

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A B : BIOLOGIE MARINE
ET OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVIII-XXIX

ANNÉES 1978-1979

FASCICULE 1-AB

FASCICULE DÉDIÉ AU PROFESSEUR P. DRACH

SOMMAIRE

Michel GLÉMAREC. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau	1
M. BHAUD et J.-C. DUCHÊNE. Données quantitatives sur les fonds meubles de 90 m au large de Banyuls-sur-Mer	21
Claude RAZOULS et Suzanne RAZOULS. Valeur énergétique de l'échelon secondaire pélagique dans différentes aires marines	39
A. CASTRIC-FEY, A. GIRARD-DESCATOIRE et F. LAFARGUE. Les peuplements sessiles de l'archipel de Glénan. Répartition de la faune dans les différents horizons	51
Sue W. FINGERMAN and Milton FINGERMAN. Effects of two polychlorinated biphenyls (Aroclors 1242 and 1254) on limb regeneration in the fiddler crab, <i>Uca pugilator</i> , at different times of the year	69
M. MARTOJA et C. THIRIOT-QUIEVREUX. Une glande holocrine chez un Mollusque : la glande pyramidale de <i>Pterotrachea</i> spp. (Gastropoda Heteropoda)	77
S. v. BOLETZKY. Nos connaissances actuelles sur le développement des Octopodes	85
Hans-Jürg MARTHY. Embryologie expérimentale chez les Céphalopodes ..	121
Jean-Yves BODIOU et Laurent VILLIERS. La prédation de la méiofaune par les formes juvéniles de <i>Deltentosteus quadrimaculatus</i> (Teleostei, Gobiidae)	143
Roger FONS et Laurent VILLIERS. Capture d'un <i>Tetragonurus cuvieri</i> Risso, 1810 (Perciforme Stromateoidei) dans la région de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales, France)	157
Marie-Henriette DU BUIT. Remarques sur la denture des Raies et sur leur alimentation	165

MASSON



Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries : Série A : Biologie marine — Série B : Océanographie — Série C : Biologie terrestre.

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou M^{me} 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), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), M. PAVANS DE CECATY (Lyon, France), E. VIVIER (Lille, France).

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOFF (Paris, France), L. LAUBIER (GNEXO, Paris, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÈRES (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

A. ANGELIER (Toulouse, France), C. COMBES (Perpignan, 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 1979

	France	Etranger
Un an	240 FF	260 FF

Etablir le titre de paiement au nom de
SPPIF, Z. I. Vineuil, B.P. 22, 41350 Vineuil (France)

Pour les pays suivants, s'adresser à :

BELGIQUE	L.C.L.S., rue Otlet 44, B-1070 Bruxelles
CANADA	Somabec, 2475 Sylva Clapin, B. P. 295, St-Hyacinthe, Quebec
ESPAGNE	D.I.P.S.A., Francisco Aranda, 43, Barcelona 5
ITALIE	Etni S.p.a. Via San Smpliciano, 2, 20121 Milano
REP. FED. d'ALLEMAGNE	Kunst und Wissen, Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, D-7000 Stuttgart 1
SUISSE, AUTRICHE, GRECE, TURQUIE, YOUgoslavIE, MOYEN-ORIENT.	Crispa s.a., 16, avenue de Beaumont, CH-1700 Fribourg
USA	Masson Publishing USA, Inc., 14 East 60th Street, New York, NY 10022
BRESIL	Editora Masson do Brasil, Ltda, rua da Quitanda, 20 Sala 301, 20000 Rio de Janeiro, R. J.
MEXIQUE, COLOMBIE, PANAAMA, SALVADOR.	Masson Editores, S. de R. L. de C. V., Dakota 383, Colonia Napoles, Mexico 18, D. F.

Numéros de l'année et volumes antérieurs :

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

MASSON, Editeur

Paris, New York, Barcelone, Milan

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



AU PROFESSEUR P. DRACH

SES AMIS, SES ÉLÈVES

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A B : BIOLOGIE MARINE
ET OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVIII-XXIX

ANNÉES 1978-1979

FASCICULE I-AB

FASCICULE DÉDIÉ AU PROFESSEUR P. DRACH

SOMMAIRE

Michel GLÉMAREC. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau	1
M. BHAUD et J.-C. DUCHÊNE. Données quantitatives sur les fonds meubles de 90 m au large de Banyuls-sur-Mer	21
Claude RAZOULS et Suzanne RAZOULS. Valeur énergétique de l'échelon secondaire pélagique dans différentes aires marines	39
A. CASTRIC-FEY, A. GIRARD-DESCATOIRE et F. LAFARGUE. Les peuplements sessiles de l'archipel de Glénan. Répartition de la faune dans les différents horizons	51
Sue W. FINGERMAN and Milton FINGERMAN. Effects of two polychlorinated biphenyls (Aroclors 1242 and 1254) on limb regeneration in the fiddler crab, <i>Uca pugilator</i> , at different times of the year	69
M. MARTOJA et C. THIRIOT-QUIEVREUX. Une glande holocrine chez un Mollusque : la glande pyramidale de <i>Pterotrachea</i> spp. (Gastropoda Heteropoda)	77
S. v. BOLETZKY. Nos connaissances actuelles sur le développement des Octopodes	85
Hans-Jürg MARTHY. Embryologie expérimentale chez les Céphalopodes ..	121
Jean-Yves BODIOU et Laurent VILLIERS. La prédation de la méiofaune par les formes juvéniles de <i>Deltentosteus quadrimaculatus</i> (Teleostei, Gobiidae)	143
Roger FONS et Laurent VILLIERS. Capture d'un <i>Tetragonurus cuvieri</i> Risso, 1810 (Perciforme Stromateoidei) dans la région de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales, France)	157
Marie-Henriette DU BUIT. Remarques sur la denture des Raies et sur leur alimentation	165

 MASSON


Publication bimestrielle

PROBLÈMES D'ÉCOLOGIE DYNAMIQUE ET DE SUCCESSION EN BAIE DE CONCARNEAU

par Michel GLÉMAREC

*Université de Bretagne occidentale, Laboratoire d'Océanographie
Biologique, 29283 Brest Cédex*

ABSTRACT

At three stations of the bay of Concarneau, the spatial and temporal evolution of the populations of the macrofauna is followed over 5 years.

After a strong erosion of the sediment, caused by a very strong gale, the population shows a phase of colonization, beginning with pioneer species, and then matures. The interspecific relations show up in the ethological data (diet). An increasingly complicated trophic structure develops. The interaction between members of the same trophic level are superimposed on the elementary relations between the different trophic levels.

During this period of relative climatic stability, an ecological series is shown to evolve.

INTRODUCTION

Durant 5 années, 3 stations de la région de Concarneau, ont été échantillonnées à intervalles réguliers. La composition faunistique de ces stations appartenant au même type de peuplement, montre une évolution parallèle durant les 3 premières années, 1970, 1971 et 1972, tandis qu'en 1973 et 1974, l'évolution est divergente, ce qui permet de distinguer une phase de colonisation et et une phase de désorganisation (CHARDY et GLÉMAREC, 1977). Ces 2 phases sont séparées par un accident climatique notable, le prin-

temps 1972 aux températures exceptionnellement basses, ce qui a pu bouleverser les recrutements des jeunes et modifier les équilibres entre populations.

La phase de colonisation a pour origine la violente tempête de la mi-février 1970. Même dans le cas de la station la plus profonde, 28 mètres, la turbulence induite par cette tempête a pu détruire la couche de surface sur une dizaine de centimètres, dispersant l'ensemble du benthos. A la suite de cette perturbation, les espèces recolonisent le substrat et de nouveaux équilibres doivent s'instaurer.

L'examen juxtaposé des fluctuations temporelles des différentes populations permet d'entrevoir la façon dont se mettent en place, de nouvelles relations interspécifiques et de définir une succession possible, lorsqu'intervient une perturbation importante au niveau d'un tel peuplement benthique.

MÉTHODES

Les 3 stations : Beg Meil, Moustierlin, baie de Concarneau, sont situées au large de Concarneau, respectivement à 10, 17 et 28 mètres de profondeur. Le sédiment est un sable fin envasé qui ne présente pas de différences granulométriques significatives. Hydrodynamiquement, la station intermédiaire (Moustierlin) est la plus instable, elle fait la transition entre l'étage infralittoral (Beg-Meil) et l'étage circalittoral côtier (Baie de Concarneau). Les prélèvements sont réalisés à la benne « Aberdeen » et les variations observées se réfèrent aux densités au m² (N/m²), établies sur 5 à 6 coups de benne à chaque mission.

RÉSULTATS

Dans les 2 stations les plus profondes, le peuplement est défini et dominé par *Amphiura filiformis*, qui contrôle l'ensemble du peuplement, aussi est-il logique de commencer par l'analyse des fluctuations temporelles de leurs populations.

I. ÉVOLUTION TEMPORELLE ET SPATIALE DES POPULATIONS d'*Amphiura filiformis* (Fig. 1)

La tendance générale, même pour les 2 stations les plus profondes, est l'abondance croissante en 1970, 1971 et 1972, jusqu'à

une densité maximale de $700/m^2$ à la station baie de Concarneau et de $500/m^2$ à Moustierlin. Ceci correspond à la phase de colonisation. A la station baie de Concarneau, l'évolution dans le temps et l'étude démographique montrent qu'il y a 2 maxima par an qui correspondent à 2 périodes de recrutement : un recrutement printanier et un recrutement automnal plus important. Dans la mesure où les toutes jeunes *Amphiura* sont retenues par la maille de tamis de 1,5 mm et qu'elles apparaissent dans les prélèvements de mai à août, cela suppose que les larves se sont installées au printemps : recrutement printanier. Parallèlement celles qui apparaissent en plein hiver correspondent à un recrutement automnal.

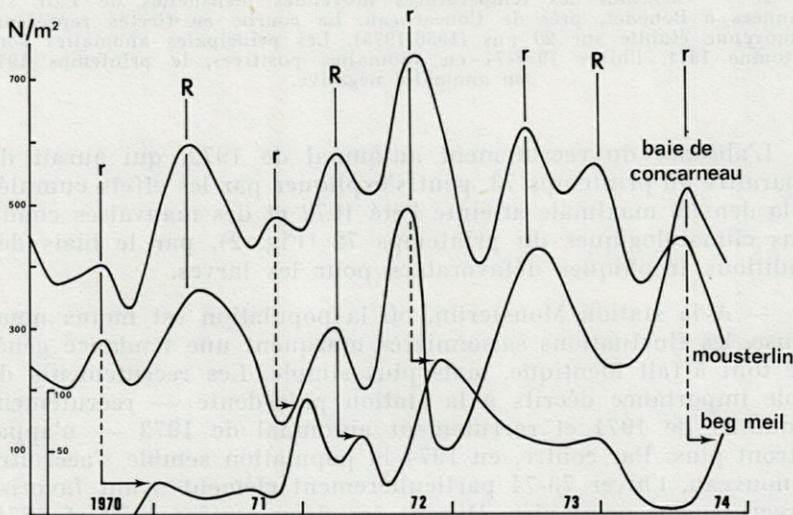


FIG. 1. — Evolution temporelle des populations d'*Amphiura filiformis* aux trois stations. r : recrutement printanier, R : recrutement automnal. Les flèches illustrent le recrutement retardé à la station Beg Meil. A cette station l'échelle de densité est doublée.

A la suite du printemps 1972 anormalement précoce puis catastrophique sur le plan météorologique, le recrutement printanier de 1972 est très important, par contre le recrutement automnal n'apparaît pas.

Durant 1972-73, ce sera le déclin des *Amphiura*, le recrutement printanier sera néanmoins important, l'automnal apparaîtra faiblement et l'année 1974 marquera nettement le déclin de la population d'*Amphiura filiformis*.

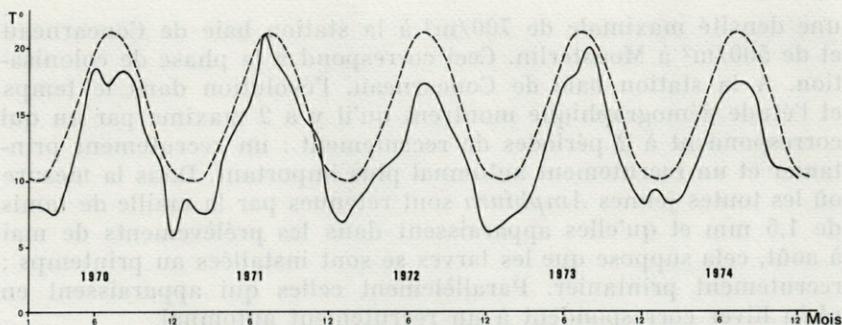


FIG. 2. — Variation des températures moyennes mensuelles de l'air sur 5 années à Bénodet, près de Concarneau. La courbe en tirets représente la moyenne établie sur 20 ans (1956-1975). Les principales anomalies sont l'automne 1971, l'hiver 1973-74 en anomalies positives, le printemps 1972 en anomalie négative.

L'absence du recrutement automnal de 1972, qui aurait dû apparaître au printemps 73, peut s'expliquer par les effets cumulés de la densité maximale atteinte l'été 1972 et des mauvaises conditions climatologiques du printemps 72 (Fig. 2), par le biais des conditions trophiques défavorables pour les larves.

— A la station Mousterlin, où la population est moins nombreuse, les fluctuations saisonnières marquent une tendance générale tout à fait identique, mais plus simple. Les recrutements de faible importance décrits à la station précédente — recrutement printanier de 1971 et recrutement automnal de 1973 — n'apparaîtront plus. Par contre, en 1974 la population semble s'accroître de nouveau, l'hiver 73-74 particulièrement clément ayant favorisé le recrutement printanier. Durant ces deux années 1973 et 1974, il n'y a plus qu'un recrutement annuel.

— A la station Beg-Meil, les *Amphiura filiformis* sont absentes en 1970 jusqu'au recrutement printanier avec 25 individus/m². Le recrutement automnal de 1971 n'aura aucun succès, les recrutements printaniers de 1971 (90/m²) et de 1972 (120/m²) marquent clairement l'implantation nouvelle de cette espèce à Beg-Meil, parallèlement à l'occupation spatiale maximale décrite aux deux autres stations.

Les années 1973 et 1974 montrent également le déclin de la population, après la phase de colonisation de 1970-72. Les recrutements sont décalés dans le temps par rapport aux deux autres stations. Ce retard est de l'ordre de 3 mois en 1972 et en 1974, ce qui laisse supposer que les larves après avoir erré longtemps et n'ayant pas trouvé de meilleures conditions d'installation,

choisissent la station Beg-Meil en fin de période de recherche. Ceci montre bien qu'aux deux autres stations, il n'y a plus de place disponible et que la station de Beg-Meil n'est pas une station optimale pour les *Amphiura filiformis*, c'est en quelque sorte, un exutoire pour les autres régions.

Les fluctuations numériques des *Amphiura filiformis* sont donc fortement influencées par les conditions météorologiques. Durant la phase de colonisation, deux recrutements annuels apparaissent, les mauvaises conditions du printemps 1972 interviennent à un moment où l'occupation spatiale est maximale, les populations semblent avoir ensuite des difficultés à retrouver les conditions qui semblaient d'équilibre. Il n'y a plus qu'un recrutement annuel.

II. FLUCTUATIONS DE L'ENSEMBLE DES POPULATIONS

L'analyse démographique n'ayant été réalisée que sur *Amphiura filiformis*, pour les autres espèces il ne s'agit que de faire apparaître des maxima numériques que l'on retrouve avec une certaine périodicité, et qui peuvent éventuellement correspondre à des recrutements de jeunes; ceci aux trois stations (Fig. 3, 4 et 5).

ACROCNIDA BRACHIATA. C'est une autre Amphiuridé dont les fluctuations mettent en évidence un maximum estival tous les ans. A la station baie de Concarneau, un maximum surnuméraire apparaît à la fin de l'hiver 71-72 et peut être imputé au très bel automne 1971, qui a étalé la saison de ponte, favorisant ainsi un recrutement prolongé dans le temps. Ce pic supplémentaire apparaît aussi à la fin de l'hiver 73-74. A la station de Beg-Meil, la population est beaucoup plus stable numériquement, les pics sont très peu marqués, ils sont estivaux-automnaux et un pic supplémentaire — quelque peu retardé par rapport aux deux autres stations — apparaît nettement au printemps 72.

Les *Acrocnida* sont toujours dominées quantitativement par les *Amphiura filiformis*, avec lesquelles elles occupent la même niche éthologique. A la station baie de Concarneau, les deux populations semblent croître parallèlement, les *Acrocnida* disparaissent avant les *Amphiura filiformis* dès l'été 1972, tant elles sont alors limitées par ces dernières. Après leur déclin, les *Acrocnida* réapparaîtront massivement, mais très vite les relations numériques s'inversent avec celles des *Amphiura filiformis* en 73-74. Ceci est également bien marqué à Beg-Meil; au contraire à Moustierlin, leurs variations sont toujours parallèles, ce qui laisse supposer que la concurrence pour la place disponible n'y est pas aussi accrue.

THYASIRA FLEXUOSA. Les fluctuations numériques sont tout à fait semblables à celles des *Amphiura filiformis* aux deux stations, avec deux pics annuels durant la phase de colonisation. Cette évolution apparaît avec un léger décalage dans le temps et laisse supposer que les *Amphiura filiformis*, de part leur activité biologique (excreta notamment) favorisent ce bivalve détritivore.

Les *Thyasira* n'apparaîtront à Beg-Meil qu'au plus fort de la colonisation des *Amphiura filiformis*. A la station baie de Concarneau et à Moustierlin, en 73-74, les *Thyasira* sont dominés par les *Amphiura filiformis* et les relations semblent inversées.

DIPLOCIRRUS GLAUCUS. Cette Polychète Chloraemidae apparaît à la station baie de Concarneau, à la suite de la disparition d'une autre espèce de la même famille : *Stylarioides monilifer*. *Diplocirrus glaucus* présente des maxima tout à fait parallèles à ceux de *Thyasira* au deuxième semestre de 1971 et au 1^{er} semestre c'est-à-dire au maximum des *Amphiura filiformis*, puis lors de leur regain en 1973 (printemps et été). Il en est de même à Moustierlin, les densités sont cependant trop peu importantes pour qu'elles soient représentées sur les figures 3 et 4.

LABIDOPLAX DIGITATA. Présente à Moustierlin et à Beg-Meil, cette Synapte détritivore montre des fluctuations numériques synchrones de celles de *Thyasira flexuosa*. Elle est favorisée par la présence des *Amphiura filiformis*, dont elles suivent les fluctuations avec un léger décalage dans le temps. Comme les *Thyasira flexuosa*, elles seront donc de plus en plus abondantes lors de la phase de colonisation. En 73 et 74, au contraire, elles semblent dominées par les *Amphiura filiformis*.

CULTELLUS PELLUCIDUS. N'apparaît à la station baie de Concarneau qu'en 1972, au maximum des *Amphiura filiformis*, elle disparaîtra ensuite. A la station Moustierlin, cette espèce était abondante en 1970 avec deux maxima dans l'année, c'est-à-dire avant la croissance de la population d'*Amphiura filiformis*. Il faut attendre son déclin pour voir réapparaître les *Cultellus* avec des fluctuations tout à fait parallèles à celles des *Thyasira* et *Labidoplax* en 1973 et 1974.

DOSINIA LUPINA. N'est présente de façon significative qu'à la station baie de Concarneau, elle montre deux pics annuels, les hivernaux bien marqués, les estivaux moins importants. Cette structure démographique est typiquement bimodale, la population croît parallèlement à celle des *Amphiura filiformis*; cette expansion est freinée en 1972 au maximum des *Amphiura filiformis*, mais elle reprendra en 1973 et surtout durant l'hiver 73-74, lors du deuxième déclin des *Amphiura filiformis*. La population est très peu abondante à Moustierlin.

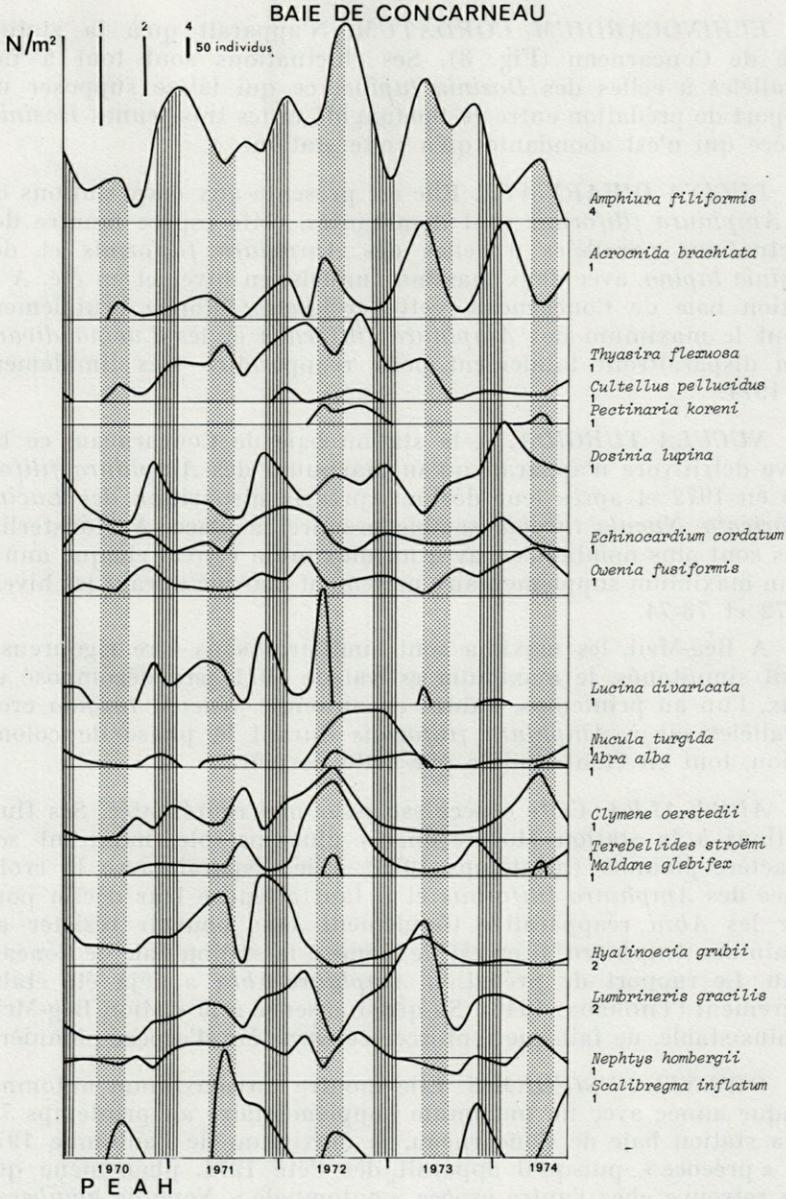


FIG. 3. — Fluctuations numériques à la station Baie de Concarneau. L'été (E) apparaît en pointillés, l'hiver (H) en traits verticaux continus. Les indices indiquent l'échelle de densité choisie.

ECHINOCARDIUM CORDATUM. N'apparaît qu'à la station baie de Concarneau (Fig. 3). Ses fluctuations sont tout à fait parallèles à celles des *Dosinia lupina*, ce qui laisse supposer un rapport de prédation entre ce Spatangidé et les très jeunes *Dosinia*, espèce qui n'est abondante qu'à cette station.

LUCINA DIVARICATA. Elle est présente aux deux stations où les *Amphiura filiformis* sont dominantes, cette espèce montre des fluctuations parallèles à celles des *Amphiura filiformis* et des *Dosinia lupina*, avec deux maxima annuels, en hiver et en été. A la station baie de Concarneau, cette croissance stoppe brutalement avant le maximum des *Amphiura filiformis* et les *Lucina divaricata* disparaîtront totalement pour réapparaître très timidement en 1974.

NUCULA TURGIDA. A la station baie de Concarneau, ce bivalve détritivore n'apparaît qu'au maximum des *Amphiura filiformis* en 1972 et après leur déclin. Après la disparition des *Lucina divaricata*, *Nucula turgida* semble prendre sa place. A Moustierlin, elles sont plus nombreuses avec un maximum estival chaque année et un maximum supplémentaire nettement marqué durant les hivers 71-72 et 73-74.

A Beg-Meil, les maxima sont similaires sans être rigoureusement simultanés, le maximum estival de 1971 sera décomposé en deux, l'un au printemps, l'autre en automne. *Nucula turgida* croît parallèlement à *Amphiura filiformis* durant la phase de colonisation, tout en étant limitée par cette dernière.

ABRA ALBA. Cette espèce est assez mal représentée. Ses fluctuations à la station Moustierlin, la plus instable, montrent son caractère pionnier (printemps 1970). Elle disparaît avec la croissance des *Amphiura filiformis* et il faut attendre leur déclin pour voir les *Abra* réapparaître timidement sans pouvoir résister au regain des *Amphiura*. Il en est de même à la station baie de Concarneau. Le rapport de prédation *Amphiura-Abra* a déjà été établi clairement (THORSON, 1946). Sa quasi absence à la station Beg-Meil, la plus stable, ne fait que renforcer ce caractère d'espèce pionnière.

OWENIA FUSIFORMIS. Elle montre un maximum automnal chaque année avec un maximum supplémentaire au printemps 72. A la station baie de Concarneau, le maximum de l'automne 1974 est « précoce » puisqu'il apparaît dès l'été 1974, phénomène que l'on retrouve chez l'autre espèce « automnale » *Nephtys hombergii* à cette même station.

A la station Moustierlin, *Owenia fusiformis* présente un maximum important l'hiver 72-73, après le déclin des *Amphiura fili-*

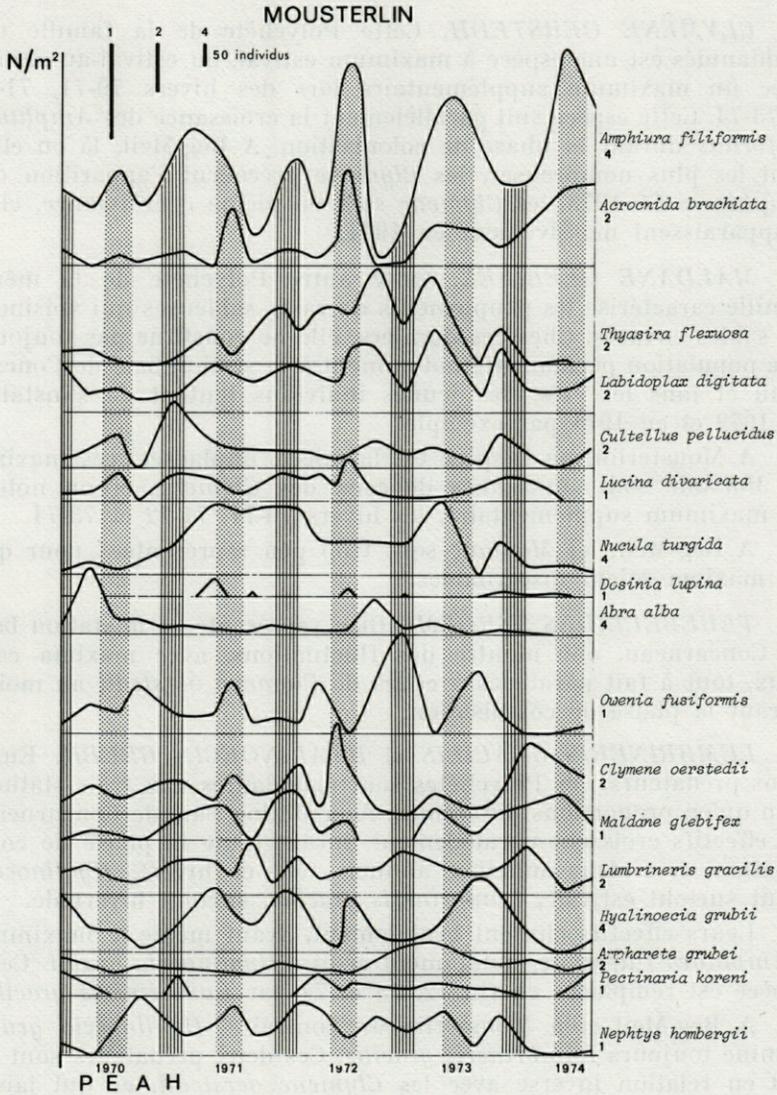


FIG. 4. — Fluctuations numériques à la station Moustierlin.

formis, il succède dans le temps aux maxima de *Thyasira* et de *Labidoplax*, succédant eux-mêmes à ceux d'*Amphiura* et d'*Acrocnida*.

CLYMENE OERSTEDII. Cette Polychète de la famille des Maldanidés est une espèce à maximum estival, ou estival-automnal, avec un maximum supplémentaire lors des hivers 70-71, 71-72 et 73-74. Cette espèce suit parallèlement la croissance des *Amphiura filiformis* durant la phase de colonisation. A Beg-Meil, là où elles sont les plus nombreuses, les *Clymene* précèdent l'apparition des *Amphiura*. En 1973, les *Clymene* sont en pleine décroissance, elles réapparaissent massivement en 1974.

MALDANE GLEBIFEX. Cette autre Polychète de la même famille caractérise les peuplements de vases sableuses qui voisinent les sables envasés. Chez ces derniers, elle ne constitue pas toujours une population permanente notamment à la station baie de Concarneau et tous les étés, des jeunes individus tentent de s'installer en 1972 et en 1974 par exemple.

A Moustierlin, où l'espèce est la mieux implantée, ces maxima de *Maldane* sont simultanés de ceux des *Clymene*, et on notera un maximum supplémentaire, les hivers 70-71, 71-72 et 73-74.

A Beg-Meil, les *Maldane* sont trop peu représentées pour que les maxima soient discernables.

TEREBELLIDES STROEMI. Bien représentée à la station baie de Concarneau, elle montre des fluctuations, avec maxima estivaux, tout à fait parallèles à celles de *Clymene oerstedii* au moins durant la phase de colonisation.

LUMBRINERIS GRACILIS et **HYALINOECIA GRUBII.** Euniens prédateurs, ces Polychètes sont abondantes aux trois stations bien qu'en proportions différentes. A la station baie de Concarneau, les effectifs croissent parallèlement durant toute la phase de colonisation avec deux maxima annuels (été et hiver). *Hyalinoecia* étant surtout estivale, *Lumbrineris gracilis*, surtout hivernale.

Leurs effectifs chutent brutalement, avant même le maximum d'*Amphiura filiformis*, notamment celui d'*Hyalinoecia grubii*. Cette espèce est remplacée en fin 72, 73 et 74 par *Lumbrineris gracilis*.

A Beg-Meil et à Moustierlin au contraire, *Hyalinoecia grubii* domine toujours *Lumbrineris gracilis*. Ces deux prédateurs sont en fait en relation inverse avec les *Clymene oerstedii*, ce qui laisse supposer un rapport de prédation entre les Euniens et les Maldanidés. Ceci est très net à la station baie de Concarneau. Durant la phase de colonisation à Beg-Meil, les effectifs des Euniens croissent parallèlement à ceux des proies, ils chuteront ensemble à partir de 1972. *Leanira yhleni* (Aphroditien) et *Nematonereis unicornis* autre Eunicien, c'est-à-dire deux autres espèces prédatrices, suivent les fluctuations de *Lumbrineris gracilis* à cette même station.

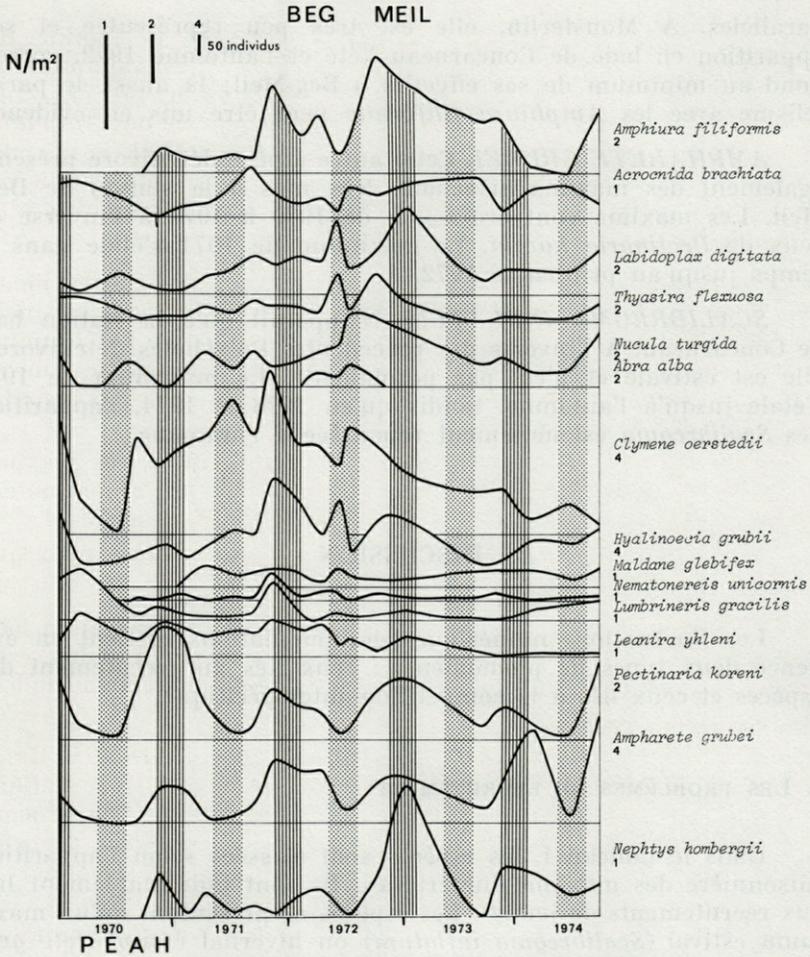


FIG. 5. — Fluctuations numériques à la station Beg Meil.

NEPHTYS HOMBERGII. C'est encore une espèce prédatrice, avec un maximum automnal chaque année et un maximum supplémentaire au printemps 1971 et au printemps 1972. A Beg-Meil, si les maxima d'automne sont quelque peu retardés, celui de 1974 est au contraire précoce.

PECTINARIA KORENI. Cette espèce hivernale montre des maxima très nets, notamment à Beg-Meil, où elle est la mieux représentée. Elle est abondante avant l'invasion des *Amphiura filiformis*; elle présentera à partir de 1972, des fluctuations tout à fait

parallèles. A Mousterlin, elle est très peu représentée et son apparition en baie de Concarneau l'été et l'automne 1972, correspond au minimum de ses effectifs à Beg-Meil; là aussi, le parallélisme avec les *Amphiura filiformis* peut être mis en évidence.

AMPHARETE GRUBEI. Cette autre espèce détritivore présente également des maxima hivernaux très nets à la station de Beg-Meil. Les maxima sont croissants de 1970 à 1974 à l'inverse de ceux de *Pectinaria koreni*. Le maximum de 1971 s'étale dans le temps jusqu'au printemps 1972.

SCALIBREGMA INFLATUM. N'apparaît qu'à la station baie de Concarneau. A l'inverse des précédentes Polychètes détritivores, elle est estivale et n'est pas permanente. Le maximum de 1971 s'étale jusqu'à l'automne, tandis qu'en 1973 et 1974, l'apparition des *Scalibregma* est nettement repoussée à l'automne.

DISCUSSION

Les fluctuations numériques des populations mettent en évidence deux types de phénomènes : ceux liés au recrutement des espèces et ceux liés à la compétition interspécifique.

I. LES PROBLÈMES DE RECRUTEMENT

Dans le tableau I, les espèces sont classées selon l'apparition saisonnière des maxima numériques. Ils sont indubitablement liés aux recrutements de jeunes. Les espèces ne présentant qu'un maximum estival (*Scalibregma inflatum*) ou hivernal (*Ampharete grubii*), ne constituent généralement pas de populations permanentes aux stations étudiées, et il s'agit alors de juvéniles s'installant provisoirement et massivement.

Lorsqu'il existe deux maxima annuels, nous utilisons le terme de *bimodalisme*, ce qui est caractéristique de la plupart des espèces durant la phase de colonisation de 1970 à 1972. Les espèces à recrutement printanier (maximum estival) pourront avoir un deuxième recrutement automnal (maximum hivernal). L'inverse est également possible pour une deuxième catégorie d'espèces.

Dans le cas de bimodalisme, certaines espèces seront dites estivales-hivernales (le mode supplémentaire est hivernal), d'autres hivernales-estivales. *Lucina divaricata* semble la seule espèce

TABLEAU I

Classement des espèces en estivales : E; estivales-hivernales : E-H; bimodales : E = H; hivernales : H; automnales-printanières : A-P, d'après les données de la station baie de Concarneau, complétées par celles de la station Beg-Meil (*). Les flèches illustrent les déplacements des maxima en fonction des conditions climatiques.

SAISONS	1970				1971				1972				1973				1974			
	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A		
<i>Scalibregma inflatum</i>	+				+				+					+				+	E	
<i>Hyalinoecia grubii</i>	+		+		+		+		+		(*)		+		(*)		(*)		E-H	
<i>Nucula turgida</i>	+		+		+		+		+				←+		+		+		E-H	
<i>Maldane glebifex</i>			+		+		+		+				←+		+		+		E-H	
<i>Labidoplax digitata</i>	+				+		+		+				←+		+				E-H	
<i>Acrocnida brachiata</i>	+		+		+		+		+				←+		+		+		E-H	
<i>Amphiura filiformis</i>	+		+		+		+		+				←+		+		+		E-H	
<i>Thyasira flexuosa</i>	+		+		+		+		+				←+		+		+		E-H	
<i>Clymene oerstedii</i>	+		+		+		+		+				←+		(*)		(*)		E-H	
<i>Lucina divaricata</i>			+		+		+		+				←+		+		+		E-H	
<i>Dosinia lupina</i>			+		+		+		+				←+		+		+		H-E	
<i>Lumbrineris gracilis</i>	(*)		+		+		+		+		(*)		←+		+		+		H-E	
<i>Ampharete grubei</i>	(*)		+		+		+		+				←+		+		+		H	
<i>Pectinaria koreni</i>			+		+		+		+				←+		+		+		H	
<i>Nephtys hombergii</i>		+		+	+		+		+								←+	+	A-P	
<i>Owenia fusiformis</i>		+			+		+		+							+	←+	+	A-P	

bimodale, où les recrutements printaniers et automnaux sont de la même importance. Certaines sont dites automnales-printanières. Ce dernier cas est rare, puisqu'il suppose en plus du recrutement estival, un recrutement hivernal. Cette période n'est guère propice à l'alimentation des larves et il ne faut pas s'étonner que ce cas soit très peu développé.

Le tableau I est établi essentiellement sur les données de la station baie de Concarneau. L'automne 1972 n'étant pas propice au recrutement de l'ensemble des espèces, à la suite des mauvaises conditions climatiques du printemps 1972, à la station la plus abritée de Beg-Meil certains recrutements sont apparus et ils sont notifiés par un signe particulier. Il n'y a généralement pas d'écart dans le temps entre les maxima observés aux différentes stations et le cas d'*Amphiura filiformis* — avec un recrutement décalé de 2 à 3 mois à la station de Beg-Meil par rapport aux deux autres —, semble isolé et nous l'avons expliqué. Par contre, pour une année donnée si les maxima de plusieurs espèces sont décalés simultanément, ceci semble être lié aux variations climatiques d'une année sur l'autre.

— Les maxima de l'été 1971 peuvent se prolonger jusqu'à l'automne (*Scalibregma*, *Amphiura*), ceux de l'hiver 71-72 jusqu'au printemps 1972, ce qui peut s'expliquer par le fait que les conditions optimales et exceptionnelles de l'automne 1971 ont prolongé les pontes et les recrutements.

— Pour les espèces automnales-printanières, le maximum automnal de 1974 est précoce. Cette anomalie peut se référer aux températures exceptionnellement élevées de l'hiver 1973-1974.

— Presque tous les maxima d'été 1973 sont avancés au printemps. Il est certain que le printemps de 1973 est légèrement plus précoce que d'habitude, mais il est aussi possible d'attribuer la cause de ce déplacement des maxima au mauvais printemps de 1972, puisque le recrutement automnal de 1972 (maximum hivernal) n'a eu généralement aucun succès, les larves n'ont eu ensuite aucun problème pour trouver de la place disponible pour s'installer au printemps, après la décroissance générale des populations à la fin de 1972.

Ces trois exemples montrent combien le succès d'installation des larves est lié dans nos régions tempérées, aux anomalies climatiques. En intervenant dans le cycle biologique des espèces, au niveau de la formation des produits sexuels, de leur émission, elles sont responsables de fluctuations numériques importantes dans les populations.

Une autre remarque s'impose. A la suite de la violente tempête de la mi-février 1970, la phase de colonisation ou de régénération est ici caractérisée par deux périodes de recrutement. Ce « bimodalisme », comme nous l'avons défini, signifie qu'il y a de la place disponible et que les larves ont toutes les chances de s'installer avec succès. Mais cela ne veut donc pas dire que l'espèce présentera un bimodalisme permanent et avec des conditions différentes, les mêmes espèces n'auront qu'un recrutement annuel.

Il n'en reste pas moins que dans nos régions tempérées, les conditions biologiques semblent réunies pour que la majorité des espèces puissent avoir deux recrutements par an.

II. LES PROBLÈMES DE COMPÉTITION

1) Durant la phase de colonisation, la compétition est faible et les populations s'accroissent avec généralement deux recrutements annuels, les fluctuations entre espèces peuvent être parallèles. Lorsqu'intervient une perturbation climatique au moment où la colonisation est bien avancée, les espèces deviennent compétitrices,

leurs fluctuations sont inverses; ce qui avait pu apparaître comme un équilibre, est détruit. C'est le cas d'*Amphiura filiformis* et d'*Acrocrida brachiata*, de *Hyalinoecia grubii* et de *Lumbrineris gracilis* à la station baie de Concarneau.

2) Les problèmes de compétition peuvent apparaître aussi à l'intérieur d'une même niche éthologique. C'est ainsi que *Lucina divaricata* disparaît au profit de *Nucula turgida*, *Stylarioides monilifer* est remplacée par *Diplocirrus glaucus*, *Hyalinoecia grubii* par *Lumbrineris gracilis* à la station baie de Concarneau.

3) A l'intérieur de la même niche éthologique, les espèces ont leurs périodes de recrutement et donc leurs saisons de ponte espacées dans le temps. Parmi les espèces détritivores, certaines sont estivales (*Scalibregma inflatum*), estivales-hivernales (*Clymene oerstedii*), hivernales-estivales (*Dosinia lupina*), automnales printanières (*Owenia fusiformis*), hivernales (*Pectinaria koreni*)... De la même façon, il y aura toujours un prédateur apte à consommer une proie, quelle qu'en soit la saison. Dans le cas des *Clymene*, c'est *Hyalinoecia grubii* (estivale-hivernale), *Lumbrineris gracilis* (hivernale-estivale) ou *Nephtys hombergii* (automnale-printanière).

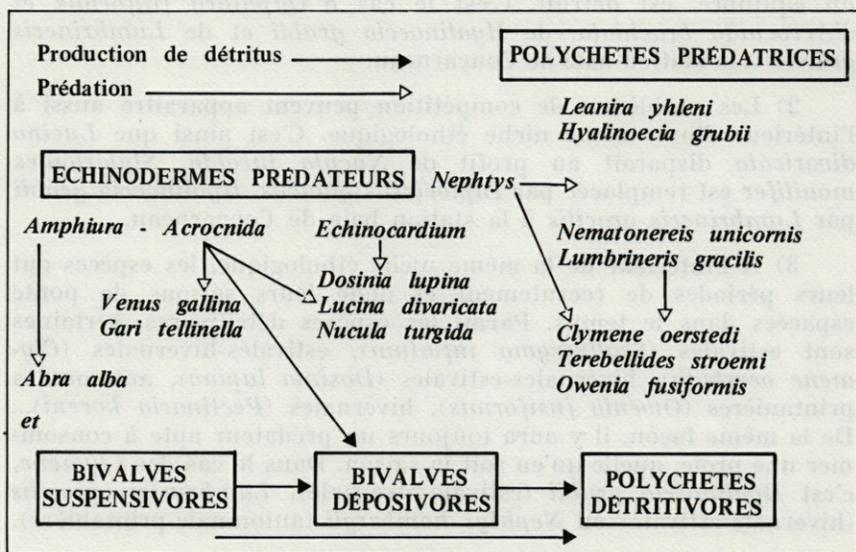
III. DÉFINITION D'UNE SUCCESSION POSSIBLE EN MILIEU MEUBLE

L'étude suivie sur plusieurs années d'un peuplement benthique soumis à des perturbations extérieures au peuplement est l'occasion pour nous d'apporter quelques éléments de réflexion sur ce que peut être une succession temporelle en milieu meuble. Les études de peuplements algaux sur substrat dur ont été l'occasion de développer ces problèmes d'écologie dynamique, mais ils n'ont guère été abordés en milieu meuble.

Tous les problèmes de succession temporelle sont complexes, car ils reposent sur des mécanismes d'ordre éthologique et éco-physiologique. Ce dernier aspect peut être illustré par le fait que les espèces n'ont pas les mêmes saisons de ponte et qu'elles sont dans ce sens adaptées à la région géographique qu'elles habitent, en fonction de leur origine plus méridionale ou au contraire septentrionale. Dans le cas d'un sédiment dont la couche de surface est entièrement remaniée à la suite d'une tempête, les premières espèces qui s'installent en dehors d'adultes qui recolonisent le sédiment par immigration sont donc celles dont les larves sont prêtes à s'installer à la saison donnée.

En rappelant les types alimentaires, certaines relations interspécifiques apparaissent et la succession au niveau des sables fins envasés pourrait être définie de la façon suivante.

TABLEAU II



La notion d'espèce *pionnière* apparaît en substrat meuble comme sur substrat rocheux et *Abra alba*, qui par ailleurs caractérise des sables fins relativement instables, correspond à cette définition. Elle est abondante dès le printemps 1970 à Moustierlin, c'est-à-dire à la station la plus instable. Sont également représentées en 1970, un certain nombre d'espèces, trop peu importantes, mais qualitativement intéressantes; ce sont des Bivalves suspensivores : *Venus gallina*, *Gari fervensis*..., qui seront remplacés petit à petit au cours de 1971 par des Bivalves dépositives (détritatives) : *Tellina serrata*, *Tellina fabula*, *Thracia phaseolina*, *Lucina spinifera*, *Lucinoma borealis*. Au début de 1973, ces espèces disparaîtront et on retrouvera momentanément les suspensivores. Ces derniers par la production de pelotes fécales favorisent l'apparition de détritatives : Bivalves dépositives comme *Lucina divaricata*, Polychètes Clyménidés, Synaptés comme *Labidoplax digitata*.

Les suspensivores et dépositives sont consommés par les Ophiures *Amphiura filiformis* et *Acrocnida brachiata*. Les *Dosinia lupina* semblent être les proies des *Echinocardium cordatum*. Ces Echinodermes prédateurs se développent donc durant cette phase de colonisation. De part leur activité biologique, les *Amphiura filiformis* peuvent favoriser toute une catégorie d'espèces détritatives, comme les bivalves : *Thyasira flexuosa*, *Nucula turgida*, *Dosinia lupina*;

les Polychètes : *Owenia fusiformis*, *Clymene oerstedii*, *Terebellides stroemi*, *Pectinaria koreni*; la Synapte : *Labidoplax digitata*.

Si les Echinodermes sont les prédateurs des Bivalves, de même les Polychètes détritivores sont les proies des Polychètes Euniciens : *Hyalinoecia grubii*, *Lumbrineris gracilis*, *Nematoneris unicornis...* ou d'autres Polychètes plus importantes : *Nephtys hombergii*, *Leanira yhleni...*

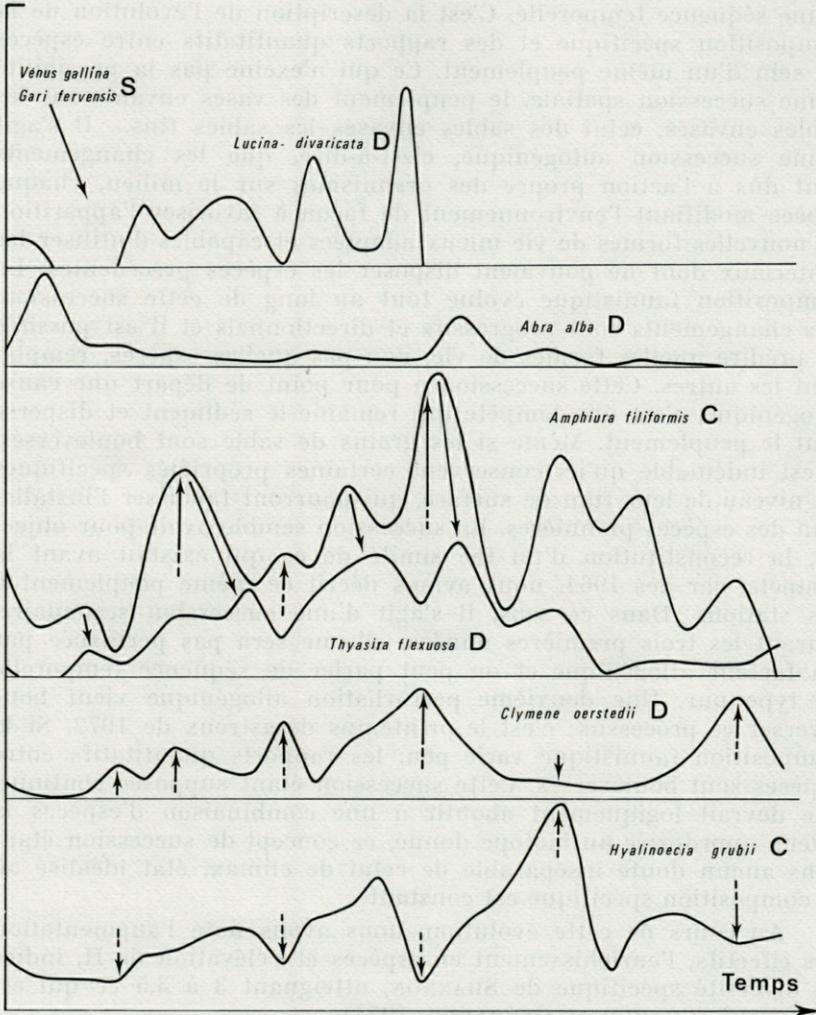


FIG. 6. — Relations numériques entre espèces estivales-hivernales, mettant en évidence une succession possible au niveau des sables fins envasés. S : suspensivore, D : détritivore, C : carnivore.

Seules les espèces les plus abondamment représentées ont été évoquées et permettent d'établir cette succession temporelle, illustrée par le tableau II et par la figure 6.

La théorie de la succession s'est enrichie d'apports récents, parmi lesquels ODUM (1969), DRURY et NISBET (1973), HORN (1974), ce qui nous permet de développer quelques aspects de la succession évoquée ci-dessus. Le terme de succession est ici utilisé dans le sens d'une séquence temporelle. C'est la description de l'évolution de la composition spécifique et des rapports quantitatifs entre espèces au sein d'un même peuplement. Ce qui n'exclue pas la possibilité d'une succession spatiale, le peuplement des vases envahissant les sables envasés, celui des sables envasés les sables fins... Il s'agit d'une succession autogénique, c'est-à-dire, que les changements sont dus à l'action propre des organismes sur le milieu, chaque espèce modifiant l'environnement de façon à favoriser l'apparition de nouvelles formes de vie mieux adaptées et capables d'utiliser les matériaux dont ne pouvaient disposer les espèces précédentes. La composition faunistique évolue tout au long de cette succession. Ces changements sont progressifs et directionnels et il est possible de prédire quelles formes de vie, non pas quelles espèces, remplacent les autres. Cette succession a pour point de départ une cause allogénique, c'est une tempête qui remanie le sédiment et disperse tout le peuplement. Même si les grains de sable sont bouleversés, il est indéniable qu'ils conservent certaines propriétés spécifiques au niveau de leur film de surface, qui pourront favoriser l'installation des espèces pionnières. La succession semble avoir pour objectif, la reconstitution d'un fac similé de ce qui existait avant la tempête, car dès 1964, nous avions décrit ce même peuplement à ces stations. Dans ce sens, il s'agit d'une succession secondaire. Durant les trois premières années, elle ne sera pas perturbée par un facteur allogénique et on peut parler de séquence temporelle de type pur. Une deuxième perturbation allogénique vient bouleverser ce processus; c'est le printemps désastreux de 1972. Si la composition faunistique varie peu, les rapports quantitatifs entre espèces sont bouleversés. Cette succession étant supposée continue, elle devrait logiquement aboutir à une combinaison d'espèces la mieux appropriée au biotope donné, ce concept de succession étant sans aucun doute inséparable de celui de climax, état idéalisé où la composition spécifique est constante.

Au cours de cette évolution, nous avons noté l'augmentation des effectifs, l'enrichissement en espèces et l'élévation de H , indice de diversité spécifique de SHANNON, atteignant 3 à 3,5 ce qui est très élevé (CHARDY et GLÉMAREC, 1977).

La diversité — comprise au sens le plus simple — s'il est un phénomène écologique indépendant de celui de la succession, est

donc croissante durant la succession décrite. Le phénomène peut d'ailleurs être double : au début de la phase de colonisation, un nombre relativement important d'espèces s'installe, du fait qu'il y a de la place disponible, la plupart sans grand succès et un tri s'effectue ensuite, la diversité décroît avant même que les réels rapports de dominance apparaissent puis la densité sera croissante. Ce qui ne signifie pas stabilité croissante — sans évoquer la notion plus complexe de stabilité dynamique —. Dans le cas des espèces pionnières comme *Abra alba*, elles sont bien connues pour être adaptées à des stress importants, elles sont ubiquistes sur le plan de leurs exigences écologiques, par ailleurs, leur croissance est rapide, leur taux de reproduction important, leur cycle de vie très court. Il en est de même pour les espèces qui leur succèdent comme *Amphiura filiformis*... puisque dans leur stratégie adaptative, elles peuvent avoir deux recrutements par an.

Les rapports de dominance s'établissent très vite et *Amphiura filiformis* maintient son état de dominance aussi longtemps qu'elle le pourra en limitant ses compétiteurs comme *Acrocnida*. Le stress climatique de 1972 bouleverse tous ces rapports qui pouvaient apparaître comme un état d'équilibre, de stabilité. Les rapports de prédation étant développés, très intriqués, les espèces prédatrices sont moins vulnérables, car plus de proies sont disponibles. De façon contradictoire, on sait aussi que les régimes alimentaires sont de plus en plus stricts et spécialisés, ce qui rend les espèces très vulnérables dès qu'il y a une modification de peuplement. Les espèces sont de mieux en mieux adaptées, efficaces dans l'utilisation des ressources du milieu qui s'épuisent rapidement. Pour toutes ces raisons, il n'est pas surprenant de constater des modifications importantes après le mauvais printemps de 1972. Si cette perturbation allogénique n'était pas intervenue, il serait difficile d'imaginer une évolution continue sans grande modification des rapports interspécifiques car l'occupation du sol par les *Amphiura* notamment, semblait maximale (700/m²).

CONCLUSION

Le peuplement des sables fins envasés, tel qu'il existe sur les côtes de Bretagne, est toujours très riche qualitativement et quantitativement. Ce sédiment assure la transition entre les sables fins et les vases sableuses, c'est une étape importante dans la stabilisation de la couche de surface en équilibre avec les forces hydrodynamiques en présence. La périodicité des tempêtes exception-

nelles, des mauvaises conditions climatiques, ne sont pas prévisibles et frappent les peuplement à des états de maturité différents selon les années, selon les régions.

On peut supposer que chaque fois, le même scénario se déroulera de façon similaire. Dans le cas étudié, le peuplement se reconstitue très rapidement. Cette notion de stabilité dynamique est pour nous l'indication d'un milieu hautement productif, où les populations sont abondantes et croissent rapidement, mais où le peuplement n'a pratiquement aucune chance d'atteindre un état stable, les équilibres y étant toujours très précaires.

RÉSUMÉ

L'évolution temporelle et spatiale des populations de la macrofaune est suivie durant 5 années en 3 stations de la baie de Concarneau. A la suite de la forte érosion du sédiment engendrée par une très forte tempête, le peuplement présente une phase de colonisation avec au départ des espèces pionnières, puis le peuplement acquiert une maturité croissante. Les relations interspécifiques apparaissent par le biais des données éthologiques (alimentaires). Une structure trophique de plus en plus compliquée se développe; aux relations élémentaires entre les différents niveaux trophiques se superposent les interactions entre membres de même niveau trophique.

Durant cette période de relative stabilité climatique, une succession écologique peut être dégagée.

BIBLIOGRAPHIE

- CHARDY, P. & M. GLÉMAREC, 1977. Evolution dans le temps des peuplements des sables envasés en baie de Concarneau (Bretagne), p. 165-172, in *Biology of benthic organisms*, ed. Keegan, B.F., P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden.
- DRURY, W.H. & I.C. NISBET, 1973. Succession. *J. Arnold Arbor.*, **54** (3) : 331-368.
- HORN, H.S., 1974. The ecology of secondary succession. Ed. Princeton, New Jersey : 25-37.
- ODUM, P.E., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, **164** : 262-270.
- THORSON, P., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr Kommn Danm. Fisk.-og, Havunders.*, Plankton, **4** : 1-523.

Reçu le 24 octobre 1977.

**DONNÉES QUANTITATIVES
SUR LES FONDS MEUBLES DE 90 m
AU LARGE DE BANYULS-SUR-MER**

par M. BHAUD et J.-C. DUCHÊNE
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

On the continental shelf, at a depth of about 80 to 90 m, a series of 43 benthos samples taken by a Van Veen grab and by a Smith-McIntyre grab, have been obtained at two stations near Banyuls-sur-Mer (western Mediterranean): station A: 4,2 nautical miles off the coast, in the *Nucula sulcata* sub-community; station B: 6,2 nautical miles off the coast, in the *Auchenoplax crinita* sub-community.

The decline of the number of species recruited necessitates a minimum sampling area of 1 m². The station A, because of its high number of individuals and species, and its more homogeneous distribution of species, is chosen for a temporal analysis. Moreover, *Terebellides stroemi*, a sedentary polychaete, shows the highest value in the biological indices. For a future study of the reproductive cycle, this species thus appears to be a suitable material.

INTRODUCTION

Une série importante de prélèvements est réalisée pendant les mois de mai et juin 1975 dans le but de comparer l'efficacité de deux bennes couramment employées en benthologie (BHAUD et DUCHÊNE, 1977). Dans cette note, les mêmes prélèvements sont exploités d'un point de vue faunistique. En outre des prélèvements périodiques étalés sur une

année (octobre 1975 - octobre 1976) sont utilisés pour cerner éventuellement la variation mensuelle du nombre total d'individus récoltés. La zone étudiée correspond à la communauté à *Amphiura filiformis* qui couvre une grande partie du plateau continental, au large de la côte catalane française et s'étend jusqu'aux premières déclivités correspondant au rech Lacaze-Duthiers. Deux stations sont choisies : A et B (1). Elles occupent deux sous-communautés déjà reconnues par GUILLE (1970) : la sous-communauté à *Nucula sulcata*, la plus proche du littoral et la sous-communauté à *Auchenoplax crinita*, au large de la précédente et atteignant les limites du rech Lacaze-Duthiers. Les points A et B sont voisins respectivement des stations 181 et 182 occupées antérieurement (GUILLE et SOYER, 1971). Une légère différence est cependant à remarquer entre la station A correspondant à l'isobathe 90 m et la station 181 située sur 80 m de fond, donc au Nord-Ouest de la précédente. Cette différence de localisation se traduit par une teneur en argile légèrement plus forte en A, selon les données de la carte sédimentologique (GOT, GUILLE, MONACO, SOYER, 1968).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Au total 43 prélèvements sont réalisés avec deux bennes différentes : le type Van Veen et le type Smith-McIntyre. Il y a 10 prélèvements effectués avec chacune des bennes à la station B et, en A 10 prélèvements effectués avec la benne Van Veen, 13 avec la benne Smith-McIntyre. Pour ce qui concerne la variation mensuelle, 3 ou 4 sorties sont réalisées chaque mois à raison de 10 prélèvements par sortie.

Les sédiments recueillis sont tamisés sur tamis de maille de 1 mm. Bien que la Commission Benthos de la C.I.E.S.M.M. (1965) ait défini la taille minimale du macrobenthos comme celle correspondant aux animaux retenus par un tamis de vide de maille de 2 mm, un maillage plus fin de 1 mm est ici choisi. Cette maille permet encore d'éliminer de façon certaine le méiobenthos en évitant au mieux l'échappement du macrobenthos. La petite taille de la faune benthique méditerranéenne qui ne correspond que très rarement à des stades juvéniles, explique aussi ce choix. Pour une discussion plus approfondie sur ce problème, nous renvoyons aux publications antérieures de GUILLE (1971), REYS et SALVAT (1971).

Sur le bateau, un tri préliminaire est effectué, permettant d'éliminer la plus grande partie du sédiment. La fixation du matériel biologique est réalisée avec de l'alcool à 70°. Le tri définitif est effectué au laboratoire, les animaux étant séparés par embranchements en vue d'une détermination ultérieure.

(1) Pour la localisation des stations et la limite des communautés ou sous-communautés, nous renvoyons aux cartes déjà publiées (DUCHÈNE, 1976; BHAUD et DUCHÈNE, 1977).

Plusieurs paramètres sont calculés. La dominance correspond au nombre d'individus d'une espèce rapporté au nombre total d'individus d'un prélèvement; elle est exprimée en pourcentage. La dominance moyenne ou moyenne des dominances est calculée à partir de tous les prélèvements effectués dans une communauté, à l'aide d'un type de benne précis; on utilise donc les paramètres suivants :

Dmv ou dominance moyenne correspondant à l'utilisation de la benne Van Veen,

Dms ou dominance moyenne correspondant à l'utilisation de la benne Smith-McIntyre, et enfin,

Dmt ou dominance moyenne totale, tenant compte de tous les prélèvements.

La fréquence correspond au nombre de prélèvements où se trouve une espèce donnée rapportée au nombre total de prélèvements; ce rapport est exprimé en pourcentage; une espèce présente dans tous les prélèvements d'une série a donc une fréquence de 100. Cette donnée a un intérêt pour comparer les bennes car une espèce prise par un seul type de benne augmente la différence des valeurs de ce paramètre calculées pour chaque engin.

Le degré d'affinité entre deux prélèvements correspond à la somme des dominances minimales des espèces considérées successivement; pour chaque espèce, la valeur minimale des deux dominances est retenue et la somme de ces valeurs, qui diffère donc de 100 %, constitue le degré d'affinité. Il apparaît ainsi que plus les dominances, c'est-à-dire les pourcentages par espèce, sont différentes, plus le degré d'affinité est faible et plus les deux prélèvements sont différents. Les degrés d'affinité sont regroupés dans un diagramme-treillis qui a l'avantage de montrer de façon très explicite l'affinité entre les prélèvements ou les stations correspondantes. Cette méthode a d'abord été introduite dans l'analyse des populations végétales terrestres (RENKONEN, 1938); elle est employée aussi bien en benthologie marine (SANDERS, 1960) qu'en planctologie marine (MAUGHLIN, 1972) ou d'eau douce (WHITTAKER et FAIRBANKS, 1958).

Enfin, l'indice biologique représente la somme des rangs occupés par une espèce dans chaque prélèvement d'une station. Dans un prélèvement une espèce qui a la dominance la plus forte est affectée du rang le plus élevé c'est-à-dire 10; ainsi dans chaque prélèvement, 10 espèces sont classées. La dixième espèce, au point de vue de la dominance est affectée d'un rang égal à un; les espèces encore moins abondantes ne sont pas classées et n'ont aucun point. Cela explique que les espèces les moins fréquentes et les moins nombreuses n'aient aucun indice biologique et n'apparaissent pas dans les tableaux I et II.

RÉSULTATS

Tout d'abord les séries relativement importantes de prélèvements réalisés à l'aide de 2 engins, en 2 stations, permettent de connaître, outre les données numériques de base, les conditions d'un bon échantillonnage et l'influence des engins. Ensuite sont abordées les variations dans le temps, soit à longue échéance par comparaison avec des études analogues datant d'une dizaine d'années, soit étalées seulement sur douze mois grâce à des prélèvements périodiques. Cinq points retiennent donc notre attention.

1. DONNÉES NUMÉRIQUES.

Les résultats bruts concernant le nombre d'individus de chaque espèce récoltés dans chaque prélèvement pour les deux types de bennes ne sont pas fournis (1). Par contre un certain nombre de paramètres (dominance, fréquence, présence, indice biologique) sont groupés dans les tableaux I et II. A la station A une seule espèce (*Terebellides stroemi*) se retrouve dans tous les prélèvements quel que soit le type de benne; en B, cette espèce est beaucoup moins fréquente avec respectivement 2 et 1 prélèvements positifs pour les deux types de benne, Van Veen et Smith-McIntyre. Deux autres espèces sont bien représentées avec une fréquence maximale dans l'une ou l'autre des séries : *Ampelisca diadema* (station A, benne Smith-McIntyre), *Notomastus latericeus* (station B, Benne Van Veen). Les 2 tableaux contiennent les espèces dont l'indice biologique est égal ou supérieur à 10.

2. COMPARAISONS ENTRE ENGINES DE PRÉLÈVEMENT ET ENTRE STATIONS.

A partir des comparaisons des prélèvements pris 2 à 2, nous avons construit deux types de diagramme-treillis (Fig. 1 et 2).

a) Comparaison pour une station donnée des prélèvements effectués avec deux engins différents.

Les comparaisons effectuées entre les deux types de bennes montrent une différence prononcée entre ces deux engins. Il

(1) Mais tenus à la disposition des personnes intéressées.

TABLEAU I

Valeur de quelques paramètres concernant la station A. La liste d'espèces est limitée à l'indice biologique de valeur 10

STATION A	Dominance			Fréquence		Présence		Indice biologique
	Dm(v)	Dm(s)	Dmt	F(v)	F(s)	P(v)	P(s)	Ib
<i>Terebellides stroemi</i>	11,10	13,18	12,14	100	100	10	10	193
<i>Ampelisca diadema</i>	5,76	8,67	7,22	90	100	9	10	158
<i>Ampharete acutifrons</i>	7,22	6,19	6,71	90	92	8	8,5	124
<i>Marphysa bellii</i>	4,38	4,85	4,62	80	92	7	7,7	113
<i>Lumbrineris impatiens</i>	1,80	4,37	3,32	50	92	4	7,7	82
<i>Chaetozone setosa</i>	5,07	2,99	4,03	70	69	7	4,6	77
<i>Prionospio pinnata</i>	3,20	2,69	2,95	70	61,5	7	5,4	75
<i>Glycera rouxii</i>	2,28	3,78	3,03	40	77	4	5,4	73
<i>Ninoë kinbergi</i>	2,79	2,31	2,55	60	69	4	4,6	63
<i>Phoris longicaudata</i>	4,24	1,17	2,70	50	31	4	3,1	59
<i>Notomastus latericeus</i>	1,66	4,10	2,88	40	77	4	3,8	55
<i>Metaphoxus pectinatus</i>	2,35	2,58	2,47	50	38	4	3,1	55
<i>Callianassa subterranea</i>	2,94	1,52	2,23	60	38	6	3,1	48
<i>Phtisica marina</i>	2,91	1,50	2,21	60	23	5	2,3	46
<i>Amphicteis gunneri</i>	4,18	0,29	2,23	80	7,7	8	0	43
<i>Nephtys incisa</i>	0,24	2,62	1,43	10	69	1	4,6	41
<i>Sternaspis scutata</i>	1,36	1,99	1,68	60	46	3	4,6	36
<i>Tharyx marioni</i>	1,87	1,71	1,79	40	54	3	3,8	34
<i>Maera grossimana</i>	1,79	2,04	1,91	30	31	3	1,5	34
<i>Heteromastus filiformis</i>	1,32	0,83	1,07	40	31	4	2,3	32
<i>Pseudoprotella phasma</i>	1,75	0,84	1,30	30	23	3	2,3	32
<i>Alpheus glaber</i>	0,88	1,97	1,43	30	77	2	3,1	28
<i>Goneplax rhomboides</i>	1,37	0,99	1,18	50	31	4	2,3	27
<i>Westwoodilla rectirostris</i>	1,26	0,82	1,04	20	31	2	1,5	27
<i>Glycera alba</i>	0	1,84	0,92	0	54	0	3,1	25
<i>Jaxea nocturna</i>	0,93	1,28	1,11	30	31	2	1,5	23
Nemertes	0,71	0,99	0,85	10	38	1	2,3	22
<i>Ampelisca gibba</i>	0,72	0,76	0,74	20	15	2	1,5	19
<i>Nucula sulcata</i>	1,14	0,83	0,98	30	38	3	1,5	19
<i>Labidoplax digitata</i>	1,03	0,58	0,80	40	15	2	1,5	17
Amphipodes	1,64	0	0,82	20	0	2	0	16
<i>Ophiodromus flexuosus</i>	1,47	0,31	0,89	60	15	5	0,8	16
<i>Harpinia dellavallei</i>	0,60	1,57	1,09	30	38	1	1,5	15
<i>Nereis rava</i>	0,36	1,19	0,78	20	38	0	2,3	14
<i>Praxillella praetermissa</i>	0,69	0,67	0,68	20	31	2	0,8	14
<i>Apeudes nitescens</i>	1,37	0	0,68	30	0	3	0	13
<i>Spiophanes kroyeri</i> R.	0,39	0,66	0,53	20	31	1	1,5	13
<i>Amphiura filiformis</i>	0,98	0,23	0,60	40	8	3	0,8	11
<i>Aspidosiphon clavatus</i>	0,31	0,47	0,39	10	15	1	1,5	11
<i>Corbula gibba</i>	0,45	0,23	0,34	10	8	1	0,8	11
<i>Harmothoë longisetis</i>	0,16	0,85	0,50	10	31	0	1,5	11
<i>Sycon</i> sp.	0	1,14	0,57	0	15	0	0,8	10

TABLEAU II

Valeur de quelques paramètres concernant la station B. La liste d'espèces est limitée à l'indice biologique de valeur 10

STATION B	Dominance			Fréquence		Présence		Indice biologique
	Dm(v)	Dm(s)	Dmt	F(v)	F(s)	P(v)	P(s)	Ib
<i>Ampelisca diadema</i>	17,56	16,21	16,88	100	90	10	9	184
<i>Tharyx marioni</i>	8,45	4,32	6,39	90	70	8	7	111
<i>Notomastus latericeus</i>	8,30	4,87	6,58	100	50	8	5	109
<i>Glycera capitata</i>	4,53	3,31	3,92	80	60	8	6	94
<i>Chaetozone setosa</i>	4,96	2,45	3,70	70	40	7	4	84
<i>Ampharete acutifrons</i>	1,62	5,36	3,49	30	70	3	7	72
<i>Phtisica marina</i>	2,88	3,72	3,30	60	60	6	6	66
<i>Caryophyllia clavus</i>	0,93	4,90	2,91	40	60	3	6	62
<i>Marphysa bellii</i>	1,64	3,68	2,66	50	70	3	5	55
<i>Glycera rouxii</i>	2,36	3,07	2,72	40	50	4	5	53
<i>Hyalinoecia bilineata</i>	1,91	3,47	2,69	40	70	3	6	51
<i>Cultellus tenuis</i>	3,48	0,48	1,98	60	10	6	1	44
<i>Amphicteis gunneri</i>	1,42	3,32	2,37	40	40	3	4	41
<i>Amage adspersa</i>	1,79	1,26	1,53	60	40	6	3	40
<i>Auchenoplax crinita</i>	1,40	1,88	1,64	40	30	4	2	37
<i>Lumbrineris impatiens</i>	1,10	1,88	1,48	20	30	2	3	34
<i>Glycera tessellata</i>	0,71	2,02	1,38	10	40	1	4	31
<i>Goniada maculata</i>	0,24	2,12	1,18	10	50	1	5	31
<i>Hippomedon denticulatus</i>	1,94	0,55	1,24	50	20	4	1	30
<i>Glycera convulata</i>	1,91	0,88	1,39	50	30	4	2	29
<i>Venus ovata</i>	0	2,62	1,31	0	50	0	4	28
<i>Pista cristata</i>	1,46	0,42	0,94	40	10	3	1	24
<i>Syndesmya alba</i>	0,93	1,33	1,13	20	30	2	2	24
<i>Heterocirrus bioculatus</i>	0,71	1,10	0,91	10	20	1	2	23
<i>Sycon sp.</i>	1,36	0,59	0,97	30	10	2	1	23
<i>Hyalinoecia fauveli</i>	0,36	1,96	1,16	10	50	1	3	22
<i>Chone filicaudata</i>	1,23	0,77	1,00	40	20	2	2	21
<i>Aspidosiphon clavatus</i>	0,59	1,01	0,80	20	20	2	2	19
<i>Phoxis longicaudata</i>	1,26	0,20	0,73	40	10	4	0	19
<i>Corophium runcicorne</i>	0,62	0,83	0,73	20	10	2	1	18
<i>Nephtys incisa</i>	0,78	1,06	0,92	30	30	1	3	18
<i>Amage gallasi</i>	0,46	1,06	0,76	20	30	1	3	15
<i>Cardium papillosum</i>	0	1,33	0,67	0	30	0	2	14
<i>Pteroides griseum</i>	0,24	1,10	0,67	10	40	1	3	13
<i>Leda fragilis</i>	0,22	1,02	0,62	10	30	1	3	12
<i>Amphiuira chiajei</i>	0,53	0,34	0,43	10	10	1	1	12
<i>Terebellides stroemi</i>	0,88	0,24	0,56	20	10	2	1	12
<i>Oxydromus propinquus</i>	0,38	0,42	0,40	10	10	1	1	11
<i>Monoculodes subnudus</i>	0,24	0,42	0,33	10	10	1	1	10

n'existe en effet que quelques prélèvements à affinité importante dans le quart inférieur droit du diagramme, correspondant à l'intersection des deux groupes de prélèvements. Corrélativement les affinités les plus marquées sont intragroupes; elles correspondent donc à des comparaisons entre prélèvements effectués avec le même type de benne. Le diagramme de la figure 1 ne s'applique qu'à la station A, point de récolte retenu pour une étude ultérieure portant sur les variations saisonnières. En cette station l'affinité entre prélèvements effectués avec la benne Smith-McIntyre est nettement plus marquée.

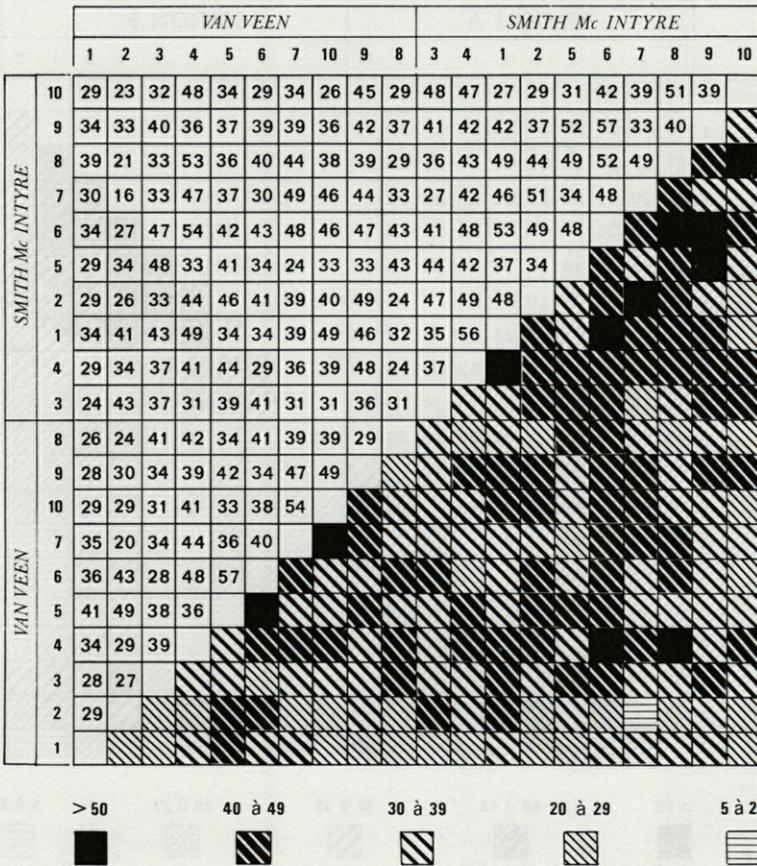


FIG. 1. — Affinité entre prélèvements de la station A, effectués avec 2 bennes. En haut, à gauche : valeur du degré d'affinité; en bas, à droite : représentation schématique. Les prélèvements effectués avec la benne Smith-McIntyre se ressemblent plus que ceux effectués avec la benne Van Veen.

b) *Comparaison, pour un engin donné, des prélèvements effectués en deux stations.*

Dans un second temps, la comparaison porte pour un engin donné sur les prélèvements effectués aux deux stations A et B (Fig. 2). La comparaison entre les prélèvements d'une même station montre une affinité prononcée plus marquée en A qu'en B. Par contre, la comparaison des prélèvements de A avec ceux de B témoigne d'une très faible affinité, ce qui confirme l'appartenance de ces deux stations à deux sous-communautés différentes. Le dia-

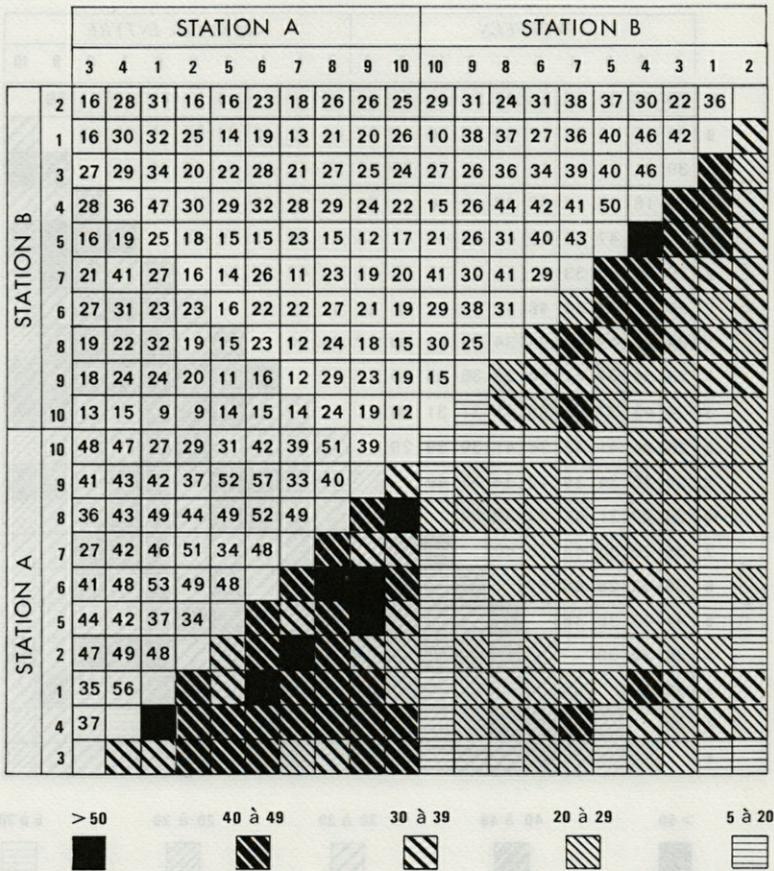


FIG. 2. — Affinité entre prélèvements effectués avec la benne Smith-McIntyre, aux stations A et B. En haut, à gauche : valeur du degré d'affinité; en bas, à droite : représentation schématique. Les prélèvements effectués en A sont nettement plus homogènes que ceux réalisés en B.

gramme de la figure 2 correspond à l'utilisation de la benne Smith-McIntyre, retenue, dans une phase ultérieure du travail, pour les prélèvements hebdomadaires échelonnés sur une année.

3. COMPARAISON AVEC LES DONNÉES ANTÉRIEURES.

Une comparaison avec les données de GUILLE et SOYER (1971) relatives à des prélèvements effectués à la même époque de l'année mais 8 ans auparavant, ne semble pas inutile (Tabl. III et IV). Les prélèvements comparés se rapportent uniquement à l'utilisation de la benne Van Veen. Bien que la taille des mailles des tamis soit la même, on ne peut manquer de remarquer qu'en A

TABLEAU III

Classement des espèces selon leur indice biologique décroissant. Les résultats concernant les stations 181 et 182 sont empruntés, pour comparaison, à GUILLE (1971)

STATION 181		STATION A	
1	<i>Terebellides stroemi</i>	1	<i>Terebellides stroemi</i>
2	<i>Ampharete acutifrons</i>	2	<i>Ampelisca diadema</i>
3	<i>Marphysa bellii</i>	3	<i>Ampharete acutifrons</i>
4	<i>Ampelisca diadema</i>	4	<i>Marphysa bellii</i>
5	<i>Sternaspis scutata</i>	5	<i>Lumbrineris impatiens</i>
6	<i>Nephtys histricis</i>	6	<i>Chaetozone setosa</i>
7	<i>Lumbrineris impatiens</i>	7	<i>Prionospio pinnata</i>
8	<i>Ninoë kinbergi</i>	8	<i>Glycera rouxii</i>
9	<i>Notomastus latericeus</i>	9	<i>Ninoë kinbergi</i>
10	<i>Chaetozone setosa</i>	10	<i>Photis longicaudata</i>
		11	<i>Notomastus latericeus</i>

STATION 182		STATION B	
1	<i>Notomastus latericeus</i>	1	<i>Ampelisca diadema</i>
2	<i>Ampharete acutifrons</i>	2	<i>Tharyx marioni</i>
3	<i>Ampelisca diadema</i>	3	<i>Notomastus latericeus</i>
4	<i>Terebellides stroemi</i>	4	<i>Glycera capitata</i>
5	<i>Glycera rouxii</i>	5	<i>Chaetozone capitata</i>
6	<i>Leiocapitella dollfusi</i>	6	<i>Ampharete acutifrons</i>
7	<i>Conilera cylindracea</i>	7	<i>Phthisica marina</i>
8	<i>Prionospio pinnata</i>	8	<i>Marphysa bellii</i>
9	<i>Nephtys incisa</i>	9	<i>Glycera rouxii</i>
10	<i>Marphysa bellii</i>	10	<i>Hyalinoecia bilineata</i>

et B, le nombre total d'individus est 2 à 3 fois plus important qu'aux stations 181 et 182. Cette variation n'est pas la même selon les groupes. Pour une même surface de prélèvement, les Annélides et les Crustacés sont mieux représentés en A qu'à la station 181; par contre, pour les Echinodermes et les Mollusques, les chiffres sont peu différents. Entre 182 et B, le même schéma se retrouve et peut même être étendu aux Mollusques. Compte tenu que l'augmentation numérique, signalée en A ou B, intéresse

TABLEAU IV

Abondance (ab) et dominance (do) des groupes majeurs du macrobenthos récoltés aux stations 181 et 182 (juillet 1967) d'une part, A et B (juin 1975) d'autre part. Pour chaque station, le nombre de prélèvements est indiqué ainsi que la surface totale d'échantillonnage. Les chiffres des stations 181 et 182 sont tirés des travaux de GUILLE et SOYER (1971). Pour toutes les stations, les valeurs indiquées correspondent à l'utilisation de la benne Van Veen

GROUPES STATIONS		MOLLUSQUES	ANNELIDES	CRUSTACÉS	ECHINODERMES	DIVERS	NOMBRE TOTAL D'INDIVIDUS	
							pour la surface échantillonnée	pour 1 m ²
181 : 5 prélév. 1/2 m ²	ab	11	70	21	5	16	123	246
	do	9,0	57,3	17,2	3,2	13,1		
A : 10 prélév. 1 m ²	ab	5	237	157	12	11	420	420
	do	1,2	56,2	37,2	2,9	2,6		
182 : 5 prélév. 1/2 m ²	ab	2	38	26	3	—	69	138
	do	2,8	55,2	37,7	4,3	—		
B : 10 prélév. 1 m ²	ab	17	209	129	5	20	379	379
	do	4,5	55,3	31,6	1,3	5,36		

toujours les deux groupes du macrobenthos (Annélides et Crustacés) qui possèdent les formes les plus petites qui, par ce fait, peuvent le plus aisément passer inaperçues, la différence numérique venant d'être constatée s'explique vraisemblablement autant par la qualité du tri que par une éventuelle modification de la richesse des fonds. Si, de plus, on veut tenir compte du nombre d'espèces récoltées, il est possible de considérer l'ensemble des prélèvements de la sous-communauté à *Auchenoplax crinita*. GUILLE (1971) indique, à partir de sept prélèvements répartis sur toute l'année, 38 espèces représentées par au moins deux exemplaires

dans un prélèvement. A partir des 10 prélèvements de la station B, étalés sur moins d'un mois, il est possible de compter 45 espèces répondant au même critère. Ainsi, la richesse en individus et en espèces n'est pas aussi limitée que le laisseraient penser les données antérieures. Il existe par ailleurs d'autres indices de la richesse en biomasse benthique de cette province topographique. D'une part au sud du cap Creus, la densité en individus est souvent supérieure à celle obtenue dans la région de Banyuls pour des communautés analogues (DESBRUYÈRES, GUILLE et RAMOS, 1973). D'autre part une étude réalisée dans la région de Port-la-Nouvelle amène à décompter plus de 3 000 individus par m² (SOYER, com. pers.). Enfin l'utilisation de moyens de prélèvements améliorés (dragues, bennes Van Veen, puis bennes Smith-McIntyre) parallèlement à l'augmentation de densité en individus indique bien que les premières valeurs obtenues doivent être majorées.

4. REMARQUES SUR L'ÉCHANTILLONNAGE.

Un problème souvent lié à l'exploitation d'une série de prélèvements consiste à rechercher la surface ou le volume d'échantillonnage minimum. La figure 3 montre que les deux types de bennes permettent d'obtenir un palier sur la courbe de variation du nombre cumulé d'espèces en fonction de la surface prélevée, lorsque cette surface est proche de 1 m², ce qui correspond à 10 prélèvements. Si l'on compte que le volume approximatif prélevé par la benne Smith-McIntyre se situe vers 10 litres pour la zone du plateau continental intéressant les stations A et B, il est possible de définir un volume minimum de 100 litres.

Rappelons que pour la même localisation géographique, GUILLE (1970) indique un volume minimum de 50 litres à partir des courbes du nombre d'espèces inventoriées en fonction du volume de sédiment, prélevé il est vrai par une drague Charcot modifiée par PICARD (1965). PLANTE (1967), en deux stations (N-K et 11) du plateau continental au nord-ouest de Madagascar, fournit une meilleure référence en utilisant la benne Smith-McIntyre. La courbe cumulative de la station N-K montre que 10 prélèvements ne donnent pas encore un inventaire complet des espèces. Par contre, à la station 11, la courbe cumulative décrit à partir de 5 prélèvements un palier horizontal. Selon le même auteur « un prélèvement de 0,1 m², tel que le recommande THORSON (1957) pour les recherches sur le plateau continental, serait nettement insuffisant. Dans la région de Nosy-Bé, il apparaît que 5 coups de benne, prélevant 0,5 m², constituent un minimum » (PLANTE, 1967, p. 103).

HOLME (1953) considère qu'un échantillonnage de moins de 1/2 m² ne donne pas une image qualitative adéquate de la zone prospectée. Selon cet auteur, il est possible d'établir une relation de la forme $y = ax + b$, entre le nombre d'espèces (y) et la surface d'échantillon-

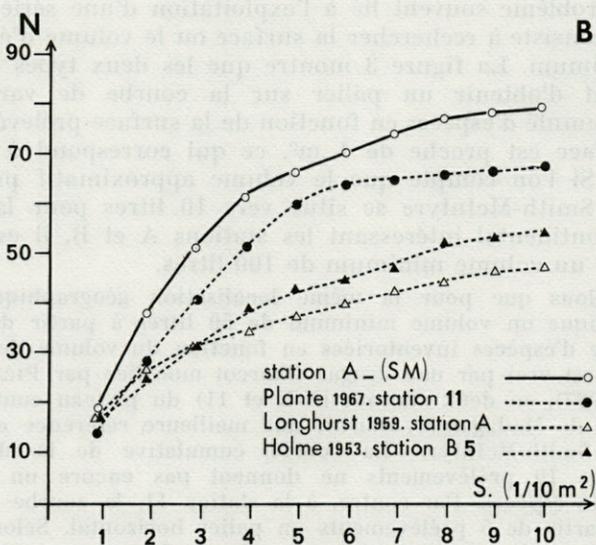
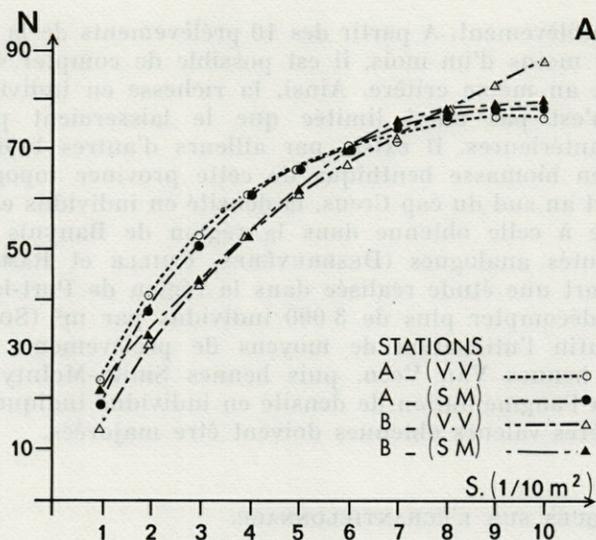


FIG. 3. — Progression du nombre cumulé d'espèces récoltées (N) lorsque la surface d'échantillonnage augmente par multiplication du nombre de prélèvements. A : nombre réel cumulé pour les deux stations et les deux bennes utilisées dans la région de Banyuls. B : comparaison des données de la station A (acquises à l'aide de la benne Smith-McIntyre) avec différents résultats antérieurs. Nous n'avons pas pris en considération les travaux de LEE (1944) et ceux de KUTTY et DESAI (1968). Dans le premier cas, les prélèvements très nombreux sont disposés sur plusieurs radiales et dans le second les prélèvements sont groupés en séries, chacune réalisée en une même station, mais dans chaque série le nombre de prélèvements est limité à 5.

nage (x) en utilisant une échelle logarithmique sur l'axe des abscisses. Dans ces conditions, on peut observer qu'en doublant les aires, l'échantillonnage accroît le nombre d'espèces de 12 unités pour la station considérée (station B5 de HOLME). Cela est en relation avec le fait que la courbe du nombre d'espèces recrutées ne devrait pas atteindre son asymptote avant l'échantillonnage complet du fond. De plus, compte tenu que les espèces caractéristiques peuvent ne pas être nécessairement très abondantes, il est douteux, dans le cas d'un nombre limité de prélèvements, que des renseignements intéressants puissent être obtenus à partir de l'échantillonnage de telles espèces. En fait, ce point de vue s'il est justifié sur le plan théorique ne peut guère être appliqué.

Enfin JONES (1956, p. 234) pour la région de Port Erin précise « that for a faunal survey on these grounds, 1 m² is the minimum adequate area, and that 2 m² would be more satisfactory ».

Pour le calcul de l'aire minimum d'échantillonnage les auteurs n'ont pas toujours utilisé la courbe de variation du nombre cumulé d'espèces nouvelles en fonction de la surface prélevée.

RICE et KELTING (1955) remplacent la courbe classique du nombre d'espèces en fonction de la surface par une autre courbe : le pourcentage d'espèces en fonction du pourcentage de la surface prélevée, et suggèrent que l'échantillonnage est correct lorsqu'une augmentation de 10 % de la surface de prélèvement correspond à une augmentation de 10 % du nombre d'espèces. Ainsi, dans le cas qui nous concerne et pour la courbe correspondant à la station A, établie à partir des prélèvements à la benne Smith-McIntyre, la pente correcte est obtenue pour 0,4 m² qui donne environ 77 % du nombre total d'espèces. Ceci correspond d'après RICE et KELTING à un échantillonnage satisfaisant.

LONGHURST (1959) tient compte de la répartition en espèces rares et abondantes. Il remarque que les espèces abondantes peuvent être correctement échantillonnées bien avant que l'asymptote de la courbe du nombre d'espèces recrutées soit atteinte. En construisant une courbe analogue à partir de nos données (Fig. 4), il apparaît que si le recrutement diminue fortement dès les premiers prélèvements, il ne semble pas cependant que l'effet des premiers échantillons soit aussi spectaculaire que dans l'exemple présenté par LONGHURST.

En définitive, nous pensons qu'il est raisonnable de ne pas se limiter à une surface de 0,5 m² pour l'obtention d'un échantillonnage correct et lors de l'étude de variations saisonnières présentée dans le paragraphe suivant, nous choisissons d'échantillonner une surface de 1 m² à la benne Smith-McIntyre.

5. VARIATION MENSUELLE.

Pour obtenir une image exacte de la communauté benthique étudiée, il n'est pas suffisant de se contenter de données fortement localisées dans le temps. Aussi nous précisons les variations du

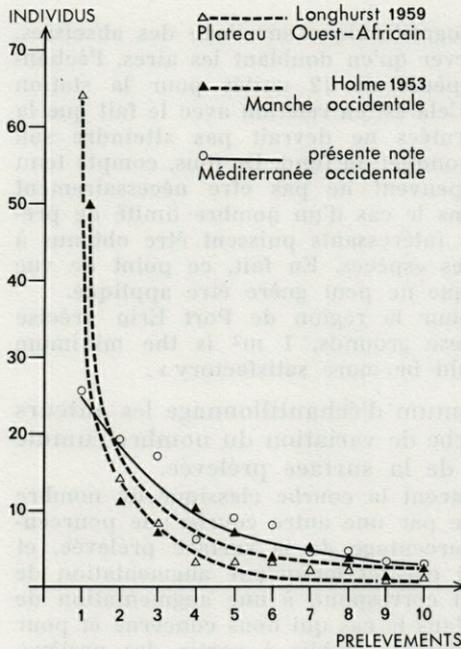


FIG. 4. — Diminution du recrutement en individus nouveaux; dans chaque prélèvement ne sont comptés que les individus qui appartiennent à des espèces nouvelles. Le nombre total d'individus récoltés est supposé être égal à 100. La courbe concernant notre travail représente la moyenne de 4 séries de prélèvements. Deux autres courbes établies à partir de travaux antérieurs sont données comme source de comparaison. La courbe obtenue en Méditerranée met en évidence la nécessité d'un échantillonnage plus important que ce que laissent prévoir les résultats de HOLME (1953) ou de LONGHURST (1959).

nombre d'individus récoltés au cours de l'année (Fig. 5). Un cycle quantitatif annuel apparaît nettement avec le maximum situé en mai et juin indiquant une période de ponte située vraisemblablement en mars et avril (DUCHÈNE, 1977). Cette multiplication des individus concerne toutes les espèces abondantes.

L'amplitude de variation s'étale entre 240 et 770 individus par m². Entre février et mai le nombre d'individus est multiplié par 2,5. Cela correspond à une synchronisation des périodes de reproduction pour un certain nombre d'espèces, ce qui montre qu'un nombre limité d'espèces comme par exemple *Terebellides stroemi* peut être considéré comme représentatif.

Rappelons enfin que le type de répartition des individus d'une espèce donnée peut varier au cours de l'année. Aussi le coefficient de dispersion chez *T. stroemi* est calculé pour chaque série de prélèvements. Les résultats analysés antérieurement (DUCHÈNE, 1976) montrent 2 types de distribution liés sans aucun doute à des microvariations du substrat mais aussi à la reproduction. Ainsi dans la période hivernale, le nombre d'individus est faible et la répartition est régulière. Par contre, au printemps la distribution en agrégats est seule observée. De plus ces agrégats sont constitués par des individus de taille homogène, et généralement jeunes. Il est

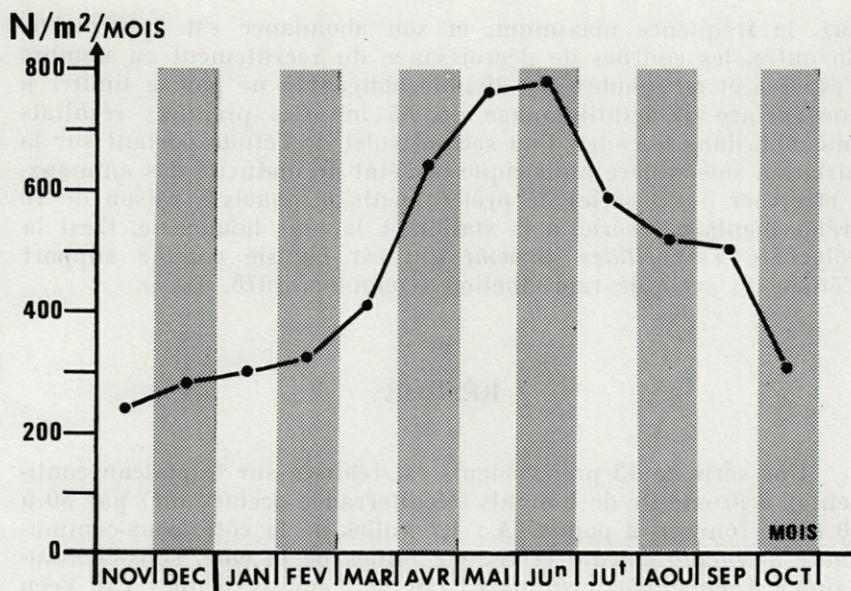


FIG. 5. — Variation au cours d'une année (novembre 1975 à octobre 1976) du nombre total d'individus récoltés. Ces données numériques sont basées sur 10 prélèvements par sortie à raison de 3 ou 4 sorties mensuelles.

vraisemblable alors que les agrégats correspondent à des zones très proches du lieu de ponte, ce qui est en accord avec l'absence de stades planctoniques nageurs (CURTIS, 1977).

CONCLUSIONS

Cette étude constitue le premier volet d'un travail consacré à la zone profonde du plateau continental supportant une variation thermique saisonnière particulièrement faible.

Il faut retenir que les fonds sont hétérogènes quand on considère aussi bien le nombre d'espèces que le nombre d'individus. La station A (la plus proche de la côte, appartenant à la sous-communauté à *Nucula sulcata*) est la plus riche en individus. Les prélèvements effectués en A sont plus homogènes entre eux que ceux de B. Certaines espèces sont très communes, et parmi les Polychètes, *Terebellides stroemi* possède l'indice biologique le plus

fort, la fréquence maximum, et son abondance est appréciable. En outre, les courbes de décroissance du recrutement en nombre d'espèces et en nombre d'individus obligent à ne pas se limiter à une surface d'échantillonnage de 0,5 m². Ces premiers résultats amènent, dans le cadre d'un second volet de l'étude portant sur la variation saisonnière numérique et l'état de maturité des animaux, à effectuer 3 à 4 séries de prélèvements mensuels à raison de 10 prélèvements par série, à la station A la plus homogène. C'est la Polychète *Terebellides stroemi* qui est choisie comme support d'étude du cycle de reproduction (DUCHÈNE, 1976, 1977).

RÉSUMÉ

Une série de 43 prélèvements est réalisée sur le plateau continental, à proximité de Banyuls (Méditerranée occidentale) par 80 à 90 m de fond en 2 points (A : 4,2 milles de la côte, sous-communauté à *Nucula sulcata* et B : 6,2 milles de la côte, sous-communauté à *Auchenoplax crinita*) à l'aide de 2 engins (bennes Van Veen et Smith-McIntyre).

Les courbes de décroissance du recrutement en espèces et en individus amènent à choisir une surface minimale d'échantillonnage de 1 m². La richesse en individus et en espèces ainsi que la plus grande homogénéité de répartition des animaux permettent de retenir la station A pour l'étude des variations saisonnières. Les comparaisons avec les données antérieures montrent que cette station est remarquable par sa stabilité. En outre, *Terebellides stroemi*, Annélide Polychète sédentaire, montre l'indice biologique le plus élevé ce qui justifie le choix de cette espèce comme support d'une étude des variations numériques mensuelles.

BIBLIOGRAPHIE

- BHAUD, M. & J.C. DUCHÈNE, 1977. Observations sur l'efficacité comparée de deux bennes. *Vie Milieu*, 27 (1 A) : 35-53.
- Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée. 1965. Méthodes quantitatives d'étude du benthos et échelle dimensionnelle des benthontes. *Rapp. P. v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 1965 : 1-66.
- CURTIS, M.A., 1977. Life cycles and population dynamics of marine benthic polychaetes from the Disko Bay area of west Greenland. *Ophelia*, 16 (1) : 9-58.

- DESBRUYÈRES, D., A. GUILLE & F. RAMOS, 1973. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane espagnole. *Vie Milieu*, **23** (2 B) : 335-363.
- DUCHÈNE, J.C., 1976. Recherche sur les fonds meubles circa-littoraux au large de Banyuls-sur-Mer. Etude détaillée de *Terebellides stroemi* (Polychète sédentaire). *Thèse de spécialité, Univ. Pierre et Marie Curie*. 176 pp.
- DUCHÈNE, J.C., 1977. Données sur le cycle biologique de la polychète sédentaire *Terebellides stroemi* (Terebellidae) dans la région de Banyuls-sur-Mer. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Série D.*, **284** (24) : 2543-2546.
- GUILLE, A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (1 B) : 149-280.
- GUILLE, A., 1971. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. IV. Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. *Vie Milieu*, **22** (1 B) : 93-158.
- GUILLE, A. & J. SOYER, 1971. Contribution à l'étude comparée des biomasses du méiobenthos de substrat meuble au large de Banyuls-sur-Mer. Troisième Symposium Européen de Biologie marine. *Vie Milieu, Suppl.* **22** : 15-30.
- GOTH, H., A. GUILLE, A. MONACO & J. SOYER, 1968. Carte sédimentologique du plateau continental au large de la côte catalane française. *Vie Milieu*, **19** (2 B) : 273-290.
- HOLME, N.A., 1953. The biomass of the bottom fauna in the English channel of Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **32** (1) : 1-49.
- JONES, N.S., 1956. The fauna and biomass of muddy sand deposit of Port Erin. *J. Anim. Ecol.*, **25** : 217-252.
- KUTTY, K.M. & B.N. DESAI, 1968. A comparison of the efficiency of the bottom samplers used in benthic studies off Cochin. *Mar. Biol.*, **1** (3) : 168-171.
- LEE, R.E., 1944. A quantitative survey of the Invertebrate bottom fauna in Menemsha Bight. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **86** (2) : 83-97.
- LONGHURST, A.R., 1959. The sampling problem in benthic ecology. *Proc. N.Z. ecol. Soc.*, **6** : 8-12.
- MAUGHLIN, J., 1972. Assessing similarity between samples of plankton. *J. mar. biol. Ass. India*, **14** (1) : 26-41.
- PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **36** (52) : 1-60.
- PLANTE, R., 1967. Etude quantitative du benthos dans la région de Nosy-Bé. Note préliminaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **5** (2) : 95-108.
- REYS, J.P. & B. SALVAT, 1971. L'échantillonnage de la macrofaune des sédiments meubles marins. In « Problème d'Ecologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques », Masson éd., Paris, 294 p.

- RENKONEN, O., 1938. Statistisch-okologische untersuchungen über die terrestrische kaferwelt der Finnischen Bruchmoore. *Suomal. eläin- ja kasvit Seur. van kasvit. Julk.*, **6** : 1-226.
- RICE, E.L. & R.W. KELTING, 1955. The species-area curve. *Ecology*, **36** : 7-11.
- SANDERS, M.L., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft-bottom community. *Limnol. Oceanogr.*, **5** : 138-153.
- THORSON, G., 1957. Sampling the benthos. *Mem. geol. Soc. Am.*, **67** (1) : 61-73.
- WHITTAKER, R.M. & C.W. FAIRBANKS, 1958. A study of plankton copepod communities in the Columbia Basin, Southeastern Washington. *Ecology*, **39** : 46-65.

Reçu le 7 septembre 1977.

VALEUR ÉNERGÉTIQUE DE L'ÉCHELON SECONDAIRE PÉLAGIQUE DANS DIFFÉRENTES AIRES MARINES

par Claude RAZOULS et Suzanne RAZOULS
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-mer, France

ABSTRACT

Dry weights of the whole mesoplankton, collected at two steady stations — a coastal one and a neritic one — during an annual cycle, are compared with biomasses obtained from other marine areas of the Mediterranean Sea and Atlantic Ocean.

Caloric values are directly measured on the same samples of mesoplankton. The samples are analysed, taking the depth of sampling and the time (day or night) into account.

The data on biomasses and caloric values provide indications on the potential trophic level of waters and allow one to characterize the different marine areas.

Le mésoplancton, catégorie dimensionnelle d'organismes dont la taille est comprise entre 0,200 mm et 2 mm — représenté essentiellement par les Copépodes — constitue un des termes de passage essentiel entre le phytoplancton et les organismes nectoniques. Si le calcul de la production est difficile à obtenir, et bien que cet aspect dynamique soit de loin le plus intéressant, la connaissance de la biomasse, de son étendue et de ses fluctuations dans le temps fournissent une estimation de la richesse nutritive potentielle d'une masse d'eau. La détermination de la biomasse peut permettre également de calculer la fraction de l'échelon primaire nécessaire à sa maintenance et à son augmentation.

En raison de la grande diversité taxinomique et de la complexité trophique du mésoplancton, divers auteurs ont cherché à raisonner toutes espèces confondues, à partir des valeurs de biomasses correspondant à des classes dimensionnelles (PETIPA, et coll., 1970) ou des types de nutrition (HIROTA et coll., 1976). BLACKBURN (1966) établit un modèle de production à partir des biomasses des trois niveaux trophiques, leur rapport étant supposé dans un état stable. S'il n'est pas possible d'après MULLIN (1969) de déduire la production de la connaissance des divers niveaux trophiques et de traiter le zooplancton total comme une simple entité, les valeurs des biomasses apportent néanmoins des informations sur la quantité de nourriture disponible dans l'étendue de l'écosystème et sur la stabilité du maillon secondaire, bien que cette quantité dépende plus de la production que de la biomasse elle-même. La mesure directe de son contenu énergétique peut en préciser la qualité nutritionnelle et servir d'indice ou de constante écologique, comme le suggèrent SLOBODKIN et coll. (1961).

Nous avons entrepris depuis plusieurs années des prélèvements systématiques de zooplancton par traits verticaux dans différentes aires marines présentant des structures hydrobiologiques particulières. La variabilité des mesures de biomasses dans l'espace et dans le temps a été plus particulièrement envisagée. Seules seront exposées ici, les données de valeurs calorifiques, en liaison avec les poids de matière sèche.

TABLEAU I
Caractéristiques des zones prospectées.

Lieu géographique	Dates	Profondeurs des prélèvements	Références
<i>Méditerranée occidentale</i>			
Campagne Mediproduct I			
- secteur Centre-Ouest	1 - 14 mars	200 - 0 m 500 - 200 m	MINAS, 1971 RAZOULS et THIRIOT, 1972-73
- radiale Nice-Calvi	"	"	
- secteur Centre-Ouest	4 - 16 avril	"	
Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer)	novembre à mai	50 - 0 m (Pt B) 85 - 0 m (Pt C)	JACQUES et coll., 1969
<i>Atlantique sub-tropicale</i>			
Campagne «Guidôme»	20 septembre	20 (30) - 0 m	COSTE, 1977
Iles du Cap Vert	11 octobre	60 - 0 m 200 - 0 m 600 - 0 m	

Les caractéristiques des secteurs prospectés au cours de plusieurs campagnes océanographiques et à des points de référence suivis dans le temps, sont portées sur le tableau I.

MÉTHODES

Les prélèvements ont été réalisés au filet WP₂ (0,200 mm de vide de maille) par traits verticaux. Les profondeurs de pêches sont mentionnées dans le texte.

Les valeurs de biomasses obtenues sont exprimées en mg de matière sèche par mètre carré. Les éléments macroplanctoniques sont retirés, le mésoplancton est filtré sur une soie de maillage identique à celle du filet, puis placé dans un sac en plastique taré et conservé par congélation. Les poids secs sont déterminés par pesée après dessiccation à l'étuve (65°).

Les valeurs calorifiques sont obtenues par combustion de fragments de quelques mg de plancton sec dans une microbombe Phillipson (PHILLIPSON, 1964). Le contenu énergétique est exprimé en calories par unité de poids sec sans résidus, ou poids net (P_s). Le poids des résidus non brûlés lors de la combustion dans la microbombe est assimilé au poids des éléments inorganiques de l'échantillon.

RÉSULTATS

I. CYCLE ANNUEL DANS LA PROVINCE NÉRITIQUE MÉDITERRANÉENNE (Golfe du Lion).

L'évolution annuelle des poids secs du mésoplancton a été étudiée à Banyuls pendant les années 1965 à 1968 (RAZOULS, 1974, 1975). Les valeurs de la biomasse se situent entre 300 et 1670 mg/m² au point côtier (point B) et 250 et 2440 mg/m² au point du large (point C). Toutefois l'amplitude des variations à l'intérieur d'un mois apparaît supérieure aux différences entre mois. Il a été vérifié par ailleurs, que les résultats obtenus pour différents points révèlent une hétérogénéité spatiale peu marquée, de l'ordre de 20 %. Les échantillons de mésoplancton récoltés de novembre 1975 à mai 1976, montrent une évolution de leur biomasse, similaire à celle des années précédentes : les valeurs moyennes sont de 944 mg/m² au point B et de 827 mg/m² au point C.

Un milligramme de mésoplancton sec équivaut en moyenne à 4,63 calories au point B et à 4,89 calories au point C. Cette légère différence entre les deux points est constante, à l'exception des

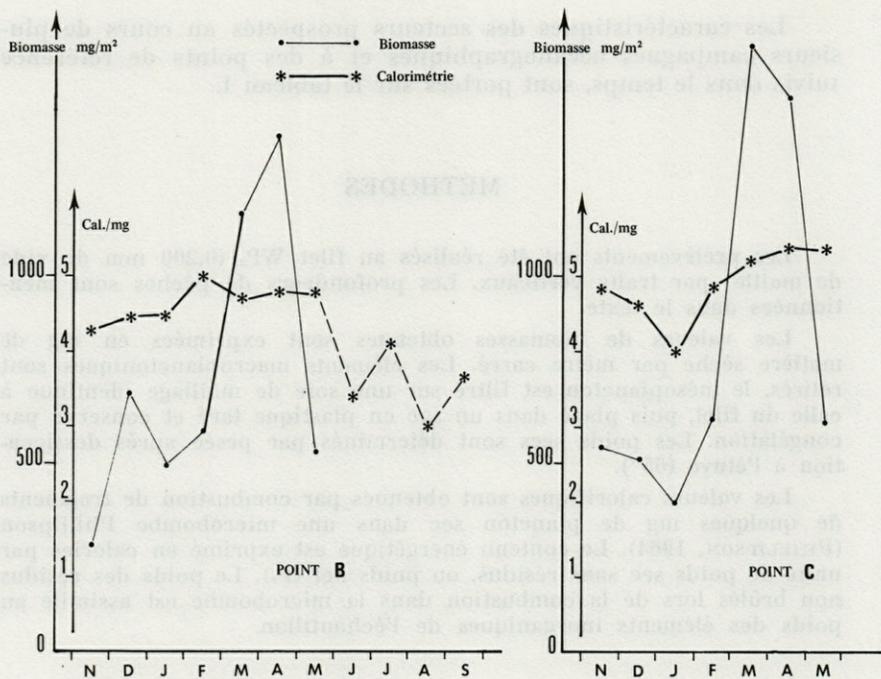


FIG. 1. — Variations saisonnières de la biomasse (poids secs) et de la valeur calorifique du mésoplancton, dans une zone néritique du Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer).

mois de janvier et février. Cette augmentation pourrait être due à des organismes d'eaux profondes, — le point C correspond à des fonds de 85 mètres — qui sont plus riches en lipides (Fig. 1).

La quantité de matière incombustible ou de résidus inorganiques, représente environ 18 % du poids sec pour les deux stations. L'ensemble des valeurs calorifiques trouvées (inférieures ou égales à 5) correspond à un plancton renfermant peu de réserves lipidiques et se rapproche des teneurs en calories signalées pour les adultes des deux espèces de Copépodes dominantes à Banyuls (C. RAZOULS et coll., 1976).

II. VALEURS CALORIFIQUES DANS UNE PROVINCE OCÉANIQUE MÉDITERRANÉENNE.

La campagne Mediproduct I avait pour but l'étude de la production organique en Méditerranée nord-occidentale, au moment du développement du phytoplancton printanier (MINAS, 1971).

Au cours de la première partie de la campagne, l'hétérogénéité spatiale de la biomasse, exprimée en pourcentage de la valeur moyenne des poids secs, atteignait $\pm 22\%$ pour les pêches nocturnes et $\pm 36\%$ pour les pêches diurnes. Il n'a pas été possible de mettre en évidence de corrélation entre la structure hydrobiologique — notamment la teneur en chlorophylle, ou l'abondance du phytoplancton — et la répartition des poids secs du mésoplancton. Seul le secteur Nice-Calvi, homogène sur toute son étendue, a fourni des valeurs de poids sec légèrement supérieures à celles de la partie occidentale (RAZOULS et coll., 1972).

Les valeurs calorifiques moyennes, n'apparaissent pas significativement différentes entre les prélèvements de jour (5,51 cal./mg sec net) et de nuit (5,31 cal./mg sec net), avec une variation de l'ordre de $\pm 9\%$. De même il n'apparaît pas de répartition spatiale hétérogène (Fig. 2). Deux des quatre stations où les valeurs calorifiques sont supérieures à 6, correspondent à des pêches crépusculaires.

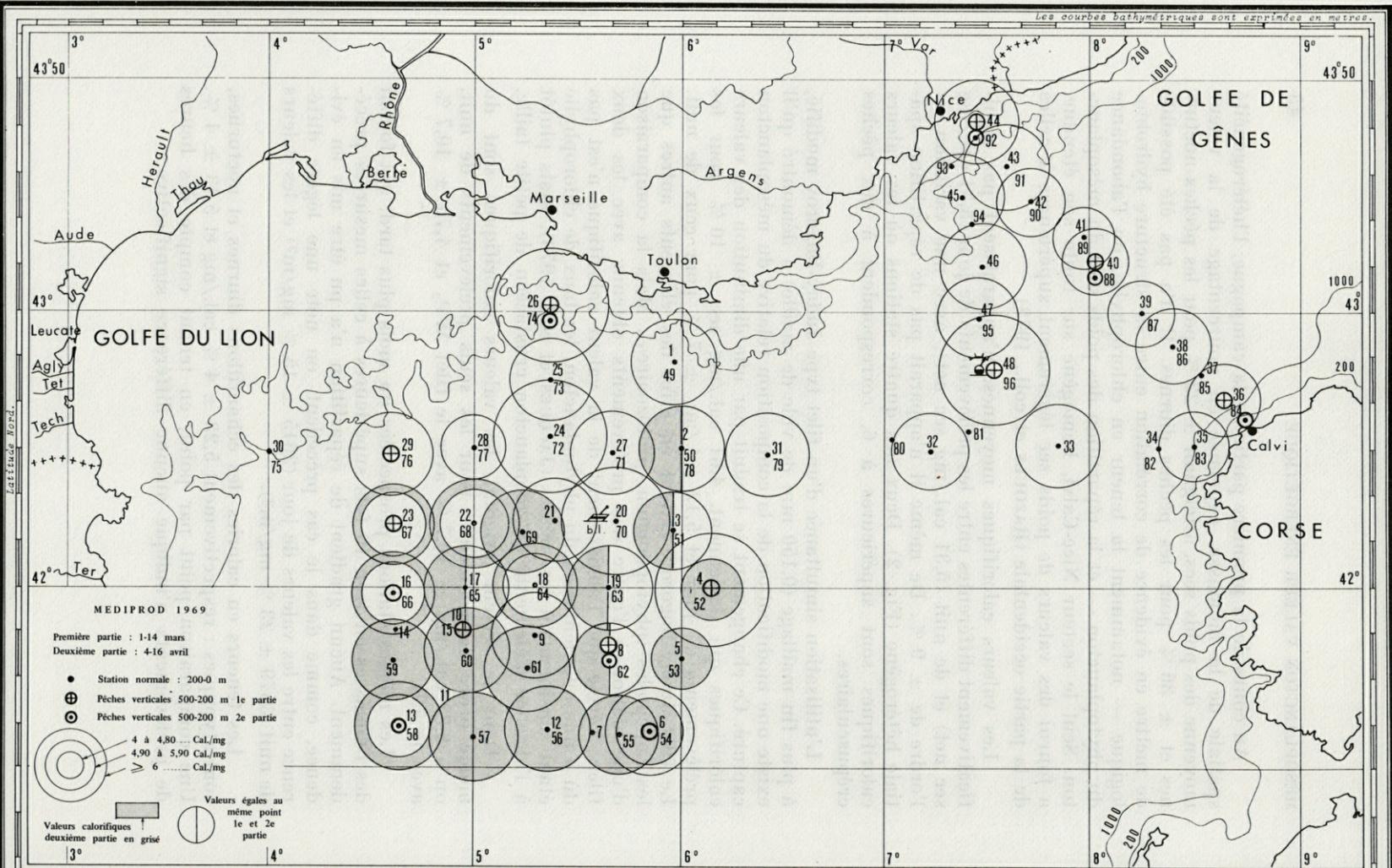
L'utilisation simultanée d'un filet type Juday-Bogorov modifié, à plus fin maillage (0,150 mm de vide de maille) a démontré qu'il existe une modification de la composition relative du mésoplancton capturé. Ce changement se traduit par une diminution des valeurs calorifiques qui deviennent, 4,61 cal./mg sec $\pm 10\%$ pour les prélèvements de jour et 5,12 cal./mg $\pm 7\%$ pour ceux de nuit. Le filet Juday-Bogorov, retient en effet des éléments autres que les Copépodes (phytoplancton, protozoaires). Mais la comparaison d'une station à l'autre des prélèvements obtenus avec les deux filets, révèle que l'abaissement de la valeur calorifique n'est pas dû à une augmentation du phytoplancton, les taux de chlorophylle étant sensiblement les mêmes (JACQUES et coll. 1973), mais plutôt à l'absence d'éléments du zooplancton crustacéen de petite taille.

Dans le secteur oriental, les valeurs calorifiques sont du même ordre de grandeur : pour les seuls prélèvements de nuit, on a 5,33 cal./mg $\pm 10,7\%$ avec le filet WP₂ et 4,75 $\pm 10,7\%$ avec le J.B.

Les mêmes stations prospectées un mois plus tard, ont fourni des biomasses environ 10 fois supérieures à celles mesurées précédemment. Aucun gradient de répartition n'a pu être mis en évidence, comme dans le cas précédent, on note une légère différence entre les valeurs de jour (2615 $\pm 15\%$ mg/m²) et les valeurs de nuit (3579 $\pm 23\%$ mg/m²).

Les teneurs en calories des échantillons diurnes et nocturnes, sont atypiques : respectivement 5,23 $\pm 4\%$ cal./mg et 5,43 $\pm 4\%$. Une comparaison point par point, en tenant compte des heures de prélèvements n'indique aucune différence significative.

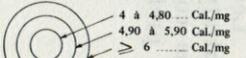
Les courbes bathymétriques sont exprimées en mètres.



MEDIPROD 1969

Première partie : 1-14 mars
Deuxième partie : 4-16 avril

- Station normale : 200-0 m
- ⊕ Pêches verticales 500-200 m 1e partie
- ⊙ Pêches verticales 500-200 m 2e partie



Valeurs égales au même point 1e et 2e partie

Valeurs calorifiques deuxième partie en gris

Le pourcentage de résidus étant le même pour les échantillons des deux parties de la campagne, en moyenne 7,40 %, on peut conclure qu'à l'accroissement de biomasse printanière ne correspond pas de modification dans la composition relative du méso-plancton.

Si les pêches effectuées entre -600 et -200 mètres n'offrent pas de valeurs calorifiques particulièrement élevées : 4,45 mg/m² (filet WP₂) et 5,01 mg/m² (filet J.B.), elles produisent par contre de 14 à 20 % de résidus. Cette forte proportion, comparée aux 7 % des masses d'eau superficielles (200-0 m) prouverait que les couches profondes reçoivent les déchets particuliers des couches supérieures, par exemple des débris inorganiques.

III. COMPARAISON AVEC UNE ZONE OCÉANIQUE SUB-TROPICALE.

La campagne « Guidôme » couvre la zone océanique du 11° au 15° degré de latitude nord.

Les caractéristiques hydrologiques tendent vers une structure dite « en dôme » résultant des effets des courants des Canaries au nord et équatorial au sud.

Au cours de cette campagne, deux aspects sont envisagés, d'une part la répartition spatiale (stations de prospection pour les 200 premiers mètres), d'autre part une répartition verticale à la suite d'un échantillonnage des couches 600-200, 200-60 et 60-30 mètres et 20 ou 30 m — surface, selon la hauteur de la thermocline. Sous la thermocline et aux environs de 60 m de profondeur, les mesures au diffusiomètre ont révélé une grande abondance de matériel particulaire, ce qui nous a incités à porter une attention particulière à cette couche.

Effet jour-nuit

Pour l'ensemble des 27 stations, 14 sont de nuit et 13 de jour. Les biomasses moyennes, diurnes et nocturnes représentent $1351 \pm 13 \%$ mg/m² et $1511 \pm 14 \%$ mg/m² (Fig. 3). Le pourcentage d'accroissement au cours de la nuit est de 10,6, ce qui traduit un apport peu important des couches plus profondes.

Il n'apparaît pas de différences notables entre les différentes stations.

Fig. 2. — Valeurs calorifiques dans une province océanique méditerranéenne (campagne Mediproduct I).

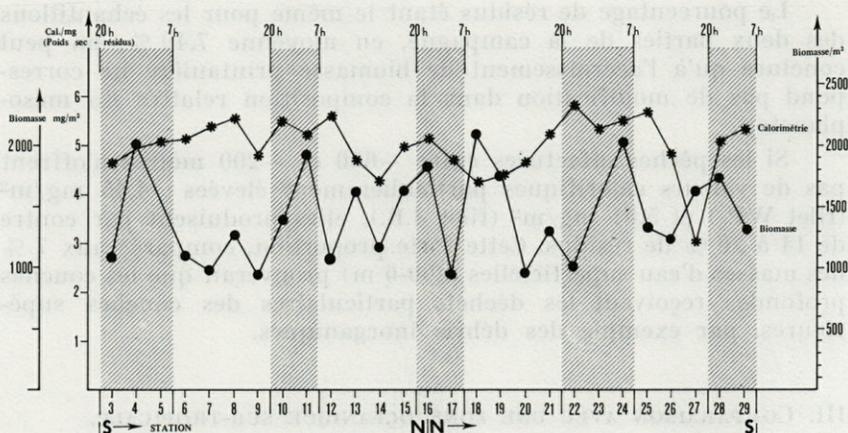


FIG. 3. — Biomasses et contenu énergétique du mésoplancton d'une zone océanique sub-tropicale (campagne « Guidôme »).

Les valeurs calorifiques moyennes correspondantes pour le jour et la nuit sont de $4,78 \pm 7\%$ et de $5,23 \pm 4\%$. Les résidus non organiques représentent 5,9 % à 8,8 % du poids sec.

Répartition verticale

En deux stations au cours d'un cycle de 24 heures chacune, ont été réalisés des prélèvements verticaux 600-0, 200-0; 60-0 et 30-0 mètres. Les valeurs de biomasses caractérisant les différentes couches d'eau sont présentées dans le tableau II.

Les valeurs calorifiques croissent légèrement de la couche « thermocline-60 m » : 5,20 cal./mg, à la couche « 60-600 » :

TABLEAU II

Campagne « Guidôme », répartition verticale de la biomasse (résultats exprimés en poids sec et en pourcentage de l'ensemble de la biomasse de la couche 600-0 mètres).

	Couches d'eau (en mètres)							
	0 - 20 (30)		30 - 60		60 - 200		200 - 600	
	mg/m ²	%	mg/m ²	%	mg/m ²	%	mg/m ²	%
jour	356	19,3	651	35,2	441	23,9	400	21,6
nuit	304	16,3	1088	58,2	280	15,0	196	10,5

5,40 cal./mg, par rapport à la couche « surface-thermocline » : 4,42 cal./mg.

Nos résultats apparaissent légèrement supérieurs à ceux d'OSTAPENYA et coll. (1967) pour le plancton tropical, mais il convient de préciser que de telles différences sont à mettre au compte des méthodologies utilisées, comme le souligne le pourcentage de résidus par rapport à la concentration de matière organique.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Du point de vue énergétique, la qualité nutritive des masses d'eau dépend en définitive beaucoup plus de la biomasse zooplanctonique disponible que de la teneur en calories. Les valeurs calorifiques apparaissent en effet assez stables dans toutes les aires analysées, pour être assimilées à une valeur moyenne de 5,25 cal./mg de mésoplancton sec. PRUS (1970) conclut à la normalité de la distribution des fréquences des données calorifiques, pour de nombreuses espèces appartenant à divers phyllums, la médiane est de 5,53 avec un intervalle de confiance de 1,96.

Dans le tableau III, nous avons rassemblé tous les termes de comparaison des secteurs prospectés. A l'exception de la province néritique de Méditerranée, où les valeurs calorifiques caractérisent un zooplancton « maigre » à dominance de petites espèces, les zones typiquement océaniques offrent une alimentation de valeur

TABLEAU III

Comparaison des différents secteurs : biomasses et valeurs énergétiques (résultats exprimés en poids sec et calories).

Lieu géographique	Période de la journée (Profondeurs)	Biomasse mg/m ² (- résidus)	Valeur calorifique			
			% résidus	cal./m ²	cal./mg	nbre mes.
<i>Atlantique tropical Nord</i>	jour (200 - 0 m)	1271	5,88	5479	4,78 ± 0,36	14
	nuit (200 - 0 m)	1384	8,83	6869	5,23 ± 0,19	13
<i>Méditerranée occidentale</i> Centre-Ouest (1e partie)	jour (200 - 0 m)	183	7,44	983	5,51 ± 0,52	11
	nuit (200 - 0 m)	238	7,16	1264	5,31 ± 0,32	16
Centre-Ouest (2e partie)	jour (200 - 0 m)	2396	7,91	12590	5,23 ± 0,23	8
	nuit (200 - 0 m)	3324	7,05	18116	5,43 ± 0,21	12
Radiale Nice-Calvi	jour (200 - 0 m)	123	10,90	760	6,18	1
	nuit (200 - 0 m)	353	8,49	1843	5,32 ± 0,57	12
Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer)	jour (50 - 0 m)	594	18,20	2793	4,63 ± 0,23	74
	jour (85 - 0 m)	690	18,50	3395	4,89 ± 0,46	25

énergétique plus riche. Les résidus non combustibles, considérés comme des débris non assimilables par les planctonophages, apparaissent en plus grande abondance (18 %) dans les eaux côtières, alors que dans les eaux du large, ils ne représentent plus que 7 % de la biomasse sèche.

Les variations des valeurs calorifiques, en fonction du cycle nyctéméral, de la profondeur des pêches, de la distribution dans le temps ou dans l'espace, sont de faible amplitude et il serait hardi de leur attribuer une signification statistiquement significative. Ceci n'exclut pas les différences dues aux remontées nocturnes d'animaux de profondeur qui enrichissent les couches superficielles ou l'apparition massive et fugace d'organismes épiplanktoniques à faible valeur énergétique. Compte tenu de l'échelle des surfaces considérées, il va de soi que des différences minimales dans les mesures au niveau de l'échantillon auront de grande répercussions dans les évaluations globales des régions.

Dix années d'expédition dans différentes mers ont révélé une très faible hétérogénéité spatiale au cours d'une même campagne. La répartition des Copépodes pris globalement tend davantage vers une homogénéité que vers un type « en tache », comme l'a montré STEELE (1976) dans la mer du Nord. Chacune des aires prospectées, paraît présenter une grande stabilité à court terme du maillon secondaire. Ceci ne peut résulter que de l'évolution synchrone des processus biologiques en chaque point, comme de l'utilisation de la même fraction d'énergie disponible. Les variations de la biomasse à moyen terme autour d'une valeur moyenne, caractéristique de l'écosystème, résulteraient plus de l'état de la dynamique des populations, imposant un flux d'énergie dans des limites restreintes, que de la valeur absolue de l'énergie initiale. Ainsi les écarts observés entre les différentes campagnes sont du point de vue statique de la biomasse, moins importantes que ce que l'on pensait. Les valeurs moyennes des biomasses sont comprises dans un rapport de 1 à 10, mais compte tenu des variations cycliques annuelles dans une même région, on constate des recouvrements importants pour les diverses mers.

Remerciements.

Nous sommes très reconnaissants à M. le Professeur DRACH de nous avoir incités à approfondir nos connaissances en biologie marine en étendant les recherches à de plus vastes étendues marines. Grâce à son action, nous avons bénéficié des moyens importants mis à la disposition des océanologues français par le CNEXO. Nous tenons également à remercier les commandants et les équipages des N.O « Jean-Charcot » et « Noroît » pour leur aide et leur compréhension.

RÉSUMÉ

Des pêches de mésoplancton réalisées à deux stations côtières fixes en Méditerranée, sont comparées avec des prélèvements effectués en secteur océanique de Méditerranée occidentale et Atlantique sub-tropical.

La biomasse du mésoplancton, représenté essentiellement par les Copépodes, est exprimée en poids sec et associée aux valeurs calorifiques, réellement mesurées, des échantillons.

Les biomasses oscillent de 240 mg/m² pour les périodes de faible production à 2 900 mg/m² pour les périodes de forte production, mais montrent une très faible hétérogénéité spatiale.

Les valeurs calorifiques sont en moyenne de 5,25 cal./mg sec et ne montrent pas de différences significatives d'une zone à l'autre. Les teneurs en résidus non combustibles — considérés comme des débris inorganiques non assimilables — sont plus fortes dans le plancton côtier (18 %) que dans celui du large (7 %).

L'ensemble de ces résultats amène à penser que la qualité nutritive des masses d'eau dépend de la valeur absolue de la biomasse et de la production, plus que de sa valeur qualitative, exprimée en énergie calorifique.

BIBLIOGRAPHIE

- BLACKBURN, M., 1966. Relationships between standing crops at three successive trophic levels in the eastern tropical Pacific. *Pacif. Sci.*, **20** (1) : 36-59.
- COSTE, B., 1977. Résultats de la campagne « Guidôme » (18 septembre-13 octobre 1976). Résultats des campagnes à la mer. *Publications CNEXO*, n° 13, Fasc. 1 : 1-104.
- HIROTA, J. & J.P. SZYPER, 1976. Standing stocks of zooplankton size-classes and trophic levels in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaiian islands. *Pacif. Sci.*, **30**(4) : 341-361.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) 1965-1968. *Vie Milieu*, **20** (2-B) : 274-316.
- JACQUES, G., H.J. MINAS, M. MINAS & P. NIVAL, 1973. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. II. Biomasse et production phytoplanctonique. *Mar. Biol.*, **23** : 251-265.

- MINAS, H.J., 1971. Résultats préliminaires de la campagne « Mediproduct 1 » du Jean Charcot. *Inv. Pesq.*, **35** (1) : 137-146.
- MULLIN, M.M., 1969. Production of zooplankton in the ocean: the present status and problems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **7** : 293-314.
- OSTAPENYA, A.P., L.M. SUSHCHENYA & N.N. KHMELEVA, 1967. Caloricity of plankton from the tropical zone of the ocean. *Oceanology*, **7** (6) : 856-862.
- PETIPA, T.S., E.V. PAVLOVA & MIRONOV, 1970. The food web structure utilization and transport of matter and energy by trophic levels in the plankton communities of the Black Sea. In: J.H. STEELE, *Marine Food Chains* : 142-167.
- PHILLIPSON, J., 1964. A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos*, **15** (1) : 130-139.
- PRUS, T., 1970. Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations. *Polskie Arch. Hydrobiol.*, **17** (1-2) : 183-199.
- RAZOULS, C., 1974. Estimation de la production globale des Copépodes planctoniques dans la province néritique du Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer). I. Variations annuelles quantitatives. *Vie Milieu*, **24** (2-B) : 257-280.
- RAZOULS, C., 1975. Estimation de la production globale des Copépodes planctoniques dans la province néritique du Golfe du Lion (Banyuls-sur-Mer). II. Variations annuelles de la biomasse et calcul de la production. *Vie Milieu*, **25** (1-B) : 99-122.
- RAZOULS, C. & S. RAZOULS, 1976. Dimensions, poids sec, valeur calorifique et courbes de croissance de deux populations naturelles de Copépodes planctoniques en Méditerranée. *Vie Milieu*, **26** (2-B) : 281-297.
- RAZOULS, C. & A. THIRIOT, 1972-73. Données quantitatives du mésoplancton en Méditerranée occidentale (saisons hivernales 1966-1970). *Vie Milieu*, **23** (2-B) : 209-241.
- SLOBODKIN, L.B. & S. RICHMAN, 1961. Calories/gm in species of animals. *Nature, Lond.*, **191** : 299.
- STEELE, J.H., 1976. *The structure of marine ecosystems*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 128 pp.

Reçu le 21 novembre 1977.

**LES PEUPELEMENTS SESSILES
DE L'ARCHIPEL DE GLÉNAN
RÉPARTITION DE LA FAUNE
DANS LES DIFFÉRENTS HORIZONS**

par A. CASTRIC-FEY *, A. GIRARD-DESCATOIRE * et F. LAFARGUE **

* *Laboratoire Maritime, 29110 Concarneau, France*

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

ABSTRACT

Sessile communities, which were observed by diving between 0 and 60 meters of depth in the Glenan Archipelago (South Brittany, France), are described.

The fauna is distributed in the four bathymetric-biological levels; according to the slope of the substrate characteristic species of the various biotops are recognized.

The effect of the main ecological factors upon this distribution is discussed, along with the concept of zonation and the nature of the epibiosis.

INTRODUCTION

L'étagement des Algues et de quelques Invertébrés sessiles dans l'Archipel de Glénan a été exposé dans une précédente publication (CASTRIC-FEY *et al.*, 1973), ainsi qu'une étude détaillée de la flore (L'HARDY-HALOS *et al.*, 1973). Nous envisageons maintenant

la distribution détaillée de la faune sessile (Spongiaires, Hydraires, Anthozoaires, Bryozoaires et Tuniciers), ainsi que les facteurs responsables de cette distribution.

La méthode utilisée pour isoler les espèces caractéristiques dans les différents horizons fait appel aux coefficients d'écologie benthique (PRENANT, 1927; GLÉMAREC, 1964). Nous avons groupé sous le vocable d'« espèces caractéristiques », les espèces électives et préférantes de chaque type de biotope, afin d'en simplifier la présentation. La définition des strates utilisée pour les Algues comporte une légère modification en ce qui concerne les animaux : la réduction de la strate muscinale à 3 cm au lieu de 10, ce niveau correspondant au tapis de Bryozoaires Crisidés et Scrupocellaridés.

La distribution des deux Laminariales les plus fréquentes mérite une remarque. *Sacchoriza polyschides* semble se cantonner aux faibles profondeurs, quel que soit le mode : en station abritée, elle domine largement jusqu'à 13 m, et dans les stations battues jusqu'à 7-8 m. Dans ce dernier cas, à ce niveau, les proportions entre les deux espèces s'équilibrent, au-delà *Laminaria hyperborea* domine, *Sacchoriza polyschides* disparaissant vers 18 m. En Espagne, les Sacchorizes disparaissent dès 9 m (JOHN, 1971). La limite des *Laminaria hyperborea* se situe vers 26 m aux Glénan; elle est identique à Plymouth (FORSTER, 1958) mais peut atteindre 40 m au plateau de Rochebonne (CALLAME, 1966).

RÉSULTATS

A. DISTRIBUTION DE LA FAUNE SESSILE DANS LES QUATRE HORIZONS.

I. L'horizon à *Laminaria digitata* ou frange infralittorale (0-6 m en horizontale, + 0,5 à - 3 m en verticale)

Il est caractérisé par une réduction du nombre d'espèces animales et par de nombreux individus répartis en plages monospécifiques. La strate crustacée est dominante (hydrodynamisme maximal).

ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES

Surfaces horizontales. Spongiaire : *Esperiopsis fucorum*; Hydraire : *Aglaophenia helleri*; Anthozoaire : *Diadumene cincta*; Bryozoaire : *Umbonula littoralis*; Tunicier : *Trididemnum cereum*.

Surfaces verticales. Deux espèces supplémentaires, le Spongiaire : *Halichondria topsenti* et le Tunicier *Distomus variolosus*, forme séparée.

Surplombs. Dominance des Cirripèdes et des Eponges calcaires.

L'orientation horizontale de la paroi est la plus sélective. En mode très battu, l'aspect général du peuplement de la frange infralittorale peut être modifié par la présence en très grande abondance de *Mytilus edulis* et *Paracentrotus lividus*.

II. L'horizon à *Laminaria hyperborea* (6-30 m) des stations battues

Vers 18 m, la diminution de densité de la faune (et de la flore) permet de le diviser en deux sous-horizons.

1°) *Horizon Supérieur* (6-17 m en horizontale, 3-17 m en verticale).

Il est caractérisé par une diversification maximale et un nombre relativement réduit d'individus répartis en peuplements enchevêtrés polyspécifiques.

ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES

Surfaces horizontales. Spongiaires : *Hymedesmia lenta*, *Leuconia gossei*, *Tethyspira spinosa*; Hydriaires : *Hydrallmania falcata*, *Nemertesia ramosa*, *Sertularia argentea*; Anthozoaires : *Balanophyllia regia*, *Cataphellia brodicii*; Tuniciers : *Didemnum maculosum*, *Lissoclinum perforatum*, *Polysyncraton bilobatum*, *Aplidium pallidum*, *Amaroucium nordmanni* (forme blanche).

L'orientation horizontale est ici aussi la plus sélective : les strates crustacée et muscinale sont pauvres. Absence d'espèces caractéristiques chez les Bryozoaires. Développement des épibioses sur les Algues surtout (crampons et stipes de Laminaires, *Delesseria*, *Corallina...*), le facteur limitant étant ici l'action érosive du sédiment grossier due à la houle.

Surfaces verticales-sursurplombs (Fig. 1). Spongiaires : *Leuconia johnstoni*, *Aphroceras cliarensis*; Hydriaires : *Eudendrium glomeratum*, *Sertularella ellisi*; Anthozoaires : *Alcyonium pusillum*, *Alcyonium digitatum*; Bryozoaires : *Celleporina hassali*, *Crisia eburnea*, *Scrupocellaria reptans*, *Scrupocellaria scruposa*, *Flustra papyracea*; Tunicier : *Polysyncraton bilobatum*.

La strate muscinale est dominante, la strate crustacée bien représentée.

Plafonds de grottes. Ces grottes ne sont pas des boyaux fermés, mais des espaces ménagés au sein d'un chaos de blocs. Spongiaire :

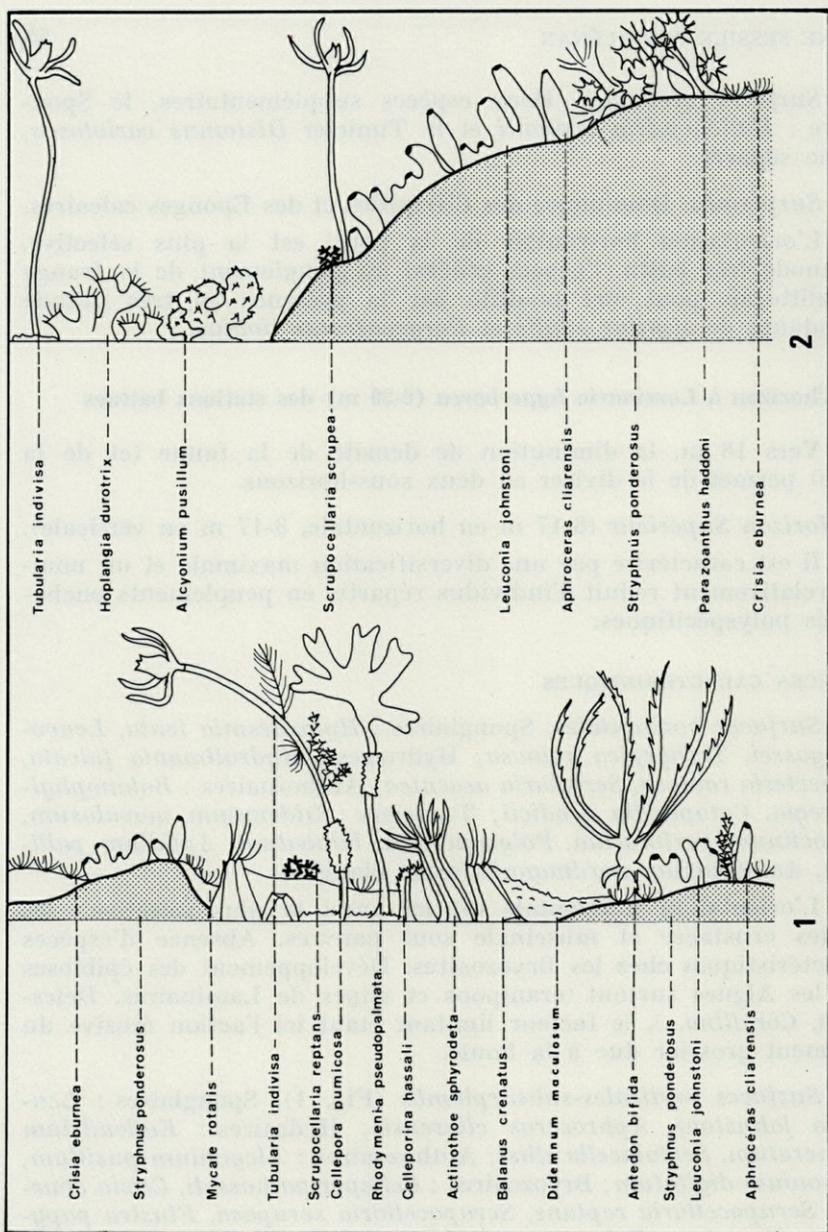
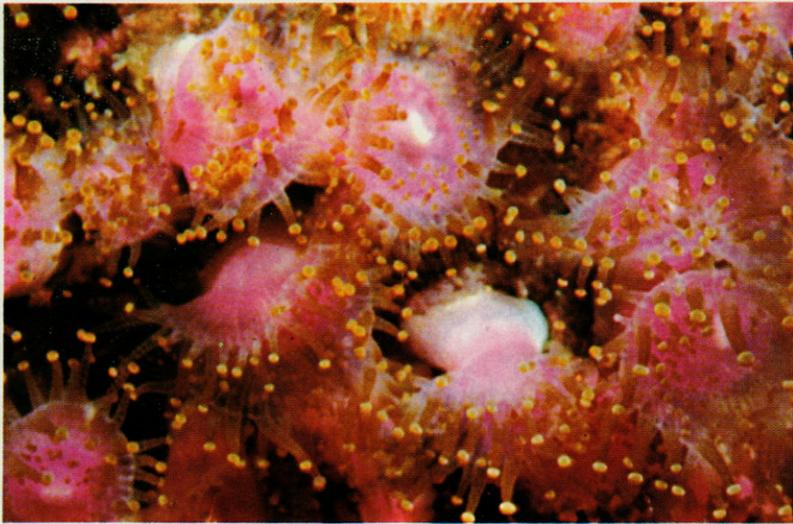
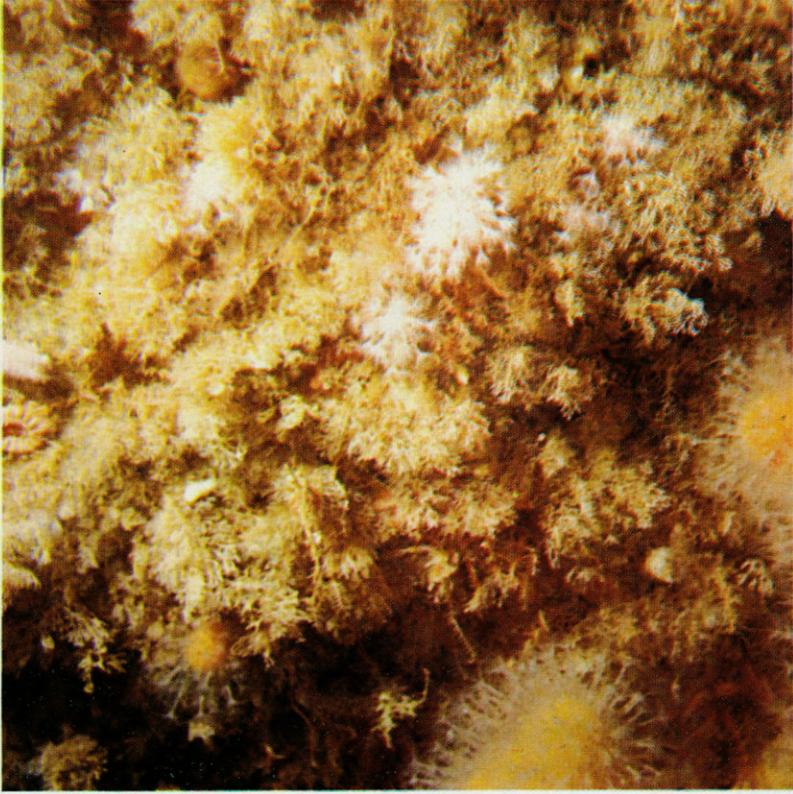


Fig. 1. — Coupe en profil d'une verticale à Laon Egeen Hir, vers 10 m.

Fig. 2. — Coupe en profil d'une verticale, au fond de la grotte de Karek Higuenou, à 8 m.

HAUT. — Plafond de grotte à Laon Egeen Hir, 10 m de profondeur. Tapis de Bryozoaires crisidés avec quelques Alcyonaires (*Alcyonium pusillum* et *A. digitatum*).

BAS. — *Corynactis viridis*. Cet Anthozoaire corallimorphidae est très commun et très abondant dans tout l'archipel sur tous les types d'orientation de la roche. Il forme de véritables tapis à grandes taches multicolores. Les variétés de couleur sont multiples mais l'éclat est toujours fluorescent.



Stryphnus ponderosus; Anthozoaires : *Parerythropodium coralloides*, *Alcyonium pusillum*, *Parazoanthus haddoni*; Bryozoaire : *Turbicellepora avicularis*; Tunicier : *Polysyncraton lacazei*.

Dans le cas de la strate muscinale, les mêmes espèces de Spongiaires, Hydriaires et Bryozoaires existent en parois verticales et en plafonds, mais en proportion différente. La distinction entre les deux types de peuplement est d'ordre quantitatif. Les épibioses atteignent le maximum de complexité en plafond de grottes. L'épaisseur de la couverture vivante peut atteindre 7 cm due en partie à la présence du Spongiaire *Stryphnus ponderosus*. Notons l'absence d'Hydriaires caractéristiques. Il faut également remarquer que l'Alcyonaire *Parerythropodium coralloides* vit ici en épibiose du premier degré ou fixé sur les Eponges tandis qu'en Méditerranée, il est toujours fixé sur les Gorgones (épibiose du 2° ou 3° degré, WEINBERG, 1975). Le Madréporaire *Hoplangia durotrix* (Fig. 2) n'a été récolté qu'une seule fois dans une grotte fermée (il est plus fréquent dans la région de Dinard).

Planchers de grottes. Spongiaires : *Tethyspira spinosa*, *Stelligera stuposa*; Hydriaires : *Nemertesia perrieri* var. *antennoides*, *Sertularia argentea*; Anthozoaire : *Eunicella verrucosa*.

Dominance de la strate encroûtante constituée par une mosaïque de Spongiaires. Absence d'espèces caractéristiques chez les Bryozoaires et Tuniciers. Les Madréporaires *Caryophyllia smithi* et *Balanophyllia regia* sont particulièrement abondants.

Fissures. Spongiaire : *Dercitus bucklandi*; Tuniciers : *Ascidia conchylega*, *A. mentula*, *A. virginea*.

Ce peuplement est voisin de celui des surplombs avec la différence que les espèces caractéristiques, où les Tuniciers dominant, sont presque exclusives de ce type de milieu. Les Bryozoaires « *Cellepora* » *avicularis* et *C. pumicosa* y sont particulièrement abondants.

Parois et blocs à proximité du sédiment

Surfaces horizontales. Spongiaires : *Cyocalypta penicillus*, *Suberites carnosus*, *Polymastia mammillaris*; Hydraire : *Sertularia cupressina* forme *typica*; Bryozoaire : *Bugula plumosa*; Tuniciers : *Morchellium argus*, *Polyclinum aurantium*.

La strate crustacée est absente, les espèces présentent une adaptation morphologique leur permettant d'éviter le colmatage.

Surfaces verticales. Bryozoaires : *Schizobrachiella sanguinea*, *Umbonula ovicellata*; Tuniciers : *Diplosoma spongiforme*, *Lissoclinum weigelei*.

La strate crustacée est dominante.

2°) *Horizon Inférieur* (17-27 m en horizontale, 17-30 m en verticale).

Il est caractérisé par son extrême pauvreté animale.

Il n'y a pas d'espèces caractéristiques de ce sous-horizon. Cette zone de transition renferme sur les surfaces horizontales de rares individus de l'horizon supérieur, et sur les verticales, outre ces dernières, de rares individus d'espèces de l'horizon à Axinellidae (les Spongiaires *Gellius fibulatus* et *Terpios aurantiaca*). Le peuplement est ras (Fig. 3) dépourvu du soubassement de Spongiaires; les épibioses sont en général du premier degré, la strate muscinale est très réduite, les peuplements denses de Scrupocellariidés ayant disparu.

III. L'horizon à Axinellides et Brachiopodes (à partir de 27 m)

Il est caractérisé par l'absence de Laminaires et l'apparition d'une faune de strate élevée (dominance de la strate herbacée). Quelques espèces eurybathes des niveaux supérieurs persistent.

ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES

Surfaces horizontales. Spongiaires : *Axinella dissimilis*, *A. infundibuliformis*, *Desmacidon fruticosum*; Hydriaires : *Aglaophenia elongata*, *A. tubulifera*, *Halecium labrosum*, *Nemertesia antennina*, *N. incerta* (= *N. ventriculiformis*), *Plumularia catharina*, *Polyplumaria frutescens*, *Sertularella gayi*, *Antennella secundaria*; Anthozoaires : *Alcyonium glomeratum*, *Paralcyonium elegans*; Bryozoaires : *Parasmittina trispinosa*, *Entalophora* sp., *Cellaria salicornioides*, *Harmerella dichotoma*, « *Eschara* » *foliacea*, *Alcyonidium gelatinosum*, *Porella cervicornis* (en fissure).

La diminution des strates crustacée et muscinale au profit de la strate herbacée semble être la conséquence d'un certain envasement du substrat; à ce niveau, presque toutes les espèces dressées sont des formes souples (Spongiaires - Hydriaires) ou articulées (le Bryozoaire : *Cellaria*).

Surfaces verticales. Spongiaires : *Halicnemis patera*, *H. verticillata*, *Plakina monolopha*, *Plocamionida ambigua*, *Terpios fugax* var. *aurantiaca*; Hydriaires : *Lafoe dumosa*, *L. gracillima*, *Plumularia catharina*; Bryozoaires : *Smittina trispinosa*, *Entalophora* sp., *Disporella hispida* (f. en coupe); Brachiopodes : *Megerleia truncata*, *Terebratulina caputserpentis*.

Le peuplement, encore assez ras (dominance de la strate crustacée) s'enrichit qualitativement. L'apparition des Brachiopodes constitue le trait dominant.

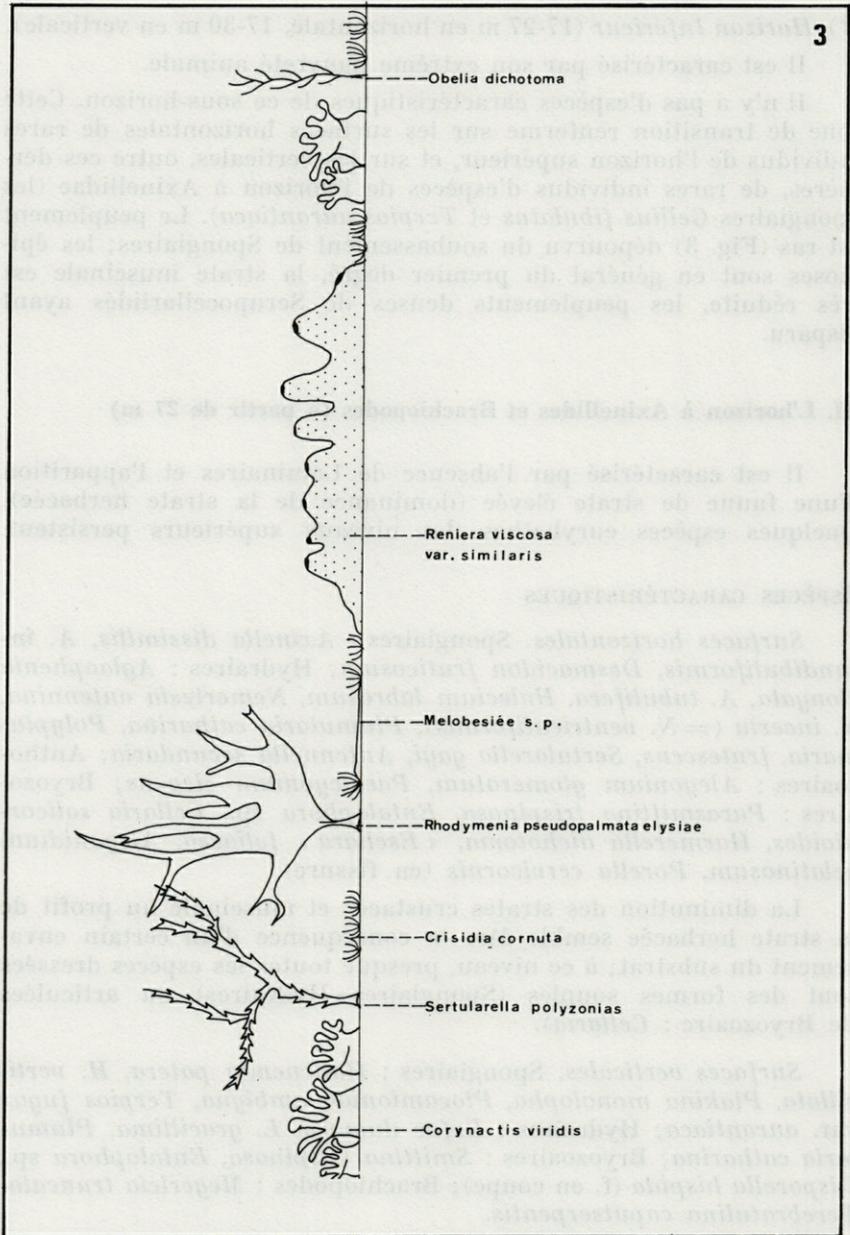


FIG. 3. — Coupe en profil d'une verticale entre 20 et 2 m aux Bluiniers.

Mode abrité. Il faut remarquer que les deux horizons qui viennent d'être décrits (à *L. hyperborea* et à *Axinellidae*) concernent les stations battues qui sont les mieux représentées dans l'archipel et offrent une gamme de profondeur complète. En mode abrité, on observe un appauvrissement marqué chez les Spongiaires; chez les Hydraires, un appauvrissement et l'apparition d'espèces particulières; chez les Anthozoaires, un appauvrissement ainsi que la remontée d'*Alcyonium glomeratum* et d'*Epizoanthus marioni* à la faveur des fissures; chez les Bryozoaires, l'apparition d'espèces particulières ainsi que la remontée de certaines espèces; chez les Tuniciers, un enrichissement marqué.

La remontée de certaines espèces en milieu abrité a déjà été signalée chez les Algues (KITCHING 1941, SHEPHERD et WOMERSLEY 1970). Elle serait due à la réduction de l'éclairement produite par la présence de sédiment fin en suspension (SMITH et JONES, 1971). L'apport trophique fourni par ce sédiment ainsi que la réduction de l'hydrodynamisme expliqueraient la remontée des animaux et provoqueraient la prolifération des animaux filtreurs microphages au détriment des carnivores.

IV. L'horizon à *Dendrophyllia cornigera* et *Swiftia rosea* (débutant vers 55 m)

Trois plongées entre 55-60 m ont permis de noter l'absence d'Algues macroscopiques dressées et la présence de formes dressées rigides (le Madréporeaire *Dendrophyllia cornigera*, le Bryozoaire *Porella compressa*) régulièrement réparties en horizontale.

ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES

Spongiaires : *Iophonopsis nigricans*, *Myxilla fimbriata*, *Reniera viscosa*, *Guitarra fimbriata*, *Axinella damicornis*, *A. egregia*, *Phakellia ventilabrum*; Hydraires : *Diphasia pinaster* (ramenée de — 80 m par les pêcheurs), *Thecocarpus myriophyllum* (avec le Cirripède *Scalpellum vulgare*); Anthozoaires : *Dendrophyllia cornigera*, *Swiftia rosea*, *Hormathia coronata*; Bryozoaires : *Porella compressa*, *Cellaria sinuosa* (ramenée de 80 m par les pêcheurs).

B. INFLUENCE DES PRINCIPAUX FACTEURS SUR LES GROUPES D'INVERTÉBRÉS SESSILES ÉTUDIÉS

Dans l'infra-littoral, la mise en évidence du rôle des trois principaux facteurs : lumière, hydrodynamisme et proximité du

sédiment, a été réalisée par les travaux de GISLEN (1930), DRACH (1948 a et b, 1951, 1959), l'équipe de KITCHING (KITCHING, 1941; KITCHING et al., 1934, 1952, 1961; NORTON et al. 1971; SLOANE et al., 1957), FORSTER (1955), KNIGHT-JONES et JONES (1955), LABOREL et VACELET (1958), l'équipe autrichienne ABEL (1959), ERNST (1959), RUSS et RUTZLER (1959), RIEDL (1959), MORGANS (1959, 1962), LAUBIER (1966), BELLAN-SANTINI (1967), MEDIONI (1968), BOURY-ESNAULT (1968), BOUDOURESQUE (1970), SHEPHERD et WOMERSLEY (1970), WEINBERG (1975).

Une comparaison des listes faunistiques obtenues dans les différentes stations à diverses profondeurs a permis de déceler par recoupements, quelques faits marquants concernant l'influence de ces différents gradients factoriels aux Glénan.

Chez les Spongiaires, le facteur prépondérant est la lumière, la plupart des espèces étant sciaphiles, les exemples de remontées à la faveur des surplombs sont nombreux. L'agitation est favorable, car l'appauvrissement est net en mode abrité. Les Spongiaires dominent dans les planchers de grotte où la concurrence est minimale.

Les Hydriaires sont en général peu sensibles à la lumière, mais sensibles à l'hydrodynamisme. On peut distinguer des groupements d'espèces de mode battu (le plus important) et de mode calme. L'espèce *Sertularia cupressina* est élective du voisinage du sédiment.

Chez les Anthozoaires la plupart des espèces sont sciaphiles, et tolèrent l'agitation. *Diadumene cineta* est élective de l'horizon à *Laminaria digitata*.

Les Bryozoaires sont plus sensibles à la lumière que les Hydriaires mais ils présentent des gammes de tolérance assez larges. L'hydrodynamisme a une action prépondérante car on peut distinguer des espèces de mode calme (Cténostomes, Bugules) et des espèces de mode battu. Deux espèces sont électives du voisinage du sédiment : *Bugula plumosa* et *Umbonula oviceolata*.

Les Tuniciers recherchent avant tout la proximité du sédiment. Ce caractère est plus accentué chez les Ascidies simples que chez les Polyclinidae et Didemnidae. Ces derniers s'intègrent mieux à l'ensemble des peuplements, car ils sont bien représentés dans tous les types de milieux. Les Ascidies simples aux exigences trophiques importantes sont relativement rares dans l'Archipel, dont les eaux battues sont dépourvues d'apport terrigène; elles sont cantonnées le plus souvent dans les fissures ou à la face inférieure des blocs reposant sur le sédiment. Enfin, pour quelques espèces de Botryllidae, Molgulidae et Ascidae, les Algues constituent un milieu non négligeable. De nombreux spécimens mûrs ont été récoltés sur les frondes annuelles de *Delesseria*.

Influence de la profondeur.

La profondeur est un facteur composite englobant trois facteurs élémentaires : lumière, agitation et température.

A l'examen de la distribution bathymétrique des divers groupes (Spongiaires - Anthozoaires - Hydriaires - Bryozoaires), plusieurs stocks d'espèces s'individualisent :

- 1) espèces occupant l'espace + 1 m — 6 m;
- 2) espèces se raréfiant ou s'arrêtant vers 25-30 m;
- 3) espèces apparaissant vers 30 m;
- 4) espèces apparaissant vers 60 m;
- 5) espèces eurybathes.

Les Ascidies échappent à ce schéma. Leur distribution est gouvernée par la présence de sédiment, facteur n'entrant pas dans ceux composant le facteur profondeur. Toutefois, la famille des Didemnidae est l'une des moins sensibles au sédiment. Trois groupes d'espèces ont pu être distingués (ubiquistes, superficielles et vivant au-delà de 5 m). Il est remarquable, qu'aux Glénan tout au moins, cette famille n'ait pas de stock apparaissant vers 30 m. Elle semble cantonnée, pour les substrats durs, dans la zone des Laminaires où elle offre sa diversification maximale.

L'existence de trois profondeurs critiques (6 m — 30 m — 60 m) coïncidant pour l'ensemble des groupes de la faune sessile montre qu'un étagement animal existe indépendamment de celui de la flore. Celle-ci vient s'y superposer dans les horizons phytiaux. Nous rejoignons ici les conclusions d'ARNAUD (1973). Les deux systèmes peuvent coïncider, comme aux Glénan, mais dans d'autres régions (par ex. Rochebonne, Ile d'Yeu) ce n'est pas forcément le cas (CASTRIC-FEY, 1973). Si le rôle de la lumière est indiscutable pour l'étagement des Algues, il est moins évident pour les animaux. Pour GLÉMAREC (1973), la zonation des fonds meubles est sous l'influence primordiale de la température. Ce même facteur est évoqué pour celle des fonds durs par ZHIRMUNSKY (1973) et GOLIKOV et SCARLATO (1968-1973). RIEDL (1964) reconnaît des niveaux critiques réglés par l'hydrodynamisme. L'infra-littoral correspondrait à une zone d'eaux agitées, à variations thermiques diurnes et saisonnières parfois très fortes, le circalittoral à une zone relativement calme, où seules les variations thermiques saisonnières sont sensibles — d'amplitude maximum 7° vers 30 m, et 5° vers 60 m pour notre région — (GLÉMAREC, 1969). Le passage entre infra-littoral et circalittoral est en réalité très progressif : il se fait par une zone remarquablement pauvre qualitativement (tant pour la flore que pour la faune), l'horizon inférieur à *L. hyperborea*, appartenant sans conteste à l'infra-littoral.

	TERRE ADELIE ARNAUD 1973	SUD BRETAGNE CASTRIC et al. 1973	MANCHE DRACH 1951 - CABIOCH 1968	MÉDITERRANÉE PERES 1967
INFRALITTORAL	Diatomées coloniales <i>Leptosomia simplex</i>	Frange infralittorale à <i>Laminaria digitata</i> <i>Esperiopsis fucorum</i> <i>Trididemnum cereum</i> <i>Umbonula littoralis</i>	Horizon supérieur à <i>Laminaria digitata</i>	Divers faciès (à Vermets, à <i>Serpulidae</i>)
	<i>Phyllogigas grandifolius</i>	<i>Laminaria hyperborea</i> denses <i>Saccorhiza polyschides</i> Sous-strate <i>Corallina officinalis</i> <i>Laminaria hyperborea</i> Sous-strate <i>Bonnemaisonia</i> <i>Dictyopterus</i>	Horizon inférieur à <i>Laminaria hyperborea</i> <i>Laminaria ochroleuca</i>	Biocoenose des Algues photophiles Corallinacées avec divers faciès
CIRCALITTORAL	<i>Phyllophora</i> <i>Phycodrys</i> Invertébrés sessiles semi-rigides «Détritique» côtier	<i>Carpomitra</i> <i>Halopteris</i> Axinellidae Circalittoral côtier	 <i>Axinella dissimilis</i> <i>Phakellia ventilabrum</i> Faciès côtier	 <u>pas d'algues</u> Biocoenose coralligène Grottes semi-obscur et grottes obscures
	<u>pas d'algues</u> Hexactinellides Bryozoaires calcifiés «Détritique» profond	<u>pas d'algues</u> Axinellidae <i>Porella compressa</i> <i>Deudrophyllia - Swiftia</i> Circalittoral du large	<u>pas d'algues</u> <i>Axinella dissimilis</i> <i>Phakellia ventilabrum</i> Faciès du large	<u>pas d'algues</u> Biocoenose de la Roche du large

Il est intéressant de voir comment se situent ces peuplements par rapport à d'autres régions. Le tableau ci-contre montre un parallélisme évident entre les peuplements des Glénan et ceux de secteurs aussi bien voisins (Manche, Méditerranée) qu'éloignés (Terre Adélie). Dans le cas de la Méditerranée, les grandes Phéophycées sont absentes, les Corallinacées dominent (PÉRÈS, 1967). Leur présence en sous-strate, lorsque les Laminaires sont présentes, confirme l'entité de cet étage à Algues photophiles.

L'étage infralittoral de substrat dur des zones tempérées et froides est donc caractérisé par des peuplement végétaux de grandes Phéophycées. Ces formations sont encadrées vers le haut par une bande étroite n'existant que dans le cas de forte exposition, et vers le bas par un stock d'Algues sciaphiles disparaissant progressivement avec la réduction de l'éclairement. Ce schéma rejoint la constatation de EDELSTEIN, CRAIGIE et McLACHLAN (1969) « a tripartite sublittoral vegetative zonation has been noted in other areas (LAMB et ZIMMERMANN, 1964; NEUSHUL, 1967) and may well be a general feature of cold waters ».

CONCLUSION

Nous n'avons pas observé d'associations interspécifiques. Chaque espèce semble réagir indépendamment aux conditions écologiques. Les peuplements d'espèces que nous avons isolés (espèces souvent présentes ensemble dans un même endroit) résulteraient du fait que leurs exigences écologiques vis-à-vis du milieu sont suffisamment voisines pour permettre leur établissement, développement et coexistence (PRENANT, 1928). Sans entrer dans une discussion sur les biocoénoses, largement traitée par LAUBIER (1966), les idées de CURTIS (1959) et la notion de continuum semblent mieux correspondre à nos observations réalisées depuis 1964. L'application de cette notion au milieu marin de substrat dur a été faite par BOUDOURESQUE (1970) à propos des Algues. Cette façon d'envisager les peuplements est facilitée par l'usage du scaphandre autonome : la plongée permet une vision en continu des substrats durs, guidant le choix de l'emplacement des relevés d'une manière plus objective.

RÉSUMÉ

Les peuplements d'Invertébrés sessiles observés en plongée entre 0 et 60 m dans l'Archipel de Glénan sont décrits.

La faune se répartit à l'intérieur des quatre horizons bathymétriques selon l'inclinaison du substrat. Des espèces caractéristiques des divers milieux ont été extraites. L'influence des principaux facteurs écologiques est discutée ainsi que la notion d'étagement et la nature des peuplements.

BIBLIOGRAPHIE

- ABEL, E.F., 1959. Zur Kenntnis der marinen Hölenfauna unter besonderer Berücksichtigung der Anthozoen. Ergebnisse der österreichischen Tyrrhenia Expedition. (Teil 5). *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 30, Suppl., : 1-94.
- ARNAUD, P.M., 1973. Contribution à la bionomie benthique antarctique et subantarctique. *Thèse Doctorat Etat, Marseille*, 323 p.
- BELLAN-SANTINI, D., 1967. Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrat rocheux (étude quantitative et qualitative). *Thèse Fac. Sci. Marseille 1967. Recl Trav. Stn mar. Endoume, 1969*, 47 (63) : 5-294.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1970. Recherches de bionomie analytique structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale (fraction algale). *Thèse Doct. Etat. Fac. Sc. Marseille*, 624 p.
- BOURY-ESNAULT, N., 1968. Les Spongiaires des fonds rocheux de Banyuls-sur-Mer. Ecologie et Systématique. *Thèse de 3^e cycle. Fac. Sci. Paris*, 170 p.
- CABIOC'H, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. mar.*, 9 (5), suppl. : 493-720.
- CALLAME, B., 1966. Nouvelles observations sur le haut-fond sous-marin de Rochebonne. Mission juin 65. *Annls Soc. Sci. nat. Charente Marit.*, 4 (6), 5 p.
- CASTRIC-FEY, A., 1973. Hydraires et Bryozoaires infralittoraux du plateau continental Sud-armoricain. I. Plateau de Rochebonne et Ile d'Yeu. *Cah. Biol. mar.*, 14 : 205-216.
- CASTRIC-FEY, A., GIRARD-DESCATOIRE, F. LAFARGUE & M.T. L'HARDY-HALOS, 1973. Etagement des algues et des Invertébrés sessiles dans l'Archipel de Glénan. Définition biologique des horizons bathymétriques. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 24 : 490-509.
- CURTIS, J.T., 1959. The vegetation of Wisconsin : an Ordination of Plant Communities. *Wisconsin University Press, Madison*, 657 pp.
- DRACH, P., 1948 a. Premières recherches en scaphandre autonome sur les peuplements de faciès rocheux dans la zone littorale profonde. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 227 : 1176-1178.

- DRACH, P., 1948 b. Limitation d'expansion des peuplements benthiques sessiles en zone littorale profonde de faciès rocheux. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **227** : 1397-1399.
- DRACH, P., 1951. Les peuplements de fonds rocheux dans la zone littorale profonde. *Année biol.*, **27** : 271-279.
- DRACH, P., 1959. Méthodes et plan de travail pour l'exploration biologique en scaphandre autonome. *XVth. intern. Congr. Zool.*, London, pp. 254-257.
- EDELSTEIN, T., J.S. CRAIGIE & J. McLACHLAN, 1969. Preliminary survey of the sublittoral flora of Halifax County. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **26** : 2703-2713.
- ERNST, J., 1959. Studien über die Seichtwasser Vegetation der Sorrentiner Küste. *Ergeb. der öster. Tyrrh. Exp. 1952. Teil 13. Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **30** (Suppl.) : 470-518.
- FORSTER, G.R., 1955. Underwater observations on rocks off Stoke Point and Dartmouth. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **34** : 197-199.
- FORSTER, G.R., 1958. Underwater observations on the fauna of shallow rocky areas in the neighborhood of Plymouth. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **37** : 473-482.
- GISLEN, T., 1930. Epibiosis of the Gullmar Fjord. II. Marine Sociology. *Skrift. utg. av. k. Svenska Vetenskapakad. Kristinebergs. Zool. Stat.*, 1877-1927, **4** : 1-380.
- GLÉMAREC, M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cah. Biol. mar.*, **5** (1) : 33-96.
- GLÉMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse Doctorat Etat*, Paris, 167 p.
- GLÉMAREC, M., 1973. The benthic communities of the European north atlantic continental shelf. *Oceanogr. & mar. Biol. Annu. Rev.*, **11** : 263-289.
- GOLIKOV, A.N. & O.A. SCARLATO, 1968. Vertical and horizontal distribution of biocoenoses in the upper zone of the Japan and Okhotsk seas and their dependance on the hydrological system. *Sarsia*, **34** : 109-116.
- GOLIKOV, A.N. & O.A. SCARLATO, 1973 a. Comparative characteristics of some ecosystems of the upper regions of the shelf in tropical, temperate, and Arctic Waters. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **24** : 219-234.
- JOHN, D.M., 1971. The distribution and net productivity of sublittoral populations of attached macrophytic algae in an estuary on the atlantic coast of Spain. *Mar. Biol.*, **11** : 90-97.
- KITCHING, J.A., 1941. The ecology of Lough Ine Rapids with special reference to water currents. III. Laminarian forest on the west coast of Scotland. A study of zonation in relation to wave action and illumination. *Biol. Bull., mar. biol. Lab. Woods Hole*, **80** (3) : 324-337.
- KITCHING, J.A., T.T. MACAN & H.C. GILSON, 1934. Studies in sublittoral ecology. A submarine gully in Wembury Bay (south Devon). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **19** : 677-705.

- KITCHING, J.A., S.J. LILLY, S.M. LODGE, J.F. SLOANE, R. BASSINDALE & F.J. EBLING, 1952. The ecology of Lough Ine Rapids with special reference of water currents. III. The effect of current on other environmental conditions. *J. Ecol.*, **40** : 179-201.
- KITCHING, J.A., J.F. SLOANE, R. BASSINDALE, E.W. DAVENPORT & F.J. EBLING, 1961. The ecology of Lough Ine Rapids with special reference to water currents. IX - The fauna and the flora associated with undergrowthforming algae in the rapids area. *J. Ecol.*, **49** : 353-368.
- KNIGHT-JONES, E.W. & W.C. JONES, 1955. The fauna on rocks at various depths off Bardsey. I. Sponges, Coelenterates and Bryozoans. *Bardsey Observatory Rep.*, 1955 : pp. 1-8.
- LABOREL, J. & J. VACELET, 1958. Etude des peuplements d'une grotte sous-marine du golfe de Marseille. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **1120** : 20 p.
- LAMB, I.M. & M.H. ZIMMERMANN, 1964. Marine vegetation of Cape Ann, Essex county, Massachusetts. *Rhodora*, **66** : 217-254.
- LAUBIER, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocoenotique. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, **43** (2) : 140-316.
- L'HARDY-HALOS, M. Th., A. CASTRIC-FEY, A. GIRARD-DESCATOIRE & F. LAFARGUE, 1973. Recherches en scaphandre autonome sur le peuplement végétal des fonds rocheux : l'Archipel de Glénan. *Bull. Soc. scientif. Bretagne*, **48** (1-2) : 103-130.
- MEDIONI, A., 1968. Les Ascidies et les Bryozoaires de fonds rocheux de Banyuls-sur-mer. Ecologie et systématique. *Thèse de 3^e cycle. Fac. Sci. Paris*, 262 p.
- MORGANS, J.F.C., 1959. The benthic ecology of False Bay. I - The biology of infratidal rocks observed by diving related to that of intertidal rocks. *Trans. Roy Soc. S. Afr.*, **35** : 387-442.
- MORGANS, J.F.C., 1962. The benthic ecology of False Bay. II - Soft and rocky bottoms observed by diving and collected by dredging and by recognition of the grounds. *Trans. Roy Soc. S. Afr.*, **36** : 287-334.
- NEUSHUL, M., 1967. Studies of sublittoral marine vegetation in Western Washington. *Ecology*, **48** (1) : 83-94.
- NORTON, T.A., F.J. EBLING & J.A. KITCHING, 1971. Light and the distribution of organisms in a sea cave. *Proc. 4 European marine Biology Symposium*, pp. 409-432.
- PERES, J.M., 1967. Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **42** (58) : 3-113.
- PRENANT, M., 1927. Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaies. *Trav. Stn biol. Roscoff*, **6** : 1-58.
- PRENANT, M., 1928. Remarques sur les associations de la faune fixée intercotidale. *C.r. Somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 5^e An., **36** : 22-24.
- RIEDL, R., 1959. Die Hydroiden des Golfes Von Negsel und ihr Anteil an der Fauna unterseischer Höhlen. *Pubbl. Staz. zool., Napoli*, Suppl. **30** : 591-755.

- RIEDL, R., 1964. Lo studio del littorale marino in rapporto alla moderna biologica. *Atti. Semin. Stud. Biol.*, 1 : 1-30.
- RUSS, K. & K. RUTZLER, 1959. Zur Kenntnis der Schwammfauna unterseeischer Höhlen. *Erghn. österr. Thyrr. Exp. Publ. Staz. zool., Napoli*, 30 (suppl.) : 756-784.
- SHEPHERD, S.A. & H.B.S. WOMERSLEY, 1970. The sublittoral ecology of West Island, South Australia. I. Environmental features and algal ecology. *Trans. Roy Soc. S. Aust.*, 94 : 105-137.
- SLOANE, J.F., F.J. EBLING, J.A. KITCHING & S.J. LILLY, 1957. The ecology of the Lough Ine Rapids with special reference to water current. V. The sedentary fauna of Laminarian algae in the Lough Ine area. *J. Anim. Ecol.*, 26 : 197-211.
- SMITH, R.M. & W.E. JONES, 1971. The measurement of inshore submarine irradiation. *Proc. 4th European marine biology Symp.*, pp. 321-333.
- WEINBERG, S., 1975. Ecologie des Octocoralliaires communs du substrat dur dans la région de Banuyls-sur-Mer. Essai d'une méthode. *Bijdr. Dierk.*, 45 (1) : 50-70.
- ZHIRMUNSKY, A.V., 1973. Vertical distribution and cellular heat resistance of bottom animals from the Possyet Bay (Japan Sea). *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 24 : 247-255.

Reçu le 11 octobre 1977.

**EFFECTS
OF TWO POLYCHLORINATED BIPHENYLS
(AROCLORS 1242 AND 1254)
ON LIMB REGENERATION
IN THE FIDDLER CRAB, *UCA PUGILATOR*,
AT DIFFERENT TIMES OF THE YEAR**

Sue W. FINGERMAN and Milton FINGERMAN
*Department of Biology, Tulane University
New Orleans, LA 70118, U.S.A.*

SOMMAIRE

1. L'Aroclor 1242 et l'Aroclor 1254 ralentissent le taux de la croissance de régénération des appendices. C'est au moment de l'année où le phénomène de la mue est élevé dans la population que cet effet est le plus prononcé.

2. Il est nécessaire de considérer la période de l'année à laquelle se produit la pollution pour évaluer les effets des polluants sur l'environnement et sur son peuplement.

Molting and limb regeneration of the fiddler crab, *Uca pugilator*, have been studied rather extensively, particularly in recent years (RAO, FINGERMAN, and HAYS, 1972; SKINNER and GRAHAM, 1972; WEIS, 1967 a, b; FINGERMAN and FINGERMAN, 1974, 1976, 1977). Injured limbs can be autotomized at a preformed breakage plane and subsequently regenerated. A study of limb regeneration in brachyurans revealed that several stages in the process are recognizable (BLISS, 1956). After an initial lag period, basal growth occurs, the limb bud enlarging rapidly. This basal growth will be

followed by either a growth plateau during which no further growth occurs or an advancing growth plateau during which limb bud growth occurs very gradually. However, with the onset of proecdysis the limb bud enters its proecdysial stage during which the bud undergoes an extremely rapid growth that terminates just before ecdysis. At ecdysis the newly regenerated limb unfolds.

Loss of limbs will induce the precocious onset of molting activity in the fiddler crab (ZELENY, 1905). However, FINGERMAN and FINGERMAN (1977) found that the persistent, industrial pollutant Aroclor 1242, a polychlorinated biphenyl (PCB) markedly inhibited the rate of ecdysis of fiddler crabs, *Uca pugilator*, in which precocious proecdysis was induced by the removal of 4 walking legs. Aroclor 1242 also inhibited molting activity induced by eyestalk ablation. Eyestalk removal, just as limb removal, induces precocious ecdysis in crustaceans (BROWN and CUNNINGHAM, 1939).

Several species of crustaceans have been found to accumulate PCBs from their environment. For example, NIMMO, WILSON, BLACKMAN, and WILSON (1971) showed that *Uca pugilator* accumulates the PCB, Aroclor 1254, from contaminated sediments. Aside from the work of FINGERMAN and FINGERMAN (1977) dealing with the effect of Aroclor 1242 on molting in the fiddler crab, there is no published report on the effects of PCBs on the physiology of the fiddler crab.

As an outgrowth of our investigation of the effect of Aroclor 1242 on molting in the fiddler crab, a series of experiments was designed to investigate possible effects of this PCB and another, Aroclor 1254, on limb regeneration in the fiddler crab, *Uca pugilator*. It was felt that such an investigation would be worthwhile in view of the fact that limb regeneration and molting, as described above, are intimately associated with each other. Furthermore, in view of the data of FINGERMAN and FINGERMAN (1976) which showed that the time of year eyestalks are removed has a profound effect on the subsequent rate of induced ecdysis, it was decided to determine, not only whether these Aroclors affect limb regeneration but also, whether the time of year the experiments were performed would affect the results.

MATERIALS AND METHODS

Mature female fiddler crabs, *Uca pugilator*, from the area of Panacea, FL, were used. The crabs were intermolt individuals, having

a carapace width of 14-17 mm, and were intact at the outset. They were kept throughout each experiment in individual styrofoam cups with translucent covers at 24 °C under constant illumination. The light intensity inside the covered cups was 275 lux. The crabs were fed uncooked oatmeal twice weekly and the medium in which they were kept was changed on the day they were fed, after they had been allowed to feed for approximately 4 hours. The fluid level in the individual containers was about 15 mm deep. In order to assure an adequate stimulus for accelerated limb regeneration by the induction of precocious activity the 4 walking legs on the right side were removed from each crab (SKINNER and GRAHAM, 1972; FINGERMAN and FINGERMAN, 1974). However, the rate of regeneration of the first limb alone was observed. Limb removal was accomplished by inducing the crab to autotomize the limb when the merus was pinched. The regenerating limb bud of the first walking leg on each crab was measured 7 days after limb removal and every 7 days thereafter for 35 days or until ecdysis. A dissecting microscope fitted with an ocular micrometer was used to measure the limb buds. The measurements were used to calculate R values (BLISS, 1956): $R \text{ value} = \text{length of limb bud in mm} / \text{carapace width in mm} \times 100$. The mean R value for each 7 day period was calculated. Student's *t* test was used to determine the statistical significance of the difference between means.

Aroclor 1242 (Monsanto Lot Number G266K) and Aroclor 1254 (Monsanto Lot Number KA10-626) were used. The Aroclors were first dissolved in acetone and ultimately diluted 1:1000 in artificial sea water (Instant Ocean, Aquarium Systems, Inc.) to provide the desired final concentration of 0.0008 % of each PCB in sea water containing 0.1 % acetone. The control crabs were kept in artificial sea water containing 0.1 % acetone, the same concentration as in the sea water with an Aroclor.

EXPERIMENTS AND RESULTS

As stated above, the object of the experiments to be described was not only to determine what effect Aroclors 1242 and 1254 might have on the rate of limb regeneration in the fiddler crab but also whether time of year might affect the results. The first experiment began July 22, 1975, with 25 crabs being used in each group. In the subsequent experiments 50 crabs were used in each group. The experiment was subsequently performed 2 more times, starting on November 3, 1975, and again on March 4, 1976. On Day 1 of each experiment the 4 walking legs on the right side were removed and the crabs were put into the styrofoam cups, 1 crab per cup. In each of the 3 experiments 1 group of crabs was exposed to Aroclor 1242, a second to Aroclor 1254, and a third

TABLE I

R values (mean \pm standard error) of the regenerating first walking leg of control specimens of *Uca pugnator* and of specimens in Aroclor 1242 and Aroclor 1254

Number of days of limb bud growth	Control Mean \pm S.E. (No.)	Aroclor 1242 Mean \pm S.E. (No.) p	Aroclor 1254 Mean \pm S.E. (No.) p
Experiment I July-August 1975			
7	3.82 \pm 0.43 (19)	2.63 \pm 0.28 (19) 0.05	1.43 \pm 0.32 (22) 0.001
14	8.43 \pm 0.69 (18)	6.23 \pm 0.52 (18) 0.02	5.21 \pm 0.44 (22) 0.001
21	13.99 \pm 0.88 (18)	8.27 \pm 0.59 (18) 0.001	9.08 \pm 0.92 (19) 0.001
28	16.72 \pm 0.88 (18)	10.76 \pm 1.17 (15) 0.001	12.16 \pm 1.17 (17) 0.01
35	19.65 \pm 0.98 (14)	12.12 \pm 1.23 (11) 0.001	12.80 \pm 1.46 (15) 0.001
Experiment II November-December 1975			
7	0.65 \pm 0.20 (37)	0.21 \pm 0.09 (43) 0.05	0.22 \pm 0.08 (42) 0.05
14	2.81 \pm 0.68 (30)	1.13 \pm 0.44 (25) 0.05	0.58 \pm 0.29 (27) 0.01
21	7.54 \pm 1.56 (13)	4.95 \pm 1.73 (9) >0.05	2.27 \pm 0.96 (12) 0.01
28	9.84 \pm 1.90 (9)	8.29 \pm 2.15 (6) >0.05	4.87 \pm 1.40 (7) >0.05
35	11.44 \pm 2.64 (7)	*7.61 \pm 1.81 (5) >0.05	*4.16 \pm 1.72 (5) 0.05
Experiment III March-April 1976			
7	1.30 \pm 0.18 (46)	0.53 \pm 0.14 (42) 0.01	0.75 \pm 0.16 (47) 0.05
14	4.29 \pm 0.37 (44)	2.93 \pm 0.37 (40) 0.02	4.51 \pm 0.34 (46) >0.05
21	7.56 \pm 0.63 (41)	5.70 \pm 0.80 (33) >0.05	7.84 \pm 0.66 (42) >0.05
28	11.08 \pm 0.80 (37)	8.34 \pm 1.31 (19) >0.05	10.41 \pm 0.89 (35) >0.05
35	13.25 \pm 1.01 (36)	12.29 \pm 1.67 (14) >0.05	10.67 \pm 1.02 (23) >0.05

*Crab with largest *R* value underwent ecdysis between days 28 and 35 which is reason *R* value on Day 35 less than *R* value on Day 28.

which served as the control group was in sea water containing 0.1 % acetone. The results of the 3 experiments are presented in Table 1.

Inspection of Table 1 reveals that both Aroclors had a highly significant inhibitory effect on the rate of limb regeneration during July and August, 1975. During November-December, 1975, the Aroclors also slowed limb regeneration. However, with these November-December crabs the difference between the *R* values for the controls and the crabs in Aroclor 1242 was not statistically significant at the end of the experiment (35 days), presumably because of the small number of surviving animals. But the limb buds of these November-December crabs in Aroclor 1242 were nevertheless only two-thirds as long as those of the control crabs. On the other hand, the limb buds of the November-December crabs in Aroclor 1254 were significantly smaller ($p = 0.05$) than those of the control crabs. The data obtained in March-April, 1976, showed no statistical significance among the control and experi-

mental groups although the limb buds of the crabs in the Aroclors were again somewhat smaller than those of the controls. Regardless of whether the results were statistically significant, in all instances, at the end of each experiment the limb buds of the crabs in the Aroclors were always smaller than those of the control crabs.

Comparison of the 3 groups of controls reveals that at the conclusion of the 3 experiments, 35 days, the limb buds had grown the most during July-August, 1975, and the least during November-December, 1975. The time of year during which each of the 3 experiments was performed clearly had an influence on the data.

DISCUSSION

The data in Table 1 reveal a seasonal difference in the effectiveness of Aroclors 1242 and 1254 in inhibiting limb regeneration. As noted above the limb buds grew faster during July and August than during March and April or November and December. This difference in regeneration rate seems correlated with the times of year that this population of *Uca pugilator* undergoes ecdysis. FINGERMAN and FINGERMAN (1976) found that in monthly collections of intact crabs taken from the same area as the crabs used in the experiments described herein there were 2 peaks of ecdysis during the 21 day periods of observation each month, one in July and a second in September. Corresponding peaks for monthly collections of crabs whose eyestalks had been removed occurred in June and September. No ecdyses occurred in March or April among the intact or eyestalkless crabs. Likewise, no ecdyses among the intact crabs were seen in November and December. The rate of ecdysis of the eyestalkless crabs in July was approximately twice that of the eyestalkless crabs in November and December. Hence, it would appear that when molting activity is higher in the population (FINGERMAN and FINGERMAN, 1976), the rate of limb bud growth is higher (Table 1). The limb buds of the July-August crabs were longer after 21 days than they were after 35 days among the November-December and March-April crabs. This increased rate of limb bud growth presumably represents the proecdysial growth stage of BLISS (1956). Furthermore, the level of significance of the difference between the mean R values of the control and experimental groups was greatest when the crabs were exposed to the Aroclors in July and August (the time of year the limb buds grew the fastest) than at the other times of the year. Faster growing limb buds may be more sensitive to the Aroclors than are slowly growing ones.

The inhibitory effect on limb bud growth observed with these Aroclors is in conformity with the observations of FINGERMAN and FINGERMAN (1977) who found that Aroclor 1242 inhibits molting activity in *Uca pugilator*. The seasonal effect of the Aroclors (Table 1) suggests that when the effects of pollutants are being evaluated the time of year should also be considered. A substance may have an obvious degrading influence on the environment and its inhabitants at one time of year but one not so obvious at other times.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

1. Aroclor 1242 and Aroclor 1254 slow the rate of limb bud growth. This effect is most pronounced at the time of year when molting activity in the population is high.
2. Time of year needs to be considered in evaluating the effects of pollutants on the environment and its inhabitants.

REFERENCES

- BLISS, D.E., 1956. Neurosecretion and the control of growth in a decapod crustacean. In: Bertil Hanström, Zoological papers in Honour of his Sixty-fifth Birthday, November 20, 1956, Wingstrand, K.G. (Ed.), pp. 56-75. Zoological Institute, Lund, Sweden.
- BROWN, F.A., Jr. & O. CUNNINGHAM, 1939. Influence of the sinus gland of crustaceans on normal viability and ecdysis. *Biol. Bull.* **77** : 104-114.
- FINGERMAN, M. & S.W. FINGERMAN, 1974. The effects of limb removal on the rates of ecdysis of eyed and eyestalkless fiddler crabs, *Uca pugilator*. *Zool. Jb. Physiol.*, **78** : 301-309.
- FINGERMAN, S.W. & M. FINGERMAN, 1976. Effects of time of year and limb removal on rates of ecdysis of eyed and eyestalkless fiddler crabs, *Uca pugilator*. *Mar. Biol.*, **37** : 357-362.
- FINGERMAN, S.W. & M. FINGERMAN, 1977. Effects of a polychlorinated biphenyl and a polychlorinated dibenzofuran on molting of the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **18** : 138-142.
- NIMMO, D.R., P.D. WILSON, R.R. BLACKMAN & A.J. WILSON, Jr., 1971. Polychlorinated biphenyl absorbed from sediments by fiddler crabs and pink shrimp. *Nature*, **231** : 50-52.

- RAO, K.R., M. FINGERMAN & C. HAYS, 1972. Comparison of the abilities of α -ecdysone and 20-hydroxyecdysone to induce precocious proecdysis and ecdysis in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Z. Vergl. Physiol.*, **76** : 270-284.
- SKINNER, D.M. & D.E. GRAHAM, 1972. Loss of limbs as a stimulus to ecdysis in Brachyura (true crabs). *Biol. Bull.*, **143** : 222-233.
- WEIS, J.S., 1972 a. Effects of environmental factors on regeneration and molting in fiddler crabs. *Biol. Bull.*, **150** : 152-162.
- WEIS, J.S., 1976 b. Regeneration in the fiddler crab, *Uca pugilator*, after injury or removal of limb buds. *J. Exp. Zool.*, **197** : 21-30.
- ZELNY, C., 1905. Compensatory regulation. *J. Exp. Zool.*, **2** : 1-102.

Reçu le 24 octobre 1977.

Rao, K. M., Pincus, S. C. 1973. Comparison of the abilities of acetylsulfate and 2,3,5-triiodobenzoate to induce precocious pro-
 ducts and edema in the fibrous crab, *Libinia emarginata*. *Comp. Biochem. Physiol.* 76: 239-244.
 Rabinowitz, D. M. & D. E. Garman. 1972. Loss of hepatic cells in response to
 injury in *Libinia emarginata*. *Biol. Bull.* 133: 232-233.
 Weiss, J. S. 1973. Effect of environmental factors on regeneration
 and mortality in fibrous crabs. *Biol. Bull.* 130: 122-123.
 Weiss, J. S. 1976. Regeneration in the fibrous crab, *Libinia emarginata*, after
 injury or removal of hepatic cells. *J. Exp. Zool.* 197: 21-30.
 Zaretsky, C. 1965. Compensatory regulation. *J. Exp. Zool.* 2: 1-102.
 Received for publication 1977

**UNE GLANDE HOLOCRINE CHEZ UN MOLLUSQUE :
LA GLANDE PYRAMIDALE
DE *PTEROTRACHEA* SPP.
(GASTROPODA HETEROPODA)**

par M. MARTOJA et C. THIRIOT-QUIEVREUX

*Institut Océanographique, 195, rue Saint-Jacques, 75005 Paris,
Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer*

ABSTRACT

A new organ, the pyramidal gland, is described in *Pterotrachea*. It is located at the bottom of the visceral mass; its secretion is of the holocrine type. This gland seems to be involved in the elaboration and/or metabolism of the jelly-like connective tissue.

INTRODUCTION

L'anatomie et l'histologie du genre *Pterotrachea* sont bien connues. Après KRASUCKI (1911) qui en a fait une description sommaire, REUPSCH (1912) leur a consacré une importante monographie. Plus tard, GABE a repris l'étude détaillée de l'appareil digestif (1952), de l'appareil génital femelle (1951) puis de l'appareil génital mâle (1965). D'autres auteurs ont, à l'occasion de recherches faunistiques, biologiques ou physiologiques, examiné des *Pterotrachea* et, notamment, HIRSCH (1915), FRANC (1949), TESCH (1949) (voir THIRIOT-QUIEVREUX, 1973, pour la bibliographie complète). Les résultats de ces travaux recouvrent, en principe, tous les organes de la masse viscérale ou « nucléus », selon une terminologie ancienne. Aucun, cependant, ne mentionne une glande particulière dont il nous paraît, de ce fait, intéressant de signaler l'existence et que nous appellerons la glande pyramidale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons examiné des individus des deux sexes, impubères et adultes, appartenant aux espèces *Pterotrachea coronata* Forskal, *P. hippocampus* Philippi et *P. scutata* Gegenbaur, récoltés dans le plancton de la région de Villefranche-sur-mer (Méditerranée occidentale).

Les animaux ont été traités par les fixateurs de Carnoy et de Halmi, inclus et coupés à la paraffine, puis étalés en séries complètes.

Les coupes ont été colorées par l'azan de Heidenhain, par le trichrome en un temps de Gabe et Martoja ou par la méthode de Mowry à l'APS (réaction à l'acide periodique-Schiff) -bleu alcian-hématoxyline.

RÉSULTATS

Avant de décrire la glande elle-même, nous envisagerons sommairement la paroi du nucléus en raison des relations morphologiques et sans doute fonctionnelles qui existent entre les deux structures.

I. LA PAROI DU NUCLÉUS

La paroi du nucléus diffère de celle du reste du corps par une plus grande complexité. Elle comporte trois enveloppes concentriques.

L'enveloppe interne, qui vient au contact immédiat des organes, est constituée de fibroblastes groupés en faisceaux. Sur coupes sagittales ou transversales, les faisceaux forment une couche discontinue mais les coupes tangentielles montrent qu'ils s'entrecroisent et sont organisés en réseau. Les fibroblastes sont fusiformes, pourvus d'un noyau bien développé et d'un cytoplasme grenu, basophile; ils renferment une longue inclusion en forme d'aiguille, cyanophile et fortement APS-positif dont la nature exacte n'a pu être précisée en l'absence d'examen ultrastructural. Des hémocytes circulent entre les faisceaux et même entre les fibroblastes.

L'enveloppe moyenne est rigide et percée de pores répartis en quinconce, qui sont visibles dès l'examen à la loupe binoculaire. Sa structure est celle d'un tissu conjonctif dense orienté typique; les fibres conjonctives, légèrement ondulées, non anastomosées, s'interrompent au niveau des pores (Pl. I, C). Sur sa face interne, sont accolés des fibroblastes appartenant à l'enveloppe sous-jacente. Sa face externe ainsi que le pourtour des pores sont entièrement recouverts d'un épithélium pavimenteux aplati à l'extrême. Selon toute évidence, les fibres conjonctives de cette enveloppe moyenne sont élaborées par les fibroblastes de l'enveloppe interne.

Un espace important, occupé par des hémocytes, sépare les enveloppes moyenne et externe. Cette dernière, qui n'est que le prolongement de la paroi du corps, correspond à la gelée des anciens auteurs; contrairement aux enveloppes interne et moyenne, elle a fait l'objet de plusieurs travaux. Elle consiste en un tissu conjonctif de type lâche, avec fibres entrecroisées et substance fondamentale abondante, caractérisé par une exceptionnelle pauvreté en cellules. Elle est délimitée extérieurement par un épithélium unistratifié qui correspond au tégument proprement dit.

II. LA GLANDE PYRAMIDALE

La glande pyramidale existe dans les trois espèces examinées. Sa taille est proportionnelle à celle de l'animal et apparemment indépendante de tout autre facteur biologique tel que cycle saisonnier ou activité génitale. Elle est située à la base du nucléus, dans l'angle que délimitent, à l'avant de celui-ci, l'estomac, la glande digestive et la paroi du corps (Pl. I, A). Peu individualisée sur le plan anatomique, elle n'est séparée des organes voisins par aucune tunique propre et une certaine imbrication entre elle et la glande digestive peut même exister. La vascularisation, très importante, est assurée par l'aorte viscérale elle-même. L'innervation est très réduite.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, l'organe comporte, outre le tissu glandulaire, de très gros vaisseaux sanguins et quelques éléments conjonctifs. Le tissu glandulaire est constitué d'unités autonomes, non rattachées à un collecteur commun. Chacune est un tube ramifié dont les extrémités s'accolent ou même s'emboîtent dans l'un des faisceaux de fibroblastes qui forment la zone interne de la paroi du nucléus (Pl. I, B). L'unité glandulaire peut être divisée en segments dont la répartition au sein du parenchyme n'obéit à aucune règle précise. A l'échelle du tube, au contraire, la série des segments est fixe : une zone germinative, une zone indifférenciée et une zone active s'y succèdent.

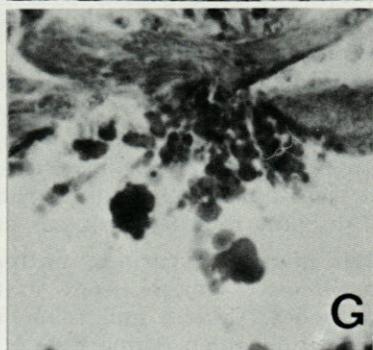
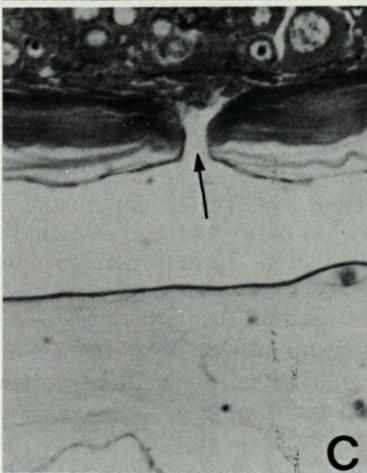
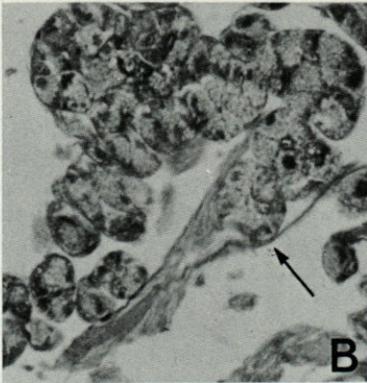
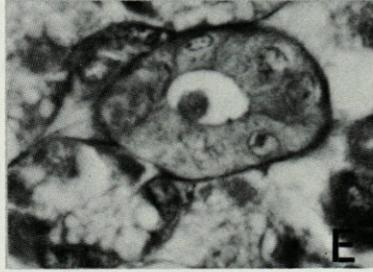
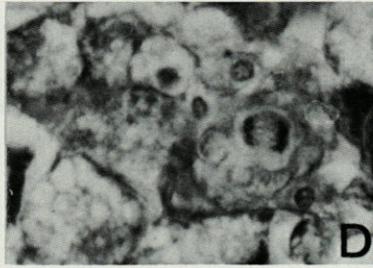
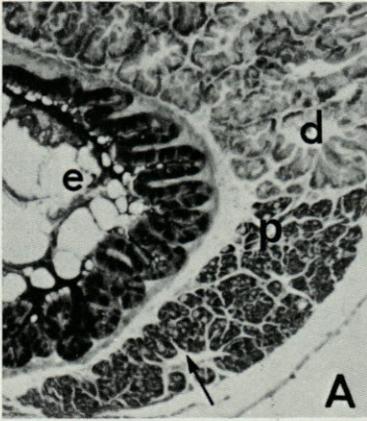
La zone germinative, qui occupe l'apex du tube, est représentée par une grande cellule claire, presque toujours en mitose, entourée de quelques cellules issues de ses divisions (Pl. I, D). Très vite, les cellules se disposent en un cercle régulier autour d'une lumière centrale. Elles sont alors caractérisées par un cytoplasme grenu, acidophile. Leur noyau est relativement gros et elles ne portent aucune différenciation apicale décelable en microscopie photonique (Pl. I, E). Ce tube indifférencié, entouré d'une basale épaisse, large de $50\ \mu$ et long de $100\ \mu$ environ, envoie quatre ou cinq ramifications étagées qui constituent la zone active de la glande. Leur allure est très différente de celle du tube indifférencié; leur calibre

est double, les cellules sont volumineuses, la lumière est le plus souvent virtuelle et la membrane basale, déjà réduite au départ, va en s'amenuisant vers l'extrémité distale. Toutes les cellules d'une même ramification présentent des caractères comparables mais, d'une ramification à l'autre, et surtout d'un individu à l'autre, elles montrent plusieurs aspects qu'il est possible d'interpréter comme les étapes d'une évolution irréversible. Dans un premier temps, elles sont pourvues d'un très gros noyau, d'un ergastoplasme très développé mais aucune sécrétion n'est visible. Puis une plage homogène et APS-positive se forme en leur centre. Peu à peu, la plage centrale devient réticulée et il y apparaît des grains de sécrétion réfringents, très colorables par l'azocarmin, APS-négatifs et sans affinité pour le bleu alcian (Pl. I, F). Enfin, l'accumulation des grains est suivie d'une pycnose des noyaux et surtout d'une atrophie de l'ergastoplasme qui se condense en une masse sans forme définie. Dans certains cas, les grains perdent leur colorabilité mais restent néanmoins visibles par leur réfringence.

La sécrétion se déverse au travers des pores et se répand entre l'enveloppe moyenne et l'enveloppe externe du nucléus (Pl. I, G). Il n'a pas été possible d'établir de quelle manière elle s'achemine vers ces pores. Il est probable qu'elle circule librement entre les fibroblastes, dans un état trop dispersé pour être repérable. Le plus souvent, la sécrétion se présente au niveau des pores comme un ensemble de grains identiques à ceux que contient la glande, mais, au voisinage immédiat de cette dernière, des cellules entières détachées des tubes vont s'accoler à la paroi du corps (Pl. I, B). Nous en déduisons que la sécrétion observée dans les pores provient de la lyse des cellules de la glande pyramidale, lyse d'autant plus poussée que l'extrusion a lieu plus loin de l'organe d'origine. La glande pyramidale fonctionne donc selon le mode holocrine. L'existence d'une zone germinative fonctionnelle même chez l'adulte, la dégénérescence des cellules chargées de sécrétion, étayent cette conclusion.

PLANCHE I

Glande pyramidale et enveloppe du nucléus de *Pterotrachea coronata*.
 A : Coupe sagittale du nucléus intéressant la glande pyramidale (p), l'estomac (e) et la glande digestive (d) (Carnoy; APS-bleu alcian-hématoxyline; 1 cm = 140 μ). Remarquer l'aorte traversant la glande pyramidale (flèche);
 B : Glande en phase d'extrusion (Halmi; azan; 1 cm = 75 μ). Remarquer les relations entre l'extrémité du tube glandulaire et le faisceau de fibroblastes (flèche) ainsi que les cellules glandulaires détachées des tubes; C : Paroi du nucléus (Halmi; azan; 1 cm = 58 μ). Remarquer l'enveloppe moyenne percée d'un pore (flèche); D : Détail de la zone germinative (Halmi; APS-bleu alcian-hématoxyline; 1 cm = 22 μ); E : Détail de la zone indifférenciée (Halmi; APS-bleu alcian-hématoxyline; 1 cm = 22 μ); F : Détail de la zone active (Halmi; azan; 1 cm = 28 μ); G : Sécrétion traversant un pore de l'enveloppe moyenne du nucléus (Halmi; trichrome en un temps; 1 cm = 28 μ).



La comparaison de divers animaux tend à montrer que la glande a un fonctionnement cyclique, sans que nous puissions rapporter ce cycle à un quelconque évènement biologique. En effet, dans certaines glandes, les mitoses sont rares, presque toutes les cellules sont encore dépourvues de sécrétion et l'ergastoplasme est à son maximum de développement. Les pores sont vides. La glande est en phase d'élaboration (Pl. I, A). Dans d'autres cas, presque toutes les cellules sont remplies de sécrétion et tous les pores sont le siège d'un jaillissement de grains (Pl. I, F et G). Les segments indifférenciés sont alors nombreux et toutes les cellules apicales sont en division. La glande est en phase d'extrusion et, corrélativement, le renouvellement cellulaire y est intense.

DISCUSSION

Les données relatives à la paroi du nucléus n'ont été rapportées que dans la mesure où elles étaient nécessaires à la compréhension du fonctionnement de la glande pyramidale; il n'y a donc pas lieu d'en discuter de façon détaillée. Nous rappellerons, néanmoins, que seule l'enveloppe externe était connue : déjà examinée par les anciens anatomistes (voir THIRIOT-QUIEVREUX, 1973, pour la bibliographie), ses caractères histochimiques ont été précisés par GABE (1962) et ses caractères biochimiques étudiés par HEYMANS (1969). Au contraire, l'existence même des autres enveloppes restait à signaler. En effet, seul REUPSCH (1912) avait mentionné, sans aucune précision, que le nucléus était pourvu d'une « couche du manteau » (Mantelschicht) entrecoupée de pores. Nous avons constaté qu'il s'agit d'une thèque conjonctive de type fibreux. Les propriétés mécaniques d'un tel tissu sont bien connues chez les Vertébrés et celui-ci assure vraisemblablement la rigidité et la protection des organes de la masse viscérale. Sa fonction est donc comparable à celle d'une coquille, organe dont *Pterotrachea* est dépourvue. La comparaison ne saurait être étendue au-delà puisque ce tissu est interne et, en ce sens, l'appellation de couche du manteau, proposée par REUPSCH (1912) est inadéquate. Notons que GABE (1966) ne décrit rien d'analogue dans le genre voisin *Firoloida* où la masse viscérale, plus réduite, n'est pas érigée au milieu du corps.

Les glandes exocrines, autres que celles liées aux systèmes anatomiques essentiels, sont extrêmement nombreuses chez les Gastéropodes. Certes, une revue comparative reste à faire, mais l'énumération qu'en donne FRANC (*in* Traité de Zoologie, 1968) est, en elle-même, significative. La plupart, qu'elles soient pédieuses

ou palléales, sont des glandes tégumentaires. Leur fonction n'est pas toujours connue mais leur origine est évidente. Pour quelques autres, comme l'organe de Semper des Stylommatophores ou l'organe présumé lymphoïde des Doridiens notamment, une interprétation anatomique délicate s'ajoute à une signification physiologique obscure. Dans ces conditions et en l'état actuel de nos connaissances, il est difficile sinon impossible de rechercher un équivalent à la glande pyramidale de *Pterotrachea*. Sa position n'incite guère à la considérer comme une glande tégumentaire bien qu'une migration au cours de l'ontogenèse ne soit pas exclue. Quant à sa fonction, si elle ne peut être définie avec certitude, elle peut néanmoins être envisagée avec quelque vraisemblance. En effet, le lieu d'extrusion est un espace clos et indique un rapport entre la glande et la paroi du corps. La « gelée » caractéristique de cette paroi n'a donné lieu à aucune recherche expérimentale mais il n'y a aucune raison de croire que sa physiologie n'ait pas de point commun avec le tissu conjonctif lâche des Vertébrés. Or, on sait que celui-ci est le siège d'un métabolisme actif et d'un renouvellement constant exigeant un important apport de matériaux nutritifs. Peut-être s'y ajoute-t-il, chez *Pterotrachea*, la nécessité de matériaux exogènes impliqués dans l'édification du tissu. En effet, comme GABE (1966) le fait remarquer pour *Firoloida*, les particularités de ce tissu sont telles que l'origine même de la substance fondamentale n'est pas claire. La rareté des cellules est l'une de ces particularités. Quoi qu'il en soit, les nombreux hémocytes observés confirment l'opinion de REUPSCH (1912) selon laquelle les pores permettent le passage du sang. La paroi externe est donc richement irriguée mais nos observations montrent qu'il s'agit, en réalité, d'une hémolymphes modifiée par la sécrétion de la glande pyramidale.

Si, comme nous le supposons, la glande pyramidale est indispensable soit à l'édification, soit au métabolisme normal de la « gelée », tissu conjonctif si caractéristique des Carinariidae et Pterotracheidae, tous doivent en être pourvus. Nos recherches en cours sur *Carinaria* ne nous ont rien montré de tel mais on sait combien les modifications de forme sont importantes dans ce groupe puisqu'il y a disparition progressive de la coquille et de la cavité palléale, migration puis perte de la branchie, etc... L'idée qu'un organe analogue à la glande pyramidale ait échappé à nos investigations, en raison d'une position anatomique différente, n'est donc pas à rejeter.

Enfin, il ne nous semble pas qu'une glande holocrine ait jamais été décrite chez un Mollusque. C'est donc par référence aux glandes sébacées des Mammifères ou à la glande uropygienne des Oiseaux qu'il convient de considérer le mode de fonctionnement très parti-

culier de la glande pyramidale. Bien qu'aucune étude histochimique n'ait encore été faite, la présence de lipides paraît ici exclue puisque la sécrétion résiste aux traitements histologiques classiques. Le parallélisme ne saurait donc être étendu ni au rôle, ni à la nature de la sécrétion.

RÉSUMÉ

Pterotrachea spp. est pourvue d'une glande située à la base de la masse viscérale et fonctionnant sur le mode holocrine. La sécrétion se déverse entre l'enveloppe moyenne et l'enveloppe externe de la masse viscérale. Elle pourrait être impliquée dans l'édification ou le métabolisme du tissu conjonctif sous-tégumentaire.

BIBLIOGRAPHIE

- FRANC, A., 1949. Hétéropodes et autres Gastéropodes planctoniques de Méditerranée occidentale. *J. Conch.* Paris, **89** : 209-230.
- FRANC, A., 1968. Classe des Gastéropodes. In « *Traité de Zoologie* », Grassé éd. Masson, Paris, V : 1-893.
- GABE, M., 1951. Données histologiques sur l'appareil génital femelle de *Pterotrachea mutica* Lesueur. *Cellule*, **54** : 1-38.
- GABE, M., 1952. Contribution à l'étude histologique de l'appareil digestif des Pterotracheidae. *Cellule*, **54** : 363-396.
- GABE, M., 1962. Résultats de l'histochimie des polysaccharides, Invertébrés. *Hdb. Histochem*, Graumann et Neumann éd. Fischer Verlag, Stuttgart, **2** : 95-356.
- GABE, M., 1965. Données morphologiques et histologiques sur l'appareil génital mâle des Hétéropodes (Gastéropodes Prosobranches). *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, **55** : 1024-1079.
- GABE, M., 1966. Contribution à l'histologie de *Firoloida desmaresti* Lesueur. *Vie Milieu*, **17** (2 A) : 845-959.
- HEYMANS, J.C., 1969. Recherches sur la structure de l'ectoderme et du tissu conjonctif chez les Mollusques pélagiques. *Publs. Univ. Congo*, **19** : 7-41.
- HIRSCH, G.C., 1915. Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. I. *Zool. Jb. Physiol.*, **36** : 357-504.
- KRASUCKI, A., 1911. Untersuchungen über Anatomie und Physiologie der Heteropoda. *Bull. int. Acad. Sci. Lett. Cracovie*, **5 B** : 391-448.
- REUPSCH, E., 1912. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Heteropoden. *Z. wiss. Zool.*, **102** : 249-376.
- TESCH, J.J., 1949. Heteropoda. *Dana Rep.*, **34** : 1-54.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1973. Heteropoda. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **11** : 237-261.

Reçu le 24 novembre 1977.

NOS CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES OCTOPODES

par S. v. BOLETZKY

C.N.R.S., Laboratoire Arago (L. A. 117)
66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

Morphological and biological characteristics of Octopod development are reviewed and discussed in terms of their significance to phylogenetic conceptions.

INTRODUCTION

Les Céphalopodes vivants, de la sous-classe des Coleoidea (= Dibranchiata) se rangent, à une espèce près, dans deux grands groupes : les Décapodes et les Octopodes (Tableau I).

Chez les Décapodes, la couronne brachiale est différenciée en huit bras similaires et deux tentacules spécialisés pour la capture de proies vivantes. Bras et tentacules sont munis de ventouses pédonculées dont l'ouverture est renforcée par un anneau corné.

Les Octopodes, par contre, se distinguent par leurs huit bras similaires avec des ventouses sessiles et souples, dépourvues d'anneau corné. Bien que ces différences puissent paraître mineures, leur importance est confirmée par d'autres caractères. Ils concernent à la fois l'anatomie interne, le développement et la biologie de la reproduction.

Toutes ces différences soulèvent le problème des rapports phylogénétiques entre ces deux groupes, problème qui peut être abordé dans le domaine de la paléontologie et dans celui de la morphologie et de la biologie des formes vivantes. La biologie du développement en particulier peut fournir certaines indications. Leur interprétation varie en fonction des hypothèses directrices que l'on admet, mais aussi dans des limites qui seront d'autant plus étroites que les données fournies par l'étude du développement sont précises et fiables.

TABLEAU I

Le système des Coléoidés récents.

(voir texte pour le classement des *Sepioidea* et des *Teuthoidea*)

Ordre	DECAPODA		VAMPYROMORPHA	OCTOPODA	
	Sepioidea	Teuthoidea		Cirrata	Incirrata
Sous-ordre					
Famille	5	2 + 23	1	3	9 (8)
Genres	19	9 + 74	1	7	36

Dans le cas des Céphalopodes, l'analyse du développement s'est longtemps limitée aux seuls Décapodes. A côté de l'immense majorité de formes profondément « modifiées », ce groupe comprend les deux seuls genres qui ont conservé la coquille calcifiée et cloisonnée représentant le type de la classe des Céphalopodes : la Spirule et la Seiche. Le développement relativement bien connu de la Seiche et de quelques autres Décapodes a largement dominé l'image qu'on se faisait du développement des Céphalopodes en général.

En effet, une étude comparée du développement embryonnaire des Octopodes, limitée à quelques formes du sous-ordre des Incirrata, a pour la première fois été présentée il y a un demi siècle seulement (NAEF, 1928). Pour la grande famille des Octopodidae, l'étude du développement embryonnaire a par la suite été approfondie par PORTMANN (1933, 1937) qui a mis l'accent sur l'importance des phénomènes biologiques qui dépassent le cadre de l'embryologie morphologique. C'est en grande partie grâce à lui que ces études ont été poursuivies par d'autres, notamment par plusieurs de ses élèves, de sorte qu'au cours des dernières décennies, le nombre des travaux consacrés au développement des Octopodes s'est multiplié. Il suffit cependant de consulter la monographie de ROBSON (1929, 1932) pour se rendre compte des très grandes lacunes lorsque l'on considère l'ensemble des Octopodes.

Il nous paraît néanmoins important de résumer nos connaissances actuelles sur le développement de ce groupe afin de faciliter l'orientation de recherches futures. Dans ce même but, nous donnons quelques indications préliminaires sur un petit nombre d'embryons du sous-ordre des Cirrata (= Cirromorpha) dont le développement était pratiquement inconnu jusqu'à maintenant (VERRILL, 1885).

DÉVELOPPEMENT ET RAPPORTS PHYLOGÉNÉTIQUES

Si nous avons fait allusion au domaine paléontologique comme source d'information sur les rapports phylogénétiques des Octopodes, précisons que les informations venant de ce domaine sont extrêmement limitées. En fait, on connaît un seul Octopode mésozoïque : *Palaeoctopus newboldi* du Crétacé supérieur. Cette forme présente une combinaison de certains des caractères que l'on retrouve dans chacun des deux sous-ordres des Octopodes récents. Ainsi la présence de véritables nageoires, l'apparente présence de cirres à côté des ventouses, et la forme de la coquille correspondent à des caractères typiques des Cirrata (ROGERS, 1944), alors que la forme générale de l'animal et la présence de la poche d'encre rappellent le type des Incirrata, sous-ordre qui comprend la grande majorité des Octopodes récents. La position apparemment « intermédiaire » de *Palaeoctopus* a amené NAEF (1922) à créer pour cette forme un troisième sous-ordre, celui des Palaeoctopoda.

On ne connaît que trois spécimens de *Palaeoctopus*, tous provenant des bancs de calcaire du Sénonien de Sahel-el-Alma (Mont du Liban). Ces couches ont dû présenter des conditions vraiment exceptionnelles pour la fossilisation de Céphalopodes. On ne peut douter que des Octopodes n'aient toujours existé entre le Crétacé et le Miocène où se trouvent enfin les premières traces du genre *Argonauta*, uniquement sous forme des nacelles conservées (NAEF, 1922).

L'observation d'après laquelle les Octopodes « apparaissent » au Crétacé supérieur, pour « disparaître » aussitôt, ne peut donc nous renseigner sur l'origine de ce groupe (cf. DONOVAN, 1977). En particulier, elle ne peut servir d'argument décisif en faveur de l'hypothèse d'une séparation tardive des Octopodes à partir d'une ligne évolutive décapode déjà spécialisée (cf. ROGER, 1944, 1952; MANGOLD et FIORINI, 1970).

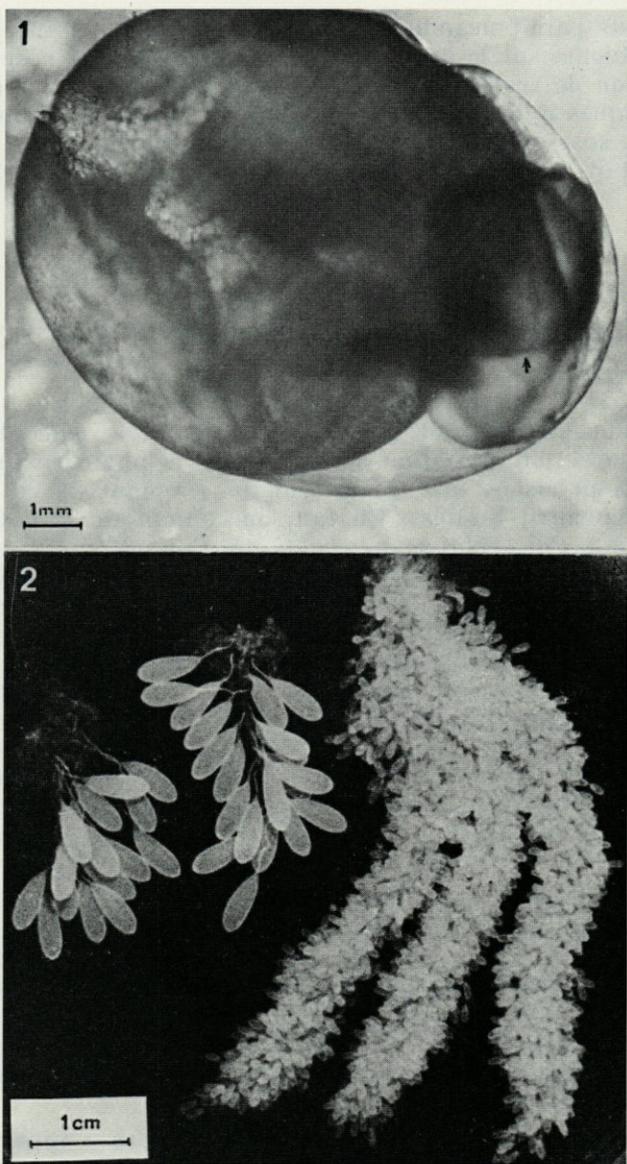


FIG. 1. — Embryon d'un Octopode cirromorphe dans son chorion (spécimen fixé). L'enveloppe externe est enlevée. A l'intérieur de l'embryon proprement dit, à droite, on reconnaît le sac vitellin interne (flèche). Pour d'autres détails, voir Fig. 16.

FIG. 2. — Cordons de ponte de deux Octopodidés, *Eledone cirrosa* (à gauche) et *Octopus vulgaris* (à droite).

NAEF (1922, 1923, 1928) et SACARRAO (1961) avaient déjà insisté sur l'idée selon laquelle la séparation des Décapodes et des Octopodes avait dû avoir lieu avant la différenciation des lignes évolutives qui aboutissent aux Sepioidea et aux Teuthoidea, classés comme ordres dans la systématique contemporaine (Voss, 1974, 1977). Si l'on accepte la conception de NAEF, on peut renvoyer ces ordres au rang de sous-ordres des Décapodes (Tableau I). Dans une étude comparée du système nerveux des Céphalopodes, YOUNG (1977) a conclu : « In spite of the obvious difficulties it seems to me to be important to retain the decapods as a unit. In the nervous system and other parts there are many striking similarities between sepoids and teuthoids, which strongly suggest that they are a common stock, distinct from that of octopods ».

Il faut enfin mentionner l'ordre monotypique des Vampyromorpha qui a été créé par PICKFORD (1939) pour une forme très particulière. Il réunit une dizaine d'espèces qui semblent toutes synonymes de *Vampyroteuthis infernalis*. Considérée autrefois comme Octopode primitif, lié aux Cirrata (cf. ROBSON, 1932), cette espèce est maintenant reconnue comme seul représentant vivant d'un groupe très ancien réunissant des caractères de Décapodes et d'Octopodes (PICKFORD, 1939; JELETZKY, 1966; YOUNG, 1977).

Vampyroteuthis est caractérisé par une couronne brachiale très semblable à celle des Octopodes cirromorphes. Cependant, entre les bras dorsal et dorso-latéral, se trouve de chaque côté un « filament rétractile » qui s'est avéré être homologue du bras dorso-latéral des Décapodes. Ceci est d'autant plus important que la différenciation de la couronne brachiale des Octopodes, au cours de leur évolution, peut être expliquée, à partir d'un ensemble de cinq paires de bras, par la disparition d'une des trois paires dorsales. NAEF (1922) a bien souligné que ce ne sont certainement pas les tentacules spécialisés des Décapodes (en position ventro-latérale) qui auraient été supprimés chez les Octopodes. Son argument crucial est l'organogenèse de la paupière primaire qui se forme essentiellement à partir de deux paires de plis tégumentaires prolongeant, de chaque côté de la tête, la base des bras latéraux (bras III et tentacules chez les Décapodes; bras II et III chez les Octopodes : voir Figure 11 B).

NAEF (1928) suppose que c'est le bras dorsal (I) des Décapodes qui manque aux Octopodes, et il présente de bons arguments pour soutenir cette hypothèse. Cependant chez les Décapodes et chez les Octopodes, deux paires de « vésicules métabrachiales » (BOLETZKY *et al.*, 1970) se forment à partir d'invaginations ectodermiques qui se situent toujours entre la base des bras dorsal et dorso-latéral, d'une part, et entre la base des bras ventral et

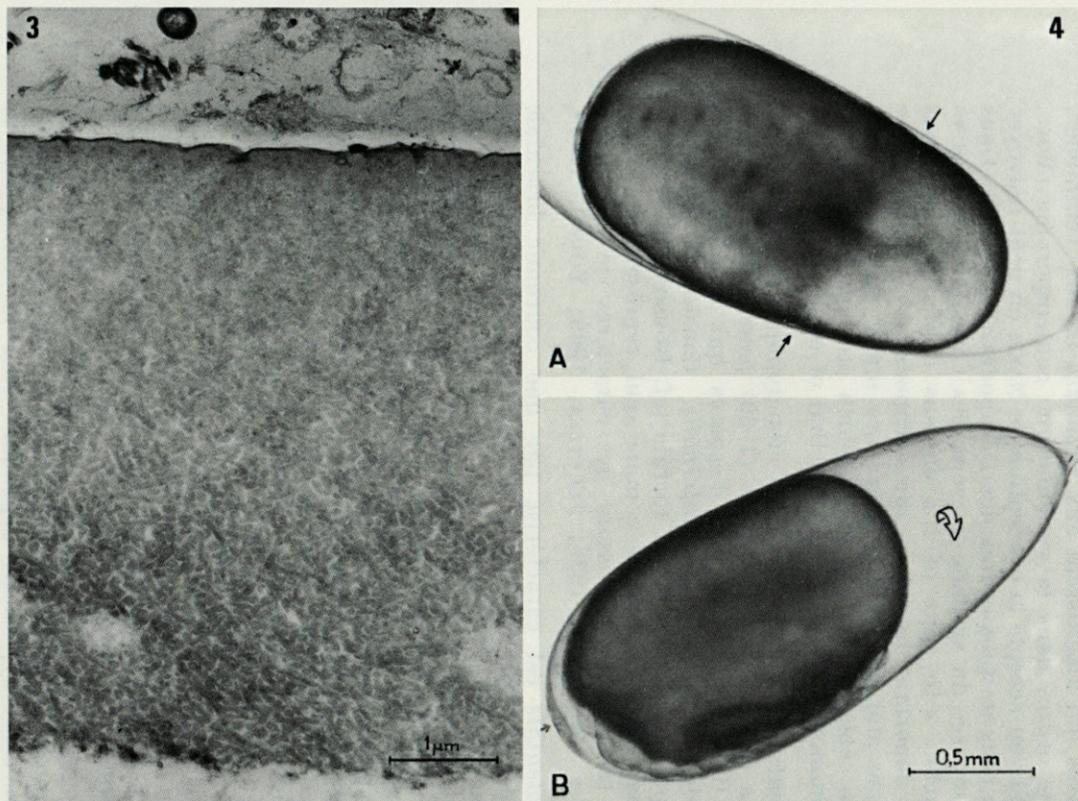


FIG. 3. — Coupe transversale du chorion d'un œuf d'*Octopus vulgaris*. A la surface du chorion (en haut), des micro-organismes se sont fixés. Noter la structure fibreuse, moins dense du côté intérieur (en bas) qu'à la surface du chorion (fixé à l'acide osmique, coupe fine contrastée au citrate de plomb).

FIG. 4. — Embryons d'*Octopus vulgaris*. A : stade VI-VII d'après Naef (1928). La calotte de l'embryon proprement dit couvre le pôle animal de l'œuf (à gauche), la partie extra-embryonnaire (future enveloppe du sac vitellin externe) couvre un tiers environ de la masse vitelline (limite de la calotte marquée par les flèches). La partie libre du vitellus est couverte uniquement du cortex plasmatique de l'œuf; elle effectue des mouvements de torsion décelables en cinématographie accélérée. B : stade VIII environ, au cours du premier retournement. Le sens de rotation autour de l'axe du chorion est indiqué par la flèche. A ce stade, le vitellus est entièrement recouvert par la calotte embryonnaire et l'enveloppe ciliée du sac vitellin externe. La petite flèche indique le micropyle fermé.

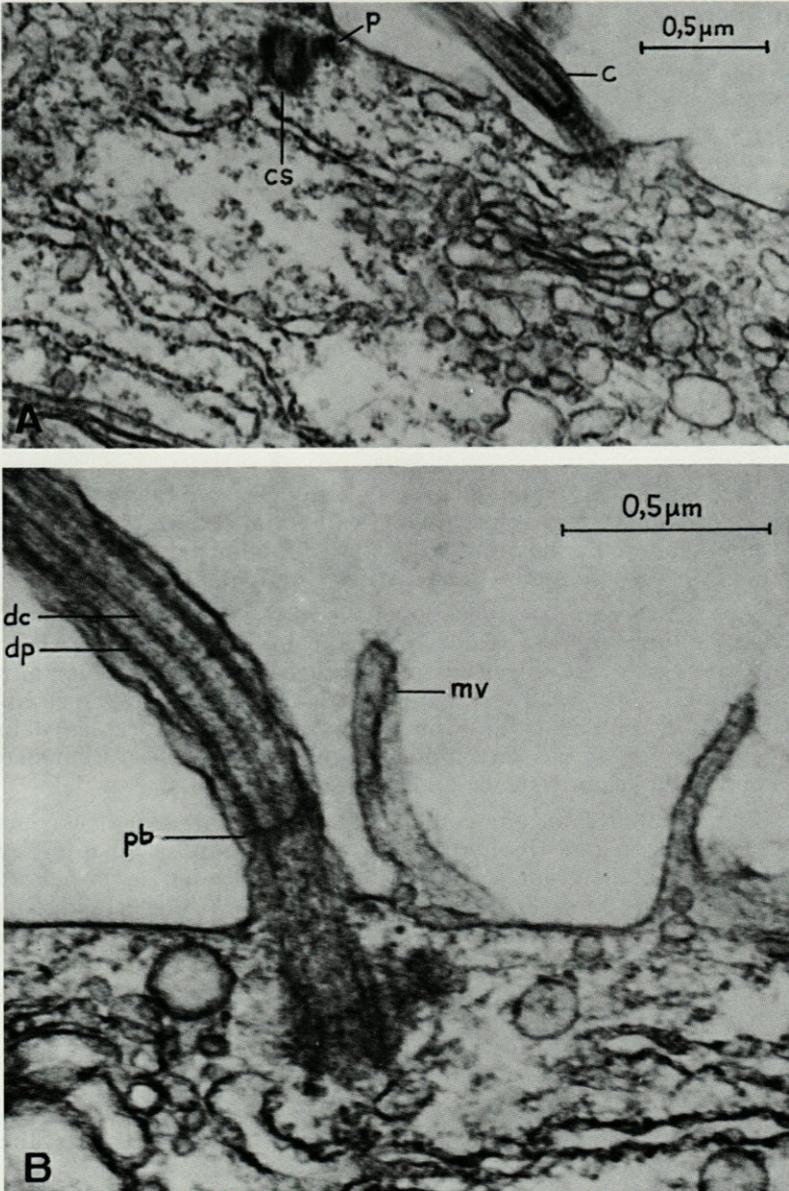


FIG. 5. — Cellules ciliées de l'enveloppe du sac vitellin externe chez l'embryon d'*Octopus vulgaris*. A : partie proximale d'un cil (c) et complexe basal d'un autre, avec le cinétosome (cs) accompagné d'un « pied » (basal foot) (p). B : base d'un cil entouré de microvilli bien espacés (mv). Au-dessus du cinétosome avec son pied, on reconnaît la plaque basale (pb) du doublet central (dc) et des doublets périphériques (dp). Ces cellules sont coupées à peu près dans le plan du battement des cils, au stade VII-VIII, peu avant le début du changement graduel de la direction de ce battement (changement responsable du premier retournement, voir texte).

ventro-latéral (tentacule chez les Décapodes), d'autre part. Etant donné la position des vésicules dorsales, il semble beaucoup plus probable que ce soit la deuxième ou la troisième paire de bras des Décapodes qui ait été éliminée chez les Octopodes. On pense évidemment à la deuxième paire si l'on considère que celle-ci est très rudimentaire chez *Vampyroteuthis*, et que l'appareil brachial de cette forme présente certains caractères typiques des Octopodes cirromorphes (cf. ROBSON, 1932).

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

STRUCTURE DE L'ŒUF

Chez tous les Octopodes, les femelles sont dépourvues de glandes nidamentaires telles qu'on les connaît chez les Décapodes. La seule glande de l'oviducte produit le matériel de l'enveloppe (Cirrata) ou du « ciment » de fixation (Incirrata) pour l'œuf.

Chez les Cirrata, le chorion (enveloppe secondaire formée dans l'ovaire) a une forme ovoïde plus ou moins allongée (Fig. 1). L'œuf très gros est entièrement entouré d'enveloppes tertiaires, notamment d'une « coque » externe très résistante qui sert aussi à sa fixation au substrat. Pour le moment, on ignore les détails de la formation de ces enveloppes (voir MEYER, 1907; EBERSBACH, 1915, pour l'anatomie de la glande de l'oviducte).

Chez les Incirrata, par contre, le chorion reste nu. Il est longiforme et étiré en une tige de fixation du côté opposé au micropyle. Notons que la différenciation en tige de cette partie du chorion s'annonce tard dans l'ovogenèse. La sécrétion de la glande de l'oviducte (FRÖSCH et MARTHY, 1975) n'entoure que l'extrémité de la tige du chorion et sert à sa fixation sur un substrat. Suivant les espèces il peut s'agir d'une fixation individuelle pour chaque œuf (cas de quelques espèces d'Octopodidés ayant des œufs de très grande taille) ou d'une fixation collective par formation d'un axe portant de nombreux œufs (Fig. 2).

La structure générale des œufs des Cirrata représente sans aucun doute la condition primitive à partir de laquelle les Incirrata ont modifié cette structure. La modification a dû être liée à la différenciation du comportement « couveur » si typique des femelles des Incirrata. La forme de ce comportement peut varier, notamment chez les familles pélagiques (NAEF, 1923; YOUNG, 1972) où la viviparité (*Ocythoe*) existe, ainsi que la différenciation d'un appa-

reil unique : la « nacelle » calcifiée que fabrique la femelle d'*Argonauta* pour abriter sa ponte.

Le comportement couveur se manifeste en une protection active des œufs tout au long du développement embryonnaire. Le chorion présente un bon substrat pour la fixation de micro-organismes (Fig. 3), mais cette colonisation est limitée, voire empêchée par la manipulation continuelle des œufs par la femelle qui assure, en même temps, un renouvellement continu de l'eau autour des œufs.

On ne sait pas encore si les femelles de certains Incirrata pélagiques émettent leurs œufs entre deux eaux, comme quelques pontes récoltées en haute mer sembleraient l'indiquer (THORE, 1949). On ne peut exclure la possibilité selon laquelle ces œufs se trouvaient dans les bras de femelles qui les ont abandonnés au moment de la capture.

Chez tous les Incirrata pélagiques dont on connaît les œufs, la taille de ceux-ci est relativement petite. Sans la tige du chorion, ils mesurent entre 1 et 3 mm de long environ. Par contre, chez les Octopodidae, tous benthiques, la taille des œufs est très variable, allant de la taille connue des formes pélagiques jusqu'à une longueur de 15 à 20 mm. On observe cette variation même parmi des espèces étroitement liées que l'on peut qualifier d'espèces « jumelles » (PICKFORD et McCONNAUGHEY, 1949).

PHASES PRÉCOCES DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

D'une façon générale, la segmentation partielle, discoïdale de l'œuf des Octopodes incirrates ressemble beaucoup à ce qu'on observe chez les Décapodes. Les différences qui existent dans la formation des premiers blastomères chez *Octopus*, *Loligo* et *Sepia* ont été décrites et discutées à plusieurs reprises, sans qu'on ait pu définir leur signification de façon précise (NAEF, 1928; FIORONI, 1978). De même, les mouvements autonomes de la masse vitelline avant son recouvrement par la calotte embryonnaire, chez les Octopodes, sont encore énigmatiques (PAINLEVÉ, 1958; ORELLI, 1960).

L'embryon proprement dit est toujours formé par les « micromères », alors que les cellules marginales (ou « macromères ») du disque germinatif sont incomplètement segmentées; elles forment le syncytium vitellin transitoire. D'après FUCHS (1973) et FIORONI (1974), il y aurait une exception chez l'Octopodidé *Eledone cirrosa* où des micromères de la partie centrale du blastoderme participeraient à la formation du syncytium vitellin. Une telle immigra-

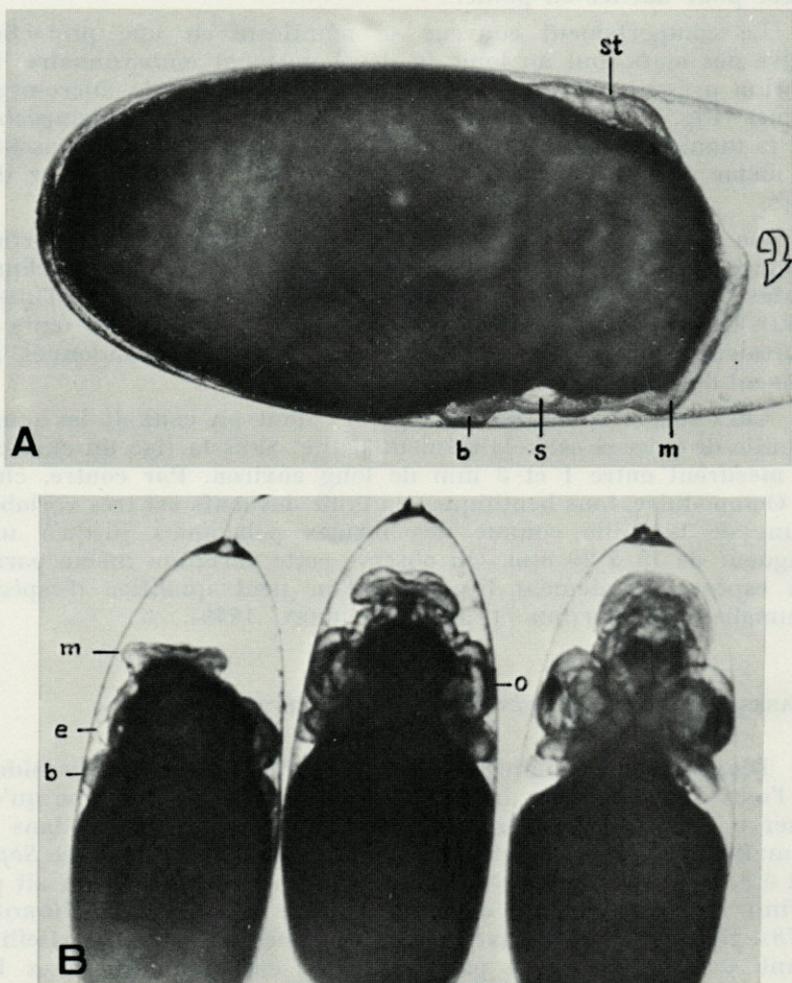


FIG. 6. — Embryons d'*Octopus vulgaris*. A : stade IX, à la fin du premier retournement; la rotation continue (flèche) dans le même sens qu'avant par rapport à l'axe du chorion, mais dans un sens inverse au précédent par rapport à l'axe de l'embryon. Dans cette vue latérale, on reconnaît le stomodéum (st), le manteau (m), le sinus sanguin transversal du côté ventral (s, «Gürtelsinus») et les ébauches des bras ventraux (b). B : stades ultérieurs : X, XII, XIV (de gauche à droite); contraction radiaire de la calotte embryonnaire pendant la phase tardive de l'organogenèse, entraînant une réduction du sac vitellin interne. En plus des ébauches déjà indiquées, on reconnaît celles de l'entonnoir (e) et de l'œil (o).

tion implique une fusion de la surface cellulaire avec la surface du syncytium. Ce processus qui va à l'encontre des processus de segmentation devra être éclairci.

Le résultat de ces processus et de la gastrulation, qui les suit est le même chez les Octopodes et les Décapodes : un disque composé d'une couche externe de cellules que l'on appelle « ectoderme », et une couche sous-jacente d'abord annulaire (ou en fer à cheval) dont la séparation en « mésoderme » et en « entoderme » définitif (complexe méso-intestinal) n'est pas encore manifeste. Sous cette couche méso-entodermique s'étend le syncytium vitellin qui peut être interprété comme la partie transitoire de l'entoderme. Ce disque embryonnaire s'agrandit en recouvrant, sous forme de calotte, la masse vitelline (Fig. 4 A).

Entre les Décapodes et les Octopodes étudiés jusqu'ici, on n'a trouvé aucune différence fondamentale quant à la disposition des « feuilletts germinatifs ». Bien que nous ne connaissions pas encore les phases précoces de l'embryogenèse des Cirrata, il est probable qu'ils ne se distinguent pas beaucoup des autres Octopodes et des Décapodes.

ORGANOGENÈSE

L'essentiel de ce que nous venons de noter pour la phase précoce de l'embryogenèse des deux groupes s'exprime dans un plan organogénétique quasi identique chez les Décapodes et les Octopodes (NAEF, 1928). Dans les détails de l'organogenèse, on note cependant certaines particularités qui se manifestent dès le début de la différenciation des organes; d'autres apparaissent plus tard. Inversement quelques particularités décrites dans la littérature se sont avérées inexistantes.

La coquille.

Le premier organe qui se différencie chez les Octopodes incirrates est le sac coquillier rudimentaire. Son invagination dans le centre de l'ébauche palléale est achevée avant même que ne débute les autres invaginations ectodermiques (stomodéum, yeux, statocystes) (APPELLÖF, 1898; NAEF, 1928; SPIESS, 1972). Après sa fermeture vers l'extérieur, ce très petit sac en forme de lentille s'agrandit en s'allongeant latéralement (Fig. 7), pour former finalement deux tubes séparés. Chez les Cirrata, ce processus est apparemment similaire, mais il s'arrête bien avant la séparation en deux parties d'un sac coquillier beaucoup plus grand.

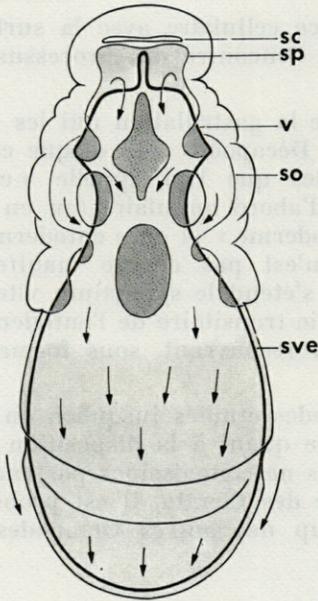


FIG. 7. — Présentation semi-schématique d'un embryon d'*Octopus vulgaris* au stade XII, en vue dorsale. Des vagues de contraction qui passent sur le sac vitellin externe (sve), du côté dorsal vers le côté ventral, maintiennent le sang en circulation constante autour du vitellus (v) et des ébauches d'organes, tels le complexe céphalique avec le sinus ophthalmique (so) et le complexe viscéral avec le sinus postérieur (sp). Le sac coquillier se présente sous forme d'un tube transversal (sc).

Chez certains Incirrata, comme par exemple *Argonauta*, la coquille (c'est-à-dire les bâtonnets latéraux qui la représentent) manque entièrement, mais l'ébauche se forme de la même manière que chez les autres espèces. La modification décrite par SACARRÃO (1949, 1952 a) pour *Tremoctopus* et *Argonauta*, où il y aurait libération et réaggrégation de cellules au cours de la formation du sac coquillier, n'a pu être confirmée.

Intestin moyen.

Le complexe médio-intestinal des Octopodes incirrates ne présente aucune différence essentielle vis-à-vis des Décapodes en ce qui concerne la disposition des ébauches. Contrairement à la description de SACARRÃO (1952 b), la poche d'encre se forme comme chez les Décapodes, c'est-à-dire comme un diverticule de la partie rectale de l'intestin (BOLETZKY, 1967; FUCHS, 1973). De même, la glande digestive avec ses annexes (« hépatopancréas ») est formée à partir d'une ébauche paire, et le jabot représente la partie antérieure de l'intestin moyen; il est homologue de la partie postérieure (non spécialisée) de l'œsophage des Décapodes (BOLETZKY et BOLETZKY, 1973; MEISTER et FIORONI, 1976; voir aussi BOLETZKY, 1978).

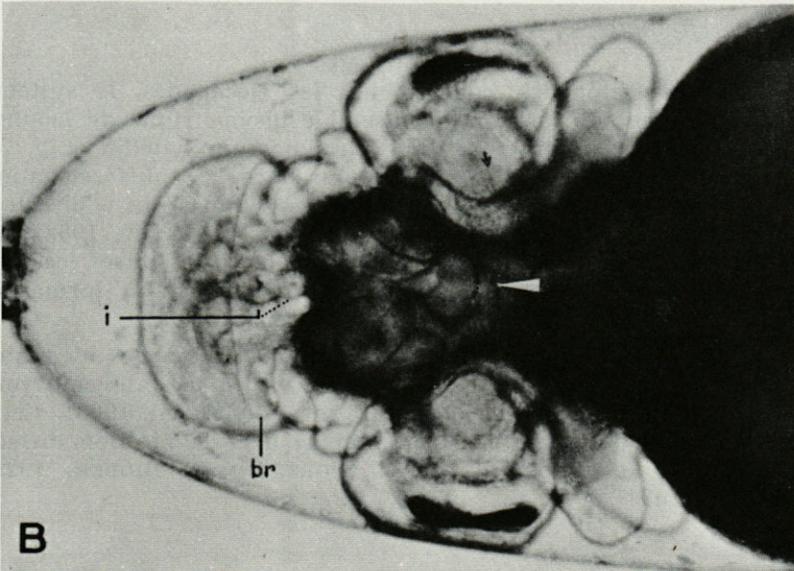
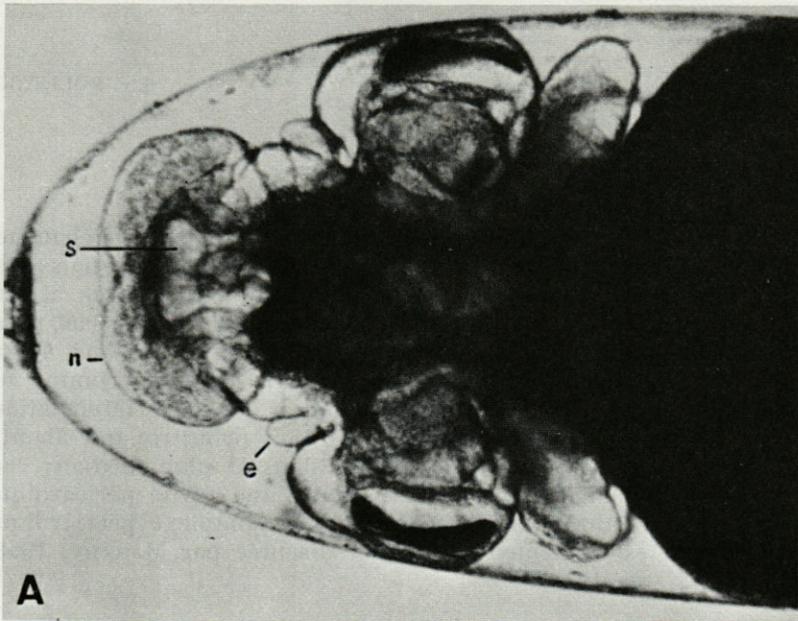


FIG. 8. — Embryon d'*Octopus vulgaris* au stade XII-XIII. A : vue dorsale. Entre la partie céphalique avec les yeux, marqués par la rétine pigmentée, et le complexe palléo-viscéral se trouve la poche de l'entonnoir (e). A l'intérieur de la bourse palléale, on reconnaît le sinus postérieur (s) avec deux vaisseaux parallèles venant de la partie céphalique; ce sont les veines caves situées du côté ventral, de part et d'autre de l'intestin et de la poche d'encre (voir B). Sur la face postérieure, les nageoires rudimentaires (n) s'élèvent sous forme de bourrelets transversaux. B : même embryon en vue ventrale, montrant l'intestin (i) avec la poche d'encre (à droite), les branches (br), l'extrémité du tube de l'entonnoir (flèche blanche), et le bord du repli (petite flèche noire) qui formera la partie ventrale de la paupière primaire (cf. Fig. 11 B). Noter la forme encore arrondie des ébauches des bras.

Complexe coelomique.

Ce complexe se différencie à partir d'une paire d'ébauches complexes, dont chacune contient trois zones donnant naissance respectivement à la gonade (zone médiale), au péricardium et aux « glandes péricardiques » (zone dorso-latérale), et au sac rénal (zone ventro-latérale) (MARTHY, 1968). Contrairement aux Décapodes, chez lesquels l'ébauche de la gonade apparaît comme un complexe unique dès les premiers stades de sa différenciation, on trouve chez les Octopodes une condition primitive qui aboutit ensuite à la fusion des deux ébauches dans le plan médian; ceci s'observe également lors de la formation d'une cavité péricardique unique (la réduction spatiale ultérieure du complexe péricardique chez *Octopus* est également décrite et discutée par MARTHY, 1968; voir aussi NAEF, 1912).

Système circulatoire.

Chez les Octopodes, comme chez les Décapodes, le système veineux se forme à partir d'un ensemble bisymétrique de lacunes qui se développent d'abord autour du syncytium vitellin (Fig. 7). Le système artériel se différencie plus tard. La différenciation du cœur artériel des Octopodes incirrates semble plus « directe » que chez les Décapodes; ainsi chez *Octopus* (BOLETZKY, 1968), on n'observe pas l'ébauche d'une aorte céphalique paire (cas de *Loligo*) dont l'élément gauche disparaît peu après sa formation (NAEF, 1909, 1910).

Le grand sinus mésentérique, typique des Octopodes incirrates (absent chez les Cirrata !), se différencie à partir du sinus embryonnaire qui entoure le sac vitellin interne (BOLETZKY, 1968). Cette différenciation particulière est en rapport avec la position du sac vitellin dans le complexe viscéral (PORTMANN et BIDDER, 1929; BOLETZKY, 1974).

Système nerveux.

L'organogenèse du système nerveux des Octopodes n'a jamais été décrite en détail. Cette lacune sera en partie comblée par une étude du développement du système nerveux d'*Octopus vulgaris* actuellement en cours (MARQUIS, communication personnelle) (pour la morphométrie du système nerveux central des animaux nouveaux, voir FRÖSCH, 1971).

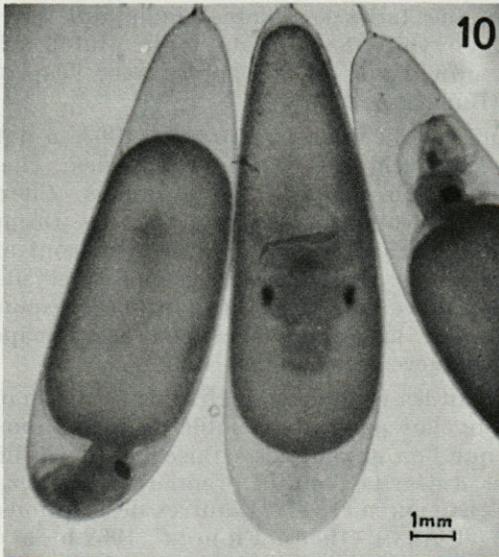
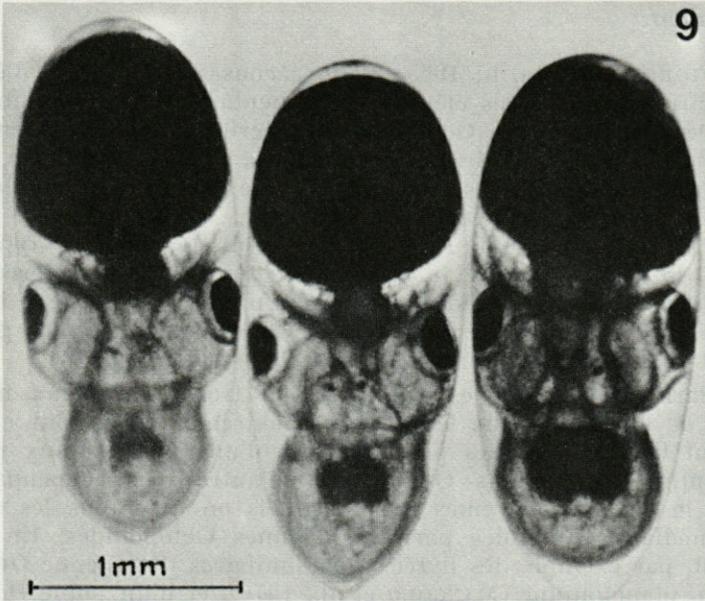


FIG. 9. — Trois embryons d'*Octopus vulgaris* entre les stades XV et XVI, montrant (de gauche à droite) l'agrandissement secondaire du sac vitellin interne.

FIG. 10. — Trois embryons d'*Octopus briareus*, à peu près au même stade de développement que les embryons de la figure 9. Noter la petite taille de l'animal par rapport à la grande masse vitelline. L'embryon à gauche n'a pas effectué le premier retournement, celui du milieu est en position intermédiaire du fait d'un retournement retardé. L'embryon à droite a effectué le retournement de façon normale.

Tégument.

FIORONI (1962 a, b; 1965; 1970) a consacré une série d'études à la différenciation des éléments tégumentaires chez les embryons des Décapodes et des Octopodes. Il décrit le développement des chromatophores et des iridophores dans la zone sous-cutanée. Tous les jeunes Céphalopodes ont une « livrée » chromatique plus ou moins élaborée au moment de l'éclosion, suivant l'espèce et la taille du jeune animal. FIORONI (1965) distingue deux types de livrée, l'un qu'il appelle le type « planctonique », caractérisé par une faible densité en chromatophores, plutôt transparent, l'autre qu'il appelle « benthique », caractérisé au contraire par une grande densité en chromatophores et une faible transparence.

Parmi les Octopodes incirrates, on trouve ces deux mêmes types de livrée, et dans leurs formes extrêmes, elles sont effectivement liées aux jeunes planctoniques d'une part, et aux jeunes benthiques de certains Octopodidés d'autre part. Cependant il s'agit là de deux extrêmes entre lesquels on note tous les stades intermédiaires possibles parmi les jeunes Octopodidés. En comparant, par exemple, les livrées très similaires d'un jeune *Octopus salutii*, planctonique (MANGOLD et al., 1976), et d'un jeune *Octopus joubini*, de taille semblable, mais qui est benthique (BOLETZKY, 1969), on voit que c'est la taille plutôt que le mode de vie du jeune animal qui est en rapport avec l'aspect de la livrée chromatique (BOLETZKY, 1977).

Quant à l'épiderme, FIORONI (1963) a noté une nette différence entre les Décapodes et les Octopodes; elle concerne surtout la différenciation des cellules à mucus. Chez les Octopodes, elles sont moins volumineuses que chez les Décapodes. Les cellules de la glande d'éclosion (organe de Hoyle) sont moins concentrées chez les Octopodes que chez les Décapodes, et elles sont limitées à une bande transversale (Fig. 11 C) qui correspond aux deux branches latérales de la glande d'éclosion des Décapodes qui, elle, est en forme d'ancre (cf. ORELLI, 1959).

Enfin les Octopodes incirrates se distinguent de tous les autres Céphalopodes par un ensemble de formations transitoires du tégument que l'on appelle les « faisceaux de Kölliker », d'après l'auteur qui les a décrits pour la première fois chez les embryons d'*Argonauta* (KÖLLIKER, 1844). D'autres descriptions sont dues à QUERNER (1927) et ADAM (1939). FIORONI (1962 b) a étudié leur développement embryonnaire chez *Octopus vulgaris*. La structure fine et le fonctionnement de l'ensemble formé par ces faisceaux, leur gaine et la musculature dermale (ensemble appelé « organe de Kölliker ») ont été décrits plus récemment (BOLETZKY, 1973 a; BROCCO et al., 1974).

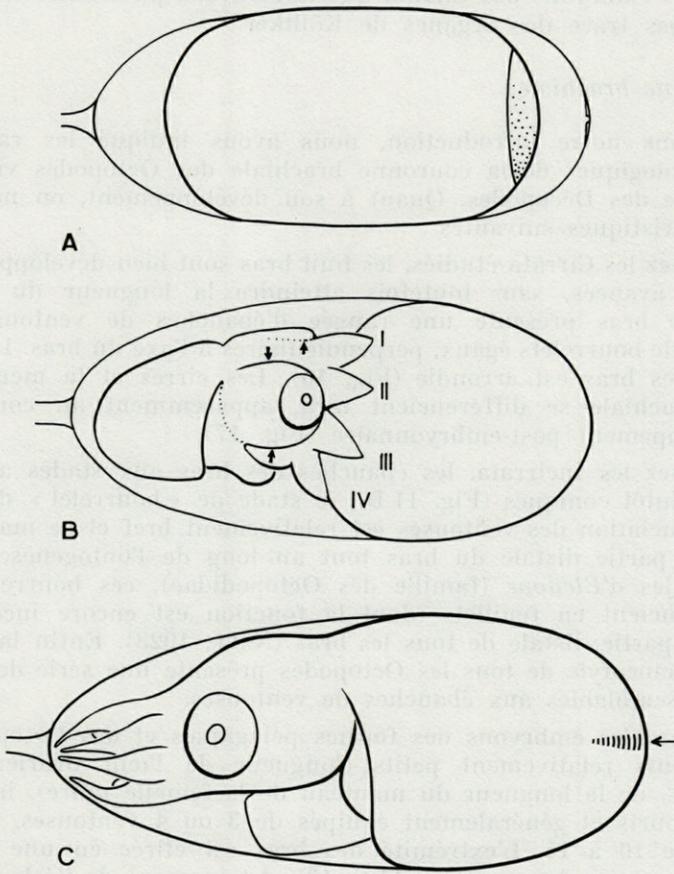


FIG. 11. — Présentation semi-schématique de trois stades du développement embryonnaire d'*Octopus vulgaris*. A : stade pré-organogénétique; la calotte cellulaire ne couvre qu'une petite partie du vitellus au pôle animal de l'œuf, sous le micropyle du chorion. B : stade XV environ, à la fin de l'organogenèse proprement dite, en position inverse par rapport à l'orientation initiale à l'intérieur du chorion. Le volume de l'œuf a augmenté. L'organisation de l'embryon à ce stade correspond en grande partie à l'organisation adulte. Mis à part l'organe vitellin transitoire, cette organisation est encore incomplète en ce qui concerne le recouvrement de la masse buccale par la base des bras dorsaux (I) et le recouvrement des parties latérales de la tête avec l'œil par les bases des bras latéraux (II et III) se prolongeant en replis tégumentaires (paupière primaire). C : l'embryon au stade XX, après le second retournement et la résorption du sac vitellin externe. L'animal est prêt à éclore, en ouvrant le chorion à l'aide de sa glande d'éclosion (flèche). Le volume de l'œuf a atteint son maximum sous la pression osmotique du liquide péri-embryonnaire (hypertonique par rapport à l'eau de mer).

Les embryons des Cirrata que nous avons pu étudier ne montrent pas trace des organes de K lliker.

Couronne brachiale.

Dans notre introduction, nous avons indiqu  les rapports morphologiques de la couronne brachiale des Octopodes vis- -vis de celle des D capodes. Quant   son d veloppement, on note les caract ristiques suivantes :

Chez les Cirrata  tudi s, les huit bras sont bien d velopp s aux stades avanc s, sans toutefois atteindre la longueur du corps. Chaque bras pr sente une rang e d' bauches de ventouses en forme de bourrelets  gaux, perpendiculaires   l'axe du bras. L'extr mit  des bras est arrondie (Fig. 16). Les cirres et la membrane interbrachiale se diff rencient tard, apparemment au cours du d veloppement post-embryonnaire (Fig. 17).

Chez les Incirrata, les  bauches des bras aux stades avanc s sont plut t coniques (Fig. 11 B), le stade de « bourrelet » dans la diff renciation des ventouses est relativement bref et se manifeste sur la partie distale du bras tout au long de l'ontog nese. Chez les m les d'*Eledone* (famille des Octopodidae), ces bourrelets se diff rencient en feuillettes (dont la fonction est encore inconnue) sur la partie distale de tous les bras (NAEF, 1923). Enfin la ligule de l'hectocotyle de tous les Octopodes pr sente une s rie de bourrelets semblables aux  bauches de ventouses.

Chez les embryons des formes p lagiques et des Octopodid s aux  ufs relativement petits (longueur de l' uf ovarien m r 2   7 % de la longueur du manteau de la femelle m re), les bras sont courts et g n ralement  quip s de 3 ou 4 ventouses, jamais plus de 10   15. L'extr mit  des bras est  tir e en une pointe plus ou moins longue (Fig. 11 C, 13). Au moment de l' closion, la longueur des bras ne d passe pas la moiti  de la longueur du corps, m me chez les jeunes animaux d'*Octopus dofleini martini* qui ont jusqu'  14 ventouses par bras (GABE, 1975).

Chez les Octopodid s qui ont des  ufs d'une taille relativement grande (longueur de l' uf 12   25 % de la longueur du manteau des femelles m res), la croissance des bras est par contre, plus rapide d s l'organog nese.

Nageoires.

Parmi les Octopodes, seuls les Cirrata ont de v ritables nageoires, homologues de celles des D capodes. Chez les embryons aux stades avanc s que nous avons vus, ces nageoires sont d j  tr s

développées (Fig. 16). Leur musculature est plus dense que celle de la bourse palléale. La base des nageoires est attachée aux parties latérales du sac coquillier non divisé.

Chez les embryons des Incirrata, on peut déceler deux bourrelets latéraux sur la partie caudale du manteau entre les stades IX et XIV de NAEF (1928) (Fig. 8 A). Cette formation paire ressemble aux ébauches des nageoires des Décapodes, et elles sont situées au-dessus du sac coquillier qui s'allonge latéralement pour former les deux tubes séparés décrits plus haut. Il est donc justifié d'admettre que ces bourrelets sont les ébauches de nageoires oblitérées. Ils disparaissent complètement au cours des stades tardifs du développement embryonnaire.

Les bords tégumentaux que beaucoup d'Octopodes adultes peuvent produire instantanément sur le côté ventro-latéral du manteau n'ont aucun rapport avec les nageoires; ces bords sont réalisés par la musculature tégumentaire, tout comme les papilles et tubercules qui n'apparaissent que par la contraction momentanée de certains muscles de la peau (phénomènes connus également chez la Seiche).

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE TARDIF

L'organogenèse proprement dit est essentiellement achevée aux alentours des stades XIV à XV de NAEF (1928) (Fig. 6 B). Elle est suivie de la phase de coordination fonctionnelle des organes et de l'achèvement des différenciations tissulaires. La durée de cette phase tardive, par rapport à la durée de l'organogenèse, est fonction du volume des réserves vitellines.

Comme chez les Décapodes, la taille relative de l'embryon proprement dit aux stades organogénétiques est inversement proportionnelle à la taille absolue de l'œuf. Plus l'œuf est grand, plus l'embryon est petit par rapport à la masse vitelline qu'il doit absorber pendant la phase tardive du développement embryonnaire (Fig. 9, 10) donc plus cette phase tardive est longue par rapport à la durée de l'organogenèse (cf. BOLETZKY, 1974 b).

La masse vitelline est distribuée dans les sacs externe et interne de l'organe vitellin, communiquant par le « col vitellin » qui est situé sous l'oesophage. La partie intra-embryonnaire est très réduite à la fin de l'organogenèse, en raison surtout de la contraction radiaire que la calotte embryonnaire subit au cours de l'organogenèse (Fig. 6 B).

Aux stades suivants du développement embryonnaire tardif, ce sac interne est à nouveau agrandi par le transfert de vitellus provenant du sac externe (PORTMANN, 1926) (Fig. 9).

Chez les Décapodes, le sac vitellin interne est alors différencié en plusieurs lobes ou compartiments qui contiennent aux stades tardifs une masse considérable de vitellus. Chez les Octopodes, par contre, le sac interne reste simple, et toujours en position rostrale vis-à-vis de l'estomac. Il peut être fortement agrandi (BOLETZKY, 1971 b), mais normalement il est moins volumineux que chez les Décapodes (SACARRÃO, 1956). Chez *Eledone moschata*, il ne s'agrandit même plus du tout (SACARRÃO, 1943; BOLETZKY, 1975 a).

Dans tous les cas, l'absorption du vitellus se poursuit de la même façon tout au long de l'existence de l'organe vitellin. Le sac vitellin externe reste en communication avec le sac interne, et son sinus sanguin en particulier (recevant les éléments nutritifs émis par le syncytium vitellin) reste en communication avec le système circulatoire de l'animal (BOLETZKY, 1968).

RETOURNEMENTS DE L'EMBRYON

Au cours de l'organogenèse, mais apparemment sans rapport fonctionnel avec les processus qui se déroulent dans l'embryon, celui-ci change de position dans le chorion. Ce phénomène, très brièvement mentionné par LANKESTER (1875) a été redécouvert par PORTMANN (1933). NAEF (1928) n'avait en fait pas réalisé ce que signifiait l'orientation « incorrecte » qu'il avait observée chez certains embryons. PORTMANN a aussi décrit en détail un second retournement par lequel l'animal revient à sa position initiale dans le chorion vers la fin du développement embryonnaire (cf. PORTMANN, 1937). Chez *Argonauta*, ces retournements n'ont pas lieu.

Le premier retournement est réalisé par le mouvements des cils qui couvrent l'enveloppe du sac vitellin externe et qui effectuent un changement coordonné de la direction de leur battement (Fig. 4, 5, 6; BOLETZKY, 1971 a). Ce retournement est souvent retardé chez les œufs de grande taille (Fig. 10; BOLETZKY, 1969); il n'est d'ailleurs pas essentiel pour un développement embryonnaire normal (BOLETZKY, 1971 b).

Ce premier retournement est donc effectué par un appareil également présent chez les Décapodes et qui sert toujours au brassage du liquide péri-embryonnaire. Mais chez les Décapodes, les cils du sac vitellin externe ne semblent pas changer la direction de leur battement (RANZI, 1926). On a longtemps cru que cette couverture ciliaire du sac vitellin externe n'existait pas chez les Octopodes; contrairement aux Décapodes, le tégument de l'embryon proprement dit en est effectivement dépourvu (FIORONI, 1962 a).

L'appareil basal des cils d'*Octopus* (Fig. 5) se distingue à plusieurs points de vue de celui des cils qui couvrent le sac vitellin de

Loligo (BOLETZKY, 1973 b). L'étude comparée du développement des systèmes ciliaires chez les embryons des différents groupes de Céphalopodes permettra peut-être de mieux comprendre l'étrange phénomène du premier retournement dont la signification nous échappe pour le moment.

Le second retournement qui a lieu vers la fin du développement embryonnaire n'est pas moins énigmatique que le premier. C'est un mouvement actif sous forme d'un « moulinet » dorsal qui peut même être effectué plusieurs fois (BOLETZKY, 1969). Normalement il restitue à l'embryon sa position initiale, position optimale pour l'éclosion (Fig. 11 C). Mais on ne peut nier le fait que l'animal est parfaitement capable d'éclore dans la position inverse, c'est-à-dire du côté de la tige du chorion (BOLETZKY, 1966).

Il est évident que la condition préalable pour de tels retournements est la forme oblongue du chorion qui, de plus, est étroit et laisse à l'embryon peu de liberté de mouvement. Chez les Décapodes, l'embryon ne rencontre cette condition qu'aux stades précoces de son développement; puis le volume du liquide péri-embryonnaire augmente, en gonflant le chorion qui devient alors globulaire.

Nous ignorons encore si des processus comparables aux deux retournements existent chez les embryons des Cirrata qui ont un chorion plus ou moins longiforme suivant les espèces.

ECLOSION

Par l'action enzymatique de l'organe de Hoyle, situé sur la partie caudale du manteau, l'animal ouvre le chorion en le dissolvant localement (Fig. 12 A). On ignore encore comment se déclenche l'activité de l'animal. Il est probable que chez les Octopodes, comme chez les Décapodes (MARTHY *et al.*, 1976), l'activation prématurée est inhibée par une substance contenue dans le liquide péri-embryonnaire, mais nous ne savons pas encore comment cette inhibition est finalement levée.

Dans le cas des jeunes Octopodidés aux bras longs, l'animal sort du chorion à l'aide de ses bras. Dans le cas des jeunes Octopodes aux bras courts il y a une combinaison de mouvements d'extension rapides du corps avec l'accrochement automatique du tégument sur le bord de la fente d'éclosion. Cet accrochement est rendu possible par la structure et l'orientation des faisceaux de Kölliker dans la peau : leurs extrémités étant orientées vers l'avant du corps, ils empêchent le tégument de glisser vers l'intérieur du chorion lorsque l'animal se contracte avant chaque extension du corps (Fig. 12 B, C) (BOLETZKY, 1966).

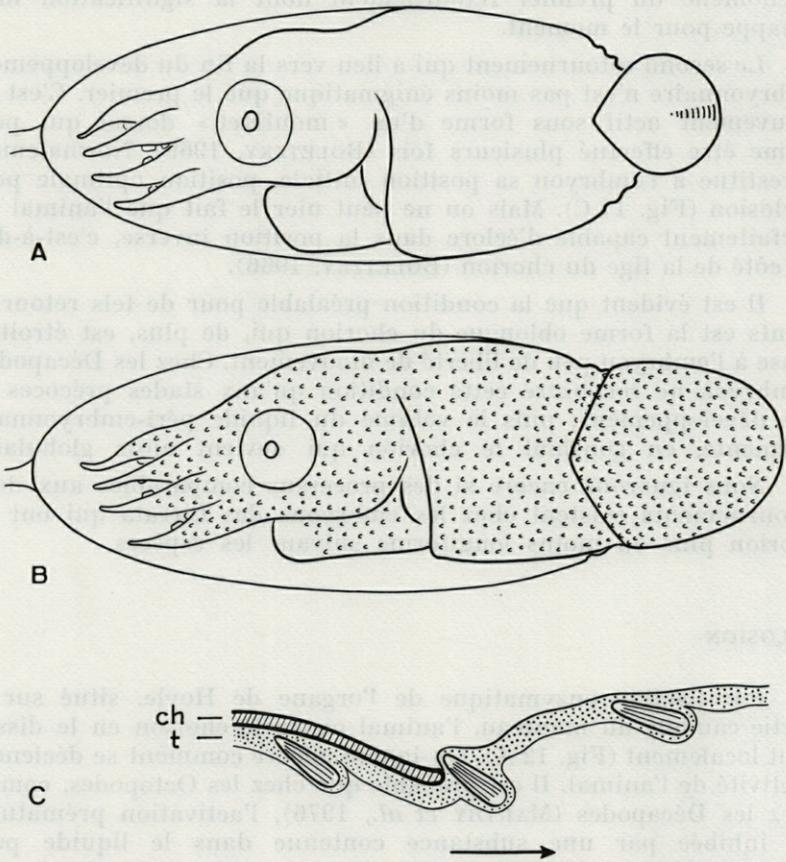


FIG. 12. — L'éclosion chez *Octopus vulgaris*. A : par la libération des enzymes de la glande d'éclosion, l'animal a pratiqué une fente dans le chorion. Au moment de sa perforation, le chorion se contracte en perdant sa tension élastique. Par cette diminution du volume interne de l'œuf, l'extrémité du manteau est poussée par la fente qui reste alors bouchée. B : pour sortir entièrement, l'animal effectue des mouvements d'extension en longueur, mouvements précédés de contractions. C : pendant ces contractions, le tégument (t) est retenu au bord de la fente du chorion (ch) par les extrémités des faisceaux de Kölliker (voir texte) qui agissent comme crochets sous la pression du bord. Le « sens unique » (flèche) du mouvement d'éclosion est ainsi assuré sans l'intervention des bras.

Précisons toutefois qu'il n'y a pas de séparation vraiment nette entre les deux modes que nous venons d'indiquer, car chez certains jeunes animaux aux bras courts (*Scaeurgus unircirrhus*), ces bras agissent déjà de la manière typique des formes benthiques aux bras longs (BOLETZKY, 1977 b).

DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Nos connaissances sur le développement post-embryonnaire des Octopodes incirrates sont encore limitées essentiellement à la famille des Octopodidae. En effet, c'est la seule famille benthique (avec les Idiopodidae, famille douteuse, susceptible d'être mise au rang d'une sous-famille des Octopodidés), donc la seule qui puisse facilement être étudiée en aquarium.

Quant aux Incirrates pélagiques, les observations sur le vivant sont déjà rares en ce qui concerne les animaux adultes; elles font entièrement défaut pour leur développement post-embryonnaire.

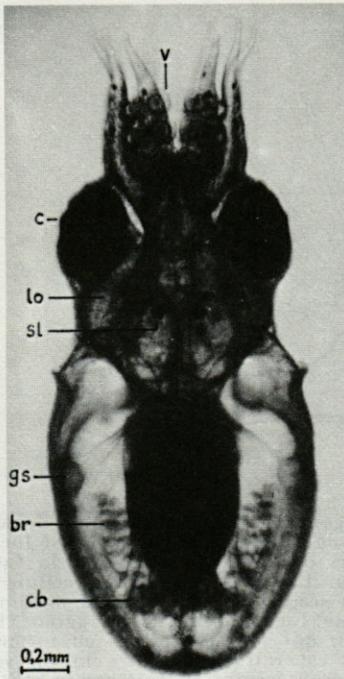


FIG. 13. — Jeune *Octopus vulgaris*, fraîchement éclos, en vue ventrale. Chaque bras est muni de trois ventouses (v). L'œil avec son cristallin (c) est très gros, et le volume des lobes optiques (lo) dépasse largement celui des autres centres nerveux. Dans les grandes statocystes, on reconnaît le statolithe (sl). NB : les autres tâches sombres sont des chromatophores dans le tégument ! La masse viscérale comprend, entre le jabot et la glande digestive, le reste du sac vitellin interne (masse sombre). L'estomac, le caecum ainsi que le cœur artériel sont situés entre les deux cœurs branchiaux (cb) qui pompent le sang veineux dans les branchies (br). Chez les Octopodes, les ganglions stellaires (gs) sont en position latérale.

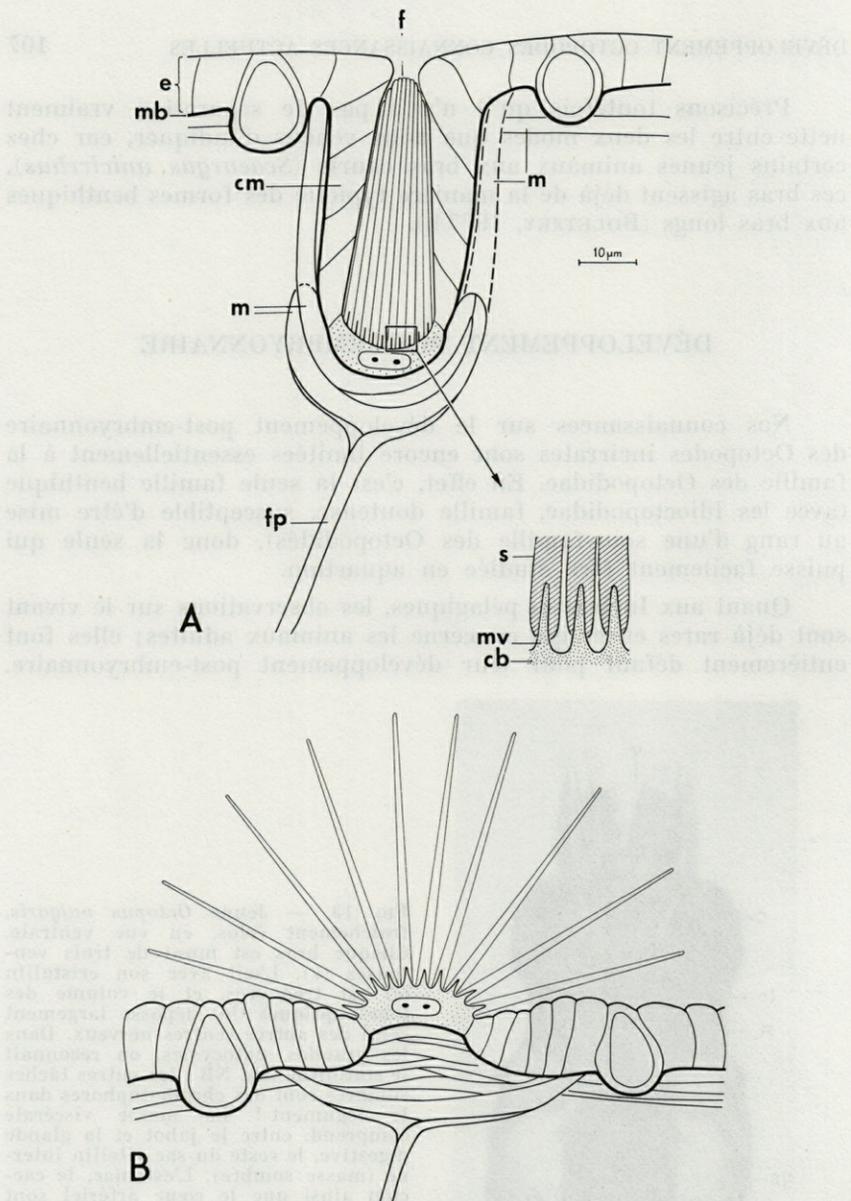


FIG. 14. — A : coupe schématique d'un organe de Kölliker avec son faisceau de soies de matière organique (f). La gaine de cellules murales (cm) est formée par une invagination ectodermique au cours de l'organogenèse, avec la future cellule basale (cb) du faisceau au milieu. La surface de cette cellule est différenciée en microvilli (mv) dont chacun sécrète une soie (s). La membrane basale (mb) de l'épiderme (e) est continue tout autour de la gaine et la cellule basale et les sépare des muscles (m) qui sont concentrés en forme de gobelet à la base de l'organe. Ce gobelet est rattaché à la « cloison sous-cutanée » par la fibre profonde (fp). B : faisceau évaginé et étalé par la contraction de la musculature de l'organe.

La récolte de différents stades juvéniles dans le plancton permet toutefois de supposer que tous les jeunes animaux des sept familles pélagiques mènent la vie pélagique des adultes.

Les proportions du corps de ces jeunes pélagiques aux bras courts se retrouvent chez les jeunes Octopodidés planctoniques (Fig. 13) issus d'œufs de taille relative petite (2 à 7 % de la longueur dorsale du manteau des adultes). La taille de ces jeunes Octopodidés, exprimée en pourcentage de la taille « moyenne » des adultes mûrs varie de 2 à 4 % environ (Fig. 15; BOLETZKY, 1976).

Or, puisque les adultes de tous les Octopodidés vivent essentiellement au fond, les jeunes animaux planctoniques ou micro-nectoniques doivent tôt ou tard abandonner leur mode de vie post-embryonnaire. Les détails de ce changement ont été décrits chez *Octopus vulgaris* (ITAMI et al., 1963). Les auteurs japonais ont réussi à élever les jeunes animaux au-delà du changement de comportement par lequel le mode de vie est déterminé. Ils ont observé que les animaux qui avaient atteint une taille de 7 mm environ (longueur du manteau) se posaient de plus en plus fréquemment au fond de l'aquarium, pour finalement y rester, à l'exception des déplacements à la nage que tout Céphalopode benthique effectue de temps à autre.

Les proportions du corps de ces animaux changent graduellement. Au stade où ils « deviennent benthiques », ils ont des bras d'une longueur à peu près égale à la longueur du corps, et ces bras sont équipés chacun d'une vingtaine de ventouses environ.

Ces mêmes proportions sont acquises dès l'éclosion chez les jeunes Octopodidés issus d'œufs relativement grands (12 à 25 % de la longueur du manteau des adultes), et qui mènent la vie benthique des adultes (Fig. 15).

Si la taille relative des jeunes animaux et les proportions de leur corps permettent de bien distinguer deux types de jeunes animaux chez les Octopodidés, la séparation est moins nette en ce qui concerne les détails de leur comportement. Car les « éléments benthiques » (typiques du comportement des adultes) peuvent apparaître dès l'éclosion chez certains jeunes qui appartiennent clairement à la catégorie des jeunes planctoniques de par leur comportement (encore) dominant de nageur et les proportions du corps (BOLETZKY, 1977 a). Le critère le plus facile pour distinguer les deux catégories de jeunes Octopodidés au moment de l'éclosion est donc la longueur relative des bras : ≤ 50 % de la longueur du manteau chez les jeunes planctoniques; \geq longueur du manteau chez les jeunes benthiques (FISHER, 1925; BATHAM, 1957; DEW, 1959; BROUGH, 1965; ÖVERATH et BOLETZKY, 1974; GABE, 1975; BOLETZKY, 1969, 1976, 1977 a, b).

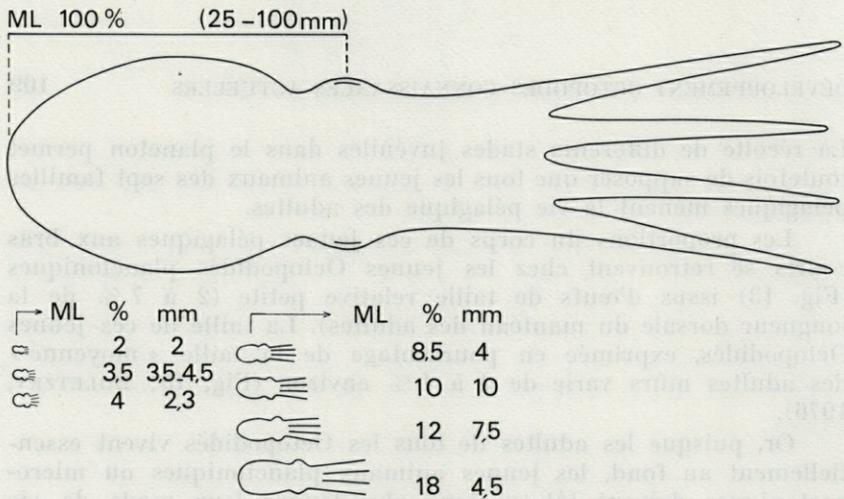


FIG. 15. — Présentation schématique du rapport, chez les Octopodidés, entre la taille relative des animaux nouveau-nés (longueur du manteau ML en pourcentage de la ML des adultes), leurs proportions (longueur des bras par rapport à la longueur du corps), et leur mode de vie post-embryonnaire. La taille du jeune animal est évidemment fonction de la taille absolue de l'œuf (cf. Fig. 2 et 10). Les proportions de son corps ainsi que son mode de vie sont par contre fonction de sa taille (donc aussi de la taille de l'œuf dont il est issu) par rapport à la taille de l'adulte. Dans la colonne de gauche, quelques jeunes planctoniques : *Octopus vulgaris* (taille relative 2 %), *Octopus salutii* et *Eledone cirrosa* (3,5 %), *Hapalochlaena lunulata* (4 %). Dans la colonne droite, quelques jeunes benthiques : *Hapalochlaena maculosa* (8,5 %), *Eledone moschata* (10 %), *Octopus briareus* (12 %), *Octopus joubini* (18 %).

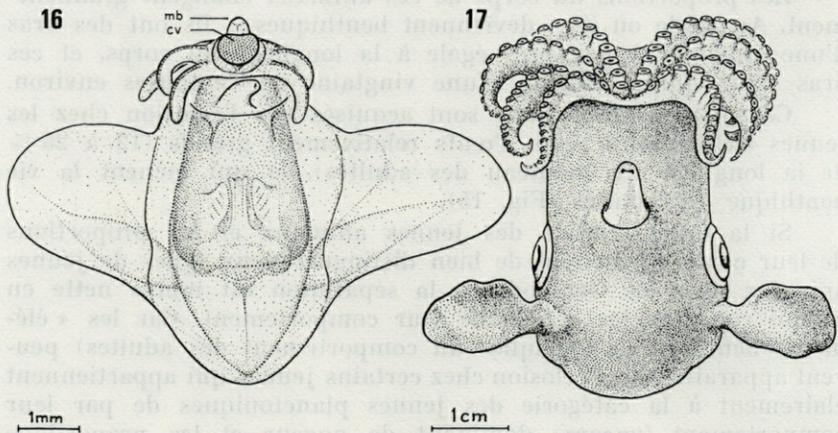


FIG. 16. — Embryon d'un Octopode cirromorphe. Il s'agit du spécimen présenté dans la figure 1. L'embryon est détaché du grand sac vitellin externe et présente, dans cette vue ventrale, le col vitellin en coupe (cv). La masse buccale (mb) est encore en position rostrale par rapport aux bras. Par transparence, on voit à l'intérieur du tégument très flasque la bourse musculaire du manteau et, de chaque côté, le « support » central des nageoires. La masse viscérale est concentrée sur la face ventrale du sac vitellin interne, avec l'intestin et les deux branchies groupés ensemble.

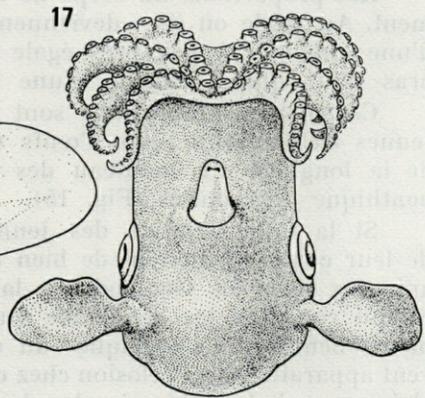


FIG. 17. — Vue ventrale d'un jeune Octopode cirromorphe, d'après Hoyle, 1886 (sur la figure originale, les ébauches de cirres ne sont pas décelables. Elles apparaissent uniquement sur la vue latérale du même spécimen).

L'allure de la croissance ultérieure des bras peut varier d'une espèce à l'autre. La disparité entre la croissance des différents bras est poussée à l'extrême chez un petit Octopodidé dont on connaît surtout des stades juvéniles pélagiques. Dans ce cas particulier, la troisième paire de bras devient beaucoup plus longue que les autres. Il s'agit de *Macrotritopus*. REES (1954) a analysé tout le matériel alors disponible qui provenait de l'Atlantique, et a conclu que les différentes espèces de *Macrotritopus* n'étaient que différents stades juvéniles de *Scaevirus unicolor*. Cependant cette espèce ne montre pas trace d'une croissance accélérée de la troisième paire de bras, ni au début du développement post-embryonnaire (BOLETZKY, 1977 b), ni à l'état sub-adulte ou adulte (NAEF, 1923). L'existence d'un stade de « *Macrotritopus* » chez *Scaevirus unicolor* paraît donc très douteuse. Il est beaucoup plus probable que ces formes soient des stades juvéniles d'une ou de plusieurs espèces caractérisées, à l'état adulte, par la longueur nettement supérieure de la troisième paire de bras.

Contrairement aux connaissances encore très fragmentaires sur le développement des jeunes Octopodes pélagiques et des jeunes planctoniques de beaucoup d'Octopodidés, le développement des jeunes benthiques de bon nombre d'espèces (surtout du genre *Octopus*) est maintenant bien connu. Le comportement, les taux de croissance, la durée du développement entre l'éclosion et la maturité sexuelle, et la longévité ont été déterminés pour plusieurs Octopodidés (MESSENGER, 1963; NIXON, 1966, 1969; BOLETZKY et BOLETZKY, 1969; WELLS et WELLS, 1970; BORER, 1971; THOMAS et OPRESKO, 1973; TRANTER et AUGUSTINE, 1973; MANGOLD et BOLETZKY, 1973; VAN HEUKELEM, 1973; BRADLEY, 1974; BOLETZKY, 1975 b; MANGOLD *et al.*, 1976; JOLL, 1977; HANLON, 1977).

Il s'est avéré que le cycle de reproduction des plus petites espèces, comme chez certains Décapodes, peut s'achever en 6 mois (par exemple *Octopus joubini*), alors que chez les espèces de grande taille, sa durée varie entre un et deux ans ou plus (BOLETZKY, 1974 a).

Quant aux Cirrata, nous ne savons pratiquement rien sur leur développement post-embryonnaire. Le plus jeune spécimen décrit est probablement celui que HOYLE (1883) a trouvé dans le matériel récolté au cours de la campagne du « *Challenger* ». Il s'agit d'un animal dont les bras sont encore relativement courts; la membrane interbranchiale n'est pas encore très développée (Fig. 17). Un fait particulièrement intéressant est la différenciation tardive des cirres à côté des ventouses; chez le spécimen décrit par HOYLE, ils commencent tout juste à apparaître. Cet animal a été ramené d'une profondeur de plus de 1 000 m, où il vivait sur ou au-dessus d'un substrat dur.

Le mode de vie « benthopélagique » des adultes de beaucoup d'espèces de Cirrata (ROPER et BRUNDAGE, 1972) n'est peut-être pas encore établi, dans sa forme typique, chez un jeune animal dont les proportions du corps rappellent plutôt celles des Incirrata pélagiques (abstraction faite, bien entendu, des nageoires). Mais il n'est pas encore certain que cet unique jeune spécimen décrit par HOYLE, et les quelques embryons de Cirrata étudiés jusqu'ici, soient représentatifs pour le groupe entier en ce qui concerne le développement embryonnaire tardif et post-embryonnaire. Pour le moment, le développement des Cirrata représente encore une des plus grandes lacunes dans nos connaissances sur les Céphalopodes vivants.

DISCUSSION

Nous avons vu au début de notre aperçu que de toute évidence les Octopodes sont un groupe bien distinct des Décapodes. Dans leur développement, il faut distinguer les caractères communs à tous les Coléoides voire aux Céphalopodes en général, et les caractères qui apparaissent comme particuliers aux Octopodes. Dans cet ensemble de caractères « typiques » des Octopodes, il faut encore une fois séparer ceux qui pourraient être des caractères primitifs (« plésiomorphes ») disparus chez les autres Coléoidés, de ceux qui sont très probablement secondaires (« apomorphes ») pour le seul groupe des Octopodes. Dans cette tentative de tri, on se heurte donc au problème de savoir si *l'absence* de tel caractère est primitif ou secondaire (voir exemple du jabot, p. 96).

On peut admettre assez facilement que la couronne brachiale à huit bras similaires est secondaire par rapport à celle des formes appelées Vampyromorphes. Quant à la structure des ventouses, par contre, il est beaucoup plus probable que les Octopodes et les Vampyromorphes représentent un stade primitif à partir duquel la ventouse des Décapodes s'est différenciée (cf. NIXON et DILLY, 1977; YOUNG, 1977). Dans le développement embryonnaire des Décapodes, la différenciation des ventouses passe effectivement par un stade qui ressemble tout à fait à la structure définitive des ventouses d'Octopode ou de Vampyromorphe. Ajoutons que chez tous les Coleoidés, l'ébauche précoce de ventouse est un bourrelet transversal qui rappelle la différenciation de la face interne, adhérente des tentacules du Nautilé (cf. NÆF, 1923).

Le « retour » à cette structure basale du bourrelet dans la différenciation de la ligule de l'hectocotyle chez les Octopodes mâles en général, et dans la différenciation des extrémités de tous

les bras chez les mâles d'*Eledone*, est un signe de conservatisme plutôt qu'un caractère nouveau.

Lorsqu'on prend les cirres en considération, leur absence chez les Incirrata apparaît comme secondaire, puisque les cirres existent chez les Vampyromorphes, qui sont reconnus comme étant plus primitifs quant à la structure de leur couronne brachiale. L'apparition tardive des cirres dans l'ontogenèse des Cirrata serait un argument en faveur de l'hypothèse que les cirres sont une différenciation secondaire des Vampyromorphes et des Octopodes, mais dans les faits nous sommes loin d'être sûr que certaines structures des bras de beaucoup de Décapodes ne sont pas homologues de cirres (cf. JELETZKY, 1966, p. 42).

Quant aux Incirrata, ils auraient « supprimé » les cirres et — rappelons le — les nageoires typiques de tous les autres Coléoidés (qui apparaissent encore sous forme d'ébauches chez l'embryon des Incirrata). Cette double modification qui va dans le sens d'une « fétalisation » nous amène au problème des organes de Kölliker dans le tégument des Incirrates, et au problème de la taille et du mode de vie primitif des Incirrates.

Les organes de Kölliker, nous l'avons vu, existent chez presque tous les Incirrates étudiés jusqu'ici (ils manquent chez les jeunes benthiques de très grande taille d'*Octopus maya* et d'*O. briareus*), mais ils ne sont apparemment pas formés chez les Cirrata. En plus de leur fonction, sans doute secondaire, au cours de l'éclosion, ces organes pourraient jouer un rôle important chez les très petits animaux planctoniques. En fait, tous les faisceaux de soies peuvent être évaginés et étalés par la contraction de la musculature basale de l'organe (Fig. 14). L'agrandissement de sa surface ainsi obtenu « à volonté » permettrait à un animal de très petite taille de ralentir sa descente par gravité dans l'eau lorsqu'il reste immobile. De plus l'animal serait probablement camouflé pendant une telle phase de « repos », car chaque soie d'un faisceau est transparente et présente six facettes. L'effet de la réfraction et de la réflexion partielle de la lumière par ces structures prismatiques ressemble à l'effet obtenu au niveau des iridophores.

Le fait que les faisceaux de Kölliker ont toujours à peu près la même taille, qu'ils sont donc beaucoup plus grands par rapport à la taille du corps chez un petit animal planctonique que chez un animal plus grand (notamment chez les nombreux jeunes Octopodidés qui sont benthiques dès l'éclosion) suggère que ces faisceaux sont un dispositif pour la vie de très petits animaux dans le milieu du plancton. Nous le trouvons chez presque tous les jeunes Incirrates, nous l'avons dit. Sept familles sur huit sont pélagiques; une seule est benthique : celle des Octopodidae. Un

autre exemple sont les mandibules denticulées qui apparaissent comme une spécialisation des animaux planctoniques (BOLETZKY, 1971 c). Chez ces Octopodidae, la phase post-embryonnaire planctonique est très répandue. Ces jeunes animaux des familles pélagiques, dont certaines conservent ces proportions jusqu'au stade adulte. La couronne brachiale lourde, aux bras très musclés, est un caractère que l'on trouve uniquement chez certains Octopodidés, donc chez les formes benthiques.

Tout ceci tend vers l'image d'un « type pélagique » d'Incirrate. L'absence de nageoires chez l'adulte nous amène inévitablement à la question de savoir si l'espèce-souche des Incirrates était benthique (sans nageoires) ou benthopélagique (avec nageoires, comme les Cirrata et les Palaeoctopoda), et s'il y avait une phase planctonique qui aurait été le point de départ pour l'établissement d'un mode holo-pélagique (cf. BOLETZKY, 1975 c).

C'est de ce problème dont toute tentative de retracer l'évolution des Octopodes doit tenir compte. En l'absence de documents paléontologiques, les réponses — toujours partielles — ne pourront venir que d'une poursuite d'analyses rigoureuses, descriptives aussi bien qu'expérimentales, de la biologie des Céphalopodes vivants, et tout particulièrement de la biologie de leur développement.

RÉSUMÉ

L'auteur passe en revue les caractéristiques, morphologiques et biologiques, du développement des Octopodes et évoque leur importance comme critères utilisables dans les discussions d'ordre phylogénétique.

Remerciements.

Je dédie cet article à Monsieur le Professeur Pierre DRACH en témoignage de ma sincère gratitude pour son amical encouragement et le vif intérêt qu'il a toujours accordé à mon travail. Mes remerciements s'adressent aussi à Monsieur le Professeur Adolphe PORTMANN et à Madame Katharina MANGOLD, Maître de recherche au C.N.R.S., pour leur soutien constant.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, W., 1939. A propos des organes épithéliaux (« Köllikersche Büschel ») chez une larve d'Octopode. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 2^e sér., 15 : 123-134.

- APPELLÖF, A., 1898. Ueber das Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden (Octopoda). *Bergens Mus. Aarb.*, **12** : 1-15.
- BATHAM, E.J., 1957. Care of eggs by *Octopus maorum*. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **84** : 629-638.
- BOLETZKY, S.v., 1966. Zum Schlüpfen von *Octopus vulgaris* Lam. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **77** : 165-170.
- BOLETZKY, S. v., 1967. Die embryonale Ausgestaltung der frühen Mittel-darmanlage von *Octopus vulgaris*. *Lam. Rev. suisse Zool.*, **74** : 555-562.
- BOLETZKY, S. v., 1968. Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von *Octopus vulgaris* Lam. *Rev. Suisse Zool.*, **75** : 765-812.
- BOLETZKY, S. v., 1969. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*, *O. joubini* und *O. briareus*. *Rev. suisse Zool.*, **76** : 716-726.
- BOLETZKY, S. v., 1971 a. Rotation and First Reversion in the *Octopus* Embryo. A Case of Gradual Reversal of Ciliary Beat. *Experientia*, **27** : 558-560.
- BOLETZKY, S. v., 1971 b. Zu den Lageveränderungen von Octopoden-Embryonen (Mollusca : Cephalopoda). *Rev. suisse Zool.*, **78** : 538-548.
- BOLETZKY, S. v., 1971 c. Mandibules denticulées chez les larves des Teuthoïdés et des Octopodes (Mollusca, Cephalopoda). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, **272** : 2904-2906.
- BOLETZKY, S. v., 1973 a. Structure et fonctionnement des organes de Kölliker chez les jeunes octopodes (Mollusca, Cephalopoda). *Z. Morphol. Tiere*, **75** : 315-327.
- BOLETZKY, S. v., 1973 b. Association of mitochondria with ciliary rootlets in squid embryos. *Cytobiologie*, **8** : 164-167.
- BOLETZKY, S. v., 1974 a. Elevage de Céphalopodes en aquarium. *Vie Milieu*, **24** (2 A) : 309-340.
- BOLETZKY, S. v., 1974 b. The "larvae" of Cephalopoda : A review. *Thalassia Jugosl.*, **10** (1/2) : 45-76.
- BOLETZKY, S. v., 1975 a. A Contribution to the Study of Yolk Absorption in the Cephalopoda. *Z. Morphol. Tiere*, **80** : 229-246.
- BOLETZKY, S. v., 1975 b. Le développement d'*Eledone moschata* (Mollusca, Cephalopoda) élevée au laboratoire. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **100** (3) : 361-367.
- BOLETZKY, S. v., 1975 c. Contributions à l'étude du développement post-embryonnaire des Céphalopodes. *Thèse d'Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI*. (N° d'enregistrement au C.N.R.S. A. O. 11.063), 44 pp.
- BOLETZKY, S. v., 1976. Quelques observations sur *Pteroctopus tetracirrhus* (Mollusca, Cephalopoda). *Rapp. P.-v. Réun. Commn. int. Explor. Mer Médit.*, **23** (8) : 95-102.
- BOLETZKY, 1977 a. Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 557-567.

- BOLETZKY, S. v., 1977 b. Le développement embryonnaire de *Scaevurgus unicolorrhus* : Contribution à l'étude du « Macrotritopus Problem » (Mollusca, Cephalopoda). *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. Mer Médit.*, **24** (5) : 53-63.
- BOLETZKY, S. v., 1978. Gut development in cephalopods : a correction. *Rev. suisse Zool.*, **85** (2) : 379-380.
- BOLETZKY, S. v. & M.V. v. BOLETZKY, 1969. First results in rearing *Octopus joubini* Robson 1929. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **80** (1) : 56-61.
- BOLETZKY, S. v., D. FRÖSCH & K. MANGOLD, 1970. Développement de vésicules associées au complexe brachial chez les Céphalopodes. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, **270** : 2182-2184.
- BOLETZKY, S. v. & M.V. v. BOLETZKY, 1973. Observations on the embryonic and early post-embryonic development of *Rossia macrosoma* (Mollusca, Cephalopoda). *Helgol wiss. Meeresunters.*, **25** : 135-161.
- BORER, K.T., 1971. Control of food intake in *Octopus briareus* Robson. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **75** : 171-185.
- BRADLEY, E.A., 1974. Some observations of *Octopus joubini* reared in an inland aquarium. *J. Zool., Lond*, **173** : 355-368.
- BROCCO, S.L., R.M. O'CLAIR & R.A. CLONEY, 1974. Cephalopod Integument : The Ultrastructure of Kölliker's Organs and their Relationship to Setae. *Cell Tiss. Res.*, **151** : 293-308.
- BROUGH, E.J., 1965. Egg-care, eggs and larvae in the Midget Octopus, *Robsonella australis* (Hoyle). *Trans. R. soc. N. Z. Ser. Zool.*, **6** : 7-19.
- DEW, B., 1959. Some observations on the development of two australian octopuses. *Proc. R. Zool. Soc. N. S. W.*, **1** : 44-52.
- DONOVAN, D.T., 1977. Evolution of the Dibranchiate Cephalopoda. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 15-48.
- EBERSBACH, A., 1915. Zur Anatomie von *Cirroteuthis umbellata* Fischer und *Stauroteuthis* sp. *Z. wiss. Zool.*, **113** : 361-483.
- FIORONI, P., 1962 a. Die embryonale Entwicklung der Hautdrüsen und des Trichterorgans von *Octopus vulgaris* Lam. *Acta anat.*, **50** : 264-295.
- FIORONI, P., 1962 b. Die embryonale Entwicklung der Köllikerschen Organe von *Octopus vulgaris* Lam. *Rev. suisse Zool.*, **69** : 497-511.
- FIORONI, P., 1963. Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Epidermis bei zehnnarmigen Tintenfischen. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **74** : 149-160.
- FIORONI, P., 1965. Die embryonale Musterentwicklung bei einigen mediterranen Tintenfischarten. *Vie Milieu*, **16** (2 A) : 655-756.
- FIORONI, P., 1970. Die embryonale Genese der Chromatophoren bei *Octopus vulgaris* Lam. *Acta anat.*, **75** : 199-224.
- FIORINI, P., 1974. Zur Entstehung des Dotterepithels bei verschiedenen Octopoden-Arten (Mollusca, Cephalopoda). *Rev. suisse Zool.*, **81** : 813-837.

- FIORONI, P., 1978. Cephalopoda, Tintenfische. Dans : Morphogenese der Tiere (Edit. : F. Seidel), 1. Reihe, Lieferung 2 : G₅-I. VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 181 pp.
- FISHER, W.K., 1925. On the Habits of an Octopus. *Ann. Mag. Nat. Hist.* S. 9, 15 : 411-414.
- FRÖSCH, D., 1971. Quantitative Untersuchungen am Zentralnervensystem der Schlüpfstadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten. *Rev. suisse Zool.*, 78 : 1069-1122.
- FRÖSCH, D. & H.J. MARTHY, 1975. The structure and function of the oviducal gland in *Octopus* (Cephalopoda). *Proc. R. Soc. Lond.*, 188 : 95-101.
- FUCHS, E., 1973. Organo- und Histogenese des Darmsystems, embryonale Blutbildung und Dotterabbau bei *Eledone cirrosa* Lam. (Cephalopoda, Octopoda). *Zool. Jb., Ser. Anat.*, 91 : 31-92.
- GABE, S.H., 1975. Reproduction in the giant octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini*. *Veliger*, 18 : 146-150.
- HANLON, R.T., 1977. Laboratory rearing of the Atlantic reef octopus, *Octopus briareus* Robson, and its potential for Mariculture. *Proc. 8th ann. meet. World Maricult. Soc.* : 471-482.
- HOYLE, W.E., 1886. Report on the Cephalopoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. *Zool. Chall. Exp.*, 44 : I-VI, 1-246.
- ITAMI, K., Y. IZAWA, S. MAEDA & K. NAKAI, 1963. Notes on the laboratory culture of the octopus larvae. *Bull. Jpn Soc. Sci. Fish*, 29 : 514-520.
- JELETZKY, J.A., 1966. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. *Paleont. Contr. Univ. Kans.*, 7 : 1-162.
- JOLL, L.M., 1977. Growth and Food Intake of *Octopus tetricus* (Mollusca : Cephalopoda) in Aquaria. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 28 : 45-56.
- KÖLLIKER, A., 1844. Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich.
- LANKESTER, E.R., 1875. Observations on the development of the Cephalopoda. *Q. J. Microsc. Sci.*, 15 : 37-47.
- MANGOLD, K. & P. FIORONI, 1970. Die Sonderstellung der Cephalopoden. *Zool. Jb. Syst.*, 97 : 522-631.
- MANGOLD, K. & S. v. BOLETZKY, 1973. New data on Reproductive Biology and Growth of *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.*, 19 : 7-12.
- MANGOLD, K., S. v. BOLETZKY & B. MESNIL, 1976. Biologie de reproduction et distribution d'*Octopus salutii* Vérany (Cephalopoda, Octopoda). *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. Mer Médit.*, 23 (8) : 87-93.
- MARTHY, H.J., 1968. Die Organogenese des Coelomsystems von *Octopus vulgaris* Lam. *Rev. suisse Zool.*, 75 : 723-763.
- MARTHY, H.J., R. HAUSER & A. SCHOLL, 1976. Natural tranquillizer in cephalopod eggs. *Nature, (Lond.)*, 261 (5560) : 496-497.
- MEISTER, G. & P. FIORONI, 1976. Zur Darmentwicklung bei coleoiden Tintenfischen. *Zool. Jb. Anat.*, 96 : 394-419.
- MESSINGER, J.B., 1963. Behaviour of young *Octopus briareus* Robson. *Nature, (Lond.)*, 197 (4873) : 1186-1187.

- MEYER, W. Th., 1907. Die Anatomie von *Opisthoteuthis depressa* (Ijima und Ikeda). *Z. wiss. Zool.*, **85** : 183-269.
- NAEF, A., 1909. Die Organogenese des Cölomsystems und der zentralen Blutgefäße von *Loligo*. *Jena. Z. Naturw.*, **45** (NF 38) : 221-266.
- NAEF, A., 1910. Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Cephalopoden. *Zool. Anz.*, **36** : 316-329.
- NAEF, A., 1912. Teuthologische Notizen. II. Zur Morphologie des Cölomsystems. *Zool. Anz.*, **40** : 324-336.
- NAEF, A., 1922. Die fossilen Tintenfische. Gustav Fischer Verlag Jena, 322 pp.
- NAEF, A., 1923. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35** (1) : 1-863.
- NAEF, A., 1928. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35** (2) : 1-357.
- NIXON, M., 1966. Changes in body weight and intake of food by *Octopus vulgaris*. *J. Zool., Lond.*, **150** : 1-9.
- NIXON, M., 1969. The lifespan of *Octopus vulgaris* Lamarck. *Proc. malacol. Soc. Lond.*, **38** : 529-540.
- NIXON, M. & P.N. DILLY, 1977. Sucker surfaces and prey capture. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 447-511.
- ORELLI, M. von, 1959. Ueber das Schlüpfen von *Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris*. *Rev. suisse Zool.*, **66** : 330-343.
- ORELLI, M. von, 1960. Follikelfalten und Dotterstrukturen der Cephalopodeneier. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **71** : 272-282.
- OVERATH, H. & S. v. BOLETZKY, 1974. Laboratory Observations on Spawning and Embryonic Development of a Blue-Ringed *Octopus*. *Mar. Biol.*, **27** : 333-337.
- PAINLEVÉ, J., 1958. Embryogenèse de la pieuvre *Octopus vulgaris* (film). Inst. Cinématogr. scientifi., Paris.
- PICKFORD, G.E., 1939. The Vampyromorpha. A new Order of Dibranchiate Cephalopoda. *Věs. Csl. zool. Spol.*, **6/7** : 346-358.
- PICKFORD, G.E. & B.H. MCCONNAUGHEY, 1949. The *Octopus bimaculatus* problem: a study in sibling species. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect. Yale Univ.*, **12** (4) : 1-66.
- PORTMANN, A., 1926. Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei *Loligo vulgaris*. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **5** : 406-423.
- PORTMANN, A., 1933. Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre (*Octopus vulgaris* Lam.). *Arch. Zool. exp. gén.*, **76** : 24-36.
- PORTMANN, A., 1937. Die Lageveränderungen der Embryonen von *Eledone* und *Tremoctopus*. *Rev. suisse Zool.*, **44** : 359-361.
- PORTMANN, A. & A.M. BIDDER, 1929. Yolk-absorption and the function of the embryonic liver and pancreas. *Q. J. microsc. Sci.*, **72** : 301-324.
- QUERNER, F.R. v., 1927. Die Köllikerschen Büschel jugendlicher Octopoden, nebst einigen Bemerkungen zur Histologie der Haut dieser Formen. *Z. Zellforsch.*, **4** : 237-265.

- RANZI, S., 1926. La circolazione del liquido perivitellino nell'uovo dei Cefalopodi durante la sviluppo embrionale. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, **38** : 99-107.
- REES, W.J., 1954. The *Macrotritopus* Problem. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. Ser. Zool.*, **2** (4) : 69-99.
- ROBSON, G.C., 1929. A monograph of the recent Cephalopoda. Part. I : Octopodinae. London (Brit. Mus. Nat. Hist.), 236 pp.
- ROBSON, G.C., 1932. A monograph of the recent Cephalopoda. Part II : The Octopoda (excl. the Octopodinae). London (Brit. Mus. Nat. Hist.), 359 pp.
- ROGER, J., 1944. Phylogénie des Céphalopodes : *Palaeoctopus newboldi* (Sowerby 1846) Woodward). *Bull. Soc. géol. Fr.*, **14** : 83-98.
- ROGER, J., 1952. Sous-classe des Dibranchiata Owen 1836. In : *Traité de Paléontologie* (Edit. : J. Piveteau); Masson Paris : 689-755.
- ROPER, C.F.E. & W.L. BRUNDAGE, 1972. Cirrate Octopods with Associated Deep-Sea Organisms : New Biological Data Based on Deep Benthic Photographs (Cephalopoda). *Smithsonian Contr. Zool.*, **121** : 1-46.
- SACARRÃO, G.F., 1943. Observations sur les dernières phases de la vie embryonnaire de l'*Eledone*. *Arq. Mus. Bocage*, **14** : 25-35.
- SACARRÃO, G.F., 1945. Etudes embryologiques sur les Céphalopodes. *Arq. Mus. Bocage*, **16** : 33-68.
- SACARRÃO, G.F., 1949. Sobre as primeiras fases da ontogénese da *Tremoctopus violaceus* Delle Chiaje. *Arq. Mus. Bocage*, **20** : 1-123.
- SACARRÃO, G.F., 1952 a. Notice on the shell gland of *Argonauta*. *Arq. Mus. Bocage*, **23** : 35-37.
- SACARRÃO, G.F., 1952 b. Sur l'origine et le développement ontogénétique des ébauches du foie et de la glande du noir des Céphalopodes, avec des remarques sur leur importance évolutive. *Rev. Fac. Ciências Lisboa* (2 a) **2** : 205-214.
- SACARRÃO, G.F., 1955. Sobre a evolução ontogenética das relações embrião-orgão vitelino nos Cefalópodos. *Arq. Mus. Bocage*, **26** : 1-126.
- SACARRÃO, G.F., 1961. Sur quelques aspects des rapports entre l'ontogénie et l'évolution chez les Céphalopodes (Dibranchiata). *Rev. Fac. Ciências Lisboa* (2 a), **8** : 167-202.
- SPIESS, P.E., 1972. Organogenese des Schalendrüsenkomplexes bei einigen coleoiden Cephalopoden des Mittelmeeres. *Rev. suisse Zool.*, **79** : 167-226.
- THOMAS, R.F. & L. OPRESKO, 1973. Observations on *Octopus joubini* : four laboratory reared generations. *Nautilus*, **87** : 61-65.
- THORE, S., 1949. Investigations on the « DANA » Octopoda. DANA-Rep. No. 33, 85 pp.
- TRANter, D.J. & O. AUGUSTINE, 1973. Observations on the life history of the blue-ringed octopus *Hapalochlaena maculosa*. *Mar. Biol.*, **18** : 115-128.

- VAN HEUKELEM, W.F., 1973. Growth and life-span of *Octopus cyanea* (Mollusca : Cephalopoda). *J. Zool. Lond.*, **169** : 299-315.
- WELLS, M.J. & J. WELLS, 1970. Observations on the feeding, growth rate and habits of newly settled *Octopus cyanea*. *J. Zool. Lond.*, **161** : 65-74.
- VERRILL, A.E., 1885. Third Catalogue of Mollusca recently added to the Fauna of the New England Coast and the adjacent parts of the Atlantic, consisting mostly of Deep-Sea species, with Notes on others previously recorded. *Trans. Connecticut Acad. Arts Sci.*, **6** : 395-452.
- Voss, G.L., 1974. Cephalopoda. *In* : Encyclopaedia Britannica, 15^e édition.
- Voss, G.L., 1977. Classification of Recent Cephalopods. Appendix II *In* : The Biology of Cephalopods. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 575-579.
- YOUNG, J.Z., 1977. Brain, Behaviour and Evolution of Cephalopods. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 377-434.
- YOUNG, R.E., 1972. Brooding in a bathypelagic Octopus. *Pacif. Sci.*, **26** : 400-404.

Reçu le 5 janvier 1978.

EMBRYOLOGIE EXPÉRIMENTALE CHEZ LES CÉPHALOPODES

par Hans Jürg MARTHY

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The author presents a review of experimental work done by different researchers on eggs and embryos of Cephalopods. As to the basic problem of organ and cell determination the following hypothesis is put forward : in the meroblastic egg of Cephalopods, two primary systems of cell and/or tissue interaction are established by the processes of segmentation and gastrulation. Their continual functioning during the pre-organogenetic phase of development is indispensable for the final differentiation of the blastoderm into specific cells and organs. The first system comprises the interaction of the blastoderm as a whole with the underlying yolk syncytium; it conditions the metabolic activity of the cell material forming the embryo proper. The second system is the sum of cell relations within the blastoderm that is composed of ectoderm and mesendoderm; it functions in the process of specific determination of the blastoderm to become well individualized cells and organs. Since the mes-endoderm determines by its position within the blastoderm the actual organogenetic area, cell contacts within this area are of primary importance for the realization of cell and organ specification. The mes-endoderme probably has a certain organizer role on the ectodermal part. The detailed experimental verification of this hypothesis involves complete and/or partial interruption of the different cell and tissue interactions. The second system may be shown to exist by experimental suppression of organogenesis or by obtaining incomplete organogenesis. Results obtained by local surgical extirpation of mes-endodermal cells within the blastoderm of pre-organogenetic stages leading to non-differentiation of mes-endodermal and ectodermal organ complexes support the present conception.

L'analyse causale des processus responsables d'une embryogenèse normale ordonnée nécessite diverses formes d'intervention sur l'œuf et l'embryon qui se forme. Cette « embryologie expérimentale » a fourni des informations essentielles et des notions nouvelles surtout grâce aux travaux consacrés à des processus embryogénétiques chez les Echinodermes, les Batraciens, le Poulet ou la Drosophile. Parmi les autres groupes d'animaux susceptibles d'intéresser cette science, les Céphalopodes ne figurent apparemment pas au premier rang.

Leur embryogenèse a été étudiée de manière expérimentale à plusieurs reprises, mais ce genre de recherche n'est poursuivi rigoureusement que depuis quelques années (cf. FIORONI, 1978). Les raisons de ce « retard » dans l'embryologie expérimentale consacrée aux Céphalopodes sont multiples :

1. le matériel n'est généralement pas disponible partout et en toute saison de l'année;
2. les œufs et les embryons sont relativement « fragiles » et supportent mal certaines interventions;
3. la durée du développement embryonnaire est relativement longue;
4. les possibilités d'étudier de manière suivie ce développement, dans les meilleures conditions, dans un laboratoire marin, sont limitées.

Cependant, l'expérience acquise en matière d'élevage au cours des dernières années permet maintenant d'apporter des solutions, du moins partielles, à ces problèmes (BOLETZKY, 1974). En effet, les œufs de certains Céphalopodes peuvent être obtenus à n'importe quelle époque de l'année et dans n'importe quel laboratoire, même très éloigné de la mer, à condition qu'il dispose d'une installation d'aquarium d'eau de mer en circuit fermé, en état de fonctionnement constant (tous les éléments d'une telle installation sont disponibles sur le marché aquariologique). Le matériel embryologique que nous fournissent les Céphalopodes, tous marins, s'avère donc beaucoup plus accessible qu'on ne le pensait il y a quelques années encore. Des techniques diverses efficaces sur l'œuf et l'embryon ont permis d'élargir nos connaissances sur les mécanismes susceptibles de déterminer l'embryogenèse. Les résultats obtenus jusqu'ici sont encourageants pour une poursuite de ces études même sur un plan plus étendu. Le but de cet article est de résumer ces résultats et les conclusions des différents auteurs.

I. — ASPECTS TECHNIQUES

1. MATÉRIEL D'EXPÉRIMENTATION

Les œufs et les embryons des espèces suivantes se sont révélés pratiques pour l'expérimentation, soit que les animaux peuvent être élevés en aquarium (a), ou qu'ils pondent en aquarium (b), soit à cause d'une taille de l'œuf convenable pour les interventions (c) : *Loligo vulgaris* (b, c), *Sepia officinalis* (a, b), *Octopus vulgaris* (b, c). Peuvent être également prises en considération : *Eledone moschata* (a, b), *Eledone cirrosa* (b), *Sepiolo robusta* (a, b, c) et *Sepietta oweniana* (a, b, c). Des pontes suspendues en aquarium se maintiennent en parfait état en circuit ouvert ou fermé à condition qu'une bonne aération soit garantie et que des fluctuations excessives de température soient évitées. Mais beaucoup d'œufs, comme ceux de *Loligo vulgaris*, se développent normalement aussi bien à 13 °C qu'à 23 °C.

2. OBSERVATION ET EXPÉRIMENTATION

Les œufs et les embryons sont transparents et l'observation à travers le chorion ainsi que la photographie et l'enregistrement cinématographique des mouvements morphogénétiques se font bien à la lumière transmise. Dans un chorion intact, les œufs se développent normalement dans des boîtes de Petri dans de l'eau de mer filtrée sans changement d'eau. Une bonne oxygénation est en tout cas fonction de la propreté du chorion; chez les œufs des Décapodes (*Loligo*, *Sepia*, *Sepiolo*), les enveloppes gélatineuses doivent être enlevées. Pour des expériences de ligature, le chorion peut rester intact. Des marquages sur l'œuf ou l'embryon, par exemple par le rouge neutre, sont également possibles à travers le chorion.

Lorsque les expériences sont effectuées sur l'embryon-même (explantations, transplantations ou prélèvement du matériel cellulaire pour l'établissement de cultures *in vitro*), le chorion doit être enlevé à l'aide de pinces fines. Nous proposons une méthode simple (MARTHY, 1970) : les embryons, sortis du chorion, sont lavés à plusieurs reprises dans de l'eau de mer filtrée stérile et maintenus, pendant et après l'opération dans des boîtes de Petri contenant

de l'eau de mer stérile et dont le fond a été couvert d'une mince couche de gélose autoclavée (10 gr/l). La gélose permet d'éviter que l'œuf ou l'embryon n'adhère au plastique ou au verre. En perçant de petits trous dans la couche de gélose on peut y orienter facilement les embryons. Tous les instruments à utiliser (pincettes, pipettes, aiguilles etc.) et la verrerie doivent également être stérilisés avant l'utilisation. Ces précautions sont suffisantes pour effectuer un travail « semi-stérile » dans une salle propre. Par contre, pour les cultures histio- ou organotypiques, il est indispensable de travailler dans une salle de culture stérile. Un milieu de base pour des cultures de tissu embryonnaire est obtenu par mélange stérile de liquide péritellin de *Loligo vulgaris* et de sérum de cheval dans une proportion de 10 à 1, pénicilliné à 50 UI/ml (MARTHY, 1975 b). Ce milieu nous a permis de maintenir des cellules en vie jusqu'à 80 jours.

II. — RÉSULTATS OBTENUS PAR LE TRAVAIL EXPÉRIMENTAL

Dans un travail expérimental, il faut bien distinguer deux types différents d'expériences : le premier type est « l'expérience que fait la nature », l'effet est constaté et *interprété* par un observateur. (Exemple : des aspects morphologiques aberrants sont observés chez des embryons récoltés dans leur milieu naturel, aspects qui sont interprétés par l'observateur comme réaction morphogénétique d'un système vivant vis-à-vis des facteurs d'environnement défavorables au développement normal). Le deuxième type est l'expérience véritable, c'est-à-dire, la modification déterminée d'un processus de développement par une intervention bien définie. Nul doute que bien souvent le premier type d'expérience est à la base du second et que la limite entre les deux n'est pas toujours nette, puisque souvent l'expérimentateur ne se rend pas compte de certains effets non voulus, dus à des processus « naturels ».

1. EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVANT ET PENDANT LES STADES DE SEGMENTATION

Le problème de base auquel les travaux expérimentaux sont consacrés pendant la phase précoce du développement peut être posé suivant la nomenclature classique : œuf de Céphalopode — œuf « en mosaïque » ou œuf « à régulation » ?

a) *Malformations « spontanées »*

RANZI (1931 a) a trouvé dans une ponte de *Sepioloa intermedia* un embryon montrant le phénomène de « duplicitas cruciata ». Il le décrit en détail et suppose que le blastoderme des stades précoces du développement doit être isotrope et qu'un centre organisateur peut exister.

BOLETZKY (communication personnelle) a observé dans une ponte d'un autre Sépiolidé (*Sepietta* sp.) un embryon ayant dédoublé les organes de la face ventrale (entonnoir, branchies, intestin, poche d'encre, bras).

b) *Interventions chimiques*

Les premiers travaux expérimentaux effectués sur les œufs de Céphalopodes sont dus à SCHIMKEWITSCH (1899, 1900). Cet auteur étudie l'effet produit sur le développement de *Loligo vulgaris* par de l'eau de mer sursalée et par diverses substances dissoutes dans l'eau de mer ($MgSO_4$, NaBr, KJ, LiCl, guanine, caféine, alcool, nicotine etc.). Les œufs sont maintenus, à partir des stades de segmentation, et/ou à partir du stade III d'après NAEF (1928) dans les diverses solutions pendant plusieurs jours avant d'être examinés. SCHIMKEWITSCH décrit en détail la morphologie et l'histologie des différentes formes aberrantes aux différents stades de développement. Sur un plan général, l'auteur constate qu'il n'y a pas de rapport entre la spécificité d'une substance donnée et les effets morphogénétiques observés. En particulier, les points suivants ressortent de ses descriptions : 1) dans une même série d'expériences, on trouve une grande variabilité de formes. Ainsi, à côté des œufs qui cessent complètement leur développement, soit peu après le traitement soit plus tard et notamment pendant la formation du mésendoderme (stade II), on trouve des embryons aberrants qui ont poursuivi leur développement aussi bien que des embryons quasi normaux. 2) Chez les œufs, des exovates au pôle végétatif et des constrictionnements au niveau de l'équateur sont très fréquents. Cependant, la perte d'une certaine quantité de vitellus n'influence pas le développement. 3) Un blastoderme ne couvrant qu'une partie de la surface disponible de l'œuf peut se différencier normalement. L'auteur suggère que l'explication de ces phénomènes pourrait être un changement de forme de l'œuf produit par les conditions expérimentales (condensation partielle des couches plasmatiques et vitellines de la périphérie de l'œuf). Ce changement de forme signifierait un changement partiel des conditions de pression dans les différentes parties de l'œuf.

RANZI (1926, 1929) a exposé des œufs de *Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis* et *Sepioloa intermedia* à l'action des rayons UV, de $MgCl_2$ et du LiCl. Après avoir constaté que les effets produits par cette action sont à peu près les mêmes pour les différents agents et qu'ils entraînent une réaction identique chez les trois espèces, il poursuit l'étude détaillée uniquement chez *Loligo vulgaris* avec l'action de LiCl (à 0,98 %, agissant en moyenne pendant 48 heures). Chez des œufs traités aux premiers stades de segmentation, RANZI obtient une mortalité très élevée; par contre, par un traitement aux stades de segmentation avancée (et encore plus tardifs), il obtient de « bons résultats ». Ces bons résultats comprennent toutefois la formation d'embryons présentant une variété de défauts organogénétiques. RANZI les divise en « monstres symétriques » (embryons à convergence des yeux, cyclopes, embryons anophtalmes et/ou acéphales et des embryons ayant réduit presque complètement les ébauches d'organes) et « monstres asymétriques » (embryons à organogenèse unilatérales etc.). Notons que les cas les plus impressionnants, les cyclopes, sont obtenus uniquement par traitement avant le stade de 170 cellules, tandis que le traitement à partir du stade II a généralement l'effet d'une absence partielle plus ou moins importante d'ébauche d'organes dans un embryon disposé presque normalement. En résumé, RANZI constate que les types de malformation sont en rapport direct avec le stade sur lequel l'agent inhibiteur agit. L'importance de la malformation est fonction de l'intensité du traitement. Les embryons, ayant subi un traitement aux mêmes stades du développement démontrent une sensibilité différentielle vis-à-vis de l'agent. RANZI ne se prononce pas sur la disposition de l'œuf des stades précoces. Particulièrement intéressé par les phénomènes organogénétiques, il pense qu'il est toutefois permis d'admettre pour quelques exemples (vésicule optique — ganglion optique; branchie — cœur branchial; stomodéum — sac vitellin) une corrélation ou une non corrélation dans le développement (pour un résumé des résultats de RANZI voir également 1931 b).

La description méticuleuse des phénomènes constatés et les conclusions de SCHIMKEWITSCH et de RANZI méritent d'être considérées dans le contexte des conceptions alors en vigueur en ce qui concerne les mécanismes de détermination.

C'est à partir de 1961 que l'embryologie expérimentale consacrée aux Céphalopodes entre dans une phase nouvelle avec les travaux de J.M. ARNOLD qui travaille directement sur l'embryon.

Pour l'analyse des caractères de l'œuf aux stades précoces il emploie comme méthode « chimique » le traitement par la Cytochalasine B (ARNOLD et WILLIAMS-ARNOLD, 1974), appliqué aux

œufs de *Loligo pealei* avant et pendant les premiers stades de segmentation (0,2 mg Cytochalasine B par 1 ml d'eau de mer pour une durée de 10 minutes). Grossièrement, les malformations observées chez les œufs ainsi traités sont classées suivant leur importance en 6 groupes ressemblant plus ou moins aux malformations décrites également par les auteurs anciens. Cependant, grâce aux conditions expérimentales mieux définies, ARNOLD et WILLIAMS-ARNOLD sont en mesure d'interpréter les phénomènes avec plus de précision. Ainsi, les perturbations morphogénétiques les plus graves et les plus fréquentes (destruction de parties cytoplasmiques de l'œuf par gonflement et par condensation et/ou régression des sillons de clivage amenant à des blastomères binucléés) sont obtenues par le traitement appliqué *immédiatement avant l'apparition du premier clivage*. Ceci semble indiquer une sensibilité particulière de l'œuf (ou d'une certaine architecture de l'œuf) vis-à-vis de la Cytochalasine B, à ce stade bien défini du développement. Les auteurs concluent qu'un « pattern » de microfilaments doit être présent sous la surface de l'œuf sensible à la Cytochalasine. Par ce « pattern » le positionnement des noyaux serait contrôlé au cours du processus de segmentation (« nuclear positioning force »). La destruction complète ou partielle des microfilaments par la Cytochalasine causerait la destruction ou la perturbation du « pattern ». Lorsque certains œufs affectés poursuivent leur développement jusqu'aux stades organogénétiques où des malformations organogénétiques se manifestent, il nous semble concevable qu'il y ait un rapport direct entre les perturbations aux stades de segmentation et les défauts organogénétiques ultérieurs.

ARNOLD et WILLIAMS-ARNOLD ont également appliqué localement la Cytochalasine B sur la surface de l'œuf, sur le territoire du blastodisque ainsi qu'en dehors (application faite aux stades de 2 jusqu'à 32 cellules et à travers le chorion). Dans le premier cas, les effets obtenus sont identiques, mais localement limités, à ceux déjà observés par le traitement global (suppression ou régression locale partielle, défauts organogénétiques ultérieurs). De plus, dans le deuxième cas, sans que des modifications aient pu être observées sur le territoire de segmentation, des défauts organogénétiques apparaissent aussi ultérieurement et ils correspondent topographiquement au site d'application de la Cytochalasine B. Il semble évident que, l'architecture ou le « pattern » sensible à la Cytochalasine dépasse le territoire de segmentation, véritable partie formative de l'œuf. Et en effet, ce résultat est interprété en faveur d'une hypothèse formulée antérieurement (ARNOLD, 1968) suivant laquelle le cortex de l'œuf comprend un « pattern » rigide d'information organo-spécifique ayant la dimension du futur plan d'ébauches d'organes.

L'existence de microfilaments dans le blastodisque entre le second et le quatrième clivage est également démontré par ARNOLD (1975) à l'aide du Ionophore A 23187. De plus, le rôle de Ca^{++} dans le processus de segmentation est reconnu (une surdose de Ca^{++} dans l'œuf, due à la présence du Ionophore, causerait une contraction excessive des microfilaments situés à la base des sillons cytotinétiques — ce qui amène à un processus perturbé de segmentation).

c) *Interventions mécaniques*

1. *Ligatures complètes en dehors du blastodisque*

Nous avons ligaturé des œufs de *Loligo vulgaris* et d'*Octopus vulgaris* aux premiers stades de segmentation — stades pour lesquels ARNOLD (1968) propose l'existence du « pattern » d'information organospécifique situé dans le cortex (MARTHY, 1975). Ces ligatures ont été appliquées de telle façon qu'environ 60 % de la masse de l'œuf (hémisphère végétatif plus une partie de l'hémisphère animal) ont été isolés. La partie de l'œuf contenant le blastodisque en train de se segmenter n'est pas affectée par l'intervention; la segmentation ainsi que la mise en place des feuilletts germinatifs ont lieu normalement. Le résultat final est identique chez les deux espèces : le fragment d'œuf contenant le blastodisque se différencie, de façon synchrone aux témoins, en un embryon nain *complet* aux proportions normales et ayant un sac vitellin externe de taille correspondante. Par cet expérience simple il nous semble clair que : a) l'hypothèse d'un pattern rigide d'information organo-spécifique dans le cortex, proposé par ARNOLD, doit être abandonnée; les résultats obtenus par l'application locale de la Cytochalasine B en dehors du blastodisque requièrent une autre interprétation; b) le système informateur concernant le développement n'est pas affecté par l'intervention, système qui doit être lié en premier lieu au territoire de segmentation.

2. *Ligatures incomplètes au niveau du blastodisque*

Ces expériences, actuellement en cours, ont pour but d'affecter le territoire de segmentation. Il s'est révélé que la ligature incomplète, affectant localement par sa pression la partie formative de l'œuf est une méthode prometteuse. Voici nos premiers résultats, obtenus chez les œufs de *Sepia officinalis* : si la ligature est appliquée *avant* l'apparition du premier clivage, le blastoderme ne se forme que par la moitié du blastodisque. Le développement est arrêté au stade III (pour des raisons mécaniques ?) lorsque le blastoderme devait entrer dans sa phase d'étalement par proli-

fération cellulaire. Ce blastoderme ressemble tout à fait à un *hémi-germe*; la périphérie du blastoderme est donc composée de l'ectoderme dépassant légèrement le demi-anneau du més-endoderme sous-jacent, tandis qu'au bord marqué par la ligature il n'y a pas de formation de més-endoderme. Il est difficile d'admettre qu'un tel demi-blastoderme puisse se différencier par la suite en un embryon complet.

Si la ligature est appliquée à travers le blastodisque pendant les premiers stades de segmentation, le processus de segmentation est poursuivi sur les deux côtés. Mais dans la région influencée par la pression qu'exerce la ligature, on n'observe aucune formation de més-endoderme. Ce blastoderme s'étale sur la surface de l'œuf et se différencie en un *seul* embryon auquel il manque partiellement des organes d'origine ectodermique et més-endodermique. Après ligature suivant l'axe du premier clivage, nous avons obtenu la formation d'un cyclope symétrique (fusion des deux ébauches oculaires dans la médiane de l'embryon). Une segmentation incomplète semblerait donc entraîner une mise en place incomplète du més-endoderme qui causerait, elle, une modification dans la mise en place des ébauches d'organes. Malheureusement, pour des raisons techniques, nous n'avons pas réussi jusqu'ici à maintenir en vie jusqu'aux stades organogénétiques des œufs chez lesquels ont été extirpés quelques blastomères.

d) *Autres expériences et observations*

ARNOLD (1968) a localement irradié des œufs de *Loligo pealei* en dehors du blastodisque pendant les premiers stades du développement. En particulier, il irradie la zone prospective des bras et celle des vésicules optiques. Quant à l'irradiation de la future zone des yeux, environ 30 % des embryons irradiés présentent, aux stades organogénétiques, des défauts au niveau du complexe oculaire ou des ébauches avoisinantes (absence ou réduction de l'ébauche, retard localisé de la différenciation). Quant à l'irradiation de la future zone de l'appareil brachial, 25 % des embryons irradiés présentent, aux stades organogénétiques, des défauts au niveau des bras.

Des expériences de centrifugation effectuées par ARNOLD (1968) avec des œufs au stade du 2^e corps polaire de *Loligo pealei* aboutissent à des pertes importantes. Parmi les œufs qui résistent au traitement, ARNOLD constate que le blastodisque peut être déplacé et que la segmentation peut avoir lieu en position anormale.

Ajoutons quelques observations sur les œufs de *Loligo vulgaris* prélevés directement dans l'ovaire (MARTHY, 1976). Ces œufs

gardent un aspect homogène et transparent pendant plus de 20 jours (16 °C), dans de l'eau de mer. C'est à partir du quinzième jour que la surface se creuse et que le cytoplasme commence à se concentrer en petits îlots. La fécondation artificielle est possible pendant les premières 24 heures après le prélèvement des œufs ovariens. Parmi les œufs fécondés artificiellement un certain nombre entre en activité cytotinétique sans que la segmentation s'amorce. Chez ces œufs, le blastodisque s'accroît pendant 24 heures pour dépasser de 2 à 3 fois la taille d'un blastodisque normal entrant en segmentation. Plus tard, le cytoplasme s'étend en formant une zone centrale claire, entourée d'un anneau de cytoplasme granuleux. Dans ce dernier, on observe une concentration des granules en petits îlots au bout de 15 à 20 jours.

Ayant présenté les différentes expériences effectuées pendant les premiers stades du développement, la question se pose maintenant de savoir si l'on peut conclure, à partir des résultats obtenus, que l'œuf des Céphalopodes, aux premiers stades du développement, est un œuf « en mosaïque » ou s'il s'agit au contraire d'un œuf « à régulation ». Aucune des deux conclusions ne serait irréfutable à l'heure actuelle, mais on peut constater un certain nombre d'indices qui plaident en faveur d'un type rappelant les caractères d'un œuf en mosaïque dès que les *premiers clivages* se forment :

- 1) l'établissement d'une architecture de microfilaments au niveau du blastodisque (ceci ne signifie pas toutefois que le site du premier clivage est prédéterminé);
- 2) dans un blastodisque bien défini, chaque blastomère, formé au cours du processus de segmentation, comprend une portion déterminée du plasmé formatif;
- 3) à la fin de la phase de segmentation, un blastoderme se compose d'une population de cellules appartenant à des générations différentes. Les générations les plus avancées se trouvent dans la partie centrale, qu'est le futur ectoderme; les dernières cellules « coupées » du blastodisque se situent à la périphérie et constituent les premiers éléments du més-endoderme. La suppression partielle de ces derniers se manifeste ultérieurement par des défauts organogénétiques;
- 4) un embryon nain, obtenu par ligature d'un œuf en dehors du blastodisque, est — malgré sa taille réduite — un embryon « normal ».

Par contre, le phénomène de « duplicitas cruciata » et celui du dédoublement de la face ventrale d'un embryon, décrits par RANZI (1931 a) (et BOLETZKY comm. pers.) seraient-ils l'indice crucial que l'œuf de Céphalopodes est un « système ouvert » en ce qui concerne la polarisation et la symétrisation du blastodisque *avant* l'apparition du premier clivage ?

2. EXPÉRIENCES EFFECTUÉES PENDANT LES STADES PRÉ-ORGANO-GÉNÉTIQUES

Cette phase du développement se situe entre le stade III et le stade VI. Elle est notamment caractérisée par l'étalement du blastoderme sur la surface de l'œuf. Rappelons que le stade III est atteint — la mise en place du feuillet interne achevée —, lorsque le bord de l'ectoderme, ayant dépassé le bord périphérique de l'anneau més-endodermique sous-jacent, a pris contact direct avec le cortex de l'œuf. Le blastoderme du stade III est donc composé d'une aire centrale (ectoderme + anneau més-endodermique) et d'une aire périphérique (ectoderme seul). Cette disposition du matériel cellulaire représente l'organisation de base du germe. Elle reste essentiellement inchangée pendant le processus d'étalement. Ajoutons cependant, que cette disposition du blastoderme se reconnaît difficilement sur le vivant; elle peut être présentée en détachant l'ectoderme des parties sous-jacentes (MARTHY, 1976).

Les expériences effectuées sur les embryons à ces stades pré-organogénétiques ont pour but d'obtenir des informations sur la signification de cette phase du développement pour l'organogenèse ultérieure. Différentes interventions chimiques, mécaniques et thermiques ont été appliquées.

a) *Intervention chimique.*

ARNOLD et WILLIAMS-ARNOLD (1974) ont étudié l'effet de la Cytochalasine B sur les embryons aux stades pré-organogénétiques de *Loligo pealei*. Le traitement effectué immédiatement avant et pendant la formation du més-endoderme cause la formation d'embryons anormaux. Par contre, une fois le stade III atteint, le traitement a peu d'effets organogénétiques négatifs.

b) *Interventions mécaniques.*

1. Ligature complète de l'œuf sans ou avec lésion du blastoderme

OKADA (1927) sépare à l'aide de plaquettes de verre diverses quantités de vitellus de l'œuf enfermé dans son chorion de *Loligo bleekeri*. En d'autres mots, OKADA sépare des parties corticales de l'œuf et du vitellus adhérent, en laissant intact le fragment d'œuf contenant le blastoderme. D'après cet auteur, les œufs se trouvaient, au moment de l'intervention, « aux stades de segmenta-

tion » ; la figure accompagnant le texte présente cependant un stade un peu plus avancé (raison pour laquelle nous citons ces expériences dans ce paragraphe). OKADA n'avait apparemment pas connaissance du travail de SCHIMKEWITSCH (1900), puisqu'il ne le cite pas dans son texte. Ses résultats confirment en tout cas ceux de ce dernier auteur à savoir que la perte d'une certaine quantité de vitellus n'empêche pas un développement normal. Il observe notamment que la calotte germinale, dépourvue de la majeure partie du vitellus (et du cortex) (4/5), se différencie en un embryon nain *complet*, plus ou moins disproportionné et déformé.

Sans tenir compte de ces résultats anciens, ARNOLD (1968) a ligaturé des œufs aux stades pré-organogénétiques, sans et avec affectation du blastoderme, et en a conclu qu'un « pattern » rigide d'information organo-spécifique ayant la dimension du futur plan d'ébauches d'organes existe sur ou dans le cortex de l'œuf. Cette conclusion est évidemment en contradiction avec les résultats obtenus par OKADA. Quant aux résultats d'ARNOLD il apparaît également clairement, à l'exception de deux cas sur les 24 qu'il décrit que seule une ligature passant par une partie du *blastoderme* entraîne un défaut organogénétique. Quant aux deux exceptions, l'une (nr. 1) pourrait être expliquée par l'absence de més-endoderme dans la partie touchée par la ligature (sur le rôle présumé du més-endoderme voir paragraphe 2 b et 3), alors que l'autre (nr. 4) pourrait être due à une lésion inaperçue du bord du blastodisque.

BOLETZKY (1970) a également ligaturé des œufs de *Loligo pealei* (entre les stades 8 et 13 d'après ARNOLD, 1965 a). Il a obtenu la suppression de certaines parties du complexe intestinal. Cet auteur (communication personnelle) n'exclut pas du tout la possibilité, par ailleurs indiquée dans sa figure 2, que la ligature ait touché dans chaque cas des parties périphériques du blastodisque encore à segmenter, et à incorporer dans le més-endoderme.

2. Interventions micro-chirurgicales

● sans lésion du blastoderme

Nous avons découpé la calotte germinale, avant et après le stade III et nous l'avons « cultivée » ensuite dans de l'eau de mer stérile. Le fragment provenant du stade II-III s'est déchiré dans la périphérie du blastoderme peu après l'intervention et le matériel cellulaire s'est désintégré progressivement (MARTHY, 1972). Par contre, à partir du stade III, les calottes germinales poursuivent leur développement. Il en résulte dans chaque cas un embryon nain *complet* (avec un sac vitellin externe légèrement disproportion-

tionné par rapport à l'embryon nain). Les calottes germinales du stade IV et du stade V se différencient également en embryons complets, mais de taille de plus en plus proche de la taille normale.

La rupture du blastoderme dans les calottes isolées avant le stade III semble être due à des facteurs mécaniques. Par contre, la différenciation normale complète d'une calotte ayant gardé un blastoderme *intact*, démontre que l'intervention n'a visiblement pas affecté le système d'information concernant le développement, c'est-à-dire l'ensemble des facteurs nécessaires pour une morphogénèse normale. L'embryon nain est donc un embryon essentiellement normal. L'expérience démontre clairement qu'un blastoderme n'ayant pas pu trouver sa position normale par rapport à la surface de l'œuf (position occupée au stade VI) est désormais capable de se différencier normalement. Quant à la dimension du territoire occupé par le blastoderme, elle correspond à peu près au territoire de segmentation. Il est évident en effet qu'un blastoderme du stade III doit couvrir une partie de la surface de l'œuf déterminée par les exigences des processus de segmentation et de gastrulation. Nous l'appelons « territoire obligatoire »; par contre, sur le « territoire facultatif », occupé au fur et à mesure que le blastoderme passe par sa phase d'étalement, seule la taille finale d'un embryon est déterminée. Il s'en suit que la différenciation organo-spécifique du blastoderme n'est pas liée à une position déterminée de celui-ci par rapport à l'ancien cortex comme le préconise le modèle d'ARNOLD (1965, 1968). Si le blastoderme d'une calotte germinale se différencie d'une façon identique à celui d'un œuf entier intact, la morphologie et le rapport avec le syncytium vitellin des deux blastodermes doivent être identiques. Il en ressort que deux conditions essentielles s'imposent à la différenciation normale, à ces stades du développement : une organisation spatiale déterminée du blastoderme *et* un contact continu avec le syncytium vitellin sous-jacent. Leur réalisation est en particulier garantie par un ancrage solide du bord du blastoderme sur le cortex, tel qu'il est établi à partir du stade III. La valeur effective de ces exigences est double : elle offre au blastoderme à la fois une stabilité et une certaine tension, *et* le contact avec le vitellus, sa source principale d'énergie. Si l'une *et/ou* l'autre des deux conditions n'est pas acquise, il n'y aura pas de différenciation organo-spécifique ultérieure.

- avec lésion du blastoderme

Lorsqu'on fait des incisions importantes dans le blastoderme aux stades pré-organogénétiques, on constate que celui-ci se déchire progressivement et que les cellules se concentrent en amas au pôle animal de l'œuf et qu'il n'y a pas de différenciation orga-

nospécifique. Cette non-différenciation globale du matériel cellulaire destiné à être formatif peut donc s'expliquer par la suppression de l'organisation spatiale « programmée » du blastoderme et du contact avec son substrat nutritif, le syncytium vitellin couvrant le vitellus. Afin de reconnaître en détail la signification de l'organisation déterminée du blastoderme et de son contact avec le syncytium vitellin, il faut réussir à modifier le dispositif sans que le développement soit arrêté. Ceci s'est révélé possible par de petites incisions dans le blastoderme. Ainsi nous avons réussi à prélever des cellules més-endodermiques dans des blastodermes des stades III et IV (MARTHY, 1977, 1978). Le site du prélèvement, au niveau du més-endoderme, s'impose par une simple réflexion : en considérant que c'est l'ensemble de l'ectoderme et du més-endoderme qui représente aux stades pré-organogénétiques la zone embryonnaire proprement dite (la zone extra-embryonnaire est représentée par l'ectoderme périphérique), il faut en effet se demander si le més-endoderme ne pourrait pas déterminer d'une certaine façon le sort ultérieure de la partie ectodermique. Le résultat semble en faveur de cette hypothèse : l'extirpation de 10 à 20 cellules més-endodermiques dans un blastoderme ne couvrant qu'un tiers environ de la surface de l'œuf entraîne la non-différenciation de certains complexes d'organes (bras, yeux, ganglions). Ces pertes se manifestent dans le blastoderme qui couvre la surface définitive; il n'y a donc pas de coïncidence topographique par rapport à la surface de l'œuf entre la zone d'intervention et la zone d'effet, du fait de l'étalement progressif du blastoderme entre le stade III et le stade VI.

c) Interventions thermiques

Des chocs thermiques (chaleur ou froid), appliqués aux stades pré-organogénétiques, chez des embryons de *Loligo vulgaris* et d'*Alloteuthis media* (MARTHY, 1972, 1976) ont des effets considérables sur la différenciation organogénétique ultérieure du blastoderme. Ainsi, sont obtenues diverses malformations qui rappellent celles citées par SCHIMKEWITSCH (1900), RANZI (1929), ARNOLD et WILLIAMS-ARNOLD (1974). Les défauts les plus graves sont obtenus par des chocs appliqués autour du stade III. Le blastoderme couvrant la surface définitive se différencie en épithélium cilié du type de l'aire extra-embryonnaire (enveloppe du sac vitellin externe), aux dépens de l'aire embryonnaire qui, elle, peut même être complètement supprimée. Des chocs appliqués chez les embryons aux stades IV-V et V-VI ont pour effets le déplacement, la suppression ou la malformation de certaines ébauches d'organes d'origine ectodermique et/ou més-endodermique. Ces résultats

semblent donc bien montrer que les cellules més-endodermiques sont particulièrement sensibles au traitement thermique. Une modification du més-endoderme pourrait donc être la cause des défauts organogénétiques; interprétation analogue, donc, à celle donnée dans le paragraphe précédent.

A la suite des interventions micro-chirurgicales ou thermiques on constate la perte de *complexes* d'organes et non pas d'une seule ébauche. Nous en déduisons que le blastoderme des stades pré-organogénétiques ne comprend pas encore d'ébauches « détaillées »; il se présente plutôt comme une mosaïque de complexes d'organes. En gros, il y a au moins deux complexes larges : l'aire embryonnaire (la partie organogénétique) et l'aire extra-embryonnaire. Quant à l'aire embryonnaire, soulignons qu'un petit complexe de 10 à 20 cellules més-endodermiques peut contenir, aux stades III et IV, l'information pour un complexe d'organes aussi important que le complexe gangli-oculaire. Les résultats obtenus par des chocs thermiques indiqueraient l'état de détermination au stade où la poursuite normale du développement a été bloquée. Ce blocage pourrait bien se situer au niveau du més-endoderme.

3. EXPÉRIENCES EFFECTUÉES PENDANT LES STADES ORGANOGÉNÉTIQUES

Le début de la phase organogénétique au sens strict est défini par le stade VI (stade 16/17 d'après ARNOLD (1965 a), stade 13/14 d'après LEMAIRE (1970). Sur le plan morphologique, cette phase est caractérisée par la formation de plissements, d'invaginations et de plaques cellulaires dans un blastoderme auparavant d'aspect assez lisse. L'apparition en quelques heures de ces phénomènes est assez spectaculaire, tout en suggérant que la mise en marche du processus organogénétique pourrait être un véritable événement spontané. Cependant, en regardant de plus près, on réalise que l'organogenèse est progressivement préparée au fur et à mesure que le blastoderme passe par la phase pré-organogénétique : la partie centrale du blastoderme, partie organogénétique (composée de l'ectoderme et du més-endoderme) se distingue de plus en plus par les cellules ectodermiques plus petites de la partie périphérique de l'ectoderme qui se différencie en un épithélium cilié. En séparant, mécaniquement, les différentes parties de l'œuf, on constate une affinité croissante entre l'ectoderme et le més-endoderme d'une part, et le més-endoderme et le syncytium sous-jacent d'autre part (MARTHY, 1976). Leur séparation complète devient impraticable dès que les ébauches commencent à se profiler, tandis que l'enveloppe du sac vitellin externe se détache toujours facilement du syncytium vitellin. Les expériences effectuées pendant

cette phase du développement démontrent que le blastoderme acquiert deux qualités nouvelles : une capacité de régulation dans certaines zones du blastoderme et une capacité d'auto-différenciation des ébauches d'organes mises en place.

Interventions chirurgicales

Les premières expériences effectuées aux stades organogénétiques avancés sont dues à RANZI (1931 c). Chez des embryons de *Sepia officinalis* aux stades XII à XV, il a amputé, à travers le chorion, différents fragments et il a constaté que ni les fragments isolés ni l'embryon « donneur » ne montrent de signes de régénération. Par contre, chez les fragments isolés (qui survivent dans le liquide périvitellin jusqu'à 40 jours), il a observé une capacité nette d'autodifférenciation. De ces résultats, RANZI conclut que les organes sont irréversiblement déterminés au stade XII et que l'embryon se comporte comme un système à mosaïque (ce qui ne signifie pas que RANZI généralise en accordant aussi ce caractère à l'embryon aux stades plus précoces). De plus, il constate une indépendance considérable entre le processus d'organogenèse et celui d'histo-différenciation (RANZI, 1931 d).

ARNOLD (1965 b) est le premier à reconnaître la capacité de régulation du blastoderme au premier stade organogénétique. Il a explanté, chez les embryons de *Loligo pealei* au stade de l'apparition des ébauches d'organes, l'ébauche de la vésicule optique et il observe le phénomène suivant : l'ébauche n'est reconstituée que si le syncytium vitellin sous-jacent reste intact, mais elle est définitivement « perdue » si le syncytium vitellin sous-jacent est extirpé avec l'ébauche. Quant à l'ébauche explantée, ARNOLD constate l'incapacité d'autodifférenciation dans un milieu de culture; par contre, l'ébauche explantée, avec le syncytium vitellin (comportant inévitablement aussi une petite quantité de vitellus) poursuit sa différenciation. ARNOLD en conclut qu'un plan morphogénétique inducteur doit exister dans le syncytium vitellin. Dans un développement non perturbé, le blastoderme, auparavant labile en ce qui concerne sa détermination, se différencie donc en ébauches spécifiques suivant l'activité inductrice organo-spécifique du syncytium vitellin. Dans l'expérience cette activité inductrice se manifesterait par le phénomène de régulation. Par la suite, ARNOLD (1968) fait le lien direct entre le « morphogenetic inductiv map » qui serait donc situé dans le syncytium vitellin aux stades organogénétiques, et le « morphogenetic (organ-specific) pattern of developmental information » qui serait, lui, situé dans le cortex de l'œuf aux stades précoces du développement.

Par des expériences d'explantation identiques à celles d'ARNOLD, effectuées chez les embryons de *Loligo vulgaris*, nous confirmons l'existence du phénomène de régulation ou de non régulation pendant l'apparition des ébauches d'organes (MARTHY, 1973). En modifiant les conditions expérimentales, nous avons pu observer les détails suivants : a) le phénomène de régulation se limite à une phase précise du développement. Ainsi l'opération effectuée aux stades VI et VII conduit à la reconstitution complète de l'ébauche par des cellules provenant du bord de la plaie opératoire. Au stade VII-VIII, il ne se forme qu'une petite vésicule optique et à partir du stade VIII, l'ébauche explantée n'est plus reconstituée; b) le phénomène de régulation varie selon la quantité de cellules explantées. Ainsi pour tous les stades opérés, l'ébauche excisée avec des cellules avoisinantes n'est jamais reconstituée. Par contre, pour une ébauche excisée à moitié seulement, la partie restante se différencie en une vésicule optique. Pour une ébauche dont la partie centrale est excisée au stade VII ou VIII, les parties dorsale et ventrale intactes se différencient chacune en une vésicule optique plus ou moins complète. (Une expérience complémentaire consiste en une simple incision de l'ébauche qui est en train de se différencier; cette incision n'a pas d'effet au stade VI, mais elle modifie, à partir du stade VII jusqu'à la fin du stade VIII (vésicule oculaire close) l'organisation spatiale de l'ébauche).

Quant à l'ébauche explantée et transplantée *in vivo* ou *in vitro* (MARTHY, 1970 b, c) nous constatons dans le premier cas des signes d'autodifférenciation (mais sans aucun indice d'une influence inductrice de la part du syncytium vitellin, substrat de l'ébauche greffée) et une désintégration de l'explant provenant d'un embryon du stade VI dans le deuxième cas. A partir du stade VII, la capacité d'autodifférenciation de l'ébauche greffée est nette *in vivo* aussi bien qu'*in vitro*.

En discutant des résultats obtenus par ARNOLD (1965) et nous-même (MARTHY, 1973) nous avons formulé des doutes concernant l'existence du plan inducteur organo-spécifique dans le syncytium vitellin. Or, nos résultats obtenus par les différentes expériences d'explantation et de transplantation ne prouvent pas que ce plan inducteur soit inexistant, *mais* les phénomènes de régulation et d'autodifférenciation observés peuvent aussi bien être interprétés comme conséquence de capacités *inhérentes au blastoderme*. L'absence de régulation dans les cas où le syncytium vitellin est extirpé s'expliquerait alors par un processus dérégulé de cicatrisation en l'absence du facteur « harmonisant » du substrat qu'est le syncytium vitellin pour le blastoderme en train de se différencier. L'hypothèse que nous avons envisagée est celle de l'existence de « champs morphogénétiques » dans le blastoderme qui ont la capa-

cit  de r gulation. Depuis nous avons obtenu de nouveaux r sultats d'exp riences r alis es aux stades de segmentation et aux stades pr -organog n tiques (MARTHY, 1975, 1976, 1977) qui semblent appuyer cette conception : il n'y a pas apparemment de plan d'information organo-sp cifique dans le cortex de l' uf aux stades pr coces du d veloppement, donc il n'y a pas de plan qui pourrait  tre transf r  au syncytium vitellin. Par contre, ce sont des interventions au niveau du blastodisque ou du blastoderme qui entraînent des perturbations organog n tiques indiquant que c'est bien l  que se situe « l'information concernant le d veloppement ». De plus, l'extirpation de quelques cellules seulement du m s-endo-derme, aux stades pr -organog n tiques, entraîne toujours la perte d'un *complexe* d'organes, mais jamais la perte d'un seul organe. La conclusion que nous en tirons est que le blastoderme, aux stades pr -organog n tiques, est compos  de zones   d termination de « champs complexes morphog n tiques », champs qui ne se d composent qu'  partir du stade VI en zones   d termination de plus en plus restreinte. Pendant cette d composition, on constate les ph nom nes de r gulation. Lorsque les  bauches individuelles sont d termin es, la capacit  de r gulation est abandonn e et la capacit  d'autodiff renciation s' tablit.

CONCLUSION

Apr s avoir pass  en revue les r sultats et les conclusions des diff rents auteurs, nous pouvons r sumer certaines conditions apparemment indispensables   une embryogen se normale :

1. La mise en place par des mouvements plasmatiques, d'un blastodisque stabilis  par l' tablissement d'une architecture de microfilaments.

2. La formation d'un blastoderme par un processus d fini de segmentation.

3. La formation et la mise en place des feuilletts germinatifs aboutissant   un blastoderme ayant une organisation spatiale d termin e et un contact avec le syncytium vitellin couvrant le vitellus (stade III).

4. Le maintien de l'organisation spatiale d termin e du blastoderme et le maintien du contact du blastoderme avec le syncytium vitellin pendant la phase du d veloppement appel e phase « pr -organog n tique » et caract ris e par l' talement du blastoderme sur la surface de l' uf (stade III — stade VI). La stabilit  de

l'arrangement cellulaire et de son contact avec le syncytium vitellin est notamment garantie par un ancrage solide du bord du blastoderme sur le cortex de l'œuf.

Si ces conditions sont remplies et si les facteurs du milieu ne s'opposent pas au développement, la partie du blastoderme composée par l'ectoderme et le més-endoderme passe à la phase organogénétique, tandis que la partie périphérique du blastoderme, comprenant une couche ectodermique et quelques cellules mésodermiques dispersées, se différencie en l'enveloppe contractile ciliée du sac vitellin externe. Avant que les ébauches d'organes s'individualisent, le blastoderme a une capacité de régulation; dès que les ébauches individuelles sont établies, elles sont irréversiblement déterminées et ont une capacité d'autodifférenciation.

En combinant les données morphologiques et les exigences reconnues comme indispensables à l'embryogenèse, on peut formuler l'hypothèse que la détermination irréversible du matériel cellulaire formatif en ébauches d'organes et en cellules spécifiques se déroule de la façon suivante :

Deux systèmes primordiaux d'interactions cellulaires et/ou tissulaires s'établissent par le processus de segmentation et de gastrulation. Par leur fonctionnement au cours des stades pré-organogénétiques dans une disposition bien déterminée, le blastoderme atteint finalement le seuil de détermination irréversible en ébauches individuelles d'organes. Le premier système serait celui de l'interaction du blastoderme entier avec le syncytium vitellin couvrant le vitellus. Le vitellus avec le syncytium vitellin est non seulement le substrat physique, mais aussi la source nutritive principale du blastoderme; ils conditionnent toute l'activité métabolique de celui-ci. Le deuxième système comprendrait l'ensemble des rapports cellulaires à l'intérieur du blastoderme, composé de l'ectoderme et du més-endoderme. C'est celui-ci qui serait déterminant dans la spécification de la partie organogénétique du blastoderme en ébauches d'organes et en cellules individuelles. Lorsque le més-endoderme détermine par sa position l'aire organogénétique du blastoderme, les différents contacts cellulaires dans cette zone précise sont d'une importance capitale pour la réalisation des différenciations organo-spécifiques. Un certain rôle organisateur du més-endoderme vis-à-vis de l'ectoderme paraît évident. La vérification de cette hypothèse implique alors l'interruption complète ou partielle de l'un ou l'autre de ces systèmes d'interactions cellulaires et/ou tissulaires. Quant au second système déterminant dans le processus de spécification du blastoderme, ces interruptions doivent se manifester par la suppression de l'organogenèse ou par une organogenèse incomplète. Les premiers résultats

obtenus par extirpation locale de cellules més-endodermiques dans un blastoderme aux stades pré-organogénétiques appuient cette hypothèse.

RÉSUMÉ

L'auteur effectue une revue de l'ensemble des travaux expérimentaux de différents chercheurs sur les œufs de Céphalopodes. Il avance l'hypothèse que la détermination irréversible du matériel cellulaire formatif en ébauches d'organes et en cellules spécifiques se déroule de la façon suivante : chez l'œuf méroblastique des Céphalopodes, deux systèmes primordiaux d'interactions cellulaires et/ou tissulaires s'établissent par le processus de segmentation et de gastrulation. Par leur fonctionnement au cours des stades pré-organogénétiques dans une disposition bien déterminée, le blastoderme atteint finalement le seuil de détermination irréversible en ébauches individuelles d'organes. Le premier système serait celui de l'interaction du blastoderme entier avec le syncytium vitellin; il conditionnerait toute l'activité métabolique du matériel cellulaire destiné à être formatif. Le deuxième système d'interaction comprendrait l'ensemble des rapports cellulaires à l'intérieur du blastoderme, composé de l'ectoderme et du més-endoderme. C'est celui-ci qui serait déterminant dans la spécification de la partie organogénétique du blastoderme en ébauches et en cellules individuelles. Lorsque le més-endoderme détermine par sa position l'aire organogénétique du blastoderme, les différents contacts cellulaires dans cette zone précise sont d'une importance capitale notamment pour la spécification des différenciations. Un certain rôle organisateur du més-endoderme vis-à-vis de l'ectoderme paraît évident. La vérification de cette hypothèse implique alors l'interruption complète ou partielle de l'un ou l'autre de ces systèmes d'interactions cellulaires et/ou tissulaires. Quant au second système déterminant la spécification du blastoderme, ces interruptions doivent se manifester par la suppression de l'organogenèse ou par une organogenèse incomplète. Les premiers résultats obtenus par extirpation locale de cellules més-endodermiques dans un blastoderme aux stades pré-organogénétiques appuient cette hypothèse.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD, J.M., 1961. Technics for obtaining, dissociating and culturing cells and organs of *Loligo pealei* embryos. *Biol. Bull.*, 121 : 380.

- ARNOLD, J.M., 1965 a. Normal embryonic stages of the squid *Loligo pealei*. *Biol. Bull.*, **128** : 24-32.
- ARNOLD, J.M., 1965 b. The inductive role of the yolk epithelium in the development of the squid *Loligo pealei* (Lesueur). *Biol. Bull.*, **129** : 72-78.
- ARNOLD, J.M., 1968. The role of the egg cortex in Cephalopod development *Devl. Biol.*, **18** : 180-197.
- ARNOLD, J.M., 1975. An effect of calcium in cytokinesis as demonstrated with ionophore A 23187. *Cytobiologie*, **11** (1) : 1-9.
- ARNOLD, J.M., WILLIAMS-ARNOLD, L.D., 1974. Cortical-nuclear interactions in cephalopod development : cytochalasin B effects on the informational pattern in the cell surface. *J. Embryol. exp. Morph.*, **31** : 1-25.
- BOLETZKY, S. von, 1970. On the lay-out of the midgut rudiment in *Loligo pealei* (Lesueur). *Experientia*, **26** : 880-881.
- BOLETZKY, S. von, 1974. Elevage de Céphalopodes en aquarium. *Vie Milieu*, **24** (2 A) : 309-340.
- FIORONI, P., 1978. Cephalopoda. Tintenfische. Dans : Morphogenese der Tiere. (Edit. F. Seidel), 1. Reihe, Lieferung 2 : G₅-I. VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 181 pp.
- LEMAIRE, J., 1970. Table de développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. (Mollusques, Céphalopode). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **95** : 773-782.
- MARTHY, H.J., 1970 a. Aufzucht von Embryonen und Embryonalfragmenten, ausserhalb des Chorions, von *Loligo vulgaris*, mit speziellen Bemerkungen zum Auftreten von Manteldeformationen. *Ann. embryol. morph.*, **3** : 3-19.
- MARTHY, H.J., 1970 b. Survie et pouvoir d'autodifférenciation d'ébauches d'organes, en culture organotypique, chez les embryons de *Loligo vulgaris*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **271** : 2396-2398.
- MARTHY, H.J., 1970 c. Beobachtungen beim Transplantieren von Organanlagen am Embryo von *Loligo vulgaris*. *Experientia*, **26** : 160-161.
- MARTHY, H.J., 1972. Sur la localisation et la stabilité du plan d'ébauches d'organes chez l'embryon de *Loligo vulgaris*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **275** : 1291-1293.
- MARTHY, H.J., 1973. En experimental study of eye development in the cephalopod *Loligo vulgaris* : determination and regulation during formation of the primary optic vesicle. *J. Embryol. exp. Morph.*, **29** : 347-361.
- MARTHY, H.J., 1975. Organogenesis in cephalopoda : Further evidence of blastodisc-bound developmental information. *J. Embryol. exp. Morph.*, **33** : 75-83.
- MARTHY, H.J., 1975 b. Mise au point d'une culture primaire de cellules à partir du tissu embryonnaire de *Loligo vulgaris*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **280** : 291-294.

- MARTHY, H.J., 1976. Les déterminismes dans la morphogenèse. Contribution à l'embryologie expérimentale des Céphalopodes. *Thèse d'Etat, n° AO 12 426* : 1-55.
- MARTHY, H.J., 1977. Sur le rôle du mésentoblaste dans la morphogenèse des Céphalopodes. *Ann. Soc. franç. Biol. Dév.*, Caen : 23 (sommaire).
- MARTHY, H.J., 1978. Recherches sur le rôle morphogénétique du més-entoderme lors de l'embryogenèse de *Loligo vulgaris*, C. r. heb. *Séanc. Acad. Sci. Paris*, **287** : 1345-1348.
- NAEF, A., 1928. Die Cephalopoden. *Fauna Flora del Golfo di Napoli*, **35** (2) : V-IX, 1-357.
- OKADA, Y.K., 1927. Versuche über die Wirkung der Dotterwegnahme am meroblastischen Ei (Ei von *Loligo bleekeri* Keferstein). *Zool. Anz.*, **73** : 280-284.
- RANZI, S., 1926. Ricerche di morfologia sperimentale nei Cefalopodi. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **1** : 343-345.
- RANZI, S., 1929. Suscettibilità differenziale nello sviluppo dei cefalopodi. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **9** : 81-160.
- RANZI, S., 1931 a. Duplicitas cruciata in embrioni di cefalopodi. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **11** : 86-103.
- RANZI, S., 1931 b. Risultati di ricerche di embriologia sperimentale sui cefalopodi. *Arch. Zool. ital.*, **16** : 403-408.
- RANZI, S., 1931 c. Sviluppo di parti isolati dell'embrioni dei cefalopodi. *Publ. Staz. zool. Napoli*, **11** : 104-147.
- RANZI, S., 1931 d. L'istogenesi come fenomeno indipendente dall'organogenesi. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **6** : 1-2.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1899. Ueber die Entwicklung der Cephalopoden unter künstlichen Bedingungen. *Anat. Anz.*, **16** : 564-568.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1900. Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. I. Cephalopoden. *Z. wiss. Zool.*, **67** : 491-528.

Reçu le 16 janvier 1978.

LA PRÉDATION DE LA MÉIOFAUNE
PAR LES FORMES JUVÉNILES
DE *DEL TENTOSTEUS QUADRIMACULATUS*
(TELEOSTEI, GOBIIDAE)

par Jean-Yves BODIOU et Laurent VILLIERS
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

1. The authors have studied the stomach contents of a juvenile form of a gobiid, *Deltentosteus quadrimaculatus*, in order to define the importance of meiobenthos and especially of harpacticoid copepods in the alimentary diet of these fishes.

2. The preys of *D. quadrimaculatus* are mainly crustaceans (frequency 98 %). The copepods are by far the most important among the preys (67,81 %). They mainly are epipsammic forms.

3. The occurrence of certain species of copepods in the stomachs of *D. quadrimaculatus* depends on the distribution of these same species in the environment.

4. For the predation of the meiofauna, the first selective criterium seems to be the size. The mean size of the sampled copepods is much higher than the size encountered in the natural populations.

5. The alimentary amount of the meiofauna increases with decreasing size of the fish. Under 23 mm it is practically exclusive.

Le rôle du méiobenthos dans la chaîne alimentaire des fonds marins a déjà fait l'objet de nombreux travaux et les avis sur l'importance de ce maillon dans la dynamique globale des peuplements benthiques restent assez partagés (McINTYRE & MURISON, 1973; BREGNBALLE, 1961).

Il nous a semblé intéressant dans cette optique, d'examiner les contenus stomacaux des formes jeunes d'un Gobie, *Deltenosteus quadrimaculatus*, afin de définir l'importance du méio-benthos dans le bilan alimentaire de ces Poissons.

Nous avons étudié tout particulièrement les Copépodes Harpacticoïdes de ces contenus stomacaux. Cette étude a été entreprise dans une zone de sables fins où la méiofaune et en particulier les Copépodes Harpacticoïdes sont bien connus et à une époque où la population de jeunes *D. quadrimaculatus* est très dense (mois de juin).

Les sables fins infralittoraux de la baie de Banyuls-sur-mer correspondent en effet à l'une des communautés de Copépodes Harpacticoïdes définies par SOYER (1970) et reprise ensuite par BODIOU (1975) pour l'étude d'un cycle annuel de méiofaune à 3 profondeurs, la communauté à *Halectinosoma herdmanni* et *Harpacticus flexus*.

En comparant la faune harpacticoïdienne en place dans les sables fins (BODIOU, 1975; SOYER, 1970) à celle des contenus stomacaux, nous avons cherché à savoir s'il existait une sélection particulière de certaines formes ou espèces.

Il est admis que la méiofaune, et en particulier les Copépodes Harpacticoïdes, jouent un rôle non négligeable dans l'alimentation des Poissons benthiques de petite taille et le fait a été maintes fois évoqué, surtout chez les Poissons plats (SMIDT, 1951; BREGNBALLE, 1961; MUUS, 1967; MACER, 1967; EDWARDS & STEELE, 1968; MCINTYRE & ELEFTHERIOU, 1968; MCINTYRE & MURISON, 1973) et les Gobies (GIBSON, 1968; DE CASABIANCA & KIENER, 1969; HESTAGEN, 1971; HEALEY, 1971; MILLER, 1975).

Mais il est toujours souhaitable pour l'écologie globale des peuplements méiobenthiques que soient rassemblées de nouvelles données sur les rapports proies-prédateurs (MCINTYRE, 1971).

LIEU DE TRAVAIL — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sur les sables fins infralittoraux de la baie de Banyuls-sur-Mer, nous avons opéré suivant quatre transects (A, B, C, D) parallèles, respectivement à 5, 10, 15 et 20 m de profondeur (Fig. 1). Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'un micro-chalut à perche (KURC, FAURE & LAURENT, 1965; LABAT, 1976). Ils ont été au nombre de 8, 4 de jour entre 14 et 16 heures, 4 de nuit entre 0 et 2 heures, le 8/06/1976 et le 15/06/76. Les traits ont été effectués, dans la mesure du possible, à vitesse constante, leur durée a été de 10 minutes chacun. Les Poissons

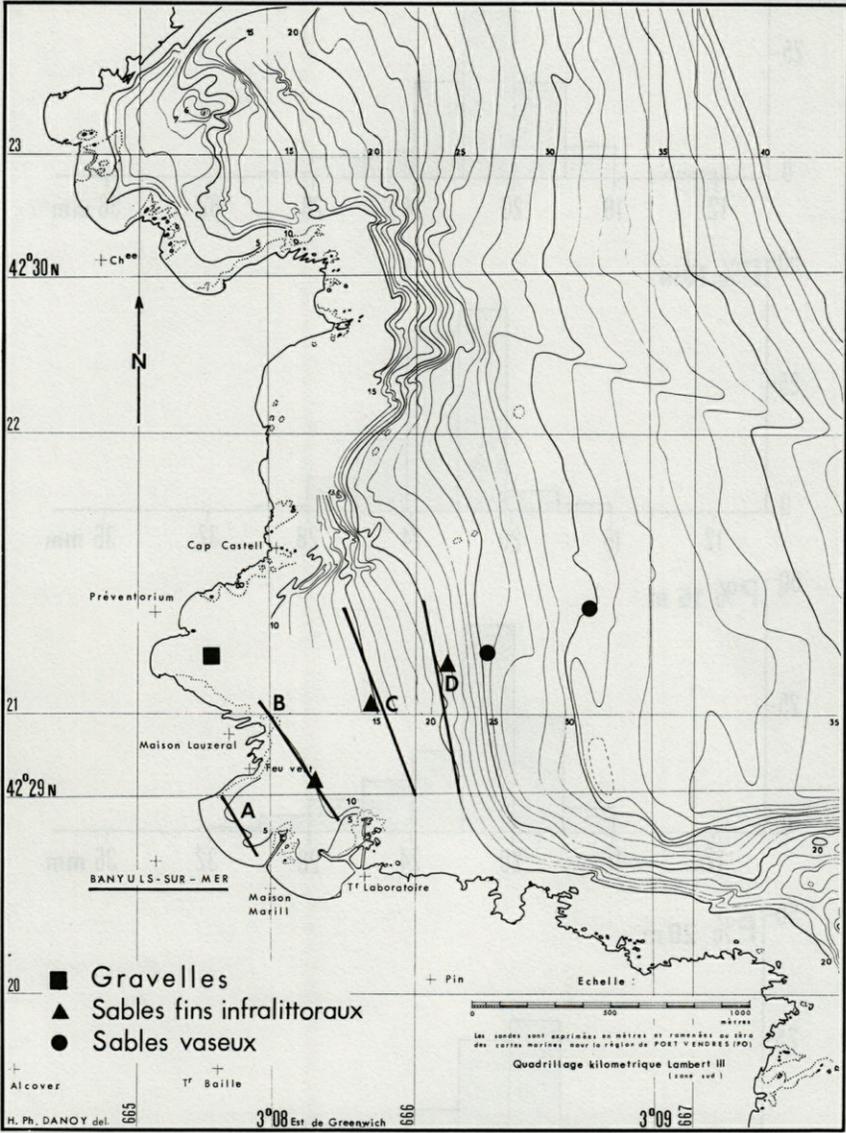


FIG. 1. — Carte des transects.

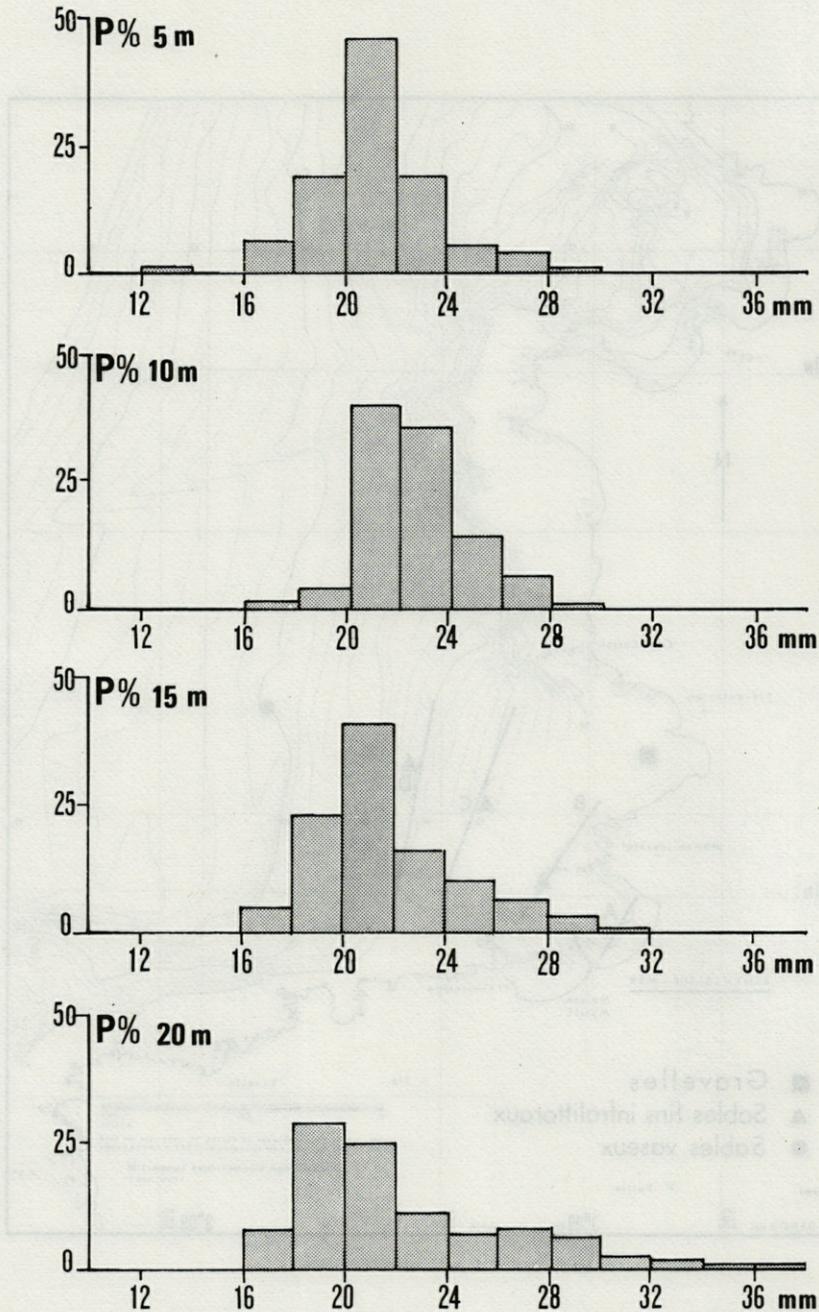


FIG. 2. — Histogrammes des classes de taille de la population de *D. quadrimaculatus* à chaque profondeur étudiée. En abscisse longueur totale du corps, en ordonnée pourcentage de la population à la station.

prélevés sont formolés vivants (solution à 10 %) aussitôt après la pêche, provoquant l'arrêt de la digestion et la fixation rapide du contenu stomacal. La longueur totale des individus capturés est comprise entre 12 et 38 mm (Fig. 2), cependant 90 % d'entre eux ont une taille comprise entre 15 et 25 mm, la moyenne étant de 22,55 mm. 140 estomacs ont été analysés.

Dans l'analyse globale des contenus stomacaux, nous employons deux méthodes résumées et critiquées par HYNES (1950) et PILLAY (1952) : la méthode des présences ou d'occurrence (1); la méthode numérique (2).

(1) *La méthode des présences ou d'occurrence* : cette méthode consiste à compter le nombre d'estomacs dans lesquels une catégorie de proies est présente. Le nombre (P) trouvé (Tabl. I) est exprimé en pourcentage, par rapport au nombre total d'estomacs contenant de la nourriture.

(2) *La méthode numérique* : consiste à compter le nombre d'individus d'une catégorie de proie pour l'ensemble de l'échantillon. Ce nombre (Cn) est exprimé en pourcentage du nombre total de proies (Tabl. I).

TABLEAU I

Groupes zoologiques intervenant dans le régime alimentaire de D. quadrimaculatus. L'indice de présence (P) est le rapport entre le nombre de poissons dont l'estomac contient cette proie, et le total d'estomacs examinés. Le pourcentage en nombre (Cn) est le rapport entre le nombre d'individus d'une proie déterminée et le nombre total des diverses proies.

GROUPE DE PROIES	jour . nuit		P en %	Cn en %						
	5 m		10 m		15 m		20 m			
Foraminifères	2	1	3	—	2	2	2	—	7	0,98
Nématodes	—	—	15	2	9	4	1	—	9	2,53
Annélides	4	2	10	2	6	5	1	2	23	2,61
Mollusques	17	1	15	4	11	3	7	4	28	5,06
Ostracodes	2	—	7	3	7	1	6	—	11	2,12
Cumacés	5	1	9	—	2	1	2	—	10	1,63
Isopodes	7	2	3	2	4	1	3	—	14	1,79
Amphipodes	34	8	22	12	15	5	13	11	52	9,80
Copépodes	203	13	314	31	107	31	103	28	74	67,81
Mysidacés	—	1	2	—	3	—	—	6	7	1,38
Décapodes	4	2	7	5	12	6	10	5	41	4,28
Crustacés ind.										

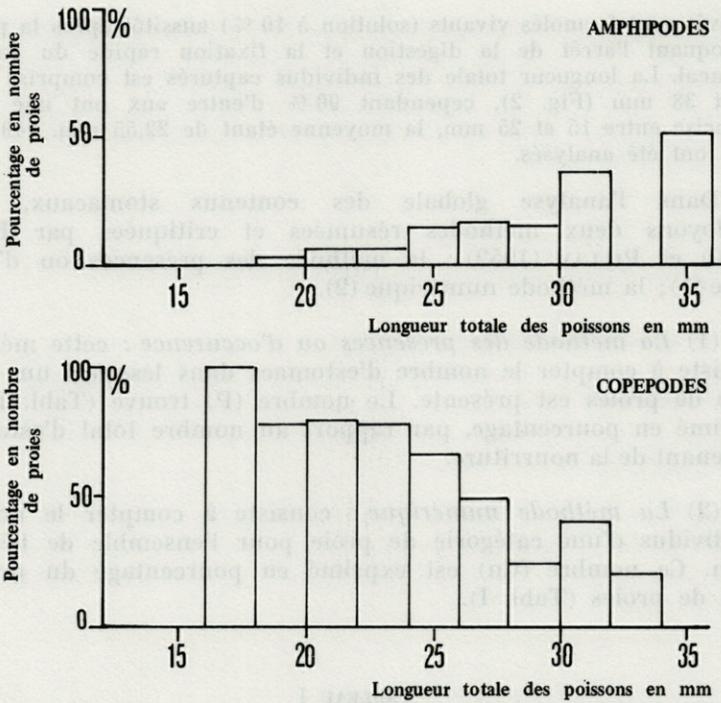


FIG. 3. — Evolution quantitative des deux proies préférentielles de *D. quadri-maculatus* (Copépodes et Amphipodes) en fonction de la taille du prédateur.

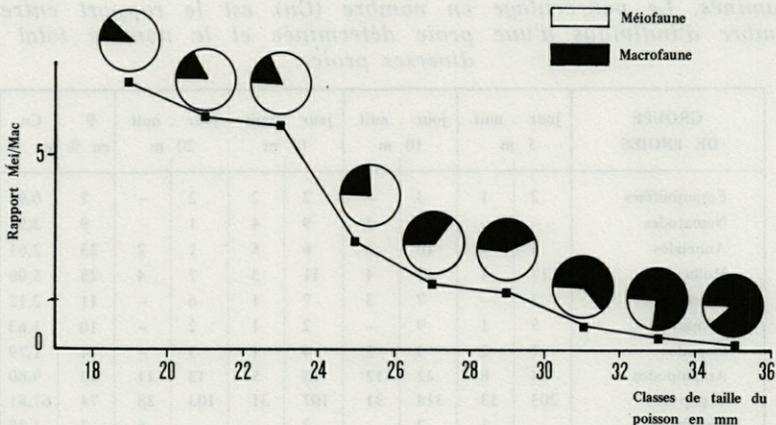


FIG. 4. — Evolution du rapport Méiofaune sur Macrofaune (en nombre), en fonction de la taille du Gobie exprimée en mm. Le graphique circulaire pour chaque classe de taille du Gobie représente la part prise par la Méiofaune et la Macrofaune. La surface de chaque secteur est proportionnelle au pourcentage en nombre de chaque groupe de proies.

Pour mesurer le degré de choix dont fait preuve le prédateur dans son comportement alimentaire, nous utilisons le coefficient d'électivité E (IVLEV, 1961), auquel s'ajoute la comparaison des spectres dimensionnels des proies contenues dans les estomacs à celles figurant dans le milieu (LAUZANNE, 1970; 1975).

$$E = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$$

r_i est le pourcentage en nombre d'une espèce i dans les contenus stomacaux; p_i est son pourcentage dans la nourriture utilisée. Le coefficient E peut varier de -1 à $+1$:

$E < 0$ Sélectivité négative

$E = 0$ Sélectivité nulle

$E > 0$ Sélectivité positive

RÉSULTATS

Les 1224 proies dénombrées appartiennent à 11 groupes zoologiques dont 7 ordres de Crustacés (Tabl. I). Les Crustacés sont prépondérants dans le régime alimentaire avec une fréquence F voisine de 98 %.

Les Copépodes dominent très largement en nombre toutes les autres proies (67,81 %) : ce pourcentage diminue lorsque la taille du Poisson augmente (Fig. 3), et cela au profit des autres Crustacés (Amphipodes) (Fig. 4).

Les Copépodes Harpacticoïdes déterminés appartiennent à 17 espèces, représentant 11 familles (Tabl. II). Deux de ces familles, Ectinosomidae et Longipediidae, sont particulièrement importantes et représentent 88 % de l'effectif.

La famille des Ectinosomidae (5 espèces) représente 64 % du nombre total des individus; une des 5 espèces, *Halectinosoma canaliculatum* est très abondante et constitue presque les 2/3 de l'effectif.

Les Longipediidae (24 % du peuplement) comptent 2 espèces, mais *Longipedia scotti* est de très loin la plus importante (23 % du peuplement à elle seule).

Danielssenia paraperezi atteint 5,63 %; les 9 autres n'atteignent pas 2 %.

La distribution spécifique des proies dans les contenus stomacaux semble traduire certaines différences dans la répartition géographique des espèces. Ce phénomène est bien visible au moins pour les deux espèces les mieux représentées dans les estomacs de *D. quadrimaculatus* : *H. canaliculatum* est nettement plus

TABLEAU II
 Pourcentages en nombre des espèces de Copépodes Harpacticoïdes
 provenant des estomacs.

ESPECES	jour nuit		jour nuit		jour nuit		jour nuit		% global
	5 m	10 m	15 m	20 m	5 m	10 m	15 m	20 m	
<i>Longipedia scotti</i>	1,89	25,00	0,01	47,62	46,15	57,14	62,86	63,64	22,88
<i>Longipedia weberi</i>	—	—	2,70	—	—	—	—	—	1,05
<i>Canuella furcigera</i>	—	—	0,01	—	—	—	—	—	0,35
<i>Ectinosoma normani</i>	—	—	0,01	—	—	—	—	—	0,35
<i>Halectinosoma herdmant</i>	16,98	—	3,60	—	2,56	—	—	—	4,92
<i>Halectinosoma canaliculatum</i>	71,70	62,50	81,08	52,38	25,64	42,86	5,71	36,36	57,39
<i>Pseudobradya beduina</i>	—	—	0,01	—	—	—	—	—	0,35
<i>Microsetella rosea</i>	—	—	—	—	5,13	—	2,86	—	1,05
<i>Danielssenia paraperezi</i>	1,89	—	0,01	—	17,95	—	20,00	—	5,63
<i>Harpacticus flexus</i>	—	—	4,50	—	—	—	—	—	1,76
<i>Tisbe holothuriae</i>	3,77	—	—	—	—	—	—	—	0,70
<i>Porcellidium viride</i>	1,89	—	—	—	—	—	—	—	0,35
<i>Diarthrodes drachi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,35
<i>Amphiascus minutus</i>	—	—	—	—	2,56	—	—	—	0,70
<i>Amphiascopsis cinctus</i>	1,89	12,50	2,70	—	—	—	—	—	1,76
<i>Mesochra pygmaea</i>	—	—	0,01	—	—	—	—	—	0,35
<i>Asellopsis hispida</i>	—	—	—	—	—	—	2,86	—	0,35

abondante dans les estomacs de *Deltentosteus* pêchés à 5 et 10 m de profondeur. Inversement, c'est dans les Poissons pêchés à 15 et 20 m que *Longipedia scotti* est la plus fréquente (Fig. 5). *H. canaliculatum* est une forme qui se cantonne plus spécialement aux faibles profondeurs (BODIOU, 1975). La répartition plus ubiquiste des *Longipedia* en fait une proie privilégiée (vu sa taille) quand les *H. canaliculatum* sont plus rares.

Du point de vue de l'éthologie des proies, nous constatons que la plus grande majorité du contingent de proies appartient aux formes épipsammiques. Les formes mésopsammiques sont totalement absentes. Les formes endopsammiques sont rares.

Le coefficient d'électivité (E) (Tabl. III, Fig. 6) permet d'isoler huit espèces avec un coefficient nettement positif. Dans ce groupe de Copépodes Harpacticoïdes ingérés préférentiellement, on trouve : *L. scotti*, *L. weberi*, *C. furcigera*, *H. canaliculatum*, *M. rosea*, *D. paraperezi*, *T. holothuriae*, *A. cinctus*.

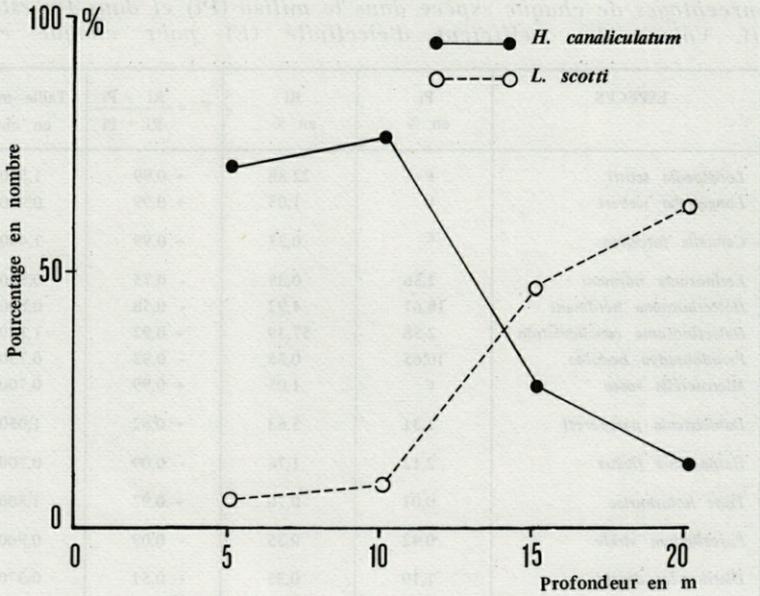


FIG. 5. — Evolution des pourcentages (en nombre) des deux espèces de Copépodes Harpacticoïdes les mieux représentées dans les estomacs en fonction de la bathymétrie. *H. canaliculatum* et *L. scotti*.

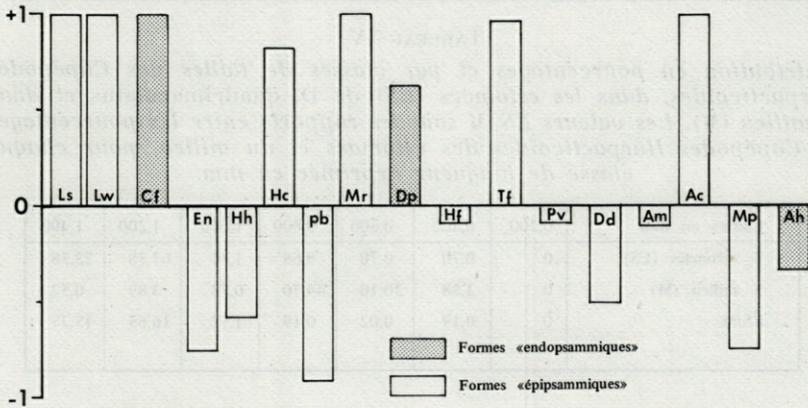


FIG. 6. — Représentation graphique du coefficient d'électivité (E) pour chaque espèce de Copépodes Harpacticoïdes.

TABLEAU III

Pourcentages de chaque espèce dans le milieu (Pi) et dans les estomacs (Ri). Valeur du coefficient d'électivité (E) pour chaque espèce.

ESPECES	Pi en %	Ri en %	$E = \frac{Ri - Pi}{Ri + Pi}$	Taille max. en mm
<i>Longipedia scotti</i>	€	22,88	+ 0,99	1,500
<i>Longipedia weberi</i>	€	1,05	+ 0,99	0,900
<i>Canuella furcigera</i>	€	0,35	+ 0,99	1,400
<i>Ectinosoma normani</i>	2,56	0,35	- 0,75	0,550
<i>Halectinosoma herdmani</i>	18,67	4,92	- 0,58	0,800
<i>Halectinosoma canaliculatum</i>	2,58	57,39	+ 0,92	1,150
<i>Pseudobradya beduina</i>	10,65	0,35	- 0,93	0,730
<i>Microsetella rosea</i>	€	1,05	+ 0,99	0,700
<i>Danielssenia paraperezi</i>	1,31	5,63	+ 0,62	1,050
<i>Harpacticus flexus</i>	2,12	1,76	- 0,09	0,700
<i>Tisbe holothuriae</i>	0,01	0,70	+ 0,97	1,500
<i>Porcellidium viride</i>	0,42	0,35	- 0,09	0,900
<i>Diarthrodes drachi</i>	1,10	0,35	- 0,51	0,370
<i>Amphiascus minutus</i>	0,87	0,70	- 0,11	0,600
<i>Amphiascopsis cinctus</i>	€	1,76	+ 0,99	1,100
<i>Mesochra pygmaea</i>	2,58	0,35	- 0,76	0,400
<i>Asellopsis hispida</i>	0,71	0,35	- 0,34	0,600

TABLEAU IV

Distribution en pourcentages et par classes de tailles des Copépodes Harpacticoides, dans les estomacs (ES) de *D. quadrimaculatus* et dans le milieu (M). Les valeurs ES/M sont les rapports entre les pourcentages de Copépodes Harpacticoides des estomacs et du milieu, pour chaque classe de longueur exprimée en mm.

Classes en mm	0,200	0,400	0,600	0,800	1,000	1,200	1,400
% estomacs (ES)	0	0,70	0,70	8,68	1,40	67,78	23,58
% milieu (M)	0	3,68	30,10	44,70	0,73	3,89	0,52
ES/M	0	0,19	0,02	0,19	1,92	16,65	45,35

La répartition en classes de taille des éléments de la population comparés à ceux contenus dans les estomacs (Fig. 7) montre un décalage des spectres dimensionnels (Tabl. IV).

CONCLUSION ET DISCUSSION

Au terme de cette analyse, nous avons dégagé un certain nombre de considérations générales concernant l'éthologie alimentaire des stades juvéniles de *D. quadrimaculatus*.

Il y a participation de la méiofaune dans la nourriture des jeunes *D. quadrimaculatus*. Cette dernière diminue quand la taille du Poisson croît.

Les travaux déjà effectués (BREGNBALLE, 1961; McINTYRE et MURISON, 1973; MILLER, 1975), confirmés par notre étude, montrent bien l'importance de la méiofaune surtout pour les plus jeunes stades.

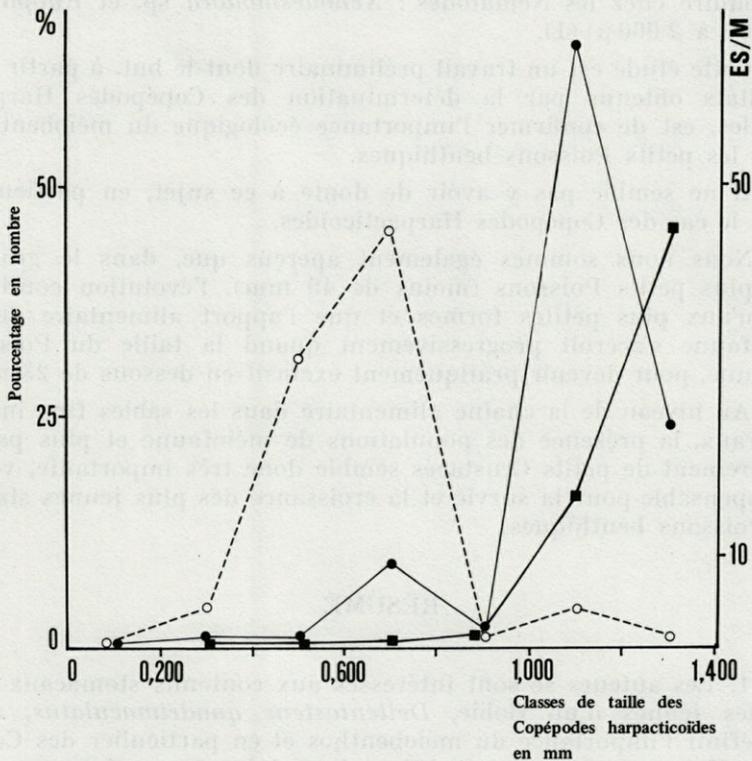


Fig. 7. — Spectres de taille des Copépodes Harpacticoïdes. Dans le milieu (trait discontinu), dans les estomacs (trait plein), et évolution du rapport ES/M (trait épais).

Il s'agit de savoir si la méiofaune est avalée en même temps que d'autres organismes de plus grande taille ou s'il existe une prédation spécifique de méiobenthos.

L'évaluation du coefficient d'électivité permet de constater une sélection positive, dont il faut expliquer le mécanisme. Si nous ne tenons pas compte des 13 formes peu représentées dans les estomacs, nous constatons que l'effectif est en majorité composé de 4 espèces : 3 de taille supérieure à la moyenne pour des Harpacticoïdes, plus la forme dominante du milieu. Ces espèces constituent 90 % de la population capturée.

Il semble donc que le critère de sélection est la taille. La prédation s'exerçant sur les classes de grandes dimensions; il y a en effet 70 fois plus de Copépodes de taille supérieure au mm dans les estomacs que dans la population (rapport ES/M, Fig. 7).

Le même phénomène de sélection par la taille semble se reproduire chez les Nématodes : *Xenodesmodora* sp. et *Enoplidae* (1 5000 à 2 000 μ) (1).

Cette étude est un travail préliminaire dont le but, à partir des résultats obtenus par la détermination des Copépodes Harpacticoïdes, est de confirmer l'importance écologique du méiobenthos pour les petits Poissons benthiques.

Il ne semble pas y avoir de doute à ce sujet, en particulier dans le cas des Copépodes Harpacticoïdes.

Nous nous sommes également aperçus que, dans le groupe des plus petits Poissons (moins de 40 mm), l'évolution continue jusqu'aux plus petites formes et que l'apport alimentaire de la méiofaune s'accroît progressivement quand la taille du Poisson diminue, pour devenir pratiquement exclusif en dessous de 23 mm.

Au niveau de la chaîne alimentaire dans les sables fins infralittoraux, la présence des populations de méiofaune et plus particulièrement de petits Crustacés semble donc très importante, voire indispensable pour la survie et la croissance des plus jeunes stades de Poissons benthiques.

RÉSUMÉ

1. Les auteurs se sont intéressés aux contenus stomacaux des formes jeunes d'un Gobie, *Deltentosteus quadrimaculatus*, afin de définir l'importance du méiobenthos et en particulier des Copépodes Harpacticoïdes dans le bilan alimentaire de ces Poissons.

(1) De BOVÉE : communication personnelle.

2. Les proies de *D. quadrimaculatus* sont principalement constituées de Crustacés (98 % de fréquence). Les Copépodes dominent largement en nombre les autres proies (67,81 %). Ce sont surtout des formes épipsammiques.

3. Les espèces de Copépodes présentes dans les estomacs de *D. quadrimaculatus* sont fonction de la répartition de ces mêmes espèces dans le milieu.

4. Pour la prédation de la méiofaune, il semble que le premier critère de sélection soit la taille. La grandeur moyenne des Copépodes prélevés est nettement supérieure à celle de la population du milieu étudié.

5. L'apport alimentaire de la méiofaune s'accroît progressivement quand la taille du Poisson diminue. Il est pratiquement exclusif en dessous de 23 mm.

BIBLIOGRAPHIE

- BODIQU, J.Y., 1975. Copépodes Harpacticoides des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. I. Description de la communauté. *Vie Milieu*, 25 (2 B) : 313-330.
- BREGNBALLE, F., 1961. Plaice and flounder as consumers of the microscopic bottom fauna. *Medd. Komn. Danm. Fisk. -og Havunders*, 3 (6) : 133-182.
- DE CASABIANCA, M.L. & A. KIENER, 1969. Gobiidés des étangs corses, systématique, écologie, régime alimentaire et position dans les chaînes trophiques. *Vie Milieu*, 20 (3 A) : 611-633.
- EDWARDS, R.R.C. & J.H. STEELE, 1968. The ecology of O-group plaice and common dabs in Loch Ewe. I. Population and food. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 2 : 215-238.
- GIBSON, R.N., 1968. The food and feeding relationships of littoral fish in the Banyuls region. *Vie Milieu*, 19 (2 A) : 447-455.
- HEALEY, M.C., 1971. The distribution and abundance of sand gobies, *Gobius minutus*, in the Ythan estuary. *J. Zool. (Lond.)*, 163 (2) : 177-229.
- HESTHAGEN, I.H., 1971. The winter food of the gobies from one of the deeper channels of the Belt Sea, with particular reference to the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas). *Kiel. Meeresforsch.*, 27 : 28-35.
- HYNES, H.B.N., 1950. The food of the fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, 19 : 36-58.

- IVLEV, V.S., 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale Univ. Press, New Haven (translation), 302 pp.
- KURC, G., L. FAURE & T. LAURENT. La pêche des Crevettes au chalut et les problèmes de sélectivité. *Revue Trav. Int. (Scient. tech.) Pêche. marit.*, 29 (2) : 137-162.
- LABAT, J.-P., 1976. Ecologie de *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758) dans le complexe lagunaire de Bages-Sigean (Aude). *Thèse de 3^e cycle, Univ. Paris*, 105 pp.
- LAUZANNE, L., 1970. La sélection des proies chez *Alestes baremoze* (pisc., Charac). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 4 (1) : 71-76.
- LAUZANNE, L., 1975. La sélection des proies chez trois poissons malacophages du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 9 (1) : 3-7.
- MACER, C.T., 1967. The food web in red Wharf Bay (N. Wales) with particular reference to young plaice (*Pleuronectes platessa*). *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 15 : 560-573.
- MCINTYRE, A.D., 1971. Control factors on meiofauna populations. *Thalassia Jugosl.*, 7 (1) : 209-215.
- MCINTYRE, A.D. & A. ELEFThERIOU, 1968. The bottom fauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. Biol. Assoc. UK*, 48 : 113-142.
- MCINTYRE, A.D. & D.J. MURISON, 1973. The Meiofauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. Biol. Assoc. U.K.*, 53 : 93-118.
- MILLER, P.J., 1975. The predation of Meiofauna by the Goby (*Pomatoschistus microps*). *Bull. est. br. Wat. Sci. Assoc.*, 12 : 10 p.
- MUUS, B.J., 1967. The fauna of danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddr. Komn Danm. Fisk. Havunders.*, 5 (1) : 3-316.
- PILLAY, T.V.R., 1952. A critic of methods of study of food fishes. *J. zool. Soc. India*, 4 (2) : 185-200.
- SMIDT, E.L.B., 1951. Animal production in the Wadden Sea. *Meddr. Komn Danm. Fisk. Havunders.*, 11 (6) : 1-151.
- SOYER, J., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea). *Vie Milieu*, 21 (2 B) : 337-511.

Reçu le 3 avril 1978.

CAPTURE
D'UN *TETRAGONURUS CUVIERI* RISSO, 1810
(PERCIFORME STROMATEOIDEI)
DANS LA RÉGION DE BANYULS-SUR-MER
(PYRÉNÉES-ORIENTALES, FRANCE)

par Roger FONS et Laurent VILLIERS
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

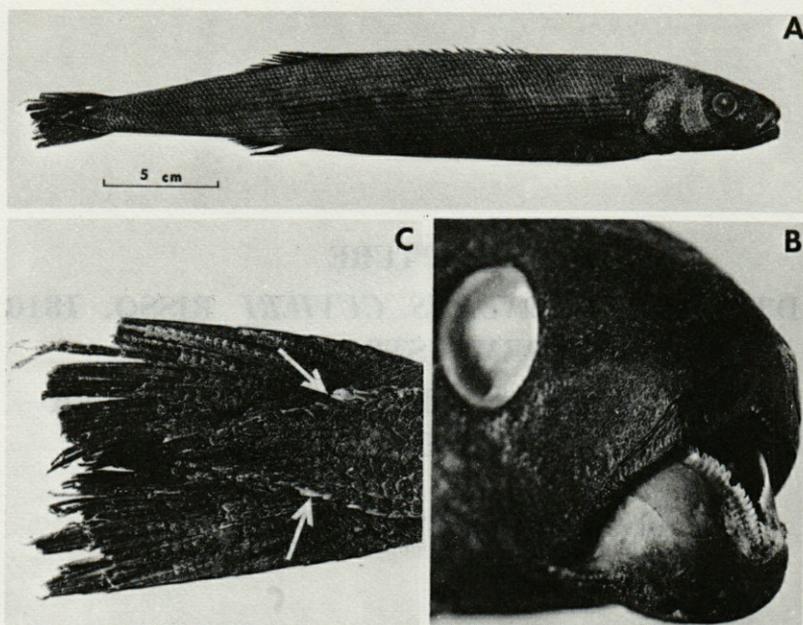
ABSTRACT

The capture of an adult female of *Tetragonurus cuvieri* Risso, 1810 (Perciform Stromateoidei) is reported from the area of Banyuls-sur-Mer at a depth of about 100 m, off the Cape Cerbère (Pyrénées-Orientales).

En juin 1977, le chalutier Marie-Dominique mouillant à Port-Vendres (Pyr.-Or.), capturait dans ses filets, par 100 m de fond environ au large du Cap Cerbère, un curieux poisson que M. JOLY, patron de pêche, a eu l'amabilité de remettre au Laboratoire Arago.

Il s'agit d'une femelle adulte de *Tetragonurus cuvieri* Risso, 1810, espèce méditerranéenne très rare qui n'avait jamais été signalée, à notre connaissance, dans notre région. Ce poisson noir métallique, remarquablement décrit par Risso, appartient à la famille des Tetragonuridae, dont le genre unique se distingue des autres Stromateoidei par trois caractères principaux :

— Corps oblong, couvert d'épaisses écailles rugueuses, cténoïdes, striées, fortement insérées dans le tégument et qui, régulièrement disposées en rangées obliques dans le sens postéro-anté-



Tetragonurus cuvieri Risso, 1810. A : femelle; B : détail de la mâchoire inférieure rétractile garnie de dents fines et pointues plantées régulièrement, un peu obliques en arrière et disposées en dents de scie; C : région caudale, les flèches indiquent les carènes caractéristiques.

rieur et dorso-ventral, se modifient au niveau de la queue pour former quatre carènes caractéristiques (Pl. A et C).

— Première nageoire dorsale plus étendue que la D 2, s'insérant en arrière des pectorales.

— Mâchoire inférieure rétractile, garnie de dents pointues et fines (Pl. B).

Deux autres espèces ont été décrites de l'Atlantique et du Pacifique respectivement :

— *T. atlanticus* Lowe 1839 (= *Ctenodax wilkinsoni* Macleay 1885).

— *T. pacificus* Abe 1953.

La biologie de cette espèce est encore mal connue. Des jeunes ont été trouvés associés à des Méduses (MANSUETI, 1963); d'autres dans les cavités branchiales ou cloacales de Thaliacés : *Pyrosoma atlanticum* (= *Pyrosoma giganteum*) et *Salpa africana maxima* (EMERY, 1882; LO BIANCO, 1909; FITCH, 1949). Quatre larves recueillies par un filet à plancton dans le détroit de Messine, ont

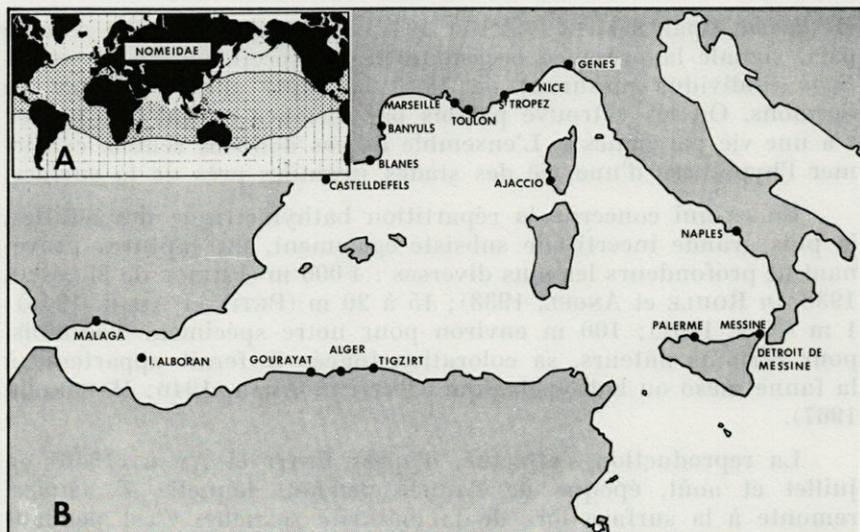
été décrites par SPARTA (1929 et 1947). LEGENDRE (1934) a d'autre part, signalé la présence occasionnelle de spécimens de *T. atlanticus* (individus mesurant de 18 à 33 mm) dans l'estomac de Germons. On les y trouve parfois par dizaines ce qui fait penser « à une vie par bancs ». L'ensemble de ces données semble confirmer l'hypothèse d'une vie des stades juvéniles près de la surface.

En ce qui concerne la répartition bathymétrique des adultes, la plus grande incertitude subsiste également, les captures provenant de profondeurs les plus diverses : 4 000 m (PRINCE de MONACO, 1933, in ROULE et ANGEL, 1933); 15 à 20 m (PETIT et AMAR, 1946); 1 m (NOS, 1961); 100 m environ pour notre spécimen. Toutefois, pour certains auteurs, sa coloration foncée le ferait appartenir à la faune méso ou bathypélagique (PETIT et AMAR, 1946; HAEDRICH, 1967).

La reproduction s'effectue, d'après PETIT et AMAR (1946) en juillet et août, époque de l'année pendant laquelle *T. cuvieri* remonte à la surface lors de la maturité sexuelle. C'est pendant cette période d'ailleurs que la plupart des captures ont lieu. Dans l'Atlantique, *T. cuvieri* fraye apparemment pendant le printemps et en été (GREY, 1955). Antérieurement GUIGLIA (1950) assurait, à partir d'exemplaires de collection, que des femelles matures se rencontraient toute l'année. Notre exemplaire, capturé en juin, présentait des ovaires inactifs.

Le régime alimentaire de cette espèce est sujet encore à de nombreuses interrogations. Après expérience personnelle, RISSO (1810) souligne la toxicité de la chair de *T. cuvieri*, qu'il attribue au fait que cette espèce se nourrit d'une Méduse du genre *Stephanomia* (= *Halistemma*) (Siphonophores-Algamidae). Plus récemment FITCH (1952) a recherché la toxicité chez quatre spécimens des Côtes Californiennes sans résultat probant. Il est possible que ce phénomène soit temporaire, simplement en relation avec la maturité sexuelle (PETIT et AMAR, 1946), ou lié à l'absorption d'une nourriture toxique occasionnelle. Quoi qu'il en soit, *T. cuvieri* se nourrit presque exclusivement de Coelentérés et de Cténophores (RISSO, 1826; FITCH, 1952), la mâchoire étant particulièrement adaptée à ce genre de nourriture (GREY, 1955). L'examen du contenu stomacal et du tractus digestif de notre spécimen s'est révélé négatif.

Tetragonurus cuvieri est un poisson rare, et les captures peu nombreuses et disséminées ne permettent pas, pour l'instant, de préciser son aire de répartition. SMITH (1953) a montré que les quelques captures, toujours exceptionnelles, ont été effectuées presque exclusivement au voisinage de l'isotherme annuel moyen de surface de 20 °C. *Tetragonurus* occuperait, semble-t-il, les zones



Tetragonurus cuvieri Risso, 1810. A : aire de répartition probable qui suivrait la distribution mondiale des Nomeidae (Stromateoidei) (selon HAEDRICH, 1967); B : carte de répartition actuelle en Méditerranée.

tropicales, subtropicales et tempérées des océans (Fig. A) et suivrait la distribution approximative des Nomeidae (Stromateoidei) (HAEDRICH, 1967).

En Méditerranée (Fig. B), *T. cuvieri* a été signalé de : Sicile (DODERLEIN, 1889); Détroit de Messine (COCCO, 1840; SPARTA, 1929 et 1947); Naples (EMERY, 1882); Gênes (DORIA et GESTRO, 1880; SASSI, 1846; GUIGLIA, 1950; BRUNELLI et BINI, 1934); Ajaccio (TITO de CARAFFA, 1929); Nice (RISSO, 1810); Saint-Tropez (PETIT et AMAR, 1946); Toulon (MOREAU, 1881; BERTIN, 1929); Marseille (MOREAU, 1881); Blanes (ARTE, 1951); Castelldefels-Gava (Nos, 1961); Malaga (De BUEN et LORO, 1916); Alger, Tizirt-sur-Mer, Gourayat (GUICHENOT, 1850; SEURAT, 1933).

RÉSUMÉ

Les auteurs signalent la capture d'une femelle adulte de *Tetragonurus cuvieri* Risso 1810 (Perciforme Stromateoidei) par 100 mètres de fond environ, au large du Cap Cerbère (Pyrénées-Orientales).

Nombre d'épines, d'écaillés, de dents, poids et dimensions du Tetragonurus cuvieri Risso, 1810 capturé en juin dans la région de Banyuls-sur-Mer.

Epines de la D1	16
Epines de la D2	12
Epines de l'anale	12
Rayons de la caudale	28
Rayons des pelviennes	5
Rayons des pectorales	16
Ecaillés sur la ligne latérale	127
Ecaillés de l'aisselle à la queue	117
Ecaillés transversales	32
Dents à la demi-mâchoire supérieure	50
Dents à la demi-mâchoire inférieure	38
Dents vomériennes	30
Dents palatines	14
Rayons branchiostéges	5
Nombre de vertèbres	57
Poids	206 g
Longueur standard	307 mm
Longueur totale*	118,20
Longueur du maxillaire	7,49
Longueur de la mandibule	11,40
Distance pré-orbitaire	5,86
Longueur pré-dorsale antérieure	34,52
Longueur pré-dorsale postérieure	61,88
Distance pré-anale	64,16
Distance à l'anus	66,77
Distance pré-ventrale	25,73
Distance à la première narine	2,93
Distance à la deuxième narine	4,23
Longueur de la D1	21,49
Longueur de la D2	9,77
Longueur de l'anale	8,79
Longueur de la D1 à la D2	6,84

Les dimensions sont exprimées en pourcentage de la longueur standard

BIBLIOGRAPHIE

- ABE, T., 1953. New, rare or uncommon fishes from Japanese waters. II. Records of rare fishes of the families Diretmidae, Luvaridae, and Tetragonuridae, with an appendix (description of a new species *Tetragonurus pacificus* from off the Solomon Islands). *Jap. J. Ichthyol.*, 3 (1) : 39-47.
- ARTE, P., 1951. Peces notables del litoral de Blanes II. *Publnes Inst. Biol. apl., Barcelona*, 8 : 157-160.
- BERTIN, L., 1929. Poissons rares capturés en rade de Toulon et au Cap Sicié. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 54 (3) : 162.
- BRUNELLI, G. et G. BINI, 1934. Recherche comparative sulle pesche profonde di diversi mari italiani. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 10 (6) : p. 737.
- COCCO, A., 1840. Su di alcuni nuovi pesci del mare di Messina. *Maurolico, Messina*, 4 : 236-244.
- De BUEN, R. et M. LORO, 1916. Sobre algunos peces interesantes del Laboratorio de Biología marina de Malaga. *Boln R. Soc. esp. Hist. nat.*, 16 (3) : 153-163.
- DODERLEIN, P. 1889. Manuale ittiologica del Mediterraneo. Giornale di Sicilia Palermo Teleostei, (4) : 7 (in GUIGLIA, 1950).
- DORIA, G. et R. GESTRO, 1880. Pesci rari od interessanti inviati all'Esposizione di Berlino. Catalogo degli espositori e delle cose espote (Sezione Italiana). Firenze : p. 139.
- EMERY, C., 1882. Contribuzioni all'Ittiologia. IV. Sulle candizimi di vità di giovani individu i de *Tetragonurus cuvieri*. *Mitt. Zool. Stn Neapel*, 3 : 281-282.
- FITCH, J.E., 1949. Some unusual occurrences of fish on the Pacific coast. *Calif. Fish. Game*, 35 (1) : 41-49.
- FITCH, J.E., 1951. Notes on the squaretail, *Tetragonurus cuvieri*. *Calif. Fish Game*, 37 (1) : 55-59.
- FITCH, J.E., 1952. Toxicity and taxonomic notes on the squaretail *Tetragonurus cuvieri*. *Calif. Fish Game*, 38 (2) : 251-252.
- GREY, M., 1955. The fishes of the genus *Tetragonurus* Risso. *Dana Rep.*, 41 : 1-75.
- GUICHENOT, A., 1850. Histoire naturelle des Reptiles et des Poissons. Exploration scientifique de l'Algérie, Paris : p. 68.
- GUIGLIA, D., 1950. Il *Tetragonurus cuvieri* Risso, 1810 nel Golfo di Genova. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, 64 : 158-169.
- HAEDRICH, R.L., 1967. The Stromateoid fishes : Systematics and a classification. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 135 (2) : 31-139.
- LEGENDRE, R., 1934. La faune pélagique de l'Atlantique au large du Golfe de Gascogne recueillie dans les estomacs de Germons. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, 14 (6) : 247-418.

- LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn Neapel*, 19 (4) : 513-761.
- LOWE, R.T., 1839. A supplement to a synopsis of the fishes of Madeira. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 7 : 76-92.
- MACLEAY, W., 1885. A remarkable fish from Lord Howe Island. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 10 : 718-720.
- MANSUETI, R.J., 1963. Symbiotic behaviour between small fishes and jellyfishes, with new data on that between the stromateid, *Peprilus alepidotus* and the scyphomedusa *Chrysaora quinquecirrha*. *Copeia*, 1 : 40-80.
- MOREAU, E., 1881. Histoire naturelle des Poissons de la France. Masson Ed. Tome III : 178-181.
- NOS, R., 1961. Hallazgo del *Tetragonurus cuvieri* Risso en las costas catalanas. *Miscelánea zool.*, 1 : 133-137.
- PETIT, G., et R. AMAR, 1946. Capture d'un *Tetragonurus cuvieri* Risso à Saint-Tropez (Var). *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 6 : 34-39.
- RISSO, A., 1810. Ichthyologie de Nice, Paris, F. SCHOEL. Ed. : 388 pp.
- RISSO, A., 1826. Histoire Naturelle des principales productions de l'Europe méridionale, vol. VII Paris : 480 pp.
- ROULE, L. et F. ANGEL, 1933. Poissons provenant des campagnes du Prince Albert 1^{er} de Monaco. *Result. Camp. scient. Prince Albert 1^{er}*, 86 : 50-62.
- SASSI, A., 1846. Descrizione di Genova et del Genovesato. Genova, 1 : 127.
- SEURAT, E.G., 1933. Observation du *Tetragonure de Cuvier* (*Tetragonurus Cuvieri*, Risso, 1810) à Tizirt-sur-Mer. *Bull. Stn A. Pêche Castiglione* : 1-8.
- SMITH, J.L.B., 1953. The genus *Tetragonurus* Risso 1810. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 6 : 53-66.
- SPARTA, A., 1929. Stati post-larvali di *Tetragonurus cuvieri* Risso. *Memorie R. Com. Talassogr. ital.*, 168 : 1-8.
- SPARTA, A., 1947. Rarissimi stadi larvali di *Tetragonurus cuvieri* Risso. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 22 : 223-226.
- TITO de CARAFFA, T., 1929. Les poissons de mer et la pêche sur les Côtes de la Corse. 2^e édition, Paris : p. 177-178.

Reçu le 10 février 1978.

REMARQUES SUR LA DENTURE DES RAIES ET SUR LEUR ALIMENTATION

par Marie-Henriette DU BUIT

*C.N.R.S. Laboratoire de Biologie Marine du Collège de France,
29110 Concarneau, France*

ABSTRACT

The number of dental units, the morphology of individual teeth and their erosion have been examined in rays from the Celtic Sea. The diets of the six most abundant species of ray have been studied by observing stomach contents. 4 species change their diet during their life, young specimens eat crustaceans, and older specimens, above 50 to 80 cm LT, eat fish. 2 species of ray eat crustaceans throughout their life. There is a good correlation between tooth form and diet.

INTRODUCTION

Sans doute en raison de leur taille modeste les dents de Raies n'ont pas retenu la même attention de la part des naturalistes que celles des Requins. Les premiers documents utilisables concernant les espèces européennes ont été donnés par CLARK (1926) mais il s'agit de descriptions générales parfois sommaires; d'où l'intérêt d'une étude plus détaillée en relation avec les régimes alimentaires. Les observations ont porté sur la forme, le nombre d'unités dentaires à la mâchoire supérieure, l'usure des dents chez les espèces de la Mer Celtique.

GÉNÉRALITÉS

Les dents des Sélaciens prennent naissance aux dépens d'un bourrelet épidermique (crête ou lame dentaire) enfoncé tangentiellement du côté lingual à l'intérieur du derme de la gencive. Les bourgeons se développent sur la face interne du bourrelet et de chacun naît une suite de dents appelée série ou unité dentaire (JAMES, 1953).

Toutes les séries se déplacent parallèlement plus ou moins simultanément vers le bord extérieur de la mâchoire. Suivant les espèces, les unités sont isolées les unes des autres ou au contraire imbriquées formant une sorte de pavage.

I. MORPHOLOGIE

Chaque dent comprend deux parties principales, la couronne et la plaque basale ou racine reliées par un collet. La couronne est formée de fibrodentine recouverte d'émail; au centre, la cavité pulpaire est restée libre. La racine est constituée de dentine; elle est dépourvue d'émail d'où un aspect plus ou moins poreux qui s'oppose à celui de la couronne lisse et brillante (CASIER, 1947).

Nous avons distingué trois types de dents chez les Raies de la Mer Celtique (1) :

a) *type pointu en « alène »* (Pl. I A et D).

La couronne se compose d'un cuspide long, incurvé, très acéré et d'un talon qui déborde largement du côté labial; la racine est étalée latéralement.

Ce type se rencontre chez *Raja circularis*, *R. fullonica*, *R. naevus*.

b) *type pointu en « corne de rhinocéros »* (Pl. I B et E).

La couronne porte un cuspide massif rappelant la corne de rhinocéros dont la base serait étalée en forme de collerette; pas de talon; la racine est aplatie latéralement.

Ce type se rencontre chez *R. alba*, *R. batis*, *R. oxyrinchus*.

c) *type arrondi en « pavé »* (Pl. I C et F).

La couronne est haute, sa face apicale plus ou moins arrondie (sauf chez les mâles adultes); la racine est moins développée que la couronne.

(1) Pour les descriptions détaillées voir DUBUIT, 1974.

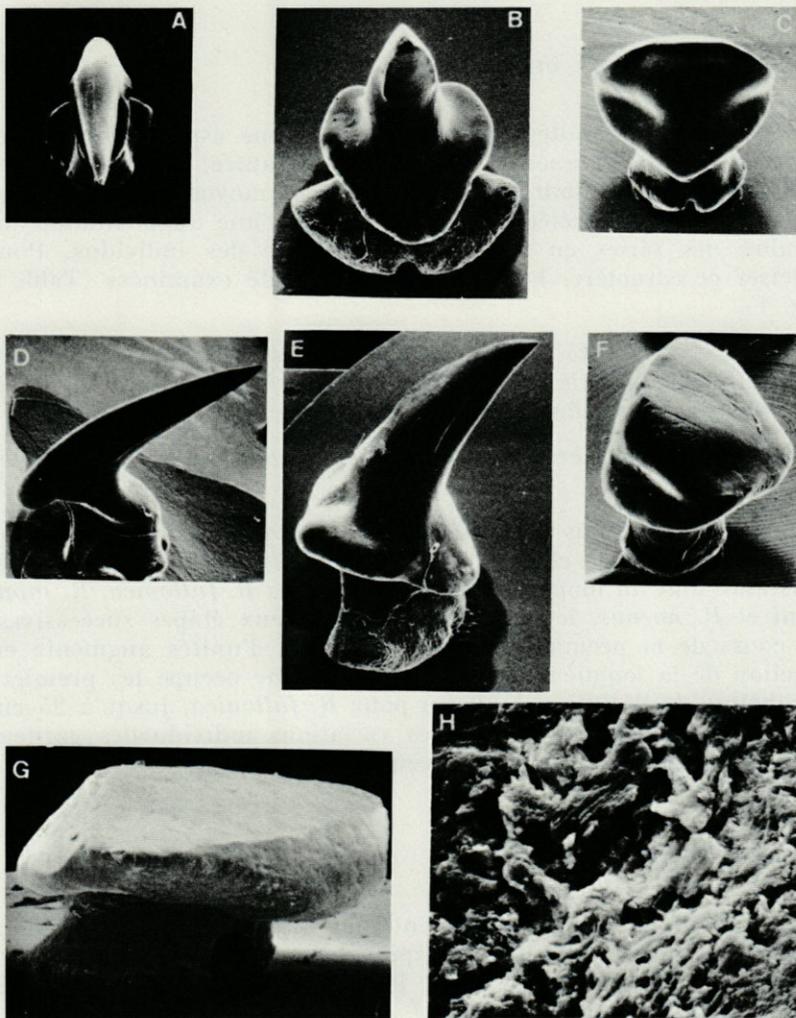


PLANCHE I

Morphologie dentaire des Raies (photos C. THIRIOT)

A : *R. fullonica*, vue de face ($\times 20$); B : *R. batis*, vue de face ($\times 20$); C : *R. clavata*, vue de face ($\times 19$); D : *R. fullonica*, profil ($\times 22$); E : *R. batis*, profil ($\times 19$); F : *R. clavata*, profil ($\times 22$); G : *R. clavata*, dent usée ($\times 45$); H : *R. clavata*, détail de la précédente dent ($\times 540$).

Ce type se rencontre chez *R. brachyura*, *R. clavata*, *R. microocellata*, *R. montagui*.

II. NOMBRE D'UNITÉS DENTAIRES

Le nombre d'unités dentaires varie d'une espèce à l'autre et pour une espèce donnée, d'un individu à l'autre. L'amplitude des variations peut atteindre 40 % de la valeur moyenne et ces variations ont été interprétées comme le reflet d'une augmentation du nombre des séries en fonction de la taille des individus. Pour préciser ce caractère, 1 195 mâchoires ont été examinées (Tabl. I, Fig. 1).

a) La variabilité du caractère étudié est fonction de l'espèce; l'amplitude maximale est enregistrée chez *R. brachyura* où selon les individus le nombre d'unités varie entre 43 et 102.

b) D'une manière générale les variations ne sont pas liées à la taille.

c) Les variations ne présentent pas les mêmes modalités dans toutes les espèces : chez *R. batis*, et *R. clavata* la moyenne est constante tout au long de la croissance; chez *R. fullonica*, *R. montagui* et *R. naevus*, le graphique indique deux étapes successives. Au cours de la première le nombre moyen d'unités augmente en fonction de la longueur totale; ce phénomène occupe les premiers décimètres de l'éclosion à 40 cm pour *R. fullonica*, jusqu'à 25 cm pour les deux autres. Ensuite les variations individuelles gardent la même amplitude mais la moyenne reste stable.

III. REMPLACEMENT ET USURE

Le rythme de remplacement des dents chez les Elasmobranches varie en fonction de l'espèce : 10 - 12 jours chez *Mustelus canis* (IFFT et ZINN, 1948), 7 à 10 jours chez *Negaprion brevirostris* MOSS, 1967), remplacement total en deux ans chez *Scyliorhinus canicula* (MARKEL et LAUBIER, 1969). De toute façon, cette vitesse ralentit avec l'âge et c'est sans doute la raison pour laquelle les individus âgés montrent souvent des dents cassées et même véritablement usées.

Ce phénomène d'usure est nettement visible chez les femelles de *R. clavata*, aux dents normalement arrondies et lisses. Chez les individus de grande taille, on remarque une usure des élé-

TABLEAU I

Limites de variations du nombre d'unités dentaires à la mâchoire supérieure chez 10 espèces de raies de la Mer Celtique

Espèces	Nombre d'exemplaires		Nombre d'unités
	mâles	femelles	
<i>Raja alba</i>	6	10	42 à 50
<i>Raja batis</i>	113	115	41 à 60
<i>Raja brachyura</i>	30	25	63 à 102
<i>Raja circularis</i>	53	73	64 à 96
<i>Raja clavata</i>	73	122	35 à 49
<i>Raja fullonica</i>	95	84	47 à 71
<i>Raja microocellata</i>	18	8	48 à 53
<i>Raja montagui</i>	55	62	39 à 58
<i>Raja naevus</i>	95	103	42 à 68
<i>Raja oxyrinchus</i>	33	32	34 à 44

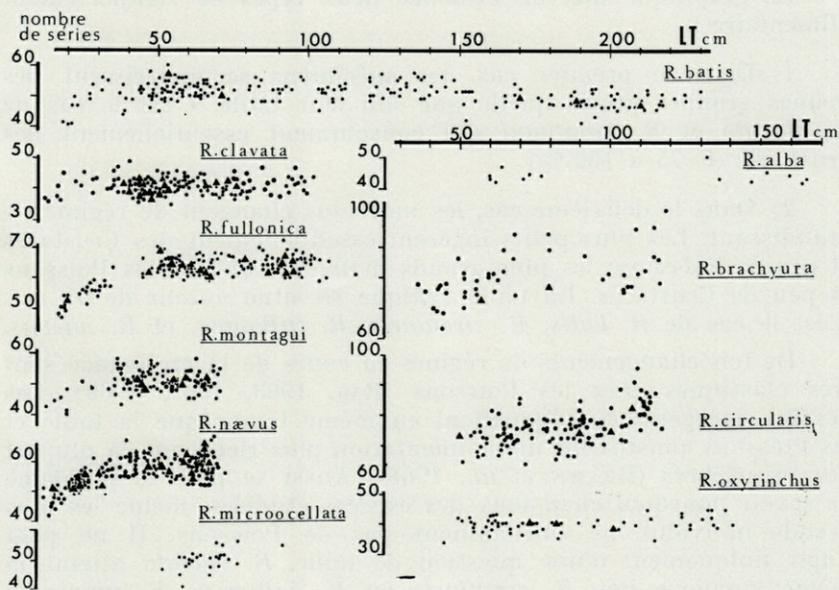


FIG. 1. — Nombre d'unités dentaires à la mâchoire supérieure chez 10 espèces de Raies de la Mer Celtique. Variations en fonction de la longueur totale (LT cm); ● : une observation; ▲ : plusieurs observations.

ments fonctionnels ou sur le point de tomber des séries médianes. L'observation au microscope électronique à balayage montre qu'à l'usure mécanique due aux frottements, se superpose une action chimique. Le frottement provoque l'arasement des surfaces portantes et confère à la dent un aspect tabulaire, l'attaque chimique se traduit par une dissolution différentielle de la couche de dentine et lui donne l'apparence d'un calcaire alvéolaire (Pl. IG et H). On constate que l'attaque chimique se fait sentir essentiellement dans la zone déjà arasée mécaniquement là où la couche d'émail a plus ou moins disparu.

IV. INCIDENCE DE LA FORME DES DENTS SUR LA QUALITÉ DE LA NOURRITURE

La fréquence des groupes proies identifiés dans les estomacs des six espèces de Raies les plus abondantes en Mer Celtique a été calculée en fonction de la taille des individus (LT cm); les résultats sont présentés par classe de taille de 10 cm (Fig. 2) (DU BURR, 1968).

Le graphique met en évidence deux types de comportement alimentaire :

1) Dans le premier cas, les spécimens se nourrissent des mêmes groupes proies quelle que soit leur taille. C'est le cas de *R. clavata* et *R. montagui* qui consomment essentiellement des crustacés (F 75 à 100 %).

2) Dans le deuxième cas, les individus changent de régime en grandissant. Les plus petits ingèrent essentiellement des Crustacés et pas de Poissons; les plus grands mangent surtout des Poissons et peu de Crustacés. La taille critique se situe autour de 50 cm. C'est le cas de *R. batis*, *R. circularis*, *R. fullonica*, et *R. naevus*.

De tels changements de régime au cours de la croissance sont très classiques chez les Poissons (RAE, 1963, 1967, 1969). Les besoins énergétiques augmentent en même temps que la taille et les Poissons constituent une alimentation plus riche que la plupart des invertébrés (BRAWN *et al.*, 1968). Aussi se pose le problème de savoir pourquoi chez deux des espèces étudiées, même les plus grands individus ne consomment pas de Poissons. Il ne peut s'agir uniquement d'une question de taille. *R. clavata* atteint la même longueur que *R. circularis* ou *R. fullonica*. *R. montagui* devient aussi grande que *R. naevus*, et ces trois espèces consomment une forte majorité de Poissons à partir de 60 cm de LT.

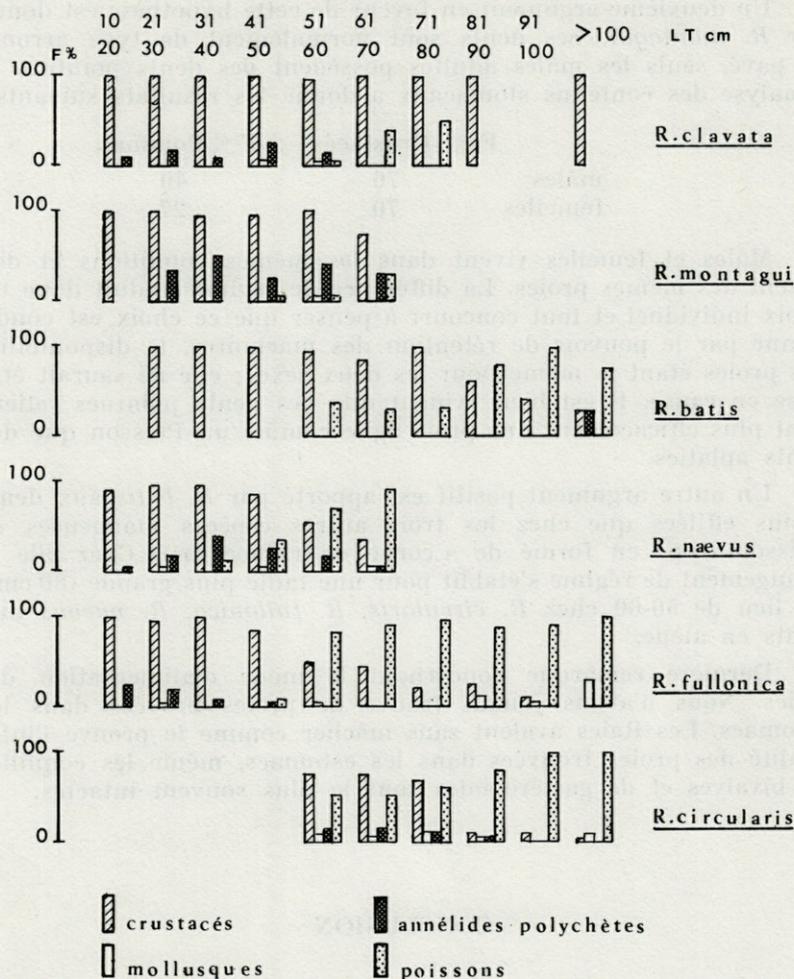


FIG. 2. — Composition qualitative des contenus stomacaux de six espèces de Raies. Variations de la fréquence de présence des groupes proies en fonction de la longueur totale (LT cm).

On remarque que les espèces qui ne changent pas de régime en grandissant, *R. clavata* et *R. montagui* possèdent des dents arrondies en pavés tandis que les autres, *R. batis*, *R. circularis*, *R. fullonica*, *R. naevus* ont toutes, à des degrés différents, des dents pointues. On peut donc admettre l'influence de la morphologie dentaire sur la qualité des proies.

Un deuxième argument en faveur de cette hypothèse est donné par *R. montagui*. Ses dents sont normalement de type arrondi en pavé, seuls les mâles adultes possèdent des dents pointues et l'analyse des contenus stomacaux a donné les résultats suivants :

	F % Crustacés	F % Poissons
mâles	76	40
femelles	70	27

Mâles et femelles vivent dans les mêmes conditions et disposent des mêmes proies. La différence de régime traduit donc un choix individuel et tout concourt à penser que ce choix est conditionné par le pouvoir de rétention des mâchoires, la disponibilité des proies étant la même pour les deux sexes; elle ne saurait être mise en cause. Il est bien évident que des dents pointues retiennent plus efficacement une proie agile comme un Poisson que des dents aplaties.

Un autre argument positif est apporté par *R. batis* aux dents moins effilées que chez les trois autres espèces mangeuses de Poisson (type en forme de « corne de rhinocéros). Chez elle le changement de régime s'établit pour une taille plus grande (80 cm), au lieu de 50-60 chez *R. circularis*, *R. fullonica*, *R. naevus* aux dents en alène.

Dernière remarque concernant le mode d'alimentation des Raies. Nous n'avons jamais trouvé de proies broyées dans les estomacs. Les Raies avalent sans mâcher comme le prouve l'intégralité des proies trouvées dans les estomacs, même les coquilles de bivalves et de gastéropodes sont le plus souvent intactes.

CONCLUSION

La forme des dents apparaît être le seul facteur qui conditionne le changement de nourriture observé chez 4 espèces de Raies de la Mer Celtique. Ni la taille, ni la disponibilité des proies ne sont en cause. Pourtant les Raies ne mâchent pas leurs aliments; même les espèces aux dents en pavés de type broyeur avalent les proies entières, elles figurent intactes dans les estomacs. Les dents interviennent seulement sur le pouvoir de rétention des mâchoires, et les dents pointues, s'opposant plus efficacement que des plates à la fuite d'un Poisson appréhendé, favorisent un régime piscivore.

RÉSUMÉ

Comme la plupart des Poissons, quatre des six espèces de Raies les plus abondantes en Mer Celtique changent de régime alimentaire au cours de leur vie. Les Crustacés dominent largement dans la nourriture des spécimens de petite taille; à partir de 50 à 80 cm LT, les Crustacés sont remplacés par les Poissons. Chez les deux autres espèces de Raies, le régime reste à base de Crustacés toute leur vie. Une étude comparative a été faite pour déterminer les raisons de cette différence. La taille des Raies et la disponibilité des espèces proies n'interviennent apparemment pas. La forme des dents semble expliquer cette différence de comportement alimentaire. Les espèces qui mangent des Poissons ont des dents pointues, recourbées en arrière tandis que les Raies qui consomment uniquement des Crustacés possèdent des dents arrondies et aplaties.

Les séries dentaires ont été dénombrées chez dix espèces de Raies; chez certaines leur nombre est constant et chez les autres il augmente entre l'éclosion et 40 cm LT.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAWN, V.M., D.L. PEER & R.J. BENTLEY, 1968. Caloric content of the standing crop of benthic and epibenthic invertebrates of St. Margaret's Bay. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **25** (9) : 1803-1811.
- CASIER, E., 1947. Contribution et évolution de la racine dentaire des Euselacii. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **23** (13-15) : 1-90.
- CLARK, R.S., 1926. Rays and skates. A revision of the european species. *Scient. Invest. Fishery Bd. Scotl.*, **1** : 1-66.
- DU BUIT, M.H., 1968. Alimentation de quelques rajidés. *Bull. Soc. scient. Bretagne*, **43** : 305-314.
- DU BUIT, M.H., 1974. Contribution à l'étude des populations de raies du Nord-Est Atlantique des Faeroe au Portugal. *Thèse d'Etat, Fac. Sci., Paris* : 170 p.
- IFFT, D.D. & D.D. ZINN, 1948. Tooth succession in smooth dogfish *Mustelus canis*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **95** : 100-106.
- JAMES, W.W., 1953. The succession of teeth in Elasmobranchs. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **23** : 419-474.
- MARKEL, K. & L. LAUBIER, 1969. Zum Zahnersatz bei Elasmobranchiern. *Zool. Beitr.*, **15** : 41-44.

- MOSS, S., 1967. Tooth replacement in the lemon shark *Negaprion brevirostris*. In *Sharks, Skates and Rays*. Perry Gilbert, R. Mathewson, D.P. Rall edit., Johns Hopkins Press Baltimore : 319-329.
- RAE, B.B., 1963. The food of Megrin. *Mar. Res.*, 1963 (3) : 23 p.
- RAE, B.B., 1967 a. The food of Cod in the North Sea and West of Scotland grounds. *Mar. Res.*, 1967 (1) : 67 p.
- RAE, B.B., 1967 b. The food of dogfish, *Squalus acanthias* L., *Mar. Res.*, 1967 (4) : 19 p.
- RAE, B.B., 1967 c. The food of the Cod on Faroese grounds. *Mar. Res.*, 1967 (6) : 23 p.
- RAE, B.B., 1969. The food of the witch. *Mar. Res.*, 1969 (2) : 23 p.

Reçu le 24 octobre 1977.

© Masson, Paris, 1978.

Le Directeur de la Publication : J. SOYER

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour 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 droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} 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 : 1^{er} trimestre 1979 — N° d'ordre : 5151
 Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP — Dépôt légal n° 102 — Mars 1979
 Printed in France. Commission paritaire : n° 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 au début du texte, et un résumé en français, à la fin. 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 B : BIOLOGIE MARINE
ET OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVIII-XXIX

YEARS 1978-1979

PART 1-AB

CONTENTS

Michel GLEMAREC. Problems of dynamical ecology and of ecological series in the Bay of Concarneau	1
M. BHAUD and J.-C. DUCHÊNE. Quantitative data on the soft bottoms at a depth of 90 m off Banyuls-sur-Mer	21
Claude RAZOULS and Suzanne RAZOULS. Energetic value of the pelagic secondary stage in different marine areas	39
A. CASTRIC-FEY, A. GIRARD-DESCATOIRE and F. LAFARGUE. The sessile populations of the Glenan archipelago. Fauna distribution at different levels	51
Sue W. FINGERMAN and Milton FINGERMAN. Effects of two polychlorinated biphenyls (Aroclors 1242 and 1254) on limb regeneration in the fiddler crab, <i>Uca pugilator</i> , at different times of the year	69
M. MARTOJA and C. THIRIOT-QUIEVREUX. The pyramidal gland in <i>Pterotrachea</i> spp. (Mollusca, Heteropoda) : a holocrine gland	77
S. v. BOLETZKY. The present state of knowledge of octopod development	85
Hans Jürg MARTHY. Experimental embryology on cephalopods	121
Jean-Yves BODIOU and Laurent VILLIERS. Predation on meiofauna by juvenile forms of <i>Deltentosteus quadrimaculatus</i> (Teleostei, Gobiidae)	143
Roger FONS and Laurent VILLIERS. Capture of a <i>Tetragonurus cuvieri</i> Risso, 1810 (Perciform Stromateoidei) in the Banyuls area (Pyrénées-Orientales, France)	157
Marie-Henriette Du BUIR. Remarks on the dentition and diet of Rays	165

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly