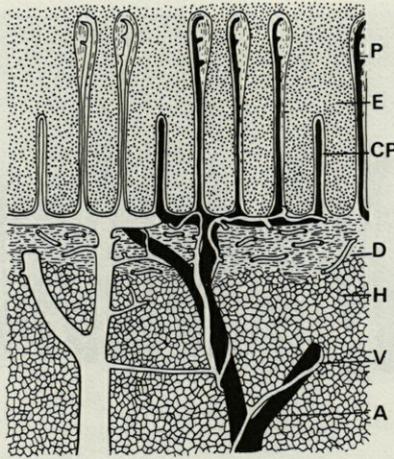


FIG. 6. — Schéma de la circulation sanguine dans la couche sous-papillaire du derme, reconstitué d'après de nombreux dessins sériés, chez *Phocoena phocoena* (d'après PARRY, 1949). P : papille; E : épiderme; CP : crête papillaire; D : derme; H : hypoderme; V : veinule; A : artériole.

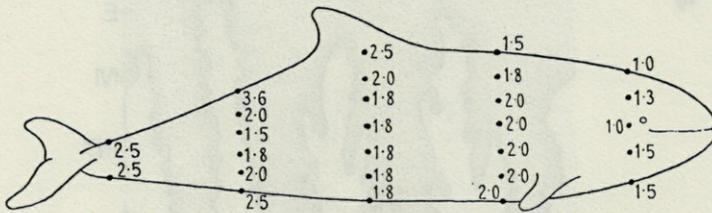


FIG. 7. — Exemple des variations régionales d'épaisseur de la peau (en cm) chez un *Phocoena phocoena* de 155 cm de long (d'après PARRY, 1949).

Chez les Balaenopteridae, le tissu dermique sous-papillaire est absent, de sorte que le tissu adipeux jouxte l'épithélium; en outre, la peau abdominale de ces Cétacés est remarquablement plissée, mobile et extensible; ces deux propriétés sont conditionnées par une richesse particulière de la peau en réseaux et en faisceaux de fibres élastiques, disséminés dans le tissu adipeux.

Les crêtes dermiques ont été récemment bien étudiées chez quelques Odontocètes; elles sont plus ou moins saillantes et orientées diversement suivant les espèces et les régions du corps (SOKOLOV, 1968). Un bon exemple a été observé tout récemment par PILLERI et al. (1976, p. 93) : les crêtes dermiques des flancs des *Platanista indi* sont à prédominance longitudinale, alors que celles de *Delphinus delphis* sont obliques d'arrière en avant et de haut en bas; mais les crêtes dermiques ventrales de *Delphinus delphis* sont surtout obliques d'avant en arrière et de dehors en dedans, alors

qu'elles sont surtout obliques d'avant en arrière et de dedans en dehors chez *P. indi*.

#### EPAISSEURS RELATIVES DE L'ÉPIDERME ET DU DERME.

Ces épaisseurs varient à l'infini avec les espèces, l'âge des sujets, les saisons. Elles sont bien connues chez quelques Cétacés, grâce aux recherches de PARRY (1949) (Fig. 7), de SOKOLOV (1960-1974) et de KASUYA (1972).

Chez *Stenella caeruleoalba*, Meyen, c'est sur le dos que la peau est plus épaisse; elle devient progressivement plus mince sur le thorax, sur les faces latérales du corps et les parties distales de la nageoire caudale. Dans les zones mélanisées, le pigment prédomine dans les cellules épidermiques, qui constituent la couche basale malpighienne. Le tissu adipeux s'étend jusque dans les papilles dermiques; ces dernières sont relativement courtes (43 à 63 % de l'épaisseur de l'épiderme). La couche sous-papillaire du derme est peu épaisse (0,1 à 1,3 mm); elle est faite de menus faisceaux de fibres collagènes (35 à 80  $\mu$ ) orientés, pour la plupart, parallèlement à la surface cutanée. La couche dermique, pauvre en cellules adipeuses, sinon dépourvue, varie entre 180 et 300  $\mu$  d'épaisseur; cependant, au niveau de l'abdomen, le tissu adipeux commence immédiatement sous l'épiderme. Ce tissu est parsemé de fibres collagènes (80 à 150  $\mu$ ); les cellules adipeuses sont petites (40  $\times$  70  $\mu$ ).

Chez *Stenella frontalis*, Cuvier, au niveau des faces latérales du pédicule de la nageoire caudale, la peau atteint 5,1 mm d'épaisseur. L'épiderme est mince (0,6 mm) et la couche kératinisée épaisse (70  $\mu$ ). La couche dermique sous-papillaire a environ 190  $\mu$ , elle est riche en faisceaux de fibres collagènes orientées parallèlement à la surface cutanée; les papilles dermiques sont dépourvues de cellules adipeuses; la couche dermique sans tissu adipeux est mince (70  $\mu$ ); le tissu adipeux contient des faisceaux de collagène (120  $\mu$ ) orientés diversement jusqu'à la musculature sous-cutanée où d'épais faisceaux (600 à 800  $\mu$ ) sont parallèles à la surface cutanée. Les cellules adipeuses sont grandes 80 à 90  $\times$  120  $\mu$ .

Chez *Stenella longirostris*, Gray, la couche kératinisée est en général mince (30  $\mu$ ) mais elle atteint 90  $\mu$  à la face dorsale de la nageoire caudale et 120  $\mu$  sur les faces latérales de la proéminence dorsale. Il existe une mince couche sous-papillaire et le tissu adipeux n'apparaît qu'à 300 voire 570  $\mu$  de la surface cutanée; néanmoins, de rares cellules adipeuses existent jusque dans les papilles dermiques, tant au niveau du tronc que des nageoires.

Chez *Pseudorca crassidens*, Owen, la peau de la tête a 9,2 mm d'épaisseur quand celle de la nageoire caudale a 10,3 mm. L'épiderme ne dépasse pas 0,63 mm sur la tête et 0,70 mm sur la nageoire caudale; la couche kératinisée est relativement épaisse : 60  $\mu$  et 50  $\mu$ , respectivement. La couche dermique sous-papillaire est très épaisse : 1,2 mm sur la tête (0,6 mm sur le pédicule caudal); la couche dermique atteint 450  $\mu$  sur la tête et 90  $\mu$  sur le pédicule de la nageoire caudale, des faisceaux de collagène forment des réseaux plus ou moins denses; les cellules adipeuses sont relativement petites (60  $\times$  80  $\mu$  sur la tête et 40  $\times$  50  $\times$  40  $\mu$  sur le pédicule de la nageoire caudale). Le tissu adipeux sous-cutané est parsemé de faisceaux de fibres collagènes (180  $\mu$  sur la queue, 150  $\mu$  sur la tête) et de cellules adipeuses de tailles variées (120  $\times$  180  $\mu$  sur la queue et 100  $\times$  140  $\mu$  sur la tête).

Chez *Neophocaena phocaenoides*, Cuvier, l'épiderme est épais (1 à 1,5 cm) et la couche kératinisée est importante (70 à 150  $\mu$ ) sur le thorax. La peau médio-dorsale n'est pas lisse mais parsemée de tubercules cornés répartis suivant une bande large de 3 à 6 cm; à partir de l'occiput, cette bande s'effile vers l'arrière. Le derme est mince (260 à 600  $\mu$ ); la couche sous-papillaire, dépourvue de cellules adipeuses, atteint 150 à 250  $\mu$ ; les fibres collagènes sont peu nombreuses, peu serrées en surface, elles sont plus rapprochées les unes des autres en profondeur. Vus par DUSSUMIER (*in* ARVY, 1972-1976), des tubercules dorsaux de ce type ont été étudiés par KUKENTHAL (1909), PILLERI et GIHR (1972). Les spécimens chinois de *N. p.* ont un triangle dorsal de tubercules plus court que celui des spécimens hindous (PILLERI et GIHR, 1972).

Chez *Kogia breviceps*, Blainville, la peau a de 7,4 à 18,1 mm d'épaisseur, avec une couche sous-papillaire, qui varie entre 60 et 120  $\mu$ ; la couche dépourvue de cellules adipeuses ne dépasse guère 30  $\mu$ .

Chez *Globicephalus melas*, la peau dorsale céphalique est très mince; c'est à peine si elle excède 0,1 pouce et sa zone superficielle, mince comme un film, n'a qu'un 1/100 de pouce d'épaisseur. Sous l'épiderme, il existe un tissu fibro-élastique dense, fait d'innombrables réticulations de fibres blanches brillantes, qui cloisonnent un matériau huileux ou gras; certaines de ces fibres sont plus trapues que d'autres et plus proéminentes; elles contrastent avec des fibres plus minces qui les avoisinent; certaines fibres sont orientées longitudinalement, d'autres verticalement, alors que d'autres sont obliques et d'autres encore coupées transversalement apparaissent entre toutes ces fibres comme des points.

Comme tout le corps, les faces latérales de la tête et de la gorge sont enveloppées d'une graisse jaune-pâle; cette enveloppe

s'amenuise en allant vers la nageoire caudale et sur les expansions latérales de la nageoire caudale jusqu'à disparaître tout à fait entre les fibres qui constituent la nageoire.

Sur la plus grande partie du corps, le tissu adipeux a de 1 à 1 1/2 pouce d'épaisseur; en certains points, par exemple sur la gorge et le poitrail, entre les nageoires pectorales, il est très généralement plus épais; sur les nageoires, il diminue rapidement pour ne persister qu'à l'état de traces. Sur le dos, en avant de la proéminence dorsale, le tissu adipeux est riche en fibres entremêlées qui, dans la proéminence elle-même, se résolvent en un tissu élastique ferme, dense, plus semblable à du tissu cartilagineux que fibreux; c'est ce tissu qui donne à la proéminence sa qualité semi-rigide; de par sa position et sa structure, MURIE (1874) admet que cette proéminence est apparentée aux bosses de certains Bovidae et Camelidae (Zébu, Dromadaire, etc...).

La voussure antérieure de la tête, ou protubérance nasale, ou melon, est constituée par un vaste dépôt d'un matériau gras, semi-oléagineux; il est recouvert extérieurement par un derme mince, superposé à un tissu fibreux épais et dense.

#### LA PEAU VENTRALE ANTÉRIEURE DES BALÉNOPTÈRES.

Chez les Balénoptères, l'épiderme ventral antérieur est plissé longitudinalement; il a été parfaitement décrit chez *Balaenoptera musculus* (DELAGE, 1885). Chez ce Cétacé, la région plissée du corps s'étend en longueur de la symphyse mandibulaire à l'ombilic; sa limite antérieure correspond au bord postérieur de la mandibule; au-delà de la commissure buccale, les plis suivent d'abord la même direction, puis ils s'infléchissent un peu vers le bas, pour passer sous les nageoires pectorales, de sorte qu'à ce niveau les plis « s'entassent les uns sur les autres ». La limite postérieure des plis est sinueuse; les plis se terminent tous à une faible distance d'un sillon léger, qui divise le corps en deux compartiments, un antérieur, qui contient les viscères, et un postérieur, musculéux et moteur; la limite postérieure des plis est oblique en haut et en avant, de sorte que les plis latéraux sont environ moitié moins longs que les plis médians. Les plis axiaux sont parallèles à l'axe du corps, et leur largeur uniforme, de sorte que lorsque le corps s'élargit ils deviennent plus nombreux; quand, par exemple, DELAGE (*loc. cit.*) compte 70 plis, dans la région la plus large de la face ventrale, il n'en existe plus que 44 en arrière, ou en avant de cette région renflée; la différence est conditionnée par des divisions et des fusions des plis entre eux.

Les plis sont faits de bandes en relief et de sillons alternés, les bandes ont environ 5 cm de large et les sillons sont plus ou moins creux et larges; dans les conditions normales, les plis sont fermés, mais quand la peau se distend, les plis s'ouvrent et peuvent atteindre 8 à 10 cm de large. La hauteur des plis fermés est de 3 cm, mais quand la peau se déplisse, les creux n'ont plus qu'un cm de haut.

La face libre des plis, qui est plane et très adhérente aux tissus sur les côtes, est secondairement plissée, au fond des sillons, par de très fines cannelures, de 1 mm environ.

Dans la région plissée, la peau des côtes en saillie est blanche alors que, dans les sillons, la peau est blanc-rosé, depuis l'ombilic jusqu'à environ 2 mètres vers l'avant; en se rapprochant des zones latérales, les sillons deviennent de plus en plus noirs du côté gauche, alors qu'à droite ils deviennent d'abord noirs, puis blancs et restent blancs jusqu'au menton; en outre, la ligne qui sépare la partie blanche de la partie noire est fortement oblique en avant et en haut, de sorte que les sillons latéraux restent noirs, même à droite, sur toute leur longueur. Nul, depuis DELAGE (1885), n'a fait d'observation précise équivalente sur la pigmentation de la zone plissée de *B. musculus*; cette asymétrie de la pigmentation ne constitue qu'un cas parmi de nombreux autres (ARVY, 1976).

*L'épiderme* est uni, lisse, comme verni en surface; en profondeur, il est sillonné longitudinalement; les sillons profonds et proches les uns des autres donnent à la peau un aspect feuilleté; la profondeur des sillons est d'environ 1 mm, soit la moitié de l'épaisseur totale de l'épiderme; leur largeur varie entre 1/10 et 1/20<sup>e</sup> de mm; l'épaisseur des feuilletés varie entre 1/10 et 2/10<sup>e</sup> de mm; entre eux s'intercalent de minces lames dermiques. Sur des coupes parallèles à la surface de la peau, on voit, à partir d'une certaine épaisseur, les papilles dermiques qui s'insinuent dans l'épiderme, analogues à celles de la peau des Odontocètes et la maturation de l'épiderme se fait comme chez tous les Mammifères de la zone germinative de Malpighi à la surface kératinisée.

*Le derme* est fait de fibres conjonctives entremêlées avec des cellules adipeuses; ces dernières, rares dans la zone sous-épidermique, deviennent de plus en plus nombreuses en profondeur. L'épaisseur varie, suivant les régions, de 6 cm vers les parties latérales de la nageoire caudale; vers le milieu du dos, il devient plus épais et la face ventrale de la caudale a un derme de 35 cm d'épaisseur. Dans la zone plissée, le derme varie de 10 cm vers la ligne médiane à 16 cm vers les nageoires pectorales. Les lèvres sont presque entièrement constituées par du tissu adipeux. Suivant les régions du corps, le tissu adipeux est plus ou moins riche en fibres conjonctives, en fibres musculaires et en fibres élastiques;

au niveau de la lèvre inférieure, le tissu adipeux est remarquablement mou.

Chez son *B. musculus*, DELAGE (1885) a trouvé un peucier puissant, couvrant toute la moitié antérieure de la face ventrale, c'est-à-dire de 25 à 30 m<sup>2</sup>; son épaisseur étant d'environ 15 cm, son poids était de l'ordre de plusieurs milliers de kilogrammes; au-delà de la zone plissée ventrale, ce peucier s'amincissait rapidement et disparaissait. Il était fait de fibres musculaires longitudinales groupées en faisceaux, qui adhéraient fortement d'une part au tissu adipeux susjacent et d'autre part à une lame aponévrotique sur laquelle il s'insérait.

Chez un *B. physalus* (♀ adulte, de 16 mètres de long et 47 tonnes métriques de poids), l'épiderme a 3 mm sur la face ventrale et 2,5 mm sur le dos; les papilles dermiques sont étroites, longues et pointues. Les terminaisons des nerfs cutanés sont surtout du type Vater-Pacini; ils sont situés dans le derme, à proximité de sa surface. Des capillaires sanguins riches en phosphatase alcaline histochimiquement décelable vont jusqu'à la pointe des papilles dermiques. Tout le poitrail de l'animal, depuis la mandibule jusqu'à l'ombilic, est sillonné longitudinalement par des plis (environ 35) de 2 cm de profondeur. La couche malpighienne a des limites floues et le *stratum corneum* manque, sauf sur la région génitale et sur les paupières, où il atteint respectivement 100 et 50  $\mu$  d'épaisseur. La face interne de l'épiderme est très compliquée, ses crêtes sont orientées, dans leur ensemble, parallèlement à l'axe crânio-caudal du corps. En surface, l'épiderme porte de menus plis. L'épiderme est fortement pigmenté, chaque cellule étant pourvue de nombreux granules de pigment; néanmoins, les mélanocytes sont particulièrement nombreux à l'apex des crêtes épidermiques (GIACOMETTI, 1967).

#### L'INNERVATION DE LA PEAU.

L'innervation cutanée est mal connue chez les Cétacés; il n'est pas douteux que certaines zones sont particulièrement sensibles (telles les extrémités des nageoires des *Platanista*) mais aucune étude méthodique n'a encore été faite.

Seules deux innervations cutanées sont actuellement assez bien connues : celle de *Tursiops truncatus* (PALMER et WEDDELL, 1964) et celle de la région frontale du Dauphin de la mer Noire; chez ce dernier, KHOMENKO (1970) a mis en évidence de vastes arborisations faites de fibres nerveuses myélinisées dont les extrémités sont libres au sein des tissus, les unes étant fines, quand d'autres se terminent par des épaississements en boutons, ou en buissons, ces derniers rappelant les appareils sensoriels de type Krause.

L'innervation du *panniculus carnosus* a été examinée par AGARKOV et FERENETS (1967), chez *Tursiops truncatus*.

#### IMPORTANCE ÉCONOMIQUE DE LA PEAU PROPREMENT DITE.

La peau des Cétacés alimente toute une industrie du cuir; après résection du tissu adipeux d'une part et raclage de la couche kératinisée superficielle, la peau est tannée. « White-whale, narwhal, bottlenose dolphin are good for leather, the first in particular gives a superior leather... in *Delphinapterus leucas* the skin is tought, compact and tans well », de sorte qu'on en fait des chaussures, des lacets, des ceintures... des semelles, des harnais pour les chiens, des couvertures, des embarcations, des cordes, des sacs à voiles, des bottes; la peau du Beluga est un véritable trésor pour les Esquimaux; un Beluga de taille moyenne a une peau de 30 à 45 livres; les plus grandes pèsent 70 livres; les peaux des jeunes n'ont pas de valeur marchande; le marché exige qu'une peau de Beluga pèse au moins 15 livres et la longueur des peaux mises sur le marché dans la région du Saint-Laurent varie entre 4 1/2 et 14 pieds; ces peaux ont 23 ou 24 pieds dans la baie d'Hudson et au voisinage de la terre de Baffin (BONIN et VLADYKOV, 1940).

La peau d'un gros Marsouin pèse environ 1 500 livres; après dégraissage, on la sale, la sèche et la tanne.

Le tannage des peaux de Cétacés est long car ces peaux ne sont pas poreuses, comme celles des Mammifères terrestres. Le tannage est, suivant les régions, végétal (à l'aide de *Tsuga canadensis*), ou métallique (sels de chrome). Le cuir obtenu n'a pas de « grain » et son poli est superbe; il est très doux au toucher : c'est un cuir « suédé ». En Europe, on l'utilise pour des vêtements, des laisses pour chien, des bracelets-montres, la reliure, des dispositifs servant à affiler les rasoirs, etc...

La peau du marsouin tannée imite le cuir de Cordoue (GILMORE, 1951).

#### LES COMMENSAUX, LES PARASITES ET LES LÉSIONS DE LA PEAU.

La peau des Balénoptères porte souvent des commensaux, des ectoparasites et parfois des prédateurs; Copépodes (Cock, 1885), Balanes, Cyames, Coronules, Pennelles, se fixent sur la peau de *B. musculus* et de *B. physalus* (NISHIWAKI et OYE, 1951); les Copépodes fixés sur les fanons sont des commensaux; des Balanes sont transportées passivement par divers Cétacés; on les trouve fixées aux points les plus variés et jusque sur les dents d'Odontocètes (MORRIS et MOWBRAY, 1966).

*Pennella balaenoptera* fixe sa tête dans le tissu adipeux de *Balaenoptera musculus* (TURNER, 1905), de *B. borealis* et de *B. physalus* [CORNWALL (1927-1955), RICE (1963)].

Les *Cyamus* ne sont pas rares sur les Mysticètes; les *Cyamus balanopterae* cheminent sur la peau des *B. acutorostrata*, des *B. musculus* et des *B. physalus* [MARGOLIS (1959), LEUNG (1965)]; *Cyamus boops* a été trouvé sur *Megaptera novaeangliae* [DALL (1872), MARGOLIS (1954-1955), RICE (1963), LEUNG (1965)]; *Cyamus ceti* parasite *Balaena mysticetus* et *Eschrichtius gibbosus* [DALL (1872), LEUNG (1965)]; *Cyamus erraticus* a été trouvé sur *Balaena glacialis* (MARGOLIS, 1955); *Cyamus gracilis* et *C. ovalis* parasitent *B. glacialis* (DALL, 1874) et les *Eschrichtius gibbosus* sont parasités par *Cyamus kessleri* (LEUNG, 1965) et *Cyamus scammoni* [DALL (1872), MARGOLIS (1954), RICE (1963), LEUNG (1965)].

Les Odontocètes sont également aimés des *Cyamus* [MARGOLIS (1954-1955), BUZETA (1963), LEUNG (1967-1970)]. *Physeter catodon* porte des *Neocyamus physeteris* (MARGOLIS, 1955) et des *Cyamus catadontis* [MARGOLIS (1954), LEUNG (1965)]; des *Platycyamus* sp. existent sur *Berardius bairdi* (LEUNG, 1965); *Stenella longirostris* et *Tursiops truncatus* ont des *Syncyamus* sp. (LEUNG, 1967 et 1970); *Monodon monoceros* porte des *Paracyamus nodosus* (STEPHENSON, 1942) de même que *Delphinapterus leucas* (MARGOLIS, 1954).

Les *Delphinus delphis*, les *Stenella styx* et les *Tursiops truncatus* véhiculent souvent des *Xenobalanus globicitis* (PILLERI, 1970).

La répartition des *Cryptolepas rhachianecti* Dall, sur la peau des gray-whales est singulière : KASUYA et RICE (1970) ont observé, chez les 6 gray-whales qu'ils ont examinées, que toutes ces balanes sont orientées vers l'avant, toutes les balanes d'une même colonie étant identiquement orientées; il n'est pas douteux que l'orientation des balanes témoigne de la direction des courants affrontés par le Cétacé.

Il n'est pas rare de trouver des Cétacés zébrés de cicatrices variées, pigmentées ou non (McCANN, 1974), ce sont des traces d'attaque par des Céphalopodes [VAN UTRECHT (1959), KRAUS et GIHR (1971)], par des requins [PIKE (1950), WOOD et col. (1970)], par des lamproies [NEMOTO (1955), VAN UTRECHT (1959)]... et parfois par des Cétacés de la même ou d'autres espèces (PILLERI, 1971).

Les cyames sont immédiatement reconnaissables (Fig. 8). Les coronules (Fig. 9) laissent aussi des cicatrices caractéristiques comme l'a montré JAPHA (1910). Les lamproies font sur la peau des *B. physalus*, *B. borealis* et *Megaptera nodosa* des plaies qui évoluent en cicatrices blanchâtres ou grisâtres, qui sont de véritables empreintes dentaires; quand elles sont fraîches, elles sont parfois si

précises qu'il est possible d'identifier l'espèce prédatrice; au large de l'île de Vancouver (Colombie britannique), il s'agit d'*Entosphenus tridentatus* (PIKE, 1950); JAPHA (1910) a vu des empreintes dentaires de *Petromyzon* sur la peau de *Balaenoptera borealis*. Quand l'attache de la lamproie est bien plane, sa trace est un disque, mais quand l'attachement est segmentaire la trace est en croissant; parfois, le disque oral de la lamproie se déplace sur la peau sans

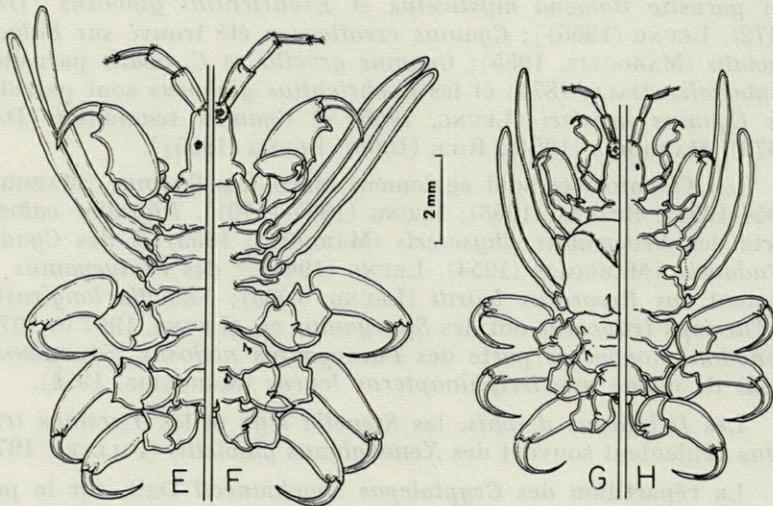


FIG. 8. — *Cyamus catadontis* Margolis 1954, un peu aplati pour montrer les détails des appendices. E, F : mâle, moitié gauche en vue dorsale et en vue ventrale; G, H : femelle moitié droite en vue ventrale et en vue dorsale (d'après MARGOLIS, 1954).

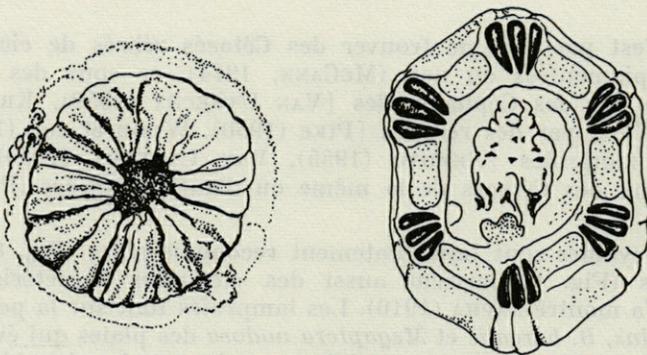


FIG. 9 — Empreintes cutanées de *Coronula* (d'après JAPHA, 1910).

se détacher, il laisse alors des lignes d'incision épidermiques parallèles entre elles, qui atteignent 8 et 9 pieds de long.

Les empreintes de ventouses de Céphalopodes sont assez fréquentes chez les Cétacés teutophages et *Physeter catodon*, en particulier (Van UTRECHT, 1959).

Les Pennelles ne sont pas rares sur les *Balaenoptera brydei* (OLSEN, 1913).

Enfin, chez des *Physeter catodon*, KREFT (1953) a observé des cicatrices de lésions cutanées faites par des Rémoras.

#### LE TISSU ADIPEUX SOUS-CUTANÉ DES CÉTACÉS.

« Apparently only this small group of marine mammals (2), out of the entire animal kingdom, is able to biosynthesize fatty oils containing this unusual « fatty acid » (3).

LITCHFIELD et al., 1971.

Le tissu adipeux des Cétacés a des caractères qui lui sont propres; il diffère, en effet, de celui des autres Mammifères tant par sa texture que par sa richesse en huile et sa nature chimique (et sa forte teneur en acide isovalérique, en particulier). Sa texture est poreuse, tendineuse et inextensible, de sorte que les baleiniers l'ont spontanément distingué du lard, des Suidés par exemple; c'est le « blubber » des chasseurs de baleines. Le tissu adipeux des Mysticètes contient environ 62 % d'huile et tout le tissu adipeux d'un rorqual bleu de 26 m de long (4) fournit environ 13 500 kg d'huile; le tissu adipeux sous-cutané de 35 *Hyperoodon ampullatus* fournit 60 tonnes d'huile (JANGAARD et al., 1963). Cette huile est très différente de celles qu'on peut extraire d'autres Mammifères, d'autres Cétacés et même d'autres rorquals; elle en diffère par sa densité, son indice d'iode, la nature et la proportion de ses acides gras, ses teneurs en protéines et en acides aminés, sa valeur calorique, etc... Les caractéristiques du tissu adipeux des Cétacés sont liées fondamentalement aux régimes alimentaires; on ne sait dans quelle mesure elles sont liées à l'âge ou au sexe; elles diffèrent suivant les genres et même les espèces; alors que certains Cétacés sont omnivores, tels les Orques, qui ingèrent indifféremment des dauphins, des phoques, des otaries, des manchots, des poissons,

(2) Cetacea = *Delphinus*, *Phocoena*, *Globicephala*.

(3) L'acide isovalérique.

(4) Il peut atteindre 30 mètres et peser 150 tonnes.

des calmars, etc..., les Dauphins ingèrent des morues, des aiglefin, des pleuronectes et autres petits poissons; mais les cachalots préfèrent des calmars; le Rorqual de l'Atlantique préfère les *Euphausia superba*, alors que le Rorqual du Pacifique-Nord préfère les *Calanus cristatus*, etc... Il en résulte que les tissus adipeux des piscivores diffèrent de ceux des teutophages et des planctonophages; ils sont également différents chez les Phytoplanctonophages et les zooplanctonophages. Chez ces derniers, des différences ont même été observées suivant la saison et la zone de migration : en Nouvelle Ecosse, et en été, les *Balaenoptera physalus* se nourrissent presque exclusivement de *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars), or le tissu adipeux de ce Crustacé a une teneur en acides gras très voisine de celle des huiles de hareng de l'Atlantique, cette particularité étant due au fait que les deux sont des dévoreurs de Copépodes (RAYMONT, 1963). Les différences entre *B. physalus* et d'autres *Balaenoptera* sont liées au fait que ces derniers préfèrent les *Euphausia superba* Dana, qui eux se nourrissent des Diatomés : *Fragilaria antarctica* (ACKMAN et EATON, 1966).

Les *Delphinapterus leucas* du Groenland (VIBE, 1950) et du nord de l'Amérique (SERGEANT et BRODIE, 1975) préfèrent *Boreogadus saida*.

Les qualités des tissus adipeux varient aussi avec les températures : elles ne sont pas les mêmes chez *B. physalus* dans l'Arctique et l'Antarctique (ACKMAN et al., 1971). Les lipides de *Platanista gangetica*, Cétacé qui vit en milieu chaud et à température relativement constante, sont uniques, non seulement parmi les Mammifères, mais encore parmi les Mammifères marins (PATHAK et al., 1956).

Les tissus adipeux des Cétacés varient fondamentalement suivant la région du corps; les premières analyses n'ont plus guère de signification car elles portaient toujours sur des mélanges; or, les différences régionales sont telles que chez les Odontocètes il faut absolument considérer certains adipeux céphaliques à part des tissus adipeux du reste du corps.

#### A. Tissu céphalique : melon, maxillaire.

Dès 1924, MARCELET a signalé des différences importantes entre les tissus adipeux céphaliques situés en arrière de l'évent, en avant de l'évent et à la hauteur de la commissure labiale et de l'articulation du maxillaire avec la mandibule (Tab. II).

Très généralement ignorées, les recherches de MARCELET ont été récemment confirmées de divers côtés. La si précieuse huile céphalique des *Physeter catodon* est liquide lorsque le Cétacé est

TABLEAU II

*Différences entre les propriétés des lipides maxillaire, nasal et crânien chez Delphinus delphis (d'après MARCELET, 1926).*

Propriétés	Localisation		
	Commissure labiale	nasale (spermaceti)	crânienne
Indice de réfraction à 17°	1,4548	1,4640	1,4790
Point de congélation	- 5	- 12	- 8
Acidité (%)	0,05	0,08	0,07
Indice de saponification	267	259	212
Indice d'iode	17	56	133

en surface, de sorte qu'il suffit de ponctionner le crâne pour sou-tirer environ 1 450 kg de « spermaceti » chez un *Physeter catodon* de 13 m de long, pesant 31 435 kg (CLARKE, 1970).

Le corps d'un Cétacé contient toutes sortes de lipides; la composition du spermaceti est différente de celle du tissu adipeux sous-cutané et elle diffère aussi de la pulpe huileuse contenue dans la mandibule (LOVERN, 1934) et des graisses périviscérales [péri-rénale, péritonéale, péri-intestinale (MORI, 1950)].

Nous savons aujourd'hui que les huiles du melon sont riches en acide isovalérique chez les Dauphins [MARCELET (1926), GILL et TUCKER (1930), TOYAMA et TAKAI (1954), SCHLENK (1965)], les Marsouins [VARANASI et MALINS (1970-1972), LOVERN (1934)], les Monodontidae (LITCHFIELD et GREENBERG, 1974); néanmoins, les Ziphiidae, Physeteridae et Platanistidae en sont dépourvus; cependant, chez tous ces Cétacés les triglycérides sont les composants majeurs des lipides du tissu adipeux sous-cutané (LITCHFIELD et GREENBERG, 1974).

La teneur de l'huile du melon de *Delphinapterus leucas* en acide isovalérique est tout à fait exceptionnelle: 60,1 mole % (alors que son tissu adipeux dermique n'en contient que 13,2 %); elle ne contient que des traces d'acides gras polyinsaturés, (alors que son tissu adipeux dermique en contient 10,9 %); néanmoins, les deux tissus : melon et tissu adipeux dermique, sont fondamentalement faits de triglycérides (LITCHFIELD et al., 1971).

Dans tous les cas où la comparaison en a été faite, les acides gras des lipides du melon, ou des mâchoires, ont des chaînes carbonées plus courtes que celles du tissu adipeux sous-cutané;

chez *Inia geoffrensis* (TSUJIMOTO et KOYONAGI, 1937) et chez *Physeter catodon* [MORI et al., (1964-1965), HANSEN et CHEAH (1969)] les acides gras en C<sub>10</sub>-C<sub>14</sub> abondent; ACKMAN et al. (1971) admettent que les petites molécules lipidiques et la présence d'esters cireux confèrent à ces tissus adipeux des propriétés physiques convenant à la perception et à la transmission des ultrasons.

Des esters cireux d'isovalérate d'alcool gras ont été identifiés dès 1930 par GILL et TUCKER; ils existent chez *Globicephala*, *Tursiops*, *Sotalia* et chez *Tursiops truncatus*; les lipides du maxillaire (ACKMAN et al., 1973) peuvent être scindés (par chromatographie) en esters cireux particuliers (à moins de 24 atomes de carbone) et en esters à longues chaînes carbonées (plus de 24 C).

Chez *Sotalia fluviatilis*, les lipides du melon et du maxillaire sont fondamentalement faits d'esters cireux isovaléroylés et de triglycérides di-isovaléroylés; les lipides du tissu adipeux ne contiennent que des traces d'esters cireux et sont faits de triglycérides surtout à longue chaîne carbonée, mais aussi monoisovaléroylés (ACKMAN et al., 1975).

Les recherches récentes de TSUYUKI et ITOH (1972) ont révélé les caractéristiques des lipides du melon chez un ♂ (1,99 m de long, pesant 84 kg) de *Platanista gangetica* et une ♀ (2,03 m de long, pesant 80 kg) de *Inia geoffrensis* (Tab. III).

TABLEAU III

Comparaison des caractéristiques des lipides de la queue et du melon chez *Platanista gangetica* (d'après TSUYUKI et ITOH, 1972).

	Teneur en huile %	Acides	Indices		Insaponifiable %
			d'iode	de saponification	
<i>Platanista gangetica</i>					
Région caudale	34,2	1,05	101,2	128,1	31,80
Melon	51,8	1,00	70,9	218,3	0,92
<i>Inia geoffrensis</i>					
Région caudale	31,6	1,35	49,1	181,9	1,20
Melon	40,8	1,92	47,2	188,2	7,62

Les différences des lipides entre ces deux Odontocètes sont d'autant plus remarquables que les deux sont fluviatiles et perçoivent les ultra-sons.

Des recherches récentes ont révélé une hétérogénéité vraiment bien imprévisible des acides gras du spermaceti; dans ce tissu fondamentalement lipidique, les esters isovaléroylés saturés cireux et les triglycérides di-isovaléroylés prédominent dans la zone interne du melon, à proximité du maxillaire; les esters cireux non saturés et les triglycérides faits d'acides gras à longue chaîne carbonée prédominent dans la zone externe du melon, directement sous l'épithélium; cette hétérogénéité infirme la théorie suivant laquelle le melon jouerait comme une « lentille sonique plan-convexe, couplée avec la surface cutanée frontale réfléchissante concave » pour focaliser les ondes ultrasonores en un faisceau (BLOMBERG, 1972); les indices d'iode qui varient entre 10 et 11 à proximité du maxillaire varient entre 25 et 81 dans la zone sous-cutanée du melon (WEDMID et al., 1973).

Les graisses foetales de *Phocoena phocoena* n'ont que des traces d'acide isovalérique; elles sont riches en acides gras en C<sub>14</sub> en C<sub>16</sub> en C<sub>18</sub> et en C<sub>20</sub> non saturés.

L'acide isovalérique ne traverse par le placenta; le placenta ne contient pas cet acide; l'acide isovalérique trouvé dans le tissu adipeux sous-cutané foetal résulte donc du métabolisme propre au foetus (LOVERN, 1934).

#### B. Tissu adipeux en général.

Les tissus adipeux du corps des Cétacés varient non seulement suivant la région considérée, dos, ventre, queue, etc... mais encore suivant la distance par rapport à la surface du corps.

TABLEAU IV

Teneur en acides gras (poids frais %) du tissu adipeux, du corps, de la tête et du maxillaire chez *Phocoena phocoena* (d'après LOVERN, 1934).

	Saturés				Non saturés				
	C <sub>5</sub>	C <sub>12</sub>	C <sub>14</sub>	C <sub>16</sub>	C <sub>14</sub>	C <sub>16</sub>	C <sub>18</sub>	C <sub>20</sub>	C <sub>22</sub>
Corps	13,6	3,5	12,1	4,7	4,7	27,2	16,7	10,5	7
Tête	20,8	4,1	15,8	7,5	4,6	20,8	15,2	9,4	1,6
Maxillaire	25,3	4,6	28,3	4,1	3,2	20,3	9,3	4,9	—

SUNDERLAND (1932) en comparant les graisses de la mâchoire, de la mandibule, du crâne et du tissu adipeux sous-cutané a trouvé des indices d'iode et de saponification différents suivant les régions. LOVERN a précisé ces différences chez trois espèces (Tab. IV à VI).

TABLEAU V

Teneur en acides gras (poids frais %) du tissu adipeux du corps et de la tête chez le Dauphin (espèce inconnue, sujet jeune) (d'après LOVERN, 1934).

	Saturés					Non saturés				
	C <sub>5</sub>	C <sub>12</sub>	C <sub>14</sub>	C <sub>16</sub>	C <sub>18</sub>	C <sub>14</sub>	C <sub>16</sub>	C <sub>18</sub>	C <sub>20</sub>	C <sub>22</sub>
Corps	3,2	1	7,2	8,6	0,8	4,7	25,9	24,1	18,6	5,9
Tête	13,9	2,4	12,5	11,6	0,4	2,7	25,4	15,8	12,7	2,6

TABLEAU VI

Caractéristiques des graisses de *Lagenorhynchus albirostris* (d'après LOVERN, 1934).

Localisation	Indice de saponification	Indice d'iode
Corps	253,9	112,2
Tête	246,9	99,81
Mâchoire	226,1	65,15

TABLEAU VII

Comparaison des acides gras du tissu adipeux chez quelques Cétacés.

Acides gras (% poids frais)	<i>P. g.</i> <sup>o</sup>	<i>P. c.</i> <sup>*</sup>	<i>P. p.</i> <sup>+</sup>	<i>D. d.</i> <sup>+</sup>
isovalérique	0	0	13,6	3,2
laurique	0,3	1	3,5	1
myristique	4	5	12,1	7,2
palmitique	14,1	6,5	4,7	8,6
stéarique	7,3	—	—	0,8
non saturés : C <sub>14</sub>	4,2	4	4,7	4,7
C <sub>16</sub>	22,1	26,5	27,2	25,8
C <sub>18</sub>	29,5	37	16,7	24,1
C <sub>20</sub>	5,4	19	10,5	18,6
C <sub>22</sub>	3,1	1	7	5,9

<sup>o</sup> *P. g.* = *Platanista gangetica*, d'après PATHAK et al. (1956).

<sup>\*</sup> *P. c.* = *Physeter catodon*, d'après HILDITCH et LOVERN (1928-1929)

<sup>+</sup> *P. p.* et *D. d.* = respectivement, *Phocoena phocoena* et *Delphinus delphis*, d'après LOVERN (1934).

La teneur du tissu adipeux sous-cutané en acides gras peut varier très fortement suivant les espèces (Tab. VII).

Le tissu adipeux de *Platanista gangetica* ressemble à celui de *Physeter catodon*; la différence la plus importante réside dans sa

faible teneur en acides gras non saturés, en C<sub>20</sub>; il diffère de celui de *Phocoena* par l'absence d'acide isovalérique et une plus faible teneur en acides laurique et myristique. En somme, le tissu adipeux de *P. gangetica* est plus proche de celui du Dauphin que celui du Marsouin.

Les tissus adipeux les mieux connus actuellement sont ceux de *Platanista gangetica* et de *Neophocaena phocaenoides*, grâce aux recherches de TSUYUKI et ITOH (1972-1974). Ces chercheurs ont

TABLEAU VIII

*Différences régionales de constitution des huiles extraites du tissu adipeux chez Neophocaena phocaenoides (d'après ITOH et TSUYUKI, 1974).*

Localisations	Teneur en huile %	Indices			Insaponi- fiable %
		Réfrac- tion	Iode	Saponi- fication	
Front en avant de l'évent	30	1,4546	60,8	213,4	1,49
Dorsal	46,7	1,4596	71,4	220,4	0,83
Thoracique	42,2	1,4586	68,8	221,4	0,64
Caudal	19,4	1,4592	77,8	225,5	1,44
Nageoire dorsale	5,3	1,4597	84,1	224,3	0,37

étudié non seulement les différences régionales (Tab. VIII) mais aussi les différences suivant le sexe (Tab. IX) des huiles extraites du tissu adipeux, dans des conditions strictement équivalentes.

Des différences régionales d'épaisseur et de qualité des tissus adipeux des Cétacés sont connues depuis très longtemps; mais on ignorait jusqu'à récemment si, pour une espèce donnée, et une région donnée du corps, il existait une certaine gradation des constituants du tissu adipeux, de la surface à la profondeur. Chez les *Balaenoptera musculus* ou *physalus*, par exemple, la teneur du tissu adipeux dermique en acides gras hautement insaturés augmente de la surface à la profondeur; en surface, les acides gras saturés sont proportionnellement plus abondants. A la température habituelle des habitations humaines, le tissu adipeux le plus interne est beaucoup plus riche en acides gras insaturés que l'externe, malgré sa forte teneur en tissu fibreux, il est plus mou que le tissu adipeux le plus externe et à ce point qu'ACKMAN et al. (1965-1968) admettent que chez le Cétacé vivant le tissu adipeux interne semi-liquide est mobilisé par les contractions et décontractions des faisceaux musculaires. Chez *B. physalus*, quand le tissu adipeux du tiers interne a un indice d'iode de 114,8, le tissu adipeux du tiers

TABLEAU IX

Comparaison des tissus adipeux chez *Platanista gangetica* femelle et mâle (d'après TSUYUKI et ITOH, 1972).

Régions	Teneur en huile %	Acides	Indices		Insaponifiable %
			Iode	Saponification	
♀					
Thoracique	38,4	1,40	115,5	193,1	1,36
Ombilicale	49,1	1,26	125,6	197,5	1,02
Abdominale	40,4	0,62	114,2	189,3	1,26
Frontale	40,1	1,01	102,9	194,6	1,16
Dorsale :					
moyenne	50,7	1,46	113,3	190,4	1,72
postérieure	33,2	1,07	96,1	189,3	1,10
♂					
Thoracique	48,3	1,10	113,9	198,1	1,70
Ombilicale	48,9	0,90	117,4	207	1,65
Dorsale :					
antérieure	52,5	1,04	121,9	208,2	1,46
moyenne	50,1	1,41	99,3	195,3	1,03
Caudale	34,2	1,05	101,2	128,1	31,80
Melon	51,8	1	70,9	218,3	0,92

externe a un indice d'iode de 89,8, ces différences étant conditionnées par des teneurs différentes en acides gras (ACKMAN et al., 1965). Quelques tissus adipeux prélevés en des points bien définis ont été correctement analysés.

On sait que l'huile extraite du derme de *Physeter catodon* est riche en oléyl-oléate et en cétyl-oléate; elle contient de faibles quantités de cholestérol, aussi bien libre que lié (ISHIKAWA et al., 1948). Celle de *Berardius bairdi* (SAIKI, 1953) a une teneur particulièrement forte en acides monoinsaturés en C<sub>20</sub> et C<sub>22</sub>; elle est remarquablement pauvre en alcool monoinsaturé (2 %). L'huile d'*Hyperoodon ampullatus* est riche en acides gras monoinsaturés, en C<sub>20</sub> et C<sub>22</sub> et plus pauvre en acides gras à courte chaîne carbonée (en C<sub>12</sub> — C<sub>14</sub>) que l'huile dermique de *Physeter catodon* (JANGAARD et al., 1963).

Les lipides du tissu adipeux mandibulaire d'*Inia geoffrensis* (ACKMAN et al., 1971) diffèrent fortement de ceux de son tissu adipeux dorsal : ils ne contiennent que 44,7 % de triglycérides alors que ceux du tissu dermique dorsal en contiennent plus de 98 %;

en outre, les premiers ont des chaînes carbonées plus courtes (38 à 46 atomes de C au lieu de 48 à 54).

Les particularités biochimiques des tissus gras des mâchoires, du melon, etc... ont incité certains chercheurs à les désigner sous l'appellation de tissus acoustiques [ROBISCH et al. (1972), VARANASI et MALINS (1972)] et de lipides bioacoustiques (ACKMAN et al., 1975).

#### *Importance économique du tissu adipeux.*

Depuis la plus haute antiquité, les Cétacés ont été chassés pour les corps gras qu'ils permettent d'obtenir et qui sont précieux pour l'alimentation, le chauffage et l'éclairage. La fonte à forte température de tous les tissus, os y compris, fournit divers types d'huile, qui ont de nombreux usages industriels. Les caractères différentiels des huiles de dauphin et de marsouin ont commencé avec les recherches de CHEVREUL (1814-1823) sur le « blanc de baleine » et les huiles de dauphin et de marsouin; dès 1814, CHEVREUL étudia la cétine et établit que le très précieux « blanc de baleine » était une combinaison d'acide palmitique et d'un alcool qu'il dénomma éthyl.

DUMAS et PELIGOT (1836) insistèrent sur les qualités du cétine, non volatile aux températures atmosphériques, non congelable et inaltérable à l'air. On sait aujourd'hui que non seulement les huiles de *Mesoplodon*, d'*Hyperoodon* et de *Ziphius*, etc... ne sont pas identiques mais que, pour un Cétacé donné, les huiles extraites des diverses régions du corps sont différentes (Tab. II à X). Chez le Cachalot, par exemple, le blanc de baleine contient seulement 7 % de glycérides, l'huile extraite du tissu adipeux de la tête en contient 13 %, l'huile extraite du tissu adipeux du dos des flancs 18 % et l'huile qu'on peut extraire des divers déchets 55 % (FRANÇOIS, 1929); ces différences correspondent à des tissus adipeux plus ou moins mous, ou fermes; certains ont la consistance de la cire, quand d'autres sont liquides à la température du corps de l'animal.

Le rendement en huile (outre les variations individuelles) dépend de l'espèce et de l'état physiologique de l'animal; le Cétacé le plus précieux à cet égard est *Balaenoptera musculus*: un sujet donné rend en moyenne « autant d'huile que 2 *B. physalus* ou 6 *Balaenoptera borealis* », un *B. musculus* fournit entre 100 et 200 barils d'huile (GILMORE, 1951).

En 1962, un schooner, « Le Minna », captura 35 *Hyperoodon ampullatus* sur les côtes de la Nouvelle Ecosse (JANGAARD et al., 1963); ils fournirent environ 60 tonnes d'une huile qu'on sait très semblable à celle de *Physeter catodon* (BAILEY et al., 1952).

Les *Globicephalus melas* sont de bons fournisseurs d'huile; leur tissu adipeux sous-cutané fournit 40 à 50 gallons d'huile; les *Megaptera novaeangliae* sont également de bons fournisseurs d'huile. Très généralement, c'est le tissu adipeux sous-cutané compris entre la proéminence dorsale et l'évent qui témoigne le mieux du bon état du Cétacé (SLIJPER, 1949). PARRY (1949) a précisé les variations régionales d'épaisseur de la peau, chez un *Phocoena phocoena*; ces variations sont surtout conditionnées par des variations d'épaisseur de la couche de tissu adipeux (Fig. 7); la composition du tissu adipeux varie avec son épaisseur.

Les diverses huiles se graduent d'après leurs teneurs en acides gras libres et leur teinte est définie au « teintomètre » de Lovibond. La composition en acides gras de certaines huiles de Cétacés est bien établie, telle celle qu'on extrait du tissu adipeux sous-cutané de *B. physalus* (ACKMAN et al., 1965). A cet égard, il convient de souligner que seules les analyses des trois dernières décennies, sauf exception, sont valables, car antérieurement les dosages portaient sur des mélanges non seulement de tissu adipeux des diverses régions corporelles, mais de plusieurs animaux, parfois d'espèces différentes.

Les huiles très fines sont utilisées en horlogerie et en aéronautique; les autres ont une multitude d'usages industriels. Certaines sont incorporées à des huiles végétales pour faire des « margarines »; les huiles les plus consistantes servent à faire des bougies, des savons.

Pour l'animal, le tissu adipeux est une réserve dans laquelle il puise lors des périodes de migrations, de reproduction et d'allaitement (5). En tout temps, le tissu adipeux joue comme un isolant permettant le maintien de la température interne et c'est un facteur de flottaison. Chez les Physétéridés, on peut admettre avec CLARKE (1970) que le spermaceti est impliqué dans les performances de plongée et de régulation thermique; en effet, lorsque la température en surface est de 22 ° 3 elle n'est plus que de 7 ° 8 à 1 000 m de profondeur; le spermaceti, liquide en surface, a 33 ° 5 et une densité de 1,0245 mais, en profondeur, sa densité est de 1,02703; il s'est refroidi et solidifié.

Il ne semble pas que l'acide isovalérique puisse conditionner l'écholocation, car de deux espèces vivant dans des biotopes semblables et également capables, apparemment, de localiser les sons : *Sotalia fluviatilis* et *Inia geoffrensis*, la première a une forte teneur en acide isovalérique dans les lipides de son melon et de son maxillaire, alors que la deuxième en est dépourvue (ACKMAN et al., 1975).

Par contre, il semble rationnel d'admettre avec GILMORE (1969) que c'est à sa forte teneur en acide isovalérique que les lipides du

melon doivent de rester liquides, même à de basses températures ( $-2^{\circ}\text{C}$ ); cette constitution lipidique particulière compense la rareté des vaisseaux sous-cutanés de la zone sous-épidermique du melon; abondants en tout autre zone sous-épidermique, de nombreux vaisseaux, même capillaires localisés en ce point, interféderaient avec la perception des bruits et plus généralement des ultrasons. La consistance liquide du spermaceti à basse température est tout à fait exceptionnelle: tous les lipides d'origine marine connus sont déjà solides à  $20^{\circ}\text{C}$ .

#### REMARQUES

Quelques recherches de la dernière décennie ont souligné la gravité du stockage des « pesticides » par le tissu adipeux des Cétacés; le tissu adipeux des *Eschrichtius robustus* et des *Physeter catodon* capturés au large de San Francisco (Californie) contenait, en 1970, respectivement 0,36 p.p.m. et 6 p.p.m. de DDT (LEHMAN et PETERLE, 1971-1972). Le stockage des pesticides organochlorés par les *Phocoena phocoena* est encore plus alarmant: les *P. phocoena* des côtes écossaises orientales ont jusqu'à 73,3 p.p.m. de « résidus » du groupe de la dieldrine et du DDT dans leur tissu adipeux (HOLDEN et MARSDEN, 1967); ces *P. phocoena* sont cependant éloignés tant des points d'application que des points de décharge des pesticides. Les dernières estimations faites méthodiquement prouvent que les concentrations des pesticides n'ont fait qu'augmenter depuis 1970: les biphényles polychlorés du tissu adipeux, chez 19 Cétacés (6) variaient entre 0,7 et 147 p.p.m. alors que le DDT variait entre 1,1 et 1,028 p.p.m. (TARUSHI et al., 1975).

## II. — LES PHANÈRES

« *Aquatilium tegumenta plura sunt... quae pilo vestiuntur, animal pariunt, ut... ballaena...* »

PLINE, livre IX.

Nous n'en sommes plus au début du 2<sup>e</sup> millénaire et nous savons qu'il ne suffit pas d'être vivipare pour être velu; les baleines

(5) Les lipides du lait ne contiennent que les acides gras décelables dans le tissu adipeux [CAPA et MEARA (1953), ACKMAN et al. (1968-1971)].

(6) *Balaenoptera borealis* — *Delphinapterus leucas* — *Delphinus delphis* — *Eschrichtius robustus* — *Globicephalus (macrorhyncha, melaena et scammoni)* — *Hyperoodon ampullatus* — *Lagenorhynchus (acutus, obliquidens et obscurus)* — *Megaptera novaeangliae* — *Mesoplodon densirostris* — *Phocoena phocoena* — *Physeter catodon* — *Sotalia guianensis* — *Stenella (caeruleoalba et longirostris)* — *Tursiops truncatus*.

et autres Cétacés ont une peau remarquablement dépourvue de poils : leur tête est chauve, leur museau ne porte ni barbe, ni moustaches; il existe néanmoins, chez certaines espèces, quelques poils sur le museau; ils ont d'abord été représentés de manière fantaisiste, puis de plus en plus précisément (Fig. 10 a).

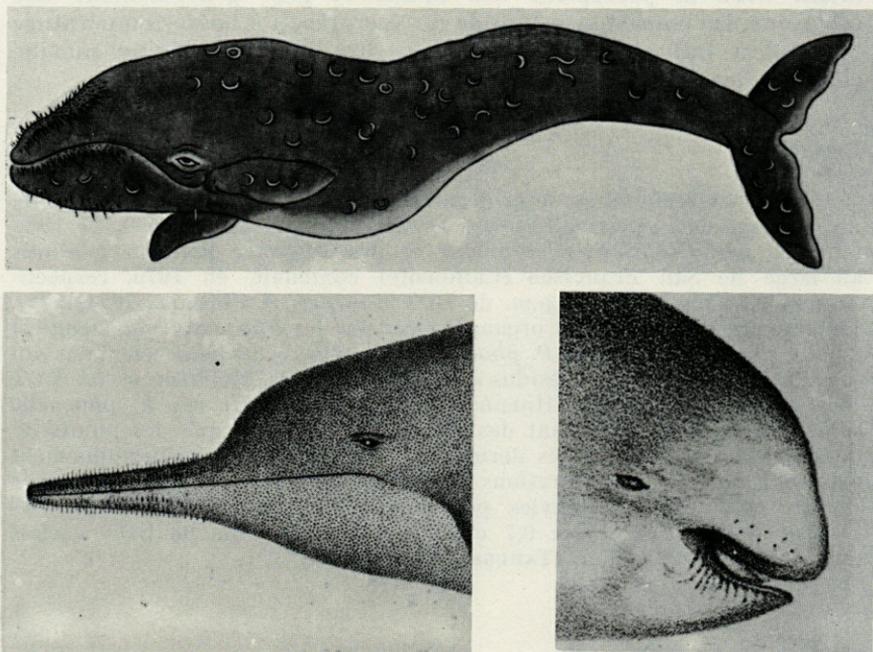


FIG. 10a. — En haut : Les phanères du museau chez un Cétacé, vus par un naturaliste chinois (manuscrit n° 265 du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, origine et date inconnues).

FIG. 10 b. — En bas : Comparaison des museaux de *Inia boliviensis* d'après d'ORBIGNY (1834) (à gauche), et de *Grampus griseus* d'après MURIE (1871) (à droite).

## A. PHANÈRES OCULAIRES.

### 1. Cils et sourcils.

A la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle encore, nos connaissances en cette matière étaient très réduites. Les naturalistes représentaient parfois les Cétacés avec un regard humanoïde, ombragé par de longs cils recourbés, et parfois avec des yeux tout ronds, entourés de cils rayonnants, courts, gros et égaux; BONNATERRE (1789) a rejeté ces indications, mais il n'est guère allé au-delà; il nous dit, néanmoins,

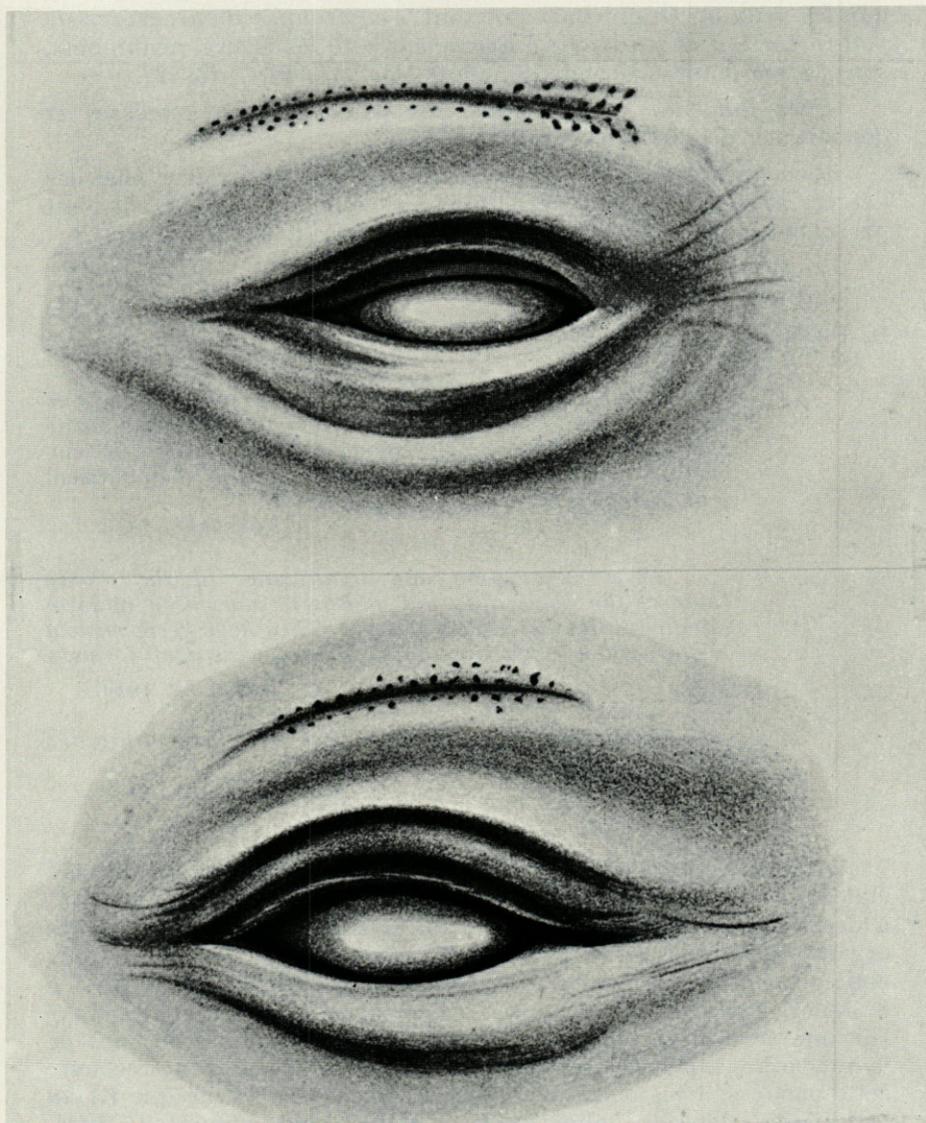


FIG. 11. — Phanères oculaires chez les Cétacés. En haut, sourcils chez *Delphinus delphis*, en bas chez *Delphinus tursio* (d'après KUKENTHAL, 1909).

que les yeux de la Baleine Franche sont « garnis de sourcils » et que les yeux du Grand Cachalot sont « environnés d'une espèce de poil fort raz et très difficile à apercevoir »; il les figure, néanmoins, sous forme d'une couronne de points (*loc. cit.*, Pl. 7, fig. 2).

Chez *Balaenoptera physalus*, les paupières sont épaisses et dépourvues de cils (GIACOMETTI, 1967).

Bien que rares, les quelques poils qu'on peut trouver chez les Cétacés sont parfois caractéristiques des espèces (Fig. 11); il n'est pas douteux que leur étude méthodique devrait être entreprise.

#### B. PHANÈRES DU MUSEAU.

« Ils portent au-dessus de la lèvre supérieure une ligne de poils prolongée sur les côtés et y forment une petite paire de moustaches... l'existence des moustaches est temporaire... peu après la naissance, elles disparaissent complètement. »

ROUSSEAU, 1830.

« The distribution and significance of the scanty hair of the Cetacea do not appear to have been hitherto studied in the detail they deserve. They have been vaguely referred to as occurring on the jaws of some adult forms. »

LILLIE, 1910.

« Sinus-hairs of a whale possess sensitive tactility like the whiskers of a cat. »

NAKAI et SHIDA, 1948.

Au XVIII<sup>e</sup> siècle encore, certains poils de l'extrémité du museau étaient pris pour le sens de l'olfaction; c'est ainsi que KLEIN (1740) a décrit, sur la partie antérieure du museau des dauphins, « les organes extérieurs » de l'odorat; il attribuait ce dernier à deux petites ouvertures, garnies à l'intérieur d'un filament long de 5 à 6 lignes (7) (1,13 cm, 1,35 cm), recourbé au sommet et « appuyé sur une sorte de réseau nerveux, qui s'étendait depuis le bout de la mâchoire supérieure jusqu'à la couche de graisse qui recouvre cette partie »; trois nerfs aboutissaient dans cette cavité que KLEIN assimilait à des nerfs olfactifs. Il ne semble pas qu'une telle différenciation anatomique ait pu être retrouvée depuis ces temps lointains.

(7) 1 ligne = 2,26 mm.

## 1. Chez les Odontocètes.

« Chez les Cétodontes à l'exception des *Inia*, les poils semblent se rencontrer exclusivement à la mâchoire supérieure, ce sont des poils sétiformes... »

ESCHRICHT, 1849.

... « No trace of hairs could be found on any part of the animals (8) even after careful searching. »

LILLIE, 1910.

« *Monodon* and *Delphinapterus* have no hairs at all even in the embryonic condition. »

SOKOLOV, 1960.

Il semble que des poils particuliers aient été signalés pour la première fois par ROUSSEAU (1830), chez des fœtus de dauphins et de marsouins que DUSSEMIER venait de faire parvenir au Muséum. Cet observateur pensait que ces poils étaient temporaires et disparaissaient après la naissance et il est bien exact que chez certains spécimens on ne trouve que de menues élevures perforées de la peau, qui sont autant d'ouvertures de follicules pileux, dont les poils ont été abrasés (Fig. 12). BAMBEKE (1888) en a rapporté un cas chez *Tursiops tursio*; après coloration de la peau par le picrorcarmin, l'épiderme se colore en jaune, le derme se colore par le carmin; cet excellent contraste permet d'évaluer à 72 mm l'épaisseur moyenne de l'épiderme jusqu'aux élevures perforées de menus pertuis; la disposition de ceux-ci est irrégulière, comme le précise la figure 12; leur axe est soit perpendiculaire, soit oblique par rapport à la surface cutanée. Chez le même Cétacé, JAPHA (1912) a vu une disposition régulière, en une seule rangée (Fig. 13) des cryptes pileuses. Ainsi, le nombre et la répartition des poils varient suivant les sujets (cf. Fig. 12 et 13).

Chez *Grampus griseus*, la disposition des poils du museau vue par MURIE (1871) est bien différente (Fig. 10 b).

Chez de rares Odontocètes, les poils du museau ont une disposition bien remarquable; par exemple, la face médio-dorsale du museau du dauphin de l'Amazone *Inia boliviensis* (Fig. 10 b) porte une sorte de herse, longue et large, faite de gros poils, relativement courts, de tailles équivalentes et à peu près également répartis, depuis la région subterminale du museau jusqu'à la bosse frontale [D'ORBIGNY (1834), LAYNE et CALDWELL (1964), PILLERI et al., (1976)].

(8) Chez deux *Physeter macrocephalus*.

Il en est de même chez *Platanista gangetica* (KUKENTHAL, 1909); chez les fœtus de *P. g.*, le museau porte de nombreux poils, tant sur la face ventrale que sur la face dorsale; ils sont, néanmoins, plus nombreux sur la face dorsale et ils sont plus nombreux chez les fœtus ♂ (50) que chez les fœtus ♀ (20 à 30). Il existe, en outre, quelques poils épars sur le melon, en général moins de 5; quand

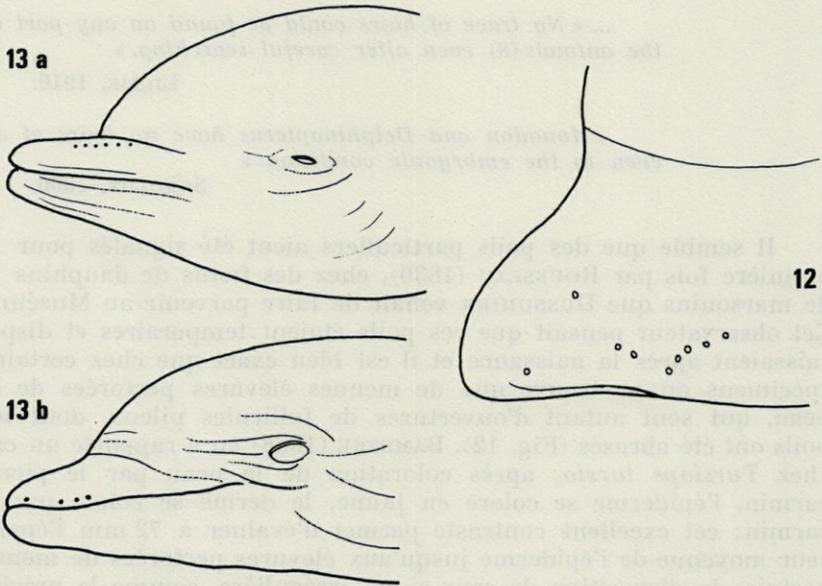


FIG. 12. — Trace des follicules pileux du museau chez *Tursiops tursio* (d'après BAMBEKE, 1888).

FIG. 13. — Disposition des follicules pileux sur le museau de *Tursiops tursio*. a : d'après JAPHA (1912); b : d'après PALMER et WEDDEL (1964).

on en trouve de 0 à 5 sur la moitié du melon, on en trouve de 1 à 4 sur la moitié droite (PILLERI et GIHR, 1976).

Chez un fœtus d'*Orca gladiator*, Lacépède, de 875 mm de long, « on the mouth are four foetal hairs » (GULDBERG, 1894); mais chez un fœtus de *Lagenorhynchus acutus* Gray, six à sept poils existaient de chaque côté de la fente buccale (GULDBERG et NANSEN, 1894).

Chez les fœtus de *Pontoporia blainvillei*, le museau relativement long porte de rares follicules pileux orientés vers l'arrière pour la plupart; ils ne sont pas toujours (Tab. X) symétriquement disposés.

TABLEAU X

Les poils du museau chez des fœtus de *Pontoporia blainvillei* (d'après PILLERI et GIHR, 1976, p. 69).

	♂ 614	♀ 609	♀ 610	♂ 611	♂ 612	♀ 470
Maxille gauche	5	8	5	9	7	7
Maxille droite	5	7	6	8	6	8
Mandibule gauche	0	1	0	0	0	1
Mandibule droite	0	1	0	0	0	1

## 2. Chez les Balénoptères.

Chez *Balaenoptera borealis*, les museaux des fœtus ont des poils; chez un fœtus de 1,5 m étudié par COLLETT (1886), les poils étaient déjà visibles mais courts; ils étaient très nets chez un fœtus de 2,5 m; la mâchoire inférieure portait trois rangées de poils: une supérieure et une inférieure de trois poils, la rangée intermédiaire ayant 11 poils (soit en tout 17 poils). La mâchoire supérieure n'avait que 7 poils, disposés en une seule rangée, les deux premiers étaient un peu plus éloignés l'un de l'autre que les suivants; il existait donc au total 34 poils sur la mâchoire inférieure et 14 sur la mâchoire supérieure.

Chez les adultes de *B. borealis* et de *B. musculus*, les poils du museau ne sont pas répartis au hasard. Il existe, suivant LILLIE (1910), quatre rangées de poils blancs, longs de 1/2 à 1 « inch » à la face dorsale de la tête ou dans la région faciale (Fig. 15); ils sont répartis en deux rangées internes situées de part et d'autre de la ligne médiane qui porte les événements, et deux autres rangées plus externes; chaque rangée contient environ 8 poils.

Une ♀ de *B. borealis* n'avait que 26 poils, répartis en deux rangées latérales, sur la face inférieure du museau; 11 d'entre eux avaient environ 1 cm de long; ils étaient équidistants et disposés régulièrement; à quelque distance en arrière d'eux, il existait 2 autres poils (COLLETT, 1886). Chez le même Cétacé, JAPHA (1910) a vu 16 poils d'un côté et 12 de l'autre (Fig. 16).

Le spécimen examiné par NAKAI et SHIDA (1948) était plus riche en poils (environ 80). Il existait quelques poils de 1 à 2 cm de long, blancs et grêles sur la face dorsale de la lèvre supérieure (Fig. 17); depuis l'extrémité antérieure, il existait 2 rangées, très proches (de 1 à 2 cm), orientées parallèlement à la ligne médiane; il existait en outre, de chaque côté de la mandibule, une rangée de 5 à 10 poils: soit au total environ 80 poils. Sur coupe transversale de la peau de la mandibule, le poil était excentré dans son follicule et, dans tous les cas, il était incliné vers l'extérieur; les poils

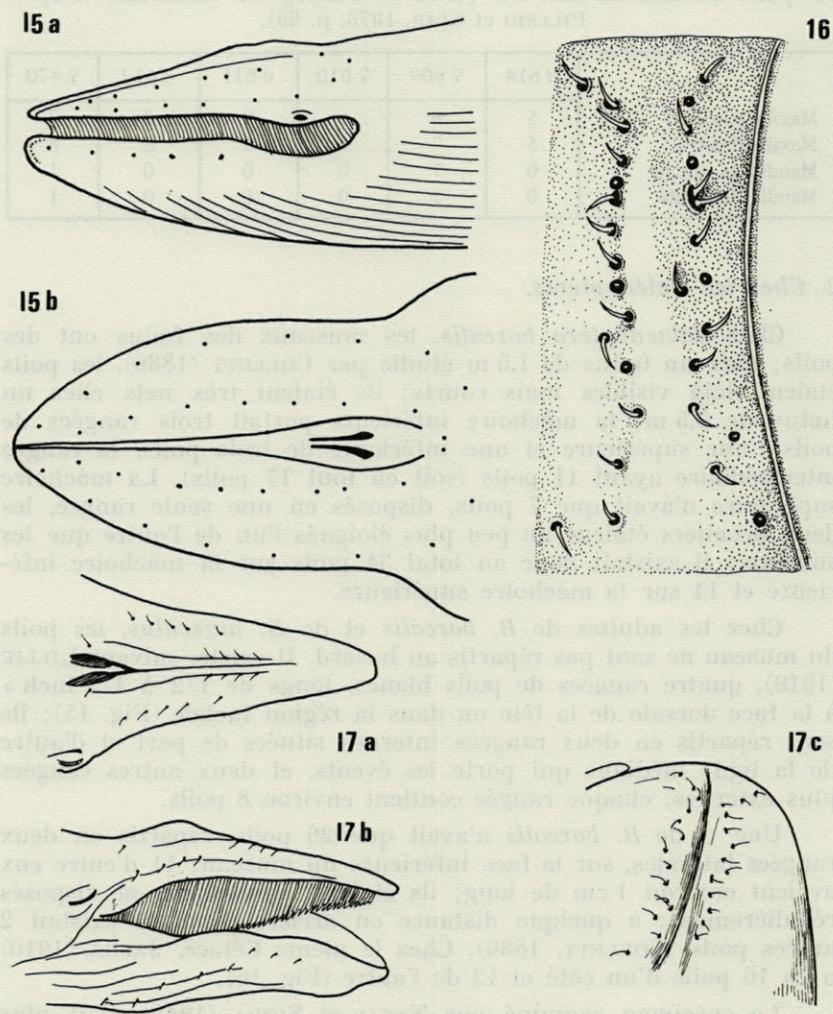


FIG. 15. — Répartition des poils sur le museau de *Balaenoptera sibbaldii* Gray (d'après LILLIE, 1910). a : face dorsale; b : face ventrale.

FIG. 16. — Aspect de la zone pilifère du museau de *Balaenoptera borealis*, d'après ЯАРНА (1910). Certains poils (3 à gauche, 5 à droite) sont abrasés.

FIG. 17. — Disposition des poils du museau chez *Balaenoptera borealis*, vue par NAKAI et SHIDA (1948). a : vue de dessus; b : vue latérale; c : vue de dessous.

avaient, à leur base, un sinus sanguin qui, lui, était toujours situé du côté de la ligne médiane. Les poils étaient entourés chacun par une gaine de 0,1 à 0,15 mm de diamètre à la base; cette gaine était très mince à la sortie du poil (NAKAI et SHIDA, 1948).

Chez les *Balaenoptera borealis*, JAPHA (1905-1912) a vu, au voisinage des follicules pileux, de très nombreuses fibres nerveuses myélinisées; ces fibres se terminaient par des corpuscules du type de Herbst, ovales (60 à 300  $\mu$  de long  $\times$  20 à 150  $\mu$  de diamètre transverse); ils étaient faits de lamelles concentriques.

### C. FANONS (9).

« Ceux qui correspondent au milieu de la mâchoire  
ont de trois à quinze pieds de longueur dans la Baleine-  
Franche. »

BONNATERRE, 1789.

Les fanons du commerce sont bien différents des fanons sur le vivant; alors que ces derniers sont relativement mous, revêtus vers l'intérieur de la cavité buccale de franges, d'aspect souvent soyeux, souples comme une chevelure, les fanons du commerce, après avoir été raclés, lavés, séchés, sont des lames cornées, falciformes, plus ou moins larges suivant les espèces, rigides mais flexibles, dont le bord interne est frangé par des sortes de crins, plus ou moins longs et plus ou moins courbes (Fig. 18).

Toute l'organisation des Cétacés est merveilleusement adaptée à la vie aquatique mais il n'est pas douteux que le système des fanons est d'une originalité et d'une efficacité étonnantes; en effet, pour alimenter d'aussi volumineux organismes, il faut des quintaux de proies; or, les proies des Mysticètes sont si menues qu'elles ne peuvent être capturées une à une, il faut donc qu'une sorte de nasse à claire-voie puisse retenir des millions d'animalcules, en rejetant l'eau qui les véhicule; les fanons et leurs franges sont remarquablement adaptés à cette fonction.

Il se différencie donc, sur les bords latéraux du palais osseux des Mysticètes, plusieurs centaines de longues plaques, falciformes, disposées parallèlement les unes aux autres. Leur structure est fibreuse, leur bord interne est frangé et elles pendent vers le bas, depuis la mâchoire supérieure, constituant ainsi une sorte de tamis vivant, qui filtre et retient les proies. Elles croissent par leur base et s'usent par leur pointe. RUUD, (1940-1950) a étudié très

(9) = « barbas de Ballenas » des Basques, « barders » des baleiniers, « whalebones » des Anglo-saxons = *Laminae corneae*.

précisément leur structure, leur croissance et préconisé leur emploi pour la détermination de l'âge des animaux.

La longueur des fanons varie suivant les espèces et suivant leur emplacement sur la mâchoire; ce sont les *Balaena mysticetus*

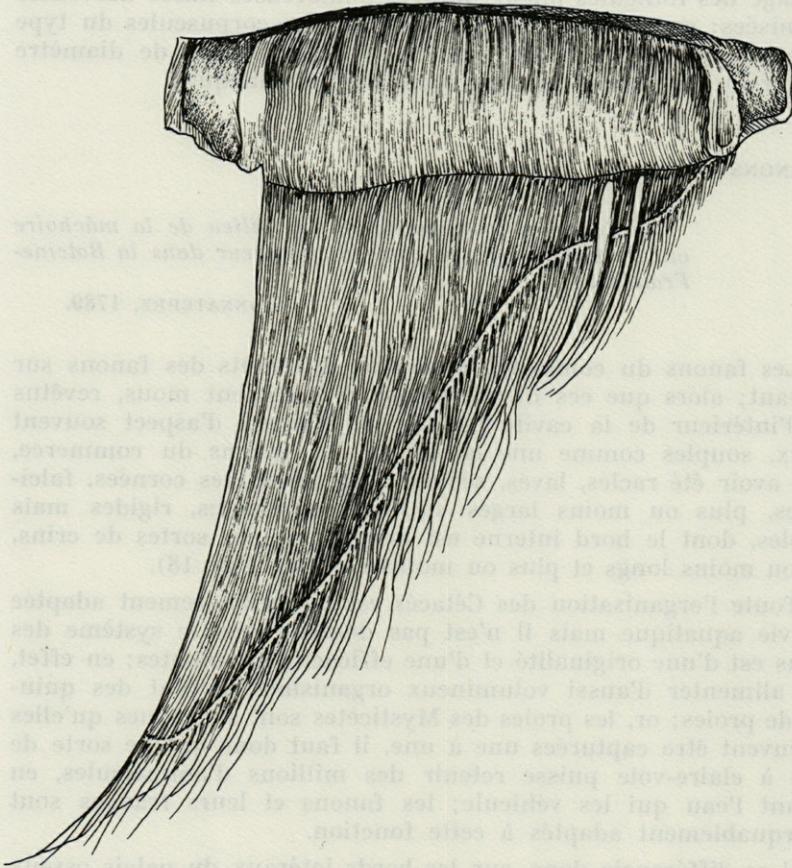


FIG. 18. — Aspect schématique d'un fanon de *Balaenoptera rostrata*, d'après HUNTER, 1787.

qui ont les fanons les plus longs (4,90 m); une baleine du Groenland peut avoir des fanons de 4,3 m de long et une baleine de Biscaye peut avoir des fanons de 3,7 m de long.

Les fanons diffèrent non seulement par leur taille et leurs franges, mais encore par leurs teintes. Chez *B. physalus*, le grand rorqual bleu, les lames des fanons sont gris-bleuâtre, sauf les

antérieures droites qui sont blanc-jaunâtre; chez un rorqual du nord, de Rudolphi, *B. borealis*, les fanons sont bordés de franges blanc-grisâtre, fines et douces au toucher; *B. acutorostrata* a des fanons blanc-jaunâtre, avec une bande noire étroite, le long du bord externe.

On imagine mal la masse tissulaire constituée par les axes des fanons et leurs franges; cette masse est encore moins concevable lorsqu'on apprend que l'ensemble des fanons récoltés en une seule saison de chasse, en 1381, par un seul village basque (10) fut vendu en trois lots et que le produit de la vente fut suffisant pour, d'une part, réparer le port de pêche et, d'autre part construire une église. De toutes les indications que nous avons pu recueillir, indications restées le plus souvent inaperçues, la plus impressionnante est celle de KNOX (1832) : chez une *Balaenoptera rostrata* de 80 pieds de long, « *the whole surface of the palatal plates of the superior maxillary bones, each extending to 14 feet in length, was covered with a mass of what appeared to be well teased baked hair, of a clear and shining black. This was the whalebone, arranged in the most regular manner, and composed of many thousand plates; the number as seen in profile, and which are the largest plates, amounted to upwards of 650. It weighed nearly two tons while sift.* »

Trois autres études ont analysé les systèmes des fanons chez *B. musculus* et chez *B. borealis* de manière satisfaisante.

### 1. *Balaenoptera musculus*.

Le système des fanons de *Balaenoptera musculus* n'est pas moins impressionnant que celui vu par KNOX chez *B. rostrata*; il a été remarquablement bien décrit par DELAGE (1885). Comme chez tous les Mysticètes, les fanons associés constituent chez *B. m.* les faces latérales de la cavité buccale; leur face interne, gris-jaunâtre, est faite de longs poils enchevêtrés en broussaille (qu'on peut démêler en les peignant avec un rateau); leur face externe est une sorte de palissade, très régulière, faite de lames verticales insérées sur le maxillaire supérieur; leur bord externe, libre, est taillé en biseau, alors que leur bord interne s'effiloche en une multitude de filaments filiformes, entremêlés qui, précisément, constituent la broussaille.

Si on incise longitudinalement la muqueuse buccale, de chaque côté du palais, en dedans et en dehors des fanons, on peut réséquer deux plateaux de fanons de 4,30 m de long; ces plateaux portent des séries de sillons; les uns, larges, corespondent aux fanons

(10) Lequeitio.

larges; d'autres, étroits, correspondent à des filaments piliformes; il existe, en effet, sur toute l'étendue du bord interne du plateau, 4 à 5 rangées de petits trous, disposés sans régularité, qui correspondent à autant de fanons piliformes; ils mesurent de 5 à 8 cm de long, leur grosseur variant du cheveu au crin. Sur toute l'étendue du bord externe du plateau, il existe une rangée de sillons où s'encastrent les grands fanons; au nombre de 430, leur taille maximale est de  $60 \times 30$  cm. Entre les fanons du bord interne et ceux du bord externe, il existe des fanons de tailles intermédiaires. Au total, chaque plateau porte environ 8 000 phanères, soit 16 000 pour l'armature buccale. La très grande majorité de ces phanères est trop petite pour avoir quelque valeur économique mais DELAGE (1885) estimait que *B. musculus* peut fournir au total 300 fanons de  $60 \times 30$  cm et un millier de fanons de  $50 \times 12$  cm. WILLIAMSON (1973) a précisé l'importance des fanons pour le taxonomiste, en tenant compte des principales caractéristiques : nombre, espacement, longueur, largeur, épaisseur (à la base et à la pointe).

La forme des grands fanons de *B. musculus* est celle d'un triangle rectangle, avec un petit côté qui est la base d'insertion du fanon (il est donc transversal et horizontal), un grand côté externe et une hypoténuse interne, inclinée vers le dehors.

La teinte des fanons de *B. musculus* n'est pas uniforme, toute la face interne est jaune sale et enduite d'une graisse épaisse, extrêmement tenace. Les faces des fanons sont noir-bleuâtre dans la région où la lèvre est noire, jaunâtre dans la région où la lèvre est blanche, de sorte que tous les fanons gauches sont noirs et tous les fanons droits sont blanchâtres sur une longueur d'environ 1 m à partir de la ligne médiane antérieure; les variations de teinte sont progressives.

## 2. *Balaenoptera borealis*.

Les fanons de *Balaenoptera borealis* ont été décrits par PERRIN (1870) et COLLETT (1886); ce dernier a précisé la teinte habituellement noire, les franges étant blanches; chez quelques sujets, un petit nombre de fanons parmi les rangées antérieures sont blancs ou mottés de blanc, mais ce panachage n'est pas symétrique; parmi de nombreux sujets examinés seuls 2 avaient des fanons avec des plaques blanches, l'un avait du côté droit 58 fanons tachés de blanc, le côté gauche en ayant 58, l'autre sujet avait 52 fanons tachés de blanc à droite, alors qu'il n'en avait que 5 à gauche (11).

(11) « In this specimen on the left side the 5 foremost ones were white, all the others black; on the right side the first 36 plates were mottled with white, after which came 16 quite white the remainder being black ».

Chaque mâchoire portait environ 330 fanons; certains sujets en avaient 320, d'autres 340; l'un d'eux en avait 318 à droite et 328 à gauche; chez un sujet donné, le nombre des fanons est rarement le même des deux côtés.

Les fanons antérieurs sont petits, presque rudimentaires et forment une rangée double; la plus grande longueur est acquise entre le 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> tiers de la rangée; ils mesurent là de 55 à 60 cm. Les fanons ne sont pas constamment plus longs à droite qu'à gauche et il n'existe pas davantage de différence constante entre les fanons des deux sexes. Les franges chevelues constituent la part active du filtre; elles sont blanches, extrêmement fines et rappellent une laine soyeuse. Chez deux ♀ et un ♂, l'équipement en fanons est résumé dans le tableau XI.

TABLEAU XI

*Nombre, longueur et teinte des fanons chez 3 Balaenoptera borealis (d'après COLLETT, 1886).*

Les fanons sont sériés d'arrière en avant: le n° 50 est proche de la commissure labiale et le n° 250 est proche de la symphyse maxillaire; ils sont mesurés sur des sujets fraîchement tués, de la base à la pointe du fanon proprement dit (là où les franges le terminent).

Sexe	Place dans la série	Taille en cm		Remarques
		gauche	droite	
♀ <i>Nombre de fanons</i>		328	324	A gauche, tous noirs ; à droite, les antérieurs sont de teinte plus claire
	50	46	43	
	100	59	56	
	150	52	51	
	200	42	42	
	250	24	24	
♀ <i>Nombre de fanons</i>		334	328	Tous noirs.
	50	43	45	
	100	52	54	
	150	49	47	
	200	38	37	
	250	18	24	
♂ <i>Nombre de fanons</i>		318	321	Tous noirs.
	50	49	48	
	100	64	63	
	150	59	59	
	200	42	44	
	250	25	25	

## CONCLUSIONS

L'examen de la peau et de ses phanères illustre, d'une part, les différences radicales qui existent entre Odontocètes et Mysticètes et, d'autre part, les lacunes de nos connaissances, particulièrement importantes lorsqu'il s'agit de pigmentation ou d'innervation cutanée.

Les énormes différences spécifiques des compositions des tissus adipeux sont liées à des différences endocrinologiques, physiologiques ou plus généralement métaboliques qui supposent des multitudes de régulations enzymatiques inconnues.

## RÉSUMÉ

Comparaison, chez les Odontocètes et les Mysticocètes des structures de la peau (épiderme et derme) et des tissus adipeux (graisses, melon et lipides maxillaires). Les cils et les sourcils, ainsi que les fanons sont comparés. Les commensaux cutanés, parasites ou prédateurs sont également comparés (*Cyamus*, *Coronella*, *Balanus*, *Pennella*, etc...). L'importance économique de la peau (pour le cuir) et des graisses (pour les huiles) est soulignée.

## ZUSAMMENFASSUNG

Vergleich der Hautstrukturen und der Fettgewebe bei Zahn- und Bartenwalen. Ferner werden Augenbrauen und -wimpern verglichen, sowie die verschiedenen Bartenformen untereinander. Hautkommensalen, Parasiten oder Räuber, werden ebenfalls verglichen (*Cyamus*, *Coronella*, *Balanus*, *Penella*, etc...). Die wirtschaftliche Bedeutung der Haut (Leder) und des Specks (Oele) wird hervorgehoben.

## BIBLIOGRAPHIE

- ACKMAN, R.G., C.A. EATON & P.M. JANGAARD, 1965. Lipids of the fin whale (*Balaenoptera physalus*) from north atlantic waters. Fatty acid composition of whole blubber and blubber sections. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 43 : 1513-1520.

- ACKMAN, R.G. & C.A. EATON, 1966. Occurrence of eicosenoic and docosenoic fatty acids in the zooplankton *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) and their effects on whale oil composition. *Can. J. Biochem. Physiol.*, **44** : 1561-1566.
- ACKMAN, R.G., C.A. EATON & S.N. HOOPER, 1968. Lipids of the fin whale (*Balaenoptera physalus*) from North Atlantic waters. IV. Fin whale milk. *Can. J. Biochem. Physiol.*, **46** : 197-203.
- ACKMAN, R.G. & S.N. HOOPER, 1968. Examination of isoprenoid fatty acids as distinguishing characteristics of specific marine oils with particular reference to whale oils. *Comp. Biochem. Physiol.*, **24** : 549-565.
- ACKMAN, R.G., S. EPSTEIN & C.A. EATON, 1971. Differences in the fatty acid compositions of blubber fats from Northwestern Atlantic Fin whales (*Balaenoptera physalus*) and Harp seals (*Pagophilus groenlandica*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **40 B** : 683-697.
- ACKMAN, R.G., C.A. EATON & E.D. MITCHELL, 1971. The bottle-nosed dolphin *Tursiops truncatus* : fatty acid composition of milk triglycerides. *Can. J. Biochem. Physiol.*, **49** : 1172-1174.
- ACKMAN, R.G., C.A. EATON & C. LITCHFIELD, 1971. Comparison of wax esters, triglycerides and diacyl glyceryl ethers in the jaw and blubber fats of the amazon river dolphin (*Inia geoffrensis*). *Lipids*, **6** : 99-77.
- ACKMAN, R.G., J.C. SIPOS, C.A. EATON, B.L. HILAMAN & C. LITCHFIELD, 1973. Molecular species of wax esters in jaw fat of atlantic bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Lipids*, **8** : 661-667.
- ACKMAN, R.G., C.A. EATON, J. KINNEMAN & C. LITCHFIELD, 1975. Lipids of freshwater dolphin *Sotalia fluviatilis* : comparison of Odontocete bioacoustics lipids and habitat. *Lipids*, **10** : 44-49.
- ACKMAN, R.G., J.H. HINGLEY, C.A. EATON, V.H. LOGAN & P.H. ODENSE, 1975. Layering and tissue composition in the blubber of the North-west Atlantic sea whale (*Balaenoptera borealis*). *Can. J. Zool.*, **53** : 1332-1339.
- ACKMAN, R.G., J.H. HINGLEY, C.A. EATON & J.C. SIPOS, 1975. Blubber fat deposition in mysticeti whales. *Can. J. Zool.*, **53** : 1332-1339.
- AGARKOV, G.B. & Z.I. FERENETS, 1967. On the problem of intraorganic innervation of skin muscles in *Tursiops truncatus*. Rep. I. *Vestn. Zool.*, **3** : 71-75.
- ARVY, L., 1957-1958. Tyrosinase, ou tyrosinoxydase, ou dopa-oxydase, p. 228-241, in : Les techniques actuelles d'histoenzymologie. *Biol. méd. éd.*, 477 p.
- ARVY, L., 1972. Jean-Jacques Dussumier, master marine and cetologist. *Invest. Cetacea*, **4** : 263-269.
- ARVY, L., 1976. Précisions critiques sur le delphinaptère phocénoïde découvert par Dussumier sur la côte de Malabar. *Invest. Cetacea*, (sous presse).
- ARVY, L., 1976. L'asymétrie chez les Cétacés. *Invest. Cetacea*, (sous presse).

- AURIVILLIUS, 1878. Pamphlet écrit en suédois à Stockholm, traduit par Cocks, loc. cit.
- BABENKO, V.V., N.A. GNITETSKI & L.F. KOZLOV, 1970. Preliminary results of investigations of temperature distribution on dolphin body surface. *Bionika*, 4 : 83-87.
- BAILEY, B.E., N.M. CARTER & L.A. SWAIN, 1952. Oils of marine mammals, p. 347-355. In : Marine oils with particular references to those of Canada. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 82 : 413.
- BAMBEKE, Ch. Van, 1888. Sur les follicules rencontrés dans l'épiderme de la mâchoire supérieure chez le *Tursiops tursio*. *Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, 503-514.
- BARNARD, K. H., 1932. Amphipoda. *Discovery Rep.*, 5 : 1-326.
- BELKOVICH, V.M., 1959. On the mechanism of coloration change in white whale. *Doklady Akad. Nauk. SSSR.*, 127 (4) : 928.
- BELKOVICH, V.M., 1964. Kozhnyi pokrov i fizicheskaya termoregulyatsiya. In : S.E. Kleinenberg et al., Belukna, Moscou, Izdatel'stvo Nauka.
- BLOMBERG, J., 1972. Program IIth Congress Int. Soc. Fat Res., Göteborg, Sweden, Abst. 223.
- BLOMBERG, J., 1974. *Lipids*, 9 : 461 (cité par ACKMAN et al., *Lipids*, 1975, 10 : 44-49).
- BONIN, W. & V.D. VLADYKOV, 1940. La peau du marsouin blanc ou Beluga (*Delphinus leucas*). *Naturaliste Can.*, 67 : 253.
- BONNATERRE, Abbé de, 1789. Précis anatomique des Cétacés, avec l'explication de quelques mots techniques qu'on emploie ordinairement dans les descriptions. In : Cétologie, Panckouche éd., Paris, pp. 28.
- BRESCHET, G. & A. ROUSSEL de VAUZEME, 1834. Recherches anatomiques et physiologiques sur les appareils tégumentaires des animaux. De la structure de la peau. *Annls Sci. nat.*, 2<sup>e</sup> Sér., 2 : 167-238 et 321-370.
- BUZETA, R., 1963. Cyamidoes (Crustacea : Amphipoda) on *Physeter catodon* L., capturados en Chile. *Revta Biol. mar.*, 11 : 126-136.
- CAMA, J.S. & M.L. MEARA, 1953. The component acids of milk fats of *Balaenoptera physalus*. *Biochem. J.*, 55 : 365-367.
- CHEVREUL, M.E., 1814. dixit in loc. cit., 1823.
- CHEVREUL, M.E., 1817. De la cétine (spermaceti). *Annls Chim. Phys.*, 7 : 155-160.
- CHEVREUL, M.E., 1817. De l'huile de *Delphinus globiceps*. *Annls Chim. Phys.*, 7 : 264-275.
- CHEVREUL, M.E., 1817. De l'acide delphinique ou de ses éléments dans l'huile du dauphin. *Annls Chim. Phys.*, 7 : 368-373.
- CHEVREUL, M.E., 1823. Recherches chimiques sur les corps gras d'origine animale. Levrault éd., Paris, 484 pp.
- CLARK, J.W., 1876. Notes on a Dolphin taken off the coast of Norfolk. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 686-691.
- CLARKE, M.R., 1970. Function of the spermaceti organ of the sperm-whale. *Nature*, 228 : 873.

- COCKS, A.H., 1885. Additional notes on the finwhale on the north european coast. *Zoologist*, 3<sup>e</sup> sér., 9 : 134-143.
- COLLETT, R., 1886. On the external characters of Rudolpho's Rorqual (*Balaenoptera borealis*). *Proc. zool. Soc. Lond.*, 243-265.
- CORNWALL, I.E., 1927. Some North Pacific whale barnacles. *Contr. can. Biol. Fish.*, New Series, 3 : 501-517.
- CORNWALL, I.E., 1928. Collecting at Cachalot whaling station. *Can. Fld Nat.*, 42 : 9-12.
- CORNWALL, I.E., 1955. The barnacles of British Columbia. *B.C. Prov. Mus. Dep. Educ. Hbd.*, 7, 69 pp.
- CUNNINGHAM, D.J., 1876. Description of a young specimen of the *Delphinus albirostris*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 679-686.
- DALL, W.H., 1872. Descriptions of three new species of Crustacea, parasitic on the N.W. coast of America. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4 : 281-283.
- DALL, W.H., 1872. On the parasites of cetaceans and the descriptions of new forms. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4 : 299-301.
- DALL, W.H., 1874. On a new parasite Crustacea from the N.W. coast of America. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 5 : 254-255.
- BLAINVILLE, de, 1834. Cité par Brescht et Roussel de Vauzeme loc. cit.
- DELAGE, Y., 1885. Fanons. *In : Archs Zool. exp. gén.*, 3 bis : 73-93.
- ORBIGNY, A. d', 1834. Notice sur un nouveau genre de Cétacé des rivières du centre de l'Amérique méridionale. *Nouvelles Anns Mus. Hist. nat.*, 3 : 28-36.
- DUMAS, J. & PELIGOT, 1836. Recherches sur la nature de l'éthyl qui prouvent que c'est un corps analogue à l'alcool. *C. r. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 2 : 403-409.
- ESCHRICHT, D.F., 1849. Untersuchungen über die nordischen Walfiere. Leipzig.
- FITZPATRICK, T.B. & A.S. BREATHNACH, 1963. Das epidermale Melanin-Einheit-System. *Derm. Wschr.*, 147 : 481-489.
- FJELSTRUP, A., 1888. Hudens bygning hos *Globicephalus melas*. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, 9 : 227-235.
- FJELSTRUP, A., 1888. Ueber den Bau der Haut bei *Globicephalus melas*. *Zool. Anz.*, 11 : 11-15.
- FLOWER, W.H., 1874. On Risso's dolphin *Grampus griseus* Cuv. *Trans. zool. Soc. Lond.*, 8 : 1-21.
- FRANÇOIS, M.T., 1929. Contribution à l'étude des huiles d'animaux marins. Les alcools aliphatiques des graisses du Cachalot. Barnéoud éd., Laval, 148 pp.
- FRAZER, F.C. & B.A. NOBLE, 1970. Variation of pigmentation pattern in Meyen's dolphin, *Stenella coeruleoalba* (Meyen). *Invest. Cetacea*, 2: 147-163.
- GABE, M., 1967. Le tégument et ses annexes. *In : Mammifères du Traité de Zoologie*, P.-P. GRASSÉ, 16 : 1-233.

- GIACOMETTI, L., 1967. The skin of the whale *Balaenoptera physalus*. *Anat. Rec.*, **159** : 67-76.
- GILL & TUCKER, 1930. *Oil Fat Ind.*, **7** : 101 (cité par LOVERN 1934 loc. cit.).
- GILMORE, R.M., 1951. The whaling industry : whales, dolphins and porpoises. In : TRESSLER, loc. cit. : 680-715.
- GLUGE, M., 1838. Sur la détermination des nerfs dans la peau de la baleine. *Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, **5** : 20-25.
- GULDBERG, G., 1894. Some stages in the development of *Orca gladiator* Lacépède. *Bergens Mus. Skr.*, **5** (2) : 43-47.
- GULDBERG, G., 1894. On the duration of gravidity in certain Odontoceti (*Lagenorhynchus acutus* Gray), *Phocoena communis* Less., and *Orca gladiator* Lacépède. *Bergens Mus. Skr.*, **5** (4) : 63-70.
- GULDBERG, G. & NANSEN, 1894. On the development of *Lagenorhynchus acutus* (Gray). *Bergens Mus. Skr.*, **5** (2) : 11-23.
- HAAST, V. 1880. On *Ziphius novae-zealandiae*. *Proc. zool. Soc., Lond.*, 232-237.
- HANSEN, I.A. & C.C. CHEAH, 1969. Related dietary and tissue lipids of the sperm whale. *Comp. Biochem. Physiol.*, **31** : 757-761.
- HARRISON, R.J. & THURLEY, 1972. Fine structural features of delphinid epidermis. *J. Anat.* **111** : 498-500.
- HARRISON, R.J. & J.C. FANNING, 1973. Anatomical observations on the south australian bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*). *Invest. Cetacea.*, **5** : 203-217.
- HIDITCH & LOVERN, 1928. *J. Soc. chem. Ind. Lond.*, **47** : 105; **48** : 359 cité in LOVERN : loc. cit., 1934.
- HOLDEN, A.V. & K. MARSDEN, 1967. Organochlorine pesticides in seals and porpoises. *Nature*, **216** (5122) : 1274-1276.
- HUNTER, J., 1787. Observations on the structure and oeconomy of whales. *Phil. Trans. R. Soc.*, **77** : 371-450.
- ICHIHARA, T., 1964. Prenatal development of ear plug in baleen whales. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **18** : 29-48.
- ISHIKAWA, S., Y. OMOTE & H. KANNO, 1948. Molecular distillation of sperm whale blubber oil. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **26** : 42-45.
- ITOH, S. & H. TSUYUKI, 1974. Fatty acid component of different blubber oil of finless Porpoise. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **26** : 303-306.
- JAPHA, A., 1905. Ueber den Bau der Haut des Seiwaales (*Balaenoptera borealis* Lesson). *Zool. Anz.*, **29** : 442.
- JAPHA, A., 1910. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Walhaut. *Zool. Jb. Anat.*, suppl. **12**, 711 p.
- JAPHA, A., 1910. Wältiere. *Zool. Jb. Anat.*, **32** : 1-42.
- JANGAARD, P.M., R.D. BURGHER & R.G. ACKMAN, 1963. A preliminary investigation of the blubber oil from the Atlantic bottle nose whale. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **20** : 245-247.
- KASUYA, T & D.W. RICE, 1970. Note on baleen plates and on arrangement of parasitic barnacles of gray whale. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **22** : 39-43.

- KHOMENKO, B.G., 1970. Some peculiarities of histostructure and innervation of the frontal projection in Black Sea dolphins. *Bionika*, 4 : 70-76.
- KLEIN, I. Th., 1740. *Historiae piscium naturalis promovendae missus primus... Accessorunt I anatome tursionun. Gedani.*
- KLEINENBERG, S.E., A.V. YABLOKOV, V.M. BELKOVICH & M.N. TARASEVITCH, 1964. White whale, Nauka Publ., Moscou (en russe).
- KNOX, R., 1832-1833. Observations on the anatomy of the rorqual (a whale-bone whale of the largest magnitude) drawn up from the dissection of a specimen found dead off North-Berwick. *Proc. R. Soc. Edin.*, 1 : 14-15.
- KRAUSS, C. & M. GHIR, 1971. On the presence of *Tursiops truncatus* in schools of *Globicephala melaena* off the Faero Islands. *Invest. Cetacea*, 3 (1) : 180-182.
- KREFT, G., 1953. Ichthyologische Mitteilung aus dem Institut für Seefischerei der Bundesanstalt für Fischerei. *Zool. Anz.*, 150-151.
- KÜKENTHAL, W., 1889. Die Haut der Cetacean, in : Vergleichend-anatomische und Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Jéna.
- KÜKENTHAL, W., 1909. Haare bei erwachsenen Delphinen. *Anat. Anz.* 35 : 8-10.
- KÜKENTHAL, W., 1909. Fetalhaare von *Platanista gangetica* and anderen Zahnwalen. *Jéna Z. Naturw.*, 45 : 554.
- LEHMAN, J.W. & T.J. PETERLE, 1971. DDT in Cetacea. *Invest. Cetacea*, 3 (2) : 349-351.
- LEUNG, Y.M., 1965. A collection of whale-lice (Cyamidae : Amphipoda). *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.*, 64 : 132-143.
- LEUNG, Y.M., 1967. An illustrated key to the species of whale lice (Amphipoda, Cyamidae) ectoparasites of Cetacea, with a guide to the literature. *Crustaceana*, 12 (3) : 279-291.
- LEUNG, Y.M., 1970. *Cyamus orcini*, a new species of whale louse (Cyamidae, Amphipoda) from a killer-whale. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 32 : 669-675.
- LEUNG, Y.M., 1970. First record of the whale louse genus *Syncyamus* (Cyamidae, Amphipoda) from the western mediterranean with notes on the biology of Odontocete Cyamids. *Invest. Cetacea*, 2 : 243-247.
- LILLIE, D.G., 1910. Observation on the anatomy and general biology of some members of the larger cetacea. *Proc. zool. Soc. Lond.*, (2) 779-782.
- LITCHFIELD, C., R.G. ACKMAN, J.C. SIROPS & C.A. EATON, 1971. Isovaleroyl triglycerides from the blubber and melon oils of the Beluga whale (*Delphinapterus leucas*). *Lipids*, 6 : 674-681.
- LITCHFIELD, C. & A.J. GREENBERG, 1974. Comparative lipid patterns of the melon fats of dolphins, porpoises and toothed whales. *Comp. Biochem. Physiol.*, 47 B : 401-107.
- LOVERN, J.A., 1934. Fat metabolism in Fishes. Selective formation of fat deposits. *Biochem. J.*, 28 : 395-402.

- LUTKEN, C.F., 1887. Tillaeg til Bidrag til Kunds at om Artene of Slaegten *Cyamus* Latr. eller Evallusene. *K. danske. Vidensk. selsk. Skr.*, sér. 6, 4 : 316-322.
- MALPIGHI, M., 1687. Opera omnia. Londini.
- MARCELET, H., 1924. Cétacés, p. 143-155, in : Les huiles d'animaux marins. Béranger éd., Paris, 229 p.
- MARCELET, H., 1926. Etude des huiles extraites de la tête d'un dauphin (*Delphinus delphis* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 182 : 1416, et *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, 484 : 12 p.
- MARGOLIS, L., 1954. *Delphinapterus leucas*, a new host record for the whale louse, *Paracyamus nodosus* (Lütken). *J. Parasit.*, 40 (3).
- MARGOLIS, L., 1954. Three kinds of whale lice (Cyamidae, Amphipoda) from the Pacific coast of Canada, including a new species. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 11 (3) : 319-325.
- MARGOLIS, L., 1955. Notes on the morphology taxonomy and synonymy of several species of whale-lice (Cyamidae, Amphipoda). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 12 : 121-133.
- MARGOLIS, L., 1959. Records of *Cyamus balaenoptera* Barnard and *Neocyamus physteris* (Rouchet) two species of whale lice (Amphipoda) from the northeast Pacific. *Can. J. Zool.*, 37 : 895-897.
- MAYER, 1855. Ueber die Structur der Hautbedeckungen der Cetaceen. *Nova Acta Acad. Caesar. Leop.*, 25 : 449-475.
- MCCANN, Ch., B 1974. Body scarring on Cetacea-Odontocetes. *Scient. Rep. Whales Res. inst.*, 26 : 145-155.
- MORI, M., T. SAITO, Y. WARANABE & NAKANISHI, 1965. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 31 : 638-643 (cité par ACKMAN et al. 1971, p. 69).
- MORI, T. & M. SAIKI, 1950. Properties of fats and oils contained in various part of the sperm-whale body. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, 3 : 79-88.
- MORI, M., Y. SAITO, Y. WATANABE & Y. NAKANISHI, 1965. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 30 : 161-160 (cité par ACKMAN et al. : *Lipids* 1971, 6 : 69-77).
- MORI, M., Y. SAIKO, Y. WATANABE & Y. NAKANISHI, 1965. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 31 : 638-643 (cité par ACKMAN et al. 1971, p. 69).
- MORRIS, R.J., 1973. The lipid structure of the spermaceti organ of the sperm whale (*Physeter catodon*). *Deep Sea Res.*, 20 : 911-116.
- MURIE, J., 1871. Note on the white beaked bottlenose *Lagenorhynchus albirostris* Gray. *J. Lin. Soc., Zool.* 11 : 141-153.
- MURIE, J., 1871. On Risso's *Grampus g. rissoanus* (Desm.). *J. Anat.*, 5 : 118-138.
- MURIE, J., 1874. On the organization of the caaing whale *Globicephalus melas*. *Trans. zool. Soc. Lond*, 8 : 235-301.
- NAAKTGEBOREN, C., 1960. Die Entwicklungsgeschichte der Haut des Finnwals (*Balaenoptera physalus* L.). *Zool. Anz.*, 165 : 159-167.
- NAKAI, J. & T. SHIDA, 1948. Sinus hairs of the Sei-whales (*Balaenoptera borealis*). *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, 1 : 41-47.

- NAKAMURA, Y. & I. TSUJINO, 1952. The acidic constituents of porpoise (*Phocainoides dalli* True) head oil. *J. agric. Chem. Soc. Japan*, **27** : 642-645.
- NEMOTO, T., 1955. White scars on whales. Lamprey marks. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **10**.
- NEMOTO, T. & K. NASU, 1958. *Thysanoessa macrura* as a food of baleen whales in the Antarctic. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **13** : 193-198.
- NISHIWAKI, M. & T. OYE, 1951. Biological investigation on Blue Whales (*Balaenoptera musculus*) and Fin whales (*B. physalus*) caught by Japanese Antarctic whaling fleets. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **5** : 135-136.
- OGAWA, T. & T. SHIDA, 1950. On the sensory tubercles of lips and of oral cavity in the Sei and the Fin whale. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **3** : 1-13.
- OLSEN, O., 1913. On the external characters and biology of the Bryde's whales (*B. brydei*). *Proc. zool. Soc. Lond.*, (2) : 1073-1089.
- PALMER, E. & G. WEDDELL, 1964. The relationship between structure, innervation and function of the skin of the bottle nose dolphin. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **143** (4) : 553-567.
- PARRY, D.H., 1949. The structure of the whale blubber and a discussion of its thermal properties. *Jl microsc. Sci.*, **90** : 13-25.
- PATHAK, S.P., P.N. SUWAL & C.V. AGARWAL, 1956. Component acids of Suihsh blubber and liver fats. *Biochem. J.*, **62** : 634-637.
- PEDERSEN, T., 1950. Studies in whale oils on the content of saturated fatty acids in whale oils. *Nor. Vidensk.-Akad.*, Oslo, **34** : 64 p.
- PENNER, R.H. & A.E. MURCHISON, 1970. Experimentally demonstrated echolocation in the Amazon river porpoise *Inia geoffrensis* (Blainville). *U.S. naval Undersea Res. and Develop. Center Tech. Pub.*, **187** : 1-28.
- PERRIN, J.B., 1870. Notes on the anatomy of *Balaenoptera rostrata*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 805-817.
- PERRIN, W.F., 1969. The barnacle *Conchoderma auritum* on a porpoise (*Stenella graffmani*). *J. Mammal.*, **50** : 149-151.
- PERRIN, W.F., 1972. Color patterns of the spinner porpoise (*Stenella* cf. *S. longirostris*) of Eastern Pacific and Hawaii with comments on delphinid pigmentation. *Fisch. Bull.*, **70** : 983-1003.
- PIKE, G.C., 1950. Lamprey marks on whale. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **8** : 275-180.
- PILLERI, G., 1970. *Xenobalanus globicitis* Steenstrup on *Delphinus delphis*, *Stenella Styx* and *Tursiops truncatus* of the Western Mediterranean. *Invest. Cetacea*, **2** : 248-249.
- PILLERI, G. & M. GIHR, 1972. Contribution to the knowledge of the Cetaceans of Pakistan with particular reference to the genera *Neomeris*, *Sousa*, *Delphinus* and *Tursiops* and description of a new Chinese Porpoise (*Neomeris asiaorientalis*). *Invest. Cetacea*, **4** : 107-162.

- PILLERI, G. & M. GIHR, P.E. PURVES, K. ZBINDEN & C. KRAUS, 1976. Comparative anatomy of the throat of *Platanista indi* with reference to the sonar system. *Invest. Cetacea*, 6 : 72.
- PILLERI, G., M. GIHR, P.E. PURVES, K. ZBINDEN & C. KRAUS, 1976. Comparative study of the skin and general myology of *Platanista indi* and *Delphinus delphis* in relation to hydrodynamics and behaviour. *Invest. Cetacea*, 6 : 89-127.
- POUCHET, G., 1888. Sur un nouveau *Cyamus (physeteris)*, parasite du Cachalot. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 107 : 698.
- POUCHET, G., 1892. Contribution à l'histoire des Cyames. *J. Anat.*, 28 : 99-108.
- RAPP, W., 1830. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Walfische. *Arch. Anat. Physiol.*
- RAWITZ, B., 1905. Ueber den feineren Bau der Haare von *Megaptera boops* Fabr. und *Phocoena communis* Cuv. *Intern. Monat. Anat. Physiol.*, 22 : 19-38.
- RAYMONT, J.E.G., 1963. Plankton and productivity in the oceans. McMillan Co.
- RICE, D.W., Progress report on biological studies of the larger Cetacea in the waters off California. *Nord. hvalfangst. tid.*, 7 : 181-187.
- ROBISH, P.A., D.C. MALINS, R. BEST & V. VARASANI, 1972. Differences in triacylglycerols from acoustic tissues and posterior cranial blubber of the narwhal (*Monodon monoceros*). *Biochem. J.* 130 : 33 p.
- ROSS, G.J.B. & A.J. BASS, 1971. Shark attack on an ailing dolphin *Stenella coeruleoalba* (Meyen). *S. Afr. J. Sci.*, 413-414.
- ROUSSEAU, E., 1830. Sur l'existence de moustaches chez les fœtus de Dauphins et de Marsouins. *Annls Sci. nat.*, 21 : 351-352.
- RUUD, J.T., 1940. The surface structure of the baleen plates as a possible clue to age in whales. *Hvalråd. Skr.*, 23 : 1-24.
- RUUD, J.T., 1940. Further studies on the baleen plates and surface structure of the baleen plates as possible clue to age in whales. *Hvalråd. Skr.*, 29 : 93 p.
- RUUD, J.T., 1950. Age studies on Blue Whales. *Hvalråd. Skr.*, 33 : 72 p.
- SAIKI, M., 1953. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 19 : 611 (cité par ACKMAN et al., 1963).
- SCAMMON, C.M., 1874. The marine mammals of the north-western coast of North America, described and illustrated : together with an account of the American whale fishery. Carmany éd., San Francisco, 319 p.
- SCHEFFER, V.B., 1939. Organisms collected from whales in the Aleutian Islands. *Murrelet*, 20 : 67-69.
- SCHLENK, W., 1965. Synthesis and analysis of optically active triglycerides. 56th annual meeting Oil Chemist's Soc., Houston. *J. am. Oil Chem. Soc.*, 42 : 845.
- SERGEANT, D.E. & P.F. BRODIE, 1975. Identity, abundance and present status of population of white whales, *Delphinapterus leucas* in North America. *J. off. Rech. Pech. Can.*, 32 : 1047-1054.

- SLIJPER, E.J., 1949. On some phenomena concerning pregnancy and parturition in Cetacea. *Bijdr. Dierk.*, **28** : 416-418.
- SMET, W.M.A. & J. BULTINCK, 1972. A case of invasive acanthosis in the skin of the penis of a sperm whale (*Physeter catodon*). *Acta zool. path. antwerpiensia*, **55** : 91-102.
- SOKOLOV, V.E., 1955. Struktura kozhnogo pokrova nekotorykh kitoo-braznukh. *Byull mosk. Obshch. Ispyt. Prir.*, otdel biol., **60** (6), 102-18.
- SOKOLOV, V.E., 1955. Some similarities and dissimilarities in the structure of the skin among members of the suborders Odonteci and Mystacoceti (Cetacea). *Nature*, **185** : 745-747.
- SOKOLOV, V.E., 1961. Structure and origin of skin excrecences in *Eubalaena glacialis*. *Zool. Zh.*, **40** : 9.
- SOKOLOV, V.E., 1968. (cité in SOKOLOV, loc. cit., 1974).
- SOKOLOV, V.E., 1974. The structure of skin of the Platanistidae. Morphology, physiology and acoustics of marine Mammals. Moscou.
- SOKOLOV, V. & M. KALASHNIKOVA, 1971. The ultrastructure of epidemic cells in *Phocoena phocoena*. *Invest. Cetacea*, **3** : 194-199.
- SPEARMAN, R.I.C., 1972. The epidermum stratum corneum of the whale. *J. Anat.*, **113** : 373-378.
- STEPHENSEN, K. The Amphipoda of Norway and Spitzbergen with adjacent waters. *Tromsø Mus. Skr.*, **3** : 363-525.
- STIGLBAUER, R., 1913. Der Histologische Bau der Delphinenhaut mit besonderer Berücksichtigung der Pigmentierung. *Sber. Akad. Wiss., Wien*, (Abt. 3) **122** : 17-26.
- UNDERLAND, 1932. In : *Prog. Rep. Pacif. biol. Stn Nanaimo*, **14** : 14. (cité par LOVERN, loc. cit., 1934).
- TARUSHI, A.G., C.E. OLNEY & E.W. HOWARDS, 1975. Chlorinated hydrocarbons in Cetaceans. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **32** (11) : 2205-2209.
- TOYAMA, S. & H. TAKAI, 1954. In : *Yakagaku*, **3** : 268-269 (cité par ACKMAN et al., 1971, in *Lipids*, **6** : 69-77).
- TRESSLER, D.K., 1951. Marine products of commerce. Rheinhold, éd. New York, 782 p.
- TSUJIMOTO, M. & H. KOYONAGI, 1937. *J. Soc. chem. Ind. Japan*, **40** : 272 B 274 B, cité par ACKMAN et al., 1971. *Lipids*, **6** : 69-77.
- TSUYUKI, H. & S. ITOH, 1973. Fatty acid component of blubber oil of Amazon river dolphin. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **25** : 293-292.
- TURNER, W., Sir, 1893. The lesser rorqual (*Balaenoptera rostrata*) in the Scottish seas, with observations on its anatomy. *Proc. R. Soc. Edinb.*, **19** : 36.
- TURNER, W., Sir, 1905. On *Pennella balaenopterae*, a crustacean parasitic on a finner whale *Balaenoptera musculus*. *Trans. R. Soc. Edinb.*, 409-34.
- VAN UTRECHT, W.L., 1959. Wounds and scars in the skin of the common porpoise. *Phocoena phocoena. Mammalia*, **23** : 100-122.
- VARASANI, V. & D.C. MALINS, 1970. Unusual wax esters from the mandibular canal of the porpcise (*Tursiops gilli*). *Biochemistry*, **9** : 3629.

- VARASANI, V. & D.C. MALINS, 1970. Unusual wax esters from the mandibular canal of a porpoise (*Phocoena phocoena*). Occurrence of iso-valeric acid in glycerolipids. *Biochemistry*, **9** : 4576-4579.
- VARASANI, V. & D.C. MALINS, 1971. Unique lipids of the porpoise (*Tursiops gilli*) : difference in triacylglycerols and wax esters of acoustic (mandibular canal and melon) and blubber tissue. *Biochem. biophys. Acta.*, **231** : 415-418.
- VARASANI, V. & D.C. MALINS, 1972. Triacylglycerols characteristic of porpoise acoustic tissue : molecular structure of diisovaleroyglycerides. *Science, N.Y.*, **176** : 926.
- VERRILL, A.E., 1902. Additions to the fauna of the Bermudas from the Yale Expedition of 1901, with notes on other species. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, **11** : 15-62.
- WEBER, M., 1886. Studien über Säugethiere. Iéna.
- WEDMID, Y., C. LITCHFIELD, R.G. ACKMAN, J.C. SIPOS, C.A. EATON & E.D. MITCHELL, 1973. Heterogeneity of lipid composition within the cephalic melon tissue of the pilot whale (*Globicephalus melaena*). *Biochem. biophys. Acta*, **326** : 439-447.
- WILLIAMSON, G.R., 1973. Counting and measuring baleen and ventral grooves of whales. *Scient. Rep. Whales Res. Inst.*, **25** : 279-292.
- WOLKMAN, A.A. & A.J. WILSON, 1970. Occurrence of pesticides in whales. *Pestic. Monit. J.*, **4** (1) : 8-9.
- WOOD, F.G., D.K. CALDWELL & M.C. CADDWELL, 1970. Behavioral interactions between porpoises and sharks. *Invest. Cetacea*, **2** : 264-277.
- YABLOKOV, A.V., 1963. On coloration pattern in Cetacea. *Byull. mosk. Obshch. Ispyt. Prir. otdel biol.*, **68** (6) : 27-41.

Reçu le 16 décembre 1976.

## NEOGASTROPOD RADULAE FROM BANYULS-SUR-MER

by Klaus BANDEL

*Department of Geology & Mineralogy, University of Jordan,  
Amman, Jordan.*

### ABSTRACT

The radulae of 33 species of Neogastropoda (Prosobranchia, Mollusca) from the area of Banyuls-sur-Mer (Mediterranean Sea) are described and figured with the help of the scanning electronic microscope. The radulae of 15 species have not yet been described in the literature, the other ones are presented in more detail than known up to now. The taxonomic value of the radula morphology in prosobranch systematics, as advanced by TROSCHEL (1866), is confirmed and with the help of the new method can be increased.

### INTRODUCTION

TROSCHEL (1856-1866) described in his fundamental study of the gastropod radulae those of a large number of Mediterranean representatives of the order of the Neogastropoda. With the help of the knowledge of the radula morphology TROSCHEL was able to provide the framework for the construction of a natural system of the gastropods. In the case of the Neogastropoda this framework, in most respects, was used by THIELE (1929) in his presentation of the, still widely accepted, scheme of classification of the Mollusca.

Since TROSCHEL's time no new and more detailed account on the subject of the neogastropod-radula from the Mediterranean Sea has been carried out, aside from a few specialized publications about single species. Even within these more recent studies the methods of observation of the radulae has not been improved in

comparison with that used for the work of TROSCHEL, and in many instances it has been carried out with less detail than used by the elder author.

The development of the scanning electronic microscopy enables us to study the radula of these Neogastropoda with much more ease and in greater detail than is possible by light-optical methods. With this new method small radulae are seen with the same accuracy than larger ones. The radulae can be studied with the teeth in a more or less natural position and not only when the teeth are pressed down between glass slides.

In a number of publications since TROSCHEL's time the opinion has been expressed that radula features are less reliable as indicators of the systematic position of the animals than other morphological features of the anatomy of the gastropods. The shape of the penis, the structure of the nervous system, the construction of the proboscis, the composition of parts of the digestive system, the structure of the chromosomes, and the morphology of the sperma along with other features were suggested to be superior in their systematic value to that of the morphology of the radula. In a recent study PONDER (1973), on the basis of modern literature on this subject, has shown in detail that the radula still provides the most reliable data in the taxonomy of the Neogastropoda. The morphology of the radula is, in general, superior to other single characters of the gastropods, especially the Prosobranchia, very much as TROSCHEL (1866) had suggested.

The revival of the importance of the radula morphology for the elaboration of a more natural system of the Prosobranchia, than existing at the present time, justifies a new study and a redescription of the radulae of Mediterranean Neogastropoda with the new method of the scanning electronic microscope. PONDER's (1973) new classification of the Neogastropoda has indicated that the classification of THIELE (1929) can be approved. Therefore the radulae of 33 species of Neogastropoda collected by the author within the region of Banyuls-sur-Mer were studied in the « Institut für Paläontologie » at the University of Bonn. This study was made possible with the financial support of the « Deutsche Forschungsgemeinschaft ». It was carried out while working in the group of scientists united under the title « Biomineralisation » at the University of Bonn, under the leadership of Prof. Dr. H.K. ERBEN (Institut für Paläontologie, Bonn). The gastropods used in this study were collected during the springs 1973, 1974, and during fall 1976 while working at the « Laboratoire Arago » in Banyuls-sur-Mer. Here, support in collecting living individuals from greater depths and in holding collected specimens in aquaria as well as working space was given by Dr. J. SOYER and the members of his staff.

## RESULTS

*Murex brandaris* Linné (Pl. I, Fig. 2).*Description*

The radula of *Murex brandaris* is quite similar to that of *M. trunculus*. There are about 170 rows of teeth to be counted within each individual radula-ribbon of an adult individual. The central tooth has 5 cusps, of which the median is the most solid, followed by the outermost cusps in size. The smallest are the intermediate cusps, which in their position on the cutting edge are either central between median and outer cusps, or are closer to the median cusps. Rarely the small cusps have a two pointed end; they normally have one point. The median cusp is rooted right on the anterior edge of the basal platform forming an angle somewhat smaller than 90° with the posterior portion of the basal platform. The other cusps extend from the cutting edge somewhat posterior to the anterior edge of the tooth. The anterior flank of the outer cusps may or may not show a rounded denticle.

The central tooth is slightly more than three times as wide as long, and is of rectangular shape. The anterior front is slightly concave and the posterior edge is evenly convex. Since the cutting edge is straight it extends into the posterior corners, and the basal platform is widest at its centre. Supporting ridges extend from the outer cusps to the anterior corners. The area between the outermost cusps and the margins shows 3-4 wrinkles or ridges. The margins are convex, and the tooth is somewhat wider at the posterior edge than at the anterior front.

The lateral tooth is sickle-shaped and about as long as the central tooth is wide. The posterior edge is straight to slightly concave and attached along a thin line to the basal membrane. The inner posterior corner is pointed, the outer posterior corner is rounded. The margins of the lateral tooth are evenly bent, the inner one concavely, the outer one convexely. A hook-like cusp is formed, with a round diameter, and a pointed apex.

*Discussion*

TROSCHÉL (1866, p. 116, Pl. 11, Fig. 1) described and figured the radula of *Murex brandaris* from the Mediterranean Sea. In the general features TROSCHÉL's figure and description are identical to what we present from individuals of this species from Banyuls-sur-Mer, but a number of details have not been noted. The central tooth is drawn and described with more rounded corners than are actually present. The denticle on the outer cusp of the central tooth as well as the low ridges present on the area above the margins were not seen by TROSCHÉL. Also the shape of

the basal platform, and even its whole existence was not noted. Differences which may now be stated to exist between the teeth of *M. brandaris* and *M. trunculus* were not found by TROSCHEL.

*Murex trunculus* Linné (Pl. I, Fig. 1).

*Description*

The radula consists of about 150 rows of teeth. It is very similar in its morphology to that of *M. brandaris*. As in the latter, there are 5 cusps on the cutting edge of the central tooth in the same position and size. The tooth is slightly over 4 times as wide as long, and shows a very regularly concave anterior front and a convex posterior edge. The cutting edge is rooted on the basal platform in an almost central position and ends before reaching the margins. The frontal rim is almost as wide as the basal platform and, in contrast to *M. brandaris*, is also present in front of the median cusp. The intermediate, smallest cusps on the cutting edge take a central position between median and outer cusps, or may be rooted slightly closer to the outer cusps. Some teeth show a supporting ridge extending from the outer cusps to the anterior corners, other teeth do not show this feature. The cusps are smooth with exception of the inner side of the outer cusps. Here 2-5 rounded denticles are present. The outer margin of the tooth is well rounded and convex, and the posterior and anterior corners are rounded. There are no ridges or wrinkles near the margins, as in the case of *M. brandaris*.

The lateral teeth are shaped quite like those of *M. brandaris*, but show a somewhat more slender and more hook-like apex.

*Discussion*

TROSCHEL (1866, p. 118, Pl. 11, Fig. 8) figured and described the radula of *M. trunculus* from the Mediterranean Sea. His figure shows an indication of an irregularity on the inner flank of the outer cusps of the central tooth. In his description TROSCHEL does not mention this feature. Differences between *M. brandaris* and *M. trunculus* are expressed in the following features: wrinkles on the outer side of the central tooth close to the margins in the case of *M. brandaris*, while the same area is smooth in the case of *M. trunculus*; wide frontal rim in *M. trunculus* in front of the whole cutting edge, while no frontal rim is present in front of the median cusp in the central tooth of *M. brandaris*; denticles present on the inner side of the cutting edge out the outer cusp in *M. trunculus*, while denticles are found only on the anterior front of the outer cusp of the central tooth in *M. brandaris*; length-width relations differ. Only the last point was drawn but not described by TROSCHEL.

*Trophon muricatus* (Montagu) (Pl. I, Fig. 3)*Description*

The radula consists of about 170 rows of teeth. The central tooth is rectangular in outline, 2.5 times as wide as long. The anterior front is almost straight, with rounded marginal shoulders and a pair of low concavities between them and the central portion of the front. Here the central, main cusp is rooted. There are 5 cusps present on the cutting edge that extends in a low bend from the pointed posterior corners to the central cusp in its anterior position. The outer pair of cusps are second large in their size, form an angle of about 45° with the basal platform, and project over the posterior edge. The central cusp is almost vertical to the basal platform. The intermediate pair of cusps is small and situated in the centre between main and marginal cusps.

The margins of the central tooth are concave, they end in angular anterior corners, and pointed posterior corners that are somewhat drawn out. The posterior edge is slightly convex, bordering the basal platform which is widest at its centre.

The lateral tooth is sickle-shaped and 1.5 times as high as wide. Its base is straight and attached with its whole width. The outer margin bends evenly convexely, the inner margin evenly concavely. The outer corner is angular, the inner is pointed, and the cusp is slender, long and pointed.

*Discussion*

The radula of *Trophon muricatus* has not yet been described in literature. The radulae of some other species of this genus have been described and figured by TROSCHÉL (1866, p. 121-122, Pl. 11, Figs. 15-17). They are closely similar in shape to the Mediterranean species.

*Muricidea blainvillei* Payraudeau (Pl. I, Fig. 4, 5)*Description*

The radula consists of about 270 rows of teeth. The central tooth is of rectangular shape and about twice as wide as long. Its margins are straight to slightly concave. The tooth is only a little wider at the posterior edge than at the anterior front. Both, front and edge, are convex. The cutting edge shows 5 cusps, consisting of a hooked median cusp rooted on the anterior front, and 2 pairs of straight cusps rooted centrally on the base of the tooth. The cusps extend in supporting ridges which are continuous to the anterior front. The intermediate pair of cusps is smaller than the outermost pair. Only the outer flanks of the outer cusps may show one or two low, ridge-like denticles. The anterior corners are rounded, the posterior corners are extended into pointed denticles. The basal platform is widest at its centre and extends below the neighbouring tooth.

The lateral teeth are 4 times as long as they are wide, and are of hook-like shape. Their base is narrow, with a pointed, inner corner, and a rounded outer corner. The cusp is narrow, hooked, and shows rounded flanks and a long, pointed apex.

#### Discussion

The figure of the radula of *Muricidea blainvillei* represented by TROSCHER (1866, p. 118-119, Pl. 11, Fig. 9) from the Mediterranean Sea, shows essentially identical features with that represented here from individuals of this species from Banyuls-sur-Mer. The radula of *M. blainvillei* fits well into the definition given by THIELE (1929) for the genus *Muricidea*.

#### *Thais haemastoma* (Linné) (Pl. I, Fig. 6)

#### Description

The radula consists of about 270 rows of teeth. The central tooth is rectangular in outline, somewhat more than 4 times as wide as long, with angular corners, straight margins, a concave anterior front, and a convex posterior edge. The cutting edge extends from the posterior corners in a straight line towards the centre of the anterior front. It shows three main cusps. The median one is slender, triangular and smooth with a narrow pointed apex. It is rooted right on the anterior front of the tooth and is higher than the marginal cusps. The marginal cusps are wider than the central cusp and are serrated along their cutting edge. 1-6 irregular, rounded denticles may be counted on the inner flank of the marginal cusps. The outer flank reaches to a broad denticle just above the posterior corners of the tooth. Between these knob-like, outermost points of the cutting edge and the apex of the marginal cusps 6-7 hook-like denticles are present.

The frontal rim of the central tooth is wide near the margins and thins out towards the centre of the front. The posterior platform is very narrow below the outermost denticles of the cutting edge, and is widest near the centre of the posterior edge. It forms an angle somewhat smaller than 90° with the cutting edge.

The lateral tooth is shaped like that found in the two members of the genus *Murex* discussed before. It is about twice as long as wide and is sickle-shaped. The basal platform is very thin and comprises a narrow ribbon on the evenly convex posterior edge. This platform is turned evenly into the cutting edge with the long, hook-like cusp. The inner flank of this long, thin pointed cusp is sharp-edged, while the outer flank is rounded. Only very little wear could be noted on teeth of the used radula portions.

#### Discussion

TROSCHER (1866, Pl. 12, Fig. 8) figured the radula of *T. haemastoma* from the Mediterranean Sea. His figure is correct in a general

way, but is slightly more angular than found in reality. TROSCHER only found a few denticles on the outer cutting edge present between the marginal cusps and the outermost knobs. This feature is of no generic or species-specific importance, as own studies on radulae from members of this species coming from the Caribbean Sea and the Canary Islands have shown. Young individuals of this species will show fewer denticles than older ones, so that the serration of the cutting edge in *T. haemastoma* only reflects the stage of the ontogenetic development of the individual. The radula of *Nucella lapillus* (Linné) is intermediate in its morphology between *Thais* on one side and *Ocenebra* on the other side (Pl. I, Fig. 7).

*Ocenebra edwardsi* (Payraudeau) (Pl. II, Fig. 2, 3)

*Description*

The radula consists of about 200 rows of teeth. The central tooth is of rectangular outline, about twice as wide as long. The anterior front and posterior edge are convex. The anterior front of one tooth overlaps onto the posterior edge of its follower in such a way that the rounded, somewhat extended, anterior corners can be fitted into the embayment formed by the pointed, slightly drawn out, posterior corners and the convex posterior edge of the tooth in front. The margins are straight, and the tooth is slightly wider along its posterior edge than at the anterior front. The cutting edge shows 5 main cusps, the outermost pair of cusps being the smallest. These cusps are situated above the corners of the posterior edge and extend into a broad supporting ridge that extends almost to the anterior corner. The intermediate pair of cusps is rooted on about the median portion of the tooth and is formed by broad cusps almost as long as the central cusp. The central, smooth-sided, hook-like cusp is rooted at the anterior front which is bulging out at the point of its insertion. The central cusp forms an angle of about 90° with the basal platform, while the other cusps of the cutting edge are rooted on the platform to form with it an angle smaller than 90°. The inner flank of the intermediate cusps show one or two small, pointed denticles. Between intermediate cusps and outer cusps the cutting edge is serrated by 3-5 pointed denticles. These extend into anterior direction in ridges ending before they have reached the anterior front. The basal platform is widest at the centre of the tooth, and clings out before reaching the corners of the posterior edge.

The lateral teeth are sickle-like in shape with a short basal edge, and are about three times as long as they are wide. Their base is bilaterally flattened, and their cusp is hook-like, pointed, showing a sharp inner edge and a rounded outer edge. The inner posterior corner has a hooked end. Quite strong wear was often noted on used portions of the radula, effecting with special strength the three central cusps of the central tooth.

### Discussion

The radula of *O. edwardsi* is still unknown from literature. It is very similar to the radula of *O. erinacea* and *O. aciculata*.

### *Ocenebra craticulata* (Brocchi) (Pl. II, Fig. 5, 6)

#### Description

The radula consists of about 150 rows of teeth. It is very similar to the radula of *O. edwardsi* and *O. erinacea*. As to the radula of *O. aciculata* only minute differences can be stated.

The central tooth is almost 2.5 times as wide as long and is of rectangular shape. It shows a convex edge and front and straight margins, and is only slightly wider posteriorly than anteriorly. The median cusp is pointed, vertical to the basal platform, and rooted near the anterior front. The marginal cusps are rooted right above the pointed posterior corners. The cutting edge, aside from the median cusp, is inclined towards the basal platform, denticles and cusps pointing backwards. The intermediate, strong, triangular cusps show one denticle on their inner flanks. The cutting edge between intermediate and outer cusps is serrated by 2-3 pointed denticles.

The lateral tooth is bilaterally flattened, sickle-like in shape, shows a hook-like point and a spade-like, expanded base. The basal corners are rounded. This tooth is about 4 times as long as wide.

#### Discussion

THIELE (1929, Fig. 327) figured the central tooth of *O. craticulata* (as *Tritonalia brocchii*). This radula tooth is quite similar to that of individuals from Banyuls, the only difference being that 4 denticles instead of 2-3 are present between outermost and intermediate cusps. Among the individuals analysed from Banyuls-sur-Mer were young and adults so that this difference in the cusp number is not due to ontogenetic differences.

### *Ocenebra erinacea* (Linné) (Pl. II, Fig. 4)

#### Description

The radula shows about 250 rows of teeth. It resembles very much that of *O. edwardsi* in respect of the shape of the central tooth. As in *O. edwardsi* this tooth is rectangular in shape, a little less than two times as wide as high and shows 5 main cusps on the cutting edge. The latter is strongly bent forwards with its centre, ends at the posterior corners and shows a smooth, hook-like central cusp rooted on the forward projecting anterior front. The triangular, large, intermediate pair of cusps shows one pointed denticle on its inner flank. The cutting

edge between intermediate cusps and outer cusps is serrated by 4-6 pointed denticles. The posterior corners are extended into a pointed denticle.

The lateral teeth show more differences to those of *O. edwardsi* than the very similar central teeth. The base of the lateral tooth is bulbous and narrow, with a hook-like, inner, posterior corner and also a dented, outer, posterior corner. The tooth is about 5 times as long as wide and sickle-shaped with a pointed, narrow apex.

### Discussion

TROSCHER (1866, Pl. 11, Fig. 11, 12) described and illustrated two varieties of radulae from *O. erinacea*. They agree in most details with the teeth presented here and show some variation in the number of denticles present between the outermost and intermediate cusps of the central tooth. This difference in denticle number present within each of the species makes it impossible to differentiate between the central teeth of the radulae of *O. erinacea*, *O. edwardsi* and *O. craticulata*.

*Ocenebra aciculata* (Lamarck) (Pl. I, Fig. 8; Pl. II, Fig. 1).

### Description

The radula consists of about 180 rows of teeth. It agrees in general with that of *O. craticulata*. The central tooth is almost twice as wide as long. The denticles of the flanks of the intermediate cusp are long and pointed to short and thickened. The inner flank shows one solid denticle and the outer 2-4 denticles.

The base of the bilaterally flattened lateral tooth is wide, and there is a denticle present on the inner basal corner. The tooth is about 3 times as high as wide.

### Discussion

TROSCHER (1866, p. 120, Pl. 11, Fig. 13) figured and described the radula of *Ocenebra corallina* Scacchi from Messina. This species is considered to be a variety of *O. aciculata*. Individuals from Banyuls-sur-Mer which could be placed into the variety *O. corallina* usually showed 4 low denticles between the intermediate and the outermost cusp of the cutting edge. But since this number of denticles can also be counted on individuals of the typical *O. aciculata* variety the number of denticles can not be considered to be of taxonomic value.

*Columbella rustica* (Linné) (Pl. II, Fig. 7, 8)*Description*

The radula consists of about 90 rows of teeth. The central tooth is almost 3 times as wide as long and consists of a fully attached basal plate without a cutting edge and cusps. The anterior corners are pointed, the anterior front is straight, and the posterior edge forms an even convex arch with the margins.

The lateral teeth are of much greater size than the central teeth. They form three-cuspid, hook-like structures with a narrow basal attachment to the membrane. Here, at the base, they are as wide as long. They are about 3 times as high as wide at their base. The basal platform is twisted away from the main stalk of the tooth to form nearly a right angle with it. The tooth is attached to the membrane only with the basal platform along its inner side, while the outer margin of the basal platform remains unattached. The outer corner is drawn out into a pointed denticle.

The outer flank of the lateral tooth is straight and shows a rounded edge. Near the apex the flank is evenly turned inwards towards the pointed, sharp main cusp. The inner flank shows a sharpened cutting edge with three cusps. The outer, uppermost, main cusp is pointed, and hook-like, while the median one is more like a blade in shape, and is set off from the main cusp by a deep cleft. The lower, inner cusp is extended into a lamella continuous with the lower half of the cutting edge. The point of the lower cusp is twisted inwards towards the main axis of the tooth. The lamella of the lower cusp is twisted when reaching the edge of the basal platform and is continuous with its outer edge, ending in the basal denticle.

*Discussion*

TROSCHER (1866) had noted that the radula of the Columbellidae is so characteristic in shape that it can determine right away whether a neogastropod species belongs to this family or not. He had found that the radula of *C. rustica* from the Mediterranean Sea is very similar to that of *C. mercatoria* (Linné) from the Caribbean Sea (see also MARCUS and MARCUS 1962). TROSCHER figured the radula of *C. rustica* (Pl. 9, Fig. 2). In his description and figures of both species of the genus *Columbella* the characteristic orientation of the cusps on the lateral tooth was not mentioned in detail. This detail, however, proves to be the most significant feature in differentiating the radulae of the different species of this family.

TROSCHER measured the height to be only twice the width in the lateral tooth of *C. rustica*. This is not correct in the case of the species from Banyuls-sur-Mer, and is also not the case for individuals of this species from the Canary Islands. Here the lateral teeth are more slender and measure three times their width in length.

The twisted base of the lateral tooth of *Columbella* was called « Articular-Fortsatz » by TROSCHÉL. From his drawings and his description it can be gathered that he thought that this extension was set off from the actual tooth. This is not the case. The tooth is just twisted sharply before reaching its attachment to the basal membrane. If this twist is straightened out the lateral tooth acquires a more normal buccinid shape with three cusps on the cutting edge as seen in the genera *Chauvetia*, *Euthria*, or *Pisania*. In contrast to these the outer flank of the outer cusp has been extended and the inner cusps have been incorporated onto the inner flank of the main cusp, thus forming the cutting edge.

*Mitrella scripta* (Linné) (Pl. III, Fig. 1)

*Description*

The radula consists of about 120 rows of teeth. The single teeth show in general, the same shape as in *Columbella rustica*, but there are sufficient differences in detail to separate both species from each other. The central tooth is 2.5 times as wide as long, shows a straight anterior front and an evenly convex posterior edge. There are no posterior corners and the anterior corners are extended into small projections.

The lateral teeth are about 3 times as high as wide at their bases. The basal portion is bent towards the main axis of the tooth by about 90°. The attached basal edge is somewhat wider than the basal platform is long. The outer corner and end of the twisted cutting edge shows a minute denticle. The outer flank of the free portion of the tooth is evenly bent and ends in the hook-like outermost cusp. The intermediate cusp is of the same shape and size. Between the two upper cusps and the more rounded, bilaterally flattened lower, or inner cusp, a deep rounded embayment is seen. The lower half of the cutting edge only shows this inner denticle which does not extend into lamella as in the case of *C. rustica*.

*Discussion*

TROSCHÉL (1866, Pl. 19, Fig. 7) figured and described the radula of *M. scripta*. TROSCHÉL had differentiated two genera of Columbellidae, the genus *Columbella* and the genus *Pyrene*. *Mitrella scripta* belonging to the second of these genera. *Pyrene*, in contrast to *Columbella*, in TROSCHÉL's differentiation, owns lateral teeth with hook-like cusps separated by a deep embayment from the third cusp and from each other. In *Columbella* the cusps are supposed to be separated by narrow clefts. The lowermost cusp is the basal lamella in TROSCHÉL's terminology. This will form a blunt cusp in *Pyrene* and no cusp in *Columbella*. A further difference between both genera, according to TROSCHÉL, is found in the twisted base,

the so called « Articular-Fortsatz » of TROSCHEL. Here *Pyrene* in contrast to *Columbella* is supposed to have no outer basal denticle.

THIELE (1929), like TROSCHEL, differentiates in the typical Columbelloidea only the genera *Pyrene* and *Columbella*. But here, radula differences between both genera are only related to the spacing of the cusps on the lateral teeth. In *Columbella* this spacing is supposed to be very narrow and only clefts are seen between the cusps, while in *Pyrene* the spacing of the cusps is supposed to be wide.

All these characters, basal denticle as well as cusp-spacing, seem to be of little reliability. *Mitrella scripta* shows a clear basal denticle, even if smaller than that seen in *Columbella rustica*. On the other hand, the upper cusps of *M. scripta* show a close spacing and the lowermost cusp of *C. rustica* shows a clear point. Both these features are supposed to be absent in the respective genera. The only difference remaining is the presence of a lamella on the lower cutting edge of the lateral tooth in *Columbella* and a lack of such a feature in *Mitrella scripta* and the other two described representatives of this genus.

#### *Mitrella minor* (Scacchi) (Pl. III, Fig. 2)

##### *Description*

The radula consists of about 120 rows of teeth. The general shape of the teeth of the radula resembles very much those of *M. scripta*. The central tooth is 1.5 times as wide as high and shows rounded posterior corners and pointed anterior corners. The margins are weakly convex. The anterior front and the posterior edge are straight.

The lateral tooth is about 3.5 times higher than it is wide at the base, which is bent from the main tooth axis by almost a right angle. There are three cusps on the sharpened inner cutting edge. The outer flank is rounded, in its lower portion straight and in its upper portion evenly bent into the uppermost cusp. The two upper cusps are hook-shaped. They are placed in the upper third of the cutting edge. The lower cusp is flattened-triangular in shape with a rounded outer flank, an inward pointing apex, and a straight, inner flank. It is separated from the median cusp by a deep and wide embayment. The lower cusp is placed in the centre of the lower two thirds of the cutting edge. In its lower portion its inner flank is included into the twist at the bending edge of the tooth. The outer corner of the basal platform shows no denticle and is angular. The attached basal edge is straight and somewhat longer than the unattached outer margin.

##### *Discussion*

The radula of *Mitrella minor* is still unknown from literature. It is quite similar to the radula of *M. scripta* and *M. gervillei*. Its

main difference lies in the triangular inner cusp of the cutting edge of the lateral tooth.

*Mitrella gervillei* (Payraudeau) (Pl. III, Fig. 3)

*Description*

The radula consists of about 120 rows of teeth. The central tooth is fully attached to the membrane and about 1.5 times as wide as long. The tooth thins out towards the anterior front which is straight and ends in pointed corners. The margins and the posterior edge form an even high arc.

The lateral teeth are quite like those of *M. scripta*. They are about three times as high as they are wide at their base. The base is twisted off from the main tooth-axis with about a right angle and is attached along the basal edge, while the outer margin is free. Some teeth show a rounded denticle on the outer corner, others do not.

*Discussion*

This radula differs from that of *M. scripta* only in its dimensions of the central tooth.

*Chauvetia minima* (Montagu) (Pl. III, Fig. 4)

*Description*

The radula consists of about 130 rows of teeth. The central tooth is of about quadrangular outline with straight margins. The anterior front merges in the radula membrane and is concave. The posterior edge shows one large central cusp which is continuous with the basal platform of the tooth. This cusp is pointed and somewhat claw-like in shape with the tip pointing towards the radula membrane.

The lateral tooth is 3-cuspid with the outermost cusp largest and the innermost cusp smallest. The lateral tooth is about as wide as high. Its base is evenly concave and forms the attachment to the membrane. On this attachment the whole tooth can be erected at the bending of the radula ribbon. The outer basal corner is drawn out and pointed, while the inner corner forms a right angle. The cusps are pointed and claw- or hook-like in shape.

*Discussion*

The radula of *Chauvetia minima* is still unknown from the literature. THIELE (1929, Fig. 357) figured the radula of *Chauvetia mamillata* (Risso) which is essentially alike that of the representative of this genus from Banyuls-sur-Mer.

*Euthria cornea* (Linné) (Pl. III, Fig. 5)*Description*

The radula consists of about 100 rows of teeth. The central tooth is of roughly triangular shape, about as wide as long. Aside from the posterior, tricuspid cutting edge it is fully attached to the basal membrane. The margins are straight to slightly convex and form a right angle with the anterior corners which may be drawn out into little points. The anterior front is evenly concave. The three cusps of the cutting edge are of about equal size and shaped somewhat claw-like with points inclined towards the basal membrane. The cusps extend in supporting ridges some way onto the basal platform.

The lateral teeth are slightly larger than the central teeth and also as wide as high. The basal edge of the lateral tooth is straight to slightly concave and attached along its whole length. The inner basal corner is pointed while the outer is rounded. Both corners are extended and twisted somewhat to form a narrow basal platform. The cutting edge is inserted right on this narrow platform and aside from its inner and outer margin takes up its whole width. There are three pointed cusps, the outermost the largest, the inner two sometimes of equal size, often the central one smaller than the inner one. Their long pointed cusps show hooked apices bend inwards. No wear was noted on used portions of the radula.

*Discussion*

TROSCHER (1886, Pl. 7, Fig. 11) figured and described the radula of *Euthria cornea* from Messina. His figure shows small outer cusps on the cutting edge of the central tooth. This feature is not present in individuals of this species collected in Banyuls-sur-Mer. This indicates, that some variability of the radula morphology has to be expected within this species. THIELE (1929) disregarded TROSCHER's drawing and mentioned only the presence of three cusps on the posterior edge of the central tooth of *Euthria*, as seen also in the here represented case.

*Engina bicolor* (Cantraine) (Pl. III, Fig. 6)*Description*

The radula consists of about 150 rows of teeth. The teeth are, essentially, like those seen in *Euthria cornea*. There are only few differences. The central tooth is of triangular shape and shows 3 pointed cusps at the posterior edge. In contrast to *E. cornea* the tooth is longer than wide and the anterior front is more strongly concave.

The lateral teeth show a broad attachment by their bases, and are shaped quite like those of *E. cornea*, perhaps with more solid cusps and with less well differentiated basal platform.

### Discussion

The radula of representatives of the genus *Engina*, following TROSCHER's (1866) definition, should show different teeth than those seen in *Engina bicolor*. THIELE's (1929) definition of the genus *Engina*, in contrast to TROSCHER's data, mentions central teeth bearing 3-7 cusps, lateral teeth 2-3 cusps, and therefore it would also include a radula like the one described here. The type of the genus is *Engina zonata* Gray which shows 5 cusps of the central tooth (TROSCHER, 1866, p. 84). With regard to their radula morphology the genera *Euthria* and *Engina* should be considered as very closely related to each other.

### *Pisania dorbignyi* Payraudeau (Pl. III, Fig. 7)

### Description

The radula consists of about 130 rows of teeth. The central tooth is of squarish outline with three cusps orientated in almost the same plane as formed by the basal platform. While the basal platform (consisting of the extended frontal rim) is fully attached to the membrane, the cusps of the cutting edge are free and extend from the posterior edge. The margins of the tooth are straight to slightly concave and the anterior front is evenly convex. The corners are angular. The three median cusps of the cutting edge are of equal size, one pointing straight forwards, the others somewhat towards the sides. On its margins the cutting edge may be straight or inclined towards the posterior corners. 1-2 denticles or knob-like projections may be present on this edge.

The lateral teeth are very similar in shape to those of *Euthria cornea* and *Engina bicolor*. They are somewhat higher than wide, show three hook-like cusps, the outer being the largest. The base is slightly concave or straight and extended into rounded corners. The innermost cusp is the second largest and of about half size of the outer cusp. The central cusp is the smallest. No wear was noted on the teeth of the used portions of the radula.

### Discussion

TROSCHER (1866) had found that the only difference between the genera *Pisania* and *Cantharus* regarding the radula morphology can be seen in the shape of the inner flank of the lateral teeth. This inner flank should be denticulated in the genus *Cantharus* and smooth in the genus *Pisania*. If this characteristic is used, the species of *P. dorbignyi* must be included in the genus *Pisania* and not in the genus *Cantharus* as suggested by some authors. CERNOHORSKY (1971) also stated that the radulae of tropical members of the genus *Cantharus* (*Pollia*) are basically similar to the

radula of *Pisania*, except that the inward facing edge of the inner cusp of the lateral tooth is always serrated. THIELE (1929) resolved this problem in his scheme of classification stating that within the genus *Cantharus* the inner flank of the inner cusp of the lateral tooth « sometimes » is crenellated.

*Pisania striata* (Gmelin) (Pl. III, Fig. 8; Pl. IV, Fig. 2)

*Description*

The radula consists of about 90 rows of teeth. It is very similar to that of *P. dorbignyi* as to shape of the teeth, but in contrast to the latter shows much more variations in cusp number and dimensions of the teeth.

The central tooth is of rectangular to square outline, and it may or may not be wider than long. The margins are straight to concave and the anterior front is concave. The cutting edge is situated at the posterior edge and may show between 4 and 7 cusps. The central cusp is the largest and is generally accompanied on each side by one cusp of almost equal size. Often an additional pair of cusps is found on each side of the 3 central cusps, but these continuously smaller cusps may or may not be present. The variation in cusp number can occur within the individual teeth of one radula ribbon.

The lateral tooth usually has a shape very similar to that observed in *C. dorbignyi*. It is about as high as wide and counts three cusps, the outer of which is the largest, the inner the second largest. But in some portions of the radula, the lateral teeth may be somewhat wider than high and may show two intermediate cusps instead of one. One of these cusps may even show a split apex.

*Discussion*

TROSCHER (1866, Pl. 7, Fig. 2) described and figured the radula of *Pisania striata* from the Mediterranean Sea. He also noted the aberrations of the symmetry within the teeth of this species, but found that such aberrations, if present, can be observed throughout an individual radula. No variation was supposed to exist within the teeth of one individual radula, in TROSCHER's opinion. This can not be substantiated by the present results. The variation of cusp numbers will occur within one individual radula, and neighbouring teeth will show different cusp numbers.

*Buccinum humphreysianum* Bennet (Pl. IV, Fig. 4)

*Description*

The radula has about 100 rows of teeth. The central tooth is of rectangular outline and twice as wide as long. The cusps are situated

at the posterior edge and project over it. They are continuous with the plane of the basal platform which is an extended frontal rim. The posterior edge and the margins are straight, while the anterior front is evenly concave. The posterior corners are angular, and the anterior corners are extended into rounded or angular projections. The tooth is attached fully to the basal membrane and only the 5-6 pointed cusps are free. The outermost pair of cusps on the cutting edge is inserted inwards from the posterior corners. Between them 3-4 equal sized cusps are present.

The lateral teeth are of very similar shape as those found in the genus *Pisania*. They may be just as wide as high and in this case usually show three cusps. The outer cusp is by far the largest, and the central cusp is the smallest. Other lateral teeth may be somewhat wider than high and may show 2 intermediate cusps. The basal corners of the lateral teeth are extended into rounded shoulders.

### Discussion

TROSCHER (1866) had noted that the genus *Buccinum* can easily be distinguished from related genera by its characteristic radula. The characteristics are restricted to the central tooth which is wider than long, shows a straight cutting edge with 4-7 cusps and an anterior front with projecting corners. If we compare the adult radula of *Buccinum undatum* Linné (Pl. IV, Fig. 3), TROSCHER (1866, Pl. 6, Fig. 10) with that of *B. humphreysianum* (Pl. IV, Fig. 4), a difference in cusp number can be seen. But comparison of TROSCHER's figure with those of the radula of individuals of *B. undatum* from the North Sea (Oosterschelde) already show the variation of cusp number (6 in the former, 7 in the later) present within this species. These individual differences can be found within one individual radula and may also be related to the stage of the ontogenetic development of the animal. To demonstrate this, the radula of a newly hatched individual of *Buccinum undatum* is figured here (Pl. IV, Fig. 1). The lateral teeth in this young individual show only three cusps and the central teeth are longer than wide and have 5 cusps only. During the ontogeny the number of cusps increases and the width length relation of the teeth changes. The radula of the young *B. undatum* resembles very closely that of the genus *Pisania*. Thus the close relationship between these two genera is concluded from these radula similarities, confirming THIELE's scheme of classification. This author had united the genera *Buccinum* and *Pisania* within the family Buccinidae. The variation in the cusp number found in the radula of *B. undatum* and *B. humphreysianum* is so strong that both species can not be separated from each other by radula characteristics.

*Nassarius granus* Lamarck (Pl. IV, Fig. 5)

*Description*

The radula consists of about 50-70 rows of teeth. The narrow central tooth is about 3 times as wide as high. It is evenly bent with deeply concave anterior front forming almost a hemicircle and with evenly convex posterior edge. The margins are straight, ending in angular posterior corners and extended, pointed, anterior corners. There are 11-13 cusps rooted on the posterior edge, all of dagger-like shape and of almost equal size, with the exception of the outermost pair which is of rounded shape.

Between central and lateral tooth a triangular, intermediate tooth is found which is slightly larger than in the case of *Nassarius corniculus*. It is fully attached to the basal membrane and shows no cusps.

The lateral tooth is slightly higher than wide and shows two hook-like cusps, the outer of which is the largest. The inner cusp is broader than the outer cusp. Its inner margin shows a low denticulation by 2-5 knob-like denticles. No difference was noted between radulae isolated from male or female individuals.

*Discussion*

The radula of this species is not known from the literature. TROSCHEL (1866) had observed the intermediate teeth, like those seen in the radula of *N. granus*, also in many other species of this genus. He called these teeth « accessorische Platten » and expressed the opinion that they are rudimentary teeth. He therefore considered the lateral teeth of the *Nassarius* radula to be analogous to the marginal teeth of the taenioglossate radula. The presence or absence of these intermediate teeth was used by THIELE (1929) to differentiate groups within the genus *Nassa* (= *Nassarius*). *Nassarius pfeifferi* (Philippi) (Pl. IV, Fig. 7) and *N. cf. watsoni* (Kobelt) (Pl. IV, Fig. 8) from the Canary Islands show radulae quite similar to those of *N. granus*. The only difference is found in the existence of denticles of variable size and number on the outer flank of the inner cusp of the lateral tooth. Therefore these species from the Canary Islands can be considered as intermediary between *N. granus* and *N. corniculus* in respect of their radula morphology. In respect to their shell morphology the 4 species are rather similar. All show smooth, often shiny shells and about the same size and shape.

*Nassarius corniculus* (Olivi) (Pl. IV, Fig. 6).

*Description*

The radula consists of about 60 rows of teeth. The narrow, wide, central tooth shows a concave, hemicircular, anterior front extending

into long, drawn-out corners. The margins are straight. The tooth is about 3 times as wide as high. The posterior edge is evenly convex, and has up to 17 cusps. The cutting edge extends onto the posterior corner. Here, at the outer portion of the cutting edge, 3-4 continuously larger cusps are found. On the central portion of the cutting edge 9 equal sized cusps are rooted. The axis of these dagger-like, pointed cusps is continuous with the basal platform. Only the cusps are not attached to the radula ribbon while the remainder of the tooth is fully attached to its basal membrane.

Between central and lateral tooth a small triangular tooth is present. It is fully attached to the membrane, shows no cusps and is about as long as wide.

The lateral tooth demonstrates a straight posterior edge and is about as wide as high. The outer, hook-like, pointed cusp is the largest, the inner the second largest. There are 3-6 small, hooked, intermediary cusps arranged on the cutting edge. Within neighbouring lateral teeth the number of these small central cusps varies considerably. In the used portions of the radula the cusps on the central and lateral teeth show little wear, but sometimes are broken off.

### Discussion

TROSCHER (1866, Pl. 8, Fig. 13) described the radula of *N. corniculatus* from the Mediterranean Sea. He noted only 11 cusps on the central tooth, but 3-5 small, intermediate cusps on the lateral tooth. This may indicate that there is considerable variation in the number of cusps, as well on the central tooth as on the lateral tooth, within different individuals of this species. TROSCHER, in addition, noted the presence of a lamella on the inner margin of the lateral tooth. Such a feature was not visible on radulae of this species from Banyuls-sur-Mer.

*Nassarius neriteus* (Linné) (Pl. V, Fig. 1).

### Description

The radula consists of about 60 rows of teeth. The central tooth is narrow and evenly bent. It is almost 3 times as wide as long, shows a deeply concave anterior front, and an evenly convex posterior edge. On the latter the cusps of the cutting edge are rooted. The margins are straight, ending in pointed, drawn out, anterior corners and angular posterior corners. On the cutting edge 11-15 teeth may be counted. The 7 central ones are dagger-like in shape and almost of equal size. The remaining marginal cusps are reduced in size and often rudimentary or missing.

Between central and lateral tooth a small, triangular, intermediate tooth is present, fully attached to the basal membrane and without cusps.

The lateral tooth is about as wide as high. It shows 4-5 cusps, the outermost of which is the largest. The inner cusps are of about the same size. The two innermost cusps may fuse to form a broad inner cusp. If 5 cusps are present the two innermost cusps are like the following central cusps. The base is straight and the corners are angular.

#### Discussion

TROSCHER (1866, Pl. 8, Fig. 11) described in detail the radula of *Nassarius neriteus*. His material from Messina must have come from the same species as found in Banyuls-sur-Mer. He noted 13-15 cusps on the central tooth and 4-6 cusps on the lateral tooth. The figure 12 on plate 8 of TROSCHER's study illustrates the radula of *N. neriteus* from the Adriatic Sea, which is quite different from TROSCHER's *N. neriteus* of Messina. This Adriatic radula may perhaps be that of *N. pellucidus* (Risso) and not of *N. Neriteus*.

*Nassarius reticulatus* (Linné) (Pl. V, Fig. 2).

#### Description

The radula consists of about 60 rows of teeth. It is very similar in shape to that of *N. incrassatus*. The central tooth is narrow and evenly bent into bow-like shape. It is almost 3 times as wide as long. It forms almost a semicircle with its concave anterior front. The anterior corners are extended into points, and the margins are straight. The posterior corners also form the ends of the cutting edge. Here 2-3 rudimentary cusps are present on each side. Between these 9 pointed cusps are found, the 3-5 central ones of equal size, the other ones of smaller size.

No intermediate tooth is present between the central and the lateral tooth. The latter is in shape quite similar to that of most other members of the sculptured representatives of the genus *Nassarius*. It is slightly higher than wide and shows two cusps. The outer, larger cusp is smooth and has a hooked end. The inner cusp may or may not show a few low denticles at the outer base of its flank. The inner corner is extended into a knob, while the outer corner is rounded.

#### Discussion

TROSCHER (1866, p. 96) described the radula of this species. In his description only 8 cusps were noted to be present on the central tooth, much less than could be counted here. TROSCHER also noted that the outer base of the lateral tooth could or could not be crenellated. The difference in cusp number on the central tooth between TROSCHER's material of this species and the material from Banyuls-sur-Mer indicates the great variability of this feature within the species *N. reticulatus*.

*Nassarius costulatus* (Brocchi) Pl. V, Fig. 3).*Description*

The radula consists of about 70 rows of teeth. The central tooth is very similar to that of *N. reticulatus* in shape. It is a bit more than twice as wide as long and has 8 large central cusps besides 2-3 rudimentary ones on the sides of the cutting edge.

The lateral tooth shows 2 cusps and is slightly higher than wide. There is some crenellation on the inner flank of the inner cusp, as in the case of *N. granus*.

*Discussion*

The radula of *N. costulatus* is still unknown from literature.

*Nassarius incrassatus* (Ström) (Pl. V, Fig. 5, 6).*Description*

The radula consists of about 60 rows of teeth. The shape of the central tooth is related to the sex of its carrier. The male radula shows angular central teeth which are less than twice as wide as long. The central teeth of the female are wider than twice their length and form a narrow arc. While here the margins are convex in their course, they are straight in the male radula. The cusps are rooted on the posterior edge. The female has 7-9 cusps, and the male 9-11 cusps. The marginal cusps are smaller than the central cusps and the outermost pair, which is similar in the radula of both sexes may be missing. The female radula shows 3-4 solid, widely-spaced central cusps. The male radula has 6-7 equal-sized central cusps.

There is no intermediate tooth. The shape of the lateral tooth does not depend on the animal's sex. It is somewhat wider than high and shows one larger outer and another, smaller inner cusp. Its base is straight. The point of the inner cusp is twisted inwards. It may show a crenellation or low tuberculation on the inner cutting edge of its outer flank, while the inner flank is straight.

*Discussion*

TROSCHER (1866) had noted that some species of the Nassariidae show sexual differences in the shape of their central teeth. He found that usually the male shows more cusps on these teeth than the female. In TROSCHER'S description of the radula of *N. incrassatus* this difference was not mentioned and perhaps not noted. TROSCHER described the typical knob-like extension of the inner corner of the lateral tooth. He noted 9 cusps on the central tooth but did not find a crenellation on the outer flank of the inner cusp of the lateral tooth.

*Nassarius pygmaeus* (Lamarck) (Pl. V, Fig. 4).

*Description*

The radula consists of about 50 rows of teeth. The central tooth is a little less than three times as wide as long. It is evenly bent with deeply concave anterior front and convex posterior edge, which bears the cutting edge. The cusps show a very similar arrangement as seen in *N. reticulatus*. Between the 2-3 outer, rudimentary cusps 10-11 pointed cusps of almost equal size are present.

The lateral tooth is about as high as wide and shows two cusps, as usually seen in the members of the genus *Nassarius*. The inner, lower cusp shows a denticulation of the inner and the outer flank. These denticles of the cutting edge may be very low, absent, or well developed. Sometimes they form small additional cusps on top of the inner cusp.

*Discussion*

The radula of *Nassarius pygmaeus* is still unknown from the literature. Very similar radulae to that of *N. pygmaeus* are seen in *N. reticulatus*, *N. costulatus*, and *N. incrassatus*.

*Fusus rostratus* (Olivi) (Pl. VI, Fig. 1).

*Description*

The radula shows about 200 rows of teeth. The central tooth is almost twice as long as wide and is of claw-like shape. It shows a straight posterior edge from which 3 equal sized cusps project backwards. The margins are slightly concave running into inward direction to meet at the anterior end of the tooth.

The lateral tooth is about 3 times as wide as long. It shows a straight to slightly concave base and a cutting edge with 7-8 cusps. These cusps, with exception of the innermost and the outermost, are all of equal size showing some variation in the dimensions of the individual teeth. The innermost cusp projects inwards and is rooted close to the inner basal corner. The outermost cusp may be absent. The lateral tooth is of equal height throughout most of its width. Its basal corners are angular.

*Discussion*

Members of the genus *Fusus* in THIELE'S (1929) definition show three cusps on the central tooth of their radulae and 5-12 cusps on the lateral tooth. A radula very similar to that of *F. rostratus* can be found in *F. syracusanus* (Linné) which was figured and described by TROSCHER (1866, Pl. 5, Fig. 19). In this species, which is also found near Banyuls-sur-Mer, we can find 12 cusps on the lateral tooth and the same morphology of the central tooth as in *F.*

*rostratus*. Therefore only the number of cusps on the lateral tooth differs in both closely related species.

*Pusia tricolor* (Gmelin) (Pl. V, Fig. 7).

*Description*

The radula consists of about 40 rows of teeth. The central tooth is of roughly rectangular outline and somewhat more than twice as wide as long. The anterior front is concave with rounded shoulders, ending in rounded corners. The margins are straight. The posterior corners form right angles and are the ending points of the cutting edge. The latter shows 3, about equal, pointed cusps. The posterior edge is weakly convex. A narrow, rudimentary basal platform is present and forms an angle of almost 45° with the cusps of the cutting edge. All three cusps project over the posterior edge and come to rest on the frontal portion of the posterior, neighbouring tooth in the relaxed, unbent radula.

The lateral tooth is of simple, sickle-like shape. It is almost 3 times as high as wide at its base and shows a slender, pointed cusp. The base is flattened and twisted from the main stalk of the tooth to form a solid attachment to the radula membrane. The inner and the outer basal corners are rounded.

*Discussion*

The radula of *Pusia tricolor* fits well into the definition and figures of members of this genus presented by THIELE (1929, Figs. 393, 394). Radulae isolated from individuals of *Strigatella zebrina* (Orbigny) from Lanzarote, Gran Canaria, and Fuerteventura (Canary Islands) are in most details quite similar to the radula found in *Pusia tricolor* (Pl. 5, Fig. 8). This indicates that *S. zebrina* can not be considered to belong to the genus *Strigatella*, but has to be included into the genus *Pusia*, and here in close relation to *Pusia tricolor*.

*Mitra cornicula* (Linné) (Pl. VI, Fig. 2).

*Description*

The radula consists of about 80 rows of teeth. The angular central tooth is slightly more than twice as wide as long. It shows a straight anterior front and posterior edge. The margins end in rounded anterior and pointed posterior corners. The latter are drawn out in a cusp-like extension. The 5 solid, triangular cusps are rooted on the central portion of the basal platform covering with their bases most of it. So only a narrow anterior rim is present, and also only a narrow basal platform near the central portion of the posterior edge is developed. The cusps of the cutting edge are inclined with about 45°, with their points showing backwards. The three central cusps are of equal size, and the marginal pair is somewhat smaller.

The lateral tooth is over 5 times as wide as long. It shows 14 to 15 cusps and is ribbon-like in shape. It is not quite regularly rectangular but bent in such a way that a concavity of the anterior front in its inner portion and a corresponding bulge of the posterior edge are present. The inner posterior corner is pointed and cusp-like in shape. The other corners are angular to rounded. The cusps increase in size very slowly, starting at the outside of the cutting edge and becoming larger until they reach the cusp rooted at the bending place of the tooth. From here onwards the 3 inner cusps decrease in size again. Only the outermost cusp may be present or absent, all others show solid, triangular shape and are inclined towards the basal platform by an angle somewhat smaller than 45°.

### Discussion

TROSCHER (1866, Pl. 6, Fig. 5) observed and figured the radula of *Mitra cornicula* (= *M. cornea* Lamarck). He noted 7 cusps on the central tooth, but included in this number the pointed posterior corners. The cusps on the lateral teeth in TROSCHER's observations vary in number between 14 and 16. Here again the basal corner was included in the number of cusps counted. TROSCHER only noted, as difference between the radulae of the Mitridae and the radulae of the Fasciolaridae the presence of more cusps on the central tooth in the former family. But this is not the only, and not the greatest difference. Much more emphasis can be placed on the position of the cusps on the teeth. While in the Fasciolaridae the cusps are rooted at the posterior edge and are continuous with their length-axis with the plain of the basal platform, in the Mitridae the cusps are rooted solidly on the basal platform and rise from it.

### *Persicula miliaria* (Linné) (Pl. VI, Fig. 3)

#### Description

The radula consists of about 120 rows of central teeth only. The central teeth are rooted on the radula membrane very closely to each other so that in their resting position they overlap considerably with each other. The anterior front is deeply concave. Each tooth, therefore, is roughly heart-shaped with a strong median cusp and a very variable number of marginal cusps. There are 3-6 smaller cusps one each side of the central cusp. Usually the outermost cusps are smaller than the innermost, but arrangement of smaller and larger cusps varies between neighbouring teeth and is variable even on the different sides of one single tooth. The posterior corner is set off from the cutting edge forming a small, wing-like extension. The posterior edge bulges convexly in its central portion forming a central, rudimentary basal platform. The cutting edge forms an angle of about 90° with this platform.

There is no trace of lateral teeth and the used portions of the radula show considerable wear of the cusps.

### Discussion

Within the family Marginellidae of THIELES's classification the genus *Persicula* is characterized by heart-shaped teeth. TROSCHEL (1866, Pl. 5, Fig. 11) described and figured the radula of *Persicula clandestina* Brocchi from Messina. The radula of this species shows, in general, a shape similar to that of *P. miliaria* or *P. philippi*, but the details of the cusps are presented without accuracy.

*Persicula philippi* (Monterosato) (Pl. VI, Fig. 4).

### Description

The radula consists of about 80 teeth. It is, in all essential features, like that of *P. miliaria*. The number of cusps on the cutting edge is quite variable, but in general more or less like that found in the central teeth of *P. miliaria*. The size of the teeth is smaller than in *P. miliaria* but the individuals of *P. philippi* are also smaller.

### Discussion

*Persicula miliaria* and *P. philippi* can well be kept apart by their shell morphology. The radula morphology, however, can not be used here to separate both species because of its great similarity.

*Conus mediterraneus* Hwass (Pl. VI, Fig. 6 a, b).

### Description

The radula consists of about 15 rows or teeth. Each row holds two teeth, which have the same shape, one being the mirror image of the other. The tooth is formed by a rolled up sheet forming a hollow tube. At the base this tube is open. The shaft of the harpoon-like tooth is round in section. The base has one denticle. The adapical opening consists of a long slit ending in a barbed point. Before the onset of this opening the shaft is somewhat restricted. A single row of denticles is arranged along the internal edge of the apical opening .

### Discussion

The radula of *Conus mediterraneus* was recently described in detail by BANDEL and WILS (1977). In this study the teeth are figured in detail (Pl. 3, Figs. 2, 3, 6). TROSCHEL (1866, p. 24, Pl. 1, Fig. 10) had already described and figured the radula of *C. mediterraneus* from Messina in quite some detail.

*Bela nebula* (Montagu) (Pl. VI, Fig. 5).*Description*

The radula consists of about 10 rows of teeth. Each row holds two teeth which have the same shape and are the mirror-images of each other. They show a spindle-like outline and are about 4 times as long as wide. The base consists of a long, drawnout central tongue that is a continuation of the upper portion of the tooth. This basal tongue makes up one third of the length of the tooth. The outer margin of the upper two thirds of the tooth is turned upwards, to form a broad rim in the lower portion, becoming narrower until it reaches the pointed apex. The inner margin of the tooth is also upturned but only to form a narrow rim. This upturned inner margin ends in a pointed denticle at its lower end. Thus the tooth is gutter-like in its upper two thirds, similar to a hand-spade, the basal tongue forming the solid handle. The backside of the tooth is evenly rounded and smooth.

*Discussion*

The radula of *Bela nebula* was described and illustrated by POWELL (1966, Fig. 127) in a general way, extracted from individuals that were collected at the English coast. If the sheet-like teeth would be enrolled further, the hollow tube of a *Conus* tooth would form similar to that seen in *Conus mediterraneus*.

## CONCLUSIONS

1) The radulae of *Murex brandaris* (Linné), *Murex trunculus* (Linné), *Trophon muricatus* (Montagu), *Muricidea blainvillei* (Payraudeau), *Thais haemastoma* Linné, *Ocenebra craticula* (Brocchi), *Ocenebra erinacea* (Linné), *Ocenebra edwardsi* (Payraudeau), *Ocenebra aciculata* (Lamarck), *Columbella rustica* (Linné), *Mitrella scripta* (Linné), *Mitrella minor* (Scacchi), *Mitrella gervillei* (Payraudeau), *Chauvetia minima* (Montagu), *Euthria cornea* (Linné), *Engina bicolor* (Cantraine), *Pisania dorbignyi* (Payraudeau), *Pisania striata* (Gmelin), *Buccinum humphreysianum* Bennet, *Nassarius granus* (Lamarck), *Nassarius corniculus* (Olivi), *Nassarius neriteus* (Linné), *Nassarius reticulatus* (Linné), *Nassarius costulatus* (Brocchi), *Nassarius incrassatus* (Ström), *Nassarius pygmaeus* (Lamarck), *Fusus rostratus* (Olivi), *Pusia tricolor* (Gmelin), *Mitra cornicula* (Linné), *Persicula miliaria* (Linné), *Persicula philippi* (Monterosato), *Conus mediterraneus* (Hwass), *Bela nebula* (Montagu) are described. Of these 33 neogastropod species from the Mediterranean Sea near Banyuls-sur-Mer the radulae of 18 species have been described before by light optical methods, 15 are here described for the first time.

2) Within the 9 studied species of *Muricacea* all radulae are, in general, of rather similar shape. The lateral teeth are sickle-like in shape and vary only little between species. The central teeth can well be used in the differentiation of genera within the Mediterranean *Muricacea*. The members of the genus *Murex* show an almost straight cutting edge rooted in the central portion of the tooth with vertical position of the cusps. *Trophon* has a lowly arching cutting edge. Here only the central cusp is vertical, the others are inclined to the basal platform. In *Muricidea* the arc of the cutting edge becomes more prominent and the difference of angles formed between central cusp and basal platform, and flanking cusps and basal platform increases. The 4 members of the genus *Ocenebra* are closely related to each other and differ from *Muricidea* by the presence of denticles on the cutting edge between marginal and intermediate cusps. The central tooth of *Thais* also shows many denticles on the flanks of the cutting edge, but here the latter is almost straight, as in the case of the genus *Murex*. Intermediate central teeth between those of *Thais* and of *Ocenebra* are found in the genus *Nucella* from the North Sea.

3) Within the 4 species of the Columbellidae studied, the typical columbellid radula with plate-like central tooth and claw-like, twisted, slender lateral tooth is found. The differences between the radula of *Columbella* and *Mitrella* are not significant enough to enable a clear separation of these genera by radula features alone. The radula of members of the Columbellidae is typical of the family, and may help to separate species with similar shell morphology, but can not serve as a general taxonomic tool in the differentiation of species and genera within this family.

4) The 6 representatives of the Buccinidae can be split into two different groups. *Chauvetia*, with its typical one-cuspid central tooth on one side, and the representatives of the genera *Engina*, *Euthria*, *Pisania*, and *Buccinum* on the other. Within the second group *Engina bicolor* and *Euthria cornea* are, in all morphological features of the radula, essentially alike. This must reflect a close relationship of these two genera. The radulae of both species of *Pisania* are extremely similar, even though the morphology of their shells is quite different. Young individuals of *Buccinum* carry a radula which is in essential features like that of *Pisania*. It is only later in their ontogenetic development that the characteristic features of the *Buccinum* radula develop. Different species of the genus *Buccinum* can not be kept apart by their radula features.

5) Within the 7 different species of the genus *Nassarius* two groups can be differentiated. The first one including *N. granus*, *N. corniculatus*, and *N. neriteus*, is characterized by the presence of

intermediate teeth and shows smooth shells. The second group, with species like *N. reticulatus*, *N. costulatus*, *N. incrassatus*, and *N. pygmaeus*, shows no intermediate cusps and has a sculptured shell. The other features of the *Nassarius* radula are quite variable and transitional forms are present. The number of cusps on the central tooth shows wide individual variation and may also vary with the sex of the animal. The intermediate cusps on the lateral teeth of *N. neriteus* and *N. corniculus* are missing in the other species of the genus, with transitional forms in the hooked denticles of the outer flank of the inner cusp, especially well developed in *N. cf. watsoni* from the Canary Islands, which also has a smooth shell.

6) The major difference between the many cusped teeth found in the Fasciolariidae (*Fusus*) and the Mitridae (*Mitra*) lies in the position of the cusps on their basement. In *Fusus* the cutting edge is an extensor of the posterior edge and the cusps are parallel to the basal platform, while in *Mitra* the teeth of the cutting edge are vertical to the basal platform, and form an angle with it.

7) The radula of *Pusia tricolor* is very similar to that of «*Strigatella*» *zebrina* from the Canary Islands. The latter, therefore, is not a member of the Mitridae, but, like *Pusia*, a member of the Vexillidae. The morphology of the *Pusia* radula is so widely different from that of *Mitra* that both genera have to be regarded as unrelated to each other. They should therefore not be placed close to each other as in THIELE'S classification.

8) Both members of the genus *Persicula* studied here show radulae with only the central teeth present, which are very variable in shape and can not be used to differentiate these species from each other.

9) The gutter-like teeth of *Bela nebula* still show similarities to massive, bicuspid lateral teeth on one side and to the hollow, harpoon-like teeth of *Conus* on the other side. The development of the hollow, injection-needle-like teeth of the Conidae and some Turridae may have had precursors as seen in the teeth of *Bela*.

10) 4 types of radula can be differentiated in the whole lot of the studied species. The first one is represented by the Muricacea and *Pusia*. Here we can find one-cuspid, sickle-shaped lateral teeth. The second type is represented by the Columbelloidea, Buccinidae, Nassariidae, *Fusus* and *Mitra*. Here two or many cuspid lateral teeth are found. The third type is formed by *Persiculata*, where only the central teeth are preserved while the lateral teeth have vanished.

They developed from one of the first two groups. The fourth type is represented by *Bela* and *Conus*. Here the two teeth in each row have developed from marginal teeth of radulae with originally 5 teeth per row.

11) The phylogenetically original placement of cusps on the central tooth and the two- or many-cuspid lateral tooth of Neogastropoda is that of the cusps arranged in vertical position close to the anterior front. This is the same arrangement as found on the central and lateral teeth on the radulae of most Mesogastropoda. Such an orientation of a well differentiated cutting edge is still visible in the members of the *Muricacea*, in the genera *Pusia*, *Mitra*, and *Persicula*. Within the *Muricacea* a migration of the cusps towards the posterior edge of the central tooth is visible from shapes found in *Murex* and *Thais* to *Trophon*, *Muricidea* and *Ocenebra*. In *Pusia* and *Persicula* only a rudimentary basal platform remains on the central tooth. In the Buccinidae, Nassariidae and Fasciolaridae the frontal rim has widened to such an extent that the cutting edge is rooted at the posterior edge and is continuous in its plane with that of the tooth base. In the Columbelloidea the cusps of the cutting edge have disappeared altogether, with ancestors probably showing central teeth similar to that present in *Chauvetia*.

12) The lateral teeth have most probably evolved from different ancestral forms. The one-cuspid, sickle-like slender, lateral tooth of the *Muricacea* and of *Pusia* have evolved from narrow, simple slender precursors, while the two- or many-cuspid lateral teeth of most of the other studied species had ancestors with wide base on which the cusps rooted.

## RÉSUMÉ

Les radules de 33 espèces de Prosobranches (Neogastropoda) provenant de la région de Banyuls-sur-Mer (Méditerranée) sont décrites à l'aide du microscope électronique à balayage. Les radules de 15 espèces n'avaient jamais été présentées dans la littérature, celles des autres espèces avaient été considérées avec moins de détails. L'importance de la morphologie des radules pour la systématique des prosobranches, soulignée déjà en 1866 par TROSCHEL, est confirmée. Grâce aux nouvelles méthodes techniques, sa valeur taxonomique peut encore augmenter.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Radulae von 33 Prosobranchier-Arten (Neogastropoda) aus der Gegend von Banyuls-sur-Mer (westliches Mittelmeer) werden mit Hilfe des Raster-Elektronenmikroskops beschrieben. Davon sind die Radulae von 15 Arten bisher nicht beschrieben worden; die der übrigen Arten sind weniger detailliert untersucht. Der schon von TROSCHEL (1866) betonte taxonomische Wert der Radula-Morphologie in der Prosobranchier-Systematik hat sich wiederum bestätigt und wird dank der neuen Methoden noch erhöht werden können.

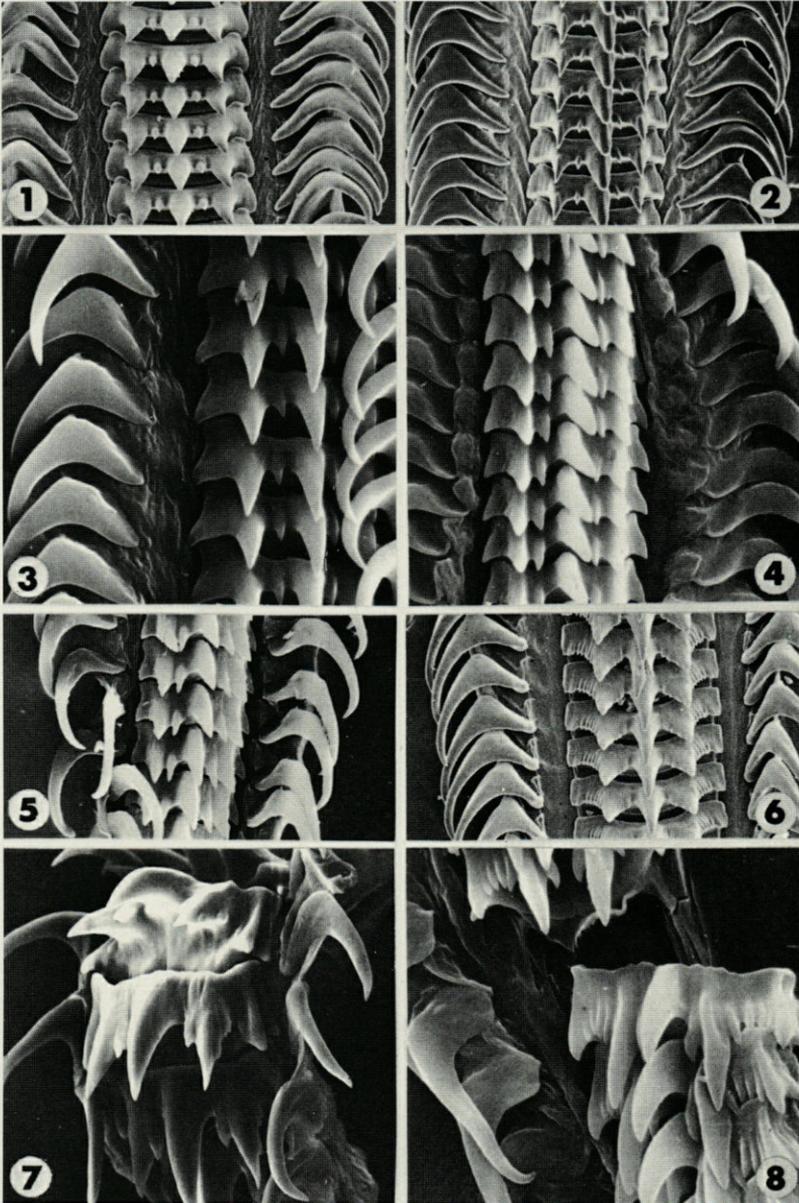
## REFERENCES

- BANDEL, K. & E. WILS, 1977. On *Conus mediterraneus* and *Conus guinaicus*. *Basteria*, **41** : 33-47.
- CERNOHORSKY, W.O., 1971. Indo-Pacific Pisaniinae (Mollusca : Gastropoda) and related buccinid genera. *Rec. Auckland Inst. Mus.*, **8** : 137-167.
- MARCUS, E. & E. MARCUS, 1962. Studies on Columbellidae. *Bolm. Fac. Filos, Ciênc. Univ. S Paulo*, n° 261, Zool. 24 : 335-401.
- PONDER, W.F., 1973. The origin and evolution of the Neogastropoda. *Malacologia*, **12** (2) : 295-338.
- POWELL, W.B., 1966. The molluscan families Speightiidae and Turridae. *Bull. Auckland Inst. Mus.*, **5** : 184 p.
- THIELE, J., 1929. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. V.1 : 376 p. Jena, Gustav Fischer ed.
- TROSCHEL, H., 1866. Das Gebiss der Schemcken (2), 409 p. Berlin.

Reçu le 10 mars 1977

## PLATE I

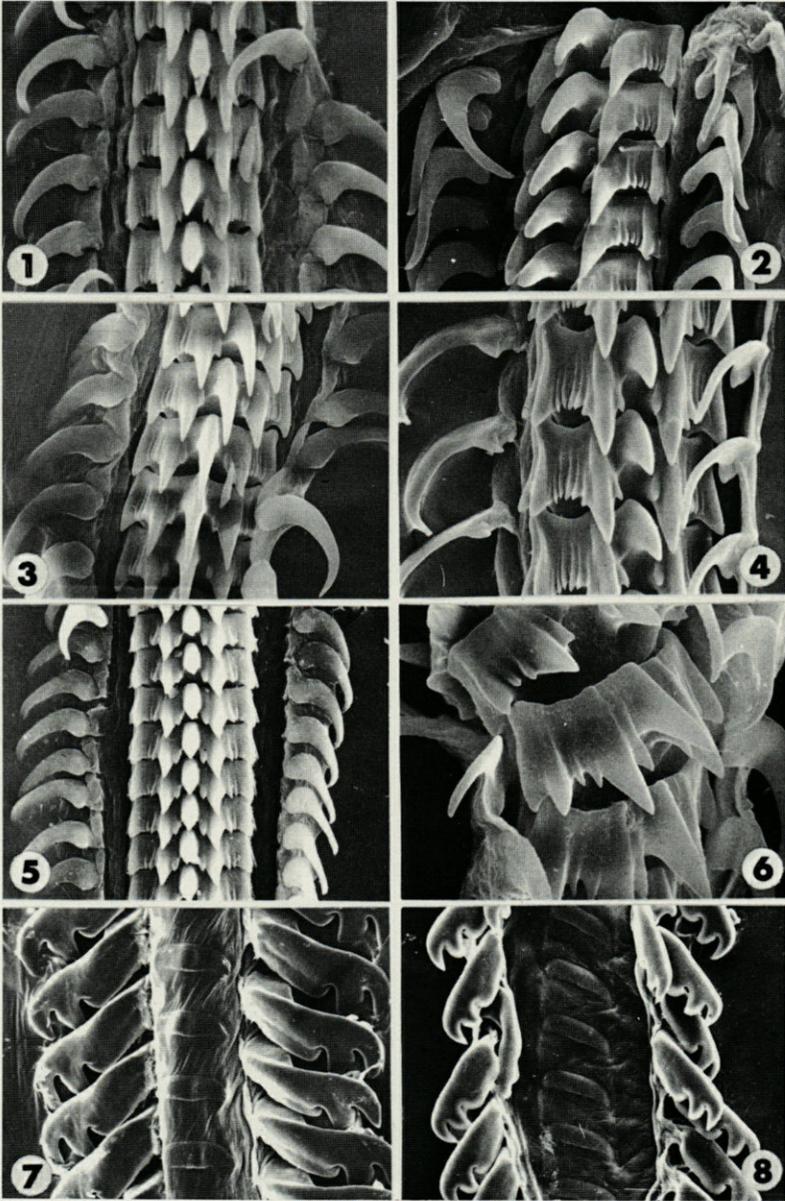
FIG. 1. — Radula of *Murex trunculus*. Magnification  $\times 65$ . FIG. 2. — Radula of *Murex brandaris*. Magnification  $\times 79$ . FIG. 3. — Radula of *Trophon muricatus*. Magnification  $\times 770$ . FIG. 4. — Radula of *Muricidea blainvillei* (red shell). Magnification  $\times 404$ . FIG. 5. — Radula of *Muricidea blainvillei* (dark shell). Magnification  $\times 422$ . FIG. 6. — Radula of adult *Thais haemastoma*. Magnification  $\times 53$ . FIG. 7. — Radula of *Nucella lapillus* from Oosterschelde (North Sea). Magnification  $\times 361$ . FIG. 8. — Radula of *Ocenebra aciculata* (typical form). Magnification  $\times 798$ .

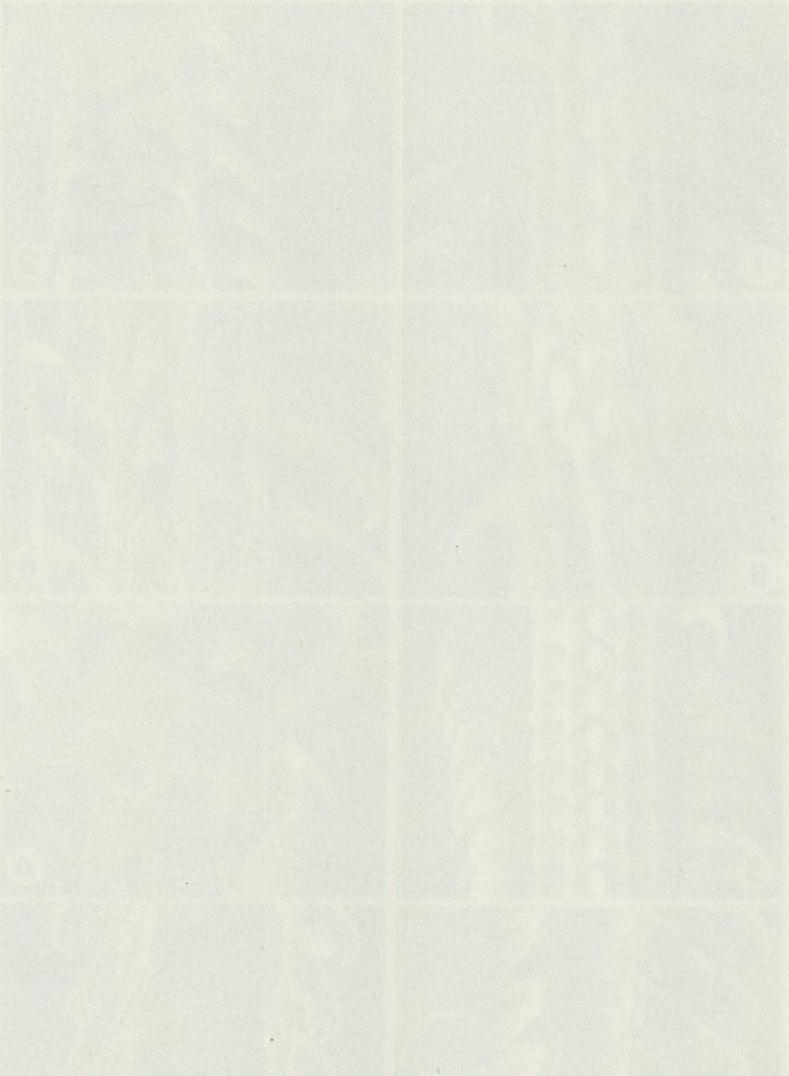




## PLATE II

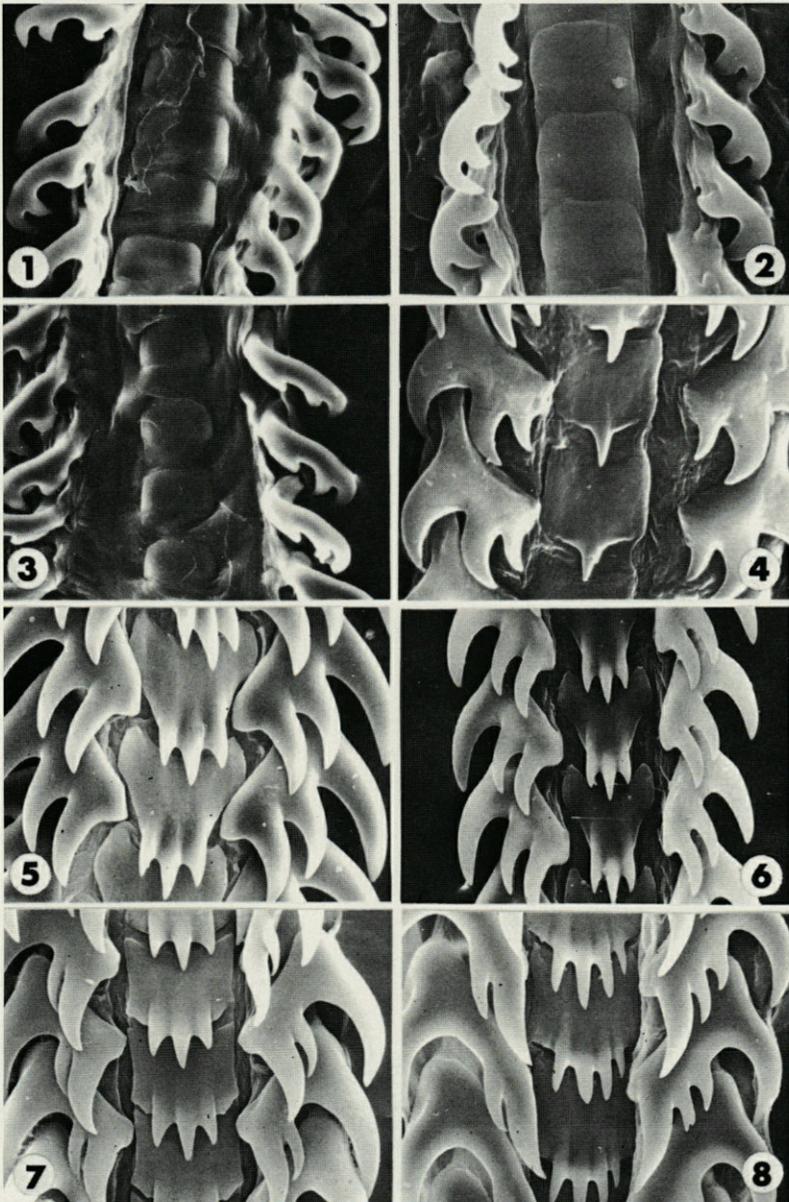
FIG. 1. — Radula of *Ocenebra aciculata* of the form *corallina*. Magnification  $\times 364$ . FIG. 2. — Radula of *Ocenebra edwardsi*. Magnification  $\times 378$ . FIG. 3. — Radula of *Ocenebra edwardsi*. Magnification  $\times 302$ . FIG. 4. — Radula of *Ocenebra erinacea*. Magnification  $\times 355$ . FIG. 5. — Radula of *Ocenebra craticulata*. Magnification  $\times 309$ . FIG. 6. — Radula of *Ocenebra craticulata*. Magnification  $\times 612$ . FIG. 7. — Radula of *Columbella rustica* from Fuerteventura. Magnification  $\times 98$ . FIG. 8. — Radula of *Columbella rustica* from Banyuls. Magnification  $\times 84$ .

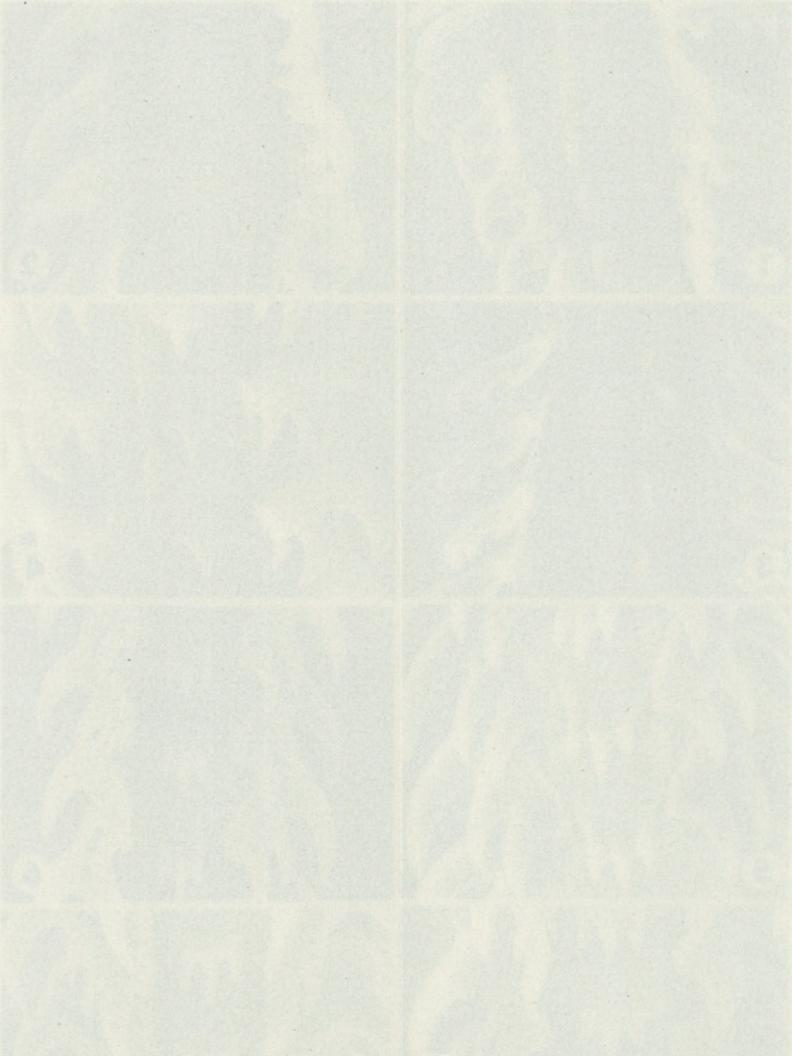




## PLATE III

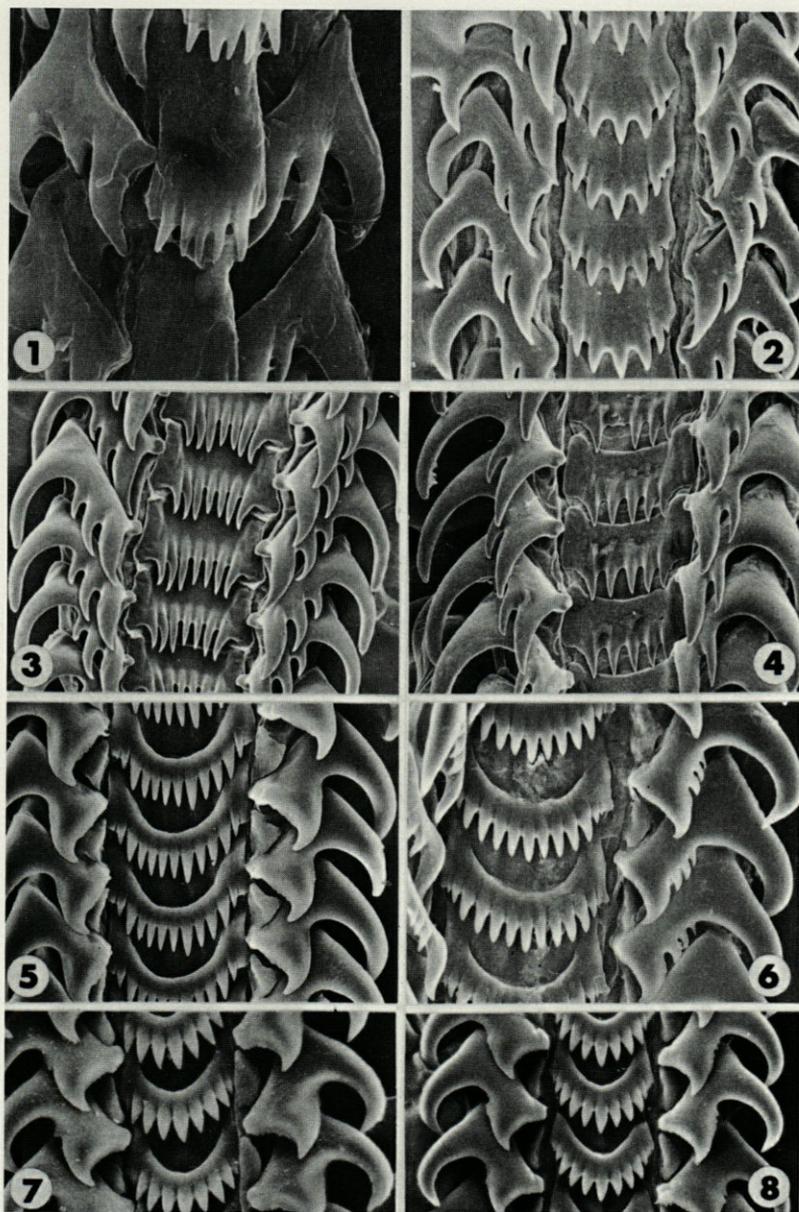
FIG. 1. — Radula of *Mitrella scripta*. Magnification  $\times 224$ . FIG. 2. — Radula of *Mitrella minor*. Magnification  $\times 441$ . FIG. 3. — Radula of *Mitrella gervillei*. Magnification  $\times 182$ . FIG. 4. — Radula of *Chauvetia minima*. Magnification  $\times 1190$ . FIG. 5. Radula of *Euthria cornea*. Magnification  $\times 246$ . FIG. 6. — Radula of *Engina bicolor*. Magnification  $\times 302$ . FIG. 7. — Radula of *Pisania dorbignyi*. Magnification  $\times 339$ . FIG. 8. — Radula of *Pisania striata*. Magnification  $\times 260$ .





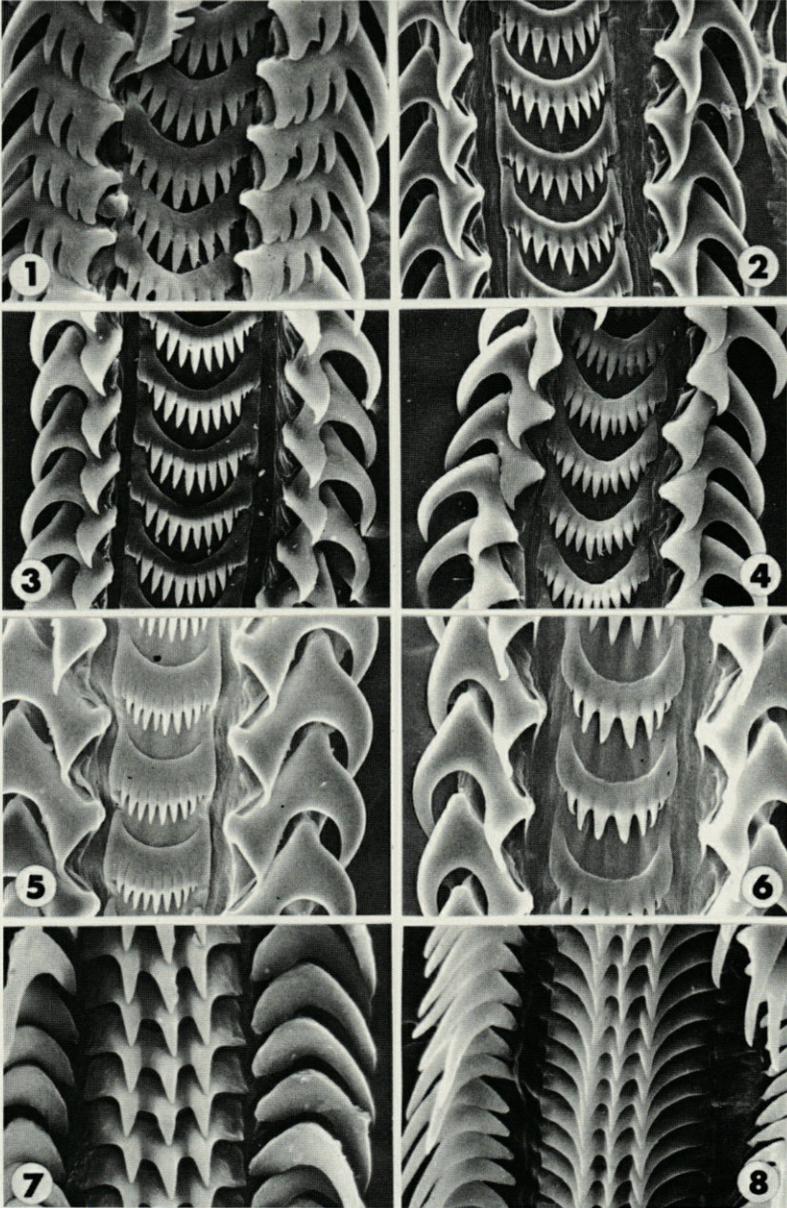
## PLATE IV

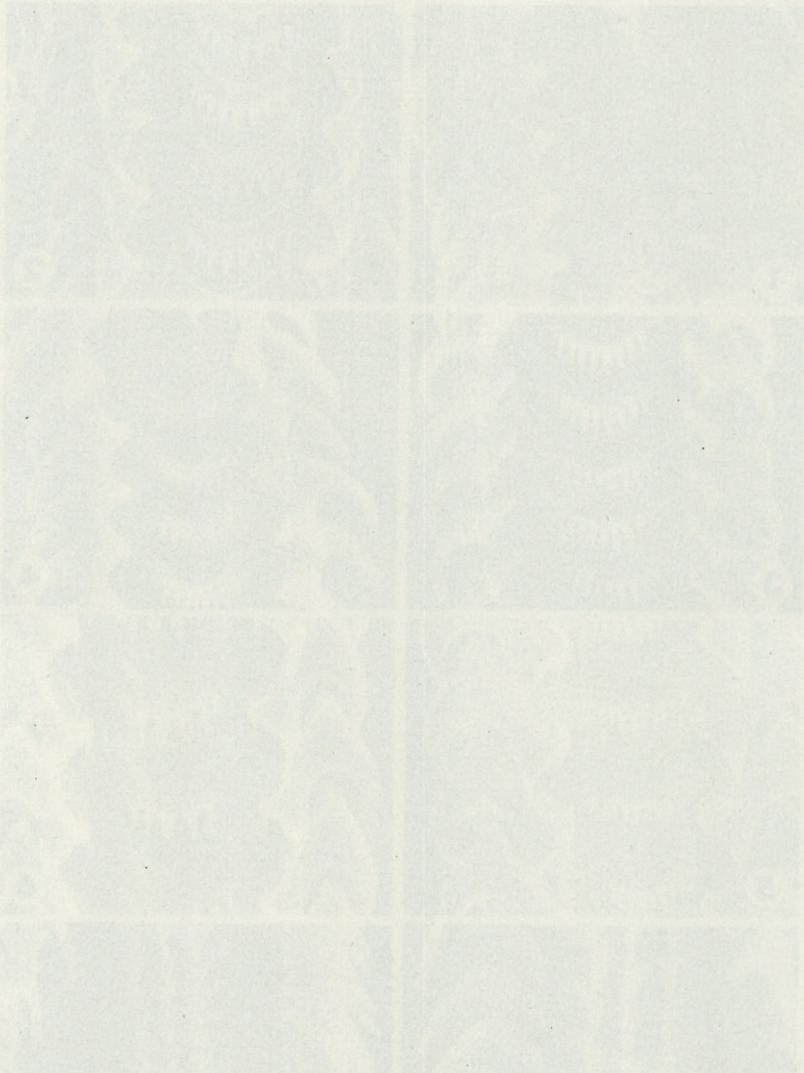
- FIG. 1. — Radula of freshly hatched *Buccinum undatum*. Magnification  $\times 893$ .  
FIG. 2. — Radula of *Pisania striata*. Magnification  $\times 144$ . FIG. 3. — Radula of adult *Buccinum undatum* from Oosterschelde (North Sea). Magnification  $\times 42$ .  
FIG. 4. — Radula of *Buccinum humphreysianum*. Magnification  $\times 59$ . FIG. 5. — Radula of *Nassarius granus*. Magnification  $\times 184$ . FIG. 6. — Radula of *Nassarius corniculus*. Magnification  $\times 105$ . FIG. 7. — Radula of *Nassarius pfeifferi* from Fuerteventura. Magnification  $\times 186$ . FIG. 8. — Radula from *Nassarius cf. watsoni* from Lanzarote. Magnification  $\times 126$ .



## PLATE V

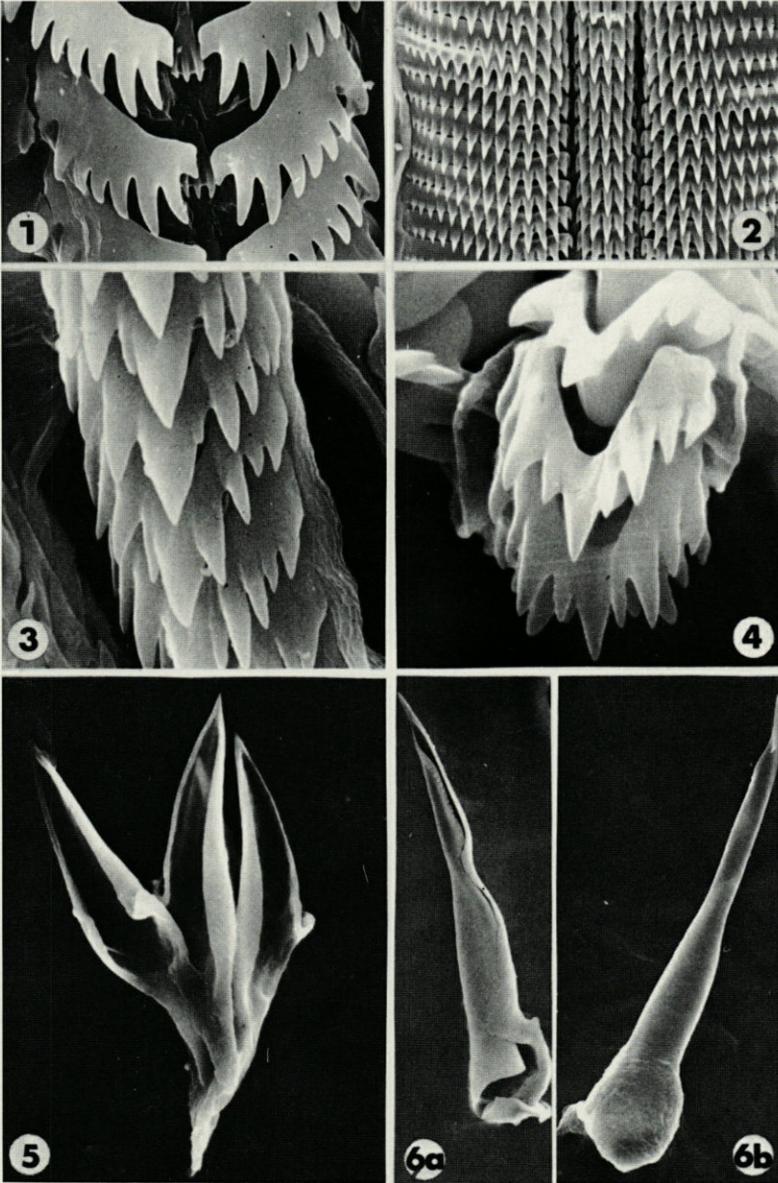
FIG. 1. — Radula of *Nassarius neriteus*. Magnification  $\times 211$ . FIG. 2. — Radula of *Nassarius reticulatus*. Magnification  $\times 107$ . FIG. 3. — Radula of *Nassarius costulatus*. Magnification  $\times 189$ . FIG. 4. — Radula of *Nassarius pygmaeus*. Magnification  $\times 214$ . FIG. 5. — Radula of *Nassarius incrassatus* (male). Magnification  $\times 112$ . FIG. 6. — Radula of *Nassarius incrassatus* (female). Magnification  $\times 153$ . FIG. 7. — Radula of *Pusia tricolor*. Magnification  $\times 680$ . FIG. 8. — Radula of «*Strigatella*» *zebrina* from Gran Canaria. Magnification  $\times 320$ .





## PLATE VI

FIG. 1. — Radula of *Fusus rostratus*. Magnification  $\times 700$ . FIG. 2. — Radula of *Mitra cornicula*. Magnification  $\times 84$ . FIG. 3. — Radula of *Persicula miliaria*. Magnification  $\times 1047$ . FIG. 4. — Radula of *Persicula philippi*. Magnification  $\times 1850$ . FIG. 5. — Three teeth of the radula of *Bela nebula*. Magnification  $\times 385$ . FIG. 6 a, b. — Teeth of the radula of *Conus mediterraneus*. 6 a : magnification  $\times 190$ , 6 b : magnification  $\times 214$ .





**SUR LA REPRODUCTION DES PALOURDES,  
*VENERUPIS DECUSSATA* (LINNE)  
ET DES CLOVISSSES, *VENERUPIS AUREA* (GMELIN)  
DE L'ÉTANG DE THAU (HÉRAULT)**

par D. GALLOIS \*

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

**ABSTRACT**

*V. decussata* and *V. aurea* are gonochoric species. Sexual gland structure changes according to age and season. Histological investigations on mature animals show the specificity of animal sexual cycles. In *V. decussata* there is one breeding season in the year, from July to the end of September and a sexual rest period in winter. In *V. aurea*, two or three successive breeding periods appear, separated by stages of gonadal restauration. Sequences of gametogenesis are different between the two species. In *V. aurea*, the gonad constituted at the beginning of reproductive life remains between two breeding periods. In *V. decussata* each breeding season is preceded by a complete gonadal restauration.

Le sexe des Lamellibranches est difficile à caractériser non seulement parce qu'il nécessite des études minutieuses portant sur un grand nombre d'animaux, mais encore parce qu'il faut introduire la notion de temps qui permet de dépister les cas d'hermaphrodisme successif.

L'étude de la sexualité est également rendue délicate par la difficulté d'accéder aux parties molles protégées par la coquille.

\* Nouvelle adresse : Paris VI, Laboratoire de Cytophysiologie des Arthropodes, 105, bd Raspail, 75006 Paris.

De nos jours, la sexualité des Lamellibranches comporte encore de nombreuses inconnues et d'importantes études seront nécessaires pour établir une liste très exacte des espèces unisexuées et hermaphrodites.

## I. — GONOCHORISME ET HERMAPHRODISME DANS LE GENRE *VENERUPIS*

### A. L'HERMAPHRODISME JUVÉNILE.

Bien que les individus, en majorité, n'atteignent leur maturité sexuelle qu'au début de la seconde année de la vie benthique, la différenciation sexuelle apparaît très tôt; en effet, VILELA (1950) signale la présence de gamètes en août chez une jeune Palourde *Venerupis decussata* de 4 mm, et admet que certains individus d'une douzaine de millimètres de longueur, ayant moins d'un an de vie benthique, sont déjà aptes à la reproduction. LUCAS, (1969) note chez de jeunes Bivalves *Venerupis pullastra* et *Venerupis aurea* avant que leur glande génitale ne soit fonctionnelle, l'existence parmi les éléments germinaux de quelques cellules sexuelles différenciées; des gamètes des deux lignées mâle et femelle peuvent coexister dans un même individu de *Venerupis decussata*. Cette manifestation précoce de la sexualité est très fugace, ce qui explique qu'elle soit restée ignorée pendant si longtemps.

Les observations faites par LUCAS, (1969) peuvent être résumées comme suit :

Espèces	Date	Taille (en mm)	Sexe indéterminé	♂	♀	♂	Total
<i>V. decus.</i>	Février	12-21	5	9	9	3	26
<i>V. decus.</i>	Septembre	10-20	0	5	2	8	15
<i>V. aurea</i>	Mars	9-20	6	12	2	0	20

Sur 41 individus de l'espèce *Venerupis decussata* observés, tous présentaient des signes d'hermaphrodisme. Mais sur 20 individus de l'espèce *Venerupis aurea* aucun n'a montré d'hermaphrodisme juvénile.

Selon LUCAS (1969), cet hermaphrodisme se manifeste, le plus fréquemment, chez *Venerupis decussata*, par la présence simultanée d'ovocytes prévitellogénétiques et de spermatocytes (et parfois de spermatides); plus rarement des ovocytes prévitellogénétiques

accompagnent non seulement des spermatozoïdes et des spermatozoïdes, mais aussi des spermatozoïdes.

Une telle manifestation précoce de l'hermaphrodisme a été décrite pour la première fois par LOOSANOFF (1937) chez un Veneridae, *Mercenaria mercenaria* et par COE (1938) chez les Huitres, *Ostrea virginica*. Ces auteurs ont observé quelques ovocytes et quelques spermatozoïdes coexistant dans les tubules gonadiques.

## B. LE GONOCHORISME ET LA SEX-RATIO.

Au cours de l'année 1971, des contrôles régulièrement espacés, de l'état sexuel de *Venerupis decussata* et *Venerupis aurea* ont été effectués. La taille de 800 individus de chaque espèce observés est comprise entre 23 et 58 mm, mais quelle que soit la taille des animaux et l'époque de l'année, il ne coexiste jamais au sein d'un même organisme, de gamètes mâles ou femelles ou d'indices susceptibles d'être interprétés comme un changement de sexe.

Sur l'ensemble des individus sexués observés au cours de cette même année, la sex-ratio s'équilibre au voisinage de 48 % de mâles et de 52 % de femelles chez *Venerupis decussata* et de 53 % de mâles et de 47 % de femelles chez *Venerupis aurea*.

En conclusion, les Clovisses (*Venerupis aurea*) constituent une espèce gonochorique. Les sexes sont totalement séparés et les individus n'en changent pas au cours de leur vie.

Chez les Palourdes (*Venerupis decussata*) des traces d'hermaphrodisme juvénile ont été remarquées par LUCAS, mais il ne s'agit là que d'un phénomène très fugace qui n'atteint jamais les glandes génitales fonctionnelles. En effet, les individus adultes possèdent toujours des sexes parfaitement distincts et aucune trace d'inversion sexuelle n'a été décelée.

## II. — MORPHOLOGIE DU TRACTUS GÉNITAL

L'aspect des glandes génitales varie considérablement selon l'âge de l'individu et l'époque de l'année. Les gonades, pendant la période de reproduction un peu avant la ponte, atteignent leur développement maximum. A cette époque, la glande génitale, glande acineuse ramifiée, est diffuse dans la masse viscérale, mais ne s'étend pas dans le manteau. Des coupes histologiques pratiquées dans la masse viscérale montrent qu'au maximum de son développement, la gonade envahit les moindres interstices du tissu de réserve. La couleur de la glande génitale ne permet pas chez les

Lamellibranches de discerner la nature du sexe. Chez les Veneridae, la gonade est généralement ivoire, parfois jaune chez les Clovisses.

La glande digestive paraît alors réduite (VILELA, 1950). Les gonoductes élémentaires, issus de l'ensemble des tubules gonadiques, se rassemblent et constituent trois canaux principaux, visibles à la surface de la masse viscérale.

### III. — LES CYCLES ANNUELS DE REPRODUCTION

#### A. ETUDE MACROSCOPIQUE DE LA GLANDE GÉNITALE.

L'observation de la masse viscérale permet d'apprécier l'état de la gonade.

Lorsque la masse viscérale apparaît plate ou légèrement comprimée latéralement, son épithélium laissant transparaître la couche musculuse, la glande génitale est réduite, voire même non développée. Le début du développement de la gonade peut être aisément décelé. Celle-ci forme, sous l'épithélium viscéral, un fin réseau de teinte claire. Le plein développement de la gonade se manifeste par la distension de la masse viscérale dont les parois, tendues au maximum paraissent opaques. A ce stade, une piqure faite avec l'extrémité d'une pince fine provoque un écoulement des produits génitaux.

Lors de la ponte, la masse viscérale turgescente devient translucide. A la fin de la ponte, sa paroi est ridée et flasque.

#### B. L'ÉCHELLE DE MATURITÉ DE LA GLANDE GÉNITALE.

Il est difficile de caractériser par une description l'observation microscopique d'un fragment dissocié de la gonade; il est, en revanche, commode d'utiliser une échelle de maturité établie en fonction de l'enchaînement des phénomènes caractéristiques de la maturation sexuelle. Cette méthode a été employée par LUBET, 1959 et LUCAS, 1965.

*Stade A* : le sexe ne peut être déterminé. Un frottis de la gonade ne révèle aucun gamète, mais seulement des débris cellulaires non identifiables. En coupe histologique on observe la constitution d'un tissu de réserve intragonadique constitué de cellules amibocytaires qui nettoient la lumière des tubes des gamètes résiduels et se transforment en cellules vésiculeuses.

*Stade B* : l'examen macroscopique montre une opacification

de la glande. Les gamètes encore rares, mais visibles dans les frottis, permettent de préciser le sexe de l'individu.

*Stade C* : la glande génitale paraît gonflée par les produits génitaux. Deux étapes Ca et Cb peuvent être distinguées.

— *Etape Ca* : les produits génitaux mâles et femelles sont abondants. Les spermatozoïdes sont groupés en rayons, ils ne s'en détachent pas et restent immobiles ou peu mobiles. Les ovules sont pour la plupart encore pédonculés.

— *Etape Cb* : les spermatozoïdes sont très mobiles. Les ovules ont rompu leurs pédoncules et envahissent la lumière des tubules gonadiques; leur forme est globuleuse ou polygonale.

### C. LES MÉTHODES EMPLOYÉES.

L'état de la maturité des gonades a été apprécié tout au long de l'année 1971 afin d'établir les cycles de reproduction des deux espèces considérées : *Venerupis decussata* et *Venerupis aurea*. Les observations ont porté chaque semaine sur 20 individus de chaque espèce. Des fragments de la masse viscérale, montés entre lame et lamelle dans une goutte d'eau de mer, observés au microscope, permettent de définir pour chaque individu le stade de l'échelle de maturité.

L'ensemble des résultats est consigné dans les tableaux I et II et schématisé par les graphiques des planches 1 et 2. Ces résultats ne tiennent pas compte des individus *parasités*. En effet, certains Plathelminthes Trématodes appartenant aux familles des Bucephalidae, des Fellodistomidae et des Gymnophalidae envahissent les glandes génitales, en modifient l'aspect et provoquent des castrations partielles ou totales.

### D. LE CYCLE DE REPRODUCTION DE *Venerupis decussata* (Tableau I).

Les 37 prélèvements répartis sur une année permettent d'observer les phénomènes suivants :

1) A la fin du mois de janvier, les individus en majorité ne contiennent aucun gamète néoformé; des gamètes résiduels du cycle précédent peuvent parfois subsister. Ultérieurement les tubules gonadiques sont envahis par du tissu de réserve, phénomène déjà observé chez l'Huître par BARGETON, 1942, et leurs parois deviennent difficilement visibles; le sexe des individus ne peut être déterminé, (stade A) les gonocytes résiduels étant très rares.

2) En mars apparaissent à nouveau des individus porteurs de spermatogonies ou d'ovogonies et de jeunes ovocytes, cellules d'ailleurs peu abondantes ce qui caractérise le stade B de l'échelle de maturité.

TABLEAU I

*Palourdes* : *Venerupis decussata*. Cycle reproducteur (voir légende dans le texte).

Date	Nombre total	A		B		ca		C		cb		
		nb	%	nb	%	nb	%	nb	%	nb	%	
Janvier	26	19	14	74 %	5	26 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
Février	3	20	18	90 %	2	10 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
	9	20	20	100 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
	16	20	20	100 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
	23	19	19	100 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
Mars	4	20	20	100 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
	9	20	20	100 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
	16	20	16	80 %	4	20 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
	24	20	18	90 %	2	10 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
	29	20	16	80 %	4	20 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
Avril	20	20	8	40 %	8	40 %	4	20 %	0	0 %	0	0 %
	27	20	5	25 %	9	45 %	6	30 %	0	0 %	0	0 %
Mai	4	20	1	5 %	6	30 %	13	65 %	0	0 %	0	0 %
	11	20	0	0 %	0	0 %	18	90 %	2	10 %	2	10 %
	17	20	0	0 %	0	0 %	18	90 %	2	10 %	2	10 %
	24	20	0	0 %	0	0 %	18	90 %	2	10 %	2	10 %
Juin	1	20	0	0 %	0	0 %	18	90 %	2	10 %	2	10 %
	8	20	0	0 %	0	0 %	15	75 %	5	25 %	5	25 %
	15	20	0	0 %	0	0 %	12	60 %	8	40 %	8	40 %
Juillet	13	20	0	0 %	0	10 %	5	25 %	15	75 %	15	75 %
	20	20	0	0 %	0	0 %	8	40 %	12	60 %	12	60 %
	27	20	0	0 %	0	0 %	6	30 %	14	70 %	14	70 %
Août	4	20	0	0 %	0	0 %	7	35 %	13	65 %	13	65 %
	10	20	0	0 %	1	5 %	7	35 %	12	60 %	12	60 %
	18	20	0	0 %	4	20 %	4	20 %	12	60 %	12	60 %
Septembre	7	20	0	0 %	2	10 %	7	35 %	11	55 %	11	55 %
	14	20	0	0 %	3	15 %	2	10 %	15	75 %	15	75 %
	28	20	1	5 %	1	5 %	1	5 %	17	85 %	17	85 %
Octobre	5	20	1	5 %	5	25 %	4	20 %	10	50 %	10	50 %
	12	20	5	25 %	5	25 %	6	30 %	4	20 %	4	20 %
	19	20	7	35 %	6	30 %	2	10 %	5	25 %	5	25 %
Novembre	3	20	9	45 %	9	45 %	1	5 %	1	5 %	1	5 %
	16	20	10	50 %	10	50 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
	23	20	9	45 %	7	35 %	1	5 %	3	15 %	3	15 %
	30	20	13	65 %	7	35 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
Décembre	8	20	15	75 %	5	25 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %
	14	20	11	55 %	9	45 %	0	0 %	0	0 %	0	0 %

3) Dès le mois d'avril, le pourcentage des individus au stade B augmente alors qu'apparaissent également des images de pleine gamétogenèse; les cellules sexuelles sont alors abondantes bien qu'encore loin de la maturité. Beaucoup d'ovocytes sont encore pédonculés. Chez les individus mâles on n'observe pas de spermiogenèse.

4) Au mois de mai, les stades A et B ont complètement disparu; par contre, les stades Ca sont particulièrement nombreux; du 11 mai au 1<sup>er</sup> juin, ils représentent 90 % des animaux observés, les 10 % restant correspondent à des individus mûrs chez lesquels l'émission des produits génitaux est déjà possible. La ponte est subordonnée aux conditions du milieu.

5) En juin, le nombre des individus prêts à émettre leurs produits génitaux augmente considérablement pour atteindre 75 % en juillet. Ce nombre s'abaisse légèrement jusqu'à la fin août, probablement à la suite des premières pontes, puis augmente brusquement pour atteindre 85 % fin septembre.

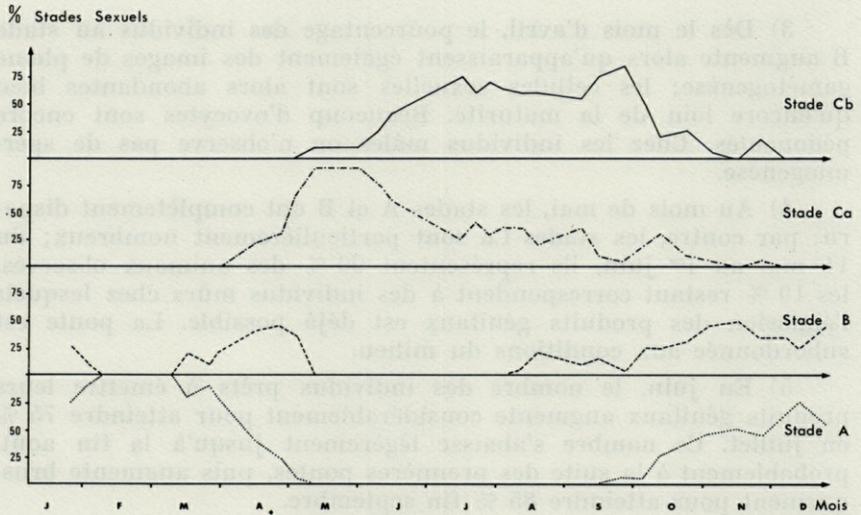
Des émissions importantes ont certainement lieu à cette époque à la suite desquelles le nombre d'animaux porteurs d'abondants gamètes mûrs décroît très rapidement. Simultanément à cette chute brutale du pourcentage des stades Cb, apparaissent à nouveau des individus dont les gamètes sont peu abondants ou absents.

6) Dès le mois d'octobre, nous voyons apparaître simultanément les stades A, B et Ca. Puis les stades Ca et B disparaissent au profit du stade A. Le cycle annuel est achevé.

En résumé, chez les Palourdes, le cycle sexuel débute chaque année par une restauration des gonades de l'individu et la formation de la glande génitale. Jusqu'au moment de l'émission des gamètes, une succession de stades peut être observée, ce qui se manifeste par la prédominance successive des stades A, B, Ca et Cb. Après la ponte, l'enchaînement des stades est moins évident. Si la ponte est totale, il n'y a aucun, ou très peu de gamètes résiduels; les gonades sont dans ce cas aux stades A ou B. Si, par contre, l'émission n'est que partielle, les gamètes résiduels sont abondants, mais les spermatozoïdes perdent leur mobilité; les gonades présentent l'aspect caractéristique du stade Ca.

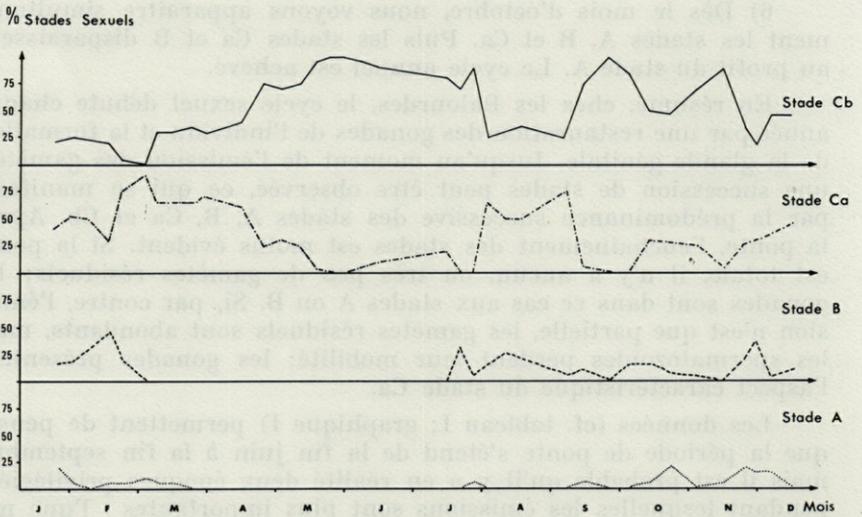
Les données (cf. tableau I; graphique I) permettent de penser que la période de ponte s'étend de la fin juin à la fin septembre, mais il est probable qu'il y a en réalité deux époques privilégiées pendant lesquelles les émissions sont plus importantes : l'une mi-juillet, l'autre fin septembre à début octobre. IHEMATSU, 1957 et Ko, 1957, parviennent à la même conclusion pour *Tapes japonica*.

Des observations annexes ont permis de confirmer cette hypothèse : en effet, un très grand nombre d'animaux arrive chaque jour



GRAPHIQUE I

Cycle de reproduction de *Venerupis decussata*.



GRAPHIQUE II

Cycle de reproduction de *Venerupis aurea*.

à la station d'épuration des coquillages de Sète. Ces animaux sont placés dans des bacs d'eau ozonée courante où ont été observées des libérations de gamètes provoquées, sans doute, par une variation brusque de la température ambiante, ainsi que par le stress mécanique dû au transport et au repaquage. Ces phénomènes ont été observés deux fois au cours de l'année 1971 : la première fois le 25 juillet, la seconde fois le 3 octobre. L'émission des gamètes a déjà été observée chez la Palourde par HELDT, 1952.

D'autre part, le 14 août 1971, de très jeunes exemplaires de *Venerupis decussata* ont été recueillis. D'après leur taille (2,3 mm de longueur) ces individus étaient âgés de 2 mois environ, donc nés aux alentours du 15 juin. Cette observation montre que si la majorité des individus libère ses gamètes entre la fin de juin et le début d'octobre, quelques unes, plus précoces, le font dès que les conditions externes sont favorables, RAIMBAULT 1966.

Si nous considérons la température de l'eau de l'étang à 1 mètre de profondeur, nous constatons qu'elle est toujours supérieure à 20 °C du début de juin à la fin de septembre. Il semble qu'au-dessous de ce seuil, les émissions de gamètes ne soient pas possibles chez les Palourdes de l'étang de Thau.

#### E. LE CYCLE DE REPRODUCTION DE *Venerupis aurea* (Tableau II).

Comme pour l'autre espèce, 39 prélèvements ont été effectués sur des individus adultes mesurant de 21 à 54 mm, tout au long de l'année 1971. Quelle que soit la période de l'année, le nombre d'individus dépourvus de gamètes est limité. Le stade A ne représente jamais un état caractéristique de la population, comme chez les Palourdes pendant l'hiver. La gonade ne disparaît jamais complètement.

Les individus qui ne portent que peu de gamètes sont eux-mêmes en nombre limité; dans l'ensemble, les Clovisses observées contiennent de nombreux gamètes. Les stades Ca où les gamètes ne sont pas mûrs et les stades Cb où les émissions sont possibles prédominent alternativement. Plusieurs périodes de ponte peuvent être définies chaque année.

1) Ainsi au mois de février, la composition hétérogène de l'échantillon présentant des stades Cb, Ca, B et même A pourrait indiquer la fin d'une période de ponte.

2) De la fin février à la fin juillet, l'évolution du cycle sexuel conduit à une nouvelle émission des gamètes, avec, successivement, prédominance du stade Ca accompagnée d'une disparition des stades B et A, jusqu'au 20 avril, puis prédominance du stade Cb jusqu'à la fin juillet.

TABLEAU II

*Clovisses* : *Venerupis aurea*. Cycle reproducteur (voir légende dans le texte).

Date	Nombre total	A		B		ca		C		cb		
		nb	%	nb	%	nb	%	nb	%	nb	%	
Janvier	26	24	5	21 %	4	16 %	10	42 %	5	21 %		
Février	3	21	1	5 %	4	19 %	11	51 %	5	25 %		
	9	23	0	0 %	7	30 %	11	48 %	5	22 %		
	16	20	1	5 %	9	45 %	6	30 %	4	20 %		
	23	26	1	4 %	4	19 %	19	73 %	1	4 %		
Mars	4	20	2	10 %	0	0 %	18	90 %	0	0 %		
	9	20	1	5 %	0	0 %	13	65 %	6	30 %		
	16	20	1	5 %	0	0 %	13	65 %	6	30 %		
	24	20	0	0 %	0	0 %	13	65 %	7	35 %		
	29	20	0	0 %	0	0 %	14	70 %	6	30 %		
Avril	20	20	0	0 %	0	0 %	12	60 %	8	40 %		
	27	20	0	0 %	0	0 %	5	25 %	15	75 %		
Mai	4	20	0	0 %	0	0 %	6	30 %	14	70 %		
	11	20	0	0 %	0	0 %	5	25 %	15	75 %		
	17	20	0	0 %	0	0 %	1	5 %	19	95 %		
	24	20	0	0 %	0	0 %	0	0 %	20	100 %		
Juin	1	20	0	0 %	0	0 %	0	0 %	20	100 %		
	8	20	0	0 %	0	0 %	1	5 %	19	95 %		
	15	20	0	0 %	0	0 %	2	10 %	18	90 %		
Juillet	13	20	0	0 %	0	0 %	4	20 %	16	80 %		
	20	20	0	0 %	6	30 %	0	0 %	14	70 %		
	27	20	1	5 %	1	5 %	0	0 %	18	90 %		
Août	4	20	0	0 %	3	15 %	13	65 %	4	20 %		
	10	20	0	0 %	5	25 %	10	50 %	5	25 %		
	18	20	0	0 %	4	20 %	10	50 %	6	30 %		
Septembre	7	15	0	0 %	1	7 %	11	73 %	3	20 %		
	14	20	1	5 %	2	10 %	1	5 %	15	75 %		
	28	20	0	0 %	0	0 %	0	0 %	20	100 %		
Octobre	5	20	0	0 %	3	15 %	0	0 %	17	25 %		
	12	20	1	5 %	3	15 %	6	30 %	10	50 %		
	19	15	3	20 %	1	6 %	4	27 %	7	47 %		
Novembre	3	20	0	0 %	1	5 %	5	25 %	14	70 %		
	16	20	1	5 %	0	0 %	1	5 %	18	90 %		
	23	20	4	20 %	4	20 %	5	25 %	7	35 %		
	30	20	3	15 %	7	35 %	6	30 %	4	20 %		
Décembre	8	20	3	15 %	1	5 %	7	35 %	9	45 %		
	14	20	0	0 %	2	10 %	9	45 %	9	45 %		

3) Dès le mois d'août et jusqu'au début de septembre, le taux des stades Ca, puis des stades Cb, augmente ce qui indique une nouvelle période de ponte s'étendant de la seconde moitié de septembre à la fin du mois de novembre.

4) Cette période terminée, les animaux au stade Ca redeviennent les plus nombreux au mois de décembre, bientôt remplacés, en janvier, par les animaux au stade Cb. Peut-être est-ce le début d'une nouvelle période de reproduction ?

En résumé, chez les Clovisses il n'existe pas en hiver de régression totale de la gonade comme chez les Palourdes. La glande reste toujours présente et manifeste une activité pendant les mois d'hiver, l'émission du sperme ou des œufs dépendant vraisemblablement des conditions thermiques du milieu. Deux périodes de ponte ont été observées au cours de l'année 1971 mais certains individus pourraient en avoir trois, dans des conditions favorables. Une première période est observée du début mai à la fin de juillet, une seconde de la mi-septembre à fin novembre.

Au cours de ces deux périodes, deux pontes expérimentales (9 juin 1971, 6 novembre 1971) ont été obtenues en procédant de la manière suivante.

Quelques animaux soigneusement brossés sont placés dans des cristallisoirs contenant de l'eau de mer propre, dont la température est voisine de celle de l'eau au moment de la récolte (10 °C en juin et 15 °C en septembre). Lorsqu'ils s'entrouvrent et commencent à sortir leurs siphons, une arrivée d'eau de mer plus chaude élève sensiblement la température dans le cristallisoir. Une alternance de températures chaudes et froides est ainsi réalisée. Les mâles commencent à émettre leurs produits génitaux, bientôt suivis par les femelles.

Les gamètes sont libérés par le siphon exhalant. Chez les mâles, l'éjaculation se fait régulièrement; les spermatozoïdes sont émis sous forme d'un filet continu; les individus tournent lentement sur eux-mêmes disséminant ainsi leurs produits génitaux.

La ponte est saccadée. Les ovules sont souvent groupés dans une sorte de cordon de mucus, mais ils s'en détachent très facilement. Ils ont été fécondés et des larves viables ont été obtenues.

Chez la Clovisse le seuil des températures favorables à la ponte, est plus faible que chez les Palourdes (15 °C seulement au lieu de 20 °C).

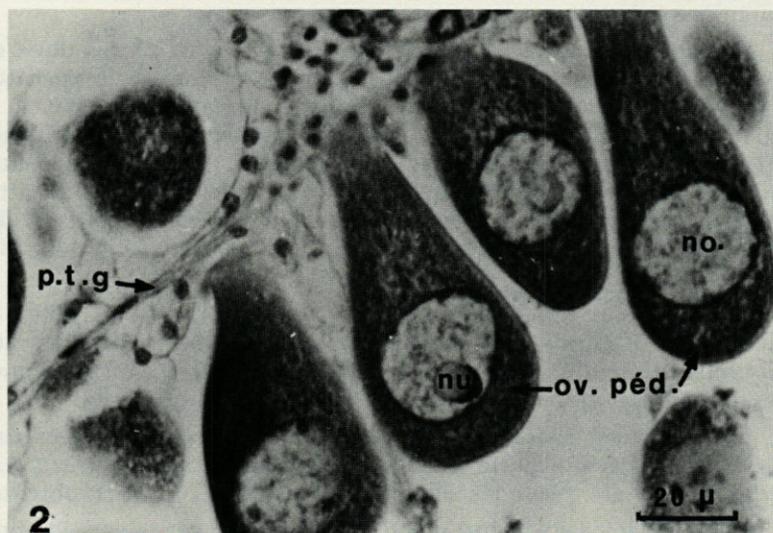
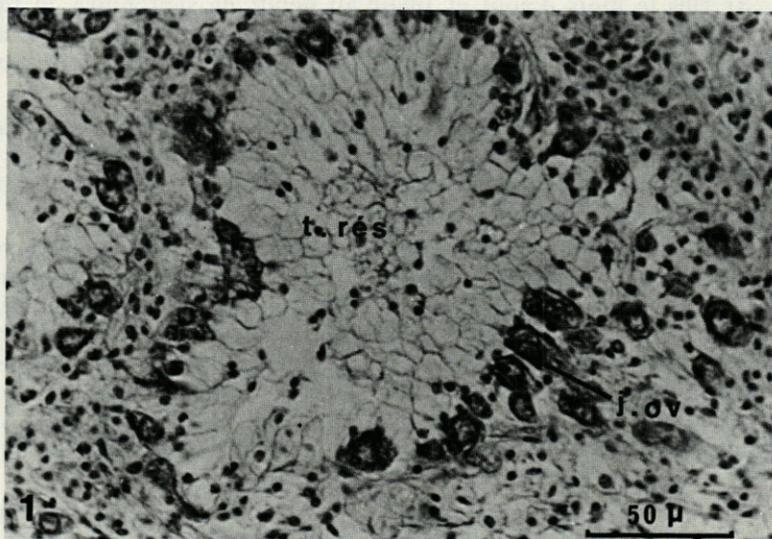


PHOTO 1. — 24 mars 1971. *Venerupis decussata*; ovogenèse. Follicule ovarien en formation, au centre le tissu de réserve (t. rés); à la périphérie les jeunes ovocytes (J. ov); leur forme oblongue traduit leur mouvement de migration.

PHOTO 2. — 18 mai 1971. *Venerupis decussata*; ovogenèse. Ovocytes pédonculés (ov. péd.) sur la paroi du tube gonadique (p.t.g.) l'évolution nucléolaire; le nucléole (n.u) n'est plus que partiellement coloré par l'éosine. noyau (no).

## IV — HISTOLOGIE ET CYTOLOGIE DE LA GAMÉTOGÈSE

## A. LES MÉTHODES D'ÉTUDE.

Pour suivre l'évolution du cycle sexuel dans le genre *Venerupis*, des mâles et des femelles de chaque espèce dont l'état de maturité, contrôlé par des frottis, est représentatif de celui de la majorité des animaux, sont prélevés chaque semaine et fixés 48 heures, dans du liquide de Bouin aqueux. Les coupes sont colorées soit par le Trichrome de Masson soit par le mélange hémalun-éosine.

B. LA GAMÉTOGÈSE CHEZ *Venerupis decussata*.

L'examen des coupes faites sur des animaux prélevés à intervalles de temps réguliers permet de suivre des séquences des phénomènes sexuels.

1) *L'ovogenèse.*

*Stade A* : les tubules gonadiques sont totalement envahis par du tissu de réserve. Les ovogonies et l'épithélium des tubules sont difficiles à distinguer. C'est un stade de repos génital caractéristique des individus entre novembre et février. Le sexe de l'individu n'est pas décelable par les frottis.

*Stade B* : au début mars, l'examen du tissu de réserve révèle la présence d'ovogonies ou de très jeunes ovocytes. Les ovogonies mesurent de 5 à 6 microns; leur noyau sombre contient un seul nucléole. Les jeunes ovocytes prévitellogénétiques mesurent de 10 à 15 microns; la chromatine constitue un réseau périnucléaire et périnucléolaire. La trame des tubules gonadiques redevient visible (photo 1), des ovogonies et de jeunes ovocytes en prévitellogenèse sont alors présents. Les tubules se reconstituent. Les cellules sexuelles tapissent les parois et les cellules vésiculeuses régressent. Ultérieurement la taille des jeunes ovocytes augmente jusqu'à 20  $\mu$ .

Vers la fin mars, le centre des tubules gonadiques, jusqu'alors occupé par des cellules de réserve, commence à se vider. Les ovocytes ont grossi et mesurent 35 microns environ; ils sont fixés à la paroi des tubules par un pédicule. La vitellogenèse est commencée.

*Stade C* : vers le 15 mai, les individus sont en majorité au stade Ca. tous les ovocytes sont de la même génération et mesurent 45  $\mu$  environ de diamètre. Ils sont, pour la plupart, reliés par un long pédicule (photo 2) à la paroi des tubules.

L'évolution nucléolaire se manifeste par un changement de colorabilité. Le nucléole n'est que partiellement coloré en rose par l'éosine.

Au début de juin, les ovaires ont atteint leur développement maximum. Les ovocytes ont légèrement grossi (diamètre moyen 50 microns) leurs pédoncules paraissent de plus en plus grêles. A leur base apparaissent des ovocytes plus petits d'origine inconnue.

A la fin juillet, la lumière des acini est oblitérée par les produits génitaux. Les ovocytes libres tendent à prendre par pression réciproque une forme polygonale. Les parois tubulaires, épaisses et anhyestes à ce stade renferment cependant de jeunes ovogonies.

A la mi-septembre, la ponte a manifestement eu lieu : les parois tubulaires sont déchirées; les follicules, presque vidés, contiennent quelques ovocytes de grande taille (60 microns) libres et sphériques et de nombreux débris cellulaires. Progressivement, ovocytes résiduels et débris cellulaires sont résorbés et la gonade s'achemine vers le stade A.

## 2) La spermatogenèse.

*Stade A* : la masse viscérale est dépourvue de tubules spermatiques. Cependant, des travées de petites cellules correspondent peut-être aux gonies primitives.

*Stade B* : il est remarquable par l'apparition, au sein du tissu de réserve, d'une trame indiquant les contours des nouveaux tubules (photo 3). De petites cellules sombres correspondant aux jeunes spermatogonies se disposent le long de ces contours; elles mesurent environ 5 microns de diamètre; leur noyau dense et coloré contient souvent deux nucléoles.

Le tissu de réserve est rapidement envahi par les follicules sexuels et fin avril des images de spermatogenèse sont décelables. L'évolution spermatogénétique est centripète. De la périphérie vers le centre des follicules spermatiques on observe des spermatogonies puis des spermatocytes; les mitoses de maturation permettent de reconnaître les spermatocytes primaires. Au centre, sont disposés les spermatides (3 microns environ). Les spermatozoïdes sont alors rares.

*Stade C* : début mai, la spermatogenèse prédomine. Les spermatocytes sont peu nombreux mais des mitoses de maturation peuvent encore être observées. Les spermatides nombreuses, petites, au noyau dense, subissent la spermiogenèse. Les spermatozoïdes sont abondants au centre des follicules. Leur tête est surmontée d'un acrosome très effilé; l'ensemble acrosome, noyau et pièce intermédiaire peut atteindre une longueur de 6 microns. Ces spermatozoïdes se groupent en colonnes; ils y sont fixés par leur acrosome,

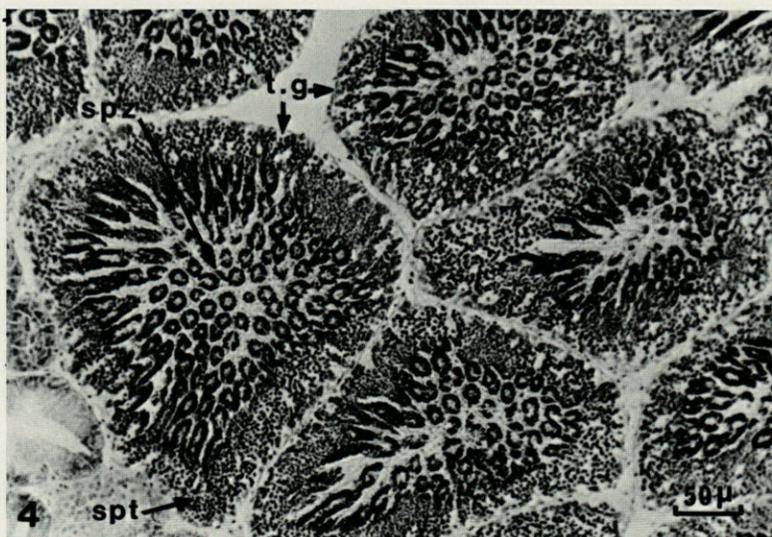
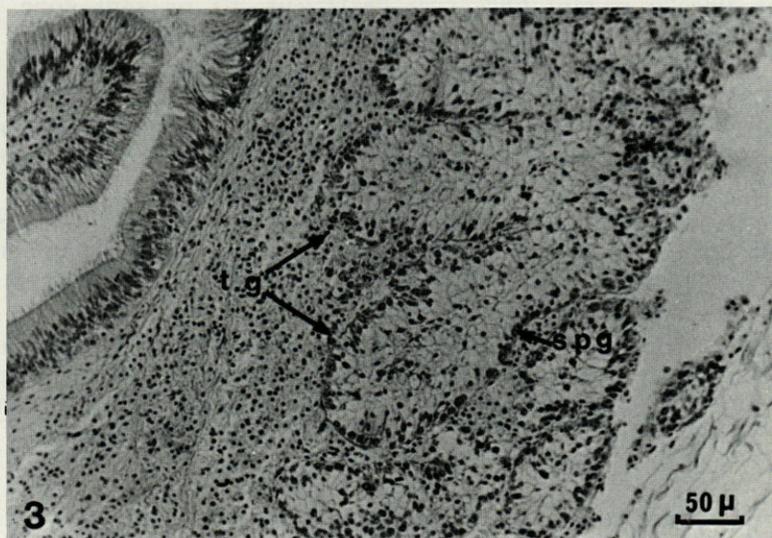


PHOTO 3. — 29 mars 1971. *Venerupis decussata*; spermatogenèse. Dans le coin en haut et à gauche, section du tube digestif. Observer dans le tissu de réserve des spermatogonies (spg) se groupant pour former des tubules gonadiques (t.g).

PHOTO 4. — 1<sup>er</sup> juin 1971. *Venerupis decussata*; spermatogenèse. Follicules sexuels contenant des spermatides (spt) et d'abondants spermatozoïdes (spz) Au centre les colonnes de spermatozoïdes sectionnées forment des rosettes.

leur flagelle restant libre vers l'extérieur. Ils ne sont donc pas mobiles. Les sections des colonnes ressemblent à des rosettes.

Début juin, l'évolution est encore plus accentuée; dans les follicules les spermatocytes ont totalement disparu. Seuls persistent des spermatides et des spermatozoïdes qui occupent entièrement le centre des tubules, se détachent des faisceaux et acquièrent la mobilité caractéristique du stade Cb (photo 4).

Début août, les spermatides disparaissent à leur tour; elles sont limitées à une mince couronne radiaire. Tous les follicules sont occupés par des spermatozoïdes qui tendent à se libérer des colonnes et sont prêts à être émis.

Au début d'octobre, les follicules sexuels commencent à se vider de sorte que, fin novembre, il ne reste plus que quelques spermatozoïdes résiduels qui ne tardent pas à disparaître complètement. La gonade reprend alors son aspect du stade A.

#### C. LA GAMÉTOGÈSE CHEZ *Venerupis aurea*.

##### 1) L'ovogenèse.

Les individus au stade A sont toujours exceptionnels et pour la majorité des Clovisses, le cycle sexuel débute directement au stade B.

*Stade B* : fin janvier, le tissu de réserve de la masse viscérale contient des follicules ovariens. Ces follicules sont limités par des parois conjonctives sur lesquelles de jeunes ovocytes mesurant de 20 à 25 microns de diamètre sont fixés; certains y adhèrent largement. Le centre des follicules est vide et dépourvu de tissu de réserve.

A la fin du mois de février, les ovocytes atteignent 35 microns et obstruent partiellement la lumière folliculaire. Certains d'entre eux sont largement appliqués contre la paroi folliculaire (photo 5), où apparaissent, par mitose, de nouvelles ovogonies.

*Stade C* : au cours du mois de mars, les ovocytes poursuivent leur accroissement et font saillie dans la lumière folliculaire, alors que l'ovaire est envahi par les cellules vésiculeuses mobiles du tissu de réserve; ces cellules s'immiscent à la périphérie des follicules ovariens. Dans certains tubules elles se lysent et isolent les ovocytes dans une sorte de gangue granuleuse au sein de laquelle on peut encore voir des noyaux semblables à ceux des cellules de réserve. Les ovocytes ne sont pas encore mûrs (phase Ca).

Vers le 20 avril, l'ovogenèse est avancée. La taille moyenne des ovocytes atteint 50 microns. Le vitellus granuleux se forme.

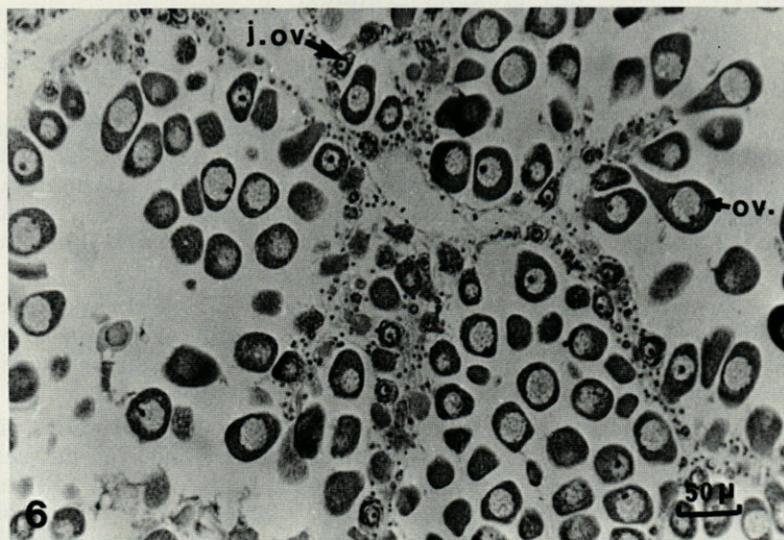


PHOTO 5. — 23 février 1971. *Venerupis aurea*; ovogenèse. Jeunes ovocytes en vitellogénèse (j. ov. vit.) adhérant largement à la paroi.

PHOTO 6. — 1<sup>er</sup> juin 1971. *Venerupis aurea*; ovogenèse. On remarque deux générations d'ovocytes, les uns prêts à être émis (ov), alors qu'une nouvelle génération apparaît près des parois folliculaires (j. ov).

La lumière du follicule est complètement oblitérée; les ovocytes pressés les uns contre les autres prennent une forme polygonale.

Début mai, les ovocytes sont chargés de vitellus; dans les massifs cellulaires, contre les ovocytes, des mitoses aboutissent à la formation d'une nouvelle génération d'ovogonies. Un mois plus tard, les ovocytes ne sont plus fixés aux parois folliculaires; ils sont mûrs et prêts à être émis. A la périphérie sur les bords des follicules, une nouvelle génération d'ovocytes apparaît (photo 6).

Au début d'août, l'émission des ovules est terminée; les follicules ovariens, vides, de taille réduite, sont envahis par les cellules conjonctives. Début septembre, ils ne contiennent que des débris cellulaires qui seront bientôt résorbés, et de jeunes ovocytes. Très vite, ceux-ci se développent et un nouveau cycle ovogénétique fait suite à celui qui s'achève.

## 2) *La spermatogenèse.*

Tout au long de l'année 1971 les individus mâles au stade A ou B sont exceptionnels, et ne dominent jamais dans le cycle de reproduction. Les stades B n'apparaissent que chez certains individus après l'émission des produits génitaux.

*Stade C* : dès la fin de janvier, les mâles bien que loin encore de la maturité présentent d'abondantes cellules sexuelles. Ils sont au stade Ca.

Dans les tubules, l'évolution spermatogénétique est centripète comme chez les Palourdes. Des spermatogonies, cellules claires dont le noyau comporte deux nucléoles, puis des spermatocytes primaires et secondaires et des spermatides subissent la spermiogenèse, se succèdent de la périphérie vers la lumière folliculaire. Il n'y a pas encore de spermatozoïdes.

Au début de février, la spermiogenèse s'achève. Les spermatozoïdes nombreux ont une tête conique; l'ensemble acrosome, noyau, pièce intermédiaire, ne dépasse pas 2,5 microns, mais les flagelles très longs atteignent 40 microns.

Vers la mi-mai, les spermatides et les spermatozoïdes sont très abondants (photo 7). Ces derniers sont groupés en faisceaux qui convergent vers le centre du follicule. Dans certains follicules, quelques spermatocytes primaires sont visibles près de la paroi et souvent engagés dans la prophase de première mitose de maturation.

A partir du 15 juin, les éléments mûrs sont très abondants, les spermatides deviennent rares, les spermatocytes qui n'ont pas encore évolué dégénèrent.

A la fin du mois de juillet, les follicules ne contiennent plus que des spermatozoïdes disposés en longues files radiales. Les

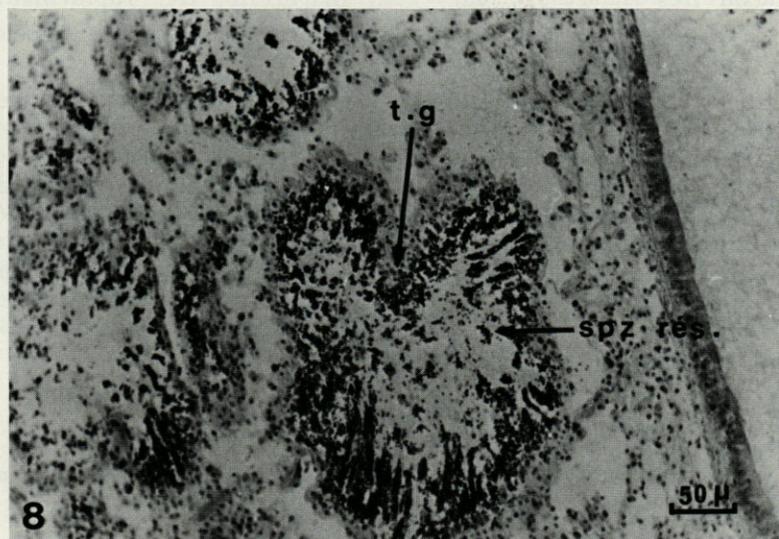
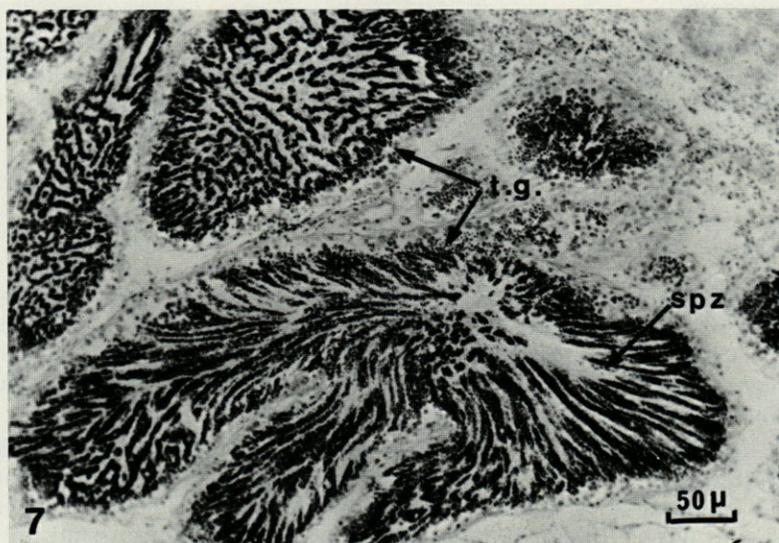


PHOTO 7. — 20 juillet 1971. *Venerupis aurea*; spermatogénèse. Observer la disposition particulière des spermatozoïdes (spz) dans les tubules gonadiques (t.g.).

PHOTO 8. — 7 septembre 1971. *Venerupis aurea*; spermatogénèse. Tubules gonadiques (t.g.) vidés presque totalement de leurs spermatozoïdes (spz rés.).

émissions ont sûrement commencé, car des spermatozoïdes quittent les faisceaux.

L'émission des spermatozoïdes se poursuit. Les follicules vides sont de taille réduite. En août et septembre, apparaissent quelques individus dont les gonades présentent les caractéristiques du stade B (photo 8).

### CONCLUSION

L'examen histologique révèle des différences significatives dans la reproduction des deux espèces considérées du genre *Venerupis* (*Venerupis aurea* et *Venerupis decussata*). Ces différences concernent le déroulement des cycles de reproduction qui sont nettement dissemblables.

Chez *V. aurea*, la phase de repos sexuel n'est pas nette, la gonade étant toujours le siège de phénomènes de gamétogenèse plus ou moins intenses. Les tubules gonadiques ne sont pas comblés en hiver par des cellules vésiculeuses et celles-ci n'apparaissent que de façon très fugace en mars pour disparaître très rapidement.

Cette espèce présente un cycle de reproduction étalé (espèce bradyctique) dans la station étudiée.

Chez *V. decussata*, de l'étang de Thau, la phase de repos sexuel est étalée (novembre à fin février), la période de reproduction plus courte (juillet-septembre). Ce comportement (espèce tachyctique) rappelle celui d'autres Mollusques, *Cerastoderma edule* et *C. glaucum*, *Ostrea edulis*. La gonade est envahie à la fin de la période de reproduction par des cellules amibocytaires qui nettoient les tubules des gamètes résiduels et se transforment en cellules vésiculeuses. Le contour des tubules devient alors indistinct et l'on ne trouve que quelques amas de gonies à partir desquelles la gonade se restaurera au printemps suivant.

### REMERCIEMENTS.

Nous adressons nos plus vifs remerciements au Professeur P. LUBET qui a revu notre texte et suggéré de très utiles corrections.

### RÉSUMÉ

Les espèces *Venerupis decussata* et *Venerupis aurea* sont fonctionnellement gonochoriques. L'aspect de leur glande génitale

varie suivant l'âge de l'individu et l'époque de l'année. A maturité ces espèces sont dissemblables, les différences portent sur le déroulement des cycles de reproduction et la gamétogenèse. Chez *Venerupis decussata*, il n'y a qu'une seule période de ponte s'étendant du début de juillet à la fin de septembre; l'hiver est une période de repos sexuel. Au contraire, chez *Venerupis aurea*, deux et même trois périodes de ponte se succèdent au cours de l'année séparées par des phases de restauration de la gonade. Chez les Clovisses, la gonade formée au début de la vie reproductrice persiste toujours même entre les périodes de ponte. Chez les Palourdes, par contre, chaque gamétogenèse est précédée d'une restauration complète de la gonade.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Arten *Venerupis decussata* und *V. aurea* sind funktionelle Gonochoristen. Das Aussehen ihrer Fortpflanzungsdrüse verändert sich mit dem Alter der Individuen und mit der Jahreszeit. Im Reifezustand unterscheiden sich die beiden Arten deutlich; die Unterschiede betreffen den Verlauf des Fortpflanzungszuklus und die Gametogenese. *Venerupis decussata* hat nur eine Fortpflanzungsperiode, die sich von Anfang Juli bis Ende September erstreckt; der Winter ist eine Periode sexueller Ruhe. Dagegen folgen bei *Venerupis aurea* zwei oder sogar drei Laichperioden auf einander im Laufe eines Jahres; diese Perioden sind durch Phasen getrennt, in denen die Gonade wieder ergänzt wird. Bei dieser Art bleibt die zu Beginn der Sexualreife gebildete Gonade auch zwischen den Laichperioden bestehen, während bei *Venerupis decussata* jeder Gametogenese ein völliger Neuaufbau der Gonade vorangeht.

### BIBLIOGRAPHIE

- BARGETON, M., 1942. Les variations saisonnières du tissu conjonctif vésiculeux de l'huître. *Bull. Biol. fr. Belge*, 76 : 175-191.
- COE, W.E., 1938. Primary sexual phases in the oviparous oyster (*O. virginica*). *Biol. Bull*, 74 : (1) 64-75.
- HELDT, H., 1952. Observations sur la ponte chez la moule (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) et l'émission de produits sexuels chez la Palourde (*Tapes decussata*). *Bull. Soc. Sc. nat. Tunis*, 5 : 171-174.
- IHEMATSU, W., 1957. Ecological studies on the clam *Tapes japonica*. II. On the setting season and the growth on early young stage. *Bull. jap. Soc. Sci. Fish.*, 22 : 736-741.

- KO, Y., 1957. Some histological notes on the gonad of *Tapes japonica* (Deshayes). *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **23** : 394-399.
- LOOSANOFF, V.L., 1937. Primary gonad and sexual phases in *Venus mercenaria* L. *Biol. Bull.*, **72** : 408-416.
- LUBET, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **23** (3) : 387-548.
- LUCAS, A., 1965. Recherches sur la sexualité des Mollusques bivalves. *Thèse de Doctorat ès-Sciences. Université de Rennes.*
- LUCAS, A., 1969. Remarques sur l'hermaphrodisme juvénile de quelques Veneridae (*Bivalvia*). *Malacologia*, **9** (1) : 275-276.
- RAIMBAULT, R., 1966. Reproduction et stades planctoniques des Mollusques in « Eléments de planctologie appliquée ». *Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, éd., 139-153.
- VILELA, H., 1950. Vida Bentónica de *Tapes decussatus*. *Trav. Stn marit. Lisboa*, **53**.

Reçu le 27 avril 1977

UNE FORME NOUVELLE DE *CLETODES* BRADY  
(COPEPODA, HARPACTICOIDA)  
DE LA CÔTE CATALANE FRANÇAISE

par Colin G. MOORE \*

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The author describes a new species of harpacticoid copepod from a muddy deposit at 90 metres off Banyuls-sur-Mer. *Cletodes reductus* n. sp. (Fam. Cletodidae T. Scott) is close to *Cletodes smirnovi* Bodin but differs, *inter alia*, in having an antennule of only four segments in the female.

Dans le cadre d'un travail effectué sur les cycles de reproduction de Copépodes Harpacticoïdes dans la zone profonde du plateau continental, plusieurs espèces inédites ont été rencontrées, la plus abondante étant une forme de *Cletodes* (Fam. Cletodidae) décrite ci-dessous.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE (FEMELLE ADULTE)

Longueur totale (de la pointe du rostre à l'extrémité du segment anal), 506  $\mu$ ; largeur maximum, 107  $\mu$ . Longueur du céphalothorax, 116  $\mu$ ; métasome, 196  $\mu$ ; urosome, 196  $\mu$ .

Le corps (Pl. I, A) est vermiforme et il se rétrécit graduellement du niveau de la largeur maximum au milieu du céphalothorax vers l'arrière. Les segments sont nettement distincts, chacun avec un rétrécissement annulaire.

Le rostre (Pl. II, A) est triangulaire et faiblement bifide à son apex, où sont situées deux petites soies sensorielles.

\* Adresse actuelle : Department of Marine Biology, University of Liverpool, Port Erin, Isle of Man, Great Britain.

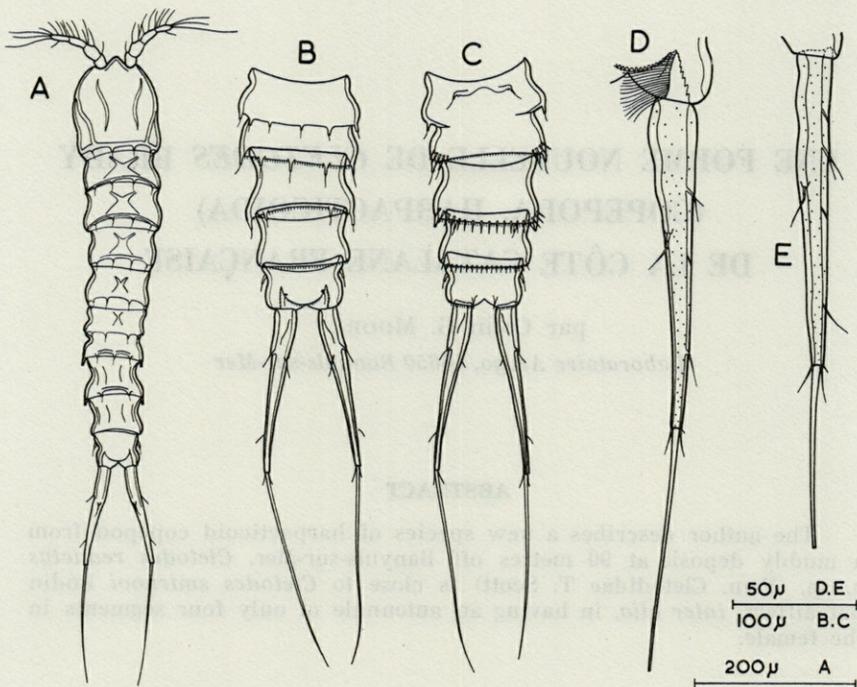


PLANCHE I

*Cletodes reductus* n. sp. A, habitus ♀; B, abdomen (vue dorsale) ♀; C, abdomen (vue ventrale) ♀; D, rame furcale ♀; E, rame furcale ♂.

**Ornementation du corps :** avec une décoration de raies chitineuses comme sur la figure (Pl. I, A). La raie qui divise le segment génital est discontinue ventralement (Pl. I, B et C). P6 représentée par une petite soie. Bords postérieurs des segments armés de tubercules portant une sensille, distribués comme dans le tableau suivant :

Segment	dorsal	latéro-dorsal	latéral	latéro-ventral	Total
1	2	2	2	2	8
2	2	2	2	0	6
3	2	2	4	0	8
4	2	2	4	0	8
5	2	2	0	0	4
6	2	2	2	0	6
7	3	0	2	2	7
8	2	0	2	2	6
9	0	0	0	0	0
10	2*	0	2*	0	4*

\* pas situé au bord postérieur.

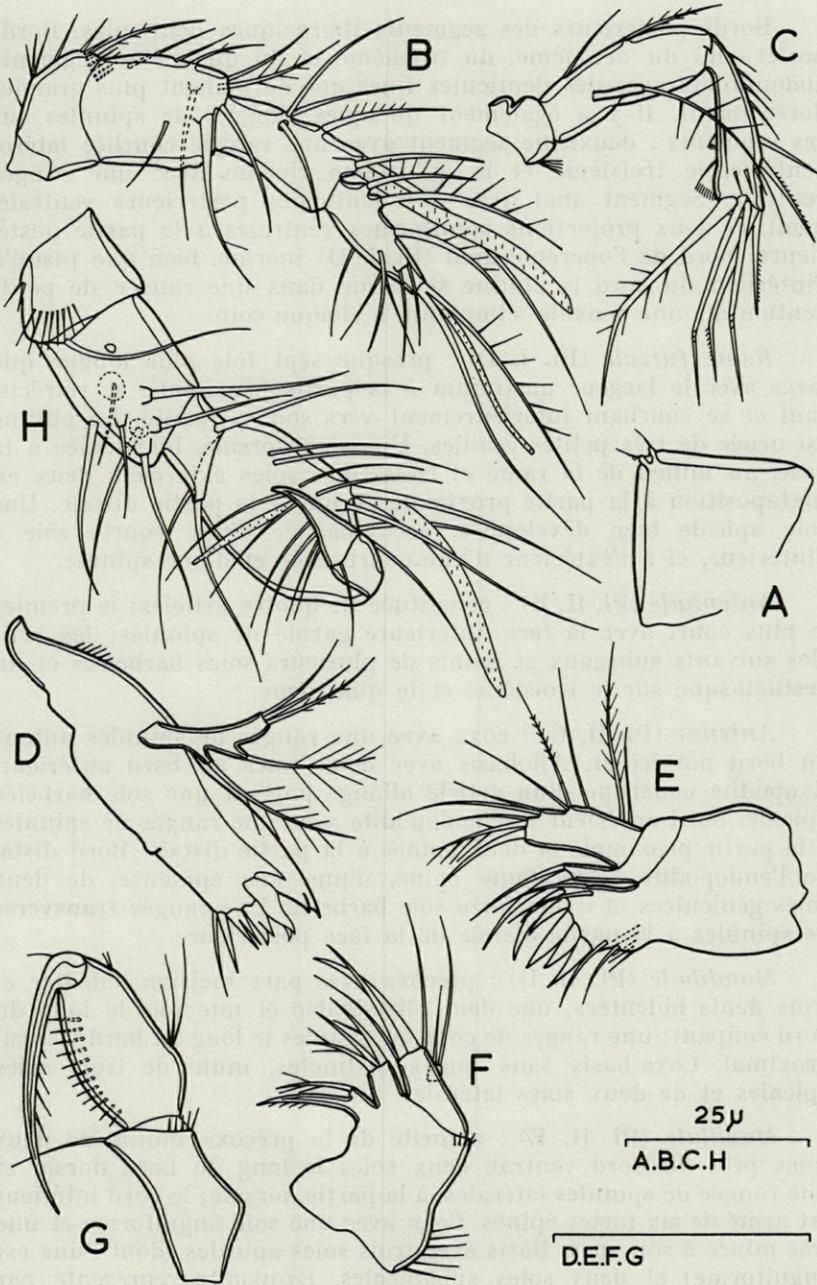


PLANCHE II

*Cletodes reductus* n. sp. A, rostre ♀; B, antennule ♀; C, antenne ♀; D, mandibule ♀; E, maxillule ♀; F, maxille ♀; G, maxillipède ♀; H, antennule ♂.

Bords postérieurs des segments thoraciques denticulés. Bords postérieurs du deuxième, du troisième et du quatrième segments abdominaux avec des denticules fines qui deviennent plus grandes dorsalement. Il y a également quelques rangées de spinules sur ces segments : deuxième segment avec une rangée courbée latéro-ventrale, le troisième et le quatrième chacun avec une rangée ventrale. Segment anal avec des denticules postérieurs ventralement, et deux projections spiniformes ventrales à la partie postérieure. Bord de l'opercule anal (Pl. I, D) inerme, bien que jusqu'à l'intérieur du bord la chitine se forme dans une rangée de petits denticules; une sensille s'implante à chaque coin.

*Rame furcale* (Pl. I, D) : presque sept fois plus longue que large avec la largeur maximum à la partie proximale, se rétrécissant et se courbant intérieurement vers son extrémité. La chitine est ornée de très petites écailles. Une soie dorsale, biarticulée à la base, au milieu de la rame et trois fines soies externes : deux en juxtaposition à la partie proximale et une à la partie distale. Une soie apicale bien développée, accompagnée d'une courte soie à l'intérieur, et à l'extérieur d'une courte soie et d'une spinule.

*Antennule* (Pl. II, B) : constituée de quatre articles; le premier le plus court avec la face antérieure garnie de spinules; les articles suivants subégaux et munis de plusieurs soies barbelées et un aethétasque sur le troisième et le quatrième.

*Antenne* (Pl. II, C) : coxa avec une rangée de spinules autour du bord postérieur. Allobasis avec deux soies au bord antérieur. Exopodite constitué d'un article allongé portant une soie barbelée apicale. Bord antérieur de l'endopodite avec une rangée de spinules à la partie proximale et deux épines à la partie distale. Bord distal de l'endopodite armé d'une épine, d'une soie épineuse, de deux soies géniculées et d'une forte soie barbelée. Une rangée transverse de spinules à la partie distale de la face postérieure.

*Mandibule* (Pl. II, D) : précoxa avec pars incisiva bidentée et trois dents bidentées, une dent oligodentée et une soie le long du bord coupant; une rangée de courtes spinules le long du bord ventral proximal. Coxa-basis sans rames distinctes, muni de trois soies apicales et de deux soies latérales.

*Maxillule* (Pl. II, E) : arthrite de la précoxa munie de deux soies près du bord ventral, deux soies le long du bord dorsal et une rangée de spinules latérales, à la partie dorsale; le bord intérieur est armé de six fortes épines. Coxa avec une soie onguiforme et une soie mince à son apex. Basis avec trois soies apicales (dont l'une est onguiforme) et deux soies subapicales. Exopodite représenté par deux soies, endopodite par trois soies.

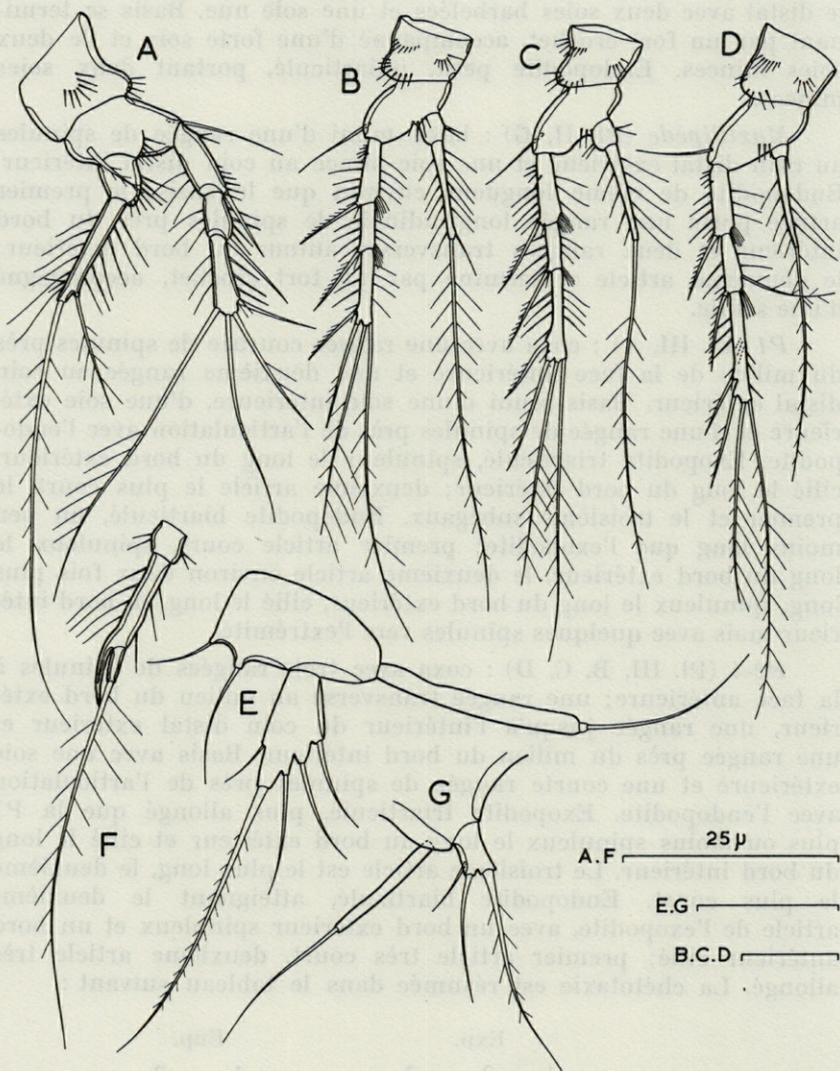
*Maxille* (Pl. II, F) : syncoxa munie d'une rangée de spinules le long du bord proximal extérieur et autour du bord distal extérieur; deux endites, le proximal avec une épine spinuleuse et une soie, le distal avec deux soies barbelées et une soie nue. Basis se terminant par un fort crochet, accompagné d'une forte soie et de deux soies minces. Endopodite petit, uniarticulé, portant deux soies minces.

*Maxillipède* (Pl. II, G) : basis muni d'une rangée de spinules au coin distal extérieur et une soie mince au coin distal intérieur. Endopodite de même longueur environ que le basis; le premier article porte une rangée longitudinale de spinules près du bord intérieur et deux rangées transverses autour du bord extérieur; le deuxième article se termine par un fort crochet, accompagné d'une sétule.

*P1* (Pl. III, A) : coxa avec une rangée courbée de spinules près du milieu de la face antérieure et une deuxième rangée au coin distal extérieur. Basis muni d'une soie intérieure, d'une soie extérieure et d'une rangée de spinules près de l'articulation avec l'endopodite. Exopodite triarticulé, spinuleux le long du bord extérieur, cilié le long du bord intérieur; deuxième article le plus court, le premier et le troisième subégaux. Endopodite biarticulé, un peu moins long que l'exopodite; premier article court, spinuleux le long du bord extérieur, le deuxième article environ deux fois plus long, spinuleux le long du bord extérieur, cilié le long du bord intérieur mais avec quelques spinules vers l'extrémité.

*P2-4* (Pl. III, B, C, D) : coxa avec trois rangées de spinules à la face antérieure; une rangée transverse au milieu du bord extérieur, une rangée jusqu'à l'intérieur du coin distal extérieur et une rangée près du milieu du bord intérieur. Basis avec une soie extérieure et une courte rangée de spinules près de l'articulation avec l'endopodite. Exopodite triarticulé, plus allongé que la P1 plus ou moins spinuleux le long du bord extérieur et cilié le long du bord intérieur. Le troisième article est le plus long, le deuxième le plus court. Endopodite biarticulé, atteignant le deuxième article de l'exopodite, avec un bord extérieur spinuleux et un bord antérieur cilié; premier article très court, deuxième article très allongé. La chétotaxie est résumée dans le tableau suivant :

	Exp.			Enp.	
	1	2	3	1	2
P1	0	0	022	0	011
P2	0	0	022	0	110
P3	0	0	022	0	010
P4	0	1	022	0	010



## PLANCHE III

*Cletodes reductus* n. sp. A, P1 ♀; B, P2 ♀; C, P3 ♀; D, P4 ♀; E, P5 ♀;  
F, endopodite de P3 ♂; G, P5 ♂.

*P5* (Pl. III, E) : baséoendopodite avec virtuellement aucun lobe interne mais seulement des processus des deux soies. Exopodite très court ( $14\mu$ ) et relativement large (environ deux fois plus long que large), portant une forte soie terminale, une fine soie intérieure et trois fines soies extérieures.

#### DESCRIPTION DES PARATYPES

FEMELLE : elles s'accordent bien avec l'holotype à l'exception de la taille ( $355 - 402\mu$ , moyenne  $371\mu$ ). Les individus ovigères portent trois œufs.

MALE : plus court que la femelle ( $291 - 314\mu$ , moyenne  $320\mu$ ). Les deux premiers segments abdominaux sont distincts. L'ornementation des segments est comme celle de la femelle à l'exception de la présence des rangées ventrales postérieures de spinules sur les deuxième, troisième et quatrième segments abdominaux.

*Rame furcale* (Pl. I, E) : droite, plus étroite que chez la femelle, avec son agrandissement proximal moins développé. Environ neuf fois plus longue que large.

*Antennule* (Pl. II, H) : composée de six articles, subchirocère. Le quatrième article est élargi, il porte un aesthétaque et il pivote autour de deux petits articles terminaux. L'article distal porte un petit aesthétaque.

*P3* (Pl. III, F) : endopodite triarticulé; premier article court, le deuxième allongé se termine par un crochet, le troisième court, étroit, avec une soie apicale.

*P5* (Pl. III, G) : très petite ( $6\mu$ ), 1,6 fois plus longue que large, munie de deux soies distales et d'une petite soie extérieure.

#### MATÉRIEL, LOCALITÉ, ÉCOLOGIE

Holotype (♀ non-ovigère, disséquée) et paratypes (11 ♂♂, 2 disséqués; 4 ♀♀ non-ovigères, 1 disséqué; 4 ♀♀ ovigères) trouvés dans la vase à 90 mètres au large de Banyuls-sur-Mer (12-11-75); Lat.  $42^{\circ} 30' 07''$  N, Long.  $3^{\circ} 12' 33''$  E. Accompagné surtout par *Haloschizopera pontarchis* Por et *Cletodes reysi* Soyer.

Les types sont conservés dans la collection du Laboratoire Arago.

## DISCUSSION

Ces spécimens sont très proches de *Cletodes smirnovi* Bodin, 1970 mais ils représentent une espèce distincte en vertu des différences suivantes :

- 1) le bord de l'opercule anal est inerme;
- 2) les rames furcales sont plus allongées avec dimorphisme sexuel;
- 3) l'antennule chez la femelle est composée de quatre articles seulement;
- 4) la P5 chez la femelle est d'une forme et d'une taille tout à fait différente.

La récolte de plusieurs individus de *Cletodes smirnovi* au large de Banyuls a permis la confirmation de ces différences.

L'épithète spécifique a trait au nombre réduit des articles de l'antennule.

## RÉSUMÉ

L'auteur décrit une espèce inédite de Copépode Harpacticoïde, *Cletodes reductus* n. sp., récoltée dans la vase à 90 m au large de Banyuls-sur-Mer. Cette espèce se rapproche de *Cletodes smirnovi* Bodin mais elle diffère par l'antennule qui chez la femelle n'est composée que de quatre articles.

## ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt eine bisher unbekannte Form harpacticoider Copepoden, die zu der Familie der Cletodidae T. Scott gehört, *Cletodes reductus* n. sp., aus Schlamm in einer Tiefe von 90 m vor der französisch-katalanischen Küste.

## BIBLIOGRAPHIE

- BODIN, Ph., 1970. Copépodes Harpacticoïdes marins des environs de La Rochelle. I. — Espèces de la vase intertidale de Châtelaillon. *Téthys*, 2 (2) : 385-436.

Reçu le 17 février 1977.

**CANDACIA GIESBRECHTI,**  
**A NEW CALANOID COPEPOD FROM THE**  
**MEDITERRANEAN SEA**

by George D. GRICE and Thomas J. LAWSON \*

Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, Massachusetts  
02543 U.S.A.

SOMMAIRE

Cet article décrit une espèce nouvelle de copépode calanoïde, genre *Candacia*, qui se trouve dans les eaux de surface de la Méditerranée occidentale. La morphologie de cette espèce est très proche de celle de *C. armata* que l'on trouve également dans cette région.

While examining a series of zooplankton samples that were collected in the upper 200 m of the Mediterranean Sea (Fig. 1) during a cruise (Atlantis II, Cruise 49) between Rhodes, Greece and Cadiz, Spain in May-June 1969 several species of *Candacia* were observed. These included specimens that were clearly referable to *C. armata* (Boeck, 1873) and other smaller specimens which, although very similar morphologically, were not this species.

*Candacia armata* was originally described, without illustrations, from specimens that were probably obtained from the west coast of Norway (see Sars, 1903, p. 136). BRADY (1878) described *C. pectinata* from adult females and males which were collected off the south coast of England. This species has been considered a synonym of *C. armata*. Mediterranean specimens illustrated by GIESBRECHT (1892) were assigned by him to *C. pectinata*. Sars (1903) recognized that Boeck's and Brady's species were synonymous and provided a description and illustration of both sexes of *C. armata*. Sars showed the occurrence of *C. armata* as including the Mediterranean although he apparently did not examine Mediterranean specimens.

\* Current address : ECO-ZIST, Consulting Engineers, 50 N. Kheradmand Street, Teheran, Iran.

Of the two forms which were noted in our Mediterranean collections, the larger are referable to *C. armata* while the smaller are here proposed as a new species. *C. armata* occurred mostly in samples collected in the western Mediterranean (west of Sardinia and Corsica) while the new species was found in the Tyrrhenian Sea and western Mediterranean.

*Candacia giesbrechti* n. sp.

(Plates I-V)

*C. pectinata* Giesbrecht, 1892

*C. armata* Crisafi, 1963 (partim)

*Diagnosis*: Adult female; similar to *C. armata* (Boeck) with respect to cephalothorax, head appendages and feet.

Urosome differing from *armata*. First segment asymmetrical, somewhat dilated laterally. Second segment slightly enlarged on right ventral side, produced into small folds on left side. Third

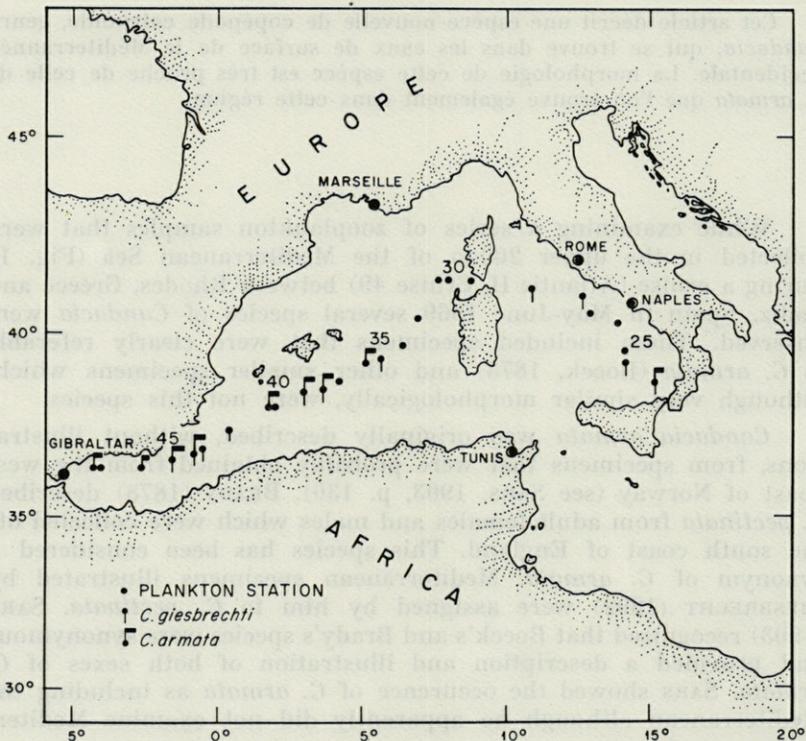


FIG. 1. — Locations of stations occupied during Atlantis II cruise 49 in the western Mediterranean Sea. Stations where *Candacia giesbrechti* n. sp. and *C. armata* were collected are indicated.

segment symmetrical, devoid of dorsal protuberances. Total length of 24 specimens 1.96 - 2.30 mm.

Adult male similar to *C. armata* with respect to cephalothorax, head appendages and feet.

Unlike *armata* the point on right fifth thoracic segment does not project beyond first urosomal segment. Process on right side of first urosomal segment is small, maximum lateral extension does not exceed one-fifth of segment's width. Total length of 10 specimens 1.68 - 2.02 mm.

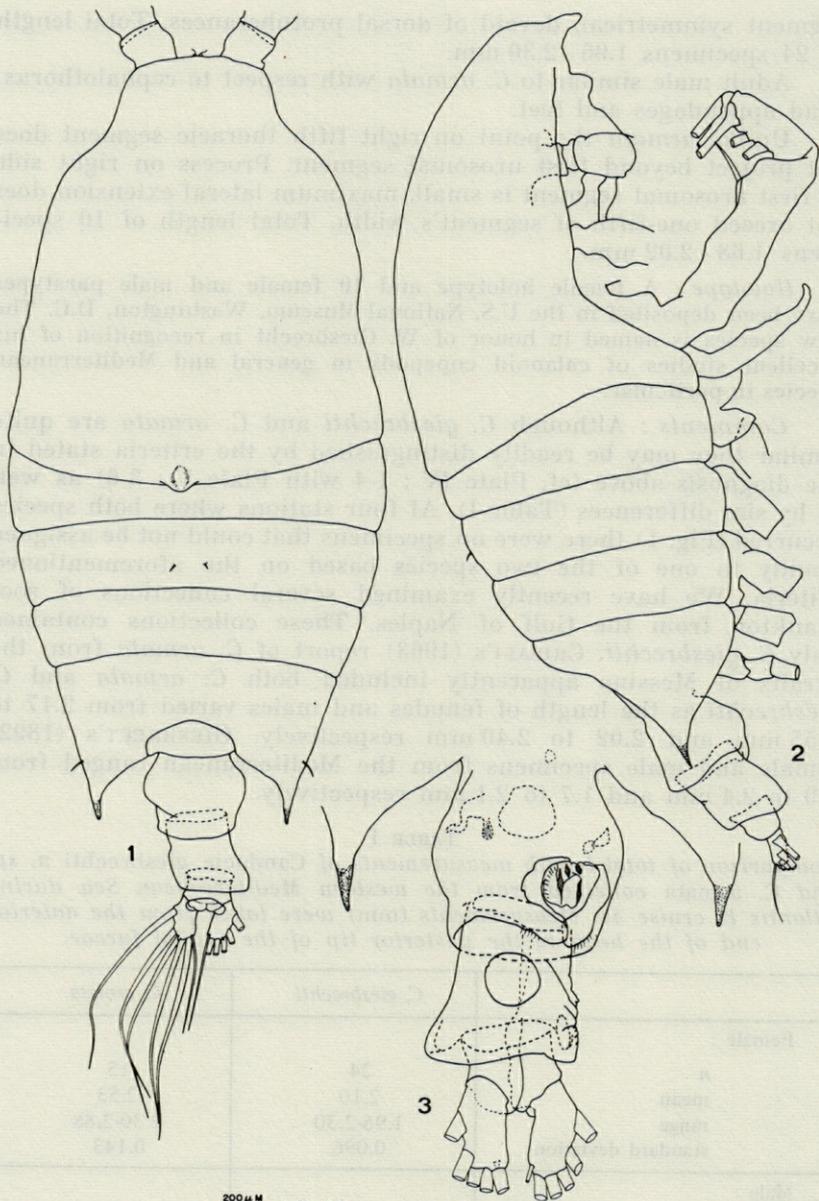
*Holotype*: A female holotype and 10 female and male paratypes have been deposited in the U.S. National Museum, Washington, D.C. The new species is named in honor of W. Giesbrecht in recognition of his excellent studies of calanoid copepods in general and Mediterranean species in particular.

*Comments*: Although *C. giesbrechti* and *C. armata* are quite similar they may be readily distinguished by the criteria stated in the diagnosis above (cf. Plate IV : 1-4 with Plate V : 3-6) as well as by size differences (Table I). At four stations where both species occurred (Fig. 1) there were no specimens that could not be assigned readily to one of the two species based on the aforementioned criteria. We have recently examined several collections of zooplankton from the Gulf of Naples. These collections contained only *C. giesbrechti*. CRISAFI's (1963) report of *C. armata* from the Straits of Messina apparently included both *C. armata* and *C. giesbrechti* as the length of females and males varied from 2.17 to 2.55 mm and 2.02 to 2.40 mm respectively. GIESBRECHT's (1892) female and male specimens from the Mediterranean ranged from 1.9 to 2.4 mm and 1.7 to 2.1 mm respectively.

TABLE I

*Comparison of total length measurements of Candacia giesbrechti n. sp. and C. armata collected from the western Mediterranean Sea during Atlantis II cruise 49. Measurements (mm) were taken from the anterior end of the head to the posterior tip of the caudal furcae.*

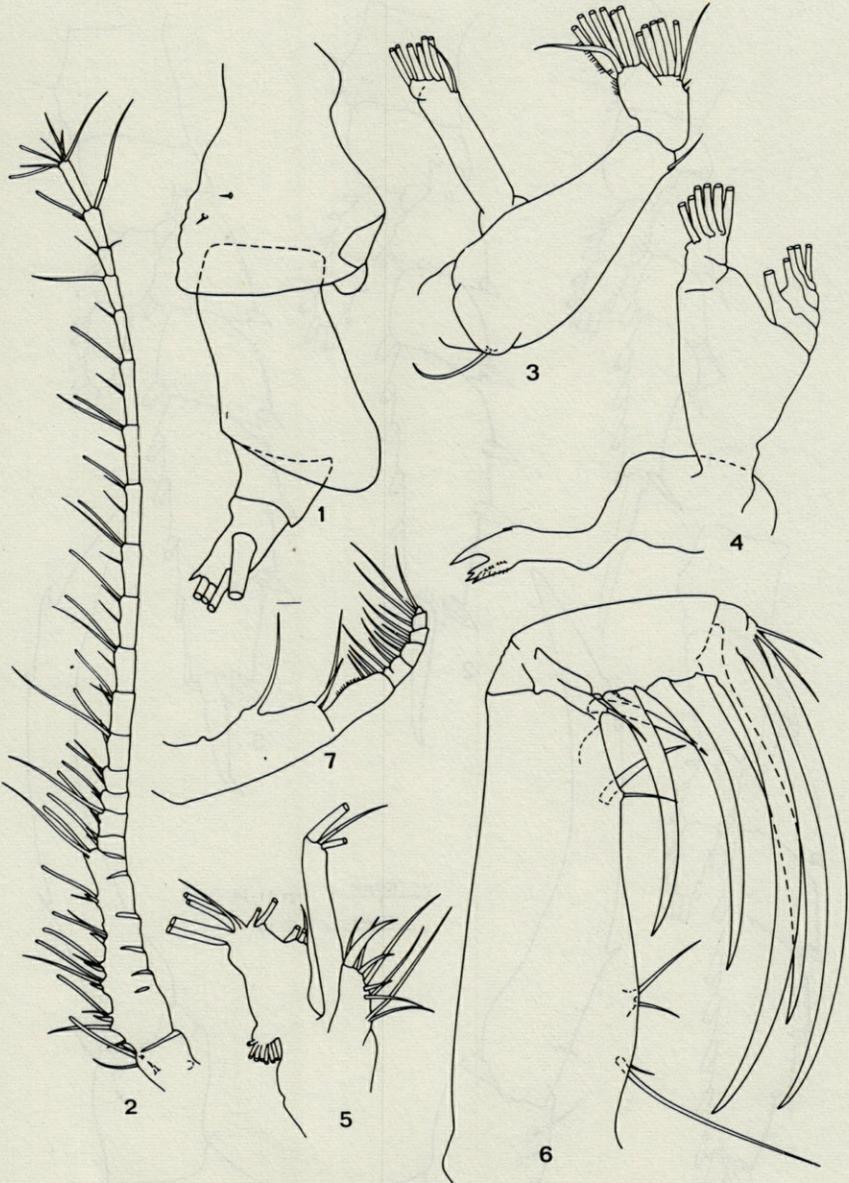
	<i>C. giesbrechti</i>	<i>C. armata</i>
Female :		
<i>n</i>	24	15
mean	2.10	2.53
range	1.96-2.30	2.30-2.88
standard deviation	0.096	0.143
Male :		
<i>n</i>	10	6
mean	1.89	2.33
range	1.68-2.02	2.20-2.40
standard deviation	0.114	0.077



200  $\mu$ M Figs. 1, 2  
100  $\mu$ M Fig. 3

PLATE I

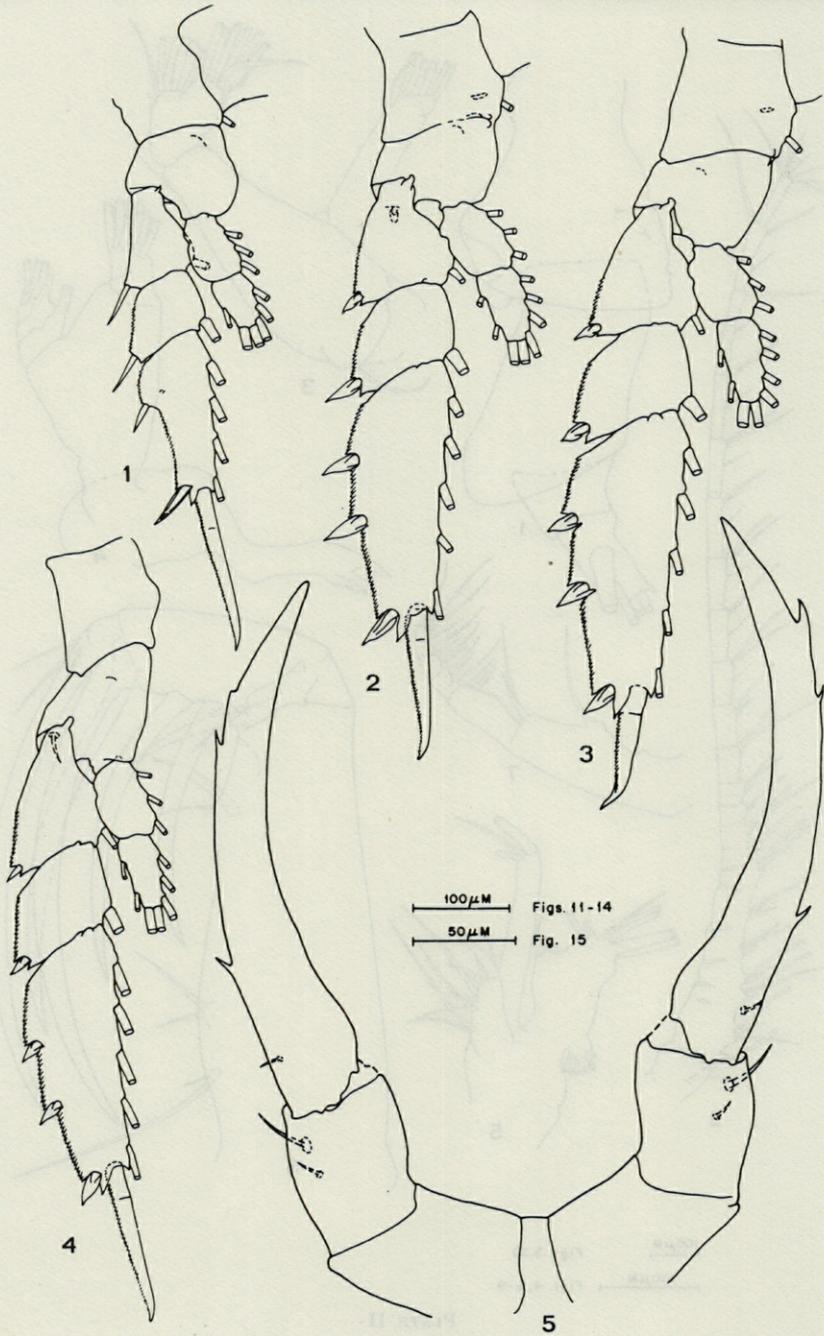
*Candacia giesbrechti* n. sp., female. 1 : dorsal; 2 : lateral; 3 : urosome, ventral.



100  $\mu$ M Figs. 5, 10  
100  $\mu$ M Figs. 4, 6-9

PLATE II

*Candacia giesbrechti* n. sp., female. 1 : urosome, lateral; 2 : antennule; 3 : antenna; 4 : mandible; 5 : maxillule; 6 : maxilla; 7 : maxilliped.



## PLATE III

*Candacia giesbrehti* n. sp., female. 1 : first foot; 2 : second foot; 3 : third foot; 4 : fourth foot; 5 : fifth feet.

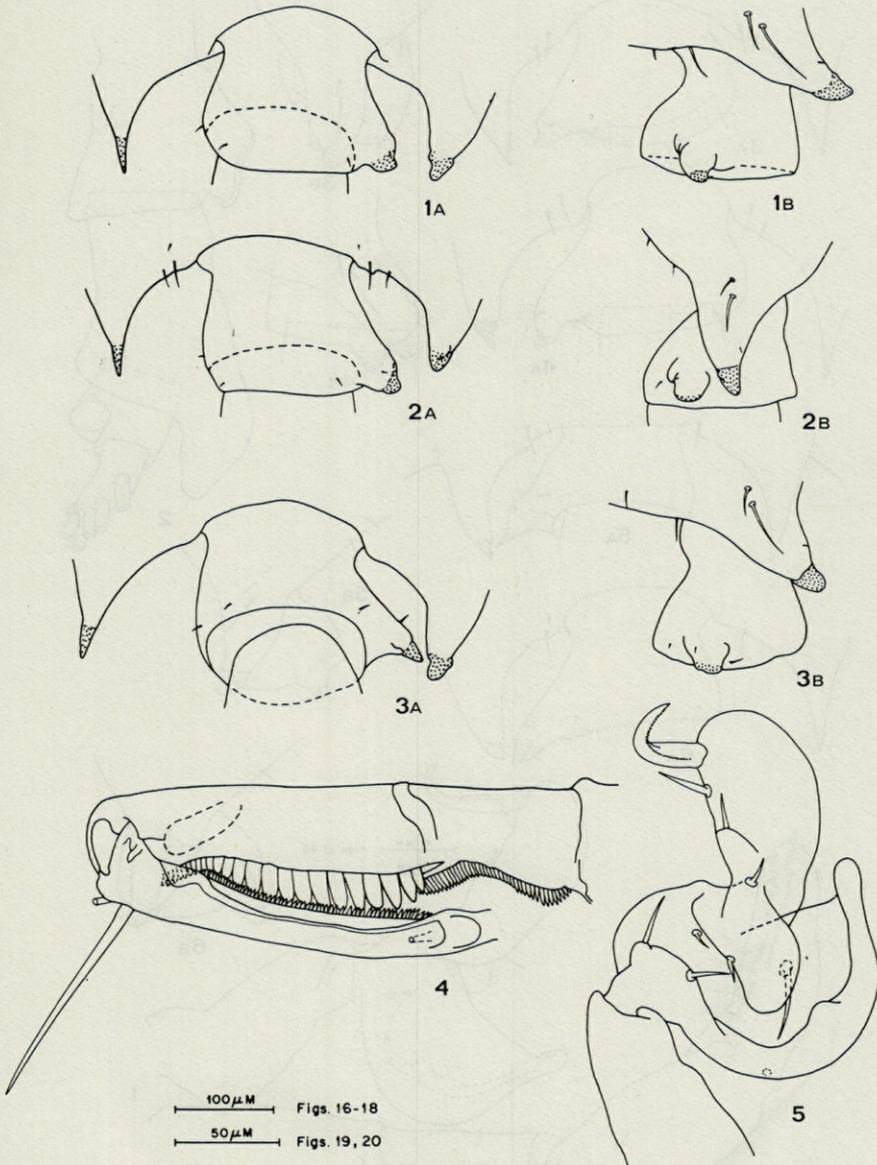


PLATE IV

*Candacia giesbrechti* n. sp., male. 1A, 2A, 3A : posterior end of fifth thoracic segment and genital segment of three specimens, dorsal; 1B, 2B, 3B : same but lateral; 4 : geniculate portion of right antennule; 5 : right fifth foot.

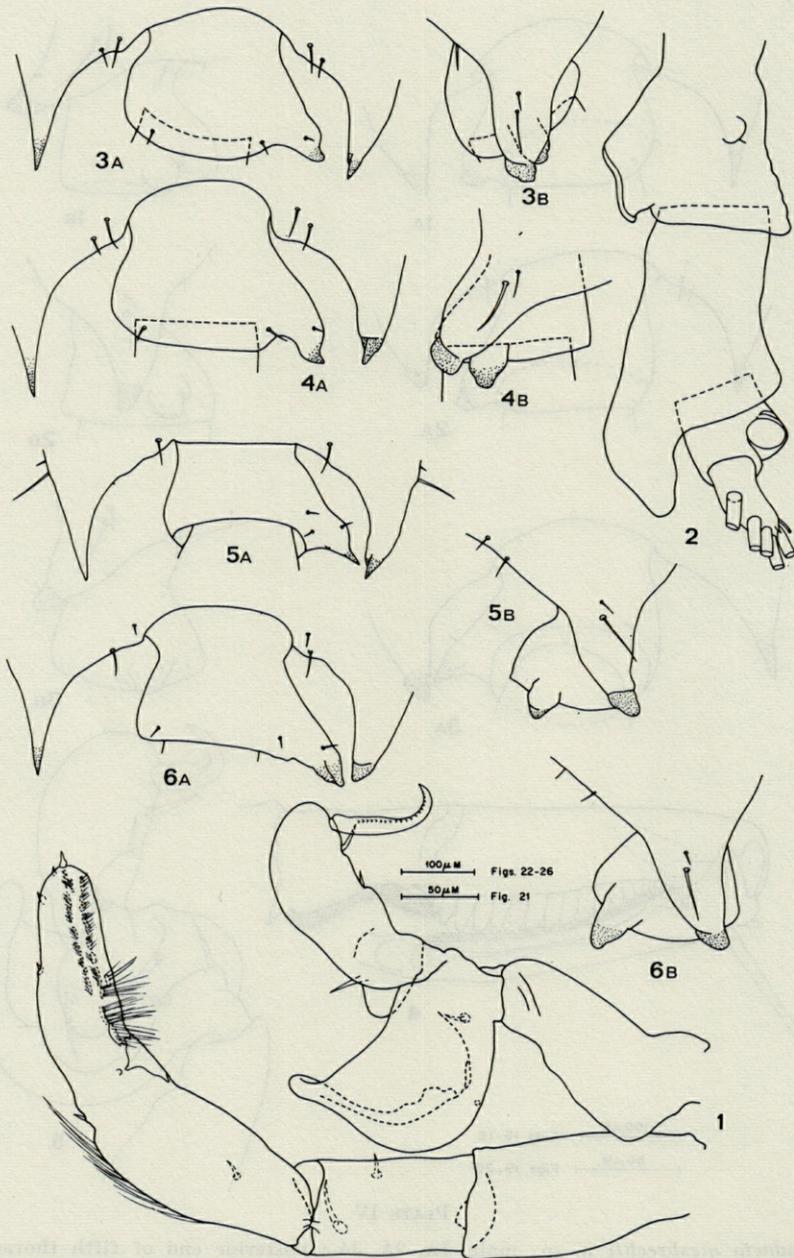


PLATE V

*Candacia giesbrehti* n. sp. 1: male fifth foot. *Candacia armata*. 2: female urosome; 3A, 4A, 5A, 6A: posterior end of male fifth thoracic segment and genital segment of four specimens, dorsal; 3B, 4B, 5B, 6B: same but lateral view. All specimens, Plates I-V, from Mediterranean Sea.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank Dr. Thomas E. Bowman for criticizing a draft of the manuscript and Dr. Bruno Scotto di Carlo and Ms. Adriana Ianora for permitting us to examine some of their zooplankton collections from the Gulf of Naples. This research was supported by a grant 12604 from the U.S. National Science Foundation and is contribution number 3960 from the Woods Hole Oceanographic Institution.

## ABSTRACT

A new species of the calanoid copepod genus *Candacia* is described from surface waters of the western Mediterranean Sea. The species is morphologically quite similar to *C. armata* with which it has been found to co-occur.

## SUMMARY

A new species of *Candacia* is described from specimens obtained in the western Mediterranean Sea.

## ZUSAMMENFASSUNG

Es wird eine neue Art der Gattung *Candacia* beschrieben, die im westlichen Mittelmeer gefunden wurde..

## LITERATURE CITED

- BOECK, A., 1873. Nye slaegter og arter af saltvands - Copepoder. *Forh. Vidensk-Selsk, Krist.*, 1872 : 35-60.
- BRADY, G.S., 1878. A monograph of the free and semi-parasitic copepoda of the British Islands. *Ray Society, Lond.*, 1 : 1-148.
- CRISAFI, P., 1963. Copepodi dello stretto di Messina. La famiglia Candaciidae nel quinquennio 1958-1962. *Atti Soc. elorit. Sci. fis. m. n.*, 9 : 81-144.
- GIESBRECHT, W., 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna Flora Golf. Neapel*, 19 : 1-831.
- SARS, G.O., 1903. Copepoda Calanoida. An account of the Crustacea of Norway. *Bergen Museum, Bergen, Norway*, 4 : 1-171.

Reçu le 26 avril 1977.



**ÉCOLOGIE DE *CRANGON CRANGON* (L.)  
(DÉCAPODA, CARIDEA)  
DANS UN ÉTANG DE LA CÔTE LANGUEDOCIENNE**

**I. — CROISSANCE, REPRODUCTION,  
MIGRATIONS MER/ÉTANG**

par Jean-Philippe LABAT

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

**ABSTRACT**

In order to analyze the ecology of *Crangon crangon* (L.) (Decapoda, Caridea) a 16 month study was carried out in a lagoon of the Languedoc coast.

The appearance of the juveniles in the lagoon, as well as their sexual differentiation is studied. A different rate of growth was observed between males and females, that for the females being always higher. A single period of reproduction was observed. Analysis of migration shows several types of motions. The results obtained are discussed in the light of previous studies made on this species in other geographic areas.

**INTRODUCTION**

Nombreux sont les travaux portant sur la biologie de *Crangon crangon* (Linné, 1758) depuis plus d'un siècle. Mais ils sont limités géographiquement à l'Atlantique nord-est et à ses mers annexes; en Méditerranée aucune étude d'ensemble n'a été consacrée à cette espèce. La biologie, plus particulièrement l'écologie de cette espèce, sur les rives occidentales de cette mer, restaient donc peu connues. Nous avons choisi l'étang de Bages-Sigean, qui, contrairement à celui de Salses-Leucate, reste de type lagunaire et constitue un « modèle de lagune méditerranéenne » (BOUTIERE, 1974).

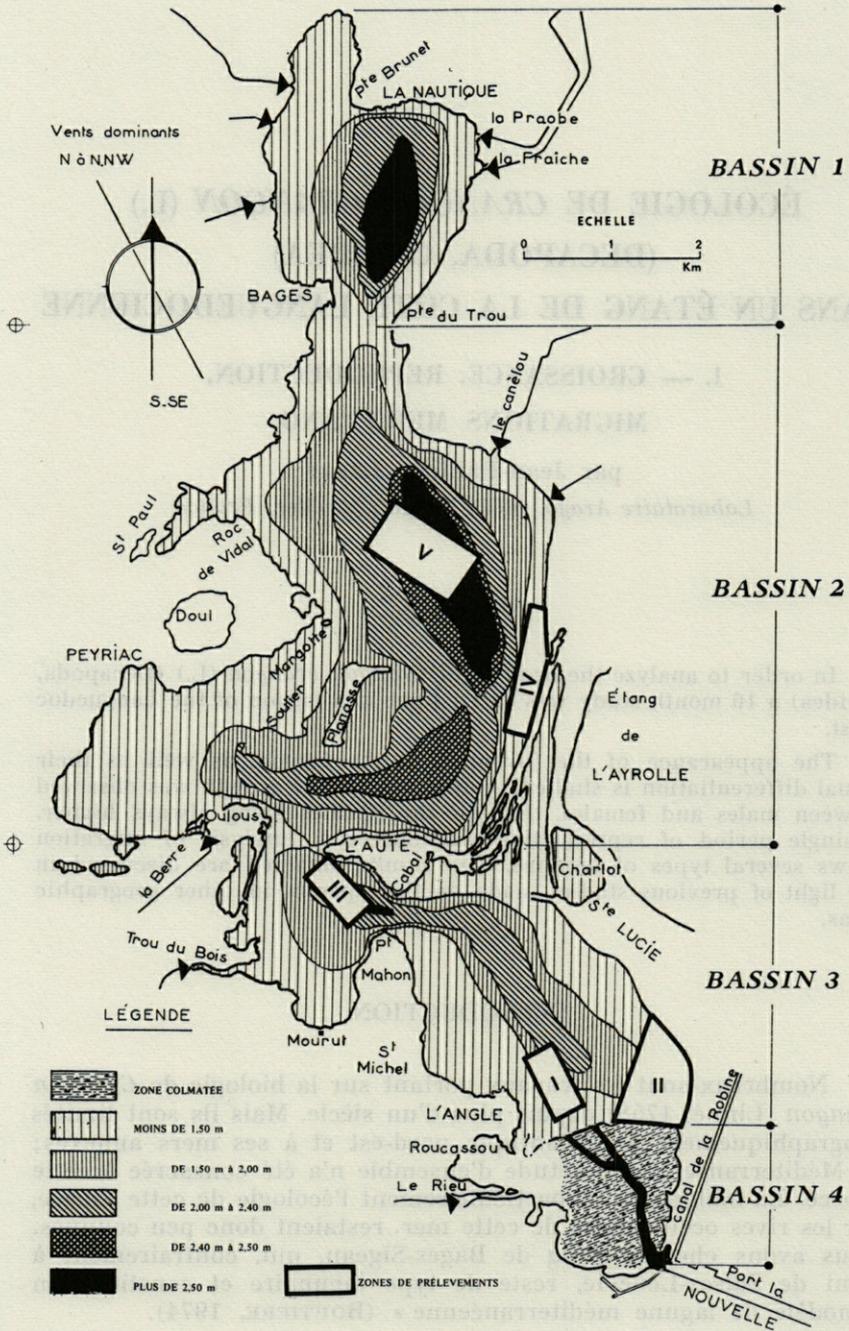


Fig. 1. — Le complexe lagunaire de Bages-Sigean (Aude). Zones de prélèvements.

## BIOTOPE

Le complexe lagunaire de Bages-Sigean fait partie de la chaîne de lagunes qui s'étend de Marseille à Perpignan.

La caractéristique principale de ces étangs est la grande variabilité des facteurs physico-chimiques, dans le temps et l'espace. En effet, constitués de masses d'eau peu épaisses et étendues, ils sont soumis à des conditions météorologiques à actions rapides et importantes. La présentation de ce milieu est faite à partir de travaux antérieurs : BOUTIERE (1974), CAHET (1964, 1965, 1970, 1974), FIALA (1969, 1972-73), JACQUES et coll. (1975), MERCIER (1973), PETIT (1953, 1962).

L'ensemble lagunaire de Bages-Sigean a une superficie de 5 240 ha. Il s'étend sur 14 km de longueur de la Nautique au nord, à Port-la-Nouvelle au sud, et sur 2,5 km de largeur moyenne (Fig. 1). Les fonds de vase et de sable sont nettement séparés géographiquement : les premiers couvrent le centre et le bord ouest de l'étang, les autres le bord est.

Les variations annuelles sont donc plus rapides et importantes qu'en milieu marin. Entre le mois le plus froid, décembre : 6 °C, et le mois le plus chaud, juillet : 24 °C, l'écart est de 18 °C, pour 12 °C en mer (Banyuls) ; l'hiver, l'étang est donc plus froid, et l'été, il est plus chaud que le milieu marin.

L'étang de Bages-Sigean, n'ayant qu'une seule ouverture sur la mer, au sud, présente un gradient décroissant de salinité du sud vers le nord. Ceci permet l'individualisation de 4 bassins séparés entre eux par des passes étroites. Il y a augmentation de la salinité pendant l'été et une diminution pendant l'hiver.

Les eaux de l'étang de Bages-Sigean sont particulièrement riches en éléments nutritifs qui sont, soit apportés par les eaux continentales, soit fournis par le sédiment. Ceci permet grâce à une bonne oxygénation due aux vents, un développement abondant des organismes phytoplanctoniques et de la végétation benthique, algale ou phanérogamique.

Le gradient de salinité observé dans l'étang de Bages-Sigean permet une distribution caractéristique des espèces animales et végétales. Il réalise une sélection des espèces marines, les seules espèces euryhalines pouvant s'y adapter. On enregistre une diminution graduelle de ces dernières du sud vers le nord. Les espèces dulçaquicoles sont peu représentées dans ce milieu saumâtre. Une des caractéristiques de la flore et de la faune lagunaire est d'être

pauvre en espèces, mais riche en individus : production et productivité ont des valeurs élevées.

Les milieux lagunaires jouent un rôle essentiel dans l'écologie de nombreuses espèces migratrices (Poissons et Crustacés) dont ils sont, pour certaines, une écophase nécessaire. Ces caractères écologiques conditionnent la pêche locale de plusieurs espèces de Poissons (Anguilles, Loups, Muges...) et de Crustacés (Crabes, Crevettes, notamment celle de *Crangon crangon*).

## MÉTHODES ET TECHNIQUES

Trois questions se sont posées à nous quand nous avons envisagé ce problème : dans quelles zones de l'étang faire les prélèvements ? Avec quelle périodicité ? Avec quels moyens ?

### *Zones de prélèvements.*

Nous avons déterminé 5 zones où de petits chalutages ont été effectués. Elles sont numérotées en partant du grau (Cf. Fig. 1) (un exposé plus précis des zones est fait dans le chapitre « Matériel et Méthodes » de la deuxième partie « Mouvements intra-lagunaires »).

### *Périodicité des prélèvements.*

Pour suivre le cycle d'une population de macrobenthos vagile et migratrice, un prélèvement par mois nous a paru l'intervalle idéal; l'écart maximum étant un prélèvement tous les deux mois. Diverses circonstances, en particulier météorologiques, ont fait varier l'intervalle des prélèvements entre ces deux limites.

### *Moyen de prélèvement.*

Nous avons réalisé un engin répondant aux caractéristiques pratiques et théoriques que nous souhaitions : emploi sur le bateau dont nous disposions (4,50 m de long); possibilité de prélèvement de l'épimacrobenthos vagile; prises répétitives de toutes les classes d'âges; captures indépendantes de l'éthologie alimentaire.

En nous basant sur les chaluts à perche utilisés pour la pêche à la Crevette en Atlantique et en mer du Nord (KURC, FAURE et LAURENT, 1965), nous avons construit un « micro-chalut à perche ». Son principe est simple. La chaîne fixée entre les deux patins racle le sédiment en faisant sortir la faune vagile; cet effet étant réalisé une fois que le cadre est passé, les animaux ne peuvent s'échapper ni latéralement, ni verticalement. Le fait que ce soit une chaîne libre qui racle en premier le sédiment, et non le raban de ventre du chalut, entraîne la capture des animaux qui sortent même après le passage de celle-ci. Les caractéristiques techniques sont : hauteur : 0,35 m; largeur : 0,80 m; longueur du filet : 2,5 m; maillage : 5 mm de vide de maille. La chaîne faisait 1,5 à

1,6 fois la largeur et le raban de ventre 2 fois la largeur. La quantité de surface chalutée n'a pas pu être mesurée : la vitesse du bateau ne pouvant être connue avec précision. Chaque prélèvement dans une zone était fait par trois coups de chalut, de 4 à 5 minutes chacun, à faible vitesse. Le contenu du chalut était trié sur le bateau, les Crevettes fixées à l'alcool à 75°.

#### Dépouillement.

Au laboratoire, le sexe était déterminé par observation à la binoculaire, en se basant notamment sur les travaux de SCHOCKAERT (1968 a) (forme de l'endopodite de  $pl_1$  et de  $pl_2$ , présence d'un appendix masculina sur ce dernier, forme de  $A_1$ , présence des orifices génitaux sur la base de  $P_3$  pour les femelles et sur la base de  $P_5$  pour les mâles). La longueur totale mesurée, souvent utilisée, s'étend de la pointe du rostre à la pointe du telson. Si cette longueur est imprécise chez les espèces de *Natantia* à rostre long car il y a parfois rupture de celui-ci, c'est la mesure qui semble être ici la plus rationnelle : le rostre de *Crangon crangon* étant court il n'est pratiquement jamais cassé.

Pour les femelles grainées, l'état de développement des œufs était noté. On peut juger de celui-ci, entre autres caractères, par la présence ou l'absence de l'œil ou de son ébauche.

## RÉSULTATS

Les 11 séries de prélèvements effectués pendant les 15 mois montrent la séquence des événements concernant la population de *Crangon crangon* de l'étang. Les résultats sont synthétisés dans les graphes qui donnent les histogrammes de fréquence des classes détaillés : de 9 à 63 mm en classe de 3 mm (Fig. 2 et 3).

Nous voyons tout d'abord les grandes modifications de la population : entrée des juvéniles (avril-mai), disparition des adultes (février, mars, avril, mai, juin), sexualisation des jeunes (août-septembre).

#### A) Entrée des juvéniles : leur croissance jusqu'à la sexualisation.

Ce phénomène a été observé sur 2 cycles différents (début : 27-04-73 et 23-04-74). Les juvéniles entrent dans l'étang vers le mois d'avril. Les tailles moyennes des individus capturés étaient de 9 mm, la première année, de 13,38 mm, la seconde.

Les juvéniles vont avoir ensuite une croissance rapide jusqu'au mois d'août, où ils vont alors se sexualiser.

Dans le 1<sup>er</sup> cycle observé, ils sont passés de 9 mm le 27-04-73 à 20,78 mm le 21-07-73. Dans le 2<sup>e</sup>, de 13,38 mm le 23-04-74 à

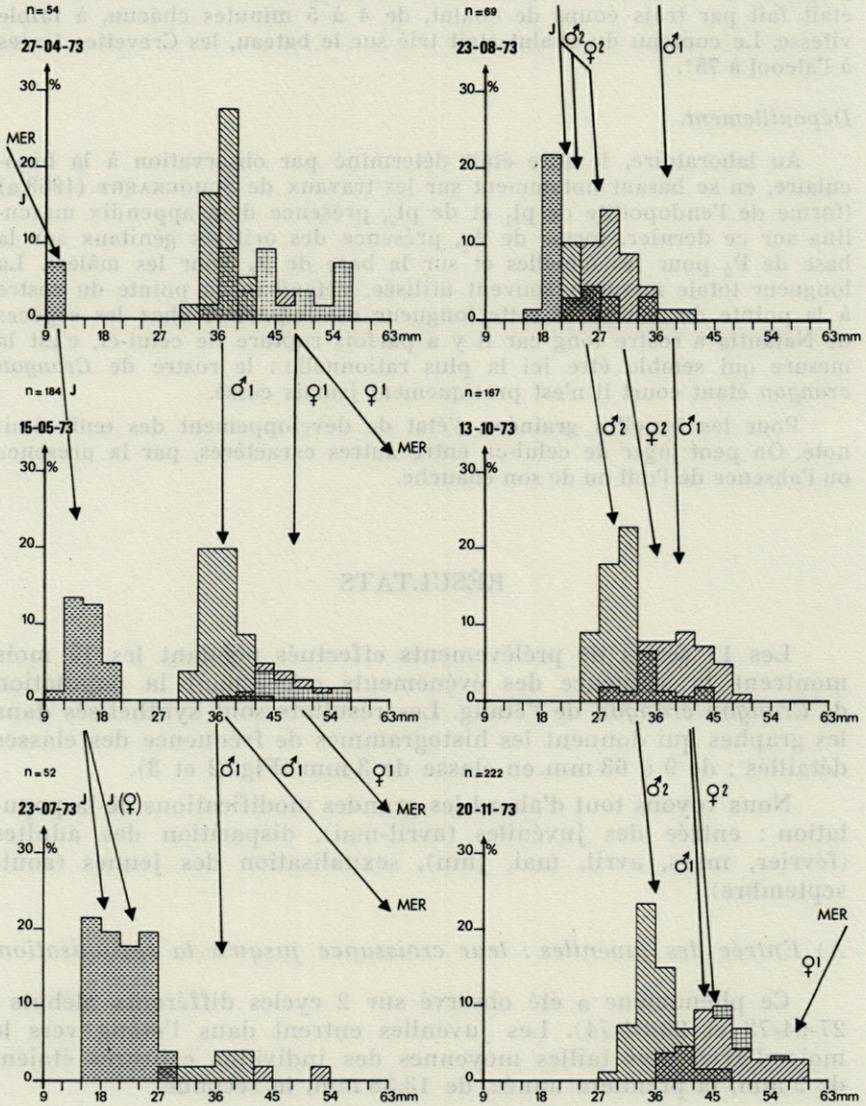


FIG. 2. — Structure de la population de *Crangon crangon* du 27-04-73 au 20-11-73.

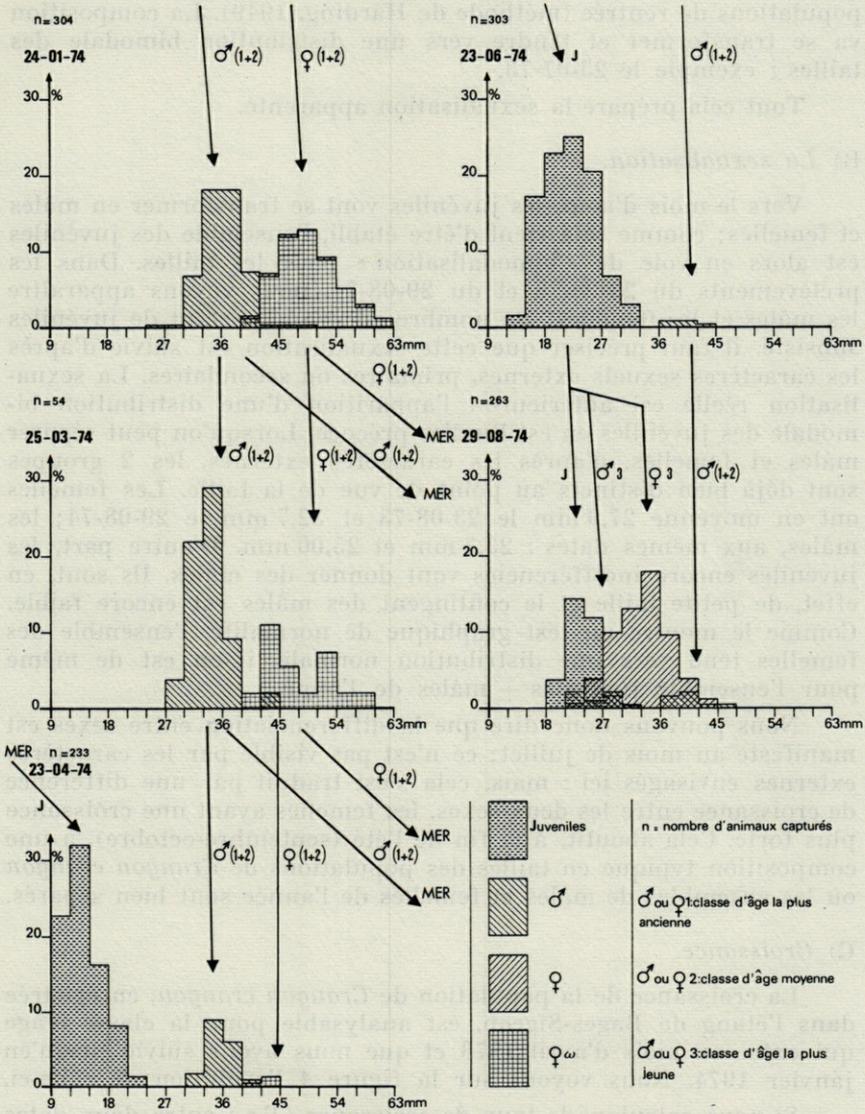


FIG. 3. — Structure de la population de *Crangon crangon* du 24-01-74 au 29-08-74.

21,41 mm le 23-06-74. Les tests graphiques de normalité de fréquence des tailles des juvéniles donnent un résultat positif pour les populations de rentrée (méthode de Harding, 1949). La composition va se transformer et tendre vers une distribution bimodale des tailles : exemple le 23-07-73.

Tout cela prépare la sexualisation apparente.

#### B) *La sexualisation.*

Vers le mois d'août, les juvéniles vont se transformer en mâles et femelles; comme cela vient d'être établi, l'ensemble des juvéniles est alors en voie de « bimodalisation » pour les tailles. Dans les prélèvements du 23-08-73 et du 29-08-74, nous voyons apparaître les mâles et les femelles; un nombre encore important de juvéniles subsiste. il faut préciser que cette sexualisation est suivie d'après les caractères sexuels externes, primaires ou secondaires. La sexualisation réelle est antérieure : l'apparition d'une distribution bimodale des juvéniles en est l'indice précoce. Lorsqu'on peut séparer mâles et femelles, d'après les caractères externes, les 2 groupes sont déjà bien distincts au point de vue de la taille. Les femelles ont en moyenne 27,9 mm le 23-08-73 et 32,7 mm le 29-08-74; les mâles, aux mêmes dates : 23,7 mm et 25,00 mm. D'autre part, les juvéniles encore indifférenciés vont donner des mâles. Ils sont, en effet, de petite taille et le contingent des mâles est encore faible. Comme le montre un test graphique de normalité, l'ensemble des femelles tend vers une distribution normale, il en est de même pour l'ensemble juvéniles + mâles de l'année.

Nous pouvons donc dire que la différenciation entre sexes est manifeste au mois de juillet; ce n'est pas visible par les caractères externes envisagés ici : mais, cela s'est traduit par une différence de croissance entre les deux sexes, les femelles ayant une croissance plus forte. Cela aboutit, à la fin de l'été (septembre-octobre), à une composition typique en tailles des populations de *Crangon crangon* où les ensembles de mâles et femelles de l'année sont bien séparés.

#### C) *Croissance.*

La croissance de la population de *Crangon crangon*, enregistrée dans l'étang de Bages-Sigean, est analysable pour la classe d'âge qui entre au mois d'avril 1973 et que nous avons suivie jusqu'en janvier 1974. Nous voyons sur la figure 4 l'évolution de celle-ci.

Si nous calculons le taux de croissance (T.c.) entre deux dates  $t_0$  et  $t_1$

$$\text{T.c.} = \frac{Tt_1 - Tt_0}{Tr_1} \times \frac{1}{t_1 - t_0} \times 100$$

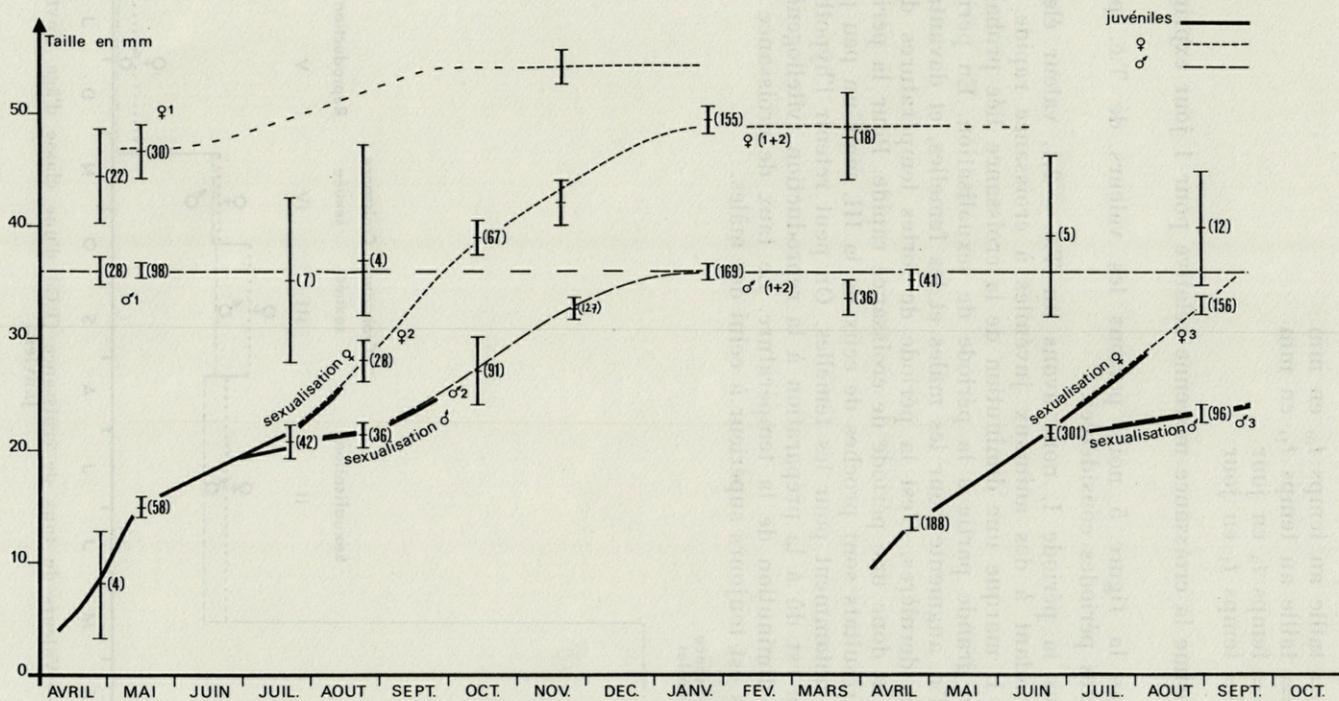


FIG. 4. — Croissance des classes d'âge observées.

où  $Tt_0$  = taille au temps  $t_0$ , en mm  
 $Tt_1$  = taille au temps  $t_1$ , en mm  
 $t_0$  = temps  $t_0$  en jour  
 $t_1$  = temps  $t_1$  en jour

T.c. exprime la croissance moyenne relative pour 1 jour exprimée en %.

Dans la figure 5 nous portons les valeurs de T.c. pour différentes périodes considérées.

Dans la période I, nous avons un  $T.c. = 2,1$ , valeur élevée correspondant à des animaux juvéniles à croissance rapide. La période II marque une diminution de la croissance liée probablement en grande partie à la période de sexualisation. En période III, le T.c. augmente pour les mâles et les femelles, et davantage, pour ces dernières. C'est la période de fortes températures dans l'étang, et donc une période de croissance rapide. Pour la période IV, les résultats sont proches de ceux de la III, mais un peu plus faibles, notamment pour les femelles. On peut retenir l'hypothèse que cela est dû à la préparation à la reproduction (vitellogénèse) et à la diminution de la température. Le taux de croissance des femelles est toujours supérieur à celui des mâles.

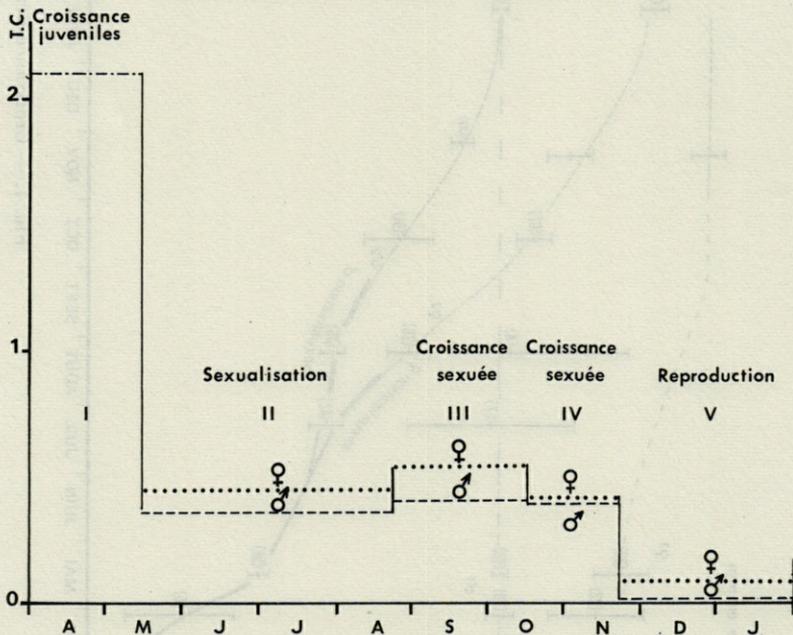


FIG. 5. — Valeurs du taux de croissance (T.C.) d'une classe d'âge d'avril à janvier.

D) *Rentrée des mâles et des femelles sortis au printemps.*

Vers le mois de novembre, au début de la reproduction, on note l'apparition de mâles et de femelles de grandes tailles. Ceci est visible notamment pour les femelles, comme le montre l'analyse de Harding. Pour les mâles, il est plus difficile de différencier les mâles rentrant de ceux qui ont passé l'été dans l'étang.

E) *Reproduction.*

La croissance, comme nous l'avons vu, tant des mâles que des femelles, continue jusqu'à la reproduction qui commence à la fin novembre et atteint son maximum en janvier. Au début de cette phase, la croissance se ralentit, puis s'arrête. La femelle pond ses œufs qui sont immédiatement fécondés et les conserve sous son abdomen, attachés aux pléopodes par des soies ovigères. Ils commencent à se développer dans l'étang. Au mois de janvier, plus de 96 % sont grainées. Ensuite, elles sortent en mer, leur nombre dans l'étang diminuant. Toutes celles qui y restent encore, sont grainées. Les dernières femelles grainées sortent en avril-mai, mais la plupart étaient sorties en février-mars (quelques rares femelles non grainées subsistent parfois au début de l'été dans l'étang).

F) *Sex ratio, proportion de femelles grainées.*

L'étude du sex ratio met en évidence les mouvements de migrations différentiels entre mâles et femelles. Nous avons exprimé arbitrairement ici le sex ratio par le rapport entre les femelles et le nombre total d'individus sexués (abréviation  $S \times r$ ), c'est-à-dire le pourcentage des femelles.

La figure 6 traduit les variations de celui-ci. Elle exprime aussi le rapport du nombre de femelles grainées au nombre total des femelles.

Au printemps, le sex ratio diminue, ce qui confirme la sortie de la majorité des femelles en mer et le fait que les mâles sortent plus tard, cependant, quelques-uns restent dans l'étang. L'augmentation du rapport entre les femelles et le nombre total d'individus sexuellement différenciés, vers le mois d'août, montre que la sexualisation des femelles est plus précoce que celle des mâles.

Vers le mois de janvier, il atteint 47 %, ce qui signifie qu'au moment de la reproduction, la population est quasiment homogène.

Le pourcentage des femelles grainées montre bien que la période de reproduction commence au mois de novembre pour s'achever au mois d'avril, et passe par son maximum en janvier-février.

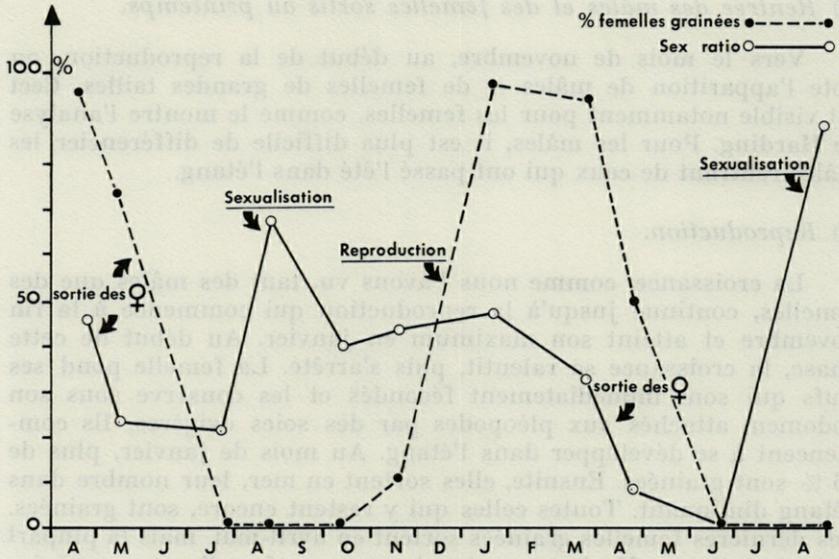


FIG. 6. — Variations du sex ratio (exprimé en %) des femelles et du pourcentage de femelles grainées.

### G) Différences entre les 2 cycles étudiés.

Si nous comparons les tailles des juvéniles des 2 années, nous nous apercevons que, pour la même période, celles de 1974 sont plus grandes que celles de 1973. Il en est de même pour les mâles et pour les femelles venant de se sexualiser.

TABLEAU I

#### Différences de taille entre les 2 cycles étudiés

\*\* différence significative, seuil 99 %; (1): mâles + juvéniles : distribution normale voir paragraphe B.

taille en mm	en 1973	en 1974	
juvéniles (avril)	9	13,38	**
femelles (août)	27,96	32,71	**
mâles (août)	23,75	25,05	** (1)
juvéniles (août)	20,28	23,27	

La variabilité des cycles annuels d'une population est un fait général. Il est évident que les conditions météorologiques n'étant jamais identiques d'une année sur l'autre, elles entraînent une modification de la croissance de l'espèce et de son calendrier. Mais les données précédentes restent inchangées, même s'il y a des valeurs absolues différentes, pour la taille de sexualisation de cette population.

#### H) *Migrations.*

Les divers mouvements migratoires observés sont liés à la fois à des conditions du milieu et à l'état physiologique des animaux. Plusieurs peuvent être corrélés avec l'inversion des températures mer/étang. Au printemps, quand la température des étangs, d'inférieure à celle de la mer va devenir supérieure à celle-ci, nous avons deux mouvements contraires, la sortie de la majorité des mâles et l'entrée des juvéniles, les mâles cherchant un milieu plus salé et plus froid, les juvéniles l'inverse. Il faut remarquer que, si la majorité des mâles sortent au printemps, de l'étang vers la mer, une partie reste dans l'étang tout l'été. On peut donc « suivre » l'existence de mâles « résiduels » jusqu'à la reproduction où ils se mélangent avec l'ensemble des mâles revenus dans l'étang à l'automne.

À l'automne, après que la relation de la température étang/mer s'est inversée, il y a rentrée des mâles et des femelles; la reproduction a lieu avec l'incubation des œufs pendant la période la plus froide. Les femelles sortent ensuite en mer où a lieu l'éclosion des larves.

En résumé, il y a trois sortes de mouvements :

- 1) entrée des juvéniles dans l'étang, à la recherche d'un milieu dessalé et chaud, d'une grande richesse trophique, au printemps;
- 2) sortie des femelles grainées, à la fin de l'hiver, pour l'éclosion des œufs en mer;
- 3) mouvements des mâles et des femelles vers le milieu le plus froid après l'inversion des températures entre l'étang et la mer.

L'écologie de *Crangon crangon* se divise donc en deux écophases : l'une lagunaire, l'autre maritime. Comme beaucoup d'animaux animés de mouvements migratoires, cette espèce a besoin des différents milieux où se déroulent ces écophases. En effet, *Crangon crangon* est obligatoirement liée au milieu marin (*sensu stricto*) par son développement larvaire et d'autre part, ne se rencontre que dans les régions où elle peut trouver des milieux saumâtres. En effet, de nombreux chalutages côtiers ne nous ont jamais permis de capturer *Crangon crangon* dans la baie de Banyuls

où il n'y a pas d'apport d'eau douce régulier. Les mouvements de ces animaux sont à la fois liés aux changements du milieu, mais aussi aux changements de leur propre physiologie.

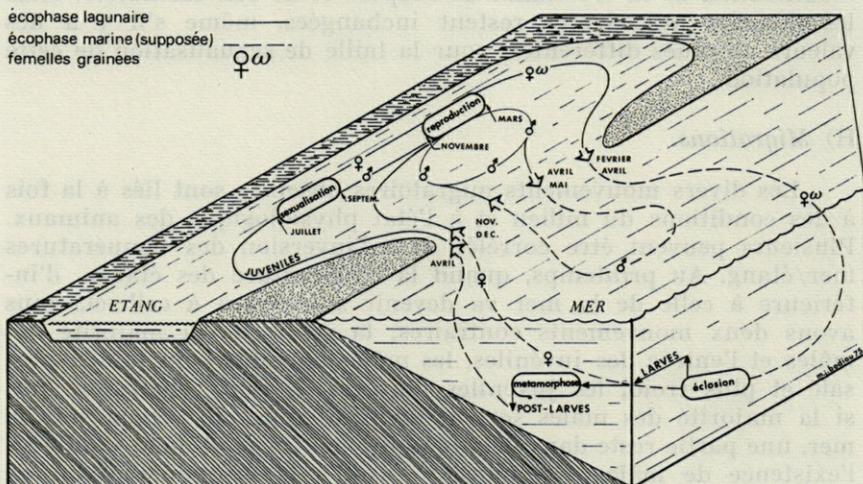


FIG. 7. — Cycle théorique de *Crangon crangon* dans les étangs du Languedoc-Roussillon.

Le bloc diagramme (Fig. 7) fait un résumé théorique de l'écologie de *Crangon crangon* dans le bassin nord-occidental de la Méditerranée.

## DISCUSSION

Dans la dynamique de la population de *Crangon crangon* considérée, plusieurs points sont à discuter à la lumière des nombreux travaux qui ont porté sur la biologie de cette espèce dans d'autres zones de son aire de répartition.

Le type de reproduction de cette espèce a souvent été analysé de façon contradictoire comme l'a montré TIEWS (1976) dans une revue des connaissances déjà acquises sur cette Crevette. La majorité des auteurs ayant travaillé sur cette espèce estiment qu'elle est gonochorique. Mais l'existence d'un hermaphrodisme protandrique a été signalé par BODDEKE (1966 et 1968). Pour la population que nous avons étudiée, une reproduction gonochorique semble être le cas. En effet, nous pouvons suivre l'évolution des mâles et des femelles depuis la différenciation sexuelle des juvéniles.

Les différences de taille entre les sexes, observées dans les mêmes classes d'âge, trouvent leur origine dans des taux de croissance différents des mâles et des femelles. Ces résultats sont proches de ceux décrits par SHOCKAERT (1968 b).

Dans l'analyse de la reproduction de cette espèce dans le bassin nord-occidental de la Méditerranée, il faut noter que, contrairement à la biologie dans des zones plus septentrionales, il n'y a qu'une seule période de reproduction située pendant la saison la plus froide. HAVINGA (1930) dans le Zuiderzee signale trois périodes de reproduction, MEREDITH (1952) et LLOYD et YONGE (1947) pour les côtes anglaises, deux, HEEREBOUT (1974) pour l'estuaire du Rhin et de la Meuse, deux également, pour ne citer que ces quelques auteurs.

Il nous semble important de souligner l'existence de quelques femelles grainées en avril-mai. Elles sont peu nombreuses mais soulèvent un problème car lorsqu'on étudie ensuite le recrutement des juvéniles, on voit que la nouvelle classe entre dans l'étang en avril-mai et on ne trouve plus aucune trace ensuite d'une nouvelle cohorte de juvéniles qui proviendrait de ces femelles grainées. Cela est à relier à l'observation de THIRIOT (1969) qui trouve des larves de *Crangon crangon* dans la région de Banyuls, jusqu'en juin. Il semble bien que la progéniture de ces femelles ne rentre pas dans le cycle général de *Crangon crangon*. Nous formulons l'hypothèse selon laquelle nous sommes en présence d'une deuxième période de reproduction qui ne peut se développer à cause de l'augmentation printanière de la température qui, dans cette zone très méridionale de l'aire de répartition de *Crangon crangon* serait donc un facteur limitant dans le développement larvaire ou la métamorphose.

Dans notre analyse des migrations, existe une diversité importante suivant le sexe et l'âge. MEYER-WAARDEN et TIEWS (1975) ont montré une migration des femelles à partir des zones côtières pour l'éclosion des œufs. Ceci est très net dans la population de l'étang de Sigean. En effet, à partir du mois de février, les femelles quittent l'étang pour sortir en mer, en fonction du développement des œufs.

Les migrations de printemps sont contradictoires entre les classes d'âge différentes; les juvéniles passent du milieu marin au milieu lagunaire; la majorité des mâles et les rares femelles restantes font le mouvement opposé et ne rentrent dans l'étang qu'à l'automne.

Cette migration des adultes est en sens inverse de celle observée en mer du Nord ou sur les côtes de la Manche. Elle est également en contradiction avec les schémas admis du déterminisme d'osmorégulation des migrations chez cette espèce : VERVEY (1957),

SPAARGAREN (1971), HAGERMAN (1973), pour ne citer que quelques uns des travaux parmi les plus importants, ont montré que la liaison de la salinité et de la température agissait de la façon suivante, sur le déterminisme des mouvements chez *Crangon crangon* : une diminution de la température oblige l'espèce à rechercher des eaux à salinité plus élevée et l'inverse. Or, l'écologie de *Crangon crangon* dans le complexe lagunaire de Bages-Sigean est en plusieurs points en divergence avec cette règle.

On peut comprendre cette apparente contradiction de migration et de choix de milieu en fonction de la température et de la salinité, en se rappelant que, dans une zone aussi méridionale de la répartition de *Crangon crangon*, le facteur température devient largement dominant et que certainement les adultes de *Crangon crangon* recherchent alors le milieu le plus froid (l'étang l'hiver et la mer l'été).

Seule la migration des juvéniles au printemps coïncide avec l'explication d'osmorégulation; elle doit avoir aussi une motivation trophique, le milieu lagunaire donnant par sa forte production une source abondante de nourriture nécessaire à une croissance rapide.

Dans les différentes notations sur les particularités de l'écologie de *Crangon crangon* dans le bassin méditerranéen, il faut aussi souligner la faible longévité (2 ans), entraînant une taille maximum faible. Les tailles maximums enregistrées sont : pour les mâles, 48 mm; pour les femelles, 61 mm. LLYOD et YONGUE (1947) signalent pour les côtes anglaises, des mâles de 70 mm et des femelles de plus de 80 mm.

## CONCLUSION

L'écologie de *Crangon crangon* se divise donc en deux éco-phases : l'une lagunaire, l'autre maritime. Comme beaucoup d'animaux migrateurs cette espèce a besoin des différents milieux pour le déroulement de ses écophases. En effet, *Crangon crangon* est obligatoirement liée au milieu marin (*sensu stricto*) par son développement larvaire et d'autre part, ne se rencontre que dans les régions où elle peut trouver des milieux saumâtres. Les mouvements de ces animaux sont liés aux changements du milieu mais aussi aux changements de leur propre physiologie.

Les résultats de cette étude ont fait apparaître le rôle essentiel de la température sur l'écologie de cette espèce. En effet, nous nous trouvons dans une des zones les plus méridionales de l'aire de ré-

partition de cette Crevette. Le facteur température tendant vers la limite supérieure acceptée devient alors le facteur déterminant dont les variations vont avoir un rôle primordial sur l'écologie de cette espèce.

### RÉSUMÉ

Après une période d'étude de 16 mois entreprise dans un étang de la côte languedocienne, l'écologie de *Crangon crangon* (L.) (Decapoda, Caridea) a été étudiée.

L'entrée des juvéniles dans l'étang est étudiée ainsi que leur sexualisation. Un taux de croissance différent est observé entre les mâles et les femelles, celui de ces dernières étant toujours supérieur. Une seule période de reproduction a été mise en évidence. L'analyse des migrations montre plusieurs types de mouvements. Les résultats obtenus sont discutés à la lumière des connaissances déjà acquises sur cette espèce dans d'autres zones géographiques.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Oekologie von *Crangon crangon* (L.) (Decapoda, Caridea) wurde über 16 Monate in einem Lagunensystem der südfranzösischen Mittelmeerküste (Languedoc) untersucht.

Das Eindringen der Jungtiere in die Lagune und ihre Sexualentwicklung wurden untersucht. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist durchwegs höher bei den weiblichen Tieren. Es wurde eine einzige Fortpflanzungsperiode festgestellt. Die Analyse der Wanderbewegungen zeigt das Vorhandensein verschiedener Bewegungstypen. Die Ergebnisse werden diskutiert mit Hinblick auf Kenntnisse über die gleiche Art, die in anderen geographischen Zonen erarbeitet worden sind.

### BIBLIOGRAPHIE

- BODDEKE, R., 1966. Sexual cycle and growth of brown shrimp (*Crangon crangon*). Int. Counc. Explor. Sea, C.M., Shellfish Committee, M. p. 427, n° 6.
- BODDEKE, R., 1968. Sexual cycle and growth of the brown shrimp (*Crangon crangon* L.). *Neth. J. Zool.*, 18 (3) : 427.

- BOUTIERE, H., 1974. L'étang de Bages-Sigean modèle de lagune méditerranéenne. *Vie Milieu*, **24** (1 B) : 23-58.
- CAHET, G., 1964. Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de l'étang de Bages-Sigean (Aude). II. Recherches physico-chimiques et microbiologiques. *Vie Milieu*, suppl. **17** : 42-60.
- CAHET, G., 1965. Contribution à l'étude des eaux et des sédiments de l'étang de Bages-Sigean (Aude). III. Réduction des composés soufrés. *Vie Milieu*, **16** (2 B) : 917-981.
- CAHET, G., 1970. Aspects chémotrophiques en sédiments lagunaires : cas du soufre. *Vie Milieu*, **21** (1 B) : 1-36.
- CAHET, G., 1974. Evolution de la matière organique à l'interface eau-sédiment de milieux margino-littoraux méditerranéens (Golfe du Lion). *Thèse Doc. Univ. Paris*, 148 pp.
- FIALA, M., 1969. Etudes physico-chimiques et microbiologiques du complexe lagunaire de Bages-Sigean (Aude). *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris*, 108 pp.
- FIALA, M., 1972-73. Etudes physico-chimiques des eaux et sédiments de l'étang de Bages-Sigean (Aude). *Vie Milieu*, **23** (1 B) : 21-50.
- HAGERMAN, L., 1973 b. Ionic regulation in *Crangon vulgaris* (Fabr.) (Crustacea, Natantia) from brackish water. *Ophelia*, **12** (1-2) : 151-157.
- HARDING, J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **28** : 141-153.
- HAVINGA, B., 1930. Der Granat (*Crangon vulgaris* Fabr.) in den Holländischen Gewässern. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **5** : 57-87.
- HEEREBOUT, G.R., 1974. Distribution and ecology of the Decapoda-Natantia of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Neth. Jnl Sea Res.*, **8** (1) : 73-93.
- JACQUES, G., G. CAHET, M. FIALA, J. NEVEUX et M. PANOUSE, 1975. Caractéristiques du milieu pélagique des étangs de Bages-Sigean et de Salses-Leucate pendant l'été 1974. *Vie Milieu*, **25** (1 A) : 1-18.
- KURC, G., L. FAURE & T. LAURENT, 1965. La pêche des crevettes au chalut et les problèmes de sélectivité. *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **29** (2) : 137-162.
- LLOYD, A.J. & C.M. YONGE, 1947. The biology of *Crangon vulgaris* in the Bristol Channel and Severn estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **26** : 626-661.
- MERCIER, A., 1973. Etude écologique de la végétation du complexe lagunaire de Bages-Sigean. Biomasse et production primaire des Macrophytes. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris VI, Biologie végétale*, pp. 210, 2 vol.
- MEREDITH, S.S., 1952. A study of *Crangon vulgaris* in the Liverpool Bay area. *Proc. Trans. Lpool biol. Soc.*, **58** : 75-109.
- MEYER-WAARDEN, P.F. & K. TIEWS, 1957. Krebs- und Muscheltiere. I. Teil. Krebstiere by K. TIEWS. *Arb. Dtsch. Fisch. -Verb.*, **8** : 1-56.

- PETIT, G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, 4 (4) : 569-604.
- PETIT, G., 1962. Quelques considérations sur la biologie des eaux saumâtres méditerranéennes. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, suppl. 32 : 205-231.
- SCHOCKAERT, E., 1968 a. La croissance de la crevette grise (*Crangon crangon* L.) au large de la côte belge. *Annls Soc. r. zool. Belg.* 98 (4) : 217-231.
- SCHOCKAERT, E., 1968 b. Contribution à l'étude de la croissance et de la reproduction de la crevette grise (*Crangon crangon* L.) au large de la côte belge. *Biol. Jahrb.*, 36 : 169-179.
- SPAARGAREN, D.H., 1971. Aspects of the osmotic regulation in the shrimps *Crangon crangon* and *Crangon allmani*. *Neth. Jnl Sea Res.*, 5 (3) : 275-333.
- THIRIOT, A., 1969. Cycle et distribution de Crustacés planctoniques de la région de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). Etude spéciale des Cladocères. *Thèse Doc. Fac. Sci. Univ. Paris*, 120 pp.
- TIEWS, K., 1967. Synopsis of biological data on the common shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758). *F.A.O. Fish Rep.*, 57 (4) : 1167-1224.
- VERWEY, J., 1957. A plea for the study of temperature influence on osmotic regulation. Colloque int. Biol. mar., Stn Biol. Roscoff. *Annls Biol.*, 33 (3-4) : 129-149.
- WEBER, R.E. & D.H. SPAARGAREN, 1970. On the influence of temperature on the osmoregulation of *Crangon crangon* and its significance under estuarine conditions. *Neth. Jnl Sea Res.*, 5 (1) : 108-119.

Reçu le 15 avril 1977.



## DOCUMENTS FAUNISTIQUES ET ÉCOLOGIQUES

---

### SUR LA PRÉSENCE, SUR LA CÔTE DES ALBÈRES (PYRÉNÉES-ORIENTALES) D'UNE ALGUE DE LA FAMILLE DES SOLIÉRIACÉES (RHODOPHYCÉES, GIGARTINALES)

Au cours de plongées sous-marines effectuées en scaphandre autonome en Juillet 1976 sur la côte des Albères, à proximité de Collioure, par 15 à 20 mètres, sur fond rocheux, nous avons récolté quelques exemplaires d'une algue rouge qui, d'après les caractères morphologiques et anatomiques analysés dans cette étude, peut être retenue comme appartenant à la famille des Soliériacées.

L'étude du matériel récolté a été effectuée en partie au laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer, avec l'aide du Professeur J. FELDMANN, et en partie, au laboratoire d'écologie marine de la station zoologique de Naples à Ischia.

#### *Caractères morphologiques des exemplaires de Méditerranée.*

Thalle dressé de 6 à 8 cm de haut pourvu de ramifications latérales pseudodichotomes de premier et de second ordre; thalle légèrement comprimé ou subcylindrique; diamètre à la base variant entre 600 et 900  $\mu$ . En coupe transversale, on peut noter une zone médullaire centrale constituée de filaments lâches à laquelle fait suite, vers l'extérieur, une zone pseudoparenchymateuse constituée de cellules de grande dimension, polygonales, de 75-100  $\mu$  de diamètre; la zone corticale est constituée de 3 à 4 files de cellules de dimensions décroissantes (de 30 à 10  $\mu$ ) vers le bord externe.

#### *Discussion et conclusions.*

La famille des Soliériacées, à laquelle nous rapportons nos échantillons, comporte, selon KYLIN (1956), 14 genres pour la plupart

tropicaux. Il faut en retirer le genre *Predaea*, actuellement classé dans les Gigartinales Némastomacées. Trois genres pourraient correspondre à notre description. Ce sont les genres, *Sarconema*, *Agardhiella* et *Solieria*.

ALEEM (1948) signale un *Sarconema*, fréquent dans la Mer Rouge, *S. furcellatum* Zanardini à Port-Saïd et Port-Fouad. La zone médullaire, relativement importante dans nos échantillons est constituée de filaments très lâches, et ne nous permet pas de les rapporter à ce genre.

La distinction qu'avait faite KYLIN (1928, 1932) entre *Solieria chordalis* et *Agardhiella tenera*, espèces types des deux genres, a été modifiée par WYNNE et TAYLOR (1973). *Agardhiella tenera* présente, comme chez *Solieria*, une grande cellule de fusion. Les auteurs suggèrent alors de replacer *A. tenera* dans le genre *Solieria* J. Agardh (1842). Le genre *Agardhiella* disparaissant, ils proposent le genre *Neoagardhiella* pour les deux espèces *Agardhiella baileyi* et *A. ramosissima*. Ils soulignent les observations de BORNET et THURET (1880) selon lesquelles le genre *Solieria* est le genre de Solieriacées qui possède un procarpe et ils envisagent une réorganisation de cette famille hétérogène.

Aucune espèce du genre *Neoagardhiella* n'a été signalée en Méditerranée. *N. baileyi* (Harvey ex Kützing) Wynne et Taylor est connue des côtes de Nouvelle-Angleterre et du Texas (WYNNE et al. 1973), *N. ramosissima* (Harvey) Wynne et Taylor des côtes de Floride, du Venezuela et du Brésil (WYNNE et al. 1973).

Le genre *Soliera* comprend un certain nombre d'espèces : *S. robusta* (Grev.) Kylin d'Australie, *S. tenera* (J. Agardh) Wynne et Taylor de l'Atlantique Ouest, de la mer des Caraïbes, du golfe du Mexique, du Brésil et du Ghana; *S. dura* (Zanardini) Schmitz de l'Océan Indien et de la mer Rouge. Cette dernière espèce a été récoltée par ALEEM à Port-Saïd et Suez (ALEEM 1950). Enfin *S. chordalis* C. Agardh est une espèce de l'Atlantique Nord.

En raison de la stérilité de l'algue récoltée à Collioure, son attribution certaine à l'un ou l'autre genre, *Solieria* ou *Neoagardhiella* est impossible. Néanmoins, la comparaison de sa structure anatomique avec celle d'échantillons de *Solieria chordalis* communiqués par Mme M. KNOEPFFLER et provenant de Bretagne, montre une étroite ressemblance.

Il est donc probable que l'algue méditerranéenne appartient à l'espèce des Côtes atlantiques européennes, mais seule la découverte d'individus fertiles permettra d'établir définitivement l'existence de *Solieria chordalis* dans la Méditerranée.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALEEM, A.A., 1948. The recent migration of certain indopacific Algae from the Red Sea into the Mediterranean. *New Phytol.*, **47** (1) : 88-94.
- ALEEM, A.A., 1950. Some new records of marine Algae from the Mediterranean Sea. *Meddn Göteborgs bot. Trädgård*, **18** : 275-288.
- KYLIN, H., 1928. Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. Lunds Univ. Ar SSK rift N.F., **84** (2.4).
- KYLIN, H., 1932. Die Florideenordnung Gigartinales. Ebenda, **28** (8).
- KYLIN, H., 1956. Die Gattungen der Rhodophyceen. CWK Gleerups Förlag ed., Lund.
- WYNNE, M.J. & W.R. TAYLOR, 1973. The status of *Agardhiella tenera* and *Agardhiella baileyi* (Rhodophyta, Gigartinales). *Hydrobiologia*, **43** (1-2) : 93-107.

Reçu le 8 février 1977.

F. CINELLI,  
*Reparto di Ecologia Marina  
della Stazione Zoologica di Napoli,  
Punta San Pietro, Ischia Porto, Italia.*

G. GUGLIELMI,  
*Institut de Biologie Végétale,  
UER 59, Biologie Végétale Marine,  
7, quai Saint-Bernard,  
75230 Paris Cedex 05, France.*



## ANALYSES D'OUVRAGES

EIBL-EIBESFELDT, I. (1974) « Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung » (Ethologie — Biologie du Comportement). R. Piper + Co. Verlag, München et Zürich, 4<sup>e</sup> édition, 629 pp. et 324 fig.

Le présent ouvrage d'EIBL-EIBESFELDT dont la première édition a paru en 1967, a connu ces dernières années un écho extraordinaire. L'édition allemande, à elle seule, a été vendue à 20 000 exemplaires. Ce livre représente incontestablement dans le domaine de l'éthologie objective le traité le plus volumineux, mais aussi le plus complet. EIBL-EIBESFELDT qui a été l'élève et le collaborateur de longue date de Konrad LORENZ, a vécu tout le développement de l'éthologie pratiquement depuis le début et par conséquent, il peut mieux que tout autre avoir une vue d'ensemble dans ce domaine devenu entre temps immense.

Le livre commence, comme il se doit, avec l'éthogramme, c'est-à-dire l'inventaire comportemental, par lequel toute étude d'une espèce animale devrait commencer. Puis suivent des chapitres sur la coordination héréditaire ou le savoir inné, les facteurs motivationnels, le comportement comme réponse mettant en jeu une reconnaissance innée et des mécanismes déclencheurs innés, les déclencheurs avec leurs mouvements expressifs et les signaux sociaux. Les leures naturels et leur problématique dans le domaine du mimétisme sont également bien traités. D'autres chapitres concernent les chaînes de réactions, la hiérarchie du comportement, le comportement conflictuel ainsi que la génétique du comportement. Particulièrement volumineux avec de nombreux exemples et citations bibliographiques sont les thèmes tels que le développement phylogénétique du comportement, l'ontogenèse du comportement (ou, comme nous dirions actuellement l'éthogenèse), les mécanismes de l'apprentissage, l'écologie du comportement, l'orientation dans l'espace et la chronologie comportementale. Ce livre comprend au total 18 chapitres importants dans lesquels la matière est traitée de façon compréhensible et didactique.

Nous avons à l'heure actuelle sur le marché du livre un grand nombre de traités éthologiques, mais on y parle rarement de l'Homme pour ne pas dire jamais. EIBL-EIBESFELDT — et cela l'honore — lui a consacré un chapitre particulier — *Zur Ethologie des Menschen* (p. 452-540). Les coordinations héréditaires chez l'Homme, particulièrement bien analysées chez les nouveau-nés et chez les enfants sourds et aveugles, ont joué un rôle important dans les débuts de la recherche sur l'éthologie humaine. Les études comparées inter-culturelles sont également très impor-

tantes pour la compréhension de notre comportement, mais au-delà de l'étude de ces comportements irréversibles, appelés les universaux, l'éthologie humaine se consacre aussi aux aspects culturels de notre comportement et de ses processus de ritualisation, vus sous un angle biologique.

Cette 4<sup>e</sup> édition est en augmentation d'une centaine de pages par rapport à la première, mais il est regrettable qu'un certain nombre d'erreurs aient persisté. La bibliographie importante (p. 541-596) est d'une grande valeur et permet à l'intéressé d'aller plus en profondeur dans un domaine donné.

De la deuxième édition (1969), il existe une traduction française — *L'éthologie, Biologie du Comportement* (1972). — Editions Scientifiques Naturalia et Biologia, Paris.

Ce livre s'avère indispensable pour tous ceux qui voudraient se faire une idée générale de la recherche en éthologie sur l'Homme et sur l'animal.

Armin HEYMER

OSCHE, G. (1976) « Oekologie — Grundlagen, Erkenntnisse, und Entwicklungen der Umweltforschung ». Studio visuell, Verlag Herder Freiburg, 144 pp. avec de nombreux tableaux et figures en noir et blanc et en couleurs.

La société humaine se trouve au bord des frontières de la croissance et l'Homme apprend lentement que l'écologie et ses conséquences deviennent importantes pour la survie. Ce livre nous introduit d'une manière très compréhensible pour chacun d'entre nous dans le domaine de l'écologie. Il nous apporte des exemples concernant les facteurs environnementaux et le comportement des organismes envers ceux-ci. OSCHE explique, à l'aide d'un exemple classique, la biocénose d'un ruisseau de montagne et son monde vivant. Il nous apporte des données sur l'importance de l'équilibre biologique. En même temps, il n'oublie pas de faire apparaître les lourdes conséquences que nous amène le déséquilibre biocénétique. Un aspect particulier de l'écologie et de l'évolution est représenté par les interactions entre organismes plurispécifiques, surtout dans les domaines de la symbiose, du symphorisme et du parasitisme.

Les problèmes écologiques de l'humanité méritent une attention particulière et donnent une première impulsion aux problèmes politiques et à la conscience politico-écologique des citoyens.

Armin HEYMER

HARTMANN, G. (1976) « Evolution of Post-Paleozoic Ostracoda ». Proceedings of the 5th International Symposium. in Abh. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg. N.F. 18/19, 336 pp. avec 195 fig. et 26 tableaux. Verlag Paul Harey, Hamburg und Berlin.

Du 18 au 25 août 1974, s'est tenu à Hambourg le 5<sup>e</sup> Symposium International sur l'Evolution des Ostracodes Post-Paléozoïques. Au total, 35 auteurs venant de 14 pays ont présenté une communication et contribué

ainsi à la réussite de ce Symposium. Les contributions ont été consacrées à l'évolution des Ostracodes, en tenant compte de la morphologie, de la systématique, de l'écologie et de la zoogéographie. Ainsi elles ont permis de répondre à un certain nombre de questions qui s'étaient posées lors des précédents symposiums où l'écologie et la biologie avaient été les thèmes principaux de travail. Les Ostracodes, connus depuis le Cambrien dans les milieux limniques et maritimes et représentés quasiment sans lacune, sont non seulement des objets d'étude exceptionnels pour l'évolution, mais aussi pour la paléontologie et les sciences voisines telles que les recherches liées à la pétrochimie et aux mines.

Parmi les 35 communications, une seule a été tenue en Allemand et 4 en Français. Ceci nous montre à nouveau la grande importance de l'Anglais en tant que langue scientifique universelle de nos jours.

La contribution de VILLWOCK — « A Contribution to the understanding of the Evolution of Meristic Characters, with Special Reference to Old World Cyprinodontids (Pisces) » (p. 11-30) — comme introduction à la problématique de la recherche évolutive tient une place importante dans ce Symposium en y apportant un esprit interdisciplinaire.

Nous devons remercier les Editions Paul Parey d'avoir accepté et entrepris l'édition des comptes rendus de ce Symposium dans une excellente présentation, car nous savons que de telles publications sont condamnées à un nombre réduit d'exemplaire et le prix, par conséquent, en est relativement élevé.

Armin HEYMER.

KLAUSEWITZ, W. (1975) « Handbuch der Meeresaquaristik — Seewasserfische, Band 1, Knochenfische, 1. Teil. Engelbert Pfriem Verlag, Wuppertal-Elberfeld, avec 234 dessins et 122 photographies dont plus de 100 en couleur, 220 p.

L'anglais Philip Henry Gosse a été le premier à écrire, en 1854, donc il y a plus d'une centaine d'années, un traité sur l'aquariophilie d'eau de mer et il était, à l'époque, déjà en mesure de fabriquer de l'eau de mer artificielle.

KLAUSEWITZ a prévu d'écrire 3 tomes et nous présente ici le premier dans lequel il traite du grand groupe des Osteichthyes, à savoir les ordres suivants : Salmoniformes, Siluriformes, Anguilliformes, Beryciformes, Syngnathiformes, Perciformes. Il nous apporte des exemples se répartissant sur 36 familles. Les espèces représentées sont décrites dans les grandes lignes. Nous y trouvons des conseils pour leur élevage et le traitement des maladies possibles. La plupart des espèces sont dessinées mais les nombreuses photographies en couleur, d'une qualité exceptionnelle, possèdent une valeur particulière; parmi elles, celles de nombreux Poissons coralliens dont un certain nombre d'espèces en différentes livrées (ceci est important, car souvent les jeunes animaux ont des livrées tout à fait différentes de celles des adultes et ont été considérés naguère comme des espèces distinctes).

A la fin de ce livre, se trouve un index alphabétique des noms allemands et des noms scientifiques. Cependant, par rapport à l'excellente qualité du livre, une critique importante doit être faite : on n'y trouve aucune bibliographie et ceci est une lacune grave et rare pour un livre allemand, car justement, le grand mérite des éditions allemandes, même celles de vulgarisation, a toujours été de présenter une bibliographie, même sommaire. Il est conseillé à l'auteur et à l'éditeur de rattraper cet oubli dans le tome suivant.

Armin HEYMER.

Les deux volumes traitent les Editions Jean Heray d'une façon et surtout l'Édition des comptes rendus de ses Séances dans une excellente présentation car nous savons que de telles publications sont condamnées à un nombre restreint d'exemplaires et le prix, par conséquent, est relativement élevé.

Armin Heymer

Kraussner W. (1937) : Handbuch der Herpetologie. — Zoowissenschaftliche Fachschriften, I. Teil. Fischer Verlag, Wuppertal-Elberfeld, avec 234 dessins et 132 photographies dans plus de 100 en couleur, 328 p.

L'auteur Erwin Kraussner a été le premier à écrire en 1884 dans ce qui est devenu un traité sur l'herpétologie. L'œuvre de cet auteur est restée la base de nos connaissances actuelles.

Kraussner a écrit l'ouvrage à l'origine et nous sommes en mesure de dire que l'ouvrage est resté la base de nos connaissances actuelles. L'auteur a écrit l'ouvrage à l'origine et nous sommes en mesure de dire que l'ouvrage est resté la base de nos connaissances actuelles. L'auteur a écrit l'ouvrage à l'origine et nous sommes en mesure de dire que l'ouvrage est resté la base de nos connaissances actuelles.

© Masson, Paris, 1977.

Le Directeur de la Publication : J. SOYER

---

*Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés par tous pays.*

La loi du 11 mars 1957, n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droits ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1<sup>er</sup> de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Masson, éditeur, Paris — Dépôt légal : 4<sup>e</sup> trimestre 1977. — N<sup>o</sup> d'ordre : 5055  
Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 Gap. — Dépôt légal n<sup>o</sup> 122 — Février 1978  
Printed in France. Commission paritaire : n<sup>o</sup> 22217



# 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 × 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 XXVII

YEAR 1977

PART 2 - A

---

## CONTENTS

Lucie ARVY. The skin, the keratinous appendages and their parasites in Cetacea .....	137
Klaus BANDEL. Neogastropod radulea from Banyuls-sur-Mer .....	191
D. GALLOIS. On the reproduction of <i>Venerupis decussata</i> (Linne) and <i>Venerupis aurea</i> (Gmelin) from the lagoon of Thau (Hérault) .....	233
Colin M. MOORE. A new form of <i>Cletodes</i> Brady (Copepoda Harpacticoida) from the french Catalanian coast .....	255
George D. GRICE and Thomas J. LAWSON. <i>Candacia giesbrechti</i> , a new calanoid copepod from the Mediterranean Sea .....	263
Jean-Philippe LABAT. Ecology of <i>Crangon crangon</i> (L.) (Decapoda, Caridea) in a lagoon of the languedocian coast. I. — Growth, reproduction, migrations sea/lagoon .....	273
<i>Faunal and ecological records</i> .....	293
Francesco CINELLI and Gérard GUGLIELMI. On the presence on the Albères coast (P.-O.) of an algae of the Solieriaceae family (Rhodophyceae, Gigartinales) .....	293
<i>Books review</i> .....	297

---

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly