

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A B : BIOLOGIE MARINE
ET OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVIII-XXIX

ANNÉES 1978-1979

FASCICULE 3-AB

FASCICULE DÉDIÉ AU PROFESSEUR P. DRACH

SOMMAIRE

J. REYSSAC. Principales caractéristiques du phytoplancton marin dans les différentes provinces biogéographiques de l'Atlantique africain ..	353
J.-C. AMIARD et C. AMIARD-TRIQUET. Interférences du cycle d'intermue et de la mue avec la radioécologie des Crustacés aquatiques	371
J. RENAUD-MORNANT. Mystacocarides du Brésil. Description de deux espèces nouvelles du genre <i>Ctenocheilocaris</i> Renaud-Mornant, 1976 (Crustacea)	393
R. DELÉPINE, D. IMBAULT et A. PADOVANI. Données expérimentales sur l'influence du facteur humectation en écologie littorale : étude d'un exemple pris aux îles Kerguelen	409
Jean FELDMANN †. Sur une nouvelle espèce de <i>Porphyra</i> (<i>P. drachii</i>) J. Feldm. et remarques sur l'évolution des plastes dans les Rhodophycées (Bangiophyycées et Acrochaetiales)	425
Alain GUILLE. <i>Astrotoma drachi</i> , nouvelle espèce bathyale d'Ophiuride Gorgonocephalidae des îles Philippines	437
André TOULMOND. Action du pH et de la température sur l'affinité pour l'oxygène de l'hémoglobine d' <i>Arenicola marina</i> (L.), Annelide Polychète	443
Marie-Odile SOYER. Axe chromosomique et division chez <i>Prorocentrum micans</i> E., Dinoflagellé libre	461
Claude JOUIN. Spermatozoïde non flagellé et fécondation externe chez <i>Protodriloides symbioticus</i> (Giard) (Annelides Polychètes, Archiannelides)	473
J.-L. REYGROBELLET. Complément à l'étude de la physiologie sexuelle de l'Amphipode aquatique troglobie <i>Niphargus virei</i> Chevreux : durées des processus spermatogénétiques	489
Bernard BUISSON et Noël DUBURCO. Signification de l'activité rythmique comportementale crépusculaire du Tunicier <i>Ciona intestinalis</i>	509
Bruno MENU et Michel GIRIN. Ponte, incubation et développement larvaire du Rouget de roche (<i>Mullus surmuletus</i>) en laboratoire	517

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 1200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries : Série A : Biologie marine — Série B : Océanographie — Série C : Biologie terrestre.

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou M^{me} N. COINEAU, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), M. PAVANS DE CECATY (Lyon, France), E. VIVIER (Lille, France).

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOFF (Paris, France), L. LAUBIER (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 SPPIF, Z. I. Vineuil, B.P. 22, 41350 Vineuil (France)		
Pour les pays suivants, s'adresser à :		
BELGIQUE	L.C.L.S., rue Otlet 44, B-1070 Bruxelles	
CANADA	Somabec, 2475 Sylva Clapin, B. P. 295, St-Hyacinthe, Quebec	
ESPAGNE	D.I.P.S.A., Francisco Aranda, 43, Barcelona 5	
ITALIE	Etmì 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)

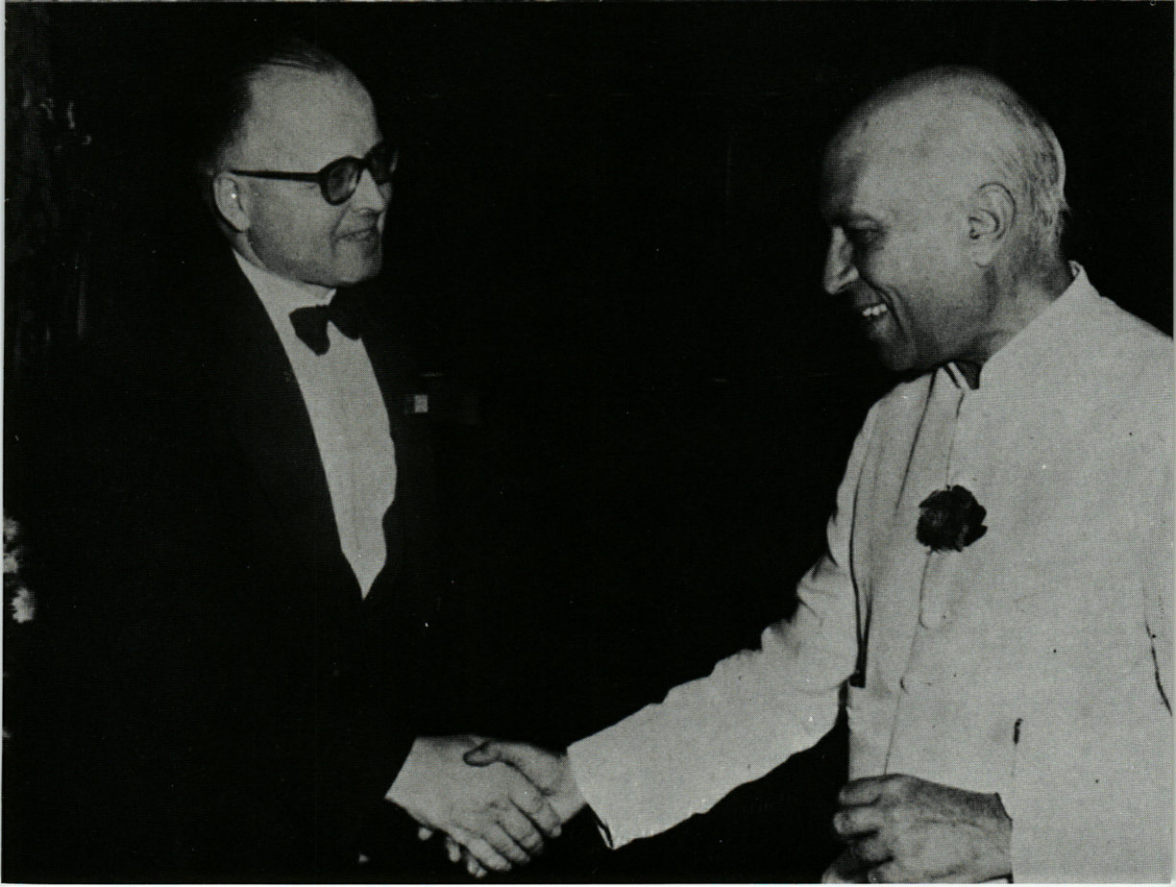
AU PROFESSEUR P. DRACH

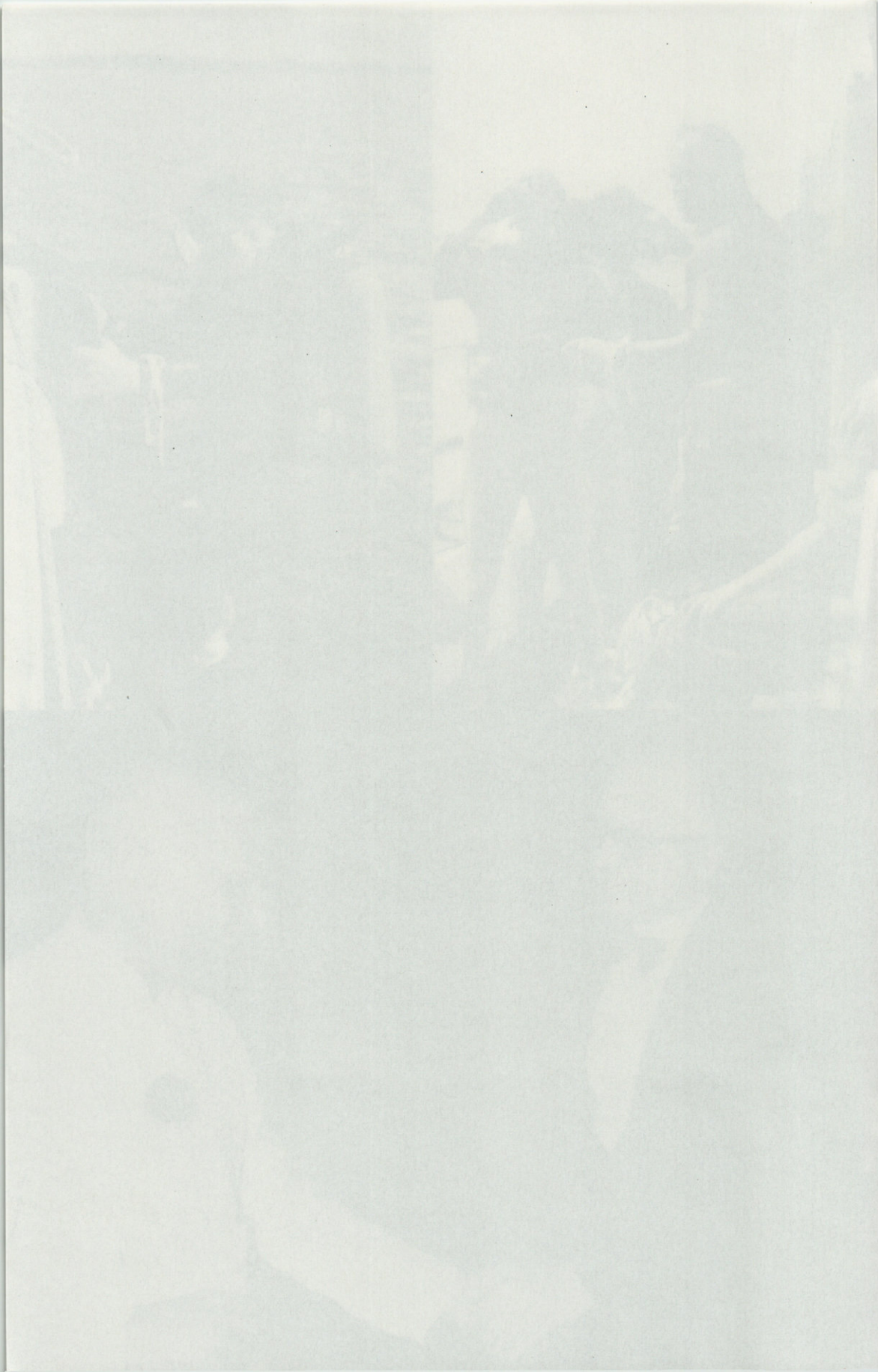
SES AMIS, SES ÉLÈVES

AU 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 3-AB

FASCICULE DÉDIÉ AU PROFESSEUR P. DRACH

SOMMAIRE

J. REYSSAC. Principales caractéristiques du phytoplancton marin dans les différentes provinces biogéographiques de l'Atlantique africain ..	353
J.-C. AMIARD et C. AMIARD-TRIQUET. Interférences du cycle d'intermue et de la mue avec la radioécologie des Crustacés aquatiques	371
J. RENAUD-MORNANT. Mystacocarides du Brésil. Description de deux espèces nouvelles du genre <i>Ctenocheilocaris</i> Renaud-Mornant, 1976 (Crustacea)	393
R. DELÉPINE, D. IMBAULT et A. PADOVANI. Données expérimentales sur l'influence du facteur humectation en écologie littorale : étude d'un exemple pris aux îles Kerguelen	409
Jean FELDMANN †. Sur une nouvelle espèce de <i>Porphyra</i> (<i>P. drachii</i>) J. Feldm. et remarques sur l'évolution des plastes dans les Rhodophycées (Bangiophyccées et Acrochaetiales)	425
Alain GUILLE. <i>Astrotoma drachi</i> , nouvelle espèce bathyale d'Ophiuride Gorgonocephalidae des îles Philippines	437
André TOULMOND. Action du pH et de la température sur l'affinité pour l'oxygène de l'hémoglobine d' <i>Arenicola marina</i> (L.), Annélide Polychète	443
Marie-Odile SOYER. Axe chromosomique et division chez <i>Prorocentrum micans</i> E., Dinoflagellé libre	461
Claude JOUIN. Spermatozoïde non flagellé et fécondation externe chez <i>Protodriloides symbioticus</i> (Giard) (Annélides Polychètes, Archiannelides)	473
J.-L. REYGROBELLET. Complément à l'étude de la physiologie sexuelle de l'Amphipode aquatique troglobie <i>Niphargus virei</i> Chevreux : durées des processus spermatogénétiques	489
Bernard BUISSON et Noël DUBURCQ. Signification de l'activité rythmique comportementale crépusculaire du Tunicier <i>Ciona intestinalis</i>	509
Bruno MENU et Michel GIRIN. Ponte, incubation et développement larvaire du Rouget de roche (<i>Mullus surmuletus</i>) en laboratoire	517

MASSON



Publication bimestrielle

**PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES
DU PHYTOPLANCTON MARIN
DANS LES DIFFÉRENTES PROVINCES
BIOGÉOGRAPHIQUES DE L'ATLANTIQUE AFRICAINE**

par J. REYSSAC

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

ABSTRACT

The results obtained during oceanographic cruises and local investigations are the basis of an attempt to define the chief characteristics of phytoplankton in the three biogeographic provinces of the West African coast. Comparisons between these three regions show a high similarity between the Mauritanian province (from Gibraltar to Cap Blanc) and the Namaqualand province (from Cap Frio to Cape Town). In these regions where many strong upwellings are observed, development of phytoplankton is very important chiefly in the Cap Blanc area in the North hemisphere, and in the Walvis Bay area in the South hemisphere. These two provinces have a cold marine climate due to coastal upwellings and cold currents. Consequently they have a phytoplankton consisting mainly of cosmopolitan species as in temperate zones. On the contrary, in the Guinean province (from Cap Verga to Cap Lopez), development of phytoplankton is less important and only localized in some coastal areas where seasonal upwellings occur. The prevailing character of the populations is tropical. On the West African coast, the boundaries of the biogeographic provinces, which can be defined by the study of phytoplankton distribution, are the same as those defined by the distribution of many animal species.

L'Atlantique africain est devenu, depuis ces dix dernières années, un très important centre d'intérêt dans des domaines aussi variés que l'hydrologie, la pêche et la dynamique des populations de Poissons ou de Crustacés, l'écologie, la planctologie, etc. Parmi les nombreux travaux portant sur cette vaste zone, il en est certains dans lesquels on a tenté de caractériser les différents secteurs ouest africains du point de vue biogéographique en se basant sur l'affinité écologique de leur faune (POSTEL, 1963). On a cherché, par exemple, à mettre en évidence les concordances entre le climat marin et la physionomie des peuplements, c'est-à-dire leur caractère dominant (tempéré-tropical, inter-tropical ou ubiquiste). La connaissance des phénomènes hydrologiques et de la répartition des espèces a conduit à définir des provinces biogéographiques qui présentent chacune un certain nombre de caractéristiques climatiques, hydrologiques et biologiques qui leur sont propres.

Dans l'Atlantique africain, la majorité des auteurs distinguent 3 provinces qui, du nord au sud sont : la province atlanto-méditerranéenne, la province guinéenne et celle du Namaqualand. Leur délimitation est cependant un problème très délicat comme le montre la divergence d'opinions entre auteurs (POSTEL, 1963). C'est aussi ce que souligne MONOD (1948) : « Il restera toujours en pratique très difficile, et largement arbitraire, de fixer des coupures à travers un habitat où, en fait, les modifications de composition faunistique sont graduelles ». Suivant les espèces considérées, suivant leur plus ou moins grande sensibilité aux conditions du milieu, et en particulier aux conditions thermiques, on a donné à ces provinces des frontières différentes. Qu'en est-il pour le phytoplancton ? Quelles sont les principales caractéristiques des peuplements dans chacune de ces provinces ? Bien qu'un grand nombre d'espèces phytoplanctoniques soit considéré comme ubiquiste, est-il possible de trouver une concordance entre le climat marin des différents secteurs et la structure de ces communautés végétales ? Enfin, l'étude de l'écologie du phytoplancton permet-elle de faire, comme celle de nombreuses espèces animales, une distinction entre ces provinces biogéographiques ? Tels sont les problèmes que nous avons voulu envisager ici en nous basant sur les résultats des travaux effectués soit lors des campagnes, soit à partir de laboratoires côtiers.

I. — PROVINCE ATLANTO-MÉDITERRANÉENNE

La partie nord de l'Atlantique africain appartient au grand ensemble dit atlanto-méditerranéen (EKMAN, 1953) qui comprend la Méditerranée et les zones atlantiques adjacentes de l'entrée de

la Manche au cap Blanc en Mauritanie. La portion la plus méridionale (de Gibraltar au cap Blanc) qui seule nous intéresse ici, est désignée sous le nom de sous-province mauritanienne.

La connaissance de la situation hydrologique étant indispensable pour le biologiste et l'écologiste (on sait, par exemple, que la limite de répartition de nombreuses espèces animales correspond à un front hydrologique), il convient donc de rappeler d'abord les principaux traits de son climat marin.

Entre Gibraltar et le cap Blanc, les eaux sont relativement froides : présence du courant des Canaries près de la côte jusque dans les parages du cap Blanc, formation d'upwellings entre ce courant et le rivage. Les affleurements, provoqués par des vents alizés du nord-est, sont saisonniers au niveau des côtes marocaines où ils ont surtout été observés en été mais ils deviennent de plus en plus fréquents et intenses au sud du cap Bojador (Fig. 1). Entre le cap Barbas et le cap Corveiro ($21^{\circ} 50' N$), ainsi qu'à l'ouest du cap Blanc, ils sont pratiquement permanents (MARGALEF, 1975; SCHEMAINDA et coll., 1975; BAS et CRUZADO, 1976).

D'une façon générale, la distribution du phytoplancton reflète des maxima de concentration centrés à la périphérie des noyaux d'affleurements, surtout près de la côte tandis qu'au point même de l'émergence, la quantité de cellules est généralement réduite (BAS et CRUZADO, 1976). En rapport avec la manifestation saisonnière d'upwellings au large du Maroc, les variations quantitatives du phytoplancton dans le temps sont importantes. En dehors de la période d'upwelling, la concentration en chlorophylle *a* serait de 0,14 à 1,75 mg/m³ et la production primaire serait comprise entre 0,18 et 1,7 gC/m²/jour. Par contre, en été, période pendant laquelle les affleurements sont les plus intenses, la concentration en chlorophylle atteindrait 5 mg/m³ en surface, jusqu'à 20 mg/m³ en subsurface et la production primaire serait supérieure à 3 gC/m²/jour. Au sud du cap Tafelneh ($31^{\circ} 05' N$), elle atteindrait même 4,2 gC (GRALL et coll., 1974).

Il semble bien que, dans cette sous-province mauritanienne, la richesse des eaux augmente progressivement du nord au sud en rapport avec une durée de plus en plus longue des upwellings. En effet, bien que les données que nous possédons soient encore fragmentaires, il apparaît que, dans la baie ibéro-marocaine, limite nord de cette sous-province, les eaux soient pauvres. C'est ce qui ressort, en particulier, de la campagne du « Cornide de Saavedra » en juin et juillet 1972, c'est-à-dire à la saison où les upwellings se manifestent plus au sud, au large des côtes marocaines. Dans la baie ibéro-marocaine, les teneurs étaient partout inférieures à 1 mg/m³ (ARIAS, 1975). Des valeurs très importantes étaient par

contre relevées dans la partie méridionale, surtout au large du cap Corveiro (groupe Mediprod, 1974; BAS et CRUZADO, 1976).

L'upwelling le plus intense étant au niveau du cap Blanc, c'est également dans ces parages que la plupart des expéditions situent leurs valeurs maximales de production phytoplanctonique ($20^{\circ} 55' N - 17^{\circ} 40' W$). Les concentrations en chlorophylle *a* peuvent atteindre ou dépasser 10 mg/m^3 (groupe Mediprod, 1974). Des valeurs aussi fortes sont fréquentes dans la baie du Lévrier ($21^{\circ} N$) dont la situation à la périphérie de la zone d'affleurement principal en fait un secteur particulièrement propice au développement du phytoplancton (REYSSAC, 1973, 1975 a).

D'autres méthodes d'estimations quantitatives, comme les numérations de cellules sédimentées, permettent aussi de mettre en évidence la richesse de ces parages (MARGALEF, 1975). Dans les eaux sub-côtières (fonds de 200 m), REYSSAC (1975 b) signale jusqu'à 4 millions de cellules/litre par suite de la prolifération d'une Diatomée très caractéristique de ce secteur et liée aux eaux d'upwelling : *Thalassiosira partheneia* Schrader. Toutefois, c'est dans la baie du Lévrier que les populations se sont montrées les plus denses : jusqu'à 7 millions de cellules/litre (REYSSAC, 1973 a).

Nous avons vu que le climat marin, au nord du cap Blanc, était relativement froid. Bon nombre d'auteurs ont déjà mis en évidence que sa faune avait de nombreuses affinités avec celle des côtes ibériques, c'est-à-dire que son caractère biogéographique dominant était tempéré.

En ce qui concerne les travaux antérieurs sur le plancton, rappelons qu'en 1946, 1951 et 1954, GAARDER indiquait l'existence d'étroites relations entre les Diatomées, les Dinoflagellés et les Tintinnides du Maroc Atlantique et ceux du sud de l'Europe. M.L. FURNESTIN (1966) souligne que, pour les Chaetognathes, le « faciès inter-tropical » s'arrête au cap Blanc, au nord duquel on peut noter la disparition des éléments typiquement tropicaux et l'abondance croissante de formes tempérées. Le zooplancton de la région ibéro-marocaine a, d'après CASANOVA (1977), « un fond ubiquiste dominant ». Pour la flore planctonique, ce même fond ubiquiste est mis en évidence par MARGALEF (1975).

Dans la sous-province mauritanienne, l'abondance des populations phytoplanctoniques augmente donc du nord au sud à la faveur de remontées d'eaux profondes dont les plus importantes, à la fois en intensité et en durée, se situent dans la partie la plus méridionale de cette sous-province, au niveau du cap Blanc. Comme dans la plupart des régions soumises à des affleurements, les espèces sont ubiquistes (MARGALEF, 1975).

II. — ZONE DE TRANSITION ENTRE PROVINCE ATLANTO-MÉDITERRANÉENNE ET GUINÉENNE

D'après les auteurs ayant travaillé sur la faune pélagique ou benthique, on peut considérer que cette zone de transition est représentée par la portion de la côte comprise entre le cap Blanc et le cap Verga (POSTEL, 1963). Les espèces thermophiles y augmentent progressivement du nord au sud.

Du point de vue hydrologique, on sait que cette zone est alternativement chaude et froide puisqu'elle se situe dans la région d'oscillation du front des eaux chaudes. Pendant l'été et l'automne boréal, la côte est occupée par des eaux « tropicales » chaudes et salées (T: > 24 °C; S: > 35 ‰) caractéristiques de la zone inter-tropicale et par des eaux « guinéennes » chaudes et dessalées (T: > 24 °C; S: < 35 ‰) provenant de la région libérienne où les précipitations sont très importantes. Le reste de l'année, elle est baignée par des eaux « canariennes » froides et salées (T: < 24 °C; S: > 35 ‰), ces dernières provenant de la dérive canarienne (BERRIT, 1952, 1961; ROSSIGNOL, 1973).

Le climat marin est ici nettement plus chaud que celui de la province mauritanienne mais certains secteurs côtiers restent cependant soumis à des upwellings saisonniers. Si les plus importants se manifestent au sud de la presqu'île du cap Vert (Fig. 1), d'autres ont aussi été mis en évidence au sud du cap Timiris (groupe Mediprod, 1973) et au large de Nouakchott (HERBLAND et coll., 1973).

Une importante modification dans l'hydrologie et, par suite, dans les peuplements phytoplanctoniques, apparaît entre le cap Blanc et le cap Timiris. Selon MARGALEF (1975), existe, à ce niveau, un front séparant une aire septentrionale froide et riche en phytoplancton d'une aire méridionale chaude mais pauvre, cette dernière commençant au sud du cap Timiris. Ces différences sur le plan quantitatif s'accompagnent aussi de modifications d'ordre qualitatif. MARGALEF (*ibid.*) souligne, en effet, le fort contraste entre les peuplements de ces deux aires : phytoplancton à caractère tempéré ou cosmopolite à partir du cap Blanc et vers le nord, phytoplancton à caractère tropical à partir du cap Timiris (Fig. 1). L'aspect transitionnel du littoral mauritanien avait d'ailleurs déjà été souligné par ce même auteur (1961) qui notait la différence très importante entre les peuplements riches en Diatomées de la côte nord et ceux, riches en Dinoflagellés qui apparaissaient au sud de 16° 40' N. MARGALEF reliait cette différence à une plus grande sta-

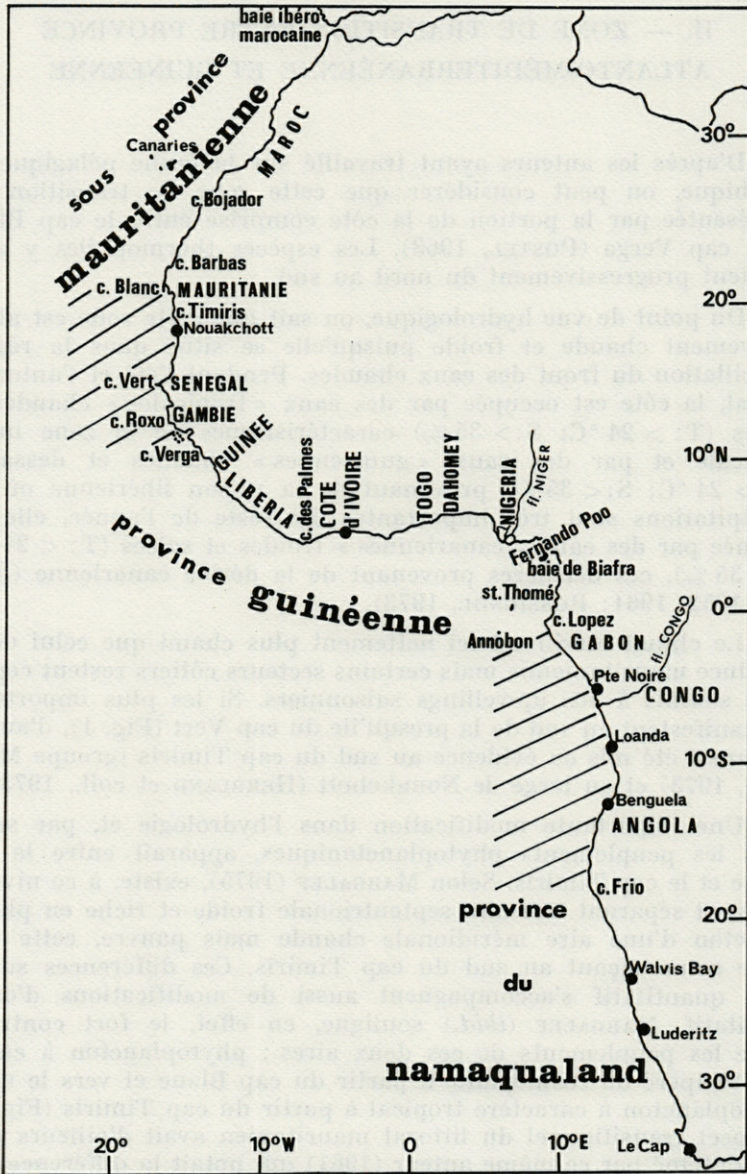


FIG. 1. — Les provinces biogéographiques dans l'Atlantique africain. Les parties rayées représentent les zones de transition.

bilité des eaux dans la partie méridionale. Un des traits très particulier du phytoplancton du secteur compris entre le cap Blanc et le cap Timiris est sa grande hétérogénéité dans l'espace, celle-ci résultant d'une discontinuité des masses d'eaux. Ainsi, la zone orientale du banc d'Arguin, qui est occupée par des eaux chaudes, possède une flore thermophile avec, notamment, des *Gymnodinium* alors que la zone occidentale, très influencée par les eaux froides de l'upwelling du cap Blanc a une flore nettement tempérée (REYSSAC, 1974). Un tel contraste se retrouve aussi dans la baie du Lévrier. La partie septentrionale, très à l'abri des influences du large, conserve un caractère tropical à la fois du point de vue hydrologique et biologique s'opposant au caractère tempéré de la partie méridionale (REYSSAC, 1973 a, 1975 a). Sur le plan quantitatif, les résultats fournis par les campagnes montrent que, malgré des variations saisonnières importantes, la production phytoplanctonique baisse quand on va du cap Blanc au cap Timiris (WAUTHY et le BOURHIS, 1968; MARGALEF, 1972; SCHEMAINDA et coll., 1975). Si, au niveau du cap Blanc, les productions sont souvent supérieures à 1 gC/m²/jour, elles sont généralement inférieures à cette valeur dans les parages du cap Timiris. En se basant sur les concentrations en chlorophylle *a*, DE LÉON et coll. (1974) distinguent :

- une région très riche au large du cap Blanc (2,4 à 5,2 mg/m³);
- une région moins riche au nord du cap Timiris (1 à 2 mg/m³);
- une région pauvre au sud du cap Timiris (0,3 à 1 mg/m³).

Plus au sud, entre le cap Timiris et le cap Verga, le climat marin est très différent de celui de la portion de la côte comprise entre le cap Timiris et le cap Blanc bien que des upwellings puissent encore s'y manifester. En effet, alors que dans les parages du cap Blanc, les vents ont presque toujours une direction favorable à la formation des affleurements, il n'en est pas de même dans la région située au sud du cap Timiris. Au niveau du cap Verga, les vents provoquant l'upwelling apparaissent seulement au début de l'année (SCHEMAINDA et coll., 1975). La richesse phytoplanctonique est donc surtout limitée à ces zones de remontées. Au niveau du canyon sous-marin situé au sud du cap Timiris, où un upwelling a été mis en évidence (groupe Mediprod, 1974), des concentrations assez importantes de chlorophylle *a* ont été rencontrées : 5 à 10 mg/m³. Des valeurs élevées de ce pigment ont aussi été trouvées au large de Nouakchott : jusqu'à 15 mg/m³ (SCHEMAINDA et coll., 1975). Malgré de fortes variations quantitatives dans le temps, cette région est souvent le siège d'un intense développement phytoplanctonique comme le montrent les résultats des campagnes du N.O. « Von Humboldt » (SCHEMAINDA et coll., 1975). Les numérations de cellules traduisent aussi d'importantes proliférations : jusqu'à 5 millions de cellules/litre, les populations étant peu diversifiées et

composées presque exclusivement de Diatomées (REYSSAC, 1976). Ces proliférations sont d'ailleurs très limitées dans l'espace. En mai et juin 1974 (REYSSAC, *ibid.*), nous avons pu constater qu'en dehors de quelques secteurs favorisés, comme au large de Nouakchott, et parfois au large de Saint Louis (16° N), le phytoplancton était très clairsemé entre le cap Vert et Nouakchott (150 000 à 300 000 cellules/litre).

Dans la zone de transition entre sous-province mauritanienne et province guinéenne, les affleurements sont particulièrement intenses entre le cap Vert et la Gambie (Fig. 1). La saison la plus favorable à leur formation est celle des alizés, soit de janvier à juin (ROSSIGNOL, 1973). Il s'ensuit qu'à ce niveau, et près de la côte, le développement du phytoplancton est intense : $> 10 \text{ mg/m}^3$ de chlorophylle *a* (SCHEMAINDA et coll., 1975), productions supérieures à $3 \text{ gC/m}^2/\text{jour}$ (SOROKIN et KLYASHTORIN, 1961; SOROKIN, 1963). La multiplication des Diatomées est intense en zone néritique (jusqu'à 6 millions de cellules/litre) mais elle diminue rapidement quand on va vers le large où les effectifs sont seulement de 100 000 à 200 000 cellules/litre (REYSSAC, 1976).

Les résultats des campagnes du « Von Humboldt » font également apparaître une zone de prolifération phytoplanctonique à proximité du cap Roxo ($> 5 \text{ mg/m}^3$ de chlorophylle *a* et une production primaire supérieure à $2 \text{ gC/m}^2/\text{jour}$). Cette richesse avait déjà été remarquée par ROSSIGNOL (1973) qui décrit, dans ces parages, un phénomène fertilisant appelé dôme de Guinée. Il s'agit d'une remontée de la thermocline près de la surface favorisant les mélanges verticaux et par conséquent l'enrichissement des eaux de surface en sels nutritifs. ROSSIGNOL (*ibid.*), souligne que les eaux du secteur sud sénégalais ont une productivité primaire peu élevée et ne sont enrichies qu'au niveau des zones frontales. C'est, en effet, dans la zone de contact entre eaux « tropicales » et eaux « canariennes » que nous avons trouvé des peuplements assez importants : 1 à 2,4 millions de cellules/litre (REYSSAC, 1976).

Soumise à des upwellings intermittents et très localisés, la portion de la côte africaine comprise entre le cap Blanc et le cap Verga est caractérisée par un phytoplancton dont l'affinité tropicale augmente progressivement du nord au sud et qui comprend de nombreux Dinoflagellés dans la partie la plus méridionale. Dans la partie la plus septentrionale, entre le cap Blanc et le cap Timiris, de forts contrastes apparaissent entre zones à caractère tropical et à caractère tempéré. Au sud du cap Timiris, où l'affinité tropicale de la flore s'accroît, on trouve cependant, près de la côte, là où le climat marin est rendu plus froid par des upwellings saisonniers, des proliférations de Diatomées ubiquistes.

III. — PROVINCE GUINÉENNE

On peut fixer la limite septentrionale de la province guinéenne au cap Verga, sa limite méridionale au cap Lopez (Fig. 1). Dans cet ensemble, il faut distinguer :

— deux zones d'eaux chaudes permanentes, l'une du cap Verga au cap des Palmes, l'autre de Cotonou (Dahomey) au cap Lopez, c'est-à-dire la baie de Biafra. Il s'agit d'eaux « guinéennes » (voir plus haut) qui constituent une couche de couverture et sont formées sur place par suite de fortes précipitations. Cette nappe surmonte des eaux « tropicales » chaudes et salées qui se trouvent largement en surface dans toute la zone inter-tropicale et affleurent à la faveur d'un upwelling quand elles sont sous-jacentes aux eaux « guinéennes » ;

— une zone d'upwelling du cap des Palmes à Cotonou qui est alternativement chaude et froide, les upwellings provoqués par les vents de mousson du sud-ouest se manifestant principalement de janvier à mars et de juillet à septembre. En dehors de ces périodes, ces régions sont envahies en surface par des eaux « guinéennes » (BERRIT, 1961).

La production phytoplanctonique dans le golfe de Guinée est donc surtout limitée aux régions côtières soumises aux upwellings et aux saisons pendant lesquelles ces phénomènes ont lieu. Ainsi, pendant la période d'affleurement, la production primaire, dans les eaux néritiques de Côte-d'Ivoire, a été estimée à 0,7 et 0,9 gC/m²/jour et, en dehors de cette période, à 0,1 - 0,2 gC/m²/jour (REYSSAC, 1970). Les maximums de chlorophylle *a* correspondent également aux époques de l'affleurement : > 6 mg/m³ de chlorophylle *a* près du rivage (DANDONNEAU, 1973). Quand les remontées d'eaux ne se manifestent pas, la concentration en chlorophylle *a* est inférieure à 1 mg/m³ (REYSSAC, 1970).

Parmi les espèces responsables des « blooms » dans cette province chaude, on rencontre bon nombre de Diatomées dont le caractère thermophile est reconnu : *Chaetoceros lorenzianum*, *Rhizosolenia hyalina*, *Hemiaulus indicus*, *Chaetoceros laciniosum*, *Stephanopyxis palmeriana* (REYSSAC, 1970; DANDONNEAU, 1973). Certaines de ces espèces thermophiles se développent dans les eaux d'upwelling. Ceci n'était pas le cas dans les deux secteurs qui viennent d'être envisagés où les eaux d'affleurement contenaient presque exclusivement des espèces ubiquistes. Dans la province guinéenne, même les eaux d'affleurement ont une température élevée : > 20 °C généralement. Il n'est donc pas surprenant d'y voir proliférer des espèces tempérées-tropicales ou inter-tropicales.

Les upwellings diminuent en intensité et en durée d'ouest en est, en direction de la baie de Biafra, bien qu'ils aient été encore signalés en août-septembre, au niveau du Nigeria, période pendant laquelle les vents d'ouest sont les plus forts (LONGHURST, 1964). Il s'ensuit que la production phytoplanctonique diminue également quand on se rapproche de la baie de Biafra. Ainsi, sur la côte nigérienne, où les conditions hydrologiques sont très proches de celles de la baie de Biafra (présence d'eaux chaudes dessalées en surface appartenant à la catégorie « guinéenne », la dessalure étant encore accrue par les apports du Niger), l'activité du phytoplancton est faible. Les populations sont fortement diversifiées et, bien que les Diatomées restent dominantes, les Dinoflagellés sont cependant bien représentés. Le phytoplancton est, dans l'ensemble, très clairsemé bien qu'en certains points apparaisse une activité plus importante des cellules qui est plus imputable à un enrichissement local par les apports du Niger qu'à un mouvement ascendant des eaux marines (REYSSAC, 1971).

L'affinité écologique est très nettement tropicale puisque, parmi les principales espèces, figurent : *Coscinodiscus jonesianus*, *Ditylum brightwellii*, *Chaetoceros diversum*, *Chaetoceros lorenzianum*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Dinophysis caudata*, toutes décrites comme thermophiles.

On possède peu de données sur le phytoplancton de la baie de Biafra mais on sait que la présence des eaux de la catégorie « guinéenne » est en général associée à une production primaire très faible, la grande stabilité de ces eaux ne favorisant pas les mélanges verticaux (ROSSIGNOL, 1973). Il semble donc que les résultats obtenus sur la côte nigérienne soient représentatifs de l'ensemble du golfe de Biafra. Toutefois, à la limite méridionale de la zone soumise à une dessalure permanente, là où se situerait, selon BERRIT (1961), le front des eaux chaudes pendant la saison froide australe, c'est-à-dire dans la région des îles São Thomé et Annobon (Fig. 1), existe un dôme comparable à celui de Guinée. Celui-ci serait, d'après ROSSIGNOL (1973), responsable de la fertilisation des eaux dans ces parages, principalement de janvier à avril. C'est en effet à partir de ce niveau que les campagnes Equant ont mis en évidence une production primaire relativement forte : de 0,5 à 1 gC/m²/jour (CORCORAN et MANHNKEN, 1966). Par ailleurs, nous avons aussi constaté dans ce secteur (environs de l'île Annobon), une certaine activité du phytoplancton associée à un rapprochement de la thermocline de la surface. Il se développe alors des espèces pour la plupart thermophiles comme *Rhizosolenia calcar-avis*, *Chaetoceros lorenzianum*, *Chaetoceros coarctatum*, *Hemiaulus membranaceus*, *Ceratium trichoceros*. Il a été aussi constaté que le phytoplancton de surface était très pauvre lorsque la ther-

moeline (généralement à une vingtaine de mètres de profondeur) était bien individualisée. Les Diatomées étaient alors remplacées par des Dinoflagellés très diversifiés dont plus de 80 % étaient des espèces d'eaux chaudes (REYSSAC, 1967).

La province guinéenne est donc caractérisée par un phyto-plancton en général beaucoup plus pauvre que celui de la sous-province mauritanienne si on excepte les zones d'upwellings côtiers qui se manifestent avec une certaine intensité au niveau de la Côte d'Ivoire, mais deviennent faibles en allant vers la baie de Biafra. Alors que les eaux influencées par les affleurements étaient peuplées principalement par des espèces ubiquistes dans la sous-province mauritanienne et la zone de transition, il se développe de nombreuses espèces thermophiles dans les secteurs soumis aux affleurements au sein de la province guinéenne où même les eaux ascendantes ont une température élevée.

IV. — ZONE DE TRANSITION ENTRE PROVINCE GUINÉENNE ET PROVINCE DU NAMAQUALAND

Comme dans l'hémisphère nord, il y a ici un passage progressif entre la province guinéenne et celle du Namaqualand, aussi faut-il considérer la région comprise entre le cap Lopez et le cap Frio comme une zone de transition (POSTEL, 1963). Celle-ci est aussi alternativement chaude et froide et soumise à une dessalure temporaire. En effet, elle est occupée par des eaux « guinéennes » pendant l'extension de ces dernières vers le sud au cours de l'été austral (BERRIT, 1961). Du point de vue hydrologique, il y a de fortes analogies entre les côtes de l'Angola, du Congo et du Gabon d'une part et celles de la Mauritanie et du Sénégal d'autre part. Au large de l'Angola, du Congo et du Gabon, des upwellings se manifestent mais le plus important, qui peut être considéré comme symétrique de celui du cap Blanc, se situe au niveau du cap Frio (Fig. 1). Il est rattaché à l'upwelling sud-africain par ses trois digitations correspondant aux changements d'orientation de la côte.

Nous avons vu que la région d'Annobon pouvait, périodiquement, être enrichie en raison de la formation d'un dôme hydrologique. Ce facteur fertilisant peut se développer aussi au large de l'Angola, du Congo et du Gabon. C'est, en effet, au large du Congo et du Gabon que les campagnes Equalant ont permis de mettre en évidence une zone fertile ($> 1 \text{ gC/m}^2/\text{jour}$). D'autre part, ce secteur est le siège d'un mouvement actif du front thermique (isotherme 24°C) séparant les eaux « guinéennes » chaudes et

dessalées des eaux plus froides et plus salées du courant du Benguela dont une branche suivrait la côte jusqu'à la baie de Biafra (LONGHURST, 1962). Or, nous avons vu qu'à ces fronts correspondaient souvent des zones plus fertiles. A Pointe Noire (Congo), où la durée de l'upwelling est de 4 mois, la production primaire, près du rivage, a été évaluée à 148 gC/m²/an (DUFOUR et MERLE, 1972), c'est-à-dire qu'elle serait du même ordre que celle de la région du cap Vert (Sénégal) où elle a été estimée à 139 gC/m²/jour (SCHULZ et KAISER, 1975).

Les récoltes du N.O. « Ombango » en novembre 1965 au large de l'Angola permettent de donner une idée des populations phytoplanctoniques de cette zone de transition. Pendant cette période, les eaux « guinéennes » envahissent le secteur, en surface, jusqu'à Saint Paul de Loanda (Fig. 1) puisque ce moment de l'année est précisément celui où les eaux « guinéennes » descendent vers le sud. C'est à l'endroit où se fait le contact entre eaux « guinéennes » et eaux « tropicales », donc au large de Loanda (où un upwelling côtier a en outre été observé), que nous avons rencontré des proliférations de Diatomées d'affinité inter-tropicale comme *Stephanopyxis palmeriana* ou franchement ubiquistes comme *Rhizosolenia alata* f. *gracillima*. D'autres proliférations apparaissent dans la zone de déversement des eaux du Congo, au large de Pointe Noire, avec surtout des espèces thermophiles (*Stephanopyxis palmeriana*, *Chaetoceros lorenzianum*).

Entre Loanda et Benguela, dans les eaux « tropicales », l'activité du phytoplancton est faible. Dans ces effectifs clairsemés, la proportion des Dinoflagellés devient importante (REYSSAC, 1972).

Ces prélèvements ayant été faits en saison chaude (températures de surface atteignant 24-25 °C), il n'est pas surprenant que la flore ait une affinité très nettement tropicale comme l'indique la forte diversification des Dinoflagellés et la présence, parmi eux, comme parmi les principales Diatomées, d'espèces tempérées-tropicales et inter-tropicales. Du point de vue de leur affinité biogéographique, les peuplements sont comparables à ceux de la province « guinéenne » dont cette zone de transition se rapproche pendant la saison chaude australe.

V. — PROVINCE DU NAMAQUALAND

A partir du cap Frio, les upwellings deviennent intenses et le climat marin est beaucoup plus froid. Comme dans l'hémisphère nord, au niveau du Maroc et de la Mauritanie, ce climat est dû non seulement aux très nombreux affleurements qu'on rencontre

sur l'ensemble de la côte sud-africaine, mais aussi à la présence d'un courant froid : le courant du Benguela qui longe le continent du cap de Bonne Espérance au cap Frio, niveau à partir duquel il diverge vers le nord-ouest. Les eaux du sud-ouest africain ont été décrites comme les plus froides de toute l'Afrique (EKMAN, 1953).

Plusieurs auteurs ont déjà souligné que cette province présentait de très nombreuses analogies avec la sous-province mauritanienne tant du point de vue hydrologique que biologique. C'est le cas, en particulier, sur le plan de la pêche : la côte sud-africaine, comme la côte mauritanienne, est connue comme étant un des plus importants et des plus prospères centres de pêche du monde.

De même qu'au large de la Mauritanie, l'hydrologie est donc particulièrement favorable au développement du phytoplancton. Les mesures de production primaire, dans les parages de Walvis Bay, donnent des résultats qui sont parmi les plus élevés de ceux trouvés dans l'Atlantique africain : 2,13 gC/m²/jour (STEEMANN NIELSEN et JENSEN, 1957) et 3,50 gC/m²/jour (SOROKIN et KLYASHTORIN, 1961). Des concentrations de 26 µg/litre de chlorophylle *a* ont été observées par HOBSON et LORENZEN (1972). Dans ces mêmes parages, on relève également de très fortes concentrations en cellules : 3 à 5 millions de cellules/litre (HART, 1953), certains « blooms » pouvant dépasser 10 millions de cellules (KOLLMER, 1962). Ces chiffres sont comparables à ceux obtenus dans la région du cap Blanc.

Du point de vue biogéographique, les peuplements ont un caractère tempéré très net et sont semblables, sur le plan de leur affinité écologique, à ceux du secteur mauritanien. Les espèces principales sont cosmopolites. Comme c'est le cas, aussi, près du cap Blanc, l'activité du phytoplancton est très élevée toute l'année (REYSSAC, 1973 b).

Un des traits caractéristiques du phytoplancton de la côte sud-africaine est son aptitude à la formation d'eaux rouges, particulièrement entre Walvis Bay et Luderitz (Fig. 1) où elles apparaissent régulièrement (EKMAN, 1953). Ces phénomènes s'accompagnent le plus souvent de mortalités massives d'animaux marins (BRONGERSMA SANDERS, 1948; COPENHAGEN, 1953; HART, 1953). Bien que ces eaux rouges, parfois suivies de mortalités de Poissons, aient été, à maintes reprises, signalées sur les côtes mauritaniennes (MARCHE-MARCHAD, 1956; MARGALEF, 1961; MAIGRET, 1972; REYSSAC, 1973 a), ou en d'autres secteurs ouest-africains soumis à des upwellings : Maroc (M.L. FURNESTIN, 1970), Sénégal (SEGUIN, 1966), Côte d'Ivoire (DANDONNEAU, 1970), il semble que ces phénomènes soient particulièrement importants et fréquents dans cette dernière province de l'Atlantique africain où les hécatombes d'animaux marins sont aussi les plus catastrophiques.

CONCLUSION

L'étude de la répartition qualitative et quantitative du phytoplancton permet de bien différencier les provinces biogéographiques de l'Atlantique africain et de fixer leurs frontières approximativement aux mêmes secteurs que ceux indiqués par la plupart des auteurs ayant travaillé sur la répartition de nombreuses espèces animales. Du point de vue de l'affinité écologique des peuplements, les modifications de composition floristique suivent les modifications de composition faunistique. Les zones de transition entre provinces peuvent aussi être mises en évidence par l'étude du phytoplancton. Il est frappant de constater que le rôle du cap Blanc comme barrière biogéographique est aussi net pour le phytoplancton que pour bon nombre d'animaux marins.

RÉSUMÉ

En nous basant sur les données que nous possédons sur la côte ouest-africaine (résultats fournis par les campagnes et travaux locaux), nous avons essayé de dégager les principales caractéristiques quantitatives et biogéographiques du phytoplancton dans les trois grandes provinces biogéographiques qui ont été définies dans l'Atlantique africain. La comparaison de ces trois régions fait apparaître une grande similitude entre la province mauritanienne (de Gibraltar au cap Blanc) et celle de Namaqualand (du cap Frio au cap de Bonne Espérance). Ces régions, marquées par d'importants upwellings, sont le siège d'un intense développement des cellules qui atteint son maximum dans deux secteurs particulièrement privilégiés : celui du cap Blanc, dans l'hémisphère nord, de Walvis Bay dans l'hémisphère sud. Ces régions, dont le climat marin est rendu froid par des upwellings et des courants, sont peuplées principalement d'une flore ubiquiste caractéristique des zones tempérées. Un contraste assez important existe entre ces deux provinces et la province guinéenne (qui s'étend du cap Verga au cap Lopez) où règne une plus grande stabilité des eaux. Dans cette dernière, la richesse en phytoplancton est limitée à quelques secteurs côtiers où des upwellings saisonniers se manifestent. L'ensemble de cette province est peuplé d'une flore dont le caractère dominant est thermophile.

La répartition du phytoplancton reflète bien les conditions hydrologiques et permet de situer les limites entre les provinces

biogéographiques aux mêmes niveaux que ceux donnés par les auteurs ayant étudié la distribution de nombreuses espèces animales dans cette partie de l'Atlantique.

BIBLIOGRAPHIE

- ARIAS, E., 1975. Pigmentos y producción primaria de la campaña Maroc-Iberia I. *Res. Exp. Cient. B/O Cornide*, 4 : 101-111. Supl. *Investigación pesq.*
- BAS, C. & A. CRUZADO, 1976. Campaña oceanográfica « Altor V » (C. Bojador-C. Blanco, abril-mayo 1974). Características y algunos resultados preliminares. *Res. Exp. Cient. B/O Cornide*, 5 : 113-122. Supl. *Investigación pesq.*
- BERRIT, G. R., 1952. Esquisse des conditions hydrologiques du plateau continental du cap Vert à la Gambie (températures et salinités). *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 14 (3) : 735-761.
- BERRIT, G. R., 1961. Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le golfe de Guinée. Observations de surface le long des lignes de navigation. Première partie. Généralités. *Cah. océanogr.*, 8 (10) : 715-727.
- BRAUN, J. G. & A. R. de LEON., 1973. Primary production in waters between Canary Islands and the North West Coast of Africa. *Int. Counc. explor. Sea, C. M.*, L : 20.
- BRONGERSMA-SANDERS, M., 1948. The importance of upwelling water to vertebrate paleontology and oil geology. *Verh. K. ned. Akad. Wet.*, 2° sec., 45 (4) : 1-112.
- CASANOVA, J. P., 1977. La faune pélagique profonde (zooplancton et micronecton) de la province atlanto-méditerranéenne. Aspects taxonomique, biologique et zoogéographique. *Thèse Doc. Etat, Sci. nat., Univ. Aix-Marseille*, 455 p.
- COPENHAGEN, W. J., 1953. The periodic mortality of fish in the Walvis region. A phenomenon within the Benguela current. *Invest. Rep. Div. Fish. Un. S. Afr.*, 14 : 1-35.
- CORCORAN, E. F. & W. M. MAHNKEN, 1966. Productivity of the tropical Atlantic ocean. *Inst. Mar. Sci., Univ. Miami, Contr.*, 1124 : 57-67.
- DANDONNEAU, Y., 1970. Un phénomène d'eaux rouges au large de la Côte d'Ivoire causé par *Gymnodinium splendens* Lebour. *Cent. Rech. océanogr., Abidjan, Doc. sci. provisoire*, 1 (1) : 11-19.
- DANDONNEAU, Y., 1973. Etude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III. Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér Océanogr.*, 11 (4) : 431-454.
- DE LEON, A. R., J. G. BRAUN & J. E. ESCANEZ, 1974. Observaciones químicas y de fitoplancton en aguas de Cabo Blanco y de Mauritania (Expedición del Cornide de Saavedra, CINECA, Agosto 1963). *Boletín Inst. esp. Oceanogr.*, 177 : 1-13.

- DUFOUR, P. & J. MERLE, 1972. Station côtière en Atlantique tropical : Hydroclimat et production primaire. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M., Pointe-Noire*, n. s., 25 : 1-48.
- EKMAN, S., 1953. Zoogeography of the sea. Sidwick and Jackson, London, 417 pp.
- ESTRADA, M., 1974. Photosynthetic pigments and productivity in the upwelling region of N.W. Africa. *Tethys*, 6 (1-2) : 247-260.
- FURNESTIN, M. L., 1959. Mysidacés du plancton marin. *Rapp. P.-v. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 23 (3) : 297-316.
- FURNESTIN, M. L., 1966. Chaetognathes des eaux africaines. *Atlantide Rep.*, 9 : 105-135.
- FURNESTIN, M. L., 1970. Rapport sur le plancton (in : Actes du symposium sur les ressources vivantes du plateau continental atlantique africain du détroit de Gibraltar au cap Vert). F.A.O., Rapp. sur les Pêches, Rome, 68 : 12-16.
- GAARDER, K. R., 1946. Tintinnoidea. *Rep. scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep Sea Exped.*, 1910, 2 (1) : 37 pp.
- GAARDER, K. R., 1951. Bacillariophyceae. *Rep. scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep Sea Exped.*, 1910, 2 (2) : 1-36.
- GAARDER, K. R., 1954. Dinoflagellatae. *Rep. scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep Sea Exped.*, 1910, 2 (3) : 1-62.
- GRALL, J.R., P. LABORDE, P. LE CORRE, J. NEVEUX, P. TREGUER & A. THIRIOT, 1974. Caractéristiques trophiques et production planctonique dans la région sud de l'Atlantique marocain. Résultats des campagnes CINECA CHARCOT I et III. *Tethys*, 6 (1-2) 11-28.
- HART, T. J., 1953. Plankton of Benguela current. *Nature, London*, 171 : 631-634.
- HERBLAND, A., R. LE BORGNE & R. VOITURIEZ, 1973. Production primaire secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Cent. Rech. océanogr., Abidjan, Doc. Sci. provisoire*, 4 (1) : 1-75.
- HOBSON, L. A. & C. J. LORENZEN, 1972. Relationships of chlorophyll maxima to density structure in the Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Deep Sea Res.*, 19 : 297-306.
- KOLLMER, W. E., 1962. The annual cycle of phytoplankton in the waters off Walvis Bay, 1958. *Adm. S.W. Afr. Mar. Res. Lab. Res. Rep.*, 4 : 1-44.
- LLOYD, I. J., 1971. Primary production off the coast of North-West Africa. *J. Conseil*, 31 : 312-323.
- LONGHURST, A. R., 1962. A review of the oceanography of the Gulf of Guinea. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, sér. A, 24 (3) : 633-663.
- LONGHURST, A. R., 1964. The coastal oceanography of Western Nigeria. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 26 (2) : 337-390.
- MAIGRET, J., 1972. Campagne expérimentale de pêche des sardinelles et autres espèces pélagiques, juillet 1970 - octobre 1971. I. Observations concernant l'océanographie et la biologie des espèces. Rép. Islam. Mauritanie. Minist. Pêches Mar. marchande, Lab. Pêches marit., Nouadhibou. S.C.E.T. intern. : 1-148.

- MARCHE-MARCHAD, I., 1956. Présence de plancton rouge (eaux rouges) sur les côtes du Sénégal et de la Mauritanie *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, sér. A., 18 (1) : 327-332.
- MARGALEF, R., 1961. Fitoplancton atlántico de las costas de Mauritania y Senegal. *Investigación pesq.*, 20 : 131-143.
- MARGALEF, R., 1972. Fitoplancton de la région de afloramiento del noroeste de Africa. I. Pigmentos y producción. Campaña « Sahara II » del Cornide de Saavedra). *Res. Exp. cient. B/O Cornide*, 1 : 23-51. Supl. *Investigación pesq.*
- MARGALEF, R., 1975. Composición y distribución del fitoplancton marino en la región de afloramiento del NW de Africa, en marzo de 1973 (Campaña « Altor II del Cornide de Saavedra). *Res. Exp. cient. B/O Cornide*, 4 : 145-170. Supl. *Investigación pesq.*
- MAURIN, C., 1968. Ecologie ichtyologique des fonds chalutables atlantiques (de la baie ibéro-marocaine à la Mauritanie) et de la Méditerranée occidentale. *Revue Trav. Inst. scient. et tech. Pêches marit.*, 32 (1) : 1-147.
- GRUPE MÉDIPROD, 1974. Généralités sur la campagne CINECA CHARCOT II (15 mars - 29 avril 1971). *Tethys*, 6 (1-2) : 33-42.
- MONOD, Th., 1948. Les côtes et les eaux littorales de l'A.O.F. Compte rendu Conf. Pêche marit., Dakar (janvier 1948). Centre nat. inform. écon., Paris : 62-87.
- POSTEL, E., 1963. Hydrologie et biogéographie marine dans l'ouest africain. In : Atlas international de l'ouest africain. Organisation de l'Unité africaine, Comm sci. tech. rech., Dakar, *Inst. fond. Afr. noire* : 13-16.
- REYSSAC, J., 1967. Diatomées et Dinoflagellés récoltés par le navire « Ombango » dans les parages de l'île Annobon. *Cent. Rech. océanogr., Abidjan, Doc. sci. provisoire*, 13 : 1-14.
- REYSSAC, J., 1970. Phytoplancton et production primaire au large de la Côte d'Ivoire. *Bull. Inst. fond. noire*, sér. A, 32 (4) : 869-981.
- REYSSAC, J., 1971. Contribution à la connaissance du phytoplancton de la côte occidentale d'Afrique (biogéographie, variations saisonnières, production primaire, structure des communautés, etc.). *Thèse Doc. Etat, Fac. sci., Paris* (C.N.R.S. : A. O. 5560).
- REYSSAC, J., 1972. Phytoplancton récolté par le navire « Ombango » au large de l'Angola (10-27 novembre 1965). *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, 34 (4) : 796-808.
- REYSSAC, J., 1973 a. Aspect quantitatif du phytoplancton de la baie du Lévrier (Mauritanie). *Bull. Mus. natn Hist. nat., Paris*, 3^e sér., 149 (5) : 101-112.
- REYSSAC, J., 1973 b. Diatomées et Dinoflagellés au large de Walvis Bay (Sud-Ouest Africain). *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, 35 (2) : 273-286.
- REYSSAC, J., 1974. Observations sur le phytoplancton et la production primaire de la région du banc d'Arguin (Mauritanie) en avril et mai 1972. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, 36 (1) : 51-61.

- REYSSAC, J., 1975 a. Evolution quantitative du phytoplancton de la baie du Lévrier de septembre à novembre 1973. *Bull. Mus. natn Hist. nat.*, Paris, 3^e sér., 328 (26) : 69-79.
- REYSSAC, J., 1975 b. Contribution à la connaissance des populations phytoplanctoniques au large du cap Blanc. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, 37 (1) : 1-14.
- REYSSAC, J., 1976. Phytoplancton récolté par le « Laurent Amaro » au large des côtes du Sénégal et de la Mauritanie. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, 38 (1) : 1-15.
- REYSSAC, J., 1977. Hydrologie, phytoplancton et production primaire de la baie du Lévrier et du banc d'Arguin. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, 39 (3) : 487-554.
- ROSSIGNOL, M., 1973. Contribution à l'étude du « complexe guinéen ». Rép. Sénégal, Serv. Océanogr. Pêches O.R.S.T.O.M., Océanographie, 017. Diffusion : Centre O.R.S.T.O.M., Cayenne : 1-143.
- SEGUIN, G., 1966. Contribution à l'étude de la biologie du plancton de surface dans la baie de Dakar (Sénégal). Etude quantitative, qualitative et observations écologiques au cours d'un cycle annuel. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, 28 (1) : 1-90.
- SOROKIN, J. I., 1963. Primary organic production in the Atlantic Ocean. *Hydrobiol.*, 22 (2-3) : 306-316.
- SOROKIN, J. I. & KLYASTHORIN, 1961. Primary production in the Atlantic. *Trudy vses. gidrobiol. Obshch.*, 2.
- SCHEMAINDA, R., D. NEHRING, & S. SCHULZ, 1975. Ozeanologische Untersuchungen zum Produktionspotential der nordwestafrikanischen Wasserauftriebsregion 1970-1973. *Nat. om. Geod. Geoph. Akad. Wiss. Dt. Demokr. Rep.*, 4 (16) : 3-85.
- SCHULZ, S. & W. KAISER, 1975. Some remarks to the conditions for the primary production off N. W. Africa and the estimation of the annual production. Third intern. Symp. Upwelling Ecosystems, 25-28 août 1975, Kiel, Dt. Forsch., I.O.C., S.C.O.R., U.N.E.S.C.O., 43 : 5 p. ronéo.
- STEEMANN NIELSEN, E. & E. A. JENSEN, 1957. Primary organic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.*, 1 : 49-136.
- WAUTHY, B. & J. LE BOURHIS, 1968. Contribution à l'étude de la production primaire en zone tropicale et sub-tropicale de l'Atlantique nord. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. océanogr., 6 (2) : 7-116.

Reçu le 24 octobre 1977.

INTERFÉRENCES DU CYCLE D'INTERMUE ET DE LA MUE AVEC LA RADIOÉCOLOGIE DES CRUSTACÉS AQUATIQUES

par J.-C. AMIARD et C. AMIARD-TRIQUET

*Laboratoire de Biologie Marine,
Université de Nantes,
2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex, France*

ABSTRACT

A review of the literature was carried out in order to quantify the accumulation and distribution of the principal radioactive pollutants in Crustaceans. Exuviation has not the same importance when contamination results from adsorption, absorption in the exoskeleton or absorption in internal organs. These different ways of contamination depend largely upon the physico-chemical form of radionuclides and the biological function of their stable isotope.

Influences of intermolt cycle and exuviation on the metabolism of radionuclides and on their toxicity for aquatic organisms are pointed out. The importance of sinking contaminated molts on the distribution of radionuclides into the deeper waters is also examined.

1. — INTRODUCTION

La radioécologie étudie les rapports entre le milieu et les radionucléides, qu'ils soient naturellement présents dans ce milieu ou qu'ils y aient été introduits du fait de l'utilisation civile ou militaire de l'énergie atomique (AMIARD-TRIQUET et AMIARD, 1976 a).

Deux aspects doivent être envisagés : d'une part, l'impact des radionucléides sur la biosphère, comprenant l'accumulation des produits radioactifs par les organismes vivants, leur répartition et leur métabolisme chez les différentes espèces et les effets toxiques qui peuvent en résulter; d'autre part, le rôle de la flore et de la faune dans la concentration, l'évolution physico-chimique et le transfert des radionucléides en milieu aquatique.

La mue, qui conditionne la croissance des Crustacés, se déroule selon un protocole précis qui a d'abord été décrit pour les Brachyours (DRACH, 1939) puis a été étendu à l'ensemble des Crustacés (DRACH et TCHERNIGOVITZEFF, 1967). Ce phénomène a un retentissement important, notamment sur le métabolisme du calcium, des quantités importantes de cet élément étant nécessaires à l'édification du nouvel exosquelette. Il en est vraisemblablement de même pour de nombreux éléments. Dans ces conditions, le cycle d'intermue et la mue des Crustacés pourront interférer avec le métabolisme de leurs isotopes radioactifs ou des radionucléides chimiquement proches d'éléments importants pour l'organisme, comme MARTIN (1972) l'a montré pour ^{85}Sr et Ca chez *Carcinus maenas*.

Par ailleurs, les Crustacés sont bien représentés dans le milieu aquatique. Dans le zooplancton, ils constituent une biomasse importante et spatialement très divisée, offrant ainsi aux polluants des sites d'adsorption nombreux. C'est pourquoi certains auteurs estiment que la « pluie » des exuvies, selon l'expression de KUENZLER (1969), peut influencer le transport vertical des radionucléides.

Notre étude bibliographique a porté essentiellement sur les Crustacés marins, mais quelques données sur des espèces dulçaquicoles seront également rapportées.

2. — ACCUMULATION ET ORGANOTROPISME DES RADIONUCLÉIDES CHEZ LES CRUSTACÉS

De nombreuses expériences de laboratoire et quelques mesures *in situ* ont montré que de nombreux radionucléides pouvaient être accumulés directement à partir de l'eau ou par l'intermédiaire de la nourriture. En fonction de la forme physico-chimique des radionucléides et de la fonction biologique de leur isotope stable, la contamination par l'eau pourra s'effectuer soit par adsorption, soit par absorption. La répartition du radionucléide dans l'organisme dépendra du mode de contamination (AMIARD-TRIQUET et

AMIARD, 1976 b; FOWLER et coll., 1970) et conditionnera l'importance du phénomène de la mue.

2.1. CONTAMINATION RADIOACTIVE DES CRUSTACÉS.

Nous avons regroupé dans les tableaux I et II, quelques facteurs de concentration des radionucléides les plus fréquemment rencontrés dans les milieux aquatiques. De nombreux auteurs ont utilisé le concept de facteur de concentration pour quantifier la contamination des organismes aquatiques. Ce facteur est généralement défini comme le rapport entre la radioactivité de 1 g d'organisme frais à la radioactivité de 1 ml d'eau. Cependant, certains auteurs rapportent la radioactivité des spécimens biologiques à leur poids sec. C'est le cas de TIMOFEYEV-RESOVSKAYA (1963) (Tab. II).

Nous constatons qu'à l'intérieur d'un même groupe zoologique, la contamination radioactive est très variable pour un radionucléide donné. Aux différences interspécifiques s'ajoutent en effet l'influence de nombreux facteurs écologiques (température, salinité, pH, composition élémentaire de l'eau, qualité et quantité de la nourriture, ...) et physiologiques (taille, âge, sexe, phénomènes de régulation, ...) (AMIARD-TRIQUET, 1975; AMIARD-TRIQUET et AMIARD, 1976 a). De plus, les différentes méthodologies mises en œuvre pour établir les facteurs de concentration peuvent aboutir à des résultats très variables. C'est ainsi que pour un grand nombre de radionucléides, nous constatons que les mesures *in situ* conduisent à des facteurs de concentration plus élevés — parfois considérablement — que ceux calculés d'après les expériences de laboratoire. Ce phénomène a été bien analysé par PATEL (1975). Pour les études *in situ*, les mesures de radioactivité sont assez délicates et les techniques utilisées par différents laboratoires peuvent aboutir à des résultats assez hétérogènes ainsi que cela a été mis en évidence par les expériences d'intercalibration de l'Agence Internationale de l'Energie Atomique (1975).

La comparaison des tableaux I et II indique que l'accumulation de la plupart des radionucléides est plus importante chez les Crustacés dulçaquicoles que chez les Crustacés marins. La composition élémentaire très différente des eaux douces et marines conduit à une compétition chimique et isotopique plus élevée en milieu marin et c'est vraisemblablement la cause du phénomène signalé ci-dessus.

TABLEAU I
Facteurs de concentration de quelques radionucléides chez des Crustacés marins.

GROUPE ZOOLOGIQUE - ESPECE	¹³⁷ CS	^{89,90} Sr	⁹⁰ Y	⁹⁵ Zr	⁹⁵ Nb	⁵¹ Cr	⁵⁴ Mn	⁵⁹ Fe	¹⁰⁶ Ru	⁶⁰ Co	^{110m} Ag	⁶⁵ Zn
Crustacés	0,5 à 26 ⁽¹⁾	0,1 à 1,1 ⁽¹⁾		1 à 100 ⁽¹⁾			600 à 7500 ⁽¹⁾	1000 à 4000 ⁽¹⁾	1 à 100 ⁽¹⁾	300 à 4000 ⁽¹⁾		1700 à 15000 ⁽¹⁾
O. Anostracés												
<i>Artemia salina</i>	2*	0,1 ⁽⁹⁾ -0,2 ^(2,3)										
O. Thoraciques												
<i>Elminius modestus</i>												
<i>Balanus</i> sp.												
<i>Balanus tintinnabulum</i>							2400 ⁽¹²⁾					
S.Cl. Copépodes												
<i>Tigriopus californicus</i>	1*(2,3)	1(2,3)								50*(2,3)		200*(2)
<i>Calanus helgolandicus</i>	13*(4)											
O. Isopodes												
<i>Idotea balrica</i>			110 ⁽¹¹⁾				930 ⁽¹²⁾					
O. Amphipodes												
<i>Gammarus locusta</i>			100 ⁽¹¹⁾									150 à 1000 ⁽¹⁸⁾
O. Euphausiacés												
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>												
O. Décapodes												
Larves												
<i>Palaemonetes pugeo</i>	25(2,3)	10 ⁽¹⁰⁾		1000 ⁽¹⁰⁾					100 ⁽¹⁰⁾			
<i>Leander squilla</i>		8*(11)										
<i>Leander adspersus</i>						37 ⁽¹¹⁾						
<i>Palaemon serratus</i>									2 à 9 ⁽¹³⁾	11*(11)		37*(11)
<i>Crangon crangon</i>										13 ⁽¹⁵⁾	75 ⁽¹⁶⁾	
<i>Lysmata seticaudata</i>												300 à 340 ⁽¹⁹⁾ 2060 à 3200 ⁽¹⁹⁾
"												
<i>Peneus japonicus</i>	35 à 57 ⁽⁵⁾											
<i>Homarus vulgaris</i>	14 ⁽⁶⁾ -2,9 ⁽⁶⁾ ,8 ⁽⁷⁾											
<i>Scylla serrata</i>	10 ⁽⁶⁾ ,100 à 1000 ⁽⁶⁾											
<i>Porcellana longicornis</i>												
<i>Porcellana platycheles</i>												
<i>Panopeus herbstii</i>												164 ⁽²⁰⁾
<i>Carcinus maenas</i>	8(8)				26 ⁽¹¹⁾					6 ⁽¹⁴⁾	376 ⁽¹⁷⁾	130 à 210 ⁽¹⁹⁾ 450 à 520 ⁽¹⁹⁾
"												
<i>Pilumnus hirtellus</i>												
<i>Pinnotheres pisum</i>												
<i>Cancer pagurus</i>	11 ⁽⁶⁾ ,30 ⁽⁶⁾ ,6 ⁽⁸⁾										4000 ⁽¹⁶⁾ 150 ⁽¹⁶⁾	
<i>Portunus puber</i>	7 ⁽⁸⁾											
<i>Portunus depurator</i>	7 ⁽⁸⁾											
<i>Polydora herbstii</i>	5 ⁽⁸⁾											
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>		3*(11)										26*(11)
<i>Corysca cassivelsomus</i>	4(8)											

GRUPE ZOOLOGIQUE - ESPECE	¹⁰⁹ Cd	³² P	¹²⁵ Sb	²¹⁰ Po	¹³¹ I	^{141,144} Ce	²³⁷ Pu	²³⁹ Pu	²⁴¹ Am	
Crustacés				20 à 48 ⁽¹⁾		5 à 220 ⁽¹⁾		1060 à 4500 ⁽²⁹⁾		
O. Anostracés		7(23)							1800*(32)	(1) JINKS et EISENBUD, 1972
<i>Artemia salina</i>										(2) CHIPMAN, 1958a et b
O. Thoraciques										(3) CHIPMAN, 1960
<i>Elminius modestus</i>			1,7(25)							(4) BRYAN, 1963
<i>Balanus</i> sp.								503(30)		(5) GILAT et coll., 1975
<i>Balanus tintinnabulum</i>								1140 à 2520(31)		(6) PATEL et coll., 1975
S. Cl. Copépodes										(7) BRYAN et WARD, 1962
<i>Tigriopus californicus</i>										(8) BRYAN, 1961
<i>Calanus helgolandicus</i>										(9) BOROUGHS et coll., 1958
O. Isopodes										(10) TEMPLETON, 1962
<i>Idotea ballica</i>		100(24)								(11) POLIKARPOV, 1966
O. Amphipodes										(12) FOLSOM et coll., 1963
<i>Gammarus locusta</i>										(13) ANCELLIN et VILQUIN, 1968
O. Euphausiacés						250 à 300(26)	40 à 90*(28)			(14) AMIARD et AMIARD-TRIQUET, 1977
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	330(21)									(15) VAN WEERS, 1975
O. Décapodes										(16) POUVREAU et AMIARD, 1974
Larves										(17) AMIARD, 1979
<i>Palaemonetes pugio</i>					20(11)					(18) FOWLER et coll., 1974
<i>Leander squilla</i>										(19) RENFRO et coll., 1974
<i>Leander adspersus</i>										(20) DUKE et coll., 1969
<i>Palaemon serratus</i>			1,0(25)							(21) BENAYOUN et coll., 1974
<i>Crangon crangon</i>	600*(22)						19*(28)			(22) FOWLER et BENAYOUN, 1974
<i>Lysmata seticaudata</i>										(23) GROSCH et PLUMB, 1959
"										(24) FORA et coll., 1962
<i>Penaeus japonicus</i>										(25) AMIARD, 1973
<i>Homarus vulgaris</i>								60(30)		(26) FOWLER et coll., 1973
<i>Scylla serrata</i>										(27) ZESENKO, 1965
<i>Porcellana longicornis</i>			1,2*(25)							(28) FOWLER et HEYRAUD, 1976
<i>Porcellana platycheles</i>			4,4(25)							(29) AARKROG, 1971
<i>Panopeus herbstii</i>								90(30)		(30) FRAIZIER et GUARY, 1975
<i>Carcinus maenas</i>						180(27)				(31) BOWEN et coll., 1976
"										(32) FOWLER et HEYRAUD, 1974
<i>Pilumnus hirtellus</i>			4,0(25)							
<i>Pinnotherus pisum</i>										* Etat d'équilibre non atteint
<i>Cancer pagurus</i>								38(30)		0,5 Mesure <i>in situ</i>
<i>Portunus puber</i>										2 Donnée expérimentale
<i>Portunus depurator</i>										
<i>Polydus herslovi</i>										
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>						220(11)				
<i>Corystes cassivelonus</i>		312 à 372(24)								

TABLEAU II
Facteurs de concentration de quelques radionucléides chez des Crustacés dulçaquicoles.

GROUPES ZOOLOGIQUES - ESPECES	¹³⁷ Cs	⁹⁰ Sr	⁹⁵ Zr	⁵⁴ Mn	⁵⁹ Fe	¹⁰⁶ Ru	⁶⁰ Co	⁶⁵ Zn	⁷¹ Ge	³² P	³⁵ S	¹⁴⁴ Ce	²³⁹ Pu	²⁴¹ Am
Crustacés				1700 à 250000 ⁽⁷⁾	60 à 1800 ⁽⁷⁾		2600 ± 2000 ⁽¹⁷⁾	300 à 4000 ⁽⁷⁾				300 à 1000 ⁽⁷⁾	10 000 000 ⁽¹⁴⁾	400 000 ⁽¹⁴⁾
O. Diplostracés														
<i>Daphnia</i> sp.														
<i>Daphnia pulex</i>	127 ^{*(1)}													
<i>Daphnia magna</i>	38 ^{*(1)}						8,6 à 70,3 ⁽⁹⁾							
S. Cl. Copépodes							700 ⁽¹⁰⁾							
<i>Diatomus graciloides</i>	1270 ⁽²⁾	90 ⁽²⁾				1670 ⁽²⁾						6460 ⁽²⁾		
<i>Mesocyclops</i> sp.	530 ⁽²⁾	170 ⁽²⁾				710 ⁽²⁾								
<i>Chidorus sphaericus</i>	1020 ⁽²⁾	370 ⁽²⁾				2250 ⁽²⁾							760 ⁽¹⁵⁾	
O. Mysidacés							200 ⁽¹⁰⁾							
<i>Mysis relicta</i>														
O. Isopodes													3 000 000 ⁽¹⁴⁾	80 000 ⁽¹⁴⁾
O. Amphipodes														
<i>Hyalella</i> sp.														
<i>Hyalella azteca</i>	11000 ⁽⁴⁾													
<i>Pontoporeia affinis</i>													1600 ⁽¹⁵⁾	
<i>Rivulogammarus lacustris</i>	235 ⁽²⁾	400 ⁽²⁾	120 ⁽²⁾		350 ⁽²⁾	440 ⁽²⁾	1100 ⁽²⁾	1820 ⁽²⁾	65 ⁽²⁾	85 ⁽²⁾	85 ⁽²⁾	1580 ⁽²⁾		
O. Décapodes														
<i>Leander paucidens</i>		20 à 25 ⁽⁶⁾												
<i>Crangon vulgaris</i>	23 ⁽⁵⁾													
<i>Cambarus</i> sp.							1600 ^(10,11)						1000 ⁽¹⁶⁾	
<i>Cambarus longulus</i>							57 à 206 ⁽¹²⁾							
<i>Cambarus robustus</i>						3 à 26 ⁽⁸⁾								
<i>Astacus leptodactylus</i>							40 à 394 ⁽¹³⁾							

(1) KING, 1964

(2) TIMOFEYEVA-RESOVSKAYA, 1963 (poids sec)

(3) BRYAN, 1963

(4) PENDLETON et HANSON, 1958

(5) FELDT, 1971

(6) SUYEHIRO et coll., 1956

(7) JINKS et EISENBUD, 1972

(8) BERG et GINSBERG, 1976

(9) AMIARD-TRIQUET et SAAS, 1979

(10) VANDERPLOEG et coll., 1975

(11) OPHÉL et FRASER, 1971

(12) WISER et NELSON, 1964

(13) AMIARD-TRIQUET et FOULQUIER, 1978

(14) EMERY et coll., 1974

(15) MARSHALL et coll., 1975

(16) THOMPSON, 1975

(17) ANTONELLI et coll., 1972

* Etat d'équilibre non atteint

127 Donnée expérimentale

23 Mesure *in situ*.

2.2. DISTRIBUTION DES RADIONUCLÉIDES ET DE LEURS ISOTOPES STABLES DANS L'ORGANISME DES CRUSTACÉS.

Le tableau III permet de comparer la contamination relative des différents tissus de quelques Crustacés pour quatorze radionucléides. Dans le tableau IV, nous avons mis en évidence la part de la carapace dans la contamination globale des organismes. Nous avons distingué les résultats concernant l'exosquelette isolé par dissection de ceux obtenus pour les exuvies. En effet l'exuvie ne correspondant qu'à la couche superficielle de l'exosquelette, elle est d'autant plus contaminée par rapport à l'exosquelette que l'accumulation du radionucléide se fait par adsorption. C'est ce qu'observent par exemple FOWLER et coll. (1975) pour la contamination de *Lysmata seticaudata* par ^{237}Pu . Ainsi que le remarquent HIRGO et coll. (1977), il est très difficile de collecter dans le milieu naturel des quantités d'exuvies suffisantes pour mesurer leur concentration en certains radionucléides. Pour les mesures *in situ*, nous avons donc dû nous limiter à réunir des résultats sur les isotopes stables (Tab. V).

Nous constatons que certains radionucléides et leurs isotopes stables sont particulièrement retenus par les organes externes, exosquelette et branchies. C'est le cas de Zr, Nb, Ru, Np, Pu, Am qui se trouvent essentiellement sous forme particulière dans les eaux et de Co pour lequel les formes colloïdales peuvent être importantes (ROBERTSON, 1971; GUEGUENIAT, 1971; AMIARD-TRIQUET et AMIARD, 1976 b). En effet, les capacités d'adsorption sont particulièrement élevées pour les radionucléides qui se trouvent sous forme insoluble dans le milieu (AMIARD-TRIQUET et AMIARD, 1976 a; ROBERTSON, 1971; CHIPMAN, 1966; GUEGUENIAT et coll., 1969). Cependant, le chrome qui, d'après ROBERTSON (1971) serait essentiellement sous forme ionique dans les eaux océaniques, présente également des concentrations élevées dans l'exuvie de *Meganyciphanes norvegica* (FOWLER et OREGIONI, 1974).

L'argent, le mercure et l'antimoine se révèlent être des contaminants importants (50 à 75 % sont présents dans la carapace) des organes externes des Crustacés. Cependant, les mesures *in situ* (Tab. V) indiquent des pourcentages d'Ag (9 %) et de Sb (43 %) plus faibles. La part de la carapace dans la contamination des animaux par Ni, Eu, Sc et Mn est généralement comprise entre 25 et 50 %. On relève toutefois une valeur légèrement plus faible pour l'exuvie de *M. norvegica*, résultant de mesures *in situ*. Par contre, l'accumulation du caesium et du cuivre dans l'exosquelette

TABLEAU IV

Pourcentage de la charge totale des Crustacés en radionucléides présents dans la carapace d'après les données expérimentales.

MILIEU	ESPECE - ORGANE	⁵⁴ Mn	⁵⁹ Fe	¹⁰⁶ Ru	⁵⁷ Co	⁵⁸ Co	⁶⁰ Co	^{110m} Ag	⁶⁵ Zn	¹⁰⁹ Cd	¹⁴¹ Ce	²³⁷ Pu	²³⁹ Pu
EAU DE MER	O. Amphipodes <i>Anonyx</i> sp. exuvie								20 ⁽¹⁾				
	O. Euphausiacés <i>Meganyctiphanes norvegica</i> exosquelette exuvie	38,8 ⁽³⁾	71,6 ⁽³⁾		53 ⁽³⁾				59,3 ⁽³⁾	21,5 ⁽²⁾	99 ⁽⁴⁾	70-100 ⁽⁵⁾	
	<i>Euphausia pacifica</i> et <i>Thysanoessa spinifera</i> exosquelette exuvie								32,5-51 ^(6,7) 41 ⁽⁶⁾				
	<i>Thysanopoda tricuspidata</i> exosquelette					45 ⁽⁸⁾							
	O. Décapodes <i>Pasiphaea pacifica</i> , <i>Pandalus</i> <i>stenolepis</i> et <i>P. platyceros</i> exosquelette								41,2-65,8 ⁽⁷⁾				
	<i>Lysmata seticaudata</i> exosquelette exuvie									23,2 ⁽⁹⁾		52-58 ⁽¹⁰⁾ 92-100 ^(5,10)	
	<i>Crangon crangon</i> exuvie						70-90 ⁽¹¹⁾						
	<i>Homarus vulgaris</i> exosquel.												89,5 ⁽¹²⁾
	<i>Carcinus maenas</i> exosquelette exuvie								78,9 ⁽¹⁴⁾			8-43 ⁽¹³⁾	
<i>Cancer pagurus</i> exosquelette branchies												5,9 ⁽¹⁸⁾ 77,5	
EAU DOUCE	O. Décapodes <i>Orconectes obscurus</i> exosquelette			78 ⁽¹⁵⁾									
	<i>Cambarus robustus</i> exosquelette			58 ⁽¹⁵⁾									
	<i>Cambarus longulus</i> exuvie						86-96 ⁽¹⁶⁾						
	<i>Astacus leptodactylus</i> exuvie						95-99,5 ⁽¹⁷⁾						

(1) CROSS et coll., 1969

(2) BENAYOUN et coll., 1974

(3) FOWLER et coll., 1972

(4) FOWLER et coll., 1973

(5) FOWLER et HEYRAUD, 1976

(6) FOWLER et coll., 1969

(7) FOWLER et coll., 1970

(8) KUENZLER, 1969

(9) FOWLER et BENAYOUN, 1974

(10) FOWLER et coll., 1975

(11) VAN WEERS, 1975

(12) WARD, 1966

(13) FOWLER et GUARY, 1977

(14) AMIARD, 1979

(15) BERG et GINSBERG, 1976

(16) WISER et NELSON, 1964

(17) AMIARD - TRIQUET (non publié)

(18) GUARY et coll., 1976

ou l'exuvie des Crustacés est toujours très faible. Ceci est à rapprocher des résultats de FOWLER et OREGIONI (1974) qui indiquent que seuls le cuivre, le caesium et le sélénium sont moins concentrés dans l'exuvie que dans *M. norvegica in toto*.

Pour un certain nombre de radionucléides et d'isotopes stables les données de la littérature sont très hétérogènes. C'est ainsi que FOWLER et OREGIONI (1974) déterminent que 3 % seulement de la charge en sélénium se trouvent dans l'exuvie de *M. norvegica*, tandis que ce pourcentage atteint 61 dans l'exosquelette de *Crangon crangon* (BERTINE et GOLBERG, 1972), ces valeurs ayant été mesurées *in situ* pour les deux espèces. Pour le zinc 65, les valeurs expérimentales du pourcentage présent dans la carapace varient de 20 à 65 % (Tab. IV) tandis que pour le zinc stable *in situ*, elles varient de 18 à 79 % (Tab. V). Pour le fer stable, on observe des différences notables dans la contamination de la carapace selon l'espèce (Tab. V). Pour le radiofer et le radiostrontium, la contamination expérimentale de la carapace par rapport aux autres organes (Tab. III et IV) est plus élevée que la concentration relative des isotopes stables mesurés *in situ* (Tab. V). Il en est de même pour le cérium stable et le cérium 141 chez *M. norvegica* (FOWLER et OREGIONI, 1974; FOWLER et coll., 1973). Pour ^{144}Ce , les résultats concernant *Leander sp.* et *Carcinus maenas* indiquent des répartitions très dissemblables, ce qui peut vraisemblablement être rapporté à des conditions expérimentales différentes (Tab. III).

Les expériences de FOWLER et BENAYOUN (1974) et de BENAYOUN et coll. (1974) sur le cadmium 109 (Tab. IV) donnent des résultats très comparables à ceux obtenus *in situ* pour le cadmium stable (FOWLER et OREGIONI, 1974) (Tab. V). Par contre, les expériences de HIYAMA et SHIMIZU (1964) mettent en évidence des concentrations de $^{115\text{m}}\text{Cd}$ beaucoup plus importantes dans les viscères (F.C. > 250) que dans l'exosquelette (F.C. > 25).

TABLEAU V

Pourcentage de la charge totale des Crustacés marins en oligo-éléments présents dans la carapace d'après les mesures effectuées *in situ*.

ESPECE	Cs	Sr	Sc	Cr	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	Ag	Zn	Cd	Hg	Sb	Sc	Ce	Eu
<i>Meganyctiphanes norvegica</i> (exuvie)*	2	23	26	86	21	28	79	34	6	9	18	22	-	87	3	44	26
<i>Crangon crangon</i> (exosquelette)**	-	-	-	-	-	87	75	-	-	91	79	-	68	43	61	-	-

* d'après FOWLER et OREGIONI, 1974

** d'après BERTINE et GOLDBERG, 1972

En conclusion, pour la plupart des radionucléides et de leurs isotopes stables, les organes externes des Crustacés représentent

des sites de stockage préférentiel. Le phénomène de mue affectera donc une part importante des radiocontaminants accumulés par les Crustacés au cours du cycle d'intermue.

3. — INFLUENCE DU CYCLE D'INTERMUE ET DE LA MUE SUR LE MÉTABOLISME DES RADIONUCLÉIDES

Peu d'auteurs ont cherché à relier systématiquement la concentration des radionucléides présents dans le milieu naturel ou expérimental aux différents stades d'intermue des Crustacés. Nous serons donc amenés dans cette étude à prendre en considération des travaux portant sur quelques métaux, isotopes stables de certains polluants radioactifs.

3.1. CRUSTACÉS DULÇAQUICOLES.

Nos propres expériences sur la contamination d'*Astacus leptodactylus* par le cobalt 60 ont montré que la radioactivité des Ecrevisses *in toto* était fortement corrélée à celle de l'exosquelette (AMIARD et AMIARD-TRIQUET, 1979). Elle présentait des différences individuelles considérables (AMIARD-TRIQUET et FOULQUIER, 1978) mais nous avons constaté que c'étaient toujours les animaux les plus contaminés qui mueaient. Au cours de la post-mue, le cobalt 60 s'accumulait lentement chez les Ecrevisses (Fig. 1).

Quand l'exosquelette est bien calcifié, *Cambarus longulus longerostris* accumule deux à cinq fois plus de cobalt 60 que les animaux de la même espèce qui viennent de muer, les conditions expérimentales étant identiques pour les deux groupes (WISER et NELSON, 1964). L'accumulation étant également différente chez les animaux morts, ces auteurs suggèrent que la contamination résulterait essentiellement d'un phénomène physique et que l'exosquelette nouvellement calcifié présenterait une surface moins favorable à l'adsorption que la carapace dure de la pré-mue.

L'état de l'exosquelette et le stade d'intermue exercent donc une influence considérable sur l'accumulation du cobalt 60 par les Ecrevisses.

3.2. CRUSTACÉS MARINS.

Le cycle d'intermue comprend certains stades pendant lesquels l'animal jeûne. Il s'agit des stades A₁-A₂, B₁-B₂ correspondant à la post-mue et des stades D₃-D₄ précédant la mue. En conséquence, lorsque la contamination se fait expérimentalement par voie alimentaire ou lorsque le vecteur nourriture est important dans l'accumulation d'un radionucléide par un organisme, ce phénomène est susceptible de limiter la concentration du produit radioactif. C'est ce que nous avons pu observer pour ⁶⁰Co chez *Carcinus maenas* (AMIARD-TRIQUET et AMIARD, 1975).

Chez la même espèce, la concentration de ⁸⁵Sr présente un premier maximum au stade C₄ qui correspond à une période de nutrition intense de l'animal. Elle augmente à nouveau du stade D₂ au stade D₄, ce qui est interprété par l'auteur comme la constitution de réserves ioniques permettant la reconstitution de l'exosquelette après la mue. A la principale phase de l'édification du squelette tégumentaire (stades A₁ à C₂) correspond une augmen-

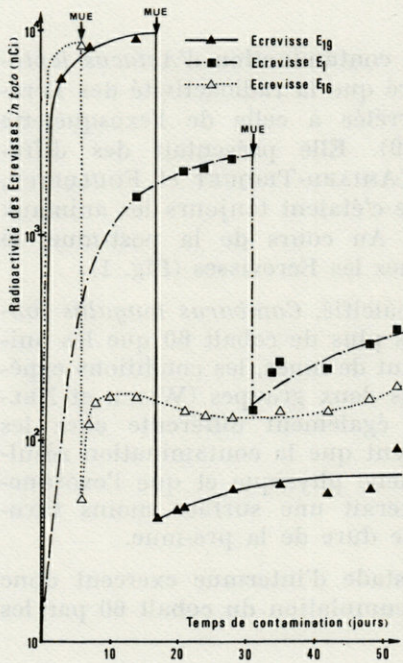


FIG. 1. — Influence de la mue sur l'accumulation du cobalt 60 par *Astacus leptodactylus*.

tation de la concentration en ^{85}Sr de l'exosquelette suivie d'une stabilisation (stades C_2 à D_2). A partir du stade D_3 , le strontium 85 de l'exosquelette est progressivement éliminé ce qui correspond peut-être à la destruction partielle précédant l'exuviation (MARTIN, 1972).

La variation des concentrations de Mg, Mn, Fe, Cu et Zn chez *Cancer irroratus* présente un aspect cyclique, en relation avec la physiologie de l'animal et le cycle d'intermue (MARTIN, 1975). La mue étant précédée et suivie d'une période de jeûne, les Crustacés doivent synthétiser leur nouvel exosquelette et subvenir à des besoins métaboliques considérables pour assurer leur croissance sans recourir à un apport alimentaire. Globalement, une mise en réserve des métaux avant la mue est donc nécessaire et correspond à une augmentation des concentrations; l'utilisation des réserves après l'exuviation entraînant une baisse générale des concentrations. Mais il ressort des travaux de MARTIN (1975) que l'absorption et l'accumulation des métaux sont influencées, de plus, par le rôle du métal dans l'organisme, la fonction des différents organes, la forme physico-chimique du métal et la structure de la surface des tissus en contact avec l'eau de mer (en particulier, branchies et exosquelette).

4. — ROLE DE LA MUE DES CRUSTACÉS DANS LE TRANSPORT VERTICAL DES RADIONUCLÉIDES AU SEIN DES MILIEUX AQUATIQUES

La mue a été proposée par de nombreux auteurs (FOWLER et OREGIONI, 1974; KUENZLER, 1969; FOWLER et coll., 1973; FOWLER et SMALL, 1967; BERTINE et GOLDBERG, 1972; FOWLER et BENAYOUN, 1974) comme mécanisme du transport des radionucléides et des oligo-éléments métalliques. L'importance de la mue comme paramètre du cycle biogéochimique des radionucléides dans les milieux aquatiques paraît évidente si l'on tient compte du fait que la biomasse zooplanctonique est largement constituée de petits Crustacés. C'est ainsi que dans le lac Michigan, les exuvies de Cladocères et de Copépodes seraient au nombre de 0,3 à 15,5 par litre d'eau (FER-RANTE, 1975). En milieu marin, MARTIN (1970) estime à $3 \cdot 10^{16}$ Copépodes adultes la population mondiale des zones épi- et mésopélagiques (0 à — 100 m). Sachant que dans ce groupe, l'état adulte est atteint après onze mues, on se rend compte de la quantité de

particules détritiques ainsi libérées dans les océans. Cependant, d'après LOWMAN et coll. (1971), la distribution verticale des éléments catalytiques semble être influencée significativement par l'action biologique uniquement dans les zones de forte productivité c'est-à-dire généralement près des terres émergées et dans les zones enrichies par des apports de matières nutritives par les eaux de surface ou les phénomènes d'upwelling.

L'importance de la mue dépendra du rythme des exuviations qui est soumis à un certain nombre de facteurs tels que la taille des animaux (FOWLER et coll., 1971 b, 1972), la qualité et la quantité de nourriture dont ils disposent (MARTIN, 1970), la température. Par exemple, à 10 °C, *Meganyctiphanes norvegica* mue tous les douze jours, les exuviations intervenant par contre tous les sept jours à 15 °C. De même, chez *Euphausia pacifica*, les mues se produisent tous les douze jours à 5 °C et tous les quatre jours à 15 °C (FOWLER et coll., 1972).

La vitesse de sédimentation des exuvies dépend de leur morphologie, c'est-à-dire de l'espèce, de leur taille, de la viscosité du milieu récepteur et en particulier, de la température et de la salinité de l'eau (FOWLER et coll., 1972). Dans les conditions écologiques du nord-est du Pacifique, FOWLER et coll. (1971 a) estiment que les mues intactes des Euphausiacés peuvent sédimenter jusqu'à des profondeurs un peu inférieures à — 400 m avant de se désintégrer. Au cours du processus de sédimentation, elles restitueraient à la colonne d'eau, 87 % du radiozinc qui leur était initialement lié. Par contre, en mer Ligure, les exuvies d'Euphausiacés atteindraient — 500 m en 0,39 jours et — 1 500 m en 2,5 jours, en perdant respectivement 17 et 66 % de leur contenu initial de ⁶⁵Zn (SMALL et FOWLER, 1973).

La décontamination des exuvies après la mue dépend également des radionucléides (FOWLER et coll., 1972). Remarquons que pour les éléments de transition, LOWMAN et coll. (1971) indiquent que les complexes formés lors de l'adsorption seraient moins stables que ceux correspondant à l'incorporation des éléments de structure. On peut donc s'attendre à ce qu'ils soient reminéralisés rapidement à partir des débris organiques comme les mues.

Dans le lac Michigan, FERRANTE (1975) observe que les exuvies des Copépodes et des Cladocères décroissent en abondance avec la profondeur et que, par contre, les exuvies de *Mysis relecta* se rencontrent dans des eaux plus profondes. Il suppose que cette répartition est liée à la décomposition bactérienne ou fongique au cours de la sédimentation. En eau de mer, FOWLER et coll. (1971 b) ont montré expérimentalement que la désintégration des mues dépendait de la température. Cependant, d'après PÉRÈS (1961), la dégra-

dation bactérienne des matières organiques au cours de la descente vers le fond est très lente. Cet auteur estime que la pauvreté des peuplements bactériens dans les eaux bathypélagiques et abyssopélagiques est telle que la quantité de débris organiques atteignant le fond doit être comparable à — 2 000 et à — 10 000 m.

De l'ensemble de ces données, il ressort qu'une quantité importante de radionucléides et d'oligo-éléments métalliques peut être transportée des eaux superficielles vers le fond des océans, des mers et des lacs. Elle a été appréciée pour le zinc à 1,12 μg par g d'Euphausiacé et par jour à 500 m de profondeur en mer Ligure et à 0,46 μg à 1 500 m (SMALL et FOWLER, 1973). Ces données présentent un grand intérêt dans la connaissance des cycles biogéochimiques des radionucléides et des oligo-éléments mais nécessite malheureusement dans l'état actuel de notre savoir, de nombreuses extrapolations du milieu expérimental au milieu naturel.

CONCLUSION

De nombreux radionucléides et leurs isotopes stables s'adsorbent en quantités importantes sur les organes externes des Crustacés. Ce phénomène est en grande partie sous la dépendance de la physico-chimie des différents éléments mais d'autres facteurs interviennent, tels que les caractéristiques de la carapace et des branchies, le rapport volume/surface, la fonction biologique des isotopes stables...

L'accumulation des radionucléides dépend évidemment du temps de contact entre l'organisme et le milieu contaminé. Lorsque les mues seront fréquentes comme c'est le cas chez les animaux de petite taille et, en particulier, chez les Crustacés planctoniques, ce temps de contact sera réduit et fréquemment, l'état d'équilibre entre l'organisme et le milieu ne sera pas atteint (FOWLER et coll., 1969). D'après MARTIN (1970), ce phénomène expliquerait que les Copépodes vivant à 100 m de profondeur et plus, qui muent moins fréquemment (du fait de leur taille plus grande d'une part, d'une nourriture moins abondante d'autre part), présentent des concentrations en Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, Sr et Zn plus élevées que les espèces vivant dans les eaux superficielles. Dans le cas du ^{237}Pu pour lequel l'exuvie peut parfois représenter jusqu'à 100 % de la charge de l'organisme, FOWLER et coll. (1975) notent que le degré d'accumulation de ce radionucléide est largement influencé par le phénomène de la mue.

L'accumulation préférentielle de la majorité des radionucléides sur ou dans l'exosquelette des Crustacés va limiter les doses d'irra-

diation résultant de la contamination des animaux. En effet, les rayonnements de faible énergie des radionucléides liés à la carapace, qui ont un pouvoir pénétrant limité, exerceront leur action ionisante uniquement dans les organes externes. De plus, l'exuviation correspondant à l'élimination des radiocontaminants fixés sur ou dans l'exosquelette, jouera le rôle d'un véritable phénomène de détoxication.

Etant donné le pouvoir des organes externes des Crustacés de concentrer les radionucléides et les métaux, l'abondance des animaux de cette classe, en particulier dans le plancton et la fréquence des mues, la sédimentation des exuvies est un facteur non négligeable du cycle biogéochimique des milieux aquatiques. La dégradation des mues semble suffisamment lente pour que leur sédimentation soit susceptible de mettre des quantités relativement importantes de radionucléides et d'oligo-éléments à la disposition des bactéries et des organismes benthiques.

RÉSUMÉ

A l'aide des données de la littérature, les auteurs quantifient l'accumulation et la distribution des principaux polluants radioactifs chez les Crustacés et distinguent trois cas qui conditionneront l'importance du phénomène de la mue : adsorption, absorption dans l'exosquelette et absorption dans les organes internes. Ces différents modes de contamination dépendent principalement de la forme physico-chimique des radionucléides et de la fonction biologique de leur isotope stable.

L'influence du cycle d'intermue et de la mue sur le métabolisme des radionucléides et sur leur toxicité à l'égard des organismes est ensuite envisagée ainsi que le rôle des exuvies contaminées dans le transport vertical des radionucléides au sein des milieux aquatiques.

BIBLIOGRAPHIE

- AARKROG, A., 1971. Radioecological investigations of plutonium in an arctic marine environment. *Health Phys.*, **20** : 31-47.
- A.I.E.A., 1975. Reference Methods for Marine Radioactivity Studies II. *Technical reports series n° 169*, I.A.E.A., Vienna, 239 p.

- AMIARD, J.-C., 1973. Etude expérimentale de l'accumulation de l'antimoine 125 par divers groupes d'organismes marins. *Rapport CEA-R-4530*, 15 p.
- AMIARD, J.-C., 1979. Modalités de la contamination d'une chaîne trophique marine benthique par l'argent 110 m. 1. Contamination de quelques organismes marins par l'intermédiaire de l'eau. *Cah. Biol. Mar.*, **20** : 125-136.
- AMIARD, J.-C. & C. AMIARD-TRIQUET, 1977. Health and ecological aspects of cobalt 60 transfer in a seawater food chain typical of an intertidal mud-flat. *Int. J. Environ. stud.*, **10** : 113-118.
- AMIARD, J.C. & C. AMIARD-TRIQUET, 1979. Distribution of cobalt 60 in a Mollusc, a Crustacean and a freshwater Teleost : variations as a function of the source of pollution and during elimination. *Environ. Pollut.*, **20** (3) : 199-213.
- AMIARD-TRIQUET, C., 1975. Etude du transfert des radionucléides entre le milieu sédimentaire marin et les Invertébrés qui y vivent. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Nantes, 19 avril 1975. *Rapport CEA-R-4705*, 100 p.
- AMIARD-TRIQUET, C. & J.-C. AMIARD, 1975. Etude expérimentale du transfert du cobalt 60 entre une Annélide marine (*Arenicola marina* L.) et ses prédateurs : le crabe enragé (*Carcinus maenas* L.) et la Plie (*Pleuronectes platessa* L.). *Rapport CEA-R-4658*, 51 p.
- AMIARD-TRIQUET, C. & J.-C. AMIARD, 1976 a. La pollution radioactive du milieu aquatique et ses conséquences écologiques. *Bull. Ecol.*, **7**(1) : 3-32.
- AMIARD-TRIQUET, C. & J.-C. AMIARD, 1976 b. L'organotropisme du ⁶⁰Co chez *Scrobicularia plana* et *Carcinus maenas* en fonction du vecteur de contamination. *Oikos*, **27** (1) : 122-126.
- AMIARD-TRIQUET, C. & L. FOULQUIER, 1978. Modalités de la contamination de deux chaînes trophiques dulçaquicoles par le cobalt 60. 1. Contamination directe des organismes par l'eau. *Water, Air and Soil Pollut.*, **9** : 475-489.
- AMIARD-TRIQUET, C. & A. SAAS, 1979. Modalités de la contamination de deux chaînes trophiques dulçaquicoles par le cobalt 60. 2. Contamination simultanée des organismes par l'eau et la nourriture. *Water, Air and Soil Pollut.*, **12** : 141-153.
- ANCELIN, J. & A. VILQUIN, 1968. Nouvelles études de contaminations expérimentales d'espèces marines par le césium 137, le ruthénium 106 et le cérium 144. *Radioprotection*, **3** (3) : 185-213.
- ANTONELLI, A., CASTALDO, M., CIGNA ROSSI, L., LANERI, U. & R. PAGNOTTA, 1972. Determinazione di fattori di concentrazione in componenti abiotici e biologici del fiume Garigliano. In : *La radioécologie appliquée à la protection de l'homme et de son environnement*. Roma, 7-10 sept. 1971; C.C.E., Luxembourg : 1305-1320.
- BENAYOUN, G., FOWLER, S.W. & B. OREGIONI, 1974. Flux of Cadmium through Euphausiids. *Mar. Biol.*, **27** : 205-212.

- BERG, G. G. & E. GINSBERG, 1976. Partition of ruthenium-106 between the freshwater environment and crayfish. *Health Phys.*, **30** (4) : 329-338.
- BERTINE, K. K. & GOLDBERG, E. D., 1972. Trace elements in clams, mussels and shrimp. *Limnol. Oceanogr.*, **17** : 877-884.
- BOROUGHES, H. S., TOWNSLEY, S. J. & W. EGO, 1958. The accumulation of ^{90}Y from equilibrium of $\text{Sr}^{90}\text{-Y}^{90}$ by *Artemia salina* L. *Limnol. Oceanogr.*, **3** (4) : 413-417.
- BOWEN, V. T., LIVINGSTONE, H. D. & J. C. BURKE, 1976. Distributions of transuranium nuclides in sediment and biota of the North Atlantic Ocean. In : *Intern. Symp. on Transuranium Nuclides in the Environment*, San Francisco, 17-21 nov. 1975. I.A.E.A., Vienna : 107-120.
- BRYAN, G. W., 1961. The accumulation of radioactive caesium in crabs. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41** (3) : 551-575.
- BRYAN, G. W., 1963. The accumulation of ^{137}Cs by brackish water Invertebrates and its relation to the regulation of potassium and sodium. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **43** (2) : 541-565.
- BRYAN, G. W. & E. WARD, 1962. Potassium metabolism and the accumulation of ^{137}Cs by decapod Crustacea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **42** : 199-241.
- CHIPMAN, W. A., 1958 a. Accumulation of Radioactive Materials by Fishery Organisms. In : *11th Annual Session, Proc. Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, Miami Beach, Florida : 97-110.
- CHIPMAN, W. A., 1958 b. Biological accumulation of radioactive materials. In : *Proc. First Texas Conf. on the Utilization of Atomic Energy*. Special Publ. Agr. Mech. Coll. Texas, College Station, Texas : 36-41.
- CHIPMAN, W. A., 1960. Biological aspects of disposal of radioactive wastes in marine environments. In : *Disposal of Radioactive Wastes* I.A.E.A., Vienna, **2** : 3-15.
- CHIPMAN, W. A., 1966. Food chains in the sea. In : *Radioactivity and human diet*. Pergamon Press, Oxford : 421-453.
- CROSS, F. A., DEAN, J. M. & C. L. OSTERBERG, 1969. The effect of temperature, sediment, and feeding on the behaviour of four radionuclides in a marine benthic Amphipod. In : *2nd Nat. Symp. on Radioecology*, Ann Arbor, 15-17 May 1967. Nelson D. J. & Evans F. C., eds : 450-461.
- DRACH, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Anns Inst. océanogr., Paris*, **19** : 103-391.
- DRACH, P. & C. TCHERNIGOVITZEFF, 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie Milieu*, **17** (3 A) : 595-610
- DUKE, T., WILLIS, J., PRICE, T. & K. FISCHLER, 1969. Influence of Environmental Factors on the Concentrations of ^{65}Zn by an Experimental Community. In : *2nd Nat. Symp. on Radioecology*, Ann Arbor, 15-17 May 1967. Nelson D.J. & Evans F.C., eds : 355-362.

- EMERY, R. M., KLOPPER, D. C. & W. C. WEIMER, 1974. The ecological behaviour of plutonium and americium in a freshwater ecosystem. I. Limnological characterization and isotopic distribution. *BNWL-1867* :77 p.
- FELDT, W., 1971. Research on the maximum radioactive burden of some german rivers. In : *Environmental Aspects of Nuclear Power Stations*, New York, 10-14 Aug. 1970. I.A.E.A., Vienna : 495-506.
- FERRANTE, J. G., 1975. The utilization of Diatoms as a food source by Calanoid Copepods and the abundance and distribution of zoode-tritus in southeastern Lake Michigan. *A.N.L.-75-60* (Pt. III) : 68-70.
- FOLSOM, T. R., YOUNG, D. R., JOHNSON, J. N. & PILLAI, K. C., 1963. Manganese-54 and zinc-65 in coastal organisms of California. *Nature*, **200** (4904) : 327-329.
- FOWLER, S. W. & G. BENAYOUN, 1974. Experimental studies on cadmium flux through marine biota. In : *Comparative studies of food and environmental contamination*. I.A.E.A., Vienna : 159-178.
- FOWLER, S. W. & J.-C. GUARY, 1977. High absorption efficiency for ingested plutonium in crabs. *Nature*, **266** : 827-828.
- FOWLER, S.W. & M. HEYRAUD, 1974. Accumulation and retention of ²⁴¹Am in marine plankton. *Technical report series n° 163*, I.A.E.A., Vienna : 28-32.
- FOWLER, S. W. & M. HEYRAUD, 1976. Flux of plutonium through marine biota. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Médit.*, **23** (7) : 161-162.
- FOWLER, S. W., HEYRAUD, M. & T. M. BEASLEY, 1975. Experimental studies on plutonium kinetics in marine biota. In : *Impacts of Nuclear Releases into the Aquatic Environment*, Otaniemi, 30 June - 4 Jul. 1975. I.A.E.A., Vienna : 157-177.
- FOWLER, S. W., HEYRAUD, M., SMALL, L. F. & G. BENAYOUN, 1973. Flux of ¹⁴¹Ce through a Euphausiid Crustacean. *Mar. Biol.*, **21** : 317-325.
- FOWLER, S. W. & B. OREGIONI, 1974. Elemental concentration of zoo-plankton and their particulate products. *Technical report series n° 163*, I.A.E.A., Vienna : 55-62.
- FOWLER, S. W., RENFRO, W. C., LA ROSA, J. & M. HEYRAUD, 1974. Effect of different modes of radiotracer labelling on radionuclide flux rate. *Technical report series n° 163*, I.A.E.A., Vienna : 20-28.
- FOWLER, S.W. & L.F. SMALL, 1967. Molting of *Euphausia pacifica* as a possible mechanism for vertical transport of zinc 65 in the sea. *Int. J. Oceanol. Limnol.*, **1** : 237-245.
- FOWLER, S. W., SMALL, L. F. & J. M. DEAN, 1969. Metabolism of zinc-65 in Euphausiids. In : *2nd Nat. Symp. on Radioecology*, Ann Arbor, 15-17 May 1967. Nelson D. J. & Evans F. C., eds : 399-411.
- FOWLER, S. W., SMALL, L. F. & J. M. DEAN, 1970. Distribution of ingested zinc-65 in the tissues of some marine Crustaceans. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **27** (2) : 1051-1058.
- FOWLER, S. W., SMALL, L. F. & J. M. DEAN, 1971 a. Experimental studies on elimination of zinc-65, cesium-137 and cerium-144 by euphausiids. *Mar. Biol.*, **8** (3) : 224-231.

- FOWLER, S. W., SMALL, L. F. & S. KECKES, 1971 b. Effects of temperature and size on molting of euphausiid crustaceans. *Mar. Biol.*, 11 (1) : 45-51.
- FOWLER, S. W., SMALL, L. F. & J. LA ROSA, 1972. The role of euphausiid molts in the transport of radionuclides in the sea. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditer.*, 21 (6) : 291-292.
- FRAIZIER, A. & J.-C. GUARY, 1975. Etude « in situ » de l'accumulation du plutonium chez des espèces marines végétales et animales en fonction de leur position systématique. *Note C.E.A.-N.1818*, 19 p.
- GILAT, E., LAICHTER, Y. & N.H. SHAFRIR, 1975. Behaviour of caesium-137 in the marine environment. In : *Impacts of Nuclear Releases into the Aquatic Environment*, Otaniemi, 30 June - 4 Jul. 1975. I.A.E.A., Vienna : 63-76.
- GROSCH, D.S. & M.E. PLUMB, 1959. A sex difference in radioactivity of *Artemia* cultivated in sea water containing ^{32}P . *Nature*, 183 : 122-123.
- GUARY, J.-C. & S.W. FOWLER, 1977. Biokinetics of neptunium-237 in mussels and shrimp. *Mar. Sci. Communications*, 3 (3) : 211-229.
- GUARY, J.-C., MASSON, M. & A. FRAIZIER, 1976. Etude préliminaire, *in situ*, de la distribution du plutonium dans différents tissus et organes de *Cancer pagurus* (Crustacea : Decapoda) et de *Pleuronectes platessa* (Pisces Pleuronectidae). *Mar. Biol.*, 36 : 13-17.
- GUEGUENIAT, P., 1971. Etude sur la physico-chimie du ruthénium dans l'eau de mer. *Rapport C.E.A.-R.4125*, 45 p.
- GUEGUENIAT, P., BOVARD, P. & J. ANCELLIN, 1969. Influence de la forme physico-chimique du ruthénium sur la contamination des organismes marins. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 268 : 976-979.
- HETHERINGTON, J. A., JEFFERIES, D. F., MITCHELL, N. T., PENTREATH, R. J. & D. S. WOODHEAD, 1976. Environmental and public health consequences of the controlled disposal of transuranic elements to the marine environment. In : *Intern. Symp. on Transuranium Nuclides in the Environment*, San Francisco, 17-21 nov. 1975. I.A.E.A., Vienna : 139-154.
- HIGGO, J. J. W., CHERRY, R. D., HEYRAUD, M. & S. W. FOWLER, 1977. Rapid removal of plutonium from the oceanic surface layer by zooplankton faecal pellets. *Nature*, 266 (5603) : 623-624.
- HIYAMA, Y. & M. SHIMIZU, 1964. On the concentration factors of radioactive Cs, Sr, Cd, Zn and Ce in marine organisms. *Rec. oceanogr. Wks Japan*, 7 (2) : 43-77.
- JINKS, S. M. & M. EISENBUD, 1972. Concentration factors in the aquatic environment. *Radiol. Health Data Rep.*, 13 (5) : 243-247.
- KING, S.F., 1964. Uptake and transfer of cesium-137 by *Chlamydomonas*, *Daphnia* and bluegill fingerlings. *Ecology*, 45 (4) : 852-859.
- KUENZLER, E. J., 1969. Elimination and transport of cobalt by marine zooplankton. In : *2nd Nat. Symp. on Radioecology*, Ann Arbor, 15-17 May 1967. Nelson D. J. & Evans F. C., eds : 483-492.

- LE GALL, P. & J. ANCELLIN, 1971. Facteurs de concentration du césium 137, du cérium 144 et du ruthénium 106 chez diverses espèces de Mollusques et Crustacés marins comestibles. *Note C.E.A.-N.1488*, 17 p.
- LOWMAN, F. G., RICE, T. R. & F. A. RICHARDS, 1971. Accumulation and redistribution of radionuclides by marine organisms. In: *Radioactivity in the Marine Environment*, Washington, National Research Council, National Academy of Sciences, 7 : 161-199.
- MARSHALL, J. S., WALLER, B. J. & E. M. YAGUSHI, 1975. Plutonium in the Laurentian Great Lakes : food-chain relationships. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 19 : 323-329.
- MARTIN, J. H., 1970. The possible transport of trace metals via moulted copepod exoskeletons. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 756-761.
- MARTIN, J. L., 1972. Etude de l'absorption, de la concentration et du métabolisme du strontium 85 chez le crustacé décapode *Carcinus maenas*. *Mar. Biol.*, 12 (2) : 154-158.
- MARTIN, J. L., 1975. Recherches sur le métabolisme des métaux chez les Crustacés Décapodes marins; leurs rapports avec la mue et la reproduction. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Aix-Marseille II, 21 avril 1975. *Rapport CEA-R-4689*, 333 p.
- OPHEL, I. L. & C. D. FRAZER, 1971. The fate of cobalt-60 in a natural freshwater ecosystem. In: *3rd Nat. Symp. on Radioecology*, Oak Ridge, 10-12 May 1971. U.S.A.E.C., ed., 1 : 323-327.
- PATEL, B., 1975. Field and laboratory comparability of radioecological studies. In: *Design of radiotracer experiments in marine biological systems. Technical report series n° 167*, I.A.E.A., Vienna : 211-239.
- PATEL, B., MULAY, C. D. & A. K. GANGULY, 1975. Radioecology of Bombay Harbour - a tidal estuary. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 3 : 13-42.
- PENDLETON, R. C. & W. C. HANSON, 1958. Absorption of cesium-137 by components of an aquatic community. In: *2nd Intern. Conf. Peaceful Uses of Atomic Energy*, Geneva, 1-13 Sept. 1958. United Nations, 18 : 419-422.
- PERES, J. M., 1961. *Océanographie biologique et biologie marine. I. La vie benthique*. P.U.F., Paris, 541 p.
- PILLAI, K. C. & E. MATHEW, 1976. Plutonium in aquatic environment. Its behaviour, distribution and significance. In: *Intern. Symp. on Transuranium Nuclides in the Environment*. San Francisco, 17-21 nov. 1975. I.A.E.A., Vienna : 25-46.
- POLIKARPOV, G. G., 1966. *Radioecology of Aquatic Organisms*. North Holland Publ. Cpy, Amsterdam, 314 p.
- PORA, E. A., OROS, I., RUSDEA, D., WITTENBERGER, C. & F. STOICOVICI, 1962. Ingolarea si eliminarea P³² la citeva organisme din Marea Neagra. *Acad. repub. filiala Cluj. Stud. cercet. biol.*, 12 (2) : 293-326.
- POUVREAU, B. & J.-C. AMIARD, 1974. Etude expérimentale de l'accumulation de l'argent 110 m chez divers organismes marins. *Rapport CEA-R-4571*, 21 p.
- RENFRO, W. C., FOWLER, S. W., HEYRAUD, M. & J. LA ROSA, 1974. Relative importance of food and water pathways in the bio-accumulation of zinc. *Technical report series n° 163*, I.A.E.A., Vienna : 11-20.

- ROBERTSON, D. E., 1971. Influence of the physico-chemical forms of radio-nuclides and stable trace elements in seawater in relation to uptake by the marine biosphere. In : *Marine Radioecology*. Hamburg, 20-24 sept. 1971. O.C.D.E.-E.N.E.A. : 21-76.
- SCHELL, W. R. & R. L. WATTERS, 1975. Plutonium in aqueous systems. *Health Phys.*, **29** (4) : 589-597.
- SMALL, L. F. & S. W. FOWLER, 1973. Turnover and Vertical Transport of Zinc by the Euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* in the Ligurian Sea. *Mar. Biol.*, **18** : 284-290.
- SUYEHIRO, Y., YOSHINO, S., TSUKAMOTO, Y., AKAMATSU, M., TAKAHASHI, K. & T. MORI, 1956. Transmission and Metabolism of strontium-90 in aquatic animals. In : *Research in the effects and influences of the nuclear bomb test explosions*. Jap. Soc. Promotion Sci., Ueno, Tokyo, **2** : 1135-1142.
- TEMPLETON, W. L., 1962. The transfer of radionuclides from the environment through aquatic food products to man. In : *Proc. Seminar on Agricultural and Public Health Aspects of Radioactive Contamination in Normal and Emergency Situations*. Scheveningen, 11-15 Dec. 1961. F.A.O., Rome : 49-72.
- THOMPSON, M. A., 1975. Plutonium in the aquatic environment around the Rocky Flats facility. In : *Impacts of Nuclear Releases into the Aquatic Environment*, Otaniemi, 30 Jun-4 Jul. 1975. I.A.E.A., Vienna : 213-226.
- TIMOFEYeva-RESOVSKAYA, Y. A., 1963. Distribution of radioisotopes in the main components of freshwater-bodies. *Trudy. Inst. Biol., Akad. Nauk S.S.S.R., Ural'skiy filial*, **30** : 1-78. (J.P.R.S. 21, 816).
- VANDERPLOEG, H. A., PARZYCK, D. C., WILCOX, W. H., KERCHER, J. R. & S. V. KAYE, 1975. Bioaccumulation factors for radionuclides in freshwater biota. *O.R.N.L.-5002*, 235 p.
- VAN WEERS, A. W., 1975. Uptake of cobalt-60 from sea water and from labelled food by the common shrimp *Crangon crangon* (L.). In : *Impacts of Nuclear Releases into the Aquatic Environment*, Otaniemi, 30 Jun-4 Jul. 1975. I.A.E.A., Vienna : 349-361.
- WARD, E. E., 1966. Uptake of plutonium by the lobster, *Homarus vulgaris*. *Nature*, **209** : 625-626.
- WISER, C. W. & D. J. NELSON, 1964. Uptake and elimination of cobalt-60 by crayfish. *Amer. Midl. Nat.*, **72** (1) : 181-202.
- ZESENKO, A. Ya., 1965. The distribution of radionuclides within marine animals. In : *Voprosy Gidrobiologiya*, All-Union Hydrobiological Society., Moscow, Nauka, 174-175.

MYSTACOCARIDES DU BRÉSIL
DESCRIPTION DE DEUX ESPÈCES NOUVELLES
DU GENRE
***CTENOICHEILOCARIS* RENAUD-MORNANT,**
1976 (CRUSTACEA)

par J. RENAUD-MORNANT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire des Vers,
associé au C.N.R.S. n° 114,
43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05

ABSTRACT

Two new species of the genus *Ctenocheilocaris* Renaud-Mornant, 1976, are described from Brasil. The large sized *Ct. armata* n. sp. lives in a coarse sublittoral sediment, whereas the small sized *Ct. minor* n. sp. was collected from fine intertidal sand. Relationships with the palearctic genus *Derocheilocaris* are discussed, and distinctive specific features are used in a key.

INTRODUCTION

Des recherches récentes sur la méiofaune du littoral brésilien ont permis une meilleure connaissance des Crustacés interstitiels, notamment les Copépodes Harpacticoïdes (NOODT, 1972, 1973), les Isopodes Microcerberinae (FIGUEIREDO ALBUQUERQUE, 1978) et les Mystacocarides (RENAUD-MORNANT, 1976, RENAUD-MORNANT et DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1976).

Dans la sous-classe des Mystacocarides demeurée monogénérique depuis sa création (PENNAK et ZINN, 1943), la découverte du

genre néotropical *Ctenocheilocaris* Renaud-Mornant, 1976, était intéressante tant au point de vue systématique que biogéographique. La récolte de deux espèces nouvelles vivant dans des biotopes différents tant par leurs caractéristiques granulométriques que bathymétriques, est d'un intérêt écologique certain. La signification bioécologique de ces espèces est de valeur comparable à celle mise en évidence à l'intérieur du genre paléarctique *Derocheilocaris* par HESSLER (1969) en Amérique du Nord.

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont au Professeur Pacheco LEÃO, et à l'Académie des Sciences du Brésil qui ont permis mon séjour au Brésil, ainsi qu'aux Professeurs MELLE-LETÃO et LUNETTA. L'organisation de la mission a été facilitée par le dévouement du Dr Isabel GURGEL et de tous mes collègues de l'Université Fédérale de Rio de Janeiro et de l'Université Santa Ursula que je remercie bien sincèrement. Claude JOURIN a découvert la première localité à Mystacocarides et m'a confié son matériel, je lui en exprime ma reconnaissance, ainsi qu'à M. TOFFART de l'E.P.H.E. Biologie Marine et Malacologie, Muséum de Paris, qui a effectué l'analyse granulométrique des sédiments.

DESCRIPTION SYSTÉMATIQUE

Genre *Ctenocheilocaris* Renaud-Mornant, 1976

Diagnose. Mystacocarides Derocheilocarididae avec partie antennulaire du céphalon découpée par une échancrure frontale d'une taille égale ou supérieure aux lobes antérieurs qu'elle délimite. Maxillipède réduit au seul protopodite; endopodite et exopodite absents.

Jusqu'à maintenant, ce genre n'inclut que des espèces d'Amérique du Sud. *Ctenocheilocaris galvarini* (Dahl, 1953) du Chili fut le premier Mystacocaride découvert dans le benthos du plateau continental, et rattaché provisoirement par DAHL au genre *Derocheilocaris*, bien que cet auteur eut noté déjà que les caractéristiques du maxillipède pouvaient être élevées au rang de critère générique.

Deux autres espèces furent récemment trouvées dans le benthos au large de Rio de Janeiro; il s'agit de l'espèce type *Ctenocheilocaris claudiae* Renaud-Mornant, 1976 et de *Ctenocheilocaris armata* n.sp., espèce de grande taille qui sera décrite ici.

Enfin dans l'intertidal de Cabo Frio (Brésil), j'ai pu récolter une autre espèce de *Ctenocheilocaris*, de petite taille et de forme plus allongée : *Ctenocheilocaris minor* n.sp.

Ctenocheilocaris armata n.sp.

(Fig. 1 à 13)

Diagnose. *Ctenocheilocaris* de grande taille (850 μ m), avec partie antennulaire du céphalon portant une échancrure rectangulaire, profonde, et deux fois plus large que les lobes frontaux. Deux épines recourbées à la base de cette partie du céphalon. Thoracopodes 2 et 3 avec trois soies. Pinces telsoniques ne possédant pas de protubérance supplémentaire.

Matériel. Holotype : un mâle adulte, déposé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, sous le n° AH 20; un juvénile.

Localité : sable grossier, 22 m de profondeur, au large d'Ipanema. 43°17.3 W. 23° 03 S, Baie de Rio de Janeiro.

Description de l'holotype

Mâle adulte mesurant 850 μ m de long sur 130 μ m de large (à la hauteur du 2° thoracopode). Echancrure frontale rectangulaire en forme d'U (35 \times 29 μ m). Lobes antérieurs allongés en forme de pince à bord rectiligne (largeur 13 μ m), portant une épine et deux soies sensorielles (Fig. 1). Lobes latéraux peu développés, arrondis portant antérieurement une soie sensorielle, un orifice glandulaire et un peigne ventral. Dorsalement et latéralement deux soies sensorielles et à la base deux paires d'épines recourbées de taille inégale. Au-dessous de l'échancrure frontale deux formations semblables à « l'organe de Bellonci » décrits chez *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis, 1951, par RENAUD-MORNANT *et al.*, 1977.

Organe prémandibulaire (CALS *et al.*, 1968) arrondi avec une soie et un orifice glandulaire (Fig. 5).

Fentes métamériques maxillaires en forme d'étoile, branche médiane plus allongée. Dents acérées dans la partie centrale de la fente (Fig. 5).

Fente maxillipediale plus réduite, dents bien individualisées dans la partie centrale (Fig. 5).

Fentes thoraco-abdominales, rectilignes, sauf celle correspondant au thoracopode 1 qui est incurvée au-dessus de l'orifice glandulaire.

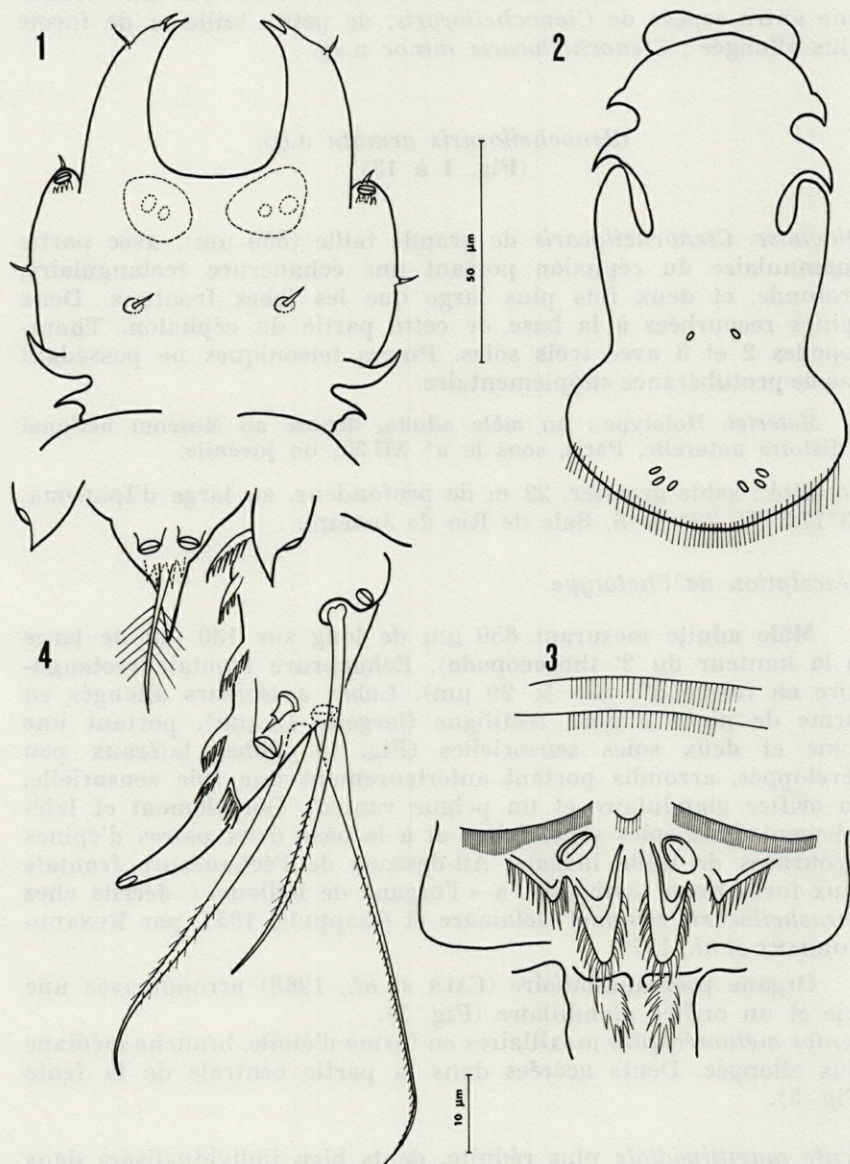


FIG. 1-4. — *Ctenocheilocaris armata* n.sp. 1 : partie antennulaire du céphalon, vue dorsale; 2 : labre; 3 : vue ventrale des peignes telsoniques; 4 : pince telsonique et épines supra-anales vue dorsale.

Dents présentes et moins prononcées vers les derniers métamères (Fig. 6).

Labre élargi distalement aux 2/3 de sa longueur; au-dessus de son articulation deux paires d'épines recourbées, la 2^e paire nettement plus grande. Une paire de sensilles médiane, et trois paires distales s'ouvrant ventralement (Fig. 2).

Antennule plus longue que le céphalon d'un tiers (335 μ m). Formule sétale (1 + 2 épines, 4, 9, 5, 7, 4, 6, 4 + 1 aesthète), excroissance tubulaire dorsale sur les articles 5, 6, 7, 8 (Fig. 8).

Antenne : protopodite (1 + 1 épine), endopodite (2, 0, 1, 2, 1), exopodite (1, 10, 1, 1, 2, 1, 3) (Fig. 9).

Mandibule : protopodite (2), endopodite (1, 2, 3), exopodite (0, 0, 1, 1, 1, 1, 3), gnathobase 4 épines et 8 dentations (Fig. 10).

Maxillule : protopodite à 4 endites (5, 3, 2, 3), endopodite (2, 2, 2, 7) (Fig. 11).

Maxille : protopodite portant sur le bord externe une excroissance, un gros crochet, 6 endites (12, 3, 3, 3, 3, 3), autres articles (2, 2, 2, 5) (Fig. 12).

Maxillipède : protopodite indistinctement séparé en deux parties (7, 10) (Fig. 13).

Thoracopodes : P1 (1 courte, 10 μ m, 1 longue, 47 μ m) P2 (2 courtes, 12,20 μ m, 1 longue, 42 μ m), P3 (1 courte, 16 μ m, 2 longues, 30 et 32 μ m) avec pore génital, P4 (1 courte, 10 μ m, deux longues 27 et 42 μ m, et deux recourbées, 12, 18 μ m), ces dernières caractéristiques du mâle (Fig. 7).

Telson : épines supra-anales dorsales présentes. Sur la médiane, dorsalement, une soie de 30 μ m flanquée d'une paire d'orifices glandulaires faisant saillie, et ventralement 4 épines secondaires. Pinces telsoniques (100 μ m) portant cinq écailles pectinées sur le bord interne et une écaille entourant la pointe distale. Grandes soies, dorsale (108 μ m), latérale (85 μ m) et ventrale (102 μ m), flanquées de pores glandulaires, la soie médiane accompagnée d'une soie sensorielle (Fig. 4).

L'ensemble des peignes telsoniques ventraux comprend deux peignes supérieurs rectilignes au-dessus des orifices glandulaires, deux écailles pectinées latérales, deux médianes oblongues, et écailles postérieures avec 18 à 20 spinules (Fig. 3).

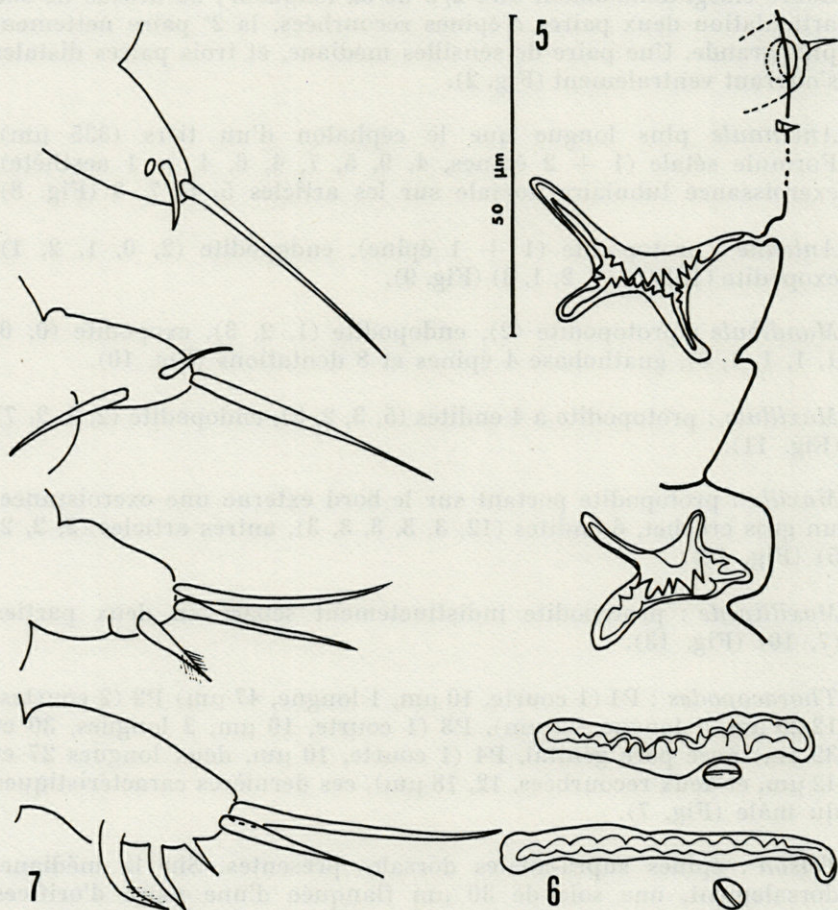


FIG. 5-7. — *Ctenocheilocaris armata* n.sp. 5 : organe prémandibulaire, fentes maxillaire et maxillipodiaire; 6 : fentes des métamères thoraco-abdominaux 1 et 2; 7 : thoracopodes du mâle.

DISCUSSION

Cette espèce peut être aisément rattachée au genre *Ctenocheilocaris* par l'échancrure très large de la partie antennulaire du céphalon et le maxillipède réduit au seul protopodite.

Elle se distingue facilement de *Ct. galvarini* et *Ct. claudiae* par sa taille beaucoup plus grande (840 μm au lieu de 500-550 μm). La forme de l'échancrure frontale se rapproche de celle observée chez *Ct. galvarini* (DAHL, 1953; NOODT, 1961) mais les lobes qui l'encadrent sont relativement beaucoup plus étroits et allongés chez *Ct. armata*. A la base de la partie antennulaire du céphalon on trouve deux grosses épines qui n'existent pas chez *galvarini* et dont une est remplacée par un fort mamelon chez *Ct. claudiae*. Les grosses épines en crochet à la base de l'articulation du labre sont différentes chez *Ct. claudiae* et absentes chez *Ct. galvarini*; celle présente sur le protopodite de la maxille de *Ct. armata* n'existe chez aucune des autres espèces.

La chétotaxie des pièces buccales est très homogène entre les espèces de *Ctenocheilocaris*, avec cependant l'exception de *Ct. galvarini* qui possède un nombre réduit de soies sur les segments distaux des exopodites de l'antenne et de la mandibule. En ce qui concerne les soies du protopodite de la maxille, les difficultés d'interprétation sont si grandes qu'il faudra attendre des récoltes plus abondantes pour attribuer une valeur sûre à ces critères chétotaxiques.

Enfin, *Ct. armata* se distingue de *Ct. claudiae* par l'absence d'une soie sur les trois premiers thoracopodes, et par celle d'un mamelon porteur d'une épine sur les pinces telsoniques. Il en est de même pour les peignes telsoniques ventraux, dont les écailles pectinées sont de forme beaucoup plus allongées chez *Ct. armata*.

Ctenocheilocaris minor n.sp.
(Fig. 14 à 17)

Diagnose. *Ctenocheilocaris* de petite taille avec partie antennulaire du céphalon découpée en deux lobes antérieurs massifs de largeur égale à l'échancrure médiane qui est peu profonde; mamelon arrondi et épine recourbée présents à la base de cette partie du céphalon. Thoracopodes 2 et 3 avec trois soies. Forte épine dorsale supplémentaire présente sur les pinces telsoniques.

Matériel. Holotype : femelle adulte, déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, sous le n° AH 435. Paratypes : un mâle adulte AH 436 et une femelle adulte AH 437.

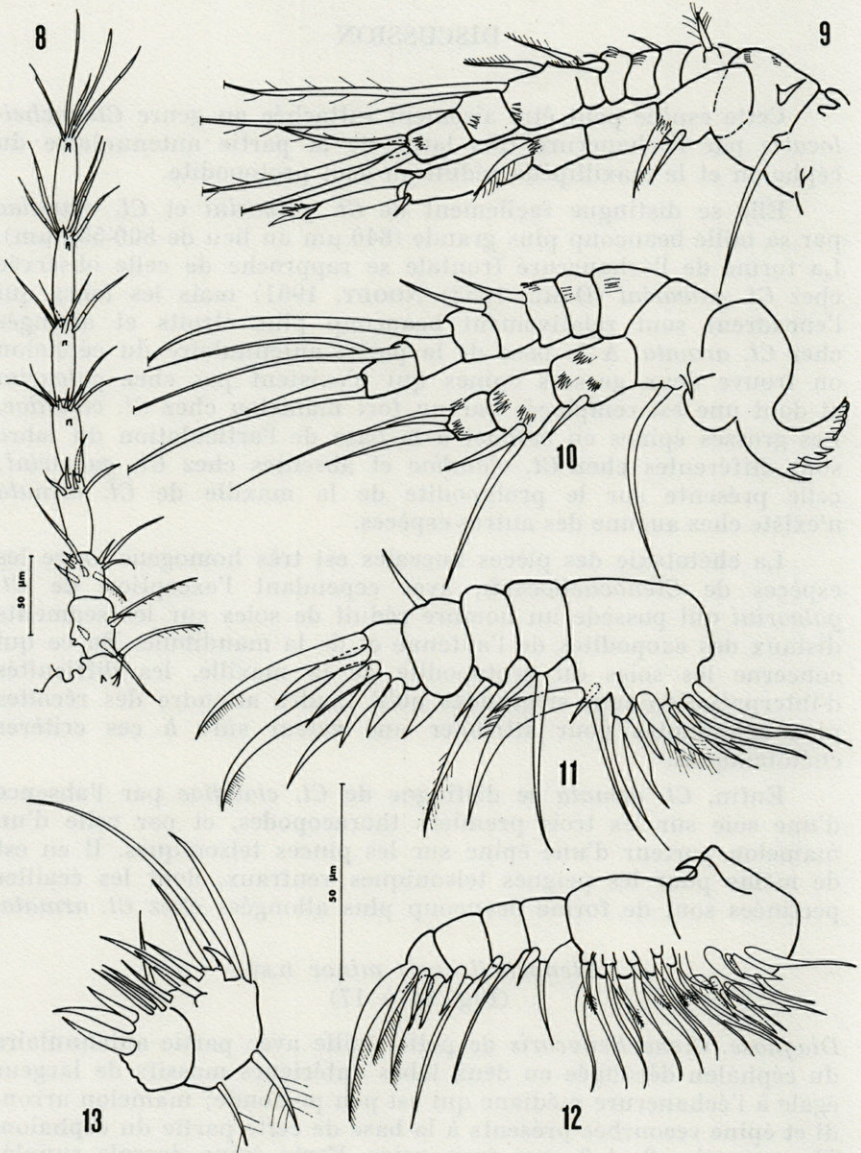


FIG. 8-13. — *Ctenocheilocaris armata* n.sp. 8 : antennule; 9 : antenne; 10 : mandibule et gnathobase; 11 : maxillule; 12 : maxille; 13 : maxillipède.

Localité : Cabo Frio, Brésil, Praia Grande. BMME à 50 cm dans un sable fin et tassé. Long. 42°05.3 W - Lat. 22°58.3 S.

Description de l'holotype.

La femelle mesure 450 μm de long sur 50 μm de large (à la hauteur du 2^e thoracopode). Corps plus mince que chez les autres espèces du genre. Lobes frontaux massifs et courts portant une épine médiane et deux soies sensorielles : une antérieure et une latérale. Lobes latéraux portant antérieurement quatre épines et une soie, ventralement un tubercule pectiné. Soies latérales et dorsales présentes. Base de la partie antennulaire du céphalon avec une protubérance latérale surmontant une épine recourbée vers l'avant (Fig. 14).

Organes présumés « de Bellonci » présents à la base de l'échancrure médiane.

Organes prémandibulaires (6 μm) en forme de cupule pédonculée avec orifice glandulaire central, bordé par deux épines et une soie (Fig. 17).

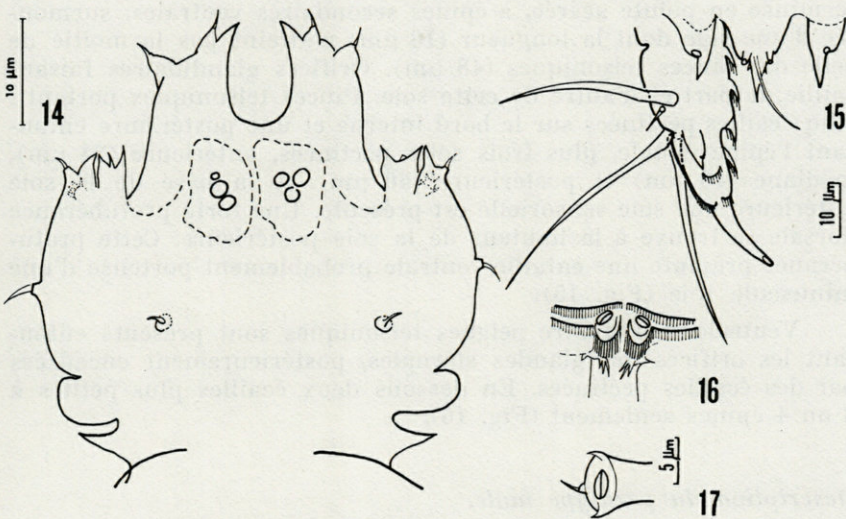


FIG. 14-17. — *Ctenocheilocaris minor* n.sp. 14 : partie antennulaire du céphalon; 15 : épines supra-anales et pince telsonique, vue dorsale; 16 : vue ventrale des peignes telsoniques; 17 : organe prémandibulaire.

Fentes maxillaires et maxillipodiales en forme d'étoile. Dents de la partie centrale plus acérées. Branches antéro-médianes des fentes maxillaires plus allongées. Fentes thoraco-abdominales rectilignes, sauf sur le premier métamère où elles sont sinueuses — dents peu individualisées sur le bord antérieur, bord postérieur rectiligne ou faiblement festonné.

Deux orifices glandulaires au-dessous de chaque fente.

Labre assez court (65 μm), avec deux paires d'épines sub-égales à l'articulation, partie distale élargie (32 μm) portant trois paires de sensilles ventrales et une frange pectinée.

Sétation des appendices buccaux et maxillopodiaux semblable à celle de *Ct. armata* mais antennules relativement plus courtes (135 μm). Mamelon et crochet absents sur le bord externe du propodite de la maxille.

Thoracopodes 1 et 2 de taille plus petite que 3 et 4. Sétation : P 1 : une soie longue (25 μm), une courte (6 μm); P 2 : une longue (25 μm) deux courtes (8 et 10 μm); P 3 : deux longues (30 et 22 μm) et une courte (15 μm) plus un pore génital; P 4 : une longue (22 μm) et deux courtes (10 et 9 μm).

Telson : dorsalement, épines supra-anales présentes, la médiane terminée en pointe acérée, à épines secondaires ventrales, surmontée d'une soie dont la longueur (18 μm) n'atteint pas la moitié de celle des pinces telsoniques (48 μm). Orifices glandulaires faisant saillie de part et d'autre de cette soie. Pinces telsoniques portant : cinq écailles pectinées sur le bord interne et une postérieure entourant l'épine distale, plus trois soies pectinées, antérieure (34 μm), médiane (40 μm) et postérieure (40 μm). A la base de la soie antérieure une soie sensorielle est présente. Une forte protubérance dorsale se trouve à la hauteur de la soie postérieure. Cette protubérance présente une entaille ventrale probablement porteuse d'une minuscule soie (Fig. 15).

Ventralement quatre peignes telsoniques sont présents entourant les orifices des glandes sternales, postérieurement encadrées par des écailles pectinées. En dessous deux écailles plus petites à 3 ou 4 épines seulement (Fig. 16).

Description du paratype mâle.

Le mâle est légèrement plus grand que la femelle (465 μm), mais le corps est de même largeur (50 μm). Sétation des pièces buccales et fentes métamériques sans différences notables. Thora-

copodes 1 avec deux soies, les autres portant trois soies, sauf P 4 qui en possède cinq (variant sexuel). Les dimensions des soies sont les suivantes en μm : P 1 (8,25), P 2 (7, 11, 27), P 3 (11, 20, 22) et pore génital, P 4 (6, 10, 10, 12, 22).

DISCUSSION ET OBSERVATIONS ÉCOLOGIQUES

Ctenocheilocaris minor n.sp. se distingue de toutes les autres espèces du genre par sa taille réduite et la forme de la partie antennulaire du céphalon. Elle diffère de *Ct. galvarini* par la sétation plus importante de l'antennule et des articles distaux des exopodites de l'antenne et de la mandibule.

Elle ne peut être confondue avec *Ct. armata* car elle ne possède pas la paire d'épines recourbées à la base de la partie antennulaire du céphalon et l'épine en crochet à la base externe du propodite de la maxille caractéristiques de *Ct. armata*. Enfin les peignes telsoniques sternaux sont différents, et la protubérance telsonique dorsale supplémentaire présente chez *Ct. minor* n'existe pas chez *Ct. armata*.

Certains caractères, en revanche, rapprochent *Ct. minor* de *Ct. claudiae*. Sont de morphologie équivalente chez les deux espèces : les lobes latéraux et la protubérance basale de la partie antennulaire du céphalon, l'organe prémandibulaire (CALS *et al.*, 1968) ici de forme très originale, les écailles telsoniques notamment celles soulignant les orifices des glandes sternales, et enfin la protubérance dorsale sur les pinces telsoniques proche de la soie médiane. Mais *Ct. minor* se différencie nettement de *Ct. claudiae* par l'absence d'une longue soie supplémentaire sur P 1, P 2 et P 3, et la forme très originale des lobes frontaux de la partie antérieure du céphalon.

Bien que le genre *Ctenocheilocaris* soit de découverte récente et que les récoltes n'aient livré que très peu d'individus, trois groupes morphologiques peuvent déjà se distinguer à l'intérieur du genre, grâce aux différences portant sur les caractères de la partie antennulaire du céphalon. Ce critère avait déjà été largement utilisé chez *Derocheilocaris* mais les différences étaient extrêmement ténues (HESSLER, 1972). Dans le genre néotropical les variations spécifiques sont très importantes. Elles permettent de rapprocher les espèces *galvarini* et *armata* qui ont des échancrures frontales en U et d'isoler, d'une part *claudiae* à échancrure ovoïde, et d'autre part *minor* dont l'échancrure étroite, les lobes plus larges et les tubercules pectinés rappelleraient plutôt ceux de *D. ingens*.

Il est intéressant de constater aussi que chez les espèces *armata* et *minor* très différentes par la taille, il existe un conservatisme plésiomorphe remarquable concernant surtout la chéto-taxie des appendices. Il est tout-à-fait comparable à ce qui se passe chez *Derocheilocaris* pour lequel HESSLER (1969) notait, qu'entre l'espèce de grande taille *ingens* et les autres espèces les différences de sétation sont minimales.

Il semble qu'à l'intérieur du genre néotropical des phénomènes de spéciation plus brutaux soient apparus. C'est ainsi que la présence d'une soie supplémentaire sur les thoracopodes de *Ct. claudiae* est un trait tout à fait original et d'une grande portée.

A la lumière de l'étude de ces deux nouvelles espèces, il est donc possible de confirmer les observations de RENAUD-MORNANT et DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1976), tendant à montrer qu'un conservatisme moins poussé peut exister chez certains Mystacocarides, notamment chez les individus néotropicaux.

Les critères de taille qui sont d'une importance équivalente chez *Derocheilocaris* et *Ctenocheilocaris* au plan systématique, le sont également au plan écologique. Les mêmes phénomènes se retrouvent dans la répartition des espèces dans des biotopes bien définis. Chez les deux genres, à côté des espèces de taille normale (500 μm) vivant dans des sables fins, il existe une espèce de très grande taille colonisant des sables grossiers; avec toutefois une situation plus compliquée dans le domaine néotropical étudié, où une espèce de taille moyenne *Ct. claudiae* semble cohabiter avec une espèce de grande taille, et ceci dans l'infra-littoral.

Les figures 18 et 19 rassemblent les caractéristiques granulométriques des sables hébergeant les espèces brésiliennes. Aux deux stations il s'agit de sables bien classés, à faible proportion de calcaire. La station d'Ipanema où vit l'espèce de grande taille *Ct. armata* se compose d'un sable beaucoup plus grossier que la station de Cabo Frio où vit l'espèce petite à corps allongé *Ct. minor*. Ces observations sont à rapprocher de celles de HESSLER (1969) étudiant *D. ingens*, espèce de grande taille de l'Amérique du Nord qui vit dans un sable beaucoup plus grossier que l'espèce-type *D. typica*.

Dans le domaine paléarctique européen les recherches écologiques sur les conditions de colonisation des sables par les Mystacocarides avaient montré que ceux-ci sont très exigeants vis-à-vis de la granulométrie (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960), des facteurs physico-chimiques régnant sur la plage (JANSSON, 1966) et particulièrement de la teneur en oxygène du milieu (LASSERRE et RENAUD-MORNANT, 1971).

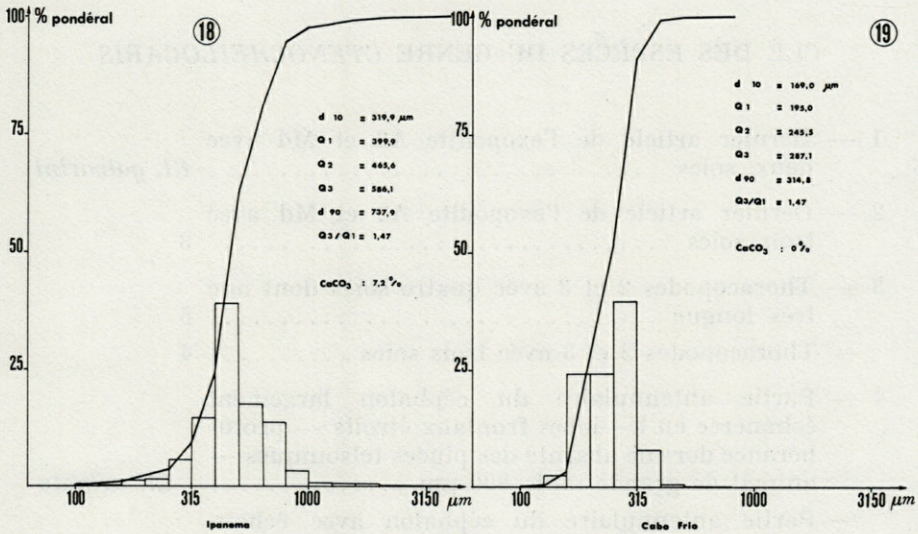


FIG. 18. — Analyse granulométrique du sable d'Ipanema. Sable grossier de l'infralittoral colonisé par *Ct. armata* et *Ct. claudiae*.

FIG. 19. — Analyse granulométrique du sable de Cabo Frio. Sable fin et tassé de l'intertidal (BMME) habitat de *Ct. minor*.

Au plan écophysologique, ces exigences expliquaient en fait que les Mystacocarides paléarctiques ne se trouvent que dans une frange étroite du littoral.

La situation est différente en Amérique du Sud. Là se trouvent trois espèces capables de coloniser les fonds infra-littoraux (*Ct. galvarini* (Dahl), *Ct. armata* et *Ct. claudiae*), et dans une des stations deux espèces de taille nettement différente peuvent cohabiter. Les exigences de *Ctenocheilocaris* vis-à-vis des caractéristiques granulométriques seraient donc moins tranchées. Cependant la cohabitation de *Ct. armata* et *Ct. claudiae* n'est peut-être qu'apparente. En effet les récoltes de sédiment infralittoral ont été effectuées à la drague. Or, cet engin bouleverse la structure du sédiment et de ce fait il n'est pas certain que les deux espèces cohabitent dans les mêmes strates de sable. Des prélèvements en plongée et par carottage sont à souhaiter pour préciser les habitats respectifs des espèces.

D'autre part, la présence de *Ct. minor* dans un sable fin, légèrement tassé de la zone de déferlement, semble valider pour *Ctenocheilocaris* les observations effectuées sur *Derocheilocaris*.

CLÉ DES ESPÈCES DU GENRE *CTENOICHEILOCARIS*

- 1 — Dernier article de l'exopodite A2 et Md avec deux soies *Ct. galvarini*
- 2 — Dernier article de l'exopodite A2 et Md avec trois soies 3
- 3 — Thoracopodes 2 et 3 avec quatre soies dont une très longue 5
— Thoracopodes 2 et 3 avec trois soies 4
- 4 — Partie antennulaire du céphalon largement échancrée en U—lobes frontaux étroits — protubérance dorsale absente des pinces telsoniques — animal de grande taille 800 μm *Ct. armata*
— Partie antennulaire du céphalon avec échancrure d'une surface subégale aux lobes frontaux — protubérance dorsale présente sur les pinces telsoniques — animal de petite taille et très allongé 450 μm *Ct. minor*
- 5 — Partie antennulaire du céphalon avec échancrure oblongue — lobes frontaux hauts et étroits — protubérance dorsale présente sur les pinces telsoniques *Ct. claudiae*

RÉSUMÉ

Description de deux espèces nouvelles de Mystacocarides du Brésil, appartenant au genre *Ctenocheilocaris* Renaud-Mornant, 1976. L'espèce de grande taille, *Ct. armata* n.sp. colonise les sables grossiers de l'infralittoral, alors que *Ct. minor* n.sp. de taille réduite vit dans les interstices d'un sable fin intertidal. Les affinités de ce genre néotropical avec le genre paléarctique *Derocheilocaris* sont discutées et les principaux caractères spécifiques sont exposés dans une clé.

BIBLIOGRAPHIE

- CALS, P., C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE & J. RENAUD-MORNANT, 1968. Nature et adaptations à un mode de vie en milieu interstitiel des structures cuticulaires céphaliques chez *Derocheilocaris remanei* Delamare Deboutteville et Chappuis (Crustacea-Mystacocarida). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **266** : 126-129.
- DAHL, E., 1953. Mystacocarida. *Lunds Univ. Arsskrift, Avd. 2*, **48** (6) : 1-40.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris : 740 p.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. & P. A. CHAPPUIS, 1951. Présence de l'ordre des Mystacocarides Pennak et Zinn dans le sable des plages du Roussillon : *Derocheilocaris remanei* n. sp. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **233** : 437-439.
- FIGUEIREDO ALBUQUERQUE, E., 1978. Quatre espèces novas para o Brasil de *Microcerberus* Karaman, 1933 (Isopoda, Microcerberinae). *Rev. Bras., Biol.*, **38** (1) : 201-217.
- DAHL, E., 1952. A new species of the Mystacocarida (Crustacea). *Nature, Lond.*, **170** : 75-76.
- HESSLER, R., 1969. A new species of Mystacocarida from Maine. *Vie Milieu*, **20** (1 A) : 105-116.
- HESSLER, R. R., 1972. New species of Mystacocarida from Africa. *Crustaceana*, **22** (3) : 259-273.
- JANSSON, B. O., 1966. On the Ecology of *Derocheilocaris remanei* Delamare Deboutteville and Chappuis (Crustacea, Mystacocarida). *Vie Milieu*, **17** (1 A) : 143-186.
- LASSERRE P. & J. RENAUD-MORNANT, 1971. Interprétation écophysio-logique des effets de température et de salinité sur l'intensité respiratoire de *Derocheilocaris remanei biscayensis* Delamare, 1953 (Crustacea, Mystacocarida). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris*, **272** : 1159-62.
- NOODT, W., 1961. Estudios sobre crustaceos chilenos en aguas subter-raneas. IV. Nuevo hallazgo de *Derocheilocaris galvarini* Dahl en Chile Central. *Invest. Zool. Chil.*, **7** : 97-99.
- NOODT, W., 1972. Brasilianische Grundwasser-Crustacea, 1. Studien an den Gattungen *Parastenocaris* Kessler und *Forficatocaris* Jakobi aus der Serra do Mar von Sao Paulo (Copepoda Harpacticoidea). *Crustaceana*, **23** (1) : 76-99.
- NOODT, W., 1973. Artenreichtum und Monardsches Prinzip bei Crustacea des Limnopsammons der Neotropis. *Amazoniana*, **4** (3) : 255-261.
- PENNAK, R. W. & D. J. ZINN, 1943. Mystacocarida, a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut. *Smithson. Misc. Collect.*, **103** (9) : 1-11.

- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, Ile de Bimini, Bahamas). *Vie Milieu Supp.* n° 15 : 1-157.
- RENAUD-MORNANT, J., 1976. Un nouveau genre de Crustacé Mystacocaride de la zone néotropicale : *Ctenocheilocaris claudiae* n. g., n.s.p. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris*, 282 : 863-866.
- RENAUD-MORNANT, J. & C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1976. L'originalité de la sous-classe des Mystacocarides (Crustacea) et le problème de leur répartition. *Ann. Spéol.*, 31 : 75-83.
- RENAUD-MORNANT, J., J. POCHON-MASSON & J. CHAIGNEAU, 1977. Mise en évidence et Ultrastructure d'un organe de Bellonci chez un Crustacé Mystacocaride. *Annls. Sci. nat., Ser. Zool.*, 19 (4) : 459-478.

Reçu le 19 octobre 1978.

**DONNÉES EXPÉRIMENTALES SUR L'INFLUENCE
DU FACTEUR HUMECTATION
EN ÉCOLOGIE LITTORALE :
ÉTUDE D'UN EXEMPLE
PRIS AUX ÎLES KERGUELEN**

par R. DELÉPINE, D. IMBAULT et A. PADOVANI

*Equipe Biogéographie et Ecologie Benthiques, Groupe Biologie Végétale
Marine, Université Pierre et Marie Curie, 7, quai Saint-Bernard,
75230 Paris Cedex 05*

ABSTRACT

Eighty two young individuals (a few centimeters long) of *Durvillea antarctica* (Chamb.) Hariot (Phaeophyceae) have been measured during 3 years, from February 1971 to January 1974 : they constitute 3 populations which are situated at different levels.

Biological characteristics of these populations are distinct. They are explained by differences in the period of moistening for each one.

Au titre du programme algologique poursuivi dans le Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises (T.A.A.F.) depuis plus d'une décennie, une grande importance est donnée à l'étude des corrélations entre, d'une part, l'étagement et le développement de la végétation et, d'autre part, les différents facteurs de l'environnement. Dans cette optique, des mesures de croissance sur *Durvillea antarctica* (Cham.) Hariot, ont été réalisées aux îles Kerguelen et mises en corrélation avec divers facteurs écologiques.

L'objet du présent travail est de montrer, sur un exemple précis, l'importance fondamentale du facteur humectation qui peut être désormais mesuré sur le terrain (IMBAULT et DELÉPINE).

Ces recherches sont présentées à l'occasion du jubilé du Professeur P. DRACH qui a toujours porté de l'intérêt à l'algologie et à la biologie australe. De la part de l'un d'entre nous (R.D.), ce travail est un témoignage de reconnaissance envers le Professeur DRACH qui l'a souvent conseillé et orienté avec sympathie.

EXPÉRIMENTATION

1. BUT ET PRINCIPE.

On sait que *Durvillea antarctica*, seule espèce du genre présente aux îles Kerguelen (DELÉPINE 1964), est placée selon les auteurs dans l'ordre des Fucales *s.l.* ou dans celui des Durvilleales (NIZAMUDDIN, 1968). La croissance est localisée dans la région terminale des lanières sans qu'il existe une cellule apicale individualisée.

L'évolution de 82 thalles, répartis en trois populations, est suivie pour étudier l'effet du facteur humectation sur ces individus. Les populations ne sont pas situées au même niveau altitudinal mais toutes les autres conditions écologiques ont été choisies aussi semblables que possible. Notons toutefois que l'agitation de l'eau, correspondant au « mode », est appréciée subjectivement; des différences non mesurables risquent donc d'exister entre les stations.

En analysant la dynamique des populations de *Durvillea* nous avons deux préoccupations : d'une part dégager l'influence des principaux facteurs de la croissance en analysant les similitudes entre les trois lots et, d'autre part, cerner le rôle de l'humectation, en étudiant les différences dans l'évolution de ces lots. Seul ce dernier aspect est présenté dans ce travail.

2. CARACTÉRISTIQUES DES STATIONS OBSERVÉES.

Les stations sont situées aux îles Kerguelen près de la base de Port-aux-Français, à la Pointe de la Baignade. Elles présentent les caractéristiques suivantes :

Station 1.

Située au haut niveau de la ceinture des *Durvillea*, elle présente un mode battu. Sa surface est presque toujours recouverte à marée basse par des thalles plus développés. Les 31 thalles (N° 300 à 330) de cette population ont été mesurés pour la première fois le 14-02-71.

Station 2A.

Située vers le milieu de la ceinture des *Durvillea*, elle présente aussi un mode battu. Sa surface est presque toujours recouverte par des individus plus développés, mais en couche discontinue. Les 33 thalles (N° 230 à 262) ont été mesurés pour la première fois le 26-03-71.

Station 2B.

Elle est située dans la moitié inférieure de la ceinture de *Durvillea* et présente encore un mode battu. Ici, la surface est peu recouverte par les thalles les plus anciens et rarement par les vieilles frondes éparses. Les 18 thalles (N° 265 à 282) ont été mesurés pour la première fois le 05-10-71.

Les cotes de ces stations, par rapport au zéro I.G.N. (nivellement de l'Institut Géographique National) sont + 0,01 m pour le centre de la station 1 et - 0,34 m pour le centre de la station 2A. On peut considérer, qu'en moyenne, les thalles de la station 2B sont situés entre 5 et 10 centimètres au-dessous de ceux de la station 2A. Certains individus, très développés, ont été éliminés lors des premières mesures de manière à permettre une meilleure croissance des jeunes thalles. Il est donc certain que les populations étudiées ne sont pas strictement naturelles. Nous n'avons pas comparé ces populations à d'autres, d'âge homogène, qui auraient pu être obtenues, par exemple, sur des zones complètement dégagées par grattage.

3. PARAMÈTRES ANALYSÉS.

Parmi les paramètres mesurés, seule la longueur des thalles (LT), qui rend bien compte de la croissance des populations, est analysée dans ce travail.

A côté des populations d'origine 1, 2A, 2B, nous avons distingué d'une part, celle codée 1X et, d'autre part des sous-populations indicées c ou p :

— La population 1X, sous-population de la station 1, est définie à partir des histogrammes des populations initiales qui montrent que 1 est hétérogène alors que 2A ne l'est pas (Fig. 3/1). La population 1X comprend seulement les thalles de la population 1 dont la longueur LT est inférieure ou égale à 75 cm représentant la longueur maximale des thalles de la population 2A. On peut ainsi comparer des populations homogènes entre elles dès le début de l'expérience.

— Les populations indicées c (1c, 1Xc, 2Ac, 2Bc) correspondent aux thalles pour lesquels l'accroissement de longueur (LT) est positif ou nul d'une mesure à l'autre. Pour ces individus, les extrémités de la fronde n'ont sans doute pas été endommagées.

— Les populations indicées p (1p, 1Xp, 2Ap, 2Bp) correspondent chacune à l'ensemble des thalles qui, pour une population globale donnée en début d'expérience, persistent jusqu'à une date déterminée, considérée comme fin d'expérience. Ainsi, 1p et 1Xp qui ont respectivement 8 et 5 thalles, sont étudiées jusqu'au 25-01-74, tandis que 2Ap, comprenant 5 thalles, ne l'est que jusqu'au 26-12-73; 2Bp, avec seulement 4 thalles, n'a pu être analysée valablement que jusqu'au 23-07-73. Ces sous-populations permettent d'obtenir une courbe moyenne de croissance plus facilement interprétable.

Le facteur humectation est étudié à partir des données enregistrées sur le centralisateur de mesures entre mai et décembre 1972. Le fonctionnement et les caractéristiques de cet appareillage sont exposés par ailleurs (DELÉPINE et MURAIL). Rappelons seulement que l'installation des capteurs d'humectation est faite sur une rampe inclinée, voisine des stations d'observation. Les données écologiques enregistrées représentent des indications aussi proches que possible des conditions supportées par les stations 1 et 2 mais ne leur sont sûrement pas strictement équivalentes. L'idéal serait de réaliser les mesures biologiques et écologiques exactement aux mêmes emplacements.

L'action du facteur humectation est analysée à l'aide des 2 paramètres TIC et TIR :

— le temps d'immersion continue (TIC) qui représente le temps pendant lequel le niveau est immergé en continu au cours d'une marée;

— le temps d'immersion réelle (TIR) qui tient compte du temps d'immersion passagère (TIP) due aux vagues, avant ou

après la phase d'immersion continue, au moment où la marée atteint le niveau considéré. Le temps TIR est la somme de TIC et de TIP.

ÉVOLUTION DES POPULATIONS ÉTUDIÉES

1. EVOLUTION DU NOMBRE DE THALLES.

Pour chaque date de mesures on a considéré le nombre total des thalles de chaque population et le pourcentage qu'il représente par rapport aux populations des mesures précédentes. Ainsi, les rapports RI [$= 100 (N_i/N_0)$] et KI [$= 100 (N_i/N_{i-1})$] sont calculés pour chaque date; N_0 et N_i sont respectivement le nombre d'individus de la population au temps t_0 et celui de la population lors de la mesure au temps t_i ; N_{i-1} est le nombre d'individus présents au temps t_{i-1} .

Les variations de RI sont visualisées sur les figures 1/1 et 1/3; celles de KI, permettant d'analyser les variations d'agressivité du milieu pour chaque période, sont présentées sur les figures 1/2 et 1/4.

a) Populations globales 1, 1X, 2A, 2B.

Sur la figure 1/1 le tracé 2A est relativement voisin des tracés 1 et 1X entre janvier 1971 et janvier 1972 mais après, il n'en est plus de même. Jusqu'en avril-mai 1973 le pourcentage des thalles présents de la population 2A est constant et bien supérieur à celui observé pour 1 ou 1X. La population 2B montre une réduction brusque du nombre des thalles entre octobre 1971 et janvier-février 1972 dès le début des mesures; ensuite le tracé présente une allure assez semblable à celui de 2A. Pendant la plus grande partie de l'expérience, les populations 2A et 2B évoluent de façon assez comparable, avec en particulier, une baisse brutale du RI entre avril et septembre 1973; cette évolution est bien différente de celle des populations 1 et 1X dont les pourcentages restent remarquablement stables pour cette période.

La figure 1/2 confirme ces remarques en montrant toutefois que la population 2B est plus soumise à l'influence du milieu que la population 2A durant la période comprise entre avril 1972 et avril 1973; de même, après cette date, la destruction des thalles dans 2B est beaucoup plus rapide que dans 2A. On notera que KI varie brusquement pour les populations 1 et 1X en février-mars

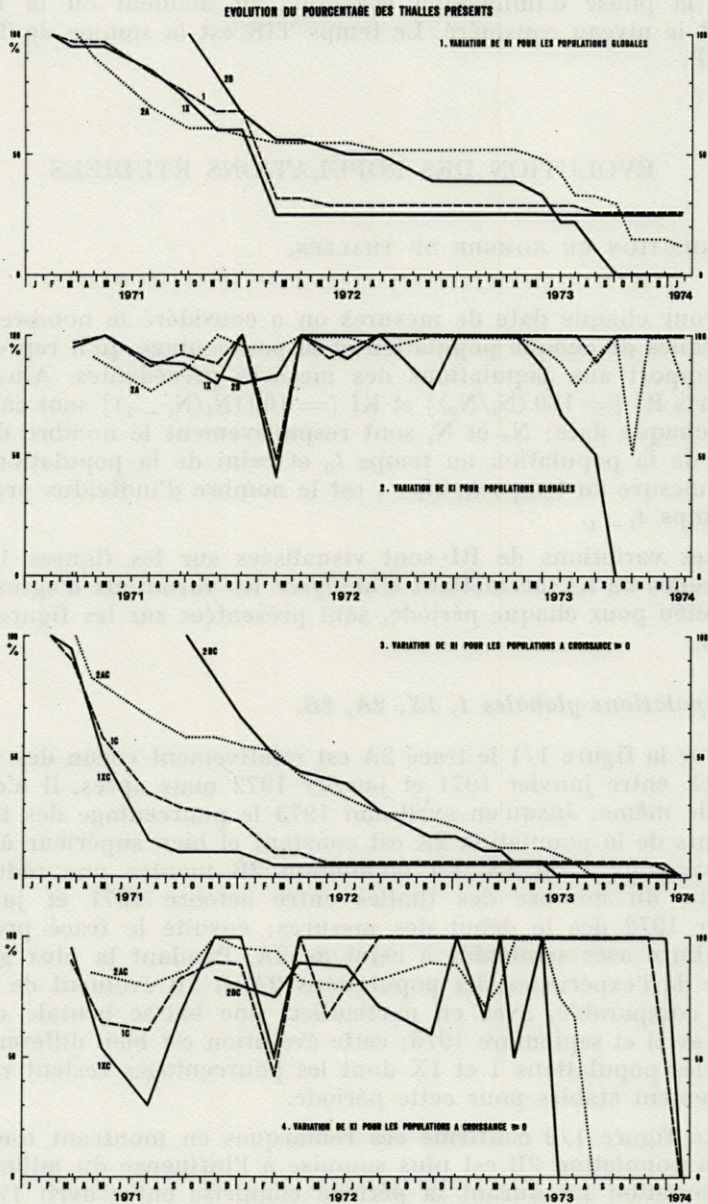


FIG. 1. — Evolution du pourcentage de thalles présents d'après les rapports
 $RI [= 100(N_t/N_0)]$ et $KI [= 100(N_t/N_{t-1})]$

1972 alors que, pour cette même période, la variation n'est pas aussi brusque dans 2B et encore moins dans 2A. La nature des phénomènes responsables de la disparition des thalles semble donc différente pour les populations de la station 1 et celles de la station 2.

b) *Populations à croissance constamment positive ou nulle : 1c, 1Xc, 2Ac, 2Bc.*

L'étude de l'évolution du RI (Fig. 1/3) montre que, jusqu'en février 1972, les sous-populations 2Ac et 2Bc évoluent de façon tout à fait comparable aux populations globales respectives 2A et 2B analysées ci-dessus. Après cette date, ces populations ont une dynamique bien différentes de leur population d'origine et les tracés 2Ac et 2Bc deviennent alors remarquablement proches l'un de l'autre. Contrairement aux populations de la station 2, les sous-populations 1c et 1Xc (Fig. 1/3) évoluent de façon tout à fait différente des populations globales correspondantes 1 et 1X (Fig. 1/1) pour la période antérieure à janvier 1972. La diminution brusque du pourcentage de thalles présents se déplace en effet de janvier-février 1972 (1, 1X) à avril-juillet 1971 (1c, 1Xc). L'agressivité du milieu aurait donc un effet réduit après la période d'installation alors que cet effet apparaît toujours exister pour les populations 2Ac et 2Bc à partir de janvier-février 1972 où RI décroît de façon graduelle et régulière.

L'évolution du rapport KI (Fig. 1/4) confirme, comme pour les populations globales, la similitude entre les populations 1c et 1Xc d'une part, et 2Ac et 2Bc d'autre part.

En conclusion, l'évolution des pourcentages des thalles présents oppose nettement la station 1 et la station 2. Au sein de la station 1, l'hétérogénéité de taille de la population globale 1, au début de l'expérience, n'a pas de conséquence sur son évolution puisque celle de la sous-population 1X est tout à fait comparable. Au sein de la population 2, il existe de légères variations : ainsi la disparition des thalles est plus précoce dans les populations 2B ou 2Bc que, respectivement, dans 2A ou 2Ac. Ces différences sont bien inférieures à celles existant entre la station 2 dans son ensemble et la station 1.

2. EVOLUTION DE LA LONGUEUR DES THALLES.

Seule l'évolution des populations 1X, 2A, 2B, 1Xp, 2Ap, 2Bp est représentée (Fig. 2). En effet, d'une part, les populations indicées p fournissent des courbes plus lissées que les populations indicées

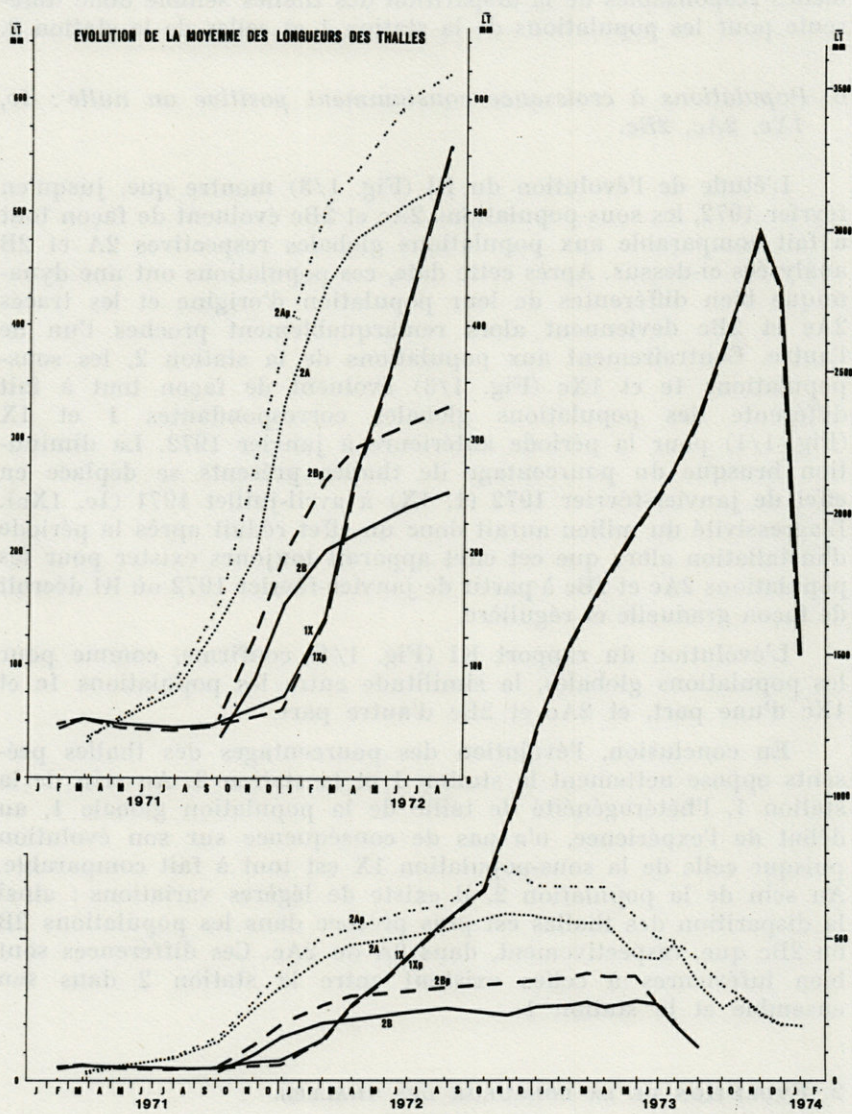


FIG. 2. — Evolution de la moyenne des longueurs (LT) des thalles exprimée en millimètres; en cartouche, détail de la première période.

c et, d'autre part, la population 1X évolue de façon semblable à la population 1.

Les populations de la station 2 montrent une accélération très nette de la croissance des thalles en octobre-décembre 1971, période correspondant au printemps. En 1972, au moins pour 2A, la croissance maximale est encore atteinte à cette même période printanière; pour 2B il y a peu de variation. En comparant les tracés 2A et 2Ap d'une part, et 2B et 2Bp, d'autre part, on peut voir que les sous-populations évoluent de façon assez semblable aux populations globales. Toutefois, il faut noter que dans ces 2 cas la moyenne de la longueur des thalles pour les populations indicées p est toujours supérieure à celle des thalles des populations globales; en conséquence, pour les populations de la station 2, les thalles qui disparaissent au cours de l'expérience sont donc les plus petits.

Pour les populations 1X et 1Xp la période de croissance optimale est encore localisée au printemps, en 1972 et en 1973; par contre ces 2 populations s'opposent à celles de la station 2 par diverses caractéristiques :

- Il existe une diminution de longueur en mars-juillet 1971;
- la vitesse de croissance en septembre-novembre 1971 est nettement inférieure à celle des populations de la station 2;
- la longueur moyenne atteinte par la population de la station 1 est de 3 mètres; elle est bien supérieure à celle de la population de la station 2 qui n'est que de 1 mètre;
- dans les périodes où les thalles sont détruits, les petits thalles ne disparaissent pas les premiers; en effet, la longueur des thalles pour 1Xp est semblable ou légèrement inférieure à celle de 1X.

En conclusion, l'étude du paramètre LT confirme que les populations de la station 2 évoluent avec une relative similitude tandis qu'elles s'opposent à celles de la station 1. L'étude de cette évolution dans le temps nous permet de distinguer quatre périodes de changement de rythme : janvier 1972, août 1972, avril 1973 et juillet 1973 qui ont été mises à profit dans l'étude de l'évolution de la composition des populations présentée ci-dessous.

3. EVOLUTION DE LA COMPOSITION DES POPULATIONS.

Les thalles des différentes populations globales ont été rangés par classes de longueur dont l'amplitude varie avec les dates choisies au paragraphe précédent. Les graphiques de la figure 3 présentent les fréquences relatives de chaque classe.

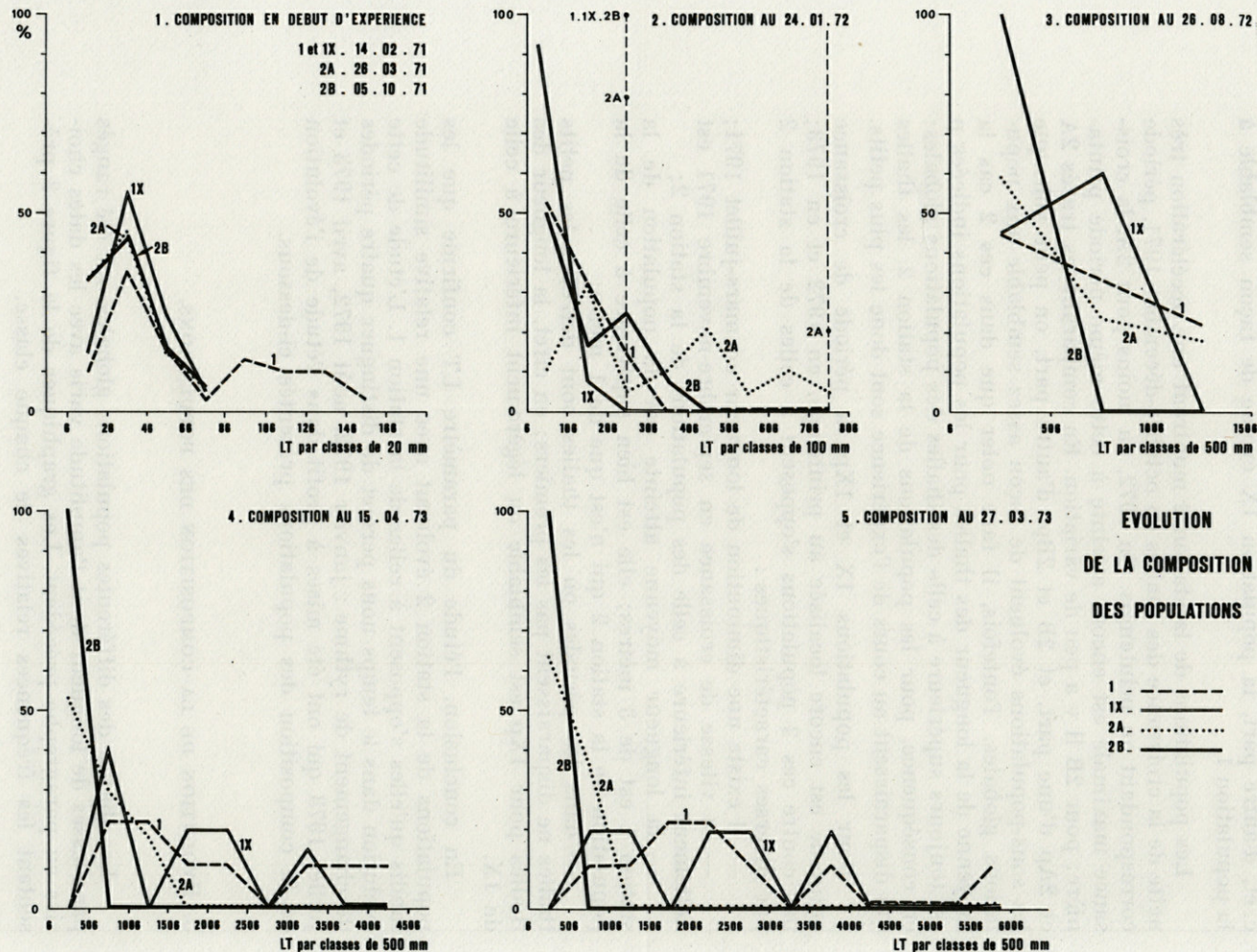


FIG. 3. — Evolution de la composition des populations pour les 5 dates choisies. Noter que 3/2 correspond au 04-01-72 et 3/5 au 23-07-73.

Au départ (le 14-02-71 pour la population 1 et le 26-03-71 pour la population 2A) les histogrammes de répartition (Fig. 3/1) montrent évidemment que la population 1 est plus hétérogène que la population 1X. C'est d'ailleurs cette hétérogénéité qui a justifié la création de la population 1X dans laquelle les thalles supérieurs à 75 mm ont été éliminés. On remarquera que 1X et 2A sont très semblables, ce qui tend à prouver que les populations sont assez comparables. A titre documentaire, l'histogramme de la population 2B (mesurée pour la première fois le 05-10-71) a été reporté sur la figure 3/1. On notera la grande similitude entre 2A et 2B.

Le 04-01-72 (Fig. 3/2), 2A et 2B sont assez hétérogènes alors que 1 et surtout 1X sont constitués de thalles appartenant, presque tous, aux deux premières classes. En les regroupant par classes de 500 mm, les populations 1, 1X, 2B ont la totalité de leur effectif dans la première classe; la population 2A est la seule à avoir un certain nombre de thalles (21 %) dans la deuxième classe.

Au 26-08-72 (Fig. 3/3), la population 2B se distingue nettement des autres puisque tout son effectif se situe dans la première classe; la population 2A se rapproche de la précédente car le pourcentage de grands thalles (3^e classe) diminue au profit des petits thalles (1^{re} classe). La population 1X est bien caractérisée par un effectif situé principalement dans la 2^e classe.

Les caractères des populations au 15-04-73 (Fig. 3/4) et au 23-07-73 (Fig. 3/5) sont assez proches. En effet la population 2B est toujours localisée dans la première classe et la population 2A continue son évolution, déjà amorcée le 26-07-73, vers la population 2B. Pour 2A, tous les thalles sont contenus dans les 3 premières classes le 15-04-73 et dans les 2 premières classes le 27-03-73; les populations 1 et 1X, de moins en moins différentes, sont par contre hétérogènes.

En conclusion, cette analyse de population oppose encore les stations 1 et 2 et précise certaines caractéristiques. La plus grande dispersion dans la taille des thalles encore observée au 27-03-73 à la station 1 (populations 1 et 1X) semble indiquer que cette station ne représente pas des conditions aussi optimales que la seule analyse de la figure 2 pouvait le laisser prévoir. Cette dispersion pour les populations 1 pourrait être due à l'hétérogénéité d'une population où les individus sont d'âges très différents. A la station 2, ce sont les thalles les plus petits qui disparaissent d'abord, tandis que pour la station 1, il semble que ce soit l'inverse, au début de l'expérience tout au moins. Il faut enfin insister sur la différence de vitesse de croissance entre les 2 stations puisqu'à partir d'octobre 1972 les thalles de la station 1 croissent à une vitesse nettement supérieure que ceux de la station 2.

RELATIONS ENTRE LES CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS ET L'HUMECTATION

Les populations étudiées sont caractérisées par l'évolution des 2 paramètres : nombre et longueur des thalles. Les populations de la station 2 sont très semblables entre elles et s'opposent nettement à celles de la station 1.

Comme nous l'avons vu au paragraphe expérimentation les stations 1 et 2 diffèrent par leur niveau altitudinal avec une dénivellation de 35 cm mais les autres conditions écologiques générales sont, sans doute, assez proches. En effet, pour ces stations éloignées seulement d'une dizaine de mètres, la température la quantité de sels nutritifs disponibles, l'éclairement par exemple ne doivent pas être très différents. En outre, même si elles existent, les éventuelles différences dans le mode d'agitation et l'influence de la couverture des lanières anciennes sur le développement de jeunes thalles n'ont pu être mesurées quantitativement. Il est donc logique de penser que les variations de l'évolution des populations sont liées au facteur humectation qui joue un rôle fondamental dans la différenciation de ces 2 stations.

L'étude des mécanismes écophysiologiques intervenant chez les espèces littorales lors de l'immersion et de l'émersion est encore peu développée. Sur les algues de Nouvelle Zélande, CHAPMAN (1966) a montré que ces changements d'état entraînaient des conséquences drastiques pour la photosynthèse et la respiration. KREMER et SCHMITZ (1973), en utilisant des éléments radioactifs, semblent, au contraire, prouver qu'il existe une adaptation des algues aux variations de l'humectation. Par ailleurs, EDWARDS (1977), a expérimenté, en laboratoire, sur 12 espèces atlantiques américaines se développant dans la nature à des niveaux altitudinaux différents. Il observe que toutes les espèces, y compris celles de la zone de balancement des marées, croissent plus vite quand elles sont complètement immergées. Il est certain que l'écophysiologie des organismes médiolittoraux mériterait d'être approfondie pour mieux interpréter ces résultats en apparence contradictoires. Quelques données sur les réactions écophysiologiques dues à la température et à l'éclairement sont déjà publiées pour *Durvillea* (DELÉPINE et ASENSI, 1976), mais l'étude du métabolisme en fonction des immersions/émersions reste à préciser. L'approche ci-dessous consiste justement à analyser le temps d'humectation caractérisant chaque population étudiée afin de mettre ce facteur en corrélation avec les variations biologiques observées.

La figure 4 visualise le pourcentage du temps d'immersion continue (TIC) et celui du temps d'immersion réelle (TIR) pour les différents niveaux de la rampe de colonisation installée aux Kerguelen. Chaque point des courbes correspond aux données fournies par chacun des onze capteurs, codés H1 à H11. Le niveau moyen de la station 1 et celui de la station 2 sont matérialisés par une ligne horizontale qui coupe respectivement les courbes TIC et TIR aux quatre points A, B (TIC) et A', B' (TIR). Deux autres droites coupent la courbe TIC en C et D et la courbe TIR en C' et D'; elles correspondent respectivement à des niveaux situés à 5 cm et 10 cm sous le niveau de la station 2A et permettent d'évaluer les variations du pourcentage d'humectation que supportent les thalles de la station 2B.

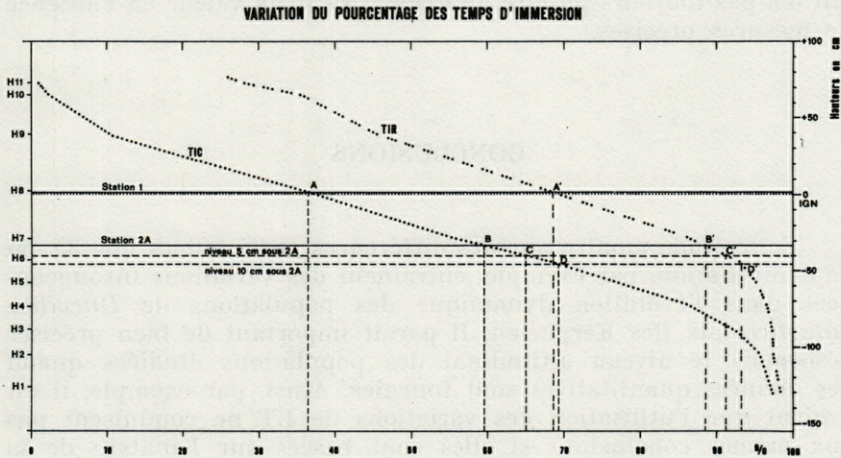


FIG. 4. — Variation du pourcentage des temps d'immersion en fonction du niveau altitudinal (TIC = Temps d'immersion continue et TIR = temps d'immersion réelle).

Il est remarquable que pour une différence d'amplitude aussi faible que 35 cm entre 1 et 2A, les pourcentages de TIC passent respectivement de 36 % (station 1 = point A) à 60 % (station 2A = point B) pour la période considérée. On peut ainsi apprécier les énormes possibilités métaboliques que présente cette augmentation du pourcentage du temps d'immersion. Par ailleurs, les pourcentages de TIR sont respectivement de 68 % (station 1 = point A') et 89 % (station 2A = point B'). La différence entre ces valeurs est moindre que pour le temps d'immersion continue.

Les différences enregistrées entre l'humectation des stations 2A et 2B sont bien moindres qu'entre 1 et 2A. Ainsi, pour les thalles situés par exemple à 5 cm sous le niveau de 2A, TIC n'augmente que de 5 % environ (de B = 60 % à C = 65 %); pour une dénivellation de 10 cm, cette augmentation n'atteint pas 10 % (de B = 60 % à D = 70 %). Pour TIR, les variations sont encore plus faibles puisque l'évolution de B' (89 %) à D' (93 %) n'est que de 4 %.

Il est donc clairement démontré que les thalles de 2B sont dans des conditions d'humectation assez proches de celles de 2A; au contraire, 1 et 2A subissent une humectation bien différente. Or, nos données biologiques ont mis en évidence l'opposition beaucoup plus grande qui existe en 1 et 2A, d'une part, qu'entre 2A et 2B, d'autre part. Cette similitude de variation entre les données biologiques et l'humectation illustre bien l'importance de ce facteur qui n'a pas toujours pu être apprécié à sa juste valeur en l'absence de mesures précises.

CONCLUSIONS

Cette étude montre que des différences aussi faibles que 35 cm de dénivellation, par exemple, entraînent des variations insoupçonnées dans l'évolution dynamique des populations de *Durvillea antarctica* aux îles Kerguelen. Il paraît important de bien préciser désormais le niveau altitudinal des populations étudiées quand des données quantitatives sont fournies. Ainsi, par exemple, il est évident que l'utilisation des variations de LT ne conduisent pas aux mêmes conclusions si elles sont basées sur l'analyse de la station 1 ou sur celle de la station 2.

Les variations des caractéristiques biologiques sont en corrélation avec les variations du temps d'humectation que supportent les différents niveaux considérés. On soulignera donc, à ce propos, l'amélioration qu'apporte le nouvel appareillage récemment mis au point (IMBAULT et DELÉPINE), pour mesurer le temps d'immersion réelle. Il permet de mieux envisager le rôle écophysiological de ce facteur sur les phénomènes photosynthétiques, par exemple, qui sont à la base du développement de la biomasse des algues.

D'un point de vue méthodologique, l'étude du facteur humectation nécessite des conditions d'essais très rigoureuses avec, en particulier, des sites tout à fait comparables pour tous les facteurs écologiques autres que l'humectation. Si l'expérimentation a lieu

sur le substrat naturel, il est sans doute fondamental de considérer les populations totales apparues sur des substrats vierges et de les étudier jusqu'à leur stade climax. Une autre voie possible est l'utilisation des rampes de colonisation qui apportent une inclinaison régulière du substrat et une plus grande facilité de mesure du temps d'humectation. Par contre, cette méthode introduit des substrats plus ou moins artificiels qui peuvent fausser certains résultats.

REMERCIEMENTS.

Ces recherches sont financées par le Territoire des Terres Australes et Antarctiques Françaises. Les observations, poursuivies au cours des 3 hivernages successifs, n'ont pu être menées à bien que grâce à la collaboration d'hivernants, Volontaires à l'Aide Technique, effectuant leur service national : J.-A. FORÊT et Y. HUBERT-BRIÈRE en 1971, M. BEUCHER et J.-F. DECROIX en 1972, puis R. BIGAULT et J.-P. COUDROY en 1973. Par ailleurs, J.-F. MURAIL a initié ce programme sur le terrain et a assuré le traitement des données d'humectation enregistrées sur le centralisateur de mesures.

RÉSUMÉ

82 thalles de *Durvillea antarctica* (Phaeophyceae) choisis très jeunes, avec une taille moyenne de quelques centimètres, sont mesurés périodiquement pendant trois ans, entre février 1971 et janvier 1974, aux îles Kerguelen. Ils correspondent à des populations de la zone de balancement des marées, se développant dans 3 stations choisies pour être, écologiquement, aussi semblables que possible à l'exception toutefois de leur niveau altitudinal.

Chaque population est caractérisée par l'évolution du nombre de thalles et par celle de leur longueur. Les variations observées d'une population à l'autre sont à mettre en relation avec des différences dans le pourcentage du temps d'humectation mesuré à chaque station.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAPMAN, V. J., 1966. The Physiological Ecology of some New Zealand seaweeds. *Proc. Vth International Seaweed Symposium*, éd. Gordon-Young E. and J. L. McLachlan, Pergamon Press, p. 29-54.

- DELÉPINE, R., 1964. Le genre *Durvillea* dans les îles Australes françaises. Données préliminaires. C.N.F.R.A. (Comité National Français des Recherches Antarctiques), 10 (7) : 141-147.
- DELÉPINE, R. & A. ASENSI, 1976. Quelques données expérimentales sur l'écophysiologie de *Durvillea antarctica* (Cham.) Hariot (Phéophycées). *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, 21 : 65-80.
- DELÉPINE, R. & J.-F. MURAIL. Quelques caractéristiques de l'environnement littoral obtenues aux îles Kerguelen à l'aide d'un centralisateur de mesures. Manuscrit.
- EDWARDS, P., 1977. An investigation of the vertical distribution of selected benthic marine algae with a tide-simulating apparatus. *J. Phycol.*, 13 (1) : 62-68.
- IMBAULT, D. & R. DELÉPINE. La mesure du temps d'humectation à divers niveaux du littoral marin. Manuscrit.
- KREMER, B.P. & K. SCHMITZ, 1973. CO₂ Fixierung und Stofftransport in benthischen marinen Algen. IV - Zur ¹⁴C Assimilation einiger littoraler Braunalgen im submersen und emersen Zustand. *Zeit. Pflanzenphysiol.*, 68 (4) : 357-363.
- NIZAMUDDIN M., 1968. Observations on the order Durvilleales (J. Petrov) 1965. *Bot. Mar.*, 1 (1/4) : 115-117.

Reçu le 31 octobre 1978.

**SUR UNE NOUVELLE ESPÈCE
DE *PORPHYRA* (*P. DRACHII* J. FELDM)
ET REMARQUES SUR L'ÉVOLUTION DES PLASTES
CHEZ LES RHODOPHYCÉES
(BANGIOPHYCIDÉES ET ACROCHAETIALES)**

par Jean FELDMANN †

*Laboratoire de Biologie végétale marine,
Université Pierre et Marie Curie,
7, Quai Saint-Bernard, 75230 Paris Cedex 05*

ABSTRACT

Description of a new species of *Porphyra* growing on *Laminaria hyperborea* in the Channel. It is distinguished by its very thin thallus and particularly by its parietal chromatophore with a pyrenoid. Only monospores (neutral spores) have been observed.

Morphological evolution of chromatophores among the Bangiophycideae and the more primitive Florideophycideae (Acrochaetiales and Nematoliales) can be traced from cells with only one central (focal) chromatophore with a pyrenoid to cells with several chromatophores without pyrenoid in each cell, as it is the case among the more advanced Florideophycideae. Some examples of intermediate forms are described.

Latin diagnosis of the previously described genus *Rhodothamniella* characterized by its 3-12 parietal chromatophores with a pyrenoid in each cell, is given.

INTRODUCTION

En août 1948, le professeur Pierre DRACH récoltait, au cours d'une plongée en scaphandre autonome dans la baie de Morlaix, devant Primel, par une dizaine de mètres de fond, un échantillon de *Laminaria hyperborea* (Gunner) Foslie portant, sur la marge de sa lame, des thalles d'un petit *Porphyra* qui, par ses caractères, me parut distinct des autres espèces de ce genre. Retrouvé ensuite, en septembre à très basse mer et en plongée dans les parages de Duon et au Beclem (Baie de Morlaix), je signalai cette espèce dans l'Inventaire de la Flore marine de Roscoff (1954) sous le nom de *Porphyra drachii* nov. sp. sans toutefois l'accompagner d'une diagnose. Tous les échantillons récoltés étant stériles ou producteurs seulement de monospores, j'espérais trouver ultérieurement des plantes sexuées qui m'auraient permis de mieux préciser ses affinités. Ce ne fut pas le cas.

La publication de ce fascicule de Vie et Milieu dédié au Professeur P. DRACH me donne l'occasion de valider cette espèce nouvelle qui, bien que ses organes sexués soient inconnus, me paraît bien caractérisée.

DESCRIPTION DU *PORPHYRA DRACHII* NOV. SP.

DIAGNOSE.

Thallus monostromaticus, usque ad 45 mm altus, tenuis, 22-28 μ m crassus, oblongus, infra cordiformis, margine integra, vix undulata, cellulis subquadratis 12-17 μ m latae plus minusve regulariter dispositis.

Chromatophorum in quaque cellula unicum, in lamina parietale stellatim lacerata et pyrenoide conspicuo productum.

Monosporae e transformatione cellularum marginis ortae. Propagatio sexualis ignota.

Habitat in oris Armaricae ad frondes Lamanariae et Saccorhizae.

Typus in Herb. J. FELDMANN (PC.)

Le *Porphyra drachii* (Fig. 1) forme des thalles d'un rose pâle, oblongs et à marge entière et plus ou moins ondulée, à peine stipités et à base cordiforme, atteignant 45 mm de haut et 27 mm de large. Ce thalle est monostromatique, plus mince que celui

des autres *Porphyra* de nos côtes et fixé au substrat par les rhizoïdes issus des cellules inférieures du thalle. Dans ses parties moyennes, il mesure 22-28 μm d'épaisseur. Les cellules vues de face, disposées plus ou moins régulièrement, sont polygonales, rectangulaires ou arrondies et mesurent 12-17 μm de diamètre. En coupe, elles apparaissent situées dans une paroi générale

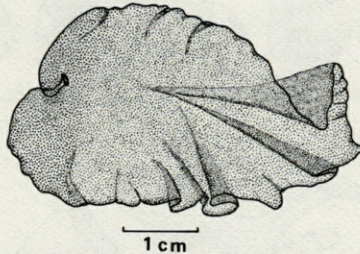


FIG. 1. — *Porphyra drachii* J. Feldm.

relativement épaisse et sont sensiblement aussi hautes que larges (Fig. 2 A-E). Chaque cellule renferme un plaste pariétal en forme de lame découpée en étoile dont les branches s'appliquent contre la paroi cellulaire dans le cytoplasme pariétal. Ce plaste est pourvu d'un pyrénioïde central bien visible. Le noyau, difficilement visible sur le vivant, est situé contre la face interne du plaste pariétal au voisinage du pyrénioïde.

Les seuls organes reproducteurs observés sont des monospores (spores neutres ou gonidies). Les monosporocystes résultent de la transformation directe des cellules végétatives de la marge de la fronde qui deviennent plus volumineuses, s'arrondissent et se chargent de petits grains d'amidon floridéen. Les monospores sont mises en liberté par gélification des parois du thalle; elles présentent alors pendant quelques temps des mouvements amiboïdes (Fig. 3, A, B) avant de se développer, souvent *in situ*. Il y a d'abord allongement de la spore qui s'est entourée d'une paroi mince, apparition d'un rhizoïde, tandis que la spore se cloisonne perpendiculairement à l'axe déterminé par l'orientation du rhizoïde (Fig. 3, C, D) pour former un filament dressé. Par de nouveaux cloisonnements perpendiculaires aux précédents, ce filament deviendra un nouveau thalle en lame.

Comme on l'a vu plus haut, je n'ai pas observé d'organes reproducteurs sexués.

Le *Porphyra drachii* se distingue des autres espèces de nos côtes par son thalle très mince, ses cellules subcubiques et non

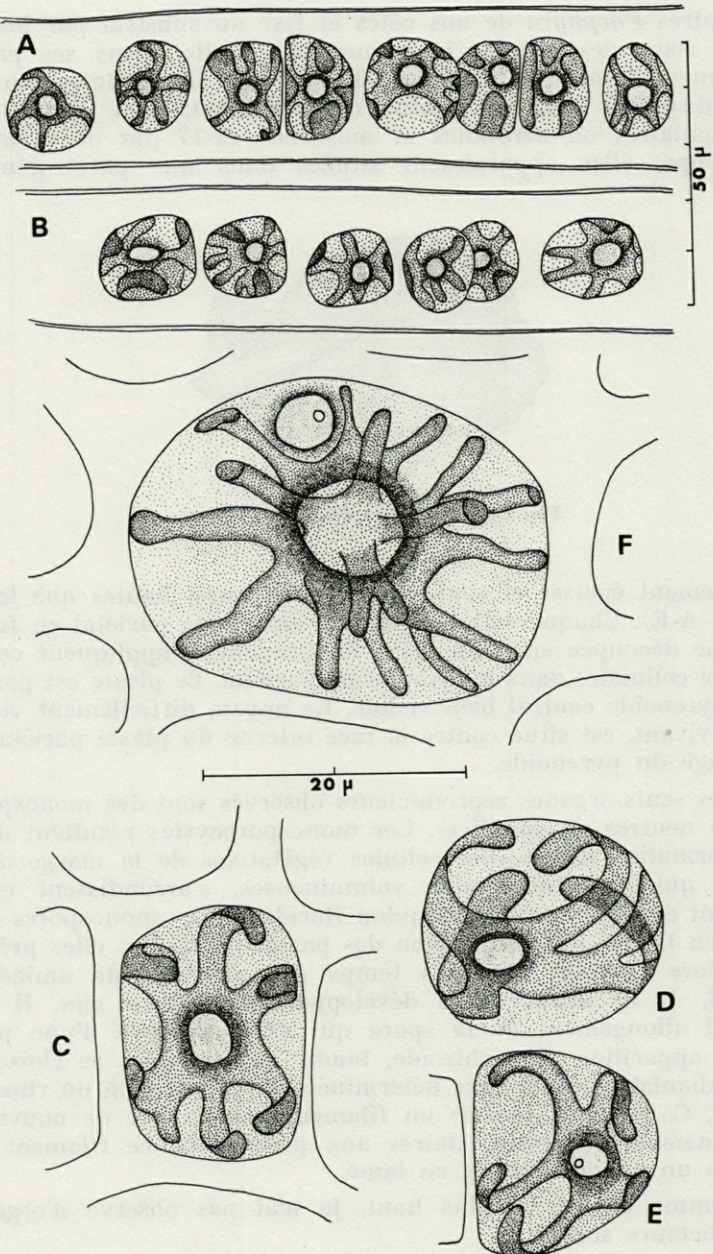


FIG. 2. — A-E. *Porphyra drachii*; A, B : coupes transversales de la fronde; C : cellules vues de face; D : cellule vue en coupe; E : cellule du bord du thalle; F : cellule de *Porphyra leucosticta* vue de face.

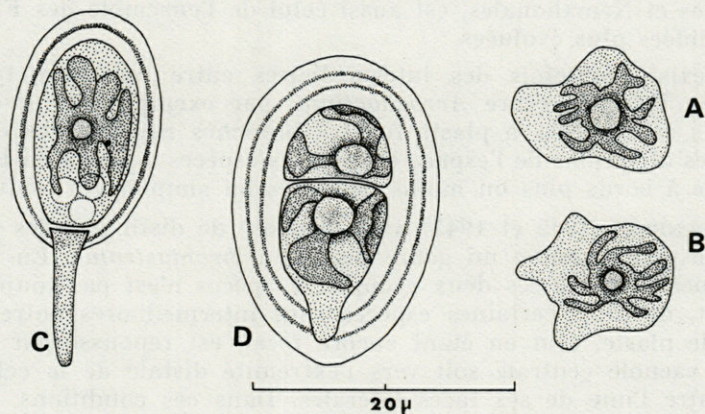


FIG. 3. — *Porphyra drachii*. A et B : monospores libérées présentant des mouvements amiboïdes; C et D : monospores, entourées de la paroi gélatinée du sporocyste, se développant *in situ*.

allongées perpendiculairement au plan du thalle. Il n'est pas sans rappeler un peu le *Porphyra leucosticta* qui vit à très basse mer mais il s'en distingue nettement par son plaste en lame pariétale découpée, appliqué contre la paroi de la cellule dans le cytoplasme pariétal. Tous les autres *Porphyra* possèdent un plaste central (ou focal) avec des branches rayonnantes à partir du pyrénioïde, dans toutes les directions de l'espace (Fig. 2 F).

EVOLUTION MORPHOLOGIQUE DE L'APPAREIL PLASTIDIAL DES RHODOPHYCÉES.

La morphologie de l'appareil plastidial des Rhodophycées, très variable comme dans d'autres embranchements d'Algues, constitue un caractère systématique important. Chez les Bangiophycidées, comme chez les Florideophycidées, on peut assister à une évolution progressive de l'appareil plastidial depuis la structure archéoplastidienne, considérée comme primitive, jusqu'à la structure néoplastidienne. La première est caractérisée par un plaste unique focal avec un pyrénioïde central et des branches rayonnantes dans toutes les directions. Dans la seconde, chaque cellule renferme de nombreux plastes pariétaux sans pyrénioïde.

Le premier type s'observe notamment chez les Porphyridiales (*Porphyridium*), les Bangiales (*Porphyra*, etc.), les Acrochaetiales (*Acrochaetium* sp.) et certaines Némalionales (*Nemalion*, *Liagora*). Le second type qui caractérise certaines Bangiophycidées, Acro-

chaetiales et Némationales, est aussi celui de l'ensemble des Floridéophycidées plus évoluées.

Il existe toutefois des intermédiaires entre ces deux types extrêmes. Dans le genre *Acrochaetium*, par exemple, on observe à la fois des espèces à plaste focal à branches rayonnantes dans toutes les directions de l'espace et d'autres espèces à plaste en lame pariétale à bords plus ou moins découpés ou simplement ondulés.

PAPENFUSS (1945 et 1947) avait proposé de distinguer les premières espèces comme un genre distinct (*Chromastrum*). En fait, la distinction entre ces deux groupes d'espèces n'est pas toujours facile et, de plus, certaines espèces sont intermédiaires entre les deux : le plaste, tout en étant encore focal, est repoussé par une grande vacuole centrale soit vers l'extrémité distale de la cellule soit contre l'une de ses faces latérales. Dans ces conditions, certaines branches du plaste, appliquées contre la paroi cellulaire, acquièrent un plus grand développement en s'étalant dans le cytoplasme pariétal tandis que les branches orientées vers l'intérieur de la cellule ont une taille réduite et peuvent finalement faire défaut. Dans ce cas, le plaste unique ne forme plus qu'une lame pariétale avec un pyrénioïde médian appliqué lui aussi contre la paroi cellulaire. Cette lame peut être découpée en étoile ou présenter seulement un bord plus ou moins sinueux et occuper la majeure partie de la périphérie de la cellule. Parfois, le pyrénioïde peut être indistinct ou disparaître (certains *Acrochaetium*, *Kylinia*).

Une telle pariétalisation du plaste primitivement focal s'observe chez diverses Bangiales de la famille des Erythropeltidacées du genre *Erythrotrichia*. Sur ce caractère, TANAKA (1951, 1952) a proposé la division de ce genre en deux sous-genres : le sous-genre *Stelliplastida* à plaste focal à branches rayonnantes dans toutes les directions; c'est le cas de l'*Erythrotrichia carnea* (Dillw.) J. Ag. de l'*E. welwitschii* (Rupr.) Batt. et le sous-genre *Parietaliplastida* auquel TANAKA (1952) rattache trois espèces du Japon chez lesquelles le plaste pariétal serait dépourvu de pyrénioïde ou muni seulement d'un pyrénioïde peu distinct.

Un plaste pariétal mais pourvu d'un pyrénioïde très net et comparable à celui du *Porphyra drachii* se rencontre chez certains *Erythrotrichia* de nos côtes que je rapporte aux *E. ciliaris* (Carm.) Thuret et *reflexa* (Crouan) Thur.. Une telle pariétalisation plus ou moins complète du plaste s'observe également chez certaines Némationales (*Helminthocladia*).

Chez certains *Acrochaetium* (*Acrochaetium cheminii* J. Feldm. = *A. chylocladiae* Chemin non Batters) on peut observer exceptionnellement des cellules renfermant deux plastes focaux chacun pourvu d'un pyrénioïde.

L'existence de deux plastes focaux est la règle chez certains *Porphyra* du Japon (TANAKA, 1952) et de Californie (G.M. SMITH et HOLLENBERG, 1943) pour lesquels TOKIDA (1935) a créé le sous-genre *Diplastida*. Il est à remarquer que dans l'espèce-type de ce sous-genre (*Porphyra onoi* Ueda), le thalle a tendance à devenir distomatique par division des cellules par une cloison parallèle à la surface du thalle, chacune des deux cellules superposées ne renfermant plus qu'un seul plaste. On peut donc considérer que, chez ces Algues, la structure biplastidiée résulte d'une division en deux du plaste unique habituel sans que cette division soit toujours accompagnée d'une division de la cellule.

Tout autre est le cas des espèces pour lesquelles j'ai proposé le genre *Rhodothamniella* (J. Feldm., 1957), avec comme espèce-type le *Rhodothamniella floridula* (Dillw.) J. Feldm. dont les cellules renferment plusieurs plastes pariétaux (jusqu'à 12), chacun pourvu d'un pyrénoloïde (1) (Fig. 4).

Ce genre comprend aussi le *Rhodothamniella caespitosa* (J. Ag.) comb. nov. (*Callithamnion caespitosum* J. Ag. Sp. Alg. II, p. 18, 1851), le *Rhodothamniella Codii* (Crouan) comb. nov. (*Callithamnion Codii* Crouan frat. Fl. Finistère, p. 135, 1867) très voisin du précédent et peut être aussi d'autres espèces exotiques d'*Acrochaetium*, la plupart épiphytes sur *Codium*.

Aux caractères cytologiques et morphologiques qui distinguent le genre *Rhodothamniella* du genre *Rhodochorton* s'en ajoute un autre d'ordre biochimique relatif à la nature du pigment rouge de leurs plastes, comme l'ont montré O'HEOCHA (1962) et LICHTLÉ (1973). D'après cette dernière, le pigment rouge du *Rhodochorton purpureum* (type du genre *Rhodochorton sensu stricto*) est de la R-phycoérythrine caractérisée par ses trois pics d'absorption (495, 540 et 565 nm) alors que chez le *Rhodothamniella*, c'est de la B-phy-

(1) Les caractères de ce nouveau genre, signalé d'abord comme *nomen nudum* (J. FELDMANN, 1954) ont été indiqués ultérieurement (J. FELDMANN, 1967), sans diagnose latine. Pour me conformer au Code international de la Nomenclature, en voici la diagnose :

Rhodothamniella nov. gen. Acrochaetiacearum.

J. FELDMANN, *Proceed. ninth. Pacific Sc. Congress*, vol. 4, p. 220, 1962.

Algae marinae lithophilae aut epiphyticae, filamentis erectis, uniseriatis, irregulariter ramosis e filamentis repentibus ortis, constitutae.

Cellulae uninucleatae, chromatophora plura (3-12), parietalia, plus minusve irregulariter lobato-stellata et pyrenoïde centrali instructa, continentis.

Monosporae aut tetrasporae, cruciatim dispositae, in sporocystis a latere aut in apicem ramulorum lateralium ortis.

Plantae sexuales multo-reductae, tantum in cultu observatae.

Ab *Acrochaetio* differt *chromatophoris* in quaque *cellula pluribus.*

A *Rhodochortone* *chromatophoris pyrenoïde instructis facile distincta.*

Species typica: Rhodothamniella floridula (Dillw.) J. Feldmann comb. nov. (*Conferva floridula* Dillwyn, *British Confervae*, p. 73, *Tab. Suppl. 1802-1806.*

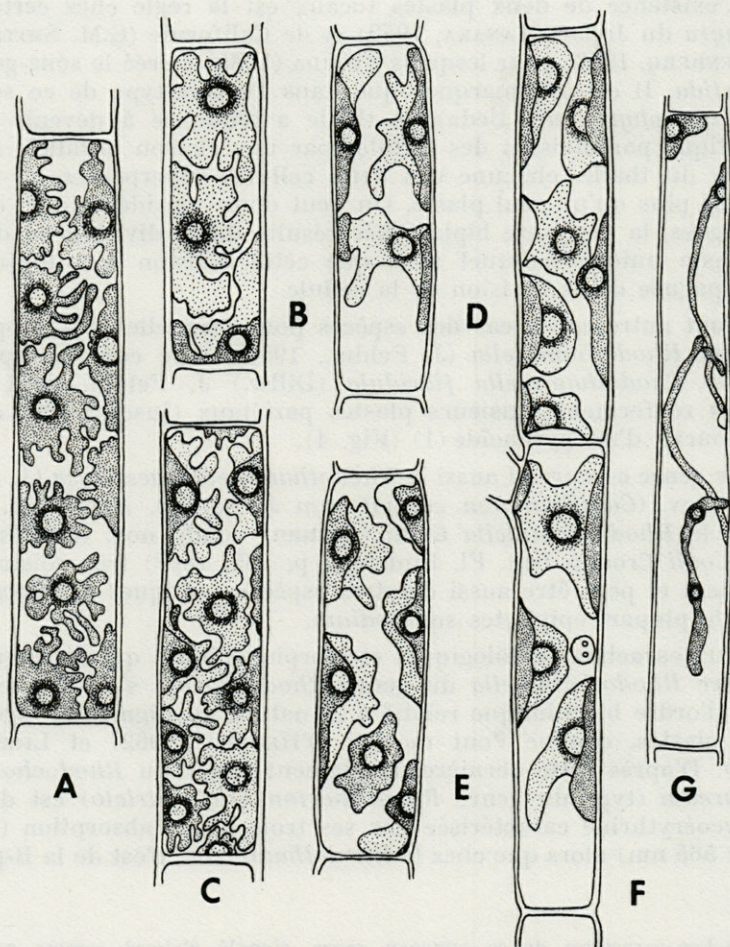


FIG. 4. — Disposition des plastes chez les *Rhodothamniella*; A, B, C : *Rh. floridula*; D, E : *Rh. Codii*; F, G : *Rh. caespitosa*, $\times 700$.

coérythrine avec un seul pic d'absorption à 545 nm et un épaulement à 565 nm.

Il n'est pas possible pour le moment d'attribuer une valeur phylogénétique absolue à ces différences de pigments. Si la R-phycoérythrine semble la seule présente chez les Rhodophycées les plus évoluées, la répartition de la B-phycoérythrine chez les Bangiophycidées et les Acrochaetiales reste à préciser (cf. HIROSE et KUMANO, 1966 et BONEY et WHITE, 1968).

Enfin, la structure néoplastidiée typique représentant le degré le plus élevé de l'évolution des plastes se rencontre chez les espèces dont les cellules renferment plusieurs plastes pariétaux toujours dépourvus de pyrénioïde. Cette structure est celle de toutes les Floridéophycidées les plus évoluées mais se rencontre aussi chez les Bangiophycidées à diverses étapes de leur évolution : Porphyridiales de la famille des Phragmonématacées (cf. J. FELDMANN, 1967), Compsopogonales, Rhodochaetales et parmi les Acrochaetales chez les *Rhodochorton* Näg. *sensu stricto* et dans le genre *Audouinella* sensu KYLIN non WOELKERLING (1971).

CONCLUSIONS

L'évolution de l'appareil plastidial des Bangiophycidées et des Floridéophycidées peu évoluées (Acrochaetales et Némationales) peut être schématisée dans le tableau ci-joint (Tab. I).

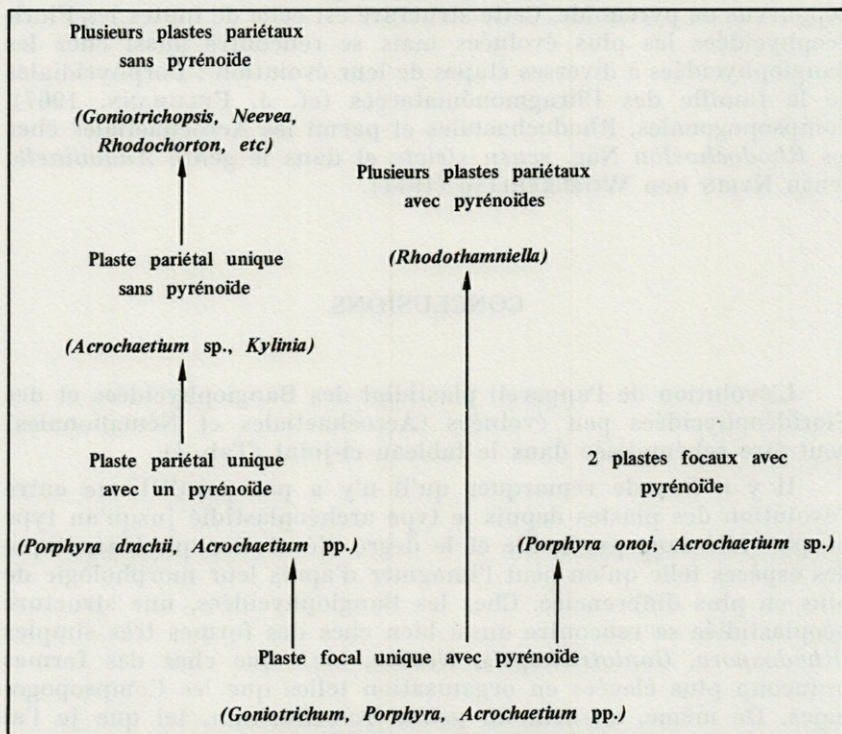
Il y a lieu de remarquer qu'il n'y a pas parallélisme entre l'évolution des plastes depuis le type archéoplastidié jusqu'au type néoplastidié sans pyrénioïde et le degré d'évolution phylogénétique des espèces telle qu'on peut l'imaginer d'après leur morphologie de plus en plus différenciée. Chez les Bangiophycidées, une structure néoplastidiée se rencontre aussi bien chez des formes très simples (*Rhodospora*, *Goniotrichopsis*, *Neevea*, etc.) que chez des formes beaucoup plus élevées en organisation telles que les Compsopogonales. De même, au sein du genre *Acrochaetium*, tel que je l'ai précédemment limité (J. FELDMANN, 1962), il n'y a pas de rapport entre la disposition focale ou pariétale du plaste et le degré d'évolution de l'appareil végétatif, qu'il s'agisse d'un thalle hétéotriche complet, d'un thalle réduit à sa partie rampante, ou d'un thalle seulement représenté par sa partie dressée.

RÉSUMÉ

Description d'une nouvelle espèce de *Porphyra* épiphyte sur la lame du *Laminaria hyperborea* dans la Manche. Cette espèce se distingue par son thalle très mince et surtout par son plaste en lame pariétal découpé, pourvu d'un pyrénioïde.

L'évolution de l'appareil plastidial des Bangiophycidées et des Floridéophycidées les plus primitives peut être retracée depuis un

TABLEAU I
 Evolution de l'appareil plastidial des *Bangiophycidées*
 et des *Acrochaetiales*.



plaste focal unique pourvu d'un pyrénoïde jusqu'à la structure néoplastidiée à plates pariétaux nombreux et sans pyrénoïde. Des dispositions intermédiaires sont décrites.

Le genre *Rhodothamniella*, caractérisé en particulier par ses plastes pariétaux nombreux pourvu chacun d'un pyrénoïde, est validé par la publication d'une diagnose latine.

BIBLIOGRAPHIE

- BONEY, A. D. & E. B. WHITE, 1968. Phycoerythrins from some *Acrochaetium* species. *Nature*, **218** (5146) : 1068-1069.
- FELDMANN, J., 1954. Inventaire de la Flore marine de Roscoff. *Trav. Stn biol. Roscoff*, Suppl. 6, 152 p.

- FELDMANN, J., 1958. Le genre *Kylinia* Rosenvinge (Acrochaetiales) et sa reproduction. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **105** : 493-500.
- FELDMANN, J., 1962. The Rhodophyta order Acrochaetiales and its classification. *Ninth Pac. Sci. Congr. Bangkok, Proc.* 1957, **4** : 219-221.
- FELDMANN, J., 1967. Sur une Bangiophycée endozoïque (*Neevea repens* Batters) et ses affinités (Rhodophyta). *Blumea*, **15** : 25-29.
- HIROSE, H. & S. KUMANO, 1966. Spectroscopic studies on the phycoerythrins from Rhodophycean Algae with special reference to their phylogenetical relations. *Bot. Mag., Tokyo*, **79** : 105-113.
- KYLIN, H., 1956. *Die Gattungen der Rhodophyceen*. Lund, 673 p.
- LICHTLÉ, C., 1973. Ultrastructure du plaste de deux Rhodophycées *Rhodochorton purpureum* (Lightf). Rosenvinge et *Rhodothamniella floridula* (Dillwyn) J. Feldman. *C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **277** (D) : 1865-1868.
- O'HEOCHA, C. 1962. Phycobilins in : R. A. Lewin, *Physiology and Biochemistry of Algae*. N. Y. and London : 421-435.
- PAPENFUSS, G. F., 1945. Review of the *Acrochaetium-Rhodochorton* complex of the Red Algae. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **18** (14) : 299-334.
- PAPENFUSS, G. F., 1947. Further contributions toward an understanding of the *Acrochaetium-Rhodochorton* complex of the Red Algae. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **18** (19) : 433-447.
- SMITH, G.M. & G.J. HOLLENBERG, 1943. On some Rhodophyceae from the Monterey peninsula, California. *Am. J. Bot.*, **30** (3) : 211-222.
- TANAKA, T., 1951. The species of *Erythrotrichia* from Japan. *Acta phytotax. geobot.*, **14** (3) : 96-100.
- TANAKA, T., 1952. The systematic study of the Japanese Protofloridae. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, **2** (2) : 1-92, pl. 1-23.
- TOKIDA, J., 1935. Phycological observations. II On the structure of *Porphyra onoi* Ueda. *Trans. Sapporo nat. Hist. Soc.*, **14** (2) : 111-114.
- WOELKERLING, W. J., 1971. Morphology and Taxonomy of the *Audouinella* complex (Rhodophyta) in Southern Australia. *Aust. J. Bot.*, Suppl. ser. 1 : 1-91.

Reçu le 28 novembre 1977.

1958. A. 1958. In: *Journal of Documentation*, London, 13, 1, 1958, 1-10.
1959. J. 1959. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 71, 1, 1959, 1-10.
1960. J. 1960. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 72, 1, 1960, 1-10.
1961. J. 1961. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 73, 1, 1961, 1-10.
1962. J. 1962. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 75, 1, 1962, 1-10.
1963. J. 1963. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 77, 1, 1963, 1-10.
1964. J. 1964. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 79, 1, 1964, 1-10.
1965. J. 1965. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 81, 1, 1965, 1-10.
1966. J. 1966. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 83, 1, 1966, 1-10.
1967. J. 1967. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 85, 1, 1967, 1-10.
1968. J. 1968. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 87, 1, 1968, 1-10.
1969. J. 1969. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 89, 1, 1969, 1-10.
1970. J. 1970. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 91, 1, 1970, 1-10.
1971. J. 1971. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 93, 1, 1971, 1-10.
1972. J. 1972. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 95, 1, 1972, 1-10.
1973. J. 1973. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 97, 1, 1973, 1-10.
1974. J. 1974. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 99, 1, 1974, 1-10.
1975. J. 1975. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 101, 1, 1975, 1-10.
1976. J. 1976. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 103, 1, 1976, 1-10.
1977. J. 1977. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 105, 1, 1977, 1-10.
1978. J. 1978. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 107, 1, 1978, 1-10.
1979. J. 1979. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 109, 1, 1979, 1-10.
1980. J. 1980. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 111, 1, 1980, 1-10.
1981. J. 1981. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 113, 1, 1981, 1-10.
1982. J. 1982. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 115, 1, 1982, 1-10.
1983. J. 1983. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 117, 1, 1983, 1-10.
1984. J. 1984. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 119, 1, 1984, 1-10.
1985. J. 1985. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 121, 1, 1985, 1-10.
1986. J. 1986. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 123, 1, 1986, 1-10.
1987. J. 1987. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 125, 1, 1987, 1-10.
1988. J. 1988. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 127, 1, 1988, 1-10.
1989. J. 1989. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 129, 1, 1989, 1-10.
1990. J. 1990. The Rhodospirillum rubrum. *Journal of Bacteriology*, Washington, D.C., 131, 1, 1990, 1-10.

ASTROTOMA DRACHI,
NOUVELLE ESPÈCE BATHYALE
D'OPHIURIDE GORGONOCEPHALIDAE
DES ÎLES PHILIPPINES

par Alain GUILLE

Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins
Muséum National d'Histoire Naturelle
55, rue de Buffon, 75005 Paris

ABSTRACT

A new species of Ophiurid Gorgonocephalidae, *Astrotoma drachi*, is described from Philippine deep waters.

La campagne océanographique « Musorstom », organisée en mars 1976 par le Professeur J. FOREST au large de Manille (îles Philippines), a permis la récolte, dans l'étage bathyal, d'un nombre important de formes zoologiques nouvelles ou peu connues. Pourtant, la faune bathyale de cette région du monde avait fait l'objet de précédentes prospections, notamment lors des campagnes de l'Albatross. Plus généralement, l'étage bathyal est en effet le plus souvent ignoré par les campagnes océanographiques aux dépens des prospections côtières ou au contraire abyssales. Sa faune représente cependant un maillon fondamental dans la connaissance de la vie marine, dans l'évolution, illustré par la découverte d'exemples de « fossiles vivants » (FOREST et al., 1976); elle est, par ailleurs, d'une grande richesse et d'une grande diversité zoologique.

Ainsi, dans la collection d'Ophiurides rassemblées lors de cette campagne, et encore en cours d'étude, une forme nouvelle de Gorgonocephalidae a déjà été reconnue; elle est dédiée en respectueux et affectueux hommage à M. le Professeur P. DRACH.

Astrotoma drachi nov. sp.

ORIGINE. Campagne « Musorstom » aux îles Philippines, station 54, 13°55'N et 119°58'E, chalut à perche, 975-1 125 m de profondeur, 1 exemplaire.

DESCRIPTION.

Le diamètre du disque de l'unique exemplaire est de 15 mm; les bras, simples, sont très contournés; on peut estimer leur longueur à 20 cm environ. L'animal, à sec, est de couleur uniforme, beige très clair, presque blanc.

La face dorsale du disque (Pl. I, A) est marquée par la présence des boucliers radiaires sous forme de 10 côtes saillantes, divergentes, ne ménageant au centre du disque qu'un petit espace déprimé, circulaire, de diamètre égal à 2 mm environ. A la périphérie du disque, les espaces séparant les côtes d'une même paire et ceux séparant les côtes d'une paire différente sont subégaux, les uns et les autres plus ou moins profondément échancrés. Le disque est, par ailleurs, revêtu de petites plaques inégales, de forme irrégulière, la plupart déprimées, aplaties; d'autres sont plus ou moins bombées, se transformant ainsi en petits granules; ces derniers sont dispersés dans les espaces radiaires et interradiaires, mais sont plus nombreux sur les côtes saillantes ou à la périphérie du disque. Les côtes ou boucliers radiaires sont également ornés, dans les deux tiers proximaux de leur longueur, par une rangée, parfois double au départ, de 5 à 7 granules beaucoup plus développés en véritables tubercules coniques, à sommet émoussé marqué de fines aspérités. Le tiers distal des boucliers n'est plus orné que de gros granules, bien qu'à l'extrémité, à nouveau, un ou deux tubercules soient présents chez certains d'entre eux. Les granules de la périphérie du disque sont également plus développés, et, au centre de certains espaces interradiaires, on peut noter la présence d'un véritable piquant conique.

Le disque forme latéralement (Pl. I, D; Fig. 1A), entre les bras, de véritables faces verticales, concaves, d'une hauteur d'environ 5 mm, recouvertes de petites plaques aplaties et de nombreux petits

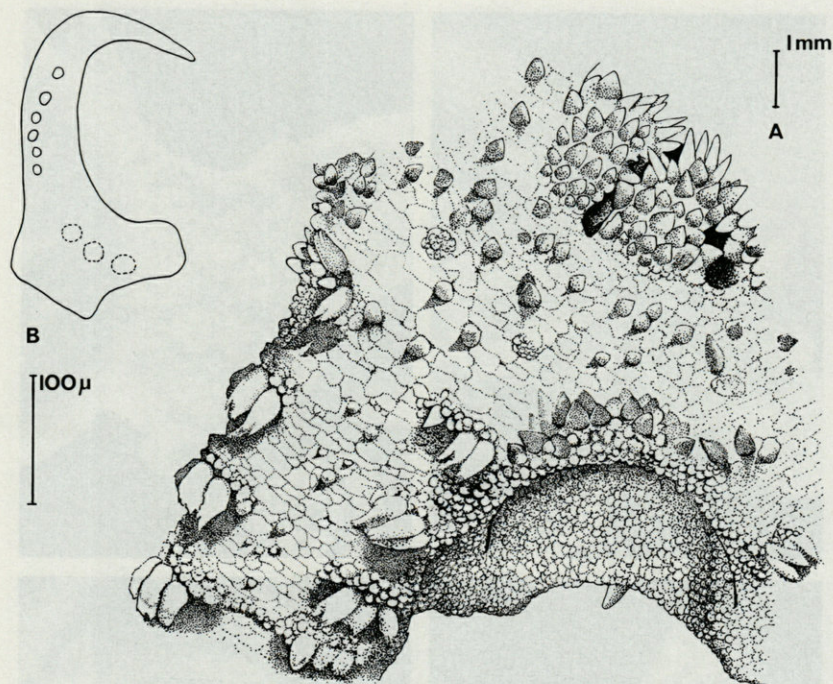


FIG. 1. — *Astrotoma drachi* nov. sp. A : détail de la face orale et du départ d'un bras; B : crochet de la face dorsale d'un bras au niveau du premier quart proximal de sa longueur (dessin de J. PARETIAS, technicienne C.N.R.S.-Muséum).

granules, les unes et les autres analogues à ceux de la face dorsale du disque. Les fentes génitales sont allongées et étroites, en forme de virgule, à bords renflés.

La face ventrale du disque (Pl. I, B; Fig. 1A) est plane et revêtue de plaques jointives, inégales, de plus grande taille que celles des faces dorsales et latérales. Parmi ces plaques sont dispersés de gros tubercules coniques, moins hauts mais plus pointus que ceux des côtes saillantes de la face dorsale. Ces tubercules sont plus nombreux, en deux ou trois rangées, à la périphérie des espaces interradiaires. Ils sont également groupés sur les angles des mâchoires dont on ne distingue pas l'organisation squelettique. Les dents sont spiniformes, allongées, parfois légèrement aplaties, en bouquet au sommet des mâchoires, sur plusieurs rangées latérales et verticales, mal définies. Au centre, et vers la périphérie d'un

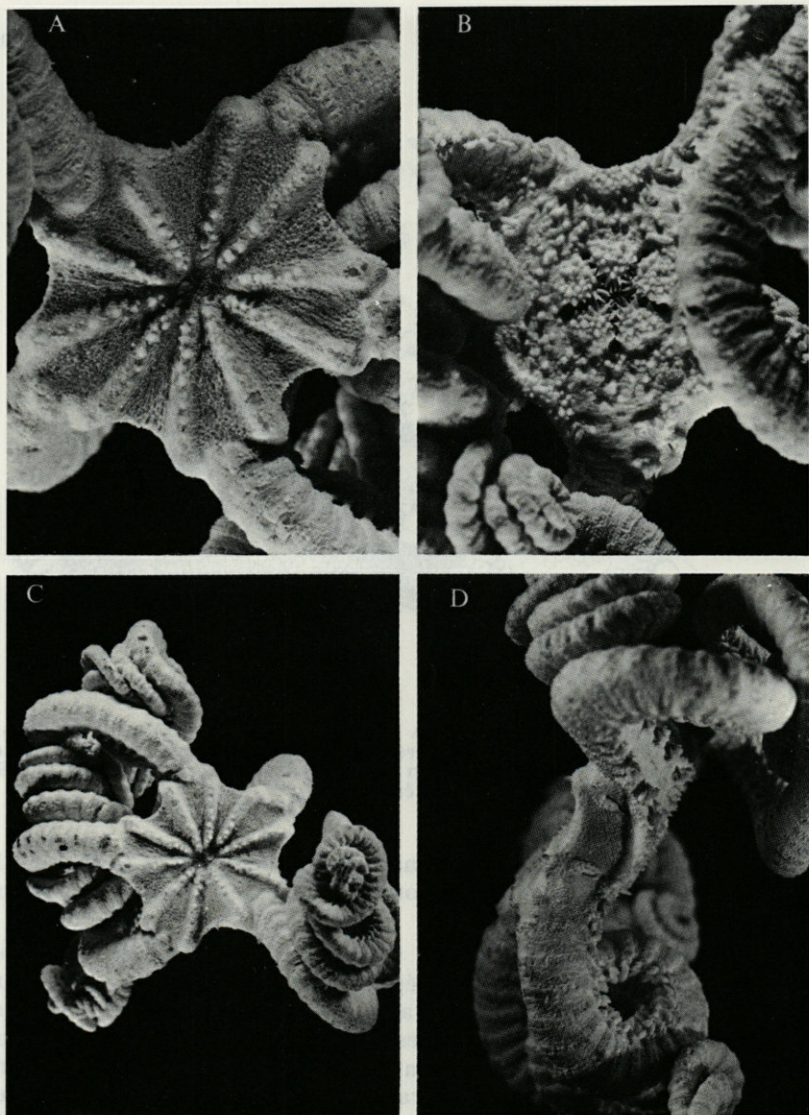


PLANCHE I

Astrotoma drachi nov. sp. A : vue dorsale du disque; B : vue ventrale du disque; C : vue dorsale du disque et des bras; D : vue latérale d'un interradius.

espace interradiaire, existe un seul madréporite, bien développé, subcirculaire, criblé d'environ une vingtaine de pores.

Les bras sont un peu plus hauts (environ 4 mm) que larges (environ 3 mm), à face ventrale plane, à hauts bords latéraux, à peine convexes, à face dorsale fortement convexe. Ils vont en s'aminçissant très régulièrement et sont très contournés parfois dès leur départ du disque. Les faces dorsales et latérales sont marquées d'annulations correspondant à une double rangée, alternante et opposée, de crochets. Ceux-ci (Fig. 1B) sont simples, très petits (250 μ environ), plus développés cependant à proximité des piquants ventraux ou écailles tentaculaires. Les crochets sont précédés d'une double rangée de petits granules rendant plus visible chaque annulation. Les espaces entre ces annulations sont revêtus de petites plaques aplaties, irrégulières, séparées par de petits granules, ou, au contraire, s'anastomosant en une seule rangée, toujours simple. Vers l'extrémité du bras, les annulations deviennent moins nettes, les crochets et les granules plus développés.

Au début du bras (Fig. 1A), le revêtement de la face ventrale est continu avec celui du disque, constitué de plaques de forme irrégulière parmi lesquelles sont encore dispersés quelques tubercules coniques, de moins en moins développés. Avec l'allongement du bras, les plaques deviennent plus petites et ne sont plus accompagnées que de petits granules, combinaison analogue à celle des espaces radiaires et interradiaires de la face dorsale du disque. Le premier pore tentaculaire brachial est obturé par une écaille non dressée, subcirculaire, mamelonnée, à bord festonné. Le second pore tentaculaire est marqué par un ou deux piquants (ou écailles); les suivants généralement de deux, parfois trois. Ces piquants, subégaux, sauf le troisième, quand il existe, le plus souvent plus petit, sont portés sur un mamelon formé d'un anas de granules plus ou moins développés. Ils sont massifs, égaux approximativement à l'espace inter-annulaire, dressés, aplatis dans leur moitié distale qui est terminée par deux ou plusieurs pointes peu marquées au début du bras. Avec l'allongement de celui-ci, l'une de ces pointes terminales se transforme progressivement en véritable crochet.

DISCUSSION

Cette Ophiure nouvelle appartient, dans le sous-ordre des Euryalae, à la famille des Gorgonocephalidae, par la présence d'une double rangée de crochets sur les faces dorsales et latérales des bras, par ses bras simples, non ramifiés, et ses crochets brachiaux

sans dents secondaires, au genre *Astrotoma*. Celui-ci n'est connu que de l'hémisphère austral, à large répartition bathymétrique dans l'Antarctique, du littoral au bathyal, et, au contraire, pratiquement uniquement bathyal dans le domaine indo-ouest-pacifique tropical.

Astrotoma drachi nov. sp. est proche de deux espèces du même genre, également récoltées dans la région des îles Philippines et, semble-t-il, connues par leur description originale à partir d'un unique exemplaire : *A. deficiens* (KOEHLER, 1922) et *A. manilense* Döderlein (1927). Ces deux formes sont, en outre, avec *A. drachi*, les seules espèces du genre où, sur la face dorsale du disque, la présence de tubercules, ou de petits piquants coniques, est limitée aux boucliers radiaires et, éventuellement, à la périphérie du disque. Ces trois espèces sont également caractérisées par la présence de boucliers radiaires en côtes saillantes, très distinctes. Les tubercules de la face dorsale du disque, chez *A. deficiens*, ou les petits piquants coniques, chez *A. manilense*, sont cependant beaucoup plus nombreux que chez *A. drachi*. Le principal critère de distinction est, par ailleurs, le nombre de piquants brachiaux ou écailles tentaculaires : il est de quatre chez *A. deficiens* et *A. manilense* alors qu'*A. drachi* n'en porte généralement que deux, parfois trois. Enfin *A. deficiens* possède des dents également spiniformes mais arrondies au sommet, aplaties et pourvues d'une rainure ventrale, alors que chez *A. manilense*, les dents sont analogues à celles d'*A. drachi* mais plus petites, et il existe, par ailleurs, de nombreuses papilles buccales, petites et spiniformes.

RÉSUMÉ

Une nouvelle espèce d'Ophiuride Gorgonocephalidae, *Astrotoma drachi*, est décrite des eaux profondes des îles Philippines.

BIBLIOGRAPHIE

- DÖDERLEIN, L., 1927. Indopacifische Euryalae. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, 31 (6) : 1-105.
- FOREST, J., M. de SAINT-LAURENT & F. A. CHACE, 1976. *Neoglyphea inopinata* : A Crustacean "Living Fossil" from the Philippines. *Science*, 192 : 884.
- KOEHLER, R., 1922. Ophiurans of the Philippine seas. *Bull. U.S. natn. Mus.*, 100 (5) : 486 p.

Reçu le 15 août 1978.

**ACTION DU pH ET DE LA TEMPÉRATURE
SUR L’AFFINITÉ POUR L’OXYGÈNE
DE L’HÉMOGLOBINE D’*ARENICOLA MARINA* (L.),
ANNÉLIDE POLYCHÈTE (1)**

par André TOULMOND *

*Laboratoire de Zoologie, Université Pierre et Marie Curie, Paris;
Station Biologique de Roscoff;
Laboratoire de Physiologie Respiratoire, C.N.R.S., Strasbourg, France*

ABSTRACT

The oxygen affinity of a respiratory pigment changes with temperature and blood pH. Moreover, in poikilotherms, *in vivo*, blood pH is also temperature dependent. The effects of pH and temperature changes on the oxygen affinity of an extracellular hemoglobin were studied in the lugworm, *Arenicola marina* (L.). The possible consequences of these effects on blood oxygen transport are discussed.

Le sang de l’Arénicole, *Arenicola marina* (L.), contient un pigment respiratoire dont le poids moléculaire élevé (ca 3. 10⁶ daltons, SVEDBERG et ERIKSSON-QUENSEL, 1933) est caractéristique des hémoglobines extracellulaires si fréquentes chez les Annélides (FOX et VEVERS, 1960; FLORKIN, 1969; MANGUM, 1976 a). Longtemps

(*) Laboratoire de Zoologie, Université Pierre et Marie Curie, Bâtiment A, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05, France.

(1) Cet article est dédié à Monsieur le Professeur Pierre DRACH, à l’occasion de son jubilé scientifique, le 23 mars 1978.

contesté (WELLS, 1966), le rôle joué par l'hémoglobine d'Arénicole dans le transport de l'oxygène est maintenant parfaitement établi (KRÜGER, 1960; TOULMOND, 1973, 1975; MANGUM, 1976 b). Cette hémoglobine manifeste une très grande affinité pour l'oxygène : mesurée dans le sang entier, à 15 °C et à pH = 7,5, la pression partielle d'oxygène correspondant à la demi-saturation des molécules de pigment, P_{50} , ne dépasse pas 2 torr.

Cette affinité est susceptible de varier en fonction de plusieurs facteurs. L'action de deux de ces facteurs, pH et concentration du sang en sels, a déjà été étudiée chez l'Arénicole. Aux valeurs physiologiques de pH, l'affinité est d'autant plus faible que la concentration du sang en protons est plus forte, c'est-à-dire que le pH du sang est plus acide (TOULMOND, 1970; WEBER, 1972). Inversement, cette affinité est d'autant plus grande que la concentration du sang en sels, et plus spécialement en cations divalents Ca^{++} et Mg^{++} , est plus élevée (EVERAARTS et WEBER, 1974).

Un troisième facteur est susceptible de modifier de façon importante l'affinité d'un pigment respiratoire pour l'oxygène. La fixation d'une molécule de ce gaz est une réaction exothermique correspondant, chez la plupart des hémoglobines de Vertébrés, à la libération de 9 à 14 kcal (ROSSI-FANELLI, ANTONINI et CAPUTO, 1964). L'affinité d'un pigment pour l'oxygène est donc d'autant plus faible que la température est plus élevée. Chez l'Arénicole, d'après une analyse succincte de WEBER (1972), la température n'aurait que peu d'effet sur l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène, la chaleur apparente d'oxygénation de la molécule de pigment, ΔH , étant de l'ordre de $-5,3 \text{ kcal.mole}^{-1}$ entre 10 et 15 °C. Il nous a semblé intéressant de reprendre cette analyse. En effet, les résultats de WEBER ont été obtenus *in vitro* et à pH constant. Or, on sait que chez les Poïkilothermes, *in vivo*, les variations de la température ambiante se traduisent par des réajustements importants de l'équilibre acide-base du sang (RAHN, REEVES et HOWELL, 1974, 1975). En plus de son effet propre sur l'affinité du pigment pour l'oxygène, la température est donc susceptible de moduler l'action de l'un des deux autres facteurs agissant sur cette affinité, le pH. La présente étude a été réalisée en tenant compte de cette possibilité.

I. — MATÉRIEL ET MESURES

Les Arénicoles utilisées ont été récoltées à la sortie du Vieux-Port de Roscoff (Nord-Finistère, France) et conservées au laboratoire, à 15-16 °C, en eau de mer courante constamment aérée. Le prélèvement

du sang prébranchial a été effectué sur les animaux non anesthésiés, par ponction dans le vaisseau ventral (ASHWORTH, 1904) à l'aide de micropipettes en verre. Le sang obtenu a été centrifugé à faible vitesse et à 4 °C pendant 10 minutes, de manière à éliminer les leucocytes.

Les valeurs de pH ont été mesurées à l'aide d'une microélectrode thermostatée (Radiometer type G299A) et d'un pH-mètre Radiometer type PHM 72. L'étalonnage de l'électrode a été effectué, pour chacune des températures, à l'aide de tampons phosphates (Radiometer S1500 et S1510).

Les valeurs de S_{O_2} , pourcentage de saturation de l'hémoglobine, ont été déterminées selon une technique décrite par ailleurs (TOULMOND, 1973). Les mesures de P_{O_2} requises par cette technique ont été réalisées à l'aide d'une électrode à oxygène thermostatée (Radiometer type E5046/0).

Les valeurs de P_{vCO_2} , pression partielle de CO_2 dans le sang prébranchial, ont été mesurées en utilisant la méthode d'ASTRUP (1956).

Les phases gazeuses d'équilibration, de compositions connues, ont été réalisées à partir de gaz purs, à l'aide de pompes Wösthoff.

II. — PROTOCOLES EXPÉRIMENTAUX

L'action du pH et de la température sur l'affinité de l'hémoglobine d'Arénicole pour l'oxygène a été analysée dans deux situations expérimentales différentes.

1) Situation « *in vitro* » : un échantillon unique de sang prébranchial a été constitué par prélèvement chez des animaux naturellement acclimatés à 15-16 °C. Les valeurs de P_{50} , mesure de cette affinité, ont été mesurées à 5-10-15 et 25 °C sur des fractions aliquotes de cet échantillon. Ces fractions ont été équilibrées, pendant 30 minutes, dans un microtonomètre Radiometer BMS2, contre des phases gazeuses de P_{CO_2} connu (0,3-2-4-7-10 ou 20 torr). La valeur de P_{O_2} dans ces phases gazeuses a été calculée de manière à obtenir, pour chaque température et pour chaque P_{CO_2} , deux ou trois valeurs de S_{O_2} aussi peu différentes que possible de 50 %. Les valeurs correspondantes de pH ont été mesurées. Les valeurs de P_{50} et pH_{50} (correspondant à $S_{O_2} = 50\%$) ont été obtenues par interpolation graphique linéaire.

2) Situation « *in vivo* » : huit échantillons de sang prébranchial ont été prélevés chez des animaux expérimentalement acclimatés pendant 96 heures (voir TOULMOND, 1977 b) à huit températures différentes (5,3-6,5-7,5-10,5-14,1-18,2-22 et 25,7 °C). Les me-

sures de P_{50} et pH_{50} ont été effectuées à ces températures, P_{CO_2} dans la phase gazeuse d'équilibration étant égal à P_{vCO_2} , pression partielle de CO_2 mesurée *in vivo* dans le sang prébranchial des animaux acclimatés.

III. — RÉSULTATS

Les résultats correspondant à la situation *in vitro* apparaissent dans le tableau I et dans la figure 1, qui montrent l'effet du pH et de la température sur l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène : pour une même température, les valeurs de P_{50} sont d'autant plus élevées que le pH est plus acide. L'affinité du pigment diminue donc en même temps que le pH et dans des proportions sur lesquelles la température semble n'avoir que peu d'influence ($\Delta \log P_{50} / \Delta pH$ compris entre $-0,73$ et $-1,08$ pour t compris entre 5 et 25 °C). Dans l'intervalle de pH considéré, qui correspond à l'intervalle de pH physiologique (TOULMOND, 1973), et quelle que soit la température, l'hémoglobine d'Arénicole présente donc un effet Bohr « normal » tout à fait classique.

L'effet de la température se manifeste par une translation verticale des droites de régression le long de l'axe des ordonnées quand la température augmente (Fig. 1). La figure 2, obtenue à

TABLEAU I

Variations de $\log P_{50}$ et de pH_{50} en fonction de la température et de la pression partielle de CO_2 , P_{CO_2} , dans la phase gazeuse d'équilibration. Régressions calculées par la méthode des moindres carrés.
 r = coefficient de corrélation.

P_{CO_2} torr	Température, °C							
	5		10		15		25	
	$\log P_{50}$	pH_{50}	$\log P_{50}$	pH_{50}	$\log P_{50}$	pH_{50}	$\log P_{50}$	pH_{50}
0,3	- 0,10	7,61	0,19	7,53	0,34	7,46	0,64	7,29
2	- 0,05	7,55	0,24	7,50	0,41	7,42	0,66	7,28
4	0,03	7,50	0,30	7,43	0,45	7,37	0,69	7,26
7	0,26	7,38	0,36	7,36	0,52	7,30	0,76	7,19
10	0,28	7,31	0,44	7,29	0,59	7,25	0,79	7,14
20	0,38	7,11	0,57	7,14	0,66	7,12	0,83	7,03
Régression	$\log P_{50} = -1,08 \text{ pH}_{50} + 8,13$ ($r = -0,976$)		$\log P_{50} = -0,96 \text{ pH}_{50} + 7,41$ ($r = -0,998$)		$\log P_{50} = -0,96 \text{ pH}_{50} + 7,52$ ($r = -0,997$)		$\log P_{50} = -0,73 \text{ pH}_{50} + 5,99$ ($r = -0,964$)	

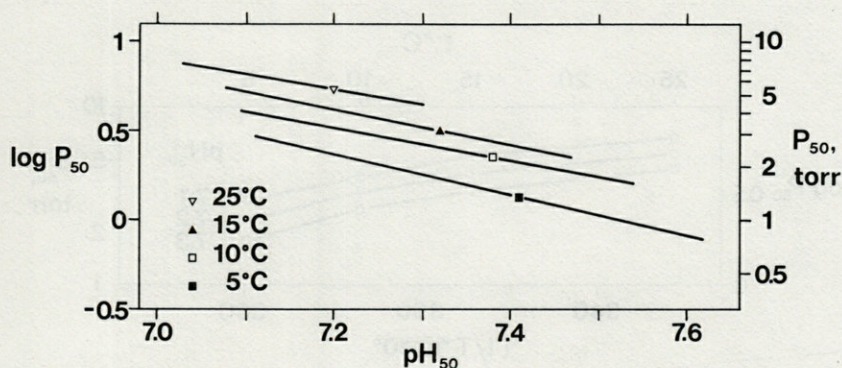


FIG. 1. — Influence de pH sur l'affinité pour l'oxygène (P_{50}) de l'hémoglobine d'*Arenicola marina* (P_{50} = pression partielle d'oxygène pour laquelle le pigment respiratoire est à demi saturé). Mesures effectuées à 5, 10, 15 et 25 °C sur du sang entier prélevé chez des animaux naturellement acclimatés à 15-16 °C ("acclimatization temperature", SCHMIDT-NIELSEN, 1975, p. 283). Pour chaque température, les variations de pH sont dues à des variations de la pression partielle de CO_2 dans la phase gazeuse d'équilibration ($P_{CO_2} = 0,3-2-4-7-10$ et 20 torr). Paramètres des droites de régression calculés par la méthode des moindres carrés : la pente de ces droites, $\Delta \log P_{50} / \Delta pH$, est la mesure du coefficient de Bohr moyen dans l'intervalle de pH considéré (voir texte et Tableau I).

partir des données du tableau I et de la figure 1, montre que, à pH constant, l'affinité du pigment respiratoire pour l'oxygène diminue fortement lorsque la température augmente. La même observation peut être faite lorsque les variations de l'affinité sont mesurées à valeur constante de P_{CO_2} , pression partielle de CO_2 dans la phase d'équilibration (Fig. 3). On notera cependant que dans ces conditions, pour une variation identique de P_{CO_2} , la variation d'affinité est d'autant plus forte que la température est plus basse.

Dans les deux cas, la chaleur apparente d'oxygénation de l'hémoglobine d'Arénicole, ΔH , a été calculée en utilisant l'équation de VAN'T HOFF modifiée (WYMAN, 1964) :

$$\Delta H = 2,303 R \Delta \log P_{50} / \Delta(T^{-1})$$

dans laquelle

R = constante des gaz parfaits

et T = température absolue, en °K.

On voit que ΔH varie avec l'intervalle de température considéré, étant plus élevé pour t compris entre 5 et 10 °C que pour t compris entre 15 et 25 °C. D'une manière générale, ΔH est également plus élevé lorsqu'il est mesuré à valeur constante de P_{CO_2} dans la phase

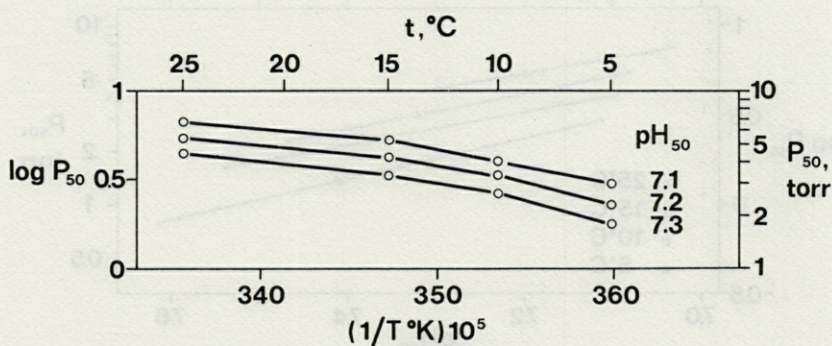


FIG. 2. — Influence de la température sur l'affinité pour l'oxygène (P_{50}) de l'hémoglobine d'*Arenicola marina*. Valeurs de P_{50} obtenues graphiquement à partir des courbes de la figure 1 et comparées à pH constant. La pente des courbes ($\log P_{50}$) vs (T^{-1}) mesure, à une constante près, la valeur de ΔH , chaleur apparente d'oxygénation de la molécule de pigment (voir texte et Tableaux I et II).

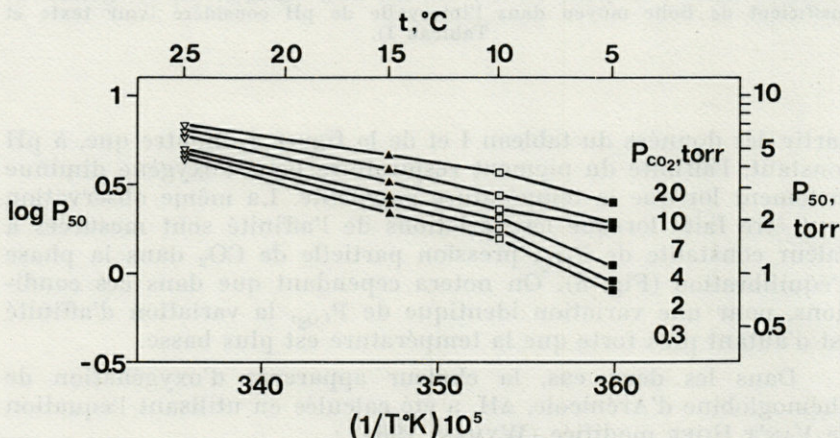


FIG. 3. — Influence de la température sur l'affinité pour l'oxygène (P_{50}) de l'hémoglobine d'*Arenicola marina*. Valeurs de P_{50} tirées de la figure 1 et comparées à valeur constante de P_{CO_2} dans la phase gazeuse d'équilibration. La pente des courbes ($\log P_{50}$) vs (T^{-1}) mesure, à une constante près, la valeur de ΔH , chaleur apparente d'oxygénation de la molécule de pigment (voir texte et Tableau II).

gazeuse d'équilibration que lorsqu'il est mesuré à valeur constante de pH du sang (Tab. II).

Les résultats correspondants à la situation « *in vivo* » apparaissent dans le tableau III et dans les figures 4 et 5. Les valeurs de P_{50} , mesurées sur le sang d'animaux expérimentalement acclimatés à diverses températures, correspondent à une situation mixte dans laquelle varient à la fois pH et P_{CO_2} (Tabl. III). Dans ces conditions, la valeur moyenne de ΔH calculée pour des valeurs de t comprises

TABLEAU II

Valeurs de ΔH , chaleur apparente d'oxygénation de l'hémoglobine d'*Arenicola marina*, calculées, pour les intervalles de température considérés, à pH constant (donnée de la figure 2), à P_{CO_2} constant (données de la figure 3), à pH et P_{CO_2} variables (données de la figure 5 et du tableau III).

Intervalle de température considéré °C	5 - 10	10 - 15	15 - 25	5,3 - 25,7
ΔH , $\frac{\text{Kcal}}{\text{mole}}$	7,1	- 8,9	- 9,0	- 3,9
pH = cte	7,2	- 11,5	- 7,5	- 4,3
(Fig. 2)	7,3	- 12,2	- 7,5	- 4,7
$\overline{\Delta H}$		- 10,8	- 8,0	- 4,3
ΔH , $\frac{\text{Kcal}}{\text{mole}}$	0,3	- 15,7	- 11,2	- 11,8
P_{CO_2} = cte	2	- 20,9	- 12,7	- 9,8
(Fig. 3)	4	- 19,4	- 11,2	- 9,4
	7	- 7,2	- 11,9	- 9,4
	10	- 11,5	- 11,2	- 7,9
	20	- 13,7	- 6,7	- 6,7
$\overline{\Delta H}$		- 12,6	- 9,3	- 7,9
ΔH , $\frac{\text{Kcal}}{\text{mole}}$				
<i>in vivo</i> (pH et P_{CO_2} variables)				- 11,4
(Fig. 5)				

TABLEAU III

Variations de $\log P_{50}$ et de pH_{50} mesurées sur le sang d'animaux expérimentalement acclimatés aux températures indiquées pendant 96 heures. Mesures effectuées à ces températures. P_{vCO_2} = pression partielle de CO_2 dans la phase gazeuse d'équilibration = pression partielle de CO_2 dans le sang prébranchial des animaux acclimatés (TOULMOND, 1977 b).

Température d'acclimatation et de mesure °C	$\log P_{50}$	pH_{50}	P_{vCO_2} <i>in vivo</i> torr
5,3	- 0,02	7,59	0,64
6,5	0,04	7,57	1,64
7,5	0,10	7,56	1,26
10,5	0,22	7,51	1,22
14,1	0,29	7,46	0,54
18,2	0,43	7,38	0,86
22,0	0,52	7,33	1,70
25,7	0,61	7,28	1,46

entre 5,3 et 25,7 °C est élevée (ca — 11,4 kcal . mole⁻¹, tabl. II). Cette valeur de ΔH apparaît plus proche de celles calculées, « *in vitro* », à pH variable et P_{CO_2} compris entre 0,3 et 2 torr (Fig. 5, zone hachurée), que de celles calculées, également « *in vitro* », mais à valeur constante de pH (Fig. 5, courbe A).

IV. — DISCUSSION

1. ACTION DU pH SUR L'AFFINITÉ.

L'hémoglobine extracellulaire d'*Arenicola marina* manifeste une très forte affinité pour l'oxygène (BARCROFT et BARCROFT, 1924; WOLVEKAMP et VREEDE, 1941; ELIASSEN, 1955; JONES, 1955), ce qui se traduit par des valeurs de P_{50} qui comptent parmi les plus faibles jamais mesurées chez les Annélides (MANGUM, 1976 a).

Cette affinité varie de manière appréciable avec le pH du sang. C'est « l'effet Bohr », dû à la compétition, de type allostérique hétérotropique, existant entre les molécules d'oxygène et les protons vis-à-vis de la molécule de pigment (SIGGAARD-ANDERSEN et GARBY, 1973). Les résultats exposés ci-dessus confirment l'existence, chez *Arenicola marina*, d'un effet Bohr déjà mis en évidence antérieurement *in vitro* (WEBER, 1970, 1972; TOULMOND, 1970) et dont la signification physiologique *in vivo* a été démontrée par ailleurs (TOULMOND, 1973). La valeur absolue du coefficient de Bohr, $\Delta \log P_{50} / \Delta \text{pH}$, permet une évaluation quantitative de cet effet Bohr. Chez *Arenicola marina*, cette valeur est élevée, comprise entre $-0,73$ (5°C) et $-1,08$ (25°C). La comparaison statistique de ces deux coefficients montre que leur différence n'est que faiblement significative ($P = 10\%$). On peut en conclure que l'effet de la température sur le coefficient de Bohr est faible chez *Arenicola marina*. Du point de vue adaptatif, un effet Bohr important quelle que soit la température, favorisant la libération de l'oxygène au niveau des tissus, peut être considéré comme avantageux pour une espèce intertidale eurytherme comme l'Arénicole, soumise pendant la marée basse à des périodes anoxiques conduisant à une acidose respiratoire et métabolique (TOULMOND, 1973). On notera que chez des espèces voisines, infralittorales et supposées sténothermes (*Abarenicola claparedei* Levinsen et *Arenicolides branchialis* Audouin et M. Edwards), les valeurs du coefficient de Bohr sont beaucoup plus faibles, de l'ordre de $-0,30$ (WEBER, 1972).

2. ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR L'AFFINITÉ.

L'action directe de la température sur l'affinité est évidente et importante. Lorsque la température augmente, l'affinité du pigment pour l'oxygène diminue, ce qui se manifeste par une translation verticale des droites ($\log P_{50}$) vs (pH_{50}) le long de l'axe des ordonnées. On peut quantifier cette action en calculant la chaleur apparente d'oxygénation de la molécule d'hémoglobine, ΔH , mesurée à un facteur constant près par la pente de la courbe ($\log P_{50}$) vs (T^{-1}) (Fig. 2, 3 et 5). Cette chaleur d'oxygénation est négative, ce qui traduit bien le caractère exothermique de la réaction. Calculées à partir des données obtenues *in vitro*, soit à valeur constante de pH, soit à valeur constante de P_{CO_2} , et pour les trois intervalles de température considérés (Tabl. II), les valeurs de ΔH sont très différentes et comprises entre $-20,9$ et $-3,9$ kcal . mole $^{-1}$, valeurs extrêmes. D'après ces données on peut conclure que l'effet de la température sur l'affinité du pigment pour l'oxygène, mesuré *in vitro* sur un échantillon de sang de composition constante, est

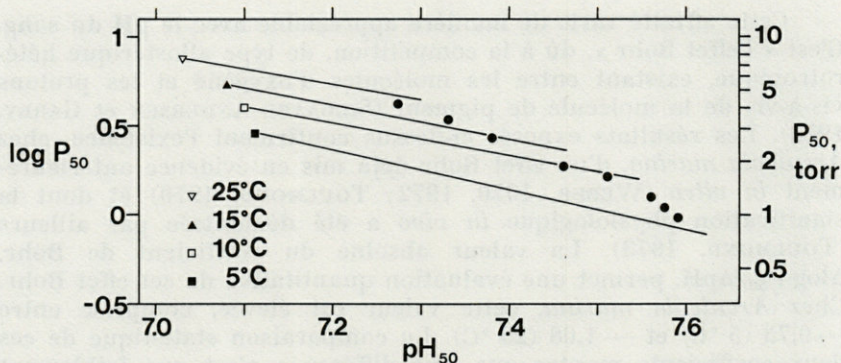


FIG. 4. — Influence de pH sur l'affinité pour l'oxygène (P_{50}) de l'hémoglobine d'*Arenicola marina*. Sur la famille de droites de la figure 1 on a reporté les valeurs de P_{50} mesurées sur le sang d'animaux expérimentalement acclimatés pendant 96 heures (« acclimation température », SCHMIDT-NIELSEN, 1975, p. 283) à diverses températures comprises entre 5,3 (extrême droite) et 25,7 °C (extrême gauche). Mesures effectuées à la température d'acclimation. Pour chaque température, la valeur de P_{CO_2} dans la phase gazeuse d'équilibration (comprise entre 0,54 et 1,70 torr), est égale à celle qui a été mesurée dans le sang *in vivo* (Tabl. III).

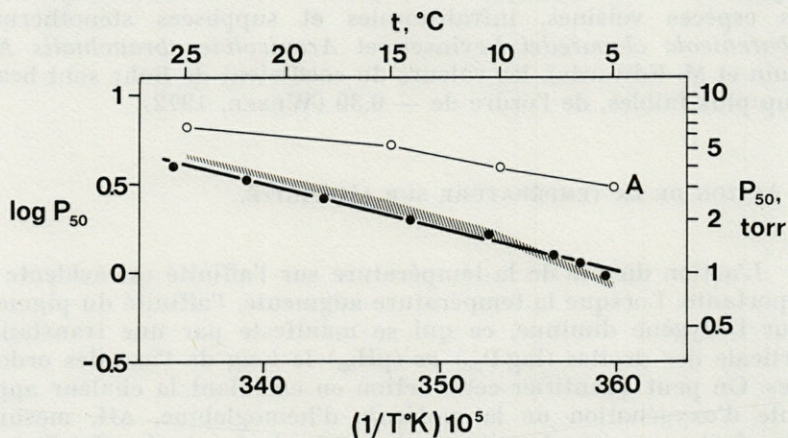


FIG. 5. — Influence de la température sur l'affinité pour l'oxygène (P_{50}) de l'hémoglobine d'*Arenicola marina*. Valeurs de P_{50} mesurées sur le sang d'animaux expérimentalement acclimatés pendant 96 heures (« acclimation température », SCHMIDT-NIELSEN, 1975, p. 283) à diverses températures comprises entre 5,3 et 25,7 °C. Mesures effectuées à la température d'acclimation. Pour chaque point, la valeur de P_{CO_2} dans la phase gazeuse d'équilibration est égale à celle qui a été mesurée *in vivo* (Tabl. III). La pente de la droite de régression mesure, à une constante près, la valeur moyenne « physiologique » de ΔH , chaleur apparente d'oxygénation de la molécule de pigment travaillant, *in vivo*, à valeurs de pH et P_{CO_2} variables (v. Tabl. III). A titre de comparaison : courbe A : variations de P_{50} pour pH = 7,1 = constante (Fig. 2); surface hachurée : variations de P_{50} pour P_{CO_2} compris entre 0,3 et 2 torr (Fig. 3).

d'autant plus faible *i*) que le pH est plus acide, *ii*) que P_{CO_2} est plus élevé, *iii*) que la température est plus élevée, cette dernière conclusion étant en contradiction avec les résultats de WEBER (1972) d'après lesquels ΔH ne varie pas avec la température ($\Delta H = -5,3 \text{ kcal} \cdot \text{mole}^{-1}$ entre 5 et 20 °C). Cette discordance n'est cependant pas très surprenante compte tenu de ce que représente ΔH et compte tenu de la manière dont ce paramètre est mesuré. Du point de vue thermodynamique, ΔH constitue la somme algébrique d'un nombre indéterminé de variables pour la plupart dépendantes et comprenant, non seulement la chaleur réelle d'oxygénation ΔH_0 , mais aussi la chaleur de dissolution de l'oxygène, les chaleurs d'ionisation des radicaux « oxygen linked » responsables de la libération des protons de Bohr (WYMAN, 1948), les chaleurs d'ionisation des différents systèmes tampons présents dans le milieu et qui vont réagir avec ces protons (ROUGHTON, 1935). Dans le cas de l'hémoglobine d'*Arenicola marina*, ce dernier facteur est peut-être parmi les plus importants, compte tenu du pouvoir tampon particulier de ce pigment (TOULMOND, 1971, 1977 a). ΔH apparaît donc comme une somme de variables dont l'importance relative est susceptible de varier en raison de facteurs intrinsèques (origine du pigment) et extrinsèques. En particulier, comme ΔH varie avec le pH, il est d'usage de mesurer la chaleur d'oxygénation d'un pigment à pH constant et en l'absence de CO_2 . Malgré ces précautions, la comparaison des chaleurs apparentes d'oxygénation de pigments respiratoires d'origine différente reste très délicate. De plus, la signification physiologique des valeurs ainsi mesurées apparaît assez douteuse. On sait en effet que, chez la plupart des animaux à respiration aquatique, les variations de la température ambiante induisent des changements appréciables du pH sanguin, la pression partielle de CO_2 restant faible et pratiquement constante (RANDALL et CAMERON, 1973; TOULMOND, 1977 b). Dans ces conditions, il nous est apparu utile d'évaluer un ΔH fonctionnel, calculé à partir des valeurs mesurées *in vivo* dans le sang d'animaux acclimatés à différentes températures (pH variable et P_{CO_2} compris entre 0,5 et 1,7 torr, Tabl. III). On trouve alors $\Delta H = -11,4 \text{ kcal} \cdot \text{mole}^{-1}$. Cette valeur n'est évidemment comparable à aucune de celles qui sont citées dans la littérature, puisqu'elle est mesurée à pH variable. Par contre, elle s'accorde très logiquement avec les valeurs de ΔH trouvées précédemment *in vitro*, lorsque P_{CO_2} est compris entre 0,3 et 2 torr (Fig. 5). Ces dernières valeurs ont donc en elles-mêmes une signification physiologique qui fait défaut aux valeurs de ΔH mesurées à pH constant.

On notera par ailleurs que les valeurs de P_{50} mesurées *in vivo* sont cohérentes avec celles qui ont été mesurées à diverses températures, *in vitro*, sur le sang d'animaux acclimatés à 15 °C (Fig. 4).

L'acclimatation n'a donc pas d'effet sur l'affinité du pigment respiratoire. Chez l'Arénicole, il semble donc qu'il n'y ait pas de régulation physiologique de cette affinité, contrairement à ce qui a pu être mis en évidence chez le crabe *Carcinus maenas* (TRUCHOT, 1975).

V. — CONCLUSIONS

Pour remplir efficacement son rôle de transporteur d'oxygène, un pigment respiratoire doit avoir une affinité variable pour ce gaz, telle qu'elle permette à la fois la fixation de l'oxygène au niveau des branchies ou des poumons (P_{50} minimum) et sa libération au niveau des tissus (P_{50} maximum). Chez l'Arénicole, les variations de P_{50} apparaissent uniquement liées à celles du pH, de la température et de la composition en ions du sang. Ce dernier facteur étant considéré comme constant, quelle peut être l'influence du pH et de la température sur le transport de l'oxygène par le sang ?

Lorsque la température augmente, au-dessus d'une température moyenne comprise entre 10 et 15 °C, l'affinité du pigment pour l'oxygène diminue. Aux températures les plus élevées (25 °C), cet effet thermodynamique tend à s'annuler, le phénomène étant renforcé par la chute correspondante du pH sanguin. Cependant, cette même chute du pH a pour effet propre de diminuer l'affinité du pigment. Au total, la fixation de l'oxygène au niveau des branchies est rendue plus difficile. Au contraire, au niveau des tissus, la libération de ce gaz est favorisée, l'effet Bohr étant très important et l'acidose respiratoire et métabolique maximale du fait d'un métabolisme accru.

Inversement, lorsque la température diminue, l'affinité du pigment pour l'oxygène augmente. Le phénomène est accentué par l'augmentation corrélative du pH sanguin. La fixation de l'oxygène au niveau des branchies est donc très favorisée. Aux températures les plus basses (entre 0 et 5 °C), l'affinité devient telle qu'on peut se demander si la libération de l'oxygène au niveau des tissus reste possible. En effet, à ces températures extrêmes, l'acidose doit diminuer considérablement du fait de l'augmentation de la solubilité du CO_2 et du fait de la réduction du métabolisme cellulaire. Dans ces conditions, l'effort Bohr, bien que potentiellement important, peut ne plus être fonctionnel. Le pigment reste alors saturé en oxygène dans toutes les parties du compartiment circulatoire et ne joue plus aucun rôle dans le transport de ce gaz.

Les données qui permettraient de tester ce double schéma sont peu abondantes. L'Arénicole, *Arenicola marina* (L.), est une espèce d'eaux tempérées à froides, très commune sur toutes les côtes de l'Atlantique Nord situées entre le 40° et le 75° parallèle. D'après WELLS (1963), la limite sud de son aire de répartition coïncide avec l'isotherme de 20 °C, température des eaux de surface en été. Cependant, la très forte mortalité qui peut être observée chez des Arénicoles élevées à 25,7 °C n'est pas due à une incapacité du pigment respiratoire à fixer l'oxygène au niveau des branchies : chez les survivants, l'hémoglobine contenue dans le sang prébranchial est saturée à 93 % (TOULMOND, 1977 b). A 15 °C, ce pourcentage varie entre 88 et 91 %, les deux tiers de l'oxygène consommé étant transportés sous forme d'oxyhémoglobine (TOULMOND, 1973, 1975). Par contre, il est possible qu'aux températures plus basses régnant par exemple en hiver dans la partie la plus septentrionale de l'aire de répartition de l'espèce, le pigment ne joue plus aucun rôle dans le transport de l'oxygène. D'après KRÜGER (1964), la demande métabolique en oxygène de l'Arénicole est divisée par quatre lorsque la température passe de 25 à 5 °C. En même temps, la solubilité de l'oxygène dans le sang est multipliée par 1,5. Dans ces conditions, il est possible que l'oxygène transporté du milieu extérieur vers les cellules sous forme dissoute suffise à satisfaire la demande. L'Arénicole illustrerait alors parfaitement l'hypothèse de MANGUM (1976 a) selon laquelle, en l'absence de régulation ventilatoire, circulatoire ou biochimique, les pigments respiratoires des Poïkilothermes aquatiques des régions tempérées ne peuvent fonctionner correctement comme transporteurs d'oxygène que pendant une partie de l'année.

RÉSUMÉ

L'action du pH et de la température sur l'affinité pour l'oxygène de l'hémoglobine extracellulaire d'*Arenicola marina* a été analysée dans deux situations expérimentales différentes : *i*) situation « *in vitro* », dans laquelle l'affinité a été mesurée dans diverses conditions de température et de pH, sur des fractions aliquotes d'un échantillon unique de sang prébranchial, prélevé chez des animaux naturellement acclimatés à 15-16 °C; *ii*) situation « *in vivo* », dans laquelle l'affinité a été mesurée sur huit échantillons de sang prébranchial prélevés chez des animaux expérimentalement acclimatés à huit températures différentes, les mesures d'affinité étant effectuées aux températures d'acclimatation et aux valeurs de P_{CO_2} observées *in vivo*.

Les résultats obtenus montrent que l'acclimatation n'a pas d'effet sur l'affinité du pigment. La température n'a que peu d'influence sur l'effet Bohr, qui est important à toutes les températures comprises entre 5 et 25 °C. L'effet propre de la température est par contre modulé par le pH : « *in vitro* », la valeur de ΔH , chaleur apparente d'oxygénation de la molécule de pigment, varie considérablement entre 5 et 25 °C, étant d'autant plus élevée que la température considérée est plus basse et que le pH est plus alcalin. Mesurée dans les conditions qui prévalent *in vivo*, c'est-à-dire à P_{CO_2} faible et constant et à pH variable, la valeur de ΔH est de l'ordre de $-11,4 \text{ kcal. mole}^{-1}$. L'influence possible des variations de l'affinité du pigment sur le transport de l'oxygène par le sang est analysée en fonction des données obtenues.

BIBLIOGRAPHIE

- ASHWORTH, J. H., 1904. *Arenicola* (The lug-worm). *L.M.B.C. Memoirs*, 11 : 1-188.
- ASTRUP, P., 1956. A simple electrometric technique for the determination of carbon dioxide tension in blood and plasma, total content of carbon dioxide in plasma and bicarbonate content in "separated" plasma at a fixed carbon dioxide tension (40 mm Hg). *Scand. J. clin. lab. Invest.*, 8 : 33-43.
- BARCROFT, J. & H. BARCROFT, 1924. The blood pigment of *Arenicola*. *Proc. R. Soc.*, B 96 : 28-42.
- ELIASSEN, E., 1955. The oxygen supply during ebb of *Arenicola marina* in the Danish Waddensea. *Univ. Bergen Arbok. Naturvitensk. Rekke*, 12 : 1-9.
- EVERAARTS, J. M. & R. E. WEBER, 1974. Effects of inorganic anions and cations on oxygen binding of haemoglobin from *Arenicola marina* (Polychaeta). *Comp. Biochem. Physiol.*, 48A : 507-520.
- FLORKIN, M., 1969. Respiratory proteins and oxygen transport. In : *Chemical Zoology*, edited by Florkin, M. & B. T. Scheer. Academic Press, New York and London. Vol. IV : Annelida, Echiura and Sipuncula : 111-134.
- FOX, H. M. & G. VEVERS, 1960. The nature of animal colors. Sidgwick and Jackson, London, 246 p.
- JONES, J. D., 1955. Observations on the respiratory physiology and on the haemoglobin of the polychaete genus *Nephtys* with special reference to *N. hombergii* (Aud. et M. Edw.). *J. exp. Biol.*, 32 : 110-125.
- KRÜGER, F., 1960. Zur Wirkungsweise des Hämoglobins. Versuche an *Arenicola*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)*, 23 : 348-351.

- KRÜGER, F., 1964. Versuche über die Abhängigkeit der Atmung von *Arenicola marina* (Annelides Polychaeta) von Grösse und Temperatur. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **10** : 38-63.
- MANGUM, C. P., 1976 a. Primitive respiratory adaptations. In : *Adaptation to the Environment: Physiology and Biochemistry of Marine Animals*, edited by Newell, R. C., Butterworths, London, p. 191-278.
- MANGUM, C. P. 1976 b. The oxygenation of hemoglobin in lugworms. *Physiol. Zool.*, **49** : 85-99.
- RAHN, H., REEVES R. B. & B. J. HOWELL, 1974. Intra and extracellular pH as a function of body temperature. *Proc. I.U.P.S. (New Delhi)*, **10** : 56-57.
- RAHN, H., REEVES R. B. & B. J. HOWELL, 1975. Hydrogen ion regulation, temperature and evolution. *Am. Rev. Respir. Disease*, **112** : 165-172.
- RANDALL, D. J. & J. N. CAMERON, 1973. Respiratory control of arterial pH as temperature changes in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Am. J. Physiol.*, **225** : 997-1002.
- ROSSI-FANELLI, A., ANTONINI E. & A. CAPUTO, 1964. Hemoglobin and myoglobin. *Advanc. Protein Chem.*, **19** : 73-222.
- ROUGHTON, F. J. W., 1935. Thermochemistry of the oxygen-hemoglobin reaction. I. Direct measurements of the heat of reaction under various conditions. *Biochem. J.*, **29** : 2604-2621.
- SCHMIDT-NIELSEN, K., 1975. *Animal Physiology. Adaptation and environment*. Cambridge University Press, 699 p.
- SIGGAARD-ANDERSEN, O. & L. GARBY, 1973. The Bohr effect and the Haldane effect. *Scand. J. clin. lab. Invest.*, **31** : 1-8.
- SVEDBERG, T. & I. B. ERIKSSON-QUENSEL, 1933. The molecular weight of erythrocrurin. *J. Am. chem. Soc.*, **55** : 2834-2841.
- TOULMOND, A., 1970. La fixation de l'oxygène par le sang chez l'Arénicole (*Arenicola marina* (L.), Annélide Polychète). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **270** : 1368-1371.
- TOULMOND, A., 1971. Sur une particularité du pouvoir tampon de l'hémoglobine d'Arénicole (*Arenicola marina* (L.), Annélide Polychète). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **272** : 3184-3187.
- TOULMOND, A., 1973. Tide-related changes of blood respiratory variables in the lugworm *Arenicola marina* (L.). *Respir. Physiol.*, **19** : 130-144.
- TOULMOND, A., 1975. Blood oxygen transport and metabolism of the confined lugworm *Arenicola marina* (L.). *J. exp. Biol.*, **63** : 647-660.
- TOULMOND, A., 1977 a. Temperature-induced variations of blood acid-base status in the lugworm, *Arenicola marina* (L.) : I. *In vitro* study. *Respir. Physiol.*, **31** : 139-149.
- TOULMOND, A., 1977 b. Temperature-induced variations of blood acid-base status in the lugworm, *Arenicola marina* (L.) : II. *In vivo* study. *Respir. Physiol.*, **31** : 151-160.
- TRUCHOT, J. P., 1975. Factors controlling the *in vitro* and *in vivo* oxygen affinity of the hemocyanin in the crab *Carcinus maenas* (L.). *Respir. Physiol.*, **24** : 173-189.

- WEBER, R. E., 1970. Relations between functional and molecular properties of annelid haemoglobins. Interaction between haems in the haemoglobin of *Arenicola marina* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, **35** : 179-189.
- WEBER, R. E., 1972. On the variation in oxygen binding properties of haemoglobins of lugworms (Arenicolidae, Polychaeta). *Proc. IIth Eur. mar. Biol. Symp. Venice, Italy, October 1970*. Piccin Ed., Padova : 231-243.
- WELLS, G. P., 1963. Barriers and speciation in lugworms (Arenicolidae, Polychaeta). *Publs Syst. Ass.*, **5** : 79-98.
- WELLS, G. P., 1966. The lugworm (*Arenicola*). A study in adaptation. *Neth. J. Sea Res.*, **3** : 294-313.
- WOLVEKAMP, H. P. & M. C. VREEDE, 1941. On the gas binding properties of the blood of the lugworm (*Arenicola marina* L.). *Archs néerl. Physiol.*, **25** : 265-276.
- WYMAN, J., 1948. Heme proteins. *Advanc. Protein Chem.*, **4** : 407-531.
- WYMAN, J., 1964. Linked functions and reciprocal effects in hemoglobin : a second look. *Advanc. Protein Chem.*, **19** : 223-286.

Reçu le 21 novembre 1977.

Note ajoutée sur épreuves (5 novembre 1980).

Depuis l'acceptation de notre manuscrit, nous avons eu connaissance de plusieurs résultats nouveaux concernant la valeur de ΔH , chaleur apparente d'oxygénation de l'hémoglobine de plusieurs espèces d'Arenicolidés.

MANGUM, C.P., 1978 (Communication personnelle) trouve chez *Arenicola cristata* des valeurs de ΔH comprises entre $-4,9$ et $-13,3$ kcal. mole⁻¹ pour des températures comprises entre 6 et 21 °C. D'après ces résultats, la valeur absolue de ΔH est d'autant plus élevée que la température est plus basse.

RASMUSSEN, K.K. et R.E. WEBER, 1979, *Ophelia*, **18** : 151-170, confirment les résultats déjà cités de WEBER (1972). D'après ces auteurs, chez *Arenicola marina*, ΔH est constant (-6 kcal. mole⁻¹ entre 5 et 20 °C.

WELLS, R.M.G., 1980 (Communication personnelle) trouve que chez l'espèce néo-zélandaise *Abarenicola affinis*, ΔH est constant ($-8,6$ kcal. mole⁻¹) entre 15 et 25 °C.

Tous ces résultats ont été obtenus *in vitro*, à pH constant, et doivent être comparés aux valeurs de ΔH que nous avons mesurées dans des conditions similaires (Fig. 2, Tabl. II). Cette comparaison conduit à opposer nos résultats et ceux de MANGUM aux résultats de RASMUSSEN, WEBER et WELLS. Cette opposition est peut-être réelle. Elle peut aussi résulter simplement du fait que RASMUSSEN, WEBER et WELLS donnent une valeur moyenne de ΔH , calculée pour un seul intervalle de température. Dans ces conditions, ΔH ne peut être que constant, quelle que soit la température, et sa valeur ne peut être que moyenne,

comprise par exemple entre les valeurs extrêmes trouvées par MANGUM ($-4,9$ et $-13,3$ kcal. mole $^{-1}$) et par nous-même ($-4,3$ et $-10,8$ kcal. mole $^{-1}$).

En définitive, ces résultats confirment certaines de nos conclusions : 1) il est difficile de comparer des valeurs de ΔH mesurées par des auteurs différents; 2) il est hasardeux de déduire de ces valeurs, obtenues *in vitro* et à pH constant, des conclusions d'ordre physiologique et concernant l'influence, *in vivo*, de la température sur le transport de l'oxygène par le pigment respiratoire; 3) de telles conclusions ne peuvent être utilement tirées que de l'analyse de valeurs de ΔH mesurées *in vivo*, dans des conditions de pH et P_{CO_2} physiologiques ou, à la rigueur, de valeurs de ΔH mesurées *in vitro* mais à valeur constante et physiologique de P_{CO_2} (Fig. 5).

**AXE CHROMOSOMIQUE ET DIVISION
CHEZ *PROROCENTRUM MICANS* E.,
DINOFLAGELLÉ LIBRE**

par Marie-Odile SOYER

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

An early maximum DNA-synthesis period has been found in the free-living dinoflagellate *Prorocentrum micans*, after tritiated-Thymidine-methyl labelling. After two hours, in G₂-phase or early prophase, an intrachromosomal axis and a perceptible disorganization of the chromosomic fibers appear. The axis is fairly circular; it contains fibrillo-granular material different from the nucleoplasmic components. At the later prophase, the cylindrical axis disappears and the chromosome is splitted in two longitudinal parts of lower diameter.

The hypothetical role of axis is dual: metabolic and structural. It facilitates gliding on one another of the replicated chromosomic DNA-fibers during the chromosomic division.

INTRODUCTION

La division nucléaire chez le Dinoflagellé libre photosynthétique *Prorocentrum micans* E. possède un certain nombre de particularités propres aux Péridiniens en général et quelques autres qui lui sont spécifiques. Les premières, bien connues maintenant sont la persistance de l'enveloppe nucléaire (DODGE, 1973; KUBAI et RIS, 1969; SOYER, M.O., 1971, 1972) et la condensation permanente des

chromosomes pendant et en dehors des cycles de division dinomitotiques (SOYER, M.O. et HAAPALA, 1974; LIVOLANT et BOULIGAND, 1978), l'attachement, télomérique en général, des chromosomes au feuillet interne de l'enveloppe nucléaire (KUBAI et RIS, 1969) au moment de la réplication du DNA (SIGEE, 1976; FILFILAN et SIGEE 1977) sans l'intervention d'hétérochromatine centromérique (HAAPALA et M.O. SOYER, 1974), la présence d'un fuseau mitotique externe à l'enveloppe nucléaire, avec chez quelques espèces seulement des contacts directs entre microtubules et centromères matérialisés à l'extérieur de l'enveloppe nucléaire (RIS et KUBAI, 1974; OAKLEY et DODGE, 1974; CACHON et CACHON, 1977).

Chez *Prorocentrum micans*, le fuseau mitotique qui traverse le noyau, de part en part, à l'extérieur de l'enveloppe nucléaire, est complété par un second fuseau microtubulaire accessoire; celui-ci est externe au noyau et traverse les sphères archoplasmiques ou cytoplasme polarisé composé surtout de dictyosomes et qui jouxte le noyau (M.O. SOYER, 1977 a). Dans cette espèce, reconnue comme très primitive au sein des Dinoflagellés par LOEBLICH (1976), les chromosomes s'accolent au feuillet interne de l'enveloppe nucléaire sur toute leur longueur au moment de la réplication du DNA c'est-à-dire pendant toute la phase S (M.O. SOYER et ESCAIG, 1978) et sitôt celle-ci, à la phase G_2 apparaît un axe figuré, interne au chromosome dont la signalisation a été faite chez quelques espèces (SOYER, M.O., 1967, 1977 c, 1978; CACHON et CACHON, 1977) et dont nous allons détailler ici la structure et la signification.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Prorocentrum micans E. dont les souches sont en provenance de la Botany School à Cambridge, a été cultivé en chambre thermostatée à 18° avec éclairage constant de 1200 lux dans un milieu d'Erdschreiber (1).

Avant la fixation des stades intéressants, nous avons voulu déterminer quel était le moment optimum de la journée qui nous donnait le plus de cellules en phase G_2 ou en prophase sur des cultures non synchronisées.

Pour cela, nous avons incorporé à toutes les heures de la journée de 5 à 23 h de la Thymidine méthyle tritiée d'activité spécifique 1 Curie par millimole, à une dose de 50 μ Ci/ml pendant des temps de 15', 30', 60' et 120'.

(1) Avec la participation technique de Mesdames D. SAINT-HILAIRE, M. ALBERT et F. DE BILLY.

Des prélèvements de fractions aliquotes ont été faits toutes les heures. Après lavage des cellules et filtration sur rampe garnie de filtres millipores 5-10 μ puis passage au compteur à scintillation liquide Packard (du Laboratoire de Physiologie Végétale de l'Université de Perpignan), le nombre maximal de coups par minute a été obtenu dans les séries d'incorporation faites à 6 heures du matin après des temps d'incorporation de 30'. Il nous a donc suffi de fixer une à deux heures environ après cette heure pour obtenir un maximum de noyaux de prophase ou en phase G₂.

Les fixations ont été réalisées dans une solution de type Karnovsky modifiée par M.O. SOYER (1977 b) en utilisant un tampon Pipérazine à 0,2 M. Après une fixation de 60 mn et un lavage dans le tampon Pipes 0,2 M on surfixe dans l'acide osmique à 4 % dilué de moitié dans le même tampon pendant 1 heure. Les culots des cellules inclus dans l'Epon ont ensuite été coupés sur un Ultratome III de LKB avec un couteau de diamant Dehmer; les coupes ont été colorées 1 heure dans l'acétate d'uranyle alcoolique à 50 % puis 2 minutes dans le citrate de plomb. Les observations ont été faites sur le microscope électronique Hitachi HU 11 A du Laboratoire Arago.

OBSERVATIONS

A la fin de la phase G₂ ou en début de prophase, soit 2 heures environ après l'heure indiquée par l'incorporation maximale de la thymidine tritiée dans les témoins, l'apparition d'une scission longitudinale parallèle au grand axe du chromosome est bien visible sur les coupes sériées de la planche I (Fig. a et b). La coupe longitudinale du chromosome inférieur nous montre que l'apparition de la fissuration intéresse des séries d'arceaux qui ne sont pas forcément contiguës. Par exemple au niveau de l'extrémité distale de ce chromosome, 4 strates inférieures (fléchées) sont intéressées par la zone de fission alors qu'à la partie supérieure du chromosome, non symétrique, une désorganisation des fibres est très apparente. Deux autres zones de fissuration sont observables alors que dans la coupe sériée immédiatement adjacente (Fig. b) on n'en observe qu'une seule en plus.

En coupe oblique para-transversale la fissuration, encore liée à une certaine désorganisation de la disposition des fibres chromosomiques, se matérialise sous forme d'un axe (ax.) de diamètre variable selon le plan de coupe le long du chromosome = 206 nanomètres sur la figure a et 370 nm sur la figure b.

L'observation de telles images montre une infiltration du « milieu » axial entre les strates chromosomiques (flèches).

Chez *Prococtenium micans* en début de fissuration axiale, le diamètre chromosomique est toujours d' $1\ \mu$ en moyenne tandis que dans les figures à axe central, le diamètre est de $1,207\ \mu$ environ, soit exactement la différence due au diamètre de l'axe, ceci étant mesuré sur une série de 10 chromosomes.

Le diamètre de l'axe, qui devient presque circulaire, s'accroît considérablement au cours du déroulement de la prophase : 460 sur $319\ \text{nm}$ (Pl. II, Fig. b) et $950\ \text{nm}$ sur le chromosome de la planche II, figure a. Sur ces deux micrographies, il est facile de voir que la structure du contenu de l'axe (ou « poche axiale ») est nettement différente de celle du nucléoplasme : un fin réseau fibrillaire s'observe au centre, entouré d'une matrice finement granulaire. Alors que le nucléoplasme montre une accumulation de granulations denses, sensibles à la pronase et donc de nature protéique, la poche axiale n'en présente pas du moins sous cette forme.

Peu à peu la poche cylindrique qui matérialisait la structure axiale s'étend tout le long du chromosome et à ce moment seulement s'effectue la fissuration longitudinale totale des chromosomes, fissuration qui débute généralement à l'une ou l'autre des deux extrémités chromosomiques ou aux deux (Pl. III). A ce moment, les granulations denses, de nature protéique qui étaient éparses dans le nucléoplasme se répartissent à la périphérie immédiate de tous les chromosomes (Pl. III, flèches). Le nucléole est toujours visible, parfois issu de plusieurs organisateurs nucléolaires appartenant à des chromosomes différents (Pl. III, nu. et Pl. IV, Fig. a).

Au moment où le chromosome parental va se scinder en deux chromosomes-fils, l'enveloppe nucléaire est toujours en contact avec les chromosomes jusqu'au moment où ceux-ci sont totalement individualisés (Pl. IV, Fig. b). Les chromosomes ont alors des diamètres moyens de $0,55\ \mu$ et ils réacquièrent à ce moment leur forme cylindrique pleine. De nouveau, au cours de la synthèse du DNA suivante, leur diamètre atteindra $1\ \mu$.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'induction des formations axiales que nous venons de décrire, et qui sont considérées par les biophysiciens comme étant du type « dislocation » (LIVOLANT et BOULIGAND, 1978) si l'on considère ce matériel comme étant assimilable à un cholestérique, est liée à

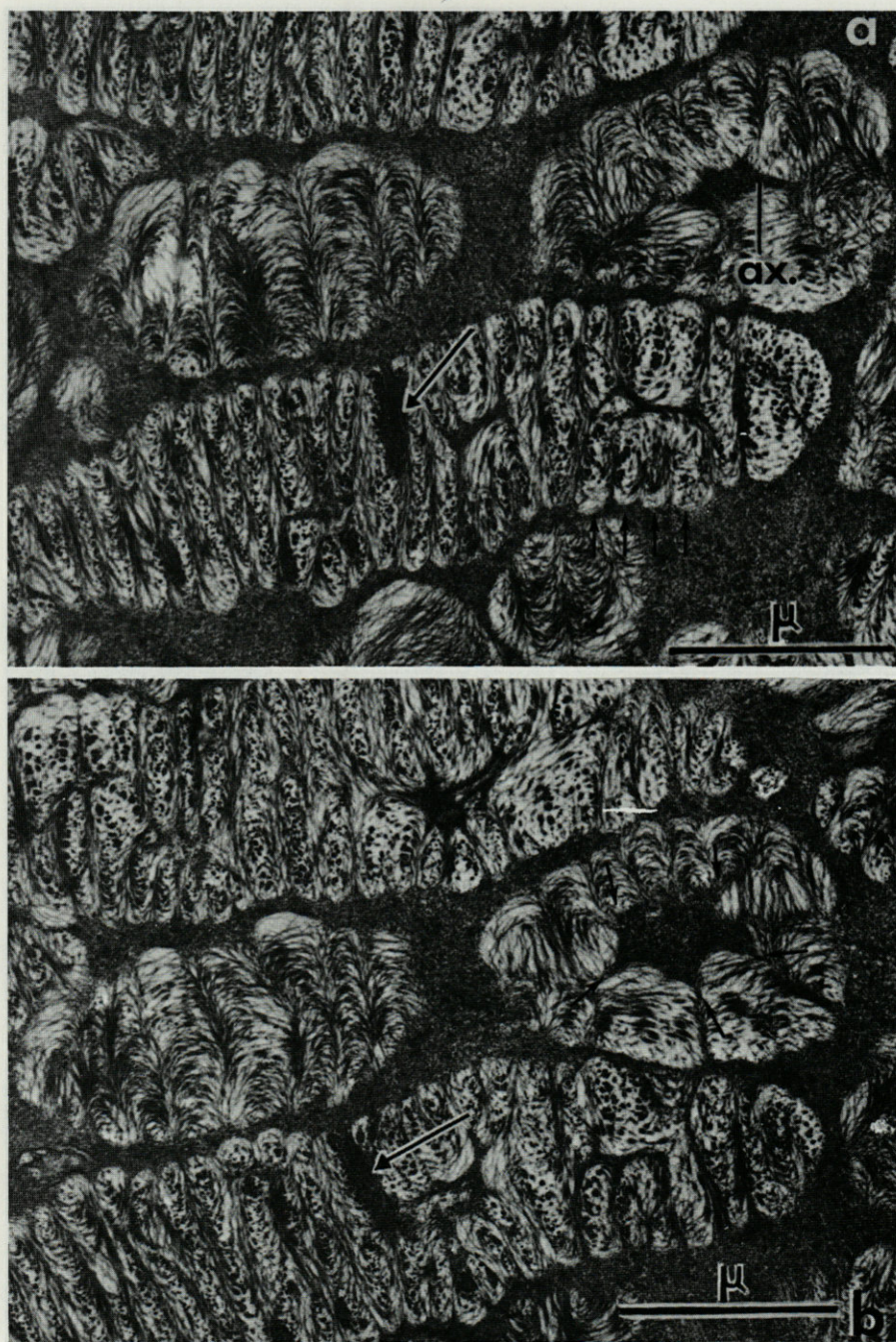


PLANCHE I

Fig. a et b. — Coupes ultrafines séries d'un noyau de *Prorocentrum micans* E. montrant en coupe longitudinale un début de désorganisation des fibres avec une préférence des points de rupture perpendiculaire à la direction des strates en arceaux. Dans le même chromosome on observe des amas denses de nature protéique (flèches) sensibles à la pronase. En coupes transversales séries l'axe chromosomique (ax.) en cours de formation apparaît de diamètre variable et rempli d'un contenu granuleux, plus dense aux électrons que le nucléoplasme.
 × 29 700.

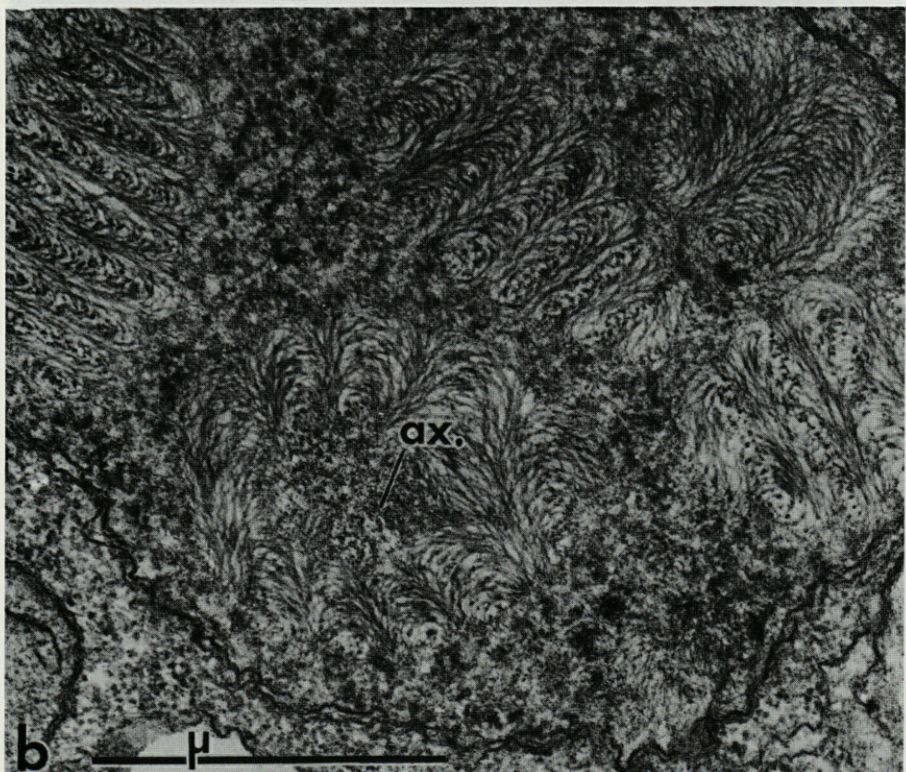
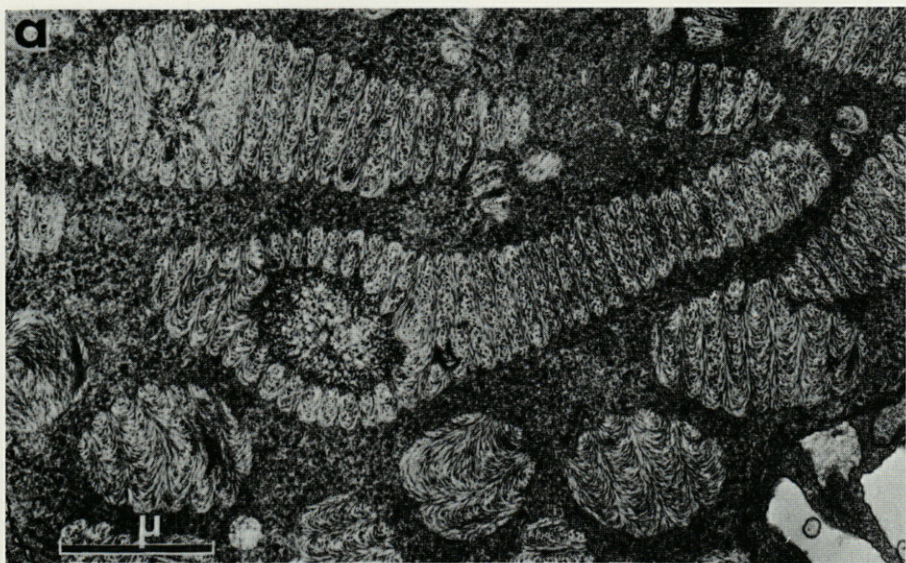


PLANCHE II

Fig. a. — La zone axiale intrachromosomique en cours d'évolution fait apparaître à sa périphérie une zone granulaire et une matrice fibrillaire. Le nucléoplasme périphérique est composé d'un grand nombre de grains denses de nature protéique. $\times 18\ 900$.

Fig. b. — Coupe oblique au niveau d'un chromosome en prophase et de son axe. Le contenu de celui-ci est homogène et très finement granulaire. Les masses denses protéiques sont réparties à l'extérieur des chromosomes. $\times 49\ 500$.

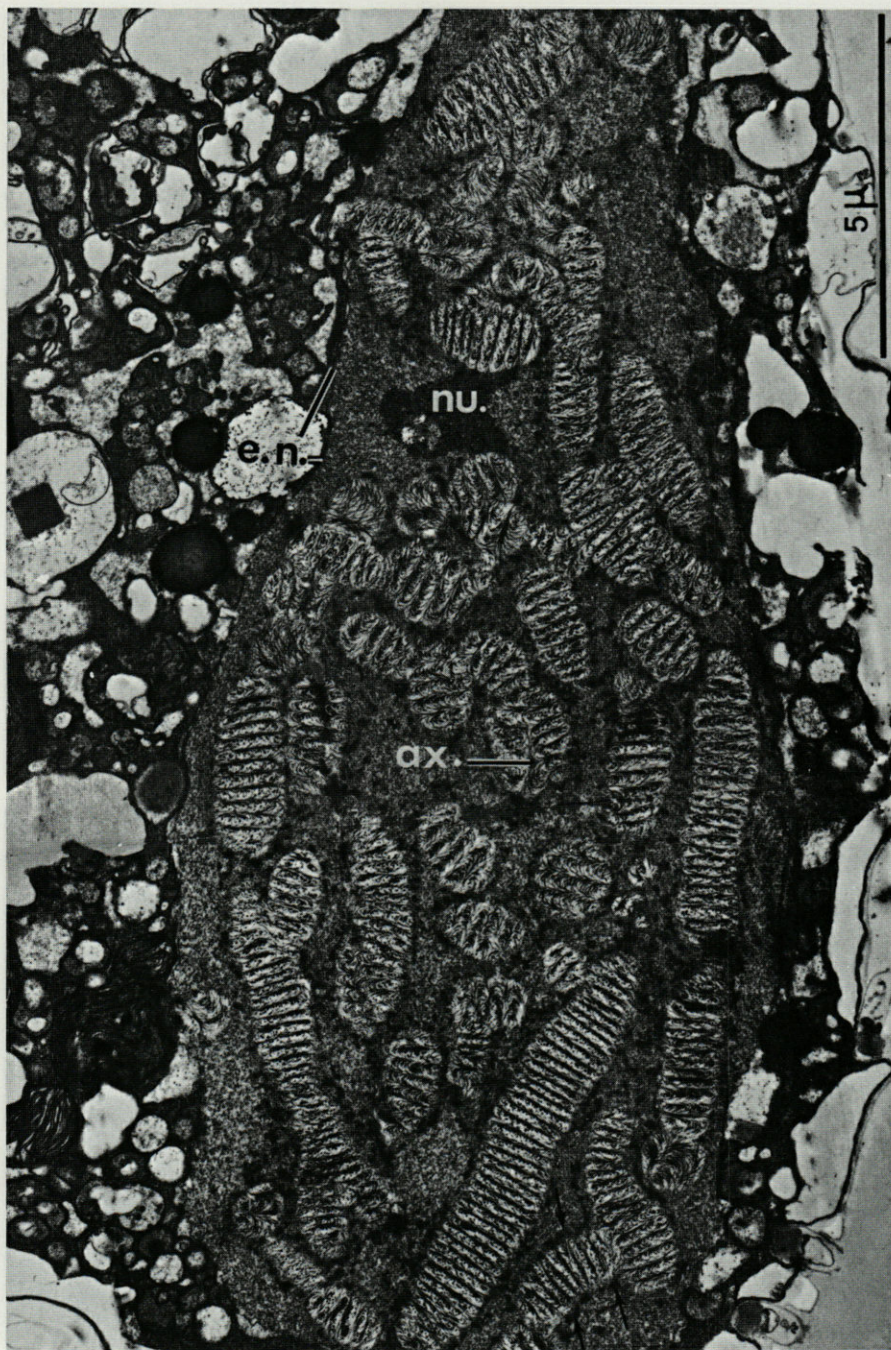


PLANCHE III

Evolution des structures axiales chromosomiques dans un noyau en fin de prophase. La plupart des chromosomes sont en état de clivage plus ou moins avancé. Observer le nucléole (nu.), issu de plusieurs organisateurs nucléolaires et les masses protéiques localisées uniquement à la périphérie des chromosomes.
× 9 000.

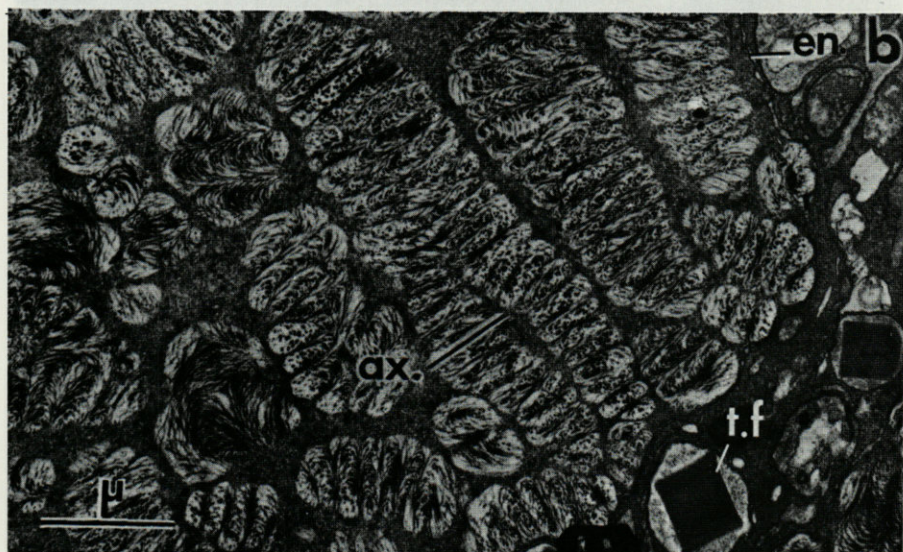


PLANCHE IV

Fig. a. — Détail du noyau de la planche III avec un chromosome en cours de clivage, les organisateurs nucléolaires (O.N.) et les protéines périchromosomiques (np.). $\times 36\ 000$.

Fig. b. — Chromosome en fin de clivage dont une extrémité visible est attachée à l'enveloppe nucléaire. L'axe de clivage s'insinue sur presque toute la longueur du chromosome (ax.). $\times 18\ 900$.

une désorganisation de l'ensemble des fibres de chromatine au sein du chromosome. Cette désorganisation, très courte dans le temps, suit immédiatement la période de réplication du DNA-double brin, repérable par les incorporations de thymidine tritiée, maximales à une période très matinale par rapport au rythme nyctéméral. Cette incorporation maximale matinale, bien que l'éclairement soit toujours constant dans les cultures, introduit l'hypothèse de l'existence d'une horloge mitotique interne, hypothèse qui pourra être confirmée après une synchronisation des cellules et de nouveaux marquages. Ces résultats contredisent d'ailleurs ceux de FILFILAN et SIGEE (1977) qui après une étude autoradiographique avancent l'hypothèse d'une synthèse du DNA qui serait continue au cours du cycle cellulaire dans les chromosomes de *Prorocentrum micans*.

Cette hypothèse est également en contradiction avec nos propres observations concernant les mouvements chromosomiques au sein du noyau; en effet, pour pouvoir se répliquer, les chromosomes doivent être en contact avec l'enveloppe nucléaire pendant les phases S, G₂ et M du cycle nucléaire. Or, après leur ségrégation en deux chromosomes-fils, les chromosomes en phase G₁ se séparent de l'enveloppe jusqu'à la prochaine synthèse. Il est donc probable que la synthèse du DNA doive s'interrompre pendant la phase G₁. L'apparition de la poche axiale à contenu fibrillo-granulaire est donc toujours postérieure à la phase de synthèse S.

Cette structure pourrait jouer un double rôle :

1. UN RÔLE MÉTABOLIQUE.

La poche axiale pourrait contenir une certaine quantité de protéines synthétisées avant la prophase et qui pourraient être en particulier des enzymes de rupture et ou de soudure (ligases) des brins de DNA. Ces enzymes doivent probablement être abondants dans un tel édifice et pour une telle masse de DNA : rappelons pour mémoire qu'un seul chromosome de *Prorocentrum micans* contient 0,62 picogrammes de DNA (HAAPALA et SOYER, 1974 b) ce qui est une masse considérable à diviser, et que ce DNA est particulier : 40 % de sa thymidine étant remplacés par une base peu habituelle, la 5-Hydroxyméthyluracile (RAY, 1973). De plus, les filaments chromosomiques sont pratiquement dépourvus de protéines basiques de type histones (RIZZO et NOODEN, 1974) et les premiers étalements de chromatine sur l'eau (SOYER et HAAPALA, 1973) ou après centrifugation à pH₉ selon la méthode de MILLER (HAMKALO et RATTNER, 1977) n'ont fait apparaître aucune formation de type nucléosome.

2. UN RÔLE MÉCANIQUE.

Le cylindre central qui apparaît avant le découpage en deux chromosomes-fils, permettrait aux fibres de DNA nouvellement synthétisées et aux fibres parentales de glisser les unes par rapport aux autres suivant une association dont nous ne connaissons pas encore la nature, pour pouvoir se répartir de façon équilibrée et en reproduisant la même configuration architecturale.

Bien que différents modèles concernant le processus de la division chromosomique et de la répartition des filaments de DNA au sein des chromosomes-fils aient été publiés (GRASSÉ et al., 1965; SOYER et HAAPALA, 1974), jusqu'à présent aucun ne nous paraît vraiment satisfaisant, tant l'écheveau des filaments est complexe malgré sa régularité de structure apparente. La présence, au début de la prophase, d'un axe figuré, dans un certain nombre d'espèces de Dinoflagellés (SOYER, 1978), nous semble être un facteur facilitant la division chromosomique et chez *Prorocentrum micans* en particulier, qui possède plus de 80 chromosomes de grande taille (plus de 8μ de long sur 1μ de diamètre mesurés après la période de synthèse).

Seule une étude biochimique précise sur des chromosomes en début de prophase, issus de cultures synchrones, nous permettra d'analyser le contenu axial et d'en préciser le rôle métabolique et structural.

RÉSUMÉ

Après avoir incorporé de la thymidine-méthyle tritiée à toutes les heures de la journée, on détermine chez le Dinoflagellé libre *Prorocentrum micans* une période matinale de synthèse maximale du DNA. Deux heures après cette période, en phase G₂-début de prophase, apparaît un axe intra-chromosomique circulaire et cylindrique qui succède à une désorganisation sensible des filaments chromosomiques et à l'apparition d'une zone de « dislocation longitudinale ». Cet axe a un contenu granuleux et fibrillaire, de structure différente de celle du nucléoplasme. A la fin de la prophase, l'axe disparaît et les chromosomes parentaux se scindent en deux chromosomes-fils de diamètre inférieur.

Le rôle de cet axe est probablement double : un rôle métabolique et un rôle mécanique, permettant aux fibres dupliquées de glisser les unes par rapport aux autres au moment de la division chromosomique.

BIBLIOGRAPHIE

- CACHON, J. & M. CACHON, 1977. Observations on the mitosis and on the chromosome evolution during the life cycle of *Oodinium*, a parasitic Dinoflagellate. *Chromosoma (Berl.)*, **60** : 237-251.
- DODGE, J. D., 1973. The fine structure of Algal cells. Acad. Press. A subsidiary of Harcourt Brace Jovanovitch, pp. 1-261.
- FILFILAN, S. A. & D. C. SIGEE, 1977. Continuous DNA replication in the nucleus of the Dinoflagellate *Prorocentrum micans* (Ehrenberg). *J. Cell. Sci.*, **27** : 81-90.
- GRASSE, P.-P., A. HOLLANDE, J. CACHON & M. CACHON-ENJUMET, 1965. Interprétation de quelques aspects infrastructuraux des chromosomes des péridiniens en division. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **260** : 6975-6977.
- HAAPALA, O. K. & M. O. SOYER, 1974 a. Absence of longitudinal differentiation of dinoflagellate (*P. micans*) chromosomes. *Hereditas*, **78** : 141-145.
- HAAPALA, O. K. & M. O. SOYER, 1974 b. Size of circular chromatids and amounts of haploid DNA in the dinoflagellates *Gyrodinium cohnii* and *Prorocentrum micans*. *Hereditas*, **76** : 83-90.
- HAMKALO, B. & J. B. RATTNER, 1977. The structure of a mesokaryote chromosome. *Chromosoma (Berl.)*, **60** : 39-47.
- KUBAI, D. F. & H. RIS, 1969. Division in the Dinoflagellate *Gyrodinium cohnii*. *Sch. J. Cell. Biol.*, **40** : 508-528.
- LIVOLANT, F. & Y. BOULIGAND, 1978. New observations on the twisted arrangement of Dinoflagellate chromosomes. *Chromosoma (Berl.)*, **68** : 21-44.
- LOEBLICH, A. R., III, 1976. Dinoflagellate Evolution : speculation and evidence. *J. Protozool.*, **23** (1) : 13-28.
- OAKLEY, B. & J. D. DODGE, 1974. Kinetochores associated with the nuclear envelope in the mitosis of a dinoflagellate. *J. Cell. Biol.*, **63** : 322-325.
- RAY, P. M., 1973. 5-Hydroxymethyluracil in the DNA of a Dinoflagellate. *Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A.*, **70** (4) : 1141-1145.
- RIS, H. & D. F. KUBAI, 1974. An unusual mitotic mechanism in the parasitic Protozoan *Syndinium* sp. *J. Cell. Biol.*, **60** : 702-720.
- RIZZO, P. J. & L. D. NOODEN, 1974. Partial characterization of Dinoflagellate chromosomal proteins. *Biochim. biophys. acta.*, **349** : 415-427.
- SIGEE, D. G., 1976. A resin slide technique to select fixed embedded cells for transmission electron microscopy. *J. Microsc.*, **108** (3) : 325-329.
- SOYER, M. O., 1967. Sur l'existence d'un axe chromosomique chez certains Dinoflagellés. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **265** : 1206-1209.

- SOYER, M. O., 1971. Structure du noyau des *Blastodinium* (Dinoflagellés parasites). Division et condensation chromatique. *Chromosoma (Berl.)*, **33** : 70-114.
- SOYER, M. O., 1972. Les ultrastructures nucléaires de la noctiluque (Dinoflagellé libre) au cours de la sporogénèse. *Chromosoma (Berl.)*, **39** : 419-441.
- SOYER, M. O., 1977 a. Mise en évidence et rôle des microtubules paranucléaires chez *Prorocentrum micans* E. (Dinoflagellé libre). *C. R. hebdomadaire Séances Acad. Sci. Paris*, **285** : 693-696.
- SOYER, M. O., 1977 b. Une modification de la technique de Karnovsky pour la préservation optimale des structures nucléaires chez les Dinoflagellés. *Biol. Cell.*, **30** (3) : 297-300.
- SOYER, M. O., 1977 c. Informations nouvelles concernant les stades de pré-division chromosomique chez *Prorocentrum micans* E., Dinoflagellé libre. *Biol. Cell.*, **29** : 26 a.
- SOYER, M. O., 1978. Are chromosomal axial structures and microtubular systems phylogenetic markers in the Dinoflagellates? *Biosystems*, **10** : 55-58.
- SOYER, M. O. & O. K. HAAPALA, 1973. Filaments extra-chromosomiques : variations et relations avec l'enveloppe nucléaire pendant la division chez les Dinoflagellés. *J. Microsc. Paris*, **18** (2), 267-270.
- SOYER, M. O. & O. K. HAAPALA, 1974. Division and function of Dinoflagellate chromosomes. *J. Microsc. Paris* **19** (2) : 137-146.
- SOYER, M. O. & J. ESCAIG, 1978. Modifications de l'enveloppe nucléaire au cours de la mitose chez un Dinoflagellé libre. Etude en cryodécapsulation. *Biol. Cell.*, **33** (1), 20 a.

Reçu le 13 novembre 1978.

**SPERMATOZOIDE NON FLAGELLÉ
ET FÉCONDATION EXTERNE
CHEZ *PROTODRILOIDES SYMBIOTICUS* (GIARD)
(ANNÉLIDES POLYCHÈTES, ARCHIANNÉLIDES)**

par Claude JOUIN *

*Laboratoire de Zoologie, Université Pierre et Marie Curie,
4, Place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05
et Station Biologique 29211 Roscoff*

ABSTRACT

Protodriloides symbioticus develops from large eggs laid within a cocoon, which sticks to the sand grains. Fertilization occurs in the cocoon: sperm penetration, maturation divisions of the egg nucleus, formation of the sperm aster and of two pronuclei are described. In the late spermatids from the coelom of the male, large proteic secretory grains develop from the Golgi apparatus, and the granular endoplasmic reticulum, during the early spermatogenesis. The role of these grains is discussed. This non-flagellate spermatid belongs to a type unknown in Polychaetes until now.

INTRODUCTION

Parmi les Archiannélides, la famille des Protodrilidae est composée de deux genres distingués sur des critères à la fois morphologiques, anatomiques et biologiques (JOUIN, 1966). Dans

* Cet article est dédié à Monsieur le professeur Pierre DRACH à l'occasion de la célébration de son jubilé scientifique le 23 mars 1978.

le genre *Protodrilus* Hatschek (plus de vingt espèces), les mâles possèdent de nombreux segments fertiles et un petit nombre de spermiductes pairs, localisés dans quelques segments antérieurs. Les spermatozoïdes flagellés sont enveloppés, lors de leur émission, dans des spermatophores produits au niveau de sillons glandulaires et ciliés, les organes latéraux, entourant les orifices des spermiductes (JÄGERSTEN, 1952; JOUIN, 1970 b; FRANZEN, 1974). Les spermatophores se collent à la surface de l'épiderme des femelles au cours des déplacements de celles-ci dans le milieu interstitiel et les spermatozoïdes gagnent les cavités coelomiques en traversant l'épiderme, les muscles pariétaux et la paroi coelomique. Ainsi, chez *Protodrilus* la fécondation est interne et les spermatozoïdes sont toujours abondants dans le coelome des femelles autour des ovocytes. Les œufs d'une même ponte sont groupés, chacun étant attaché par un pédicule aux grains de sable pendant la durée du développement embryonnaire. De l'œuf sort une larve trochophore qui mène pendant quelques mois une vie planctonique avant de se métamorphoser au contact du sédiment.

Les phénomènes sont bien différents chez les deux espèces du genre *Protodriloides* Jouin : chez les mâles, chaque métamère fertile, pourvu d'une paire de spermiductes, produit des cellules arrondies, non flagellées, formées chacune d'un noyau entouré de gouttelettes cytoplasmiques (JOUIN, 1966). Chez les femelles de gros ovocytes se développent, peu nombreux mais riches en vitellus. Les spermatozoïdes n'ont jamais été observés dans le coelome des femelles. Les œufs sont déposés dans des cocons transparents, collés aux grains de sable et secrétés par les glandes épidermiques entourant la région fertile du corps des femelles. Le développement est direct et les jeunes qui sortent des cocons au bout de dix à vingt jours, sont pourvus de deux à quatre segments post-céphaliques (SWEDMARK, 1954; JOUIN, 1962).

L'aspect tout à fait particulier des gamètes mâles et leur absence du coelome des femelles posent le problème du processus de la fécondation dans le genre *Protodriloides* : les spermatozoïdes non flagellés ont-ils réellement un rôle fécondant ? Dans l'affirmative, par quels mécanismes parviennent-ils au contact des ovocytes dans les cocons de ponte ?

Pour résoudre la première de ces questions, une étude des phénomènes qui se déroulent dans les cocons pendant les heures qui suivent la ponte a été entreprise en microscopie photonique, chez l'espèce la plus abondante, *P. symbioticus* (JOUIN, 1970 a). Les résultats obtenus sont présentés ici avec ceux d'une étude ultrastructurale préliminaire de la spermatogenèse.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

MICROSCOPIE PHOTONIQUE.

1) Les individus mâles, anesthésiés, ont été fixés par les liquides de Bouin, Helly et Flemming en vue de l'étude histologique des gonades. Les colorations suivantes ont été employées : Feulgen, azan, méthode à l'acide périodique-Schiff, fuchsine paraldéhyde sans oxydation, bleu alcian à pH 0,5 et 2,5. Une recherche histo-chimique des protéines a été entreprise sur des individus mâles fixés pendant 6 h au formol salé à 10 % ; les coupes à la paraffine de 5 μ d'épaisseur ont été traitées a) par la méthode de Lipp visualisant le caractère amphotère des protéines et permettant d'en déterminer le point isoélectrique apparent, b) par la méthode de Glenner.

2) Les animaux sexuellement mûrs mâles et femelles ont été mis en élevage en vue d'une étude des phénomènes de la fécondation. Des cocons de ponte ont été fixés, moins de sept heures après la ponte, aux liquides de Flemming ou de Helly, puis inclus à la paraffine. Les coupes de 5 μ d'épaisseur ont été colorées par la réaction de Feulgen. Des cocons témoins, maintenus en élevage, ont montré un développement larvaire normal.

MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE.

Les mâles anesthésiés ont été fixés pendant une heure par le glutaraldéhyde à 2 % dans un tampon cacodylate de sodium 0,2M, pH 7,2, puis après une heure de rinçage dans le même tampon, par le tétr oxyde d'Osmium à 1 % dans le tampon cacodylate (une heure à 4 °C.). Du chlorure de sodium a été ajouté aux différentes solutions pour obtenir une osmolarité finale de l'ordre de 1200 mOsM. Après lavage et déshydratation, les pièces ont été incluses dans l'Araldite ou le Spurr. Les coupes ont été contrastées par une solution alcoolique d'acétate d'uranyle à saturation, puis par une solution de citrate de plomb selon la méthode de Reynolds (1963). Les observations ont été faites au Microscope Hitachi HU12.

RÉSULTATS

1) MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DES GONADES.

Chez *P. symbioticus*, espèce de petite taille (2 mm de long sur 90 μ de large) dont le corps ne compte que quinze métamères, les gonades ne se développent généralement que dans sept segments (métamères 6 à 12) (SWEDMARK, 1954). Les gonies prennent naissance dans les chambres coelomiques latérales et passent ensuite dans le coelome médian; il faut noter que chez *Protodriloides*, les cavités coelomiques ne sont pas libres mais occupées par un tissu lâche, riche en glycogène et en granules lipidiques.

Chez les femelles, les ovocytes ne se développent généralement que d'un côté du tube digestif. On distingue alors dans chaque segment fertile, en arrière des ovogonies, deux ovocytes jeunes et un gros ovocyte, ce dernier en vitellogénèse. Celle-ci est longue et dure plusieurs mois. Pendant toute la croissance de l'ovocyte, la vésicule germinative dans laquelle les chromosomes sont indiscernables, est pourvue d'un gros nucléole. A la fin de la vitellogénèse, la vésicule germinative disparaît et fait place aux chromosomes qui se disposent sur le fuseau de maturation. Il semble que lors de la ponte, le noyau de l'ovocyte soit bloqué en métaphase de première division méiotique (JOUIN, 1970 a).

Chez les mâles, les gonades se développent symétriquement de part et d'autre du tube digestif. Les spermatogonies, les spermatocytes I et les stades de division méiotique occupent environ les deux tiers antérieurs de chaque segment, les spermatides jeunes et âgées en occupant le tiers postérieur. Les spermatides âgées qui représentent le dernier stade observé dans le coelome des mâles, mesurent environ 4 μ de diamètre et sont simplement formées d'un noyau dense (2 μ de diamètre) entouré de gouttelettes réfringentes ou grains périnucléaires de 1 μ de diamètre environ. Ces grains sont déjà présents dans le cytoplasme des spermatocytes I et même dans celui des spermatogonies où ils sont cependant peu abondants. Ils se colorent en jaune par l'azan et réagissent d'une façon négative à l'APS, à la fuchsine paraldéhyde et au bleu alcian. La méthode de Lipp (appréciation de l'affinité tinctoriale pour le ponceau cristal ou le bleu de méthylène à pH sériés) visualisant le caractère amphotère des protéines permet d'envisager leur présence dans les grains : il s'agit vraisemblablement de protéines « basiques » (point iso-électrique apparent situé au-dessus de 7) riches en lysine,

arginine ou histidine. Les grains sont également riches en tryptophane comme le prouve la forte colorabilité par la méthode du rosindole de Glenner décelant les noyaux indoles du tryptophane.

2) SPERMATOGENÈSE (Pl. I et II).

Les spermatogonies et les spermatocytes I sont caractérisés par leurs noyaux relativement volumineux ($4\mu \times 2\mu$), par un réticulum endoplasmique granulaire bien développé, ainsi que par des ribosomes libres abondants. Un diplosome est visible près du noyau au voisinage de l'appareil de Golgi formé de quelques dictyosomes (Pl. I A). Les mitochondries éparses dans le cytoplasme sont petites ($0,6 \times 0,2 \mu$) mais relativement abondantes. Quelques grains de sécrétion, denses aux électrons, mesurant environ $0,8$ à $0,9 \mu$ de diamètre sont déjà présents dans ces cellules et correspondent aux grains périnucléaires décelés en microscopie photonique. Ces grains de sécrétion ont une origine golgienne : en effet, dans les spermatogonies et les spermatocytes I, des grains à contenu granuleux peu dense, limités par une membrane nette, sont toujours visibles au voisinage des dictyosomes (Pl. I B) qui produisent deux types de vésicules : les unes grandes, de forme irrégulière à contenu granuleux identique à celui des grains de sécrétion voisins, les autres petites et rondes, plus denses. Le grain, dont la membrane devient moins nette ensuite, fusionne avec de petites vésicules golgiennes denses ainsi qu'avec des citernes du reticulum granulaire et acquiert quelques zones denses (Pl. I B). Au terme de leur évolution les grains, uniformément denses, sont limités par une membrane plissée.

Dans la spermatide jeune (environ $4,5$ à $5,5 \mu$), le noyau à contours irréguliers ($2,5$ à 3μ) présente une chromatine de densité variable, ce qui donne au noyau son aspect réticulé en microscopie photonique. Dans le cytoplasme, les éléments du reticulum endoplasmique granulaire ont presque totalement disparu et les ribosomes libres sont peu abondants. Par contre le reticulum lisse est présent sous forme de citernes dilatées formant des vacuoles de taille variable, éparses dans le cytoplasme (Pl. II A). Les rares dictyosomes sont formés de quelques saccules de petite taille, à contenu dense, libérant de petites vésicules qui fusionnent avec les volumineux grains de sécrétion uniformément denses. Les rares mitochondries sont de petite taille, denses et pauvres en crêtes. Le diplosome est visible au voisinage du noyau. Des ponts cytoplasmiques unissent les cellules entre elles, ce qui s'observe aussi pour les spermatogonies et les spermatocytes I.

Les spermatides âgées sont au contraire des cellules isolées les unes des autres (Pl. II B) : à ce stade le noyau à contours irréguliers mesure environ 1,7 à 2 μ de diamètre et présente une chromatine très dense. Il est bordé de nombreuses vacuoles, dilata-tions du reticulum lisse, qui laissent entre elles des travées cyto-plasmiques étroites, riches en ribosomes et en petites vésicules et où se logent quelques mitochondries de petite taille (0,3 \times 0,2 μ), pauvres en crêtes et à matrice dense. Les grains de sécrétion se trouvent à la périphérie de la cellule : ils sont limités par une membrane plissée et décollée du grain, contre laquelle se plaquent plusieurs membranes concentriques qui dérivent probablement des tubules du reticulum lisse. On n'observe qu'un seul centriole au voisinage du noyau. Il n'y a pas de flagelle.

En résumé cette spermatide originale se caractérise par un cytoplasme dense et très réduit, par l'absence d'acrosome et de flagelle, et par la présence de volumineux grains de sécrétion entourant le noyau. Ces grains sont élaborés précocement au cours de la spermatogenèse par l'appareil de Golgi et fusionnent aussi avec des éléments du reticulum endoplasmique granulaire.

Des changements interviennent probablement dans la structure de cette cellule après son émission dans le milieu extérieur ; mais l'ultrastructure des spermatozoïdes présents dans les cocons de ponte à la surface des ovocytes n'est pas encore connue.

3) ETUDE DE LA FÉCONDATION : LA FORMATION DES PRONUCLEI (Fig.1).

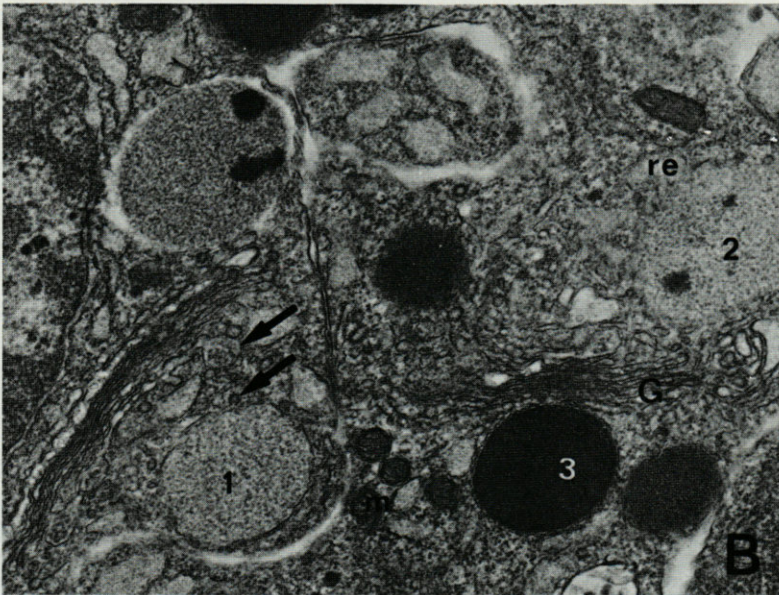
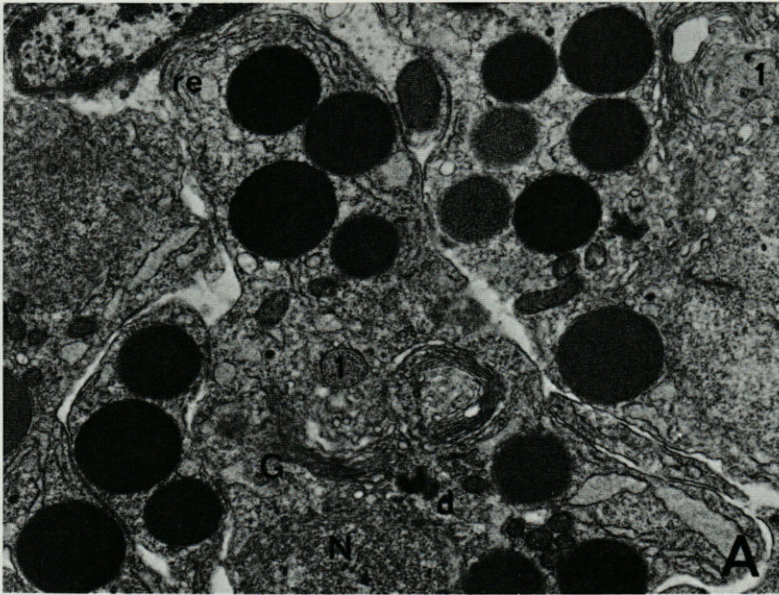
L'examen histologique des cocons quelques heures après la ponte révèle à la surface de certains ovocytes, la présence de petites

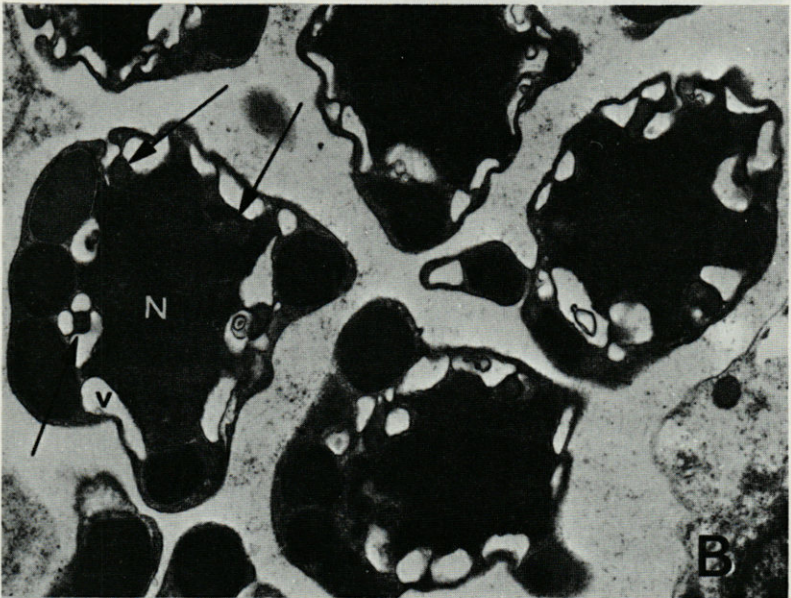
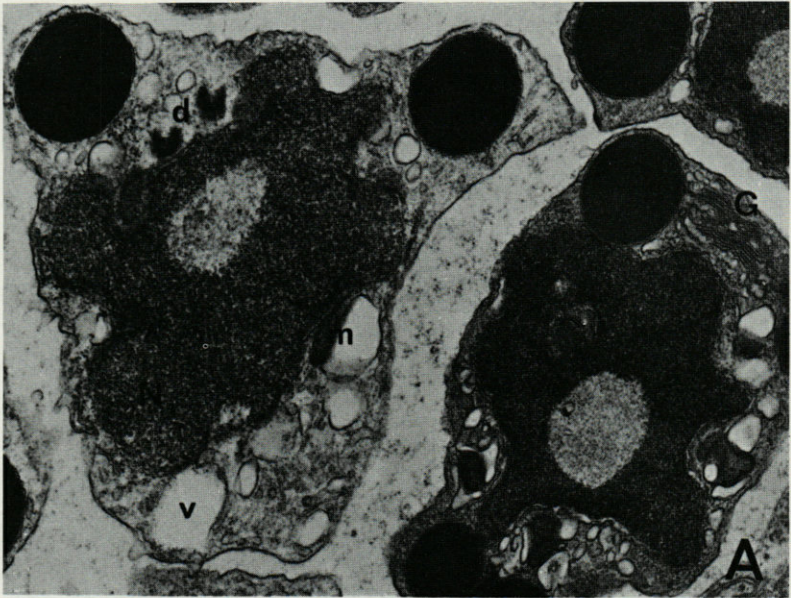
PLANCHE I

Spermatogenèse de *Protodriloides symbioticus*.

A : les spermatocytes I sont pourvus de nombreux grains de sécrétion de densité variable ; au début de leur sécrétion, ces grains (1) formés d'une substance granuleuse peu dense, sont situés au voisinage des dictyosomes (G). Les citernes plus ou moins dilatées du reticulum endoplasmique granulaire (re), des ribosomes libres abondants ainsi que quelques petites mitochondries à matrice dense sont également visibles dans le cytoplasme ; on remarque le diplosome (d) au voisinage du noyau (N). \times 11 000.

B : étapes de la formation des grains de sécrétion dans les spermatocytes I. Le grain peu dense (1) limité par une membrane nette, résulte de la fusion de vésicules golgiennes (flèches) certaines de grande taille à contenu granuleux, d'autres plus petites. Par la suite le grain (2) qui acquiert quelques zones denses, fusionne également avec des citernes du reticulum (re), tandis que sa membrane devient moins nette. Une membrane plissée entoure le grain dense achevé (3). G : dictyosome ; m : mitochondrie. \times 21 000.





cellules piriformes (6 μ dans leur plus grand diamètre), apparemment non flagellées, pourvues d'un noyau positif à la réaction de Feulgen et correspondant aux spermatozoïdes (Fig. 1 A). Ces cellules, pourvues d'un cytoplasme relativement abondant, où les grains de sécrétion ne sont pas visibles, sont donc assez différentes des spermatides âgées observées dans le coelome des mâles, bien que la taille des noyaux reste à peu près identique : il semble donc que la spermiogenèse s'achève hors du coelome, après l'émission des spermatides dans le milieu extérieur.

Dans le même cocon, sur des œufs voisins, le noyau du spermatozoïde toujours Feulgen positif, est visible dans le vitellus, non loin de la surface de l'ovocyte (Fig. 1 B). Il faut noter que le cytoplasme du spermatozoïde est abandonné à la surface de l'ovocyte et que seul le noyau y pénètre. Les chromosomes de l'ovocyte sont toujours disposés sur le fuseau de maturation, en métaphase de première division méiotique.

Les divisions de maturation reprennent ensuite : le fuseau de division s'approche de la surface de l'ovocyte où le premier globule polaire est émis tandis que le noyau spermatique, toujours de même taille et fortement Feulgen positif, apparaît au milieu d'un large aster qui occupe le centre de l'œuf (Fig. 1 C). La méiose se termine avec l'émission du deuxième globule polaire. Le noyau femelle se reconstitue ensuite, tandis que la trace de sa rétraction de la surface de l'œuf est visible dans le vitellus (Fig. 1 D).

Les deux pronuclei volumineux et proches l'un de l'autre, ont un aspect vésiculeux presque identique (Fig. 1 E). Le pronucleus mâle est cependant plus petit et légèrement plus dense. Ils sont finement réticulés, incolores à la réaction de Feulgen et ne sont bien visibles qu'au contraste de phase. La caryogamie n'a pas encore pu être observée et les durées des différentes phases qui viennent d'être décrites ne sont pas encore connues.

PLANCHE II

Spermiogenèse de *P. symbioticus*.

A : dans les spermatides jeunes, le noyau (N) dont la chromatine a une densité variable présente une forme amaeboïde. Le diplosome (d) est situé au voisinage du noyau. Les grains de sécrétion, très denses, sont à la périphérie de la cellule, le reticulum endoplasmique granulaire a disparu et de nombreuses vacuoles (v) de taille variable sont formées par les citernes du reticulum lisse dilatées. Les mitochondries (m) sont rares et pauvres en crêtes. G : dictyosome.
× 18 000.

B : spermatides âgées dans lesquelles le noyau (N) de forme irrégulière est flanqué de vacuoles (v) dérivant de dilatations des éléments du reticulum lisse. Les grains de sécrétion sont périphériques sous la membrane plasmique. Quelques mitochondries (flèches) à matrice dense et pauvres en crêtes sont logées dans les travées cytoplasmiques intervacuolaires. × 12 000.

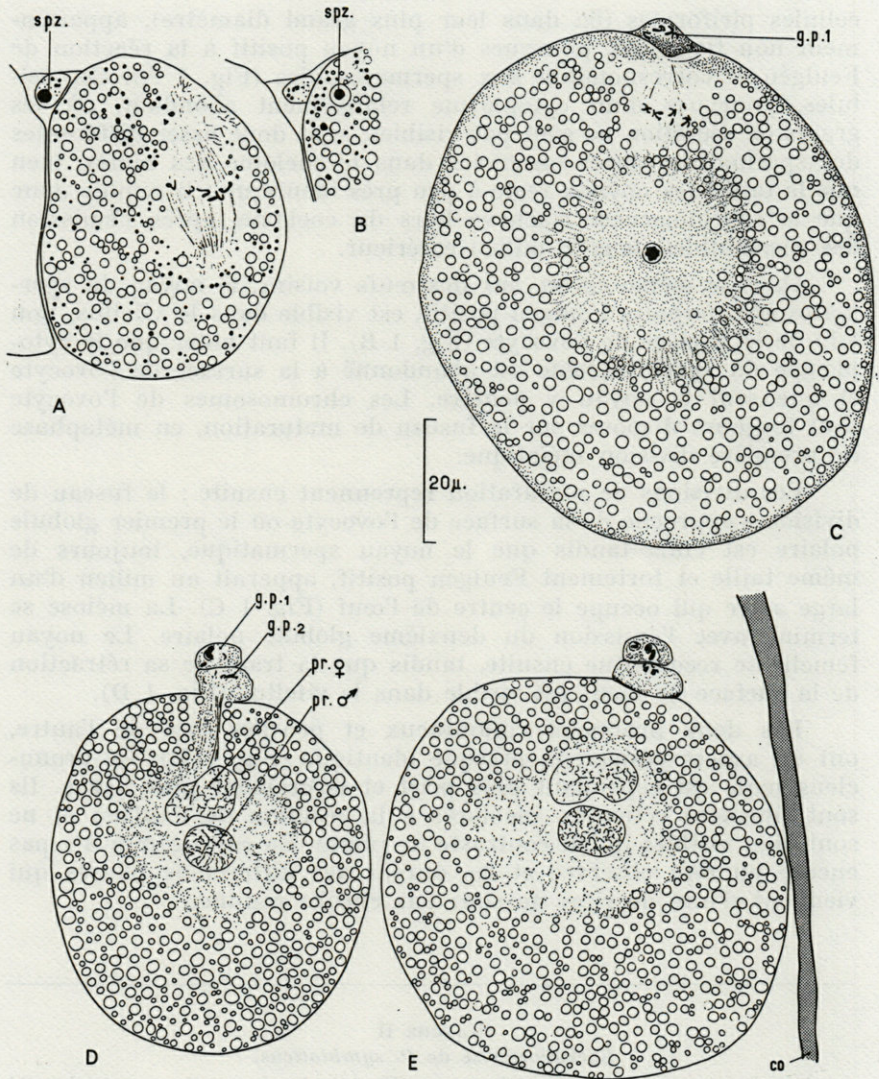


FIG. 1. — Fécondation dans le cocon de ponte et formation des pronuclei chez *P. symbioticus*.

A : un spermatozoïde (spz) se trouve à la surface d'un ovocyte dont le noyau est bloqué en métaphase de première division de maturation; B : le noyau du spermatozoïde (spz) a pénétré dans l'ovocyte : le cytoplasme est abandonné à la surface de l'ovocyte; C : noyau et aster spermatiques au centre de l'ovocyte qui a émis le premier globule polaire (g.p.1) et se trouve en métaphase de deuxième division de maturation; D et E : les deux globules polaires (g.p.1, g.p.2) ont été émis et les deux pronuclei mâle et femelle (pr ♂ et pr ♀) sont très proches l'un de l'autre.

DISCUSSION

L'étude histologique des phénomènes qui se déroulent dans les cocons de ponte chez *P. symbioticus* a permis de montrer que la pénétration du spermatozoïde dans l'ovocyte déclenche la reprise des divisions de maturation et conduit à la formation de deux pronuclei. Dans la nature comme en élevage, les œufs non fécondés sont très rares et la plupart des cocons abritent des embryons qui évoluent en larves dont le développement est normal.

L'étude ultrastructurale de la gamétogenèse de *P. symbioticus* confirme les observations faites en microscopie photonique : les spermatides âgées observées dans le coelome des mâles, sont caractérisées par l'absence de flagelle et d'acrosome et par la présence, autour du noyau, de plusieurs grains de sécrétion volumineux. L'ultrastructure du spermatozoïde ayant pénétré dans le cocon n'est pas encore connue, mais les caractères de la spermatide âgée permettent cependant de penser qu'il est non flagellé. Ce type de spermatozoïdes est nouveau pour les Annélides Polychètes (1). Chez les Crustacés Décapodes et chez certains Nématodes, l'existence de spermatozoïdes non flagellés est liée à une fécondation interne. Ce n'est pas le cas chez *P. symbioticus* où les spermatozoïdes, émis dans le milieu extérieur, ont à traverser la paroi du cocon avant de pénétrer dans les ovocytes et on peut penser que les caractéristiques originales des spermatides âgées sont liées aux conditions particulières dans lesquelles s'effectue le transfert du sperme et la fécondation.

Les grains de sécrétion périnucléaires sont constitués, au moins en partie de protéines basiques. Leur élaboration par l'appareil de Golgi commence dans les spermatogonies et les spermatocytes I. Une élaboration aussi précoce de corps denses d'origine golgienne a été signalée par BERTOUT (1976) dans la spermatogenèse de *Nereis diversicolor*. Chez cette espèce, l'acrosome qui s'ébauche dans la spermatide jeune, résulte de la coalescence de ces corps denses. Chez *Protodriloides symbioticus* les dimensions importantes et le caractère APS négatif des grains de sécrétion, l'absence de polarité des spermatides où ne s'ébauche ni acrosome ni flagelle ne permettent pas actuellement d'assimiler ces grains à des vésicules proacrosomiennes.

La présence de protéines extranucléaires autres que celles de l'acrosome est exceptionnelle dans les spermatozoïdes. L'Ascaridine,

(1) Voir note en fin d'article.

protéine acide du cône réfringent des spermatozoïdes de l'*Ascaris* (FAVARD, 1961), la décapodine, protéine basique de la capsule des spermatozoïdes des Crustacés Décapodes (CHEVAILLIER, 1966), les lipoprotéines de la vésicule de sécrétion des spermatozoïdes de Cirripèdes (TURQUIER et POCHON-MASSON, 1969; BOCQUET-VEDRINE et POCHON-MASSON, 1969) sont les exemples connus chez les Invertébrés.

Chez *P. symbioticus* le rôle de substance de réserve des grains de sécrétion semble évident. Il n'est pas impossible que ces grains aient de plus une activité protéolytique permettant aux spermatozoïdes de traverser la paroi du cocon et le chorion de l'ovocyte. Ils joueraient ainsi un rôle habituellement dévolu à l'acrosome.

La spermatide de *P. symbioticus* riche en grains protéiques possède un cytoplasme pourvu de quelques mitochondries de petite taille et pauvres en crêtes. Or d'après BOCQUET-VÉDRINE et POCHON-MASSON (1969), on peut établir un rapprochement entre la richesse en réserves protéiques des spermatozoïdes et la réduction du chondriome. La spermatide de *P. symbioticus* est un exemple qui, s'ajoutant à ceux de l'*Ascaris*, des Crustacés Décapodes et des Cirripèdes, s'accorde avec cette thèse.

Les vacuoles périnucléaires des spermatides âgées proviennent de la dilatation des citernes du reticulum lisse au cours de la spermiogenèse. Elles sont donc différentes de celles que POSTWALD (1967) décrit chez *Spirorbis* où les quatre vacuoles qui entourent le noyau du spermatozoïde sont limitées par la membrane nucléaire devenue trop grande à la suite de la condensation de la chromatine. Chez *P. symbioticus* de semblables replis de la membrane nucléaire sont très discrets et délimitent de petites vacuoles visibles surtout dans les spermatides jeunes.

Dans la famille des Protodrilidae, la morphologie des gamètes mâles est profondément différente chez les deux genres *Protodrilus* et *Protodriloides* et très éloignée, dans les deux cas, de celle du spermatozoïde primitif. Chez *Protodrilus* où la fécondation est interne, le transfert du sperme se fait à travers l'épiderme et le spermatozoïde doit traverser les tissus de la femelle avant de parvenir aux ovocytes. Ce spermatozoïde est pourvu d'un acrosome effilé, d'un noyau très long, d'une pièce intermédiaire comprenant un étui complexe autour de l'axonème : très spécialisé, il s'écarte du type primitif présent chez les espèces où la fécondation a lieu dans l'eau de mer (FRANZEN, 1974).

Chez *Protodriloides*, la fécondation est externe; elle n'a cependant pas lieu dans l'eau de mer mais dans le cocon, au sein d'un liquide particulier. Ceci rappelle les phénomènes observés chez les

Oligochètes marines où, bien qu'il y ait accouplement, les spermatozoïdes logés dans les spermathèques sont libérés en même temps que les œufs dans le cocon où a lieu la fécondation (LASSERRE, 1975).

Le comportement de *P. symbioticus* au moment de l'émission des gamètes n'a pas encore pu être observé, la lumière semblant inhiber la ponte. Les processus par lesquels les spermatozoïdes, non flagellés, parviennent dans le cocon restent à préciser. Sans doute sont-ils déposés près du cocon au moment de sa formation alors qu'il n'est pas encore durci. Englués dans la substance du cocon, ils se déplacent probablement par des mouvements amœboïdes pour atteindre les ovocytes. Au cours de ce cheminement, le rôle des grains de sécrétion semble fondamental dans la survie et dans l'efficacité des spermatozoïdes.

Note :

Les articles de BERRUTI et coll. (1978) et de TROYER et SCHWAGER (1979) n'étaient pas encore publiés lorsque ce manuscrit a été déposé et accepté.

Les spermatides âgées observées dans le coelome des mâles chez *Ophryotrocha puerilis* et *Protodriloides symbioticus* ont en commun des caractères originaux notamment la présence de mitochondries isolées et non modifiées et l'absence de flagelle. Cependant un acrosome se forme chez *Ophryotrocha*, par aplatissement d'une grosse vésicule golgienne, alors que chez *P. symbioticus* chaque spermatide contient plusieurs grosses vésicules d'origine golgienne pour lesquelles aucune évolution en acrosome n'a encore été décelée.

Dans ces deux espèces les gamètes mâles ont évolué, à partir d'un spermatozoïde de type primitif, d'une manière très comparable, ceci en relation avec un mode de transfert du sperme très particulier, assimilable à une pseudocopulation (ÅKESSON, 1973). Cette évolution paraît encore plus poussée chez *P. symbioticus* dont les spermatides âgées ne présentent ni flagelle, ni acrosome.

RÉSUMÉ

Protodriloides symbioticus se développe à partir d'œufs volumineux déposés dans un cocon de ponte qui adhère aux grains de sable. La fécondation a lieu dans le cocon : la pénétration du spermatozoïde dans l'ovocyte, la reprise des divisions de maturation de celui-ci, la formation de l'aster spermatique puis celle des deux pronuclei sont décrites. Les spermatides âgées présentes dans le

coelome des mâles sont caractérisées par l'absence de flagelle et d'acrosome et par de gros grains de sécrétion de nature protéique élaborés dès le début de la spermatogenèse par le reticulum endoplasmique granulaire et l'appareil de Golgi. Le rôle de ces grains est discuté. Ces spermatides non flagellées et dépourvues d'acrosome sont d'un type jusqu'ici inconnu chez les Annélides Polychètes.

REMERCIEMENTS.

Je remercie vivement J. BIELAKOFF et D. DAMAS pour leur aide et leurs conseils dans le domaine histochimique et G. SEGBRE pour son aide efficace au microscope électronique.

BIBLIOGRAPHIE

- ÅKESSON, B., 1973. Reproduction and larval morphology of five *Ophryotrocha* species (Polychaeta, Dorvilleidae). *Zool. Scripta*, 2 : 145-155.
- BERRUTI, G., M. FERRAGUTI & C.L. LAMIA DONIN, 1978. The aflagellate spermatozoon of *Ophryotrocha*: A line of Evolution of Fertilization among Polychaetes. *Gamete Research*, 1 : 287-292.
- BERTOUT, M., 1976. Spermatogenèse de *Nereis diversicolor* O.F. Muller (Annélides Polychètes); 1. Evolution du cytoplasme et élaboration de l'acrosome. *J. Microsc. Biol. Cell.*, 25 : 87-94.
- BOCQUET-VEDRINE, J. et J. POCHON-MASSON, 1969. Cytodifférenciation d'une vésicule de sécrétion au cours de la spermiogénèse chez *Balanus perforatus* Brug. (Crustacé Cirripède). *Arch. Zool. exp. gén.*, 110 (4) : 595-616.
- CHEVAILLIER, P. 1967. Mise en évidence et étude cytochimique d'une protéine basique extranucléaire dans les spermatozoïdes des Crustacés Décapodes. *J. Cell. Biol.*, 32 : 547-556.
- FAVARD, P., 1961. Evolution des ultrastructures cellulaires au cours de la spermatogénèse de l'*Ascaris* (*Ascaris megalcephala* Schranck = *Parascaris equorum* Goerze). *Ann. Sci. nat. Zool.*, Series 12, 3 : 53-152.
- FRANZÈN, A., 1974. Sperm ultrastructure in some Polychaeta. In: The Functional Anatomy of Spermatozoa. (Afzelius B. A. ed.) Pergamon Press, Oxford, New York.
- JÄGERSTEN, G., 1952. Studies on the morphology, larval development and biology of *Protodrilus*. *Zool. Bidr. Upps.*, 29 : 425-512.
- JOUIN, C., 1962. Le développement larvaire de *Protodrilus chaetifer* Remane (Archiannelide). *C. R. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, 255 : 3065-3067.

- JOUIN, C., 1966. Morphologie et anatomie comparée de *Protodrilus chaetifer* Remane et *Protodrilus symbioticus* Giard; création du nouveau genre *Protodriloides* (Archiannélides). *Cah. Biol. Mar.*, 7 : 139-155.
- JOUIN, C., 1970 a. Recherches sur des Archiannélides interstitielles : systématique, anatomie et développement des Protodrilidae et des Nerillidae. *Thèse Doct. Sci. nat. Paris*, 212 p.
- JOUIN, C., 1970 b. Recherches sur les Protodrilidae (Archiannélides) I. Etude morphologique et systématique du genre *Protodrilus*. *Cah. Bio. Biol. Mar.*, 11 : 367-434.
- LASSERRE, P., 1975. Clitellata. In : *Reproduction of Marine Invertebrates*. 3. (Giese A. C. et J. S. Pearse ed.) Academic Press, New York, San Francisco, London.
- POSTWALD, H. E., 1967. An electron microscope study of spermiogenesis in *Spirorbis (Laeospira) mörchi* Levinsen (Polychaeta). *Z. Zellforsch, mikrosk. Anat.*, 83 : 231-248.
- REYNOLDS, E. S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, 17 : 208-210.
- SWEDMARK, B. 1954. Etude du développement larvaire et remarques sur la morphologie de *Protodrilus symbioticus* Giard (Archiannélides). *Ark. Zool.*, 6, (5) : 511-522.
- TROYER, D. & P. SCHWAGER, 1979. Ultrastructure and evolution of a sperm : Phylogenetic implications of altered motile machinery in *Ophryotrocha puerilis* spermatozoon. *Eur. J. Cell Biol.*, 20 : 174-176.
- TURQUIER, Y. & J. POCHON-MASSON, 1969. L'infrastructure du spermatozoïde de *Trypetesa* (= *Alcippe*) *nassarioides* Turquier (Cirripède acrothoracique). *Arch. Zool. exp. gén.*, 110 (3) : 453-470.

Reçu le 5 janvier 1978.

COMPLÉMENT A L'ÉTUDE
DE LA PHYSIOLOGIE SEXUELLE DE L'AMPHIPODE
AQUATIQUE TROGLOBIE
NIPHARGUS VIREI CHEVREUX :
DURÉES DES PROCESSUS SPERMATOGÉNÉTIQUES

par J.-L. REYGROBELLET

Université Claude Bernard, Lyon I, Laboratoire de Biologie Souterraine
43, Bd du 11 Novembre 1918, 69621 Villeurbanne

ABSTRACT

Although *N. virei* Chevreux (troglobitic aquatical Gammarid) and *Orchestia gammarellus* Pallas (epigeous terrestrial Talitrid) have quite opposite modes of life, they show very similar reproductive rhythms and a great analogy in testicular functioning. Nevertheless, the phases of testicular cycle which enclose meiosis have very different relative durations. Thus, the real duration of spermatogenesis has been investigated to contribute some points of the particular physiology of *N. virei*. The method that MEUSY (1964) used for *Orchestia* has been chosen to allow comparison: injection of 3-H Thymidin and histoautoradiography of testes.

The results show that the mean duration of spermatogenesis (50 days) is much longer in *N. virei* than in an epigean organism; they confirm the slackening of all the vital processes in this troglobite. However, the testicle of this Amphipod is able to realize meiosis in the same time as *Orchestia*. This possibility of sudden accelerations of spermatogenesis and the troglobitic rhythms we know show the importance of regulating mechanisms in *N. virei* and remind one the existence of important external stimuli in the subterranean ecosystem.

INTRODUCTION

Les cycles sexuels des Crustacés aquatiques souterrains sont assez facilement déterminés par la quantification des pontes des femelles d'un échantillon de population; c'est ainsi qu'on a pu établir que *Niphargus virei* Chevreux, vrai troglobie karstique, présente contrairement à d'autres espèces (comme *N. rhenorhodanensis*) une périodicité de la reproduction analogue à celle d'Amphipodes des eaux superficielles (GINET, 1960, 1969; TURQUIN, 1975). L'existence de ce rythme troglobie particulier a été confirmée chez le mâle de *N. virei* par l'étude histophysiological « en continu » du testicule (REYGROBELLET, 1977). Ce dernier travail a en outre apporté quelques éléments à notre connaissance de la physiologie sexuelle, encore peu connue, de l'animal; du point de vue fonctionnel, le testicule de *N. virei* présente en effet des ressemblances extrêmes avec celui du Talitridé terrestre *Orchestia gammarellus* Pallas, très bien connu depuis les travaux de CHARNIAUX-COTTON (1958), MEUSY (1963, 1964), BERREUR-BONNENFANT (1967).

— Présence d'une zone *germinative* longitudinale, réticulum de cellules mésodermiques où sont enchâssées les spermatogonies primaires (spermatogonies I) qui effectuent quelques mitoses.

— Sortie *périodique* des spermatogonies de la zone germinative; elles se multiplient plusieurs fois avant d'entamer *synchroniquement* la prophase de méiose, la suite de la spermatogenèse se faisant en direction du centre de la gonade.

— La périodicité de la sortie des spermatogonies donne un caractère cyclique au fonctionnement du testicule et entraîne une stratification des cellules sexuelles aux stades successifs de leur évolution. Les divers agencements de celles-ci dans le testicule ne sont donc pas quelconques: ainsi, il a été possible de distinguer comme chez *Orchestia* 5 agencements différents (phases) dans le cycle fonctionnel du testicule de *N. virei*.

La figure 1 reproduit les spires comparées des spermatogenèses d'*Orchestia* et de *N. virei*, qui manifestent bien la grande analogie de fonctionnement des deux gonades. On y note cependant des différences non négligeables dans les *durées relatives* de certaines phases; ainsi, la phase II n'occupe chez *N. virei* que 3,5 % du cycle fonctionnel du testicule alors qu'elle atteint 9 % chez *Orchestia*. Ce fait a permis de dire (REYGROBELLET, 1977) qu'il était possible, même dans l'éventualité d'une très longue durée du cycle de *N. virei* — car on connaît par ailleurs l'allongement considérable de la plupart des processus vitaux chez *Niphargus* (DEROUET, 1953;

GINET, 1955, 1960, 1966; TURQUIN, 1967; GRAF, 1968) — que le déroulement de la phase II ne prenne pas plus de temps à ce troglobie qu'à *Orchestia*. Cette phase correspondant, pour une génération de cellules sexuelles donnée, à tous les stades de la méiose postérieurs au diplotène, on voit qu'il était fondamental d'examiner la validité de cette hypothèse pour acquérir une meilleure idée du métabolisme particulier de *N. virei*. Les durées relatives des phases du cycle testiculaire nous étant connues, il nous fallait donc une approximation de la durée réelle de ce cycle.

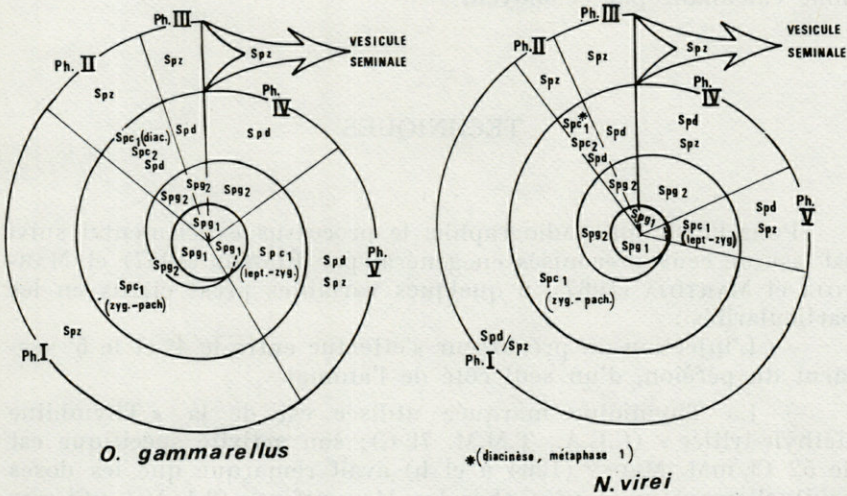


FIG. 1. — Spires comparées des spermatogénèses chez *O. gammarellus* et *N. virei*.

Les 5 phases du cycle fonctionnel des testicules sont représentées par des secteurs proportionnels à leur durée relative (MEUSY, 1963; REYGROBELLET, 1977). Spg 1 : spermatogonies primaires; Spg 2 : spermatogonies secondaires; Spc 1 : spermatocytes primaires; lept-zyg : leptotène-zygotène; zyg-pach : zygotène-pachytène; diac. : diacinèse; Spc 2 : spermatocytes secondaires; Spd : spermatoïdes; Spz : spermatozoïdes.

Dans le cadre de recherches concernant l'action de l'hormone androgène sur la gamétogénèse des Crustacés, MEUSY (1964 a) a effectué ce travail sur *Orchestia gammarellus*. Pour que les résultats obtenus soient comparables, c'est une méthode identique à la sienne qui a été utilisée pour *N. virei* : l'injection de Thymidine tritiée au voisinage du testicule suivie d'une étude histo-autoradiographique. Ce précurseur est incorporé par les noyaux des cellules qui effectuent la synthèse d'A.D.N. préliminaire à une division (mitose ou méiose).

En se reportant à la figure 1, on constate que c'est *au plus tard* dans les noyaux des spermatogonies secondaires (spermatogonies II) de la fin de phase IV (Fig. 2) que l'incorporation aura lieu ; en effet, elle ne peut plus se produire au-delà du stade préleptotène de la prophase de méiose. La durée d'un cycle fonctionnel du testicule est donc donnée par le *temps minimum* au bout duquel on trouvera des spermatides marquées en fin de phase IV ou en début de phase V ; la réalisation d'une spermatogenèse complète demandant depuis la sortie des spermatogonies de la zone germinative 2 cycles fonctionnels (Fig. 3), sa durée *approchée* est donc calculable par ce moyen.

TECHNIQUES

Pour l'histo-autoradiographie, le processus expérimental suivi est issu de ceux préconisés en général par ROGERS (1967) et MARTOJA et MARTOJA (1967), à quelques variantes près ; citons en les particularités :

— L'injection du précurseur s'effectue entre le 4^e et le 5^e segment du péréion, d'un seul côté de l'animal.

— La Thymidine marquée utilisée est de la « Thymidine Méthyle-tritiée » (C.E.A., T.M.M. 79 C) ; son activité spécifique est de 52 Ci/mM. MEUSY (1964 a et b) avait remarqué que les doses habituellement employées chez les Mammifères (0,1 à 1 μ Ci par gramme de poids) sont beaucoup trop faibles pour les Crustacés et les avait déjà fixées à 10 μ Ci/g chez *Orchestia*. Chez *Niphargus*, bien plus que chez *Orchestia* dont le mode de vie est aérien, il peut y avoir perte de précurseur par la plaie dans l'eau d'élevage, malgré colmatage à la vaseline. J'ai ainsi été amené à les augmenter encore jusqu'à 20 μ Ci/g. Les *N. virei* étant choisis de taille moyenne (25 \pm 2 mm de longueur, soit un poids frais de 0,4 g) pour cette expérience, c'est donc 8 μ Ci (dans un volume de 3 μ l) qui ont été injectées à chaque animal.

— A la fin de la période d'incubation, seul le testicule situé du côté de l'injection est extrait (en milieu isotonique) de l'animal préalablement anesthésié au M.S. 222 (Tricaïne - Méthane - Sulfonate - Prolabo) puis plongé immédiatement dans le fixateur. Ce dernier est le liquide de Petrunkevitch I (MARTOJA et MARTOJA, 1967), proche du Carnoy mais compatible avec la double inclusion gélose/paraffine que nous sommes tenus de pratiquer avec le testicule de *N. virei*.

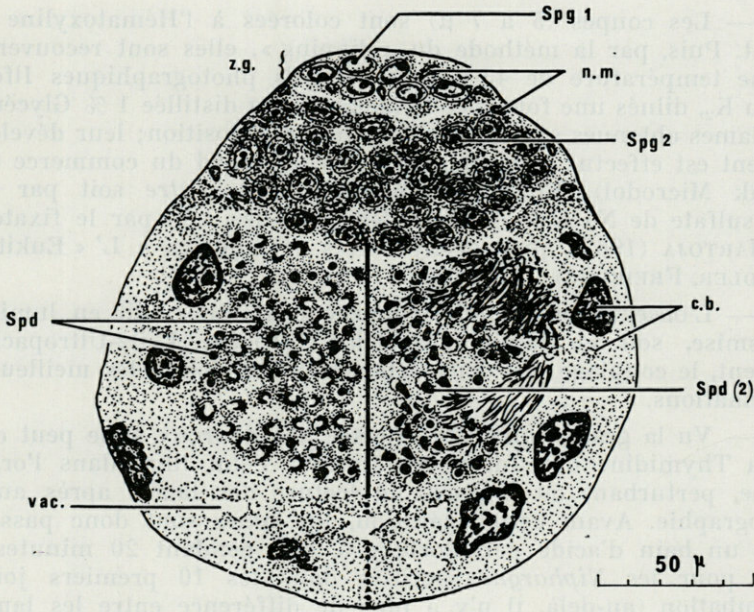


FIG. 2. — Coupe transversale de testicule de *N. virei* en phase IV. La 3^e zone cellulaire figure sous les deux aspects qu'elle peut présenter (REY-GROBELLET, 1977). Mêmes abrégations que Fig. 1; c.b. : couche bordante à mucus; n.m. : noyaux mésodermiques; Spd (2) : spermatides en fin de spermiogénèse; vac. : vacuole.

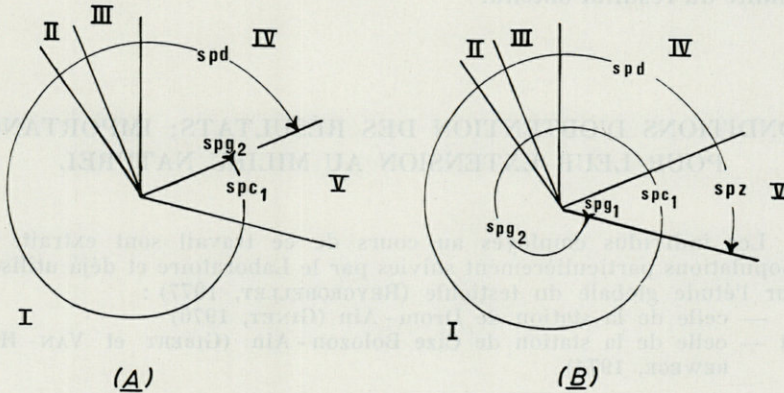


FIG. 3. — Schématisation de la méthode de calcul des durées. (A) : durée du cycle fonctionnel; la flèche montre le temps minimum séparant l'injection de l'apparition des spermatides marquées en fin de phase IV; (B) : durée de la spermatogénèse, depuis la sortie des spermatogonies de la zone germinative = 2 cycles fonctionnels. Mêmes abrégations que Fig. 1 et 2.

— Les coupes (5 à 7 μ) sont colorées à l'Hématoxyline de Groat. Puis, par la méthode du « dipping », elles sont recouvertes à une température de 43 °C par les gels photographiques Ilford L₄ ou K₂, dilués une fois avec le mélange eau distillée 1 % Glycérol. Les lames obtenues sont mises 20 jours en exposition; leur développement est effectué avec un révélateur standard du commerce (ici Kodak Microdol). Elles sont fixées à *pH neutre* soit par du Thiosulfate de Na à 35 % dans l'eau distillée, soit par le fixateur de MARTOJA (1967), puis déshydratées et montées à L' « Eukitt » (KINDLER, FREIBURG).

— L'observation au microscope est effectuée soit en lumière transmise, soit en lumière réfléchie (procédé Leitz-Ultropack); souvent, le couplage des deux éclairagements a donné les meilleures informations.

— Vu la grande quantité injectée à *Niphargus*, il se peut que de la Thymidine non incorporée reste à l'état libre dans l'organisme, perturbant ou faussant la lecture des lames après autoradiographie. Avant cette opération, les lames sont donc passées dans un bain d'acide perchlorique à 1 % pendant 20 minutes à 4 °C, pour les *Niphargus* sacrifiés dans les 10 premiers jours d'incubation (au-delà, il n'y a plus de différence entre les lames « lavées » et les autres).

— Pour chaque lot de lames mises en autoradiographie, un échantillon est traité à la Désoxyribonucléase (DNase pancréatique Merck). Ceci permet d'éliminer un lot dont l'aspect positif ne serait pas seulement dû au marquage de l'ADN et témoigne de la validité du résultat obtenu.

CONDITIONS D'OBTENTION DES RÉSULTATS; IMPORTANCE POUR LEUR EXTENSION AU MILIEU NATUREL

Les individus employés au cours de ce travail sont extraits de 2 populations particulièrement suivies par le Laboratoire et déjà utilisées pour l'étude globale du testicule (REYGROBELLET, 1977) :

— celle de la station de Drom - Ain (GINET, 1970)

et — celle de la station de Cize Bolozon - Ain (GIBERT et VAN HERREWEGE, 1974).

Pour que les résultats obtenus aient une signification applicable à l'animal en milieu naturel, il est fondamental que l'expérimentation entraîne le moins de possibilités de traumatismes et que la mise en élevage pendant la période d'incubation soit effec-

tuée dans les conditions les plus proches de celles de la station d'origine : dès leur retour du lieu de capture, les mâles sont donc *traités très rapidement*; la manipulation doit en effet être très courte, car, même si les lésions mécaniques qu'ils subissent sont faibles, ces troglobies aquatiques n'en sont pas moins soumis pendant l'injection à l'air et à la lumière. Après la mise au point du procédé, le temps qui sépare le prélèvement des mâles de leur rejet dans le bac d'élevage ne dépasse guère 2 minutes, et les préjudices qui leur sont causés sont donc minimes; ceux-ci ne manifestent d'ailleurs qu'une courte période de prostration (30 secondes) avant de se redéplacer normalement.

Les bacs d'élevage (60 × 40 cm) maintenus à une température de 11 °C, sont remplis d'eau aérée; leur fond est garni d'une couche (1 cm) de limon argileux de la station d'origine, dont on sait le rôle primordial qu'il joue dans le développement et l'alimentation de *N. virei* (GINET, 1955, 1960; GOUNOT, 1960, 1967; PELLENARD, 1973; GIBERT et VAN HERREWEGE, 1974). Des pierres et des bandes de grillage plastique permettent de plus aux animaux de s'isoler et se ménager des logettes, évitant ainsi un confinement qui est souvent source de cannibalisme chez *N. virei* (GINET, 1960). Les mâles « marqués » y sont placés en nombre relativement réduit (12 à 15) en compagnie de femelles de la même récolte en sur-nombre (selon la sex ratio). Tous, mâles et femelles, sont nourris de une à deux fois par semaine pendant la durée de l'incubation (*Tubificidae* ou larves de *Chironomidae*).

— Au cours de ces élevages, il n'y a pas eu d'effet radiobiologique important, malgré la grande quantité de matériel radioactif injectée à chaque animal; d'ailleurs, *aucun cas de mortalité* n'a été observé, même pour des incubations dépassant parfois un mois. Il faut cependant signaler l'apparition quasi générale, au bout de 6 jours environ (planche I, photo 1), outre la tache mélanique due à la cicatrisation de la plaie d'injection, d'une formation identique d'aspect au niveau supérieur de la plaque épimérale du 2^e segment métasomien droit (du côté de l'injection). Au-delà de 10 jours, d'autres, notamment une tache symétrique, peuvent se manifester sur le corps de l'animal. Des auteurs ont déjà signalé dans leurs élevages des mélanisations locales de la cuticule de *N. virei* (HUSSON, 1950; GINET, 1960), mais elles étaient la plupart du temps dues à des lésions superficielles subies pendant la capture ou au cours d'une bataille. Il est malgré tout possible que ces taches apparaissent chez des individus n'ayant subi aucun dommage mécanique; GIBERT (1977) pense que, comme c'est le cas chez les *Gammarus* (HYNES et NICHOLAS, 1957; CROMPTON, 1967), ceci serait dû à un phénomène de défense de l'organisme soumis à des conditions défavorables. Cette réflexion et le fait que le

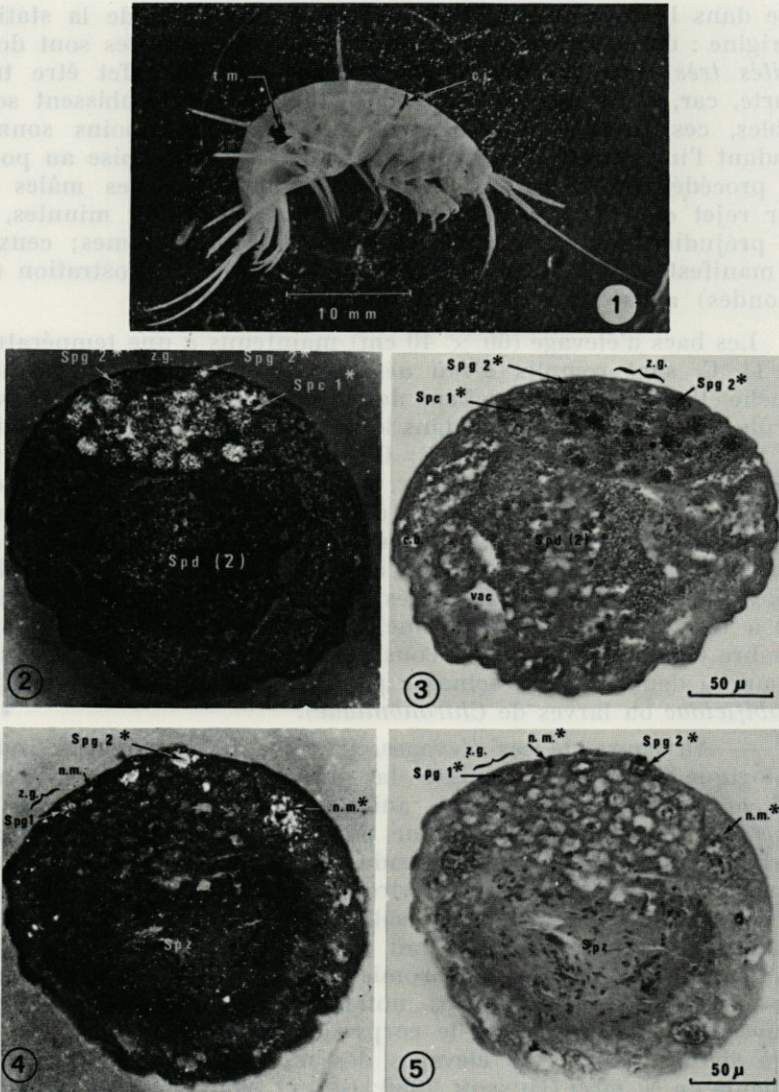


PLANCHE I

Autoradiographie du testicule de *N. virei*.

1. Aspect de la tache mélanique (t.m.) consécutive à l'injection de Thymidine tritiée (6 jours); cicatrice d'injection (c.i.). 2 et 3. Phase I, une semaine après l'injection; spermatogonies secondaires et spermatocytes primaires marqués. Leitz-Ultropack (2) et lumière transmise (3). 4 et 5. Phase I, 31 jours après l'injection. Noyaux mésodermiques, spermatogonies primaires et secondaires marquées; mais pas de marquage dans la zone à spermatocytes I. Leitz-ultrapack (4) et lumière transmise (5). Mêmes abréviations que Fig. 1, 2 et 3. Les cellules marquées sont accompagnées du signe*.

niveau préférentiel de l'apparition des deux premières taches mélaniques correspond exactement à l'extrémité des deux caecums postérieurs du tube digestif de *N. virei* ne nous permettent donc pas d'écarter totalement la possibilité d'un certain effet radiobiologique.

MÉTHODOLOGIE ET ANALYSE DES PREMIERS RÉSULTATS AUTORADIOGRAPHIQUES

Etant donné la probabilité assez faible de rencontrer, dans un prélèvement fait au hasard, des phases IV et V (elles occupent respectivement 10,6 et 19,2 % du cycle du testicule), j'ai choisi pour l'expérimentation la période de l'année qui leur est favorable; elle se situe entre juin et septembre (REYGRABELLET, 1977). Malgré cela, et dans l'éventualité d'une durée assez longue de la spermatogenèse de *N. virei*, il a fallu augmenter nettement le nombre d'individus soumis à l'injection par rapport à celui qui fut suffisant pour *Orchestia*.

L'expérience a été menée en deux temps :

1) une première série d'injections est effectuée qui permet de situer très approximativement le nombre de jours nécessaires à l'obtention de spermatides marquées;

2) une deuxième série, dont les temps d'incubation sont resserrés autour de la durée présumée, sert alors de confirmation et d'affinement des résultats obtenus.

Cependant, le marquage de *tous les niveaux cellulaires* a été suivi au cours de la première série, car les enseignements qu'on peut en tirer contribuent très largement à la compréhension globale des phénomènes spermatogénétiques chez *N. virei*. Ainsi, 40 mâles d'une récolte effectuée à Drom ont été traités; les résultats sont reportés dans le tableau I, qui indique les niveaux cellulaires marqués dans les testicules pour des temps d'incubation de 4 à 34 jours et les phases dans lesquelles se trouvaient ces derniers au moment du sacrifice.

Nous en retiendrons plus particulièrement les points suivants :

— Des synthèses d'ADN semblent se faire rapidement et régulièrement dans les spermatogonies I et II (dès 4 jours, elles sont marquées dans toutes les gonades). Cependant, le marquage des spermatogonies I est numériquement assez faible par rapport à leur nombre total (1/20 en moyenne). De même les spermatoctes I de la phase V observée à 4 jours d'incubation sont marqués; 4 jours

TABLEAU I

Première série d'autoradiographies : cellules sexuelles marquées dans le testicule de *N. virei*.

Incubation (jours)	4	7	10	13	16	19	22	25	28	31	34
Phases et niveaux cellulaires marqués	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 I Spg 2 Spc 1	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 I Spg 2 Spc 1	Spg 1 I Spg 2 Spc 1	Spg 1 I Spg 2 Spc 1	Spg 1 I Spg 2 Spc 1	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 I Spg 2 Spc 1	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 I Spg 2 Spc 1
	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 I Spg 2 Spc 1	Spg 1 II Spg 2	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 III Spg 2	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 I Spg 2 Spc 1	Spg 1 IV Spg 2 Spc 1	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 I Spg 2 Spc 1
	Spg 1 V Spc 1	Spg 1 II Spg 2	Spg 1 V Spc 1	Spg 1 III Spg 2	Spg 1 IV Spg 2	Spg 1 IV Spg 2	Spg 1 I Spg 2	Spg 1 III Spg 2 Spc 1	Spg 1 IV Spg 2	Spg 1 III Spg 2	Spg 1 V Spc 1
				Spg 1 IV Spg 2	Spg 1 V Spc 1	Spg 1 V Spc 1	Spg 1 IV Spg 2	Spg 1 IV Spg 2	Spg 1 V Spc 1 Spc 1	Spg 1 IV Spg 2 Spc 1	Spg 1 IV Spg 2 Spc 1

plus tôt, ces cellules (alors en zygotène) étaient donc encore à l'état de spermatogonies II ou au plus en préleptotène.

— *Au bout d'une semaine*, 3 niveaux de marquage sont déjà visibles dans une phase I (planche I, photos 2 et 3). Le marquage y étant régulier au-dessus des spermatocytes I (planche I, photo 2 et planche II, photo 1) on peut penser qu'il résulte de l'incorporation pratiquement simultanée du précurseur par ces cellules quand elles précédaient la méiose.

— *A 13 jours*, notons une phase II intéressante; elle n'a que deux niveaux de marquage (spermatogonies I et II); 13 jours auparavant, le 3^e niveau cellulaire était déjà occupé par des spermatocytes en prophase de méiose (qui ne pouvaient donc plus incorporer la Thymidine, ce qui nous fait soupçonner une prophase de méiose très longue.

— *A 25 jours* apparaissent les premières spermatides marquées dans une phase III, puis à 28 jours dans une phase IV et une phase V. Très souvent, les spermatides de la partie du testicule qui est la plus éloignée de la zone germinative sont les plus « positives » (planche II, photo 2). Au fort grossissement (planche II, photos 3 et 5), on constate qu'elles ne sont pas toujours toutes marquées (bien que la coupe passe par leur noyau). Ceci pourrait signifier que l'entrée en prophase de méiose peut ne pas être absolument synchrone; on peut penser en effet qu'au moment de l'injection, des spermatocytes avaient dépassé le stade préleptotène, et n'incorporaient plus de Thymidine alors que d'autres en avaient encore la possibilité.

En général, les spermatogonies II, nombreuses en phase IV, sont marquées régulièrement, et préférentiellement au niveau du

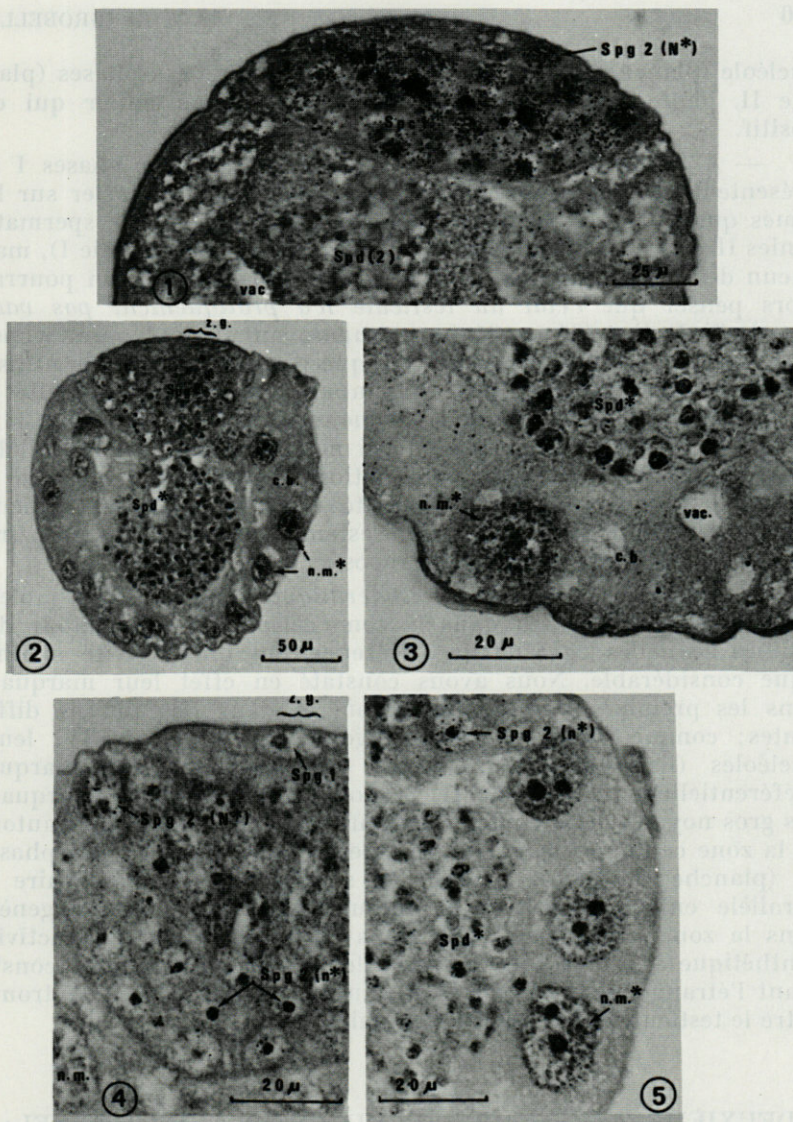


PLANCHE II

Autoradiographie du testicule de *N. virei*.

1. Marquage de tous les spermatocytes I dans une phase I (une semaine d'incubation) - détail - Deux spermatogonies II sont marquées (noyau entier- N*). Lumière transmise. 2. Phase IV, 28 jours après l'injection (1^{re} série); spermatogonies II, spermatides marquées; les noyaux de la couche bordante sont marqués de façon régulière. Lumière transmise. 3. Marquage des spermatides dans une phase IV, 25 jours après l'injection (2^e série) - détail - Lumière transmise. 4. Marquage préférentiel des spermatogonies II au niveau du nucléole (n*) dans une phase IV - détail - Lumière transmise. 5. Phase IV, 25 jours après l'injection; les spermatides sont marquées (pas toutes), spermatogonies secondaires et noyaux de la couche bordante à nucléole préférentiellement marqué - détail - Lumière transmise. Mêmes abréviations que Fig. 1, 2 et 3. Les cellules marquées sont accompagnées du signe*.

nucléole (planche II, photos 2, 4 et 5); dans d'autres phases (planche II, photo 1) c'est le plus souvent le noyau entier qui est positif.

— A 25 jours également, puis à 31 jours, deux phases I ne présentent que 2 niveaux de marquage. On ne peut déceler sur les lames que quelques noyaux mésodermiques et quelques spermatogonies II « positifs » (de temps en temps une spermatogonie I), mais aucun des Spermatocytes I (planche I, photos 3 et 4). On pourrait alors penser que *l'état du testicule n'a pratiquement pas varié depuis l'injection* (25 ou 31 jours auparavant, ce qui paraît considérable...). Cependant, on peut voir que d'après les critères utilisés habituellement (MEUSY, 1963; REYGROBELLET, 1977), l'intensité de la spermatogenèse en cours à ce moment semble normale (33 à 35 spermatocytes I par coupe); ceci nous conforterait dans l'idée (REYGROBELLET, 1977) que cette notion d'« intensité » ne peut à elle seule rendre compte de l'activité de la gonade : un testicule dont la spermatogenèse est manifestement intense pourrait très bien se trouver dans un état de « repos ».

— *Marquage des noyaux mésodermiques* : ces noyaux semblent manifester, qu'ils soient dans la zone germinative ou autour des cellules sexuelles en voie de différenciation une activité synthétique considérable. Nous avons constaté en effet leur marquage dans les premiers jours d'incubation, et dans des phases différentes; comme pour les spermatogonies II en phase IV, leurs nucléoles (ils sont plurinucléolés) semblent souvent marqués préférentiellement (planche II, photo 5). En général le marquage des gros noyaux de la couche bordante à mucus est régulier autour de la zone cellulaire la plus âgée (spermatides) à partir des phases IV (planche II, photos 2 et 5). Il semble qu'on puisse faire le parallèle entre celui-ci et le déroulement de la spermiogenèse dans la zone « enserrée ». Signalons enfin qu'une grande activité synthétique a pu être décelée dans les noyaux des cellules constituant l'étranglement (décrit *in* REYGROBELLET, 1977) qui se trouve entre le testicule et la vésicule séminale.

DEUXIÈME TEMPS : DURÉE DU CYCLE FONCTIONNEL; DURÉE DE LA SPERMATOGENÈSE

Dans la deuxième série de marquages, traitée de façon identique à la première, deux lots de 24 mâles ont été extraits l'un de Drom, l'autre de Cize-Bolozon. Les temps d'incubation ont été resserrés de 22 à 27 jours en fonction des premiers résultats obtenus, à raison de 4 animaux par jour pour chaque lot.

Comme l'évaluation de la durée du cycle ne dépend que du marquage des spermatozoïdes en phase IV ou V, le tableau II concentre les résultats de la première et de la deuxième série en ne mentionnant que les phases; les phases « utiles » sont encadrées, et celles où les spermatozoïdes étaient marquées sont accompagnées du signe *.

TABLEAU II

Détermination de la durée du cycle fonctionnel du testicule de *N. virei* : les phases importantes sont encadrées.

DROM											
Jours d'incubation	4	7	10	13	16	19	22	25	28	31	34
Nombre d'animaux	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	3
Phases	I ₂ V ₁	I ₂ II ₁	I ₂ V ₁	I ₁ II ₁ III ₁ IV ₁	I ₂ IV ₁ V ₁	I ₁ III ₁ IV ₁ V ₁	I ₃ IV ₁	I ₂ III ₁ IV ₁	I ₁ IV ₂ V ₁	I ₂ III ₁ IV ₁	I ₂ V ₁

DROM II						CIZE						
Jours d'incubation	22	23	24	25	26	27	22	23	24	25	26	27
Nombre d'animaux	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Phases	I ₂ III ₁ IV ₁	I ₃ III ₁ IV ₁	I ₂ IV ₁ V ₁	I ₂ IV ₂ V ₁	I ₂ IV ₁ V ₁	I ₂ V ₂	I ₂ II ₁ IV ₁	I ₂ IV ₁ V ₁	I ₃ V ₁	I ₂ III ₁ IV ₁ IV ₁ *	I ₃ IV ₁	I ₂ IV ₁ V ₁

Notons tout de suite que la répartition des phases sur le nombre total d'animaux traités (88) semble en bon accord avec ce qu'on avait pu déceler à cette époque chez les *Nipharagus* extraits directement du milieu naturel (REYGROBELLET, 1977); j'ai pu décomposer :

- 47 phases I (53 %)
- 3 phases II (3,5 %)
- 7 phases III (8 %)
- 18 phases IV (20,5 %)
- 13 phases V (15 %). Les expérimentations s'étant déroulées pendant la période « favorable » aux phases IV et V, les chiffres sont forts par rapport à une moyenne annuelle (35,5 % à elles deux), mais très compatibles. Cette concordance avec les pourcentages connus chez des animaux non traités est très positive quant

à la généralisation des valeurs que nous obtenons pour la durée du cycle. Celles-ci sont en effet rassemblées de façon nette à 25 jours, confirmant ainsi les données fournies par le premier marquage : aucune spermatide marquée n'a été obtenue avant ce temps d'incubation.

Il est vrai que la méthode histo-autoradiographique, très longue, ne permet pas d'expérimenter sur un grand nombre d'individus, et que les conditions restituées au laboratoire ne sont sans doute pas exactement semblables à celles existant dans la nature. Cependant, les conditions d'expérience ayant été identiques pour ces lots issus de 2 populations différentes, les résultats sont *réellement très homogènes*. Il semble donc qu'on puisse prendre cette valeur de 25 jours comme durée moyenne du cycle testiculaire de *N. virei* à cette époque de l'année; la spermatogenèse complète recouvrant à peu près deux cycles s'effectuerait donc en une cinquantaine de jours.

DISCUSSION : IMPORTANCE DE CES DONNÉES POUR NOTRE COMPRÉHENSION DE LA PHYSIOLOGIE DU TESTICULE DE *N. VIREI*

La durée précédemment calculée met *N. virei* nettement à part des genres épigés voisins, surtout si l'on considère que nous avons placé l'expérience dans une période qui nous semblait particulièrement favorable (maximum d'intensité de la spermatogenèse accompagnée des signes d'une activité génitale importante). Une spermatogenèse complète ne dure en effet que 20 jours chez *O. gammarellus* (MEUSY, 1964 a). *N. virei* mettrait donc pour élaborer complètement un spermatozoïde deux fois et demi *au moins* le temps nécessaire à *Orchestia*. On sait que l'activité spermatogénétique dépend du taux d'hormone androgène circulante chez la plupart des Crustacés Malacostracés (CHARNIAUX-COTTON et coll., 1966; BERREUR-BONNENFANT, 1967; CHARNIAUX-COTTON, 1970, 1972, 1975, 1976; LEGRAND et JUHAULT, 1970, 1972); on se doit de faire à ce sujet le rapprochement avec les remarques de HUSSON et GRAF (1961 a et b) — ainsi qu'avec nos propres observations (REYGROBELLET, 1977) — sur l'aspect histologique particulier de la glande androgène de *N. virei* comparé à celui de *Gammarus*, et sur le caractère « hypofonctionnel » qu'elle présente.

Il se confirme donc, pour l'appareil génital mâle cette fois, que *N. virei* manifeste à tous les niveaux ce ralentissement des

processus vitaux déjà maintes fois constaté depuis DEROUET (1953) au niveau du métabolisme respiratoire, jusqu'à GIBERT (1976) au niveau du transit intestinal. Mais là n'est sans doute pas le plus original; exprimons côte à côte les durées absolues des phases chez *Orchestia* et *N. virei* (Tab. III) calculées d'après les durées relatives moyennes (Fig. 1), même si on ne peut leur accorder qu'une valeur indicative en fonction des restrictions faites au paragraphe précédent :

TABLEAU III

Durées des phases du cycle fonctionnel du testicule chez N. virei et O. gammarellus (valeurs indicatives).

Phases	<i>Niphargus virei</i>		<i>Orchestia gammarellus</i>	
	%	Durée (jours)	%	Durée (jours)
I	60,5	15,1	44,5	4,45
II	3,5	0,9	9	0,9
III	6,5	1,6	4,5	0,45
IV	10,5	2,6	15,5	1,55
V	19	4,8	26,5	2,65

On constate que la prophase de méiose, bien qu'on sache qu'elle est toujours très longue, atteindrait chez *N. virei* des durées extrêmement élevées : 20 jours en moyenne (elle occupe la phase V d'un cycle, la phase I et le début de la phase II du cycle suivant), alors qu'elle n'est que de 7 jours chez *O. gammarellus*, la variabilité individuelle pouvant amener à des pics de 31 jours (Tab. I).

— Par contre, la suite de la méiose pourrait se dérouler dans le même temps (phase II) chez *Orchestia* et *Niphargus* (une journée). Ainsi, à partir de la diacinèse jusqu'à la formation des spermatoïdes, *N. virei*, vrai troglobie, pourrait-il effectuer une bonne partie de la méiose aussi rapidement que des animaux épigés alors que le reste de son cycle testiculaire est très ralenti et particulièrement la prophase méiotique ? Ce ne serait pas la première contradiction qu'on puisse apparemment trouver dans le métabolisme particulier de cet Amphipode... Dans le même ordre d'idée, nous pouvons en effet rappeler (GRAF, 1968) que la phase « D », préexuviale, du cycle d'intermue de *N. virei* est en valeur relative beaucoup plus

courte (20 %) que chez les Gammaridés de la surface (50 %). On a pu aussi observer, dans certains élevages (GINET, 1960), des mues collectives, rapides, et des « téléscopages » de différents stades du cycle d'intermue (GRAF, 1968) qui pourraient résulter d'une brusque augmentation (contagieuse) du métabolisme des individus concernés.

Au niveau du testicule de *N. virei* nous avons décelé (REYGROBELLET, 1977) des phénomènes assez comparables qui pourraient tout aussi bien témoigner d'une rapide élévation du taux d'hormone androgène circulante. Enfin, des travaux récents (TURQUIN, 1975) ont montré la haute probabilité d'un signal saisonnier à action rapide, externe à l'animal, déclenchant la ponte des femelles de *Niphargus* « par fractions », et créant ainsi un rythme de reproduction en dents de scie.

Toutes ces constatations vont donc à l'encontre d'une conception rigoureuse du « métabolisme ralenti » de *N. virei* et tendraient plutôt à montrer que cet Amphipode, vivant dans un milieu dont l'uniformité n'est qu'apparente, pourrait, malgré un faible bilan métabolique général, être capable pendant des périodes particulières, de « productions » aussi intenses et rapides que celles des épigés.

RÉSUMÉ

Malgré des modes de vie tout à fait opposés, *N. virei* Chevreux (Gammaridé aquatique troglobie) et *Orchestia gammarellus* Pallas (Talitridé terrestre épigé) présentent des rythmes de reproduction analogues et une extrême similitude de fonctionnement des testicules. Les durées relatives des phases du cycle testiculaire correspondant à la méiose sont cependant très différentes chez ces deux Amphipodes. Pour élucider quelques points de la physiologie très particulière de ce troglobie, les durées réelles des processus spermatogénétiques ont été recherchées chez *N. virei*. Afin d'effectuer une comparaison valable, la même méthode que celle déjà employée chez *Orchestia* a été utilisée : détermination de la durée d'un cycle fonctionnel du testicule après marquage des cellules sexuelles à la Thymidine tritiée.

Les résultats montrent qu'une spermatogenèse moyenne (50 jours) est, chez *N. virei*, considérablement plus longue que celle d'un organisme de surface; ceci confirme le ralentissement général des processus vitaux qu'on accorde à ce troglobie. Cependant, le testicule de cet Amphipode est, ponctuellement, capable de produc-

tions aussi rapides et intenses (méïose) que celles d'animaux épigés voisins. Les rythmes globaux que nous lui connaissons et les variations brusques que peut subir sa spermatogenèse mettent en lumière le rôle important des mécanismes régulateurs chez *N. virei* et rappellent l'existence dans le milieu souterrain de facteurs déclenchants non négligeables.

BIBLIOGRAPHIE

- BERREUR-BONNENFANT, J., 1967. Action de la glande androgène et du cerveau sur la gamétogenèse de Crustacés Péracarides. *Arch. Zool. exp. gén.*, **108** (4) : 521-558.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1958. Contrôle hormonal de la différenciation du sexe et de la reproduction chez les Crustacés Supérieurs. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **83** : 314-336.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1970. Sexualité et activité génitale mâle chez les Crustacés Supérieurs. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **95** : 565-594.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1972. Recherches récentes sur la différenciation sexuelle et l'activité génitale chez divers Crustacés Supérieurs. In « Hormones et Différenciation sexuelles chez les Invertébrés » (E. Wolff, édit.), 127-128, Gordon et Breach; Cours et Documents de Biologie, 3.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1975. Contrôle hormonal de la différenciation sexuelle et de l'activité génitale chez les Crustacés Malacostracés. *Pubbl. Stn Zool. Napoli*, **39** Suppl. : 480-509.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1976. Contrôle endocrine de la différenciation sexuelle et du maintien des gonies chez les Crustacés Malacostracés. *Coll. Internat. C.N.R.S.*, 251, « Actualités sur les hormones d'Invertébrés » : 235-246.
- CHARNIAUX-COTTON, H., CH. ZERBIB & J.J. MEUSY, 1966. Monographie de la glande androgène des Crustacés Supérieurs. *Crustaceana*, **10** (2) : 113-136.
- CROMPTON, D. W. T., 1967. Studies on the haemocytic reaction of *Gammarus* spp., and its relationship to *Polymorphus minutus* (*Acanthocephala*). *Parasitology*, **57** : 389-401.
- DEROUE, L., 1953. Etude comparée du métabolisme respiratoire chez certaines espèces de Crustacés cavernicoles et épigés. *Notes biospéol.*, **8** (1) : 103-109.
- GIBERT, J., 1976. La Nutrition d'Amphipodes hypogés et épigés : utilisation digestive, transit intestinal et consommation alimentaire. *Ann. Spéléol.*, **31** : 99-105.
- GIBERT, J., 1977. Recherches sur la pigmentation de *Niphargus virei* (Crustacé Amphipode hypogé). *Crustaceana*, Suppl. **4** : 45-57.

- GIBERT, J. & C. VAN HERREWEGE, 1974. Alimentation artificielle et utilisation digestive des aliments chez *N. virei* (Crustacé Amphipode hypogé) : Méthodologie et résultats préliminaires. *Ann. Nutr. Aliment.*, **28** : 159-172.
- GINET, R., 1955. Etudes sur la biologie d'Amphipodes troglobies du genre *Niphargus*. I. Le creusement des terriers; relations avec le limon argileux. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **80** : 332-349.
- GINET, R., 1960. Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés). *Ann. Spéléol.*, **15** (1-2) : 127-376.
- GINET, R., 1966. Influence de la nutrition sur la durée de vie des Poecilothermes. *Ann. Biol.*, **5** (1-2) : 75-93.
- GINET, R., 1969. Rythme saisonnier des reproductions de *Niphargus* (Crustacé Amphipode hypogé). *Ann. Spéléol.*, **24** (2) : 387-397.
- GINET, R., 1970. Biogéographie de *Niphargus* et *Caecosphaeroma* (Crustacés troglobies) dans les départements français du Jura et de l'Ain. Origine; influence des glaciations. Actes 4^e Cong. Nat. Suisse Spéléol., Neuchâtel, 186-198.
- GOUNOT, A. M., 1960. Recherches sur le limon argileux souterrain et son rôle nutritif pour les *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés). *Ann. Spéléol.*, **15** (3) : 501-526.
- GOUNOT, A. M., 1967. La microflore des limons argileux souterrains, son activité productrice dans la biocoenose cavernicole. *Ann. Spéléol.*, **22** (1) : 123-143.
- GRAF, F., 1968. Le cycle d'intermue du Crustacé hypogé *Niphargus virei* Chevreux (*Amphipoda Gammaridae*). *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **266** : 823-825.
- HUSSON, R., 1950. Apparitions de taches mélaniques chez *Niphargus virei* Chevreux. *Feuille des Naturalistes*, **4** : 73-74.
- HUSSON, R. & F. GRAF, 1961 a. Existence de la glande androgène chez le Crustacé troglobie *Niphargus*, comparaison avec celle du genre épigé *Gammarus*. *Ann. Spéléol.*, **16** (2) : 223-228.
- HUSSON, R. & F. GRAF, 1961 b. Comparaison des glandes androgènes d'Amphipodes appartenant à des genres hypogé (*Niphargus*) et épigé (*Gammarus*). *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **252** : 169-170.
- HYNES, H. B. N. & N. L. NICHOLAS, 1957. The resistance of *Gammarus* sp. to infection by *Polymorphus minutus*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, **52** : 376-383.
- LEGRAND, J. J. & P. JUHAULT, 1970. Contrôle de la sexualité chez les Crustacés Isopodes gonochoriques et hermaphrodites. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **95** 551-563.
- LEGRAND, J. J. & P. JUHAULT, 1972. Le contrôle humoral de la sexualité chez les Crustacés Isopodes gonochoriques. In « Hormones et Différenciation sexuelle chez les Invertébrés » (E. Wolff, édit.), 179-218, Gordon et Breach; Cours et Documents de Biologie, 3.
- MARTOJA, R. & M. MARTOJA, 1967. Initiations aux techniques de l'histologie animale. Paris, Masson, éd., 345 p.
- MEUSY, J. J., 1963. La gamétogenèse d'*Orchestia gammarella* Pallas, Crustacé Amphipode. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **88** 2-3, 197-220.

- MEUSY, J. J., 1964 a. Détermination de la durée de la spermatogenèse d'*Orchestia gammarella* Pallas, Crustacé Amphipode, par injection de Thymidine tritiée et autoradiographie. *Arch. Anat. microsc. Morphol. exp.*, **53** : 253-260.
- MEUSY, J. J., 1964 b. Etude de l'incorporation de l'uridine tritiée au niveau du testicule d'*Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé Amphipode). *Arch. Anat. microsc. Morphol. exp.*, **53** : 287-299.
- PELLENARD, P., 1973. Les microorganismes de l'argile souterraine et l'alimentation de *Niphargus virei* (Crustacé Amphipode hypogé). *Thèse Doct. Spéc. Univers. Cl. Bernard, Lyon*, 101 p.
- REYGOBELLET, J. L., 1977. Spermatogenèse et rythmes troglobies chez *Niphargus virei* (Amphipode Gammaridé). *Crustaceana*, Suppl. **4** : 15-43.
- ROGERS, A. W., 1967. *Techniques of Autoradiography*. Elsevier Publish. Cy., 335 p.
- TURQUIN, M. J., 1967. Le développement embryonnaire de *Niphargus virei* (Crustacé Amphipode hypogé). *Thèse Doc. Spéc. Univers. Cl. Bernard, Lyon*, 91 p.
- TURQUIN, M. J., 1975. Cycle biologique et rythme de ponte chez les Crustacés aquatiques troglobies. *C.R. hebdomadaire Séanc. Acad. Sci., Paris*, **280** : 2033-2036.

Reçu le 18 juillet 1978.

**SIGNIFICATION DE L'ACTIVITÉ
RYTHMIQUE COMPORTEMENTALE CRÉPUSCULAIRE
DU TUNICIER *CIONA INTESTINALIS***

par Bernard BUISSON et Noël DUBURCQ (1)

*Département de Biologie Animale et Zoologie,
69622 Villeurbanne*

ABSTRACT

A behavioural rhythmic activity is shown at sunset by *Ciona*. This activity appears as a burst of beats. During the manifestation of the phenomenon, gametes and damaged cells can be expelled by the atrial siphon. The origin of the latter is studied on histological sections. Differences can be seen in the content of the ciliated funnel of the neural gland between animals fixed before and after sunset.

INTRODUCTION

Les animaux fixés, dont l'organisation est relativement simple, peuvent être utilisés pour la recherche des mécanismes d'activités rythmiques comportementales. Il convient tout d'abord — et il y

(1) Nous remercions Mesdemoiselles BON et BATHELIER pour la participation à la réalisation des coupes histologiques; Messieurs BOYER et MABIT sont également remerciés pour le prélèvement des animaux en plongée.

a souvent des difficultés — de mettre en évidence de telles activités et de dégager leur signification.

Chez le Tunicier *Ciona intestinalis*, nous avons en particulier enregistré une activité rythmique comportementale au moment du crépuscule (BUISSON et FOURNIER, 1976). La présente note porte surtout sur la signification d'un tel phénomène.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Bien que l'organisation de ce Tunicier soit connue, nous mentionnerons, à partir de l'ouvrage de GRASSÉ (1948), les éléments nécessaires à notre travail. *Ciona intestinalis* est un animal marin fixé par sa base. Il est enveloppé dans une tunique transparente et communique avec le milieu extérieur par un siphon oral et par un siphon cloacal. L'eau de mer pénètre par le premier et débouche par le second après avoir transité par les perforations pharyngiennes et l'atrium. Ce sont les cils de la paroi pharyngienne qui sont à l'origine du courant d'eau. Nous rappelons également que les orifices génitaux débouchent séparément dans l'atrium. Enfin un ganglion cérébroïde est observé par transparence entre les deux siphons. Cette masse nerveuse est flanquée ventralement d'une glande épineurale. Cette dernière, dont le rôle est encore controversé, communique avec la cavité pharyngienne par un pavillon cilié. Celui-ci fait suite à un canal excréteur.

Des Ciones, dont les dimensions sont supérieures à 5 centimètres, sont placées individuellement dans des cuves mises en eau de mer courante. Elles sont fixées par la base de leur tunique. Elles subissent les alternances des jours et des nuits des salles d'étude. La température est de l'ordre de 15-18°.

Afin d'être enregistrées, les Ciones sont reliées à des appareils Jaquet ou à des mécanotransducteurs Harvard par l'intermédiaire d'un fil attaché à un crochet d'argent fixé dans la partie supérieure du siphon oral. Les vitesses de déroulement utilisées sont de l'ordre de 0,5 mm par minute ou de 3 mm par minute, selon les appareils. Ces enregistrements sont souvent couplés à des enregistrements sur magnétoscope Hitachi. Une lumière rouge de 0,5 lux est alors employée la nuit.

Des coupes histologiques de 7,5 μ sont réalisées à partir de Ciones fixées au Stieve. Ces coupes sont ensuite colorées, soit au Gabe, soit à l'azan. Les photographies sont prises à l'aide d'un appareil placé sur un microscope Leitz.

RÉSULTATS

Durant les mois d'étude, c'est-à-dire du mois de mars au mois de juin et du mois de septembre au mois de novembre, une activité rythmique comportementale peut être enregistrée au moment du crépuscule. Le phénomène suit les variations horaires du crépuscule d'un mois à l'autre. Durant le mois de mai et le mois de juin, la même *Ciona* peut présenter l'activité pendant 4 ou 5 jours consécutifs. Nous distinguons alors une cinquantaine de secousses qui s'inscrivent sur le papier d'enregistrement sous la forme de pics ou pulsations (Fig. 1). Ils peuvent se produire durant une vingtaine de minutes. Chacun des pics correspond successivement à la contraction du siphon oral, au maintien de l'ouverture du siphon cloacal et à la contraction du haut de la tunique (Fig. 2). Pendant chacun de ces mouvements les battements des cils du pharynx sont interrompus.

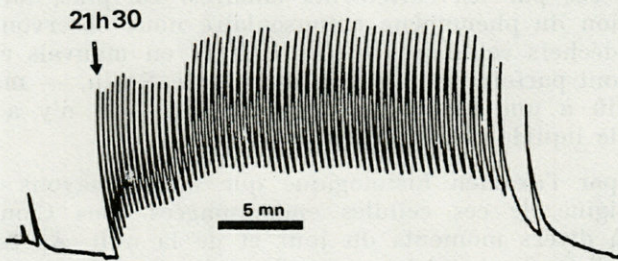


FIG. 1. — Enregistrement de l'activité rythmique comportementale crépusculaire sous la forme d'un train de pulsations à l'aide d'un mécanotransducteur.

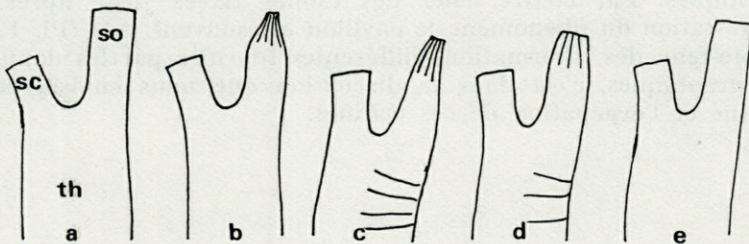


FIG. 2. — Schémas des mouvements successifs de la *Ciona* lors de l'enregistrement d'une pulsation (a, b, c, d, e). SO : siphon oral; SC : siphon cloacal; TH : thorax (haut de la tunique).

C'est surtout par le couplage de l'enregistrement mécanique et de l'enregistrement magnétoscopique que nous pouvons rechercher la signification de ce train de pulsations crépusculaires. Ainsi nous nous rendons compte que du matériel est expulsé par le siphon cloacal à l'issue de chacune des pulsations. Nous prélevons alors les expulsions afin de les analyser. A cet égard, nous employons une seringue munie d'un long cathéter. Nous produisons plus précisément une petite aspiration après chaque pulsation au niveau du siphon cloacal. Le contenu de la seringue est observé, soit directement sous le microscope, soit après filtration sur millipore. Il y a souvent des gamètes dans les prélèvements. Nous trouvons surtout des ovocytes entourés par les villosités tomenteuses dessinées naguère par DELAGE et HÉROUARD (1898). Cependant l'émission de produits génitaux est possible en d'autres moments en l'absence de pulsations. En effet, grâce à l'enregistrement magnétoscopique de longue durée, nous avons suivi la sortie de spermatozoïdes sous la forme d'un nuage opaque alors que le siphon oral et que le haut de la tunique étaient rigoureusement immobiles. Dans ce cas les gamètes mâles sont expulsés par les courants créés par les battements ciliaires. De plus, lors de la manifestation du phénomène crépusculaire nous observons également des déchets cellulaires et des cellules en mauvais état. Ces éléments sont parfois insérés dans du mucus. Enfin, — mais c'est peut-être dû à une mauvaise manipulation, — il n'y a parfois rien dans le liquide de la seringue.

C'est par l'examen histologique que nous essayons de connaître l'origine de ces cellules endommagées. Des Ciones sont prélevées à divers moments du jour et de la nuit. Après préparation, les diverses structures sont observées au microscope. Nous notons en particulier des différences dans le contenu du pavillon cilié de la glande épineurale. En effet, chez des spécimens fixés une demi heure avant l'apparition prévue de l'activité crépusculaire (1), le pavillon est bourré de petites cellules à noyaux pycnotiques. Par contre, chez des Ciones fixées juste après la manifestation du phénomène le pavillon est souvent vide (Pl. 1 A). Compte-tenu des informations différentes fournies par les données bibliographiques, c'est dans la discussion que nous envisagerons l'origine et l'évacuation de ces cellules.

(1) Les Ciones fixées ont au moins montré la veille la présence de l'activité rythmique comportementale.

DISCUSSION

A l'issue de ces quelques indications, il convient de discuter d'une part la présence des gamètes et d'autre part l'origine des déchets cellulaires dans cette activité rythmique comportementale crépusculaire.

L'expulsion de gamètes, qui pourrait être banale, nous a cependant étonnés. En effet, PÉRÈS (1943), confirmant des auteurs plus anciens, signale chez *Ciona* la ponte après l'aube. Cependant et depuis d'autres auteurs donnent des moments différents pour l'émission de produits génitaux. Ainsi GEORGES (1968) observe la ponte des *Ciones* de la Manche entre 3 et 4 heures du matin. YAMAGUCHI (1975), pour sa part, enregistre la ponte à l'obscurité après une période d'éclairement. Cet auteur pense que la ponte des *Ciones* d'une baie du Japon central a lieu normalement quelque temps après le crépuscule. Nous pouvons alors considérer l'existence de différences locales dans le moment d'émission de gamètes chez un animal présenté sous le même nom d'espèce. De plus, nous rappelons que les *Ciones* que nous étudions proviennent de l'étang de Thau et surtout du voisinage de Banyuls, tandis que celles observées par PÉRÈS (1943) ont été prises dans la région de Marseille. De toute façon LAMBERT et BRANDT (1967), provoquent la ponte chez des *Ciones* de Californie soit en lumière après obscurité, soit en obscurité après lumière.

Pour ce qui a trait aux déchets cellulaires et cellules pycnotiques, certains d'entre eux pourraient provenir de la glande épineurale. Cette dernière — et c'est déjà connu (PÉRÈS, 1943) — passe quotidiennement d'une phase compacte à une phase réticulée après élimination cellulaire. La présence de cellules pycnotiques est confirmée par CHAMBOST (1969). GEORGES (1971) chez les *Ciones* de la Manche, note deux transformations d'une phase à l'autre au cours d'un cycle de 24 heures et envisage le passage des cellules éliminées dans les lacunes sanguines. De plus, pour ce dernier auteur, et contrairement aux indications de PÉRÈS et de GOODBODY (1974), semble-t-il, le sens du battement des cils empêcherait la sortie dans le pharynx du contenu du pavillon. En ce qui nous concerne, nous constatons la présence de la phase réticulée bien avant l'heure prévue pour la manifestation de l'activité rythmique comportementale (Pl. 1 B). Les cellules pycnotiques se trouvent alors, soit le long du canal excréteur, soit accumulées dans le pavillon cilié. De toute façon, les pulsations, produisant l'arrêt des cils pharyngiens — et probablement l'arrêt des cils adjacents du pavillon —, pourraient provoquer la sortie des

cellules pycnotiques dans le pharynx. Dans ces conditions, il reste à savoir, si le passage de ces cellules plus ou moins endommagées serait possible ou non par le siphon cloacal. Pour GOODBODY, elles pourraient aussi s'intégrer dans la chaîne alimentaire en formation du côté dorsal du pharynx. Nous pensons que ces cellules sont suffisamment petites pour passer également directement dans l'atrium par les orifices branchiaux (Pl. 1 C) sans transiter par le tube digestif. C'est ce qui se passe du reste pour de petites particules colorées introduites dans la cavité pharyngienne.

Afin d'obtenir des précisions, nous envisageons en particulier d'examiner les structures génitales et la glande épineurale d'animaux qui ne présenteront pas l'activité comportementale crépusculaire et d'enregistrer les Ciones de la Manche, dont la glande épineurale subit deux transformations quotidiennes.

Cependant, en dépit de notre apparente insistance, nous ne saurions, pour l'instant, limiter cette activité rythmique comportementale à l'émission de gamètes et à l'expulsion éventuelle des cellules issues de la glande épineurale. Nous avons en effet assisté à une sortie de gamètes en dehors du crépuscule et en l'absence de pulsations. De plus, nous essayons également de trouver d'autres sources pour les déchets cellulaires expulsés.

Ainsi dans l'état actuel de nos connaissances, l'activité rythmique comportementale crépusculaire de *Ciona* peut être considérée comme étant, soit la conséquence d'un autre phénomène rythmique provoquant des secousses réflexes, soit la manifestation d'un phénomène particulier permettant le cas échéant l'expulsion de matériel donné.

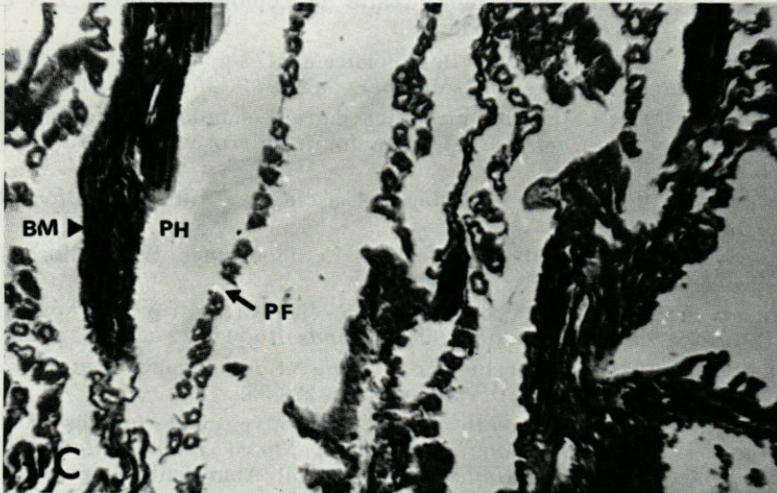
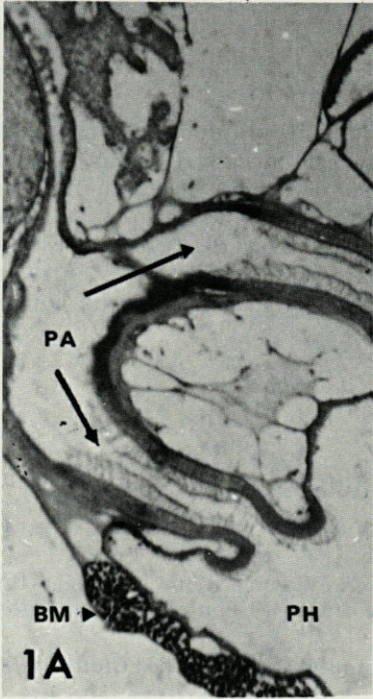
PLANCHE I

1 A : Coupe histologique d'une Cione fixée juste après la manifestation du phénomène crépusculaire. Le pavillon cilié est vide. PA : pavillon; PH : pharynx; BM : bande musculaire.

1 B : Coupe histologique d'une Cione fixée avant le phénomène crépusculaire. La glande épineurale est dans sa phase réticulée. La flèche montre une cellule isolée après dissociation dans la glande épineurale. GE : glande épineurale; GN : ganglion nerveux.

1 C : Coupe histologique d'une Cione passant par le pharynx. En dépit de la fixation les perforations ont des dimensions bien supérieures à celles des cellules contenues à un moment donné dans le pavillon cilié de la glande épineurale. BM : bande musculaire; PF : perforation pharyngienne; PH : pharynx.

Tous les clichés présentent le même grandissement.



RÉSUMÉ

Ciona peut montrer une activité rythmique comportementale au moment du crépuscule. L'activité est enregistrée sous la forme d'un train de pulsations. Lors de sa présence, des gamètes, ainsi que des déchets cellulaires peuvent être expulsés par le siphon cloacal. L'examen histologique peut montrer des différences dans le contenu du pavillon cilié de la glande épineurale entre des animaux fixés avant et d'autres après l'activité rythmique comportementale crépusculaire.

BIBLIOGRAPHIE

- BUISSON, B. & J. FOURNIER, 1976. Mise en évidence d'une activité rythmique comportementale particulière chez le Tuniciers *Ciona intestinalis*. *Nat. Can.*, **103**, 483-485.
- CHAMBOST, M. D., 1969. Etude du complexe neural de *Ciona intestinalis* L. *Tethys*, **1** (3) : 901-914.
- DELAGE, Y. & E. HEROUARD, 1898. Traité de Zoologie concrète. Les Prochordés, **8**. Paris, Schleider, éd.
- GEORGES, D., 1968. Influence de l'éclaircissement sur la ponte de *Ciona intestinalis* L. (Tuniciers Ascidiacé). *Cah. Biol. Mar.*, **9** : 105-113.
- GEORGES, D., 1971. Le rythme circadien dans la glande neurale de l'ascidie *Ciona intestinalis*. Etude d'anatomie microscopique. *Acta Zool.*, **52** : 257-273.
- GOODBODY, Y., 1974. The physiology of ascidians. *Adv. Mar. Biol.*, **12** : 1-149.
- GRASSÉ, P. P., 1948. Traité de Zoologie. Echinodermes, Stomochordés et Prochordés **II**. Paris, Masson éd.
- LAMBERT, C. C. & C. L. BRANDT, 1967. The effect of light on the spawning of *Ciona intestinalis*. *Biol. Bull. (Woods Hole)*, **132** (2) : 222-228.
- PÉRÈS, J. M., 1943. Recherche sur le sang et les organes neuraux des Tuniciers. *Ann. Inst. Océanogr.*, **21** : 229-359.
- YAMAGUCHI, M., 1975. Growth and reproductive cycles of the marine fouling Ascidiens *Ciona intestinalis*, *Styela plicata*, *Botrylloides violaceus* and *Leptoclinum mitsukurii* at Aburatsubo-Moroiso Inlet (Central Japan). *Mar. Biol.*, **29** : 253-259.

Reçu le 23 septembre 1978.

**PONTE, INCUBATION
ET DÉVELOPPEMENT LARVAIRE
DU ROUGET DE ROCHE (*MULLUS SURMULETUS*)
EN LABORATOIRE***

par Bruno MENU et Michel GIRIN

Centre Océanologique de Bretagne, B. P. 337, 29273 Brest Cedex

ABSTRACT

A batch of red mullet spawners, held in captivity, spawned for 3 years in a 20 m³ tank. The eggs were incubated between 9 and 18° C, and hatched normally. The relationship between incubation time and temperature was calculated. Several rearing trials were performed at 19° C, in 150 l tanks. Survivals up to 32 days were obtained, but metamorphosis was not yet completed at that age. The corresponding growth curves were drawn, and the larval development of the species was studied in detail.

INTRODUCTION

La biologie du Rouget de roche, ou Surmulet (*Mullus surmuletus*), en milieu naturel a fait l'objet d'études détaillées, en Atlantique (DESBROSSES, 1933, 1935, 1936) comme en Méditerranée (BOUGIS, 1948, 1949). Sa biologie en captivité est par contre encore très mal connue.

* Contribution n° 531 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

RAFFAELE (1888) a décrit des œufs et des larves de Rouget de roche obtenus à partir de pontes naturelles en aquarium. Mais les larves n'ont pas été nourries, et n'ont pas survécu au-delà de la fin de la résorption vitelline (8 jours, 4 mm de long). D'un autre côté, s'il est possible de pêcher de grandes quantités de juvéniles de quelques centimètres dans certains estuaires, à la fin de l'été, ces animaux ne semblent pas avoir fait l'objet d'expériences d'élevage.

Pourtant, ANTHONY (1910) déclarait, dès 1908 : « ... parmi les poissons habitant nos eaux européennes, il y a seulement quatre espèces qui peuvent être l'objet d'une aquaculture rentable; ce sont la sole (*Solea vulgaris*), le turbot (*Rhombus maximus*), le bar (*Labrax lupus*) et le surmulet (*Mullus surmeletus*)... ». Mais seules les trois premières espèces ont été retenues, avec la Daurade (*Sparus aurata*) dans les programmes actuels.

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une étude préliminaire, destinée à permettre de déterminer, à partir de bases expérimentales précises, si ce choix mérite d'être revu, comme l'a estimé DENIEL (1971) à partir d'une étude bibliographique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans une première étape, un stock d'une douzaine de reproducteurs est constitué à partir d'animaux de 50 à 200 g, pêchés dans un étang à marées breton, en 1974 et 1975. Ils sont installés dans un bassin de 20 m³ (5 m de diamètre, et 1 m de profondeur), à fond de sable percolé, en compagnie d'un lot de reproducteurs de soles (GIRIN, 1974 a). Les animaux sont nourris trois fois par semaine en été, et deux fois par semaine en hiver, à la demande, de chair de Mollusque (*Laevicardium crassum*), avec, en complément, des Polychètes (*Nephtys hombergii*) vivantes, une fois par semaine. La ponte se fait naturellement, et les œufs fécondés sont collectés au niveau du trop-plein.

L'incubation est réalisée dans des barquettes de 200 cm³ (LEMERCIER et GIRIN, 1976) pour des lots expérimentaux de quelques dizaines d'œufs, et de 30 l en eau courante filtrée pour des lots plus importants. Cinq barquettes de petites dimensions sont installées dans une salle climatisée à la température moyenne des eaux de surface pendant la saison de ponte des rougets (13 °C). Elles sont placées dans des gobelets de plastique, eux-mêmes dans des bains-marie thermostatés, qui permettent d'obtenir des températures variant entre 9 et 18 °C. Pour suivre la durée de l'incubation

à différentes températures, des œufs fécondés, mais non encore segmentés, sont collectés en fin d'après-midi. Ils sont ensuite transférés dans les différentes barquettes, dont l'eau est d'abord à 13 °C, puis ajustée dans l'heure qui suit aux températures choisies pour l'expérience.

Les élevages larvaires sont menés dans une salle climatisée à 18 °C, en éclairage continu. Des expériences à petite échelle sont réalisées dans des jarres cylindriques à fond conique, en plastique transparent, de 20 l, mises au point pour des élevages de Rotifères (GIRIN et DEVAUCHELLE, 1974). Elles sont équipées d'un orifice d'aération et de purge à la pointe du cône. L'eau y est renouvelée par siphonage de la moitié du volume, tous les 2 jours, à travers un tamis en toile calibrée de 20 μ . Des tubes fluorescents, en service permanent dans la salle, leur fournissent un éclairage latéral de l'ordre de 400 lux.

Les expériences un peu plus importantes sont réalisées dans des jarres de 150 l cylindro-coniques, en polyester, à parois intérieures couvertes d'un « gelcoat » gris, employées habituellement au laboratoire pour d'autres espèces. Comme les jarres de 20 l, elles sont équipées d'un orifice d'aération et d'un robinet de purge à la pointe du cône. Mais l'eau peut y être renouvelée par un apport continu, provenant d'un circuit semi-fermé, thermorégulé à 19 °C (GIRIN, 1976). Le débit est réglable à volonté, et l'évacuation se fait par l'intermédiaire d'un trop-plein équipé d'un filtre de sortie en toile calibrée de 20 μ . Un tube fluorescent type « lumière du jour » donne en surface un éclairage moyen de 1 200 lux.

Dans les expériences de 1977, la nourriture offerte aux larves comprend 5 proies vivantes différentes. Ce sont, dans l'ordre de leur introduction dans les bacs, la Prasinophycée *Platymonas suecica*, le Péridinien *Gymnodinium splendens*, des véligères de Moule (*Mytilus edulis*), le Rotifère *Brachionus plicatilis*, et des nauplius fraîchement éclos du Branchiopode *Artemia salina*.

Platymonas, produite au laboratoire (FLASSCH et NORMANT, 1974), est distribuée surtout pour servir de nourriture aux proies animales susceptibles de rester quelque temps dans les bacs d'élevage avant d'être consommées.

Gymnodinium et les véligères de Moule sont utilisées comme première nourriture des larves, les expériences de 1975 et 1976 ayant montré que les rotifères constituent des proies trop grosses pour la larve du Rouget. La souche de *Gymnodinium* employée provient du Southwest Fisheries Center (La Jolla, Californie, U.S.A.), où cet organisme sert couramment à des élevages larvaires d'anchois, *Engraulis mordax* (LASKER et al., 1970). Il est cultivé dans la même unité de production que *Platymonas*, selon une

méthode (FLASSCH, comm. pers.) adaptée de celle de THOMAS *et al.* (1973). Les véligères de Moule sont obtenues à la suite de pontes induites par des chocs thermiques.

Les méthodes de production des rotifères et des nauplius d'*Artemia* utilisés plus tard, ont été décrites par PERSON-LE RUYET (1976).

Le débit d'air, et le débit d'eau éventuel dans les bacs d'élevage larvaire, sont contrôlés et ajustés quotidiennement. Le pH, la température, et le pourcentage de saturation en oxygène sont mesurés avec la même fréquence.

La mortalité n'est pas suivie avec précision. La petite taille des larves, et leur vitesse de décomposition ne permettent en effet qu'un décompte très sous-estimé dans le produit de la purge de fond quotidienne (BARAHONA-FERNANDES et GIRIN, 1977); et elles sont trop fragiles pour supporter l'homogénéisation nécessaire à des échantillonnages volumétriques.

Pour les observations individuelles à la loupe binoculaire, les animaux sont anesthésiés au MS 222 (Sandoz) à une concentration de 100 ppm. La fixation pour pesée ultérieure est faite au formol neutre à 5 % ce qui peut conduire à une sous-estimation non négligeable des poids frais réels (LOCKWOOD et DALY, 1975).

RÉSULTATS

PONTE ET INCUBATION.

Des pontes et des fécondations naturelles sont enregistrées dès 1975. Les caractéristiques des trois saisons de ponte écoulées sont présentées dans le tableau I. La collecte et l'incubation des œufs ne posent pas de problème particulier.

TABLEAU I

Bilan global de trois années de pontes naturelles d'un lot de Rougets de roche dans un bassin de 20 m³.

Année	Nombre de pontes	Période de ponte			Total des œufs récoltés	Nombre moyen d'œufs par ponte	Taille moyenne (mm)	Taux d'éclosion moyen (%)
		Premier jour	Moyenne	Dernier jour				
1975	19	1/05	27/05	11/06	166 900	10 400	0,85	76
1976	37	17/04	20/05	1/06	1 550 000	44 300	0,87	65
1977	43	8/04	5/05	2/06	1 712 000	39 800	0,88	70

En 1977, une expérience sur la relation entre la température, le taux d'éclosion, et la durée de l'incubation est réalisée. Les valeurs de température choisies encadrent celle de l'eau de surface vers le milieu de la saison de ponte (13 °C). L'expérience porte sur des lots de 25 œufs en moyenne, et l'éclosion est suivie à intervalles de l'ordre de 3 h, afin de permettre une estimation correcte de la durée moyenne d'incubation à la température considérée. Ces durées sont exprimées à partir de la première division, seule référence précise dont il soit possible de disposer en l'absence d'une information exacte sur le moment de la fécondation.

L'ajustement d'une courbe de régression à la relation entre la durée de l'incubation et la température se fait bien avec une fonction logarithmique ($r = 0,97$), pour la formule :

$$T = 645,6 - 200 \text{ Log } t$$

dans laquelle T est le temps, en heures, qui s'écoule de la première division à l'éclosion, et t la température, en °C, de l'eau (Fig. 1).

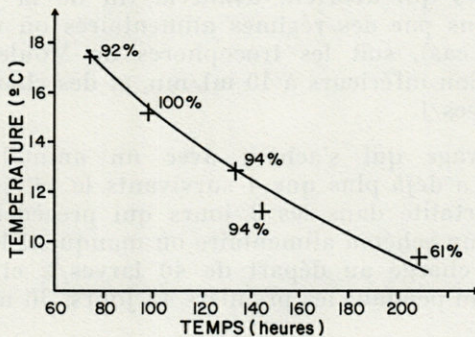


FIG. 1. — Influence de la température sur le taux d'éclosion et la durée de l'incubation chez l'œuf du Rouget de roche. La durée d'incubation est décomptée du stade 2 cellules, au moment où la moitié des œufs ont éclos. Les pourcentages d'éclosion indiqués sont calculés après apparition de la dernière larve. La courbe de régression correspond à la formule indiquée dans le texte.

ELEVAGES LARVAIRES : SCHÉMAS ALIMENTAIRES, SURVIE ET CROISSANCE.

À la température retenue pour les élevages larvaires (19 °C), quatre jours après l'éclosion, la résorption vitelline est pratiquement achevée, la bouche est ouverte, et un apport de proies devient nécessaire.

En 1975 et 1976, six essais d'élevage sont réalisés, sans grand contrôle, avec des *Platymonas*, des Rotifères, et du plancton naturel

fraîchement pêché, dans des bacs de 150 l. Ils permettent de suivre les premières phases du développement larvaire, et de mener, dans le meilleur cas, un animal jusqu'au 19^e jour après l'éclosion.

En 1977, deux séries d'expériences sont réalisées en jarres de 20 l, pour déterminer l'aptitude des larves à consommer des *Platymonas*, des *Gymnodinium*, et des végétales de Moule, et à quel moment un apport de nourriture vivante devient indispensable. Au bout de 7 jours, le taux de survie ne dépasse pas 4 % dans le meilleur cas, et les expériences sont interrompues, sans que des échantillons, réalisés le 5^e jour, puissent mettre en évidence des différences de poids moyen significatives.

Pendant la même saison, cinq essais d'élevage sont réalisés dans des jarres de 150 l. Dans trois d'entre eux, aucune larve ne dépasse l'âge de 13 jours. Les deux autres permettent de mener respectivement 1 individu jusqu'à 30 jours, et 2 individus jusqu'à 32 jours.

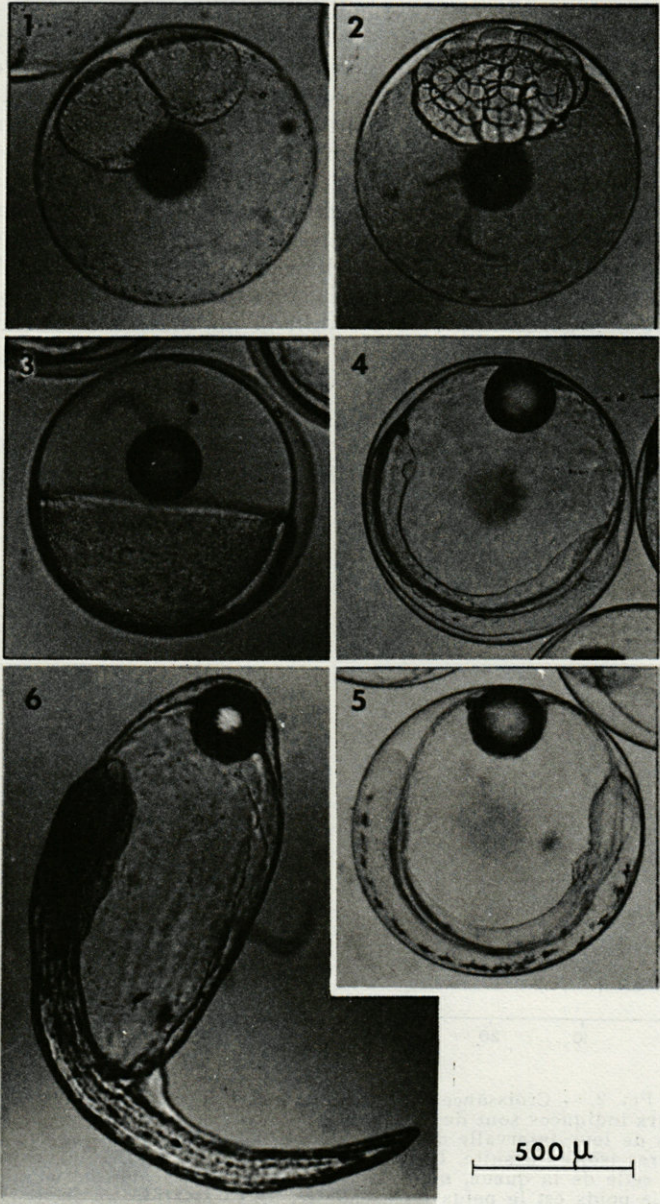
Les élevages qui avortent avant la fin de la 2^e semaine se caractérisent tous par des régimes alimentaires où manquent soit le Périnien (2 cas), soit les trocophores de Moule (1 cas), des niveaux d'aération inférieurs à 40 ml/mn, et des charges au départ de 24 à 40 larves/l.

Dans l'élevage qui s'achève avec un animal au bout de 30 jours, il n'y a déjà plus que 4 survivants le 14^e jour, à la suite d'une forte mortalité dans les 3 jours qui précèdent. Le test se caractérise par un schéma alimentaire où manquent les trocophores de Moule, une charge au départ de 40 larves/l, et une aération fixée à 50 ml/mn pendant les premiers 15 jours, 36 ml/mn ensuite.

PLANCHE I

Développement embryonnaire du Rouget de roche à 13 °C.

1 : Première division : 2 blastomères. 2 : Morula. 5 h après la première division. 3 : Début de la gastrulation. Le mouvement d'épibolie est amorcé, le disque germinatif recouvre près de la moitié de l'œuf. 38 h après la première division. 4 : Fin de la neurulation. La vésicule optique primaire et la vésicule de Küpfer sont visibles, la partie postérieure de l'embryon se métamérise. 62 h après la première division. 5 : Fin du développement embryonnaire. L'animal commence à bouger, le cœur bat régulièrement, la nageoire primordiale est bien développée. 115 h après la première division. 6 : Larve venant d'éclore. 134 h après la première division.



L'élevage qui permet de mener 2 animaux jusqu'à 32 jours est le seul dont le schéma alimentaire combine *Gymnodinium* et trocophores de Moule. Il se caractérise en outre par le niveau d'aération le plus élevé (73 ml/mn), tandis que la charge au départ reste dans la norme habituelle (40 larves/l). La survie y évolue de façon très différente de celles des autres lots. Il y a bien une importante crise de mortalité pendant le début de la 2^e semaine, mais le nombre des animaux qui dépassent 2 semaines peut être estimé à 200 au moins. A l'âge de 3 semaines, lorsque les premiers nauplius d'*Artemia* sont introduits dans le bac, il reste une centaine de survivants, qui se nourrissent bien, et paraissent en bonne santé. Dans les 2 jours qui suivent, alors que les nauplius d'*Artemia* commencent à être bien consommés, une forte mortalité de poissons au ventre chargé de nourriture réduit la population à 10 individus. Il n'en reste plus que 3 à la fin de la quatrième semaine, et les 2 derniers survivants sont fixés le 33^e jour.

Les échantillonnages périodiques réalisés pendant cette expérience, et l'une de celles qui avortent à la fin de la deuxième semaine, permettent de tracer des graphiques de croissance en taille et en poids (Fig. 2).

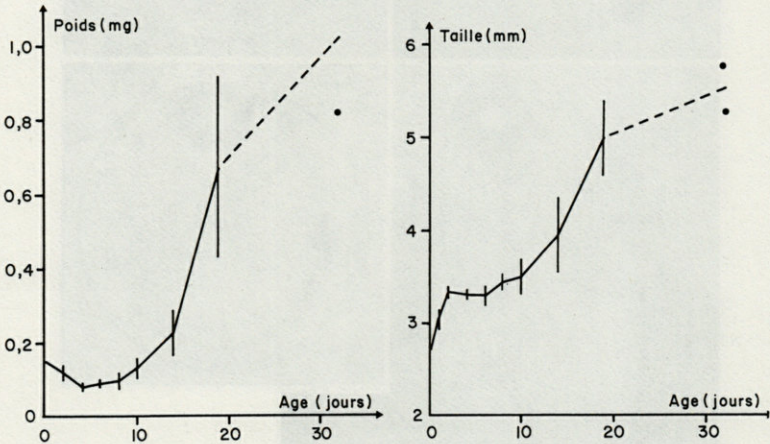


FIG. 2. — Croissance de larves de Rouget de roche en élevage.

Les valeurs indiquées sont des moyennes pour des échantillons de 10 individus, encadrées de leur intervalle de confiance au seuil des 95 %, jusqu'à 20 jours, des mesures isolées ensuite. La taille est la longueur totale, de l'extrémité de la tête à celle de la queue, mesurée chez des animaux anesthésiés au MS 222 Sandoz. Le poids est le poids frais égoutté, après fixation au formol neutre à 5 % dans l'eau de mer. Dans ces conditions, le taux d'humidité est en moyenne de 76 %.

CHRONOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET DE LA MORPHOGENÈSE.

La planche I présente 6 stades du développement embryonnaire, qui complètent les informations fournies par les dessins de RAFFAELE (1888).

La planche II présente 5 stades du développement larvaire, qui permettent une comparaison avec les observations faites par LO BIANCO (1909), chez des Rougets de vase (*Mullus barbatus*) capturés en mer.

DISCUSSION

La ponte du Rouget de roche en captivité ne pose de toute évidence pas de problème dans un bac de 20 m³. Cela confirme les observations de RAFFAELE (1888), qui ne précise malheureusement pas les caractéristiques de son aquarium, de ses Poissons, ou leur alimentation. Le nombre, la dimension, et l'étalement des pontes, semblent indiquer une accoutumance encore incomplète à la captivité, ou l'immaturité de certaines femelles, en 1975. Passée cette période de transition, les différentes caractéristiques des pontes restent très semblables d'une année à l'autre. Cette aptitude à fournir des œufs fécondés dans des bassins de dimensions modestes est un caractère intéressant, qui n'est pas général chez les Poissons marins dont l'élevage a été envisagé (GIRIN et DEVAUCHELLE, sous-presse).

La gamme des températures compatibles avec le développement embryonnaire couvre une plage de 8 °C au moins, ce qui est fréquent chez les Poissons marins côtiers à œufs pélagiques (FLUCHTER et PANDIAN, 1968; JONES, 1972). La vitesse du développement embryonnaire se situe elle aussi dans la norme habituelle à cette catégorie d'espèces.

L'élevage larvaire confirme les difficultés prévisibles du fait de la petite taille de l'œuf (GIRIN et PERSON-LE RUYET, 1977; NASH, 1977). Les difficultés rencontrées en jarres de 20 l ne sont cependant peut-être pas totalement imputables à l'animal, et peuvent indiquer que ces enceintes conviennent mal à des élevages larvaires de poissons. Les mortalités catastrophiques enregistrées pendant la 2^e semaine, dans les bacs de 150 l, correspondent à l'épuisement des réserves énergétiques consommées pendant

la résorption vitelline. Elles indiquent une inadéquation des nourritures offertes, et éventuellement des méthodes d'élevage employées.

La seule expérience dans laquelle plus d'une dizaine d'animaux dépassent 2 semaines combine deux proies différentes à la première alimentation (*Gymnodinium* et trocophores de Moules), en plus des *Platymonas*, et le niveau d'aération le plus élevé. Cela peut fournir des bases de travail intéressantes pour des essais ultérieurs, d'autant plus que la gamme des proies dont dispose l'aquaculture, est large (MAY, 1971) au niveau expérimental, et que de nombreuses combinaisons d'espèces peuvent être envisagées.

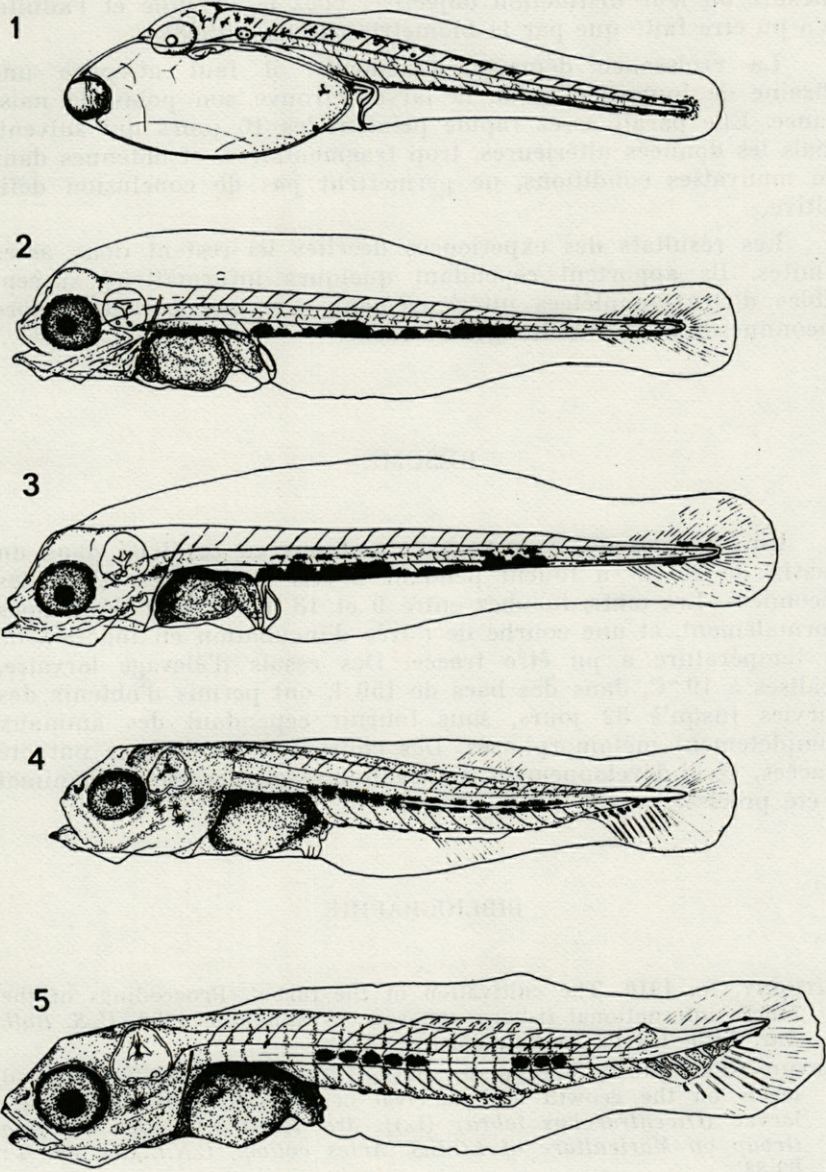
Après les problèmes du début de l'alimentation, la forte mortalité liée à l'introduction des nauplius d'*Artemia* ressemble beaucoup à ce qui reste l'un des principaux goulots d'étranglement de l'élevage larvaire du turbot, *Scophthalmus maximus* (GIRIN, 1974 b; JONES *et al.*, 1974).

Le développement larvaire du Rouget paraît assez lent. La métamorphose s'achève très vraisemblablement plus de 2 mois 1/2 après l'éclosion, à la température considérée : les animaux de 1 mois obtenus sont encore loin de présenter l'aspect des juvéniles de Rougets de vase pêchés par LO BIANCO (1909). La comparaison de nos larves avec celles qui ont été dessinées par cet auteur ne permet d'ailleurs pas la mise en évidence d'un caractère de recon-

PLANCHE II

Développement larvaire du Rouget à 19 °C.

1 : Quelques heures après l'éclosion. Longueur totale : 2,98 mm. Le sac vitellin s'étend en avant de la tête et porte un unique globule lipidique à son extrémité antérieure. Le tractus digestif est court, la bouche n'est pas formée. Les cellules pigmentaires, exclusivement noires, sont limitées à la partie dorsale des myotomes et à la région caudale. La nageoire primordiale est encore peu développée dans la région dorsale antérieure. 2 : Larve de 5 jours. Longueur totale : 3,65 mm. Le vitellus est résorbé, les yeux sont pigmentés, la bouche est ouverte, et les nageoires pectorales ont fait leur apparition. Des mélanophores étoilés se sont développés sur la partie supérieure du tractus digestif, la face ventrale des myotomes, et dans la région caudale. L'animal se déplace activement. 3 : Larve de 10 jours. Longueur totale : 3,88 mm. Le foie est devenu bien visible, les bourgeons branchiaux commencent à se différencier. La pigmentation se développe. 4 : Larve de 20 jours. Longueur totale : 4,71 mm. Les fossettes olfactives ont fait leur apparition, la nageoire primordiale a régressé, les arcs vertébraux et les éléments basilaires des nageoires caudale, dorsale, et ventrale sont bien visibles. La région antérieure du corps s'est opacifiée, l'estomac est coloré du même bleu métallique que les yeux. 5 : Larve de 32 jours. Longueur totale : 5,28 mm. Les caractères mis en évidence chez l'animal de 20 jours se sont accentués, mais il n'y a pas eu de modification profonde. Le poisson conserve encore un aspect nettement larvaire, et n'a pas encore acquis le comportement benthique du juvénile.



naissance des deux espèces. Ce n'est pas surprenant, dans la mesure où leur distinction objective, chez le juvénile et l'adulte, n'a pu être faite que par la biométrie (BOUGIS, 1948).

La croissance démarre lentement : il faut attendre une dizaine de jours pour que la larve retrouve son poids de naissance. Elle paraît assez rapide pendant les 10 jours qui suivent, mais les données ultérieures, trop fragmentaires, et obtenues dans de mauvaises conditions, ne permettent pas de conclusion définitive.

Les résultats des expériences décrites ici restent donc assez limités. Ils apportent cependant quelques informations susceptibles d'être complétées ultérieurement, sur une période encore inconnue de la vie du Rouget de roche.

RÉSUMÉ

Un lot de Rougets de roche maintenus en captivité dans un bassin de 20 m³ a fourni pendant 3 ans des pontes naturelles fécondées. Les œufs, incubés entre 9 et 18 °C, se sont développés normalement, et une courbe de durée d'incubation en fonction de la température a pu être tracée. Des essais d'élevage larvaire, réalisés à 19 °C, dans des bacs de 150 l, ont permis d'obtenir des survies jusqu'à 32 jours, sans fournir cependant des animaux complètement métamorphosés. Des courbes de croissance ont été tracées, et le développement embryonnaire et larvaire de l'animal a été précisé.

BIBLIOGRAPHIE

- ANTHONY, R., 1910. The cultivation of the turbot. Proceedings of the fourth international fishery congress, Washington, 1908. *U.S. Bull. Bur. Fish. Wash.*, 28 (2) : 859-870.
- BARAHONA-FERNANDES, M. H. & M. GIRIN, 1977. Effect of different food levels on the growth and survival of laboratory-reared Sea-Bass larvae (*Dicentrarchus labrax* (L.)). 3rd Meeting of the Working Group on Mariculture of I.C.E.S. Actes colloq., C.N.E.X.O. éd. 4 : 69-84.
- BOUGIS, P., 1948. Sur la croissance différente des deux rougets de la Méditerranée (*Mullus barbatus* et *Mullus surmuletus*). *Arch. Zool. exp. gén.*, 86, N. et R. : 13-19.

- BOUGIS, P., 1949. Caractères distinctifs des deux espèces du genre *Mullus* : *Mullus surmuletus* L. et *Mullus barbatus* L. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e série, 21 : 522-525.
- DENIEL, C., 1971. Le rouget barbet de l'Atlantique Nord, *Mullus surmuletus*. Intérêt de son élevage. *Rapport de stage de D.E.A. d'Océanographie biologique*, ronéo, 13 pp.
- DESBROSSES, P., 1933. Contribution à la connaissance de la biologie du rouget barbet en Atlantique Nord (I). *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. Marit.*, 6 : 249-270.
- DESBROSSES, P., 1935. Contribution à la connaissance de la biologie du rouget barbet en Atlantique Nord (II et III). *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. Marit.*, 8 : 255-267 et 351-376.
- DESBROSSES, P., 1936. Contribution à la connaissance de la biologie du rouget barbet en Atlantique Nord (IV). *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. Marit.*, 92 : 339-399.
- FLASSCH, J. P. & Y. NORMANT, 1974. Mise en place d'une unité de production d'algues au Centre Océanologique de Bretagne : premiers résultats. *Colloque sur l'Aquaculture. Actes colloq., C.N.E.X.O. éd. 1* : 25-32.
- FLUCHTER, J. and T. J. PANDIAN, 1968. Rate and efficiency of yolk utilization in developing eggs of the sole *Solea solea*. *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 18 : 53-60.
- GIRIN, M., 1974 a. Régime alimentaire et pourcentage de survie chez la larve de sole (*Solea solea* (L.)). *Colloque sur l'Aquaculture. Actes colloq., C.N.E.X.O. éd.* : 175-185.
- GIRIN, M., 1974 b. Régime alimentaire et pourcentage de survie chez la larve de turbot (*Scophthalmus maximus* (L.)). *Colloque sur l'Aquaculture. Actes colloq., C.N.E.X.O. éd. 1* : 187-203.
- GIRIN, M. & B. DEVAUCHELLE, 1974 c. Production du Rotifère *Brachionus plicatilis* O. F. Muller en élevage mixte avec le copépode *Tisbe furcata* (Baird). *Colloque sur l'Aquaculture. Actes colloq., C.N.E.X.O. éd. 1* : 87-99.
- GIRIN, M., 1976. Point des techniques d'élevage larvaire du bar en octobre 1975. In : ponte contrôlée et élevage des larves d'espèces marines sélectionnées de la Méditerranée. *Etud. Rev. Cons. Gén. Pêches Méditerr.*, 55 : 133-142.
- GIRIN, M. & J. PERSON-LE RUYET, 1977. L'élevage larvaire des poissons marins : chaînes alimentaires et aliments composés. *Bull. fr. pisciculture*, 264 : 88-101.
- GIRIN, M. & N. DEVAUCHELLE, sous-pressé. Déplacement de la saison de ponte naturelle en captivité par modification des cycles photopériodique et thermique, chez deux poissons marins, le bar (*Dicentrarchus labrax*) et le turbot (*Scophthalmus maximus*). *Symposium on the Reproductive Physiology of Fish*, Paimpont, France, sept. 1977.
- JONES, A., 1972. Studies on egg development and larval rearing of turbot, *Scophthalmus maximus* L., and brill, *Scophthalmus rhombus* L., in the laboratory. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 52 : 965-986.

- JONES, A., ALDERSON R. & B. R. HOWELL, 1974. Progress towards the development of a successful rearing technique for larvae of the turbot, *Scophthalmus maximus* L. In : *The Early Life History of Fish*, J. H. S. Blaxter Ed., Springer Verlag NY (U.S.A.) : 731-737.
- LASKER, R., FEDER, H. M., THEILACKER, G. H. & R. C. MAY, 1970. Feeding, growth and survival of *Engraulis mordax* larvae reared in the laboratory. *Mar. Biol.* (Berl.), 5 : 345-353.
- LEMERCIER, P. & M. GIRIN, 1976. Expériences de transport et de refroidissement d'œufs de turbot (*Scophthalmus maximus*). Application à d'autres espèces de poissons marins. I.C.E.S. doc. C. M. 1976/E : 23 : 12 pp.
- LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. Zool. Stn Neapel.*, 19 : 513-762.
- LOCKWOOD, S. J. & C. de B. DALY, 1975. Further observations on the effects of preservation in 4 % neutral formalin on the length and weight of 0-group flatfish. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 36 (2) : 170-175.
- MAY, R. C., 1971. An annotated bibliography of attempts to rear the larvae of marine fishes in the laboratory. N.O.A.A. Technical report N.M.F.S. S.S.R.F.-632, 24 pp.
- NASH, C. E., 1977. The breeding and cultivation of marine fish species for mariculture. 3rd Meeting of the Working Group on Mariculture of I.C.E.S. Actes colloq., C.N.E.X.O. éd. 4 : 1-10.
- PERSON-LE RUYET, J., 1976. Techniques d'élevage en masse d'un rotifère (*Brachionus plicatilis* Müller) et d'un crustacé branchiopode (*Artemia salina* L.). 10 th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, Sept. 1975. G. Persoone and E. Jaspers Ed., 1 : 331-343.
- RAFFAELE, F., 1888. Le uova galleggianti e le larve dei teleostei nel golfo di Napoli. *Mitt. Zool. Stn Neapel.*, 8 : 1-84.
- THOMAS, W. H., DODSON, A. N. & C. A. LINDEN, 1973. Optimum light requirements for *Gymnodinium splendens*, a larval fish food organism. *Bull. Bur. Fish., Wash.* 71 : 599-601.

Reçu le 7 novembre 1977.

© Masson, Paris, 1978.

Le Directeur de la Publication : J. SOYER

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

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

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

Masson, éditeur, Paris — Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1979 — N° d'ordre : 5151
Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP — Dépôt légal n° 60 — janvier 1981
Printed in France. Commission paritaire : n° 22217

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des feuilles numérotées ne doivent pas excéder 20 pages, et seront présentés, en double exemplaire, sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Un sommaire en anglais doit figurer au début du texte, et un résumé en français, à la fin. Dans le cas d'un article en langue étrangère, un résumé sera dans la langue de l'article, l'autre en français. Ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177). Un titre courant (45 signes et espaces), pour haut de page doit être fourni.

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. & L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163.

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

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales.

2) ILLUSTRATIONS.

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le nombre des Tableaux et Figures doit être réduit au maximum.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART.

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs qui doivent retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A B : BIOLOGIE MARINE
ET OCÉANOGRAPHIE

VOLUME XXVIII-XXIX

YEARS 1978-1979

PART 3-AB

CONTENTS

J. REYSSAC. Main characteristics of the marine phytoplankton in the different biogeographic provinces of the African Atlantic	353
J.-C. AMIARD and C. AMIARD-TRIQUET. Interferences of the intermoult cycle and of the moult with the radioecology of the aquatic Crustaceans.	371
J. RENAUD-MORNANT. Mystacocarids from Brazil. Description of two new species of the genus <i>Gtenocheilocaris</i> Renaud-Mornant, 1976 (Crustacea)	393
R. DELÉPINE, D. IMBAULT and PADOVANI. Experimental data on the influence of the wetting in shore ecology : a study of an example from the Kerguelen islands	409
Jean FELDMANN †. On a new species of <i>Porphyra</i> (<i>P. drachii</i>) J. Feldm. and remarks on the evolution of the plasts in Rhodophyceae (Bangiophyceae and Acrochaetiales)	425
Alain GUILLE. <i>Astrotoma drachi</i> , a new bathyal species of Gorgonocephalidae (Ophiurid) from the Philippine islands	437
André TOULMOND. The action of pH and temperature on the oxygen affinity of the hemoglobine of <i>Arenicola marina</i> (L.) (Annelida Polychaeta)	443
Marie-Odile SOYER. Chromosomic axis and division in a free Dinoflagellate <i>Prorocentrum micans</i> E.	461
Claude JOUIN. The non flagellate spermatozoid and external fecundation in <i>Protodriloides symbioticus</i> (Giard) (Annelid Archiannelida, Polychaeta)	473
J.-L. REYGROBELLET. The duration of spermatogenesis in <i>Niphargus virei</i> as a contribution to the sexual physiology of this aquatical troglobite.	489
Bernard BUISSON and Noël DUBURCO. The significance of the twilight rythmic activity pattern of the Tunicata <i>Ciona intestinalis</i>	509
Bruno MENU and Michel GRIN. Spawning, incubation and larval development of the red mullet (<i>Mullus surmuletus</i>) in the laboratory	517

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly