

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A B : BIOLOGIE MARINE
ET OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVIII-XXIX ANNÉES 1978-1979

FASCICULE 2-AB

FASCICULE DÉDIÉ AU PROFESSEUR P. DRACH

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| Guy JACQUES et Alain SOURNIA. Les « Eaux rouges » dues au phytoplancton en Méditerranée | 175 |
| Serge FRONTIER. La microrépartition du plancton : étude statistique, implications méthodologiques, perspectives de recherche | 189 |
| Claude CHAISEMARTIN. Bioaccumulations métalliques chez les Astacidae | 209 |
| Danièle CARRÉ. Etude ultrastructurale du système nerveux de <i>Verella velella</i> (Cnidaire Chondrophoride) | 221 |
| Jean-Pierre L'HARDY. Observations sur l'élaboration et la sclérotinisation de la capsule ovigère chez <i>Gyratia hermaphroditus</i> Ehrenberg 1831 (Turbellarié, Rhabdocoele) | 237 |
| R. BAUCHOT, J.M. RIDET et M.L. BAUGHOT. Encéphalisation et niveau évolutif chez les Vertébrés aquatiques | 253 |
| Solange BRUSLÉ et Jacques BRUSLÉ. Les apports de la microscopie électronique à la connaissance des cellules germinales précoces des Poissons | 267 |
| J.-C. HUREAU, J. LOUIS, A. TOMO et C. OZOUF. Application de l'analyse canonique discriminante à la révision du genre <i>Harpagifer</i> (Téléostéens, Notothéniiformes) | 287 |
| Y. LE DANOIS. La topographie du système latéro-muqueux d' <i>Himantolophus groenlandicus</i> Reinhardt (Pisces pediculati Ceratioidei) | 307 |
| Patrick GEISTDOERFER. Connaissances nouvelles sur la biologie de la famille des Macrouridae (Téléostéens Gadiformes) | 323 |

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, 86650 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 (CNEXO, Paris, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÉRÈS (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 SPPHF, Z.I. Vineuil, B.P. 22, 41350 Vineuil (France) | | |
| Pour les pays suivants, s'adresser à : | | |
| BELGIQUE | L.C.L.S., rue Oflet 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 Simpliciano, 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, COSTA RICA, GUATEMALA, HONDURAS, NICARAGUA, PANAMA, SALVADOR. | Masson Editores, S. de R.L. de C.V., Dakota 383, Colonia Napoles, Mexico 18, D. F. | |

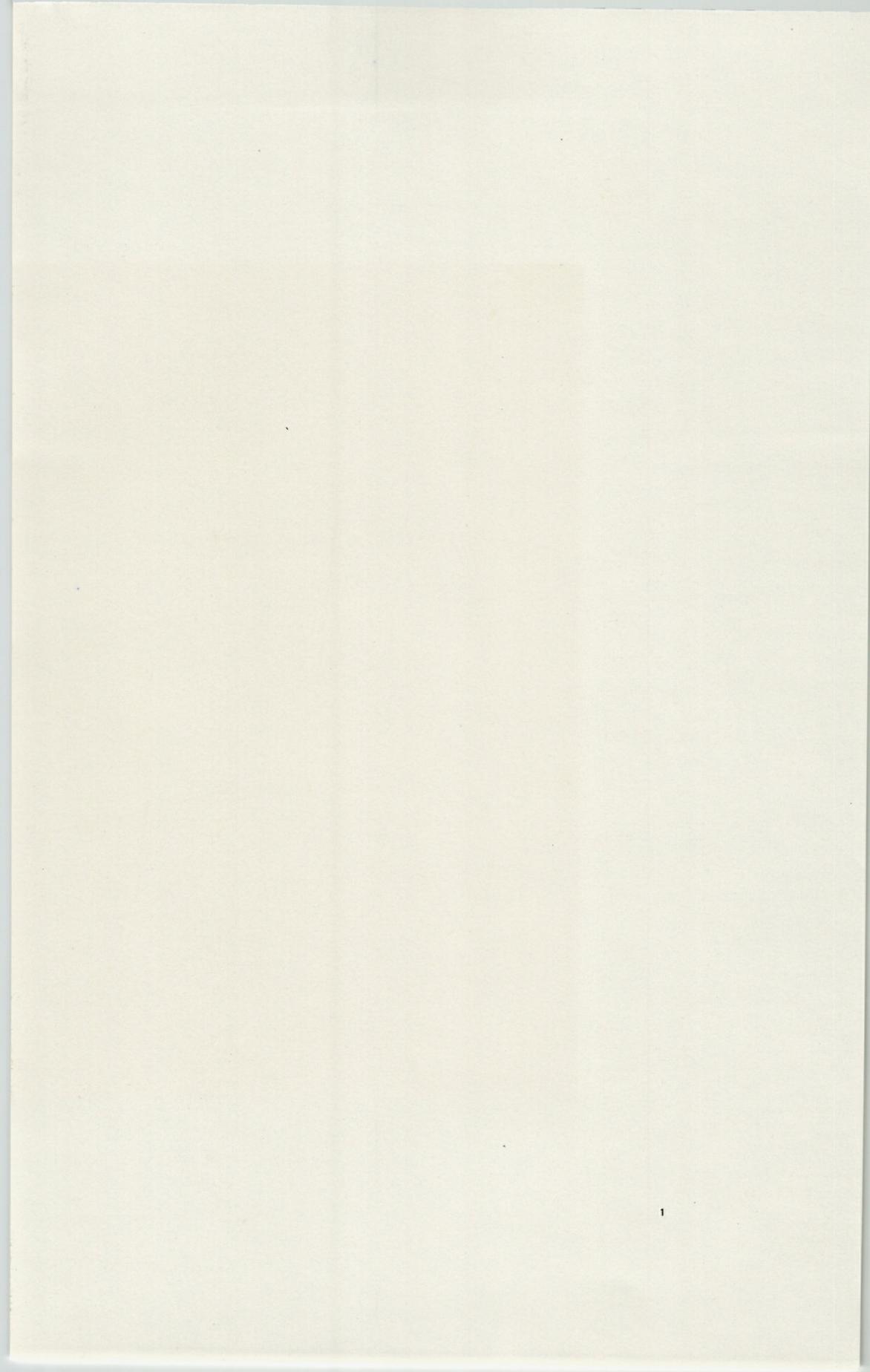
Numéros de l'année et volumes antérieurs :

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)



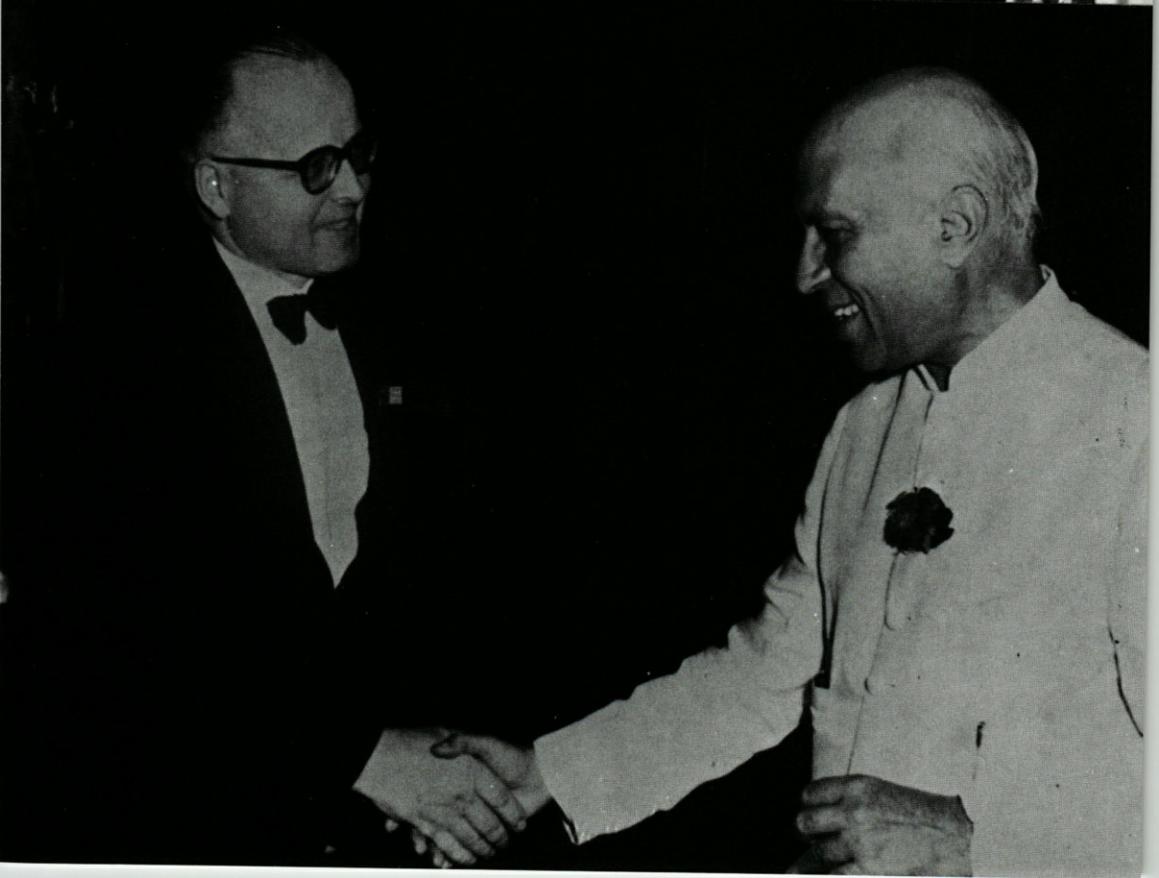
AU PROFESSEUR P. DRACH

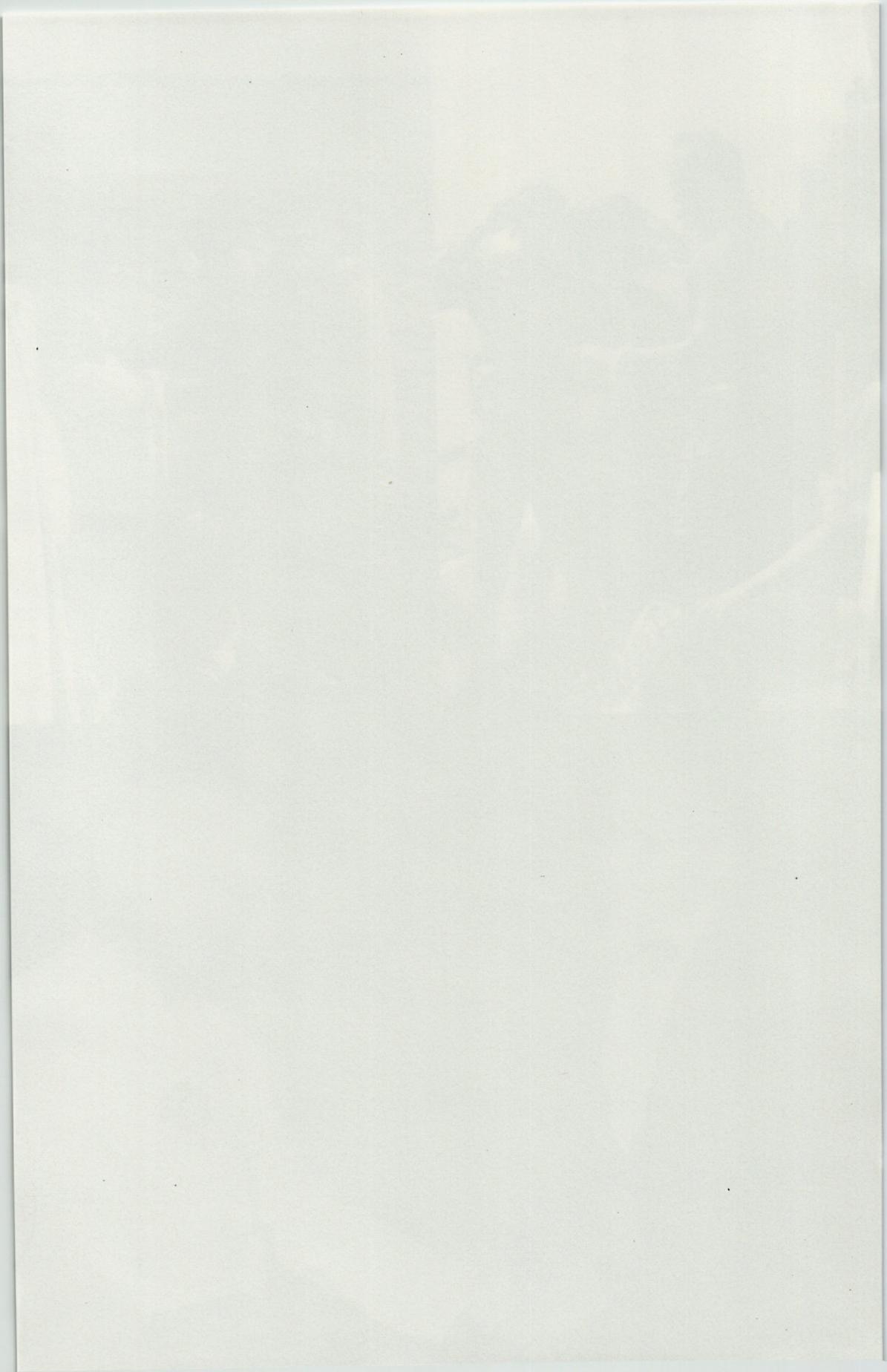
SES AMIS, SES ÉLÈVES

AN PROFESSEUR P. DRACH

En haut : Le Professeur Pierre DRACH remontant à bord du *Pluteus II* après une plongée en scaphandre autonome en baie de Morlaix (La Grande Fourche, 30-VIII-1956). Pierre DRACH fut le premier utilisateur des scaphandres autonomes en France pour l'exploration des fonds rocheux.

En bas : Pierre DRACH, Directeur du C.N.R.S., reçu par le Pandit NEHRU en janvier 1960, lors d'un congrès scientifique international se tenant à Bombay.





VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A B : BIOLOGIE MARINE
ET OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVIII-XXIX ANNÉES 1978-1979

FASCICULE 2-AB

FASCICULE DÉDIÉ AU PROFESSEUR P. DRACH

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| Guy JACQUES et Alain SOURNIA. Les « Eaux rouges » dues au phytoplancton en Méditerranée | 175 |
| Serge FRONTIER. La microrépartition du plancton : étude statistique, implications méthodologiques, perspectives de recherche | 189 |
| Claude CHAISEMARTIN. Bioaccumulations métalliques chez les Astacidae | 209 |
| Danièle CARRÉ. Etude ultrastructurale du système nerveux de <i>Verella verella</i> (Cnidaire Chondrophoride) | 221 |
| Jean-Pierre L'HARDY. Observations sur l'élaboration et la sclérotinisation de la capsule ovigère chez <i>Gyatrix hermaphroditus</i> Ehrenberg 1831 (Turbellarié, Rhabdocoele) | 237 |
| R. BAUCHOT, J.M. RIDET et M.L. BAUCHOT. Encéphalisation et niveau évolutif chez les Vertébrés aquatiques | 253 |
| Solange BRUSLÉ et Jacques BRUSLÉ. Les apports de la microscopie électronique à la connaissance des cellules germinales précoces des Poissons | 267 |
| J.-C. HUREAU, J. LOUIS, A. TOMO et C. OZOUF. Application de l'analyse canonique discriminante à la révision du genre <i>Harpagifer</i> (Téléostéens, Notothéniiformes) | 287 |
| Y. LE DANOIS. La topographie du système latéro-muqueux d' <i>Himantolophus groenlandicus</i> Reinhardt (Pisces pediculati Ceratioidei) | 307 |
| Patrick GEISTDOERFER. Connaissances nouvelles sur la biologie de la famille des Macrouridae (Téléostéens Gadiformes) | 323 |

MASSON



Publication bimestrielle

LES «EAUX ROUGES» DUES AU PHYTOPLANCTON EN MÉDITERRANÉE

par Guy JACQUES * et Alain SOURNIA **

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

** *Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée,
Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris*

ABSTRACT

The occurrence of "red water" phenomena due to phytoplankton in the Mediterranean sea is reviewed; brackish areas are excluded. The responsible organisms belong chiefly to the Dinoflagellata (13 taxa or more), although two chloromonads and some diatoms have been recorded. Most cases occur during spring or summer in stratified waters, some pollution effect being sometimes involved. The quality of the data is uniformly poor; no intensive study, either ecological or physiological, is available. Toxicity to marine fauna was seldom observed.

INTRODUCTION

Voici longtemps que l'intérêt des phénomènes d'« eaux rouges » a dépassé celui de la simple curiosité naturelle. Les problèmes débattus aujourd'hui sont de nature théorique (déterminisme écologique, physiologie, cinétique algale) aussi bien qu'appliquée (nuisances, pharmacologie, molysmologie). En guise d'introduction à ce vaste sujet, et ne considérant que le seul milieu marin, nous citerons quelques publications essentielles et représentatives des recherches récentes ou actuelles : mises au point générales par HAYES et

AUSTIN (1951), RYTHER (1955), HUTNER et McLAUGHLIN (1958) et PINCEMIN (1969 b); bibliographie mondiale jusqu'à 1964 par ROUNSEFELL et NELSON (1966); revue taxinomique par ADACHI (1972); congrès nationaux en Floride (Anon., 1967) et au Japon (Anon., 1973); congrès international sur les eaux rouges à Dinoflagellés toxiques (LoCICERO, 1975); proposition d'un modèle mathématique (WYATT et HORWOOD, 1973).

Notre propos, moins ambitieux, est de faire le point sur les eaux rouges décrites en Méditerranée, en nous limitant aux eaux franchement marines. Comment traiter, en effet, des cas fort nombreux observés dans les lagunes côtières plus ou moins isolées de la mer, et dans lesquelles fleurit plutôt le bactérioplancton que le phytoplancton ? Une préterition s'impose : « nous ne parlerons pas de... », mais recensons néanmoins les références relatives aux milieux suivants :

- les valli de la région de Venise (à distinguer des zones de la lagune largement ouvertes sur la mer) : SCHREIBER (1928), D'ANCONA (1954), MOZZI (1964);
- les lagunes pontines : CARRADA et RIGILIO TRONCONE (1974);
- la lagune de Faro, près de Messine (GENOVESE, 1961 a-b, 1963), GENOVESE *et al.* (1963), TRÜPER et GENOVESE (1968), SOROKIN et DONATO (1975);
- les deux « lacs » de l'île de Mljet dans l'Adriatique : CVIČ (1955, 1960);
- le « lac » de Tunis : CABASSO et ROUSSEL (1942), HELDT (1952), ZAOUALI (1975);
- les étangs des environs de Sète : BIECHELER (1936).

D'autre part, nous éliminerons les travaux anciens qui donneraient à cette mise au point une couleur de bibliophilie sans guère lui ajouter de données concrètement exploitables (A.F. CASTRACANE, C.J. CORI, G.B. de TONI, F. HAUCK, D. LEVI MORENOS, D. SYRSKI, C. TECHET, V. ZANON et quelques autres). Ces travaux sont d'ailleurs pour la plupart répertoriés dans celui de FORTI (1906).

Encore les publications récentes permettent-elles rarement de répondre aux questions qui semblent essentielles : localisation et caractéristiques spatiales, époque et répétabilité, organismes responsables, biomasse et production, environnement physico-chimique et étiologie, toxicité. Des lacunes étonnantes se rencontrent au sujet de la concentration des organismes quand ce n'est même leur identification, voire l'époque de l'événement. Les caractéristiques du milieu sont le plus souvent sommairement indiquées et parfois ne dépassent guère les qualificatifs de « mer calme en phase de réchauffement »...

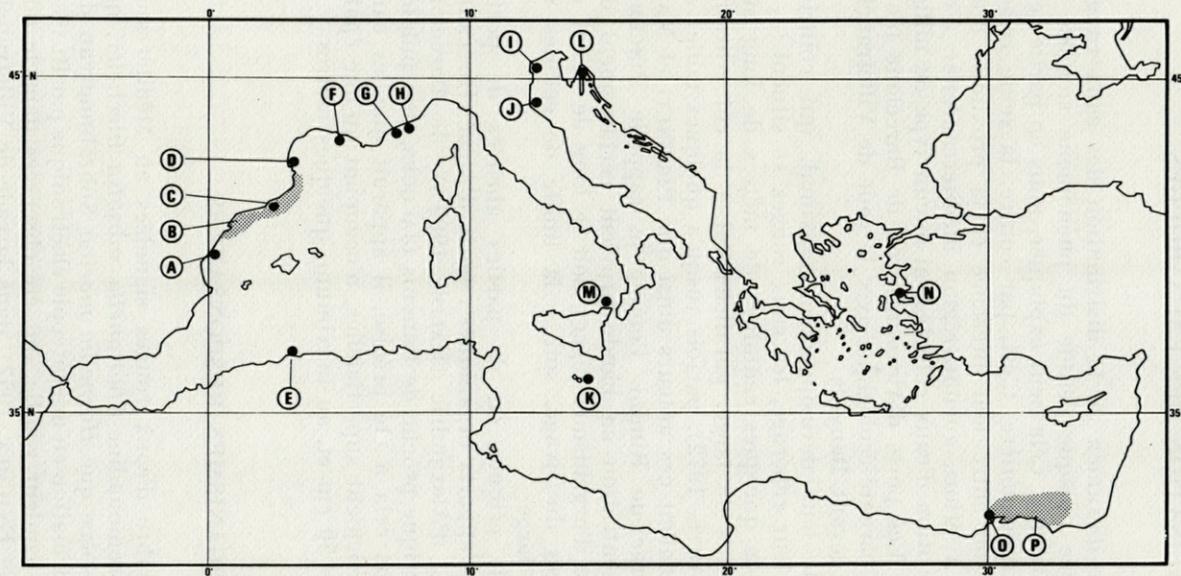


FIG. 1. — Localisation des eaux rouges décrites dans le bassin méditerranéen. Les zones hachurées sont celles où le phénomène apparaît assez régulièrement sur une grande étendue.

A. Castellon; SAN FELIU *et al.*, 1971; B. Côtes catalanes : ANON., 1971; LÓPEZ et ARTÉ, 1971, 1972; C. Port de Barcelone : MARGALEF, 1968; D. Banyuls-sur-Mer; JACQUES, en prép.; E. Port d'Alger : HOLLANDE et ENJUMET, 1957; F. Embouchure du Rhône : BLANC et LEVEAU, 1972; G. Baie de Juan-les-Pins : PINCEMIN, 1969 b; H. Rade de Villefranche : TRÉ-GOUBOFF, 1962; I. Lagune de Venise : VOLTOLINA, 1970, 1973 a, b; J. Environs de Rimini : PICINETTI et MANFRIN, 1969, FROGLIA, 1970; K. Ile de Malte : MICALLEF et BANNISTER, 1969, FUDGE, 1977; L. Rijeka (anciennement Fiume) : ŽANON, 1931; M. Golfe de Messine : GANGEMI, 1971, 1973; N. Golfe d'Izmir : NÜMANN, 1955, 1957; ACARA et NALBANDOĞLU, 1960; O. Port d'Alexandrie : HALIM, 1960 a; P. Embouchure du Nil : HALIM, 1960 b.

LOCALISATION DES EAUX ROUGES

Toute tentative d'examen de la distribution des eaux rouges est fortement biaisée puisque l'étude du phénomène suppose la présence d'un scientifique. Cela peut expliquer, mais en partie seulement, leur répartition côtière. C'est, par contre, la seule raison de la forte corrélation entre leur présence et la proximité d'un laboratoire marin. A priori, aucune région méditerranéenne n'est favorisée par l'apparition d'eaux colorées, ni aucun type de milieu particulier (Fig. 1). Les ports d'Alexandrie ou de Barcelone n'ont en effet que peu de parenté écologique avec la rade de Villefranche ou la mer ouverte devant Banyuls.

Au moment de leur développement maximal, qui coïncide généralement avec leur repérage, les eaux rouges se situent :

— soit en bandes de quelques centaines de mètres de long sur une dizaine de mètres de large, parallèlement à la côte (littoral catalan : LÓPEZ et ARTÉ, 1972), parfois jusqu'à quelques milles au large comme le signalent ces auteurs ainsi que PICCINETI et MANFRIN (1969) au large de Rimini. Comme le rappelle PINCEMIN (1969 a), cette concentration en bande provient certainement du maintien en surface d'organismes légers, soit le long de lignes de plongées d'eaux près du rivage, soit à la limite de cellules de convection plus au large;

— soit au fond de criques ou de parties abritées de ports, bénéficiant parfois d'apports organiques : ports d'Alger (HOLLANDE et ENJUMET, 1957), d'Alexandrie (HALIM, 1960 a), de Barcelone (MARGALEF, 1968), crique proche de Banyuls (JACQUES, non publié).

Chaque fois que cela a été précisé, il apparaît que les eaux rouges sont essentiellement superficielles, n'occupant qu'une épaisseur qui varie entre 50 cm et, au maximum, quelques mètres.

ORGANISMES RESPONSABLES

Un certain nombre d'eaux rouges signalées en Méditerranée sont dues à la Chloromonadine *Chattonella subsalsa* Biecheler, qui est bien la même espèce que *Hornellia marina* Subrahmanyam des côtes de l'Inde (confirmation en microscopie électronique par BLASCO, 1973). Ces eaux, de couleur rouille, ont été observées dans le port d'Alger (HOLLANDE et ENJUMET, 1957), dans la rade de Villefranche (TRÉGOUBOFF, 1962) et la baie d'Antibes (M. AUBERT in PINCEMIN,

1969 b) et dans le port de Barcelone (MARGALEF, 1968). La production de mucilage est fréquente mais aucun effet toxique ou irritant n'a encore été démontré. Une Chloromonadine indéterminée est apparue également à deux reprises près de Messine (GANGEMI, 1971, 1973).

Ces cas exceptés, la grande majorité des eaux rouges à phyto-plancton recensées jusqu'à ce jour en Méditerranée est imputable à des Dinoflagellés, ceux-ci couvrant un spectre taxinomique largement ouvert :

Alexandrium minutum Halim : Alexandrie 1958 (HALIM, 1960 a).
Cochlodinium sp. : Juan-les-Pins 1968 (PINCEMIN, 1969 b); Malte 1970-1971 (FUDGE, 1977).

Dinophysis lenticula Pavillard : Banyuls-sur-Mer 1975 (JACQUES, en préparation; BALECH, 1977).

Exuviaella sp. : delta du Rhône vers 1970 (BLANC et LEVEAU, 1972).

Gonyaulax polyedra Stein : Juan-les-Pins 1965 (PINCEMIN, 1969 a).

Gymnodinium sp. : Izmir 1955 (NÜMANN, 1955, 1957).

Noctiluca scintillans (Macartney) Ehrenberg (= *Noctiluca miliaris* Suriray in Lamarck) : côtes catalanes 1971 (Anon., 1971 ; LOPEZ et ARTÉ, 1971, 1972; région de Banyuls-sur-Mer depuis 1970, en mai le plus souvent (M.-O. SOYER, comm. pers.).

Protoperidinium depressum Bailey : Rimini 1969 (PICINETTI et MANFRIN, 1969; FROGLIA, 1970).

Protoperidinium ovatum (Pouchet) Schütt : Banyuls-sur-Mer, en mars 1975 (BALECH, 1977; NEVEUX et SOYER, 1977; JACQUES, en préparation).

Protoperidinium trochoideum (Stein) Lemmermann (= *Scripsiella* sp. (cf. *S. faeroense* (Paulsen) Balech et Soares) : Castelloñ 1970 (SAN FELIU *et al.*, 1971).

Plectodinium nucleovolvatum Biecheler : Malte 1968 (MICALEF et BANNISTER, 1969).

Proocentrum triestinum Schiller : Malte 1970-1971 (FUDGE, 1977).

Ptychodiscus sp. : Malte 1972-1975 (FUDGE, 1977).

Dinoflagellés indéterminés : Izmir (ACARA et NALBANDOĞLU, 1960).

Quant aux Diatomées, elles offrent deux exemples notoires d'eaux rouges (sensu lato) en Méditerranée : embouchure du Nil (HALIM, 1960 b) et la lagune de Venise (VOLTOLINA, 1970, 1973 a-b), mais nous en reparlerons plus loin. Accessoirement s'y ajoute la pullulation d'un *Chaetoceros* sp. à Malte en 1975 (FUDGE, 1977). Le cas des Diatomées benthiques du genre *Nitzschia* dans le golfe de Rijeka en 1929 (ZANON, 1931) est particulier et sans doute hors de propos.

On terminera cette énumération taxinomique en insistant sur deux... absences notoires. En effet, aucune prolifération du Cilié

Mesodinium, pourtant cosmopolite, ne semble avoir été rapportée en Méditerranée (c'est par méprise que TAYLOR *et al.* (1971, Fig. 1) mentionnent Gibraltar sur leur carte de répartition). De même pour les Cyanophycées du genre *Oscillatoria* qui, bien que d'origine tropicale, ne sont pas rares dans les mers tempérées; la présence de ces procaryotes est dûment consignée par TRÉGOUBOFF (1957) mais celui-ci est ambigu quant à la production d'eaux rouges dans notre mer.

DIVERSITÉ

On assimile généralement l'eau rouge au développement anarchique d'une espèce que les conditions particulières du milieu favorisent au détriment des autres. Ce n'est cependant pas la règle, autant qu'on puisse en juger par les indications des auteurs méditerranéens. Monospécifiques dans les exemples décrits à Alexandrie, Alger, Castellón, Villefranche et Juan-les-Pins, les eaux rouges sont parfois dues à des communautés plus diversifiées : ainsi à Izmir, à Rimini, à Barcelone et parfois à Malte.

A Banyuls en 1975 (BALECH, 1977; NEVEUX et SOYER, 1977), la composition était la suivante :

Protoperidinium ovatum = 43 % ;

Dinophysis lenticula = 39 % ;

Protoperidinium quarnerense = 9 % ;

Autres Dinoflagellés (15 taxons) = 9 %.

BIOMASSE DES EAUX ROUGES

En règle générale, la concentration des organismes dans les eaux rouges est supérieure à 1 million de cellules par litre et approche parfois 100 millions. La moitié des travaux examinés ne comporte aucune indication de cette nature. Pour les autres, on relève les concentrations suivantes (cellules par litre) :

- $52 \cdot 10^6$ pour *Chattonella* dans le port de Barcelone en 1971 (année exceptionnelle, les valeurs étant plus habituellement comprises entre 1 et 5 millions) ;
- $26 \cdot 10^6$ pour *Alexandrium* dans le port d'Alexandrie ;
- $80 \cdot 10^6$ pour *Cochlodinium* en baie de Juan-les-Pins ;
- $38 \cdot 10^3$ seulement pour *Noctiluca* sur les côtes catalanes en 1971 (mais cet organisme est un des géants du phytoplancton) ;

- $2 \cdot 10^6$ pour *Protoperidinium ovatum* + *Dinophysis lenticula* à Banyuls en 1975;
- $21 \cdot 10^6$ pour *Protoperidinium trochoideum* le long des côtes de Castelloñ ;
- $400 \cdot 10^3$ seulement pour *Plectodinium* à Malte.

Les deux seules valeurs de la biomasse chlorophyllienne disponibles dépassent $100 \mu\text{g l}^{-1} \text{chl.a}$ à Castelloñ (*Scrippsiella* sp.) et approchent $15 \mu\text{g}$ à Banyuls (*P. ovatum* et autres Dinoflagellés). Notons que certains organismes ne sont pas chlorophylliens; c'est le cas des Noctiluques des côtes catalanes, en l'occurrence dépourvues de symbiotes chlorophylliens, et du *Protoperidinium ovatum* de Banyuls, qui ne contenait pas de chloroplastes (NEVEUX et SOYER, 1977).

CONDITIONS D'APPARITION DES EAUX ROUGES

Les eaux rouges en Méditerranée surviennent habituellement au printemps et en été, entre mars et août (noter cependant l'apparition de *Noctiluca* à Banyuls le 18 décembre 1972), semestre où température et éclaircissement vont croissant. Une stratification prolongée des eaux (temps calme, réchauffement de la couche superficielle, dilution...) apparaît nécessaire pour la concentration des organismes — cette condition étant à peu près universelle (ALLEN, 1946, etc.).

Les salinités et les teneurs en sels nutritifs relevées sont très variables, sans que ces paramètres semblent déterminants. FEINSTEIN (1956) a d'ailleurs montré, à partir de données statistiques concernant les côtes de Floride, l'absence de corrélation avec les perturbations tropicales, les précipitations ou les apports fluviaux. En fait, rien n'est bien clair dans la littérature méditerranéenne en ce qui concerne les sels nutritifs, qui sont d'ailleurs souvent dosés trop tard alors que les algues les ont largement consommés. Dans l'hypothèse d'une concentration secondaire des organismes sous l'effet d'une cause physique ou d'un tactisme (RYTHER, 1955), il n'est pas même besoin d'invoquer une fertilisation notable du milieu. Remarquons d'ailleurs qu'une fertilisation équilibrée, du type « remontée d'eaux », favorise essentiellement les Diatomées à régime autotrophe. En dehors de la Méditerranée, les eaux rouges à Dinoflagellés ou Ciliés symbiotiques (*Mesodinium*) n'apparaissent qu'à la ceinture des upwellings, là où la phase organique dissoute est importante. Le besoin en substances organiques de nombreux Dinoflagellés expliquerait la localisation fréquente des eaux rouges près des ports et des lieux localement pollués.

Les poussées saisonnières des Diatomées, évoquées plus haut, semblent relever d'un déterminisme différent. Elles surviennent en août au débouché du Nil (HALIM, 1960 b), du moins avant la mise en service du barrage d'Assouan, et en mars-avril à Venise (VOLTOLINA, 1970, 1973 a-b). Ce sont là des phénomènes de fertilisation ou d'eutrophisation naturelle qui, dans la dynamique du cycle annuel, s'apparentent aux poussées printanières (BALLE CRUELLAS, 1965; JACQUES, 1971; etc.), lesquelles ne colorent nullement ni ne décolorent la surface de la mer. Ceci nous contraint à admettre que la notion d'« eaux rouges » est fort précaire : c'est, somme toute, question de sensibilité de l'œil humain au développement du plancton, mais ce dernier a des raisons fort diverses pour proliférer ou ne pas proliférer...

D'une durée de quelques jours à deux semaines, les eaux rouges se dissipent généralement brusquement : avant tout par brassage des eaux, mais également par sédimentation des cellules sénescents. Très peu de précisions peuvent être données sur ce chapitre pour la Méditerranée.

TOXICITÉ

En relation avec les eaux rouges, on a observé dans diverses régions du monde des mortalités de Mollusques ou de Poissons, voire d'Oiseaux, soit (1) par action toxique directe des organismes responsables de la marée rouge, (2) par épuisement de l'oxygène, (3) par colmatage des branchies, ou (4) indirectement, par la putréfaction des grandes quantités de matière organique produites. En Méditerranée, de tels phénomènes sont très rares et très localisés. LÓPEZ et ARTÉ (1971, 1972) citent quelques cas d'asphyxie dans des viviers. Seuls PICCINETTI et MANFRIN (1969) près de Rimini d'une part, NÜMANN (1955, 1957) et ACARA et NALBANDOĞLU (1960) à Izmir d'autre part, ont signalé des dommages de quelque importance.

REMARQUES

La répartition géographique des données (Fig. 1) montre un double gradient de décroissance, de l'ouest vers l'est d'une part, du nord vers le sud d'autre part. Une semblable situation a été dénoncée lors de l'inventaire des données sur la production primaire

planctonique en Méditerranée (SOURNIA, 1973). Voilà donc l'une des insuffisances que devraient combler les recherches futures, l'autre tenant à la qualité même des observations.

Trop de publications, en effet, laissent dans l'ombre quelque aspect, ou plusieurs aspects, du phénomène; ceci n'est que trop apparent à la lecture du présent exposé — lequel ne saurait être meilleur que les informations d'origine... Il semble en outre que les eaux rouges soient d'autant moins signalées qu'elles se reproduisent plus régulièrement ou qu'elles sont dues aux mêmes organismes. Mais c'est, tout au contraire, une chance pour les laboratoires concernés que d'étudier minutieusement la dynamique d'un phénomène d'eau rouge, dès lors que celui-ci est plus ou moins prévisible.

RÉSUMÉ

Les auteurs examinent les cas d'eaux rouges dues au phytoplancton en Méditerranée, à l'exclusion des étendues saumâtres, où elles sont le plus souvent provoquées par le bactérioplancton. Les organismes responsables appartiennent principalement aux Dinoflagellés (au moins 13 espèces) mais deux Chloromonadines et quelques Diatomées ont également été notées. De surface généralement limitée, les eaux rouges méditerranéennes se développent au printemps ou en été dans des eaux stratifiées; des phénomènes de pollution sont parfois mis en avant pour expliquer le déclenchement du phénomène. La qualité des données est médiocre : aucune étude intensive, ni écologique, ni physiologique n'est disponible. Les cas de toxicité vis-à-vis de la faune marine sont rares, leur effet étant d'ailleurs toujours limité.

BIBLIOGRAPHIE

- Anonyme, 1967. Red tide studies, Pinellas to Collier counties, 1963-1966. A symposium. Fla. Board Conserv. Mar. Lab. Prof. Pap. Ser., 9 : 141 p.
- Anonyme, 1971. « *Noctiluca miliaris* » plankton bloom. Smithsonian Instn, Center for short-lived phenomena, Cambridge, Mass., Event 38-71 : 1 fiche.
- Anonyme, 1973, The 1st Symposium on the red tide (en japonais). *Umi/Mer*, 11 (2) : 90-133.

- ACARA A. & U. NALBANDOĞLU, 1960. Preliminary report on the red tide outbreak in the Gulf of Izmir. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerran.*, 15 (3) : 33-38.
- ADACHI, R., 1972. A taxonomical study of the red tide organisms (en japonais). *J. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie*, 9 (1) : 9-145.
- ALLEN, W.E., 1946. "Red water" in La Jolla bay in 1945. *Trans. am. microsc. Soc.*, 65 (2) : 149-153.
- BALECH, E., 1977. Sur quelques *Protooperidinium* (Dinoflagellata) du Golfe du Lion. *Vie Milieu*, 26 [1976] (1-B) : 27-46.
- BALLE CRUELLAS, P., 1965. Note sur des floraisons anormales de Diatomées au large des îles Baléares. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 18 (2) : 371-372.
- BIECHELER, B., 1936. Aperçu sur la population péridinienne euryhaline et eurytherme des mares saumâtres des environs de Sète. *C. r. 69^e Congr. Soc. sav., Montpellier*, p. 65-66.
- BLANC, F. & M. LEVEAU, 1972. Etude de la zone d'eutrophisation correspondant à l'épandage des eaux du Rhône. Programme Biologique International, C. r. Activ. Particip. franç., p. 107-109.
- BLASCO, D., 1973. Etude cytologique de *Chattonella subsalsa* Biecheler. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 21 (B) : 423.
- CABASSO, V. & H. ROUSSEL, 1942. Essai d'explication du phénomène dit « des eaux rouges » du lac de Tunis. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 31 (3-4) : 203-211.
- CARRADA, G.C. & M. RIGILIO TRONCONE, 1974. Presence of "red water" and environmental condition in some meromictic brackish-water lagoons of the Pontine region. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 22 (6) : 33-35.
- CVIČIĆ, V., 1955. Red water in the lake "Malo Jezero", Island of Mljet. *Acta adriat.*, 6 (2) : 1-15.
- CVIČIĆ, V., 1960. Apparition d'« eau rouge » dans le Veliko Jezero (Ile de Mljet). *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 15 (3) : 79-81.
- D'ANCONA, U., 1954. « Fioriture » di fitoplancton in una valle da pesca. *Archo Oceanogr. Limnol.*, 9 (3) : 286-288.
- FEINSTEIN, A., 1956. Correlations of various ambient phenomena with red tide outbreaks on the Florida West coast. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, 6 (3) : 209-232.
- FORTI, A., 1906. Alcune osservazioni sul « mar sporco » ed in particular sul fenomeno avvenuto nel 1905. *Nuovo G. bot. ital.*, 13 (4) : 357-408.
- FROGLIA, C., 1970. Fitoplanctonti raccolti in occasione della moria di pesci verificatasi lungo la costa Marchigiano-romagnola nel maggio 1969. *G. bot. ital.*, 104 (5) : 389-396.
- FUDGE, H., 1977. The "red tides" of Malta. *Mar. Biol.*, 39 (4) : 381-386.
- GANGEMI, G., 1971. Apparizione di « Acque Rosse » a Volvocaes sul litorale del golfo di Patti (Messina). *Rev. int. Océanogr. méd.*, 24 : 149.

- GANGEMI, G., 1973. Apparizione di « acque rosse » a Volvocales sul litorale del golfo di Patti (Messina). Nota preliminare. *Atti 5. Coll. int. Oceanogr. med.*, Messina 1971, p. 475-485.
- GENOVESE, S., 1961 a. Sul fenomeno dell' « acqua rossa » riscontrato nello stagno salmastre di Fano (Messina). *Atti Soc. pelorit. Sci. fis. mat. nat.*, 7 (3-4) : 269-271.
- GENOVESE, S., 1961 b. Sur la présence d'« eau rouge » dans le lac de Fano (Messine). *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 16 (2) : 255-256.
- GENOVESE, S., 1963. The distribution of H₂S in the lake of Fano (Messina) with particulate regard to the presence of "red water". In : Symposium on marine microbiology, C.H. Oppenheimer, Edit., Thomas, Springfield : 194-204.
- GENOVESE, S., C. RIGANO & M. LA CAVA, 1963. Ulteriori osservazioni sulla presenza dell' « acqua rossa » nel lago di Fano. *Atti Soc. pelorit. Sci. fis. mat. nat.*, 8 (3-4) : 503-510.
- HALIM, Y., 1960 a. *Alexandrium minutum* n.g. n. sp., Dinoflagellé provoquant des « eaux rouges ». *Vie Milieu*, 11 (1) : 102-105.
- HALIM, Y., 1960 b. Observations on the Nile bloom of phytoplankton in the Mediterranean. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 26 (1) : 57-67.
- HAYES, H.L. & T.S. AUSTIN, 1951. The distribution of discoloured sea water. *Tex. J. Sci.*, 3 (4) : 530-541.
- HELDT, J.-H., 1952. Eaux rouges. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunis.*, 5 (1-4) : 103-106.
- HOLLANDE, A. & M. ENJUMET, 1957. Sur une invasion des eaux du port d'Alger par *Chattonella subsalsa* (= *Hornellia marina* Sub.) Biecheler. Remarques sur la toxicité de cette Chloromonadine. *Bull. Trav. Stn Aquic. Pêche Castiglione*, n. Sér., 8 : 271-280.
- HUTNER, S.H. & J.J.A. McLAUGHLIN, 1958. Poisonous tides. *Sci. Am.*, 199 (2) : 92-98.
- JACQUES, G., 1971. Floraison printanière du phytoplancton à Banyuls (golfe du Lion) en 1968. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 20 (3) : 311-313.
- LOCICERO, V.R., Edit., 1975. Proceedings of the First International Conference on Toxic Dinoflagellates Blooms. (November 1974, Boston, Mass.). Mass. Sci. Technol. Found., Wakefield, Mass : vii-541 p.
- LÓPEZ, J. & P. ARTÉ, 1971. Aguas rojas en las costas catalanas. *Investigación Pesq.*, 35 (2) : 699-708.
- LÓPEZ, J. & P. ARTÉ, 1971. Aguas rojas en el Mediterraneo occidental. *Publ. tecn. Dir. gen. Pesca marit.*, 10 : 399-412.
- MARGALEF, R., 1968. Présence de *Chattonella subsalsa* Biecheler dans le port de Barcelone. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 19 (3) : 581-582.
- MICALLEF, H. & W.H. BANNISTER, 1969. On a dinoflagellate bloom (*Plectonidium nucleovolutum* Biech.) causing « red water » in Pieta creek, Malta. *Experientia*, 25 : 655.

- MOZZI, C., 1964. Osservazioni sul contenuto di ossigeno disciolto delle acque dello valli da pesca durante l'estate in occasione di fioriture di fitoplancton. *Atti Ist. Veneto Sci. Matem. Natur.*, **122** : 459-472.
- NEVEUX, J. & M.-O. SOYER, 1977. Caracterisation des pigments et structure fine de *Protooperidinium ovatum* Pouchet (Dinoflagellata). *Vie Milieu*, **26** [1976] (2-A) : 175-199.
- NÜMANN, W., 1955. Izmir körfezinde «Balik kirilmesi» hadisesi (en turc). *Hidrob. Mec.*, Ser. A, **3** (2) : 90-93.
- NÜMANN, W., 1957. Natürliche und künstliche «redwater» mit anschließenden Fischsterben im Meer. *Arch. Fisch Wiss.*, **8** (3) : 204-209.
- PICCINETTI, C. & G. MANFRIN, 1969. Osservazioni sulla mortalità di pesci ed altri organismi verificatasi nel 1969 in Adriatico. *Note Lab. Biol. mar. Pesca Fano*, **3** (4) : 73-92.
- PINCEMIN, J.M., 1969 a. Le problème de l'eau rouge. *Rev. int. Océanogr. méd.*, **13-14** : 181-203.
- PINCEMIN, J.M., 1969 b. Apparition d'une eau rouge à *Cochlodinium* sp. devant Juan-les-Pins. *Rev. int. Océanogr. méd.*, **13-14** : 205-216.
- ROUNSEFELL, G.A. & W.R. NELSON, 1966. Red-tide research summarized to 1964 including an annotated bibliography. *Spec. scient. Rep. US Fish Wildl. Serv. Fisheries*, 535 : 85 p.
- RYTHER, J.H., 1955. Ecology of autotrophic marine Dinoflagellates with reference to red water conditions. In : The luminescence of biological systems, F.H. Johnson, Edit., Am. Assoc. Adv. Sci., Wash. : 387-414.
- SAN FELIU, J.M., F. MUÑOZ & P. SUAUA, 1971. Sobre la aparición de una «Purga de mar» en el puerto de Castellón. *Investibación Pesq.*, **35** (2) : 681-685.
- SCHREIBER, B., 1928. Osservazioni su di un principio di «mar sporco» in una valle lagunare veneta. *Archo zool. ital.*, **12** : 123-131.
- SOROKIN, Ju. I. & N. DONATO, 1975. On the carbon and sulphur metabolism in the meromictic lake Faro (Sicily). *Hydrobiologia*, **47** (2) : 241-252.
- SOURNIA, A., 1973. La production primaire planctonique en Méditerranée. Essai de mise à jour. *Bull. Etude commun Méditer.*, N. spéc. **5** : 1-128.
- TAYLOR, F.J.R., D.J. BLACKBOURN & J. BLACKBOURN, 1971. The red-water Ciliate *Mesodinium rubrum* and its «incomplete symbionts» : a review including new ultrastructural observations. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **28** (3) : 391-407.
- TRÉGOUBOFF, G., 1957. Myxophycées (Cyanophycées). In : manuel de planctologie méditerranéenne, G. Trégouboff & M. Rose, Edit. Centre nat. Rech. scient., Paris, I : 33-34; II, pl. 2.
- TRÉGOUBOFF, G., 1962. Sur l'invasion de la baie de Villefranche-sur-Mer en juin 1961 par *Chattonella subsalsa* Biecheler. *Cah. Centre Etudes Rech. Biol. Océanogr. méd.*, **1** : 9-13.

- TRÜPER, H.G. & S. GENOVESE, 1968. Characterization of photosynthetic sulphur bacteria causing red water in lake Faro (Messina, Sicily). *Limnol. Oceanogr.*, **13** (2) : 225-232.
- VOLTOLINA, D., 1970. Fioritura di fitoplancton nella lagune veneta. *Archo Oceanogr. Limnol.*, **16** (3) : 275-279.
- VOLTOLINA, D., 1973 a. A phytoplankton bloom in the lagoon of Venice. *Archo Oceanogr. Limnol.*, **18** (1) : 19-37.
- VOLTOLINA, D., 1973 b. Osservazioni sulla composizione qualitativa del fitoplancton durante un fenomeno di fioritura nella laguna di Venezia. *Atti Ist. veneto Sci. Matem. Natur.*, **131** : 119-146.
- WYATT, T. & J. HORWOOD, 1973. Model which generates red tides. *Nature. Lond.*, **244** (5413) : 238-240.
- ZANON, D.V., 1931. Esame di un campione di « Mare sporco » del golfo di Fiume. *Memorie Accad. pont. Sci. Nuovi Lincei. Ser. 2*, **15** : 449-528 + 1 pl.
- ZAOUALI, J., 1975. Condition d'apparition et déroulement du phénomène des eaux rouges dans le lac de Tunis (années 1971 et 1973). *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **23** (3) : 39-40.

Reçu le 29 novembre 1977.

**LA MICRORÉPARTITION DU PLANCTON :
ÉTUDE STATISTIQUE, IMPLICATIONS
MÉTHODOLOGIQUES,
PERSPECTIVES DE RECHERCHE**

par Serge FRONTIER

*O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75008 Paris
Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer*

ABSTRACT

The author reviews his earlier work on the microdistribution of zooplankton. The statistical characteristics of the microdistribution leads to adopt a \log^p metric, where p is an observation scale parameter. The more homogeneous the sample conditions are (i.e. the smaller the observation scale), the larger is p . At a large scale, $p = 1$: one finds again the classical logarithmic transformation. In all the cases, the family distribution overlaps, for the small numbers, with the Poisson law, and for the large ones, with the logonormal law; the transition from one to another situation is progressive, and more rapid with increasingly large p .

A sample experimentation at various simultaneous scales leads to conclusions that join those given by some authors after carrying out sequential analyses of tightened planktonic observations. The characteristics of the distributions, and more particularly the increase of variance when the observation scale increases, coincide with the statistical characteristics of the hydrodynamical turbulence. One concludes that the mean statistics of the abundance of plankton corresponds with the statistics of the dispersion of particles suspended in a turbulence medium. The over- and underdispersion from biological origin are then defined again, with regard to that situation of turbulence and no longer to the random dispersion in a motionless medium (Poisson law).

Perspectives are shown for modelizing the spatial heterogeneity, in order to introduce them in the ecosystem models.

La microrépartition * des populations vivantes dans le milieu naturel pose un problème classique, mais non pour autant résolu ni dans son explication, ni dans ses implications méthodologiques.

On réserve cette dénomination aux répartitions d'organismes constatées à une échelle d'observation petite par rapport à l'échelle communément adoptée dans l'étude des phénomènes écologiques majeurs. Les répartitions d'abondance semblent alors souvent dues au « hasard », soit qu'elles ne correspondent à aucun gradient des conditions ambiantes, soit qu'elles soient déterminées par une microrépartition, apparemment aléatoire, des conditions ambiantes. Dans les deux cas la microrépartition des organismes ajoute aux variations étudiées conjointement à celles du milieu un *flou* d'autant plus irritant qu'il est souvent impossible (au moins techniquement) d'en préciser le déterminisme.

Or certains développements récents démontrent l'importance de cette microrépartition dans la dynamique des populations et des écosystèmes. Après n'avoir constitué qu'un sujet de curiosité ou une gêne méthodologique, l'hétérogénéité spatio-temporelle trouve un regain d'intérêt lié aux tentatives de modélisation des écosystèmes; on se rend compte qu'on ne pourra comprendre le fonctionnement global d'un système d'interactions qu'en faisant intervenir les facteurs de variabilité temporelle et spatiale et les migrations d'organismes (FRONTIER, 1977). Une connaissance approfondie de la microrépartition apparaît ainsi de plus en plus nécessaire, tant au plan de sa description (modèles statistiques à introduire dans les modèles dynamiques), qu'à celui de son explication fondamentale. Cette dernière permettra de comprendre et de modéliser l'influence déterminante de la microrépartition dans le fonctionnement d'un écosystème.

Nous nous proposons ici de récapituler un certain nombre de travaux antérieurs et de réflexions personnelles effectués depuis une dizaine d'années sur la microrépartition du zooplancton.

*

**

A l'origine de cette recherche se trouve une préoccupation méthodologique. Confronté au problème de l'échantillonnage planctonique, nous avons voulu savoir dans quelle mesure la variation

(*) Ou « microdistribution ». Nous préférons, pour notre part, réserver le terme « distribution » et ses dérivés aux distributions de fréquence de la statistique. ROUGHARDEN (1977), inventoriant les modèles explicatifs du phénomène, établit une distinction analogue en définissant d'une part la « patchiness » (répartition dans l'espace), d'autre part le « clumping » (caractère de *distribution*, impliquant un échantillonnage, mais sans référence explicite au cadre spatial).

constatée entre deux stations éloignées avait une signification, eu égard à la variabilité observée en un même point. En d'autres termes, la variation observée lorsqu'on modifiait les circonstances de la récolte (temps, lieu...) devait être comparée statistiquement à celle obtenue en ne modifiant pas ou très peu ces circonstances. Les deux types de variation, définis relativement l'un à l'autre, sont appelés respectivement « variation factorielle » (car elle est supposée reliée aux facteurs écologiques) et « variation résiduelle » (= résidu statistique). On compare ainsi la variation constatée à une certaine échelle d'observation, à celle subsistant en un « point » statio-temporel.

Précisons que ce « point » comporte, en fait, une certaine extension. Concrètement, les dimensions minimales sur lesquelles on puisse définir une variabilité locale du plancton sont les suivantes : temps nécessaire à l'exécution d'une série de récoltes consécutives en un même « point » (par exemple une heure); dérive du bateau pendant ce temps, ou bien distance parcourue par le courant si le bateau est à l'ancre (par exemple 0,1 ou 1 mille). Toutefois d'autres échelles peuvent être définies : des variations entre stations très éloignées pourront être testées par rapport à une variabilité constatée entre stations distantes de plus d'un mille; les caractères statistiques de la variabilité « résiduelle » seront alors différents — tant il est vrai qu'il y a autant de « phénomènes écologiques » que d'échelles d'observations. La notion de variabilité résiduelle est ainsi *relative au plan d'échantillonnage*; elle définit un « pouvoir de séparation », imposé par la stratégie choisie.

*

**

La première étape consistera toujours à déterminer, de façon empirique, les caractères statistiques des distributions résiduelles, c'est-à-dire des distributions de fréquences obtenues à partir de séries d'échantillons répétés dans les mêmes circonstances. Nous avons tenté d'aborder le problème de façon rigoureuse en déterminant, après dénombrement des organismes, une *relation stochastique entre moyennes et variances*. En effet cette démarche nous permet de déterminer par voie mathématique la *transformation non linéaire* à appliquer aux données initiales, afin de normaliser leurs distributions et de stabiliser leurs variances — ce qui permet ensuite leur traitement par les méthodes statistiques classiques. La fonction $f(N)$ normalisante constitue en elle-même une description des distributions d'abondances planctoniques. Cette analyse a été décrite et appliquée dans une publication antérieure (FRONTIER, 1973); nous la résumerons brièvement.

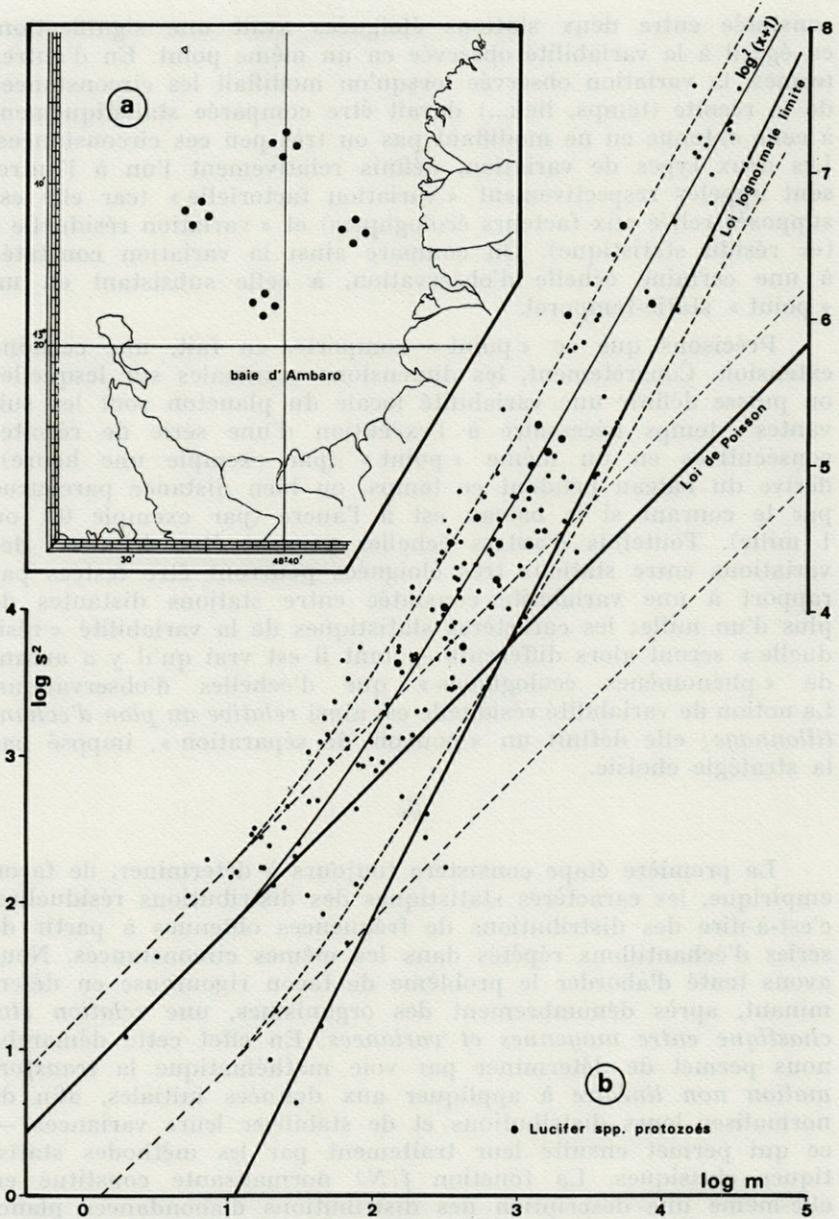


FIG. 1. — Série de 64 récoltes en 16 stations ; a : carte de stations ; b : points (moyenne, variance) par groupes de 4 récoltes en une même station. Effectifs non transformés (extrait de FRONTIER, 1973).

Supposons que la dispersion des organismes dans la phase aqueuse se réalise « au hasard » (c'est-à-dire de façon telle que la probabilité de présence d'un individu en un point ne dépende pas de la présence d'autres individus dans le voisinage). On obtient alors *après échantillonnage* une distribution de Poisson, dont la moyenne (= variance) ne dépend que de la taille, supposée invariable, des échantillons.

Dans les échantillonnages planctoniques on trouve effectivement (MARGALEF, 1969 ; FRONTIER, 1973 ; RASSOULZADEGAN et GOSTAN, 1976) des lois de Poisson pour les effectifs par échantillon, ou par sous-échantillon, inférieurs à 10 ou à 30. Ces effectifs croissant, les variances observées augmentent plus vite qu'il n'est prévu par la loi de Poisson, c'est-à-dire plus vite que les moyennes : les organismes sont dits « surdispersés », montrant une tendance à se rapprocher mutuellement en laissant des espaces de moindre densité entre les « taches » de plus forte densité. Un échantillonnage au hasard aboutira ainsi à un nombre accru de fortes et de faibles abondances, donc à une variance plus élevée.

La relation moyenne-variance étant déterminée, il est possible d'en déduire mathématiquement la transformation qu'il convient d'appliquer pour stabiliser les variances. La relation est stochastique, et la transformation fera disparaître la partie de la variabilité de la variance due à sa relation avec la moyenne ; il subsistera la partie de variabilité indépendante des variations de la moyenne — qu'elle soit due aux fluctuations d'échantillonnage ou à un phénomène plus spécifique.

Les ensembles de couples moyenne-variance utilisés pour établir la relation stochastique sont obtenus de la façon suivante : de nombreuses séries de récoltes sont effectuées dans des conditions diverses, chacune d'elles donnant lieu à une moyenne et à une variance pour chaque catégorie d'organismes dénombrée. Ou encore, on se restreint à une seule série de récolte et on compare entre eux les couples moyenne-variance fournis par les divers types d'organismes. Les deux méthodes diffèrent *a priori*, et l'on peut s'attendre à trouver des relations statistiquement différentes si l'on fait varier les deux paramètres en faisant varier la localisation spatio-temporelle des échantillons, ou la catégorie zoologique. Il n'en est rien : on constate au contraire, en réunissant l'ensemble des observations, une absence de singularité des observations relatives aux différentes catégories zoologiques par rapport à la loi générale. Cette dernière semble donc indépendante des caractères biologiques propres aux différents taxons : on pense alors à une cause physique — ce que nous confirmerons dans ce qui suit.

*
**

En l'occurrence, la relation trouvée entre moyennes et variances, représentée en échelle log-log (Fig. 1), est curviligne, la pente approximative du nuage de points passant de 1 pour les petits effectifs (loi de Poisson), à 2 pour les grands.

La loi mathématique permettant de déterminer la transformation stabilisant la variance (et qui se trouve en même temps, pour des raisons mathématiques encore mal établies, normaliser les distributions) prend une forme simple dans le cas d'une loi moyenne-variance rectiligne, dite loi de Taylor (souvent signalée dans les travaux écologiques) : seule intervient alors la pente b du segment de droite axant le nuage de points expérimentaux, et la transformation à retenir est :

$$y = x^{1-b/2}$$

Dans un intervalle de moyennes suffisamment réduit, la concavité de notre nuage de points n'apparaît plus, et l'on peut adopter à titre d'approximation locale la relation rectiligne donnée par le nuage partiel (on prendra l'axe principal, et non une droite de régression, puisque aucune des deux variables « moyenne » et « variance » ne peut être considérée comme variable indépendante ou variable dépendante).

Ainsi les petits effectifs (loi de Poisson : $b = 1$) sont transformés en $x^{1-1/2} = x^{1/2}$ (résultat classique); les grands effectifs ($b = 2$) donnent lieu à une transformation logarithmique, très souvent préconisée dans le traitement des comptages d'organismes. Les effectifs intermédiaires pourront, par exemple, subir la transformation $\sqrt[3]{x}$. Dans chaque cas les nouvelles variables seront distribuées de façon approximativement gaussienne et leurs variances seront, sinon constantes, du moins indépendantes des moyennes.

Il suffirait donc de partager le nuage curviligne en autant de segments qu'il serait nécessaire pour que chacun d'entre eux donne lieu à une relation à peu près rectiligne. Toutefois, il nous a paru souhaitable de pouvoir disposer d'une transformation unique, applicable à l'intervalle entier des valeurs rencontrées dans le plancton. La loi binomiale-négative, souvent utilisée dans des domaines voisins, ne s'ajuste ici jamais parfaitement à l'ensemble du nuage. Nous avons cherché empiriquement une forme mathématique plus conforme à l'observation, et avons été amené à proposer une transformation de la forme :

$$y = (\log x)^2,$$

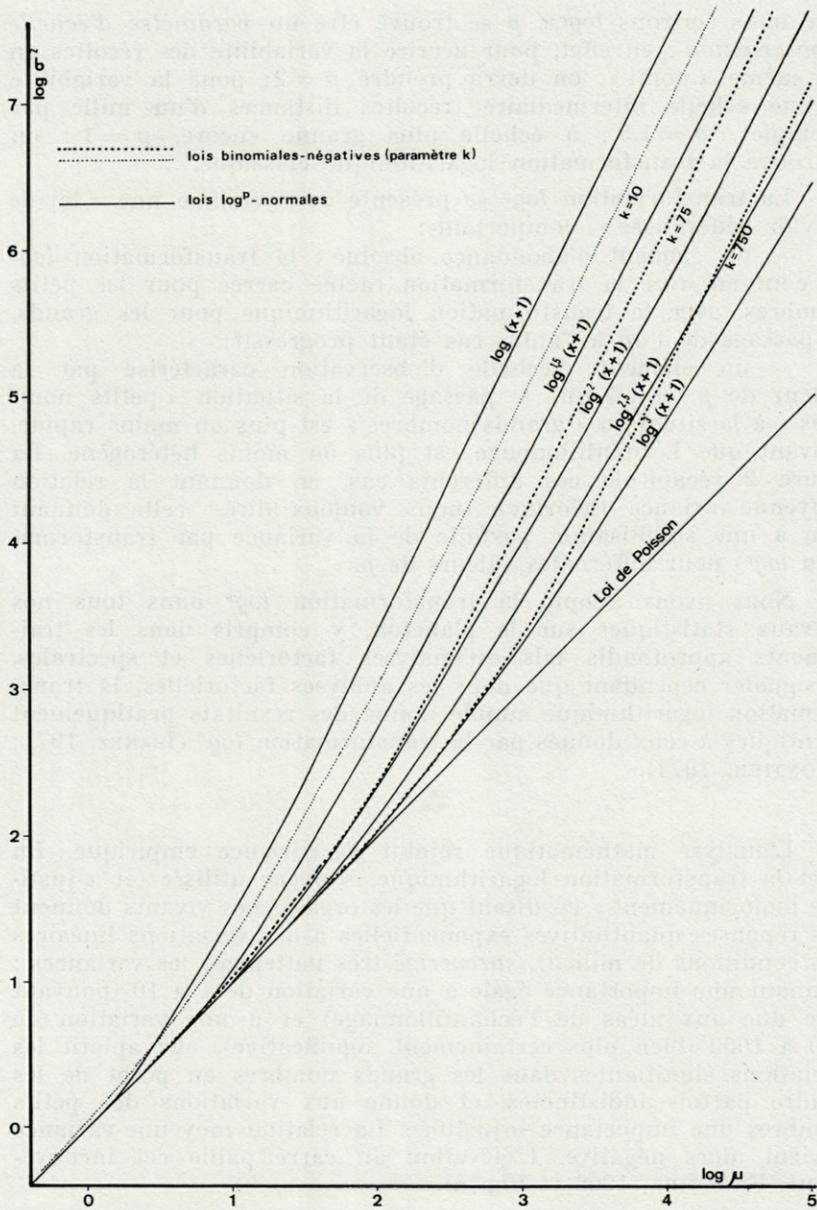


FIG. 2. — Relation théorique moyenne-variance pour des distributions dont la variance est stabilisée par une transformation $\log^p(x+1)$, avec $p=1; 1,5; 2; 2,5; 3$. Loi de Poisson et loi binomiale négative pour comparaison (extrait de FRONTIER, 1973).

que nous écrirons $\log^p x$. p se trouve être un *paramètre d'échelle d'observation* : en effet, pour décrire la variabilité des récoltes en un même « point », on devra prendre $p = 2$; pour la variabilité à une échelle intermédiaire (récoltes distances d'un mille par exemple), $p = 1,5$; à échelle plus grande encore, $p = 1$: on retrouve la transformation logarithmique classique.

La transformation \log^p se présente donc comme une « loi de Taylor généralisée », comportant :

— un élément d'abondance absolue : la transformation \log^p se confond avec la transformation racine carrée pour les petits nombres, avec la transformation logarithmique pour les grands, le passage de l'un à l'autre cas étant progressif;

— un élément d'échelle d'observation caractérisé par la valeur de p , et tel que le passage de la situation « petits nombres » à la situation « grands nombres » est plus ou moins rapide, suivant que l'échantillonnage est plus ou moins hétérogène. La figure 2 récapitule ces différents cas, en donnant la relation moyenne-variance théorique (nous voulons dire : celle donnant lieu à une stabilisation parfaite de la variance par transformation \log^p) pour différentes valeurs de p .

Nous avons adopté la transformation \log^p dans tous nos travaux statistiques sur le plancton, y compris dans les traitements approfondis tels qu'analyses factorielles et spectrales. A signaler cependant que dans les analyses factorielles, la transformation logarithmique simple donne des résultats pratiquement identiques à ceux donnés par la transformation \log^2 (IBANEZ, 1971; FRONTIER, 1974).

*
**

L'analyse mathématique rejoint l'expérience empirique. En effet la transformation logarithmique, souvent utilisée (et « justifiée biologiquement » en disant que les organismes vivants donnent des réponses quantitatives exponentielles à des variations linéaires des conditions de milieu), *surcorrigé* très nettement les variances : donnant une importance égale à une variation de 1 à 10 (pouvant être due aux aléas de l'échantillonnage) et à une variation de 100 à 1000 (bien plus certainement significative), elle aplatit les variations significatives dans les grands nombres au point de les rendre parfois indistinctes, et donne aux variations des petits nombres une importance injustifiée. La relation moyenne-variance devient alors négative. L'élévation au carré pallie cet inconvénient (FRONTIER, 1966 et Fig. 3).

Des tables des valeurs transformées en $\log^{1.5}$ et en \log^2 ont été publiées (FRONTIER, 1973). Plus précisément, nous avons utilisé les transformations $\log^p(x + 1)$ pour les comptages supérieurs à

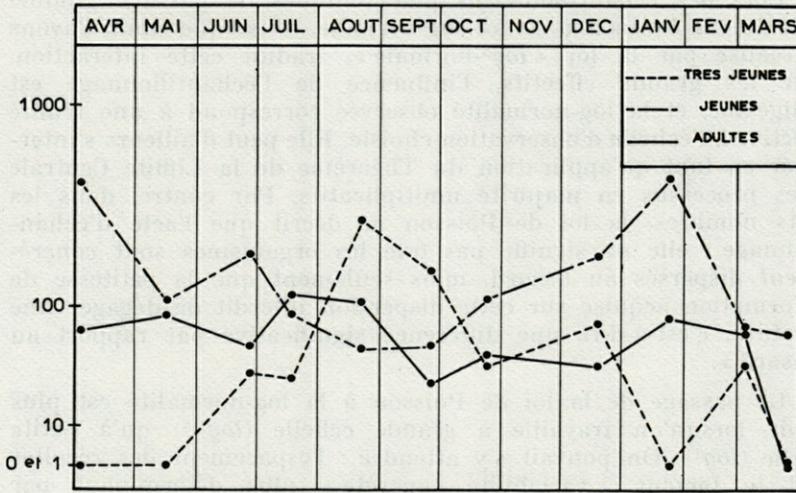
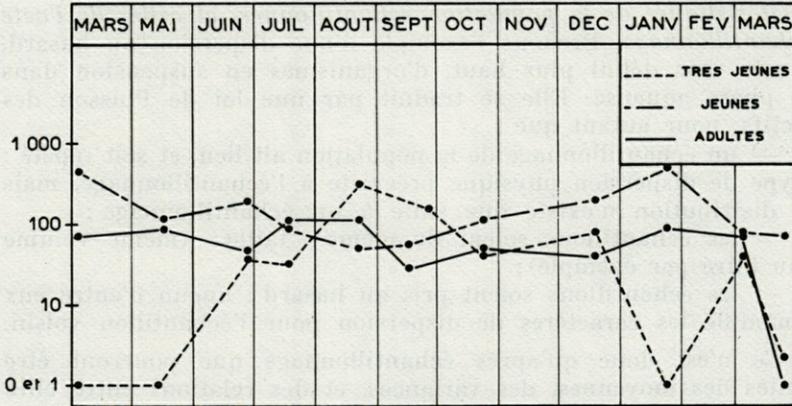


FIG. 3. — Représentation de variations quantitatives du zooplancton en échelle log (a) et en échelle log² (b). *Limacina inflata*, Nosy Bé, surface (extrait de FRONTIER, 1966).

10, et une transformation $k\sqrt{x}$ pour les nombres inférieurs (loi de Poisson).

Toute distribution statistique est une *interaction entre les caractéristiques de la population échantillonnée, et celles de l'acte d'échantillonnage*. Prenons l'exemple d'une dispersion au hasard, dans le sens défini plus haut, d'organismes en suspension dans une phase aqueuse. Elle se traduit par une loi de Poisson des effectifs, pour autant que :

— un échantillonnage de la population ait lieu, et soit répété : le type de dispersion physique préexiste à l'échantillonnage, mais une distribution n'existe que suite à un échantillonnage ;

— les échantillons soient de même « taille » (même volume d'eau filtré par exemple) ;

— les échantillons soient pris au hasard : aucun d'entre eux ne modifie les caractères de dispersion pour l'échantillon voisin.

Ce n'est donc qu'après échantillonnage que pourront être définies des moyennes, des variances, et des relations entre elles qui reflèteront à la fois les caractéristiques de la dispersion physique, et celles de l'échantillonnage.

Lors des échantillonnages planctoniques, le passage graduel de la loi de Poisson à la loi log-normale, ainsi que nous l'avons vu réalisé par la loi « \log^p -normale », traduit cette interaction. Pour les grands effectifs, l'influence de l'échantillonnage est négligeable, et la log-normalité observée correspond à une réalité objective à l'échelle d'observation choisie. Elle peut d'ailleurs s'interpréter en tant qu'application du Théorème de la Limite Centrale à des processus en majorité multiplicatifs. Par contre, dans les petits nombres, la loi de Poisson ne décrit que l'acte d'échantillonnage : elle ne signifie pas que les organismes sont *concrètement* dispersés au hasard, mais seulement que la petitesse de l'information acquise sur cette dispersion interdit de dégager une structure, c'est-à-dire une différence significative par rapport au « hasard ».

Le passage de la loi de Poisson à la log-normalité est plus rapide lorsqu'on travaille à grande échelle ($\log^{1.5}$) qu'à petite échelle (\log^2). On pouvait s'y attendre : l'espacement des récoltes rend le facteur « variabilité concrète » plus déterminant par rapport au facteur « variabilité due à l'échantillonnage », en ajoutant des causes de variation.

Nous avons vu que la loi semblait indépendante des types d'organismes, ce qui donnait à penser qu'elle correspondait à un phénomène physique : celui de la dispersion de particules en suspension dans l'eau de mer. Ces caractères statistiques dépendraient de l'échelle d'observation.

Or la turbulence hydrodynamique, étudiée dans son aspect statistique par KOLMOGOROV (1941), constitue aussi un domaine dans lequel l'échelle d'observation est un paramètre déterminant. L'auteur introduit cette notion par le biais d'une analyse séquentielle de séries d'observations continues ou très serrées. Le principe du calcul est depuis quelques temps largement divulgué : voir par exemple PLATT et DENMAN, 1975 ; ROUGHARDEN, 1977, etc.. On calcule d'abord l'auto-covariance de la variable aléatoire X étudiée dans la série de m observations, c'est-à-dire sa corrélation avec elle-même compte-tenu d'un décalage variable le long de la série de mesure, soit :

$$R_x(\lambda) = \frac{1}{m-\lambda} \sum_{t=1}^{m-\lambda} X(t) \cdot X(t+\lambda)$$

où t est le numéro d'ordre de l'échantillon dans la série, et λ le « pas » ou « longueur d'onde », c'est-à-dire le décalage imposé : λ est le paramètre d'échelle d'observation.

On calcule ensuite le spectre de puissance de la fonction $R(\lambda)$; on démontre qu'il représente précisément la distribution de la variance en fonction de λ . Si λ varie de façon discontinue, chaque terme représente la part de variance dont est responsable la composante de X ayant pour longueur d'onde λ . Si λ est continu, la variance totale V_t sera partitionnée en termes différentiels dV correspondant aux longueurs d'onde comprise entre λ et $\lambda + d\lambda$, de telle sorte que

$$\int_{\lambda=0}^{\infty} dV = V_t$$

Le spectre de variance donne les variations de dV/dN (où $N = k/\lambda$, ayant les dimensions d'une fréquence, en unités arbitraires) en fonction de N , c'est-à-dire de l'échelle d'observation.

PLATT (1972 et suiv.) applique la méthode à des radiales comportant de nombreuses observations équidistantes de chlorophylle. Le spectre de variance obtenu par valeurs discrètes de λ est un nuage étroit de points très sensiblement alignés sur un intervalle de valeurs très large, en échelle log-log, selon une droite de pente $-5/3$. Or d'après KOLMOGOROV cette valeur caractérise la variabilité d'un processus turbulent en milieu isotrope, c'est-à-dire dépourvu de gradients : l'auteur en déduit que la variabilité qu'il observe ne traduit autre chose que la dispersion des cellules végétales dans une masse d'eau en état de mélange turbulent, comme l'est l'eau de mer, et isotrope à l'échelle d'observation adoptée.

*

**

Nous ne disposons d'aucune série d'observations zooplanctoniques suffisamment serrée et longue pour permettre une analyse séquentielle. Cependant l'expérience du « Carré magique » réalisée à Nosy Be en 1970 (FRONTIER, 1973, 1974 et Fig. 1) nous fournit des variances pour trois valeurs d'espacements entre récoltes : carré de 7 milles de côté (niveau A), aux quatre angles duquel étaient situées 4 stations distantes de 1 mille (niveau B), 4 récoltes successives étant effectuées à chaque station (niveau C). En admettant une dérive de l'ordre de 0,05 mille entre deux récoltes à la même station, nous disposons de trois valeurs de la « fréquence » N , et donc pour chaque catégorie zoologique, de deux valeurs de $\Delta V/\Delta N$. Nous sommes loin d'un spectre continu ! Et cependant la comparaison des deux valeurs, pour les différents taxons examinés, n'est pas sans intérêt.

Pour chaque taxon nous devons partitionner la variance totale suivant les trois niveaux de l'échantillonnage, c'est-à-dire selon un modèle d'analyse de variance à trois critères de classification entièrement hiérarchisés. Le modèle général d'une décomposition selon ces trois critères est de la forme :

$$X_{ijkl} - \bar{X} \dots = A_i + B_j + C_k + D_{ij} + E_{ik} + F_{jk} + G_{ijk} + \epsilon_{ijkl}$$

où :

$\bar{X} \dots$ est la moyenne générale ;

X_{ijkl} est l'observation

A_i, B_j, C_k sont les effets des facteurs A, B, C (dans leurs modalités respectives notées i, j et k) ;

D_{ij}, E_{ik}, F_{jk} sont les interactions des facteurs deux à deux ;

G_{ijk} est l'interaction triple ;

ϵ_{ijkl} est le terme résiduel de la $l^{\text{ième}}$ replication dans la circonscription notée (i, j, k).

Dans l'exemple traité, il n'y a pas de replication au niveau C, de sorte que l'interaction triple est indiscernable du résidu. D'autre part, le modèle étant entièrement hiérarchisé, il n'y a pas lieu de distinguer l'action de B pour A fixé (interaction) et l'action de B indépendamment de A : il n'y a en effet aucun sens à comparer entre elles les quatre stations n° 1 des carrés de 1 mille, puis les quatre stations n° 2, etc. Il n'y a donc qu'un facteur

B/A. Pour une raison identique, il n'y a qu'un facteur C/B/A. Le modèle s'en trouve simplifié, et l'on écrit :

$$X_{ijk} - \bar{X} \dots = A_i + B_{ij} + C_{ijk} \quad *$$

La décomposition de la variance se fait dès lors à partir de l'identité :

$$X_{ijk} - \bar{X} \dots = (\bar{X}_{i..} - \bar{X} \dots) + (\bar{X}_{ij.} - \bar{X}_{i..}) + (\bar{X}_{ijk} - \bar{X}_{ij.})$$

dont on déduit, puisqu'il y a orthogonalité, et si n , p , q , sont les nombres de modalités des facteurs A, B et C :

$$\begin{aligned} \sum_{ijk} (X_{ijk} - \bar{X} \dots)^2 &= pq \sum_i (\bar{X}_{i..} - \bar{X} \dots)^2 + q \sum_{ij} (\bar{X}_{ij.} - \bar{X}_{i..})^2 + \\ &+ \sum_{ijk} (X_{ijk} - \bar{X}_{ij.})^2 \end{aligned}$$

termes qui, divisés par les nombres de degrés de liberté respectifs :

$$npq - 1 \quad n - 1 \quad n(p - 1) \quad np(q - 1)$$

donnent les estimations des variances :

$$V_t \quad V_A \quad V_{B/A} \quad V_{C/B/A}$$

La partition de la somme des carrés peut donc s'écrire (en simplifiant l'indication des variances) :

$$(npq - 1) V_t = pq (n - 1) V_A + nq (p - 1) V_B + np (q - 1) V_C.$$

Cependant cette partition ne rend pas compte rigoureusement de la séparation des niveaux A, B et C. L'estimation V_B , par exemple, exprime l'effet du facteur B *et*, puisqu'elle est calculée à partir des moyennes $\bar{X}_{ij.}$, de la variabilité de ces moyennes; cette dernière variabilité est fonction de la variance au niveau C. Plus précisément, les espérances mathématiques des trois termes de la décomposition précédente sont respectivement :

$$\mathcal{E}(V_A) = \sigma_C^2 + q \sigma_B^2 + pq \sigma_A^2$$

$$\mathcal{E}(V_B) = \sigma_C^2 + q \sigma_B^2$$

$$\mathcal{E}(V_C) = \sigma_C^2$$

où σ_A^2 , σ_B^2 , σ_C^2 sont les variances réelles des effets de A, B et C (le modèle est en effet entièrement aléatoire). Nous adopterons une partition différente, qui respecte l'indépendance des trois facteurs,

(*) Il reviendrait au même de considérer le modèle comme hiérarchisé à deux niveaux avec replication du niveau B, le terme C_{ijk} étant alors le terme résiduel.

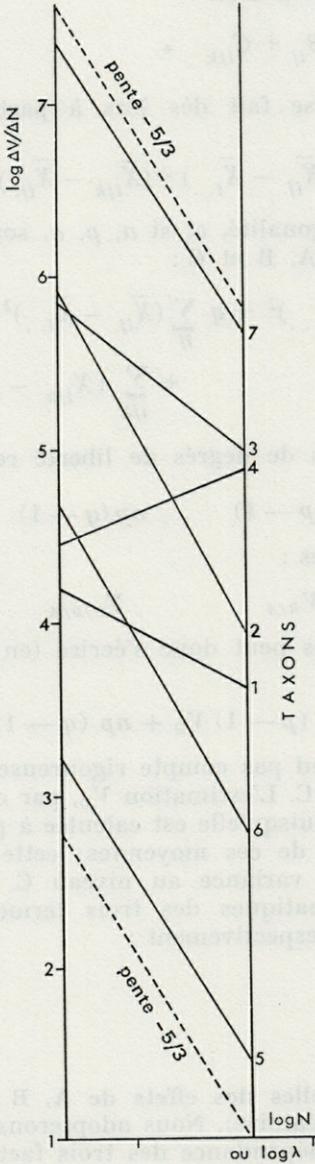


FIG. 4. — Augmentation de la variance en fonction de la distance entre récoltes (λ) ou de son inverse (« fréquence » N); échelle log-log. Expérience du « Carré magique » (extrait de FRONTIER, 1974).

à savoir :

$$(npq - 1) V_t = [np (q - 1) + nq (p - 1) + pq (n - 1)] V_C + q [n(p - 1) + p(n - 1)] (V_B - V_C) + pq (n - 1) (V_A - V_B).$$

Les espérances mathématiques de ces trois termes sont alors égales, aux coefficients respectifs près, aux variances des effets des trois niveaux.

Dans l'expérience « Carré magique » nous avons $n = p = q = 4$, d'où :

$$V_t = \frac{144}{63} V_C + \frac{96}{63} (V_B - V_C) + \frac{48}{63} (V_A - V_B)$$

Les différences entre termes successifs nous fournissent les augmentations de la variance lorsqu'on passe du niveau C au niveau B, puis du niveau B au niveau A. Les résultats sont portés sur la figure 4. Sur les 11 cas considérés 4 montrent, du fait des fluctuations aléatoires, des valeurs de $V_B < V_C$ ou $V_A < V_B$, ce qui conduirait à adopter des termes négatifs dans la seconde partition de la variance. Parmi les 7 catégories restantes, 4 donnent une pente assez voisine de $-5/3$, deux (*Creseis acicula* et *Sagitta* autres qu'*enflata*) une pente négative nettement supérieure à $-5/3$, une enfin (*Penilia avirostris*), une pente positive.

On vérifie immédiatement que les trois derniers taxons présentent, sur la zone couverte par le quadrillage, un gradient de répartition, alors que les quatre premiers ne montrent aucun gradient net. Nous pouvons préciser cette coïncidence en testant l'existence d'un facteur « répartition » significatif, au moyen d'un F de Snedecor appliqué :

— avec 3 et 12 degrés de liberté, pour l'influence de la position au niveau A;

— avec 12 et 48 degrés de liberté, pour l'influence de la position au niveau B,

les variables étant, cette fois, normalisées au moyen de la transformation \log^2 . On trouve les valeurs suivantes :

| | Pente sur le graphique de la Fig. 4 | F(A) | F(B) |
|-------------------------------------|-------------------------------------|------|------|
| 1 - <i>Creseis acicula</i> (*) | - 0,56 | 16,6 | 1,4 |
| 2 - <i>Sagitta enflata</i> | - 1,86 | 8,8 | 5,6 |
| 3 - <i>Sagitta</i> «autres» (*) | - 0,92 | 32,8 | 1,5 |
| 4 - <i>Penilia avirostris</i> (**) | + 0,51 | 124 | 1,8 |
| 5 - <i>Evadne tergestina</i> | - 1,68 | 8,7 | 2,1 |
| 6 - <i>Lucifer hansenii</i> (mysis) | - 1,78 | 5,1 | 4,3 |
| 7 - Copépodes | - 1,60 | 5,2 | 2,4 |

(les * indiquent les forts gradients de répartition)

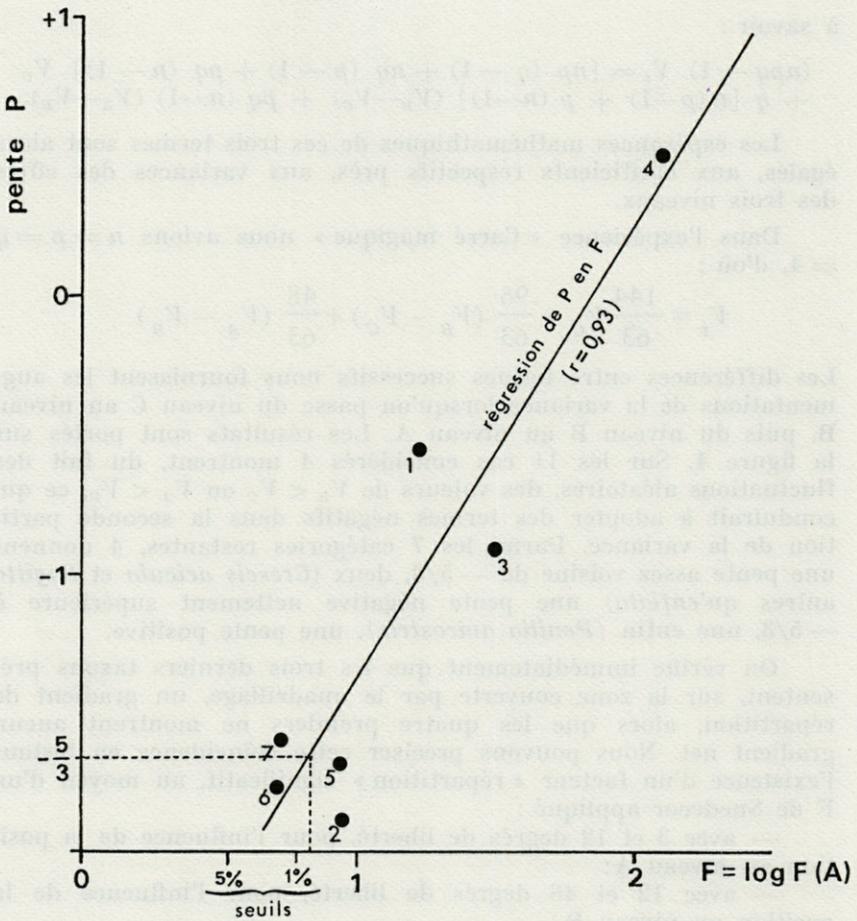


FIG. 5. — Pentes du graphique précédent, en fonction de la valeur F de Snedecor appliqué au facteur A (carré de 7 milles) testé par rapport au facteur B (carrés de 1 mille) — 3 et 12 DL (extrait de FRONTIER, 1974).

Le niveau B (testé par rapport à la variabilité au niveau C) se révèle significatif au risque 1 ou 5 % pour les quatre catégories présentant une statistique voisine de celle de la turbulence (pente # $-5/3 = -1,67$), et non significatif pour les trois autres. Le niveau A (testé par rapport à la variabilité au niveau B) se montre toujours significatif à 5 ou 1 %, mais ne fournit de très grandes valeurs de F que pour les trois taxons qui présentent un gradient de répartition, et surtout pour *Penilia avirostris*, qui montre le gradient côte-large le plus accusé. Nous avons porté sur

la figure 5, en abscisses les valeurs trouvées pour $F(A)$ en échelle logarithmique, en ordonnées la pente obtenue dans le graphique précédent. On constate une très forte corrélation ($r = 0,93$). La droite de régression « pente » en « $\log F(A)$ » passe très près du point correspondant d'une part à la pente $-5/3$, d'autre part au seuil de signification à 1 % de F . Cette coïncidence suggère l'hypothèse que *la statistique de la turbulence est réalisée dès que le gradient de répartition quantitative cesse d'être discernable*; en d'autres termes, dès que la variabilité « locale » du plancton — celle qui subsiste en l'absence de tout gradient de répartition — ne reflète que la dispersion de particules dans un liquide en état de mélange turbulent. Cette variabilité, au-dessous de laquelle on ne peut descendre dans un échantillonnage, représente un caractère physique du milieu, alors que la loi de Poisson décrit une variabilité minimale due au seul processus d'échantillonnage dans un milieu sans turbulence.

Nos résultats, fondés sur un si petit nombre d'observations, semblent évidemment hasardeux. Ils valent cependant par la cohérence et le recoupement avec ceux obtenus dans des domaines connexes (phytoplancton).

Les biologistes pourront s'étonner de l'ajustement obtenu avec deux points seulement par taxon : on est habitué à plus d'incertitude dans les mesures ! Aussi bien s'agit-il, si notre hypothèse est justifiée, d'un phénomène physique. On remarquera également que si l'on joint deux points relativement éloignés d'un des spectres donnés par PLATT, on obtient aussi une pente très voisine de $-5/3$.

Nous avons porté en trait interrompu sur la figure 1, de part et d'autre de la courbe axiale correspondant à la loi \log^2 , le domaine de confiance à 5 % calculé d'après un χ^2 (d'où sa dissymétrie). On constate que, dans l'ensemble choisi, 19 % des points se situent en dehors du domaine de confiance, au lieu des 5 % prévus; 14 % des points correspondent donc à des variances *significativement* plus grandes ou plus petites que celles prévues par la loi axiale. Si cette dernière est déterminée par un phénomène de turbulence, ces variations extrêmes doivent représenter des phénomènes spécifiquement biologiques. En d'autres termes, nous sommes conduit à une *nouvelle définition de la sur- et de la sous-dispersion*, référence n'étant plus faite cette fois à la loi de Poisson, mais à la loi « \log^2 -normale ».

*
**

La « patchiness » et le « clumping » (ROUGHARDEN, 1977) sont-ils expliqués par ces considérations ? Pas encore, semble-t-il.

En effet, si suggestive que soit l'analogie entre les spectres de puissance caractéristiques de la turbulence hydrodynamique et les spectres de variance du plancton, elle ne constitue pas une explication. Il manque, pour qu'il en soit ainsi, de savoir reconstituer le mécanisme par lequel la première distribution se reflète dans la seconde.

ROUGHARDEN (*loc. cit.*), à l'issue d'un calcul très élégant, présente la microdistribution du plancton comme une réponse dynamique à une dispersion aléatoire des ressources nutritives du milieu. Toutefois dans cette hypothèse, aucune taille moyenne des « taches » n'est impliquée par le processus, ni *a fortiori* aucune distribution des variances en fonction de la distance entre les observations successives. La turbulence n'est pas introduite dans le modèle.

Il nous semble logique d'imaginer qu'un processus éco-biologique tel qu'un *bloom* survient dans un volume d'eau, étant déterminé par une réponse dynamique aux conditions ambiantes, et qu'*ensuite* ce volume et la biomasse néoformée qu'il contient sont dispersés par la turbulence, suivant un processus dont les caractères statistiques reflètent le phénomène physique. Un bateau, immobilisé ou en marche, verra ainsi passer sous sa quille une succession de volumes d'eau reflétant l'état instantané du démantèlement de l'essaim, et donc une série de densités planctoniques obéissant à la statistique de la turbulence. Le phénomène peut, de plus, être dynamiquement stable (stationnaire), l'état observé représentant un stade transitoire maintenu constant entre la prolifération localisée mais permanente, et le démantèlement complet de l'essaim. Une théorie précise reste évidemment à établir : on devra dans un premier temps admettre au départ une densité élevée d'organismes dans un volume localisé, puis reproduire la dispersion de ce volume suivant un processus turbulent, et calculer enfin après un certain temps de mélange avec l'eau avoisinante, la distribution des organismes pour un échantillonnage de caractéristiques fixées. Dans un second temps, il faudra déterminer si un état statistique stationnaire s'établit dans le cas d'un renouvellement permanent de fortes densités planctoniques localisées, couplé avec un processus permanent de dispersion turbulente. Il y a là un beau sujet de modélisation : les calculs promettent d'être laborieux, si tant est qu'ils soient possibles; par contre des simulations sur ordinateur devraient être réalisables, et ces dernières, une fois obtenues, pourront être injectées dans des modèles d'écosystèmes afin d'y introduire le rôle de l'hétérogénéité spatiale. Les perspectives sont donc vastes, et nous espérons les concrétiser dans les années qui viennent.

RÉSUMÉ

L'auteur récapitule ses travaux antérieurs sur la microrépartition du zooplancton. Les caractéristiques statistiques de cette microdistribution conduisent à adopter une métrique \log^p , où p est un paramètre d'échelle d'observation, d'autant plus grand que l'homogénéité des conditions de prélèvement est plus grande (c'est-à-dire que l'échelle d'observation est plus petite). A grande échelle $p = 1$: on retrouve la transformation logarithmique classique. Dans tous les cas la famille de distributions se confond pour les petits nombres avec la loi de Poisson, pour les grands nombres avec la loi log-normale. Le passage d'une situation à l'autre est progressif, et d'autant plus rapide que p est grand.

Une expérience d'échantillonnage à plusieurs échelles d'observation simultanées permet de rejoindre les conclusions données par certains auteurs à la suite d'analyses séquentielles d'observations planctoniques serrées. Les caractéristiques de distribution, et plus précisément l'augmentation de la variance quand l'échelle d'observation augmente, coïncide avec les caractéristiques statistiques de la turbulence hydrodynamique. On en conclut que la statistique moyenne de l'abondance planctonique correspond à celle de la dispersion de particules en suspension dans un milieu turbulent. La sur- et la sous-dispersion d'origine biologique sont alors redéfinies par rapport à cette situation de turbulence, et non plus à une dispersion aléatoire dans un milieu immobile (loi de Poisson).

Des perspectives sont dégagées de modélisation de l'hétérogénéité spatiale, afin d'introduire cette dernière dans les modèles d'écosystèmes.

BIBLIOGRAPHIE

- FRONTIER, S., 1966. Zooplancton de la région de Nosy Be. I) Programme de récoltes et techniques d'étude. II) Plancton de surface aux stations 5 et 10. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 4 (3) : 3-37.
- FRONTIER, S., 1973. Etude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 12 (3) : 229-262.
- FRONTIER, S., 1974. Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nosy Be (Madagascar). *Thèse Univ. Marseille et Doc. O.R.S.T.O.M. hors coll., multigr.* 268 pp.

- FRONTIER, S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, **8** (4) : 445-464.
- IBANEZ, F., 1971. Effet de la transformation des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. *Cah. océanogr.*, **23** : 546-590.
- KOLMOGOROV, A.N., 1941. « Structure locale de la turbulence dans un fluide visqueux incompressible pour des très grands nombres de Reynolds » (en russe). *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.*, **30** : 299-303.
- MARGALEF, R., 1969. Estudios sobre la distribución del fitoplancton marino. *Mems R. Acad. Cienc. Artes Barcelona*, **40** : 3-22.
- PLATT, T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep Sea Res.*, **19** : 183-187.
- PLATT, T. et K.L. DENMAN, 1975. Spectral analysis in ecology. *Annu Rev. Ecol. Syst.*, **6** : 189-210.
- RASSOULZADEGAN, F. et GOSTAN, 1976. Répartition des Ciliés pélagiques dans les eaux de Villefranche-sur-Mer. Remarques sur la dispersion du microzooplancton en mer et à l'intérieur des échantillons dénombrés par la méthode d'Uthermöhl. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **52** (2) : 175-188.
- ROUGHARDEN, J.D., 1977. Patchiness in the spatial distribution of a population caused by stochastic fluctuations in resources. *Oikos*, **29** : 52-59.

Reçu le 8 novembre 1977

BIOACCUMULATIONS MÉTALLIQUES CHEZ LES ASTACIDAE

par Claude CHAISEMARTIN

*Laboratoire d'Ecologie et Biologie générale,
U.E.R. des Sciences, 87060 Limoges Cédex*

ABSTRACT

In this paper, data of the literature on metabolism and bioaccumulation of different metals in the crayfish and on the importance of adsorption, feeding and physico-chemical states are discussed.

Crayfish metabolism and physico-chemical factors in the freshwater can greatly influence uptake and accumulation. Distinction is made between directly, indirectly and non regulated elements.

The possibility of a more accurate prediction of bioaccumulation hazards, taking into consideration different factors, is discussed.

INTRODUCTION

Les études de biomasse et des bilans de transferts des éléments nourriciers, ou des polluants, s'intègrent maintenant dans toute recherche approfondie chez les Crustacés Décapodes.

L'analyse de toute « bio-concentration » pose de nombreuses questions. C'est le pouvoir quasi universel que possède la matière vivante de « concentrer fortement les éléments très dilués », sans qu'il soit question ici de mise en réserve (MARTIN, 1975). C'est le fait que l'adjonction qualitative de n'importe quel facteur absent dans l'eau douce, ou la modification quantitative d'un paramètre, mais à un niveau différent dans le milieu originel, constituent

autant de « nuisances », dont les combinaisons au niveau d'une population d'Ecrevisses sont illimitées et dont les impacts éco-physiologiques (métaboliques) doivent être quantifiés (MARTIN *et al.*, 1973).

En stabulation, l'évaluation des niveaux de contamination des Astacidae nécessite (PAROUTY et CHAISEMARTIN, 1974) :

a) l'analyse de la transmission du polluant d'un niveau trophique à un autre et l'estimation des rendements correspondants; l'Ecrevisse étant située en bout de chaîne alimentaire;

b) l'étude du transfert nutritionnel à l'organisme prédateur au cours des repas successifs;

c) la comparaison des contributions hydriques et alimentaires dans le niveau général de la bioaccumulation et, en cas de dépassement de la tolérance limite, dans l'expression de l'intoxication (BOUTET et CHAISEMARTIN, 1973).

Dans un espace métabolique défini, celui d'une Ecrevisse, les niveaux de contamination sont orientés par trois principaux groupes de facteurs :

a) la forme physico-chimique des éléments rémanents et leur disponibilité (= masse échangeable) dans le milieu;

b) les paramètres physico-chimiques du milieu récepteur (température, lumière, pH, dureté, O₂ dissous, présence des autres organismes);

c) les organismes « cibles » présents dans le milieu.

L'aptitude à saisir, à intégrer, enfin à accumuler est plus ou moins contrôlée par un ensemble de critères biologiques (état physiologique, « histoire » vécue par l'Ecrevisse « cible »), physico-chimiques (floculations au niveau des branchies) et mécaniques (nature des cuticules). Les capacités d'absorption varient d'une Ecrevisse à l'autre — au sein d'une population, il existe des individus très résistants, d'autres particulièrement sensibles — et pour un même individu, d'un élément à l'autre.

Les données de nos prédécesseurs s'adressent la plupart du temps à des formes marines (BRYAN, 1961, 1963, 1964) et reposent sur la détermination des « facteurs de concentration » que peuvent atteindre les divers éléments contaminants. Elles concernent souvent le radioisotope, sans que l'équilibre isotopique soit réellement atteint (BRYAN et WARD, 1965). Ces bilans statiques entre une situation donnée dans un espace multivariable tel que le milieu aquatique et sa « résultante » dans un organisme dont les espaces métaboliques restent à définir, n'apportent aucune connaissance sur le métabolisme spécifique des différents éléments contaminants et sur les mécanismes qui les contrôlent.

Notre but, guide du plan suivi, sera de tenter un classement

des paramètres indispensables à une prédiction de la masse métallique échangeable dans les espaces métaboliques possibles des Astacidae dans leur milieu naturel et sous l'action de différents protocoles expérimentaux.

I. — PHÉNOMÈNES DE RÉGULATION

Un des phénomènes permettant d'apprécier la « réponse » physiologique d'une population d'Ecrevisses à un polluant introduit dans le milieu de vie est celui de la « régulation », processus intervenant lorsqu'une surcharge du polluant dans le milieu extérieur ne s'accompagne pas d'une augmentation correspondante de la teneur de l'élément dans l'organisme et qui a pour corollaire une diminution du « facteur de concentration ».

Nous disposons de données précises dans ce domaine. Un grand nombre de questions n'en demeurent pas moins en suspens. Selon l'espèce « cible » choisie en tant qu'amplificateur biologique éventuel, la régulation n'est pas mise en évidence. Cela ne signifie pas pour autant qu'elle n'existe pas. Nous avons pu montrer la présence de deux phénomènes dont les effets s'ajoutent :

a) une contamination proprement biologique, selon le processus : fixation au niveau du tégument — diffusion du tégument dans l'organisme — intégration — régulation ;

b) une contamination plus importante, masquant la première et consistant en une adsorption physique du polluant sur les parois. Quelques études récentes illustrent ces processus :

1. Chez l'Ecrevisse pallipède (*Austropotamobius pallipes pallipes*), un accroissement de la teneur en manganèse stable dans le bain est suivi d'une augmentation de la teneur en Mn chez l'Ecrevisse globale, au stade d'intermue.

Le facteur de concentration se révèle indépendant de la concentration métallique externe et ceci pour les différentes durées expérimentales proposées.

Placée dans un circuit ouvert d'eau sans manganèse, l'Ecrevisse chargée présente une déperdition métallique faible et lente : 76 % de la charge, dite à l'équilibre, subsiste encore après 30 jours. Ce résultat traduit un temps de « turn-over » long. Chez l'Ecrevisse expérimentée, l'accumulation du manganèse semble se produire sans régulation apparente.

Face au manganèse, cette régulation existe vraisemblablement ; les flux et les constantes d'échanges sont en cours d'étude.

La régulation est masquée par une aptitude d'adsorption physique sur les surfaces épicuticulaires dont l'importance est ici amplifiée et facile à démontrer : les Ecrevisses vivantes et mortes disposent face au manganèse du même pouvoir de « concentration ».

2. Chez l'Ecrevisse américaine (*Orconectes limosus*), BOUTET *et al.* (1974) notent que l'analyse du métabolisme ferrique aboutit aux mêmes conclusions : adsorption branchiale et rejet « en bloc » pendant l'exuviation dominant nettement dans le bilan.

3. Il est essentiel, dans les analyses d'adsorption tégumentaires chez les Crustacés, de connaître la nature et la structure plus ou moins compacte des formations cuticulaires (BRYAN, 1966). De nombreux exemples révèlent une aptitude à l'adsorption différente chez l'Ecrevisse molle (période de postmue) et celle entièrement calcifiée (période d'intermue).

Plus généralement, le Crustacé Décapode subit un cycle de transformations physiologiques et biochimiques. Chaque étape exprime une orientation particulière du métabolisme de façon à tolérer une accumulation métallique maximale. Cette accumulation est précédée par la mise en réserve d'éléments biochimiques (protéines face au cuivre) capables de « complexer » les biocides agresseurs et de les rendre non toxiques.

4. La bioaccumulation n'est pas essentiellement sous la dépendance d'une activité biologique mais se produit pour une part importante par adsorption sur les formations tégumentaires, aussi bien que chez les individus morts que vivants. Nous comprenons tout l'intérêt, dans l'analyse des chaînes biologiques d'une précision dans l'incorporation des polluants à des tissus de localisation plus ou moins superficielle.

II. — NOTION D'ORGANOTROPISME

Un élément à fonction métabolique va s'accumuler là où il doit, normalement accomplir sa fonction. Illustrons par deux exemples :

1. Travaux chez *Austropotamobius pallipes pallipes*.

Chez l'Ecrevisse pallipède, le cuivre, le zinc, le cobalt, le chrome et le nickel s'accumulent préférentiellement dans les tissus mous : essentiellement la glande digestive (= hépatopancréas); le manganèse s'accumule préférentiellement dans les formations dures : la carapace et les gastrolithes.

2. Observations faites sur une population d'Ecrevisses à longues pinces.

Chez *Pontastacus leptodactylus leptodactylus*, maintenue dans un bain renouvelé renfermant 100 micro-grammes par litre de chrome hexavalent, la teneur métallique de l'hémolymphe et du muscle abdominal reste relativement stable. Elle augmente notablement dans les organes chargés de la régulation (branchies). Son augmentation dans la carapace répond à un phénomène d'une toute autre nature. Cette dernière forme de bioaccumulation n'est pas accessible au super prédateur éventuel : l'Homme.

III. — PHÉNOMÈNES D'EXCRÉTION

Chez l'Ecrevisse, l'adsorption des éléments vitaux, ou des polluants, s'effectue souvent par emprunt direct au milieu extérieur. Dans cette voie, le prélèvement des formes ioniques est prioritaire et susceptible d'une incorporation plus prononcée. Il semble logique d'admettre que les formes « intégrées » s'éliminent plus lentement. Dans le même ordre d'idées, un élément sous forme particulière va s'éliminer rapidement. Il peut en être de même pour un élément dépourvu de fonction métabolique. Il semble aussi que le problème majeur, chez les Astacidae, n'est souvent pas celui de l'adsorption, mais celui de l'élimination.

Cette voie de recherches est encore très embryonnaire. L'élimination peut s'effectuer directement dans le milieu extérieur : l'élément rejeté sera disponible, ou non, pour une accumulation secondaire par la voie externe. L'élimination à partir du « couloir hémolympatique » peut se traduire simplement par une accumulation de l'élément dans un tissu particulier où il sera plus ou moins mobilisable : élément stocké, disponible ou non, pour une amplification biologique secondaire ou d'ordre n par la voie trophique. Nous concevons volontiers, pour de tels éléments régularisés, l'importance du temps de « turn-over » qui conditionne en grande partie le taux de contamination. Quelques éléments liquidiens exceptés, ces temps de « turn-over » sont encore peu connus pour l'ensemble des ions métalliques chez les Astacidae.

1. Chez l'Ecrevisse américaine, après un séjour de 4 semaines dans des bains de différentes concentrations en zinc froid, les facteurs de concentrations du métal dans les masses molles,

considérés à leur valeur d'équilibre, sont en raison inverse de la concentration en zinc dans le bain (PAROUTY et CHAISEMARTIN, 1974).

La vitesse des transferts est la plus lente lorsqu'elle est enregistrée dans la concentration en zinc la plus basse. En somme la demi-vie biologique du zinc, chez cette Ecrevisse, est réduite par une augmentation de la concentration du métal dans le milieu extérieur.

Nous comprenons la difficulté à définir une quantité de zinc disponible, à partir de l'Ecrevisse américaine, pour le « consommateur » éventuel.

2. Chez l'Ecrevisse pallipède, CHAISEMARTIN (1975) dans une série de travaux sur le métabolisme comparé du cuivre chez les Astacidae, montre que le cuivre organique (acétate) introduit dans la cavité gastrique par perfusion, est retenu par l'hépatopancréas (organe de détoxication) et rejeté presque en totalité par les excréta.

Ce dernier résultat pose, en totalité, le problème d'une parfaite connaissance du « coefficient de rétention digestive ».

IV. — CONFIGURATION PHYSICO-CHIMIQUE DES ÉLÉMENTS CONTAMINANTS

Face aux Astacidae et dans le domaine des métaux seuls, il convient de distinguer trois grands groupes d'éléments :

1. Éléments (= oligo-éléments) indispensables à la vie de l'espèce et dont la variation de la concentration interne est de faible amplitude, à moins de désordres graves. Parmi les oligo-éléments dont la fonction physiologique est connue, ou qui, pour certains d'entre eux, sont considérés comme participant aux fonctions physiologiques, figurent notamment :

a) le zinc, entrant dans la composition de nombreux enzymes, dont l'anhydrase carbonique;

b) le cuivre, qui entre dans la composition d'autres diastases et joue le rôle de transporteur d'oxygène en tant que constituant de l'hémocyanine;

c) le fer, qui joue un rôle fondamental dans la respiration cellulaire;

d) le magnésium, le manganèse et le nickel, tous les trois activateurs d'enzymes;

e) le cobalt et le chrome, dont les fonctions physiologiques chez les Crustacés, semblent moins évidentes.

2. Eléments co-régularisés et plus ou moins discriminés : le césium est apparenté au potassium; le strontium au calcium. Chez les Crustacés Décapodes, peu de données permettent de déceler une régularisation éventuelle du strontium par l'intermédiaire de la régulation du calcium : disons que les concentrations du strontium, celles du calcium, sont très faibles dans les tissus mous; elles atteignent des valeurs élevées dans la carapace.

3. De nombreux éléments ne semblent pas, dans l'état actuel de nos connaissances, participer au métabolisme de l'espèce. Certains comme le plomb et le cadmium, sont l'objet de bioaccumulations jusqu'à l'apparition de phénomènes de toxicité.

Dans les milieux aquatiques naturels, les métaux se rencontrent sous différentes formes physico-chimiques qu'il est difficile de reconnaître et d'analyser. Les diverses formes physico-chimiques d'un même élément sont accumulées très différemment par les organismes dulçaquicoles, les Astacidae en particulier. Illustrons par deux exemples :

1. Chez l'Ecrevisse à longues pinces, intervenant comme bio-indicateur, le chrome ajouté au bain de stabulation sous forme de chlorures, donne un précipité adsorbé sur les portions distales des filaments branchiaux.

Ajouté sous forme de chromates, le chrome s'ionise dans l'eau de pH neutre ou légèrement acide. Sous cette forme, le métal est très peu retenu par l'organisme « détecteur ».

2. Chez l'Ecrevisse à pattes rouges (*Astacus fluviatilis*), le cuivre présent dans l'eau n'est accumulé dans les organes cibles (= hépatopancreas) que lorsqu'il se trouve sous forme ionique; il ne l'est pas sous forme d'oxyde : CuO_2 (CHAISEMARTIN, 1975 b).

La présence d'agents complexants (acides humiques) dans le bain cuivrique, réduit le facteur de concentration de cet élément dans les masses molles : bonne illustration au sein d'une même population, d'une nette discrimination des deux formes, complexées ou non, du cuivre.

V. — COMPARAISON DES ROLES SÉDIMENTAIRES ET TROPHIQUES

Des différences considérables de la teneur des métaux majoritaires dans les sédiments, ne déterminent pas de variations

appréciables dans les concentrations de ces éléments chez les organismes dont la plus grande activité se situe au voisinage de la tranche sédimentaire superficielle.

Le sédiment, de mobilité restreinte, serait plus un fixateur qu'un vecteur de la charge contaminante globale. Le sédiment déposé contribue à l'épuration de l'eau sans pour autant déterminer la pollution des espèces qui vivent à son contact. En somme, la contamination des Astacidae serait beaucoup moins fonction de la contamination du sédiment au contact duquel elles se trouvent que de la contamination de l'eau.

1. L'accumulation de certains éléments (Mg, K, Ca, Sr, Ba, Zn et Cu) est nettement accrue chez les Ecrevisses alimentées, que la nourriture soit contaminée ou non. Nous retiendrons :

a) un rôle direct de la trophie : dans son milieu naturel, l'Ecrevisse à pattes blanches (*A. p. pallipes*) obtient la plus grande partie du potassium et du manganèse accumulés dans ses tissus à partir de son « spectre » alimentaire. En effet, dans les mauvaises conditions de la stabulation, l'Ecrevisse s'alimente mal, le potassium tissulaire, puis la kalémie et la manganémie diminuent rapidement. D'autre part, la charge potassique enregistrée reste faible par transfert de l'animal dans des bains à concentrations potassiques élevées;

b) un rôle indirect de la trophie : dans la période annonciatrice de la « révolution physiologique » que représente la mue, l'Ecrevisse américaine élimine une partie de sa surcharge calcique et de ses métabolites métalliques. La masse de zinc mobilisé représente plus de 50 % du total accumulé par l'Ecrevisse pendant l'intermue si la charge progressive est réalisée à partir de l'eau seule. Cette perte n'est que de 10 % si la contamination provient majoritairement de la nourriture ingérée. Dans ce dernier cas, le métal avait été physiologiquement accumulé (= intégré).

2. Les phénomènes d'intoxication n'interviennent, chez les Ecrevisses, que d'une façon accessoire par la voie digestive. Cette possibilité s'affirme si l'Ecrevisse, à certaines écophases, consomme une nourriture renfermant elle-même des substances toxiques. Face aux pesticides (MARTIN *et al.*, 1973) la voie alimentaire, mais aussi les branchies, interviennent dans les phénomènes de concentrations préférentielles dans l'ovaire, les œufs et la descendance.

VI. — MODÈLE DE BIOACCUMULATION EN 3 TEMPS :
PHASES DE POLLUTION MISES EN ÉVIDENCE
PAR LA CINÉTIQUE DE CONTAMINATION

Chez les Ecrevisses à longues pinces et américaines, CHAISEMARTIN (1973) a suivi, à partir de concentrations sublétales renouvelées, la charge métallique Cu, Zn et Fe, quotidiennement pendant un mois.

La mise à l'équilibre de certains organes, tels l'hépatopancréas, le tractus digestif... interviennent plus rapidement que pour d'autres tels le muscle abdominal, les appendices, le tégument calcifié.

La cinétique de la charge métallique, pour l'Ecrevisse globale, construite grâce à la technique isotopique, plus sensible et plus rapide, présente au moins deux phases. MARTIN *et al.* (1973) observent le même phénomène pour l'accumulation, à partir de l'eau, du p, p' - DDT.

1. Une évolution initiale plus rapide, affectant les organes chargés de l'absorption (branchies), du stockage (hépatopancréas) et de l'élimination (tractus digestif).
2. Une évolution plus lente, concernant les tissus de moindre transit (muscle abdominal), les phénomènes passifs au niveau de la carapace, enfin la pénétration métallique dans certains organes internes; cette dernière étape pouvant se prolonger pendant une longue période.

Evidemment, la connaissance de cette mise à l'équilibre, total ou partiel, est primordiale dans la prise en considération « quantitative » de toute bioaccumulation. Cette conclusion suggère aussi la mise en présence du polluant dans des délais différents pour au moins deux, voire trois, groupes d'organes. Dans le même ordre d'idées, ces résultats pourraient conduire à admettre que la contamination comporterait 2 ou 3 phases successives :

1. Une première phase, relativement rapide selon l'élément, au cours de laquelle ne serait affecté qu'un certain groupe d'organes, avec possibilité, dans le cas d'une pollution sporadique, de l'entrée en jeu de mécanismes régulateurs ou « épurateurs » : cas de l'élimination du ^{65}Zn chez *Orconectes limosus* dans les 24 h qui suivent le repas contaminé (PAROUTY et CHAISEMARTIN, 1974).
2. Une seconde phase, à terme nettement plus long, serait susceptible d'entraîner un transfert plus complet du polluant dans

l'ensemble des tissus : cette phase provoquant des effets physiologiques différents et supplémentaires.

3. Une troisième phase, répondant au cas d'une pollution chronique et dont la durée dépasse le stade de mise à l'équilibre total. Cette phase, peu étudiée, doit être abordée par l'analyse des effets plus insidieux entraînant une perturbation dans la vie, le développement et le comportement de l'espèce (diminution des potentialités globales extériorisées par l'animal..., évitement des secteurs pollués par des substances toxiques).

VII. — CONCLUSION

La définition précise d'un niveau de bioaccumulation, chez les Astacidae, ne peut relever que d'une étude écophysiological.

Comment classer, ou hiérarchiser, les différents paramètres de la bioaccumulation ? A notre sens, le seul moyen est l'utilisation des recherches effectuées sur l'autoécologie, la physiologie, l'analyse et la micro-analyse biochimique au niveau des populations d'Ecrevisses indigènes, largement répandues et fréquentes : ces espèces étant susceptibles de servir « d'indicateurs » ou « d'organismes sentinelles », mieux de détecteurs biologiques (BRYAN, 1967).

La notion de masse du polluant échangeable dans les espaces métaboliques successifs du système : Ecrevisse \rightleftharpoons milieu entre seule en ligne de compte dans la prédiction d'un niveau de bioaccumulation. La connaissance du phénomène, dans sa complexité, passe par l'étude des aptitudes régulatrices de chacune des espèces d'Ecrevisses et de la période biologique de chacun de leurs organes « accumulateurs ».

RÉSUMÉ

Chez les Astacidae, l'étude de la bioaccumulation des micro-éléments métalliques suppose la mise en œuvre de tests sûrs faisant intervenir des « indices » physiologiques (régulation, excrétion, métabolisation) s'apparentant à ceux d'une pollution chronique.

Le niveau de bioaccumulation d'une Ecrevisse par un élément métallique pouvant compter au nombre des polluants du milieu

dulçaquicole peut être caractérisé à partir de certains paramètres :

a) une part importante des métaux introduits est retirée du cycle de « concentration » par les Ecrevisses sous l'action de mécanismes physico-chimiques épurateurs;

b) à l'intégration du métal peut s'ajouter une adsorption tégumentaire plus ou moins « gelée » et susceptible d'une élimination en bloc lors de l'exuviation;

c) les aptitudes à la discrimination des différentes formes physico-chimiques, la disponibilité d'une nourriture, contaminée ou non, interviennent dans l'élaboration d'un modèle pour une meilleure compréhension des mécanismes bioaccumulateurs chez les Astacidae.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUTET, C. et Cl. CHAISEMARTIN, 1973. Propriétés toxiques spécifiques des sels métalliques chez *Austropotamobius pallipes pallipes* et *Orconectes limosus*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **12**, 1933-1938.
- BOUTET, C., VIDAUD, A. et Cl. CHAISEMARTIN, 1974. Niveaux de concentration et impact du fer sur la séquence métabolique chez *Orconectes limosus* (Astacidae). *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **168** : 331-336.
- BRYAN, G.W., 1961. The accumulation of radioactive caesium in crabs. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **41** : 551-575.
- BRYAN, G.W., 1963. The accumulation of radiocaesium by marine and brackish water invertebrates. *Symp. "Nuclear detonations and Marine Radioactivity"*, 85-94. London, Ed. S.H. Small.
- BRYAN, G.W., 1964. Zinc regulation in the lobster *Homarus vulgaris*. I Tissue Zinc and Copper concentration. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **44** : 549-563.
- BRYAN, G.W., 1966. The metabolism of Zn and ⁶⁵Zn in crabs, lobsters and freshwater crayfish. *Proc. Int. Symp. Radioecology. Concent. Processes* : 1005-1016. Ed. Aberg and F.P. Hungate. Pergamon Press, New York.
- BRYAN, G.W., 1967. Zinc regulation in the Freshwater crayfish (including some comparative copper analysis). *J. exp. Biol.*, **46** : 281-296.
- BRYAN, G.W. et E. WARD, 1965. The absorption and loss of radioactive and non radioactive manganese by the lobster, *Homarus vulgaris*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **45** : 65-69.
- CHAISEMARTIN, Cl., 1967. Contribution à l'étude de l'économie du calcium chez les Astacidae. Influence du milieu de vie. *Thèse Etat Univ. Poitiers*, n° CNRS A.O. 1220, 180 p.
- CHAISEMARTIN, Cl., 1973. Analyse comparée de la toxicité du Cu⁺⁺ chez *Astacus leptodactylus* et *Orconectes limosus* : dépression des fonctions ionorégulatrices et de l'activité de l'ATPase Na - K dépendante du système branchial. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **167** : 324-328.

- CHAISEMARTIN, Cl., 1975 a. Analyse expérimentale comparée de la toxicité du cuivre de l'eau chez les Astacidae. *C. r. 98^e Congr. natn. Sociétés savantes*, 1 : 145-155.
- CHAISEMARTIN, Cl., 1975 b. Absorption, accumulation, transferts et impact des sels métalliques chez les Astacidae. *C. r. 100^e Congr. natn Sociétés savantes*, 2 : 345-356.
- MARTIN, J.L. M., 1975. Recherches sur le métabolisme des métaux chez les Crustacés Décapodes marins ; leurs rapports avec la mue et la reproduction. *Thèse Etat Univ. Aix-Marseille II*, n° CNRS A.O. 11131, 296 p., 12 pl. h.t.
- MARTIN, P.N., CHAISEMARTIN, Cl. et M. BERNARD, 1973. Dynamique du ^{14}C p. p'-DDT chez *Astacus leptodactylus*. *C. r. Séanc. Biol.*, 167 : 728-732.
- PAROUTY, G. et Cl. CHAISEMARTIN, 1974. Analyse expérimentale des transferts d'un micropolluant (^{65}Zn) au consommateur terminal dans un écosystème dulçaquicole. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 168 : 78-82.

Reçu le 24 octobre 1977

**ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE
DU SYSTÈME NERVEUX DE *VELELLA VELELLA*
(CNIDAIRE CHONDROPHORIDE)**

par Danièle CARRÉ

Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France

ABSTRACT

In *Veleva veleva* (Cnidaria Chondrophora) we have confirmed, using electron microscope techniques, the existence of closed and open ectodermal nervous plexus.

The nerve fibers of the closed system, at least 2 μ in diameter, are interconnected so as to form a net at the base of the ectodermal layer. In contrast to what was thought previously (Mackie, 1960) the nerve fibers are not fused into a syncytium but communicate via gap junctions.

The nerve fibers of the open system (less than 1 μ in diameter) do not form a network. Its cells are often mechanoreceptors.

In addition, the relationships between nerve cells and the other cell types are described and discussed.

INTRODUCTION

La microscopie électronique a permis d'établir de façon claire que les Cnidaires possèdent, comme les Métazoaires plus évolués, un système nerveux synaptique. Toutefois, chez *Veleva veleva* (Cnidaire Chondrophoride), l'existence d'un réseau nerveux particulier, de nature syncytiale, a été envisagée après une étude en

microscopie optique (MACKIE, 1960). Dans ce contexte, nous avons entrepris de prospecter le système nerveux des Véléelles en microscopie électronique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens de *Veleva veleva* ont été récoltés à Villefranche-sur-Mer. Ils ont été fixés à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium tamponnés, puis inclus suivant la méthode de Spurr. Les sections ultrafines, contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, ont été observées sur un microscope électronique Hitachi HU 11C.

RAPPEL DE L'ANATOMIE DES VÉLÉLLES

Les Véléelles et les Porpites, longtemps considérées comme des Siphonophores, forment maintenant un ordre séparé : les Chondrophorides. Une seule espèce de Véléelles a été retenue : *Veleva veleva* (TORTON, 1954) dont l'organisation est illustrée par la figure 1 A. On peut rappeler que ces animaux possèdent un squelette rigide (= flotteur) formé par des chambres concentriques remplies de gaz. On n'observe pas de glande sécrétrice de gaz à l'intérieur des cavités du flotteur, ce qui le différencie radicalement du pneumatophore des Siphonophores physonectes.

DISTRIBUTION ET ORGANISATION DES ÉLÉMENTS NERVEUX

1. DISTRIBUTION.

Nous avons étudié le système nerveux dans les tissus de la carène et du plateau, structures caractéristiques des Chondrophorides.

La distribution des cellules nerveuses a été représentée sur la figure 1 B. Ce schéma montre que :

- des cellules nerveuses existent dans tous les feuilletts ectodermiques externe ou interne;

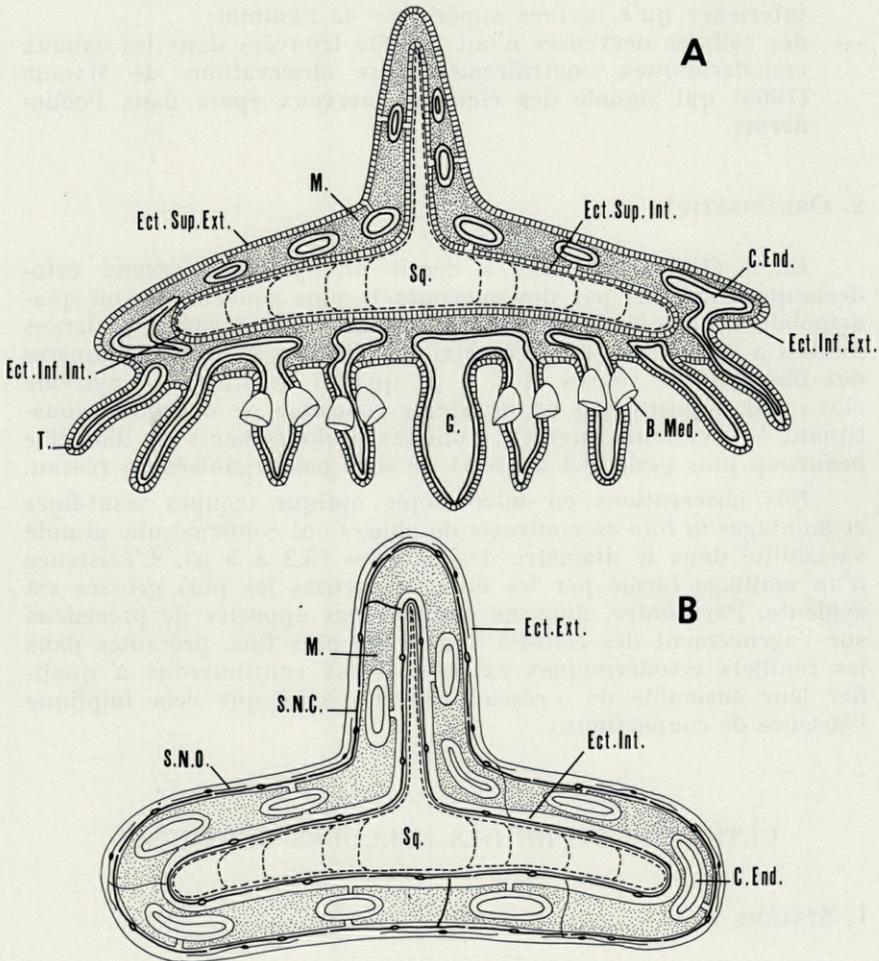


FIG. 1. — A : coupe schématique de *Velevella velevella* ; B : distribution des cellules nerveuses. M. : mésoglée ; Ect. Sup. Ext. : ectoderme supérieur externe ; Ect. Sup. Int. : ectoderme supérieur interne ; C. End. : canal endodermique ; Sq. : squelette ; Ect. Inf. Ext. : ectoderme inférieur externe ; Ect. Inf. Int. : ectoderme inférieur interne ; G. : gastrozoïde ; B. Med. : bourgeon médusaire ; Ect. Ext. : ectoderme externe ; S.N.C. : système nerveux clos ; Ect. Int. : ectoderme interne ; S.N.O. : système nerveux ouvert ; T : tentacule.

- des connections nerveuses intramésogléales relient les feuillets ectodermiques externe et interne, plus nombreuses à la face inférieure qu'à la face supérieure de l'animal;
- des cellules nerveuses n'ont pas été trouvées dans les canaux endodermiques, contrairement aux observations de MACKIE (1960) qui signale des éléments nerveux épars dans l'endoderme.

2. ORGANISATION.

CHUN (1881-1882-1902) a décrit un système nerveux ectodermique constitué par des neurones le plus souvent tri- ou quadripolaires, dont les prolongements anastomosés forment de larges mailles à la base des feuillets. MACKIE (1960) a précisé le diamètre des fibres de ce réseau (1 à 5 μ) qu'il a qualifié de « système clos » par opposition à un deuxième ensemble de neurones, constituant le « système ouvert », dont les prolongements de diamètre beaucoup plus petit (0,2 à 0,5 μ) ne sont pas organisés en réseau.

Nos observations en microscopie optique (coupes semi-fines et montages *in toto* en contraste de phase) ont confirmé une grande variabilité dans le diamètre des neurites (0,2 à 5 μ). L'existence d'un maillage formé par les fibres nerveuses les plus grosses est évidente. Par contre, nous ne pouvons pas apporter de précisions sur l'agencement des cellules à neurites plus fins, présentes dans les feuillets ectodermiques externes. Nous continuerons à qualifier leur ensemble de « réseau ouvert » sans que cela implique l'absence de connections.

ULTRASTRUCTURE DES CELLULES NERVEUSES

1. SYSTÈME CLOS.

Nous avons trouvé un réseau de type clos dans l'ectoderme externe inférieur et supérieur, et dans l'ectoderme interne qui sécrète le flotteur. Ses cellules, tri- ou quadripolaires (Pl. I, 1), sont toujours situées près de la mésoglée. Les neurites ont généralement un diamètre de 2 à 3 μ , mais qui peut parfois dépasser 5 μ .

— *Corps cellulaire* (Pl. I, 2-3; Pl. II, 4). Le noyau est volumineux, allongé, de structure homogène. Dans le cytoplasme péri-nucléaire, outre des mitochondries, quelques saccules ergasto-

plasmiques de type « rough » et des polysomes, on observe plusieurs appareils de Golgi, des inclusions, des microtubules, et de longs saccules lisses, plats et flexueux qui sont une des originalités des cellules nerveuses des Vélelles. Ces saccules se retrouvent également dans les neurites où nous les décrivons plus en détail.

— *Fibres nerveuses* (Pl. II, 5, 6, 7 et 8). Les neurites sont parcourus sur toute leur longueur par des microtubules et des saccules lisses étirés longitudinalement, dont les membranes presque jointives présentent parfois des figures proches des gap junctions (Pl. II, 8). Ces saccules, sont souvent prolongés par une chaîne de petites vésicules sphériques (Pl. II, 5, 6). Ils confèrent à la fibre du système clos un aspect cloisonné (Pl. II, 5, 6).

On pourrait envisager que chaque fibre résulte de l'accolement et de la fusion partielle de plusieurs fibrilles nerveuses élémentaires (SCHNEIDER, 1892, 1902). Mais l'examen précis des lamelles et le fait que l'on trouve des formations identiques disposées en écailles autour du noyau (Pl. II, 4), nous font écarter cette interprétation.

Nous ne pouvons pas donner d'informations sur le rôle éventuel de ces lamelles. Toutefois, chez *Polyorchis* (Cnidaire, anthoméduse), des formations comparables ont été observées et une fonction photoréceptrice proposée (MACKIE et SINGLA, communication personnelle).

— *Jonctions cellulaires*. Notre préoccupation essentielle était de rechercher si les cellules du système clos fusionnaient en un syncytium ou si, au contraire, leurs terminaisons s'articulaient par des jonctions neuro-neurales synaptiques (chimiques ou électriques).

Nous avons observé de multiples exemples de rencontre de deux ou trois neurites issus de neurones différents (Pl. III, 9, 10). Nous n'avons jamais noté, à leur niveau, de disparition, même locale, des membranes. Chaque neurone conserve son individualité morphologique, avec affrontement des membranes neurales respectives et différenciation, de place en place, de gap junctions. L'absence systématique de vésicules synaptiques doit être soulignée et, par conséquent, la transmission des influx entre les fibres du système clos paraît de nature électrique au travers de gap junctions. Il faut noter qu'un second type de carrefour nerveux, dépourvu de cloisonnement interne a été trouvé, qui pourrait être interprété comme la manifestation de la nature syncytiale du système clos (Pl. I, 1). Mais en fait, il s'agit de simples dichotomies des neurites, situées, le plus souvent, au voisinage des

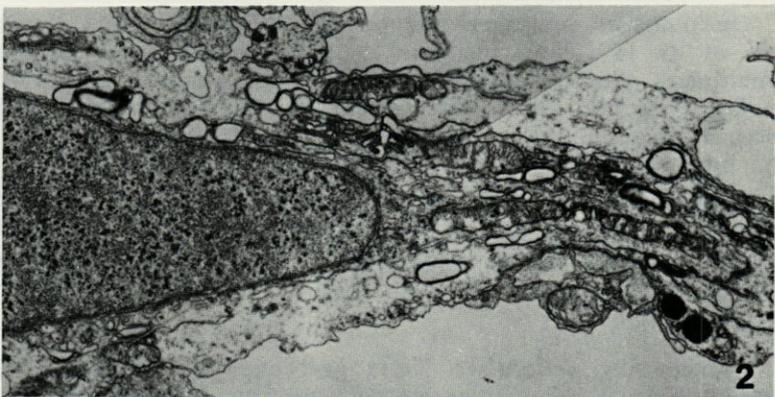


PLANCHE I. — Système nerveux clos.

1 : Cellule du système clos dans l'ectoderme externe supérieur (contraste interférentiel) $\times 975$; 2 : Cellule du système clos dans l'ectoderme externe supérieur. $\times 9\ 000$; 3 : Cellule du système clos dans l'ectoderme externe inférieur. $\times 8\ 250$.

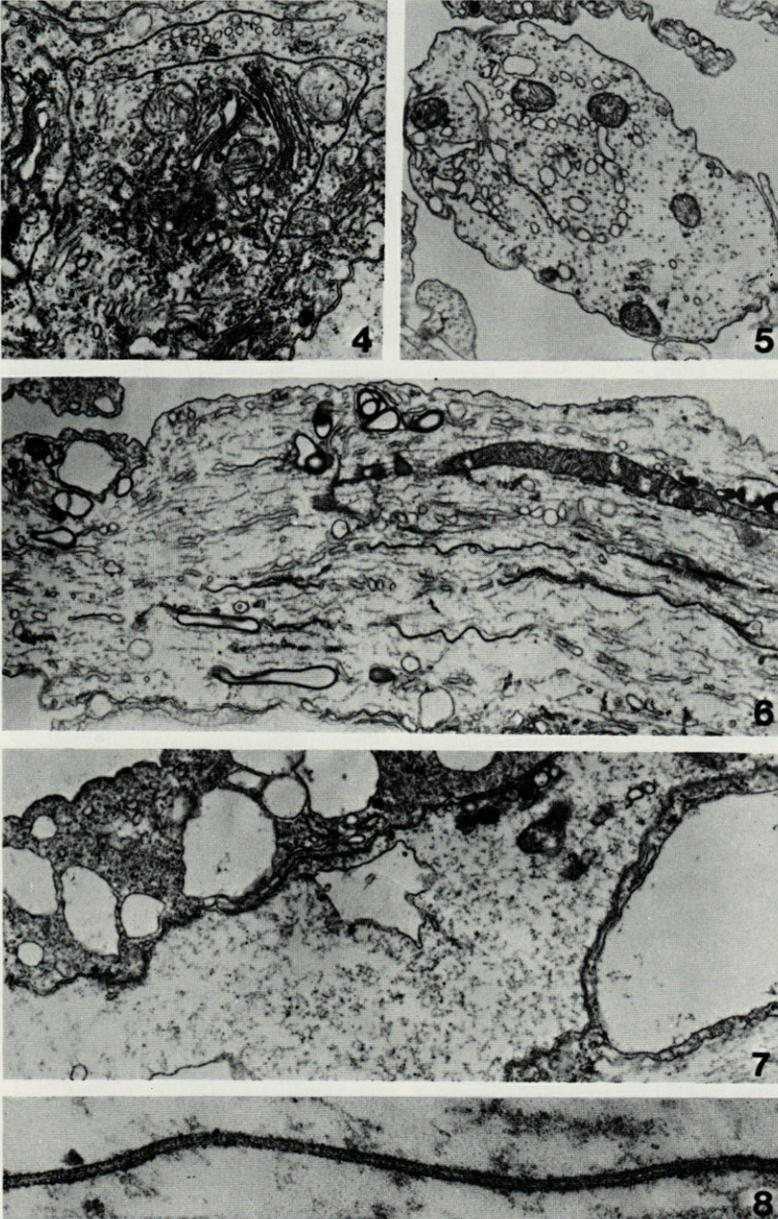


PLANCHE II. — Système nerveux clos.

4 : Coupe au niveau du péricaryon d'une cellule du système clos. $\times 17\ 250$;
 5 : Coupe transversale d'un neurite du système clos de l'ectoderme externe. $\times 11\ 250$;
 6 : Coupe longitudinale dans un neurite du système clos de l'ectoderme externe. $\times 17\ 250$;
 7 : Coupe longitudinale dans un neurite du système clos de l'ectoderme interne. $\times 15\ 375$;
 8 : Détail d'un saccule nerveux. $\times 67\ 500$.

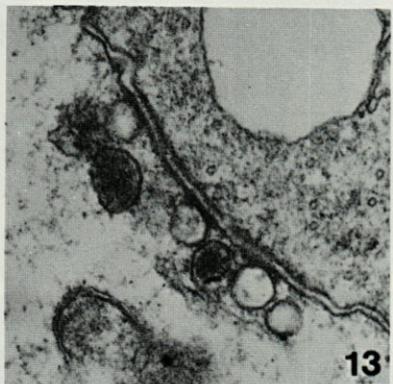
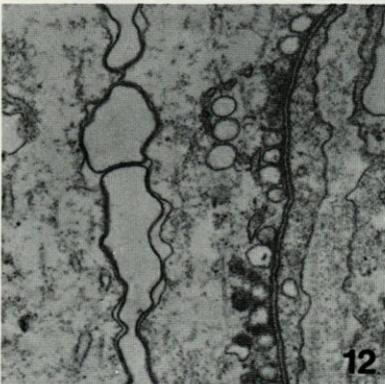
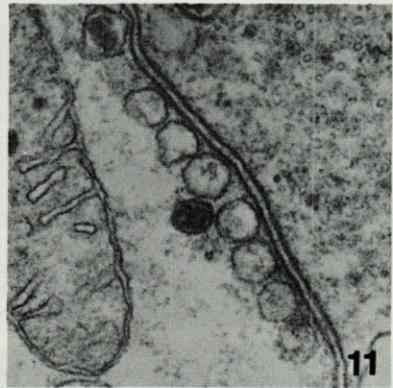
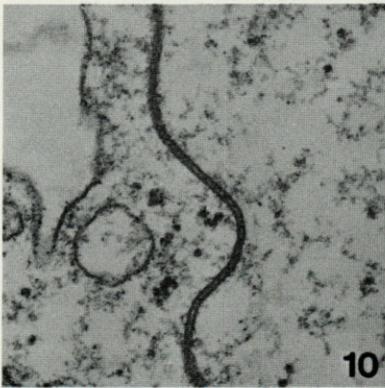
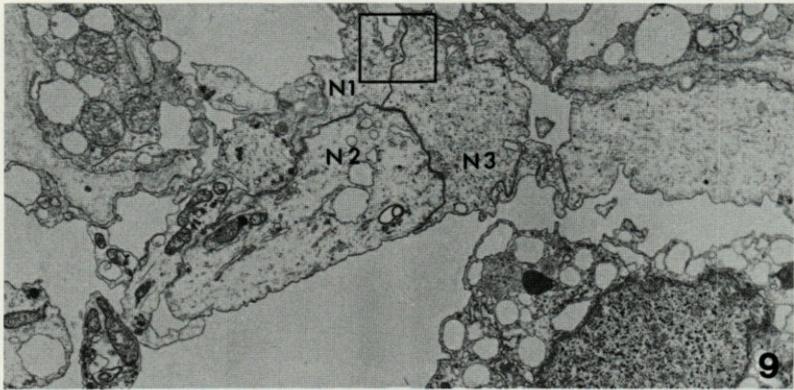


PLANCHE III. — Système nerveux clos.

9 : Jonction de 3 neurites du système clos issus de neurones différents. $\times 5\,250$;
 10 : Détail d'une jonction neuro-neurale. $\times 75\,000$; 11 : Synapse neuro-effec-
 tricte dans l'ectoderme externe. $\times 45\,000$; 12 : Synapse neuro-effectrice dans
 l'ectoderme externe. $\times 24\,000$; 13 : Synapse neuro-effectrice dans l'ectoderme
 interne. $\times 47\,250$.

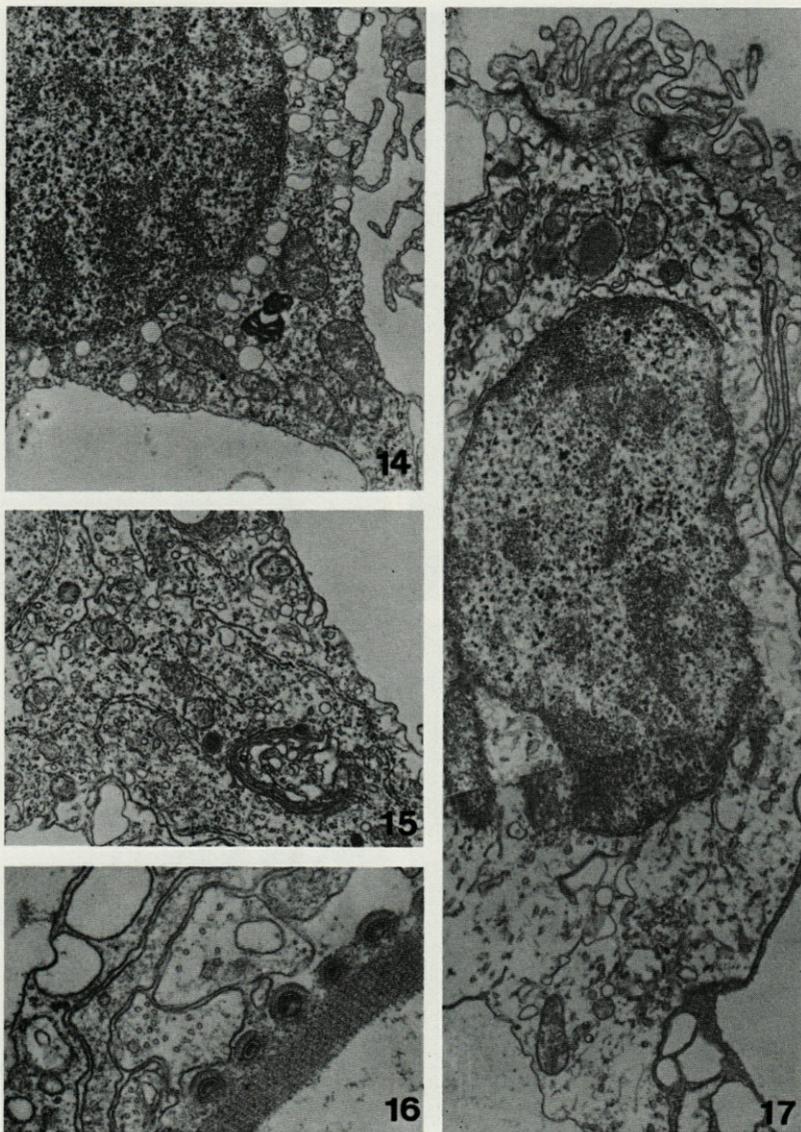


PLANCHE IV. — Système nerveux ouvert.

14 : Cellule du système ouvert dans l'ectoderme externe supérieur. $\times 9\ 000$;
 15 : Détail du départ d'un neurite. $\times 12\ 750$; 16 : Neurites du système ouvert
 contre un nématocyte, dans l'ectoderme inférieur externe. $\times 33\ 750$; 17 : Cellule
 sensorielle dans l'ectoderme externe inférieur. $\times 12\ 000$.

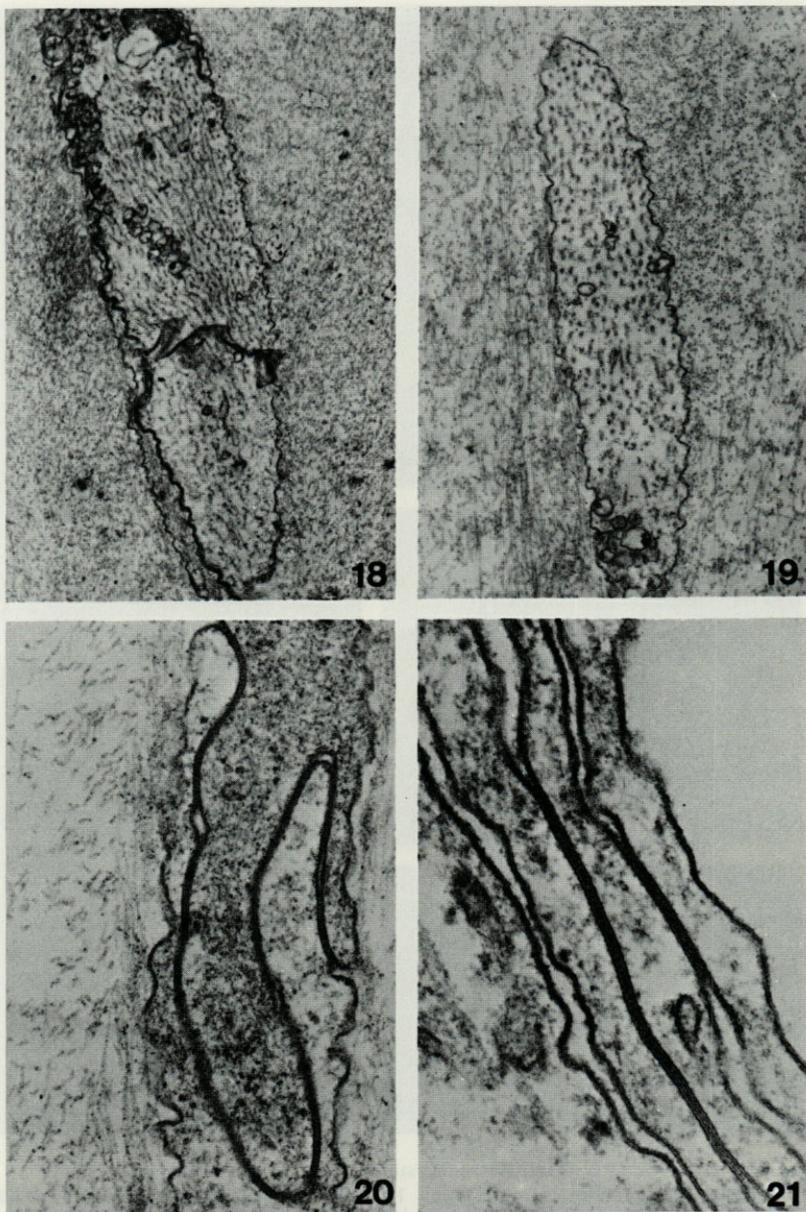


PLANCHE V

18 : Neurite (système clos ?) dans la mésoglée de la carène. $\times 9\ 000$;
 19 : Neurite (système ouvert ?) dans la mésoglée — face inférieure de la
 véelle. $\times 16\ 500$; 20 : Jonction ecto-endodermique. $\times 52\ 500$; 21 : Gap junctions
 entre les cellules de l'ectoderme supérieur. $\times 75\ 000$.

péricaryons, et accompagnées d'une diminution du diamètre des fibres.

Au niveau des jonctions neuro-effectrices, dans l'ectoderme externe comme dans l'ectoderme interne, les influx semblent transmis par l'intermédiaire d'un neuromédiateur (Pl. III, 11, 12, 13). Ces synapses chimiques sont surtout abondantes à la périphérie de l'ectoderme supérieur externe. Elles sont du type « en passant », avec des membranes pré- et postsynaptiques épaissies dont on distingue toujours nettement les doubles feuilletts constitutifs. L'intervalle synaptique est uniforme pour une même jonction et varie, suivant les exemples, de 130 à 190 Å. Il est, suivant les fixations, traversé par de fins filaments, ou bordé de petites pustules flanquant les membranes. L'élément présynaptique contient un nombre variable de vésicules le plus souvent agencées en une seule couche, contre la membrane. Leur diamètre est toujours voisin de 1 000 Å. Au niveau d'une même synapse, les vésicules peuvent paraître claires ou opaques aux électrons. Fréquemment, les vésicules claires jouxtent la membrane, tandis que celles à contenu opaque, moins nombreuses, sont légèrement en retrait (Pl. III, 11, 12, 13).

En conclusion, nous avons observé des synapses chimiques au niveau des jonctions neuro-effectrices et des gap jonctions au niveau des jonctions neuro-neurales. En contre-partie, nous n'avons jamais trouvé de synapses chimiques aux contacts neuro-neuronaux, ni de gap jonctions le long des contacts neuro-effecteurs.

2. SYSTÈME OUVERT.

Nous avons identifié avec certitude des cellules du système ouvert uniquement dans les feuilletts ectodermiques externes.

MACKIE considère que les neurites de ce système ont un diamètre variant entre 0,2 à 0,5 μ . Si on mesure sur des micrographies les diamètres de tous les neurites coupés transversalement, on constate l'existence de deux lots de fibres : les fibres dont le diamètre est compris entre 1,8 et 6 μ (avec un maximum de fréquence autour de 3,5 μ), qui sont les plus nombreuses, et celles dont le diamètre est compris entre 0,2 et 1 μ . Pour cette raison, nous considérons que les fibres du système clos ont un diamètre supérieur à 1,8 μ , tandis que celles du système ouvert ont un diamètre inférieur à 1 μ . Notons que cette étude confirme, indirectement, l'existence de deux réseaux nerveux.

Au point de vue cytologique, les cellules du système ouvert présentent des saccules lisses dans leur région nucléaire tandis que leurs prolongements en sont dépourvus (Pl. IV, 15, 16, 17). Dans plusieurs cas, nous avons trouvé, chez ces cellules un rôle récepteur externe (kinocil entouré de stéréocils) (Pl. IV, 17). Le système ouvert est donc formé, au moins en partie par des cellules neurosensorielles de type mécanorécepteur. Nous ne pouvons pas préciser si ces cellules forment parfois, entre elles, des gap junctions. Par contre nous avons observé quelques exemples de synapses neuroeffectrices.

3. FIBRES NERVEUSES INTRAMÉSOGLEALES.

Des neurites relient, à travers la mésoglée, l'ectoderme externe et l'ectoderme interne. Ces liaisons sont très rares sur la face supérieure de l'animal (deux exemples observés), et beaucoup plus nombreuses entre les feuillets de la face inférieure.

Il s'agit de fibres nerveuses nues, parcourues par de nombreux microtubules (Pl. V, 18, 19). La simple observation de ces fibres ne permet pas de préciser où se trouve leur péricaryon et, par conséquent, leur origine. Leur diamètre, le plus souvent égal ou inférieur à 1μ , nous incite à les associer, pour la plupart, au système ouvert et à situer, dans ce cas, leur origine dans l'ectoderme externe (Pl. V, 19). Toutefois, un exemple de fibre du système clos (diamètre voisin de 2μ) a été noté dans la mésoglée de la carène (Pl. V, 18).

DISTRIBUTION DES GAP JONCTIONS DANS LES TISSUS NON NERVEUX

Toutes les cellules non nerveuses des Vélèles sont associées les unes aux autres par des gap junctions et cela sans aucune discontinuité (Pl. V, 20, 21; Fig. 2). En particulier, dans les ponts qui réunissent les canaux endodermiques inclus dans la mésoglée, aux feuillets ectodermiques, on trouve toujours des gap junctions entre les cellules ectodermiques et les cellules endodermiques, avec disparition de l'assise de mésoglée qui s'intercale habituellement entre ces deux catégories cellulaires (Pl. V, 20).

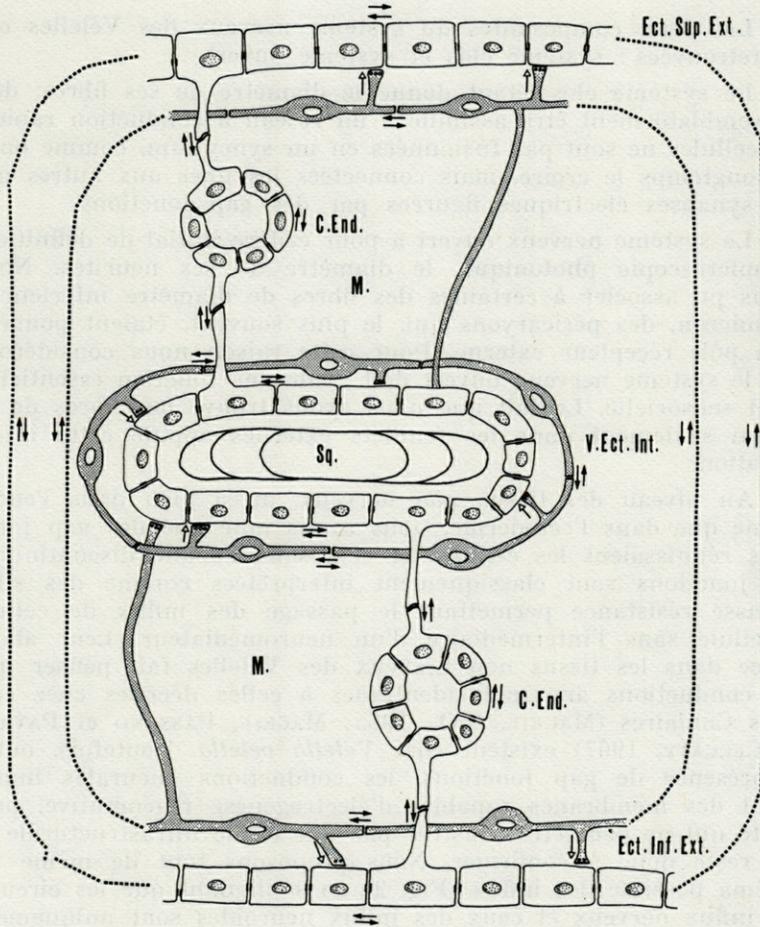


FIG. 2. — Schéma du système nerveux clos et des tissus non nerveux. Distribution des synapses et des gap junctions ; circuits possibles des influx nerveux et neuroïdes. Ect. Sup. Ext. : ectoderme supérieur externe ; C. end. : canal endodermique ; M. : mésoglée ; V. Ect. Int. : vésicule ectodermique interne ; Sq. : squelette ; C. End. : canal endodermique ; Ect. Inf. Ext. : ectoderme inférieur externe.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les deux composantes du système nerveux des Vélelles ont été retrouvées : système clos et système ouvert.

Le système clos, étant donné le diamètre de ses fibres, doit vraisemblablement être assimilé à un réseau à conduction rapide. Ses cellules ne sont pas fusionnées en un syncytium, comme on a pu longtemps le croire, mais connectées les unes aux autres par des synapses électriques figurées par des gap junctions.

Le système nerveux ouvert a pour critère initial de définition, en microscopie photonique, le diamètre de ses neurites. Nous avons pu associer à certaines des fibres de diamètre inférieur à un micron, des péricaryons qui, le plus souvent, étaient pourvus d'un pôle récepteur externe. Pour cette raison nous considérons que le système nerveux ouvert doit avoir une fonction essentiellement sensorielle. Le fait que nous avons trouvé des fibres de ce réseau seulement dans les feuillets externes appuie cette interprétation.

Au niveau des tissus non nerveux, aussi bien dans l'ectoderme que dans l'ectoderme, nous avons noté que des gap junctions réunissaient les cellules et cela sans aucune discontinuité. Ces jonctions sont classiquement interprétées comme des sites à basse résistance permettant le passage des influx de cellule à cellule sans l'intermédiaire d'un neuromédiateur. Leur abondance dans les tissus non nerveux des Vélelles fait penser que des conceptions aneurales identiques à celles décrites chez certains Cnidaires (MACKIE, G.O., 1965; MACKIE, PASSANO et PAVANS DE CECCATY, 1967) existent chez *Velevella velevella*. Toutefois, outre la présence de gap junctions, les conceptions aneurales impliquent des membranes capables d'électrogenèse régénérative, propriété qui ne peut être illustrée par une étude ultrastructurale et qui reste donc à confirmer. Nous proposons tout de même un schéma possible des influx (Fig. 2) en soulignant que les circuits des influx nerveux et ceux des influx neuroïdes sont uniquement réunis, d'après nos observations, par des synapses chimiques (le système ouvert n'est pas pris en considération sur ce schéma).

RÉSUMÉ

L'existence de deux plexus nerveux ectodermiques, qualifiés de systèmes « clos » et « ouvert », est confirmée en microscopie électronique.

Le système nerveux clos est formé par des neurones tri- ou quadripolaires dont les prolongements, de 2 à 5 μ de diamètre s'anastomosent pour former de larges mailles à la base des feuilletts ectodermiques. Dans ce réseau, les synapses semblent électriques au niveau des contacts neuro-neuronaux (gap junctions), chimiques au niveau des contacts neuro-effecteurs.

Le système nerveux ouvert est assimilé à un ensemble sensoriel. Certains de ses neurones sont de type mécanorécepteur. Les neurites de ce système, de diamètre toujours inférieur à 1 μ , ne sont pas connectés en réseau.

REMERCIEMENTS.

Nous remercions vivement le Professeur G.O. MACKIE pour ses encouragements à entreprendre ce travail et ses critiques constructives.

BIBLIOGRAPHIE

- CHUN, C., 1881. Das Nervensystem der Siphonophoren. *Zool. Anz.*, 4 : 107-111.
- CHUN, C., 1882. Die Gewebe der Siphonophoren. II. *Zool. Anz.*, 5 : 400-406.
- CHUN, C., 1902. Coelenterata In : BRONN, H.G. Ed. — Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Leipzig, Winter'sche Verlagshandlung, 1889-1892. 2 (2) pp. 332.
- MACKIE, G.O., 1960. The structure of the nervous system in *Velella*. *Quart. J. microsc. Sci.*, 101 : 119-131.
- MACKIE, G.O., 1965. Conduction in the nerve-free epithelia of Siphonophores. *Am. Zool.*, 5 (3) : 465-481.
- MACKIE, G.O., PASSANO, L. & PAVANS DE CECCATTY, M., 1967. Physiologie du comportement de l'Hydroméduse *Sarsia tubulosa* Sars. Les systèmes à conduction aneurale. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 264 : 466-469.
- SCHNEIDER, K.C., 1892. Einige histologische Befunde an Coelenteraten. *Jena. Z. Naturw.*, 27 : 379.
- SCHNEIDER, K.C., 1902. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Iena, G. Fischer : 1-988.
- TOTTON, A.K., 1954. Siphonophora of the Indian ocean together with systematic and biological notes on related species from other oceans. "Discovery" Rep., 27 : 1-161.

Reçu le 21 octobre 1977

Le système nerveux est formé par des neurones (1- ou multipolaires) dont les prolongements de 2 à 5 μ de diamètre s'articulent pour former de larges mailles à la base des tentacles octocoralliens. Dans ce réseau, les synapses semblent localisées au niveau des contacts neuro-neuronaux (gap junctions), ainsi qu'au niveau des contacts neuro-épithéliaux.

Le système nerveux décrit est assimilé à un ensemble de cordes latérales de ses neurones sont de type multipolaires. Les neurones de ce système de diamètre toujours inférieur à 1 μ ne sont pas connectés en réseau.

BIBLIOGRAPHIE

Nous remercions vivement le Professeur G.O. Meakin pour ses conseils et son aide précieuse et son travail et ses collègues collaborateurs.

BIBLIOGRAPHIE

- Caro, C. 1957. Das Nervengewebe der Siphonophoren. Zool. Anz. 1: 107-111.
- Caro, C. 1952. Das Gewebe der Siphonophoren. II. Zool. Anz. 2: 400-408.
- Caro, C. 1955. L'histologie des Siphonophores. In: *Biologie des Siphonophores*, éd. par Caro, C. et Meakin, G.O. (éd.), pp. 322-332. Paris: Masson.
- Meakin, G.O. 1959. The structure of the nervous system in *Feltia* (Cnidaria). *J. Neurocytol.* 8: 119-131.
- Meakin, G.O. 1965. Conduction in the nervous system of *Siphonophora*. *J. Neurocytol.* 4: 145-151.
- Meakin, G.O., Brown, L. & Caro, C. 1967. Physiology and anatomy of the hydromedusa *Physalia physalis*. In: *Physiology and anatomy of the hydromedusa*, éd. par Caro, C. et Meakin, G.O. (éd.), pp. 155-185. Paris: Masson.
- Meakin, G.O., Caro, C. 1962. Histochemical studies on *Feltia* (Cnidaria). *J. Neurocytol.* 1: 1-11.
- Meakin, G.O., Caro, C. 1963. L'histologie des Siphonophores. In: *Biologie des Siphonophores*, éd. par Caro, C. et Meakin, G.O. (éd.), pp. 322-332. Paris: Masson.
- Meakin, G.O., Caro, C. 1964. Siphonophores of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related species from other oceans. *Discovery*, 42: 1-161.
- Caro, C. 1957. *Biologie des Siphonophores*. Paris: Masson.

**OBSERVATIONS SUR L'ÉLABORATION
ET LA SCLÉROTINISATION
DE LA CAPSULE OVIÈRE
CHEZ
GYRATRIX HERMAPHRODITUS EHRENBERG 1831
(TURBELLARIÉ, RHABDOCOELE)***

par Jean-Pierre L'HARDY

*Laboratoire de Biologie Animale, Université du Maine,
72017 Le Mans Cédex*

ABSTRACT

The egg capsule of *Gyratix hermaphroditus* is formed inside the uterus where an egg, fertilized at its passage through the genital atrium, and some hundred vitelline cells successively penetrate. The contractions of uterine musculature induce the expulsion of egg-shell globules outside the cytoplasm of vitelline cells and their spreading on the periphery of the ectolecithal egg mass. Sclerotin precursors (an orthodiphenol, an orthodiphenoloxydase and NH_2 -rich proteins), all located in the egg-shell globules, are then intimately mixed. The enzyme oxydizes the phenolic substance into a chinon which ensures tanning and hardening of shell protein material.

INTRODUCTION

L'élaboration d'une capsule ovigère entourant la ponte constitue l'une des particularités biologiques originales des Turbel-

(*) Cet article est extrait d'une Thèse de Doctorat d'Etat présentée à l'Université Paris VI et soutenue le 26 juin 1972 (A.O. du C.N.R.S. 6546).

lariés et des Plathelminthes dans leur ensemble. Jusqu'au début du siècle, il était admis que l'élaboration de la coque ovigère était due à l'activité des glandes utérines qui sont en plein cycle sécrétoire lorsque les parois de l'utérus sont dilatées par la future ponte (SCHUBMANN, 1905) et cette opinion se retrouve encore dans certains traités récents (voir par exemple KATO, *in* KUME et DAN, 1968, p. 129).

Cependant, plusieurs auteurs étudiant le développement des Trématodes Digéniens (LEUKART, 1886; HENNEGUY (1906) et GOLDSCHMIDT (1902 et 1909) avaient constaté, en contradiction avec les observations de SCHUBMANN, que la capsule ovigère se constitue dans l'utérus, à partir d'inclusions cytoplasmiques des cellules vitellines. Par la suite, BÖHMIG (1912), BURR (1912), TOEDTMANN (1913) et VON HOFSTEN (1912) signalaient des phénomènes identiques chez de nombreuses espèces de Triclades, de Rhabdocoeles Dalyellioïdes et Typhloplanoides, avant que MEIXNER (1923 et 1924) ne les signale également chez certains Calyptorhynques.

Les premiers travaux consacrés au problème histochimique de la formation de la capsule ovigère chez les Turbellariés sont dus à VIALLI qui a noté l'existence de globules phénoliques localisés dans le cytoplasme des vitellocytes chez les Triclades (1933) et des ovocytes chez les Polyclades (1934) où leur présence a été confirmée par le travail de VALCURONE (1953).

D'autre part, l'existence d'une polyphénoloxydase indispensable à l'oxydation des composés phénoliques en quinones responsables du tannage des protéines a pu être démontrée chez un Rhabdocoele indéterminé, parasite d'Holothurie (ARVY, 1957).

Enfin, des travaux histochimiques plus précis et plus complets ont été consacrés aux cellules vitellines des Triclades Paludicoles par NURSE (1950), SMYTH (1954), et GREMIGNI et DOMENICI (1974) qui en ont tenté une approche ultrastructurale, et à celles du Rhabdocoele Dalyellioïde *Microdalyellia fairchildi* (BUNKE, 1972).

Mais si le nombre de cas étudiés chez les Turbellariés reste faible et pratiquement limité aux Triclades, les recherches ont été beaucoup plus intensives chez les Plathelminthes parasites. Dans une longue suite de publications, SMYTH et ses collaborateurs, après avoir mis au point des techniques souvent originales (SMYTH, 1951 a et b, 1954; JOHRI et SMYTH, 1956), se sont consacrés à une étude comparative de la formation de la capsule ovigère chez les Cestodes, les Digènes et les Monogènes (SMYTH, 1956; JOHRI, 1957; SMYTH et CLEGG, 1959).

Il ne faudrait cependant pas conclure, à la suite de cette énumération, que les phénomènes de tannage quinonique sont particuliers aux Plathelminthes. Des exemples nombreux ont

été relevés dans d'autres groupes zoologiques : cuticule d'*Ascaris*, soies d'*Allobophora* (Oligochète), de *Syllis*, d'*Aphrodite* et de *Sabellaria* (Polychètes), tube de *Sabellaria* (Polychète), périostacum, ligament, opercule et byssus des Mollusques, téguments des Insectes et de la Limule, oothèque de la Blatte et enfin coque ovigère des Sélaciens. Mis à part ce dernier exemple qui est le seul connu chez les Vertébrés, la formation de ce type de scléroprotéine est largement répandu dans les différents groupes d'Invertébrés (BROWN, 1940; DENELL, 1949).

Selon le travail de PRYOR (1940) consacré à la formation de l'oothèque chez la Blatte, des formations glandulaires indépendantes sécrètent séparément un polyphénol, une phénoloxydase et des protéines qui s'associent pour former la paroi de l'oothèque dont le durcissement est dû à des liaisons de covalence qui s'établissent entre deux radicaux aminés des protéines et la molécule quinonique résultant de l'oxydation du polyphénol par la phénoloxydase. C'est ce type de scléroprotéine particulier que PRYOR a proposé de nommer « sclérotine ».

Cependant HACKMANN (1953), étudiant la formation de la cuticule des Insectes, notait que la présence d'un polyphénol libre n'est pas indispensable, puisque des protéines à radicaux phénoliques peuvent être transformées directement en sclérotine après oxydation sur place par la phénoloxydase des radicaux phénoliques en radicaux quinoniques. SMYTH (1954) a proposé de distinguer ce processus particulier de la formation de la sclérotine sous le nom « d'autotannage quinonique ».

D'après SMYTH et ses collaborateurs, les divers produits précurseurs de la sclérotine se rencontrent chez les Turbellariés, les Monogènes, les Digènes et les Cestodes Pseudophyllidiens, à l'intérieur de globules, souvent qualifiés de « vitellins », dispersés dans le cytoplasme des vitellocytes. Dans certains cas, comme chez le Cestode *Schistocephalus solidus*, ces globules n'ont pas une structure homogène mais sont constitués d'inclusions plus ou moins nettement individualisées suivant le type de fixateur employé (SMYTH, 1956).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux utilisés au cours de ce travail ont été récoltés dans le Chenal de l'Île Verte, à proximité immédiate de la Station Biologique de Roscoff (Nord-Finistère, France). Sur les côtes de Bretagne, *Gyratrix hermaphroditus* se rencontre dans les sables terrigènes assez grossiers, au niveau de la mi-marée. Le triage de la faune interstitielle s'effectue

sous la loupe binoculaire, sans anesthésie préalable, et les animaux sont aussitôt mis en élevage à 16-17 °C dans de petites coupelles en verre dont l'eau est renouvelée deux ou trois fois par semaine.

En raison de sa taille réduite (2 mm de long au maximum) et de la transparence de ses tissus, *Gyatrix* se prête bien à la réalisation de tests histochimiques pratiqués *in toto*. Les réactions sont très précises et l'abondance des repères anatomiques permet d'identifier sans hésitation les organes qui réagissent positivement. Néanmoins pour localiser le siège de certaines réactions au niveau des inclusions intra-cytoplasmiques des vitellocytes, les tests ont également été utilisés sur des frottis cellulaires obtenus sur lame par simple dilacération de l'animal plongé dans une goutte de fixateur.

Sauf cas particulier, les fixateurs employés pour l'étude histo-chimique des animaux entiers ont été le formol salé (durée de fixation : 6 h) ou la glutaraldéhyde à 4 % dans l'eau de mer (2 h). L'éthanol 70° (1 h) a servi de façon complémentaire pour l'azoréaction et la plupart des réactions histoenzymologiques. Les vitellocytes isolés ont été fixés au formol salé ou à la glutaraldéhyde à 4 % pendant 1 h.

L'étude histochimique des protéines a été limitée à la détection des précurseurs classiques de la sclérotine de la coque ovigère des Plathelminthes, par :

1) la coloration signalétique des protéines à radicaux aromatiques par une solution aqueuse de vert malachite à 0,5 % (SMYTH, 1951);

2) la réaction des protéines « basiques » au bleu de bromophénol en solution aqueuse à 0,1 % d'après MAZIA, BREWER et ALFERT, 1953.

La mise en évidence des composés phénoliques fait appel à plusieurs techniques complémentaires :

1) l'azoréaction par une solution de Fast Red Salt B (4-nitroanisidine) à 1 % dans du tampon phosphate 0,1 M à pH 7,2 (JOHRI et SMYTH, 1956);

2) la réaction argentaffine, soit par le procédé de Masson au complexe ammoniacal d'argent (MARTOJA et MARTOJA, 1966), soit par la méthode de LOCKE et KRISHNAN (1971) aux sels d'argento-méthénamine;

3) la réaction chromaffine ou phéochrome par fixation au liquide de Regaud, suivie d'une postchromisation avec contrôle par la méthode de Gérard, Cordier et Lison à l'iodate de potassium (GABE, 1968, p. 392);

4) la réaction de Mulan par une solution à 2 % de tétr oxyde d'osmium, éventuellement précédée par une extraction lipidique par la pyridine à chaud pendant 12 h; la recherche des lipides selon la méthode générale au Noir Soudan B a été effectuée à titre de contre-épreuve;

5) la réaction au molybdate d'ammonium acétifié d'après Clara (LISON, l. c., p. 749);

6) la réaction au perchlorure de fer selon Vulpian, éventuellement suivie par un traitement à la potasse (SMYTH, 1954) destiné à favoriser la perception des résultats obtenus;

7) recherche de la tyrosine sur coupes à la paraffine par la réaction de Millon, selon le procédé de SERRA et QUEIROZ-LOPEZ (LISON, l. c., p. 732).

La recherche histoenzymologique a été conduite de façon à déterminer la nature des oxydases susceptibles de provoquer l'oxydation des produits phénoliques localisés dans les globules coquilliers :

1) la présence et la spécificité de la phénoloxydase ont été étudiées par des incubations du matériel fixé à l'alcool ou au formol neutre, dans des milieux contenant comme substrat les composés phénoliques suivants :

a) le catéchol (1,2-dihydroxybenzène) à 0,1 % et à 40 °C selon la technique de SMYTH (1954); le contrôle du résultat a été réalisé par addition au milieu d'incubation, de diéthylthiocarbamate de sodium à 1 pour 1000 qui agit comme inhibiteur spécifique des phénoloxydases (PEARSE, 1953);

b) la D. O. P. A. (3,4-dihydroxyphénylalanine) à 0,2 % en solution aqueuse ou dans du tampon phosphate 0,1 M à pH 7,2 et à 40 °C;

c) le pyrogallol (1, 2, 3-trihydroxybenzène),

d) l'hydroquinone (1, 4-dihydroxybenzène),

e) le phénol (hydroxybenzène),

f) le gaïacol (2-métoxyphénol),

g) le p-crésol (4-hydroxytoluène) ont été testés dans les mêmes conditions que la D. O. P. A.;

2) la mise en évidence de la tyrosinase a été tentée par la technique de FITZPATRICK (LISON, l. c., p. 765);

3) la détection des peroxydases a été entreprise sur des animaux vivants selon la technique à la benzidine de PRENANT (LISON, l. c., p. 765);

4) les cytochrome-oxydases ont été recherchées par la G-nadi-réaction suivant le protocole de MOGG (LISON, l. c., p. 764).

RÉSULTATS

Chez *Gyatrix hermaphroditus*, l'appareil génital femelle se compose d'un ovaire (ou germigène) unique relié à l'atrium génital par un oviducte court dans lequel débouche aussi la glande vitelline. L'ovocyte fécondé dans l'atrium génital pénètre ensuite dans l'utérus qui constitue en avant de l'atrium un diverticule à paroi musculaire. La ponte de type ectolécithe est constituée par un seul œuf et une centaine de cellules vitellines qui s'accumulent dans la cavité utérine (Pl. I, Fig. 2). Lorsque la paroi de l'utérus est dilatée par la ponte, des contractions musculaires intenses assurent le brassage et la compression des vitellocytes.

Dans les glandes vitellines, le cytoplasme des vitellocytes est bourré de globules homogènes, réfringents et de taille très variable. Lors de la formation de la ponte, ces globules fusionnent en formant des inclusions de plus en plus volumineuses, localisées sous la membrane cellulaire. Finalement, tout le matériel ainsi rassemblé à la périphérie de chaque vitellocyte, s'échappe dans les espaces intercellulaires puis vient s'étaler à la surface de la ponte en une couche régulière qui s'épaissit progressivement. Dans la ponte achevée, les cellules vitellines ont un cytoplasme homogène totalement dépourvu d'inclusion réfringente.

De toute évidence, tous les globules cytoplasmiques des vitellocytes de *Gyatrix* participent à l'élaboration de la capsule ovigère, et il n'existe pas chez l'espèce étudiée, de vésicules de réserves comme chez *Microdalyellia fairchildi*.

L'accumulation des cellules vitellines dans l'utérus ne demande pas plus de 20 à 30 minutes, mais les contractions de l'utérus se prolongent pendant une à deux heures. Par la suite, les contractions s'espacent et perdent beaucoup de leur intensité ce qui entraîne un ralentissement du brassage des cellules vitellines. La paroi de la capsule a acquis son épaisseur définitive mais demeure encore extrêmement souple et déformable. Au niveau de l'orifice utérin, la capsule s'obture par un épaississement localisé ayant l'apparence d'une virole réfringente (Pl. I, Fig. 3). La réduction puis l'arrêt des contractions utérines permettent à la capsule de prendre une forme ovoïde.

Le tannage quinonique commence six ou sept heures après le début de la formation de la ponte : la coque prend alors une teinte verdâtre avant de brunir en durcissant (Pl. I, Fig. 1 et 3).

Les principaux résultats des tests histochimiques tentés sur

les cellules vitellines de *Gyratrix hermaphroditus* sont rassemblés dans le tableau I. Les colorations sont généralement assez intenses et localisées pour être interprétées sans hésitation; la discussion se limitera donc à l'exposé des résultats principaux et à quelques remarques particulières.

TABLEAU I
Résultats de l'étude histochimique de la glande vitelline et des vitellocytes isolés de *Gyratrix hermaphroditus*.

| RÉACTION | COLORATION | | |
|---|---|--|--|
| | glande vitelline <i>in toto</i> | vitellocyte isolé | |
| | | globule coquiller | cytoplasme |
| A - RECHERCHE DES PROTÉINES 1 - vert malachite 2 - bleu de bromophénol | vert vif bleu | vert émeraude gris bleu à outre mer | incolore bleu clair |
| B - RECHERCHE DES PHÉNOLS 1 - azoréaction 2 - argentaffine a) complexe ammoniacal b) sels d'argentométhénamine 3-a) chromaffine b) contrôle formol + iodate de K 4-a) Mulan b) après extraction lipidique c) contrôle au noir Soudan B 5 - molybdate de NH ₄ acétiifié 6 a) perchlorure de fer b) avec potasse c) matériel vivant en solution aqueuse d) id. en solution alcoolique | brun rouge noir noir brun brunâtre beige beige incolore brun verdâtre jaune verdâtre pâle rose brunâtre brun verdâtre bleu vert | rouge brique noir noir brun sombre gris brun brunâtre brunâtre incolore brun vert très pâle à incolore rougeâtre brun vert vert foncé | jaune vif incolore " " " " " gris très pâle incolore à jaune incolore " " " " |
| C - HISTOENZYMOLOGIE 1 - phénoloxydases a) catéchol catéchol + diethyldithiocarbamate de Na b) D.O.P.A. c) pyrogallol d) hydroquinone e) phénol f) gaïacol g) p. crésol 2 - tyrosinase 3 - peroxydase 4 - cytochrome oxydase | brun rouge jaunâtre brun beige rosé incolore " " " " " " " " | brun sombre beige à jaune pâle brun beige incolore " " " " " " " " | " " " " " " " " " " " " " " |

A. RECHERCHE DES PROTÉINES (Pl. II, Fig. 1).

Comme chez les autres Plathelminthes, les globules coquilliers des vitellocytes renferment des précurseurs protéiques riches en radicaux aromatiques et en groupements aminés.

B. RECHERCHE DES COMPOSÉS PHÉNOLIQUES (Pl. II, Fig. 4 et 5).

La réaction de Mulan effectuée après extraction lipidique prouve que la coloration observée au niveau des globules coquilliers est bien due à une substance réductrice et non à un lipide osmiophile. L'échec de la recherche des lipides par la méthode au Noir Soudan B confirme ce résultat.

Comme l'a déjà signalé SMYTH pour d'autres Plathelminthes, la réaction au perchlorure de fer est habituellement peu perceptible, surtout à la suite d'une fixation prolongée. Mais après le traitement à la potasse préconisé par cet auteur, les globules coquilliers prennent une teinte rougeâtre tout à fait nette.

D'autre part, le matériel vivant plongé directement dans une solution de perchlorure de fer, aqueuse ou alcoolique, présente au niveau des inclusions coquillières une réaction positive, brun verdâtre dans le premier cas et bleu vert dans le second.

En définitive, la recherche des composés phénoliques fournit des résultats positifs avec la méthode de détection générale (test 1), avec les techniques de mise en évidence des di- et polyphénols (tests 2 et 3) et aussi avec les réactions réputées caractéristiques des seuls orthodiphénols (tests 4, 5 et 6). Ce faisceau de résultats montre clairement que les globules coquilliers renferment un orthodiphénol vraisemblablement voisin du catéchol, puisque selon PRYOR l'obtention de réactions verdâtres avec les sels ferriques caractériserait les dérivés de ce produit. Par ailleurs, l'échec de la réaction de Millon permet d'affirmer que cet orthodiphénol n'est pas lié à des protéines et constitue ce que GOMORI (1952) appelle un phénol « non protégé ».

C. HISTOENZYMOLOGIE (Pl. II, Fig. 2 et 3).

L'étude a d'abord été conduite selon la méthode proposée par SMYTH pour les Plathelminthes parasites. Les pièces incubées dans le catéchol à 2 pour 1000, se colorent aussi intensément à la température de 15 ou 18 °C qu'à 40 °C, ce que VOVELLE (1965) a

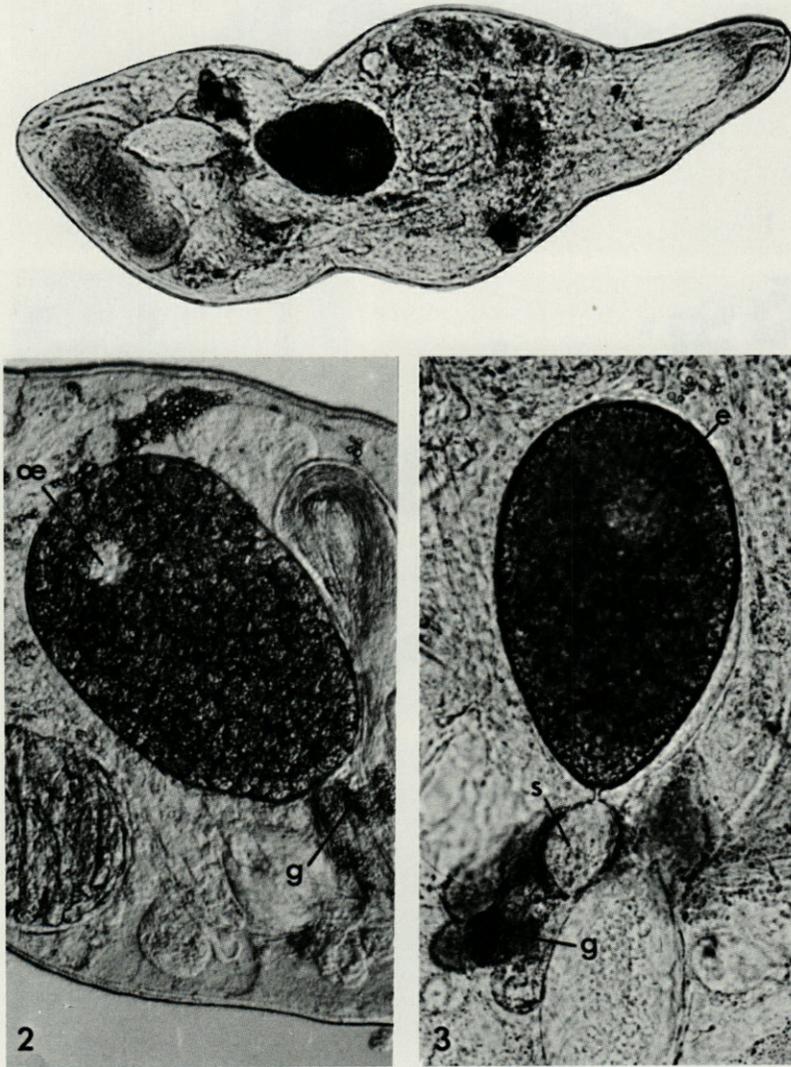


PLANCHE I. — Formation de la capsule ovigère chez *Gyratrix hermaphroditus*. Animaux vivants photographiés au flash électronique.

FIG. 1. — Un exemplaire avec une capsule ovigère en cours de sclérotinisation; $\times 50$. FIG. 2. — Formation de la ponte dans l'utérus; remarquer la position excentrique de l'œuf (oe) et les glandes utérines (g) encore inactives; $\times 150$. FIG. 3. — Durcissement de la coque ovigère; noter la position de l'embryon (e) et le développement des glandes utérines (g) dont la sécrétion (s) s'accumule dans le canal de l'utérus; $\times 150$.

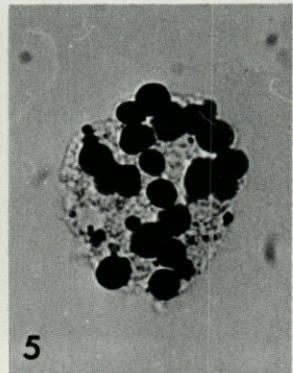
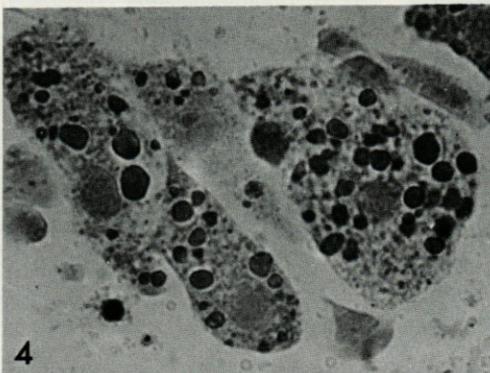
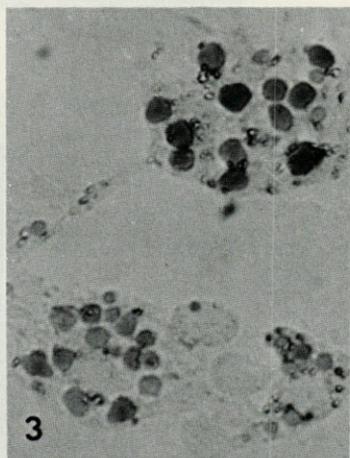
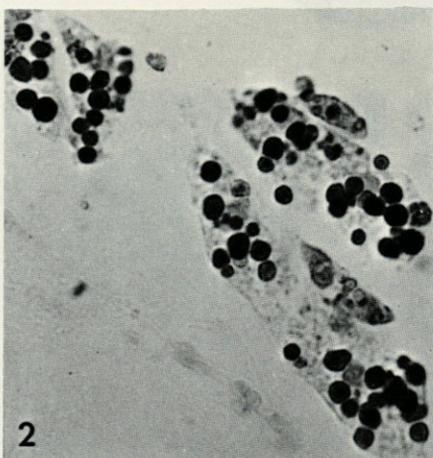
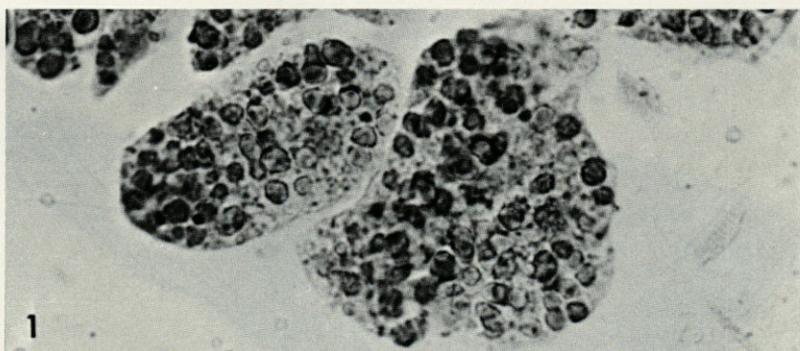


PLANCHE II. — Tests histochimiques sur les vitellocytes isolés de *Gyatrix hermaphroditus*.

FIG. 1. — Mise en évidence des protéines « basiques » par le bleu de bromophénol ; $\times 600$. FIG. 2. — Mise en évidence de la phénoloxydase ; incubation dans le catéchol pendant 40 minutes ; $\times 500$; FIG. 3. — Blocage partiel de l'enzyme par addition de diethyldithiocarbamate de sodium au milieu d'incubation ; durée d'incubation 12 h. Comparer avec la figure précédente. Filtre vert ; $\times 600$. FIG. 4. — Mise en évidence des composés phénoliques par l'azoréaction ; $\times 600$. FIG. 5. — Détection des polyphénols ; réaction argentaffine aux sels d'argentométhénamine ; $\times 600$.

déjà remarqué à propos des glandes thoraciques de *Sabellaria*. La réaction est strictement localisée aux globules coquilliers des vitellocytes, et son caractère enzymatique est clairement mis en évidence par le fait que les pièces préalablement ébouillantées pendant plus de 30 secondes ne se colorent pratiquement plus lorsqu'elles sont plongées dans la solution d'incubation.

D'autre part, le brunissement des globules coquilliers est partiellement ou totalement inhibé par l'addition au milieu d'incubation, de diéthylthiocarbamate de sodium à 1 pour 1000. L'inhibition provoquée par cette substance agissant comme chélateur du cuivre, permet d'affirmer que l'enzyme étudiée appartient à la catégorie des oxydases cuivriques.

Dans ces conditions, il était intéressant d'essayer de préciser la spécificité de cette oxydase en étudiant son action sur différents substrats. Comme le catéchol, la dihydroxyphénylalanine et le pyrogallol ont provoqué le brunissement des globules coquilliers, mais ces deux réactions sont moins intenses et moins rapides (1 à 2 h au lieu de 20 mn); les autres polyphénols et monophénols n'ont pas fourni de coloration décelable.

Ces résultats caractérisent donc l'enzyme étudiée comme une polyphénoloxydase; l'échec de la réaction avec l'hydroquinone qui est un paradiphénol, permet de la déterminer plus précisément comme une orthodiphénoloxydase c'est-à-dire une catécholase. Cette conclusion est encore renforcée par le fait déjà signalé que le précurseur phénolique de la sclérotine se trouve être un orthodiphénol apparenté au catéchol.

La comparaison des figures 2, 4 et 5 de la planche II montre que les globules coquilliers réagissent tous de façon positive, aussi bien à la détection de la phénoloxydase qu'à celle des composés phénoliques. En dépit de leur aspect homogène, les globules des cellules vitellines renferment donc simultanément tous les précurseurs de la sclérotine, mais les techniques utilisées ne permettent pas de localiser avec plus de précision les composés phénoliques et la phénoloxydase.

Par ailleurs, l'activité des glandes utérines souvent qualifiées à tort de glandes « coquillières », ne se manifeste qu'après la mise en place de la coque ovigère (cf. Pl. I, Fig. 2 et 3). Cette sécrétion qui contient chez *Gyratrix* des composés phénoliques et une phénoloxydase, assure ultérieurement la fixation de la ponte sur un grain de sable. En dépit des précurseurs qu'elle contient, la sécrétion utérine ne semble jouer aucun rôle dans la sclérotinisation de la capsule ovigère car des pontes à coque encore souple et incolore, extraites de l'utérus avant que les glandes utérines n'entrent en activité, durcissent et brunissent normalement.

CONCLUSION

Ainsi comme chez les autres Plathelminthes, les précurseurs de la coque ovigère de *Gyratix hermaphroditus* sont localisés dans les globules cytoplasmiques des cellules vitellines. Ce matériel coquillier est libéré dans l'utérus au moment où se forme la ponte qui rassemble une centaine de vitellocytes autour d'un ovule fécondé lors de son passage dans l'atrium génital.

Sur le plan histochimique, on décèle dans les globules coquilliers la présence simultanée : 1) d'un substrat protéique constitué d'acides aminés ou de protéines à radicaux aromatiques et de protéines « basiques » riches en groupements aminés, 2) d'un orthodiphénol « non protégé » dont la structure se rapproche du cathéchol et 3) d'une orthodiphénoloxydase. Il paraît très vraisemblable que les précurseurs de la sclérotine sont intimement mélangés par les contractions utérines qui accompagnent la formation de la ponte. L'existence d'un orthodiphénol « non protégé » et l'absence de protéines à radicaux phénoliques dans les globules coquilliers des cellules vitellines excluent toute possibilité d'auto-tannage quinonique. L'orthoquinone provenant de l'oxydation enzymatique de l'orthodiphénol réagit donc avec les radicaux aminés du substrat protéique en formant des liaisons de covalence qui assurent le durcissement de la capsule ovigère selon un processus analogue à celui décrit pour la première fois par PRYOR dans l'oothèque de la Blatte, et retrouvé depuis dans un grand nombre de structures élaborées par d'autres Invertébrés.

En définitive, la formation de la capsule ovigère de *Gyratix* fournit un nouvel exemple de sclérotinisation chez les Turbellariés et les Plathelminthes. Par rapport à *Microdalyellia fairchildi*, le seul autre Rhabdocoele qui ait fait l'objet d'une étude histochimique, *Gyratix hermaphroditus* apparaît comme un précieux matériel de démonstration aussi bien par la remarquable convergence des résultats obtenus que par la simplicité du mécanisme de la sclérotinisation qui se rattache sans ambiguïté à une modalité de tannage quinonique déjà élucidée chez d'autres Invertébrés.

RÉSUMÉ

La capsule ovigère de *Gyratix hermaphroditus* se constitue dans l'utérus où pénètrent successivement, un œuf fécondé lors

de son passage dans l'atrium génital commun, et une centaine de cellules vitellines. Les contractions de la musculature utérine provoquent l'expulsion des globules coquilliers à l'extérieur du cytoplasme des vitellocytes, et leur étalement à la périphérie de la ponte. Les précurseurs de la sclérotine (un orthodiphénol, une phénoloxydase et des protéines riches en radicaux aminés), tous localisés dans les globules coquilliers, sont alors intimement mélangés. L'enzyme oxyde l'orthodiphénol en une quinone qui assure le tannage et le durcissement du substrat protéique de la coque ovigère.

BIBLIOGRAPHIE

- ARVY, L., 1957. Contribution à la connaissance des « corps bruns » des Holothurides. *C. r. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **245** : 2543-2545.
- BOHMIG, L., 1912-1917. Spermien und Spermio-genese in Bronn's Klassen, 4 Vermes, Abt. 1c, II. Tricladida : 2961-2974.
- BROWN, C.-H., 1950. Quinone tanning in the animal kingdom. *Nature Lond.*, **165** : 275.
- BUNKE, D., 1972. Sclerotin-Komponenten in den Vitellocyten von *Microdalyellia fairchildi* (Turbellaria). *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **135** : 383-398.
- BURR, A., 1912. Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süßwassertricladen. *Zool. Jb. Syst.*, **33** : 596-636.
- DENELI, R., 1949. Earthworm chaetae. *Nature Lond.*, **164** : 370.
- GABE, M., 1968. Techniques histologiques. Masson et Cie éd. Paris : 1-1113.
- GOLDSCHMIDT, R., 1902. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung von *Polystomum integerrimum* Rud. *Z. wiss. Zool.*, **71** : 397-444.
- GOLDSCHMIDT, R., 1909. Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden. *Zool. Anz.*, **34** : 481-497.
- GOMORI, G., 1952. Microscopic histochemistry. Chicago Univ. Press.
- GREMIGNI, V. & L. DOMENICI, 1974. Electron microscopical and cytochemical study of vitelline cells in the fresh water Triclad *Dugesia lugubris* s.l. I. Origin and morphogenesis of cocon-shell globules. *Cell Tissue Res.*, **150** : 261-270.
- HACKMANN, R.-H., 1953. Chemistry of Insect Cuticle. 3. Hardening and darkening of the cuticle. *Biochem. J.*, **54** : 371-377.
- HENNEGUY, L.-F., 1906. Recherches sur le mode de formation de l'œuf ectolécithe du *Distomum hepaticum*. *Arch. anat. microsc.*, **9** : 47.
- HOFSTEN, N. von, 1912. Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden. *Zool. Anz.*, **39** : 11-136.
- JOHRI, L.-N., 1957. A morphological and histochemical study of egg formation in a Cyclophyllidean Cestode. *Parasitology*, **47** : 21-29.

- JOHRI, L.-N. & J.-D. SMYTH, 1956. A histochemical approach to the study of helminth morphology. *Parasitology*, **46** : 107-116.
- KATO, K., 1968. Plathelminthes. in Kume & Dan éd. Invertebrate Embryology. Nolit. Belgrad, 125-143.
- LEUCKART, K.G.F.R., 1886. Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Leipzig, 2^e édition.
- LISON, L., 1960. Histochimie et cytochimie animales, 2 vol. Gauthier-Villars éd. Paris.
- LOCKE, M. & N. KRISHNAN, 1971. The distribution of phenoloxydases and polyphenols during cuticle formation. *Tissue & Cell*, **3** (1) : 103-126.
- MARTOJA, R. & M. MARTOJA, 1966. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson et Cie éd. Paris.
- MAZIA, D., BREWER, P. & M. ALFERT, 1953. Cytochemical staining and measurement of protein with bromophenol blue. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **104** : 57-67.
- MEIXNER, J., 1923. Ueber den Bau des Geschlechtsapparates bei Calyptorhynchien und die Bildung des Eistieles bei diesen und einigen anderen rhabdocoelen Turbellarien. *Zool. Anz.*, **57** : 193-207.
- MEIXNER, J., 1924. Ueber das Ovarium von *Microstomum lineare* und die Abscheidungsfolge des Schalen - und Dottermaterials bei Rhabdocoelen Turbellarien. *Zool. Anz.*, **58** : 195-213.
- NURSE, F.-R., 1950. Quinone tanning in cocon-shell of *Dendrocoelum lacteum*. *Nature Lond.*, **165** : 570.
- PEARSE, A.-G.-E., 1953. Histochemistry. Churchill Ltd. London.
- PRYOR, M.-G.-M., 1940. On the hardening of the ootheca of Blatta. *Proc. R. Soc.*, B, **128** : 378-393.
- SCHUBMANN, W., 1905. Ueber die Eibildung und Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L., *Zool. Jb. Anat.*, **21** : 571-606.
- SMYTH, J.-D., 1951 a. Egg-shell formation in Trematodes and Cestodes as demonstrated by the methyl or malachite green techniques. *Nature Lond.*, **168** : 322-323.
- SMYTH, J.-D., 1951 b. Specific staining of egg-shell material in Trematodes and Cestodes. *Stain Technol.*, **26** : 255-256.
- SMYTH, J.-D., 1954. A technic for histochemical demonstration of polyphenol oxydase and its application to egg-shell formation and byssus formation in *Mytilus*. *Q. Jl. microsc. Sci.*, **95** : 139-152.
- SMYTH, J.-D., 1956. Studies on tapeworm physiology. IX. A histochemical study of egg-shell formation in *Schistocephalus solidus* (Pseudophyllides). *Expl Parasit.*, **5** : 519-540.
- SMYTH, J.-D. & J.-A. CLEGG, 1959. Egg-shell in Trematodes and Cestodes. *Expl. Parasit.*, **8** : 286-323.
- TOEDTMANN, W., 1913. Die Schalenbildung des Eicocons bei Turbellarien. *Arch. Hydrobiol. Planktonk.*, **8**.
- VALCURONE, M., 1953. Ricerche istochimiche sui granuli vitellini dei Plicladi. *Arch. zool. ital.*, **38** : 245-267.

- VIALLI, M., 1933. Ricerche istochimiche sui vitellogeni dei Platelminti. *Boll. Zool.*, 4 : 135-138.
- VIALLI, M., 1934. Ricerche istochimiche sui granuli vitellini dei Polycladi. *Boll. Zool.*, 5 : 2-23.
- VOVELLE, J., 1965. Le tube de *Sabellaria alveolata* L. Annélide Polychète Hermellidae et son ciment. Etude écologique, expérimentale, histologique et istochimique. *Arch. zool. exp. gén.*, 106 : 1-187.

Reçu le 28 novembre 1978

ENCÉPHALISATION ET NIVEAU ÉVOLUTIF CHEZ LES VERTÉBRÉS AQUATIQUES

par R. BAUCHOT, J.M. RIDET et M.L. BAUCHOT

*Equipe de Neuroanatomie comparée, Laboratoire d'Anatomie comparée,
Université Paris 7, 2, Place Jussieu, 75221 Paris Cedex 05
Laboratoire d'Ichthyologie, Muséum National d'Histoire Naturelle,
57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05*

ABSTRACT

According to their intraspecific allometric ratio of brain to body weight, fish are situated at the level of the amphibians. The range of encephalization values for the Osteichthyans is congruent with that of the amphibians and reptiles, while that of the Chondrichthyans partially overlaps the range for birds and mammals. The increase in encephalization in aquatic species, which can be demonstrated for mammals, is probable also for the fish. This increase is perhaps a result, to a large part, of the requirements of locomotion in a three-dimensional space.

Tous les organes somatiques sont plus ou moins représentés dans l'encéphale, non en fonction de leur importance volumétrique, mais en fonction de la richesse de leur innervation sensorielle ou motrice. Cette image encéphalique des organes est ainsi bien plus proche de leur niveau fonctionnel que de l'image morphologique habituelle; par exemple, l'on peut mieux juger de l'importance de la vision chez une espèce en mesurant le volume de ses centres visuels qu'en mesurant le volume oculaire ou la surface rétinienne.

A cette modulation des divers centres sensoriels ou moteurs, liée aux diverses adaptations, vient se superposer une tendance évolutive générale, une « néencéphalisation », correspondant à un

enrichissement sans cesse accru des diverses connexions, à l'augmentation de taille des centres intégrateurs ou coordinateurs (BAUCHOT et PLATEL, 1973).

Les espèces d'une même Classe, mais de taille somatique différente, montrent une allométrie du volume encéphalique très voisine de la valeur $2/3$, ce qui revient à dire que le volume encéphalique est proportionnel à la surface du corps. Pour pouvoir comparer les espèces entre elles indépendamment de leur taille, on calcule l'*indice d'encéphalisation*, ou coefficient k de la formule :

$$\text{Poids encéphalique} = k. \text{ Poids somatique}^{2/3}$$

soit sous sa forme brute, soit en pourcentage d'une valeur de référence.

Nous avons actuellement plus de 700 couples de valeurs Poids encéphalique / Poids somatique correspondant aux Vertébrés aquatiques habituellement réunis sous l'appellation de Poissons. On trouve également, dans la littérature scientifique, des références aux Mammifères aquatiques ou semi-aquatiques (voir dans BAUCHOT et STEPHAN, 1968; BAUCHOT, 1978). C'est l'ensemble de ces données que nous étudions dans le présent travail.

I. — ALLOMÉTRIES INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUES

C'est LAPICQUE (1907) qui s'aperçut le premier que les taux d'allométrie différaient suivant qu'on considérait les individus d'une même espèce, ou les espèces d'une même Classe. Travaillant sur diverses races de Chiens, il montra ainsi que l'allométrie intraspécifique était voisine de $1/4$, très différente donc de la valeur $2/3$ qu'on retrouve chez pratiquement toutes les Classes de Vertébrés.

Etudiée chez les diverses Classes de Vertébrés, cette allométrie intraspécifique a révélé des surprises : voisine de $1/4$ chez les Mammifères (BAUCHOT et STEPHAN, 1964 et 1966; BAUCHOT et GUERSTEIN, 1970; BAUCHOT et DIAGNE, 1973; BUISSET et BAUCHOT, 1973), elle est de 0,365 chez la Poule (PLATEL, BAUCHOT et DELFINI, 1972), de 0,43 chez les Reptiles Squamates (PLATEL, 1972, 1974, 1975 et 1976), de 0,41 à 0,58 chez les Amphibiens Urodèles (THIREAU, 1975 et 1977), de 0,54 chez les Chondrostéens (BAUCHOT, CALOIANU-JORDACHEL, DIAGNE et RIDET, 1975; DIAGNE, CALOIANU-JORDACHEL, RIDET et BAUCHOT, 1977), de 0,51 chez les Chondrichthyens (BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1976). Chez les Téléostéens (RIDET, 1973; RIDET, GUÉZÉ, PLATEL et BAUCHOT, 1975; RIDET, BAUCHOT, DIAGNE et PLATEL, 1977; BAUCHOT, DIAGNE et RIDET,

1978), ce taux d'allométrie varie de 0,43 à 0,59 pour les espèces les plus communes. Il semble que cette valeur soit fonction du niveau d'évolution atteint par le groupe taxinomique étudié.

Au niveau interspécifique, les 692 espèces de Téléostéens dont nous possédons les couples de Poids encéphaliques / Poids somatiques fournissent une allométrie globale de 0,642 (coefficient de corrélation : 0,921). Cette valeur est très proche de la valeur théorique $2/3$ postulée par BRANDT dès 1867.

Nous avons vu que l'allométrie intraspécifique varie dans une assez large mesure au sein des Téléostéens. Une étude récente (BAUCHOT, DIAGNE et RIDET, 1979) nous a montré que cette variabilité est dans une large mesure fonction de la taille des espèces. Pour nous libérer de cette taille, nous utiliserons la méthode de l'axe canonique de REMPE (1970). A partir de 124 espèces (représentées chacune par un nombre suffisant d'individus), nous obtenons un taux d'allométrie de 0,485. Comment passe-t-on de la valeur intraspécifique de 0,485 à la valeur interspécifique de 0,642 pour l'ensemble des Téléostéens ?

L'axe canonique de REMPE nous fournit d'intéressantes réponses. 15 genres, représentés chacun par un nombre suffisant d'espèces, nous fournissent une allométrie de 0,485, tandis qu'on obtient au niveau familial (avec 19 familles) 0,511 et au niveau ordinal (avec 11 ordres) 0,584. On peut interpréter ces résultats comme traduisant des niveaux d'évolution : ils sont confondus pour l'espèce et le genre, mais la famille et l'ordre sont autant d'étapes intermédiaires entre l'allométrie de croissance ontogénétique et l'allométrie de filiation qui conserve les fonctions d'innervation sensorielle et motrice.

II. — PLACE DES VERTÉBRÉS AQUATIQUES DANS L'ENSEMBLE DES VERTÉBRÉS

La figure 1 résume l'ensemble du problème en coordonnées logarithmiques. Chaque Classe de Vertébrés a été représentée par son polygone-enveloppe. C'est parmi les Poissons Gnathostomes (Chondrichthyens + Ostéichthyens) qu'on trouve les espèces de Vertébrés les moins encéphalisées. Seule la Lamproie, Vertébré Agnathe, *Petromyzon marinus* L. se trouve nettement en-dessous d'eux; la Myxine, *Myxine glutinosa* M., plus encéphalisée, se situe au niveau des Téléostéens apodes.

Les Poissons peuvent être comparés aux Amphibiens et aux Reptiles. Les recouvrements sont importants pour ces trois Classes de Vertébrés poecilothermes, mais il n'en est pas moins remar-

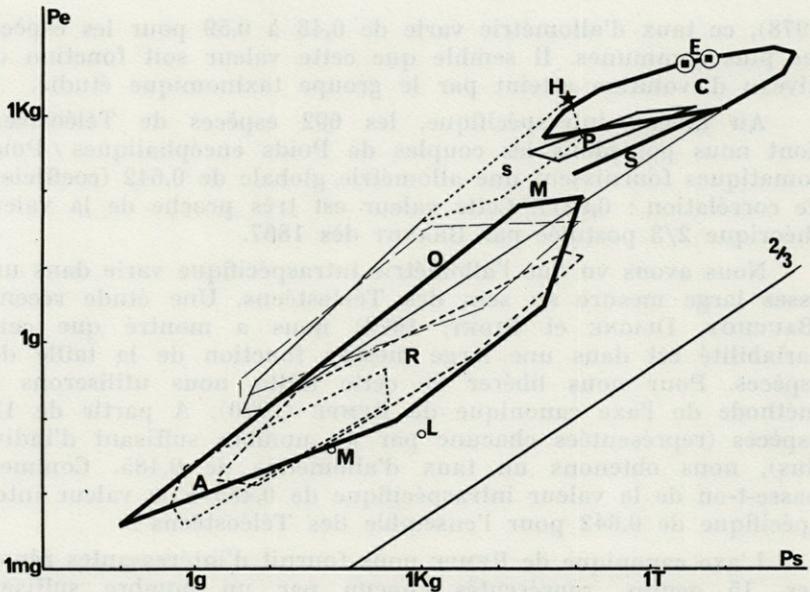


FIG. 1. — Coordonnées logarithmiques : poids somatique (Ps) / poids encéphalique (Pe). Chaque classe de Vertébrés est figurée par son polygone-enveloppe, dont la pente générale est voisine de $2/3$. Trait fort : Poissons (Chondrichthyens + Ostéichthyens) ; tireté fin : Amphibiens (A) ; tireté moyen : Reptiles (R) ; grand tireté : Oiseaux (O) ; trait fin : Mammifères (M) ; L : Lamproie (*Petromyzon marinus*) ; M : Myxine (*Myxine glutinosa*). Parmi les Mammifères, on peut identifier : les Siréniens (S) ; les Pinnipèdes (P) ; les Cétacés (C) ; les Primates (s) et l'Homme (H) ; enfin les Eléphants (E).

quable de constater que les plus encéphalisés des Poissons se situent au-dessus des Amphibiens ou des Reptiles.

Les Oiseaux et les Mammifères se situent pour l'essentiel au-dessus des trois Classes précédentes et se recouvrent largement. Peut-on rapprocher ce voisinage de l'homéothermie de ces deux groupes ? Nous ne pensons pas que ce soit là la seule explication possible, ni même l'explication la plus importante. On peut constater tout d'abord qu'il existe un large recouvrement entre Oiseaux et Poissons (pour les animaux de grande taille) et un plus faible recouvrement entre Poissons et Mammifères. Si l'on compare Reptiles et Oiseaux, systématiquement très proches (Sauropsidés), on n'observe pratiquement aucun recouvrement de ces deux Classes, et l'on peut attribuer la forte encéphalisation des Oiseaux, par rapport à celle des Reptiles, autant sinon plus à leur type de locomotion (vol : déplacement dans un milieu à trois dimensions) qu'à leur homéothermie. Des études récentes sur des Reptiles (PLATEL, 1976) ou des Amphibiens Urodèles (THIREAU, 1977) ont

en effet montré une augmentation de l'encéphalisation chez les espèces arboricoles qui se déplacent elles aussi dans un milieu tridimensionnel. On retrouve le même phénomène, parmi les Mammifères, chez les Primates (BAUCHOT et STEPHAN, 1969).

Oiseaux et Tétrapodes arboricoles se déplacent dans un milieu aérien tridimensionnel. Un milieu comparable quant aux problèmes de locomotion qu'il pose est le milieu aquatique. Là encore (BAUCHOT et STEPHAN, 1968) on a pu montrer, chez les Mammifères, une nette augmentation de l'encéphalisation liée à ce mode de vie. La figure 1 fournit quelques données sur ces groupes de Mammifères aquatiques : Siréniens, Pinnipèdes et Cétacés. On a également situé, pour comparaison, à côté de ces Ordres de Mammifères, les deux espèces d'Eléphants (E) et l'Homme (H).

Les Pinnipèdes sont en position moyenne mais, si on les compare aux Mammifères terrestres les plus proches (Carnivores Fissipèdes), on constate qu'ils sont plus encéphalisés. Les Siréniens sont situés fort bas, et la comparaison avec les espèces terrestres les plus proches (Hyracoides) n'est pas à leur avantage. Mais cette situation peut s'expliquer soit par le fait que l'encéphale de ces espèces montre des signes de dégénérescence (JELGERSMA, 1934), soit plutôt parce qu'ils ont trouvé en milieu aquatique des niches écologiques où ils sont à l'abri des prédateurs (BAUCHOT et STEPHAN, 1968).

Les Cétacés sont à la fois parmi les plus encéphalisés des Mammifères (c'est le cas des Odontocètes de taille moyenne) et parmi les moins encéphalisés (c'est le cas de certains Mysticètes). On peut expliquer ces différences par le fait que les Odontocètes sont prédateurs, tandis que les Mysticètes sont microphages, les difficultés d'alimentation étant très différentes ; mais on ne comprend guère pourquoi le Cachalot, prédateur lui aussi, se situe bien plus près des Mysticètes que des Odontocètes de plus faible taille. Le tableau ci-dessous a été construit grâce aux données empruntées à PETTIT (1905), WARNCKE (1908), BRUMMELKAMP (1940) et PILLERI et GIHR (1969). Pour des comparaisons plus aisées, nous indiquons entre parenthèses l'indice d'encéphalisation en pourcentage de celui de l'Homme (100).

Cétacés Mysticètes

Balaenidae : *Balaena mysticetus* (2), *Eubalaena glacialis* (5).

Eschrichtiidae : *Eschrichtius glaucus* (5).

Balaenopteridae : *Balaenoptera musculus* (3), *B. physalus* (8), *B. rostratus* (5), *B. borealis* (5), *Megaptera novaeangliae* (7), *M. boops* (4).

Cétacés Odontocètes

Delphinidae : *Delphinapterus leucas* (48), *Phocaena communis* (43), *P. phocaena* (51), *Neophocaena phocaenoides* (58), *Phocaenoides dalli* (48), *Lagenorhynchus albirostris* (82), *L. obliquidens* (69), *L. acutus* (60), *Delphinus delphis* (66), *Stenella styx* (68), *Steno frontatus* (39), *Tursiops tursio* (54), *T. truncatus* (56), *Grampus griseus* (72), *Globicephala melaena* (30), *Orcinus orca* (36).

Physeteridae : *Physeter macrocephalus* (9).

Platanistidae : *Platanista gangetica* (37), *Inia geoffroyensis* (46).

Nous avons émis récemment l'hypothèse (BAUCHOT, 1977) que cette baisse d'encéphalisation, qu'on retrouve chez toutes les espèces de grande taille dans chaque groupe taxinomique, pourrait être due à l'absence de grands prédateurs capables d'en faire leurs proies.

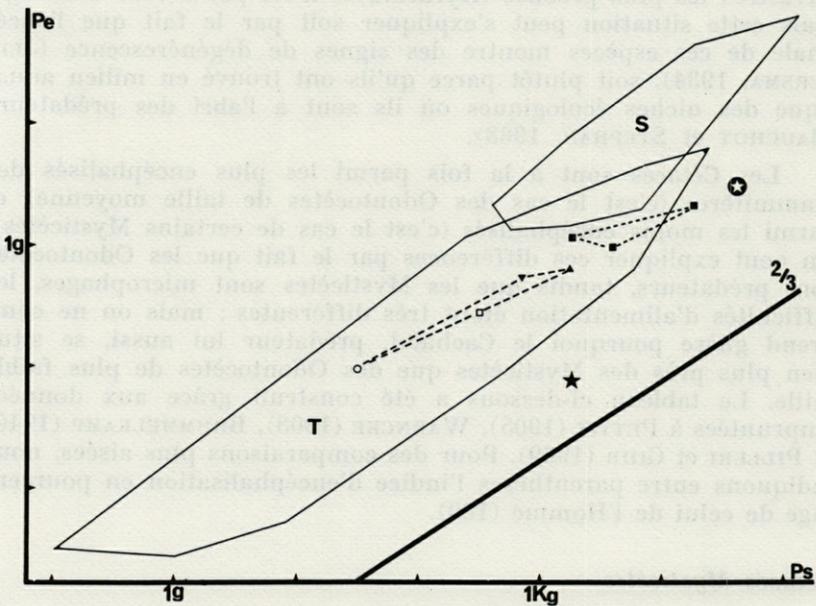


FIG. 2. — Coordonnées logarithmiques : poids somatiques (Ps) / poids encéphalique (Pe). Les deux grands groupes de Poissons : Sélaciens (S) et Téléostéens (T) sont figurés par leur polygone-enveloppe, dont la pente générale est voisine de $2/3$. On a figuré de plus : la Lamproie, *Petromyzon marinus* (★) ; le Coelacanth, *Latimeria chalumnae* (⊙) ; les Chondrostéens, *Acipenser* et *Huso* (■) ; les Holostéens, *Lepisosteus platystomus* (▼), *Amia calva* (▲) et *Polypterus senegalus* (○) ; enfin un Dipneuste, *Protopterus annectens* (□).

III. — LES DIVERS GROUPES DE POISSONS

La figure 2 fournit des détails sur les Poissons dont nous n'avions donné que l'enveloppe globale en figure 1. Par rapport aux Téléostéens (T) et aux Sélaciens (S), nous avons situé la Lamproie marine, *Petromyzon marinus*, le Coelacanthe, *Latimeria chalumnae*, les Chondrostéens, Holostéens et Dipneustes (BAUCHOT, CALOIANU-JORDACHEL, DIAGNE et RIDET, 1975; DIAGNE, CALOIANU-JORDACHEL, RIDET et BAUCHOT, 1977; PLATEL, RIDET, BAUCHOT et DIAGNE, 1977). Lamproie exceptée, ces divers groupes ou espèces ont une position moyenne par rapport aux Téléostéens, les espèces de grande taille étant relativement moins encéphalisées que les petites.

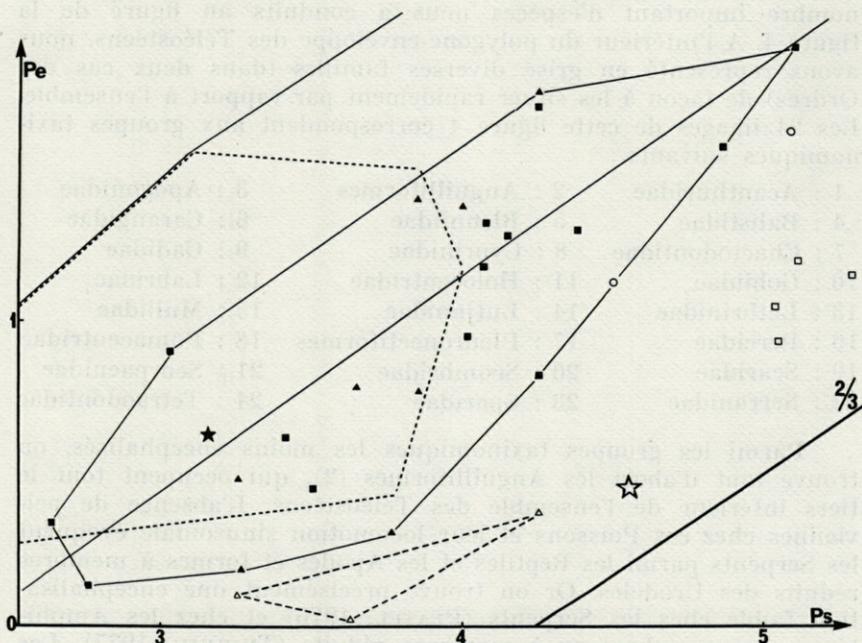


FIG. 3. — Coordonnées logarithmiques ; poids somatique (Ps)/poids encéphalique (Pe). Sélaciens. Pleurotrèmes ou Requins (■) ; Hypotrèmes ou Raies (▲) ; Holocéphale, *Chimaera monstrosa* (★). On a figuré le polygone enveloppe des Chondrostéens (tireté moyen), des Oiseaux (tireté fin) et des Mammifères (trait fin) ainsi que le Coelacanthe, *Latimeria chalumnae* (☆), des Reptiles de grande taille, Crocodiliens et Chéloniens (□), et enfin deux Oiseaux Ratites, l'Australien et l'Emeu (○).

La figure 3 correspond aux Sélaciens, dont nous avons récemment donné une analyse (BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1976). Nous y avons figuré les Pleurotrèmes (Requins au sens large), les Hypotrèmes (Raies au sens large) et la Chimère, *Chimaera monstrosa*. Les autres groupes de Vertébrés sont signalés de diverses façons : les Oiseaux et les Mammifères par leur polygone-enveloppe; on voit l'importance des chevauchements de ces deux Classes avec les Sélaciens. Les Chondrostéens, le Coelacanthe, des Reptiles de grande taille (Crocodyliens et Chéloniens) et deux Oiseaux Ratites (Autruche et Emeu) sont également situés. C'est la forte encéphalisation des Sélaciens qui est le fait le plus remarquable. Nous n'avons trouvé jusqu'ici, comme explication de ce phénomène, que le fait qu'il s'agit d'espèces prédatrices.

Le très grand nombre d'espèces de Téléostéens dont nous avons fixé l'encéphale (près de 700) nous interdit une représentation analogue à celle que nous avons donnée des Sélaciens. En revanche, le grand nombre de familles dont nous avons un nombre important d'espèces nous a conduits au figuré de la figure 4. A l'intérieur du polygone-enveloppe des Téléostéens, nous avons représenté en grisé diverses familles (dans deux cas des Ordres) de façon à les situer rapidement par rapport à l'ensemble. Les 24 images de cette figure 4 correspondent aux groupes taxinomiques suivants :

| | | |
|--------------------|------------------------|---------------------|
| 1 : Acanthuridae | 2 : Anguilliformes | 3 : Apogonidae |
| 4 : Balistidae | 5 : Blenniidae | 6 : Carangidae |
| 7 : Chaetodontidae | 8 : Cyprinidae | 9 : Gadidae |
| 10 : Gobiidae | 11 : Holocentridae | 12 : Labridae |
| 13 : Lethrinidae | 14 : Lutjanidae | 15 : Mullidae |
| 16 : Percidae | 17 : Pleuronectiformes | 18 : Pomacentridae |
| 19 : Scaridae | 20 : Scombridae | 21 : Scorpaenidae |
| 22 : Serranidae | 23 : Sparidae | 24 : Tetraodontidae |

Parmi les groupes taxinomiques les moins encéphalisés, on trouve tout d'abord les Anguilliformes (2), qui occupent tout le tiers inférieur de l'ensemble des Téléostéens. L'absence de pelviennes chez ces Poissons et leur locomotion sinusoidale évoquent les Serpents parmi les Reptiles et les Apodes et formes à membres réduits des Urodèles. Or on trouve précisément une encéphalisation faible chez les Serpents (PLATEL, 1976) et chez les Amphibiens sans membres ou à membres réduits (THIREAU, 1977). Les Pleuronectiformes (17) et les Scorpaenidae (21) sont également très peu encéphalisés; tous deux réunissent des espèces benthiques, vivant sur le fond ou à proximité immédiate, et donc doués de pouvoirs locomoteurs assez faibles. La plupart des autres familles se situent en position moyenne. Parmi celles qui sont fortement

encéphalisées, on trouve les Carangidae (6), les Holocentridae (11), les Lethrinidae (13), les Lutjanidae (14), les Scombridae (dont les Thons) (20) et les Mullidae (15). Holocentridae mis à part, ce sont toutes des familles de l'ordre des Perciformes qui regroupe les plus évolués des Téléostéens actuels. Mais plutôt que de rechercher une correspondance entre cette encéphalisation et une classification évolutive (encore que les Anguilliformes, primitifs, soient très peu encéphalisés), nous préférons y voir la traduction d'activités locomotrices intenses, ces espèces étant toutes pélagiques ou tout au moins sans cesse en mouvement.

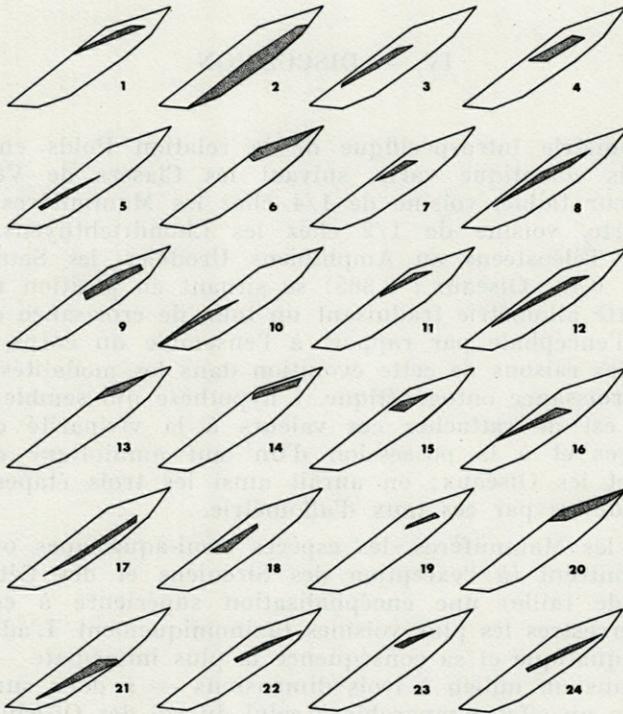


FIG. 4. — Coordonnées logarithmiques Poids somatique/Poids encéphalique. A l'intérieur du polygone-enveloppe des Téléostéens, on a figuré les 24 ordres ou familles suivants :

- | | | |
|--------------------|--------------------|------------------------|
| 1 : Acanthuridae | 9 : Gadidae | 17 : Pleuronectiformes |
| 2 : Anguilliformes | 10 : Gobiidae | 18 : Pomacentridae |
| 3 : Apogonidae | 11 : Holocentridae | 19 : Scaridae |
| 4 : Balistidae | 12 : Labridae | 20 : Scombridae |
| 5 : Blenniidae | 13 : Lethrinidae | 21 : Scorpaenidae |
| 6 : Carangidae | 14 : Lutjanidae | 22 : Serranidae |
| 7 : Chaetodontidae | 15 : Mullidae | 23 : Sparidae |
| 8 : Cyprinidae | 16 : Percidae | 24 : Tetraodontidae |

Il faut également mettre en parallèle la position des Acanthuridae (1), Apogonidae (3), Balistidae (4), Chaetodontidae (7), Labridae (12) et Pomacentridae (18), dont l'encéphalisation est au-dessus de la moyenne, avec leur biotope corallien. Nous avons en effet récemment montré (BAUCHOT, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1977) que la forte encéphalisation des Poissons des récifs coralliens pouvait être rapprochée de leur aptitude à voir les couleurs, de leur comportement social et de leur recherche de protection au milieu des coraux.

IV. — DISCUSSION

L'allométrie intraspécifique de la relation Poids encéphalique / Poids somatique varie, suivant les Classes de Vertébrés, d'une valeur faible, voisine de $1/4$ chez les Mammifères, à une valeur forte, voisine de $1/2$ chez les Chondrichthyens, Chondrostéens, Téléostéens ou Amphibiens Urodèles, les Sauropsidés (Reptiles : 0,43; Oiseaux : 0,365) se situant en position intermédiaire. Cette allométrie traduisant un taux de croissance différentielle de l'encéphale par rapport à l'ensemble du corps, il faut chercher les raisons de cette évolution dans les modalités mêmes de cette croissance ontogénétique. L'hypothèse qui semble la plus naturelle est de rattacher ces valeurs à la viviparité chez les Mammifères et à la possession d'un œuf amniotique chez les Reptiles et les Oiseaux; on aurait ainsi les trois étapes essentielles traduites par ces taux d'allométrie.

Chez les Mammifères, les espèces semi-aquatiques ou aquatiques montrent (à l'exception des Siréniens et des Cétacés de très grande taille) une encéphalisation supérieure à celle des espèces terrestres les plus voisines taxinomiquement. L'adaptation à la vie aquatique et sa conséquence la plus immédiate — déplacement dans un milieu à trois dimensions — a donc sur l'encéphalisation un effet comparable à celui du vol des Oiseaux ou de l'arboricolisme. Il n'est évidemment pas possible de comparer les Poissons, tous aquatiques, à des espèces terrestres dont ils seraient issus : c'est l'inverse qui a eu lieu. Mais on peut alors remarquer (Fig. 1) que ces Poissons, groupe-souche des Vertébrés terrestres primitifs (Amphibiens et Reptiles) se situent, par leur encéphalisation, au niveau et même légèrement au-dessus de ces derniers. Le milieu aquatique peut ainsi expliquer le niveau d'encéphalisation relativement élevé de ces Vertébrés primitifs par rapport aux Classes qui en sont issues.

Les adaptations locomotrices, qu'on retrouve dans la faible encéphalisation des espèces apodes ou benthiques, ne sauraient tout expliquer. D'autres facteurs interviennent certainement, comme le mode d'alimentation (microphagie et prédation étant les deux extrêmes des adaptations possibles), la protection contre les prédateurs (citons la faible encéphalisation des espèces venimeuses ou vénéneuses; cf. la position des Tetraodontidae sur la figure 4, ainsi que BAUCHOT, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1977), la vie sociale (définir et reconnaître un territoire, conquérir et conserver un rang hiérarchique, par exemple), ainsi qu'un grand nombre de modalités sensorielles : vision colorée, électrolocalisation, audition dans les registres aigus, etc.

RÉSUMÉ

Par leurs taux d'allométrie encéphalo-somatique intraspécifique les Poissons se situent au niveau des Amphibiens. Les indices d'encéphalisation des Ostéichthyens recouvrent ceux des Amphibiens et des Reptiles, tandis que ceux des Chondrichthyens recouvrent en partie ceux des Oiseaux et des Mammifères. L'augmentation de l'encéphalisation chez les espèces aquatiques, que l'on peut démontrer chez les Mammifères, est probable chez les Poissons; elle est vraisemblablement due, pour une large part, aux modalités de locomotion dans un milieu tridimensionnel.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUCHOT, R., 1978. Encephalization in Vertebrates; a new mode of calculation for allometry coefficients and isoponderal indices. *Brain Behav. Evol.*, **15** : 1-18.
- BAUCHOT, R., M.L. BAUCHOT, R. PLATEL & J.M. RIDET, 1977. Brains of Hawaiian tropical fishes; brain size and evolution. *Copeia*, **1977** (1) : 42-46.
- BAUCHOT, R., M.L. BAUCHOT, R. PLATEL & J.M. RIDET, 1977. Encéphalisation et niveau évolutif chez les Poissons. 2^e Congrès Européen des Ichthyologistes, Paris, 8-14 septembre 1976. *Revue Trav. I.S.T.P.M.*, **40** (3) : 489-490.
- BAUCHOT, R., M. CALOIANU-JORDACHEL, M. DIAGNE & J.M. RIDET, 1975. L'encéphale d'*Acipenser ruthenus* Linné 1758 (Pisces, Chondrostei, Acipenseridae). Etude quantitative préliminaire. *Rev. Roum. Biol., sér. Biol. An.*, **20** (4) : 249-255.

- BAUCHOT, R. & M. DIAGNE, 1973. La croissance encéphalique chez *Hemientetes semispinosus* (Insectivora, Tenrecidae). *Mammalia*, **37** : 468-477.
- BAUCHOT, R., M. DIAGNE & J.M. RIDET, 1979. Post-hatching grow and allometry of the Teleost grain. *J. Hirnf.*, **20** (1) : 29-34.
- BAUCHOT, R. & M.M. GUERSTEIN, 1970. Evolution de la taille et de la densité neuronique au cours de la croissance postnatale chez le Rat blanc, *Rattus norvegicus* (Berkenhout). *J. Hirnf.*, **12** : 255-265.
- BAUCHOT, R. & R. PLATEL, 1973. L'encéphalisation. *La Recherche*, **4** : (40) : 1069-1077.
- BAUCHOT, R., R. PLATEL & J.M. RIDET, 1976. Brain-body weight relationships in Selachii. *Copeia*, **1976** (2) : 305-310.
- BAUCHOT, R. & H. STEPHAN, 1964. Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta Zool.*, **45** : 63-75.
- BAUCHOT, R. & H. STEPHAN, 1966. Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens. *Mammalia*, **30** : 160-196.
- BAUCHOT, R. & H. STEPHAN, 1968. Etude des modifications encéphaliques observées chez les Insectivores adaptés à la recherche de nourriture en milieu aquatique. *Mammalia*, **32** : 228-275.
- BAUCHOT, R. & H. STEPHAN, 1969. Encéphalisation et niveau évolutif chez les Simiens. *Mammalia*, **33** : 225-275.
- BRANDT, A., 1867. Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*, **40** : 525-543.
- BRUMMELKAMP, R., 1940. Brainweight and bodysize (a study of the cephalisation problem). *Verh. K. ned. Akad. Wet.*, **39** : 1-57.
- BUISSERET, C. & R. BAUCHOT, 1973. Evolution du volume de la vascularisation et de la myélinisation de l'encéphale au cours de la croissance postnatale chez le Rat blanc, *Rattus norvegicus* (Berkenhout). *J. Hirnf.*, **14** : 451-461.
- DIAGNE, M., M. CALOIANU-JORDACHEL, J.M. RIDET & R. BAUCHOT, 1977. L'encéphale des Chondrostéens : morphologie et analyse quantitative. 2^e Congrès Européen des Ichthyologistes, Paris, 8-14 septembre 1976. *Revue Trav. I.S.T.P.M.*, **40** (3) : 558-560. *Trav. Mus. Hist. nat. G. Antipa* (sous presse).
- JELGERSMA, G., 1934. Das Gehirn der Wassersäugetiere. Barth, Leipzig, 134-252.
- LAPICQUE, L., 1907. Le poids encéphalique en fonction du poids corporel entre individus d'une même espèce. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, **8** (5) : 313-317.
- PETTIT, A., 1905. Descriptions des encéphales de *Grampus griseus* Cuvier, de *Steno frontatus* Cuvier et de *Globicephalus melas* Traill, provenant des campagnes du yacht Princesse-Alice. *Résult. Camp. Sci. Prince-Albert I*, Fascicule 31.
- PILLERI, G. & M. GIHR, 1969. Relatives Hirngewicht der Cetacea. *Rev. Suisse Zool.*, **76** (3) : 767-779.
- PLATEL, R., 1972. Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Reptiles Sauriens. *C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, **274** : 2181-2184.

- PLATEL, R., 1974. Poids encéphalique et indice d'encéphalisation chez les Reptiles Sauriens. *Zool. Anz.*, **192** (5/6) : 332-382.
- PLATEL, R., 1975. Nouvelles données sur l'encéphalisation des Reptiles Squamates. *Z. Syst. Zool. Evol.*, **13** : 161-184.
- PLATEL, R., 1976. L'encéphale des Reptiles Squamates : analyse volumétrique de ses principales subdivisions. *Thèse d'Etat, Paris 7, 14 mai 1976*, 250 pp.
- PLATEL, R., R. BAUCHOT & C. DELFINI, 1972. Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez *Gallus domesticus* L. (Galliformes, Phasianidae). Analyse au cours de l'incubation et de la période post-natale. *Z. wiss. Zool.*, **185** : 88-104.
- PLATEL, R., J.M. RIDET, R. BAUCHOT & D. DIAGNE, 1977. L'organisation encéphalique chez trois poissons Ganoides : Amie, Lépisostée et septembre 1976. *Revue Trav. I.S.T.P.M.*, **40** (3) : 710-711. *J. Hirnf.*, **18** (1) : 69-73.
- REMPE, U., 1970. Zur Berechnung von interindividuellen, interspezifischen und interspezifischen Allometriefüssen, dargestellt am Beispiel von Arten aus der Gattung *Mustela*.
- RIDET, J.M., 1973. Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Poissons Téléostéens. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, Sér. D.*, **276** : 1437-1440.
- RIDET, J.M., R. BAUCHOT, M. DIAGNE & R. PLATEL, 1977. Croissance ontogénétique et phylogénétique de l'encéphale des Téléostéens. 2^e Congrès Européen des Ichthyologistes, Paris, 8-14 septembre 1976. *Revue Trav. I.S.T.P.M.*, **40** (3) : 727-728. *Cah. Biol. mar.*, **18** (2) : 163-176.
- RIDET, J.M., P. GUÉZÉ, R. PLATEL & R. BAUCHOT, 1975. L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Poissons Téléostéens des côtes réunionnaises. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, **280** : 109-112.
- THIREAU, M., 1975. L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3^e Sér., 297, Zool., **207** : 467-482.
- THIREAU, M., 1975. L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. II. Relations interspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e Sér., 297, Zool., **207** : 483-501.
- THIREAU, M., 1977. Analyse volumétrique comparée de l'encéphale, et en particulier du télencéphale des Amphibiens Urodèles. *Thèse d'Etat, Paris 7*, 22 juin 1977, 230 pp.
- WARNCKE, P., 1908. Mitteilungen neuer Gehirn- und Körpergewichtsbestimmungen. *J. Psychol. Neurol.*, **13** : 355-403.

Reçu le 24 octobre 1977

**LES APPORTS
DE LA MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE
A LA CONNAISSANCE DES CELLULES GERMINALES
PRÉCOCES DES POISSONS**

par Solange BRUSLÉ et Jacques BRUSLÉ
Laboratoire de Biologie marine, Centre universitaire
Avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan
et Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-mer

ABSTRACT

Data in the literature (70 references) concerning the knowledge of sexual cells of fish obtained by electron microscopy have been analysed.

Infrastructural characteristics of primordial germ cells (PGC), of spermatogonia and primary spermatocytes, of oogonia and meiotic and previtellogenic oocytes, illustrate the steps in sexual differentiation and early anabolic activity.

Comparison of the various cytomorphologies demonstrates the existence of a plan of organization common to all Vertebrates and reveals phylogenetic affinities between Teleosts and Amphibians.

INTRODUCTION

La gonadogenèse et la gamétogenèse précoce ont donné lieu chez les Poissons à un nombre important de travaux, tant sur des espèces gonochoriques que chez des hermaphrodites. Les articles de synthèse relatifs à ces problèmes (VIVIEN, 1964; HOAR, 1969; YAMAMOTO, 1969; HARRINGTON, 1974; HILGE, 1975; REINBOTH, 1975),

traités sous l'angle de la microscopie photonique, font état de connaissances jugées fragmentaires en raison de l'imprécision des critères cytologiques ne permettant pas l'établissement d'une diagnose cellulaire suffisante. De nombreux auteurs ont ainsi conclu à une quasi identité cytologique des catégories cellulaires les plus précoces : cellules germinales primordiales, spermatogonies et ovogonies.

Le microscope *électronique* a rendu possible, chez les Poissons comme dans tous les autres groupes zoologiques (BRUSLÉ, 1971 et 1972), une analyse plus fine des caractères cytologiques respectifs de ces cellules au cours de leur différenciation précoce.

Il nous a paru intéressant de chercher à résumer les acquisitions récentes dans le domaine de la cytomorphologie et de la physiologie des cellules germinales précoces de Poissons considérées à l'échelle *infrastructurale*.

I. — CELLULES GERMINALES PRIMORDIALES ou CGP

Elles ont été peu étudiées (Tabl.) et leur investigation n'a été effectuée que chez trois espèces de Téléostéens : *Oryzias latipes* (HOGAN, 1973; SATOH et EGAMI, 1973; SATOH, 1974 a), *Carasius auratus* (KANOBDEE, 1975) et *Mugil auratus* (BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1977). Ces cellules sont d'assez grande taille (15 à 30 μm chez *Oryzias*, HOGAN, 1973 et SATOH, 1974 a; 15 μm chez *Mugil*, BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978) et possèdent généralement un noyau volumineux avec un nucléole évident, et un cytoplasme riche en ribosomes. Elles sont caractérisées par la présence de substance osmiophile ou *corps denses juxtanucléaires* (« germinal dense bodies », SATOH et EGAMI, 1973; « nucleolar like material », KANOBDEE, 1975; « granular masses », HOGAN, 1973; « nuage et ciment », BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978, d'après la terminologie adoptée par CLÉROT, 1976 a) et d'*agrégats mitochondriaux* (« groupes mitochondriaux », CLÉROT, 1976 a) qui leur sont associés. Ces deux structures, absentes des cellules somatiques, sont considérées comme les marqueurs cytologiques de la lignée germinale précoce. Les contours cellulaires des CGP sont sinueux, irréguliers (BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978) ou bourgeonnants (HOGAN, 1973), en relation avec leur migration active de type amoeboïde, phénomène bien connu chez les Reptiles (HUBERT, 1974, 1975 et 1976), chez les Oiseaux (CUMINGE et DUBOIS, 1971 et 1974; FUJIMOTO et coll., 1975 et 1976) et chez les Mammifères (GONDOS et coll., 1971; SPIEGELMAN et BENNET, 1973; ZAMBONI et MERCHANT, 1973; CLARK et EDDY, 1975).

Un certain polymorphisme structural des CGP est d'ailleurs probable chez les Poissons, en relation avec leur âge, comme cela a été noté chez les Amphibiens. Ainsi, chez le Xénope, les cellules les plus précoces, en cours de migration active, présentent des caractères cytologiques différents (pseudopodes, inclusions lipidiques) de ceux des cellules ayant colonisé récemment les crêtes génitales; de nouvelles modifications structurales et physiologiques se produisent ensuite, de la gonade embryonnaire à la gonade fonctionnelle (REED et STANLEY, 1972). De même, chez les Mammifères, les besoins métaboliques, liés à des mécanismes intrinsèques et aussi à des échanges extracellulaires avec les cellules somatiques, sont plus élevés au cours de la migration alors que les CGP au sein des crêtes génitales paraissent témoigner d'une relative quiescence (ZAMBONI et MERCHANT, 1973). Toutefois, il semble qu'il faille considérer que le haut degré de lobulation du noyau, fréquemment observé dans les CGP de Vertébrés, implique des échanges nucléocytoplasmiques actifs (REED et STANLEY, 1972; AL MUKHTAR et WEEB, 1971) et contredit donc l'affirmation selon laquelle ces CGP seraient physiologiquement quiescents.

La similitude infrastrurale des CGP dans les gonades mâles et dans les gonades femelles, qui a déjà été relevée chez d'autres Vertébrés (EDDY, 1974), plaide en faveur de leur caractère *indifférencié* et suggère une *bipotentialité* sexuelle (HOGAN, 1973; SATOH et EGAMI, 1973; BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978).

II. — SPERMATOGONIES ET SPERMATOCYTES 1

a) Les *spermatogonies* (Tabl.), quelle que soit leur catégorie en fonction des générations goniales successives résultant d'une activité mitotique (A, B : HOLSTEIN, 1969 et GRIER, 1976; a, b, c et d : CARRILLO et ZANUY, 1977), sont des cellules plus petites que les CGP et de taille décroissante au cours de leur période de multiplication (CARRILLO et ZANUY, 1977). Certaines sont réduites à une mince couche de cytoplasme entourant le noyau (*Tinca* : CLEROT, 1976 a) et pauvres en organites (*Platypoecilus* : RUSSO et PISANO, 1973; *Scyliorhinus* : DOBSON et DOOD, 1977), d'autres sont plus riches en cytoplasme et mieux dotées en organites (*Mugil* : BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978), étant parfois pourvues d'un flagelle (*Poecilia* : BILLARD et FLECHON, 1969; GRIER, 1975). Leurs contours cellulaires sont soit plutôt réguliers (*Salmo*, UPADHYAY, 1977) soit encore légèrement sinueux (*Mugil* : BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978). Elles se reconnaissent surtout à leurs *corps denses juxtanaucéaires*, libres (« nuage ») ou associés aux mitochondries (« ciment »), dont elles

sont assez richement dotées (SCHJEIDE et coll., 1972 : « chromatoid bodies »; SATOH, 1974 a; GRIER, 1975 et 1976; CLÉROT, 1976 a : « ciment intermitochondrial »). Les spermatogonies sont enfin assez souvent reliées entre elles par des ponts cytoplasmiques (BILLARD et FLECHON, 1969; CLÉROT, 1971 a et b; RUSSO et PISANO, 1973; GRIER, 1975 et 1976) et parfois déjà entourées par une cellule de Sertoli avec laquelle elles constituent une ébauche de cyste (SATOH, 1974 a ; GARRILLO et ZANUY, 1977; UPADHYAY, 1977).

b) les *spermatocytes I* (Tabl.) sont parfois des cellules plus grandes que les spermatogonies par suite d'une auxocytose, comme chez la Tanche *Tinca* et chez divers Cyprinidés (CLÉROT, 1976 a); elles peuvent aussi être plus petites que celles-ci comme chez *Mugil* (BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978). Les structures nucléaires correspondent à l'entrée en prophase méiotique, avec une disposition caractéristique en complexes synaptonématiques (GRONBERG et TELKKA, 1968; BILLARD et FLECHON, 1969; BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978), ou organisation tripartite des chromosomes appariés au zygotène (HOLSTEIN, 1969) et surtout au pachytène (GRIER, 1975). Le développement cytoplasmique s'accompagne souvent d'un enrichissement en organites : ribosomes (CLÉROT, 1976 a), lamelles annelées (MATTEI et coll., 1967), reticulum et surtout mitochondries (RUSSO et PISANO, 1973).

La différenciation spermatocytaire est une période de grande activité cellulaire, nucléaire et cytoplasmique, qui a été particulièrement bien étudiée chez les Cyprinidés par CLÉROT (1976 a et b). Le matériel dense juxtanauculaire d'aspect finement fibrillaire et granulaire, est de deux types : peu dense et sans contact avec les mitochondries (« nuage »), ou bien plus dense et associé au chondriome (« ciment intermitochondrial ») avec lequel il constitue les « groupements mitochondriaux » caractéristiques des cellules germinales. Ce matériel est d'origine nucléaire et a été désigné comme « émission nucléaire » (ANDRÉ et ROUILLER, 1956); en effet, des images d'association (granules nucléoplasmiques → pores nucléaires → « nuage » → « ciment ») suggèrent un transport nucléocytoplasmique, le « ciment » ayant pour précurseur le « nuage ». Le nombre et la taille des groupements mitochondriaux ($1 \mu\text{m} \rightarrow 3-4 \mu\text{m}$) évoluent parallèlement à l'accroissement spermatocytaire, la quantité de ciment s'accroît au cours de la différenciation et corrélativement le nombre des mitochondries « libres », dans la périphérie immédiate du ciment, augmente considérablement. Or, les études cytochimiques, autoradiographiques, électrophorétiques et biochimiques (CLÉROT, 1972, 1973, 1976 b; CLÉROT et TOURY, 1974 et 1975), sur ce même matériel, ont montré qu'il est constitué de ribonucléoprotéines (ARN + protéines). La teneur en

protéines est élevée et plusieurs ARN ont été identifiés : ARN ribosomiques (18 S-28 S-5 S) et ARN de transfert (4 S). Tous les éléments essentiels d'une synthèse protéique (seul l'ARN messager n'a pas été mis en évidence) sont donc présents dans le ciment. Les groupements mitochondriaux peuvent donc être considérés comme des foyers de multiplication mitochondriale. La *biogenèse mitochondriale* qui est particulièrement active durant cette période dépend d'ailleurs de l'information génétique nucléaire. Ainsi, les échanges nucléocytoplasmiques sont visualisés par les images de continuité morphologique entre granules nucléoplasmiques et « nuage » ou « ciment » à travers les pores de l'enveloppe du noyau qui sont bien développés (660 Å de diamètre et 80 pores par μm^2 , d'après CLÉROT, 1976 a). L'activité métabolique élevée et les synthèses cytoplasmiques peuvent se traduire également par la production de lamelles annelées au sein du ciment, comme pendant la différenciation spermatocytaire de *Lycodontis* (MATTEI et coll., 1967) et de *Tinca* (CLÉROT, 1976 a et b).

Notons enfin que les spermatocytes sont généralement unis entre eux par des ponts cytoplasmiques (CLÉROT, 1971 a et b; Russo et PISANO, 1973; GRIER, 1975) qui sont parfois traversés par des microtubules (GRIER, 1976) et peuvent être localisés, en association avec le golgi et les diplosomes (CLÉROT, 1971 a et b) au voisinage des groupes polaires d'organites de deux spermatocytes adjacents (BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978). Ces ponts sont le résultat d'une cytodièrese incomplète lors des télophases successives et permettent le passage d'informations et de matériaux entre cellules voisines; ils sont considérés comme responsables de la différenciation synchrone des cellules germinales à l'intérieur d'un même cyste et pourraient également jouer un rôle dans l'orientation ultérieure des spermatoïdes (GRIER, 1975).

III. — OVOGONIES et OVOCYTES 1

a) *Les ovogonies* (Tabl.).

Plusieurs auteurs ont affirmé, après une étude photonique, qu'aucun critère ne peut permettre de distinguer une ovogonie d'une spermatogonie; une telle similitude d'aspect a été récemment confirmée en microscopie électronique chez *Carassius* (REMACLE et coll., 1977). Cependant, chez *Mugil* (BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978), certaines différences d'ordre morphologique et cytologique ont permis d'établir une discrimination entre gonies mâles et gonies femelles; ces différences cytologiques portent sur les contours cellulaire et nucléaire (plus irréguliers dans la spermato-

gonie que dans l'ovogonie), sur la position plus centrale du noyau de l'ovogonie alors que celui-ci est plus excentrique dans la spermatogonie qui présente par ailleurs un développement plus marqué du réticulum. D'une façon générale, les différences cytologiques entre gonies mâles et femelles sont peu marquées dans la série animale, et même chez les Vertébrés, notamment chez les Amphibiens (KALT, 1973; REED et STANLEY, 1972) et les Mammifères (EDDY, 1974). Ces différences doivent être considérées dans le cadre d'une évolution cellulaire (CGP → gonie) essentiellement *dynamique*; les aspects structuraux sont donc fluctuants, même si ces fluctuations sont le plus souvent peu spectaculaires.

Une variabilité spécifique apparaît en outre entre ovogonies; elle porte sur la pauvreté ou la richesse en organites cytoplasmiques (REMACLE et coll., 1977; BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978), sur le développement plus ou moins limité du réticulum endoplasmique (ANDERSON, 1968; RAIKOVA, 1970; UPADHYAY, 1977) ou sur la présence d'inclusions lipidiques (RAIKOVA, 1970). Cependant, toutes les ovogonies possèdent un caractère constant : l'existence de deux types de corps denses juxtanucléaires, « nuage » et « ciment », comparables à ceux décrits dans les spermatogonies et les spermatoocytes et intervenant également dans la mitochondriogenèse (KANOBDEE, 1975). Notons enfin que les mitoses ovogoniales sont rares (RAIKOVA, 1976) et que les ovogonies sont parfois déjà entourées par des cellules folliculeuses unies entre elles par des desmosomes (ANDERSON, 1967; RAIKOVA, 1970 et 1976; SATOH, 1974 a).

b) Les ovocytes méiotiques (Tabl.).

Ils sont caractérisés par l'entrée en prophase méiotique et se reconnaissent à la présence, aux stades zygotène et pachytène (SATOH, 1974 a, b etc; AZEVEDO, 1976; BRUSLÉ et BRUSLÉ, 1978), de complexes synaptonématiques dont les structures tripartites sont identiques à celles observées dans les spermatoocytes. Les corps denses juxtanucléaires et les groupements mitochondriaux, déjà visibles dans les ovogonies, sont le plus souvent présents et bien développés au début de la méiose (YAMOTO et ONOZATO, 1965; HOSOKAWA, 1973; KANOBDEE, 1975; RAIKOVA, 1976; FLEGER, 1977; AZEVEDO, 1976). SATOH (1974 a) note que ces « germinal dense bodies » disparaissent chez *Oryzias* lorsque l'ovogonie commence sa différenciation ovocytaire et que le cytoplasme contient un nombre de plus en plus élevé de mitochondries.

L'abondance en ribosomes et l'absence d'un réticulum endoplasmique granuleux (CALOIANU-IORDACHEL, 1973 a), le petit nombre de mitochondries, immatures et pauvres en crêtes (YAMAMOTO, 1964), témoignent du caractère encore embryonnaire de ces jeunes

ovocytes qui s'enrichissent progressivement en organites, en mitochondries surtout dont la structure se complique, les crêtes devenant plus nombreuses et plus régulières au cours de l'auxocytose.

Ces jeunes ovocytes en prophase méiotique manifestent, comme les spermatocytes mais avec plus d'intensité, une *activité anabolique* particulièrement spectaculaire. En effet, outre la *mitochondriogenèse* (KANOBDEE, 1975; CLÉROT, 1976 a et b) que nous avons analysée à propos des spermatocytes et qui présente des analogies frappantes entre les deux sexes, l'activité métabolique de l'ovocyte se traduit par une intense *nucléologénèse* au cours de la croissance ovocytaire et en particulier durant le stade de prévitellogenèse. Des études biochimiques ont montré que les Téléostéens comme *Tinca tinca* se comportent *comme les Amphibiens* du point de vue de leurs synthèses nucléoprotéiques (MAZABRAUD et coll., 1975; DENIS, 1977). L'ovocyte apparaît comme un appareil très puissant de synthèse protéique et une quantité importante de matériaux de réserve (nucléoprotéines surtout) y est stockée en vue de l'embryogenèse. L'activité des gènes se traduit par la synthèse d'ADN au début de la méiose (surtout au début du stade pachytène, soit 20 pg de rADN nucléolaire par ovocyte de *Salmo irideus* d'après VLAD, 1976) et durant toute l'ovogenèse par celle d'ARN ribosomique, d'ARN de transfert et de protéines qui sont essentiellement mis en réserve dans le cytoplasme sous la forme de particules RNP 42 S. Les petits ovocytes sont donc relativement pauvres en ribosomes. Les gènes qui synthétisent l'ARN ribosomique 18 S et 28 S sont inactifs au début de l'ovogenèse; ils s'activent et s'amplifient (la capacité de production de l'ARN 18 S et 28 S est multipliée par 1 000) plus tardivement, au cours de la phase de grand accroissement et le cytoplasme s'enrichit alors en ribosomes (DENIS, 1977). L'*amplification génique* est importante pendant la période qui précède la vitellogenèse. Cette amplification des gènes ribosomiaux (rADN) est maximale au stade pachytène (VLAD, 1976). Du point de vue cytologique, des accumulations de matériel intranucléaire associé au nucléole sous la forme de « cap chromatin » ont été décrites dans l'ovocyte d'Esturgeon (RAIKOVA, 1976) et interprétées comme de l'ADN chromosomique résultant d'une telle amplification génique; le contenu du noyau de l'ovocyte est à ce moment (stade pachytène) 50 fois plus élevé que dans la spermatide de la même espèce (SCHMANTZAR, 1976, cité par RAIKOVA, 1976). La nucléologénèse des Acipenseridae se poursuit d'ailleurs activement jusqu'au début de la vitellogenèse et l'appareil nucléolaire présente une série de transformations définies comparables à celles décrites durant l'ovogenèse des Amphibiens. Les synthèses d'ARN ont également été étudiées par autoradiographie chez *Carassius* (KANOBDEE, 1975) et *Brachydanio* (BAU-

MEISTER, 1976) où elles expliquent la formation de 1 000 à 1 500 nucléoles par ovocyte puis l'apparition d'extranucléoles. Ces synthèses ont aussi été analysées du point de vue cytochimique chez *Carassius* (IONESCU-VARO, 1973). Le matériel stocké dans le noyau est ultérieurement exporté vers le cytoplasme en vue des synthèses protéiques embryonnaires. Ce transfert massif s'effectue à travers les pores de l'enveloppe nucléaire où ils sont visualisables (SCHARRER et WURZELMANN 1967 et 1969 a et b; ULRICH, 1969; VARO et VLAD, 1972; IONESCU-VARO, 1973).

Une autre manifestation cytologique de l'activité ovocytaire concerne l'apparition fréquente de groupements d'organites cytoplasmiques qui constituent le *noyau vitellin*. Celui-ci a souvent été cité chez les Poissons en microscopie photonique et a été étudié en microscopie électronique chez *Carassius* (« yolk nucleus » : YAMAMOTO et ONOZATO, 1965), *Lebistes* (NATH, 1967), *Merlangius* et *Pleuronectes* (« Dotterkern » : GOTTING, 1969), *Tilapia* (LIVNI, 1971), *Xiphophorus* (WEGMANN et GOTTING, 1971), *Oryzias* (YAMAMOTO, 1964) et *Salmo* (« Balbiani's body » : BEAMS et KESSEL, 1973).

c) Les ovocytes prévitellogénétiques (Tabl.).

Il s'agit de la catégorie cellulaire la plus fréquemment étudiée et la littérature qui s'y rapporte est relativement abondante. Les nombreuses descriptions traduisent une relative unité des processus de synthèse, de croissance et de différenciation, et la variabilité spécifique apparaît limitée.

La phase d'accroissement ovocytaire (grand accroissement) se traduit par une augmentation de volume du noyau, une multiplication du nombre des nucléoles, l'apparition d'extrusions nucléaires (ULRICH, 1969) et s'accompagne d'un *enrichissement en organites* : ribosomes (IONESCU-VARO, 1973), Golgi (ANDERSON, 1964), réticulum endoplasmique (ANDERSON, 1964; ULRICH, 1969; BEAMS et KESSEL, 1973; RAIKOVA, 1973), mitochondries (ANDERSON, 1964; DROLLER, et ROTH, 1966; CALOIANU-IORDACHEL, 1971 a et b; KANOBDEE, 1975), parfois microtubules et corps multivésiculaires (RAIKOVA, 1973) ou lamelles annelées (CALOIANU-IORDACHEL, 1973 a). Ces divers organites tendent d'ailleurs à effectuer progressivement une migration vers la périphérie de l'ovocyte (ULRICH, 1969; CALOIANU-IORDACHEL 1971 a). Les corps denses juxtanucléaires sont encore présents au cours de la prévitellogenèse chez la plupart des espèces (*Xiphophorus*, *Mollienesia*, *Brachydanio* : PORTE et ZAHND, 1962 et ZAHND et PORTE, 1966; *Merlangius* et *Pleuronectes* : GOTTING, 1966; *Syngnathus* et *Hippocampus* : ANDERSON, 1967; *Acipenser* : RAIKOVA, 1972 et 1973; *Oryzias* : YAMAMOTO, 1964; *Gobio* et *Tinca* : CLÉROT, 1976 a). Les mitochondries et la substance

dense se localisent alors préférentiellement dans les replis de l'enveloppe nucléaire externe (CALOIANU-IORDACHEL, 1973) et des extrusions nucléaires sont parfois visualisées au niveau des pores de l'enveloppe du noyau (DROLLER et ROTH, 1966; GOTTING, 1966; ULRICH, 1969). Le « ciment », qui participe dans plusieurs cas au « noyau vitellin » (YAMAMOTO et ONOZATO, 1965; NATH, 1967; GOTTING, 1969; WEGMANN et GOTTING, 1971; BEAMS et KESSEL, 1973), est parfois structuré et organisé en bandes périodiques parallèles chez *Gobio* (CLÉROT, 1976 a), ce qui suppose une réorganisation structurale du matériel RNP au cours de la prévitellogénèse.

Les manifestations de l'activité ovocytaire (synthèses nucléaires, échanges nucléocytoplasmiques, biogenèse des ribosomes et des mitochondries) peuvent servir à l'établissement des *comparaisons* entre classes de Vertébrés et être appréciées sur le plan de la *phylogénèse*. Ainsi, des analogies ont été mises en évidence entre Poissons à poumons (*Protopterus*) et *Amphibiens* (SCHARRER et WURZELMANN, 1969 a), entre Acipenséridés et Osteichthiens-Amphibiens (RAIKOVA, 1973). Les mécanismes de synthèse sont semblables entre *Téléostéens* et *Amphibiens*. En effet, le métabolisme ovocytaire et les processus de synthèse des acides nucléiques et des protéines au cours de l'ovogénèse ont été particulièrement bien étudiés chez les Amphibiens (Mc GREGOR, 1972; COGGINS, 1973; ANGELIER et LACROIX, 1975; FICQ, 1976; FRANCKE et coll., 1976; SCHEER et coll., 1975, 1976 et 1977; SOMMERVILLE et MALCOLM, 1976; WEBB, 1976; DENOULET et coll., 1977). Chez les Téléostéens, les phénomènes biochimiques (MAZABRAUD et coll., 1975; DENIS, 1977) et morphologiques sont très similaires à ceux observés chez les Amphibiens. Ainsi, les électrographies comparées de *Tinca tinca* (Cyprinidé) et de *Rana catesbiana* (Amphibien) traduisent certaines identités morphologiques relatives aux synthèses RNP, aux transferts nucléocytoplasmiques, à l'accumulation de « nuage » et de « ciment » juxtanacléaires et à la mitochondriogénèse (CLÉROT, 1976 a et b). Tout récemment enfin, CLÉROT et WEGNEZ (1977) ont montré que les Téléostéens tels que la Tanche, dont les ovocytes possèdent plusieurs nucléoles et synthétisent des RNP 42 S, sont bien plus proches des Amphibiens qu'ils ne le sont d'autres Poissons comme les Sélaciens, les ovocytes de *Scyliorhinus canicula* ne contenant qu'un petit nombre de nucléoles et ne synthétisant pas de RNP 42 S.

CGP : cellule germinale primordiale ; M.E.T. : microscopie électronique par transmission ; OVG : ovogonie ; OVC Me : ovocyte méiotique ; CGP : cellule germinale primordiale ; M.E.T. : microscopie électronique
SPG : spermatogonie.

| GENRE ET ESPECE 1 | CATEGORIE CELLULAIRE 2 | TECHNIQUE 3 | ORGANITES OU ACTIVITE CELLULAIRE 4 | AUTEURS 5 |
|--|------------------------------|------------------------------|---|---|
| INDIFFERENCIATION | | | | |
| <i>Oryzias latipes</i> (medaka) Cyprinodonte | C.G.P. | M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome | HOGAN, 1973 SATOH et EGAMI, 1973 SATOH, 1974a |
| <i>Carassius auratus</i> (goldfish) Cyprinidé | C.G.P. | M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome et mitochondriogénèse | KANOBDEE, 1975 |
| <i>Mugil auratus</i> (golden grey mullet) Mugilidé | C.G.P. | M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome | BRUSLE et BRUSLE, 1977 |
| SPERMATOGENESE PRECOCE | | | | |
| <i>Lebistes reticulatus</i> = <i>Poecilia reticulata</i> (guppy) Poecilidé | SPG SPC 1 SPC 1 | M.E.T. Irrad. X M.E.T. | Cytologie générale Radiolésions du réticulum endoplasmique Cytologie générale + corps denses + chondriome | PORTE et FOLLENIUS, 1960 BILLARD et FLECHON, 1969 FOLLENIUS, 1964 GRONBERG et TELLKA, 1968 FOLLENIUS, 1965 BILLARD et FLECHON, 1969 GRIER, 1975 |
| <i>Poecilia latipinna</i> Poecilidé | SPG SPC 1 | M.E.T. | Cytologie générale + ponts intercellulaires | GRIER, 1975 |
| <i>Lycodonis afer</i> (murène) Murénidé | SPC 1 | M.E.T. | Corps denses + lamelles annelées | MATTEI et coll., 1967 |
| <i>Oryzias latipes</i> (medaka) Cyprinodonte | SPG SPG + SPC 1 | M.E.T. M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome Corps denses + chondriome + ponts intercellulaires | SATOH, 1974a GRIER, 1976 |
| <i>Gasterosteus aculeatus</i> (épinoche) Gasterostéidé | SPC 1 | M.E.T. | Corps denses + chondriome | FOLLENIUS, 1965 |
| <i>Gardomus rufilus</i> (gardon) Cyprinidé | SPG + SPC 1 | M.E.T. | Ponts intercellulaires | CLEROT, 1971a et b |
| <i>Tinca tinca</i> (tanche) Cyprinidé | SPG SPC 1 | M.E.T. + Autoradiographie | «Clément intermitochondrial» + groupements mitochondriaux + échanges nucléo-cytoplasmiques + biogénèse mitochondriale | CLEROT, 1972, 1973, 1976a et b |
| <i>Pimephales notatus</i> Cyprinidé | SPG | M.E.T. | «Chromatoid bodies» + lamelles annelées | CLEROT et TOURY, 1974 et 1975 CLEROT, 1976b. |
| <i>Platypoecilus maculatus</i> Poecilidé | SPG + SPC 1 | M.E.T. | Cytologie générale + ponts intercellulaires | RUSO et PISANO, 1973 |
| <i>Spicara chrysellis</i> Maenidé | SPG | M.E.T. | Cytologie générale | CARRILLO et ZANUY, 1977 |
| <i>Salmo gairdneri</i> (truite arc-en-ciel) Salmonidé | SPG | M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome | UPADHYAY, 1977 |
| <i>Mugil auratus</i> (golden grey mullet) Mugilidé | SPG + SPC 1 | M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome | BRUSLE et BRUSLE, 1977 |
| <i>Squalus acanthias</i> (Dornhai) Sélacien | SPG + SPC 1 | M.E.T. | Cytologie générale | HOLSTEIN, 1969 |
| <i>Scythrinus canicula</i> (dogfish) Sélacien | SPG + SPC 1 | M.E.T. | Cytologie générale + dégénérescences | DOBSON et DODD, 1977 |

OVOGENESE PRECOCE

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|--|---|----------------------------|--|--------------------------------------|---|
| <i>Fundulus heteroclitus</i> Cyprinodontidé | OVC.Pv. | M.E.T. | Chondriome + ponts cytoplasmiques | | KEMP et ALLEN, 1956 KEMP et HIBBARD, 1957 KEMP, 1958 YAMAMOTO, 1964 |
| <i>Oryzias latipes</i> (medaka) Cyprinodonte | { OVC.Me. OVC.Pv. OVC.Pv. OVC.Me. OVC.Pv. | M.E.T. M.E.T. M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + «yolk nucleus» Corps denses Cytologie générale + chromosomes + corps denses + chondriomes + ponts intercellulaires | | HOSOKAWA, 1973 SATOH et EGAMI, 1973 SATOH, 1974a, b et c |
| <i>Carassius auratus</i> (gold-fish) Cyprinidé | { OVC.Me. OVC.Pv. OVC.Pv. | M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome + «yolk nucleus» Echanges nucléocytoplasmiques | | YAMAMOTO et ONOZATO, 1965 |
| <i>Xiphophorus helleri</i> | { OVC.Pv. OVC.Me. | { M.E.T. M.E.T. | { M.E.T. M.E.T. | { + Cytochimie + Autoradiographie | { VARO et VLAD, 1972 IONESCU-VARO, 1973 KANOBDEE, 1975 REMACLE et coll., 1977 WEGMAN et GOTTING, 1971 |
| id. + <i>Mollinnesia sphenops</i> (Poecilidés) | OVC.Pv. | M.E.T. | Corps denses + chondriome | | AZEVEDO, 1976 |
| <i>Brachydanio rerio</i> Cyprinidé | { OVC.Pv. OVC.Pv. | { M.E.T. M.E.T. | { Corps denses + nucléole Cytologie générale + nucléole + synthèses RNA + échanges nucléocytoplasmiques | { + Autoradiographie | { PORTE et ZAHND, 1962 ZAHND et PORTE, 1962 et 1966 ULRICH, 1969 BAUMEISTER, 1976 |
| id. + <i>Aequidens latifrons</i> Cichlidé | OVC.Pv. | M.E.T. | Corps denses + chondriome | | ZAHND et PORTE, 1966 |
| <i>Lebistes reticulatus</i> = <i>Poecilia reticulata</i> (guppy) Poecilidé | OVC.Pv. | M.E.T. | Corps denses + chondriome + «yolk nucleus» | | DROLLER et ROTH, 1966 NATH, 1967 |
| <i>Tilapia aurea</i> Cichlidé | OVC.Pv. | M.E.T. | «Yolk nucleus» | | LIVNI, 1971 |
| <i>Salmo gairdneri</i> (truite arc-en-ciel) Salmonidé | { OVC.Pv. OVC.Pv. OVC.Pv. | { M.E.T. M.E.T. | { «Balbiani's body» + croissance ovocytaire Cytologie générale + corps denses | | { BEAMS et KESSEL, 1973 UPADHYAY, 1977 |
| <i>Hippocampus hudsonius</i> (killifish) | { OVC.Pv. OVC.Pv. | { M.E.T. M.E.T. | { Cytologie générale + corps denses + chondriome + échanges nucléocytoplasmiques | | { ANDERSON, 1964, 1967 et 1968 |
| <i>Syngnathus fuscus</i> (pipe-fish) Syngnathidés | OVC.Pv. | M.E.T. | Corps denses + échanges nucléocytoplasmiques biogénèse ribosomes | | SCHARRER et WURZELMANN, 1967, 1969a et b. |
| <i>Protoperus aethiopicus</i> Dipneuste | OVC.Pv. | M.E.T. | Corps denses + chondriome + «Dotterkern» | | GOTTING, 1966 et 1969 |
| <i>Pleuronectes platessa</i> Pleuronectidé | OVC.Pv. | M.E.T. | | | |
| <i>Merlangius merlangus</i> Gadidé | OVC.Pv. | M.E.T. | | | |
| <i>Gobius niger</i> Gobiidé | OVC.Pv. | M.E.T. | Lamelles annelées intranucléaires et intracytoplasmiques | | CALOIANU-JORDACHEL, 1973a |
| <i>Syngnathus sp.</i> Syngnathidé | OVC.Pv. | M.E.T. | | | |
| <i>Enophrys bubalus</i> | OVC.Pv. | M.E.T. | | | |
| <i>Acipenser guldenstadti</i> (sturgeon) | OVC.Pv. | M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome + lamelles annelées + nucléoles + nucléogénèse | | RAIKOVA, 1968, 1970, 1972, 1973 et 1976 CALOIANU-JORDACHEL, 1971a et b ; 1973a et b |
| <i>Acipenser ruthenus</i> (sterlet) | OVC.Pv. | M.E.T. | | | |
| <i>Huso huso</i> (Acipenseridés) | OVC.Pv. | M.E.T. | | | |
| <i>Tinca tinca</i> (tanche) | OVC.Pv. | M.E.T. | Corps denses + chondriome + «ciment intermitochondriaux» + mitochondriogénèse | | CLEROT, 1976a et b |
| <i>Gobio fluviatilis</i> (goujon) Cyprinidés | OVC.Pv. | M.E.T. | | | |
| <i>Tinca tinca</i> Cyprinidé | OVC.Pv. | M.E.T. | Nucléoles + RNP 42S + RNA 5S, 18S, 28 S | | CLEROT et WEGNEZ, 1977 |
| <i>Scyrborhinus cuculus</i> Selacien | OVC.Pv. | M.E.T. | | | |
| <i>Dermogenys pusillus</i> Hémirhamphidé | { OVC.Me. OVC.Pv. | M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome | | FLEGER, 1977 |
| <i>Mugil auratus</i> (golden grey mullet) Mugilidé | { OVC.Me. OVC.Pv. | M.E.T. | Cytologie générale + corps denses + chondriome | | BRUSLE et BRUSLE, 1977 |

CONCLUSION

La rareté en organites surtout membranaires (pauvreté en réticulum et en dictyosomes), la richesse en ribosomes qui leur confère une forte basophilie en microscopie photonique et une densité électronique élevée, et la présence constante de corps denses juxtanucléaires, sont des caractères tout à fait généraux des cellules germinales précoces, tant chez les Poissons que dans les divers groupes zoologiques, en particulier chez les Amphibiens (REED et STANLEY, 1972; KALT, 1973; AL MUKHTAR et WEEB, 1971; CAMBAR et coll., 1970) qui présentent d'intéressantes affinités phylogénétiques avec les Téléostéens.

Une remarquable *unité structurale* et probablement métabolique au niveau des cellules germinales précoces montre qu'à travers la très grande diversité des formes animales, les phénomènes fondamentaux de la différenciation sexuelle et du début de la gamétogenèse sont très voisins d'un organisme à l'autre. Ces événements seraient, d'après EDDY (1974), partiellement influencés par des facteurs inhérents aux cellules germinales.

RÉSUMÉ

Les données de la littérature (70 références) relatives à la connaissance des cellules sexuelles des Poissons étudiées en microscopie électronique ont été analysées.

Les caractères infrastructuraux des cellules germinales primordiales (CGP), des spermatogonies et spermatocytes 1, des ovogonies et ovocytes méiotiques et prévitellogénétiques, rendent compte des étapes de la différenciation sexuelle et de l'activité anabolique précoce.

La comparaison des diverses cytomorphologies fait apparaître l'existence d'un plan d'organisation commun à l'ensemble des Vertébrés et révèle des affinités phylogénétiques entre Téléostéens et Amphibiens.

BIBLIOGRAPHIE

- AL-MUKHTAR, K.A.K. & A.C. WEBB, 1971. An ultrastructural study of primordial germ cells, oogonia and early oocytes in *Xenopus laevis*. *J. Embryol. exp. Morph.*, **26** (2) : 195-217.
- ANDERSON, E., 1964. Cytologic changes during oocyte differentiation and formation of the vitelline envelope in certain Teleost fish. *J. Cell. Biol.*, **23** : 4 A.
- ANDERSON, E., 1967. The formation of the primary envelope during oocyte differentiation in Teleosts. *J. Cell. Biol.*, **35** (1) : 193-212.
- ANDERSON, E., 1968. Cortical alveoli formation and vitellogenesis during oocyte differentiation in the Pipefish, *Syngnathus fuscus*, and the Killefish, *Fundulus heteroclitus*. *J. Morphol.*, **125** : 23-60.
- ANDRÉ, J. & Ch. ROULLER, 1956. L'ultrastructure de la membrane nucléaire des ovocytes de l'Araignée (*Tegenaria domestica*). *Proc. Stockholm conf. Electr. Micr.*, 162-164.
- ANGELIER, N. & J.C. LACROIX, 1975. Complexes de transcription d'origine nucléolaire et chromosomique d'ovocytes de *Pleurodeles walllii* et *P. poireti* (Amphibiens Urodèles). *Chromosoma*, **51** : 323-335.
- AZEVEDO, C., 1976. Intranuclear membranous inclusions in oocytes of a viviparous Teleost (*Xiphophorus helleri*). *J. Cell. Sci.*, **22** : 325-334.
- BAUMEISTER, H.G., 1976. Multiple Nukleolen und RNS-Synthese in der Oogenese von *Brachydanio rerio* (Teleostei). *Zool. Jb. Anat. Bd.*, **95** : 165-185.
- BEAMS, H.W. & R.G. KESSEL, 1973. Oocyte structure and early vitellogenesis in the trout, *Salmo gairdneri*. *Amer. J. Anat.*, **136** (1) : 105-22.
- BILLARD, R., J.E. FLECHON, 1969. Spermatogonies et spermatocytes flagellés chez *Poecilia reticulata* (Téléostéens Cyprinodontiformes). *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **9** (2) : 281-286.
- BRUSLÉ, J., 1971. Les infrastructures germinales mâles précoces. (Gonocytes, spermatogonies et spermatocytes I). *Ann. Biol.*, **10** : 353-402.
- BRUSLÉ, J., 1972. Les infrastructures germinales femelles précoces (Gonocytes, ovogonies et ovocytes I). *Ann. Biol.*, **11** : 505-571.
- BRUSLÉ, S. & J. BRUSLÉ, 1978. An ultrastructural study of early sex-differentiation in *Mugil (Liza) auratus* R. 1810 (Teleost, Mugilidae). *Symp. on reproductive Physiology of fish, Paimpont*, 19-21 sept. *Ann. Biol. anim. Biochim. biophys.*, **18** (5) : 1141-1153.
- CALOIANU-IORDACHEL, M., 1971 a. Données cytochimiques et ultrastructurales sur le cytoplasme des jeunes ovocytes chez l'esturgeon *Huso huso* L. *Rev. Roum. Biol., Sér. Zool.*, **16** (3) : 165-169.
- CALOIANU-IORDACHEL, M., 1971 b. A specific formation occurring in the peripheral cytoplasm of young sturgeon oocytes. *Rev. Roum. Biol., Sér. Zool.*, **16** (6) : 371-373.

- CALOIANU-IORDACHEL, M., 1973 a. Annulate lamellae in fish oocytes. *Rev. Roum. Biol., Ser. Zool.*, **18** (3) : 197-201.
- CALOIANU-IORDACHEL, M., 1973 b. O formatiune deosebita observata in citoplasma ovocitelor de nisetru. *Stud. Cerc. et Biol., Ser. Zool.*, **25** : 127-130.
- CAMBAR, R., DELBOS M. & J.D. GIPOULOUX, 1970. Première observation sur l'infrastructure des cellules germinales à la fin de leur migration dans les crêtes génitales chez les Amphibiens Anoures. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **164** : 1686-1688.
- CARRILLO, M. & S. ZANUY, 1977. Quelques observations sur le testicule chez *Spicara chryselis* C.V. *Investigación Pesq.*, **41** (1) : 121-146.
- CLARK, J.M. & E.M. EDDY, 1975. Fine structural observations on the origin and associations of primordial germ cells of the mouse. *Dev. Biol.*, **47** : 136-155.
- CLÉROT, J.-C., 1971 a. Les ponts intercellulaires du testicule du Gardon : organisation syncytiale et synchronie de la différenciation des cellules germinales. *J. Ultrastruct. Res.*, **37** : 690-703.
- CLÉROT, J.-C., 1971 b. Les ponts intercellulaires dans le testicule des Poissons Cyprinidés. *J. Microsc.*, **11** (1) : 41.
- CLÉROT, J.-C., 1972. Etude autoradiographique de l'incorporation de la phénylalanine tritiée dans les groupements mitochondriaux du spermatoocyte de Tanche. *J. Microsc.*, **14** (2) : 32 a.
- CLÉROT, J.-C., 1973. Mise en évidence, par autoradiographie, d'un transfert de ribonucléoprotéines du noyau vers les groupements mitochondriaux du spermatoocyte de Tanche. *J. Microsc.*, **17** (3) : 39 a-40 a.
- CLÉROT, J.-C., 1976 a. Les groupements mitochondriaux des cellules germinales des Poissons Téléostéens Cyprinidés. 1. Etude ultrastructurale. *J. Ultrastruct. Res.*, **54** : 461-475.
- CLÉROT, J.-C., 1976 b. Les groupements mitochondriaux des auxocytes : structure, formation, composition, rôle dans la biogenèse des mitochondries. *Thèse Doct. Etat, Université de Paris-Sud XI Centre d'Orsay*, A. 1617, 109 pp.
- CLÉROT, J.-C. & R. TOURY, 1974. Isolement d'une fraction enrichie en groupements mitochondriaux à partir de spermatoocytes de Tanche. *J. Microsc.*, **20** (1) : 38 a.
- CLÉROT, J.-C. & R. TOURY, 1975. Le « ciment » des groupements mitochondriaux du spermatoocyte de Tanche : étude ultrastructurale et analyse des protéines et des ARN par électrophorèse en gel de polyacrylamide. *J. Microsc. Biol. Cell.*, **23** (2) : 39 a-40 a.
- CLÉROT, J.C. & M. WEGNEZ, 1977. Etude ultrastructurale et biochimique de l'ovocyte en prévitellogénèse de Vertébrés inférieurs. *Biol. Cell.*, **29** : 23 a.
- COGGINS, L.W., 1973. An ultrastructural and radioautographic study of early oogenesis in the toad *Xenopus laevis*. *J. Cell. Sci.*, **12** : 71-93.
- CUMINGE, D. & R. DUBOIS, 1971. Etude ultrastructurale et autoradiographique de l'organogenèse sexuelle précoce chez l'embryon de Poulet. *Exp. Cell. Res.*, **64** : 243-258.

- CUMINGE, D. & R. DUBOIS, 1974. Embryologie expérimentale. Rôle des glycoprotéines dans la migration chimiotactique des cellules germinales du Poulet, d'après les résultats obtenus avec la Concanavaline A en culture organotypique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **279** : 995-998.
- DENIS, H., 1977. Accumulation du RNA dans les oocytes des Vertébrés inférieurs. *Biol. Cell.*, **28** : 87-92.
- DENOULET, P., J.P. MULLER & N. ANGELIER, 1977. RNA metabolism in Amphibian oocytes. II. Nucleolar preribosomal RNA synthesis. *Biol. Cell.*, **28** : 221-24.
- DOBSON, S. & J.M. DODD, 1977. Endocrine control of the testis in the Dogfish *Scyliorhinus canicula* L. II. Histological and ultrastructural changes in the testis after partial hypophysectomy (ventral lobotomy). *Gen. comp. endocrinol.*, **32** (1) : 53-71.
- DROLLER, M.J. & T.F. ROTH, 1966. An electron microscope study of yolk formation during oogenesis in *Lebistes reticulatus* guppyi. *J. Cell. Biol.*, **28** (2) : 209-232.
- EDDY, E.M., 1974. Fine structural observation on the form and distribution of nuage in germ cells of the Rat. *Anat. Rec.*, **178** (4) : 731-58.
- FICQ, A., 1976. Transition du stade pachytène au stade diplotène de la méiose chez *Xenopus laevis*. Etude cytochimique et autoradiographique. *J. Microsc. Biol. Cell.*, **25** : 7-16.
- FLEGER, Ch., 1977. Electron microscopic studies on the development of the chorion of the viviparous Teleost *Dermogenys pusillus* Hemirhamphidae). *Cell Tissue Res.*, **179** : 255-270.
- FOLLENIUS, E., 1964. Action des rayons X sur la membrane nucléaire des spermatoocytes de *Lebistes reticulatus* R. *Proc. 3th. Eur. Reg. Conf. Prague, Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Tiltbach, ed.*, B, 259-260.
- FOLLENIUS, E., 1965. Cytologie fine des spermatoocytes de l'Epinouche (*Gasterosteus aculeatus*) : échanges nucléo-cytoplasmiques et formation d'amas de mitochondries. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **261** : 4819-4852.
- FRANKE, W.W., U. SCHEER, M.F. TRENDELENBURG, H. SPRING & H. ZENTGRAF, 1976. Absence of nucleosomes in transcriptionally active chromatin. *Cytobiologie*, **13** : 401-434.
- FUJIMOTO, T., A. UKEHIMA & R. KIYOFUJI, 1975. Light- and electron-microscopic studies on the origin and migration of the primordial germ cells in the chick. *Acta anat. Nippon.*, **50** (1) : 22-40.
- FUJIMOTO, T., A. UKESHIMA & R. KIYOFUJI, 1976. The origin, migration and morphology of the primordial germ cells in the chick embryo. *Anat. Rec.*, **185** : 139-154.
- GONDOS, B., P. BHIRALEUS & C.J. HOBEL, 1971. Ultrastructural observations on germ cells in human fetal ovaries. *Amer. J. Obstet. Gynec.*, **110** (5) : 644-652.
- GOTTING, K.-J., 1966. Zur Feinstruktur der Oocyten mariner Teleosteer. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **13** : 118-70.

- GOTTING, K.J., 1969. Zur Feinstruktur der Dotterkerne in den Oocyten mariner Teleosteer. *Verh. zool. Ges. Zool. Anz., suppl.* 32 : 161-8.
- GRIER, H.J., 1975. Aspects of germinal cyst and sperm development in *Poecilia latipinna* (Teleostei : Poeciliidae). *J. Morph.*, 146 : 229-250.
- GRIER, H.J., 1976. Sperm development in the Teleost *Oryzias latipes*. *Cell Tissue Res.*, 168 : 419-431.
- GRONBERG, R. & A. TELKKA, 1968. Juxtannuclear changes during the early spermatogenesis in *Lebistes reticulatus* (Guppy). *Z. Zellforsch. mikrosk. anat.*, 84 : 342-349.
- HARRINGTON R.W., 1974. Sex determination and differentiation in Fishes. In : Control of sex in Fishes. Schreck C.B. Ed. Virginia Polytechn. Inst., 4-12.
- HILGE, V.V., 1975. Geschlechtsreifung und Laichreifung bei Teleosteern - ein Überblick. *Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch.*, 24 : 172-183.
- HOAR, W.S., 1969. Reproduction In : Fish Physiology, Hoar W.S. and Randall D.J. ed., vol. III, Acad. Press N.Y., 1-72.
- HOGAN, J.C., 1973. The fate and fine structure of primordial germ cells in the teleost, *Oryzias latipes*. *J. Cell. Biol.*, 59 (2) : 146 a.
- HOLSTEIN, A.F., 1969. Zur Frage der lokalen Steuerung der Spermatogenese beim *Dornhai* (*Squalus acanthias* L.). *Z. Zellforsch., mikrosk. anat.*, 93 : 265-281.
- HOSOKAWA, K., 1973. Formation of the ovarian wall in young of the Medaka. *Jpn J. Ichtyol.*, 20 (3) : 185-188.
- HUBERT, J., 1974. Ultrastructure des gonocytes primordiaux du Lézard des murailles (*Lacerta muralis* Laur.) et du Lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.). Comparaison avec le Lézard vivipare (*Lacerta vivipara* J.). *Arch. Anat. Histol. Embryol.*, 57 : 259-268.
- HUBERT, J., 1975. Cytologie des gonocytes au cours du développement embryonnaire. Etude chez plusieurs Reptiles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 100 (4) : 647-648.
- HUBERT, J., 1976. Ultrastructure des ébauches gonadiques du Lézard vivipare (*Lacerta vivipara* Jacquin) pendant la période de colonisation par les gonocytes. *Arch. Anat. Microsc.*, 65 (4) : 241-254.
- IONESCU-VARO, M., 1973. La microscopie électronique des histones dans l'oogenèse de *Carassius auratus* par réaction de l'argent ammoniacal. *Rev. Roum. Biol., Ser. Zool.*, 18 (6) : 415-417.
- KALT, M.R., 1973. Ultrastructural observations on the germ line of *Xenopus laevis*. *Z. Zellforsch. mikrosk. anat.*, 138 (1) : 41-62.
- KANOBDEE, D., 1975. Oogenesis in the goldfish (*Carassius auratus* L.) with particular reference to mitochondriogenesis. *Ph. D. Thesis, University of Southampton U.K.*, 255 pp.
- KEMP, N.E., 1958. Protoplasmic bridges between oocytes and follicle cells in Vertebrates. *Anat. Rec.*, 130 : 324.
- KEMP, N.E. & M.D. ALLEN, 1956. Electron microscopy of growing oocytes of *Fundulus*. *Anat. Rec.*, 124 : 461.

- KEMP, N.E. & E. HIBBARD, 1957. Protoplasmic bridges between follicle cells and developing oocytes of *Fundulus heteroclitus*. *Biol. Bull.*, **113** : 329.
- LIVNI, N., 1971. Ovarian histochemistry of the fishes *Cyprinus carpio*, *Mugil capito* and *Tilapia aurea* (Teleostei). *Histochem. J.*, **3** : 405-414.
- MCGREGOR, H.C., 1972. The nucleolus and its genes in Amphibian oogenesis. *Biol. Rev.*, **47** (2) : 177-210.
- MATTEI, C., C. BOISSON & X. MATTEI, 1967. Présence de lamelles annelées dans les spermatocytes de *Lycodontis afer* (Muraenidae). *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **161** (8-9) : 1761-1763.
- MAZABRAUD, A. M. WEGNEZ & H. DENIS, 1975. Biochemical research on oogenesis. RNA accumulation in the oocytes of Teleosts. *Dev. Biol.*, **44** : 326-332.
- NATH, V., 1962. Correlation between the findings of light and electron microscopy in fish oogenesis. *Res. Bull. Panjab Univ. Sci.*, **18** : 29-40.
- PORTE, A. & E. FOLLENIUS, 1960. La spermiogenèse chez *Lebistes reticulatus*. *Bull. Soc. zool., Fr.*, **85** : 82-88.
- PORTE, A. & J.P. ZAHND, 1962. Ultrastructure de la zone périnucléaire du cytoplasme de l'ovocyte jeune chez deux Téléostéens. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **156** : 912-914.
- RAIKOVA, E.V., 1968. Morphology of nucleoli during the oocyte growth in Acipenseridae. *Zh. obshch. Biol.*, **29** : 316-333.
- RAIKOVA, E.V., 1970. The ultrastructure of oogonia of the Volga sturgeon, *Acipenser guldenstadti*. *Tsitologiya*, **12** : 827-833.
- RAIKOVA, E.V., 1972. Ultrastructure of sturgeon oocytes at the end of previtellogenesis. I. Nuclear ultrastructure. *Ontogenez*, **3** : 77-83.
- RAIKOVA, E.V., 1973. Ultrastructure of sturgeon oocytes at the end of previtellogenesis. II. Fine structure of the cytoplasm. *Cytology USSR*, **15** (11) : 1352-1361.
- RAIKOVA, E.V., 1976. Evolution of the nucleolar apparatus during oogenesis in Acipenseridae. *J. Embryol. exp. Morph.*, **35** : 667-687.
- REED, S.C. & H.P. STANLEY, 1972. Fine structure of spermatogenesis in the south african clawed toad *Xenopus laevis* D. *J. Ultrastruc. Res.*, **41** (3-4) : 277-295.
- REINBOTH, R., 1975. Intersexuality in the animal Kingdom. Springer-Verlag Berlin. 449 pp.
- REMACLE, C., P. DELAERE, F. HARRISSON & P. JACQUET, 1977. Contributions à l'étude de la différenciation des cellules germinales des Poissons Téléostéens. *Investigación Pesq.*, **41** (1) : 39-65.
- RUSO, J. & A. PISANO, 1973. Some ultrastructural characteristics of *Platyopocilus maculatus* spermatogenesis. *Boll. Zool.*, **40** : 201-207.
- SATO, N., 1974 a. An ultrastructural study of sex differentiation in the teleost *Oryzias latipes*. *J. Embryol. exp. Morph.*, **32** (1) : 195-215.

- SATOH, N., 1974 b. Intercellular bridges between oocytes in the developing ovary of the Teleost, *Oryzias latipes*. *Annot. zool. Jpn*, **47** (4) : 215-219.
- SATOH, N., 1974 c. Intercellular bridges between oocytes in the developing ovary of the Teleost *Oryzias latipes*. *Zool. Mag. Tokyo*, **83** (4) : 467.
- SATOH, N. et N. EGAMI, 1973. Preliminary report on sex differentiation in germ cells of normal and transplanted gonads in the fish, *Oryzias latipes*. *Genetics and Mutagenesis of Fish*. J.H. SCHRODER ed. Springer-Verlag Berlin, 29-32.
- SCHARRER, B. & S. WURZELMANN, 1967. Ultrastructural study of nucleolar activity in oocytes of the lungfish : *Protopterus aethiopicus*. *Anat. Rec.*, **157** : 316.
- SCHARRER, B. & S., WURZELMANN, 1969 a. Ultrastructural study on nuclear-cytoplasmic relationships in oocytes of the african lungfish, *Protopterus aethiopicus*. I. Nucleolo-cytoplasmic pathways. *Z. Zellforsch. mikrosk. anat.*, **96**, 325-343.
- SCHARRER, B. & S. WURZELMANN, 1969 b. Ultrastructural study on nuclear-cytoplasmic relationships in oocytes of the african lungfish, *Protopterus aethiopicus*. II. The microtubular apparatus of the nuclear envelope. *Z. Zellforsch. mikrosk. anat.*, **101** : 1-10.
- SCHAEER U., M.F. TRENDELENBURG & W.W. FRANKE, 1975. Effects of actinomycin D on the association of newly formed ribonucleoproteins with the cistrons of ribosomal RNA in *Triturus* oocytes. *J. Cell Biol.*, **65** : 163-179.
- SCHAEER U., M.F. TRENDELENBURG & W.W. FRANKE, 1976. Regulation of transcription of ribosomal RNA-genes during Amphibian oogenesis. In : *Progress in differentiation research*, MULLER-BERAT et al., ed., North-Holland Publ. Comp., 105-118.
- SCHAEER U., M.F. TRENDELENBURG, G. KROHNE & W.W. FRANKE, 1977. Lengths and patterns of transcriptional units in the amplified nucleoli of oocytes of *Xenopus laevis*. *Chromosoma*, **60** : 147-167.
- SCHJEIDE, O.A., T. NICHOLLS & G. GRAHAM, 1972. Annulate lamellae and chromatoid bodies in the testes of a Cyprinid fish (*Pimephales notatus*). *Z. Zellforsch. mikrosk. anat.*, **129** : 1-10.
- SOMMERVILLE, J. & D.B. MALCOLM, 1976. Transcription of genetic information in Amphibian oocytes. *Chromosoma*, **55** : 183-208.
- SPIEGELMAN M. & D. BENNETT, 1973. A light- and electron-microscopic study of primordial germ cells in the early mouse embryo. *J. Embryol. exp. Morph.*, **30** (1) : 97-118.
- ULRICH, E., 1969. Etude des ultrastructures au cours de l'ovogenèse d'un poisson téléostéen, le Danio, *Brachydanio rerio*. *J. Microsc.*, **8** : 447-478.
- UPADHYAY, S.N., 1977. Morphologie des gonades immatures et étude expérimentale de l'induction de la gamétogenèse chez la Truite arc-en-ciel juvénile (*Salmo gairdneri* R.), *Thèse Doct. Sci. Univ. Paris VI*, 111 pp. + pl.

- VARO, M.I. & M. VLAD, 1972. Vergleichende Topochemie der basischen Proteine im Verlauf der Oogenese. *Rev. Roum. Biol., Ser. Zool.*, **17** : (3) : 175-187.
- VIVIEN, J.H., 1964. Origine de la lignée germinale chez les Poissons. Dans « L'origine de la lignée germinale chez les Vertébrés et chez quelques groupes d'Invertébrés ». WOLFF Et. Ed. Paris, 283-308.
- VLAD, M., 1976. Nucleolar DNA in oocytes of *Salmo irideus* (Gibbons). *Cell. Tissue Res.*, **167** : 407-424.
- WEBB, A.C., 1976. An autoradiographic study of tritiated uridine incorporation into the larval ovary of *Xenopus laevis*. *Anat. Rec.*, **184** : 285-300.
- WEGMANN, I. & K.J. GOTTING, 1971. Untersuchungen zur Dotterbildung in den Oocyten von *Xiphophorus helleri* (Heckel, 1848) (Teleostei, Poeciliidae). *Z. Zellforsch. mikrosk. anat.*, **119** : 405-433.
- ZAHND J.P. & A. PORTE, 1962. Sur un aspect particulier du reticulum cytoplasmique et ses rapports avec le chondrione dans les très jeunes ovocytes d'un Poecilidé : *Mollienesia sphenops*. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **255** : 3037-8.
- ZAHND J.P. & A. PORTE, 1966. Signes morphologiques de transfert de matériel nucléaire dans le cytoplasme des ovocytes de certaines espèces de Poissons. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **262** : 1977-78.
- YAMAMOTO, M., 1964. Electron microscopy of fish development. III. Changes in the ultrastructure of the nucleus and cytoplasm of the oocyte during its development in *Oryzias latipes*. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, **10** (2) : 335-346.
- YAMAMOTO, T., 1969. Sex differentiation. In : Fish Physiology, vol. III, HOAR W.S., RANDALLS D.J. Ed. Acad. Press, New York, London, 117-175.
- YAMAMOTO, K. & H. ONOZATO, 1965. Electron microscope study on the growing oocyte of the goldfish during the first growth phase. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **13** : 79-106.
- ZAMBONI, L. & H. MERCHANT, 1973. The fine morphology of mouse primordial germ cells in extragonadal locations. *Am. J. Anat.*, **137** : 299-336.

Reçu le 21 novembre 1977

**APPLICATION
DE L'ANALYSE CANONIQUE DISCRIMINANTE
À LA RÉVISION DU GENRE *HARPAGIFER*
(TÉLÉOSTÉENS, NOTOTHÉNIIFORMES)**

par J.-C. HUREAU (1), J. LOUIS (2), A. TOMO (3) et C. OZOUF (1)

(avec la collaboration technique de J. DEVAUX (2))

(1) *Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée,
Muséum national d'Histoire naturelle,
43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05*

(2) *C.N.R.S., Laboratoire de Génétique évolutive et Biométrie,
91190 Gif-sur-Yvette*

(3) *Instituto Antartico Argentino,
Cerrito 1248, Buenos Aires, Argentine*

ABSTRACT

The genus *Harpagifer* has a circum-antarctic distribution and has been previously divided in three species and several subspecies. The authors have been able to study specimens from all the localities where the genus has been recorded. By the means of the canonical analysis of Seal and with the complementary help of classical taxonomy, they recognized the following taxa : *Harpagifer antarcticus*, *H. bispinis*, *H. georgianus georgianus*, *H. georgianus palliolatus*, *H. kerguelensis* and *H. spinosus* n. sp.

Le genre *Harpagifer* Richardson, 1844 a une distribution géographique circumantarctique (Fig. 1) et a généralement été divisé en trois espèces, *H. bispinis* (Bloch-Schneider, 1801), *H. palliolatus*

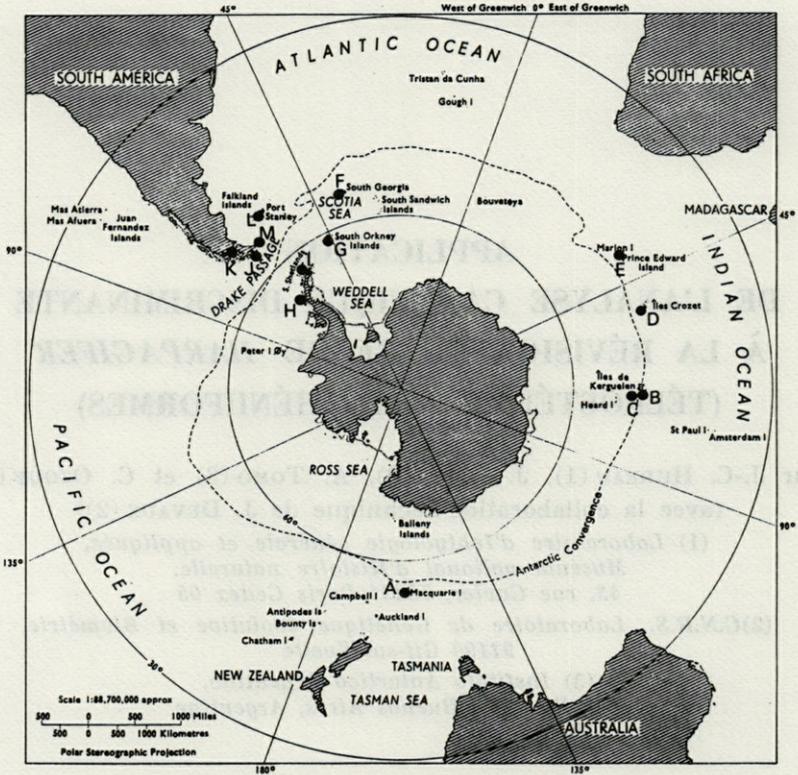


FIG. 1. — Provenance des échantillons d'*Harpagifer* étudiés.

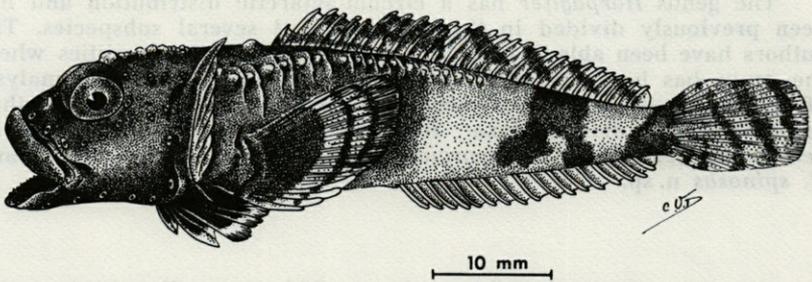


FIG. 2. — *Harpagifer antarcticus* : vue latérale.

Richardson, 1845 et *H. georgianus* Nybelin, 1947. NYBELIN (1947 : 32-43) divise *Harpagifer bispinis* en cinq sous-espèces : la sous-espèce nominale *H. bispinis bispinis*, les deux nouveaux taxa *H.b. antarcticus* (Fig. 2) et *H.b. kerguelensis* et les deux espèces ramenées au rang de sous-espèces *H.b. palliolatus* et *H.b. georgianus*. Dans la même publication (1947 : 71-74), NYBELIN, après un réexamen de nouveaux spécimens, rattache les sous-espèces *georgianus*, *antarcticus* et *marionensis* à l'espèce *Harpagifer georgianus*; il considère *palliolatus* comme une espèce nominale et hésite à rattacher *kerguelensis* à l'une des trois espèces nominales. ANDRIASHEV (1965) reconnaît les trois sous-espèces *H.g. georgianus*, *H.g. antarcticus* et *H. g. kerguelensis*, tandis qu'HUREAU et TOMO (1978) élèvent *H. kerguelensis* au rang d'espèce et estiment que les populations des îles Crozet forment un taxon indépendant. Face à ce foisonnement d'unités taxinomiques, nous avons tenté au moyen de l'analyse canonique discriminante de faire une étude de taxinomie numérique sur ce groupe très particulier : la répartition géographique du genre et l'isolement de chaque population (espèce ou sous-espèce) rendent son étude singulièrement intéressante. Les individus adultes sont de petite taille (au maximum 90 mm de longueur standard) et vivent par faible profondeur, depuis le littoral sous quelques centimètres d'eau jusqu'à 180 mètres maximum. A priori les différentes zones de captures sont isolées et il est difficile d'imaginer un mélange des populations, si ce n'est au moyen des paquets d'algues (*Macrocystis* sp.) entraînés par les courants circumantarctiques. Les œufs de ces Poissons sont benthiques, ce qui ne facilite pas leur dispersion.

Le but de notre étude était donc de vérifier la validité des divers taxons décrits, ainsi que leur niveau taxinomique et leurs rapports éventuels.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a porté sur un ensemble de 180 individus prélevés en de nombreuses stations réparties dans toutes les régions où le genre *Harpagifer* est connu. Ces stations ont été regroupées par aires restreintes (îles, archipels, zones côtières délimitées), de façon à n'avoir que 13 unités taxinomiques opérationnelles (UTO) désignées par les lettres A à M (Tabl. I).

Les tailles extrêmes des individus étudiés se répartissent de 22,8 à 90 mm. Les tailles sont sensiblement comparables dans les différentes UTO, cependant il faut remarquer la taille beaucoup plus grande (environ 20 mm sur les moyennes) des individus

TABLEAU I
Provenance et effectifs des différentes UTO et tailles (longueur standard SL) des individus

| UTO | Provenance | Effectifs | Tailles (SL) en mm | | |
|-----|---------------------------------|-----------|--------------------|------|------|
| | | | min. | max. | moy. |
| A | Iles Macquarie | 1 | - | - | 30 |
| B | Iles Kerguelen (littoral) | 14 | 40,3 | 67,4 | - |
| C | Iles Kerguelen (profondeurs) | 46 | 40,6 | 60,6 | - |
| D | Iles Crozet | 27 | 47,5 | 72,2 | 59,8 |
| E | Ile Marion | 2 | 48 | 49,5 | 48,7 |
| F | Géorgie du Sud | 3 | 29 | 76,7 | 55,2 |
| G | Orcades du Sud | 6 | 44 | 75 | 56,8 |
| H | Péninsule Antarctique | 14 | 68 | 90 | 79 |
| I | Shetland du Sud | 1 | - | - | 82,9 |
| J | Cap Horn et Canal du Beagle | 20 | 22,8 | 67,1 | 51,9 |
| K | Détroit de Magellan + Patagonie | 27 | 33 | 71 | 53 |
| L | Iles Falkland (Malouines) | 17 | 46,5 | 75,3 | 59,2 |
| M | Ile des Etats | 2 | 49 | 51 | 50 |

TABLEAU II
Caractères utilisés

| | |
|---|--|
| 1 : Longueur standard SL | 12 : Longueur du museau |
| 2 : Longueur totale TL | 13 : Nombre de rayons à l'anale A |
| 3 : Longueur de la tête HL | 14 : Nombre de rayons à la dorsale D ₁ |
| 4 : Hauteur du corps BD | 15 : Nombre de rayons à la dorsale D ₂ |
| 5 : Espace interorbitaire IO | 16 : Nombre de rayons à la pectorale P |
| 6 : Largeur du corps BW | 17 : Nombre de vertèbres dorsales VT ₁ |
| 7 : Distance prédorsale Sn-D ₁ | 18 : Nombre de vertèbres caudales VT ₂ |
| 8 : Distance prédorsale Sn-D ₂ | 19 : Nombre de pores sur la ligne latérale l.1 |
| 9 : Distance préanale Sn-A | 20 : Nombre de branchiospines sur l'arc antérieur Br |
| 10 : Distance préventrale Sn-V | |
| 11 : Distance prépectorale Sn-P | |

provenant de la Péninsule antarctique et des îles Shetlands (H et I), c'est-à-dire des deux régions les plus méridionales situées dans la province antarctique haute, alors que les autres UTO proviennent de régions plus nordiques, donc plus tempérées, (province antarctique basse, province magellanique et province Kerguelen-Macquarie) (HUREAU, 1973).

Les 20 caractères utilisés sont indiqués dans le tableau II. Les mensurations ont été faites au 1/10 mm près, toujours dans les mêmes conditions : la longueur de la tête a toujours été mesurée depuis la pointe du museau jusqu'à l'os operculaire; toutes les mesures faisant intervenir la pointe du museau (3, 5, 7, 8, 9, 10, et 11) sont prises à partir de la symphyse de la mâchoire supérieure; la longueur du museau (12) est mesurée entre cette symphyse et le bord antérieur de l'œil; la hauteur du corps (4) est mesurée au niveau du premier rayon de la nageoire anale.

La méthode utilisée a été l'analyse discriminante ou analyse canonique de H. Seal (1964). Le programme BMD 07M donne en projection plane les positions respectives des points représentatifs des individus ainsi que le point moyen de chaque UTO. De plus nous avons calculé les distances euclidiennes entre les points moyens. Les données brutes sont normées, c'est-à-dire centrées et réduites pour éviter les effets d'échelles; le même programme classe les caractères selon leur pouvoir discriminant (DAGET *et al.*, 1977).

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Une première analyse a pris en compte les 13 UTO et les 20 caractères. Sur le plan défini par les deux premiers axes qui absorbent respectivement 34,73 % et 24,84 % de l'information, soit 59,57 % au total, les projections des UTO se séparent en plusieurs groupes : tout d'abord les individus de la Péninsule antarctique (H) sont nettement isolés de tous les autres; ensuite, trois groupes peuvent être considérés : BCDI, JKMG et AEFL (Fig. 3). Sur la figure 3, seuls les points moyens de chaque UTO sont notés, l'ensemble de l'aire couverte par les projections des points représentatifs des individus de chaque UTO étant représenté par un polygone. Les projections des points des UTO B, C, D, et I ont été représentées par un seul polygone pour clarifier la figure. L'UTO I ne comportant qu'un seul individu, il n'a pas été traité avec l'ensemble des UTO B, C et D car il ne peut être considéré comme un groupe défini par une moyenne et une variance. De ce fait, le vecteur décrivant l'individu a été projeté *a posteriori*, après calcul, dans l'espace défini par tous les autres groupes. Il en est de même pour l'UTO A.

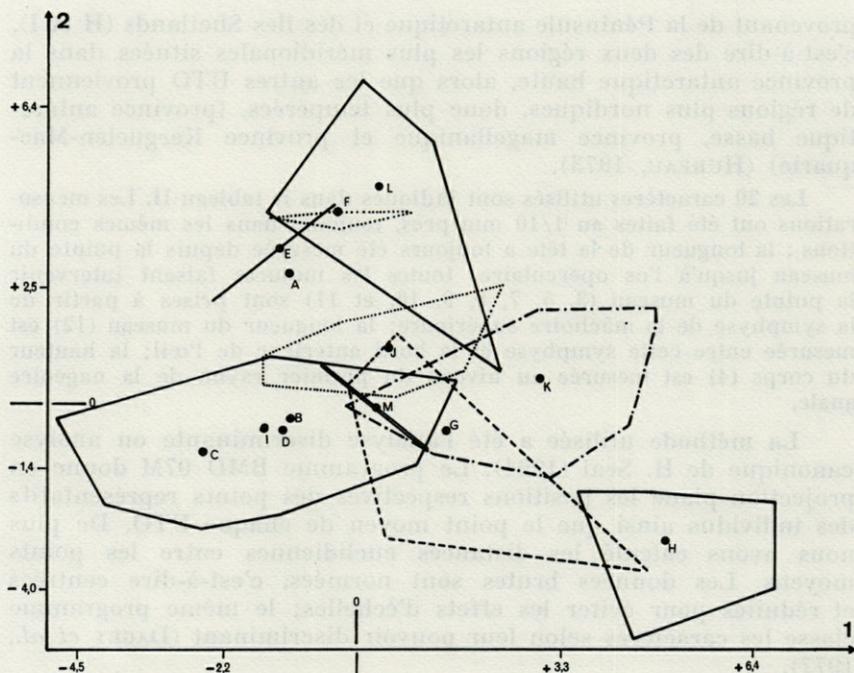


FIG. 3. — Projection des points moyens et des polygones représentant les 13 UTO sur le plan des axes 1 et 2. 1^{re} analyse : 13 UTO et 20 caractères. Les UTO B, C, D et I ne sont représentés que par un seul polygone.

Les axes 1 et 3 qui absorbent ensemble 55,90 % de l'information et les axes 2 et 3 (21,17 % de l'information) ne permettent pas d'obtenir une bonne séparation des UTO. Ces graphiques ne sont pas reproduits ici.

Au cours de l'analyse, les 20 caractères ont été classés d'après leur pouvoir discriminant décroissant dans l'ordre suivant : 19, 5, 6, 17, 18, 4, 3, 2, 7, 15, 12, 16, 11, 14, 10, 8, 20, 9, 13 et 1. Ce classement est celui des valeurs décroissantes du rapport des variances intra-UTO à la variance inter-UTO. Enfin le reclassement des 180 individus d'après leur distance aux points moyens des 13 UTO a donné les résultats figurant dans le tableau III. On constate qu'aucun individu du groupe B C, D ne peut être confondu avec les individus des autres groupes. Seuls deux individus, l'un du groupe JKMG, l'autre groupe AEFL (entre parenthèses dans le tableau) peuvent être confondus avec les UTO H d'une part, G d'autre part. L'unique individu des Shetlands (I) est confondu avec ceux de Kerguelen (C) et un individu des Falklands (L) est confondu avec ceux de Georgie (F).

Le groupe GI est plus proche du groupe BCD (distance moyenne 3,15) que des deux autres groupes JKM (4,85) et AEFL (5,05). Le groupe JKM est plus proche du groupe BCD (3,77) que du groupe AEFL (4,87). Enfin le groupe AEFL est assez éloigné du groupe BCD (distance 4,91).

D'après la première analyse, nous avons montré une bonne homogénéité du groupe BCD (populations de Kerguelen et Crozet). Afin de préciser les relations entre ces trois UTO, une seconde analyse a été faite sur ce groupe, et la figure 4 représente les projections sur les axes 1 et 2 des points moyens et des polygones représentatifs des trois UTO. Ces deux axes extraient respectivement 68,44 % et 31,56 % de l'information, soit 100 % au total. La séparation des trois UTO est remarquable. Au cours de cette seconde analyse, les 20 caractères ont été classés d'après leur pouvoir discriminant décroissant dans l'ordre suivant : 15, 14, 18, 5, 20, 6, 12, 3, 10, 7, 8, 19, 17, 16, 2, 9, 4, 13, 11 et 1. L'ordre est différent de celui obtenu au cours de la première analyse, mais c'est normal car les caractères qui discriminent le mieux les trois UTO B, C et D, ne sont pas forcément ceux qui discriminaient l'ensemble des treize UTO.

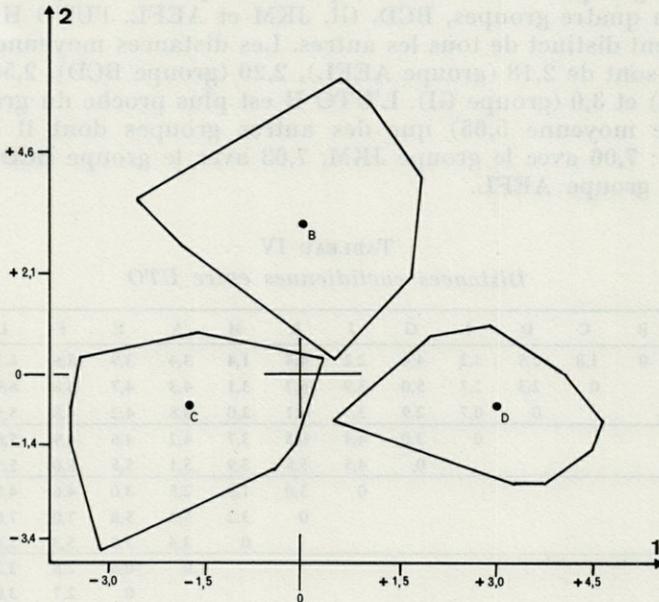


FIG. 4. — Projection des points moyens et des polygones représentant les UTO B, C et D sur le plan des axes 1 et 2 (2^e analyse : 3 UTO et 20 caractères).

Cependant il est intéressant de noter que dans les 10 premiers caractères, six sont communs aux deux analyses : espace-interorbitaire (5), largeur du corps (6), nombre de vertèbres caudales (18), longueur de la tête (3), distance prédorsale (7) et nombre de rayons à la deuxième nageoire dorsale (15).

Le reclassement des 87 individus des UTO B, C et D d'après leur distance aux points moyens a donné les résultats figurant au tableau V. On constate qu'un seul individu de l'UTO B et un seul individu de l'UTO D peuvent être confondus avec les individus de l'UTO C. Le calcul des distances euclidiennes (Tabl. V) entre ces trois UTO montre que l'UTO D est à une distance des UTO B et C supérieure à la distance séparant les UTO B et C l'une de l'autre. Nous en concluons qu'au sein du groupe BCD il existe deux unités taxinomiques distinctes et deux seulement, à savoir BC d'une part, D de l'autre. Autrement dit les deux populations de Kerguelen (littorale et profonde) ne constituent qu'un seul taxon et les populations des îles Crozet appartiennent à un taxon indépendant.

TABLEAU V

Reclassement des 87 individus (3 UTO) et distances euclidiennes entre UTO

| | Reclassement | | | | Distances | | |
|---|--------------|----|----|-------|-----------|-----|-----|
| | B | C | D | Total | B | C | D |
| B | 13 | 1 | 0 | 14 | 0 | 4,2 | 4,8 |
| C | 0 | 46 | 0 | 46 | | 0 | 4,7 |
| D | 0 | 1 | 26 | 27 | | | 0 |
| | | | | 87 | | | |

En résumé, cette analyse canonique discriminante nous permet de distinguer un certain nombre de taxa :

Harpagifer antarcticus, provenant de la Péninsule antarctique (UTO H) constitue sans aucun doute une espèce indépendante.

Harpagifer bispinis, provenant du Cap Horn, de Patagonie, et de l'île des Etats (UTO J, K et M) forme une espèce individualisée.

Harpagifer georgianus, de Géorgie du Sud, des îles Falkland, Marion et Macquarie (UTO F, L, E et A.) forme un ensemble homogène que la taxinomie classique va nous permettre de subdiviser en deux sous-espèces (*vide infra*) : *H. g. georgianus* et *H. g. palliolatus*. La sous-espèce *marionensis* est placée en synonymie avec

H. g. georgianus. Harpagifer kerguelensis (UTO B et C) regroupe les deux populations provenant des îles Kerguelen.

Enfin nous pensons nécessaire d'élever au rang d'espèce l'UTO D pour lequel nous proposons le nom de *Harpagifer spinosus* n. sp. (*vide infra*).

DISCUSSION

Le tableau VI regroupe les résultats des mensurations et des observations faites sur les 13 populations étudiées : pour les caractères métriques, les chiffres correspondent aux moyennes des mensurations exprimées en pourcentages de la longueur standard moyenne; pour les caractères méristiques il s'agit de la moyenne des valeurs observées.

TABLEAU VI

Caractères mesurés sur les 13 UTO (pour les abréviations, voir tableaux I et II). Caractères métriques : moyennes des mensurations en pourcentages de la longueur standard moyenne. Caractères méristiques : moyenne des valeurs observées

| UTO | B | C | D | I | G | J | K | M | A | E | F | L | H |
|--------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| CARACTÈRES | | | | | | | | | | | | | |
| MÉTRIQUES | | | | | | | | | | | | | |
| HL | 32,1 | 31,4 | 32,9 | 32,4 | 30,8 | 32,6 | 30,1 | 31,0 | 42,0 | 40,0 | 37,8 | 37,6 | 27,3 |
| BD | 18,7 | 18,0 | 16,6 | 20,3 | 23,4 | 17,9 | 19,4 | 24,0 | 18,0 | 19,5 | 24,2 | 22,1 | 21,0 |
| IO | 7,2 | 7,2 | 7,8 | 8,2 | 8,4 | 7,1 | 5,5 | 6,4 | 8,0 | 7,1 | 8,8 | 9,1 | 7,3 |
| BW | 25,0 | 23,1 | 22,2 | 27,1 | 22,2 | 23,8 | 26,2 | 25,0 | 20,0 | 19,9 | 25,3 | 26,6 | 23,9 |
| Sn-D ₁ | 31,5 | 33,0 | 32,6 | 33,3 | 30,5 | 33,6 | 29,6 | 35,0 | 33,0 | 33,2 | 34,3 | 33,9 | 27,3 |
| Sn-D ₂ | 43,3 | 42,5 | 41,9 | 43,2 | 40,8 | 43,3 | 42,1 | 47,0 | 45,0 | 42,5 | 44,5 | 46,9 | 38,0 |
| Sn-A | 53,0 | 52,2 | 50,5 | 55,2 | 51,2 | 54,4 | 53,0 | 56,0 | 53,0 | 52,3 | 55,9 | 55,3 | 49,9 |
| Sn-V | 28,5 | 27,7 | 25,2 | 24,1 | 28,0 | 26,6 | 23,9 | 27,0 | 27,0 | 25,6 | 28,3 | 26,8 | 21,0 |
| Sn-P | 36,6 | 37,1 | 37,4 | 37,0 | 36,6 | 37,1 | 34,5 | 35,0 | 40,0 | 37,9 | 38,4 | 38,1 | 31,6 |
| Sn | 9,4 | 9,9 | 9,8 | 11,8 | 9,8 | 9,7 | 7,3 | 9,0 | 10,0 | 8,6 | 11,0 | 10,1 | 7,7 |
| MÉRISTIQUES | | | | | | | | | | | | | |
| A | 17,7 | 17,5 | 18,0 | 18,0 | 17,3 | 17,4 | 17,8 | 18,0 | 18,0 | 18,0 | 17,3 | 17,5 | 17,4 |
| D ₁ | 3,5 | 4,0 | 3,9 | 4,0 | 4,2 | 3,4 | 3,3 | 4,0 | 4,0 | 3,5 | 4,0 | 3,5 | 4,1 |
| D ₂ | 23,0 | 22,3 | 23,3 | 23,0 | 23,0 | 23,0 | 23,4 | 22,5 | 24,0 | 23,5 | 22,3 | 22,3 | 21,6 |
| P | 15,6 | 16,1 | 16,6 | 16,0 | 16,5 | 15,0 | 14,3 | 15,0 | 16,0 | 16,5 | 15,0 | 15,3 | 15,9 |
| VT ₁ | 11,9 | 11,5 | 11,8 | 13,0 | 11,1 | 11,8 | 11,4 | 11,5 | 10,0 | 11,0 | 10,0 | 10,6 | 12,0 |
| VT ₂ | 23,3 | 23,2 | 24,1 | 23,0 | 24,0 | 23,5 | 23,4 | 24,0 | 24,0 | 23,0 | 23,7 | 23,6 | 23,9 |
| l.l. | 20,1 | 20,8 | 19,1 | 19,0 | 16,5 | 14,5 | 15,1 | 17,0 | 19,0 | 17,0 | 16,7 | 14,6 | 16,2 |
| Br | 7,3 | 7,6 | 8,3 | 7,0 | 7,3 | 7,7 | 7,4 | 7,5 | 8,0 | 8,0 | 8,0 | 8,1 | 8,0 |

Les observations ainsi regroupées permettent de confirmer ou de préciser les résultats de l'analyse canonique. C'est ainsi que si l'on prend le caractère 3 (longueur de la tête), on constate qu'*Har-*

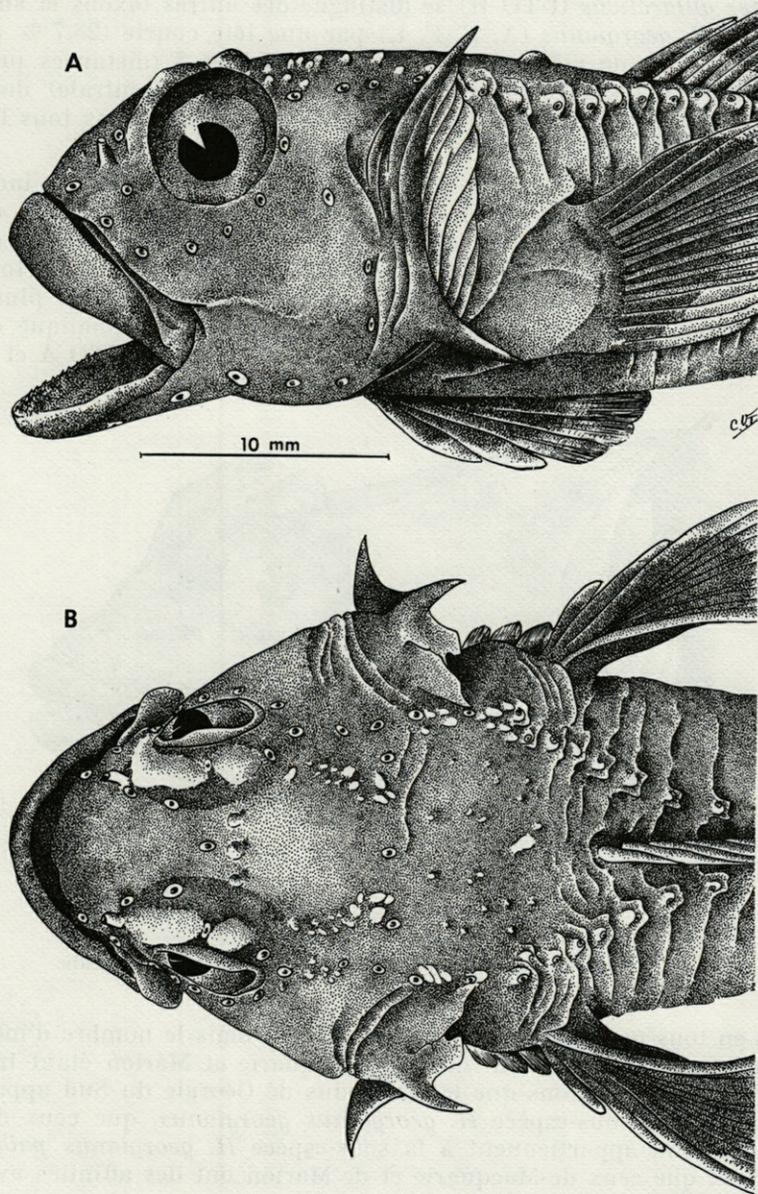


FIG. 5. — *Harpagifer antarcticus*. A : tête en vue latérale; B : tête vue de dessus.

pagifer antarcticus (UTO H) se distingue des autres taxons et surtout de *H. georgianus* (A, E, F, L) par une tête courte (23,7 % de SL). Il en est de même pour les caractères 7 et 8 (distances pré-dorsales), 9 (distance préanale) et 10 (distance préventrale) dont les valeurs sont plus faibles chez *H. antarcticus* que dans tous les autres taxons (Fig. 5, A et B).

Au sein du groupe A, E, F, L, (*Harpagifer georgianus*), les individus provenant des îles Falkland se distinguent nettement de ceux provenant de Georgie du Sud par un nombre plus faible de pores sur la ligne latérale (en moyenne 14,6 contre 16,7) et surtout par la présence au-dessus des yeux d'un véritable tentacule pluri-lobé et par la transformation des pores du système céphalique en tubes plus ou moins allongés (Fig. 6). Les deux autres UTO A et E

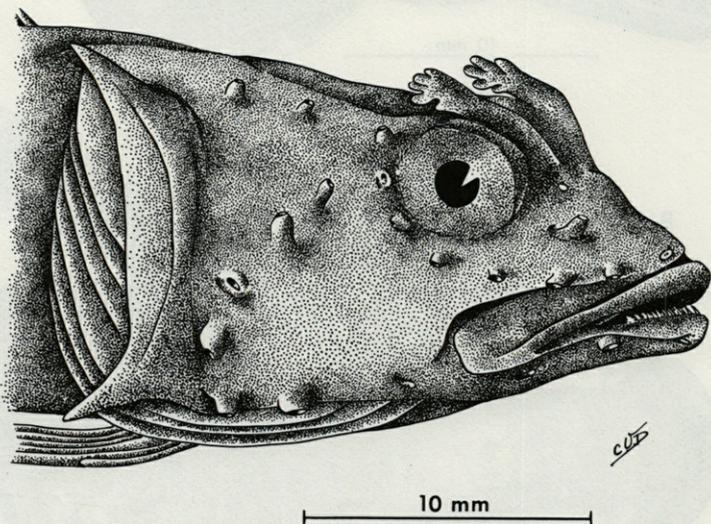


FIG. 6. — *Harpagifer georgianus palliolatus* : tête en vue latérale.

sont en tous points très proches de l'UTO F mais le nombre d'individus examinés provenant des îles Macquarie et Marion étant très faible nous concluons que les individus de Géorgie du Sud appartiennent à la sous-espèce *H. georgianus georgianus*, que ceux des îles Fakland appartiennent à la sous-espèce *H. georgianus palliolatus*, et que ceux de Macquarie et de Marion ont des affinités avec *H. g. georgianus*.

Il convient de restreindre l'espèce *H. bispinis* (Fig. 7, A et B) aux populations de l'extrémité australe de l'Amérique du Sud

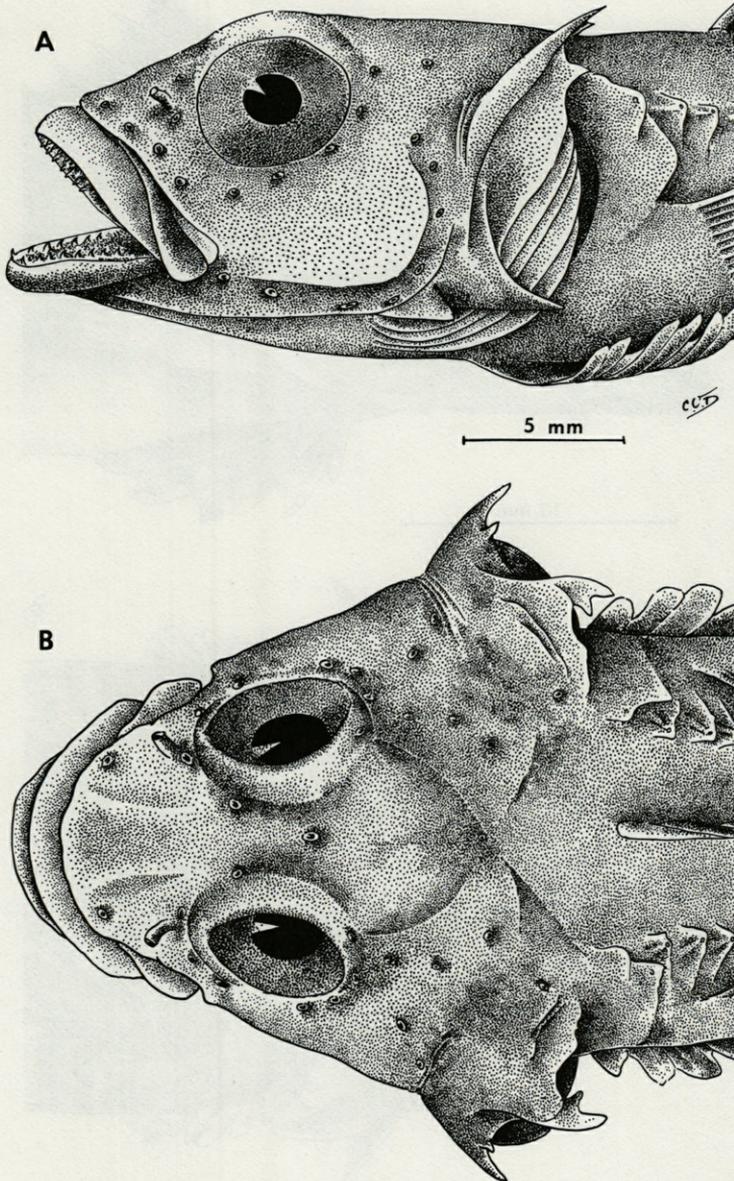


FIG. 7. — *Harpagifer bispinis*. A : tête en vue latérale; B : tête vue de dessus.

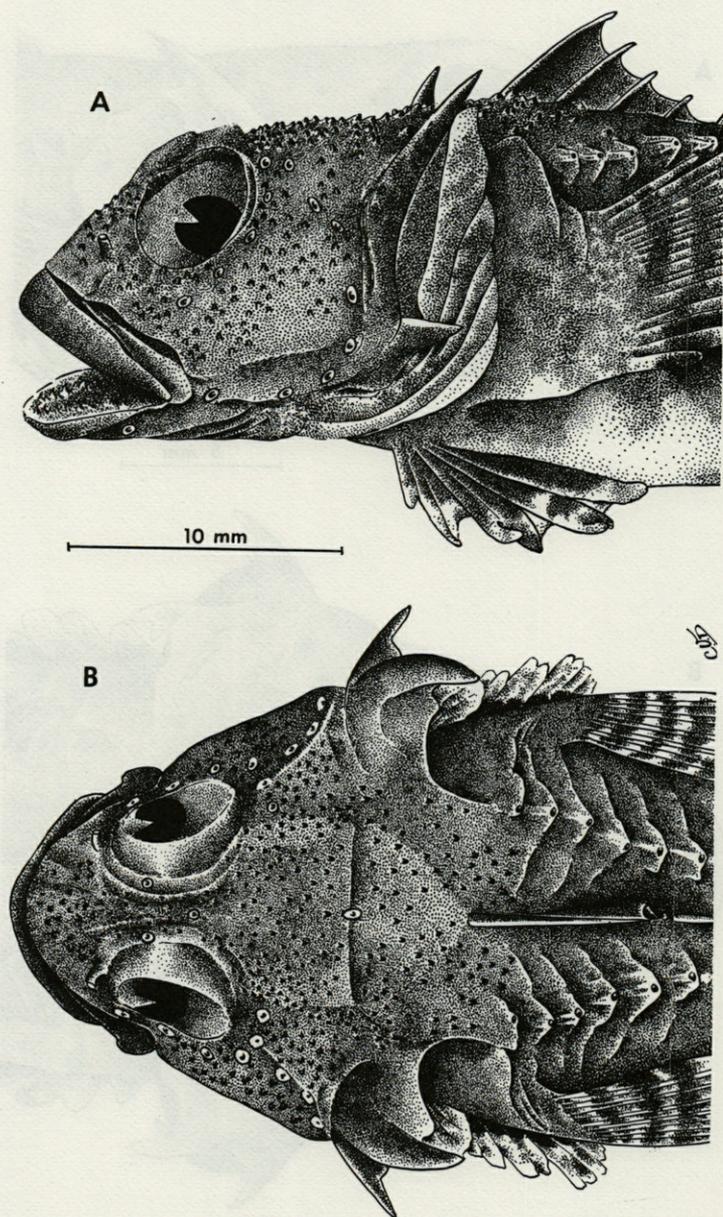


FIG. 8. — *Harpagifer kerguelensis*. A : exemplaire du littoral, tête en vue latérale; B : tête vue de dessus.

(Patagonie, Détroit de Magellan, Cap Horn, île des Etats). En effet, ces populations sont très proches les unes des autres; elles se distinguent des autres *Harpagifer* par l'absence de toute épine ou processus supraorbitaire, par un espace interorbitaire relativement faible, par un plus faible nombre de rayons à la nageoire pectorale.

Les populations des îles Kerguelen et des îles Crozet, bien que très proches d'après ce que nous avons vu lors de l'analyse discriminante et d'après les mesures inscrites au tableau VI, appartiennent à deux espèces distinctes à cause d'un caractère externe immédiatement visible : la présence d'un processus épineux très prononcé au-dessus de chaque orbite chez les individus des îles Crozet, alors que ceux des îles Kerguelen ne possèdent qu'un ou deux mamelons arrondis au-dessus de l'orbite. Par ailleurs, la peau de la tête des individus de Kerguelen est recouverte de très nombreux petits tubercules et ces Poissons possèdent en moyenne une vertèbre caudale de moins que ceux de Crozet. Ainsi nous considérons que ces populations appartiennent aux deux espèces *Harpagifer kerguelensis* Nybelin, 1947 (Fig. 8, A et B) et *Harpagifer spinosus* n. sp. (Fig. 9, A et B). Les quelques individus que nous avons pu observer en provenance des îles Shetlands et Orcades du Sud semblent avoir une affinité pour *H. spinosus* : les caractères morphologiques sont voisins et la distance moyenne entre les UTO GI et l'UTO D est très faible (1,80).

Après que l'analyse discriminante ait été faite, nous avons reçu des îles Crozet un petit lot d'*Harpagifer* capturés le long du littoral dans des flaques. Ces échantillons sont totalement différents d'*H. spinosus* (absence d'épines supraorbitaires en particulier) et possèdent tous les caractères d'*H. kerguelensis*. Il en résulte que ces deux espèces sont présentes à Crozet dans des biotopes différents : littoral et profondeur.

Harpagifer spinosus n. sp.

Matériel étudié. 27 spécimens pêchés le 20 avril 1974 par 180 mètres de profondeur par 46°24' latitude S et 51°59' longitude E (Archipel Crozet, Chenal des Orques).

Holotype : MNHN n° 1977-571. Paratypes : MNHN n° 1977-572 à 1977-597.

Description. *Harpagifer spinosus* possède tous les caractères du genre : ligne latérale supérieure relativement courte, l'inférieure étant réduite à une série de pores; tête plus large que haute; opercule et sous-opercule portant chacun une épine proéminente plus ou moins longue; les pores du système céphalique se répartissent de la façon suivante : 3 occipitaux, 1 interorbitaire, 2 supra-

orbitaires, 2 préorbitaires, 7 sous-orbitaires, 5 post-orbitaires et 10 operculaires. Il n'y a pas de barbillon mentonnier et les dents sont villiformes. La première nageoire dorsale est située au-dessus de la base des nageoires pelviennes et peut être plus ou moins bien séparée de la deuxième nageoire dorsale; très rarement ces deux nageoires sont soudées et indistinctes l'une de l'autre. Chez *H. spinosus*, sur 27 spécimens étudiés, 10 avaient des nageoires dorsales réunies par une membrane et 17 des nageoires complètement séparées.

Le tableau VII donne les principales caractéristiques de l'holotype et des paratypes de cette espèce. Le caractère le plus distinctif

TABLEAU VII
Caractéristiques de Harpagifer spinosus

| | Holotype | Paratypes |
|---------------------------|----------|-------------|
| SL mm | 68,2 | 47,5 - 77,0 |
| en % de SL : | | |
| HL | 34,0 | 30,0 - 36,5 |
| BD | 17,0 | 15,0 - 19,0 |
| IO | 9,0 | 6,6 - 9,0 |
| BW | 22,0 | 16,0 - 27,0 |
| Sn-D ₁ | 32,0 | 29,5 - 34,7 |
| Sn-D ₂ | 40,0 | 36,6 - 45,5 |
| Sn-A | 52,0 | 47,7 - 54,8 |
| Sn-V | 25,0 | 22,0 - 28,0 |
| Sn-P | 37,0 | 34,0 - 40,0 |
| Sn | 10,0 | 8,9 - 10,3 |
| Caractères méristiques | | |
| A | 18 | 17 - 19 |
| D ₁ | 4 | 3 - 4 |
| D ₂ | 24 | 23 - 24 |
| P | 18 | 16 - 18 |
| VT1 | 12 | 11 - 12 |
| VT2 | 24 | 24 - 25 |
| l.l. | 19 | 16 - 23 |
| Br | 8 | 7 - 10 |

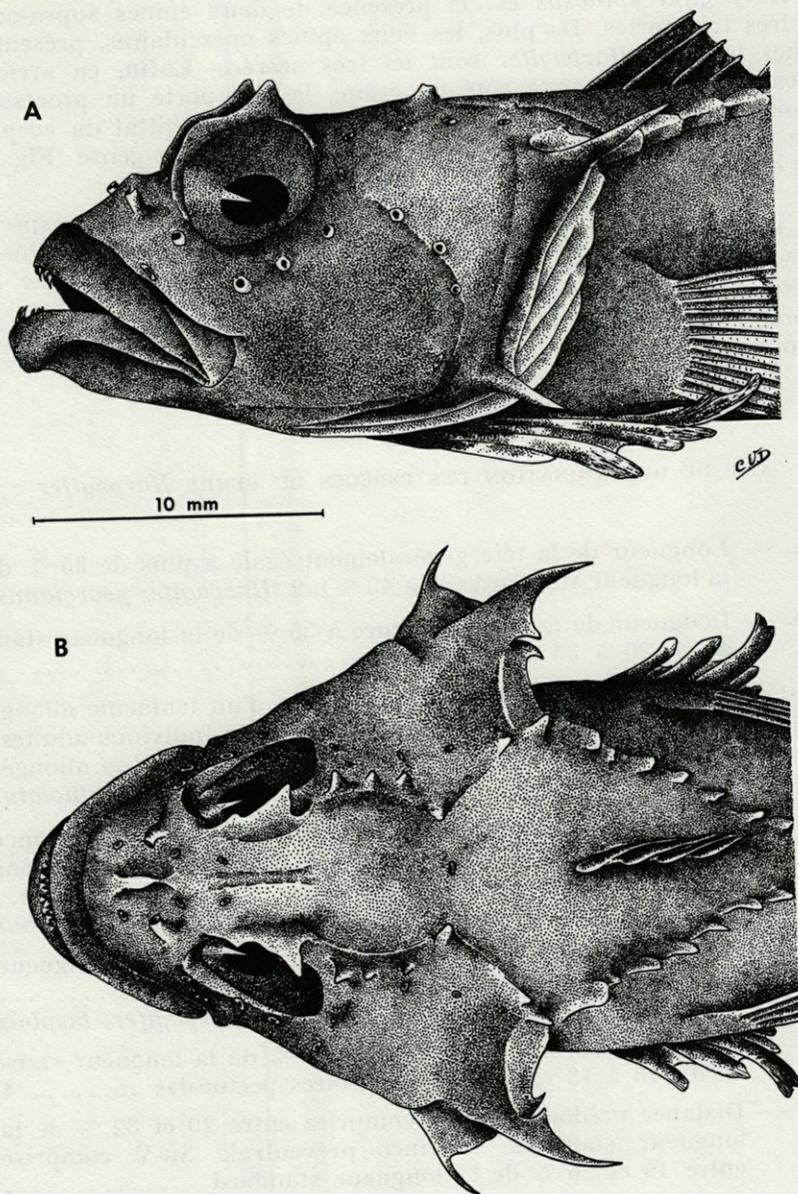


FIG. 9. — *Harpagifer spinosus* n. sp. A : tête en vue latérale; B : tête vue de dessus.

d'*Harpagifer spinosus* est la présence de deux épines supra-oculaires très fortes. De plus, les deux épines operculaires, présentes chez tous les *Harpagifer* sont ici très acérées. Enfin, en arrière des orbites, de chaque côté du crâne, la tête porte un processus épineux dont la pointe est dirigée vers le plan sagittal du corps : ce processus n'existe pas chez les autres espèces du genre (Fig. 9, A et B).

Nous donnons ci-dessous une clé de détermination des espèces et sous-espèces du genre *Harpagifer*. Bien que tous les taxa soient très proches les uns des autres et qu'il soit souvent difficile de déterminer un spécimen isolé d'après les seules mensurations et comptages, il n'en reste pas moins que *H. antarcticus*, *H. g. palliolatus* et *H. spinosus* sont aisément reconnaissables.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES ESPÈCES DU GENRE *Harpagifer*

- 1 a. — Longueur de la tête généralement égale à plus de 35 % de la longueur standard (33 à 40 %). 2 (*Harpagifer georgianus*)
- 1 b. — Longueur de la tête inférieure à 35 % de la longueur standard (20 à 36 %) 3
- 2 a. — Présence au-dessus de chaque orbite d'un tentacule allongé simple chez les jeunes, multilobé chez les individus adultes; pores céphaliques s'ouvrant à l'extrémité de tubes allongés *Harpagifer georgianus palliolatus*
- 2 b. — Absence de tentacule supra-orbitaire mais parfois présence de deux processus supra-orbitaires en forme de mamelons arrondis; pores céphaliques simples *Harpagifer georgianus georgianus*
- 3 a. — Espace interorbitaire inférieur à 7 % de la longueur standard; 11 à 16 rayons aux nageoires pectorales *Harpagifer bispinis*
- 3 b. — Espace interorbitaire supérieur à 7 % de la longueur standard; 15 à 18 rayons aux nageoires pectorales 4
- 4 a. — Distance prédorsale SnD₁ comprise entre 20 et 32 % de la longueur standard, distance préventrale Sn-V comprise entre 16 et 26 % de la longueur standard *Harpagifer antarcticus*
- 4 b. — Distance prédorsale 29-37 % de SL, distance préventrale 22-35 % de SL..... 5

- 5 a. — Présence d'une épine au-dessus de chaque orbite; épines operculaires très acérées; nombre moyen de vertèbres caudales égal à 24,1 *Harpagifer spinosus*
- 5 b. — Absence d'épine supra-orbitaire, remplacée parfois par un processus en mamelon arrondi; nombre moyen de vertèbres caudales égal à 23,2 *Harpagifer kerguelensis*

CONCLUSION

Le genre *Harpagifer* formé de taxa très voisins les uns des autres a pu être étudié au moyen de l'analyse canonique discriminante complétée par une étude de taxinomie classique. L'analyse canonique a permis de regrouper un certain nombre de populations d'origines diverses en espèces distinctes. La taxinomie classique a permis de préciser certains caractères distinctifs mis en évidence par l'analyse canonique et de séparer deux sous-espèces au sein d'*Harpagifer georgianus*. Grâce à l'analyse canonique, le groupe *palliolatus* a pu être rapproché d'*H. georgianus* et non d'*H. bispinis* comme c'était le cas jusqu'à présent. Malgré le faible nombre de spécimens provenant des îles Shetland du Sud, des îles Orcades du Sud, de Marion et de Macquarie, si les affinités observées sont justes, il est intéressant d'un point de vue biogéographique, de constater que d'une part les *Harpagifer* des îles Shetland et Orcades ont des affinités avec les individus profonds des îles Crozet, et que d'autre part, ceux de Marion et Macquarie auraient une affinité avec ceux de Géorgie du Sud. Mais ces affinités nécessitent une vérification ultérieure. Par contre il a été montré l'existence de deux espèces distinctes à Crozet, dont l'une (*H. kerguelensis*) est l'espèce des îles Kerguelen.

RÉSUMÉ

Le genre *Harpagifer* a une distribution géographique circum-antarctique et est jusqu'à présent divisé en trois espèces et plusieurs sous-espèces. Les auteurs ont pu se procurer des échantillons de toutes les localités où le genre est actuellement connu. Au moyen de l'analyse canonique discriminante, les auteurs ont pu faire une étude de taxinomie numérique sur ce groupe et, en tenant compte des caractères utilisés en taxinomie classique, ils ont montré que les taxa suivants pouvaient être reconnus : *Harpagifer antarcticus*, *H. bispinis*, *H. georgianus georgianus*, *H. georgianus palliolatus*, *H. kerguelensis* et *H. spinosus* n. sp.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRIASHEV, A.P., 1965. A general review of the Antarctic Fish Fauna. In *Biogeography and Ecology of Antarctica*, ed. P. van Oye et J. van Miegham, *Monographiae biol.*, 15 : 491-550.
- BLOCH, M.E. & J.G. SCHNEIDER, 1801. M.E. Blochii Systema Ichthyologiae iconibus ex illustratum. Post obitum auctoris opus inchoatum absolvit, correxit, interpolavit J.G. Schneider, Saxo. Berolini 60 + 584 p.
- DAGET, J., P.S. ECONOMIDIS & J. LOUIS, 1977. Sous-espèces d'*Alburnoides bipunctatus* (Pisces, Cyprinidae), de la Grèce continentale. *Cybiurn*, 3^e série, (2) : 7-23.
- HUREAU, J.C., 1973. La distribution géographique des Poissons de l'Antarctique. *C. r. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 434 : 4-16.
- HUREAU, J.C. & A. TOMO, 1976 (1978). Variations morphologiques des espèces du genre *Harpagifer* (Téléostéens, Nototheniiformes) en fonction de leur distribution géographique. In : HUREAU, J.C. & K.E. BANISTER. Actes du 2^e Congrès européen des ichthyologistes organisé par le Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Maison de l'U.N.E.S.C.O., 8-15 septembre 1976. *Rev. Trav. Inst. (scient. techn.) Pêch. marit.*, 40 (3-4) : 609-611.
- NYBELIN, O., 1947. Antarctic Fishes. Scientific results of the Norwegian Antarctic expeditions 1927-1928 et sqq. *Nor. Vidensk-Akad. Oslo Arbok*, 2 (26) : 1-76.
- RICHARDSON, J., 1844-48. Ichthyology. In : J. Richardson and J.E. Gray, *The Zoology of the voyage of HMS 'Erebus' and 'Terror' under the command of Capt. Sir J.C. Ross during... 1839-43*, London, 2 (2) : VIII + 139 p.
- SEAL, H., 1964. *Multivariate statistical analysis for biologists*. Methuen and Co., 207 p.

Reçu le 21 octobre 1977.

**LA TOPOGRAPHIE
DU SYSTÈME LATÉRO-MUQUEUX
D'*HIMANTOLOPHUS GROENLANDICUS*
REINHARDT
(PISCES PEDICULATI CERATIOIDEI)**

par Y. LE DANOIS

*Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée,
43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05*

ABSTRACT

The latero-mucous system of *Himantolophus groenlandicus* Reinhardt has not yet been described of the adult female, because of the alveolar texture of its skin. It can be shown by staining technics. Three main types of pores are seen : single or double dimples surrounded by small cutaneous tongues; pores at the bottom of alveoles the seriation of which forms a sort of open canal; larger alveolar pores with tubules with a mucus tube dominating a round alveole.

The general topography reminds one of the muco-sensorial system of Antennaridae and Chaunacidae but in addition it shows the lines : secondary frontal longitudinal, labial, transverse rostral, transverse post frontal and caruncular. The disposition of the latero-mucous system of *Himantolophus* seems to confirm their relationship with the Antennaridae and the Chaunacidae.

Les Himantolophidae constituent une famille particulière du sous-ordre des Ceratioidei, à illicium de forte taille portant une houppe lumineuse bien fournie en tentacules, sans deuxième rayon dorsal, à œil rudimentaire; le corps est épais, de forme ronde et susceptible de gonflement. Le pseudobranchium comporte trois

actinostes de taille presque égale (Th. MONOD, 1960); il n'y a pas de nageoires ventrales. Seule la femelle atteint un plein développement, le mâle reste de petite taille; il a été décrit sous les noms de *Liparis tumidus*, *Rhynchoceratias oncorhynchus* Regan (1925), *R. altirostris* Regan et Trewavas (1932).

La première description d'*Himantolophus groenlandicus* fut faite en 1837 par le Professeur REINHARDT d'après un exemplaire échoué sur une plage du Groënland en 1833 à la suite d'une tempête et à demi-décomposé; un second spécimen en bon état, flottant mort à la surface de la mer fut décrit par LÜTKEN en 1878 sous le nom d'*Himantolophus reinhardti*; dans ce mémoire il lui rattache deux formes larvaires trouvées dans l'estomac d'Albacores, l'une entre l'Afrique et le Brésil, l'autre entre les Etats-Unis et l'Afrique; en 1887 ce savant, ayant reçu un nouvel exemplaire en provenance des côtes d'Islande, compléta son précédent ouvrage par la description ostéologique du spécimen groënlandais.

Depuis lors ce Poisson des profondeurs a été signalé en différents points de l'Atlantique: dans le Golfe de Gascogne (AMANIEU & CAZAUX, 1962), au large des côtes ibériques et portugaises (OSORIO, 1909, 1912; NOBRE, 1935; ALBUQUERQUE, 1954-56; LOZANO REY, 1960), près de Gibraltar (HOLT & BYRNE, 1909), de Madère (MAUL, 1961), des îles du Cap Vert et au sud des côtes de Libéria (FOWLER, 1936), dans le Golfe de Guinée (BLACHE, CADENAT & STAUCH, 1970), ainsi que sur les côtes de la Nouvelle Angleterre, du Groënland et près de l'Islande (REGAN, 1926; REGAN & TREWAVAS, 1932). BERTELSEN (1951) dans son travail d'ensemble sur les Cératides, signale près de 350 captures d'*Himantolophus groenlandicus*; les récoltes des larves et jeunes se situent dans l'Atlantique tropical de l'Equateur au 40° N. (REGAN, 1926), mais les adultes se rencontrent jusqu'au grand Nord.

La plupart des auteurs (REGAN, 1926, etc.) font tomber en synonymie derrière *H. groenlandicus*, *Himantolophus danae* Regan & Trewavas (1932) des mers de Chine, *Corynolophus sagamius* et *C. globosus* Tanaka (1918) de la baie de Sagami, au Japon. Il semble toutefois que la structure de l'illicium de ces formes soit assez différente de celle des spécimens de l'Atlantique; les exemplaires japonais présentent en particulier un très grand développement des appendices digitiformes centraux de la houppe illiciale à rôle de photophores, caractéristiques des Himantolophes; il est possible que les spécimens du Pacifique nord représentent une ou plusieurs espèces distinctes de celle de l'Atlantique. En effet nous avons vu dans d'autres familles de Pédiculates (Antennarridae, Lophiidae, Chaunacidae (LE DANOIS, 1964, 1974, 1979) que la forme, la taille et la complexité de la terminaison de l'illicium

constituent des caractères spécifiques, souvent en liaison avec la topographie des canaux muqueux; il est donc probable qu'il en est de même pour les différentes espèces d'Himantolophes; cela correspond du reste à l'opinion de REGAN et TREWAVAS qui basent en partie leurs descriptions systématiques sur les différentes formes qu'affecte l'illicium. De plus, malgré des divergences individuelles, ce caractère doit être beaucoup plus constant que l'aspect général du corps, susceptible de grands changements par suite de la faculté de gonflement de ces Poissons.

La topographie du système muco-sensoriel des Himantolophes n'a pas encore été décrite dans la forme adulte. REGAN et TREWAVAS ont déjà donné le détail des pores muqueux de ces Poissons, ainsi que des dessins montrant les trajets de canaux muqueux nettement indiqués chez les jeunes spécimens, car chaque pore présente une petite tache non pigmentée, pointillant ainsi de blanc le corps sombre de l'animal. Mais, dans la femelle adulte, l'épiderme présente une texture compliquée, avec une disposition en alvéoles juxtaposés, plus ou moins développés, de forme ovale ou polygonale allongée; dans cette multitude de cuvettes jointives les pores muqueux n'apparaissent pas à première vue. Toutefois le long des canaux sous-jacents les cuvettes dermiques présentent une forme beaucoup plus allongée et des replis plus développés; ces longues cuvettes profondes, se succédant l'une après l'autre et plus ou moins en liaison au niveau du pore, finissent par former une sorte de canalicule ouvert qui trace dans cet épiderme tourmenté la « carte muqueuse » caractéristique des Pédiculates.

Les écussons dermiques en cônes terminés en épines qui garnissent le corps d'*H. groenlandicus* de place en place, surtout dans sa partie postérieure, constituent des obstacles sur le trajet des lignes d'alvéoles; les canaux les contournent ou disparaissent en passant par dessous pour réapparaître de l'autre côté. La rude peau grumeleuse garnissant toute la tige de l'illicium ne permet pas non plus de suivre le trajet de la ligne qui monte à son extrémité; on ne peut la repérer que grâce aux quelques pores qui la jalonnent.

Pour pouvoir distinguer la topographie du système muco-sensoriel et la ponctuation des pores, nous avons dû avoir recours au procédé de coloration mis au point par ILJIN (1930) pour l'étude des Gobiides. Après avoir fait se décolorer l'exemplaire à la lumière solaire, nous l'avons plongé une dizaine de secondes dans un bain composé d'une solution de permanganate de potasse (2 %) et d'acide sulfurique (0,3 %) suivi de lavage. Les pores apparaissent alors en brun; la ligne latérale en particulier se montre comme un trait sombre et continu, en profondeur sous l'épiderme; le photophore paraît également comme une boule sombre sous la peau à l'intérieur de la houpe. Néanmoins, en surface, les trajets des

canaux sont souvent discontinus par suite de la texture alvéolaire de la peau.

Il semble que la topographie générale du système muqueux est beaucoup plus facilement observable chez les mâles d'*Himantolophes*, à peau sans alvéoles, dépourvus de plaques en écusson et ayant gardé certains caractères juvéniles (*Rhynchoceratias altirotis* R. & T. montre la même disposition des canaux que la jeune *H. groenlandicus* ♀ d'après les figures du remarquable travail de REGAN et TREWAVAS (1932)); il est fort intéressant de pouvoir comparer les « cartes muqueuses » de spécimens des deux sexes de cette espèce et leur ressemblance vient confirmer l'identité systématique établie par ces auteurs sur des caractères ostéologiques.

LES DIFFÉRENTES STRUCTURES DES PORES MUCO-SENSORIELS

La structure même du pore muqueux a été déjà parfaitement décrite par REGAN et TREWAVAS dans leur beau travail sur les Cératides. Le pore est constitué par deux petites glandes à mucus placées latéralement, de chaque côté de l'organe sensoriel où vient aboutir l'extrémité du filet nerveux (Fig. 1 A); cette petite papille n'est pas pigmentée et se distingue nettement chez les formes jeunes ou les mâles. Dans les femelles adultes, les pores, dissimulés au fond des alvéoles dermiques, sont beaucoup moins visibles. Leur entourage cutané prend des formes plus ou moins complexes qui peuvent être rattachées à trois types principaux de structure.

1) *Fossettes simples ou doubles*

Cette forme correspond à celle décrite par REGAN et TREWAVAS pour les pores de la ligne latérale ou de la tête chez le jeune.

Les fossettes jalonnent les lignes secondaires et certains canaux peu développés. Nous décrirons ici les fossettes doubles de la ligne maxillaire où elles forment de chaque côté une série de 7 à 8 pores serrés.

Chacune d'elles se compose de deux languettes minces entourant le pore non pigmenté, elles-mêmes cachées par la bordure de la ligne muqueuse qui s'aggrandit à leur niveau pour former une collerette latérale frangée; cette double enveloppe se présente normalement en position fermée, les replis du bord de la ligne cachant complètement les languettes intérieures, également rabattues l'une sur l'autre (Fig. 1 B).

Les fossettes simples ne comprennent qu'une seule paire de languettes; elles se rencontrent souvent à l'état isolé, jalonnant les lignes secondaires, comme celles de la joue (jugo-malaire et oper-

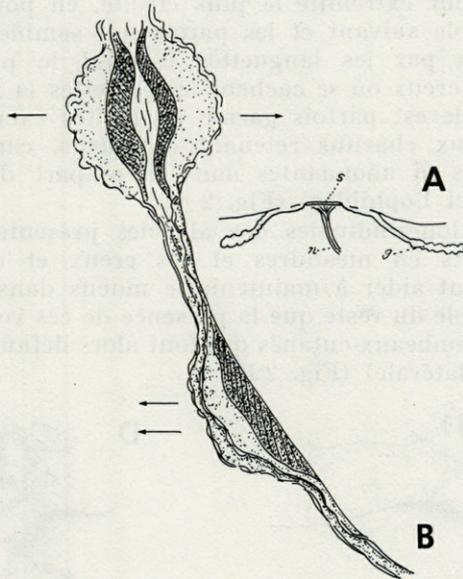


FIG. 1. — A : *Himantolophus groenlandicus*. Schéma d'une section longitudinale d'une papille de la ligne latérale. g : glande à mucus; n : terminaison nerveuse; s : organe sensoriel (d'après REGAN et TREWAVAS Fig. 18, p. 24). B : deux fossettes doubles de la ligne maxillaire (c, c'); la première ouverte montrant les languettes intérieures; la seconde repliée, les languettes internes s'aperçoivent par transparence.

culaire), de la mandibule, la ligne médio-dorsale et même le trajet du canal infra-orbitaire, fort peu marqué.

Il faut également signaler que les pores que l'on décèle le long de l'illicium dans la peau sèche relèvent d'une forme encore plus simple; ils ne possèdent même pas de paires de languettes ou seulement la première paire; le bouton de sortie du pore ne se distingue pas des granulations dermiques sans l'aide des réactions de coloration.

2) Pores de fond d'alvéole

Dans une forme plus complexe la structure des fossettes muqueuses se combine étroitement avec les alvéoles dermiques; cette alliance des deux formations se rencontre surtout au-dessus des canaux principaux, comme le canal supra-orbitaire ou le canal préoperculo-mandibulaire. Dans ces zones les alvéoles de la peau sont étroits et longs et leur succession forme une sorte de

canal ouvert. Leur extrémité la plus étroite, en pointe, rejoint la pointe de l'alvéole suivant et les parois qui semblent les séparer sont constituées par les languettes cachant le pore muqueux; au-dessus de ce creux où se cachent les fossettes la paroi surplombante de l'alvéole est parfois garnie de petites excroissances dermiques, lambeaux charnus retenant le mucus, comparables aux franges cutanées si abondantes dans la plupart des Pédiculates (*Antennariidae* et *Lophiidae*) (Fig. 2 A).

Les parois longitudinales des alvéoles présentent en général des enroulements en méandres et ces creux et circonvolutions doivent également aider à maintenir le mucus dans les tubulures ouvertes. Il semble du reste que la présence de ces volutes remplace celle des petits lambeaux cutanés qui font alors défaut (canal supra-orbitaire, ligne latérale) (Fig. 2 B).

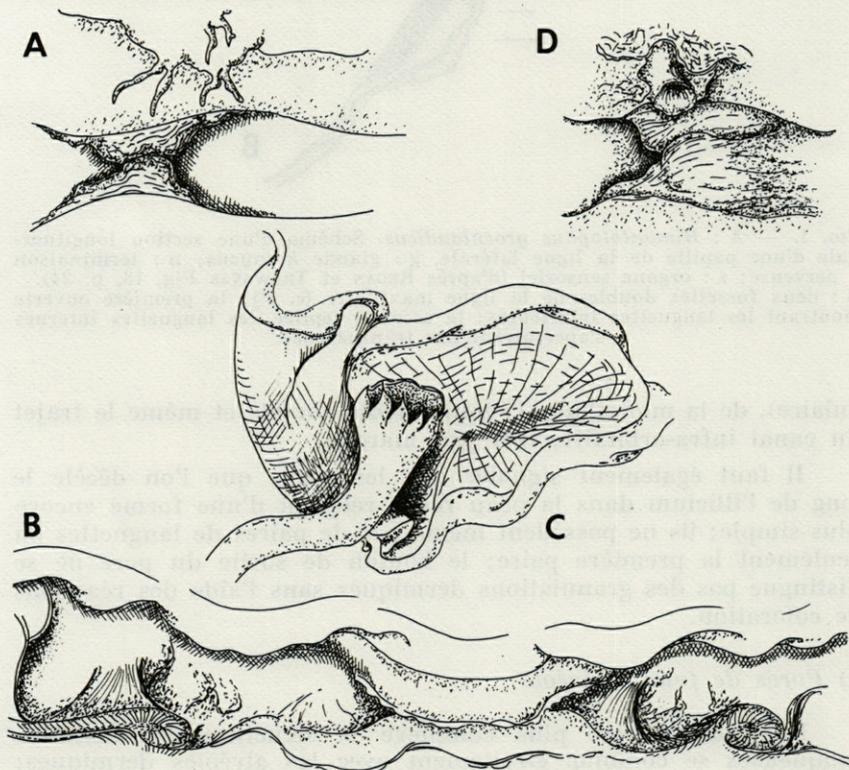


FIG. 2. — A : un pore du canal supra-orbitaire (au-dessus de l'œil); B : deux pores du canal supra-orbitaire (au niveau de la base de l'illicium); C : un pore en alvéole avec tubulure, σ , sur le canal supra-orbitaire, au départ de la ligne rostrale; D : un pore du groupe mandibulaire, près de l'angle des mâchoires.

3) Pores en alvéole avec tubulure

Cette forme correspond à des pores de grande importance, comme σ au-dessus du préfrontal, à la jonction du canal supra-orbitaire et de la ligne rostrale joignant la base de l'illicium, ou comme le pore du canal préoperculo-mandibulaire, en dessous de l'angle des mâchoires, à la jonction avec la ligne maxillaire.

En plus de la formation en languettes du fond de l'alvéole décrite au paragraphe précédent s'aperçoit latéralement un repli en tube qui domine le V des languettes et contient souvent encore une boule de mucus. Pour le pore σ , la tubulure, plus importante, terminée en frange, fait partie de la formation en volute de l'alvéole profond de cette partie du canal supra-orbitaire; sa position au carrefour de deux lignes muqueuses importantes donne à l'alvéole une forme plus arrondie qu'allongée et le tube domine la languette profonde et ondulée en la masquant en partie (Fig. 2 C).

Cette structure perfectionnée des pores ne se rencontre que dans peu de cas. Une forme comparable se décèle au niveau de γ à la jonction des canaux supraorbitaire et préoperculo-mandibulaire; à l'angle des mâchoires existe également un petit groupe de ces pores complexes (Fig. 2 D). Un pore comparable se situe en avant de la base du premier rayon de la nageoire dorsale, à l'extrémité de la ligne carunculaire.

Il est du reste très possible que cette complexité dans la structure des pores liés aux alvéoles cutanés prenne des formes différentes et plus ou moins accentuées selon les espèces et même selon les spécimens. Les pores des jeunes exemplaires sont plus simples et rappellent davantage les lignes de fossettes que l'on trouve chez les Antennariidae les plus archaïques. Nous n'avons pu procéder à la coloration et décoloration que d'un seul spécimen d'Himantolophe, étant donné la rareté relative de ce Poisson; il est probable que d'autres individus montreraient des structures de pores un peu différentes, relevant néanmoins de la même association des languettes muqueuses avec les alvéoles dermiques. Dans ce domaine les autres espèces de la famille doivent certainement présenter également des différences, pouvant peut être servir à la taxonomie.

TOPOGRAPHIE GÉNÉRALE DU SYSTÈME LATÉRO-MUQUEUX

Pour la nomenclature des pores muqueux homologables, nous avons suivi celle mise au point par SANZO (1911) pour les Gobiidae.

La *ligne latérale* suit un trajet profond en une ligne continue, partant de la région spiraculaire, descendant par une courbe rapide au-dessus de la pectorale et se dirigeant ensuite vers l'arrière du Poisson en une ligne longitudinale, brisée par la présence des pyramides dermiques qu'elle paraît contourner plus ou moins en surface, mais s'enfonçant en profondeur sous les boucliers pour reparaitre de l'autre côté; son trajet correspond tout à fait à celui que montre le dessin de *Rhynchoceratias altirostris*, le petit mâle, dans le travail de REGAN et TREWAVAS. A la naissance de la caudale, la ligne latérale se divise en deux lignes superficielles, la plus importante passe dans l'intervalle central entre le 3° et le 4° rayon, un rameau plus faible s'engage dans l'intervalle directement supérieur, entre le 2° et le 3° rayon de la nageoire (Fig. 3 A).

-
- a : pore du canal infra-orbitaire;
 - c, c', c'' : pores de la ligne maxillaire;
 - cmd : canal mandibulaire;
 - cpm : canal préoperculo-mandibulaire;
 - cso : canal supra-orbitaire;
 - ctst : commissure supra-temporale;
 - γ : pore du canal supra-orbitaire, au départ du canal préoperculo-mandibulaire et de la commissure supra-temporale;
 - d : pore de la ligne jugo-malaire;
 - δ : pore du canal préoperculo-mandibulaire, à la jonction avec la ligne jugo-malaire;
 - ε : pore du canal préoperculo-mandibulaire;
 - io : canal infra-orbitaire;
 - k : pore de la ligne supra-orbitaire;
 - λ : pore de la ligne rostrale, au départ de la ligne illiciale;
 - l. br : ligne branchiostégale;
 - l. cr : ligne carunculaire;
 - l. e : ligne ethmoïdienne;
 - l. il : ligne illiciale;
 - l. j : ligne jugo-malaire;
 - l. lb : ligne labiale;
 - l. ll : ligne latérale;
 - l. m : ligne mandibulaire secondaire;
 - l. pf : ligne post-frontale;
 - l. so : ligne supra-orbitaire secondaire;
 - l. v : ligne ventrale;
 - m : carrefour supra-temporal;
 - pcr : pore carunculaire;
 - ph : pores de l'organe lumineux;
 - pm : pores maxillo-mandibulaires;
 - r, r' : pores rostraux;
 - s, s', s'', s''' : pores de la région ethmoïdienne et prémaxillaire;
 - σ : pore du canal supra-orbitaire, au départ de la ligne rostrale;
 - v' : pore de la zone nasale;
 - ω : pore supra-orbitaire.

On ne distingue pas à son origine de pores particuliers marquant la présence de ρ , ρ' , et ρ'' ni celle de θ ; elle semble constituée seulement de pores de fond d'alvéoles peu distincts dans l'ensemble de la structure dermique, alors que REGAN et TREWAVAS décrivent chez le jeune une série bien nette de pores à petites languettes; ces structures simples ont dû s'enfoncer au cours de la croissance dans le fond des alvéoles dont la peau se garnissait.

Le canal supra-orbitaire est bien marqué par une série de pores en alvéoles très serrés et aussi par plusieurs pores complexes à tubulures. Le canal commence par le pore γ marquant le croisement du canal supra-orbitaire avec le canal préoperculo-mandibulaire qui se continue dorsalement par la commissure supra-temporale. γ est un pore complexe à tubulure et à double repli alvéolaire. Le canal se continue le long du relief dominant l'œil en une série d'alvéoles allongés bien marqués, souvent surmontés de filaments dermiques (Fig. 2 A et B). Au départ de la ligne rostrale se dirigeant vers la base de l'illicium se place le pore σ que nous avons décrit précédemment comme type des pores complexes (Fig. 2 C). Le canal supra-orbitaire passe au-dessus de la narine et, très amenuisé, se confond avec une des lignes de l'étoile divergente qui entoure la base de la narine en losange; il rejoint ainsi la ligne ethmoïdienne transversale, située en arrière de la lèvre en zone médiane. Le canal supra-orbitaire est doublé dans la région frontale et post-frontale par une *ligne secondaire longitudinale frontale* longeant le creux où glisse la plaque basilaire de l'illicium; cette ligne se termine également dans la ligne ethmoïdienne; elle est jalonnée de quelques fossettes et d'alvéoles allongés.

La ligne *transversale ethmoïdienne* assure la jonction entre les réseaux en étoile entourant les narines (v et v'); elle s'enfonce dans le creux situé en avant de la base de l'illicium pour remonter de l'autre côté en un trajet sinueux; elle ne comporte que des petites fossettes simples (s) et ne présente pas du tout la même importance que chez les Antennariides.

Plus en arrière une autre ligne transversale, la *ligne rostrale* joint le point σ à la base de l'illicium, en passant sous la protubérance basale de la tige, dans le creux antérieur même; cette ligne, peu distincte, ne compte que des alvéoles de petite taille (r). Entre ces deux lignes transversales et presque jusqu'à la lèvre s'étend une zone tourmentée, riche en alvéoles de petite taille et montrant des pores dispersés; cette région rostro-prémaxillaire doit être particulièrement productrice de mucus (r' , r'') (Fig. 3 B).

La *ligne illiciale* est issue de la ligne rostrale au pore λ ; elle monte le long de la tige de l'illicium et ne se distingue guère que

par quelques pores isolés, tout d'abord 3 ou 4 pores groupés au-dessus du renflement basal, puis, plus haut, vers le premier tiers de la tige une série de 3 pores rapprochés. Au niveau de la houppe terminale même, il semble exister plusieurs pores à la base des tentacules, en particulier de celui du centre. Les appendices digiti-formes centraux possèdent également des pores à leur base et à leur extrémité, mais ces derniers représentent sans doute des orifices propres à cette formation centrale qui assure le rôle de photophore de l'illicium; en effet toute cette zone centrale est pâle, bleuâtre, ainsi que les extrémités des tentacules et tranche sur la couleur noire de l'ensemble du corps de l'animal, indiquant ainsi avec netteté les régions productrices de lumière. Néanmoins, comme les organes lumineux dérivent du système muco-sensoriel (LE DANOIS, 1956), toute cette région de la « lampe » frontale est certainement le siège d'une grande production de mucus et ces orifices doivent également lui donner passage. Du reste le mucus lui-même présente souvent une certaine luminosité diffuse et doit envelopper l'Himantolophe d'une vague clarté.

Le canal *préoperculo-mandibulaire* est beaucoup moins marqué extérieurement chez la femelle adulte que chez le jeune ou le petit mâle; il ne montre pas de pores particulièrement complexes pouvant correspondre à δ ou ϵ , si importants chez les Lophiidae ou les Antennariidae. Il se prolonge jusqu'à la pointe en saillie marquant l'extrémité distale du préopercule où débute la partie purement mandibulaire du canal. Au niveau de l'angle des deux mâchoires part une seconde *ligne mandibulaire* qui longe le bord de la mandibule, contre la lèvre et son trajet est parallèle à celui du canal mandibulaire. A l'angle des deux mâchoires sa jonction avec la ligne maxillaire est marquée par deux ou trois pores à tubulures d'assez petite taille (Fig. 2 D). Par ailleurs, les pores du canal et de la ligne mandibulaire sont du type simple à double fossettes.

Il en est de même pour la *ligne maxillaire* qui longe le bord de la mâchoire supérieure; elle est jalonnée par des fossettes à doubles languettes, groupées en une série latérale (Fig. 1 B) correspondant sans doute aux pores c , c' et c'' et en une série médiane, (*l. labiale*) au-dessus de la région centrale du prémaxillaire représentant les pores s'' et s''' ; cette ligne, très visible chez le jeune (REGAN & TREWAVAS) est encore bien marquée dans la forme adulte. Au milieu de la joue, elle donne naissance à la *ligne jugomalaire* très distincte dans le jeune spécimen figuré par REGAN et TREWAVAS; le trajet de cette ligne si importante et bien marquée chez les Chaunacidae et les Lophiidae, s'estompe dans la forme adulte et elle paraît se diviser en plusieurs branches. Néanmoins elle montre quelques pores en fossettes doubles, mais leur nombre paraît être variable d'un côté à l'autre du même spécimen (d).

Le canal *infra-orbitaire* est presque indécélable et semble avoir perdu toute importance; cette disparition est également presque réalisée dans la famille des Chaunacidae où seuls des pores secondaires marquent son passage. Chez l'Himantolophe on peut seulement signaler la présence sous l'œil d'un pore de petite taille (a) et de quelques fossettes simples sur la ligne rejoignant la région nasale. Un léger système *circum-orbitaire* entoure l'œil minuscule de faibles lignes disposées en étoile autour de la cornée.

La *commissure supra-temporale* joint le point γ à son symétrique en passant au niveau des deux cornes supra-temporales; elle est marquée par plusieurs pores en alvéoles, surtout à son début (m) où se place une sorte de carrefour donnant naissance à une autre ligne passant en avant de la base des cornes et que l'on peut désigner comme *ligne post-frontale*; ces lignes sont également bien visibles chez le jeune *H. groenlandicus* ainsi que dans le dessin de *H. danae* Regan & Trewavas.

La gouttière médio-dorsale ne semble pas correspondre à un trajet de canal muqueux, mais cette zone concave où vient s'aplatir l'énorme illicium doit recueillir et garder une certaine quantité de mucus, contribuant ainsi à lubrifier les tentacules de la houpe et aidant à sa luminosité.

Par contre, une *ligne carunculaire* s'inscrit en avant de la nageoire dorsale; elle rappelle celle que l'on rencontre chez les Antennaires primitifs (*Phymatophryne*) et porte comme chez ces derniers, un pore de grande importance à la base du premier rayon de la nageoire. Elle semble relever d'une ligne dorsale peu visible, cachée par les écussons dermiques et rejoignant peut être le carrefour supra-temporal m; seule la partie terminale carunculaire se décèle avec certitude. Signalons que des formations carunculaires bien développées existent chez plusieurs Cératides (genre *Mancalias*).

Ventralement une *ligne branchiostégale* longe la bordure ornée d'écussons dermiques de la zone de l'opercule et des rayons branchiostèges; dans les intervalles entre les écussons elle est marquée de pores combinés aux alvéoles; elle débute à la saillie préoperculaire et prolonge vers l'arrière du corps le canal mandibulaire pour venir se perdre dans les replis entourant l'ouverture branchiale à la base de la pectorale. Ces replis, très serrés, aux nombreux méandres, sont de grands réservoirs de mucus et doivent dissimuler de nombreux pores dans leurs profondeurs.

Au-delà de la pectorale une série d'alvéoles plus allongés semblent indiquer le trajet d'une *ligne ventrale* rejoignant la ligne latérale au niveau de la nageoire anale. Ces traces rappellent la

ligne ventrale des Antennaires et sont situées dans la même région. Une ligne en position comparable se remarque dans le dessin de *Himantolophus danae* R. & T., mais dans la femelle adulte de *H. groenlandicus*, les alvéoles contenant les pores sont si difficiles à distinguer parmi les autres et les nombreux écussons dermiques qu'il semble bien que cette ligne soit en voie de disparition, partiellement tout au moins.

L'étude du système latéro-muqueux de l'*Himantolophus groenlandicus* montre donc une « carte muqueuse » particulière; celle de *H. danae* paraît assez différente, surtout dans la région jugale et préoperculaire, ce qui donnerait une importance taxonomique à la disposition de ces canaux. Cet ensemble est très comparable à celui de la plupart des Pédiculates, mais se rapproche particulièrement de la topographie caractéristique des Antennaires (LE DANOIS, 1964); il évoque également par certains détails l'agencement des lignes des Chaunacidae (LE DANOIS, 1979) mais diffère profondément de celui des Lophiidae (LE DANOIS, 1974). Une parenté lointaine semble donc réunir les Himantolophidae aux Antennaires, et même aux Chaunacidae qui en descendent.

Leurs modes de vie et leurs habitats différents ont entraîné une spécialisation poussée de chacune de ces familles, mais leur parenté commune reste inscrite dans la disposition des organes du système latéro-muqueux, formateur des os et producteur de lumière.

RÉSUMÉ

Le système latéro-muqueux d'*Himantolophus groenlandicus* Reinhardt n'avait pas encore été décrit chez la femelle adulte, par suite de la texture alvéolaire de sa peau. Il peut être décelé par des procédés de coloration.

On peut distinguer trois types principaux de pores : des fossettes simples ou doubles, entourées de languettes cutanées; des pores de fond d'alvéoles, dont la succession forme une sorte de canal ouvert; des pores en alvéole avec tubulure, plus importants et peu nombreux, avec un tube à mucus dominant un alvéole arrondi.

La topographie générale rappelle celle du système mucosensoriel des Antennariidae et des Chaunacidae, mais elle montre de plus les lignes : secondaire longitudinale frontale, labiale, rostrale transversale, post-frontale transversale et carunculaire. La

disposition du système latéro-muqueux des Himantolophes semble donc confirmer leur parenté avec le groupe des Antennaires et des Chaunax.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBUQUERQUE, R.M., 1954-56. Peixes de Portugal e ilhas adjacentes. Chaves para a sua determinação. *Port. Acta biol.*, ser. B, 5, 1167 p.
- AMANIEU, M. & C. CAZAUX, 1962. Animaux rares observés dans la région d'Arcachon en 1961-1962. *Proc. verb. Soc. Linn. Bordeaux*, 99 : 1-7.
- BERTELSEN, E., 1951. The Ceratioid Fishes. Ontogeny, taxonomy, distribution and biology. *Dana Rep.*, 39 : 276 p.
- BLACHE, J., J. CADENAT & A. STAUCH, 1970. Clés de détermination des Poissons de mer signalés dans l'Atlantique oriental (entre le 20° parallèle N et le 15° parallèle S). *Faune tropicale*, O.R.S.T.O.M., 18 : 479.
- FOWLER, H.W., 1936. The marine fishes of West Africa, based on the collection of the American Museum Congo Expedition 1909-1915. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, 70 (2) : 607-1493.
- HOLT, E.W.L. & L.W. BYRNE, 1909. Biological observations. I: Fishes. *Mem. Challenger Soc.*, 1 : 195 p.
- ILJIN, B.S., 1930. Le système des Gobiidés. *Trab. Inst. Esp. Oceanogr., Madrid*, 2 : 1-63.
- LE DANOIS, Y., 1956. A propos du système muco-sensoriel des Poissons Orbiculates. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 242 : 684-686.
- LE DANOIS Y., 1964. Etude anatomique et systématique des Antennaires, de l'ordre des Pédiculates. *Mem. Mus. natn. Hist. nat.*, n.s., ser. A, 31 (1) : 1-162.
- LE DANOIS, Y., 1974. Etude ostéo-myologique et révision systématique de la famille des Lophiidae (Pédiculates Haploptérygiens). *Mem. Mus. natn. Hist. nat.*, n.s., ser. A, Zool., 91 : 127 p.
- LE DANOIS, Y., 1979. Révision systématique de la famille des Chaunacidae (Pisces Pediculati). *U.O.*, Tokyo-Japon, 30 : 1-76.
- LOZANO Y REY, L., 1960. Peces fisoclistos. Tercera parte. Subseries Torácicos (Ordenes Equeneiformes y Gobiiformes) Pediculados y Asimétricos. *Mem. R. Acad. Cienc. exact. fis. nat. Madr.*, ser. Cienc. nat., 14 : 613 p.
- LÜTKEN, C.F., 1878. Til kundskab om to arktiske Slaegter af Dybhavstudsefiske : *Himantolophus* og *Ceratias*. *K. Dansk. Vidensk. Selsk. Skr.*, 5, *Roekke, nat. math.*, 11 (5) : 309-348.
- LÜTKEN, C.F. 1887. Fortsatte Bidrag til kundskal om de arktiske Dybhavstudsefiske, saerligt Slaegten *Himantolophus*. *K. Dansk. Vidensk. Selsk. Skr.*, 6, *Raekke, nat. math.*, 4 (5) : 325-334.

- MAUL, G.E., 1961. The ceratioid fishes in the collection of the Museu Municipal do Funchal (Melanocetidae, Himantolophidae, Oneirodidae, Linophrynidae). *Bolm. Mus. munic. Funchal*, 14 (50) : 87-159.
- MONOD, Th., 1960. A propos du pseudobranchium des Antennaires (Pisces Lophiiformes). *Bull. I.F.A.N.*, ser. A, 22 (2) : 620-698.
- NOBRE, A., 1935. Fauna marinha de Portugal. I. Vertebrados (Mammifères, Reptis e Peixes). Porto. : 1-574 (Peixes).
- OSORIO, B., 1909. Contribuição para o conhecimento da fauna bathypelágica visinha das costas de Portugal. *Mems Mus. Bocage*, 1 : 35 p.
- OSORIO, B. 1912. Nova contribuição para o conhecimento da fauna bathypelágica visinha das costas de Portugal. *Mems Mus. Bocage*, 4 : 89-93.
- REGAN, C.T., 1925. New Ceratioid Fishes from the North Atlantic, the Caribbean Sea and the Gulf of Panama collected by the « Dana ». *Ann. Mag. nat. Hist.*, 15 (89) : 561-567.
- REGAN, C.T., 1926. The Pediculate fishes of the suborder Ceratioidea. *Danish Dana Exp. 1920-22*, 2 : 45 p.
- REGAN, C.T. & E. TREWAVAS, 1932. Deep-sea angler fishes (Ceratioidea). *Dana Rep.*, 2 : 113 p.
- REINHARDT, J.C.H., 1837. Ichthyologische bidrag til den Grönlandske fauna. *K. dansk. Vidensk. Selsk. Naturvid. Math. Afhandl., København*, 1838, 7 : 38-196.
- SANZO, L., 1911. Distribuzione delle papille cutanee (organi ciatiformi) e suo valore systematico nei Gobi. *Mitt. Zool. Stn Neapel*, 20 (2) : 251-328.
- TANAKA, S., 1918. Figures and descriptions of the fishes of Japan including Riu-kiu Islands, Bonin Islands, Formose, Kurile Islands, Korea and Southern Sakhalin. 27 : 491-494 et 29 : 529-532. Tokyo. Ed. Maruzen Company, Maruya and Co., Maruzen Kabushiki Kaisha 14-16, Tori Sanchôme, Nihonbashiku.

Reçu le 24 octobre 1977.

CONNAISSANCES NOUVELLES
SUR LA BIOLOGIE DE LA FAMILLE
DES MACROURIDAE (TÉLÉOSTÉENS GADIFORMES)

par Patrick GEISTDOERFER

*Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée,
Muséum National d'Histoire Naturelle,
43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05*

ABSTRACT

The Macrourids make up the most important family of deep-sea fishes living near the ocean floor. For this reason, a great deal of research, of which this article presents a synthesis, has been devoted to them in the past ten years. Because it is commercially exploited, *Coryphaenoides rupestris*, found in the North Atlantic, is the most intensely studied of all the species belonging to this family. While macrourid diet, based on a wide variety of both benthic and pelagic preys, is now fairly well known, certain aspects of their biology, especially concerning larval and post-larval life, are still poorly understood. Although certain organs, such as light organs, have been well described, as far as their morphology is concerned, their role remains hypothetical. The physiology of macrourids, in relation to their life at great depths, is now being investigated, as is the importance of the swim bladder in lipid accumulation.

I. — INTRODUCTION

Comprenant plus de trois cents espèces, les Macrouridae constituent la plus importante des familles de Poissons de grandes profondeurs vivant au voisinage du fond, sur le talus continental

(90 % d'entre elles) et sur la plaine abyssale où les genres *Chalinura*, *Lionurus* et *Nematonurus* sont les plus nombreux. Deux genres, *Cynomacrus* et *Odontomacrus*, sont bathypélagiques ; trois genres, *Echinomacrus*, *Squalogadus* et *Macrouoides* sont méso ou bathypélagiques à benthopélagiques (MARSHALL, 1973 a).

Des Poissons de cette famille sont connus depuis fort longtemps et peut-être même depuis le XVI^e siècle; en effet RONDELET ne représente-t-il pas dans son *Libri de Piscibus Marinis, in quibus verae Piscium effigies expressae sunt* (Lyon, 1553) une figure *De pisce Episcobabitu* (« Du Monstre marin en habit d'Evesque ») ? Or ce « poisson-évêque », connu de Belon et repris et modifié par Ambroise Paré, supercherie, sans doute, cependant évoque un Macrouridae et les pêcheurs catalans n'appellent-ils pas précisément l'espèce *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, l'évêque (« bispe », évêque en catalan), le museau allongé évoquant la mitre de ce personnage ? Le nom vernaculaire qui est internationalement admis pour les Macrouridae est désormais celui de « grenadier », dénomination déjà utilisée par CUVIER et qui, selon RISSO (1810) aurait pour origine la ressemblance qui existerait entre le museau de *Coelorhynchus coelorhynchus* et le casque de ce militaire ; pour leur part, la longue queue effilée des Macrouridae leur a valu, des pêcheurs boulonnais, le nom de « rats ». Quelques membres de cette famille sont connus avec certitude depuis l'époque de STRÖM (1762) et de FABRICIUS (1780) et le nom de genre dont dérive celui de la famille est dû à BLOCH (1786), bien que GUNNERUS ait créé auparavant celui de *Coryphaenoides*, avec l'espèce *C. rupestris* en 1765. LACÉPÈDE (1802), dans sa « Table générale des Poissons », place les Macrouridae parmi les « Thoracins » dans la première division des « Osseux » (XIX^e ordre des Poissons).

C'est avec la campagne du « Challenger » et les travaux de GÜNTHER (1887) qui en résultèrent, puis avec ceux de VAILLANT (1888) qui étudia les Poissons recueillis lors des pêches profondes du « Travailleur » et du « Talisman », de 1880 à 1883 (réétudiés par BAUCHOT et collab., 1971), enfin avec la publication de l'ouvrage de GOODE et BEAN, « Oceanic Ichthyologie » (1896) que les Macrouridae, comme les autres Poissons profonds, furent mieux connus. Depuis genres et espèces furent souvent redéfinis et l'on peut citer les travaux de GILBERT et HUBBS (1917, 1920), de OKADA et MATSUBARA (1938), de PARR (1946), de OKAMURA (1970 a), de IWAMOTO (1970, 1973) et de IWAMOTO et STEIN (1974), de MARSHALL (1973 a et b). Selon ce dernier auteur, auquel nous renvoyons pour l'étude taxinomique, la famille se compose de trois sous-familles : Trachyrhynchinae, Macrouroidinae, Bathygadinae et la plus importante et la mieux étudiée, la sous-famille des Macrourinae.

Si nombreux sont les travaux ayant trait à la systématique des Macrouridae, ce n'est que depuis sept à huit ans que l'étude de leur biologie a fait l'objet de recherches spécialisées qui nous permettent aujourd'hui de nous faire une idée plus précise de la vie de ces Poissons. Exploitée commercialement depuis une dizaine d'années par les chalutiers soviétiques (et aussi pour une faible part par les chalutiers polonais et de la République Démocratique Allemande) l'espèce *Coryphaenoides rupestris*, qui vit entre 600 et 2 300 m sur les talus continentaux du nord de l'Atlantique nord, a été, en conséquence, particulièrement bien étudiée.

2. — ALIMENTATION ET APPAREIL DIGESTIF

L'idée de Macrouridae « qui fouillent la vase avec leur museau en forme de pelle et l'avalent au moyen d'une bouche protractile sans dents » et « se nourrissant de particules végétales et de petites bêtes contenues dans la vase », ainsi que les décrivait JOUBIN en 1933, s'est maintenue longtemps puisque, alors que des observations, occasionnelles certes, mais déjà anciennes (FRIEB et coll., 1895; COLLET, 1904; WAITE, 1916; GILBERT et HUBBS, 1920; FARRAN, 1924; KOEFOED, 1927; RATRAY, 1947; DAVIES, 1949), permettaient de la considérer, sinon comme entièrement fautive, du moins comme insuffisante, BERTIN écrit encore en 1958 que ces Poissons « cherchent leur nourriture en fouillant la vase des grands fonds »; MARSHALL, au contraire, estimait déjà en 1954 que s'ils retournaient la vase avec leur museau, ils ne devaient cependant pas se limiter à ces proies du sédiment.

Les Macrouridae sont des Poissons carnivores eurypages qui, tous, se nourrissent aux dépens de proies benthiques et pélagiques, planctoniques et nectoniques, parmi lesquelles dominent, tant en nombre qu'en variétés, les Crustacés (GEISTDOERFER, 1975). Cette conception d'un régime alimentaire, non seulement peu spécialisé, mais faisant appel aussi bien aux animaux benthiques que pélagiques, régime que l'on peut envisager comme une adaptation à la vie dans les grandes profondeurs, fut tout d'abord mise en évidence à partir de l'étude de l'alimentation de quatre espèces de Macrouridae atlantiques et méditerranéennes, *Nezumia sclerorhynchus* et *N. aequalis*, *Coelorhynchus coelorhynchus*, *Coryphaenoides zaniophorus* (GEISTDOERFER, 1973 b), puis confirmée par la suite chez d'autres espèces (HAEDRICH et HENDERSON, 1974; PEARCY et AMBLER, 1974; GEISTDOERFER, 1975, 1977 a; REVINA et SHUBINA, 1976).

Ainsi *Trachyrhynchus trachyrhynchus* se nourrit essentiellement de Poissons bathy-pélagiques, de Natantia et de Mysidacés, mais aussi de Copépodes, de Polychètes et de Gastéropodes; *Hymenocephalus italicus*, de Copépodes et d'Euphausiacés, et aussi d'Amphipodes, d'Ostracodes et de Cumacés; *Ventrifossa occidentalis*, de Natantia, de Poissons, de Céphalopodes, de Mysidacés, de Reptantia, et aussi de Polychètes, d'Amphipodes, d'Ostracodes, de Copépodes, d'Isopodes, de Cumacés, d'Euphausiacés; *Macrourus holotrachys*, de Mysidacés, d'Amphipodes, de Poissons et aussi de Polychètes, de Copépodes, de Natantia, d'Isopodes, de Cumacés (GEISTDOERFER, 1975); *Coryphaenoides (Nematonurus) armatus*, de Céphalopodes, de Poissons, d'Amphipodes, d'Isopodes, et aussi de Cumacés, de Tanaïdés, de Décapodes, de Copépodes, de Mysidacés, d'Euphausiacés (HAEDRICH et HENDERSON, 1974) et même de débris d'origine terrestre, notamment végétaux (HAEDRICH et HENDERSON, 1974; GEISTDOERFER, 1975).

Le fait qu'OKAMURA (1970 b), étudiant des espèces des mers du Japon, minimise le nombre de groupes-proies et l'apport benthique par rapport aux valeurs trouvées par les autres auteurs résulte probablement de ce qu'il n'a, en général, examiné, pour chaque espèce, que quelques estomacs.

Il n'y a donc jamais un seul groupe-proie présent dans l'alimentation et, dans un même contenu stomacal, sont, en règle générale, toujours présents plusieurs types de proies. Néanmoins, ni cette euryphagie, ni l'existence de variations géographiques dans l'alimentation chez une même espèce, comme celles observées chez *Nezumia sclerorhynchus* (GEISTDOERFER, 1975), ni les variations du régime alimentaire au cours de la croissance comme celles décrites chez *Coryphaenoides armatus* (HAEDRICH et HENDERSON, 1974; PEARCY et AMBLER, 1974), chez *C. filifer* et *C. leptolepis* (PEARCY et AMBLER, 1974), chez *Macrourus berglax* (GEISTDOERFER, 1975, 1977 a), n'impliquent l'absence pour chaque espèce d'un régime alimentaire caractéristique, donc d'une sélection des proies. PEARCY et AMBLER (chez trois espèces abyssales, 1974), et GEISTDOERFER (chez huit espèces, 1975) utilisant, notamment, un indice de sélectivité relative dérivé de celui d'IVLEV (1961), ont mis en évidence l'existence d'une sélection des proies par chacune des espèces étudiées.

Les différents régimes alimentaires des Macrouridae peuvent ainsi être regroupés en trois types écologiques d'alimentation (GEISTDOERFER, 1975) : pélagique (plus de 70 % de proies pélagiques), benthopélagique (de 30 à 70 % de proies pélagiques), benthique (moins de 30 % de proies pélagiques); on peut reconnaître de plus, au sein de chacun de ces types, des espèces à tendance microphage et des espèces à tendance macrophage (ou pré-

datrices) qui se nourrissent, non seulement de petits Invertébrés, mais aussi qui capturent des animaux nectoniques ou nectobenthiques (Poissons, Céphalopodes, Natantia).

De telles observations entraînent souvent les auteurs, partant de l'idée que les Macrouridae sont benthiques, à s'interroger sur l'origine des proies pélagiques (par exemple, HAEDRICH et HENDERSON, 1974, et PEARCY et AMBLER, 1974); sont-elles la conséquence de migrations verticales amenant à proximité du fond des animaux pélagiques connus seulement de profondeurs moindres, ou de déplacements verticaux, en pleine eau, des Macrouridae, ou de nécrophagie ? Bien que, d'une part il semble, ainsi que le montre l'attirance qu'ils manifestent pour les appâts (MOTAIS, 1960; DAYTON et HESSLER, 1972; COLLETT, 1904; WOLFF, 1971, 1977), que les Macrouridae puissent se nourrir de cadavres, que d'autre part nos connaissances des migrations verticales de leurs proies soient insuffisantes, nous pensons que les Macrouridae ne sont pas inféodés au fond et qu'ils capturent les proies pélagiques lors de déplacements verticaux, de plus ou moins grande ampleur, qu'ils effectuent en pleine eau. Il est bien connu que d'autres Poissons dits « de fond », comme la morue (POWLES, 1958) sont coutumiers de tels déplacements. L'alimentation du prédateur *Coryphaenoides rupestris*, dans laquelle dominent très largement les proies pélagiques (88 %), est, à cet égard, significative (PODRAZHANSKAYA, 1967, 1971; SAVVATIMSKII, 1969; KONSTANTINOV et PODRAZHANSKAYA, 1972; GEISTDOERFER, 1977 a) : l'état et la variété, l'abondance des proies pélagiques montrent qu'elles furent capturées vivantes; et de plus, l'existence de vastes déplacements verticaux, en pleine eau, est prouvée aussi bien par la capture par le N. O. « Walther Herwig » de 49 *C. rupestris*, entre 1 000 et 2 100 m, et à des distances du fond allant de 270 à 1 440 m (HAEDRICH, 1974), que par celles de *Coryphaenoides pectoralis* et *C. acrolepis* à plus de 1 000 m du fond (IWAMOTO et STEIN, 1974). Aussi le terme de « benthopélagique » nous paraît convenir à de telles espèces.

Il apparaît une relation entre la répartition des espèces et leur alimentation, celle-ci contribuant à déterminer l'aire de vie d'une espèce, en particulier sa distribution verticale qui paraît être en relation directe avec son écologie alimentaire (GEISTDOERFER, 1975).

Nous ne possédons que peu de données sur le comportement des Macrouridae. Celles qui existent résultent d'observations faites à partir de bathyscaphes ou par des appareils de prises de vue automatiques (MARSHALL et BOURNE, 1964, 1967; WOLFF, 1971, 1977; DAYTON et HESSLER, 1972; GRASSLE et coll., 1975). Les Macrouridae observés près du fond, nagent faiblement inclinés vers

celui-ci, ce qui résulterait de la forme de leur corps et de leurs nageoires (réduction de la deuxième nageoire dorsale) et favoriserait la saisie de la nourriture sur le fond, d'autant plus que chez la plupart des espèces la bouche est infère (MARSHALL, 1965). Les Bathygadinae, au contraire, prendraient pour des raisons analogues (la deuxième nageoire dorsale est bien développée) une inclinaison vers le haut, ce qui serait propice à la capture des proies planctoniques (il est certain qu'un Poisson comme *Bathygadus melanobranchus* est essentiellement planctonophage (GEISTDOERFER, 1975), mais c'est aussi le cas du Macrouridae, *Hymenocephalus italicus*). Chez les deux grandes espèces prédatrices de l'Atlantique nord, *Macrourus berglax* et *Coryphaenoides rupestris*, à alimentation respectivement benthique et pélagique, une corrélation assez étroite entre les différences de leur écologie alimentaire et les différences de leur morphologie et de leur anatomie a pu être établie (GEISTDOERFER, 1977 a).

Ce n'est que récemment que les systématiciens étudiant les Macrouridae ont fait appel à l'anatomie (TOMINAGA, 1969; OKAMURA, 1970 a; CHIRICHIGNO et IWAMOTO, 1977), aussi, dentition exceptée, ne possédions-nous que peu de données sur la morphologie et l'anatomie de l'appareil digestif (BRAUER, 1906; JACOBSEN, 1939; HARDER, 1960). L'étude morphologique, anatomique et histologique de quinze espèces (GEISTDOERFER, 1972, 1973 a et b, 1974, 1975) nous a permis de relier structure de l'appareil digestif et alimentation et d'envisager ce type d'alimentation peu spécialisée et une structure d'appareil digestif qui permet d'utiliser des sources de nourriture multiples, comme des adaptations à la vie en grandes profondeurs.

Le trait de plus saillant de l'histologie du tube digestif est l'existence de cryptes de régénération de l'épithélium intestinal (GEISTDOERFER, 1973 a, 1974, 1975), cryptes qui n'étaient connues jusqu'ici que chez les Gadidae et considérées comme des glandes pluricellulaires; ces cryptes, de plus, s'avèrent être caractéristiques de l'ordre des Gadiformes puisque présentes également chez les Moridae, les Muraenolepidae et les Merlucciidae, à l'exclusion des autres Téléostéens (GEISTDOERFER, 1975).

Enfin par l'analyse biomécanique de mouvements de fermeture des mâchoires chez un prédateur (*Ventrifossa occidentalis*) et chez un microphage (*Coelorhynchus coelorhynchus*) des différences dans les forces mises en jeu peuvent être reliées aux différences d'écologie alimentaire (GEISTDOERFER, 1975, 1977 d).

3. — LA CROISSANCE

L'étude de la croissance des Poissons de grandes profondeurs comme les Macrouridae, qui vivent dans un milieu où les conditions physico-chimiques sont relativement stables et homogènes, pose le problème de la détermination de l'âge donc, pratiquement, de la lecture des écailles et otolithes et de l'interprétation des anneaux qui s'y sont inscrits et qui furent signalés, mais non expliqués, dès 1912 par MURRAY et HJORT. En 1924, FARRAN essaye d'analyser la croissance de Macrouridae du talus continental irlandais, utilisant pour la lecture des écailles la lumière polarisée, et met en évidence l'existence de phénomènes cycliques, peut-être annuels, et qui sont probablement dus à un rythme physiologique interne. La trace de phénomènes cycliques se retrouve également dans la structure des otolithes puisque l'examen au microscope électronique à balayage de ceux de *Coryphaenoides guentheri*, récoltés entre 1 800 et 1 950 m dans le Golfe de Gascogne, révèle une structure analogue à celle des otolithes des Poissons de la zone photique (RANNOU et THIRIOT-QUIEVREUX, 1975).

KULIKOVA (1957), étudiant quatre espèces de *Coryphaenoides* du Pacifique nord, constate un ralentissement de la croissance après les premières années. La croissance en Méditerranée de *Trachyrhynchus trachyrhynchus* a été décrite par différents auteurs (MOTAIS, 1960; BAS, 1964; IBANEZ, 1971) : la croissance est saisonnière, la poussée annuelle intervient, en Mer ligure, de juin à novembre, le taux de croissance annuel est de 1 à 2 cm, la croissance n'est pas similaire pour toutes les parties du corps, le rostre notamment a une croissance allométrique positive (observée également chez *Coelorhynchus asteroides* par OKAMURA, 1963).

A partir de 1971, dans le cadre des pêcheries soviétiques en Atlantique nord, la croissance de *Coryphaenoides rupestris* est bien étudiée par SAVVATIMSKII (1971 a et b, 1972). Cet auteur, après avoir montré que les anneaux lus en lumière polarisée sur les écailles sont bien des anneaux annuels, calcule les courbes de croissance en longueur et en poids pour différentes populations (Islande, nord de Terre-Neuve, Mer du Labrador, Détroit de Davis). *C. rupestris* a un long cycle de vie, constitue des populations comprenant de nombreuses classes d'âge, a une croissance aussi rapide que celles de certains Poissons de faibles profondeurs, comme la morue; la croissance, tant en longueur qu'en poids, est plus rapide chez les femelles que chez les mâles (également observé par nous sur les bancs ROCKALL et HATTON) et, alors qu'avec l'âge le taux de croissance en longueur diminue, le taux de crois-

sance en poids augmente; à âge égal les individus des populations du nord-est atlantique sont plus grands que ceux des populations du nord-ouest. Un *C. rupestris* de taille commerciale, de 60 à 70 cm, a, de 9 à 14 ans, grandi de 3 à 4 cm par an, a une augmentation de poids annuelle de 60 à 80 grammes si c'est un mâle, de 80 à 100 grammes si c'est une femelle; à 19 ans, un mâle atteint 84 cm pour un poids de 1 010 grammes, et une femelle 88 cm pour un poids de 1 250 grammes. SAVVATIMSKII (1971 b) étudie également les conséquences de l'important effort de pêche auquel a été soumise l'espèce au nord de Terre-Neuve entre 1967 et 1970 : le mode de la distribution en tailles se situe à des classes de tailles de plus en plus petites, les grands individus sont de moins en moins nombreux dans les captures, les femelles qui représentaient 39,3 % des individus en 1967, n'en représentent plus que 30,8 % en 1969, car plus grandes que les mâles elles ont une mortalité par pêche supérieure, les prises par unité d'effort de pêche déclinent.

Si *C. rupestris* a un taux de croissance comparable à celui de Poissons de petits fonds, il semble cependant que ce taux soit très faible pour d'autres espèces comme *Coelorhynchus coelorhynchus* et *Nezumia sclerorhynchus* et variable d'une région à une autre; c'est ce que, en effet, RANNOU (1973, 1976) étudiant la croissance de ces deux espèces méditerranéennes et atlantiques décrit et il observe également, comme c'est le cas chez *C. rupestris*, des cycles longs et des populations comportant de nombreuses classes d'âges. REVINA et SHUBINA (1976) constatent de même, pour les *Macrourus holotrachys* de l'Atlantique sud, un long cycle de vie, de nombreuses classes d'âges, une maturité tardive, des femelles plus grandes que les mâles.

L'existence de phénomènes cycliques amène à s'interroger sur la reproduction et les conditions dans lesquelles elle s'effectue au sein de la famille des Macrouridae.

4. — REPRODUCTION ET STADES LARVAIRES

Les œufs et larves de Macrouridae sont connus de longue date (COSTA, 1865, cité par GILCHRIST, 1921; RAFFAELE, 1888; MCINTOSH et MASTERMAN, 1897); en 1921 GILCHRIST décrit les œufs, pêchés en profondeur, de six espèces vivant au large de l'Afrique du Sud et, en 1933, SANZO, les œufs et larves d'espèces méditerranéennes. Ces œufs sont relativement gros comme chez beaucoup d'autres Poissons de grandes profondeurs (de 1 à 4 mm de dia-

mètre), possèdent une goutte d'huile, sont ornés en surface d'un réseau polygonal, sont pélagiques et il semble qu'il y ait une corrélation entre le diamètre de l'œuf et la taille de l'adulte, les espèces les plus grandes ayant les œufs les plus gros (MARSHALL, 1973 a).

On ne sait encore que peu de choses sur la vie larvaire et postlarvaire des Macrouridae et on ne saurait guère aller au-delà du schéma proposé par MARSHALL (1965, 1973 a) : les œufs, après avoir été pondus et fécondés au voisinage du fond, seraient lentement entraînés vers des couches d'eau moins profondes jusqu'à 2 à 300 mètres de la surface, sous la thermocline, et là s'effectuerait l'éclosion suivie par une migration vers le fond des larves et postlarves. Cette double migration verticale est connue en Mer catalane chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus* (IBANEZ, 1971). Cependant MEAD et coll. (1964), se basant sur l'endémisme d'espèces de Macrouridae vivant dans des mers à seuil, se demandent comment des œufs et des larves épipélagiques sont compatibles avec un tel endémisme et estiment que le développement larvaire se déroule, en règle générale, dans la zone bathypélagique ou au voisinage du fond. Ce type de migration vers la surface des œufs et larves d'espèces bathyales et abyssales est cependant connu chez d'autres groupes que les Poissons, ainsi la migration des larves véligères du Gastéropode Prosobranch *Benthonella tenella* (BOUCHET, 1976).

MARSHALL (1965) a constaté que, curieusement, les récoltes de larves de Macrouridae n'ont lieu jusqu'ici ni en haute-mer, ni en profondeur, mais au voisinage des côtes.

L'aire de dispersion de certaines espèces telles que *Macrourus berglax*, *Coryphaenoides rupestris*, *Ventrifossa occidentalis* peut être expliquée par le système des courants atlantiques (GEIST-DOERFER, 1975).

Il a été longtemps admis qu'il n'existait pas d'activité reproductrice cyclique chez les animaux vivant dans les grandes profondeurs, mais, nous l'avons vu, otolithes et écailles enregistrent de tels phénomènes cycliques.

La présence dans le plancton de la rade de Villefranche-sur-Mer d'œufs de *Coelorhynchus coelorhynchus* toute l'année, en particulier en hiver et au printemps, amène SARDOU (1969) à conclure que cette espèce se reproduit à peu près toute l'année et GRIGOREV (1972) avance la même opinion concernant *Coryphaenoides rupestris*; *Macrourus holotrachys* a, selon REVINA et SHUBINA (1976), une seule période de reproduction, mais qui s'étend sur plusieurs mois. *Coryphaenoides rupestris* fraye, selon ANDRIYASHEV (1954) à la fin de l'automne, mais MARSHALL (1965)

ayant observé, ainsi que JOHNSEN (1927), en Mer de Norvège, en juin-juillet, des larves et postlarves, alors que COLLETT (1904) a trouvé, en octobre, des œufs mûrs de cette espèce, estime que la reproduction doit avoir lieu en été et en automne. *Nezumia bairdii* fraye du printemps à l'automne dans le Golfe du Maine (BIGELOW et WELSH, 1925). HAEDRICH et HENDERSON (1974) signalent que les produits génitaux de *Nematonurus armatus* dans l'Hudson Canyon ne sont pas mûrs en mars.

Considérant un certain nombre d'observations récentes, nous pensons qu'il existe chez les Macrouridae, comme chez l'ensemble des animaux de grandes profondeurs, des périodes de reproduction spécifique. Déjà MOTAIS (1960), étudiant, en Mer Ligure, la biologie de *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, mit en évidence l'existence d'une telle période de reproduction (en février-mars) par l'étude des variations des rapports gonadosomatique et hépatosomatique; les variations de celui-ci montrant en outre que le foie des Macrouridae se rattache au type *Gadus* tel que l'a défini BOUGIS (1952), c'est-à-dire qu'il est un organe de stockage de lipides mobilisables au moment de l'élaboration des produits sexuels (chez *Coryphaenoides acrolepis* les lipides hépatiques sont essentiellement des triglycérides dont le foie est un important lieu de synthèse — PHLEGER, 1971).

Il existe bien en effet chez *Coryphaenoides rupestris* une période de reproduction parfaitement définie (GEISTDOERFER, 1977 b et c); elle se situe, dans l'Atlantique nord-est, au printemps comme l'ont montré les chalutages du N. O. « Thalassa », en avril-mai 1975 et juin 1976; l'espèce fut récoltée en abondance, notamment sur les bancs ROCKALL et HATTON, entre 600 et 1 000 m, et 91 % des individus étaient fluants. Cette période de reproduction durant laquelle l'ensemble des adultes est au stade de la ponte, les mâles plus tardivement que les femelles d'ailleurs, est brève, puisque un mois plus tard presque tous les animaux sont en stade post-ponte. Dans le nord-ouest atlantique (GEISTDOERFER, 1977 b) la reproduction a également lieu au printemps.

SAVVATIMSKII (1969) a signalé, sur le banc HATTON, la présence, fin octobre 1968, d'un petit nombre de mâles fluants et de femelles post-fluantes de *C. rupestris*, mais il estimait cependant que les principales zones de reproduction demeuraient inconnues et qu'elles devaient se trouver au-delà de 1 000 mètres de profondeur. Pour PECHENIK et TROYANOVSKII (1970) également, la reproduction a lieu en profondeur, et au large de l'Islande, en automne, et de plus, pour eux *C. rupestris* effectuerait une migration le long du talus continental, avec une phase reproductrice profonde (au-delà de 1 000 m) et une phase trophique à des profondeurs

moindres. PODRAZHANSKAYA (1971) cependant, indique, d'une part qu'au sud-est de l'Islande la ponte débute en mai pour finir en août, d'autre part que les femelles arrivent à maturité plus tôt que les mâles, observations que rejoignent celles que nous avons pu faire en 1975 et 1976.

L'ensemble de ces données concernant *C. rupestris* confirment bien l'existence d'une période de reproduction déterminée, contrairement à ce que pense GRIGOREV (1972). Elles contribuent, la présence d'adultes se reproduisant dans le nord-ouest atlantique ayant été constatée, à rejeter la thèse proposée par ZAKHAROV et MONAKU (1970), citée par PODRAZHANSKARA, (1971), d'une migration est-ouest des *C. rupestris* avec une zone de reproduction au large de l'Islande et une zone de nutrition au nord de Terre-Neuve et en Mer du Labrador; les populations nord-est et nord-ouest atlantiques sont, en effet, distinctes (SAVVATIMSKII, 1972; PARSONS, 1975; GEISTDOERFER, 1977 b); elles posent enfin le problème de la profondeur et surtout de la période où s'effectue la ponte. Il semble bien, dans l'état actuel de nos connaissances, qu'il existe dans l'Atlantique nord-est deux périodes de brèves durées, l'une au printemps, l'autre à l'automne et que la reproduction ne se déroule pas nécessairement dans la partie la plus profonde de la distribution verticale de l'espèce.

Quant au grand Macrouridae hyperboréen de l'Atlantique, *Macrourus berglax*, COLLETT (1904) signale la capture d'une femelle mûre fin juillet et, selon BREDER et ROSEN (1966), il se reproduit au printemps. YANULOV (1962) pense que la ponte s'effectue en plusieurs fois durant une période de reproduction qu'il situe en hiver et au printemps et SAVVATIMSKII (1969) juge que cette période de reproduction doit être fort longue. Il semble que, comme l'espèce précédente, *M. berglax* se reproduit au printemps et au début de l'été, la maturation des produits génitaux s'effectuant en hiver (GEISTDOERFER, 1977 b).

5. — SYSTÈME NERVEUX ET ORGANES DES SENS

Le cerveau des Macrouridae est relativement plus réduit que celui des Poissons de faibles profondeurs (OKAMURA, 1970 b). Le trait le plus remarquable de sa structure est la position des bulbes olfactifs. Chez les genres *Squalogadus* (Macrouroidinae) et *Gadomus* (Bathygadinae), sauf *Gadomus arcuatus* (MARSHALL, 1973 a), ces bulbes sont en contact avec le télencéphale et reliés aux capsules nasales par de longs nerfs olfactifs séparés l'un de

l'autre; chez le genre *Bathygadus* (Bathygadinae) les bulbes olfactifs sont en position intermédiaire entre les capsules nasales auxquelles ils sont reliés par les nerfs olfactifs et le télencéphale auquel ils sont unis par les tractus olfactifs; chez les Macrouridae (contrairement à ce qu'écrit BERTIN, 1958) leur disposition est analogue à celle caractéristique des autres Gadiformes : deux longs tractus olfactifs (accolés dans leur partie postérieure) et les bulbes en contact avec les capsules nasales, les nerfs olfactifs devenant virtuels (PFÜLLER, 1914; TUGE et SHIMAMURA, 1958; OKAMURA, 1966 et 1970 b; IBANEZ, 1970; MARSHALL, 1973 a). Les Trachyrhynchinae, selon IBANEZ (1970), se rattachent à la disposition *Squalogadus*, mais les nerfs olfactifs sont accolés dans leur partie postérieure. Il semble donc que la famille des Macrouridae se soit séparée du reste de l'ordre avant que les bulbes n'aient commencé à migrer vers l'avant, mais que la famille ait suivi une évolution parallèle à celle des autres Gadiformes.

Au contraire, des espèces benthopélagiques, celles de mœurs pélagiques *Cynomacrus piriéi*, *Odontomacrus murrayi* et *Squalogadus modificatus* ont des organes olfactifs réduits (MARSHALL, 1967).

La combinaison de bulbes olfactifs bien développés et de lobes olfactifs aux formes complexes, structure qui existe chez les Macrouridae benthopélagiques, indiquerait selon UCHIHASHI (1953) un sens de l'odorat aigu.

Dès 1914, PFÜLLER décrit les canaux sensoriels céphaliques des Macrouridae et MARSHALL (1965, 1973 a) donne une description du système acoustico-latéral et souligne son importance. TUGE et SHIMAMURA (1958), étudiant l'ensemble canaux céphaliques - nerf V - myelencéphale, et MARSHALL (1973 b) montrent que les Macrouridae possèdent un sens somatique élevé. FÄNGE et coll. (1972) décrivent le système acoustico-latéral et ses grands neuro-mastes et analysent la composition de l'endolymphe chez *Coryphaenoides rupestris* : la composition de l'endolymphe de la ligne latérale ressemble à celle du plasma sanguin. Cependant les concentrations de potassium et de magnésium sont plus basses que dans le plasma, les protéines et le glucose n'existent qu'en très faibles quantités, il n'y a aucune trace d'activité de l'anhydrase carbonique; la concentration en potassium est au contraire élevée dans l'endolymphe de l'oreille interne.

Les canaux céphaliques sont généralement couverts par la peau flexible; pour ALEXANDER (1967) il s'agirait d'une adaptation de Poissons fouisseurs de vase, l'intrusion de particules sédimentaires étant ainsi rendue impossible; il est par ailleurs vrai que chez les deux genres bathypélagiques *Odontomacrus* et *Cynomacrus*, ils sont largement ouverts (MARSHALL, 1964 et 1973 b).

Les Macrouridae ont certainement une vision normale car les yeux et les lobes optiques sont bien développés et le diamètre de l'œil va en diminuant, des espèces qui vivent dans la partie supérieure du talus continental, à celles qui vivent sur la plaine abyssale (MARSHALL, 1973 a). Les cellules rétiniennees sont toutes des bâtonnets comme c'est la règle générale chez tous les Poissons de profondeurs qui ont des yeux normaux ce qui constitue une adaptation à la vision dans les zones peu éclairées (MUNK, 1966, qui signale la dégénérescence de la rétine de l'espèce bathypélagique *Echinomacurus mollis*). Le pigment visuel de ces bâtonnets est la rhodopsine (WALD et coll., 1957; MUNZ, 1958; DENTON, 1959) de couleur dorée (DENTON et WARREN, 1956) qui absorbe 90 % des radiations bleues-vertes qui la frappent (DENTON, «1959»). Chez de nombreux Poissons existe une lactate déhydrogénase spécifique de la rétine, notamment chez les Gadidae (ODENSE et coll., 1969), mais elle n'existe pas chez le seul Macrouridae chez qui on l'a recherchée, *Coryphaenoides* sp. (WHITTE et PROSSER, 1971).

Des organes du goût superficiels existent sur le barbillon mentonnier, les lèvres, dans la cavité bucco-pharyngienne où sans être rares (sauf chez *Bathygadus melanobranchus*) ils ne sont pas très abondants, ce qui correspond bien à ce que l'on observe généralement chez les espèces carnivores (GEISTDOERFER, 1975).

6. — ORGANES LUMINEUX

L'organe lumineux qui existe chez certains genres de Macrouridae (chez les deux sexes, en bulbe ou tubulaire selon les genres (et même dans le genre *Coelorhynchus* selon les espèces), est ouvert vers l'extérieur. La lumière est due à la présence de bactéries symbiotiques (HANEDA, 1951); chez *Malacocephalus laevis* la lumière émise a des longueurs d'onde comprises entre 430 et 638 m μ , (avec un pic à 510 m μ) et le maximum pour celle émise par *Coelorhynchus* est situé à 472 m μ (NICOL, 1969).

La structure de cet organe lumineux est plus ou moins complexe avec des « réflecteurs » et des « lentilles » et a été bien étudiée par OKAMURA (1970 b) qui en distingue huit types différents, avec deux origines phylogénétiques indépendantes; il y a en outre l'organe lumineux bien particulier de *Lepidorhynchus denticulatus* (MARSHALL, 1973 a) qui est analogue à celui décrit par COHEN (1964) chez le Merlucciidae *Steindachneria argentea*, à qui est associé dans la région caudale une pigmentation noire argentée et la musculature hypoaxiale qui intervient dans la distribution de la lumière.

Les mélanophores qui abondent dans l'organe lumineux sont capables de contrôler l'intensité de la lumière émise par le Poisson (l'intensité lumineuse des bactéries étant constante) en agissant comme le ferait un diaphragme.

La bioluminescence est rare chez les Poissons benthiques et benthopélagiques et est plutôt caractéristique de Poissons pélagiques profonds (NICOL, 1967 et 1969; TETT et KELLY, 1973; HERRING, 1977), aussi est-il particulièrement intéressant de remarquer que chez *Coelorhynchus parallelus*, seul le jeune bathypélagique a un organe lumineux bien développé (HANEDA, 1951) et que la situation est analogue chez *Coelorhynchus coelorhynchus* et *Hymenocephalus* (MARSHALL, 1965).

Comme pour les autres animaux lumineux des grandes profondeurs, la signification écologique de l'organe lumineux est, chez les Macrouridae, fort mal comprise. Il est peu probable qu'il s'agisse d'un dispositif de camouflage, ni même un leurre destiné à attirer les proies (ne serait-ce que parce que de grandes espèces se nourrissant d'animaux nectoniques attirés par la lumière, comme *C. rupestris* et *M. berglax*, en sont dépourvus). Bien qu'OKAMURA (1970 b), à partir d'observations de *Coelorhynchus* faites d'un bathyscaphe, pense que la bioluminescence des Macrouridae pourrait être utilisée pour éclairer l'eau environnante, il semble que la fonction essentielle de cette luminescence soit celle de signal de reconnaissance intraspécifique, favorisant le regroupement des individus, comme c'est le cas chez les Stomiatoidei (O'DAY, 1973), notamment lors de la reproduction (MEAD et coll., 1964), et la constitution de bancs. L'analyse des captures commerciales de Macrouridae au Japon met en évidence que seules sont pêchées en abondance les espèces lumineuses, y compris l'espèce rare *Hymenocephalus lethoemus* (OKAMURA, 1970 b), mais remarquons toutefois que les Macrouridae qui constituent de véritables bancs en Atlantique (*Macrourus berglax*, *M. holotrachys* et surtout *Coryphaenoides rupestris*) ne sont pas lumineux. En fait il est probable, ainsi que l'ont montré MORIN et coll. (1975) chez l'Anomalopidae *Phoblepharon* que, chez une même espèce, la bioluminescence ait plusieurs fonctions.

7. — LA VESSIE NATATOIRE

Chez tous les Macrouridae, exception faite des genres bathypélagiques chez qui elle est, soit absente (*Echinomacrurus*), soit régressée (*Odontomacrurus*, *Cynomacrurus*, *Squalogadus*, *Macrou-*

roides), existe une vessie gazeuse ou vessie natatoire, du type physocliste. Elle fut bien étudiée par MARSHALL (1965, 1972) et, pour les espèces japonaises par OKAMURA (1970 b); le premier de ces auteurs a notamment mis en évidence l'existence d'une corrélation entre le développement du réseau admirable et les profondeurs auxquelles vivaient les Poissons, et, sécrétion et rétention des gaz étant d'autant plus difficiles que la pression est élevée, a vu là une adaptation à la vie dans les grandes profondeurs.

Dès 1953, SCHOLANDER et VAN DAM étudient la composition du gaz contenu dans les vessies natatoires des Poissons de grandes profondeurs, notamment *Coryphaenoides rupestris*, *Macrourus berglax* et *Nezumia bairdii*, et constatent qu'à des pressions élevées l'oxygène représente au moins 90 % des gaz.

Si le développement de la vessie natatoire chez les Macrouridae ne peut que favoriser les déplacements verticaux de ces Poissons, elle jouerait aussi un rôle, selon MARSHALL (1965) dans l'émission et la réception des sons, puisque, mis à part les genres bathypélagiques et les genres abyssaux (*Chalinura*, *Lionurus* et *Nematonurus*) existent, chez les mâles, fixés à la vessie natatoire, des muscles dont les contractions provoqueraient l'émission de sons qui, notamment, attireraient les femelles. Mais OKAMURA (1970 b) attribue plutôt un rôle de récepteur que d'émetteur à la vessie natatoire qui constituerait une discontinuité acoustique.

Cette vessie natatoire accumule des lipides et des recherches récentes sur la biochimie et la morphologie de cet organe ont mis en évidence la synthèse de cholestérol par la vessie natatoire de *Coryphaenoides acrolepis* et la présence d'un tissu lipidique et protéinique, à l'apparence d'« écume », riche en cholestérol et n'existant pas chez les Poissons de faibles profondeurs (PHLEGER, 1971; PHLEGER et BENSON, 1971; PATTON et THOMAS, 1971); en dépit de la présence d'oxygène sous pression, 82 % des acides gras de ces lipides ne sont pas saturés (et le pourcentage d'acides non saturés augmente en grande profondeur — PHLEGER et BENSON, 1971). Ce tissu (étudié également chez le Moridae *Antimora rosstrata* et le Brotulidae *Parabassogigas* sp.) se présente (en microscopie électronique) sous forme d'un empilement de feuillets très caractéristiques (PHLEGER et HOLTZ, 1973; JOSEPHSON et coll., 1975) et est composé pour un tiers de protéines, un peu moins des deux tiers de lipides et 4 % de glucides. Chez *C. acrolepis* (de même que chez les deux autres espèces), ces lipides sont pour 36 à 42 % des lipides neutres (dont 60 à 78 % de cholestérol), pour 54 à 57 % de phospholipides et pour 4 à 9 % des glycolipides (PATTON et THOMAS, 1971). Quant aux protéines solubles, si certaines ont des poids moléculaires de 18 000 à 150 000, un grand nombre a des poids moléculaires de plusieurs millions.

PHLEGER (1971) a observé que chez *C. acrolepis*, l'augmentation de la pression favorise légèrement la synthèse des triglycérides par la vessie natatoire, au contraire de ce qui se produit, non seulement chez un Poisson de faibles profondeurs, mais aussi chez *Antimora rostrata* (PHLEGER, 1975). Plusieurs étapes de la synthèse du cholestérol requièrent de l'oxygène et donc la pression de ce gaz sous pression dans la vessie natatoire favorise cette synthèse (PHLEGER, 1975).

Durant la sécrétion des gaz le glycogène disparaît dans les cellules de la glande à gaz et apparaît de l'acide lactique, ce qui est dû à l'activité du lactodéhydrogénase; le cycle de KREBS n'apparaît pas être dans la glande à gaz, la voie principale du catabolisme du glucose (FÄNGE, 1973); ainsi l'activité de certains enzymes (hexokinase, lactodéhydrogénase, glucose-6-phosphate déhydrogénase, 6-phosphogluconate déhydrogénase) chez *Coryphaenoides rupestris* (de même que chez des Gadidae, de grandes profondeurs ou non), est généralement plus grande dans la glande à gaz que dans le muscle, tandis que pour d'autres (phosphofructokinase et enzymes du cycle de KREBS) la situation est inverse. La glycolyse dans la vessie natatoire se fait surtout par la voie de l'hexomonophosphate, mais l'oxydation du glucose-6-phosphate produit du gaz carbonique et de la nicotinamide-adénine-dinucléotide-phosphate-H qui est utilisée par les cellules pour la synthèse des lipides; or, on l'a vu (PATTON et THOMAS, 1971; PHLEGER, 1971), la vessie natatoire est riche en cholestérol et en phospholipides. On ignore (FÄNGE, 1973) si ces lipides formés par les cellules de la glande à gaz sont des produits d'excrétion ou s'ils ont une fonction spécifique. IWAI (1959) estime que ces graisses interviennent dans la flottabilité du corps chez les espèces bathypélagiques et, de même PHLEGER et BENSON (1971) considèrent que l'abondance de cholestérol et de phospholipides dans la vessie natatoire contribue à la flottabilité, la solubilité de l'oxygène dans les lipides et les lipoprotéines pouvant affecter la densité et faciliter la sécrétion de gaz à grandes profondeurs.

8. — PHYSIOLOGIE

Ce que l'on vient de voir de la biologie des Macrouridae ne les sépare pas de façon catégorique des Poissons benthiques ou benthopélagiques du plateau continental; il y a simplement un ensemble de caractères, comme leur faculté à utiliser des sources de nourritures multiples, qui semblent être des adaptations plus ou moins marquées à la vie en grande profondeur. D'ailleurs les

pressions considérables qui règnent dans les grandes profondeurs marines ne sont qu'une des données du problème, même si c'est la première qui vient à l'esprit. Les basses températures des eaux profondes sont une seconde donnée qui peut-être joue un rôle, parfois plus important que la pression; les faunes profondes sont, au même titre que celles des mers polaires, des faunes froides. La présence à de faibles profondeurs, une centaine de mètres, de *Nezumia bairdii* et de *Macrourus berglax*, que nous avons observée en Mer du Labrador, peut s'expliquer par les basses températures des eaux du plateau continental de cette région.

Sans doute est-ce à un niveau plus fin que ceux envisagés jusqu'ici qu'il faut analyser l'action de la température et de la pression, aussi HOCHACHKA (1971, 1975) et ses collaborateurs ont-ils étudié l'action de ces deux facteurs sur les systèmes biochimiques de *Coryphaenoides acrolepis* et de *Antimora rostrata*; bien que les systèmes enzymatiques de ces Poissons semblent bien adaptés aux températures et pressions auxquelles ils sont soumis, il n'apparaît pas actuellement d'opposition tranchée entre Poissons de grandes profondeurs et Poissons de faibles profondeurs.

Les capacités de biosynthèse des Macrouridae (PHLEGER, 1971) et les propriétés cinétiques des protéines de leurs muscles (DREIZEN et KIM, 1971 a et b; KIM et DREIZEN, 1971) laissent cependant penser que leur métabolisme est peu élevé. C'est ce que confirme l'analyse *in situ* (à 1 230 mètres) de la respiration de *Coryphaenoides acrolepis* (SMITH et HESSLER, 1974) : sa respiration est de deux ordres de grandeur, plus faible que celle de la morue, autre Gadiforme d'eau froide. Ce métabolisme ralenti doit être assez général dans les grandes profondeurs puisque la comparaison de la respiration, mesurée *in situ*, d'une communauté vivant à 1 850 mètres de profondeur est de deux fois inférieure à celle de communautés de faibles profondeurs (SMITH et TEAL, 1973). COHEN (1977) fait cependant remarquer que, mesurant la vitesse de nage de *Antimora rostrata* à 2 400 mètres de profondeur, il l'a trouvée analogue à celle de *Salmo gairdneri* (39,2 centimètres par seconde), ce qui associé à une respiration faible, pourrait signifier que les systèmes enzymatiques sont plus efficaces chez les Poissons de grandes profondeurs que chez ceux de faibles profondeurs.

9. — LES PARASITES DES MACROURIDAE

Pour NOBLE et COLLARD (1970), au contraire des Poissons pélagiques peu parasités, ceux vivant près du fond le sont haute-

ment et leurs parasites sont nombreux et variés. Les Macrouridae sont en effet très fréquemment parasités et, si les parasites les plus communément rencontrés sont les Nématodes (dans le mésentère surtout, mais aussi dans la vésicule biliaire, la vessie nata-toire et le tube digestif) et les Myxosporidies (dans la vésicule biliaire), on trouve également des Flagellés, des Coccidies, des Cestodes, des Copépodes... En général ces parasites ne sont pas pathogènes.

NOBLE et coll. (1972), étudiant la faune parasite de *Coryphaenoides rupestris* et la comparant à celle de trois autres Macrouridae, constatent que les Myxosporidies et les larves de Nématodes sont présentes avec, respectivement, des fréquences de 52 et 52 % chez *C. rupestris*, 41 et 95 % chez *Coryphaenoides acrolepis*, de 53 et 31 % chez *Coelorhynchus scophopsis*, de 69 et 50 % chez *Macrourus berglax*. Cette dernière espèce, de plus, s'avère particulièrement remarquable par la richesse de sa faune parasite puisqu'elle possède en outre des Microsporidies (avec une fréquence de 81 %), des Coccidies (11 %), des Mastigophores (6,2 %), des Cestodes (6,2 %), des Digéniens (69 %), des Acantho-céphales (81 %), des Copépodes (33 %), et les auteurs relient ce haut degré d'infection, non seulement à l'alimentation de l'hôte, mais aussi à la densité de ses populations, l'organisation en bancs favorisant la transmission des parasites, ce que pense également GUSEV (1957) : les Poissons des grandes profondeurs peuvent posséder de nombreux parasites si la densité de la population hôte est grande et si leur nourriture consiste en une grande variété d'organismes, ce qui est le cas des Macrouridae.

Les parasites sont également abondants chez *Nezumia bairdii* (ORIAS et NOBLE, 1971) en accord avec l'hypothèse de NOBLE et COLLARD de 1970. YOSHINO et NOBLE (1973 a et b) ont étudié systématiquement les Myxosporidies de Macrouridae du Pacifique nord-est (*Coryphaenoides acrolepis*, *Coelorhynchus scaphopsis*, *Nezumia stelgidolepis*) et de l'Atlantique nord (*Coryphaenoides rupestris*, *Nezumia bairdii*, *Macrourus berglax*, *Coelorhynchus coelorhynchus*); le rein, la vessie, la vésicule biliaire sont parasités et de toutes les Myxosporidies, *Myxidium coryphaenoidium* semble être l'espèce la plus répandue chez les Macrouridae puisqu'elle se trouve à la fois dans l'Atlantique et le Pacifique et peut habiter des profondeurs allant de 400 à 3 960 mètres. Chez *Macrourus holotrachys*, au large des îles Kerguelen et Heard, nous avons observé de nombreux Copépodes parasites et, dans les appendices pyloriques et l'intestin antérieur de plusieurs individus, un Cestode décrit par DOLLFUS (1975 et sous presse) sous le nom de *Priapacanthus macrouri* (Pseudophyllide).

Décrivant le Flagellé *Cryptobia coryphaenoideana* chez *Coryphaenoides acrolepis*, NOBLE (1968) estime que le transfert du parasite qui vit dans l'estomac de son hôte, s'effectue, après qu'il ait été régurgité, par sa propre nage dans l'eau. Les Macrouridae enfin, seraient les hôtes intermédiaires pour les larves des Nématodes, avec, par exemple, la séquence : Copépode - Macrouridae - requin (NOBLE, 1972).

10. — CONCLUSION

Comme c'est généralement le cas chez les Poissons bathyaux et abyssaux vivant au voisinage du fond, mis à part l'allongement de la région caudale assez caractéristique de ces groupes de Poissons, les Macrouridae ne possèdent pas ces traits morphologiques et anatomiques saillants bien connus chez certaines familles de Poissons pélagiques des grandes profondeurs. Il semble que leur biologie ne diffère pas fondamentalement de celle d'espèces moins profondes, notamment des Gadidae. La famille des Macrouridae, typiquement profonde, cependant par sa richesse en espèces et en individus domine, dans les océans, la faune ichtyologique benthique et benthopélagique, du haut du talus continental à la plaine abyssale. Les observations faites par COHEN (1976) à partir du sous-marin « Alvin », au large de la côte orientale des Etats-Unis, entre 1 700 et 2 800 mètres, viennent encore de le souligner.

Les Macrouridae nous apparaissent comme des Poissons vivant, parfois en fortes concentrations, à proximité du fond, mais capables d'accomplir des incursions prolongées et lointaines dans le domaine pélagique. Ils capturent, sur le fond et dans la couche d'eau sous-jacente, une grande variété de proies qu'ils peuvent localiser grâce à leur sens somatique bien développé, à leurs organes du goût superficiels, à leur odorat et à leur vue. Leurs émissions sonores et lumineuses doivent favoriser les regroupements intraspécifiques, notamment lors des périodes de reproduction qui sont brèves, et semblent concerner, au sein d'une population, l'ensemble des adultes. Les œufs pondus, et fécondés au voisinage du fond, se développent dans les zones méso- ou bathypélagiques, puis les larves et postlarves redescendent vers les profondeurs.

Les Macrouridae doivent être surtout la proie des grands Gadidae qui vivent en profondeur, comme la lingue bleue, *Molva dipterygia* (FARRAN, 1924 et observations personnelles) ou qui y font des incursions temporaires comme les merlus (RATTRAY,

1947; GILCHRIST, 1922) ou les morues (FRIEB et coll., 1895), des Sélaciens du talus continental comme *Centroscyllium fabricci*, des grands flétans noirs, *Reinhardtius hippoglossoides* (KONSTANTINOV et PODRAZHANSKAYA, 1972 et observations personnelles).

Par leurs fèces, par leurs cadavres, les Macrouridae peuvent jouer un rôle important dans l'apport de matière organique en profondeur.

L'alimentation des Macrouridae, faisant appel à un large éventail de proies, est en désaccord avec l'hypothèse de SANDERS (1968), selon laquelle dans ce milieu stable des grandes profondeurs, où le principal facteur limitant est la nourriture, la compétition interspécifique est évitée par des régimes alimentaires hautement spécialisés, et donc est en accord avec celle de DAYTON et HESSLER (1972), selon laquelle on doit, au contraire, trouver des animaux à alimentation peu spécialisée; nous pensons, en effet, qu'un régime alimentaire peu spécialisé est une adaptation à la vie en profondeur.

Les Macrouridae représentent un important facteur de transfert d'énergie, du talus vers le plateau continental par leurs prédateurs, du milieu pélagique vers le benthos par leurs dépouilles et excréments, d'une profondeur à une autre par leurs déplacements verticaux.

Enfin, certaines espèces de Macrouridae forment de véritables bancs, parfois détectables au sondeur. C'est le cas, en particulier, de *Coryphaenoides rupestris* pêché industriellement depuis une dizaine d'années, avec des prises annuelles de l'ordre de 30 000 tonnes (jusqu'à 84 000 tonnes en 1971) et qui, bien qu'actuellement inexploitée par notre pays, étant donnée la qualité de sa chair, peut constituer une nouvelle espèce pour la flotte française de Grande Pêche.

RÉSUMÉ

Les Macrouridae constituent la plus importante famille de Poissons des grandes profondeurs vivant au voisinage du fond, aussi, depuis une dizaine d'années, ont-ils fait l'objet de nombreuses recherches dont la synthèse est présentée ici. De toutes les espèces de la famille, *Coryphaenoides rupestris*, qui vit en Atlantique nord, a été plus particulièrement étudiée car elle est exploitée commercialement. Si l'alimentation des Macrouridae faisant appel à une grande variété de proies, tant benthiques que pélagiques, est désormais assez bien connue, il reste encore des

aspects de leur biologie mal connus, notamment la vie larvaire et post-larvaire, et si la morphologie de certains organes, comme l'organe lumineux, a été bien décrite, leur rôle reste hypothétique. La physiologie des Macrouridae, en liaison avec leur vie en grande profondeur, fait actuellement l'objet d'études, de même que la place que tient la vessie natatoire dans l'accumulation des lipides.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDER, R. McN., 1967. Functional Design in Fishes. Hutchinson University Library : 160 pp.
- ANDRIYASHEV, A.P., 1954. Fishes of the northern seas of the U.S.S.R. Acad. Sc. U.S.S.R., 1954. Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, 1977 : 617 pp.
- BAS, C., 1964. Aspectos del crecimiento relativo en peces del Mediterráneo Occidental. *Invest. pesq.*, 27 : 13-119.
- BAUCHOT, M.L., T. IWAMOTO, P. GEISTDOERFER & M. RANNOU, 1971. Etude critique des résultats des expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman ». Nouvel examen des Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., 14, Zool. 14 : 653-669.
- BERTIN, L., 1958. Famille des Macrouridae. In : P.P. Grassé, *Traité de Zoologie XIII* (3), Masson, Paris : 2 367 pp.
- BIGELOW, H.B. & W.W. WELSH, 1925. Fishes of the Gulf of Maine. *Bull. U.S. Bur. Fish.*, 40 (1) : 567 pp.
- BLOCH, M.E., 1786. *Naturgeschichte der ausländischen Fische*. Berlin, 2 : 160 pp.
- BOUCHET, P., 1976. Mise en évidence d'une migration de larves véligères entre l'étage abyssal et la surface. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 283, D : 821-824.
- BOUGIS, P., 1952. Recherches biométriques sur les rougets (*Mullus barbatus* L., *Mullus surmuletus* L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 89 : 58-174.
- BRAUER, A., 1906. Die Tiefseefische. I. Systematischer Teil. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. Valdivia*, 15 (1) : 432 pp.
- BREder, C.M. et D.E. ROSEN, 1966. Modes of Reproduction in Fishes. *Amer. Mus. Nat. Hist. N.Y.* : 941 pp.
- CHIRICHIGNO F., N. et T. IWAMOTO, 1977. *Coryphaenoides delsolari*, a new species of macrourid fish from the Pacific coast of South America. *Proc. biol. Soc. Wash.*, 89 (45) : 519-528.
- COHEN, D.M., 1964. Bioluminescence in the Gulf of Mexico Anacanthine Fish. *Steindachneria argentea*. *Copeia*, 2 : 406-409.
- COHEN, D.M., 1976. Observations from a submersible on abyssal fish populations in the vicinity of Hudson Canyon. *Comm. 2^e Congr. europeen ichtyol.*, sept. 1976, Paris : 1 p.

- COHEN, D.M., 1977. Swimming performance of the Gadoid fish *Antimora rostrata* at 2 400 meters. *Deep Sea Res.*, **24** : 275-277.
- COLLETT, R., 1904. Meddelesler om Norges Fiske i Aarena 1884-1901. II. *Forh. VidenskSelsk. Krist.*, 1903, **9** : 175 pp.
- DAVIES, D.H., 1949. Preliminary investigations on the food of South Africa fishes. *Investl Rep. Div. Fish. Un. S. Afr.*, **11** : 1-36.
- DAYTON, P.K. & R.R. HESSLER, 1972. Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep Sea Res.*, **19** : 199-208.
- DENTON, E.J., 1959. The contribution of the orientated photo-sensitive and other molecules to the absorption of whole retina. *Proc. R. Soc.*, ser. B, **150** : 78-94.
- DENTON, E.J. & F.J. WARREN, 1956. Visual pigments of deep-sea fish. *Nature*, **178** (4541) : 1059.
- DOLLFUS, R. Ph., 1975. Quelques aspects de l'influence des variations hydrologiques sur la parasitofaune des poissons. *Actes 100^e Congrès nat. Soc. savantes*, Paris, **2** : 339-343.
- DOLLFUS, R. Ph. (sous presse). D'un Cestode Pseudophyllide à pénis épineux parasite de l'intestin d'un Macrurus (Poisson Téléostéen) des Kerguelen et de l'île Heard. *Bull. Mus. ntn. Hist. nat.*, 3^e sér., Zool. (sous presse).
- DREIZEN, P. & H.D. KIM, 1971 a. Contractile proteins of a benthic fish. — I. Effects of temperature and pressure on myosin ATPase. *Amer. Zool.*, **11** : 513-521.
- DREIZEN, P. & H.D. KIM, 1971 b. Contractils proteins of a benthic fish. — III. Subunit Composition of myosin. *Amer. Zool.*, **11** : 531-542.
- FABRICIUS, O., 1780. Fauna Groenlandica, systematice sistens, animalia Groenlandiae occidentalis, Copenhagen, Leipzig : 452 pp.
- FÄNGE, R., 1973. The physiology of the swimbladder. In : Comparative Physiology, L. Bolis, K. Schmidt-Nielsen et S.H.P. Maddrell, ed., North-Holland Publ. Cie : 135-159.
- FÄNGE, R., A. LARSSON & U. LIDMAN, 1972. Fluids and jellies of the acustico lateralis system in relation to body fluids in *Coryphaenoides rupestris* and other fishes. *Mar. Biol.*, **17** (2) : 180-185.
- FARRAN, G.P., 1924. Seventh report on the fishes of the irish Atlantic slope. The Macrurid fishes (Coryphaenoidae). *Proc. R. Ir. Acad.*, **36** (8) : 91-143.
- FRIEB, B., C.V. EKSTRÖM & C. SUNDEVALL, 1895. A history of scandinavian fishes. Part 2, P.A. Norstedt and Söner, Stockholm, 1895 : 567-1240.
- GEISTDOERFER, P., 1972. Dentition pharyngienne et tubes digestifs de quelques Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). *Bull. Mus. ntn. Hist. nat.*, Paris, 3^e sér. **79**, Zool. **58** : 901-916.
- GEISTDOERFER, P., 1973 a. Sur quelques particularités histologiques de l'intestin de *Chalinura mediterranea* (Macrouridae, Gadiformes). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **276**, sér. D : 331-333.

- GEISTDOERFER, P., 1973 b. Régime alimentaire de Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes) atlantiques et méditerranéens, en relation avec la morphologie du tube digestif. *Bull. Mus. ntn. Hist. nat. Paris*, 3^e sér., 161, Ecol. Gén. 17 : 285-295.
- GEISTDOERFER, P., 1974. Histologie du tube digestif de *Coelorhynchus coelorhynchus* et de *Chalinura mediterranea* (Macrouridae, Gadiformes, Pisces). *Bul. Mus. ntn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., 222, Zool. 150 : 641-660.
- GEISTDOERFER, P., 1975. Ecologie alimentaire des Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). Alimentation. Morphologie et histologie de l'appareil digestif. Place des Macrouridae dans la chaîne alimentaire profonde. *Thèse Doct. Etat, Univ. Paris VI*, 1975, CNRS N° A.O. 11. 826 : 315 pp.
- GEISTDOERFER, P., 1977 a. Food habits of two north Atlantic Macrourids : *Macrourus berglax* and *Coryphaenoides rupestris* (Teleosts, Gadiformes). *Environ. biol. fishes* (sous presse).
- GEISTDOERFER, P., 1977 b. New data on the Reproduction of Macrourids (Teleosts, Gadiformes). *Comm. Kristineberg Centenary symposium on Deep-Sea Faunas History, Differentiation and Adaptation*, August 14-17, 1977 : 7 pp.
- GEISTDOERFER, P., 1977 c. Contribution à la biologie de *Coryphaenoides rupestris*. Répartition et reproduction dans l'Atlantique nord-est. *Cons. int. Explor. Mer*, C.M. 1977/F 45, Comité des poissons de fond (Nord) : 11 pp.
- GEISTDOERFER, P., 1977 d. Etude biomécanique du mouvement de fermeture des mâchoires chez *Ventrifossa occidentalis* et *Coelorhynchus coelorhynchus* (Téléostéens, Gadiformes). *Bull. Mus. ntn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., Zool. (sous presse).
- GILBERT, C.H. & C.L. HUBBS, 1917. Report on the Japanese Macrouroid collected by the united state fisheries steamer "Albatross" in 1906, with a synopsis of the genera. *U.S. natn. Mus.*, 51 (2149) : 135-214.
- GILBERT, C.H. & C.L. HUBBS, 1920. The Macrouroids fishes of the Philippine Islands and the east Indies. *Smiths. Inst. U.S. Nat. Mus. Bull.*, 100, 1 (7) : 369-588.
- GILCHRIST, J.D.F., 1921. The reproduction of deep-sea fishes. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 9, 7 : 173-177.
- GILCHRIST, J.D.F., 1922. Deep-sea fishes procured by the SS "Pickle" (Part I). *Rep. Fish. mar. biol. Surv. Un. S. Afr.*, 2 (sp. rép. 3) : 41-79.
- GOODE, G. et T.H. BEAN, 1896. Oceanic ichthyology, a treatise on the deep-sea and pelagic fishes of the world, based chiefly upon the collections made by the steamers "Blake", "Albatros" and "Fish Hawk" in the northwestern Atlantic. *Smithson. Contr. Knowl.*, 30 et *Spec. Bull. U.S. natn. Mus.*, 1895 (1896) et *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, 1 : 553 pp.
- GRASSLE, J.F., H.L. SANDERS, R.R. HESSLER, G.T. ROWE & T. MC LELLAN, 1975. Pattern and zonation : a study of the bathyal megafauna using the research submersible Alvin. *Deep Sea Res.*, 22 : 457-481.

- GRIGOREV, G.V., 1972. Reproduction of *Macrurus rupestris* Gunner of the northern Atlantic. *Trudy Pinro*, 28 : 107-115. *Fish. Res. Board Can. Transl. ser.* 25, 29 : 15 pp.
- GUNNERUS, J.E., 1765. Efterretning om Berglaxen, en rar Norsk fisk, som kunde kaldes : *Coryphaenoides rupestris*. *K. norske Vidensk. Selsk. Skr. T.*, 3 (4) : 50-58.
- GÜNTHER, A., 1887. Report on the deep-sea fishes collected by H.M.S. "Challenger" during the years 1873-76. *Challenger Rep.*, Zool., 22 : 268.
- GUSEV, A.V., 1957. Recherches parasitologiques sur quelques poissons de grandes profondeurs de l'Océan Pacifique (en russe). *Trudy Inst. Okeanol.*, 27 : 362-366.
- HAEDRICH, R.L., 1974. Pelagic capture of the epibenthic rattail *Coryphaenoides rupestris*. *Deep Sea Res.* 21 : 977-979.
- HAEDRICH, R.L. & N.R. HENDERSON, 1974. Pelagic food of *Coryphaenoides armatus*, a deep benthic rattail. *Deep Sea Res.*, 21 : 739-744.
- HANEDA, Y., 1951. The luminescence of some deep-sea fishes of the families Gadidae and Macrouridae. *Pacif. Sci.*, 5 : 372-378.
- HARDER, W., 1960. Zur Anatomie des Darmtraktes einiger Gadiformes und Macruriformes (Osteichthyes, Pisces). *Kurze Mitt. Inst. Fisch Biol. Univ. Hamb.*, 10 : 1-41.
- HERRING, P.J., 1977. Bioluminescence of marine organisms. *Nature*, 267 (5614) : 788-793.
- HOCHACHKA, P.W., 1971. Pressures effects on biochemical systems of abyssal fishes : The 1970 *Alpha Melix* expedition to the Galapagos Archipelago. P.W. Hochachka ed. *Amer. Zool.*, 11 (3) : 401-576.
- HOCHACHKA, P.W., 1975. Pressures effects on biochemical systems of abyssal and mid water organisms : The 1973 Kona expeditions of the *Alpha Helix*. P.W. Hochachka ed. *Comp. Biochem. Physiol.*, 52 B : 199 pp.
- IBANEZ, M., 1970. Algunos caracteres morfologicos utiles para determinar la posicion sistematica y filogenia de los peces Macruridos. Ronéotypé : 6 pp.
- IBANEZ, M., 1971. Variaciones morfometricas en el desarrollo postarvario y juvenil de un pez batibentico : *Trachyrhynchus scabrus* (Raf.). Ronéotypé : 99 pp.
- IVLEV, V.S., 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. New-Haven, Yale University Press : 302 pp.
- IWAI, T., 1959. The fat-containing swimbladder of the stomiatoid fish, *Yarrella elongata*. *Matsubara Sc. Rep.*, 4 : 1-4.
- IWAMOTO, T., 1970. The R/V "Pillsbury" deep-sea biological expeditions to the Gulf of Guinea, 1964-65. 19. Macrourid fishes of the Gulf of Guinea. *Stud. Trop. Oceanogr. Inst. mar. sci. Univ. Miami*, 4 (2) : 316-431.
- IWAMOTO, T., 1973. Macrourids (Gadiformes : Pisces) collected off Angola by the R/V "Undaunted", with the description of a new species. *Proc. biol. Soc. Wash.*, 86 (31) : 373-384.

- IWAMOTO, T. & D.L. STEIN, 1974. A systematic review of the rattail fishes (Macrouridae : Gadiformes) from Oregon and adjacent waters. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.*, 111 : 79 pp.
- JACOBSEN, E.M., 1939. Anatomy and histology of the digestive tract of a deep-sea fish *Coelorhynchus carminatus*. *Univ. Stud. Univ. Neb.*, 39 (1) : 27 pp.
- JOHNSEN, S., 1927. On some bathypelagic stages of macrurid fishes. *Nytt. Mag. Naturvid.*, B 65 : 222-234.
- JOSEPHSON, R.V., R.B. HOLTZ, J.P. MISOCK & C.F. PHLEGER, 1975. Composition and partial protein characterization of swimbladder foam from deep-sea fish *Coryphaenoides acrolepsis* and *Antimora rostrata*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 52 B : 91-95.
- JOUBIN, L., 1933. Comment se nourrissent les animaux des grandes profondeurs. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 624 : 15 pp.
- KIM, H.D. & P. DREIZEN, 1971. Contractile proteins of a benthic fish. II. Composition and ATPase properties of actomyosin. *Am. Zool.*, 11 : 523-529.
- KOEFUED, D., 1927. Fishes from the sea-bottom. *Rep. Scient. Results "Michael Sars" N. Atlant. deep-sea Exped.*, 1910, 4 (1) : 148 pp.
- KONSTANTINOV, K.G. & S.G. PODRAZHANSKAYA, 1972. Nutrition and food interrelations of grenadier (*Macrurus rupestris*) and other deep-water fishes of North-West Atlantic *Trud. PINRO*, 28 : 96-106. *Fish. Res. Board Can., Trans. Ser. 25, 37, 1973* : 17 pp.
- KULIKOVA, E.B., 1957. Growth and age of deep water fishes. *Trud. Inst. Okeanol.*, 20 : 347-355. *Transl. Amer. Inst. Biol. Sci.*, 1959 : 284-290.
- LACEPÈDE, B., 1802. Suite du tableau du dix-neuvième ordre de la classe entière des poissons ou du troisième ordre de la première division des osseux. Soixante-dix-neuvième genre. Les Macroures. In : Histoire naturelle générale et particulière des poissons, C.S. Sonnini, tome 8^e, F. Dufart, Paris, an XI : 196-200, pl. 37.
- MARSHALL, N.B., 1954. Aspects of deep-sea biology. Hutchinson's Scientific and Technical Publications : 380 pp.
- MARSHALL, N.B., 1964. Bathypelagic Macrourid Fishes. *Copeia*, 1 : 86-93.
- MARSHALL, N.B., 1965. Systematic and biological studies of the Macrourid fishes (Anacanthini, Teleostii). *Deep-Sea Res.*, 12 (3) : 299-322.
- MARSHALL, N.B., 1967. The olfactory organs of bathypelagic fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 19 : 57-70.
- MARSHALL, N.B., 1972. Swimbladder organization and depth ranges of deep-sea Teleosts. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 26 : 261-272.
- MARSHALL, N.B., 1973 a. Family Macrouridae. *Mem. Sears Fdn. mar. Res.*, 1 (6) : 496-537.
- MARSHALL, N.B., 1973 b. Macrouridae. In : Clofnam, J.C. Hureau et Th. Monod, Unesco, Paris : 287-299.
- MARSHALL, N.B. & D.W. BOURNE, 1964. A photographic survey of benthic fishes in the Red Sea and Gulf of Aden, with observations on their population density, diversity and habits. *Bull. Mus. comp. Zool., Harv.*, 132 (2) : 223-244.

- MARSHALL, N.B. & D.W. BOURNE, 1967. Deep-sea photography in the study of fishes. *In*: Deep-sea photography, John Hopkins Oceanogr. studies, 3, J.B. Hersey ed. : 251-257.
- MCINTOSH, W.C. & A.T. MASTERMAN, 1897. Life histories of the British marine food-fishes, London : XV + 516 pp.
- MEAD, G.W., E. BERTELSEN & D.M. COHEN, 1964. Reproduction among deep-sea fishes. *Deep Sea Res.*, 11 : 569-596.
- MORIN, J.G., H. HARRINGTON, K. NEALSON, N. KRIEGER, T.O. BALDWIN & J.W. HASTINGS, 1975. Light for all Reasons : Versatility in the Behavioral Repertoire of the Flashlight Fish. *Science*, 190 : 74-76.
- MOTAIS, R, 1960. Quelques observations sur la biologie d'un poisson abyssal *Trachyrhynchus trachyrhynchus* Risso et sur les conditions de vie en mer profonde. *Bull. Inst. oceanogr. Monaco*, 1165 : 1-79.
- MUNK, O., 1966. Ocular anatomy of some deep-sea Teleosts. *Dana Rep.*, 70 : 63.
- MUNZ, F.W., 1958. Photosensitive pigments from the retinae of certain deep-sea fishes. *J. Physiol.*, 140 : 220-235.
- MURRAY, J. & J. HJORT, 1912. The depths of the ocean. Mac Millan and Co., London : 821 pp.
- NICOL, J.A.C., 1967. The luminescence of fishes. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 19 : 27-55.
- NICOL, J.A.C., 1969. Bioluminescence. *In* : Fish physiology, Acad. Press, N.Y., 3 : 355-400.
- NOBLE, E.R., 1968. The flagellate *Cryptobia* in two species of deep sea fishes from the eastern Pacific. *J. Parasit.*, 54 : 720-724.
- NOBLE, E.R., 1972. Parasites some marine plankton as indicators of their hosts. *Trans. Am. microsc. Soc.*, 91 (1) : 90-91.
- NOBLE, E.R. & S.B. COLLARD, 1970. The parasites of midwaterfishes. Symposium on Diseases of Fishes and Shellfishes, S.F. Snieszko ed., *Am. Fish. Soc., Spec. Publ.*, 5 : 57-68.
- NOBLE, E.R., J.D. ORIAS & T.D. RODELLA, 1972. Parasitic fauna of the deep sea fish, *Macrourus rupestris* (Gunerus) from Korsfjorden, Norway. *Sarsia*, 50 : 47-50.
- O'DAY, W.T., 1973. Luminescent Silhouetting in Stomiatooid Fishes. *Contr. Sci.*, 246 : 8.
- ODENSE, P.H., T.C. LEUNG, T.M. ALLEN & H. PARKER, 1969. Multiple forms of lactate dehydrogenase in the cod, *Gadus morhua* L. *Biochem. Genet.*, 3 : 317-334.
- OKADA, Y. & K. MATSUBARA, 1938. Keys to the fishes and fish-like animals of Japan. Tokyo, 584 pp.
- OKAMURA, O., 1963. Two new and one rare Macrouroid Fishes of the Genera, *Coelorhynchus* and *Lionurus* found in the Japanese waters. *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst., Kyoto Univ.*, 4 : 21-35.
- OKAMURA, O., 1966. The brain of the fishes of the order Gadida, with special reference to its morphological differentiation. *Jap. J. Ichthyol.*, 13 (4-6) : 103-111.

- OKAMURA, O., 1970 a. Macrourina (Pisces). Fauna Japonica, Academic Press of Japan, 1970 : 216 pp.
- OKAMURA, O., 1970 b. Studies of the Macrouroid Fishes of Japan. *Rep. USA Mar. Biol. stn.*, 17 (1-2) : 1-179.
- ORIAS, J.D. & E.R. NOBLE, 1971. *Entamocba nezumia* sp. n. and other parasites from a north atlantic fish. *J. Parasit.*, 57 (5) : 945-947.
- PARR, A.E., 1946. The Macrouridae of the western North Atlantic and Central American seas. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 10 (1) : 1-99.
- PARSONS, L.S., 1975. Distribution and relative abundance of round nose rough head and common grenadiers in the Northwest Atlantic. *ICNAF Res. Doc.* 75/26 : 19 pp.
- PATTON, S. & A.J. THOMAS, 1971. Composition of lipid foams from swimbladders of two deep ocean fish species. *J. Lipid Res.*, 12 : 331-335.
- PEARCY, W.G. & J.W. AMBLER, 1974. Food habits of deep-sea macrourid fishes off the Oregon coast. *Deep Sea Res.*, 21 : 745-759.
- PECHENIK, L.N. & F.M. TROYANOVSKII, 1970. Trawling resources on the north-atlantic continental slope. Murmanskoe Knizhnoe Izdatel'stvo, Murmansk, 1970. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1971 : 66 pp.
- PFÜLLER, A., 1914. Beiträge zur Kenntnis der Seitensinnesorgane und Kopfanatomie der Macruriden. *Jena. Z. Naturw.*, 52 : 1-134.
- PHLEGER, C.F., 1971. Pressure effects on cholesterol and lipid synthesis by the swimbladder of an abyssal *Coryphaenoides* species. *Amer. Zool.*, 11 (3) : 559-570.
- PHLEGER, C.F., 1975. Lipid synthesis by *Antimora rostrata*, an abyssal codling from the Kona coast. *Comp. Biochem. Physiol.*, 52 B : 97-99.
- PHLEGER, C.F. & A.A. BENSON, 1971. Cholesterol and Hyperbaric Oxygen in Swimbladders of Deep Sea Fishes. *Nature*, 230 (5289) : 122.
- PHLEGER, C.F. & R.B. HOLTZ, 1973. The membranous lining of the swimbladder in deep sea fishes. I. Morphology and chemical composition. *Comp. Biochem. Physiol.*, 45 B : 867-873.
- PINHORN, A.T., 1974. Preliminary estimates of sustainable yield for roundnose grenadiers (*Macrourus rupestris*) in ICNAF Subareas rond 3. *ICNAF Res. Doc.* 74/6 : 5 pp.
- PODRAZHANSKAYA, S.G., 1967. Feeding of *Macrurus rupestris* in the Iceland area. *Annls biol., Copenh.*, 24 : 197-198.
- PODRAZHANSKAYA, S.G., 1971. Feeding and migration of the roundnose grenadier, *Macrurus rupestris*, in the northwest Atlantic and Iceland waters. *ICNAF Res. Doc.* 71/89, 2564 : 8 pp.
- POWLES, P.M., 1958. Studies of reproduction and feeding of Atlantic cod (*Gadus callarias* L.) in the Southwestern Gulf of St-Lawrence. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 15 (6) : 1383-1402.
- RAFFAELE, F., 1888. Le uova galleggianti e le larve dei Teleostei nel Golfo di Napoli. *Mitt. Zool. Stn Neapel*, 8 : 1-84.
- RANNOU, M., 1973. Etude de la croissance de *Coelorhynchus coelorhynchus* (Téléostéens, Gadiformes). *Bull. Mus. ntn. Hist nat.*, 3^e sér., 160, Ecol. gén. 16 : 273-281.

- RANNOU, M., 1976. Age et croissance d'un poisson bathyal : *Nezumia sclerorhynchus* (Macrouridae Gadiforme) de la Mer d'Alboran. *Cah. Biol. Mar.*, **17** : 413-421.
- RANNOU, M. & C. THIRIOT-QUIEVREUX, 1975. Structure des otolithes d'un Macrouridae (Poissons Gadiforme) bathyal. Etude au microscope électronique à balayage. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **51** (2) : 195-201.
- RATTRAY, J.M., 1947. Observations on the food-cycle of the South African Stockfish *Merluccius capensis* Cast. off the West Coast of South Africa ; with a note on the food of the king-klip *Genypterus capensis* (Smith). *Ann. S. Afr. Mus.*, **36** (4) : 315-331.
- REVINA, N.I. & T.N. SHUBINA, 1976. Some data on the biology of bathyal fishes of the Southern Atlantic Ocean. *Comm. 2^e Cong. européen ichtyol.*, sept. 1976, Paris : 2 pp.
- RISSE, A., 1810. Ichtyologie de Nice ou histoire naturelle des poissons du département des Alpes Maritimes. Paris, **36** : 388.
- RONDELET, G., 1553. Libri de Piscibus Marinis, in quibus verae Piscium effigies expressae sunt. Lyon, 583 pp.
- SANDERS, H., 1968. Marine benthic diversity : a comparative study. *Ame. Nat.*, **102** (925) : 243-282.
- SANZO, L., 1933. Macruridae. In : Uova larve e stadi giovanili di Teleoste. *Fauna Golf. Neapel*, **38** : 255-265.
- SARDOU, J., 1969. Périodes de ponte de quelques Téléostéens dans la région de Villefranche-sur-Mer. *Journées Etude planctonol. S.I.E.S.M.*, Monaco : 141-145.
- SAVVATIMSKII, P.I., 1969. The grenadier of the North Atlantic. *Trudy PINRO* : 72 pp. *Fish. Res. Board Can., Trans. Ser.* 2879 : 87 pp.
- SAVVATIMSKII, P.I., 1971 a. Determination of the Age of Grenadiers (Order Macruriformes). *Vop. Ekhtiol.*, **11** (3) : 397-403.
- SAVVATIMSKII, P.I., 1971 b. Studies of the age and growth of round nose grenadier (*Macrourus rupestris* Gunn.) in the North Atlantic, 1967-1970. *ICNAF, Redbook 1971*, part III : 125-138.
- SAVVATIMSKII, P.I., 1972. The age of the rock grenadier in the north-west Atlantic and a possible influence of fisheries on its population numbers. *Trudy PINRO*, **28** : 116-127. *Fish Res. Board Can. Trans. Ser.* 2491 : 26 pp.
- SCHOLANDER, P.F. & VAN DAM, 1953. Composition of the swimbladder gas in deep sea fishes. *Biol. Bull.*, **104** (1) : 75-86.
- SMITH, K.L. & J.M. TEAL, 1973. Deep-Sea Benthic Community Respiration : An *in situ* Study at 1850 meters. *Science*, **179** : 282-283.
- SMITH, K.L. & R.R. HESSLER, 1974. Respiration of benthopelagic fishes : *in situ* measurements at 1230 meters. *Science*, **184** : 72-73.
- STRÖM, H., 1762. Söndmörs Beskrivelse. I : 267 pp.
- TETT, P.B. & M.G. KELLY, 1973. Marine bioluminescence. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu Rev.*, **11** : 89-173.
- TOMINAGA, S., 1969. Anatomical sketches of 500 fishes - Tokyo, 4 vol.

- TUGE, H. & H. SHIMAMURA, 1958. Study on the brains of deep-sea fishes, *Cyclothone microdon*, *Gonostoma ritiogi* and *Coryphaenoides acrolepis*. *Ann. Rep. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab.*, 5 : 197-220.
- UCHIHASHI, K., 1953. Ecological study of the Japanese teleosts in relation to the brain morphology. *Bull. Japan Sea reg. Fish. Res. Lab.*, 2 : 166 pp., 5 pl.
- VAILLANT, L., 1888. Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman » pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883. Poissons, Paris, 406 pp.
- WAITE, E.R., 1916. Fishes. *Scient. Rep. Australas. Antarct. Exped.*, 3 (11) : 1-92.
- WALD, G., P.K. BROWN & P.S. BROWN, 1957. Visual pigments and depths of marine fishes. *Nature*, 180 : 969-971.
- WHITT, G.S. & C.L. PROSSER, 1971. Lactate Dehydrogenase Isozymes, Cytochrome Oxydase Activity, and Muscle Ions of the Rattail (*Coryphanoides* sp.). *Am. Zool.*, 11 : 503-511.
- WOLFF, T., 1971. Archimède dive 7 to 4 160 meters at Madeira : observations and collecting results. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, 134 : 127-147.
- WOLFF, T., 1977. Diversity and faunal composition of the deep-sea benthos. *Nature*, 267 (5614) : 780-785.
- YANULOV, K.P., 1962. On fecundity of roughead grenadier (*Macrurus berglax* Lacépède). *Zool. Zh.*, 41-81.
- YOSHINO, T.P. & E.R. NOBLE, 1973. Myxosporida of Macrourid fishes from southern California and Mexico. *J. Parasit.*, 59 : 844-850.
- YOSHINO, T.P. & E.R. NOBLE, 1973. Myxosporida in Macrourid fishes of the North Atlantic. *Can. J. Zool.*, 51 : 745-752.

© 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° 391 — Septembre 1980
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.

PRUYOT, 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 2-AB

CONTENTS

| | |
|--|-----|
| Guy JACQUES and Alain SOURNIA. The "red water" caused by phytoplankton in the Mediterranean sea | 175 |
| Serge FRONTIER. The microdistribution of the plankton : statistical study, methodological implications, perspectives in research | 189 |
| Claude CHAISEMARTIN. Metallic bioaccumulation in Astacidae | 209 |
| Danièle CARRÉ. Ultrastructural study of the nervous system in <i>Verella verella</i> (Cnidaria Chondrophoridae) | 221 |
| Jean-Pierre L'HARDY. Egg-shell morphogenesis and hardening in <i>Gyatrix hermaphrotidus</i> Ehrenberg 1831 (Turbellaria, Rhabdocoela) | 237 |
| R. BAUCHOT, J.M. RIDET and M.L. BAUCHOT. Encephalisation and evolutive level in aquatic vertebrates | 253 |
| Solange BRUSLÉ and Jacques BRUSLÉ. The electron microscopic contribution to the knowledge of the early germinal cells of fishes | 267 |
| J.-C. HUREAU, J. LOUIS, A. TOMO and C. OZOUF. Application of the discriminative canonical analysis to the revision of the genus <i>Harpagifer</i> (Teleostei, Nototheniiforms) | 287 |
| Y. LE DANOIS. The topography of the latero-mucous system of <i>Himantolopus groenlandicus</i> Reinhardt (Pisces Pediculati Ceratioidei) | 307 |
| Patrick GEISTDOERFER. Recent research on Macrourid biology | 323 |

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly