

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXI

ANNÉE 1970

FASCICULE 2-A

SOMMAIRE

Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 2. <i>Tachidiidae</i> Sars, Lang	261
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 3. Découverte du genre <i>Metahuntemannia</i> Smirnov	279
Aline FIALA-MÉDIONI. Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. <i>Polyclinidae</i> (Ascidies composées)	287
Jean-Claude LEDOUX. Les dents des Squalidés de la Méditerranée occidentale et de l'Atlantique nord-ouest africain	309
Claus Dieter ZANDER et Armin HEYMER. <i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso, 1810) und <i>Tripterygion xanthosoma</i> n. sp. — eine ökologische Speziation (<i>Pisces, Teleostei</i>)	363
Micheline MARTOJA et Jean-Marie BASSOT. Etude histologique du complexe pédieux de <i>Dyakia striata</i> Godwin et Austen, Gastéropode pulmoné. Données sur l'organe lumineux	395
Michèle RÉGNAULT et J.D. COSTLOW. Influence de la température et de la salinité sur le développement larvaire de <i>Crangon septemspinosa</i> Say (Decapoda, Caridae)	453
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Etude des phénomènes chromatiques chez <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). Influence des variations lumineuses sur le cycle nyctéméral de migrations pigmentaires	467
Jacques BRUSLÉ. Ovogenèse dominante et spermatogenèse secondaire résurgente chez <i>Asterina gibbosa</i> Penn. des côtes de Banyuls	495
<i>Documents faunistiques et écologiques :</i>	
Alain GUILLE. Nouvelle signalisation de <i>Anseropoda lobiancoi</i> (Ludwig) dans la région de Banyuls-sur-Mer	505

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, Paris-VI

Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries :

Série A : Biologie marine; Série B : Océanographie; Série C : Biologie terrestre.

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur P. DRACH, Directeur de la Publication, ou M. J. SOYER, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, 66, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), M. GABE (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATTY (Lyon, France), G. PETIT (Paris, France), G. TEISSIER (Paris, France), O. TUZET (Montpellier, France), E. VIVIER (Lille, France).

Série B : Océanographie

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), J. BROUARDEL (Monaco), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOFF (Paris, France), L. LAUBIER (C.O.B., Brest, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

E. ANGELIER (Toulouse, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), B. POSSOMPES (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT-GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

L'abonnement part du n° 1 de chaque année (6 fascicules par an).

Les abonnements sont reçus par la Librairie MASSON & Cie, 120, boulevard Saint-Germain, Paris VI^e.

France et zone franc (Pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) 100,00 FF

Règlement par chèque bancaire ou chèque postal (C.C.P. 599, Paris) ou mandat.

Autres pays 118,00 FF

Prix payables dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement, par l'une des voies suivantes : chèque sur Paris d'une banque étrangère; virement par banque sur compte étranger; mandat international.

Prix du fascicule séparé 20,00 FF

Changement d'adresse 0,50 FF

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXI

ANNÉE 1970

FASCICULE 2 - A

SOMMAIRE

Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 2. <i>Tachidiidae</i> Sars, Lang	261
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée occidentale. 3. Découverte du genre <i>Metahuntemannia</i> Smirnov	279
Aline FIALA-MÉDIONI. Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. <i>Polyclinidae</i> (Ascidies composées)	287
Jean-Claude LEDOUX. Les dents des Squalidés de la Méditerranée occidentale et de l'Atlantique nord-ouest africain	309
Claus Dieter ZANDER et Armin HEYMER. <i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso, 1810) und <i>Tripterygion xanthosoma</i> n. sp. — eine ökologische Speziation (<i>Pisces, Teleostei</i>)	363
Micheline MARTOJA et Jean-Marie BASSOT. Etude histologique du complexe pédieux de <i>Dyakia striata</i> Godwin et Austen, Gastéropode pulmoné. Données sur l'organe lumineux	395
Michèle RÉGNAULT et J.D. COSTLOW. Influence de la température et de la salinité sur le développement larvaire de <i>Crangon septemspinosa</i> Say (Decapoda, Caridae)	453
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Etude des phénomènes chromatiques chez <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). Influence des variations lumineuses sur le cycle nyctéméral de migrations pigmentaires	467
Jacques BRUSLÉ. Ovogenèse dominante et spermatogenèse secondaire résurgente chez <i>Asterina gibbosa</i> Penn. des côtes de Banyuls	495
<i>Documents faunistiques et écologiques :</i>	
Alain GUILLE. Nouvelle signalisation de <i>Anseropoda lobiancoi</i> (Ludwig) dans la région de Banyuls-sur-Mer	505

MASSON & Cie
120. Bd St-Germain. Paris-VI

Publication bimestrielle

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DES COPÉPODES HARPACTICOÏDES
DE MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

2. *TACHIDIIDAE* Sars, Lang.

par Jacques SOYER

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

L'auteur signale la présence de 7 formes appartenant à la famille des *Tachidiidae* (Copepoda, Harpacticoida) sur les substrats meubles du plateau continental au large de la côte des Albères. Parmi elles, *Danielssenia typica* Boeck et *Psammis longisetosa* Sars n'avaient jamais encore été signalées sur les côtes de France ou en Méditerranée. *Danielssenia robusta* Sars est nouvelle pour la faune de France. Enfin, deux espèces totalement inédites sont décrites : *Danielssenia paraperezi* n. sp. et *Paradanielssenia kunzi* n. g., n. sp.

La petite famille des *Tachidiidae* est représentée par 7 formes dans la région de Banyuls :

- *Euterpina acutifrons* (Dana)
- *Danielssenia typica* Boeck
- *Danielssenia robusta* Sars
- *Danielssenia paraperezi* n. sp.
- *Thompsonula hyaenae* (I.C. Thompson)
- *Psammis longisetosa* Sars
- *Paradanielssenia kunzi* n. g., n. sp.

Parmi elles, *Danielssenia typica* et *Psammis longisetosa* sont nouvelles pour la faune de France et la faune méditerranéenne; *Danielssenia robusta* est nouvelle pour la faune de France. Enfin, deux formes sont inédites.

Genre *EUTERPINA* Norman

Euterpina acutifrons (Dana) est une espèce pélagique dont la récolte sur le sédiment doit être considérée comme accidentelle.

Genre *DANIELSSENIA* Boeck

Ce genre est bien représenté sur les substrats meubles du plateau continental de la côte des Albères. Les formes qui s'y rattachent sont parmi les plus communes de la famille.

Danielssenia typica Boeck

Matériel examiné :

Plusieurs centaines d'individus des deux sexes ont été récoltés sur le plateau continental, essentiellement sur substrat envasé, entre 25 et 65 m.

Remarques :

Les exemplaires méditerranéens sont conformes en tous points à la description originale de BOECK (1872) ou encore à la très bonne redescription de SARS (1909). Bien que très commune à Banyuls, l'espèce semble n'avoir jamais encore été signalée sur les côtes de France ou en Méditerranée.

Dans la zone boréale, et plus particulièrement sur les côtes scandinaves, elle a été récoltée entre 10 et 60 m (*in* LANG, 1948). Cependant POR (1964b) la signale dans le Skagerak entre 92 et 405 m de profondeur et WELLS (1965) en deux stations par 101 et 137 m de fond. Elle est toujours localisée sur des fonds de vase ou de vase sableuse.

***Danielssenia robusta* Sars**

Matériel examiné :

18 femelles adultes provenant des stations (1) : st. 94 (64 m), st. 106 (58 m), st. 108 (51 m), st. 96 (75 m), st. A (420 m) et st. C (390 m).

Remarques :

Les femelles en notre possession correspondent en tous points à la description originale de Sars (1910).

D. robusta est récoltée à Banyuls sur les fonds très envasés localisés entre 55 et 90 m. L'espèce a été signalée sur les côtes d'Israël (Por, 1964a), par 470 m de fond sur les vases bathyales. Sur les côtes scandinaves, elle a été recueillie entre 45 et 90 m (*in* Lang, 1948), limites bathymétriques qui correspondent très exactement à celles que nous avons observées à Banyuls.

***Danielssenia paraperezi* n. sp.**

Matériel examiné :

22 femelles, 9 mâles, provenant des stations : st. 12, st. 13, st. 15, st. 44, st. 57, st. 58, st. 59.

La présente description est fondée sur la dissection complète de deux exemplaires de chaque sexe. Les principaux caractères ont été observés sur les autres individus. Les préparations sont conservées dans la collection personnelle de l'auteur.

Dans la région de Banyuls, *D. paraperezi* n.sp. est localisée sur les substrats infralittoraux sablonneux, entre 1 et 30 m. Elle supporte la présence d'une faible quantité de particules fines; nous l'avons rencontrée sur les sables vaseux.

Description (Pl. 1 et 2).

Femelle :

Taille comprise entre 1,00 et 1,09 mm. Morphologie générale du genre : partie antérieure peu dilatée en avant, urosome se terminant en fuseau. Rostre bien développé, formé d'une large

(1) Les numéros des stations font référence à une étude sur la répartition et l'écologie des Copépodes Harpacticoides de la mer catalane.

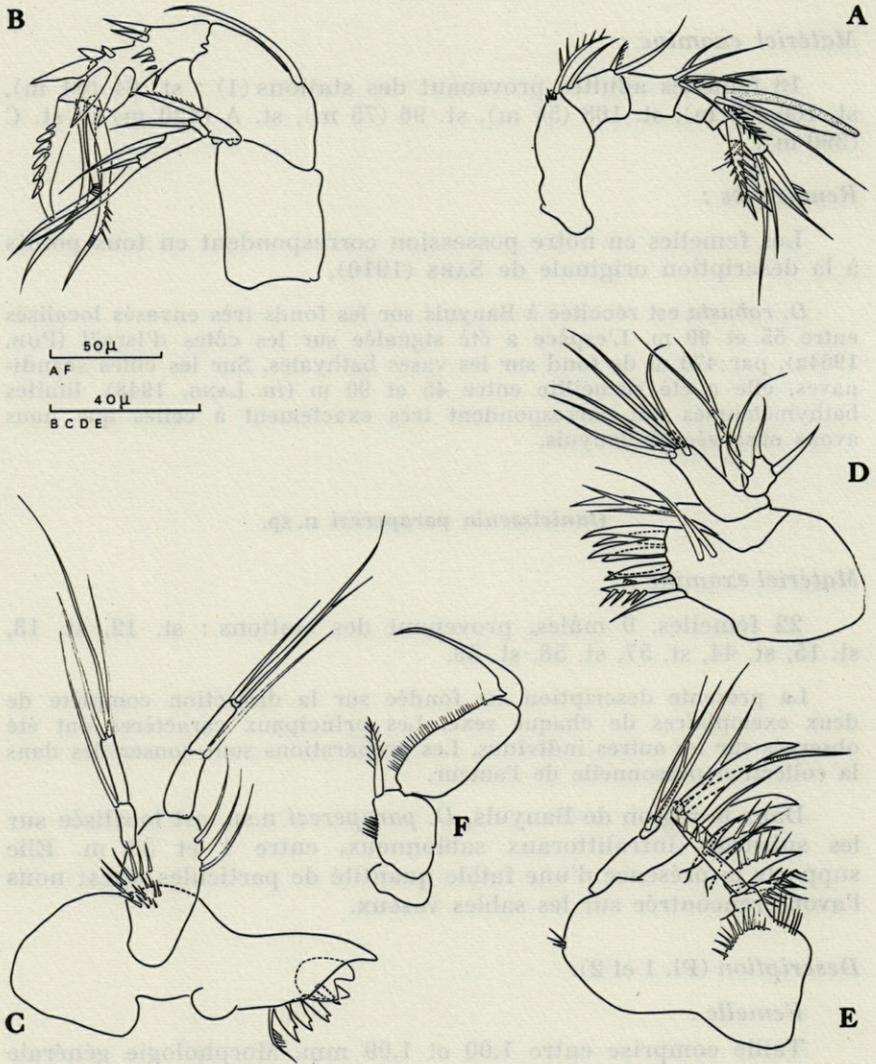


FIG. 1. — *Danielssenia paraperezi* n. sp. A, antennule; B, antenne; C, mandibule; D, maxillule; E, maxille; F, maxillipède.

plaque hyaline, légèrement arrondie antérieurement. Ornementation comparable à celle de *D. perezii* Monard : segments du métasome avec spinulation au bord dorsal, sauf le premier; segments de l'urosome également avec spinulation dorsale, ventralement avec spinules plus fortes, légèrement en avant des spinules latérales. Furca identique à celle de *D. perezii*.

Antennule formée de 6 segments, relativement allongée. Premier article aussi long que les deux suivants réunis, armé d'une soie pectinée à son bord distal antérieur. Second article aussi long que large, avec une soie, troisième article allongé, armé de cinq soies implantées distalement. Article quatre avec une soie proximale et un court lobule sur lequel sont implantés un aesthétaque court et une soie. A la base de l'aesthétaque, une longue soie fine. Cinquième article court, en partie emboîté dans le précédent, armé de deux processus épineux. Dernier article allongé, portant une soie forte, barbelée, trois soies distales et une courte soie à base.

Antenne, à coxa nue, à basis inerme. Exopodite de trois articles portant respectivement une, une et trois soies. Article de l'endopodite fort, avec une soie au premier tiers de son bord antérieur. Second article bien armé : rangées transversales de forts spinules au premier tiers, très forte spinulation au second tiers, puissante soie en crochet, et trois soies géniculées, finement barbelées, au bord distal.

Mandibule à précoxa fortement chitinisée, avec *pars molaris* très développée, *pars incisiva* forte, tridentée, *lacinia mobilis* tridentée également, deux épines hyalines et une soie barbelée. Coxa-basis fortement spinuleux, avec deux longues soies. Exopodite de deux segments, dont le premier, court, est armé d'une soie et le second de trois soies distales fines. Endopodites de deux articles sub-égaux, armés, le premier d'une soie, le distal de trois.

L'observation ne permet pas de déterminer avec certitude si l'endopodite et l'exopodite ne sont pas, en fait, constitués de trois articles, dont le distal extrêmement court, ne porterait alors que deux soies.

Maxillule dont l'arthrite de la précoxa est armé de deux soies superficielles longues, de sept épines terminales et d'une soie nue. Coxa avec trois addendes dont un fort, spiniforme. Basis armé de soies très fines (4 ou 6 ?). Exopodite avec trois fortes soies, courtes. Endopodite allongé, armé également de trois soies, plus longues.

Maxille, dont la syncoxa porte quatre endites. Le premier est armé d'un addende, les suivants de trois. Basis avec un fort crochet, une soie articulée et une soie simple. Endopodite avec trois soies.

Maxillipède à coxa courte, nue. Basis légèrement spinuleux sur la face interne, armé d'une soie distale. Premier segment à bord

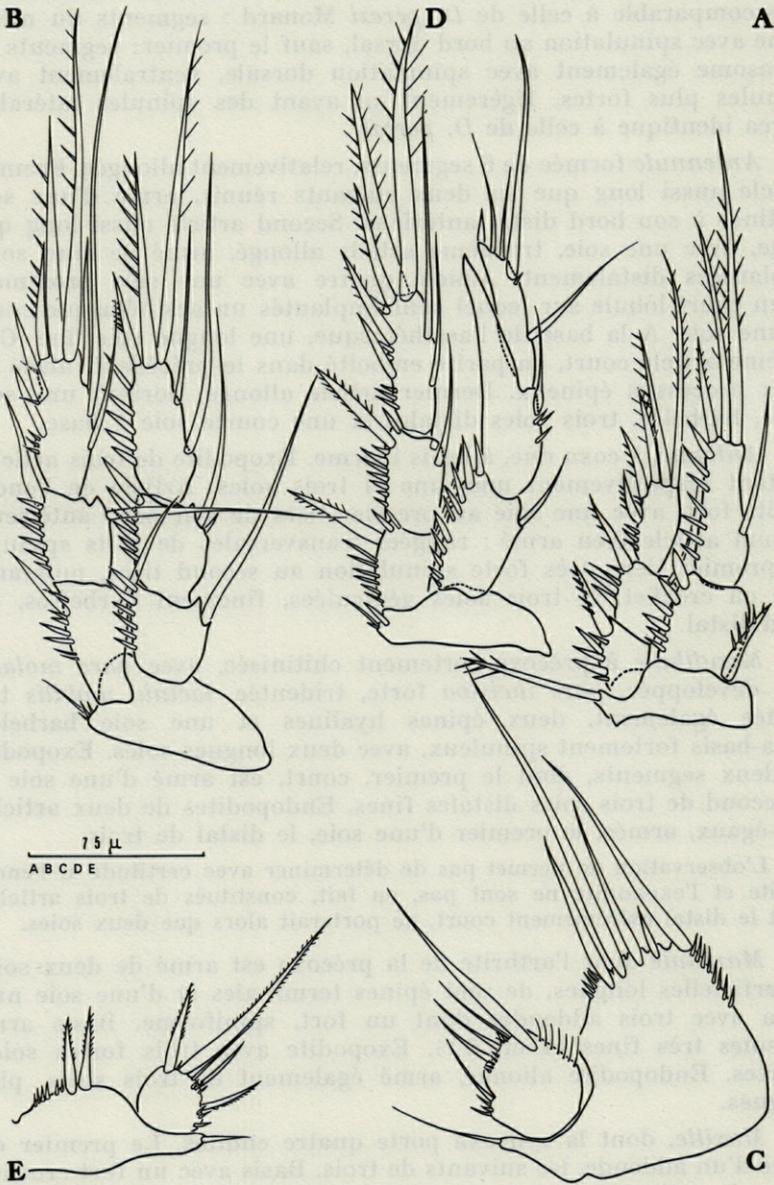


FIG. 2. — *Danielssenia paraperezi* n. sp. A, P1; B, P4; C, P5 femelle; D, P2 mâle; E, P5 mâle.

interne garni d'une frange de fines spinules et d'une courte soie fine terminale. Second segment de l'endopodite en crochet allongé.

Pattes thoraciques : P 1, avec endopodite biarticulé, avec exopodite triarticulé. Proximal de l'endopodite court, atteignant l'extrémité des deux premiers articles de l'exopodite sans soie, mais pourvu de fortes épines à son bord externe. Article distal, environ deux fois plus long que le précédent, armé de quatre soies. Exopodite présentant une soie interne fine au second article, et trois épines externes barbelées et deux soies apicales à l'article distal.

P 2-P 4 à deux rames triarticulées. La chétotaxie est indiquée dans le tableau suivant :

		1	2	3
P 2	Exp.	1	1	2-2-3
	End.	1	2	2-2-1
P 3	Exp.	1	1	3-2-3
	End.	1	1	1-2-3
P 4	Exp.	1	1	3-2-3
	End.	1	1	1-2-3

Cinquième patte, analogue à celle de *D. perezi*. Lobe interne très large, atteignant l'extrémité de l'exopodite, armé de cinq soies en fuseau, la seconde interne réduite, la quatrième longue. Exopodite ovale, avec une grosse soie interne fusiforme et quatre soies courtes.

Mâle :

Taille comprise entre 0,85 et 0,92 mm.

Antennule chirocère.

Antenne, pièces buccales identiques à celle de la femelle, P 1, P 3 et P 4 identiques à celles de la femelle.

P 2 présentant un endopodite transformé : premier article normal, second article allongé à son angle distal externe, armé d'une soie et de quelques spinules internes. Article distal partiellement emboîté dans le précédent, les deux soies internes bien développées, les deux soies distales fines, l'externe courte, spini-forme.

Cinquième patte à lobe interne peu développé, pourvu de spinules, avec deux soies courtes en fuseau. Exopodite aussi long que large, armé de cinq soies : trois externes courtes, dont les deux proximales barbelées, la distale fine, une apicale en fuseau bien développée, l'interne en fuseau également, courte.

Discussion :

L'espèce se montre extrêmement proche de *D. perezii* Monard, notamment par la morphologie et l'armature des P 5. Cependant *D. paraperezii* n. sp. diffère de la précédente par la présence d'une soie interne au premier article de l'exopodite P 1-P 4 et de deux soies internes à l'article distal de l'endopodite de P 4, ce qui conduirait à classer cette nouvelle forme dans le groupe « *sibirica* » (LANG, 1948).

Cette distinction est confirmée par la comparaison du mâle de *D. paraperezii* n. sp. et du mâle de *D. perezii*, récemment décrit par WELLS (1968). Chez cette dernière forme, le second article de l'endopodite de P 2 ne porte pas de soie interne. La morphologie des P 5 est sensiblement différente, les deux soies externes sub-apicales de l'exopodite sont grêles chez *D. paraperezii* alors qu'elles sont épaisses chez *D. perezii*.

L'ensemble de ces caractères nous semble très largement justifier la création d'une espèce nouvelle pour la forme méditerranéenne. Ceci nous montre le soin avec lequel il est nécessaire d'examiner les Copépodes Harpacticoïdes, même les formes les plus répandues.

Genre THOMPSONULA T. Scott

***Thompsonula hyaenae* (I.C. Thompson)**

Matériel examiné :

34 femelles, 11 mâles provenant des stations : st. 14, st. 46, st. 49.

Remarques :

Nos exemplaires sont conformes à la description originale et correspondent en tous points aux quelques redescriptions effectuées depuis.

Bien que rencontrée sur les côtes d'Algérie (MONARD, 1937) l'espèce ne semble pas avoir été signalée depuis en Méditerranée. A Banyuls, *T. hyaenae* est très abondante dans les sables fins, à faible profondeur en général.

Genre **PSAMMIS** Sars

Psammis longisetosa Sars

Matériel examiné :

11 femelles, provenant des stations : st. 94, st. 101, st. 103, st. 105.

Remarques :

Nos exemplaires correspondent à la description originale de SARS (1910).

L'espèce n'a jamais encore été signalée, à notre connaissance, sur les côtes de France ou en Méditerranée. Notre localisation correspond à des graviers mélangés à des vases sableuses, entre 65 et 80 m de fond. Nous ne l'avons pas rencontrée à des profondeurs plus importantes. Les signalisations récentes de *P. longisetosa* ont trait à la Mer du Nord : POR (1964b) signale la forme dans le Skagerak entre 100 et 300 m, puis à 112 m, sur des graviers au large de Bergen (POR, 1965). WELLS (1965) enfin la récolte par 101 m, sur de la vase.

Genre **PARADANIELSSENIA** n. g.

Diagnose :

Rostre bien développé, non articulé — Antennule forte, à cinq articles — Antenne à allobase, exopodite à trois articles — Pièces buccales avec addendes en massue — Mandibule sans exopodite ou endopodite articulés — Maxillule avec exopodite et endopodite à un article — Syncoxa de la maxille à trois endites — P 2-P 4 avec deux rames triarticulées — P 5 avec baseoendopodite à lobe interne bien développé, armé de 5 soies, exopodite à 4 soies — *Mâle* : antennule préhensile — P 2 avec article distal de l'endopodite transformé.

Remarque :

La diagnose du genre doit être considérée comme provisoire, une seule espèce étant actuellement connue.

Paradanielssenia kunzi n. sp.

Matériel examiné :

46 femelles adultes, 9 mâles adultes, provenant des stations : st. 6, st. 7, st. 8, st. 20, st. 22, st. 30, st. 44, st. 53, st. 54, st. 56,

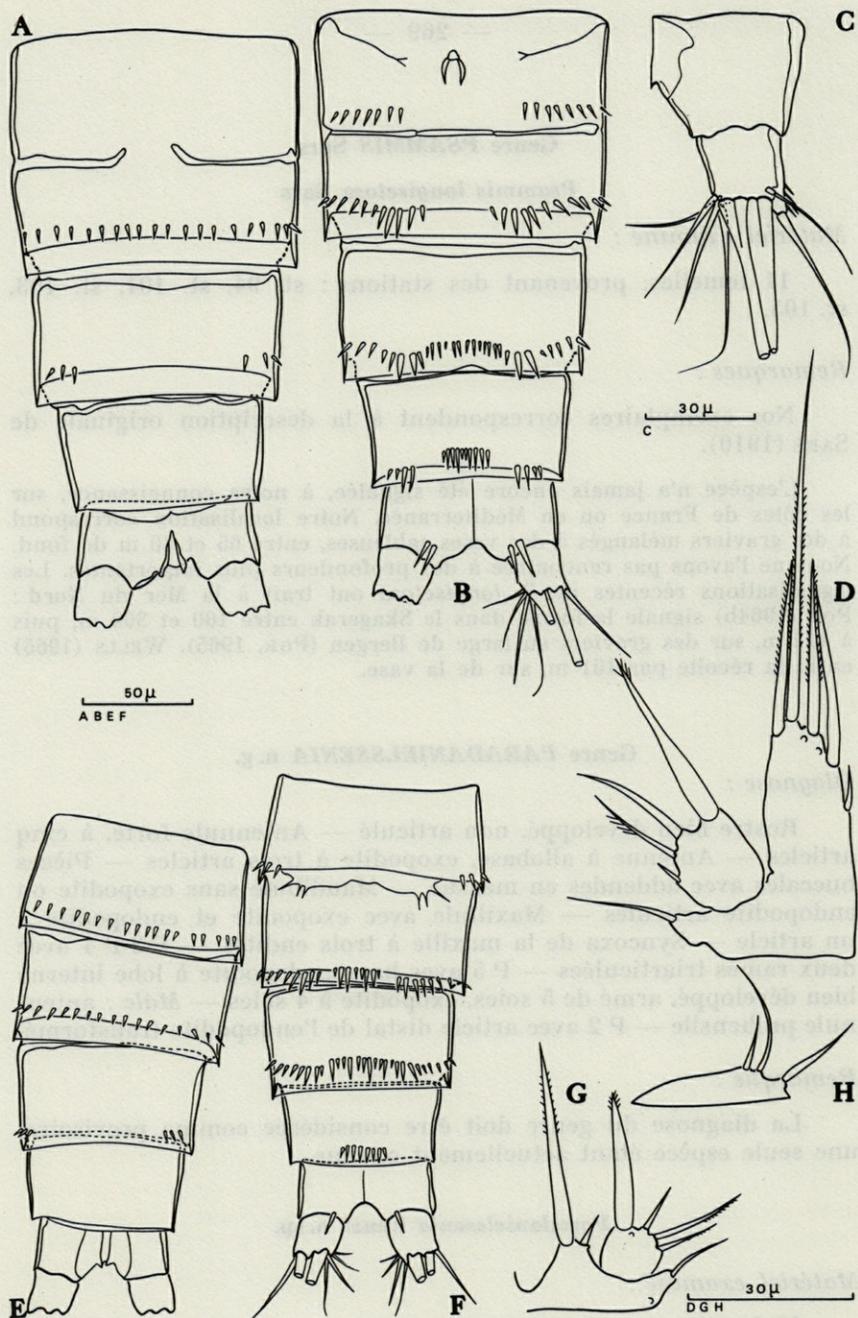


FIG. 3. — *Paradanielssenia kunzi* n. g., n. sp. Femelle : A, urosome (dorsal); B, urosome (ventral); C, furca; D, P5. Mâle : E, urosome (dorsal); F, urosome (ventral); G, P5; H, P6.

st. 63, st. 65, st. 68, st. 69, st. 70, st. 71, st. 76, st. 77, st. 80, st. 82, st. 83, st. 84, st. 87, st. 90, st. 91, st. 95, st. 97, st. 99, st. 100, st. 101, st. 105, st. 106, st. 108, st. 109, st. 141, st. 181.

La présente description est fondée sur la dissection complète de deux exemplaires de chaque sexe. Les préparations sont conservées dans la collection personnelle de l'auteur.

P. kunzi n.g., n.sp. présente le même type de distribution que *D. typica*. Cependant cette nouvelle forme est moins exigeante quant au pourcentage de particules fines : nous en avons recueilli quelques exemplaires sur les sables fins infralittoraux.

Description (Pl. 3, 4 et 5).

Femelle :

Taille comprise entre 0,700 et 0,720 mm. Morphologie générale comparable à celle des *Danielssenia* : partie antérieure peu dilatée, rostre bien développé, non articulé. Ornementation de l'urosome complexe : ventralement, peignes latéraux de spinules sur les deux premiers segments, spinules ventrales sur le 3^e segment, deux peignes latéraux et un médian sur le quatrième, deux fortes spinules à la base des rameaux furcaux sur le dernier; dorsalement une rangée au bord postérieur du second segment, les autres segments à bordure non ornentée. *Rames furcales* courtes, aussi longues que larges; les deux soies apicales bien développées, l'interne plus longue que l'externe, quatre soies internes, une soie externe et une soie articulée dorsale.

Antennule courte et forte, à cinq articles dont les deux derniers sont armés de très forts processus épineux. L'aesthéasque, avec sa soie accompagnatrice sont portés par le troisième article.

Antenne avec allobasis armé d'une soie à un bord interne. Le dernier article est porteur à son bord distal de trois crochets fortement spinuleux, de trois fortes soies et de deux soies fines. En position interne et médialement, une rangée de fortes spinules. L'exopodite est constitué de trois articles : les deux premiers portent chacun une soie, le distal trois.

Mandibule sans exo ou endopodite. *Pars molaris* peu marquée, *pars incisiva* composée d'une dent à pointe mousse, *lacinia mobilis* normale, deux épines et une forte soie légèrement barbelée. Le coxa-basis est armé de deux soies apicales fortes, d'une très forte épine barbelée et d'un curieux addende, dont l'aspect rappelle fortement celui des aesthéasques, avec une soie dont la base est proche (soie accessoire ?). A sa partie proximale s'observent une soie fine et une aire garnie de spinules.

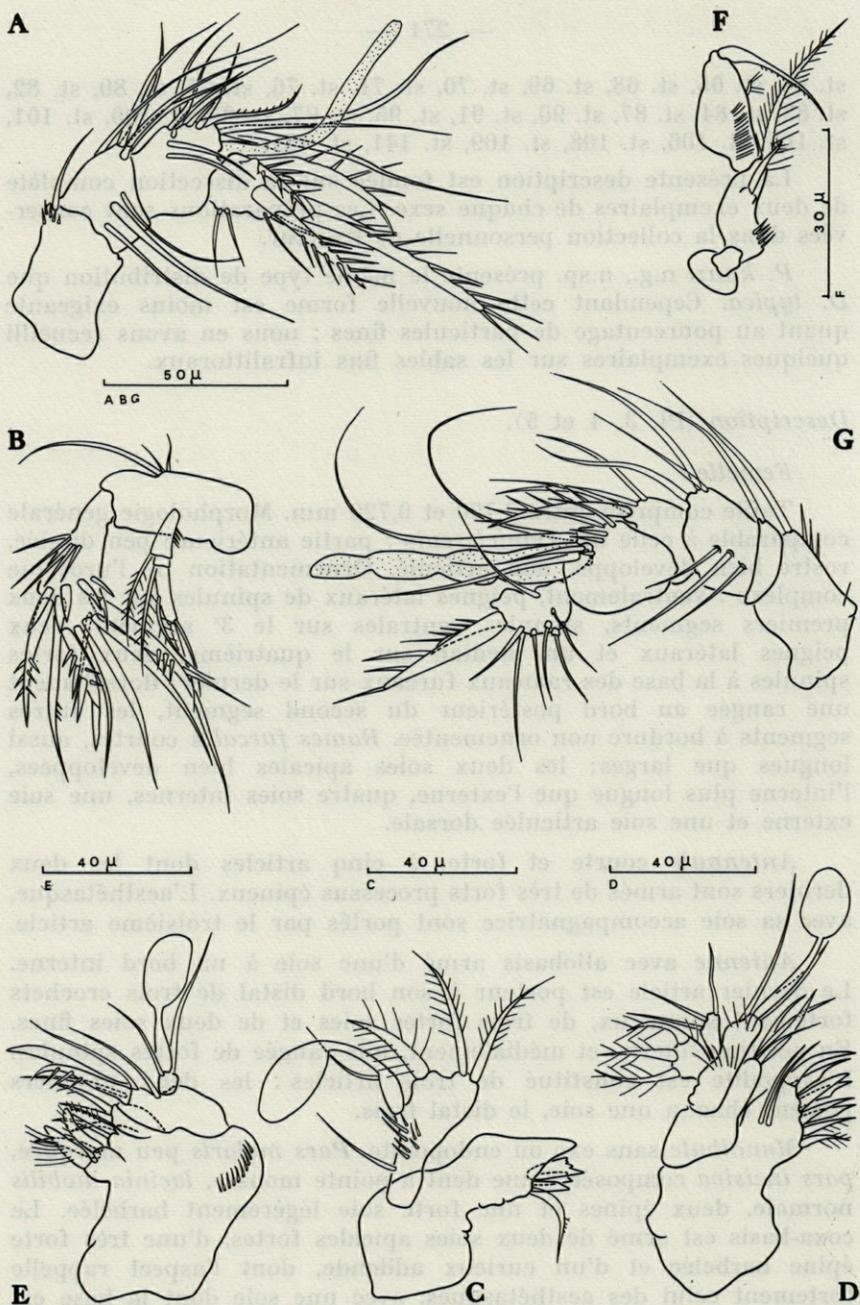


FIG. 4. — *Paradanielssenia kunzi* n.g., n.sp. A, antennule (femelle); B, antenne; C, mandibule; D, maxillule; E, maxille; F, maxillipède; G, antennule (mâle).

Maxillule bien développée. Arthrite de la précoxa portant deux soies de surface, trois paires de crochets et deux fortes épines spinulées. Coxa dont l'extrémité est armée de quatre addendes. Le basis allongé est armé de trois addendes à son apex, dont un en massue. L'exopodite et l'endopodite sont articulés et portent chacun trois soies.

Maxille normale, avec un endopodite à un seul article. La syncoxa a trois endites, avec respectivement trois, un et trois addendes. La coxa présente deux forts crochets et trois soies à son apex. L'endopodite d'un seul article porte deux soies et un addende en massue.

Maxillipède préhensile. La coxa porte une rangée de fortes spinules à sa partie proximale, et à sa partie apicale une courte et forte soie et une longue soie pennées. Le basis allongé n'est armé que d'un addende de petite taille, à son tiers distal. L'endopodite en crochet est légèrement plus long que le basis.

Pattes thoraciques : P 1, avec exopodite à 3 articles, endopodite bi-articulé. Article médian de l'exopodite avec soie interne, article distal armé de trois très fortes épines externes et de deux soies apicales. Les deux articles de l'endopodite subégaux; le premier muni d'une grande soie barbelée interne, le distal portant une épine externe, deux soies apicales et une soie interne implantée à la partie proximale.

P 2-P 4, à deux rames triarticulées. La chétotaxie est indiquée dans le tableau suivant :

		1	2	3
P 2	Exp.	1	2	1-2-3
	End.	1	1	2-2-1
P 3	Exp.	1	1	3-2-3
	End.	1	1	3-2-1
P 4	Exp.	1	1	3-2-3
	End.	1	1	2-2-1

L'addende qui arme le premier article de l'endopodite de P 2-P 4 est remarquablement fort.

Cinquième patte, à lobe interne particulièrement développé, portant cinq soies : l'interne courte, l'apicale externe près de deux fois plus longue que les autres. L'exopodite rectangulaire porte quatre addendes dont l'externe proximal court, l'externe apical fin et plumeux et l'interne fort.

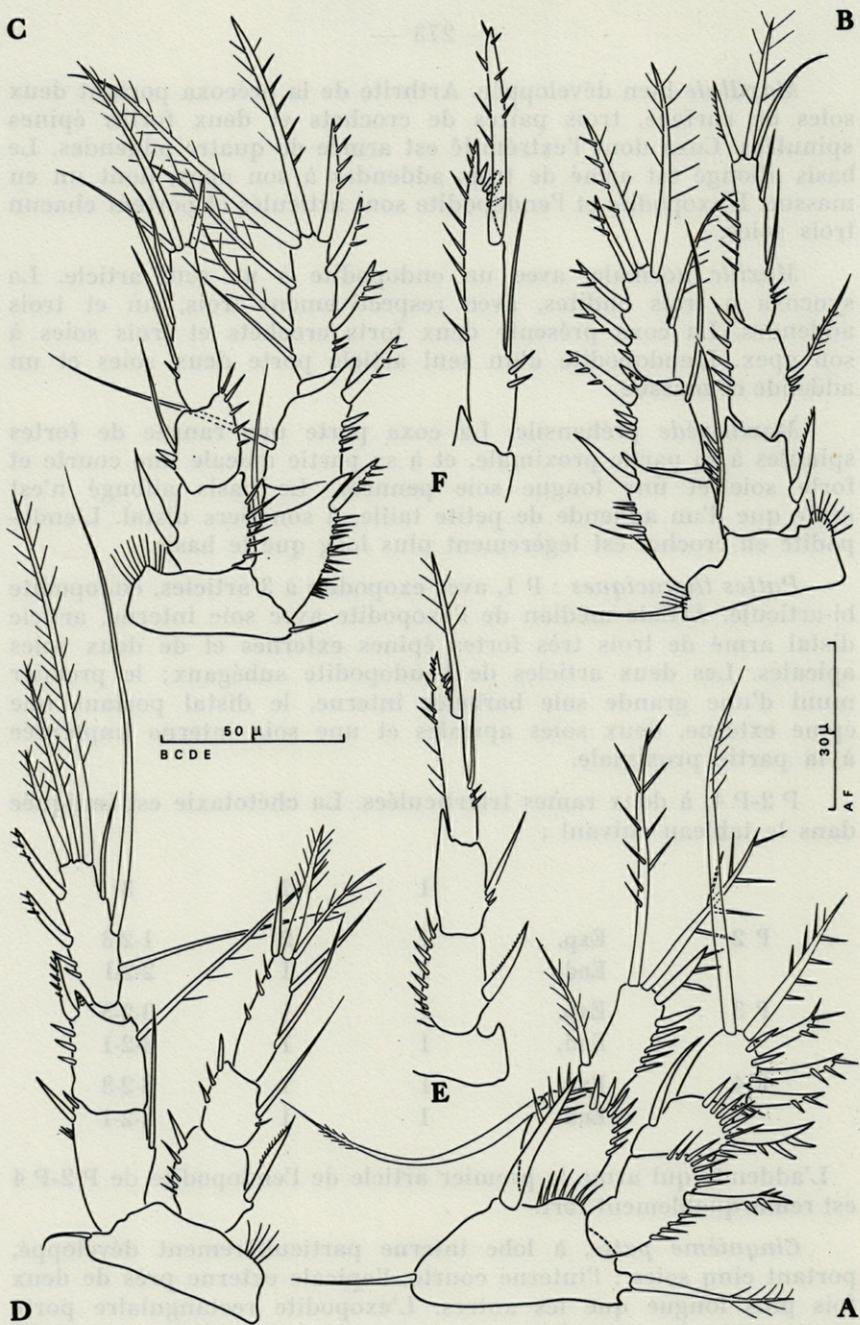


FIG. 5. — *Paradanielssenia kunzi* n. g., n. sp. Femelle : A, P1; B, P2; C, P3; D, P4. Mâle : E, endopodite P2; F, détail de l'endopodite de P2.

Mâle :

Taille comprise entre 0,560 et 0,580 mm. Ornementation de l'urosome légèrement différente de celle de la femelle.

Antennule à 5 articles, chirocère avec aesthétaque sur le quatrième article.

Antenne, pièces buccales identiques à celles de la femelle. *P 1, P 3* et *P 4* cf. femelle. *P 2* à endopodite très légèrement transformé : l'article distal n'est armé que de deux soies dont l'apicale est très forte. Il montre un ongle bien marqué et quelques fortes spinules.

P 5 à lobe interne du baseoendopodite peu marqué, armé de deux soies très inégales, l'interne bien développée. Exopodite de forme carrée, avec une forte soie apicale et trois courtes soies latérales.

Discussion :

Dans la sous-famille des *Thompsonulinae*, les genres *Danielssenia* Boeck et *Psammis* Sars, paraissent extrêmement proches, comme le souligne WELLS (1965) : la différence principale réside dans la structure de la *P 5*.

Paradanielssenia kunzi n. g., n. sp. présente des caractères communs aux deux genres. La chétotaxie des *P 2-P 4* est très proche de celle des *Psammis*, notamment par la présence d'une soie interne au premier article des exopodites; cependant deux *Danielssenia* présentent la même caractéristique : *D. intermedia* Wells et *D. paraperezi* n. sp. La structure de la *P 5* est comparable à celle que l'on observe dans le genre *Danielssenia*, mais l'armature de l'exopodite (4 soies) est celle d'un *Psammis*. Par contre, le maxillipède est voisin de ceux que l'on observe chez les *Danielssenia*. Deux caractères paraissent particuliers à *P. kunzi* n. g., n. sp. : l'absence d'exopodite et d'endopodite à la mandibule et la très faible transformation de l'endopodite de *P 2* du mâle; ce dernier caractère a été également observé chez *D. intermedia* Wells.

Paradanielssenia kunzi n. g., n. sp. montre donc une certaine originalité par rapport aux *Danielssenia* et aux *Psammis*, originalité qui nous a amené à créer un genre nouveau pour désigner cette forme. Il est vraisemblable cependant que la découverte de nouvelles espèces inédites intermédiaires entre ces trois genres permettra d'en préciser la position taxinomique.

RÉSUMÉ

La prospection systématique des fonds meubles de la région de Banyuls-sur-Mer a permis la découverte de 7 formes appartenant à la famille des *Tachidiidae* Sars, Lang. Parmi elles, deux sont nouvelles pour la faune de France et en Méditerranée : *Danielssenia typica* Boeck et *Psammis longisetosa* Sars. *Danielssenia robusta* Sars était encore inconnue sur les côtes de France. Enfin, deux formes étaient inédites : *Danielssenia paraperezi* n. sp. et *Paradanielssenia kunzi* n. g., n. sp.

SUMMARY

After a systematic investigation of the soft bottoms in the area of Banyuls-sur-Mer, the author recorded 7 species belonging to the family of *Tachidiidae* Sars, Lang. Two of them are new for the fauna of France and of the Mediterranean : *Danielssenia typica* Boeck and *Psammis longisetosa* Sars. *Danielssenia robusta* Sars was as yet unknown on the coast of France. Two forms are new for science : *Danielssenia paraperezi* n. sp. and *Paradanielssenia kunzi* n. g., n. sp.

ZUSAMMENFASSUNG

Die systematische Untersuchung der Weichböden in der Gegend von Banyuls-sur-Mer hat 7 zur Familie der *Tachidiidae* Sars gehörende Formen zutage gefördert. Zwei von ihnen sind neu für die Fauna Frankreichs und des Mittelmeeres : *Danielssenia typica* Boeck und *Psammis longisetosa* Sars. *Danielssenia robusta* Sars war an französischen Küsten bis jetzt nicht gefunden worden. Zwei Arten sind neu : *Danielssenia paraperezi* n. sp. und *Paradanielssenia kunzi* n. g., n. sp.

BIBLIOGRAPHIE

- Pour les ouvrages antérieurs à 1939, nous renvoyons à LANG (1948).
BODIN, P., 1967. Catalogue des nouveaux Harpacticoïdes marins. *Mém. Mus. natn. Hist. Paris*, Sér. A, 50 (1) : 1-76.

- BODIN, P., 1969. Copépodes Harpacticoïdes des étages bathyal et abyssal du Golfe de Gascogne. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, Sér. A, 55 (1) : 1-107.
- LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. 2 vol. Lund.
- MONARD, A., 1935. Etude sur la faune des Harpacticoïdes marins de Roscoff. *Trav. Stn biol. Roscoff*, 13 : 1-83.
- MONARD, A., 1937. Les Harpacticoïdes marins de la région d'Alger et de Castiglione. *Bull. Stn Agric. Pêche Castiglione*, 1935 (2) : 9-93.
- POR, F.D., 1964a. A study of Levantine and Pontic Harpacticoida (Copepoda, Crustacea). *Zool. Verh. Leiden*, 64 : 1-128.
- POR, F.D., 1964b. Les Harpacticoïdes des fonds meubles du Skagerak. *Cah. Biol. mar.*, 5 (3) : 233-270.
- POR, F.D., 1965. Harpacticoïda (Crustacea, Copepoda) from muddy bottoms near Bergen. *Sarsia*, 21 : 1-16.
- SOYER, J., 1970. Le méiobenthos du plateau continental de la côte des Albères. Copépodes Harpacticoïdes. *Thèse Doct. Etat, Fac. Sci. Paris*.
- WELLS, J.B.J., 1965. Copepoda (Crustacea) from the Meiobenthos of some Scottish marine sub-littoral muds. *Proc. R. Soc. Edinb.*, sect. B, 69 (1-1) : 1-33.
- WELLS, J.B.J., 1968. New and rare Copepoda Harpacticoida from the Isles of Scilly. *J. natur. Hist.*, 2 : 397-424.

Reçu le 14 février 1970.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DES COPÉPODES HARPACTICOÏDES
DE MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

3. DÉCOUVERTE
DU GENRE *METAHUNTEMANNIA* SMIRNOV

par Jacques SOYER
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

L'auteur signale la présence d'une espèce nouvelle du genre *Metahuntemannia*, *M. mediterranea* n.sp., sur les substrats meubles du plateau continental au large de la côte des Albères. Le genre n'avait jamais encore été signalé en Méditerranée.

Le petit genre *Metahuntemannia* Smirnov occupe une place particulière dans la famille des *Cletodidae*. Son originalité, mise en évidence par POR (1965) lors de la description de la troisième espèce du genre, sous le nom d'*Apodella crassa* Por, 1965, a été confirmée sur les quatre formes récoltées par la suite. La plupart d'entre elles ont été recueillies à grande profondeur, dans l'Océan arctique, en Mer du Nord et en Atlantique. Lors de nos prospections systématiques sur le plateau continental de la côte des Albères, nous avons récolté deux exemplaires se rattachant à ce genre, ce qui constitue sa première signalisation en Méditerranée.

Metahuntemannia mediterranea n. sp.

Matériel examiné.

2 femelles adultes, provenant de la station 36 (sables du large, 106 m de fond).

La présente description est fondée sur la dissection complète de l'un des deux individus. Les caractères principaux ont été vérifiés sur l'autre exemplaire. Les préparations des divers appendices sont conservées dans la collection personnelle de l'auteur.

Description (Fig. 1 et 2).

Taille : 0,52 et 0,55 mm. Morphologie générale du genre : corps subcylindrique, légèrement plus large au tiers antérieur. Les segments de l'urosome sont garnis à leur bord postérieur d'une rangée de spinules. Le dernier segment montre deux peignes centraux de fines soies. L'opercule anal semi-circulaire est garni de spinules à son bord libre.

Rames furcales de taille réduite, portant une soie apicale très forte, épaissie à sa base, plus longue que l'urosome. Le bord externe de la rame est armé de trois soies fines, l'interne d'une courte épine. Soie à base articulée à la face supérieure de la rame.

Rostre bien développé, à bord antérieur droit.

Antennule composée de six articles, dont le second est armé de six épines à pointe mousse, remarquables, et dont le troisième porte deux très fortes épines du même type et un puissant crochet. Quatrième article court, sur lequel est implanté l'aesthéasque et sa soie accompagnatrice. Cinquième article court également. Dernier article allongé, armé de cinq soies, d'un court aesthéasque distal et d'une soie accessoire, et de trois soies à base.

Antenne à basipodite. Exopodite réduit à un très court article armé d'une soie. Article distal de l'endopodite avec quatre forts crochets, deux fortes soies et deux spinules.

Mandibule petite, à *pars molaris* faible. *Pars incisiva* bidentée, *lacinia mobilis* bien individualisée, quatre épines bien différenciées. Palpe réduit à un article porteur de deux soies.

Maxillule, sans caractère particulier. Arthrite de la précoxa avec deux soies de surface, cinq forts crochets, dont trois tridentés, et deux soies fines.

Maxille, à trois endites, armés chacun de trois addendes. Endopodite composé d'un unique article armé de deux soies.

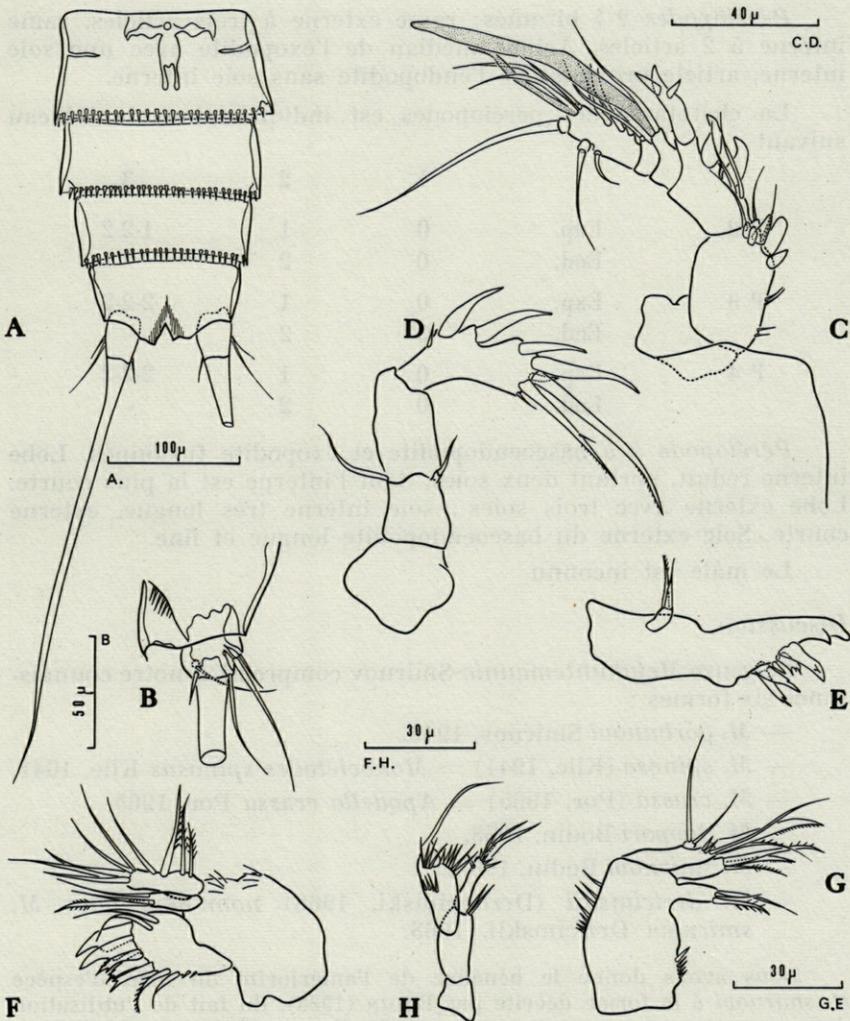


FIG. 1. — *Metahuntemannia mediterranea* n. sp.; A, urosome (ventral); B, furca; C, antennule; D, antenne; E, mandibule; F, maxillule; G, maxille; H, maxillipède.

Maxillipède, simple, préhensile. Basis armé au bord d'un addende particulièrement fort, barbelé.

Périopode 1 caractéristique du genre : endopodite réduit à une très forte épine à pointe mousse. Exopodite à trois articles, les deux premiers armés d'une forte épine externe à pointe mousse; distal court, portant deux fortes épines.

Péréiopodes 2-4 biramés; rame externe à trois articles, rame interne à 2 articles. Article médian de l'exopodite avec une soie interne, article proximal de l'endopodite sans soie interne.

La chétotaxie des péréiopodes est indiquée dans le tableau suivant :

		1	2	3
P 2	Exp.	0	1	1-2-2
	End.	0	2	-
P 3	Exp.	0	1	2-2-2
	End.	0	2	-
P 4	Exp.	0	1	2-2-2
	End.	0	2	-

Péréiopode 5 à baseoendopodite et exopodite fusionnés. Lobe interne réduit, portant deux soies, dont l'interne est la plus courte. Lobe externe avec trois soies : soie interne très longue, externe courte. Soie externe du baseoendopodite longue et fine.

Le mâle est inconnu.

Discussion.

Le genre *Metahuntemannia* Smirnov comprend, à notre connaissance six formes :

- *M. gorbunovi* Smirnov, 1946.
- *M. spinosa* (Klie, 1941) = *Monocletodes spinosus* Klie, 1941.
- *M. crassa* (Por, 1965) = *Apodella crassa* Por, 1965.
- *M. dovpori* Bodin, 1968.
- *M. smirnovi* Bodin, 1968.
- *M. drzicimskii* (Drzicimski, 1968) *nom. nov.* pour *M. smirnovi* Drzicimskii, 1968.

Nous avons donné le bénéfice de l'antériorité du nom d'espèce *M. smirnovi* à la forme décrite par BODIN (1968), du fait de l'utilisation de ce nom dans un ouvrage paru en 1967 (BODIN, 1967), et nous proposons de nommer l'espèce décrite par DRZICIMSKII, *M. drzicimskii*.

M. mediterranea n. sp. s'apparente indiscutablement à la forme *M. crassa* (Por), dont elle présente les principales caractéristiques, notamment l'armature de P2-P4. Cependant POR indique dans sa description que l'article distal de l'exopodite de P1 porte vraisemblablement trois addendes. Nos deux exemplaires n'en montrent que deux. De plus, la longueur des soies de l'article distal de l'endopodite de P4, la morphologie et les dimensions des soies de P5 paraissent sensiblement différentes dans les deux formes.

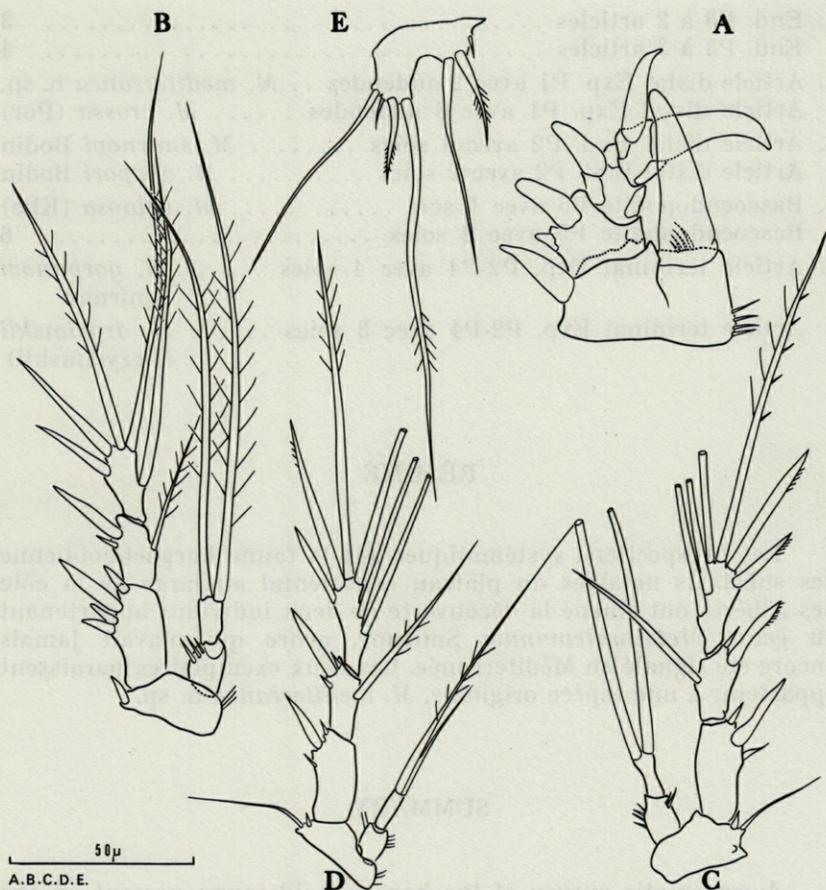


FIG. 2. — *Metahuntemannia mediterranea* n. sp.; A, P1, B, P2; C, P3; D, P4; E, P5.

Le matériel sur lequel sont fondées les descriptions de ces deux espèces est sans doute insuffisant pour que leur originalité puisse en être affirmée avec certitude : un individu pour *M. crassa*, deux pour *M. mediterranea*. Il faut cependant souligner que les *Metahuntemannia* sont des formes généralement profondes, qui n'ont jamais été rencontrées en très grand nombre.

La clef de détermination du genre peut actuellement être établie de la manière suivante :

- | | |
|------------------------------|---|
| 1. End. P2-P4 présents | 2 |
| End. P2-P4 absents | 5 |

2. End. P3 à 2 articles 3
End. P3 à 3 articles 4
3. Article distal Exp. P1 avec 2 addendes .. *M. mediterranea* n. sp.
Article distal Exp. P1 avec 3 addendes *M. crassa* (Por)
4. Article distal End. P2 avec 4 soies *M. smirnovi* Bodin
Article distal End. P2 avec 2 soies *M. doypori* Bodin
5. Baseoendopodite P5 avec 1 soie *M. spinosa* (Klie)
Baseoendopodite P5 avec 2 soies 6
6. Article terminal Exp. P2-P4 avec 4 soies *M. gorbunovi*
Smirnov
Article terminal Exp. P2-P4 avec 3 soies *M. drycimskii*
(Drzycimskii)

RÉSUMÉ

Les prospections systématiques sur la faune harpacticoïdienne des substrats meubles du plateau continental au large de la côte des Albères ont amené la découverte de deux individus appartenant au genre *Metahuntemannia* Smirnov, genre qui n'avait jamais encore été signalé en Méditerranée. Ces deux exemplaires paraissent appartenir à une espèce originale, *M. mediterranea* n. sp.

SUMMARY

A systematic survey of the harpacticoid fauna present on the soft bottom of the continental shelf off the coast of the Albères brought up 2 specimens belonging to the genus *Metahuntemannia* Smirnov. This genus had never collected in the Mediterranean before. The two specimen found may belong to an original species : *M. mediterranea* n. sp.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei der systematischen Untersuchung der Harpacticoiden-Fauna der Weichböden des Schelfs vor der Albères-Küste wurden zwei Exemplare gefunden, die zur Gattung *Metahuntemannia*

Smirnov, die bisher aus dem Mittelmeer nicht gemeldet war, gehören. Die beiden Exemplare scheinen einer neuen Art, *M. mediterranea*, anzugehören.

BIBLIOGRAPHIE

- BODIN, Ph., 1967. Catalogue des nouveaux Copépodes Harpacticoïdes marins. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, 50 (1) : 1-76.
- BODIN, Ph., 1968. Copépodes Harpacticoïdes des étages bathyal et abyssal du Golfe de Gascogne. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Sér. A, 55 (1) : 1-107.
- DRZYCIMSKI, I., 1968. *Metahuntemannia* Smirnov und *Apodella* Por (Copepoda, Harpacticoida) mit Beschreibung einer neuen Art aus dem westnorwegischen Küstengebiet. *Sarsia*, 31: 127-130.
- LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. Nordiska Bokhandeln, Stockholm, 2 vol.
- POR, F.D., 1965. Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from muddy bottom near Bergen. *Sarsia*, 21 : 1-16.
- SMIRNOV, S.S., 1946. New species of Copepoda Harpacticoida from the Arctic Ocean. *Trudy dreif. Exped. Glavsemov. Ledokol. Par. "Sedov"*, 3 : 231-263 (en russe, avec résumé anglais).
- SOYER, J., 1970. Le méiobenthos du plateau continental de la côte des Albères. Copépodes Harpacticoïdes. *Thèse Doct. Etat, Fac. Sci. Paris.*

Reçu le 14 février 1970.

**ASCIDIES DU BENTHOS ROCHEUX
DE BANYULS-SUR-MER
POLYCLINIDAE (Ascidies composées)**

par Aline FIALA-MEDIONI
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

D'après des récoltes en plongées, une liste des *Polyclinidae* a été établie. L'auteur passe en revue les différentes espèces en précisant leur écologie. Une nouvelle espèce est décrite.

INTRODUCTION

Lors de l'exploration des fonds rocheux de la région de Banyuls-sur-Mer (1966-1967), nous avons récolté de nombreuses colonies de *Polyclinidae*; parmi les 8 espèces recensées, une est nouvelle pour la Science.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

De nombreux exemplaires ont été récoltés dans les différentes stations; des échantillons ont été déposés dans la collection du Laboratoire. Pour l'espèce nouvelle, une colonie a été désignée comme holotype. L'auteur a conservé dans sa collection personnelle les montages des zoïdes.

MÉTHODE ET TECHNIQUES

La récolte en plongée permet de conserver le matériel en meilleur état. Dans le but d'éviter les traumatismes, chaque colonie était remontée dans un pillulier en plastique, lui-même vidé dans un cristallisoir avec circulation d'eau, le plus tôt possible.

On peut généralement observer un épanouissement des zoïdes 1/2 h après la mise en eau courante.

Après environ deux heures de repos, l'arrivée d'eau était coupée et les animaux épanouis avec MS 222 (solution au 1/10^e) et menthol.

Après fixation au formol pendant quelques jours (solution neutre à 4 % dans l'eau de mer), les zoïdes étaient disséqués et colorés selon la méthode MONNIOT (1965) pendant 2 à 3 minutes.

LISTE DES ESPÈCES

Elle comprend 8 espèces appartenant à 2 genres différents.

Aplidium pallidum (Verrill, 1871).

Aplidium coeruleum Lahille, 1890, var. *argelesense* Brément, 1912.

Amaroucium albicans Milne Edwards, 1841.

Amaroucium nordmani Milne Edwards, 1841.

Amaroucium densum Giard, 1872.

Amaroucium fuscum Drasche, 1883.

Amaroucium gelatinosum n. sp.

Amaroucium areolatum (Della Chiaje, 1828), var. *flavum* (Milne Edwards, 1842 ?).

POLYCLINIDAE Milne Edwards, 1842

Aplidium pallidum (Verrill, 1871) (Pl. I)

Amaroucium pallidum Verrill, 1871, p. 289.

Amaroucium pallidum Van Name, 1945, p. 33.

Aplidium pallidum Berrill, 1950, p. 97.

STATIONS.

Sphinx, 1-15 m.

Cap Rederis, 15-25 m.

Castelloussous, 5-10 m.

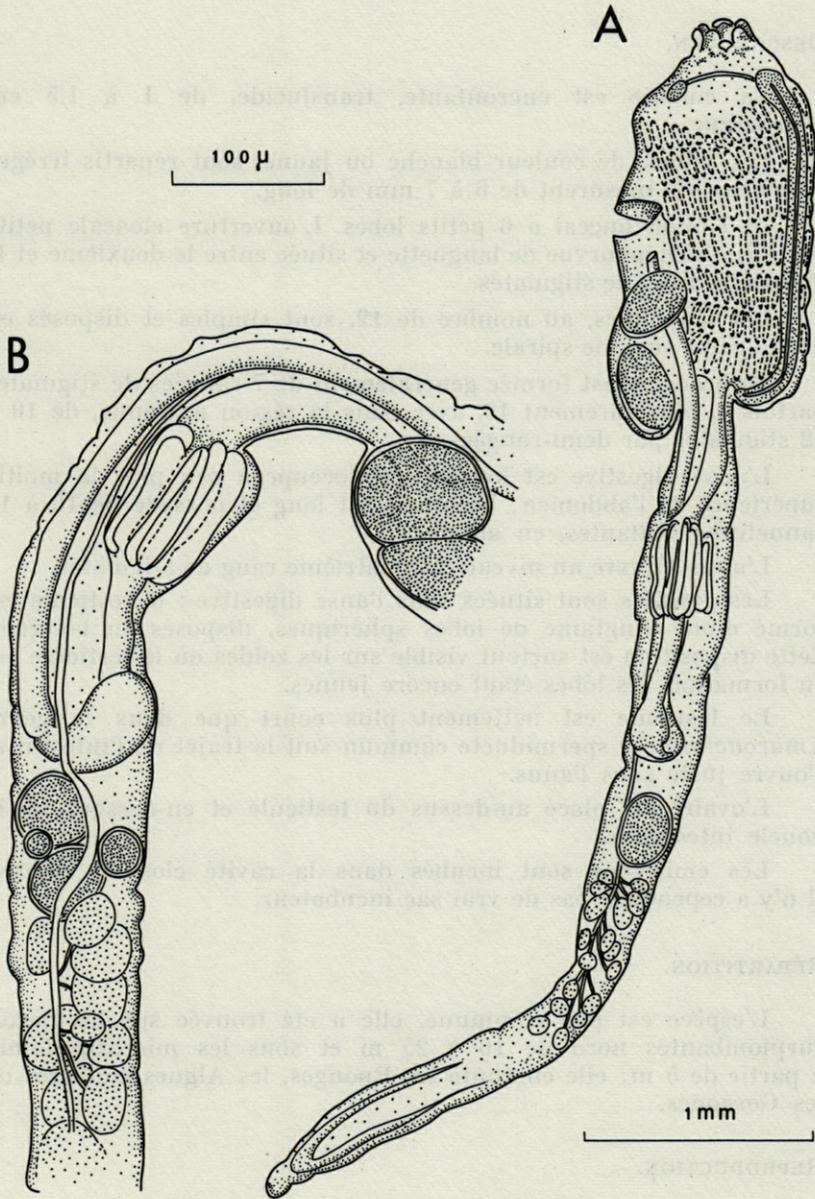


PLANCHE I
Aplidium pallidum (Verril, 1871). A, vue générale du zoïde; B, détail de l'abdomen.

DESCRIPTION.

La colonie est encroûtante, translucide, de 1 à 1,5 cm d'épaisseur.

Les zoïdes, de couleur blanche ou jaune, sont répartis irrégulièrement. Ils mesurent de 6 à 7 mm de long.

Le siphon buccal a 6 petits lobes. L'ouverture cloacale petite est toujours dépourvue de languette et située entre le deuxième et le quatrième rang de stigmates.

Les tentacules, au nombre de 12, sont simples et disposés en deux ordres sur une spirale.

La branchie est formée généralement de 7 rangées de stigmates parfois 8, plus rarement 10, avec dans la région moyenne, de 10 à 12 stigmates par demi-rangée.

L'anse digestive est longue; elle occupe à peu près la moitié supérieure de l'abdomen; l'estomac est long et possède de 10 à 12 cannelures saillantes, en ailettes.

L'anus s'ouvre au niveau du quatrième rang de stigmates.

Les gonades sont situées sous l'anse digestive : le testicule est formé d'une vingtaine de lobes sphériques, disposés en bouquet. Cette disposition est surtout visible sur les zoïdes où le testicule est en formation, les lobes étant encore jeunes.

Le testicule est nettement plus court que dans le genre *Amaroucium*. Le spermiducte commun suit le trajet de l'intestin et s'ouvre juste sous l'anus.

L'ovaire est placé au-dessus du testicule et en-dessous de la boucle intestinale.

Les embryons sont incubés dans la cavité cloacale dilatée. Il n'y a cependant pas de vrai sac incubateur.

RÉPARTITION.

L'espèce est peu commune, elle a été trouvée sur les parois surplombantes nord de 10 à 25 m et sous les microsurlombs à partir de 5 m; elle encroûte les Eponges, les Algues calcaires ou les Gorgones.

REPRODUCTION.

Les échantillons récoltés en avril, juin, juillet et septembre présentaient des gonades. Les larves sont abondantes dans les colonies prélevées en juin.

Aplidium coeruleum Lahille, 1890, var. *argelesense* Brément, 1912

A. coeruleum Lahille, 1890; p. 215.

A. coeruleum argelesensis Brément, 1912.

A. coeruleum argelesense, Harant et Vernières, 1933, p. 83, Pérès, 1957, Baléares.

non *Amaroucium coeruleum* Sluiter, 1907.

non *Amaroucium coeruleum*, Hartmeyer, 1909.

non *Amaroucium coeruleum*, Van Name, 1945, p. 45.

STATIONS.

Cap Peyrefite, 35 m.

Ile Grosse, 6 m.

Les colonies trouvées à Peyrefite sont plus grandes que celles des hauts niveaux et atteignent jusqu'à 12-14 cm de diamètre et 1,5 cm d'épaisseur.

DISCUSSION SYSTÉMATIQUE.

L'espèce correspond bien à la description de BRÉMENT (1912); elle est caractérisée par la présence de taches bleues phosphorescentes sur les lobes buccaux, l'ensemble de la colonie étant translucide. Nous avons pu observer un post-abdomen très allongé contenant 2 séries de testicules dans les 3/4 de sa longueur.

L'espèce présente des caractères intermédiaires entre le genre *Aplidium* défini par SAVIGNY (1816) et le genre *Amaroucium* créé par MILNE EDWARDS (1842).

Comme *Aplidium*, elle a un cormus sessile à large base, une ouverture cloacale dépourvue de languette et située au niveau du cinquième rang de stigmates sur le côté dorsal.

Par contre, par son nombre de stigmates (9-12), son post-abdomen très long contenant 2 longues séries de testicules, son estomac cannelé (12-14 cannelures), elle pourrait être classée dans le genre *Amaroucium*.

Les deux genres ne sont d'ailleurs pas très bien séparés et d'après VAN NAME "The genus *Amaroucium* it hardly merits recognition as anything more than a rather indefinitely distinguished subgenus or section of *Aplidium* Savigny... some species are intermediate in character and might be placed either in *Aplidium* or *Amaroucium*".

RÉPARTITION.

L'espèce n'a été trouvée que deux fois : une grosse colonie sur Gorgone à 35 m de profondeur, en octobre 1967, et des colonies plus petites sur une verticale nord à 6 m, en juillet qui présentaient des gonades et des larves.

Amaroucium albicans Milne Edwards, 1941 (Pl. II)

Amaroucium albicans Milne Edwards, 1841, p. 287, pl. 1, fig. 3b.

Amaroucium albicans Harant 1931, p. 39.

Amaroucium albicans Harant et Vernières 1933, p. 85.

non *Amaroucium albicans* Pérès, 1956, p. 295.

non *Amaroucium albicans* Grube, 1864 = *Polycitor crystallinus*.

STATION.

Rocher Aspre, 24 m.

DESCRIPTION.

La colonie est pédonculée, grêle, en forme de massue de 0,6 à 0,8 mm de diamètre sur 1,5 de long, translucide.

Les zoïdes blancs se groupent en système autour d'un cloaque commun et mesurent 1 cm de long, l'abdomen étant le double du thorax.

Le siphon buccal présente 6 lobes arrondis; le siphon cloacal situé au niveau du premier rang de stigmates est surmonté d'une languette cloacale trifide à lobe médian plus développé.

Les tentacules simples au nombre de 20 sont de 4 ordres différents.

Le raphé est composé de languettes de Lister larges, ayant la longueur d'un stigmate.

La branchie comprend 10 à 12 rangs de stigmates; il y a 20 stigmates dans la région moyenne (cinquième rang) par demi-rangée.

L'anse digestive est courte : elle débute par un large oesophage auquel fait suite un estomac à 10 cannelures très saillantes, épaissies dans leurs portions externes. Le post estomac est court et cylindrique; il aboutit dans un intestin moyen renflé. L'intestin posté-

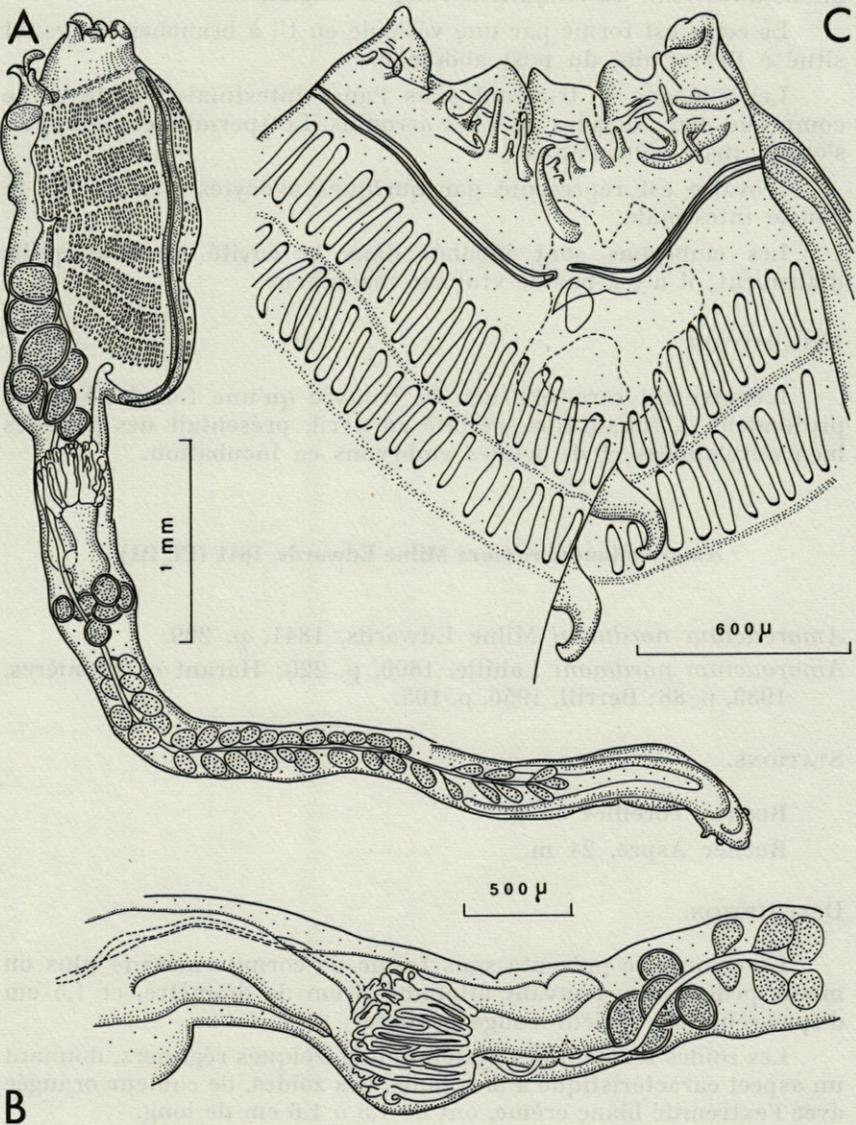


PLANCHE II

Amaroucium albicans Milne Edwards, 1841. A, vue générale du zoïde; B, détail de l'abdomen; C, détail de la partie supérieure du thorax (face interne).

rieur large s'amincit en un rectum qui se termine par un anus bilobé au niveau du cinquième rang de stigmates.

Le cœur est formé par une vésicule en U, à branches larges, et situé à l'extrémité du post abdomen.

Les gonades se trouvent sous l'anse intestinale : le testicule comprend deux rangées de lobes arrondis. Le spermiducte commun s'ouvre juste sous l'anus.

L'ovaire est représenté par quelques ovocytes situés sous la boucle intestinale.

Les embryons sont incubés dans la cavité cloacale qu'ils déforment; il n'y a pas de vrai sac incubateur.

RÉPARTITION.

L'espèce est rare, elle n'a été trouvée qu'une fois à 25 m de profondeur. L'échantillon, récolté en avril, présentait des gonades bien développées et de jeunes embryons en incubation.

Amaroucium nordmani Milne Edwards, 1841 (Pl. III)

Amaroucium nordmani Milne Edwards, 1841, p. 209.

Amaroucium nordmani Lahille, 1890, p. 220; Harant et Vernières, 1933, p. 88; Berrill, 1950, p. 105.

STATIONS.

Roches Toreilles 35 m.

Rocher Aspre, 24 m.

DESCRIPTION.

La colonie se présente sous forme de cormus massifs plus ou moins pédonculés, pouvant atteindre 6 cm de diamètre, et 1,5 cm d'épaisseur, de couleur rouge orangée.

Les zoïdes forment des systèmes oligozoïques réguliers, donnant un aspect caractéristique à la colonie. Ces zoïdes, de couleur orangée avec l'extrémité blanc crème, ont de 1,5 à 1,6 cm de long.

Le siphon buccal a 6 lobes pointus bien développés; l'ouverture cloacale large, située du deuxième au huitième rang de stigmates, est surmontée d'une languette longue et mince; la taille de cette languette peut varier suivant les zoïdes.

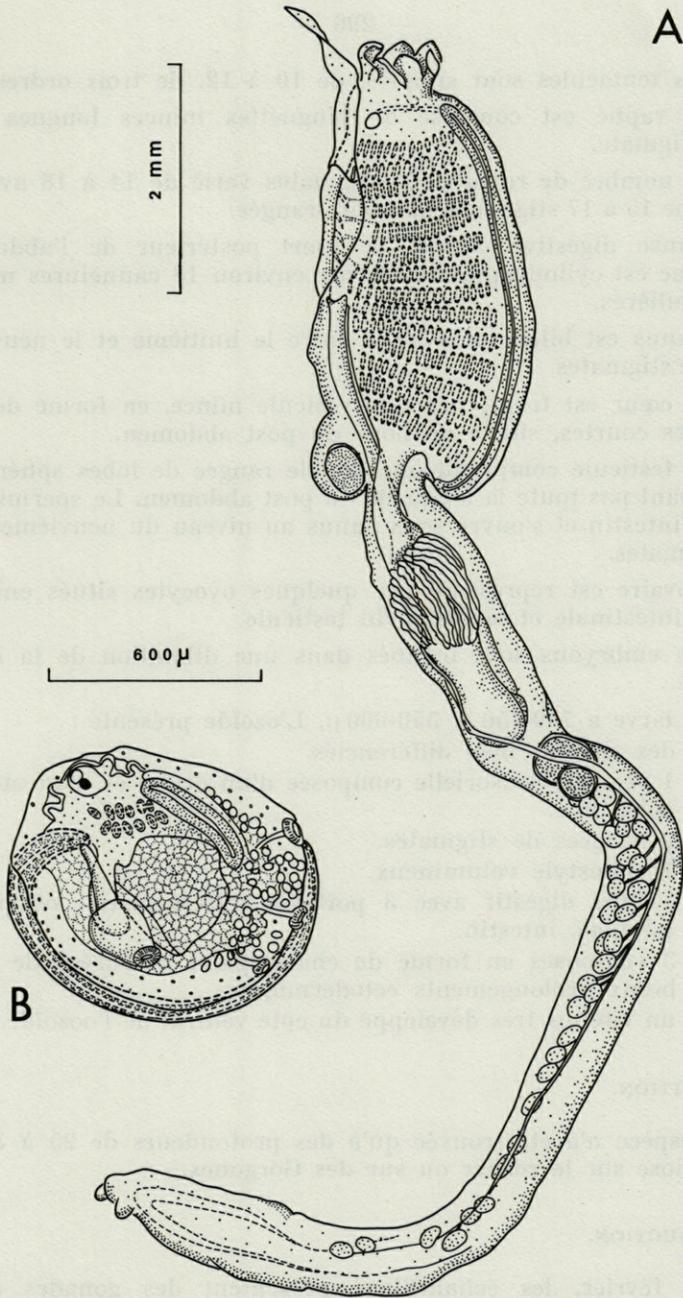


PLANCHE III

Amaroucium nordmani Milne-Edwards, 1841. A, vue générale du zoïde; B, larve.

Les tentacules sont simples, de 10 à 12, de trois ordres.

Le raphé est composé de languettes minces longues d'un demi-stigmate.

Le nombre de rangées de stigmates varie de 14 à 18 avec en moyenne 15 à 17 stigmates par demi-rangée.

L'anse digestive occupe le quart postérieur de l'abdomen; l'estomac est cylindrique et présente environ 18 cannelures minces et irrégulières.

L'anus est bilobé et s'ouvre entre le huitième et le neuvième rang de stigmates.

Le cœur est formé par une vésicule mince, en forme de V à branches courtes, située au bout du post abdomen.

Le testicule comprend une double rangée de lobes sphériques n'occupant pas toute la longueur du post abdomen. Le spermiducte longe l'intestin et s'ouvre sous l'anus au niveau du neuvième rang de stigmates.

L'ovaire est représenté par quelques ovocytes situés entre la boucle intestinale et le début du testicule.

Les embryons sont incubés dans une dilatation de la cavité cloacale.

La larve a $700-750 \times 550-900 \mu$. L'ozoïde présente :

- des siphons bien différenciés.
- 1 vésicule sensorielle composée d'un ocelle et d'un otolithe sphérique.
- 2 rangées de stigmates.
- 1 endostyle volumineux.
- 1 tube digestif avec 3 portions différenciées : œsophage, estomac, intestin.
- 3 ventouses en forme de champignon entourées de nombreux prolongements ectodermiques.
- un vitellus très développé du côté ventral de l'ozoïde.

RÉPARTITION.

L'espèce n'a été trouvée qu'à des profondeurs de 25 à 35 m, en épibiose sur le rocher ou sur des Gorgones.

REPRODUCTION.

En février, les échantillons présentent des gonades et de jeunes embryons en incubation, alors qu'en avril, les larves sont abondantes.

Amaroucium densum Giard, 1872 (Pl. IV)

Amaroucium densum Giard, 1872, p. 137.

Amaroucium densum, Berrill, 1950, p. 108.

STATION.

Rocher Aspre, 24-25 m.

DESCRIPTION.

La colonie se présente sous forme de coussinets sessiles, gélatineux, de couleur crème, pouvant atteindre 4 cm de diamètre sur 1 cm d'épaisseur.

Les zoïdes de couleur orangée sont disposés en système oligozoïque irrégulier.

Le siphon buccal a 6 lobes; l'ouverture cloacale, située entre les troisième et neuvième rangées de stigmates, est surmontée d'une languette large plus ou moins développée.

Les tentacules sont simples de 12 à 14 en trois ordres.

Le raphé est composé de languettes de Lister de la longueur d'un demi-stigmate.

Le nombre de rangées de stigmates varie de 12 à 16 (en général 15), avec dans la région moyenne, 18-20 stigmates par demi-rangée.

L'anse digestive n'occupe environ que le cinquième de l'abdomen; l'estomac présente 8-10 cannelures régulières; l'anus est bilobé et s'ouvre au niveau du huitième rang de stigmates.

Le testicule, composé d'une double rangée de lobes, commence assez bas sous l'anse digestive et n'occupe que les 2/3 de l'abdomen (abdomen-post-abdomen). Le spermiducte commun suit le trajet de l'intestin pour s'ouvrir un peu en-dessous de l'anus, au niveau du neuvième rang de stigmates.

L'ovaire est représenté par quelques ovocytes situés à mi-distance entre la boucle intestinale et le testicule.

DISCUSSION SYSTÉMATIQUE.

L'espèce présente les caractères de *A. densum*, avec cependant 12 à 16 rangs de stigmates. D'après LAHILLE (1890), HARANT et VERNIÈRES (1938) et PÉRÈS (1956), l'espèce aurait toujours 11

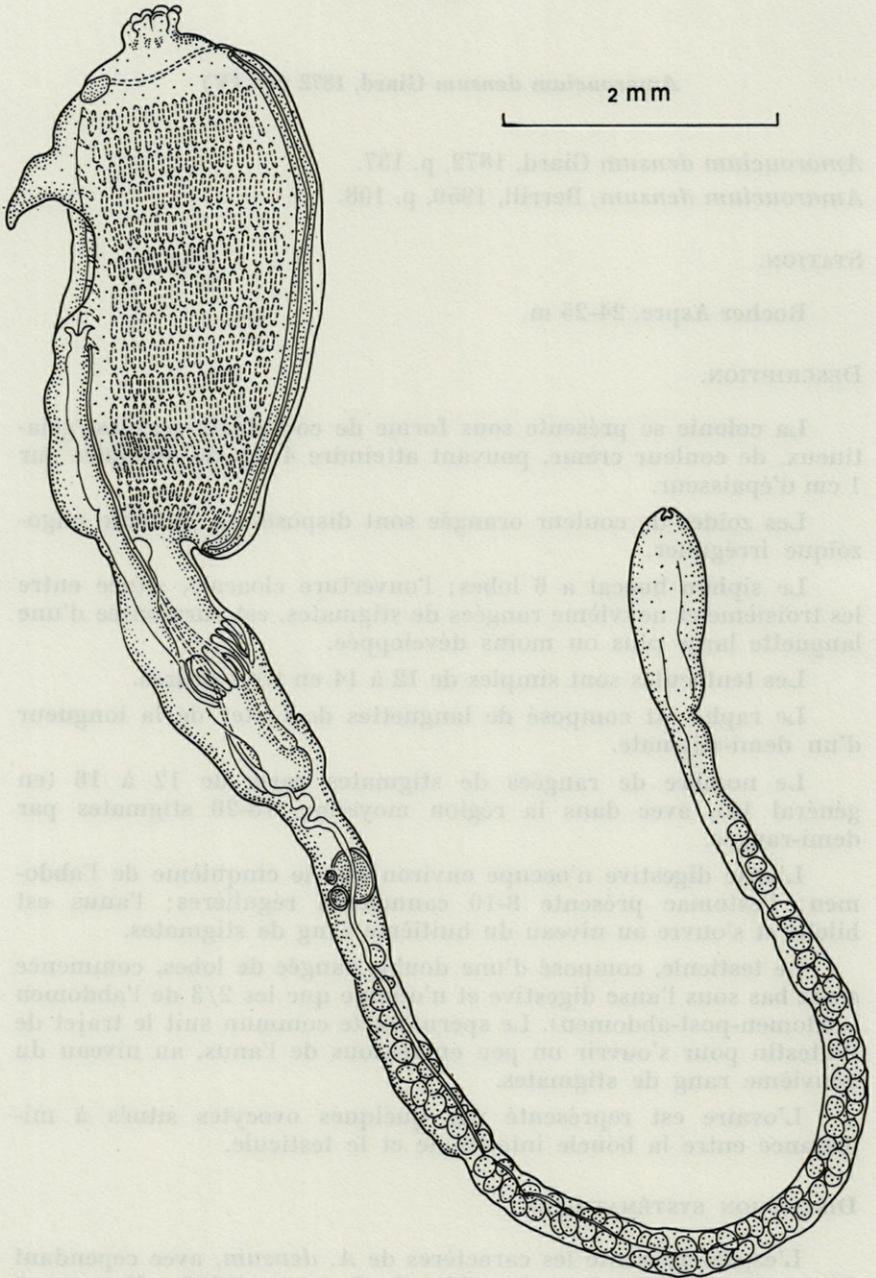


PLANCHE IV

Amaroucium densum Giard, 1872. Vue générale du zoïde.

rangées de stigmates. BERRILL (1950) en signale de 11 à 19; notre espèce pourrait donc appartenir à l'*A. densum*. Toutefois, il nous a paru préférable d'en redonner une description complète.

RÉPARTITION.

L'espèce est rare, elle n'a été trouvée qu'une fois sur fond de 24 m, sur une paroi surplombante.

L'échantillon récolté en juillet présentait des gonades bien différenciées.

Amaroucium fuscum Drasche, 1883 (Pl. V)

A. fuscum Drasche, 1883, p.

A. fuscum, Lahille, 1890, p. 225.

STATIONS.

Ile Grosse, 10 m.

Cap Rederis, 15 m.

Cap Peyrefite, 40-45 m.

Castelloussous, 5-10 m.

Rocher Aspre, 25 m.

DESCRIPTION.

Colonie sessile, brun foncé, irrégulièrement lobée, pouvant être très massive et atteindre des dimensions de quelques dm², sur une épaisseur de 2 cm.

Les zoïdes de couleur beige orangé ou brun orangé sont dispersés de façon irrégulière. Leur longueur varie de 8 à 10 mm.

Le siphon buccal présente 6 lobes arrondis; l'orifice cloacal s'étend généralement du second au dixième rang de stigmates et peut être surmonté d'une languette de longueur variable; chez certains zoïdes cette languette est très réduite.

Les tentacules sont simples, de 12 à 16 en trois ordres.

Le raphé est composé de languettes minces de la longueur d'un stigmate.

La branchie comprend de 12 à 20 rangs de stigmates avec 20-25 stigmates par demi-rangée dans la région moyenne.

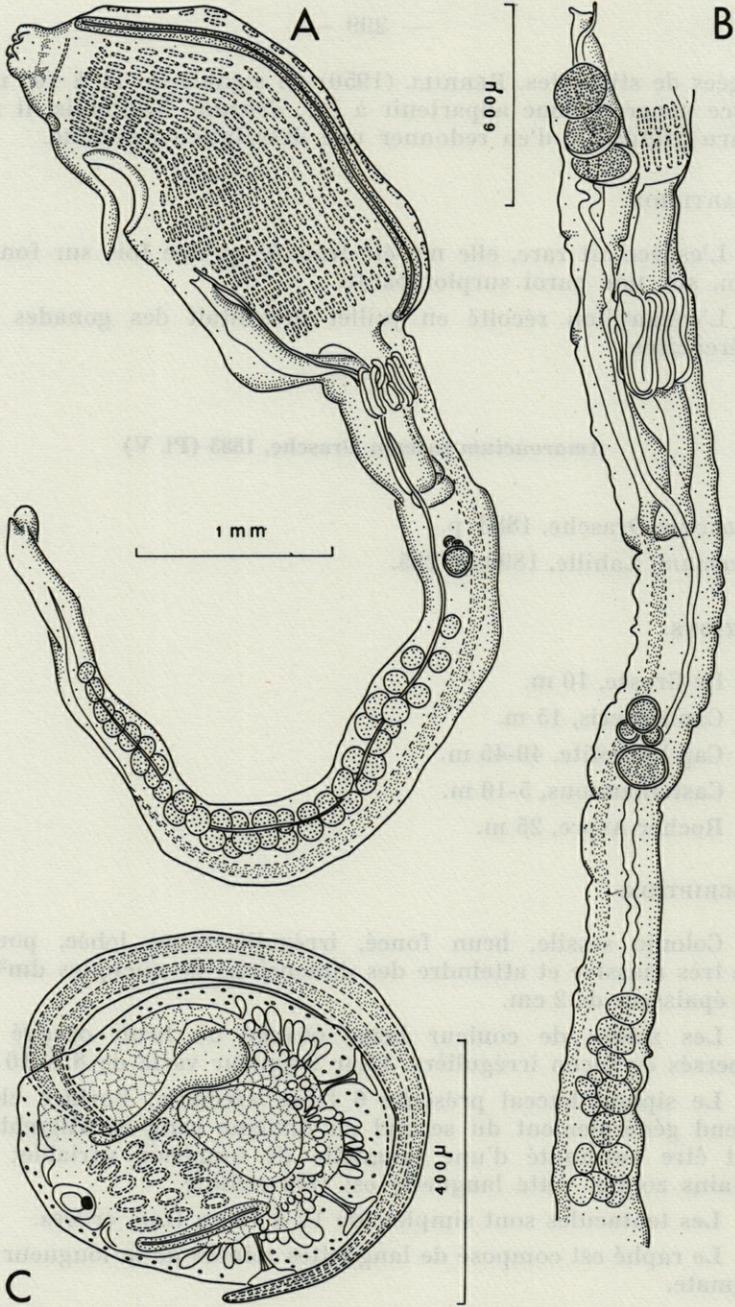


PLANCHE V

Amaroucium fuscum Drasche, 1883. A, vue générale du zoïde; B, détail de l'abdomen; C, larve.

L'anse digestive est courte et n'occupe que le sixième de l'abdomen. L'estomac présente 10 cannelures saillantes. L'anus est bilobé et s'ouvre au niveau du quatorzième rang de stigmates.

Le testicule, formé par une double rangée de lobes sphériques, n'occupe que la moitié de l'abdomen (abdomen-post-abdomen), il débute assez bas. Le spermiducte s'ouvre au-dessus de l'anus également au niveau du quatorzième rang de stigmates. L'ovaire est placé à mi-distance entre la boucle intestinale et le testicule.

La larve mesure 500-550 μ . Elle présente un volumineux oozoïde avec les caractéristiques suivantes :

- siphons bien différenciés;
- vésicule sensorielle avec ocelle et otolithe sphérique;
- trois rangs de stigmates;
- boucle intestinale avec œsophage, estomac, intestin.

Du côté ventral de l'oozoïde, on peut observer une volumineuse masse vitelline. La larve comporte, en outre, trois ventouses en forme de champignons dont la base est entourée de nombreux prolongements épidermiques en massue.

RÉPARTITION.

L'espèce peut se rencontrer sur les parois verticales à l'abri des Algues ou sur les parois surplombantes nord à partir de 10 m; mais les colonies présentent surtout un grand développement à partir de 25 m où elles forment d'énormes manchons autour des Gorgones ou des vieux Bryozoaires.

La période de plus grande abondance a été observée de juin à novembre.

REPRODUCTION.

Les gonades sont en voie de développement sur les échantillons récoltés en mars-avril, elles sont bien formées en juin. Les larves sont abondantes en septembre, octobre et novembre.

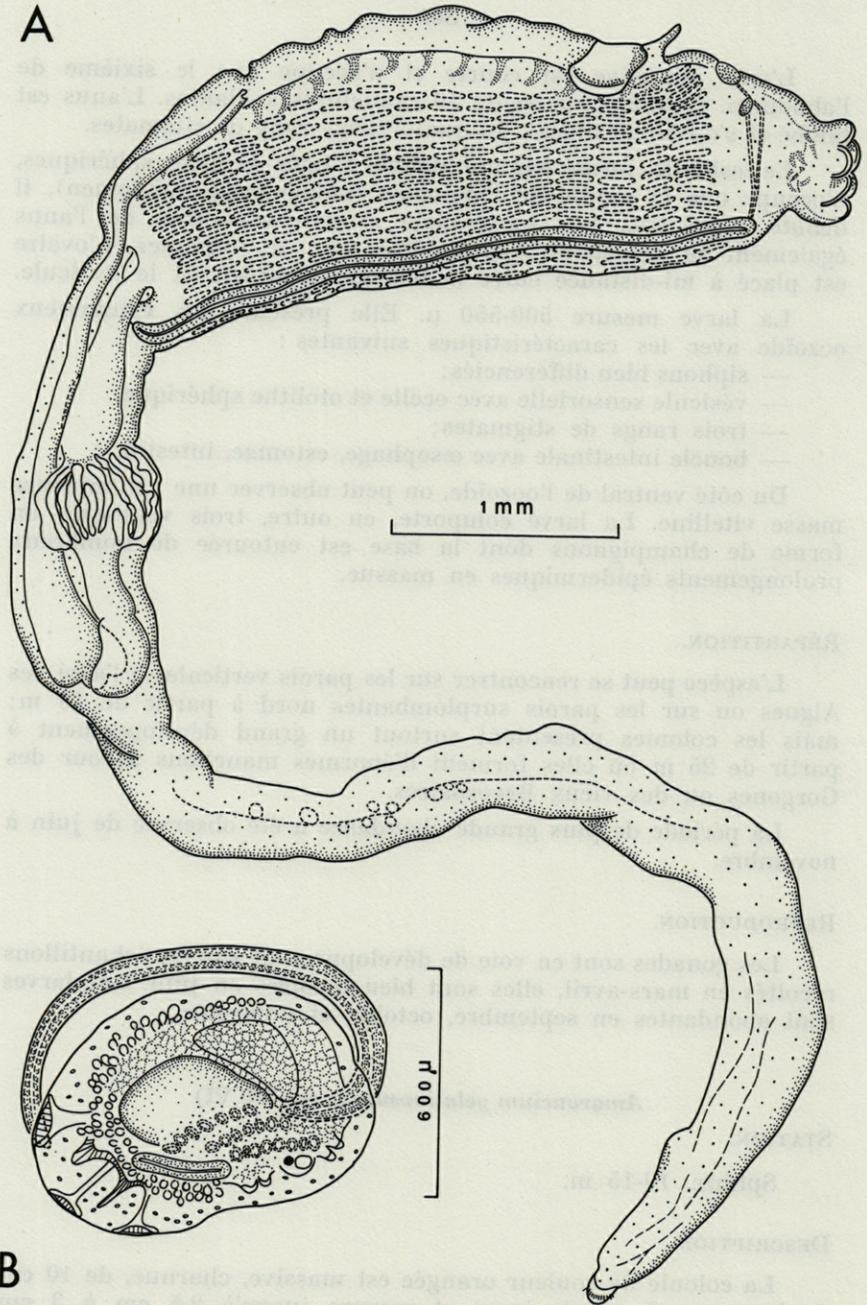
Amaroucium gelatinosum n. sp. (Pl. VI)

STATION.

Sphinx, 10-15 m.

DESCRIPTION.

La colonie de couleur orangée est massive, charnue, de 10 cm de long sur 6 cm de large et mesure jusqu'à 2,5 cm à 3 cm d'épaisseur.



B

PLANCHE VI

Amaroucium gelatinosum n. sp. A, vue générale du zoïde; B, larve.

Les zoïdes, orangés, sont répartis sans ordre, de manière uniforme. Très grands, ils mesurent jusqu'à 16 mm de long.

Le siphon buccal présente 6 lobes bien marqués; l'ouverture cloacale, petite, s'étend du deuxième au quatrième rang de stigmates; elle est surmontée d'une languette simple et mince de longueur variable.

Les tentacules sont simples, généralement au nombre de 12, disposés sur une spirale en 3 ordres différents.

Le raphé est composé de languettes longues et minces.

La branchie est très longue et possède de 10 à 18 rangs de stigmates avec, en moyenne, de 16 à 18 stigmates par demi-rangée.

L'anse digestive occupe à peu près le tiers supérieur de l'abdomen, l'estomac présente de nombreuses cannelures irrégulières et parfois discontinues. L'anus bilobé s'ouvre au niveau du quatorzième rang de stigmates.

Les larves étaient encore jeunes mais bien formées dans la cavité cloacale. Elles mesuraient $1\ 000\ \mu \times 700\ \mu$.

L'oozoïde n'est pas encore complètement formé, il présente cependant :

- des siphons bien développés;
- une vésicule sensorielle avec un ocelle et un otolithe;
- 3 rangs de stigmates;
- un endostyle;
- un tube digestif non encore différencié englobé dans une volumineuse vésicule vitelline.

Les trois ventouses en forme de champignon sont entourées de deux couronnes de prolongements épidermiques en massue.

DISCUSSION SYSTÉMATIQUE.

Dans la clé des espèces méditerranéennes d'*Amaroucium* données par PÉRÈS (1956), l'espèce se rapprocherait de *A. proliferum*.

Cependant, BERRILL (1950) note, pour cette espèce, de 12 à 14 rangs de stigmates, alors que notre espèce en compte jusqu'à 18. Les cannelures de l'estomac sont d'autre part moins discontinues que sur le dessin de BERRILL.

La colonie d'*A. gelatinosum* est plus massive et ses zoïdes sont très grands.

RÉPARTITION.

L'espèce est rare, elle n'a été trouvée que deux fois sur des parois surplombantes nord, vers 10 et 15 m.

La première colonie, récoltée en juin, présentait des zoïdes soit immatures soit avec des testicules en formation.

La seconde colonie, récoltée en janvier, possédait des larves abondantes et des gonades en voie de dégénérescence.

***Amaroucium areolatum* (Della Chiaje, 1828) var. *flavum*
(Milne-Edwards, 1842 ?) (Pl. VII)**

Aplidium areolatum Della Chiaje, 1828.

Parascidia flava Milne Edwards, 1842 ?

Amaroucium (Parascidia) areolatum var. *flavum*, Harant, 1931.

Amaroucium (Parascidia) areolata flava, Harant et Vernières, 1933,
p. 89.

Amaroucium areolatum, Pérès, 1957, 1958, Baléares.

STATIONS.

Roches Toreilles, 35 m.

Rocher Aspre, 20-25 m.

Cap Rederis, 10-20 m.

Ile Grosse, 10 m.

Troc, 5-10 m.

Colonie en massue pédiculée, de 1 à 1,5 cm de haut et environ 1,5 cm de diamètre, de coloration orangée.

Zoïdes en systèmes oligozoïques irréguliers, présentant parfois des bandes de pigments blancs autour des siphons, ainsi que 6 taches rouges autour de l'orifice buccal.

Le siphon buccal a généralement 8 lobes mais sur certains individus on n'en trouve que 6. L'orifice cloacal, situé entre le deuxième et le huitième rang de stigmates, est surmonté d'une languette fine qui peut être parfois développée.

Les tentacules sont simples, soit au nombre de 12 en 2 ordres, soit au nombre de 16 en trois ordres.

Le raphé est formé de languettes longues et minces.

Neuf à quatorze rangs de stigmates composent la branchie de longueur égale à environ la moitié de l'abdomen. On peut compter dans la région moyenne de 13 à 15 stigmates par demi-rangées.

L'anse digestive est assez longue : elle occupe un peu moins de la moitié de l'abdomen. L'estomac est sphérique, pourvu d'environ 20 cannelures fines, parfois discontinues, lui donnant

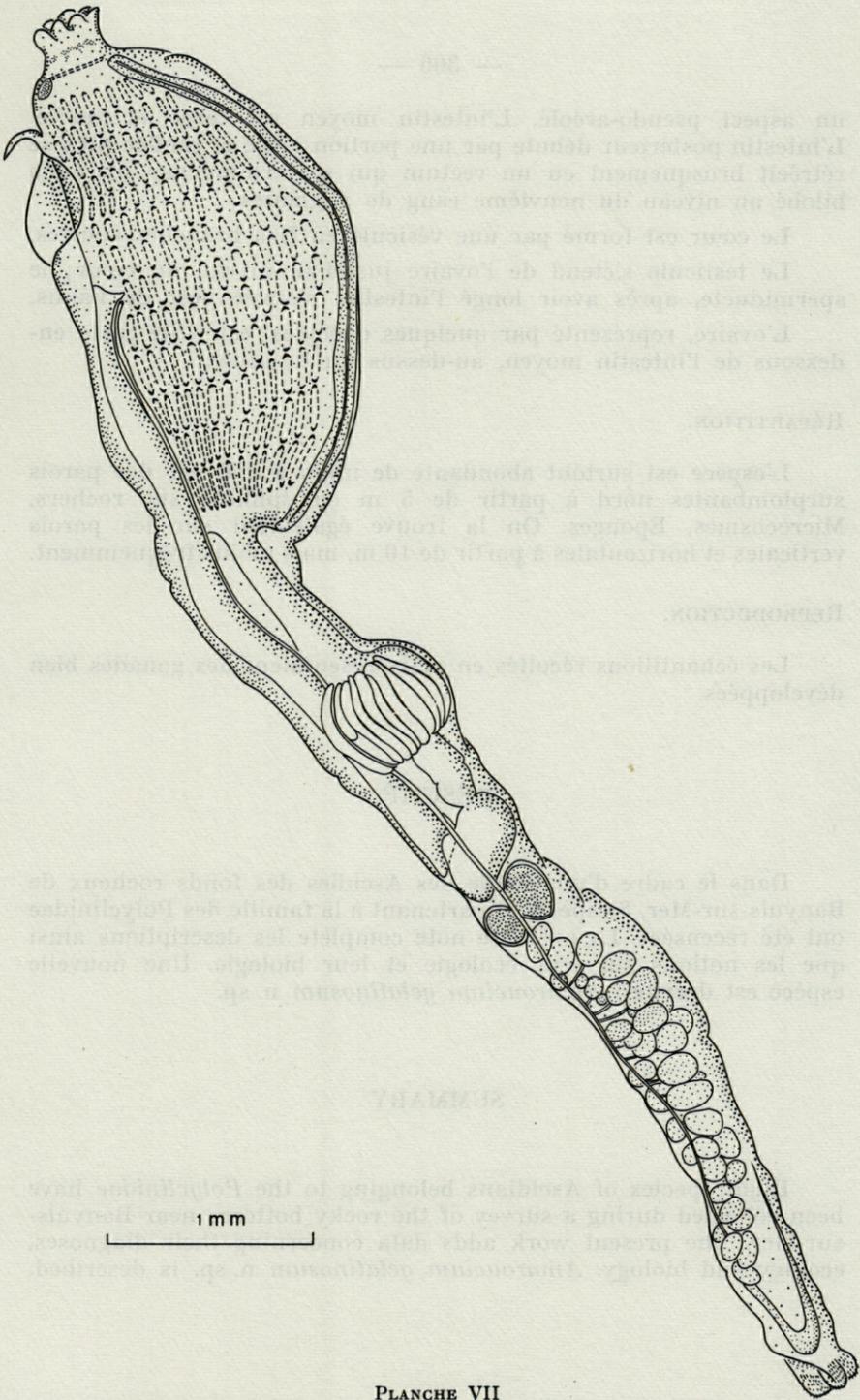


PLANCHE VII
Amaroucium areolatum (Della Chiaje, 1828). Vue générale du zoïde .

un aspect pseudo-aréolé. L'intestin moyen est large et renflé. L'intestin postérieur débute par une portion large et renflée puis se rétrécit brusquement en un rectum qui se termine par un anus bilobé au niveau du neuvième rang de stigmates.

Le cœur est formé par une vésicule en U à branches courtes.

Le testicule s'étend de l'ovaire jusqu'au niveau du cœur; le spermiducte, après avoir longé l'intestin, s'ouvre près de l'anus.

L'ovaire, représenté par quelques ovocytes, est situé juste en-dessous de l'intestin moyen, au-dessus du testicule.

RÉPARTITION.

L'espèce est surtout abondante de mars à mai sur des parois surplombantes nord à partir de 5 m en épibiose sur rochers, Microcosmes, Eponges. On la trouve également sur les parois verticales et horizontales à partir de 10 m, mais moins fréquemment.

REPRODUCTION.

Les échantillons récoltés en mai présentaient des gonades bien développées.

RÉSUMÉ

Dans le cadre d'une étude des Ascidies des fonds rocheux de Banyuls-sur-Mer, 8 espèces appartenant à la famille des Polyclinidae ont été recensées. La présente note complète les descriptions ainsi que les notions sur leur écologie et leur biologie. Une nouvelle espèce est décrite : *Amaroucium gelatinosum* n. sp.

SUMMARY

Eight species of Ascidians belonging to the *Polyclinidae* have been collected during a survey of the rocky bottoms near Banyuls-sur-Mer. The present work adds data concerning their diagnoses, ecology and biology. *Amaroucium gelatinosum* n. sp. is described.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen einer Untersuchung über die Ascidien aus der Umgebung von Banyuls-sur-Mer wurden acht Polycliniden festgestellt. Ihre Beschreibung wird in der vorliegenden Arbeit vertieft, ihre Oekologie und ihre Biologie untersucht. Eine neue Art wird beschrieben : *Amaroucium gelatinosum*.

BIBLIOGRAPHIE

- BERRILL, N.J., 1950. The Tunicata. With an account of the British species. Ray Society London : 1-354.
- BREMENT, E., 1912. Sur une variété méditerranéenne de l'*Aplidium coeruleum* LAHILLE. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 248 : 1-6.
- DELLA CHIAJE, S., 1828. Memorie sulla storia e Anatomia degli Animali senza vertebre del Regno di Napoli, 3, Napoli.
- DRASCHE, R., 1883. Die Synascidien der Bucht von Rovigno (Adria). Wien; 1-41.
- GIARD, A.M., 1872. Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. *Archs Zool. exp. gén.*, I : 501-709.
- HARANT, H., 1931. Contribution à l'histoire naturelle des Ascidies et de leurs parasites. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 8 : 231-389.
- LAHILLE, F., 1890. Recherches sur les Tuniciers. Thèse, Toulouse, 1-328.
- MILNE EDWARDS, H., 1841. Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. *Mem. Acad. Sci.*, 18 : 217-326.
- PÉRÈS, J.M., 1956. Ascidies récoltées par la "Calypso" dans les parages du seuil siculo-tunisien. Résult. camp. scient. Calypso. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 32 : 265-304.
- PÉRÈS, J.M., 1957. Ascidies récoltées dans les parages des Baléares par le « Professeur Lacaze-Duthiers ». *Suppl. Vie Milieu*, 6 : 177-184.
- PÉRÈS, J.M., 1958. Campagne de la « Calypso » en mer d'Alboran et dans la baie Ibéro-marocaine. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 37 : 295-313.
- VAN NAME, W.G., 1945. The North and South American Ascidiens. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 84 : 1-476.
- VERRILL, A.E., 1871. Descriptions of some imperfectly known and new Ascidiens from New-England. *Am. J. Sci.*, Sér. 3, 1 : 54-58, 93-100, 211-212, 294, 433-446.

Reçu le 18 avril 1969.

**LES DENTS DES SQUALIDÉS
DE LA MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE
ET DE L'ATLANTIQUE NORD-OUEST AFRICAIN**

par Jean-Claude LEDOUX
2, rue Bassinet, 84 - Avignon

SOMMAIRE

I. Méthode d'étude	310
Examen des dents	311
Terminologie	311
II. Caractères généraux et évolution morphologique des dents	311
Mâchoire inférieure	312
Mâchoire supérieure	314
Foramens de la racine	315
III. Description des espèces	318
Sous-famille des Oxynotinés	318
genre <i>Oxynotus</i>	318
<i>Oxynotus centrina</i>	318
<i>Oxynotus paradoxus</i>	320
Sous-famille des Squalinés	321
genre <i>Squalus</i>	321
<i>Squalus acanthias</i>	321
<i>Squalus fernandinus</i>	323
genre <i>Centrophorus</i>	324
<i>Centrophorus granulosus</i>	324
<i>Centrophorus squamosus</i>	332
genre <i>Deania</i>	334
<i>Deania calceus</i>	334

genre <i>Centroscyllum</i>	338
<i>Centroscyllum fabricii</i>	338
genre <i>Etmopterus</i>	339
<i>Etmopterus spinax</i>	339
genres <i>Centroscymnus</i> et <i>Scymnodon</i>	342
<i>Centroscymnus coelolepis</i>	342
<i>Centroscymnus cryptacanthus</i>	345
<i>Centroscymnus crepidater</i>	346
<i>Scymnodon ringens</i>	349
<i>Scymnodon obscurus</i>	351
Sous-famille des Scymnorhininés	352
genre <i>Somniosus</i>	352
<i>Somniosus rostratus</i>	352
<i>Somniosus microcephalus</i>	352
genre <i>Scymnorhinus</i>	353
<i>Scymnorhinus licha</i>	353
genre <i>Isistius</i>	356
<i>Isistius brasiliensis</i>	356
genre <i>Squaliolus</i>	356
Sous-famille des Echinorhininés	356
genre <i>Echinorhinus</i>	356
<i>Echinorhinus brucus</i>	356
IV. Conclusions	357

La forme des dents de Requins constitue un bon critère de détermination fréquemment utilisé par les zoologistes. Pour les paléontologistes, ces dents sont souvent les seuls restes utilisables dans l'étude des faunes anciennes; elles ont donc été mieux étudiées qu'en zoologie mais dans ce cas une bonne connaissance des espèces actuelles fait souvent défaut, notamment pour ce qui est de la face interne des dents, rarement figurée par les zoologistes. C'est donc la jonction entre ces deux disciplines qui sera tentée ici. Cette étude des *Squalidae* a pour but de montrer comment et dans quelle mesure on peut déterminer les espèces ou les groupes d'espèces d'après les dents.

I. — MÉTHODE D'ÉTUDE

Le matériel étudié provient d'une part des apports des chalutiers sétois et d'autre part des récoltes faites par la « Thalassa », navire océanographique de l'Institut des Pêches, sur les côtes du Rio de Oro,

de Mauritanie et du Sénégal. Les espèces signalées dans cette région n'ont pas malheureusement pu être toutes observées. Les données figurant dans cette note concernent 13 espèces observées; quelques commentaires sur 10 autres espèces connues du secteur les complètent. Il n'a guère été tenu compte, dans les descriptions, des anomalies dentaires qui, par leur infinie variété, nous auraient entraîné trop loin.

EXAMEN DES DENTS.

Sur le Poisson entier l'observation est malaisée. Aussi est-il nécessaire d'isoler les dents et de bien les nettoyer. Avec le matériel non fixé, la cuisson peut suffire. Pour le matériel formolé, il est utile de faire tremper les dents, détachées au scalpel, dans une solution de permanganate de potassium. Ce traitement détruit les parties molles, brunit la partie non émaillée, c'est-à-dire la racine, tandis que la partie émaillée ou couronne reste claire. La limite couronne-racine peut être également mise en évidence par le passage rapide dans un colorant de la matière organique, par exemple la safranine, utilisé avec succès (fig. 20). Un séjour prolongé en solution formolée détériore les dents.

TERMINOLOGIE.

Les termes utilisés ici sont indiqués dans la figure 1; ce sont ceux habituellement employés par les paléontologistes et notamment ceux donnés pour la racine par CASIER (1947, 1961). A ce propos il convient de rappeler que la racine des dents de Sélaciens n'est pas l'homologue de celle des vertébrés supérieurs mais que l'on continue à lui donner ce nom. Il faut également noter que je nomme « lulette » l'expansion émaillée située sur la face interne de la dent; elle fait en quelque sorte le pendant du tablier.

II. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX ET ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES DENTS

La famille des *Squalidae* est homogène et assez isolée des autres Sélaciens pour ce qui est de la forme des dents. Comme l'a montré CASIER (1961) l'importance de la racine est grande pour la détermination et l'établissement des affinités entre les genres. Cependant, l'examen des caractères morphologiques de ces racines m'amène à une conception de l'évolution très différente de celle de cet auteur.

Par ailleurs le dimorphisme entre les deux mâchoires est souvent accentué, les dents inférieures sont alors plus grandes et plus plates que celles de la mâchoire supérieure.

MACHOIRE INFÉRIÈRE.

Sur cette mâchoire les dents sont imbriquées, sauf chez les genres *Echinorhinus* Blainville 1816, *Centroscyllium* Müller et Henle 1841 et *Aculeola* Buen 1959. Chaque dent recouvre donc en partie celle placée à côté d'elle du côté commissural; elle est partiellement recouverte par la dent voisine du côté symphyséal. Ce chevauchement détermine la présence de deux dépressions sur

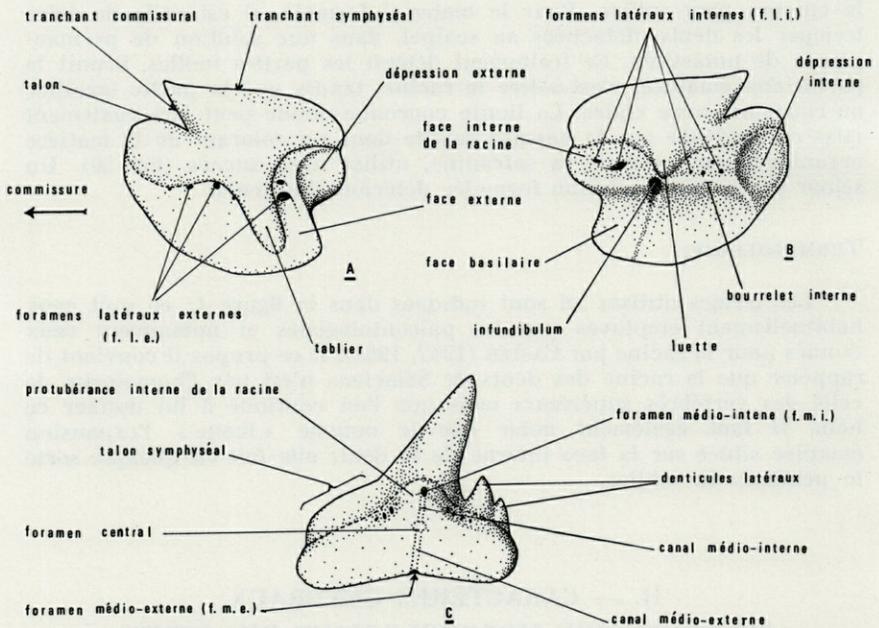


FIG. 1. — Terminologie, A : dent de Squalidé vue par sa face externe; B : dent de Squalidé vue par sa face interne; C : dent imaginaire de Requini vue par sa face interne.

les racines, l'une sur la face interne, du côté commissural, l'autre sur la face externe du côté symphyséal. Chez les *Squalus*, la partie recouverte de la dent vient se loger dans le creux formé par les faces internes de la racine et de la couronne de la dent précédente et cela pour les deux mâchoires. Il n'y a pas de dépression interne bien marquée mais une inflexion, à ce niveau, du bourrelet interne de la racine. La dépression externe est également peu nette (Fig. 4 et 5). Chez les *Centrophorus*, le chevauchement des dents supé-

rieures est du même type que chez les *Squalus*; cependant les dépressions sont plus vastes sur les dents inférieures et la dépression interne prend la forme d'une cupule interrompant le bourrelet de la racine. On observe les mêmes formes chez les *Deania*. Dans ces conditions deux possibilités apparaissent :

— chez *Scymnorhinus* et *Etmopterus*, les dépressions s'étendent sur toute la hauteur de la racine;

— chez *Oxynotus*, *Centroscymnus* et *Scymnodon*, le chevauchement se réduit; il est remplacé par une étroite juxtaposition des bords de la racine qui s'aplatissent en « facettes d'articulation » allongées (Fig. 2b, 3a).

D'une manière générale deux dents surtout sont remarquables; il s'agit de la dernière dent du côté commissural et de la dent symphysaire. La dent la plus proche de la commissure n'est pas recouvrante et de ce fait n'a pas de dépression interne; sa largeur est très variable. La dent symphysaire, recouvrante sur ses deux côtés, présente deux dépressions internes. Comme la série dentaire est continue, il est normal qu'une dent recouvre plus ou moins la symphyse. Lorsqu'il y a chevauchement, la jonction des séries droite et gauche est assurée par la dent symphysaire, ce qui permet de la reconnaître. A la mâchoire inférieure cette dent symphysaire est individualisée. Elle peut être inclinée vers la droite ou la gauche indifféremment ou même dressée et symétrique, surtout si les dents antérieures ont leur couronne redressée. La forme symétrique ou non de cette dent ne constitue donc pas un critère de détermination valable. Il arrive parfois que la symphyse passe exactement entre deux dents, mais cela est rare, contrairement aux indications portées par de nombreux dessins de zoologistes. Lorsqu'il n'y a pas de chevauchement, cette dent ne se différenciant pas, il est inutile de l'isoler.

A l'exception des *Squalus*, les dents inférieures sont aplaties. Cette modification provient surtout d'un grand développement de la racine, de la face externe et de la moitié antérieure de sa face basilaire. La face interne se réduit au profit de la face basilaire, qui ainsi devient morphologiquement interne. La face interne n'est plus représentée, chez *Scymnodon*, *Centroscymnus* et *Etmopterus*, que par le bourrelet interne de la racine. Elle se confond avec la face basilaire chez les *Scymnorhininae* et les *Oxynotus*.

Chez les *Squalus* le tablier, avancée digitiforme de l'émail sur la face externe, est typique. Sa forme est variable spécifiquement et individuellement mais constitue un caractère utile et facile à voir. D'une espèce à l'autre il tend à se réduire et surtout à s'élargir et à s'aplanir. Chez *Scymnorhinus*, *Isistius*, *Squaliolus* et *Etmopterus* l'aplatissement est total : le tablier forme une large plaque

mal définie sur la face externe. La luelle (1) disparaît lorsque le tablier se transforme; nette aux deux mâchoires chez les *Squalus* et les *Centrophorus*, elle n'existe plus qu'à la mâchoire inférieure chez les *Deania*. Chez les autres *Squalidae* elle est absente ou seulement représentée par une boursouflure de l'émail à la base de la couronne, particulièrement nette pour *Oxynotus centrina*.

Le tranchant peut être dentelé. Ce caractère est plus ou moins marqué selon la dimension des dents donc selon l'âge de l'animal. Il est plus faible sur les dents supérieures qui sont plus petites. Cette dentelure est souvent très peu apparente chez les *Squalidae*; elle existe chez de nombreux autres Requins n'ayant pas de relations phylogénétiques. Pour ces raisons ce caractère n'est guère utilisable en systématique.

MACHOIRE SUPÉRIEURE.

Les dents de cette mâchoire sont de même forme que celles de la mâchoire inférieure chez les *Squalus* mais elles se modifient profondément chez les autres genres. Chez les *Centrophorus* on observe un redressement des pointes des dents antérieures et leur réduction. Parallèlement, l'aplatissement de ces dents est moins marqué. Le chevauchement n'existe plus pour les dents antérieures de *Centrophorus* ni pour aucune des dents supérieures de *Deania calceus* adulte. A partir de ce moment, il n'y a plus lieu d'individualiser une dent symphysaire. Cette évolution est partiellement retracée dans la croissance des *Centrophorus* et des *Deania*. L'inclinaison des dents supérieures est fonction de l'âge, comme nous le verrons à propos de *Centrophorus granulosus*.

La transformation que l'on observe chez les *Centrophorus* dans une même mâchoire ou d'un individu à l'autre explique l'origine de la forme en alène des dents, réduites et sans trace de chevauchement, des *Oxynotus*, *Centroscymnus* et *Scymnodon* (2). Le tablier, uni chez *Oxynotus*, *Centroscymnus cryptacanthus* et *C. crepidater*, devient bifide sur les dents antérieures de *Scymnodon ringens* et de *Centroscymnus coelolepis*; il reste cependant normal sur les dents latérales qui ont une couronne inclinée. Un *Squaliolus* miocène a un tablier bifide à toutes ses dents supérieures. Chez *Scymnorhinus licha* le tablier, très réduit mais bifide, s'efface et le tranchant disparaît. Chez *Etmopterus* l'évolution a suivi une voie différente; les dents supérieures sont peu réduites, mais elles

(1) Ces deux formations, tablier et luelle, sont représentées dans d'autres familles. Ainsi, chez les *Orectolobidae* le tablier est très développé. Chez les *Rhinobatidae* c'est la luelle qui est très étendue.

(2) Le genre *Aculeola* semble présenter aux deux mâchoires des dents comparables aux dents supérieures de ces trois genres.

ont repris un caractère très primitif, la présence de denticules latéraux. Il en est de même, mais cette fois pour les deux mâchoires, chez *Centroscyllum* (1). La racine de toutes ces dents supérieures évoluées présente une tendance à devenir bilobée tandis que la protubérance interne renaît, substituant ainsi à l'engrenage des dents par rangées des *Squalidae* un mode d'engrenage par file, plus primitif et bien illustré par certains Lamnidés (*Isurus*).

FORAMENS DE LA RACINE (2).

Les foramens axiaux présentent également une série d'aspects régressifs. La disposition la plus primitive pour les *Squalidae* actuels est à mon avis celle des *Squalus*; les f.m.e. et f.m.i. des Sélaciens plus primitifs ont fusionné en un infundibulum. En d'autres termes, le faisceau axial passe sous la dent et envoie une ramification qui seule y pénètre. La distinction que fait CASIER (1961, p. 36) entre infundibulum et foramen secondaire paraissant inutile, seul le terme d'infundibulum sera utilisé ici. Les *Centrophorus* ont, aux dents inférieures, la même disposition que les *Squalus*. Aux dents supérieures il y a quelquefois un infundibulum; d'autres fois, une partie du faisceau axial est incluse dans la racine et on retrouve deux foramens, le f.m.e. étant situé sur la face basilaire. Il ne faut pas le confondre avec un trou en cul de sac qu'on y observe parfois (Fig. 10 Ce par exemple). Un sillon superficiel marque le passage du faisceau axial. Cette dernière disposition des foramens est la plus fréquente chez les *Squalidae*.

Sur les dents inférieures qui présentent cette disposition le sillon forme souvent une encoche au bas de la racine. Quelquefois celle-ci se ressoude à son extrémité; c'est un cas fréquent pour *Deania calceus*. Ainsi, après avoir couru le long de la face basilaire, le faisceau axial traverse l'extrémité de la racine et débouche sur la face externe. Ce caractère peut s'accroître; chez *Centroscymnus crepidater* et *Etmopterus spinax* par exemple le faisceau axial sort à la face externe mais la position très basse du foramen et la présence d'une fenêtre à la face basilaire indiquent que l'on a affaire à une inclusion du faisceau axial ou, ce qui revient au même, à une migration du f.m.e. vers la face externe. Chez *Scymnorhinus licha* le faisceau axial a traversé complètement la dent: le f.m.e. s'ouvre à la base du tablier et le faisceau axial court dans un sillon sur la face externe de la racine. Chez l'ancêtre possible

(1) Une forme miocène inédite, représentée par des dents inférieures, fait le passage entre les genres *Etmopterus* et *Centroscyllum*.

(2) f.l.e. pour: foramen latéral externe; f.l.i. pour: foramen latéral interne; f.m.e. pour: foramen médio-externe; f.m.i. pour: foramen médio-interne.

de ce Squale, le « *Somniosus* » *crenulatus* Arambourg, de l'éocène inférieur, le faisceau axial passait dans le plan de la racine et la divisait. L'ouverture en boutonnière, caractéristique de ce genre et du genre *Isistius* est la trace de cette migration. Enfin la boutonnière disparaît chez les *Squaliolus*.

Pour les dents supérieures, on observe également l'inclusion du faisceau axial, totale ou partielle, mais ces dents ont des formes très variées et plusieurs dispositions sont possibles le long de la mâchoire. Chez *Centroscymnus crepidater* par exemple (Fig. 17) le f.m.e. passe de la face externe (aux dents antérieures) à la face basilaire, puis se confond avec le f.m.i. en un infundibulum sur les dents les plus latérales. Il n'y a pas concordance des dispositions des foramens entre les deux mâchoires.

Le résultats de cette inclusion, la présence d'un f.m.e. sur la face externe, ressemble au stade primitif de l'évolution de la racine dentaire présenté par d'autres familles, telles que les Hétérodontidés ou Scylliorhinidés. Pour les Squalidés la structure qui me semble fondamentale et constante serait la suivante : le faisceau axial envoie sa ramification vers la dent dès qu'il l'atteint, qu'il soit hors de la dent ou qu'il la traverse; le canal médio-interne est presque nul. Chez les autres Requins la (ou les) ramification se fait à mi-chemin environ de la face basilaire.

Les foramens latéraux des dents inférieures sont bien marqués chez les *Oxynotus*, les *Squalinae* et les *Somniosus*; les foramens latéraux du côté symphyséal sont quelquefois plus importants que les foramens axiaux. Ils sont en revanche très réduits chez les autres *Scymnorhininae* où les foramens axiaux prennent un grand développement. Sur les dents supérieures, lorsqu'elles sont très modifiées, les homologues des foramens latéraux ne sont pas claires.

En résumé, l'évolution des dents inférieures et supérieures des *Squalidae* présente un certain parallélisme : modification profonde de la forme du tablier, disparition de la lnette, migration du f.m.e. vers la face externe. Cependant les dents inférieures s'élargissent, s'aplatissent, restent plus inclinées, perfectionnent leur liaison par un chevauchement plus ample ou par une juxtaposition étroite des racines et forment ainsi une sorte de lame de scie. Les dents supérieures au contraire se réduisent, deviennent indépendantes, très effilées, et constituent une sorte de cadre. Un dimorphisme comparable entre les deux mâchoires existe également chez les *Carcharhinidae*, les *Lamnidae* et les *Hexanchidae* mais il est moins marqué.

Le tableau 1 résume les caractères donnés, dans ce chapitre, pour les dents inférieures. Il n'a pas été possible, étant donné l'extrême diversité de forme des dents supérieures, de donner un

TABLEAU I
Détermination des dents inférieures de Squalidae.

	<i>Squalus</i>	<i>Centrophorus</i>	<i>Deania</i>	<i>Centroscyllium coelepis</i>	<i>C. crepidater</i>	<i>Scymnodon</i>	<i>Oxynotus</i>	<i>Etmopterus</i>	<i>Somniosus</i>	<i>Scymnorhinus</i>	<i>Isistius</i>	<i>Squaliolus</i>
Face interne de la racine : – non réduite, formant un angle aigu avec la face basilaire ou – réduite, mais limitée par un bour- relet ou – confondue avec la face basilaire	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+	+
Dépressions de la racine marquant le chevauchement : – intéressant seulement la partie su- périeure de la racine ou – intéressant toute la hauteur de la racine	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Racine de forme générale rectangulaire ou racine arrondie	+	• +	• +	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Foramens axiaux : présence d'un infundibulum ou de deux foramens axiaux, le f.m.e. étant : sur la face basilaire ou sur la face externe	+	+	• +	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Foramens latéraux : – d'importance comparable aux fo- ramens axiaux ou – très réduits ou nuls	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Présence d'une ouverture en bouton- nière au milieu de la racine										+	+	
Le tablier est : – très détaché, son extrémité visible de la face interne ou – moins détaché, et : digitiforme ou triangulaire ou trapézoïdal ou en lame large sans relief, bi- lobée ou non	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Couronne : couchée ou peu inclinée (20-45°) ou redressée (45-90°)	+	+	+	+	• +	• +	• +	+	+	+	+	+
Tranchant fortement dentelé		•					+	+	+			

• = caractère rarement ou anormalement présent.

+ = caractère présent.

tableau du même type pour ces dernières. Les genres ou espèces sont alignés en fonction du degré d'évolution de leurs dents inférieures.

II. — DESCRIPTION DES ESPÈCES

Sous-famille des OXYNOTINÉS

Genre *OXYNOTUS* Rafinesque 1810

Oxynotus centrina (Linnaeus) 1758 (Fig. 2)

Références (1). *Oxynotus centrina*, BIGELOW et SCHROEDER 1957, fig. 2E, F, p. 15 et pl. I (denture).

Matériel. Mâchoire d'un individu femelle de 60 cm environ de longueur totale, provenant du large du Grau-du-Roi (côte française de Méditerranée).

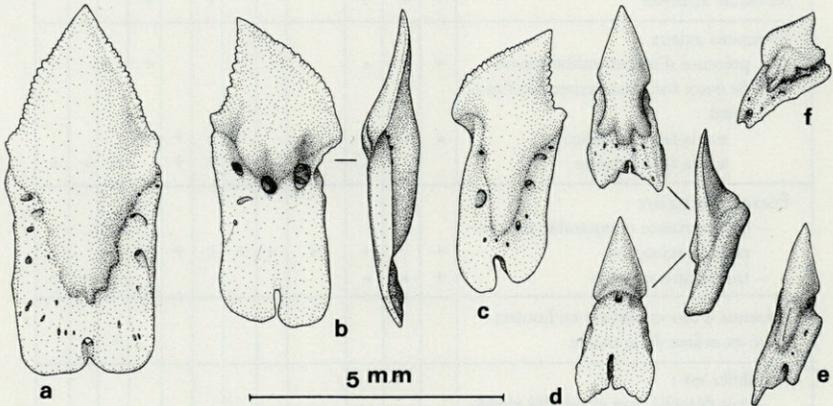


FIG. 2. — *Oxynotus centrina*. Femelle de 60 cm de longueur. a : dent symphysaire inférieure; b : 2^e dent inférieure; c : 3^e dent inférieure; d : dent supérieure proche de la symphyse; e : dent supérieure; f : 5^e dent supérieure.

DESCRIPTION.

Dents inférieures (Fig. 2 a, b, c). On compte quatre dents de chaque côté (5 dans la rangée de remplacement dernièrement formée) et une dent symphysaire. Ces dents diminuent rapidement

(1) Les références indiquées ne concernent que la figuration des dents; les descriptions des auteurs sont en général trop imprécises pour être utilisées au niveau spécifique.

de hauteur vers la commissure; la couronne, droite et symétrique à la dent symphysaire (Fig. 2a), s'incline progressivement pour former un angle d'environ 45°. Les tranchants sont fortement mais irrégulièrement dentelés. La face externe de la couronne est nettement bombée; une faible dépression sépare la région du talon commissural rudimentaire. Le tablier est large, très en relief, mais ne surplombe jamais la racine. Celle-ci présente une dépression externe très petite mais nette, limitée par une arête très fine. De part et d'autre du tablier on observe des foramens latéraux importants; d'autres, petits, sont dispersés sur toute la face externe.

Sur la face interne (Fig. 2b) la base de la couronne émet une forte protubérance homologue de la lchette et limitée par deux gouttières correspondant aux f.l.i. Le milieu de cette protubérance est entaillé par une autre gouttière correspondant au f.m.i. Protubérance et gouttières s'atténuent sur les dents proches de la commissure. La face interne de la racine, qui est extrêmement réduite, est pratiquement confondue avec la face basilaire; celle-ci est à peu près plane. Il n'y a pas de dépression interne, le chevauchement se faisant comme chez *Squalus*. Le f.m.e. s'ouvre soit sur la face basilaire, au sommet d'un sillon, soit au fond de l'encoche à la base de la racine, soit encore sur la face externe; dans ce cas il présente le plus souvent une fenêtre le long du canal médio-externe.

Dents supérieures (Fig. 2 d, e, f). Il y a cinq dents de chaque côté et une à cheval sur la symphyse. Elles sont étroites. Il n'y a pas du tout de chevauchement, mais les racines sont juxtaposées. La couronne est dressée, aiguë, courbée vers l'intérieur; le tranchant s'arrête avant la base. Le tablier, bien en relief, a pratiquement la même largeur que la couronne. Sur les dents proches de la commissure ce tablier forme une crête aiguë en son extrémité. Sur les dents commissurales il peut y avoir plusieurs crêtes de forme très irrégulière. De part et d'autre du tablier s'ouvrent les f.l.e. On observe aussi quelques petits foramens à la base du tablier. Sur la face interne de la racine, il n'y a pas de f.l.i. La face basilaire présente une forme étranglée en son milieu et encochée largement à sa base aux dents proches de la symphyse, quadrangulaire allongée aux dents proches de la commissure. Le f.m.e. s'ouvre à la face basilaire, au sommet d'un sillon. La juxtaposition étroite des files de dents a pour conséquence l'aplatissement des côtés de la racine des dents, surtout des antérieures. Les dents commissurales présentent de nombreux caractères les rapprochant des dents inférieures, notamment un début de dentelure du tranchant (Fig. 2 f).

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

C'est avec *O. paradoxus* que les rapports entre les dents d'*O. centrina* et celles d'autres espèces sont les plus étroits, comme nous le verrons. D'une manière générale les dents d'*Oxynotus* ressemblent à celles du groupe *Centroscymnus-Scymnodon* mais on peut facilement les en distinguer. Outre une allure générale différente, les dents inférieures ont le tranchant dentelé chez les *Oxynotus*; la dépression interne est pratiquement nulle, les faces internes et basilaires de la racine sont presque confondues. Pour les dents supérieures il est plus difficile de dégager des caractères; celles d'*O. centrina* montrent un tablier uni, pratiquement sans crête, ce qui les distingue de celles de *C. coelolepis* et *S. ringens* et une racine beaucoup plus longue que large, bien différente de celle de *C. crepidater*, dont les côtés sont aplatis.

Oxynotus paradoxus Frade 1929 (Fig. 3)

Matériel. Dents inférieures d'un individu mâle de 58 cm de longueur totale provenant du large des côtes du Rio de Oro, par 27° 30' N et 400 à 600 m de fond.

DESCRIPTION.

Ces dents étant comparables à celles d'*Oxynotus centrina*, je ne noterai que les différences relevées.

Dents inférieures (Fig. 3). On compte cinq dents de chaque côté (1) et une dent symphysaire. Ces dents sont plus hautes que

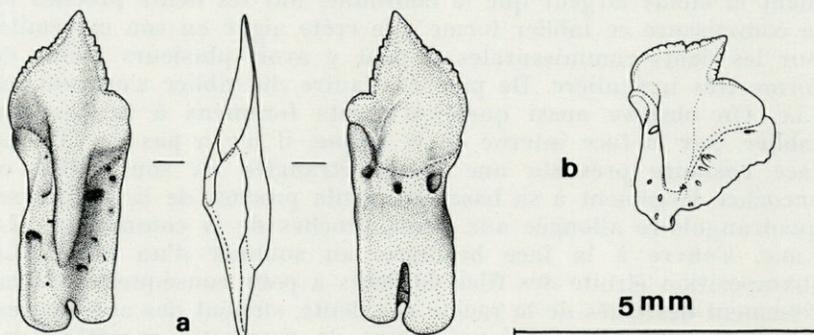


FIG. 3. — *Oxynotus paradoxus*. Mâle de 58 cm de long. a : deuxième dent inférieure; b : 5^e dent inférieure (commissurale).

(1) Le nombre de dents inférieures a été utilisé comme caractère spécifique : on voit qu'il ne peut avoir de valeur que statistique.

chez *O. centrina* et présentent un talon commissural petit mais net. Le tablier est long et étroit, aigu à son extrémité; son bord symphyséal surplombe légèrement la racine sur toute sa longueur. La dépression externe est plus grande que chez *O. centrina*. De profil, on note une plus grande épaisseur des dents, surtout de la racine, que chez *O. centrina*. A la face interne, la protubérance de la base de la couronne, à peine marquée, présente un relief irrégulier sans gouttière nette, mais très finement orné de plis. On distingue la limite entre la face interne et la face basilaire de la racine. Il y a une dépression interne, à peine marquée.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Pour séparer *O. paradoxus* de *O. centrina*, la plus grande hauteur des dents, leur plus grande épaisseur, la forme étroite du tablier surtout, chez le premier, me paraissent utilisables. En effet les figures d'*Oxynotus centrina* et les exemplaires de collection que j'ai pu voir m'ont toujours montré un tablier large, comme celui de l'exemplaire étudié. Sur ce point, comme sur l'allure générale, l'*O. brunensis* (Ogilby) se rapproche davantage d'*O. centrina*. On ne peut cependant rien dire des autres différences en se basant seulement sur un exemplaire pour chaque espèce.

Sous-famille des SQUALINÉS

Genre *SQUALUS*

Squalus acanthias Linnaeus 1758 (Fig. 4)

Références. *Squalus acanthias*, GARMAN 1913, pl. 14, fig. 2 (dents, femelle); BIGELOW et SCHROEDER 1948, fig. 88 A-B p. 457 (denture femelle); GARRICK 1960b, fig. 5 E-F (denture femelle).

Matériel. Mâchoires de 12 individus mâles et de 3 femelles, de 45 à 77 cm de longueur totale, provenant des chalutiers de Sète.

DESCRIPTION.

On note un dimorphisme sexuel léger : les mâles mesurant plus de 60 cm présentent des dents à pointe un peu redressée; ceci est surtout net aux dents supérieures (Fig. 4 Ac, Ad, Ae). Les jeunes mâles et les femelles ont les pointes des couronnes bien couchées (Fig. 4 B, D).

Les dents de la mâchoire supérieure sont très semblables, comme forme, à celles de la mâchoire inférieure; elles sont simplement plus petites et plus étroites. Des variations individuelles

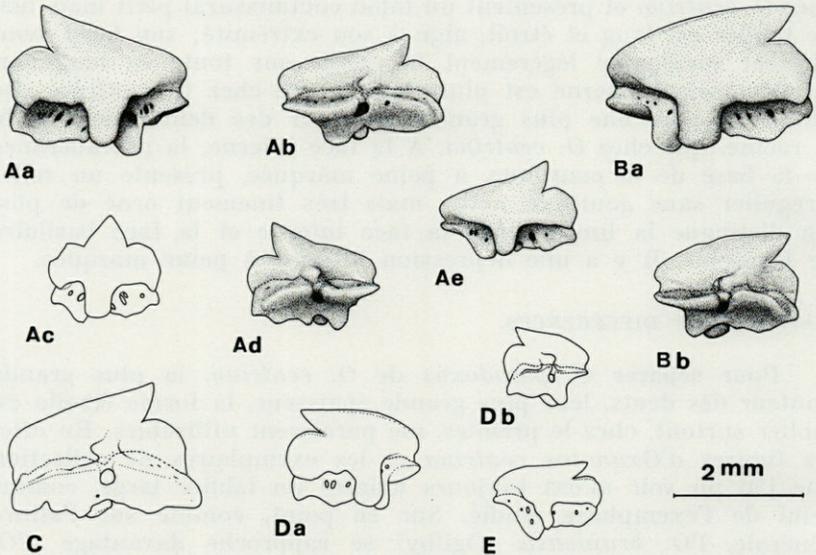


FIG. 4. — *Squalus acanthias*. A : mâle de 72 cm, a, 5^e dent inférieure; b, 10^e dent inférieure; c, dent symphysaire supérieure; d, 7^e dent supérieure; e, 10^e dent supérieure. — B : femelle de 77 cm de long, a, 4^e dent inférieure; b, 4^e dent supérieure. — C : mâle de 70 cm de long, dent symphysaire inférieure. — D : mâle de 46 cm de long, a, 4^e dent inférieure; b, 2^e dent supérieure. — E : mâle de 45 cm de long, 10^e dent inférieure.

dans la largeur des dents et le fait que les dents s'élargissent lorsqu'on s'éloigne de la symphyse rendent très délicate la distinction entre les dents supérieures et les dents inférieures lorsqu'elles sont isolées. Comme chez *fernandinus* il y a une dent symphysaire à chaque mâchoire et 11 (rarement 12) dents inférieures et 13 (rarement 12 ou 14) dents supérieures de chaque côté. La dent morphologiquement symphysaire est peu différenciée; il arrive qu'elle soit placée à côté de la symphyse et même parfois à une distance égale à la largeur d'une dent.

La couronne est couchée avec le tranchant symphyséal convexe chez les femelles et les jeunes mâles; elle est un peu redressée jusque vers 30° pour la mâchoire supérieure, et son tranchant symphyséal est droit ou concave chez les mâles de plus de 60 cm. La face externe des couronnes présente un relief très modéré. Celle-ci, comme le tablier, surplombe nettement la racine. La dépression externe de la racine est représentée par une troncature très oblique mais en général mal délimitée; son allure est variable. La racine envoie, entre cette dépression et le tablier, une expansion atteignant ou dépassant de peu la pointe du tablier.

A la face interne, la couronne présente une grosse luette en forme de bouton, très saillante. La face interne de la racine porte quelques petits foramens latéraux. Le bourrelet interne est extrêmement développé, coupé en son milieu par le sillon aboutissant à l'infundibulum, tronqué ou infléchi à son extrémité commissurale : il forme ainsi une dépression interne rudimentaire. Sous la luette, ce bourrelet interne détermine quelquefois, chez les jeunes surtout, une étroite protubérance interne coupée par le sillon aboutissant à l'infundibulum. La face basilaire est plane ou concave et forme alors une sorte de dièdre. De très rares individus présentent, au lieu de l'infundibulum, deux foramens séparés par un tout petit pont (cf. Fig. 8 Cb); cette disposition se trouve aussi parfois aux dents latérales. L'extrémité du tablier est visible de cette face.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Pour ce qui est des relations inter-spécifiques, cette espèce est quasi-inséparable du *Squalus fernandinus*, comme nous le verrons. Pour les relations intergénétiques les *Squalus* se distinguent bien des autres *Squalidae* par leurs dents massives à couronne couchée, le faible développement de la racine par rapport à la couronne et la faiblesse des empreintes laissées par le chevauchement.

Squalus fernandinus Molina 1782 (Fig. 5)

Références. *Squalus blainvilli*, GARRICK 1960b, fig. 6 E-F (denture femelle).

Matériel. Mâchoires de 19 individus mâles et femelles, de 45 à 69 cm de longueur totale, provenant des chalutiers de Sète; une mâchoire d'un individu femelle de 80 cm, pêché au large des côtes du Rio de Oro, par 26° 10' N et 500 m de fond.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Cette espèce est très semblable à la précédente. Le dimorphisme sexuel, qui existe probablement, n'a pas été observé ici, car aucun des mâles étudiés ne dépassait 55 cm.

La seule différence notable semble fournie par l'infundibulum qui est en moyenne plus petit chez *S. fernandinus* que chez *S. acanthias*; il y a cependant quelques dimensions communes aux deux espèces. D'autres différences, comme la face basilaire de la racine plus creuse chez *S. fernandinus* ou l'expansion de la racine entre la dépression externe et le tablier mieux développée chez *S. acanthias*, sont noyées dans les variations individuelles.

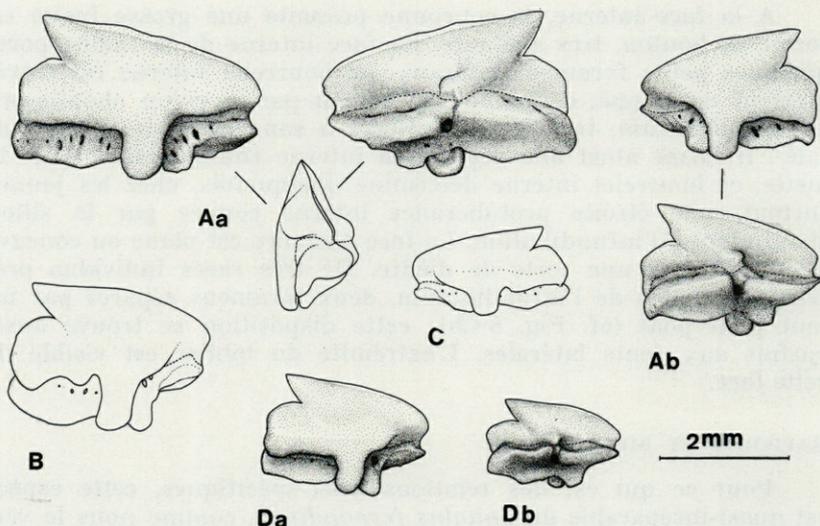


Fig. 5. — *Squalus fernandinus*. — A : femelle de 80 cm de long, a, 7^e dent inférieure; b : 5^e dent supérieure. — B : femelle de 69 cm, 2^e dent inférieure. — C : mâle de 54 cm de long, 8^e dent inférieure. — D : mâle de 55 cm de long, a, 7^e dent inférieure; b, 9^e dent supérieure.

Genre CENTROPHORUS Müller et Henle 1837

***Centrophorus granulosus* (Bloch et Schneider) 1801**

(Fig. 6 à 9)

Références. *Centrophorus uyato* (1), BIGELOW, SCHROEDER et SPRINGER 1953, fig. 4, p. 271 (denture); *Centrophorus granulosus*, BIGELOW et SCHROEDER 1957, fig. 9A, p. 68 (dent).

Matériel. 22 mâchoires d'individus mâles et femelles, de 60 à 105 cm de longueur totale, provenant des localités suivantes de l'Atlantique :

Rio de Oro, station U 77, entre le cap Juby et Bojador, par 27° 35' N et 400 à 600 m de fond,

station U 19, large du cap Bojador, par 26° 10' N et 500 m de fond,

Mauritanie, station U 53, ouest du banc d'Arguin, par 20° 10' N et 200 à 400 m de fond,

station U 43, entre Nouakchott et Timiris, par 18° 20' N et 250 à 350 m de fond,

Sénégal, station U 34, au large de Saint Louis du Sénégal, par 16° 05' N et 300 m de fond.

(1) *Centrophorus uyato* Rafinesque 1810 est synonyme de *C. granulosus* et correspond au jeune (MAURIN, 1968, p. 20).

Quatre mâchoires d'individus de 47 à 56 cm de longueur totale, et deux mâchoires d'individus non mesurés, provenant des chalutiers de Sète.

Dents d'une femelle de 41 cm de longueur totale de *Centrophorus lusitanicus*, de Mauritanie, au sud-ouest du cap Timiris, par 19°00' N et 250 à 450 m de fond.

DESCRIPTION.

Cette espèce est très variable et, avant d'aborder sa description, je dois signaler que le lot étudié contient probablement des exemplaires de la forme *lusitanicus* qui n'avaient pas été séparés du reste du lot en tant qu'espèce ou sous-espèce distincte à l'exception d'un jeune qui est identique, quant aux dents, aux *C. granulatus* du même âge.

Certaines formes présentent un léger dimorphisme sexuel portant sur le redressement des couronnes aux dents inférieures et sur une plus nette modification de la forme des dents supérieures chez les mâles.

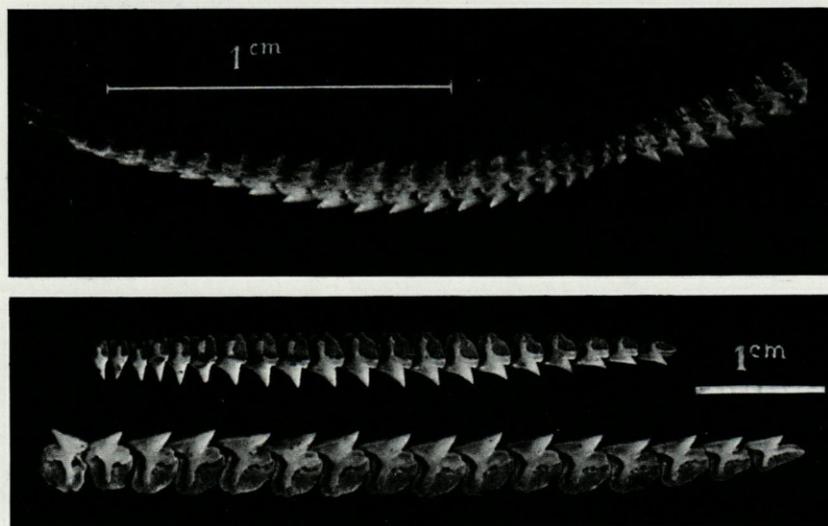


FIG. 6. — *Centrophorus granulatus*. En haut, demi-mâchoire supérieure d'un jeune mâle de 47 cm de long, provenant de Sète. En bas, séries dentaires inférieure et supérieure gauches d'une femelle de 104 cm de long, de la station 19.

Evolution de la denture au cours de la croissance (Fig. 6). Pour la mâchoire inférieure, il n'y a pas grand changement : les dents sont couchées chez les jeunes. Il en est probablement de même

pour les mâles à dents redressées : ce caractère ne devrait apparaître qu'au cours de la croissance, avant la maturité sexuelle. Les dents de très jeunes sont lisses, la dentelure n'apparaît qu'à partir d'un certain âge et son apparition dépend de la loupe utilisée ! Pour la mâchoire supérieure, l'allure de la denture

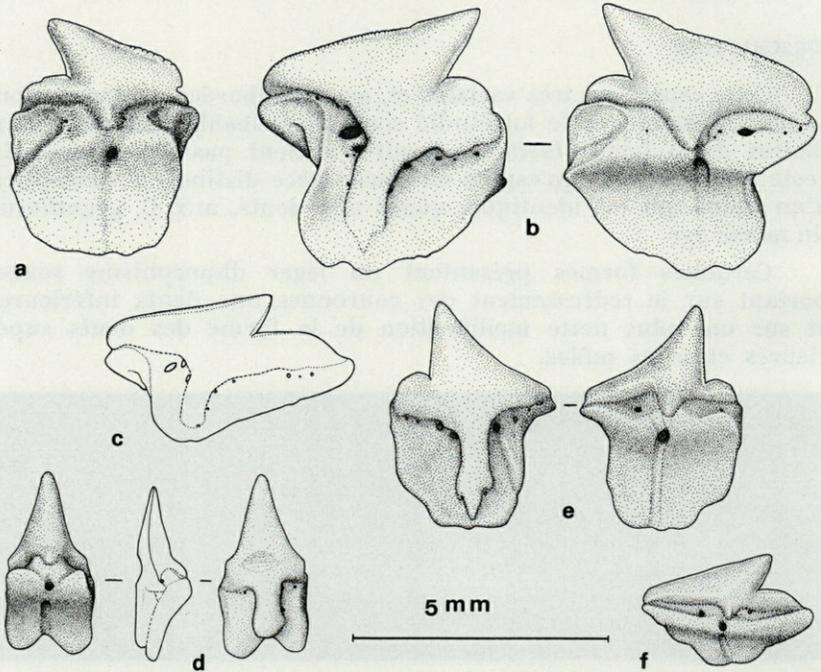


FIG. 7. — *Centrophorus granulosus*. Femelle de 104 cm de long, de la station 19. a : dent symphysaire inférieure; b : 4^e dent inférieure; c : dent commissurale inférieure; d : 4^e dent supérieure; e : 11^e dent supérieure; f : dent commissurale supérieure.

change considérablement : chez les très jeunes, seules les quelques dents les plus proches de la symphyse sont réduites et dressées; les autres sont fortement inclinées et ont presque la même forme que les inférieures. Avec l'âge, le redressement des dents s'étend progressivement en partant de la symphyse. Ce processus peut intervenir peut-être plus ou moins tôt et aller plus ou moins loin selon l'individu; chez les mâles des stations 77 et 53 toutes les dents supérieures ont la couronne dressée (Fig. 9 K).

Dents inférieures (Fig. 7 et 8). Il y a une symphysaire, et 13 à 16 dents de chaque côté, le plus souvent 14. L'inclinaison des dents sur la mâchoire est variable : le tranchant symphyséal peut

être pratiquement horizontal (Sète, femelles des stations 34 et 53), ou à peine redressé, vers 20 ou 25°, la symphysaire restant aussi inclinée que les autres (mâles et femelles de la station 19 (Fig. 6, bas), femelles des stations 43 et 77), ou plus nettement redressé, jusque vers 45°, la symphysaire tendant à devenir symétrique (mâles des stations 34, 53 et 77). Ce tranchant peut être convexe, droit ou sigmoïde.

La forme générale varie le long de la mâchoire : les dents sont plus étroites près de la symphyse, plus larges vers la commissure où, chez les jeunes, elles tendent vers une forme de Z. La largeur varie aussi selon les individus, les plus larges provenant des stations 34 et 43. Deux mâles de la station 77 ont des dents sub-rectangulaires près de la symphyse et à très faible relief sur leur face externe (Fig. 8 E). Les tranchants, le tranchant symphyséal surtout, sont dentelés irrégulièrement, sauf chez les jeunes.

Le recouvrement est ample, excepté chez ceux de la station 77 où il peut être, au contraire, très réduit. La dépression externe est limitée par une fine arête, quelquefois développée en un bourrelet et redescendant parallèlement au bord de la racine (Fig. 8 D b) mais parfois insignifiante. Le tablier est digitiforme, étroit et bien détaché, sauf chez les jeunes, lorsque la dent est étroite (Fig. 8 Ab); il tend à s'élargir, se raccourcir et perdre sa netteté (Fig. 8 H).

A la face interne la luette est toujours nette et saillante, parfois très développée (Fig. 8 G). Excepté le jeune *C. lusitanicus* qui a été détérioré par le formol, cette luette apparaît lisse ou presque au grossissement de 50 X. La face interne et le bourrelet interne de la racine sont coupés en deux par la luette et l'infundibulum. Ce dernier n'est que très rarement remplacé par deux foramens distincts, sur les dents voisines de la commissure ou chez certains jeunes (Fig. 8 Cb). L'infundibulum est parfois très gros (station 77, Fig. 8 Da). La dépression interne revêt plus ou moins la forme d'une cupule. La face basilaire de la racine est légèrement concave, marquée d'un faible sillon superficiel partant de l'infundibulum.

Dents supérieures (Fig. 7, 9). Il y a de 16 à 21 dents de chaque côté. On observe de grandes variations le long de la mâchoire et surtout entre les individus.

Les dents voisines de la symphyse sont les plus modifiées : elles ont toujours la couronne dressée et sont de dimensions réduites; le chevauchement est nul. La racine est haute, égale ou peu inférieure à la hauteur de la couronne (à Sète et à la station 19; Fig. 7 d, Fig. 9 Ca), ou de faible hauteur, de 1/2 à 1/3 de la couronne, devenant ainsi plus large que haute en règle générale pour les autres stations. Cette réduction de la racine s'accompagne

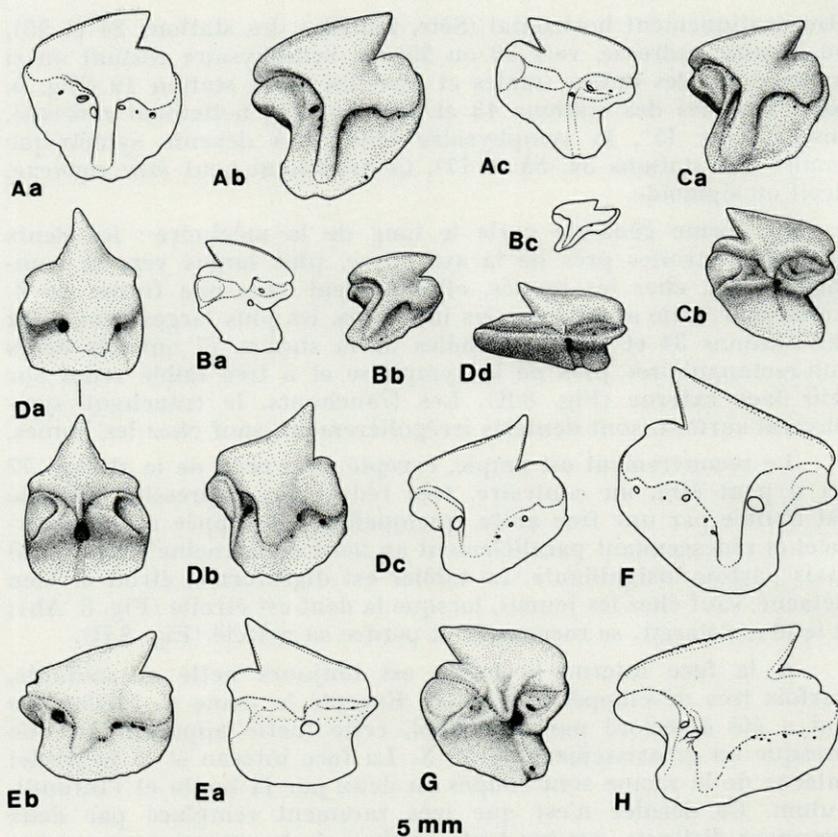


FIG. 8. — *Centrophorus granulosus*. Dents inférieures. A : individu immature de Sète, a, symphyseaire; b, 5^e dent; c, 14^e dent. — B : femelle de 49 cm de long, de Sète, a, 5^e dent; b, 10^e dent; c, 15^e dent. — C : femelle de 56 cm de long, provenant de Sète, a, 4^e dent; b, 10^e dent. — D : mâle de 76 cm de la station 77, a, symphyseaire; b, 1^{re} dent; c, 7^e dent, d, dent commissurale. — E : mâle de 75 cm de la station 77, a, 1^{re} dent; b, 5^e dent. — F : femelle de 97 cm de long, station 77, 3^e dent. — G : femelle de 61 cm de la station 34, 2^e dent. — H : femelle de 84 cm de long, de la station 43, 3^e dent.

de certains changements. C'est ainsi que les bords de la couronne deviennent concaves, très nettement chez les mâles de la station 77 (Fig. 9 Ja, Ka) et peuvent même développer des talons (mâles, stations 53 et 34, Fig. 9 I). De plus, le tablier qui était digitiforme mais pas très détaché chez les individus de Sète et de la station 19, devient étroit et très saillant (femelles, stations 53 et 43, cf. Fig. 9 F) ou se réduit en s'inclinant (femelles, station 34, Fig. 9 Ga), ou ne forme plus qu'une petite pointe (mâles, stations 53 et 34, Fig. 9 I),

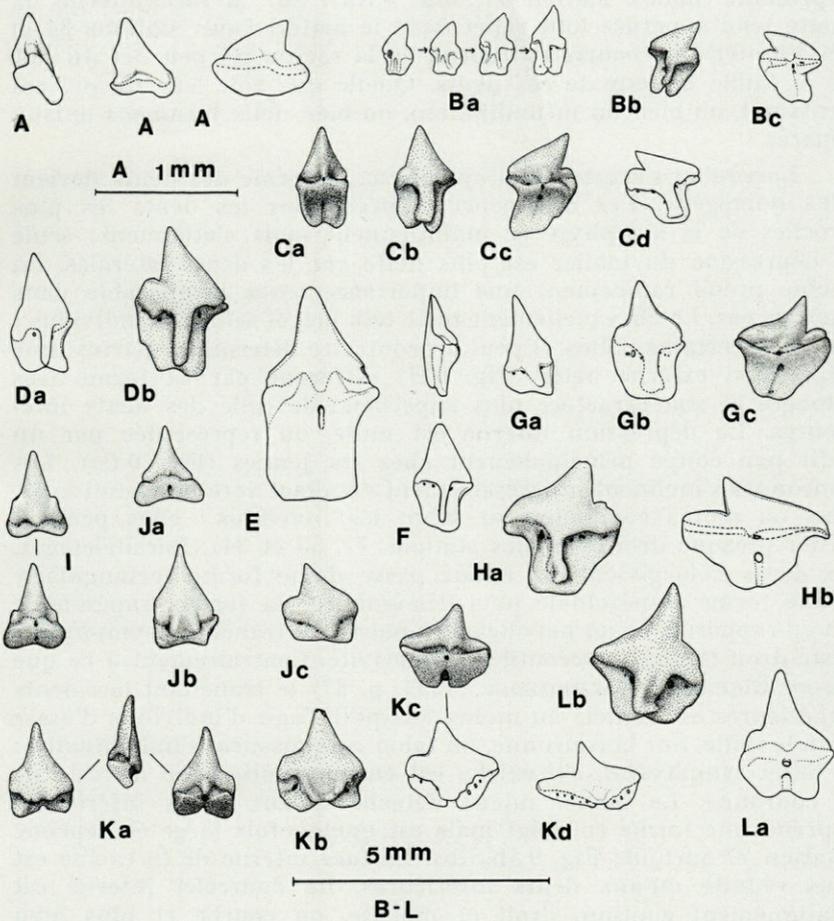


FIG. 9. — *Centrophorus granulosus*. Dents supérieures. A : mâle de 47 cm de long, de Sète, premières dents supérieures formées. — B : femelle de 49 cm de long, de Sète, a, quatre dents successives d'une même file (2^e ou 3^e); b, 6^e ou 7^e dent; c, 13^e ou 14^e dent. — C : femelle de 56 cm, de Sète, a, 1^{re} dent; b, 4^e dent; c, 10^e dent; d, 17^e dent. — D : individu immature, de Sète, a, 2^e dent; b, 10^e dent. — E : femelle de 105 cm, de la station 19, 6^e dent. — F : femelle de 61 cm, de la station 34, 1^{re} dent. — G : femelle de 63 cm de la station 34, a, première dent; b, 7^e dent; c, 12^e dent. — H : femelle de 80 cm, de la station 43, a, 12^e dent; b, 16^e dent. — I : mâle de 64 cm, de la station 53, 2^e dent. — J : mâle de 75 cm, de la station 77, a, première dent; b, 9^e dent; c, 15^e dent. — K : mâle de 76 cm de long de la station 77, a, 2^e dent; b, 9^e dent; c, 15^e dent; d, dent commissurale. — L : femelle de 97 cm, de la station 77, a, 3^e dent; b, 4^e dent.

ou se réduit de façon extrême mais en s'élargissant et en se déprimant (mâles, station 77, Fig. 9 Ka). Sur la face interne, la lchette tend à perdre tout relief dans le matériel des stations 34 et 53 (Fig. 9 I). Le bourrelet interne de la racine est peu net du fait de la faible largeur de ces dents. Quelle que soit leur forme, ces dents ont, ou bien un infundibulum, ou bien deux foramens axiaux séparés.

Lorsqu'on s'écarte de la symphyse, la forme des dents devient plus homogène. Les divergences notées pour les dents les plus proches de la symphyse se maintiennent mais s'atténuent; seule la dépression du tablier est plus nette sur les dents latérales. La racine prend rapidement une importance assez comparable dans tous les cas. Le chevauchement reste très inégal selon les individus : nul chez certains mâles, il peut au contraire déterminer parfois une dépression externe nette (Fig. 9 H) différant par sa forme très allongée et son caractère plus superficiel de celle des dents inférieures. La dépression interne est nulle, ou représentée par un petit pan coupé principalement chez les jeunes (Fig. 9 Cc). Les couronnes s'inclinent progressivement en allant vers la commissure, plus ou moins complètement selon les individus : elles peuvent rester presque droites (mâles stations 77, 53 et 34). Parallèlement, les dents s'élargissent; la racine passe d'une forme rectangulaire à une forme trapézoïdale puis triangulaire; la forme trapézoïdale est en rapport avec un net chevauchement. Le tranchant symphyséal reste droit (Sète) ou accentue sa concavité. Contrairement à ce que disent BIGELOW et SCHROEDER (1957, p. 67) le tranchant des dents supérieures est dentelé au moins lorsqu'il s'agit d'individus d'assez grande taille. Sur la couronne, un talon commissural s'individualise; le talon symphyséal, s'il existe, est en continuité avec le reste de la couronne. Le tablier mieux détaché qu'aux dents inférieures reprend une forme en doigt mais est quelquefois large et déprimé (station 77 surtout; Fig. 9 Jb, Kb). La face interne de la racine est plus réduite qu'aux dents inférieures. Le bourrelet interne est pratiquement continu, droit et mousse, ou courbe et plus aigu (Fig. 9 Gc). La face basilaire est pratiquement plane. Ici encore il y a soit un infundibulum, soit deux foramens axiaux; les foramens latéraux sont semblables à ceux des dents inférieures.

INTERPRÉTATION DES VARIATIONS OBSERVÉES.

La plupart d'entre elles semblent liées à la provenance des échantillons; cependant, vu le petit nombre de stations représentées et d'exemplaires dans chaque station, il est impossible d'affirmer que l'on ait affaire à des formes bien tranchées et non à une variation continue. Cependant on notera que la série de la station

U 19 est relativement importante, et bien homogène, et que dans un gisement miocène, une vaste série de dents de *C. granulatus*, en cours d'étude, montre des variations infiniment plus faibles que celles de l'ensemble de ces lots. Ceci m'amène à penser que chaque station correspond à une forme différente. En schématisant, elles peuvent s'aligner ainsi : (Sète - st. U 19) - st. U 43 - (st. U 53 - st. U 34) - st. U 77; il faudrait en fait un diagramme multidimensionnel pour exprimer les rapports qui existent entre elles. Les ressemblances de ces formes ne correspondent pas du tout à leur alignement géographique. Il y a probablement des *C. lusitanicus* dans ce lot : mais aucune dichotomie non arbitraire n'est possible. De toutes façons, sur les Poissons entiers, on observe des termes de passage entre *C. granulatus* et *C. lusitanicus* (MAURIN et BONNET) et les variations de la forme des dents peuvent être indépendantes de celles de la forme générale du Poisson.

Il est donc probable que nous ayons affaire à une espèce polytypique, scindée en formes géographiques ou écologiques, ou plus vraisemblablement en populations plus ou moins distinctes : le mode de vie en bancs de ces Poissons conviendrait bien à cette hypothèse. Dans un tel cadre spécifique pourraient prendre place un certain nombre d'autres espèces actuellement retenues par les auteurs. En effet, de nombreux caractères utilisés dans la systématique de ce genre (inclinaison des dents supérieures et dentelure du tranchant par exemple) indiquent surtout des stades de croissance. Il est donc peu surprenant de noter que les dents d'un mâle de la station 77 présentent la plupart des caractères visibles sur la figure du type de *C. tessellatus* Garman 1906 donnée par BIGELOW et SCHROEDER (1957, Fig. 11 A, p. 71). A l'extrême, il est possible que le genre *Centrophorus* soit réduit à deux espèces polytypiques, *C. granulatus* et *C. squamosus*. Il faudrait étudier, pour décider des synonymies, des séries de populations; cette étude peut être faite en grande partie avec les dents qui présentent un bon nombre de caractères utilisables à l'échelle des populations.

Par ailleurs, certains caractères, ici accidentels, se retrouvent chez d'autres Squalidés plus évolués. Ce sont le redressement des couronnes aux dents inférieures, la disparition de la lnette et le tablier déprimé, préfigurant le tablier bifide, aux supérieures. D'autres caractères, non seulement se retrouvent chez des Squalidés plus évolués, mais peuvent être interprétés ici comme des caractères juvéniles; il s'agit de l'aplatissement du tablier pour les dents inférieures, et de la disparition du chevauchement, avec réduction et même disparition du tablier et de la diminution de la hauteur de la racine aux dents supérieures. Ceci ressemble beaucoup aux premières dents supérieures formées (Fig. 9 A) qui ont en outre une nette protubérance interne de la racine, caractère qui réapparaît

aux dents supérieures de certains *Squalidés*. Nous avons donc, avec ces variations, une base pour comprendre les passages morphologiques d'une espèce à l'autre.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Cette espèce se distingue facilement des *Squalus*, qui ont la même structure, par la forte compression des dents. Pour les dents supérieures, certaines dents de *C. granulosus* rappellent celles de *Centroscymnus crepidater*, mais la présence d'une luette et la disposition des foramens axiaux, outre leur allure générale, les en distinguent. Les rapports sont évidemment les plus étroits avec *Deania calceus* et surtout avec *Centrophorus squamosus*, comme nous verrons à propos de ces deux espèces.

Centrophorus squamosus (Bonnaterre) 1788 (Fig. 10)

Références. *Centrophorus squamosus*, VAILLANT 1888, pl. III, fig. 2 (la dent supérieure figurée est anormale); BIGELOW et SCHROEDER 1957, fig. 9 B, F, p. 68, fig. 11 B, p. 71 (dents et denture); GARRICK 1959a, fig. 2E-H, fig. 4 G-J (dents et denture). *Centrophorus squamosus* var. *dumerili*, VAILLANT 1888, pl. III, fig. 3 (la dent supérieure figurée est anormale). *Centrophorus foliaceus*, BIGELOW et SCHROEDER 1957, fig. 7 G, p. 44 (denture) (1).

Matériel. Mâchoire d'une femelle de 130 cm de longueur totale, du Rio de Oro, entre le cap Juby et le cap Bojador, par 27° 35' N et 400 à 600 m de fond. Mâchoires d'un individu non mesuré pesant 650 g et d'un mâle non mesuré, du Sénégal, au nord de la fosse de Cayar, par 15° N environ et 250 à 600 m de fond. Dents d'un mâle de 42 cm de longueur, du Rio de Oro, par 21° 10' N et 350 à 500 m de fond.

DESCRIPTION.

L'allure générale de la denture et les variations des dents supérieures en fonction de l'âge sont les mêmes que chez *C. granulosus*. *C. squamosus* en est très proche et seules les différences entre les deux seront notées ici. Il semble qu'un léger dimorphisme sexuel puisse exister au moins dans certains cas; ainsi GARRICK (1959a, p. 137) indique que chez le mâle les pointes des couronnes sont bien moins obliques que chez la femelle.

Dents inférieures. On compte une symphysaire et 14 ou 15 dents de chaque côté. Les jeunes ont les dents hautes, à racine

(1) *C. foliaceus* et *C. nilsoni* sont synonymes de *C. squamosus* selon GARRICK, 1959a.

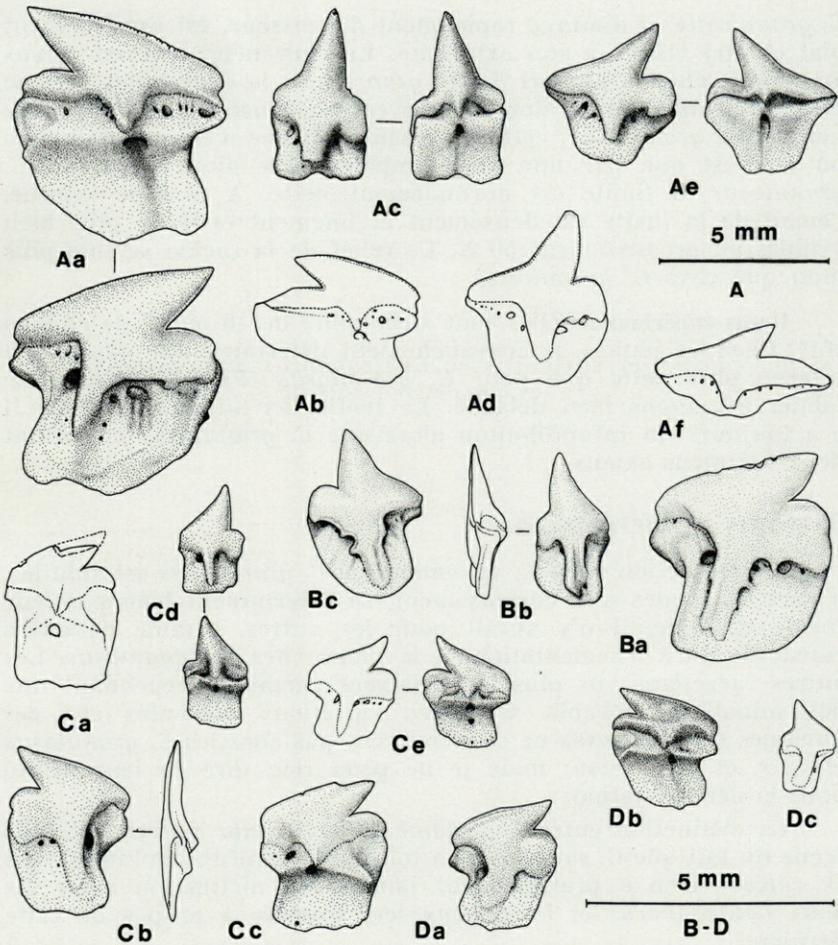


FIG. 10. — *Centrophorus squamosus*. A : femelle de 130 cm de long, a, 4° dent inférieure; b, 14° dent inférieure (commissurale); c, 3° dent supérieure; d, 10° dent supérieure; e, 14° dent supérieure; f, 17° dent supérieure (commissurale). — B : jeune mâle, a, 5° dent inférieure; b, 2° dent supérieure; c, 8° dent supérieure. — C : jeune, a, dent symphysaire inférieure; b, 1^{re} dent inférieure; c, 5° dent inférieure; d, 2° dent supérieure; e, 10° dent supérieure. — D : mâle de 42 cm de long, a, 5° (?) dent inférieure; b, 9° (?) dent inférieure; c, dent supérieure.

sub-rectangulaire assez caractéristique (Fig. 10 Cb) mais la forme générale des dents de l'exemplaire le plus âgé ne diffère pas de celle de *C. granulosus*. La dentelure du tranchant semble plus fine et plus régulière que chez *C. granulosus*. Le tablier paraît plus large et moins bien défini que chez les formes à tablier long de

C. granulatus; il diminue rapidement d'épaisseur, est extrêmement plat et mal visible à son extrémité. Le chevauchement est moins ample que chez la plupart des *C. granulatus*, la dépression externe plus haute que large, alors qu'elle est en général plus large que haute chez *granulosus*; cette dépression externe n'est pas délimitée ou ne l'est que par une arête imperceptible alors que chez *C. granulatus* la limite est normalement nette. A la face interne, l'émail de la luette est densément et finement orné de plis, bien visibles au grossissement 50 X. Le relief de la racine semble plus mou que chez *C. granulatus*.

Dents supérieures. Elles sont au nombre de 16 ou 17 de chaque côté. Chez les jeunes, le chevauchement détermine une dépression interne plus nette que pour *C. granulatus* (Fig. 10 Cc, Cd). Le tablier est moins bien détaché. La luette, ici aussi, est ornée. Il y a toujours un infundibulum alors que *C. granulatus* a souvent deux foramens axiaux.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

La distinction entre *C. squamosus* et *C. granulatus* est subtile : à part les jeunes qui, curieusement, se déterminent bien par leur forme générale, il n'y aurait pour les autres, comme caractère constant, que l'ornementation de la luette chez *C. squamosus*. Les autres caractères vus plus haut doivent permettre cependant une détermination probable. Certaines variations présentes sur ces quelques *C. squamosus* ne se retrouvent pas chez les *C. granulatus* étudiés, et vice versa; mais je ne peux rien dire de leur utilité pour la détermination.

La distinction entre *C. squamosus* et *Deania calceus* est plus facile du fait que *C. squamosus* a toujours un infundibulum et que *D. calceus* n'en a pratiquement jamais. La distinction entre les deux *Centrophorus* et *D. calceus* sera exposée à propos de cette dernière.

Genre *DEANIA* Jordan et Snyder 1902

Deania calceus (Lowe) 1839 (Fig. 11 et 12)

En 1960, GARRICK plaçait la *D. eglantina* en synonymie de *D. calceus*. La même année, CADENAT décrivait une espèce nouvelle, *D. cremouxi*. Cette dernière espèce n'est sans doute pas valable (MAURIN et BONNET) mais est conservée comme sous-espèce. Les références concernent l'ensemble des *D. calceus*.

Références. *Centrophorus calceus*, VAILLANT 1888, pl. III, fig. 1 (les dents figurées sont anormales); *Deania calceus* GARRICK 1960, fig. 1

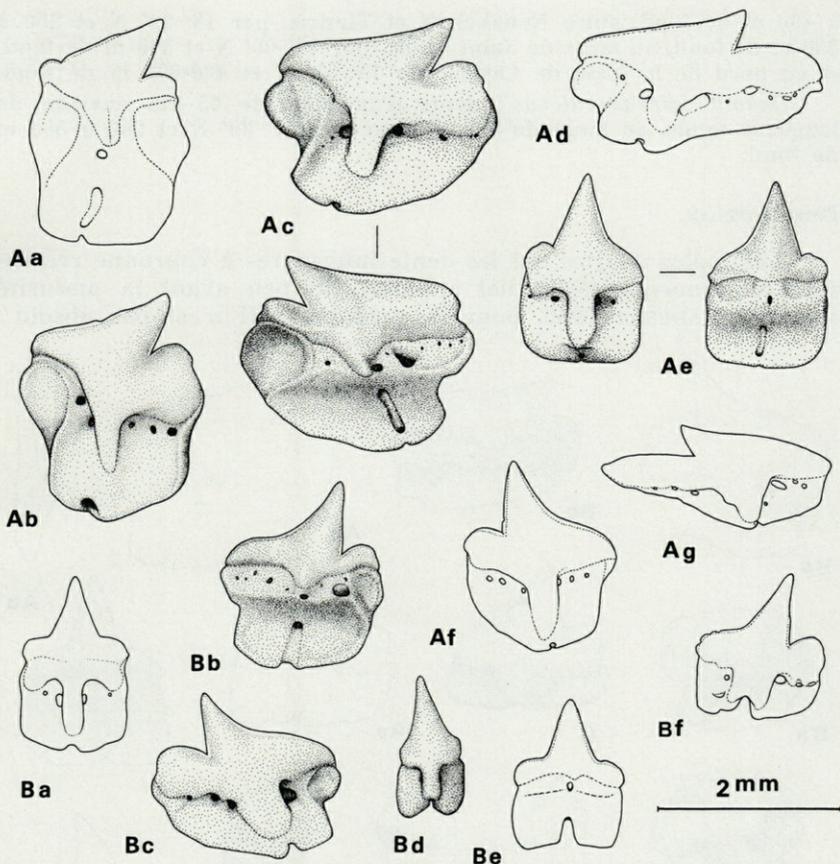


FIG. 11. — *Deania calceus*. A : femelle de 72 cm de long, a, dent symphy-saire inférieure; b, première dent inférieure; c, 6^e dent inférieure; d, dent commissurale inférieure; e, première dent supérieure; f, 9^e dent supérieure; g, dent commissurale supérieure. — B : mâle de 58 cm de long, a, dent symphy-saire inférieure; b, 2^e dent inférieure; c, 10^e dent inférieure; d, 1^{re} dent supérieure; e, 6^e dent supérieure; f, 11^e dent supérieure.

(dents) fig. 3E-H (denture); *Deania eglantina* BUEN 1960, fig. 5 (dents); *Acanthidium rostratum* GARMAN 1913, pl. 11, fig. 3 (dents, femelles), *A. hystricosum* GARMAN 1913, pl. 11, fig. 7 (dents, femelles), *A. aciculatum* GARMAN 1913, pl. 12, fig. 2 (dents, mâles); *Deania cremouxi* CADENAT 1960, fig. 5-12 (dents, mâles et femelles).

Matériel. *Deania calceus cremouxi* : dents d'un mâle de 45 cm de longueur totale, pêché au large du Rio de Oro, par 22° 30' N et 350 à 450 m de fond. Mâchoires de 17 femelles et 1 mâle de 58 à 75 cm de longueur totale pris à l'ouest du banc d'Arguin, par 20° 10' N et 200

à 400 m de fond, entre Nouakchott et Timiris, par 18° 20' N et 250 à 350 m de fond, au large de Saint Louis, par 16° 05' N et 300 m de fond, et au nord de la fosse de Cayar, par 15° 05' N et 400-600 m de fond.

Deania calceus calceus : dents d'un mâle de 45 cm environ de longueur totale, au large du Rio de Oro, par 27° 30' N et 300 à 500 m de fond.

DESCRIPTION.

Les mâles adultes ont les dents inférieures à couronne redressée; ce dimorphisme sexuel apparaît un peu avant la maturité sexuelle (CADENAT 1960, pour *D. cremouxi*). Il n'est pas absolu :

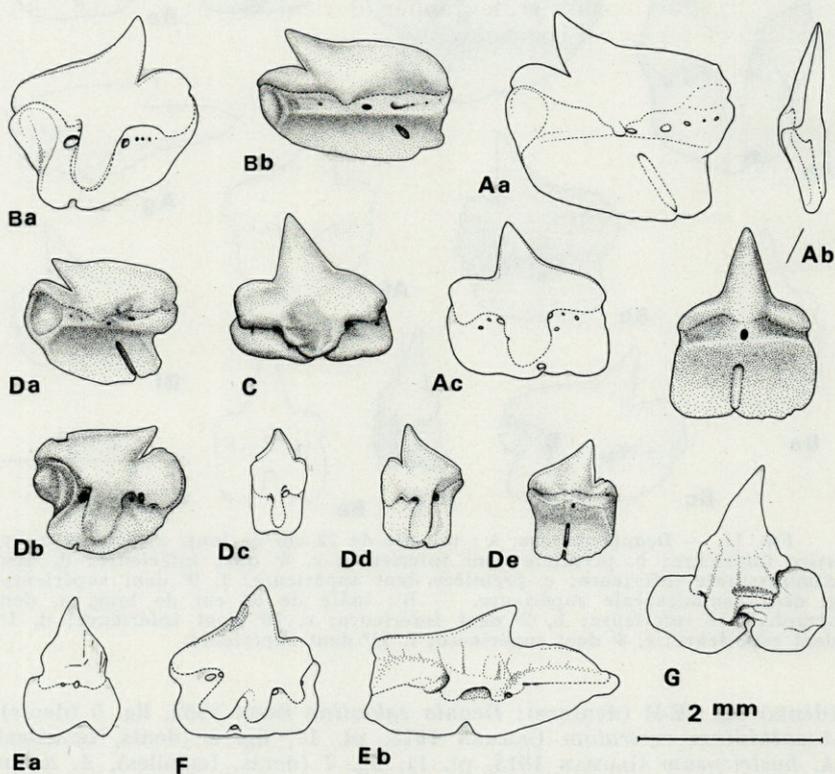


FIG. 12. — *Deania calceus*. A : femelle de 75 cm de long, a, 6° dent inférieure; b, 5° dent supérieure; c, 10° dent supérieure. — B : femelle de 59 cm de long, a, 4° dent inférieure; b, 12° inférieure. — C : femelle de 75 cm de long, 11° dent supérieure. — D : mâle de 45 cm de long, de *Deania calceus calceus*, a et b, dents inférieures; c, d et e, dents supérieures. — E : femelle de 69 cm de long, a, dent supérieure anormale; b, 12° dent inférieure anormale. — F : femelle de 73 cm, dent supérieure (5°) anormale. — G : femelle de 72 cm, dent supérieure anormale.

quelques femelles ont des dents comparables à celles des mâles (GARRICK 1960a, p. 491, à propos de *D. calceus*).

Les dents de cette espèce ressemblent beaucoup à celles des *Centrophorus*; l'évolution de la denture au cours de la croissance est la même. Les anomalies dentaires sont fréquentes, surtout à la mâchoire supérieure; elles portent sur la forme de la couronne et du tablier, plus rarement sur la racine (Fig. 12 E-G).

Dents inférieures. Il y a une dent symphysaire, souvent symétrique chez le mâle, et 13 ou 14 dents de chaque côté. Les dents les plus proches de la symphyse sont hautes, à tablier étroit et relativement saillant; en allant vers la commissure, les dents s'élargissent très nettement et le tablier devient large et plat; cette variation de forme est beaucoup plus prononcée que chez les *Centrophorus*.

Le tranchant symphyséal est concave ou sigmoïde, rarement droit; il présente quelquefois une très faible dentelure. Le tablier est le plus souvent large et plat, quelquefois déprimé, mal défini à son extrémité. Le chevauchement est fréquemment d'ampleur réduite; la dépression externe est bien marquée, limitée par une arête se prolongeant sur le bord de la racine; elle est souvent coupée par un creux longitudinal; aux dents les plus antérieures (Fig. 11 Ab) elle n'est pas ou peu détachée en anse comme c'est le cas habituellement. Le f.l.e. du côté symphyséal communique souvent directement avec son homologue interne. La face interne montre une luette petite mais nette, faiblement ornée de plis au grossissement 50 X. Le bourrelet interne de la racine est rectiligne et continu, moins nettement aux dents les plus antérieures, arrondi mais étroit. La dépression interne est en forme de cupule. Les foramens axiaux sont séparés; mais, très rarement, sur des dents commissurales ou sur des dents anormales, il y a un infundibulum. Le f.m.e. est suivi d'un sillon net où passe le faisceau axial; celui-ci forme une encoche au bas de la racine (Fig. 11 Bb) ou la traverse à son extrémité (Fig. 11 Ac). Il peut même être presque totalement inclus dans la racine, mais il reste au moins une fenêtre le long du canal (Fig. 12 Bb). La face basilaire est un peu concave ou plane.

Dents supérieures. Il y a de 12 à 16 dents de chaque côté. Quelques individus présentent, aux environs de la symphyse, quelques dents étroites et réduites, à la manière des *Centrophorus* (Fig. 11 Bd), mais chez la plupart, ces dents sont sensiblement les mêmes que les suivantes. Chez les jeunes, il y a un faible chevauchement; chez les adultes, il est nul (sauf Fig. 11 Af). Les couronnes sont inclinées chez les jeunes (Fig. 12 De), dressées sur presque toute la mâchoire chez les adultes.

La couronne présente le plus souvent deux talons nets, le talon symphyséal étant en continuité avec la pointe aux dents latérales. Le tablier est mieux détaché que sur les dents inférieures, mais large et souvent déprimé (Fig. 12 C); sur les dents anormales, il est tout à fait aberrant. La racine est quadrangulaire, plus haute ou aussi haute que large aux dents antérieures, nettement plus large que haute aux dents latérales; rarement son bord inférieur est arrondi. La hauteur de la racine diminue avec l'âge. A la face interne, la lchette a quasi totalement disparu. La face interne de la racine est très réduite, le bourrelet interne peu marqué, la face basilaire plane. On observe les mêmes dispositions des foramens axiaux qu'aux dents inférieures.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

La distinction entre *D. calceus cremouxi* et *D. calceus calceus* m'est impossible : je n'ai vu de cette dernière que des dents d'un jeune et elles ne se distinguent pas de celles de *D. calceus cremouxi* du même âge.

C'est avec les *Centrophorus* que les rapports sont les plus étroits. *D. calceus* s'en distingue essentiellement par la présence aux dents inférieures de deux foramens axiaux, le f.m.e. étant suivi d'un sillon net, au lieu d'un infundibulum suivi d'un sillon très superficiel chez les *Centrophorus*. Les allures générales sont différentes, mais les caractères peu exprimables. Les dents de *Deania* sont plus comprimées, surtout les supérieures, et le relief de la face interne de la dent plus faible que chez les *Centrophorus*. Chez *D. calceus*, le faisceau axial traverse souvent l'extrémité de la racine, ce qui n'arrive pas chez les *Centrophorus*. Les dents inférieures ont souvent la dépression externe coupée par un creux longitudinal, ou la région de la dépression externe peu détachée, caractères qui n'existent chez les *Centrophorus* qu'à un degré bien moindre. Les dents supérieures n'ont, chez l'adulte, plus trace de chevauchement, ce qui est rare chez les *Centrophorus*; elles ont le plus souvent les deux talons bien individualisés, alors que le talon symphyséal est moins net ou absent chez les *Centrophorus*; la lchette manque sur les dents supérieures de *D. calceus*, alors qu'elle disparaît rarement chez les *Centrophorus*.

Genre *CENTROSCYLLIUM* Müller et Henle 1841

Centroscyllum fabricii (Reinardt) 1825

Références. *Centroscyllum fabricii*, GARMAN 1913, pl. 10, fig. 6 (dents); BIGELOW et SCHROEDER 1948, fig. 91 B-F, p. 483 (dents).

Espèce non vue, bien qu'elle ait été signalée dans le secteur étudié, au banc d'Arguin (VAILLANT 1888, pp. 72-73). Ses dents

possèdent, aux deux mâchoires, une paire (ou deux aux dents latérales) de denticules latéraux qui semblent plus massifs que ceux des dents supérieures d'*Etmopterus spinax*.

Genre ETMOPTERUS Ráfinesque 1810
***Etmopterus spinax* (Linnaeus) 1758 (Fig. 13)**

Références. *Etmopterus spinax* LOZANO REY 1928, fig. 154 p. 461 (denture); *Etmopterus niger* CASIER 1961, pp. 11-13, fig. 2 (description contenant une erreur : position des f.m.i. et f.m.e. à la dent supérieure).

Matériel. Mâchoires de 47 individus mâles et femelles, de 17 à 29 cm de longueur totale, pêchés au large de Sète, vers 500 m de fond. Aucun adulte.

DESCRIPTION.

Pas de dimorphisme sexuel visible chez ces jeunes.

Dents inférieures. Il y a une dent symphysaire et 13 à 16 dents de chaque côté; leur nombre augmente avec l'âge. Les dents s'inclinent légèrement au fur et à mesure que l'on s'approche de la commissure. La face externe est plane et présente seulement une légère dépression partant de l'encoche entre la pointe et le talon commissural et se dirigeant vers le bas. Le tranchant symphyséal est quasi horizontal, droit ou un peu convexe, très rarement à peine concave. Le tablier occupe la plus grande partie de cette face formant un plan à peine en-dessus du plan de la racine; sa limite inférieure, parfois nette, est marquée surtout par une ligne de foramens; le (ou les) f.l.e. symphyséal est souvent plus haut placé que les autres (fig. 13 Ha). La dépression externe est marquée et limitée par une arête fine longeant le tablier. Ce dernier descend plus ou moins bas, selon l'individu : ce fait est lié à des variations de hauteur des dents. Le f.m.e. s'ouvre sur cette face, soit immédiatement sous le tablier, soit, le plus souvent, à mi-chemin entre le tablier et le bas de la racine.

A la face interne, l'émail descend relativement bas, formant une bande transversale à peine convexe au-dessus de sa limite inférieure. Le bourrelet interne de la racine est très saillant, arrondi, non encoché par les foramens. La dépression interne de la racine est bien marquée; sa limite est nette et fine, et présente quelquefois une pointe au niveau du bourrelet interne. Le canal médio-externe présente parfois une fenêtre sur cette face (fig. 13 A, 13 C).

Dents supérieures. On compte de 11 à 16 dents de chaque côté. Leur forme est assez variable. A la face externe, la couronne est bombée; les tranchants se prolongent sur les denticules latéraux.

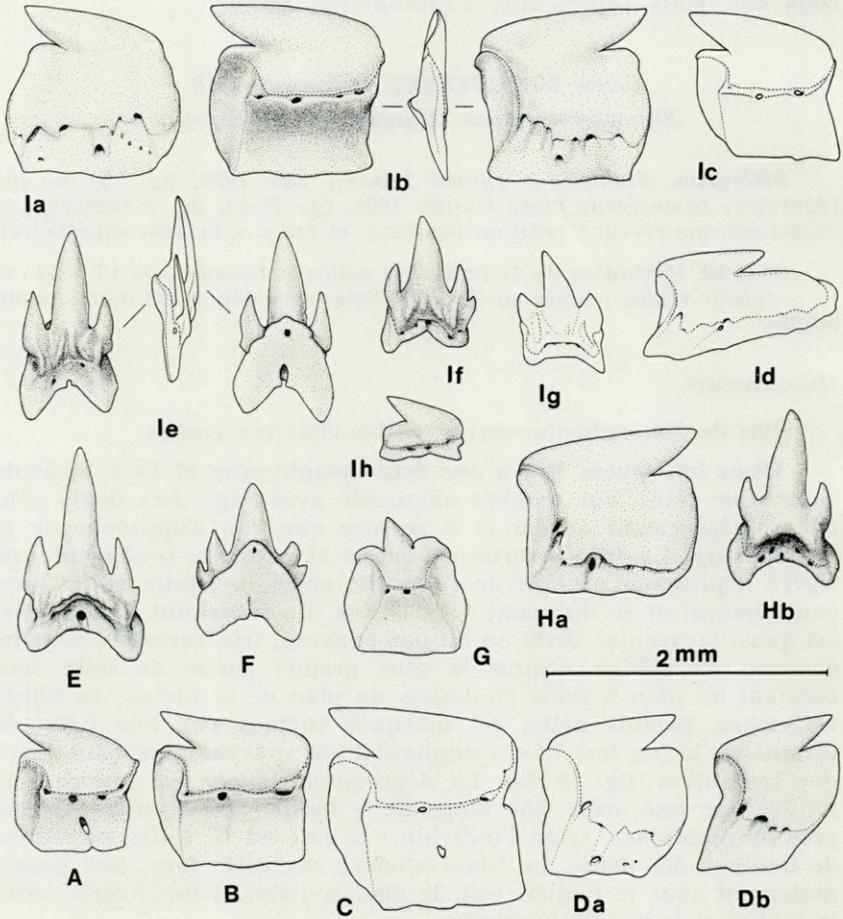


FIG. 13. — *Etmopterus spinax*. A : femelle de 17 cm de long, 4^e dent inférieure. — B : femelle de 25 cm de long, 3^e dent inférieure. — C : femelle de 29 cm de long, 6^e dent inférieure. — D : mâle de 21 cm de long, a, 3^e dent inférieure; b, 11^e dent inférieure. — E : mâle de 29 cm de long, 3^e dent supérieure (gauche). — F : mâle de 24 cm de long, 7^e dent supérieure gauche. — G : femelle de 20 cm de long, dent symphysaire inférieure (anormalement symétrique). — H : femelle de 26 cm de long, a, 4^e dent inférieure; b, 2^e dent supérieure. — I : mâle de 28 cm de long, a, symphysaire inférieure; b, 1^{re} dent inférieure; c, 12^e dent inférieure; d, 15^e dent inférieure; e, 1^{re} dent supérieure; f, 10^e dent supérieure; g, 13^e dent supérieure; h, 15^e dent supérieure.

Il y en a une paire normalement; lorsqu'il y a une deuxième paire, celle-ci est réduite et accolée à la première. La limite inférieure de l'émail est fortement concave, peu visible. La base de la couronne et des denticules latéraux forment un bourrelet transversal, arqué et plus ou moins saillant, orné de plis grossiers. Ces plis sont d'autant plus courts que ce bourrelet, qui est l'équivalent du tablier, est plus en surplomb sur la racine; ils peuvent totalement disparaître (fig. 13 Hb). Sous ce bourrelet s'ouvrent les f.l.e. et le plus souvent le f.m.e.; les f.l.i. (?) sont cachés par les denticules latéraux, mais visibles de profil. Vue par la face interne, la racine est plane, bilobée ou en fer à cheval, à lobes arrondis ou pointus. La protubérance interne, peu détachée, porte le f.m.i.; quelquefois le f.m.e. s'ouvre sur cette face, au sommet d'un court sillon; on note parfois la présence, vers le bas, d'une fenêtre découvrant le canal médio-externe : c'est certainement une dent semblable qui a induit CASIER en erreur (1961). Aux dents les plus latérales les denticules latéraux s'élargissent puis disparaissent; l'ornementation de la face externe disparaît également : il ne reste plus que le bourrelet saillant à la base de l'émail. La racine prend une forme quadrangulaire.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Les dents des *Etmopterus* se distinguent facilement de celles des autres Squalidés étudiés ici, les inférieures par leur très vaste tablier et leur couronne couchée, les supérieures par la présence de denticules latéraux. Pour les supérieures latérales extrêmes la confusion pourrait se faire avec celles correspondantes du groupe *Centroscymnus-Scymnodon* : mais chez ces derniers, les dents présentent un tablier étroit, alors que chez les *Etmopterus* c'est un large bourrelet transversal qui en tient lieu.

Parmi les *Etmopterus*, certains, dont *E. polli* et *E. hillianus* (Poey) ont des dents supérieures possédant deux ou trois paires de denticules latéraux très effilés; *E. spinax* s'en distingue par sa paire unique, ou à peine dédoublée, de denticules massifs. *E. pusillus* n'aurait également qu'une paire de denticules latéraux (GARMAN 1913, p. 228). Par ses dents inférieures plus larges ou aussi larges que hautes, dont la pointe atteint le niveau du bord commissural, *E. spinax* se différencie de *E. hillianus* dont les dents inférieures sont manifestement plus hautes que larges et la pointe de la couronne plus courte. Je ne peux rien dire des rapports entre les dents inférieures de *E. spinax* et celle de *E. pusillus*, de *E. princeps* ni de *E. polli*, faute de matériel.

Etmopterus polli Bigelow, Schroeder et Springer 1953 (Fig. 7 D, p. 273, dent, *Etmopterus princeps* Collett 1904 et *Etmopterus pusillus* (Lowe) 1839 :

Espèces non vues.

Genres *CENTROSCYMNUS* Bocage et Capello 1864
et *SCYMNODON* Bocage et Capello 1864

Ces deux genres présentent un certain nombre de caractères communs, en particulier la forme rectangulaire de la racine et la réduction de ses dépressions aux dents inférieures et, pour les dents supérieures, l'absence totale de chevauchement et surtout leur différenciation en deux formes tranchées : les antérieures, droites et hautes, et les latérales, inclinées et réduites.

Centroscymnus coelolepis Bocage et Capello 1864 (Fig. 14 et 15)

Références. *Centroscymnus coelolepis*, VAILLANT 1888, pl. II, fig. 1 (dents); GARMAN 1913, pl. 14, fig. 16 (dents); LOZANO REY 1928, fig. 150, p. 452 (dents); BIGELOW et SCHROEDER 1948, fig. 94 B-G, p. 495 (dents); CASIER 1961, pp. 13-15, fig. 4 (descr. fig. dents; la dent supérieure décrite est de détermination douteuse — p. 13, note 15); *Scymnodon melas* BIGELOW, SCHROEDER et SPRINGER 1953, fig. 5, p. 271 (denture).

Matériel. Mâchoire d'une femelle de 109 cm de longueur totale, pêchée au large de Saint Louis du Sénégal, par 16° 05' N et 300 m de fond.

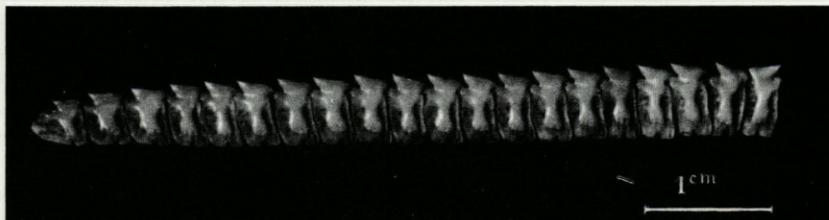


FIG. 14. — *Centroscymnus coelolepis*. Femelle de 109 cm de long, série dentaire inférieure droite.

Cet exemplaire fut classé par erreur sous un autre nom lors de sa capture. D'après les dents il s'agit d'un *Centroscymnus* du groupe *coelolepis*, dont deux espèces seulement sont connues dans le secteur : *coelolepis* et *cryptacanthus*. Mais ce dernier, par ses épines invisibles aux dorsales et la longueur de son museau, aurait éveillé l'attention; de plus il est plus petit. Il est donc extrêmement probable que cet exemplaire soit un *C. coelolepis*. C'est comme tel qu'il est considéré ici.

DESCRIPTION.

Dents inférieures. Il y a une dent symphysaire et 18 dents de chaque côté. Le tablier est net et en relief dans sa moitié supérieure;

sa limite inférieure est floue. La dépression externe, comme l'interne, est étroite mais fortement creusée. Les bords de la racine sont rebroussés, surtout du côté symphyséal. Les foramens latéraux, larges et multiples, s'ouvrent entre le tiers supérieur et la moitié de la hauteur de la dent. A la face interne, la couronne présente à sa base un léger renflement transversal coupé de deux faibles dépressions en face de deux foramens importants. Le bourrelet

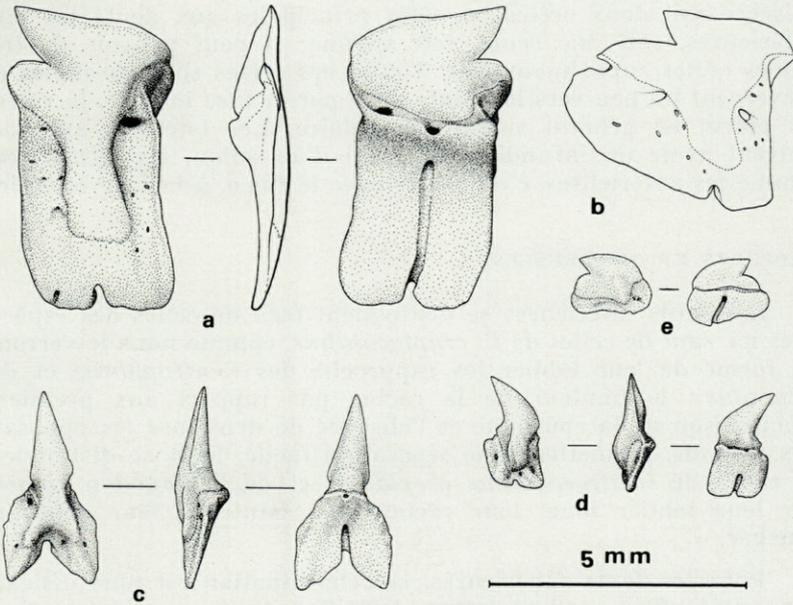


FIG. 15. — *Centroscyrnus coelolepis*. Femelle de 109 cm de long, a : 1^{re} dent inférieure; b : dent commissurale inférieure; c : dent supérieure antérieure; d : dent supérieure latérale; e : dent supérieure latérale extrême (commissurale).

interne de la racine est bien développé, fin et légèrement encoché par ces deux foramens; immédiatement au-dessous, la face basilaire est fortement concave. Le f.l.i. du côté commissural manque ou est rudimentaire.

Dents supérieures. On compte de chaque côté 8 ou 9 dents antérieures, dressées et à tablier bifide, et une vingtaine de dents latérales, à couronne inclinée et à tablier uni. Les antérieures sont un peu inégales, les 4^e, 5^e et 6^e étant les plus grandes. Le tranchant s'arrête brutalement avant la base de la couronne. Le tablier est bifide et large, sa limite inférieure est floue. Il présente deux crêtes peu marquées, situées par côté mais bien visibles de profil. De

part et d'autre de la couronne, la racine montre un foramen (f.l.e. ?). La face basilaire de la racine est déprimée. Les dents suivantes passent rapidement aux dents latérales par réunion des deux branches du tablier, effacement de la crête commissurale et courbure de la couronne. Celles-ci restent assez hautes et peu inclinées. Le tranchant n'atteint pas la base de la couronne, sauf aux latérales extrêmes (Fig. 15 e). Le bord commissural peut former un petit talon bas et à peine marqué. Le tablier, haut et saillant, présente soit deux crêtes ou côtes principales aux dents les plus antérieures, soit une seule, soit aucune; il peut y avoir de très faibles crêtes supplémentaires. Toutes ces crêtes sont parallèles ou convergent un peu vers la pointe. Vue par la face interne, la racine est plane, en général subquadrangulaire. Les latérales extrêmes peuvent avoir un infundibulum suivi d'un sillon, les autres sont comme les antérieures, c'est-à-dire avec le f.m.e. à la face basilaire.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Les dents inférieures se distinguent bien de celles des espèces vues ici, sauf de celles de *C. cryptacanthus*, comme nous le verrons. La forme de leur tablier les rapproche des *Centrophorus* et des *Oxynotus* : la hauteur de la racine par rapport aux premiers, l'inclinaison de la couronne et l'absence de dentelure les opposant aux seconds, permettent une séparation facile. Elles se distinguent de celles de *Centroscymnus crepidater* et de *Scymnodon ringens* par leur tablier long, leur racine plus haute et leur couronne couchée.

Pour les dents supérieures, la détermination est plus délicate. Les antérieures se distinguent de celles de *C. crepidater* et de *C. cryptacanthus* par leur tablier bifide et la forme bilobée de la racine; la dent figurée par VAILLANT 1888 présente aussi un tablier bifide et une racine bilobée, confirmant ainsi la détermination de l'exemplaire étudié. C'est avec *Scymnodon ringens* que les rapports sont les plus étroits, mais chez *C. coelolepis* l'allure générale est plus massive, le f.m.e. sur la face basilaire, les deux crêtes du tablier moins nettes et par côté et l'espace entre elles, non ou à peine creux. Les dents supérieures latérales de *C. coelolepis* se distinguent de celles de *C. crepidater* par leur hauteur beaucoup plus grande et leur tablier plus long. Elles se distinguent de celles de *S. ringens* par leur moins forte inclinaison. Chez *S. ringens* la couronne forme un talon commissural aigu, alors qu'il est réduit et non relevé chez *C. coelolepis*; le f.m.e. est situé sur la face externe chez *S. ringens* et sur la face basilaire chez *coelolepis*. Les dents latérales extrêmes me paraissent indéterminables, de même forme ou presque chez les *Centroscymnus* et les *Scymnodon*.

Centroscymnus cryptacanthus Regan 1906 (Fig. 16)

Matériel. Dents d'une femelle de 65 cm de longueur totale, pêchée au large des côtes du Sénégal, au nord de la fosse de Cayar, par 15° 05' N et 400 à 600 m de fond.

DESCRIPTION.

Dents inférieures. La description des dents inférieures de *C. coelolepis* semble valable pour cette espèce.

Dents supérieures. Aux dents antérieures le tranchant n'atteint pas la base de la couronne. Le tablier, saillant et uni, présente deux crêtes principales dirigées vers l'avant ou de côté, et entre, une ou

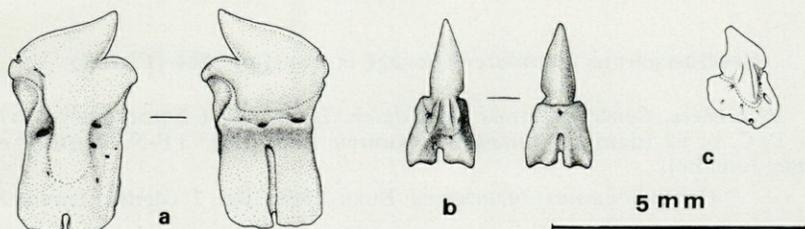


FIG. 16. — *Centroscymnus cryptacanthus*. Femelle de 65 cm de long, a, dent inférieure; b, dent supérieure antérieure; c, dent supérieure latérale.

deux crêtes secondaires. La zone médiane du tablier est déprimée, ce qui lui donne une allure bilobée; sa limite inférieure n'est pas nette. La racine a un relief particulier : sa face basilaire présente sur les côtés, de part et d'autre du f.m.i. deux larges pans coupés et vers la base, de part et d'autre de l'encoche basale, les deux angles de la racine sont repliés vers l'intérieur.

Les dents latérales sont de forme intermédiaire entre celles de *C. crepidater* et de *C. coelolepis* : elles ont des premières la forme générale, mais leur tablier est long et saillant comme chez *C. coelolepis* et porte deux ou trois crêtes longues et vives.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Pour les dents inférieures, c'est manifestement avec *C. coelolepis* que les ressemblances sont les plus fortes; elles sont telles que l'on ne peut pas dire s'il existe des différences valables au seul vu d'un individu de chaque espèce. On note cependant qu'ici le tablier est plus court, la racine, par rapport à la couronne, moins haute, la face interne de la racine un peu moins réduite que chez

le *coelolepis*. Au contraire des différences s'observent aux dents supérieures antérieures. *C. cryptacanthus* a un tablier uni qui le rapproche de *C. crepidater*, présentant deux ou trois crêtes, alors que chez *C. coelolepis*, comme chez *C. crepidater*, il n'y en a que deux. La forme de la racine est très différente de celle de *C. coelolepis* et rapproche *C. cryptacanthus* de *C. crepidater* chez lequel cette forme de racine semble être un caractère sexuel secondaire; mais *C. cryptacanthus* s'en distingue nettement par son f.m.e. à la face basilaire. Malgré les variations possibles (voir par exemple celles chez *Centrophorus granulosus*), ces différences peuvent être valables, du moins en partie, car certains dessins de *C. coelolepis* indiqueraient plutôt un tablier uni. Les dents latérales supérieures se distinguent de celles de *C. crepidater*, auquel elles ressemblent le plus, par la plus grande hauteur de la racine, le tablier plus long, et la présence d'un petit talon commissural arrondi.

***Centroscymnus crepidater* (Bocage et Capello) 1864 (Fig. 17)**

Références. *Centroscymnus crepidater*, BIGELOW et SCHROEDER 1957, fig. 12 C, p. 92 (denture, femelle); GARRICK 1959b, fig. 3 F-N (denture et dents, femelle),

= ? *Centroscymnus furvescens* BUEN 1960, fig. 7 (dents, femelle).

Matériel. Mâchoire d'un jeune mâle et dents de deux mâles de 34 et 58 cm de longueur totale, pêchés au large du Sénégal, au nord de la fosse de Cayar par 15° 05' N et 400 à 600 m de fond. Dents d'une femelle de 75 cm de longueur, pêchée au large du Rio de Oro, à l'ouest-nord-ouest du cap Barbas, par 22° N et 500 à 700 m de fond.

DESCRIPTION.

On note un faible dimorphisme sexuel portant sur l'inclinaison des couronnes des dents inférieures et sur la forme de la racine des dents supérieures. Les dessins des auteurs montrant pour les femelles une forme de racine semblable à celle de la femelle étudiée, la forme du mâle de 58 cm semble correspondre à un dimorphisme sexuel.

Dents inférieures. Il y a une dent symphysaire et 15 ou 16 dents de chaque côté. La forme générale varie le long de la mâchoire. Les dents les plus antérieures sont étroites, elles s'élargissent d'abord jusque vers la cinquième, puis diminuent de largeur; de plus elles s'inclinent progressivement sur la mâchoire. Les mâles ont la couronne à pointe plus redressée que la femelle : le tranchant symphyséal est concave chez les mâles, pratiquement droit chez la femelle. Cette différence ne semble pas absolue (cf. GARRICK 1959b et BUEN 1960).

Le tablier est triangulaire, à pointe inférieure arrondie et non nette; son bord symphyséal tend à être vertical et assez net. L'extrémité du tablier est souvent finement plissée. Il y a de nombreux foramens à la face externe; les f.l.e. symphyséaux sont plus marqués, au niveau du bas du tablier. La dépression externe est réduite et mal marquée. Le f.m.e. s'ouvre au bas de cette face. A la face interne, la couronne présente peu de relief; elle est cependant plus bombée sur les dents antérieures. Sa partie basale peut être à

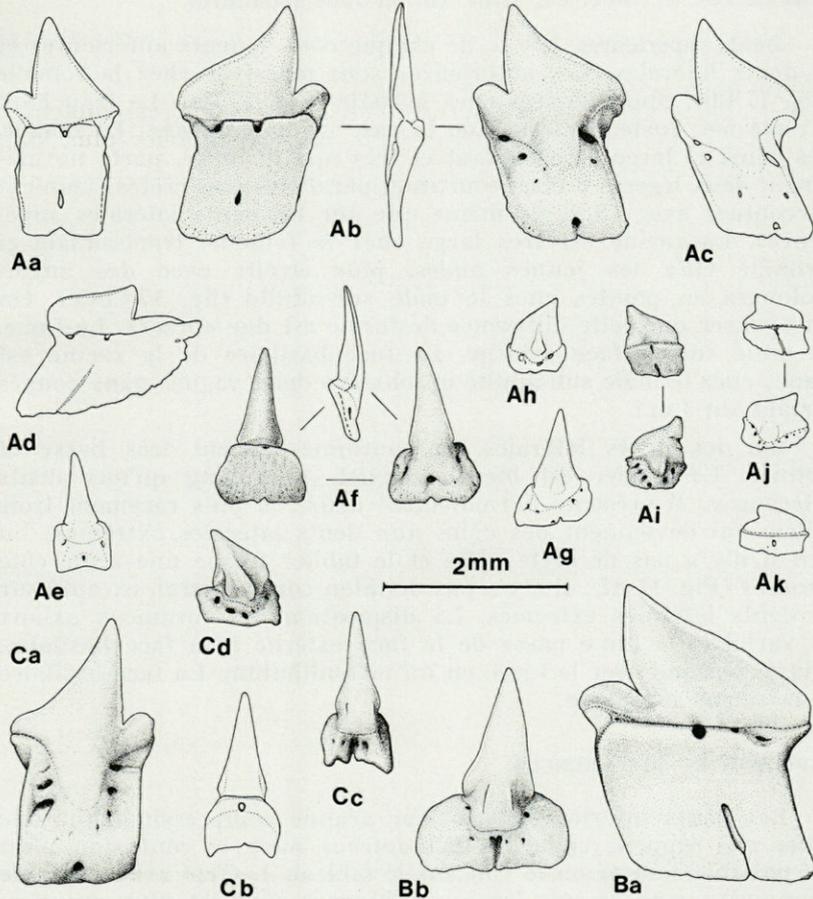


FIG. 17. — *Centroscymnus crepidater*. A : individu mâle, a, symphysaire inférieure; b, 5^e dent inférieure; c, 10^e dent inférieure; d, 15^e dent inférieure; e, 1^{re} dent supérieure; f, 3^e dent supérieure; g, 7^e dent supérieure; h, 9^e dent supérieure; i, 13^e dent supérieure; j, 18^e dent supérieure; k, 21^e dent supérieure. — B : femelle de 75 cm de long, a, dent inférieure; b, dent supérieure antérieure. — C : mâle de 58 cm de long, a, dent inférieure, b et c, dents supérieures antérieures; d, dent supérieure latérale.

peine renflée et porter une dépression en face de chacun des deux foramens principaux. Le bourrelet interne de la racine est fin et très net chez les deux exemplaires les plus jeunes, et encoché par le f.m.i. et le f.l.i. symphyséal; il perd de sa netteté chez les deux individus les plus âgés. La dépression interne est bien marquée. La face basilaire est faiblement ou nettement concave. Vers son tiers inférieur, elle présente une fenêtre de longueur variable découvrant le canal médio-externe, ou même parfois un sillon : dans ce cas le f.m.e. est situé sur la face basilaire.

Dents supérieures. Il y a, de chaque côté, 7 dents antérieures et 14 dents latérales. Les antérieures sont massives chez la femelle (Fig. 17 Bb), plus élancées chez le mâle (Fig. 17 Cc). Le tranchant s'arrête net, juste au-dessus de la base de la couronne. Le tablier, très court et large, non saillant et très mal délimité, porte normalement deux légères crêtes, courtes et parallèles; ces crêtes semblent s'accentuer avec l'âge, de même que sur les dents latérales supérieures. La racine est très large chez la femelle, trapézoïdale et arrondie chez les jeunes mâles, plus étroite avec des angles prolongés en pointes chez le mâle sub-adulte (fig. 17 CbCc). On peut penser que cette différence de forme est due au sexe. Le f.m.e. est situé sur la face externe. La face basilaire de la racine est plane; chez le mâle sub-adulte on observe deux vagues pans coupés partant du f.m.i.

Sur les dents latérales, la couronne devient très basse et inclinée. Le tablier est bien en relief, plus long qu'aux dents antérieures. Il présente normalement deux, ou plus rarement trois crêtes, qui deviennent des côtes aux dents latérales extrêmes; ou bien il n'y a pas de crête nette et le tablier forme une seule côte arrondie (Fig. 17 Ai). Il n'y a pas de talon commissural, excepté sur les dents latérales extrêmes. La disposition des foramens axiaux est variable, le f.m.e. passe de la face externe à la face basilaire, puis se confond avec le f.m.i. en un infundibulum. La face basilaire de la racine est plane.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Les dents inférieures, par leur grande compression, ont une allure qui rappelle celle des *Etmopterus* mais la confusion n'est pas possible comme on le voit sur le tableau 1. C'est avec celles de *Scymnodon ringens* que les ressemblances sont les plus grandes; elles s'en distinguent : par une couronne moins haute et moins dressée chez *C. crepidater*, par la forme du tablier, plus court, triangulaire et mal délimité chez *C. crepidater*, trapézoïdal et à bord symphyséal surplombant la racine chez *C. ringens* et par l'inclusion presque complète du faisceau axial dans la racine chez *C. crepidater*.

Les dents supérieures antérieures se différencient très nettement de celles de *C. coelolepis* et de *C. ringens* par leur tablier très court et non bifide. Des ressemblances existent avec *C. cryptacanthus* mais ce dernier a le tablier bien en relief portant trois ou quatre crêtes nettes et son f.m.e. s'ouvre à la face basilaire, au contraire de ce qui existe chez *C. crepidater*. Les dents latérales supérieures se séparent bien de celles de *C. coelolepis* par leur forme courte, leur racine plus large que haute et les deux crêtes du tablier. Elles se distinguent de celles de *S. ringens* par l'absence de talon commissural, par leur allure massive et le petit nombre de crêtes au tablier. Comme on l'a vu, la distinction est plus délicate avec *C. cryptacanthus*. Les dents latérales extrêmes me paraissent indéterminables.

***Scymnodon ringens* Bocage et Capello 1864 (Fig. 18 et 19)**

Références. *Scymnodon ringens*, LOZANO REY 1928, fig. 152, p. 456 (denture); BIGELOW et SCHROEDER 1957, fig. 13 C, p. 98 (denture).

Matériel. Mâchoires de deux femelles de 64 et 71 cm de longueur totale pêchées en Mauritanie, à l'ouest du banc d'Arguin, par 20° 10' N et 200 à 400 m de fond. Mâchoire d'une femelle de plus de 70 cm de longueur, provenant du Rio de Oro, entre le cap Juby et le cap Bojador, par 27° 35' N et 400 à 600 m de fond. Dents d'un mâle de 56 cm de long pris au Rio de Oro, à l'ouest-nord-ouest du cap Barbas, par 22° 00' N et 500 à 700 m de fond.

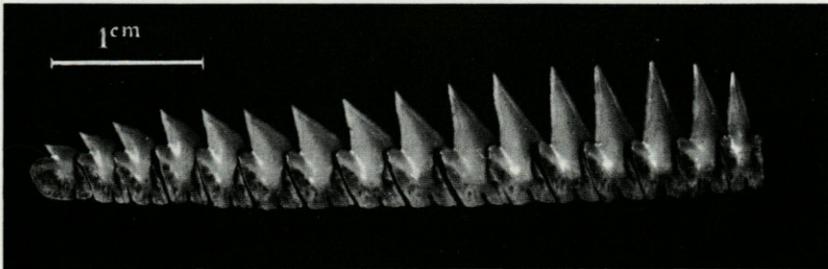


FIG. 18. — *Scymnodon ringens*. Femelle de 71 cm de long, série dentaire inférieure droite.

DESCRIPTION.

Dents inférieures. Il y a une dent symphysaire bien symétrique, et 15 ou 14 dents de chaque côté. La face externe de la couronne est bombée. Le tranchant peut être très finement dentelé, cette dentelure restant cependant difficile à voir (Fig. 19 Ba). Le tablier est de forme trapézoïdale; son bord symphyséal surplombe un peu

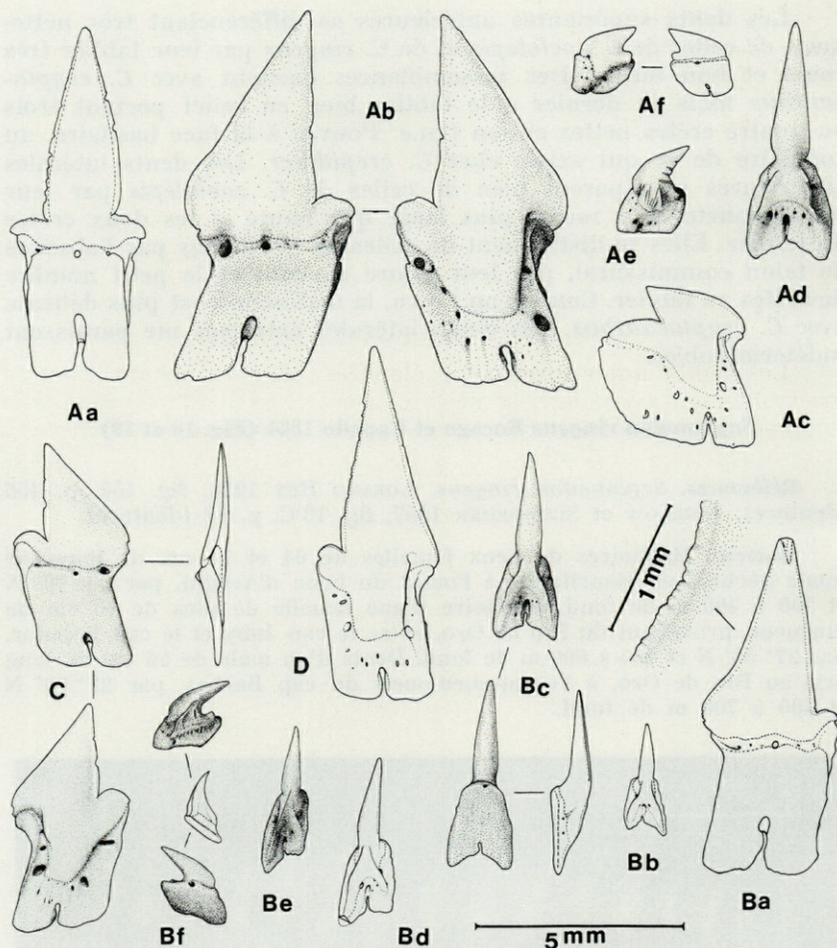


FIG. 19. — *Scymnodon ringens*. A : femelle de 71 cm de long, a, dent symphysaire; b, 6^e dent inférieure; c, dent commissurale inférieure; d, 7^e dent supérieure; e, 17^e dent supérieure; f, 26^e dent supérieure. — B : femelle de 64 cm de long, a, 2^e dent inférieure, et détail du tranchant; b, 1^{re} dent supérieure; c, 6^e dent supérieure; d, 11^e dent supérieure; e, 12^e dent supérieure; f, 18^e dent supérieure. — C : mâle de 56 cm de long, dent inférieure. — D : femelle de plus de 70 cm de long, 2^e dent inférieure.

la racine, il est droit ou ondulé. Le tablier peut présenter de fins plis longitudinaux. La dépression externe très creusée est limitée par une arête qui se continue sur le bord de la racine. Les f.l.e. sont situés comme chez *C. crepidater* de part et d'autre du tablier, mais plus bas. Sur la face interne, la couronne est bombée sur

les dents antérieures, quasi plane sur les autres; vue de profil elle est droite ou à peine concave. Sa base présente deux dépressions en face des deux gros foramens; ces deux dépressions sont très nettes sur les dents les plus antérieures. Le bourrelet interne de la racine est fin mais peu en relief; la dépression interne ressemble plutôt à une troncature. La face basilaire est plane; le sillon où s'ouvre le f.m.e. est toujours court.

Dents supérieures. On compte de chaque côté de 12 à 15 dents antérieures, grandissant graduellement jusque vers la 6^e ou 7^e, et de 13 à 15 dents latérales. Les dents les plus proches de la symphyse ont une dissymétrie inverse de celle qu'elles devraient avoir (CASIER 1947 c); ceci semble dû à la forme de la mâchoire.

Les dents antérieures sont élancées, leur tranchant s'arrête graduellement avant la base de la couronne. Le tablier, à branches longues et fines, présente deux crêtes aiguës; l'espace entre ces deux crêtes est fortement concave. Le f.m.e. s'ouvre dans un sillon au bas du tablier, et les f.l.e. (?) de part et d'autre de la couronne; d'autres petits foramens débouchent sous le tablier. La face interne de la couronne présente un très fort relief. La face basilaire de la racine est plane, très étroite sur les dents les plus proches de la symphyse. Le passage des dents antérieures aux dents latérales se fait par effacement de l'une des branches du tablier.

Les dents latérales sont inclinées, en crochet; leur tranchant n'atteint pas la base de la couronne, dont le bord commissural se relève en un talon plus ou moins aigu. Le tablier, uni, porte de nombreuses crêtes parallèles ou se réunissant vers la pointe; deux ou trois de ces crêtes dominant les autres (elles sont exagérées sur les dessins). Elles s'effacent sur les dents les plus latérales. Le f.m.e. émigre vers la face basilaire. Les dents latérales extrêmes me semblent inséparables de celles de *C. coelolepis* ou *C. crepidater*.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Nous avons vu comment distinguer *S. ringens* de *C. crepidater* et de *C. coelolepis*, seules espèces avec lesquelles des confusions sont possibles. Les dents inférieures évoquent celles de *Scymnorhinus licha*, mais la distinction reste facile (tableau I).

Scymnodon obscurus (Vaillant) 1888

Références. *Centrosymnus obscurus*, VAILLANT 1888, pl. II, fig. 2, (dents); *Scymnodon obscurus*, BIGELOW et SCHROEDER 1957, fig. 13 H, p. 98 (dents inférieures).

Espèce non vue. Sa validité est douteuse : elle est très proche de *Scymnodon squamulosus* (Günther), mais GARMAN (1913) la

considérerait comme synonyme de *S. ringens*. Elle a été signalée de Madère par NORONHA (1926, p. 385).

Les dents inférieures sont très semblables à celles de *S. ringens*, bien que les figures montrent une racine plus haute que chez ce dernier. Ce caractère, ainsi que la plus grande obliquité des dents chez *S. obscurus*, pourraient être mis sur le compte de l'âge. La dent supérieure représentée par VAILLANT ne correspond plus au *S. ringens*, ni d'ailleurs à *C. crepidater*; les lobes de la racine sont longs, arrondis et très écartés, et on ne voit pas de crête.

Sous-famille des SCYMNORHININÉS

Genre *SOMNIOSUS*

Somniosus rostratus (Risso) 1826

Références. *Somniosus rostratus*, MAUL 1955, fig. 18-19 (dents); TORTONESE 1956, fig. 100, p. 187 (dents); BIGELOW et SCHROEDER 1957, fig. 15 D et pl. 3 (dents); CASIER 1961, pp. 27-28, fig. 14 (descr. et fig. dents).

Espèce non vue. Les dents inférieures ne sont guère plus hautes que larges; le chevauchement est ample et intéresse presque toute la hauteur de la racine; la couronne est inclinée à 30 ou 45°; le tablier est très mal défini, digitiforme (?), peu en relief, flanqué de deux gros f.l.e.; le bord inférieur de la racine est arrondi et encoché. Les faces interne et basilaire de la racine sont presque confondues; il y a deux gros f.l.i. et un infundibulum étranglé (certaines dents risquent donc d'avoir deux foramens séparés). Les dents supérieures sont en alène, semblables à celles de *Scymnorhinus licha*, notamment pour la réduction du tablier, mais les tranchants sont nets, les lobes de la racine courts et très rapprochés; les foramens axiaux sont séparés et le f.m.e. sur la face basilaire selon CASIER.

Somniosus microcephalus Bloch et Schneider 1801

Références. *Somniosus brevipinna*, GARMAN 1913, pl. 15, fig. 2 (dents); *Somniosus microcephalus*, GARMAN 1913, pl. 15, fig. 5 (dents); BIGELOW et SCHROEDER 1948, fig. 100, p. 577 (dents); BIGELOW et SCHROEDER 1957, pl. 3 (dents); CASIER 1961, pp. 29-30, fig. 15 (descr. fig. dents).

Espèce non vue. Les dents inférieures sont au nombre de 50 à 52 en tout. Elles sont hautes ou très hautes; le chevauchement intéresse les trois quarts de la hauteur de la racine; la couronne est couchée. Le tablier est très long et saillant, en pointe triangulaire fine; il est flanqué de deux gros f.l.e. Le bord inférieur de la racine

est arrondi et encoché, quelquefois très profondément (sur la moitié de sa hauteur). La face interne montre un reste de luette, mais large et peu en relief; les f.l.i. sont très développés, l'infundibulum encore plus; les faces interne et basilaire de la racine se confondent. Les dents supérieures sont au nombre de 48 à 52 en tout, sans chevauchement; elles sont peu inclinées, trapues, à tablier peu en relief, ou bien étroites, à tablier saillant et étroit dont le relief se prolonge sur la base de la couronne. La face basilaire de la racine est rectangulaire et montre un gros infundibulum suivi d'un sillon. Ces dents supérieures rappellent les supérieures latérales de *Centroscymnus coelolepis*, mais leur couronne est moins inclinée et le tablier plus étroit.

La forme des dents de ce *Somniosus* semble assez variable.

Un troisième *Somniosus*, non nommé, serait présent dans le proche Atlantique selon BIGELOW et SCHROEDER (1957, p. 120 et fig. 15 E) : c'est le « *Somniosus rostratus* » décrit par CAPELLO (1870). Il se rapprocherait de *S. microcephalus*; ses dents inférieures ont les couronnes couchées.

Genre *SCYMNORHINUS* Bonaparte 1846

Scymnorhinus licha (Bonnaterre) 1788 (Fig. 20 et 21)

Références. *Dalatias licha*, BIGELOW et SCHROEDER 1948, fig. 96 F-H et 97, pp. 502 et 503 (dents et denture); GARRICK 1960, fig. 8 E-H (dents

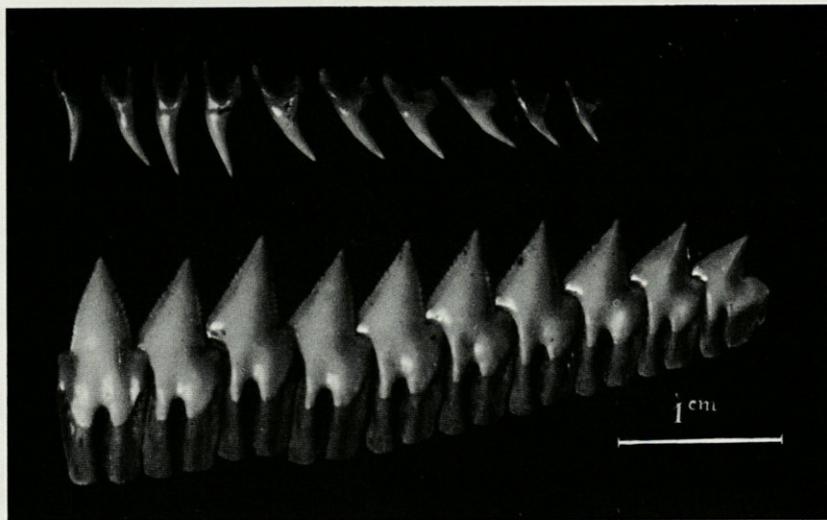


FIG. 20. — *Scymnorhinus licha*, individu de 7 kg, séries dentaires supérieure et inférieure gauche.

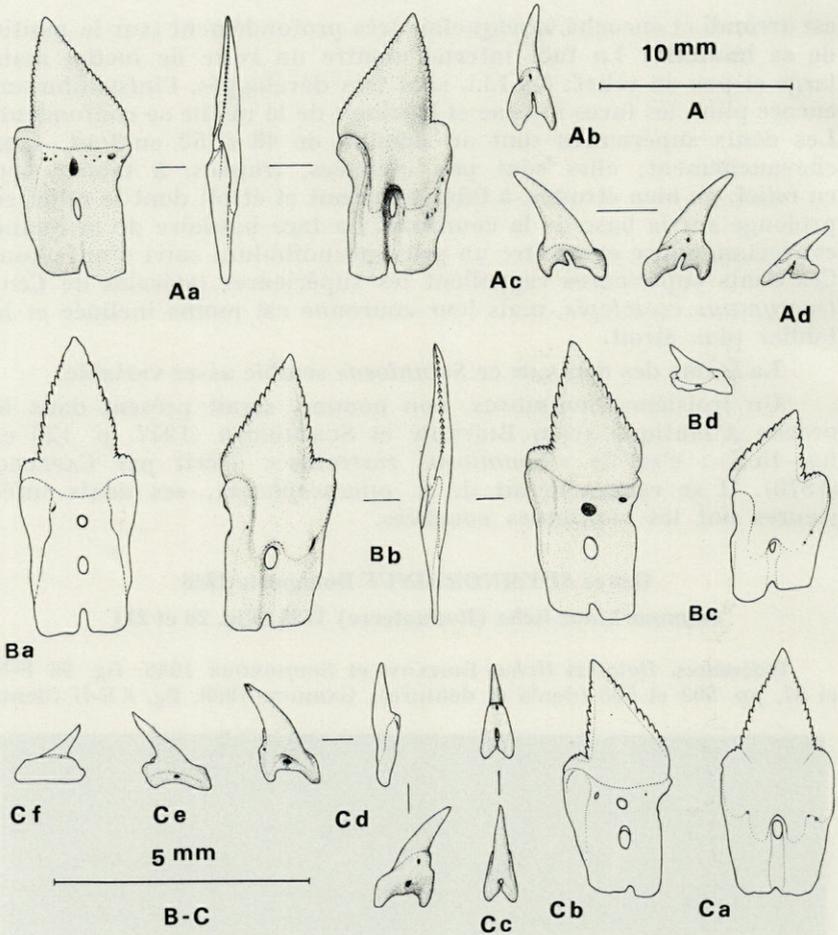


FIG. 21. — *Scymnorhinus licha*. A : individu de 7 kg, a, 3^e dent inférieure; b, 1^{re} dent supérieure; c, 4^e dent supérieure; d, 8^e dent supérieure. — B : femelle de 42 cm de long, a, dent symphysaire inférieure; b, 4^e dent inférieure; c, 8^e dent inférieure; d, dent commissurale supérieure. — C : mâle de 35 cm de long, a, symphysaire inférieure; b, 3^e dent inférieure; c, symphysaire supérieure (présence anormale); d, 4^e dent supérieure; e, 7^e dent supérieure; f, 8^e dent supérieure (commissurale).

et denture); *Scymnorhinus licha*, CASIER 1961, pp. 19-23, fig. 7-9 (descr. fig. dents).

Matériel. Mâchoires de deux mâles de 35 et 42 cm de longueur totale, et d'une femelle de 42 cm de long, provenant des chalutiers de Sète; mâchoire d'un individu de 7 kg, pêché au large des côtes du Rio de Oro, entre le cap Juby et le cap Bojador, par 27° 35' N et 400 à 600 m de fond.

DESCRIPTION.

Dents inférieures. Il y a une dent symphysaire et 9 (ou 8) dents de chaque côté. Le tranchant est fortement dentelé; les dentelures sont moins nombreuses chez les jeunes. Le tablier est très plat, difficile à délimiter chez les jeunes, plus net et à relief plus marqué chez l'adulte. Il est bilobé, le lobe symphyséal est plus étroit et plus en relief. La dépression externe est délimitée par une arête peu visible chez les jeunes, mais très nette et très aiguë chez l'adulte, limitant le long du tablier une gouttière où s'ouvrent des petits f.l.e.; les autres f.l.e. débouchent sous le tablier qu'ils peuvent encocher. La face externe de la racine présente un profond sillon, créant l'ouverture en boutonnière, au sommet duquel s'ouvre le f.m.e.; ce dernier est quelquefois visible de la face interne, à travers la boutonnière. Celle-ci est plus étroite chez l'adulte.

Sur la face interne, la limite inférieure de l'émail est droite ou, le plus souvent, un peu convexe. Vue de profil, la couronne est faiblement renflée à sa base chez les jeunes, elle est au contraire un peu déprimée chez l'adulte. La racine est plane; on devine la limite des faces interne et basilaire chez les jeunes, elles sont parfaitement confondues chez l'adulte. Les f.l.i. sont généralement présents, souvent dédoublés, mais toujours très petits. Le rebord de la dépression interne est un peu en relief, surtout vers le haut de la racine.

Dents supérieures. Il y a 8 (ou 9) dents de chaque côté et parfois une dent réduite sur la symphyse (fig. 21 Cc). La face externe de la couronne est bombée, mais s'aplanit vers la base. Le tranchant a régressé; il est visible seulement près de la pointe; celle-ci est faiblement déjetée vers l'extérieur. Le tablier, mal délimité, court et bifide, forme un petit bourrelet transversal à la base de la couronne. Les f.l.e., lorsqu'ils sont présents, s'ouvrent sous ou aux extrémités du tablier; le foramen visible sur le côté commissural est un f.l.i. Vues par la face interne, la couronne et la racine sont dissymétriques et comme écrasées obliquement. La face basilaire de la racine est plane ou concave; seule la moitié commissurale de la protubérance interne est saillante. La disposition des foramens axiaux est variable; normalement le f.m.e. est situé sur la face basilaire mais on peut le trouver sur la face externe de dents latérales; on peut même avoir un infundibulum suivi d'un sillon.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

Cette espèce présente, semble-t-il, une forme remarquablement constante; les seules variations individuelles notées concernent la

plus ou moins grande largeur des dents, variations qui s'observent chez tous les Squalidés.

Parmi les Squalidés étudiés, le *S. licha* se distingue très nettement par les caractères indiqués sur le tableau 1. Les dents supérieures ressemblent à celles de *Somniosus rostratus* mais l'absence de tranchant et la forme large de la racine les en séparent.

Genre *ISISTIUS* Gill 1864

Isistius brasiliensis (Quoy et Gaimard) 1824

Références. *Isistius brasiliensis*, BIGELOW et SCHROEDER 1948, fig. 99, p. 510 (denture). Voir aussi CASIER 1961, pp. 23-27, fig. 10-13 : l'espèce fossile décrite est très proche de *I. brasiliensis*.

Espèce non vue. Elle atteindrait la zone étudiée car elle fut signalée au cap Vert. Les dents supérieures semblent comparables à celles de *Scymnorhinus licha*. Les dents inférieures sont extrêmement comprimées. Elles ont de nombreux caractères communs avec celles de *S. licha*. Ce sont des dents larges à couronne droite, à tablier plat, bilobé et court; elles ont une ouverture en boutonnière et les faces interne et basilaire de la racine confondues. Cependant elles s'en distinguent bien par l'absence totale de talon commissural et par le fait que la dentelure du tranchant est très faible ou nulle.

Genre *SQUALIOLUS* Smith et Radcliffe 1912

Une espèce de ce genre est connue du proche Atlantique, c'est *Squaliolus sarmenti* Noronha 1926, mais je ne l'ai pas vue. Son auteur n'en figure pas les dents. Cependant les dessins de SMITH et RADCLIFFE (1912 pl. 54) de *Squaliolus laticaudus*, et un *Squaliolus* fossile semblable ont permis de faire figurer ce genre sur le tableau de détermination des dents inférieures.

Sous-famille des ECHINORHININÉS

Genre *ECHINORHINUS* Blainville 1816

Echinorhinus brucus (Bonnaterre) 1788

Références. *Echinorhinus spinosus*, LOZANO REY 1928, fig. 162, p. 486 (mâchoires et dents); CASIER 1961, pp. 31-32, fig. 16 (descr. fig. dents); *Echinorhinus brucus*, BIGELOW et SCHROEDER 1948, fig. 102 D-F p. 528 (denture et dents).

Espèce non vue. Il n'y a pas de dimorphisme entre les deux mâchoires ni de chevauchement. Les dents sont larges et comprimées, à couronne couchée, sans tablier. La couronne présente, de chaque côté, une ou deux fortes pointes horizontales (et divergentes); ces pointes accessoires semblent réduites ou nulles chez les jeunes. La face interne de la racine est quasi nulle, la face basilaire plane; il y a un petit infundibulum suivi d'un sillon. Ces dents ressemblent presque autant à des dents d'*Hexanchidae* qu'à des dents de *Squalidae*.

IV. — CONCLUSIONS

Plusieurs caractères utilisés par les zoologistes sont apparus inutilisables. La présence ou l'absence de dent symphysaire est une question de définition; sa forme symétrique dépend de la forme de l'ensemble des dents en général, mais elle peut être aussi due à une anomalie. La dentelure du tranchant dépend de l'âge, de la taille de la dent ainsi que de la loupe utilisée, car évidemment tous les degrés sont possibles. D'autres caractères se sont révélés très utiles; ils ont été exposés plus haut et résumés sur le tableau I. Ce sont particulièrement les caractères de la racine, ses foramens internes et la forme et l'importance des dépressions dues au chevauchement.

Chaque fois que le matériel a été suffisamment abondant, on a pu noter des variations dans la forme des dents au cours de la croissance, variations d'importance inégale selon l'espèce. C'est un phénomène connu; mais il semble qu'en général on le sous-estime. Cette évolution morphologique peut aider à comprendre l'évolution du groupe, mais elle interdit d'opposer deux individus n'étant pas au même stade de croissance.

Le dimorphisme sexuel de la denture semble, contrairement à ce que dit CADENAT (1960 p. 321), être assez général chez les Requins bien que peu marqué. Nous l'avons noté ici chez des *Squalus*, *Centrophorus*, *Deania* et *Centroscymnus*. Pour certaines espèces il ne m'est pas possible, faute de matériel suffisant, d'affirmer qu'il y soit absent. Comme chez les autres Sélaciens, les jeunes mâles sont semblables aux femelles. Chez les Squalidés le mâle adulte peut se distinguer par ses dents inférieures à couronne moins inclinée, et quelquefois par un plus haut degré d'évolution des dents supérieures. Cette possibilité de dimorphisme sexuel doit toujours être présente à l'esprit.

En étudiant les *Centrophorus granulosus* il a été constaté d'importantes variations que l'on peut interpréter comme intra-

spécifiques et reflétant un découpage en populations distinctes. Cette espèce serait polytypique. Une telle éventualité est à étudier chez les autres espèces.

La distinction des espèces entre elles d'après les dents est en général réalisable; certaines déterminations sont cependant très délicates. Lorsque l'on regarde l'ensemble des Squalidés, des affinités apparaissent nettement. Les *Squalus*, par leur allure plus primitive, sont bien isolés des autres Squalidés. Les *Centrophorus* et les *Deania* ne peuvent être dissociés et la forme de leurs dents dérive clairement de celle des *Squalus*. Les *Centroscymnus* et *Scymnodon* forment un troisième groupe assez homogène; il s'aligne à la suite des deux précédents. Les Scymnorhininés, du moins ceux vus ici, forment un ensemble d'une homogénéité relative, caractérisé surtout par un haut degré d'évolution des dents; cet ensemble se relie aux Squalinés, et plus précisément à la forme de dents des *Centrophorus*, par les *Somniosus*. Les *Oxynotus* et les *Etmopterus* sont plus isolés; les premiers montrent un parallélisme surtout net avec les *Centroscymnus*, les seconds avec les Scymnorhininés essentiellement. Le genre *Centroscyllium* se relie aux *Etmopterus*. Quant au genre *Echinorhinus* il est tout à fait aberrant.

Ceci nous montre que la morphologie des dents peut être largement utilisée dans la systématique et l'étude de l'évolution de cette famille.

Tous mes remerciements vont à MM Marc BONNET et surtout Claude MAURIN (Institut des Pêches maritimes), qui m'ont fourni la plus grande partie du matériel étudié ici et ont bien voulu relire mon manuscrit.

RÉSUMÉ

Cette étude a pour but d'aider la détermination spécifique des dents des *Squalidae*. Plusieurs caractères utilisés par les zoologistes, notamment la dentelure du tranchant et l'inclinaison des couronnes, se sont révélés peu utilisables. D'autres, concernant surtout la morphologie de la racine, sont très utiles. Treize espèces, dont les plus fréquentes, sont décrites. On y note d'importantes variations intraspécifiques, notamment en fonction de l'âge, et souvent un dimorphisme sexuel de la denture. Néanmoins, la morphologie des dents permet une étude systématique.

SUMMARY

This study is done with the intention of helping the specific determination of *Squalidae's* teeth. Several characters used by zoologists, especially the serration of the edge and the degree of obliquity of the crowns turned out to be not very useful. Others, concerning especially the morphology of the roots are of great value. Thirteen species, among them the most frequent are described. Important intraspecific variations are noticed in them, especially according to the age, and often a sexual dimorphism of the teeth is evident. Nevertheless, the morphology of teeth allows a systematic study.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit soll die spezifische Bestimmung der Zähne von *Squalidae* erleichtern. Mehrere Merkmale, die von Zoologen benützt werden, besonders die Auszackung der Schneide und die Schrägheit der Kronen, haben sich als unbrauchbar erwiesen. Andere Merkmale, hauptsächlich die Morphologie der Wurzel, haben sich als sehr nützlich erwiesen. Dreizehn Arten, darunter die häufigsten, sind hier beschrieben. Man bemerkt eine beträchtliche intraspezifische Variation, besonders in Abhängigkeit vom Alter, und oft einen Sexualdimorphismus des Gebisses. Trotzdem erlaubt die Zahn-Morphologie eine systematische Untersuchung.

BIBLIOGRAPHIE

Pour une bibliographie plus complète des Squalidés, voir BIGELOW et SCHROEDER, 1957.

BIGELOW, H.W. et W.C. SCHROEDER, 1948. Sharks, in : Fishes of the western North Atlantic, part 1. *Mem. Sears Fdn mar. Res.* 1 : 59-546.

BIGELOW, H.W. et W.C. SCHROEDER, 1957. A study of the sharks of the suborder *Squaloidea*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 117 (1) : 1-150.

BIGELOW, H.W., W.C. SCHROEDER et S. SPRINGER, 1953. New and little known sharks from the Atlantic and from the Gulf of Mexico. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 109 (3) : 213-276.

- BUEN, F. de, 1959. Notas preliminares sobre la fauna marina preabismal de Chile, con descripción de una familia de rayas, dos generos y siete especies nuevos. *Boln Mus. nac. Hist. nat. Chile*, 27 (1957-1959) : 173-201.
- BUEN, F. de, 1960. Tiburones, Rayas y Quimeras en la estacion de biología marina de Montemar, Chile. *Revta Biol. mar.*, 10 (1, 2 & 3) : 3-50.
- CADENAT, J., 1959. Notes d'Ichthyologie ouest-africaine, XXII. *Centrophorus lusitanicus* Bocage & Capello 1864 (Sélacien *Squalidae*) espèce valable différente de *C. granulosus*. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, ser. A, 21 (2) : 743-747.
- CADENAT, J., 1960. Notes d'Ichthyologie ouest-africaine, XXVIII. *Deania cremouxi* sp. nov. des côtes du Sénégal. *Bull. Inst. fr. Afr. Noire*, ser. A, 22 (1) : 312-330.
- CASIER, E., 1947a. Constitution et évolution de la racine dentaire des *Euselachii*. I. Note préliminaire. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 23 (13) : 1-15.
- CASIER, E., 1947b. Constitution et évolution de la racine dentaire des *Euselachii*. II. Etude comparative des types. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 23 (14) : 1-32.
- CASIER, E., 1947c. Constitution et évolution de la racine dentaire des *Euselachii*. III. Evolution des principaux caractères morphologiques et conclusion. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 23 (15) : 1-45.
- CASIER, E., 1961. Transformation des systèmes de fixation et de vascularisation dentaire dans l'évolution des sélaciens du sous-ordre des Squaliformes. *Mem. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 2° ser. 65 : 1-61.
- GARMAN, S., 1913. The Plagiostoma (Sharks, Skates and Rays). *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, 36 : 1-515.
- GARRICK, J.A.F., 1959a. Studies on New Zealand Elasmobranchii. Part VII. The identity of specimens of *Centrophorus* from New Zealand. *Trans. R. Soc. N. Z.*, 86 (1 & 2) : 127-141.
- GARRICK, J.A.F., 1959b. Studies on New Zealand Elasmobranchii. Part VIII. Two northern hemisphere species of *Centroscyrnus* in New Zealand. *Trans. R. Soc. N. Z.*, 87 (1 & 2) : 75-89.
- GARRICK, J.A.F., 1960a. Studies on New Zealand Elasmobranchii. Part XI. Squaloid of the genera *Deania*, *Etmopterus*, *Oxyotus* and *Dalatias* in New Zealand waters. *Trans. R. Soc. N. Z.*, 88 (3) : 488-517.
- GARRICK, J.A.F., 1960b. Studies on New Zealand Elasmobranchii. Part XII. The species of *Squalus* from New Zealand and Australia; and a general account and key to the New Zealand Squaloidea. *Trans. R. Soc. N. Z.*, 88 (3) : 519-557.
- LOZANO REY, L., 1928. Peces, t. I in : Fauna iberica, 691 p., 20 pl. *Museo nacional de Ciencias naturales, Madrid*.
- MAUL, G.E., 1955. Five species of rare sharks new from Madeira including two new to science. *Notul. nat.*, 279 : 1-13.

- MAURIN, C., 1968. Ecologie ichthyologique des fonds chalutables atlantiques (de la baie ibéro-marocaine à la Mauritanie) et de la Méditerranée occidentale. *Revue trav. inst. Pêch. marit.*, 33 (1) : 1-147.
- MAURIN, Cl. et M. BONNET, 1969. Les poissons capturés par la « Thalassa » au large des côtes nord-ouest africaines (1962 et 1968). Première partie : poissons cartilagineux, sélaciens (à paraître).
- NORONHA, A.C. di, 1926. A new species of deep water shark (*Squaliolus sarmentii*) from Madeira. *Ann. Carneg. Mus.*, 26 (1925-1926) : 385-389.
- TORTONESE, E., 1956. Leptocardia, Ciclostomata, Selachii, in : Fauna d'Italia, 332 p. Ed. Calderini, Bologna.
- VAILLANT, L., 1888. Poissons, in : Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman », 406 p., éd. Masson, Paris.

Reçu le 24 octobre 1969

TRIPTERYGION TRIPTERONOTUS (Risso, 1810)
UND TRIPTERYGION XANTHOSOMA N. SP.
EINE ÖKOLOGISCHE SPEZIATION
[PISCES, TELEOSTEI]

von Claus Dieter ZANDER und Armin HEYMER
Zoologisches Institut und Museum der Universität,
Hamburg 13, Deutschland
Laboratoire d'Ecologie Générale, 91 - Brunoy, France
et Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

INHALTSÜBERSICHT

I. Einleitung	364
II. Untersuchtetes Material	365
III. Morphologie von <i>Tripterygion xanthosoma n. sp.</i> im Vergleich mit anderen Arten dieser Gattung, insbesondere mit <i>T. tripteronotus</i>	365
1. Diagnose	365
2. Äußere Morphologie	366
3. Meristische Merkmale	370
4. Färbung	376
IV. Ökologie und Verhalten von <i>Tripterygion xanthosoma n. sp.</i> im Vergleich zu <i>T. tripteronotus</i> und <i>T. minor</i>	379
V. Gedanken zur Evolution von <i>Tripterygion xanthosoma n. sp.</i> und <i>T. tripteronotus</i>	386
Zusammenfassung	390
Résumé	391
Summary	392
Literatur	393

I. — EINLEITUNG

Von der weltweit verbreiteten Fischgattung *Tripterygion* (*Blenioidei*, *Tripterygiidae*) waren im europäischen Mittelmeer bisher drei Arten bekannt. *Tripterygion tripteronotus* (Risso, 1810) (Synonym: *Tripterygium nasus*) ist nicht nur im ganzen Mittelmeer, sondern auch an den Kanarischen Inseln und der Insel Madeira im Atlantik gefunden worden (STEINITZ, 1949). *T. minor* Kolombatovic, 1892, bisher nur an der dalmatinischen und italienischen Westküste und in Banyuls-sur-Mer nachgewiesen, wurde erst von ABEL (1959) als gute Art anerkannt, die sich neben anderen Merkmalen auch in ihrer Lebensweise in sehr lichtarmen Biotopen von *T. tripteronotus* unterscheidet, der nahe der Wasseroberfläche lebt. Demgegenüber wurde *T. melanurus*, von GUICHENOT, 1850 in Algier entdeckt, nur als besondere Form des *T. tripteronotus* angesehen, die einen deutlichen schwarzen Schwanzstiefleck aufweist. Es war wiederum ABEL (1959), der diese Auffassung bezweifelte, als er in Banyuls-sur-Mer (Frankreich) neben normal gefärbten *tripteronotus* auch Tiere mit dieser auffälligen Zeichnung fing. An ihnen konnte er hinsichtlich einiger Merkmale teils Gemeinsamkeiten mit *tripteronotus*, teils solche mit *minor* feststellen; ABEL wollte diese Tiere daher *melanurus* zurechnen. Ein Vergleich der Beschreibung und der Abbildungen ABEL's mit der Erstbeschreibung GUICHENOT's (1850) und besonders dessen ausgezeichneten Farbtafel läßt allerdings Zweifel an der Identität der Abel'schen Form mit *melanurus* aufkommen, zumal ABEL den Typus nicht kannte. Diese Frage konnte entschieden werden, als wir im Sommer 1969 in Banyuls-sur-Mer (Frankreich) eine große Anzahl dieser fraglichen Fische sammelten, welche von HEYMER bereits im Sommer 1967 dort *in situ* entdeckt und nach Färbung und Vorkommen nicht *tripteronotus* entsprachen. Zum Vergleich sammelten wir auch eine Anzahl von *tripteronotus*, welche durch Material einer Nordafrikareise im Sommer 1968 ergänzt wurde (ZANDER, 1969). Wir stellten dabei fest, daß es sich bei den Tieren mit Schwanzstiefleck um eine neue Art handelt, die wir *Tripterygion xanthosoma* ⁽¹⁾ nennen, da die ♂♂ während der Fortpflanzungszeit eine leuchtend gelbe Färbung des Körpers und der Flossen zeigen.

Unseren herzlichen Dank möchten wir dem Direktor des Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer, Herrn Prof. Dr. P. DRACH, aussprechen, der uns an seinem Institut einen Arbeitsplatz gewährte, unsere Arbeit mit

(1) Griechisch : ξανθος = gelb, το σωμα = Körper.

Interesse verfolgte und uns in jeder Hinsicht unterstützte. Für weiteres Entgegenkommen und insbesondere technische Hilfe danken wir den Herren Dr. J. GUILLE, Dr. G. JACQUES, J. MABIT, Dr. J. PANOUSE, Dr. J. SOYER und Dr. J. THEODOR. Dank gebührt auch den Herren Prof. Dr. J. GUIBE, Dr. J.C. HUREAU und Prof. Dr. Th. MONOD für vielseitige Hinweise und Ausleihe von Typenmaterial aus dem Pariser Nationalmuseum. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für einen Reisekostenzuschuß an den erstgenannten Autor.

II. — UNTERSUCHTES MATERIAL

T. xanthosoma : 59 Exemplare (46 ♂♂, 13 ♀♀); Typus 1 ♂ ZMH (= Zoologisches Museum Hamburg) 4238, Mittelmeer, Banyuls-sur-Mer/Frankreich; Paratypen 2 ♂♂ ZMH 4239, ebenda und 2 ♂♂, 1 ♀ ZMH 4240 ebenda; 50 ♂♂, 11 ♀♀ ebenda; 1 ♀ Ain Gazela, 78 km W Tobruk/Libyen.

T. tripteronotus : 118 Exemplare (57 ♂♂, 59 ♀♀, 2 juv.); 37 ♂♂, 35 ♀♀ Banyuls-sur-Mer/Frankreich; 2 ♀♀ Ain Gazela/Libyen; 2 ♂♂, 2 ♀♀, 1 juv. Kelibia/Tunesien; 5 ♂♂, 4 ♀♀ Tabarka/Tunesien; 2 ♂♂, 7 ♀♀ Annaba/Algerien; 5 ♂♂, 2 ♀♀, 1 juv. Berard, 55 km SW Algier/Algerien; 1 ♂, 3 ♀♀ Kristel, 16 km NO Oran/Algerien; 4 ♂♂, 1 ♀ Cabo Negro bei Mdiq, 14 km NO Tetuan/Marokko; 1 ♂, ♀♀ Calpe, 60 km N Alicante/ Spanien.

T. minor : 1 ♂, 2 ♀♀ Banyuls-sur-Mer/Frankreich.

T. melanurus : 1 ♀ ZMH 2472 Silifke/Türkei; 2 ♂♂ ZMH 2866 ebenda.

III. — MORPHOLOGIE VON *TRIPTERYGION XANTHOSOMA* N. SP. IM VERGLEICH MIT ANDEREN ARTEN DIESER GATTUNG, INSBESONDERE MIT *T. TRIPTERONOTUS*

1. DIAGNOSE.

T. xanthosoma n. sp. unterscheidet sich von den drei anderen *Tripterygion*-Arten des Mittelmeeres besonders auffällig zur Fortpflanzungszeit, wenn die ♂♂ neben der schwarzen Kopfmaske einen leuchtend gelben Körper zeigen (Abb. 12); die ♂♂ der drei

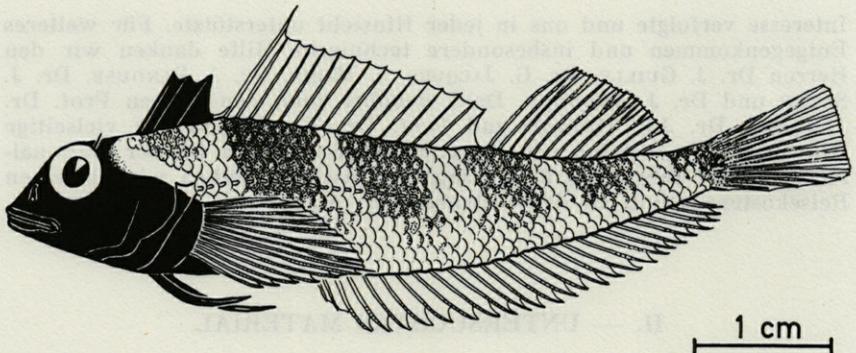


ABB. 1. — *Tripterygion xanthosoma* n. sp., Typus ZMH 4238.

anderen Arten sind während dieser Periode rot gefärbt. Von allen vier Arten besitzt *xanthosoma* die höchste Zahl an Doralis- und Analisstrahlen sowie an Schuppen in Längs- und Querreihe. Eine zeichnerische Wiedergabe des Typus erfolgt in Abb. 1.

TABELLE 1
Meristische Merkmale der Typen von *T. xanthosoma*.

ZMH	♂/♀	Ttl.	Kopfl.	Höhe	DFZ	AFZ	LI
4 238	♂	63,3	14,9	9,9	III/XVII/13	II:25	20/21
4 239	♂	66,1	14,4	10,3	III/XVII/13	II:26	21/21
"	♂	68,3	15,7	11,2	III/XVII/13	II:25	21/21
4 240	♂	65,8	16,9	9,9	III/XVII/13	II:24	20/21
"	♂	66,8	15,0	10,1	III/XVII/13	II:25	21/20
"	♀	55,2	14,0	9,4	III/XVII/12	II:25	21/19

2. ÄUSSERE MORPHOLOGIE.

Unterschiede in der Kopfgregion von *xanthosoma* und *tripteronotus* bestehen darin, daß bei ersterem weniger Kopfporen als bei *tripteronotus* zu finden sind; diese Feststellung betrifft vor allen Dingen die postorbitale Region (Abb. 2). Unmittelbar am hinteren Augenrand liegt eine Reihe von Poren, zwischen denen einige kurze Stacheln stehen; diese Reihe liegt bei *tripteronotus* auf einer wulstartigen Erhebung. Zwei weitere Poren der postorbitalen Region

sind bei dieser Art auf warzenförmigen Ausstülpungen, flankiert von kurzen Stacheln, zu finden, während solche bei *xanthosoma* nicht so deutlich ausgebildet werden (Abb. 2).

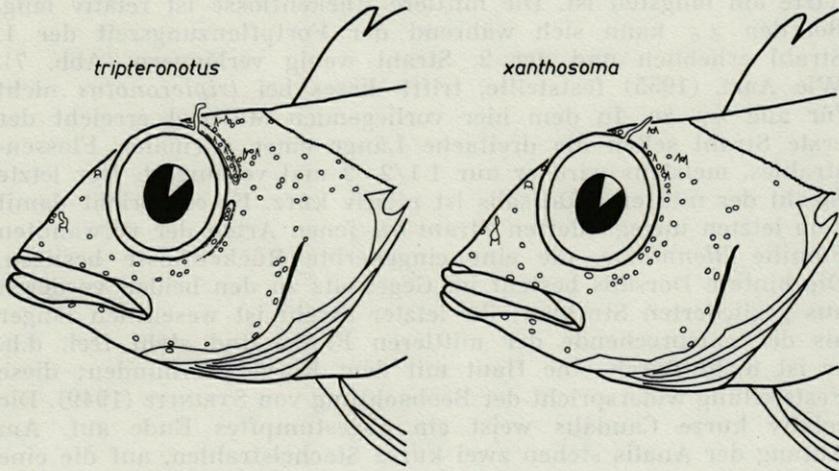


ABB. 2. — Verteilung der Poren des Kopfkansystems.
Répartition des pores du système des canaux céphaliques.

Die Augen beider Arten zeigen eine schwach elliptische Gestalt. An der Peripherie wird die Cornea von einer pigmentierten Haut in unregelmäßiger Form verdeckt. Die unteren Nasenlöcher sind etwas kaminartig ausgezogen und laufen an der Innenseite in die Nasaltentakel aus; die oberen Nasenlöcher zeigen dagegen keine oder bei einigen *tripteronotus* nur geringfügige Hervorhebung. Die Tentakel von Nase und Auge sind bei den meisten Tieren — sowohl bei *xanthosoma* als auch bei *tripteronotus* — einfach fadenförmiggestaltet (Abb. 3 f bzw. 3 l); es kommen aber auch lappenförmige oder mehrfach (bis vierfach) gefingerte Anhänge vor. Abb. 3 zeigt eine Auswahl der Variationsmöglichkeiten, wobei die Kombination von einfachen Nasaltentakeln mit einfachen oder komplizierten Orbitaltentakeln und umgekehrt möglich ist.

Die Lippen sind wulstig (Abb. 2), die Kiefer tragen eine große Zahl spitzer Zähne, die vorne am größten sind. GOEAU-BRISSENIERE (1951) gibt ungefähr 60 Stück für *tripteronotus* an.

Bei Tieren mit schwarzer Maskenzeichnung ist am ganzen Kopf beider Arten eine schwache Kutikularisierung zu erkennen.

Die Flossen von *xanthosoma* und *tripteronotus* unterscheiden sich in bezug auf ihre Form nicht voneinander. Die Dorsalis ist

dreigeteilt (Abb. 1), die ersten und zweiten Teilflossen sind jedoch an der Basis durch eine Flossenhaut miteinander verbunden, ebenso das Ende der zweiten Teilflosse mit dem Körper (Abb. 1). Die vordere Dorsalis besteht immer aus drei Strahlen, von denen der letzte am längsten ist. Die mittlere Rückenflosse ist relativ lang. Bei den ♂♂ kann sich während der Fortpflanzungszeit der 1. Strahl erheblich und der 2. Strahl wenig verlängern (Abb. 7). Wie ABEL (1955) feststellte, trifft dieses bei *tripteronotus* nicht für alle ♂♂ zu. In dem hier vorliegenden Material erreicht der erste Strahl selten die dreifache Länge eines normalen Flossenstrahles, meistens wird er nur $1\frac{1}{2}$ -2 mal verlängert. Der letzte Strahl der mittleren Dorsalis ist relativ kurz. Er entspricht damit dem letzten ungegliederten Strahl bei jenen Arten der verwandten Familie *Blenniidae*, die eine eingekerbte Rückenflosse besitzen. Die hintere Dorsalis besteht im Gegensatz zu den beiden vorderen aus gegliederten Strahlen; ihr letzter Strahl ist wesentlich länger als der entsprechende der mittleren Flosse und steht frei, d.h. er ist nicht durch eine Haut mit dem Körper verbunden; diese Feststellung widerspricht der Beobachtung von STEINITZ (1949). Die relativ kurze Caudalis weist ein abgestumpftes Ende auf. Am Anfang der Anals stehen zwei kurze Stachelstrahlen, auf die eine Reihe längerer gegliederter, unverzweigter Strahlen folgt. Letztere laufen zu kleinen Häkchen aus, da die Flossenhaut hier sehr tief eingeschnitten ist.

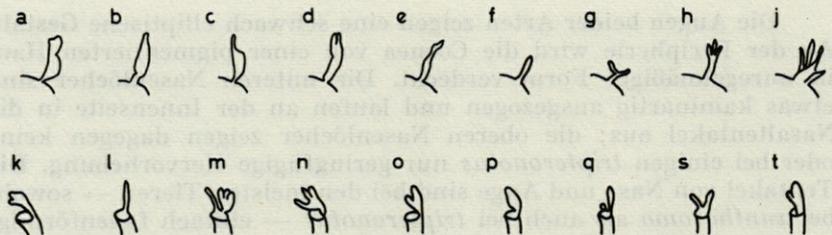


ABB. 3. — Gestalt der Orbital- (oben) und Nasaltentakel (unten) bei *tripteronotus* und *xanthosoma*; h-j und p-t wurden nur bei *tripteronotus* gefunden; e bzw. l waren bei beiden Arten am häufigsten zu verzeichnen.

Formes des tentacules orbitaux (en haut) et nasaux (en bas) chez les deux espèces; h-j et p-t ont été constatés uniquement chez *tripteronotus*; e et l sont les tentacules les plus fréquents chez les deux espèces.

Von den paarigen Flossen bestehen die Ventralia aus zwei langen schlanken Armen, die durch eine Haut nur so weit miteinander verbunden sind, daß der äußere Arm etwa zu $\frac{1}{4}$, der längere innere Arm etwa zu $\frac{3}{5}$ steht. Die äußere Teilflosse besteht aus einem sehr kurzen verbreiterten Stachelstrahl, der mit dem 2. — gegliederten — Strahl an der Basis verwachsen ist. Die

innere Teilflosse besteht nur aus einem gegliederten Strahl. Hinsichtlich des Stachelstrahles der Ventralflosse konnte somit die Angabe SVETOVIDOV's (1964) bestätigt werden, während er bei anderen Autoren bisher immer übersehen wurde. Die Pectoralia weisen 16 gegliederte Strahlen auf, die im oberen Teil meist verzweigt sind. Der oberste Strahl ist sehr kurz, während der 7. Strahl von unten alle anderen überragt und damit der Flosse zu seiner dreieckig-spitz ausgezogenen Gestalt verhilft. Die sieben unteren Lepidotrichen sind auch kräftiger als alle anderen und laufen in längere Häkchen aus, da die Flossenhaut dort tief eingekerbt ist. Sehr wahrscheinlich hat diese Flosse ebenso wie die Analis Festhaltefunktionen.

In Gegensatz zum Kopf weist der Körper von *xanthosoma* und *tripteronotus* eine fast vollständige Beschuppung auf. Die Grenze liegt etwas vor der 1. Dorsalis und läuft von dort schräg hinter den Ansatz der Pectoralia, von dort senkrecht abwärts und dann wieder schräg zum Ansatz der Analis (Abb. 1). Gerade dort befindet sich eine große Anzahl kleiner Schuppen, die das Auszählen der Schuppenquerreihe (Ltr) sehr erschweren (s. unten). Von dieser Grenze bis zur Basis der Caudalis werden überwiegend normale Ctenoid-Schuppen angetroffen. Nur die Seitenlinienschuppen weisen eine etwas abweichende Gestalt auf. Diejenigen der oberen Seitenlinie haben eine causal gerichtete röhrenartige Wölbung, während solche aus der unteren nur eine kleine Einkerbung am hinteren Rand zeigen.

Die obere Seitenlinie erstreckt sich vom Kiemendeckelende, leicht bogenförmig über die Pectoralia führend, über ca. 21 Schuppen bis zur Höhe des vorletzten Strahles der 2. Dorsalis; dort endet sie abrupt. Ungefähr 2-3 Schuppen vorher (nach STEINITZ, 1949 direkt unterhalb), aber zwei Schuppenreihen tiefer, beginnt die untere Seitenlinie, die erst unmittelbar vor der Caudalis endet (Abb. 1). Eine bogenförmige Verbindung beider Organe wurde im Gegensatz zu GOEAU-BRISSENIERE (1951) nicht bemerkt. Die obere Seitenlinie ist auch deutlich breiter als die untere. Beide Arten zeigen in diesem Merkmal keine Unterschiede.

In der Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane gleicht *xanthosoma* vollkommen *tripteronotus*, der in dieser Hinsicht von EGGERT (1931) beschrieben wurde.

Weitere genaue Beschreibungen der Morphologie von *tripteronotus* finden sich in den Arbeiten von EGGERT (1931), STEINITZ (1949), GOEAU-BRISSENIERE (1951) und ABEL (1955).

3. MERISTISCHE MERKMALE.

Während die Flossenstrahlzahl der Pectoralia mit 16 und die der Ventralia mit 1:2 bei *xanthosoma* und *tripteronotus* konstant ist, ergibt sich für die Dorsalis und die Analis jeweils eine größere Variabilität (Abb. 4 und Tabelle 2).

TABELLE 2
Variabilität der Flossenstrahlzahl von *Analis* und *Dorsalis*

Art	DFZ	AFZ	n
<i>xanthosoma</i> <i>tripteronotus</i>	III/XVI-XVIII/11-14	II:24-28	59
	III/XV-XVIII/11-13	II:23-26	118
<i>minor</i> <i>melanurus</i>	III/XV/11-12	II:22-23	3
	III/XIV-XV/11-12	II:23-25	3

Für die Flossenstrahlzahl von 2. und 3. Dorsalis sowie für die der gegliederten Analisstrahlen wurden bei *xanthosoma* und *tripteronotus* Mittelwert, mittlerer Fehler und Streuung berechnet und durch den t-Test jeweils auf Übereinstimmung überprüft; die Wahrscheinlichkeit wurde der Tafel PÄTAU's (1943) entnommen (Tabelle 3).

TABELLE 3
Vergleich und Signifikanz der Mittelwerte von Flossenstrahlen bei *xanthosoma* und *tripteronotus*.

Flosse	Art	$\bar{x} \pm m$	$\pm\sigma$	t	$n_1 + n_2 - 2$	P
2. Dorsalis	<i>xanthosoma</i>	16,95 0,09	0,68	8,82	175	< 0,0002
	<i>tripteronotus</i>	15,98 0,07	0,72			
3. Dorsalis	<i>xanthosoma</i>	12,31 0,10	0,73	3,55	175	< 0,0027
	<i>tripteronotus</i>	11,92 0,05	0,59			
Analis (gegliederte Strahlen)	<i>xanthosoma</i>	25,61 0,11	0,87	12,08	175	< 0,0002
	<i>tripteronotus</i>	24,04 0,06	0,69			

Aus Abb. 4 und Tabelle 3 geht klar hervor, daß die Flossenstrahlzahlen von *xanthosoma* höher sind als die von *tripteronotus*

und die jeweiligen Werte beider Arten signifikant gegeneinander abgesichert werden können.

Als weiteres meristisches Merkmal wurden die Schuppen der Längs- und Querreihe verwendet. Längs wurde diejenige Reihe

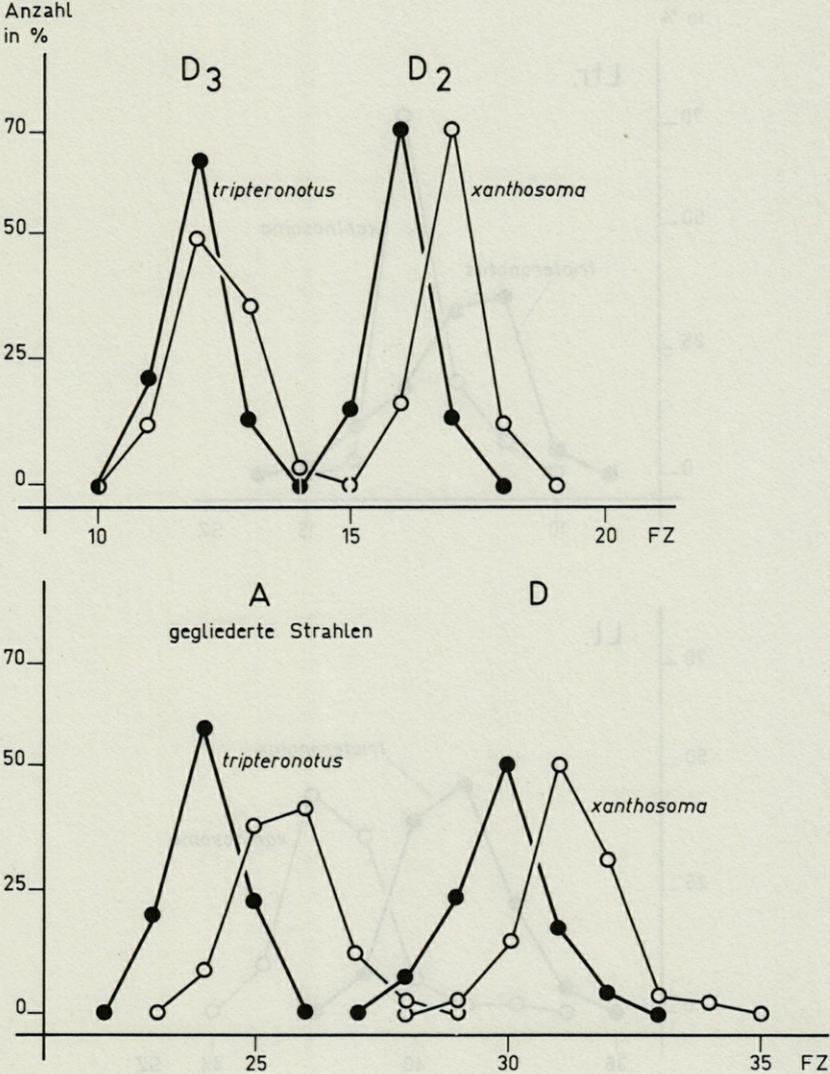


ABB. 4. — Anzahl der Flossenstrahlen bei *tripteronotus* und *xanthosoma*.
Nombre des rayons aux nageoires chez les deux espèces.

gezählt, die im vorderen Körperabschnitt die obere Seitenlinie verdeckt. Mit der Querreihe wurde am Anfang der Anals begonnen, da aber diese Region teilweise mit sehr kleinen Schüppchen besetzt ist, muß mit einer fehlerhaften Auszählung gerechnet werden;

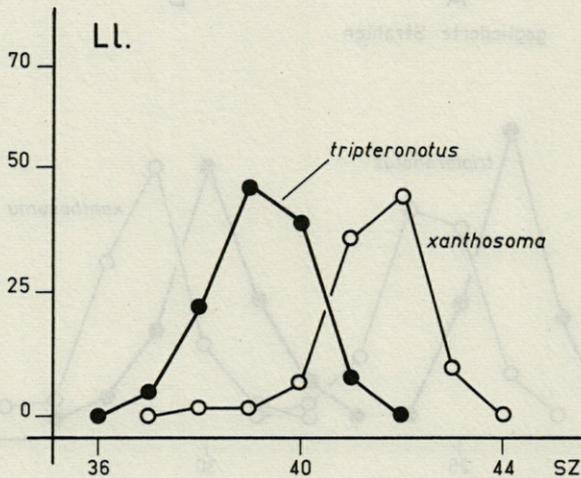
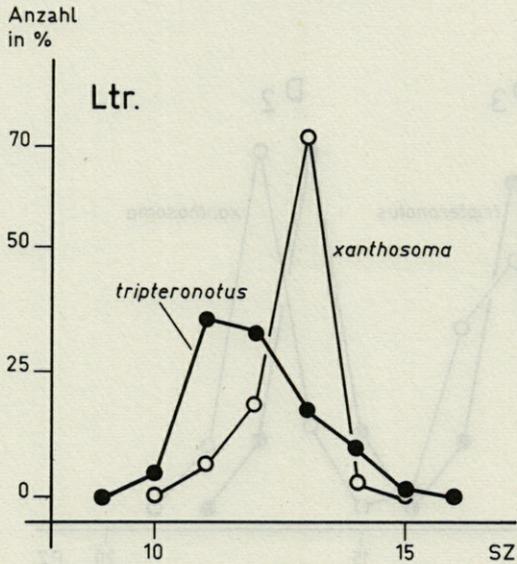


ABB. 5. — Anzahl der Schuppen bei *tripteronotus* und *xanthosoma*.
Nombre des écailles chez les deux espèces.

dieses Merkmal ist daher mit Vorbehalt zu betrachten. Eine Übersicht über die Variabilität ergibt sich aus Abb. 5 und Tabelle 4.

TABELLE 4
Variabilität der Schuppenzahlen.

Art	Ll	Ltr	n
<i>xanthosoma</i>	18-21/18-23	7-9/1/3-4	59
<i>tripteronotus</i>	17-22/16-20	6-9/1/3-4	117
<i>minor</i>	18-20/19-20	7/1/3	3
<i>melanurus</i>	18-19/18-19	6-7/1/2-3	3

In Tabelle 5 sind analog zu der Zahl der Flossenstrahlen für die Schuppenzahlen bei *xanthosoma* und *tripteronotus* die Mittelwerte auf signifikante Unterschiede geprüft worden. Während die Werte von Längs- und Querreihe bei *xanthosoma* höher sind, übertrifft *tripteronotus* die andere Art in geringerem Maße in der Zahl der oberen Seitenlinienschuppen. Alle Unterschiede konnten abgesichert werden.

TABELLE 5
Vergleich und Signifikanz der Mittelwerte von Schuppenzahlen bei *xanthosoma* und *tripteronotus*.

Schuppen	Art	$\bar{x} \pm m$	$\pm \sigma$	t	$n_1 + n_2 - 2$	P
Längsreihe	<i>xanthosoma</i>	41,83	0,12	16,88	174	< 0,0002
	<i>tripteronotus</i>	39,13	0,09			
Obere Seitenlinie	<i>xanthosoma</i>	20,22	0,09	4,85	174	< 0,0002
	<i>tripteronotus</i>	20,75	0,10			
Querreihe	<i>xanthosoma</i>	12,71	0,08	6,00	174	< 0,0002
	<i>tripteronotus</i>	11,93	0,10			

Ein von anderen Autoren herausgestellter Unterschied zwischen *tripteronotus* einerseits und *minor* und *melanurus* andererseits war die geringere Körpergröße der beiden letzten Arten. Allerdings gibt ABEL (1955) für *tripteronotus* einen Maximalwert von 56 mm an, so daß der Unterschied zu seinen *minor*-Exemplaren (50 mm) nicht allzu groß ist (ABEL, 1959). Bereits RISSO (1810) spricht

dagegen von 8 cm Körperlänge bei *tripteronotus*. Um Unterschiede zwischen *xanthosoma* und *tripteronotus* in dieser Hinsicht festzustellen, wurden jeweils die 20 größten ♂♂ und die 10 größten ♀♀ ausgewählt, deren Mittelwert berechnet und durch den t-Test miteinander verglichen (Tabelle 6).

TABELLE 6
Vergleich und Signifikanz der Totallänge von *xanthosoma* und *tripteronotus* (in mm).

Art	$x_1 - x_{20}$ (x_{10})	$\bar{x} \pm m$	$\pm\sigma$	t	$n_1 - n_2 - 2$	P
♂♂ <i>xanthosoma</i>	66,4 - 73,8	69,24 0,45	2,03	1,95	38	~ 0,06
<i>tripteronotus</i>	65,4 - 70,2	67,97 0,33	1,46			
♀♀ <i>xanthosoma</i>	54,2 - 68,9	59,83 1,58	5,01	0,36	18	~ 0,7
<i>tripteronotus</i>	55,8 - 64,2	58,94 1,77	5,60			

Aus diesem Vergleich ergibt sich, daß die Unterschiede zwischen *tripteronotus* und *xanthosoma* nicht signifikant sind, es ist aber zu erwarten, daß sich beide in diesem Merkmal von *minor* und *melanurus* deutlich abheben.

Auf ein weiteres Merkmal, welches die Arten *tripteronotus* und *minor* unterscheidet, machte ABEL (1959) aufmerksam. Er stellte fest, daß das Kopfprofil letzterer Art spitzer ausläuft als bei ersterer. Er maß dieses Merkmal in Winkelgraden, wobei er für *tripteronotus* auf einen Wert von 67°, bei *minor* auf 58° kam.

Unsere Messungen ergaben zwar höhere Zahlen als die von ABEL, dabei konnte aber festgestellt werden, daß sich *xanthosoma* in diesem Merkmal nicht von *tripteronotus* unterscheidet (Abb. 6 und Tabelle 7).

TABELLE 7
Vergleich der Kopfprofile der Tripterygion-Arten und Signifikanz zwischen *xanthosoma* und *tripteronotus* (in Winkelgraden).

Art	$x_1 - x_n$	$\bar{x} + m$	$\pm\sigma$	t	$n_1 + n_2 - 2$	P
<i>xanthosoma</i>	67 - 75	71,76 0,98	7,49	0,51	175	> 0,6
<i>tripteronotus</i>	67 - 83	72,39 0,74	8,01			
<i>minor</i>	61 - 65				$n = 3$	
<i>melanurus</i>	62 - 64				$n = 3$	

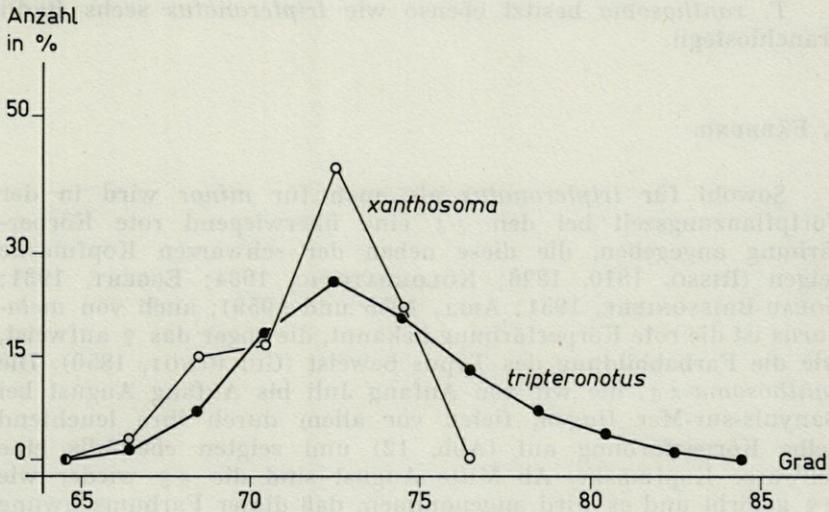


ABB. 6. — Winkel des Kopfprofils bei *tripteronotus* und *xanthosoma*.
Angle du profil céphalique chez les deux espèces.

Von den relativen Körpermaßen erwies sich nur der Augendurchmesser für eine Analyse von *xanthosoma* und *tripteronotus* lohnend, da die übrigen Merkmale wie Kopflänge und Körperhöhe bei beiden Arten weitgehend identisch sind. Es wurde der Quotient Augendurchmesser/Totallänge berechnet; obwohl dieses Verfahren von dem der meisten Systematiker, die den reziproken Wert verwenden, abweicht, halten wir die Verwendung eines solchen « Augenindex » für vorteilhaft, da er sich proportional — und nicht umgekehrt proportional — zur Augengröße verhält. Es wurden von beiden Arten je 20 Tiere berechnet. Tabelle 8 zeigt, daß *xanthosoma* signifikant größere Augen besitzt als *tripteronotus*. Dieser Unterschied wird als Folge der ökologischen Differenzierung beider Arten angesehen (s. unten).

TABELLE 8

Vergleich und Signifikanz des relativen Augendurchmessers (Augenindex) bei *xanthosoma* und *tripteronotus* (die Werte von x , m und σ in der Potenz 10^3 dargestellt).

Art	$x_1 - x_{20}$	$\bar{x} + m$	$\pm\sigma$	t	$n_1 + n_2 - 2$	P
<i>xanthosoma</i>	58 - 73	65,30	0,56	3,52	38	< 0,0002
<i>tripteronotus</i>	55 - 69	60,33	0,50	3,17		

T. xanthosoma besitzt ebenso wie *tripteronotus* sechs Radii branchiostegii.

4. FÄRBUNG.

Sowohl für *tripteronotus* als auch für *minor* wird in der Fortpflanzungszeit bei den ♂♂ eine überwiegend rote Körperfärbung angegeben, die diese neben der schwarzen Kopfmaske zeigen (RISSE, 1810, 1826; KOLOMBATOVIC, 1904; EGGERT, 1931; GOEAU-BRISONIERE, 1951; ABEL, 1955 und 1959); auch von *melanurus* ist die rote Körperfärbung bekannt, die sogar das ♀ aufweist, wie die Farbabbildung des Typus beweist (GUICHENOT, 1850). Die *xanthosoma*-♂♂, die wir von Anfang Juli bis Anfang August bei Banyuls-sur-Mer fingen, fielen vor allem durch ihre leuchtend gelbe Körperfärbung auf (Abb. 12) und zeigten ebenfalls eine schwarze Kopfmaske. Ab Mitte August sind die ♂♂ wieder wie ♀♀ gefärbt und es wird angenommen, daß dieser Farbumschwung mit dem Ende der Fortpflanzungszeit zusammenhängt. Es ist bemerkenswert, daß schon ABEL (1955) *xanthosoma*-♂♂ in Fortpflanzungstracht gesehen haben muß, da er schreibt: « ... doch dürfte die gelbe Variante viel seltener sein. Ich konnte bisher nur zwei Exemplare bei Rovinj fangen ». Mit *tripteronotus* gemeinsam — abweichend von den beiden anderen Arten — weisen solche ♂♂ fünf breite bräunlich-schwarze Querbinden auf, die von der Dorsal- bis fast zur Ventralseite reichen. Die 1. Dorsalis ist in der Fortpflanzungszeit bei *xanthosoma*-♂♂ im Gegensatz zu *tripteronotus* vollkommen schwarz gefärbt, während umgekehrt sich die schwarze Maske bei *tripteronotus* weiter auf den Ansatz der Pectoralia ausdehnt als bei *xanthosoma* (Abb. 7 und 12). Die Ventralia sind bei beiden Arten — evtl. die Spitzen auslassend — zur Fortpflanzungszeit schwarz.

Die 2. (außer dem verlängerten vorderen Strahl) und 3. Dorsalis leuchten bei *xanthosoma*-♂♂ orangegelb und sind an der Oberkante z. T. mit einem schwarzen Saum begrenzt. Auch Pectoralia, Caudalis und Analis sind gelb gefärbt, letztere ist zusätzlich mit einem weißbläulichen Saum versehen.

Die ♀♀ von *xanthosoma*, die eine hellbräunliche Grundfärbung zeigen, fallen durch den dunklen Schwanzfleck auf, der aus der 5. Querbinde entstanden ist (Abb. 7 und 12c). Dieses Merkmal veranlaßte bereits ABEL (1959), seine « dritte Art » *melanurus*, der ebenfalls einen deutlichen Schwanzstiefleck zeigt, zuzuordnen. Unserer Auffassung nach gehören die von ABEL in seinen Abbildungen 1 unten, 4, 5 und 6 wiedergegebenen Tiere allerdings eindeutig zu der von uns beschriebenen Art *xanthosoma*. Abgesehen vom Gesamt-

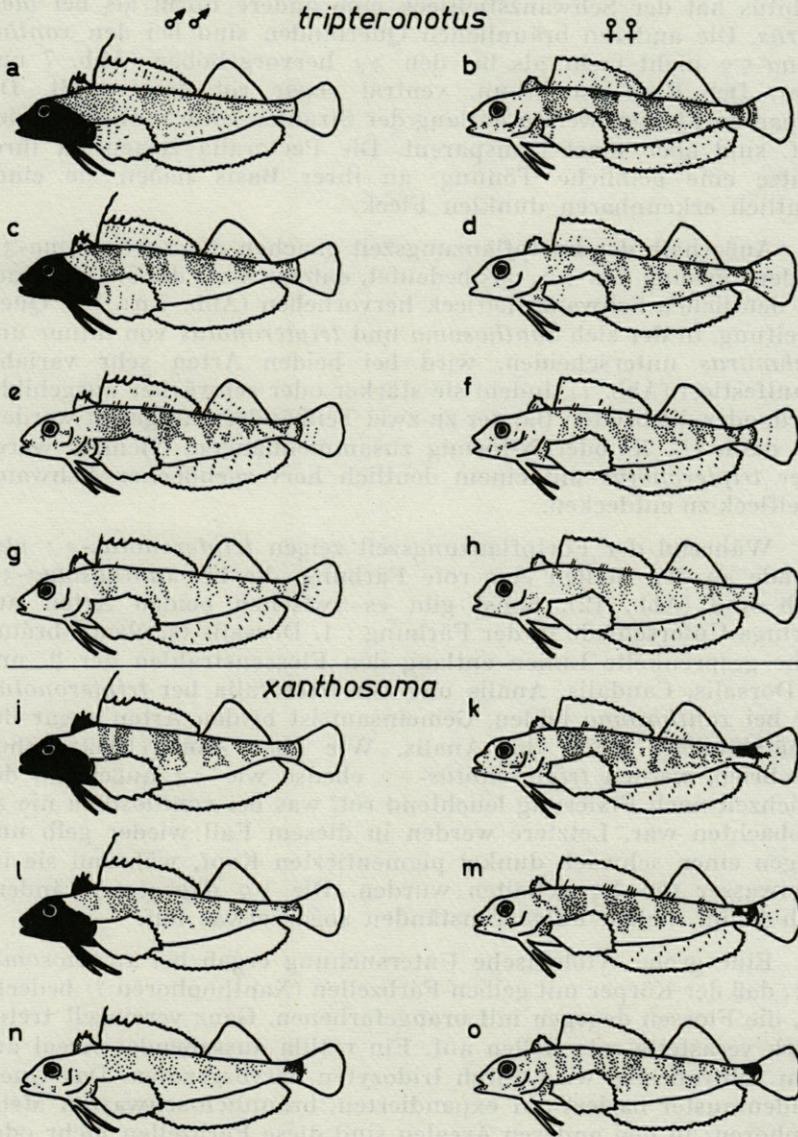


ABB. 7. — Variabilität der Melanophorenmuster von *tripteronotus* und *xanthosoma*; a-d und j-n aus Banyuls; e-f aus Mdiq, Marokko; g-h aus Kelibia, Tunesien; o aus Ain Gazela, Libyen.

Variabilité de la répartition des mélanophores chez les deux espèces; a-d et j-n en provenance de Banyuls; e-f de Mdiq, Maroc; g-h de Kelibia, Tunisie; o d'Ain Gazela, Libye.

habitus hat der Schwanzstieffleck eine andere Form als bei *melanurus*. Die anderen bräunlichen Querbinden sind bei den *xanthosoma*-♀♀ nicht mehr als bei den ♂♂ hervorgehoben (Abb. 7 und 12c). Der Kopf ist braun, ventral sogar rot gesprenkelt. Die unpaaren Flossen weisen entlang der Strahlen rotbräunliche Linien auf, sind aber sonst transparent. Die Pectoralia zeigen an ihrer Spitze eine gelbliche Tönung, an ihrer Basis haben sie einen deutlich erkennbaren dunklen Fleck.

Außerhalb der Fortpflanzungszeit gleichen die *xanthosoma*-♂♂ in der Färbung den ♀♀, das bedeutet, daß auch sie die 5. Querbinde als deutlichen Schwanzstieffleck hervorheben (Abb. 7 n). Die Querstreifung, in der sich *xanthosoma* und *tripteronotus* von *minor* und *melanurus* unterscheiden, wird bei beiden Arten sehr variabel manifestiert (Abb. 7), indem sie stärker oder schwächer ausgebildet wird, oder die breiten Bänder zu zwei Teilbändern aufgelöst werden, die dann U-, X- oder N-förmig zusammenhängen. Niemals waren aber *tripteronotus* mit einem deutlich hervorgehobenen Schwanzstieffleck zu entdecken.

Während der Fortpflanzungszeit zeigen *tripteronotus*-♂♂ also gerade an den Stellen eine rote Färbung, die bei *xanthosoma*-♂♂ gelb sind (Abb. 12). Sonst gibt es zwischen beiden Arten nur geringe Unterschiede in der Färbung: 1. Dorsalis (s. oben), bräunliche gesprenkelte Linien entlang den Flossenstrahlen der 2. und 3. Dorsalis, Caudalis, Analis und der Pectoralia bei *tripteronotus*, die bei *xanthosoma* fehlen. Gemeinsam ist beiden Arten sogar der weiß-bläuliche Saum der Analis. Wie aber ABEL (1959) schon beschrieb, werden *tripteronotus*-♀♀ ebenso wie ♂♂ außerhalb der Laichzeit nach Fixierung leuchtend rot, was bei *xanthosoma* nie zu beobachten war. Letztere werden in diesem Fall wieder gelb und zeigen einen schwach dunkel pigmentierten Kopf, während sie im Freiwasser für ♀♀ gehalten wurden. Die ♀♀ dagegen verändern sich kaum, hellen unter Umständen sogar etwas auf.

Eine grobe zytologische Untersuchung ergab bei *xanthosoma*-♂♂, daß der Körper mit gelben Farbzellen (Xanthophoren?) bedeckt ist, die Flossen dagegen mit orangefarbenen. Ganz vereinzelt treten stark verästelte rote Zellen auf. Ein rotlila aussehendes Areal auf dem Schwanzstiel wird durch Iridozyten hervorgerufen. Das Querbindenmuster basiert auf expandierten, bräunlich-schwarzen Melanophoren; in den anderen Arealen sind diese Farbzellen mehr oder weniger kontrahiert. Die ♀♀ von *xanthosoma* besitzen neben Melanophoren nur einige rote Farbzellen des verzweigten Types an der Kopfunterseite sowie an der Analis. Es wurden keine gelben Xanthophoren auf dem Körper festgestellt, ein Ergebnis, das nach Kenntnis der Verhältnisse bei *tripteronotus*-♀♀ überrascht (unten).

Die *tripteronotus*-♂♂ in Fortpflanzungstracht zeichnen sich neben dem Besitz normaler Melanophoren noch durch solche aus, deren schwarzes Zentrum von orange-roten Farbzellen umschlossen wird. Über den ganzen Körper verteilen sich zusammenhängende Massen roter Granula, die sehr wahrscheinlich aus eng aneinanderstoßenden und vergrößerten roten Zellen bestehen. Durch die Acetonprobe konnte dieser Farbstoff herausgelöst werden, so daß es sich nicht um ein Pterin, sondern evtl. um ein Carotinoid handeln muß (GOODRICH, HILL & ARRICK, 1941). In einer tiefer liegenden Schicht der Haut waren zusätzlich noch punktförmige (kontrahierte ?) rote Zellen zu finden. Analog den oben erwähnten « roten » Melanophoren gibt es nicht selten « Irido-Melanophoren », also solche schwarze Farbzellen, die an der Peripherie von Iridozyten umgeben sind. Die Rotfärbung der Flossen konnte mit den zur Verfügung stehenden Methoden nicht zellulär analysiert werden.

Bei den *tripteronotus*-♀♀ herrschen in den Zwischenquerbinden die roten und Irido-Melanophoren vor; erstere verursachen wohl auch die Rotfärbung der Tiere nach Fixierung, wenn der Farbstoff Gelegenheit erhält, aus den Zellen auszutreten. In den Querbändern sind erwartungsgemäß besonders die echten Melanophoren zu finden.

IV. — ÖKOLOGIE UND VERHALTEN VON *TRIPTERYGIUM XANTHOSOMA* IM VERGLEICH ZU *T. TRIPTERNOTUS* UND *T. MINOR*

Die relativ späte Entdeckung von *Tripterygion xanthosoma* dürfte wohl durch seine besonderen ökologischen Ansprüche bedingt sein. Die erste Begegnung mit diesem Fisch machten wir nicht am Felslitoral, sondern wir erkannten eines Tages beim Schnorcheln etwa 100 m von der Küste entfernt ein prächtig gelb gefärbtes ♂ am Rande einer *Posidonia-oceanica*-Wiese in 8,5 m Tiefe. Wir tauchten sofort hinunter, aber bei unserer Annäherung verschwand dieses ♂ in den bogenförmig stehenden dicken Wurzelstöcken des Seegrases, welches ein verzweigtes Kanalsystem bilden. Färbung und Vorkommen dieses einzelnen ♂ war alsbald Anlaß, nähere Untersuchungen vorzunehmen, zumal wir noch nie einen *tripteronotus* so weit vom Ufer entfernt in solcher Tiefe gesehen hatten. Es sollte sich bald herausstellen, daß dieser gelbe *Tripterygion xanthosoma* nicht selten ist, sich aber in einer vertikalen Verbreitung von *tripteronotus* stark unterscheidet. Unsere Freiwasseruntersu-

chungen beschränkten sich auf das Felslitoral an der katalanischen Küste bei Banyuls-sur-Mer. Eine sorgfältige Bestandsaufnahme ergab eine interessante vertikale Verbreitung.

Tripterygion tripteronotus bewohnt hier die obere Küstenzone von 0 bis 6 Meter Wassertiefe, ist aber in diesem Bereich nicht gleich häufig anzutreffen. Die größte Populationsdichte von territorialen ♂♂ in Fortpflanzungstracht konnte zwischen 0 und 2 m Tiefe festgestellt werden. Hier sitzen die ♂♂ an einem locker mit Algenbüscheln bewachsenen Hartbodensubstrat meist so dicht beisammen, daß die Reviergröße von etwa 1 m Durchmesser (ABEL, 1955) nur im äußersten Falle respektiert wird. Die Tiere waren in diesem Bereich sowohl an horizontalen als auch an schräg abfallenden, senkrechten oder leicht überhängenden Wänden gleich häufig zu finden, zumal in geringen Tiefen die Lichteinwirkung überall etwa gleich groß ist; nicht selten sitzen die Tiere sogar im direkten Sonnenlicht. Bereits vom Ufer aus sind die ♂♂ leicht

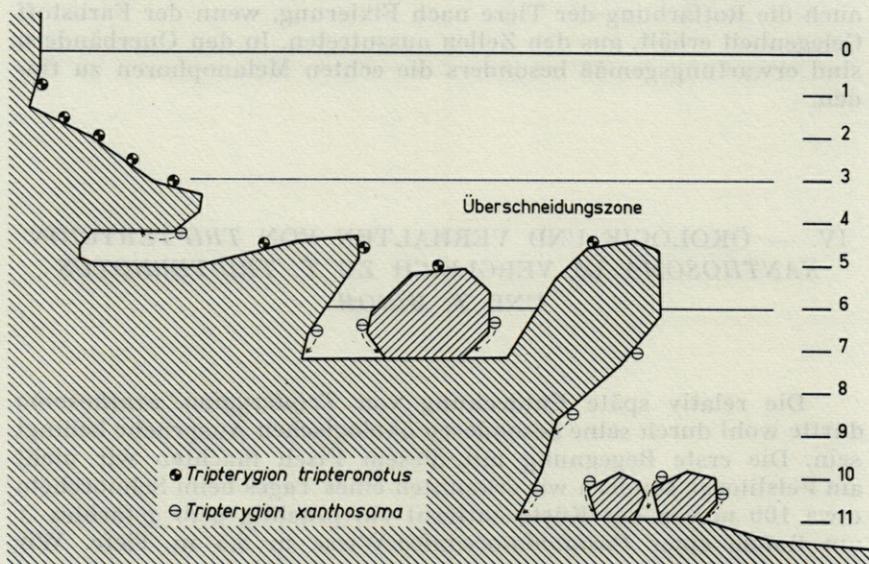


ABB. 8. — Tiefenverbreitung von *tripteronotus* und *xanthosoma* nach Freiwasseruntersuchungen bei Banyuls-sur-Mer. Innerhalb der Überschneidungszone kommt *xanthosoma* nur an überhängenden Wänden bzw. Höhleneingängen vor. Alle Standorte von *tripteronotus* entsprechen der Oberlichtzone, alle Standorte von *xanthosoma* der Reflexlichtzone (nach eigenen Messungen).

Répartition en profondeur des deux espèces selon les observations en plongée près de Banyuls-sur-Mer. A l'intérieur de la zone de superposition, *xanthosoma* ne vit que sur des surplombs ou à l'entrée des grottes. Tous les habitats de *tripteronotus* correspondent à la zone de lumière directe et ceux de *xanthosoma* à la zone de lumière réfléchi (mesures personnelles).

durch die Wasseroberfläche hindurch zu erkennen. Von 2 m Wassertiefe an geht die Besiedlungsdichte merklich zurück. Die ♂♂ sind hier nur noch an vertikalen und auf horizontalen Substraten weit verstreut anzutreffen. Die Entfernungen von ♂ zu ♂ liegen in einer Tiefe von 3 bis 5 m im Mittel bei 10 m, während man in 6 m Wassertiefe die *tripteronotus*-♂♂ nur noch auf horizontalen Unterlagen antrifft, meist auf der Oberfläche größerer Geröllblöcke (Abb. 8).

Tripterygion xanthosoma kommt regelmäßig erst von 6 m Wassertiefe an vor; er sitzt dort immer in schattigen Habitaten an überhängenden Felswänden und ist für den Kenner leicht aufzufinden. Zwischen 8 und 10 m Wassertiefe scheint *xanthosoma* seine maximale Populationsdichte zu erreichen. Hier sitzen die ♂♂ nicht nur an überhängenden Felswänden, sondern auch oft an den Seiten kleinerer Geröllblöcke, wo man sie dank ihrer leuchtend zitronengelben Körperfärbung bei klarem Wasser bereits von der Oberfläche aus erkennen kann. Bei Annäherung des Tauchers bleiben sie in der Regel sitzen und flüchten erst nach mißglückten Fangversuchen unter die Geröllblöcke. Eine solch dichte Besiedlung wie die von *tripteronotus* zwischen 0 und 2 m konnte nicht festgestellt werden. Im Durchschnitt bleiben ausgefärbte ♂♂ hier 3 bis 5 m voneinander entfernt. In der näheren Umgebung von Banyuls-sur-Mer reicht das Felslitoral nur bis in 12 bzw. 15 m Tiefe und geht dann plötzlich in einen horizontalen Sandgrund über. Bis in diese Tiefe konnte *xanthosoma* überall an steilen Wänden angetroffen werden. Etwas weiter vom Ufer entfernt trifft man *xanthosoma* noch am Rande von *Posidonia oceanica*-Beständen zwischen 8 und 12 m Wassertiefe an, die ♂♂ sitzen aber ausschließlich am leichten Abfall zum Feinsandgrund. Dort sind die Fische von der Oberfläche aus nicht immer einfach zu erkennen, da sie in der Regel still sitzen und mit herausragenden Wurzeln von *Posidonia* verwechselt werden können. Im Innern einer solchen geschlossenen Vegetation fehlt *xanthosoma*, die Fische benutzen lediglich die bogenförmig stehenden Wurzelstöcke bei Gefahr als Versteck.

Um festzustellen, bis zu welchen Tiefen *xanthosoma* vorkommen kann, tauchten wir am 8. VIII. 1969 am Cap Rederis, 6 km südlich von Banyuls-sur-Mer und etwa 2 km von der Küste entfernt, auf einen 25 m tiefen koralligen Grund. Auf Feinsandgrund erheben sich hier 1 bis 3 m hohe abgestorbene Korallenblöcke, auf deren Oberfläche die Oktokorallen *Eunicella stricta* recht häufig und *Alcyonium palmatum* etwas seltener zu finden sind, die beide zusammen eine recht eindrucksvolle Unterwasserlandschaft bilden. In dieser Tiefe ist *xanthosoma* überall und nicht selten anzutreffen. Die ♂♂ sitzen hier bereits auf horizontalem Substrat, sowie an schräg abfallenden und senkrechten Wänden (Abb. 9). Es ist anzunehmen, daß *xanthosoma* auch in noch tieferen Regionen vor-

kommt. Leider verhinderte kurz vor unserer Abreise eine Schlechtwetterperiode ein Tauchen auf einen bei etwa 40 m liegenden Grund.

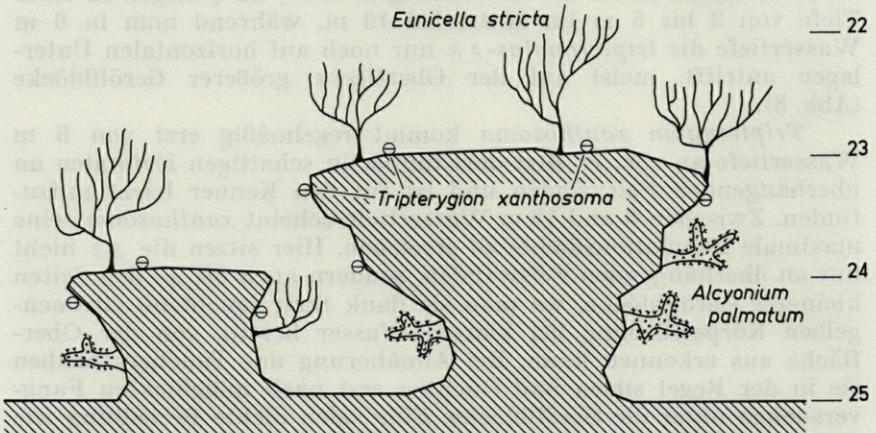


ABB. 9. — Vorkommen von *xanthosoma* zwischen 23 und 25 m Tiefe auf korallogenen Grund am Cap Rederis, 2 km von der Küste entfernt (die beiden Oktokorallen sind nicht maßstabgerecht gezeichnet).

Présence de *xanthosoma* entre 23 et 25 m de profondeur sur un fond coralligène au Cap Réderis, 2 km au large (les deux Octocoralliaires ne correspondent pas à l'échelle).

Nach unseren Untersuchungen in der Umgebung von Banyuls-sur-Mer trifft man von 6 m Wassertiefe an abwärts nur noch *Tripterygion xanthosoma* an; bei 6 m liegt auch gleichzeitig die Tiefengrenze für *tripteronotus*. Allerdings konnte *xanthosoma* schon in 3 m Tiefe festgestellt werden. In dieser Überschneidungszone von 3 bis 6 m Tiefe findet man *xanthosoma* nur an ausgesprochen lichtarmen Biotopen wie sehr stark überhängenden Wänden, in Halbhöhlen und in Höhleneingängen, Orte, die nach unseren Feststellungen *tripteronotus* nicht oder höchstens vorübergehend in panischer Flucht aufsucht. Wenn aber ABEL (1955) schreibt, daß die Appetenz lichtschwache Örtlichkeiten aufzusuchen besonders bei den ♂♂ (von *tripteronotus*) stark ausgebildet ist, und weiter angibt: « Als Regel gilt dies für männliche Jungtiere, die als rote Striche in Höhlen, Grotten, an Überhängen oder an nord-exponierten senkrechten Wänden umherhuschen », so können wir dem nicht beipflichten. Diese Angaben treffen nämlich genau auf *Tripterygion minor* zu, welcher kleiner, schlanker, bedeutend flinker und auch als Jungtier schon ausgefärbt ist, was bei *tripteronotus* nicht festgestellt werden konnte; erst fortpflanzungsfähige ♂♂ zeigen die leuchtend rote Tracht. Weiter schreibt ABEL

(1955) : « Die kleinsten männlichen Jungfische waren mit 18 mm Körperlänge ausgefärbt, ebenso die ♀♀ ». Auch diese Angaben beziehen sich mit Sicherheit auf *minor*. Außerdem bewohnt gerade *minor* — in noch stärkerem Maße als *xanthosoma* — ausgesprochen lichtarme Biotope (Abb. 10). Man trifft ihn bevorzugt zwischen zwei orangerot gefärbten Poriferen, *Chondrosia reniformis* und *Hymeniacidon sanguinea* an. Bei Gefahr flüchtet *minor* stets in schnellen Sprüngen auf diese Poriferen und ist dann nur noch sehr schwer zu erkennen; der Gedanke, daß es sich um eine Schutzfärbung handelt, drängt sich hier geradezu auf. Der leuchtend orangerot

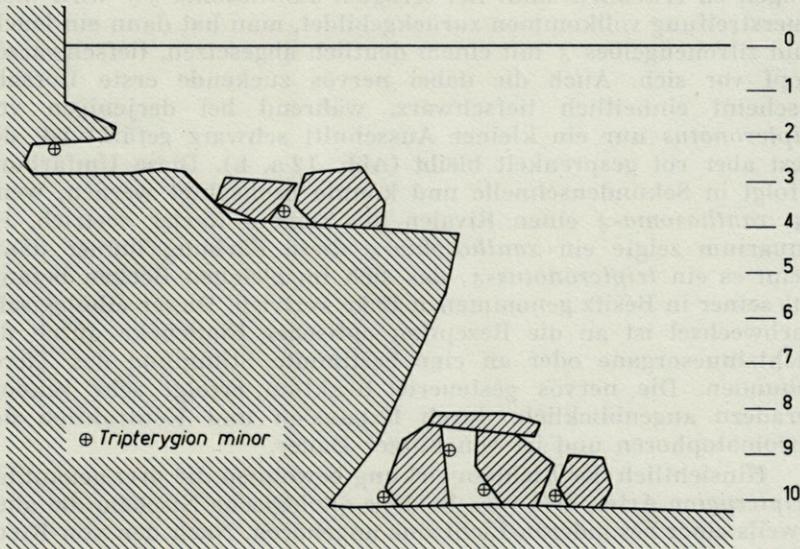


ABB. 10. — Vorkommen von *Tripterygion minor* bei Banyuls-sur-Mer, alle Standorte entsprechen der Streulichtzone.

Habitats de *Tripterygion minor* près de Banyuls-sur-Mer qui sont tous situés à l'intérieur de la zone de lumière dispersée.

gefärbte Körper ist von einer Anzahl heller schmaler Querstreifen unterteilt, die das Tier auf einer *Hymeniacidon sanguinea* geradezu auflösen. Diese synökologische Beziehung fiel auch schon J.A.R. VAN HOOFF (in litt.) und HUYBREGTS (1968) auf, die beide *minor* in Banyuls-sur-Mer näher beobachtet haben.

Tripterygion xanthosoma findet man ebenfalls bevorzugt an Substraten mit ausgedehntem Bewuchs von *Hymeniacidon sanguinea* (Abb. 12d), er flüchtet aber bei Gefahr im Gegensatz zu *minor* niemals auf die Porifere, sondern schlängelt sich erheblich langsamer als jener zwischen den Schwämmen auf dem Substrat

hindurch; dabei tritt bei flüchtenden *xanthosoma*-♂♂ die dunkle Querstreifenzeichnung am Körper stärker hervor und bildet eine gute Schutzfärbung. Die ♀♀, junge ♂♂ und ♂♂ außerhalb der Fortpflanzungszeit sind ihrer Umwelt so gut angepaßt, daß sie selbst dem geübten Auge oft entgehen. Diese Feststellung gilt auch für *tripteronotus*, mit dem *xanthosoma* die dunkle Querstreifenzeichnung am Körper gemeinsam hat. Beide unterscheiden sich in dieser Beziehung deutlich von *minor*.

Die Querstreifenzeichnung kann bei erregten *tripteronotus*-♂♂ für Sekunden so weit verschwinden, daß von ihr nur noch Andeutungen zu erkennen sind. Bei erregten *xanthosoma*-♂♂ wird diese Querstreifung vollkommen zurückgebildet, man hat dann ein leuchtend zitronengelbes ♂ mit einem deutlich abgesetzten, tiefschwarzen Kopf vor sich. Auch die dabei nervös zuckende erste Dorsalis erscheint einheitlich tiefschwarz, während bei derjenigen von *tripteronotus* nur ein kleiner Ausschnitt schwarz gefärbt ist, der Rest aber rot gesprenkelt bleibt (Abb. 12 a, b). Diese Umfärbung erfolgt in Sekundenschnelle und konnte beobachtet werden, wenn ein *xanthosoma*-♂ einen Rivalen aus seinem Revier vertrieb. Im Aquarium zeigte ein *xanthosoma*-♂ diese Färbung immer dann, wenn es ein *tripteronotus*-♂, das sich im gleichen Becken befand, aus seiner in Besitz genommenen Ecke vertrieb. Dieser ethologische Farbwechsel ist an die Rezeption optischer Eindrücke durch die Lichtsinnesorgane oder an eine bestimmte Stimmung des Tieres gebunden. Die nervös gesteuerte Reaktion erfolgt sehr schnell, geradezu augenblicklich, durch Expansion und Kontraktion der Chromatophoren und ist von kurzer Dauer.

Hinsichtlich der Lichteinwirkung bewohnen die drei genannten *Tripterygion*-Arten drei verschiedene ökologische Nischen, die auch jeweils einer besonderen Lichtzone angehören. Nach den von RIEDL (1966) aufgestellten Begriffen bewohnt demnach *tripteronotus* die Oberlichtzone mit 100 bis 10 %, *xanthosoma* die Reflexlichtzone mit 10 bis 1 % und *minor* schließlich die Streulichtzone mit nur noch 1 bis 0,1 % Lichtempfang. Dabei nutzt *tripteronotus* die Oberlichtzone nicht vollkommen aus, denn seine vertikale Verbreitung endet in 6 m Tiefe; an einem sonnigen Tag Anfang August hatten wir aber noch 8 m unter der Wasseroberfläche 23,3 % Lichtempfang gemessen (Abb. 11). Verständlich wird nunmehr auch, daß sowohl *xanthosoma* als auch *tripteronotus* in einer zwischen 3 und 6 m Tiefe liegenden Zone nebeneinander vorkommen können, da sie dort in klar voneinander getrennten Ökotonen leben. Während der Oberlichtempfang in 4 m Tiefe noch 40,1 % beträgt, konnten in gleicher Tiefe an den von *xanthosoma* besetzten Habitaten nur noch 7,4 % Lichtempfang gemessen werden, die somit eindeutig in die Reflexlichtzone fallen. Auch die von uns in 25 m Wassertiefe auf horizontalem Substrat angetroffenen

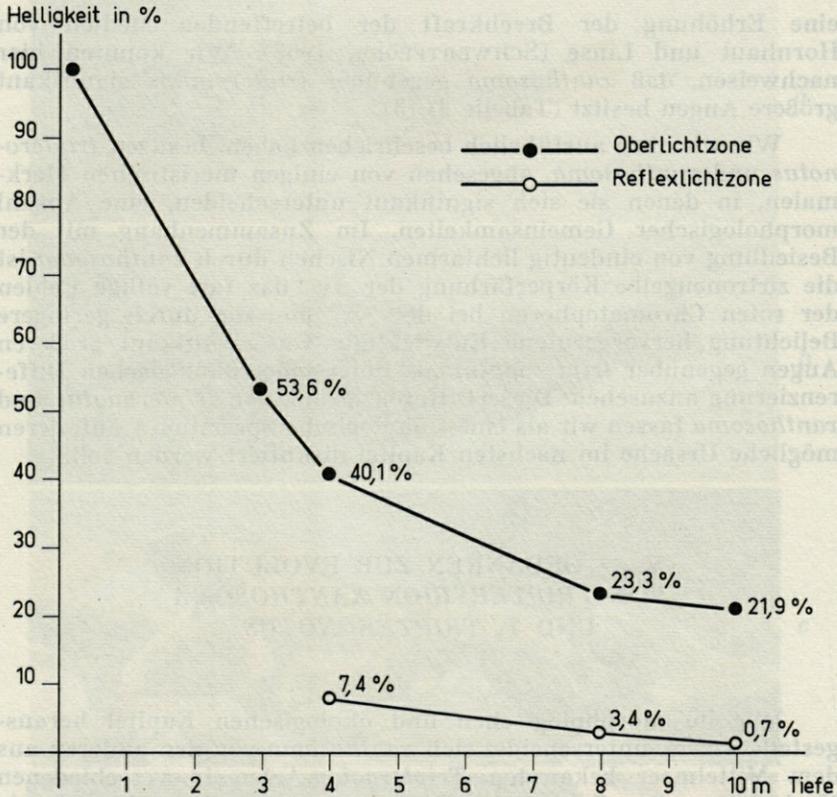


ABB. 11. — Helligkeitswerte im Verhältnis zum Oberflächenlicht (= 100 %) in verschiedenen Tiefen. Dunkle Kreise : direkter Oberlichteinfall; helle Kreise : Messungen unter überhängenden Wänden (Ökotope von *xanthosoma*).

Luminosité par rapport à la lumière de surface (= 100 %) en différentes profondeurs. Cercles noirs : lumière directe; cercles blancs : contrôles sous abri (habitat de *xanthosoma*).

xanthosoma verhalten sich gemäß dieser Regel, da nach RIEDL (1966) der Lichtempfang in 25 m Tiefe nur noch 5 % beträgt und damit ebenfalls der Reflexlichtzone entspricht (2).

Mit der Besiedlung von eindeutig lichtärmeren Lebensräumen durch *xanthosoma* im Vergleich zu *tripteronotus* hat sich, abgesehen von der zitronengelben Körperfärbung der fortpflanzungsfähigen ♂♂, parallel hierzu ein Merkmal herausgebildet, das u.E. von großer Bedeutung ist. Der besseren Ausnutzung des abnehmenden Lichtes dienen allgemein eine Vergrößerung der Augenlinse sowie

(2) Von uns selbst konnten aus technischen Gründen in solchen Tiefen vorerst keine Messungen vorgenommen werden.

eine Erhöhung der Brechkraft der betreffenden Medien von Hornhaut und Linse (SCHWERTFEGER, 1963). Wir konnten hier nachweisen, daß *xanthosoma* gegenüber *tripteronotus* signifikant größere Augen besitzt (Tabelle 8) (3).

Wie wir oben ausführlich beschrieben haben, besitzen *tripteronotus* und *xanthosoma*, abgesehen von einigen meristischen Merkmalen, in denen sie sich signifikant unterscheiden, eine Anzahl morphologischer Gemeinsamkeiten. Im Zusammenhang mit der Besiedlung von eindeutig lichtarmen Nischen durch *xanthosoma* ist die zitronengelbe Körperfärbung der ♂♂, das fast völlige Fehlen der roten Chromatophoren bei den ♀♀ und die durch geringere Belichtung hervorgerufene Entwicklung von signifikant größeren Augen gegenüber *tripteronotus* als Folge einer ökologischen Differenzierung anzusehen. Diese Differenzierung von *tripteronotus* und *xanthosoma* fassen wir als eine « ökologische Speziation » auf, deren mögliche Ursache im nächsten Kapitel diskutiert werden soll.

V. — GEDANKEN ZUR EVOLUTION VON *TRIPTERYGIUM XANTHOSOMA* UND *T. TRIPTERONOTUS*

Wie im morphologischen und ökologischen Kapitel herausgestellt wurde, unterscheidet sich *xanthosoma* von den anderen aus dem Mittelmeer bekannten *Tripterygion*-Arten in verschiedenen Merkmalen: Die Zahlen der Dorsalis- und Analisstrahlen sowie

(3) Der in noch lichtärmerem Milieu der Streulichtzone lebende *Tripterygion minor* müßte demzufolge einen noch größeren relativen Augendurchmesser (Augenindex) haben. Aus Materialmangel konnte *minor* in dieser Hinsicht noch nicht untersucht werden. Außerdem meinen wir, daß *minor* morphologisch gesehen einer anderen Artengruppe angehört.

ABB. 12. — Fortpflanzungstracht der ♂♂ von *xanthosoma* (a) und *tripteronotus* (b).

c) Färbung von *Tripterygion xanthosoma* während der Fortpflanzungszeit ♂ links und ♀ rechts; Aquariumfoto: C.D. ZANDER, Juli 1969;

d) *Tripterygion xanthosoma* ♂ und ♀ in ihrem natürlichen Lebensraum; links unten *Hymeniacidon sanguinea* (Porifera). Unterwasserfoto: J. THEODOR, Cap Creus (1964).

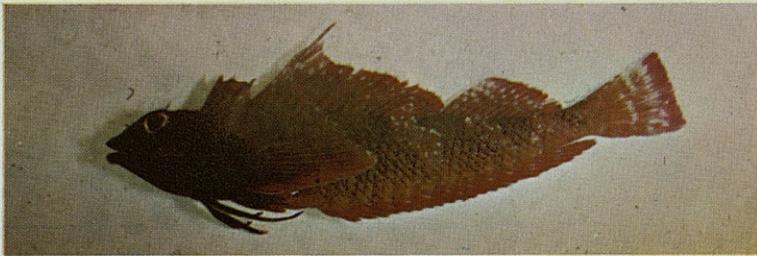
Livrée nuptiale des ♂♂ de *xanthosoma* (a) et *tripteronotus* (b).

c) Coloration de *Tripterygion xanthosoma* pendant la période de reproduction.

d) *Tripterygion xanthosoma* ♂ et ♀ dans leur habitat naturel; en bas à gauche, *Hymeniacidon sanguinea* (Porifera).



a



b



c



d

der Schuppenlängs- und -querreihe sind bei der neuen Form am höchsten. Zur Fortpflanzungszeit weisen die ♂♂ neben einer schwarzen Kopfmaske eine leuchtend gelbe Färbung am Körper auf, während *tripteronotus* und *minor* dann rot aussehen. GUICHENOT (1850) bildete von *melanurus* ebenfalls ein rotes Tier ab; diese Art muß, da es sich bei GUICHENOT's Typus um ein ♀ handelt, diese Färbung in beiden Geschlechtern zeigen. Obwohl *xanthosoma* andererseits viele Gemeinsamkeiten mit *tripteronotus* aufweist, unterscheidet sich die neue Art von letzterer eindeutig in ihren ökologischen Ansprüchen, nämlich durch die Bevorzugung lichtärmerer Biotope. In dieser Hinsicht besteht nur eine oberflächliche Übereinstimmung mit *minor*, da *xanthosoma* normalerweise in der Reflexlichtzone, *minor* aber in der Streulichtzone in Grotten oder unter übereinandergelagerten Felsbrocken zu finden ist. *T. melanurus* scheint dagegen in bezug auf sein Habitat mehr *tripteronotus* zu gleichen, da die hier untersuchten türkischen Exemplare in einer Tiefe von höchstens 1,5 Metern gefangen wurden (Dr. H. STRÜMPPEL, mündl.). Man kann vermuten, daß bestimmte körperbauliche Unterschiede zwischen *xanthosoma* und *tripteronotus*, wie z.B. größere Augen bei ersterem, vermehrte Zahl an Kopfporen bei letzterem, sich auf Grund der Bevorzugung verschiedener Biotope entwickelt haben.

In der folgenden Übersicht (Tabelle 9) sind einige wichtige Merkmale der vier Mittelmeer-Triptyerygien vergleichend zusammengefaßt :

TABELLE 9

Merkmal	<i>xanthosoma</i>	<i>tripteronotus</i>	<i>minor</i>	<i>melanurus</i>
Biotop	lichtarm	hell	sehr lichtarm	hell
Körpergröße	relativ gross	relativ gross	klein	klein
Kopfprofil	stumpf	stumpf	spitz	spitz
Körperrelationen	identisch		?	?
dunkle Querbänder	vorhanden	vorhanden	fehlen	fehlen
helle Querstreifen	fehlen	fehlen	vorhanden	vorhanden
Fortpflanzungstracht	Kopf rein schwarz	rein schwarz	schwarz + helle Tupfen	schwarz + helle Tupfen
der ♂♂ Körper	gelb	rot	rot	rot ?

Aus der vergleichenden Übersicht kann somit eine nähere Verwandtschaft von *xanthosoma* mit *tripteronotus* als mit den anderen beiden Arten entnommen werden. Körpergröße, Körperrelationen und dunkles Querbandmuster sind identisch; in meristischen Merkmalen übertreffen beide Arten sowohl *minor* als auch *melanurus*. Die gelbe Färbung der *xanthosoma*-♂♂, so einzigartig

sie auch erscheinen mag, ist sehr wahrscheinlich durch einen Farbstoff bedingt, der als direkte Vorstufe des roten anzusehen ist. Nach GOODRICH, HILL & ARRICK (1941) gibt es bei Fischen der Familie *Anabantidae* gelbe und rote Carotinoide, letztere unterscheiden sich in ihrem chemischen Aufbau durch den Besitz zweier zusätzlicher O-Atome. Es darf angenommen werden, daß bei den Tripterygien identische Verhältnisse vorliegen, die allerdings noch überprüft werden müßten.

Die geographische Verbreitung der Mittelmeer-Tripterygien ist sehr wahrscheinlich nur lückenhaft bekannt. Von *tripteronotus* kann man annehmen, daß er im gesamten Küstengebiet vorkommt; außerdem gibt es einzelne Fundstellen im Atlantik (Madeira, Kanarische Inseln). *T. xanthosoma* wurde mit Sicherheit bisher nur an zwei Stellen nachgewiesen: Banyuls-sur-Mer, ein Fundort im kälteren nordwestlichen Mittelmeer, und Ain Gazela, ein Fundort des wärmeren östlichen Meeresgebietes. Außerdem gehören sehr wahrscheinlich die Tiere aus Rovinj und Neapel, die ABEL (1955) beschrieb, zu dieser Art. THEODOR (1964) bildet ebenfalls ein ♂♀ von *xanthosoma* ab, welche am Cap Creus (Spanien) fotografiert wurden und als *tripteronotus* veröffentlicht sind; vergl. dazu Abb. 12 d. Es ist daher zu vermuten, daß auch *xanthosoma* sehr viel weiter verbreitet ist als bisher angenommen, und nur infolge seines besonderen Lebensraumes übersehen wurde. Die gleiche Feststellung mag auch für *minor* gelten. Nach den Funden in der Adria, an der italienischen Westküste und im Golfe du Lion teilte uns Prof. Dr. H. STEINITZ (in litt.) freundlicherweise mit, daß auch Fänge von Zypern *minor* enthielten. *T. melanurus* scheint dagegen eine thermophile Form zu sein, die im nordwestlichen Meeresgebiet und der Adria fehlt; denn sie dürfte dort in ihrem Lebensraum — der wohl wie der von *tripteronotus* nahe der Wasserlinie liegt — kaum übersehen worden sein. Ihre bisher bekannten Fundstellen sind Algier, Silifke/Türkei und nach STEINITZ wiederum Zypern.

In den angrenzenden Meeren ist die Suche nach verwandten Formen nicht sehr erfolgreich. Die drei *Tripterygion*-Arten des Roten Meeres, *T. pusillum* RÜPPELL 1835, *T. obtusirostre* KLUNZINGER 1871 und *T. abeli* KLAUSEWITZ 1960 besitzen eine deutlich geringere Zahl an Schuppen in der Längsreihe sowie an Flossenstrahlen in Dorsalis und Analis. Sehr bemerkenswert ist die Färbung der *T. abeli*-♂♂ (evtl. identisch mit *pusillum*), die am Körper leuchtend gelb aussehen und eine schokoladenbraune Maske besitzen (KLAUSEWITZ, 1960); der Autor vermutet aber wohl zu Unrecht, daß es sich um eine ständige Zeichnung und nicht um die Fortpflanzungstracht handelt.

Im Ostatlantik war bisher nur *tripteronotus* an den wenigen, oben erwähnten Stellen vertreten (STEINITZ, 1949). Erst kürzlich

wurde die Beschreibung von einem *Tripterygion delaisi* CADENAT & BLACHE 1970 von der Küste Senegals veröffentlicht; diese Art weist große Ähnlichkeiten mit *xanthosoma* und *tripteronotus* auf. Allerdings können wir die von den beiden Autoren mitgeteilten meristischen Merkmale an dem Typenmaterial nicht voll bestätigen. Ein herausragendes Kennzeichen von *delaisi* ist die relativ lange obere Seitenlinie, die bis zum Ansatz der 3. Dorsalis reicht und 22-23 Schuppen umfaßt. Die Flossenformeln der Dorsalis lautet nach unserer Zählung III/XVI/12-13 und die der Analis II:25 (CADENAT & BLACHE : III/XVI-XVIII/12-13 bzw. I:23-25). Nach der Abbildung der beiden Autoren ist das Querbandmuster sehr viel breiter und dunkler als bei *xanthosoma* oder *tripteronotus*, bei den fixierten Tieren lassen sich allerdings keine Unterschiede in dieser Hinsicht finden. Die Gestalt der 5. Querbinde entspricht der von *xanthosoma*, ohne aber als Schwanzstiefleck hervorgehoben zu werden. Die *delaisi* waren höchstens 52 mm groß und besaßen einen noch höheren Augenindex als *xanthosoma*; die Fangtiefe wird mit drei Metern angegeben. Trotz einiger Gemeinsamkeiten mit *tripteronotus* oder *xanthosoma* besitzt *delaisi* andererseits typische Merkmale, die ihn als eine besondere Art kennzeichnen. So lange aber über die Lebendfärbung, besonders der ♂♂ in Fortpflanzungstracht, und die Ökologie nichts bekannt ist und kein größeres Material zur statistischen Auswertung zur Verfügung steht, kann nichts Endgültiges gesagt werden.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, daß — so weit bekannt — die Beziehungen der Mittelmeer-Tripterygien enger zum Ostatlantik als zum Roten Meer und zum Indischen Ozean sind. Damit wird ein allgemeines zoogeographisches Problem angesprochen, nämlich ob die heutige Mittelmeerfauna als Tethysrelikt anzusehen ist (STEINITZ, 1950) oder ob nach der letzten Eiszeit eine Neubesiedlung, vornehmlich von einem Refugium an der westafrikanischen Küste, erfolgt ist (KOSWIG, 1956). Diese Theorien waren gerade in Hinsicht auf die Verbreitung der Schleimfischartigen des Mittelmeeres aufgestellt worden. Die Verhältnisse bei den Tripterygien sprechen allerdings sehr deutlich für die Hypothese KOSWIG's, die davon ausgeht, daß die heutigen thermophilen Bewohner des Mittelmeeres in den Eiszeiten dort keine Chance zum Überleben gehabt hätten.

Wenn man annimmt, daß an der westafrikanischen Küste ein gemeinsamer Vorfahre von *xanthosoma* und *tripteronotus*, der evtl. sogar mit letzterem identisch ist, gelebt hat, dann hätte dieser am Ende der Eiszeiten Gelegenheit gehabt, sein Areal nach Norden hin auszudehnen. Es wäre zu erwarten, daß die nördlichen Randpopulationen relativ kälteunempfindlich waren und zu einem sehr frühen Zeitpunkt in das Mittelmeer eingewandert sind, als die

Erwärmung zwar fortgeschritten, aber noch nicht die heutige Stufe erreicht hatte. Diese Einwanderer hielten im Mittelmeer auch dann noch an ihren ursprünglichen Lebensräumen fest, als eine weitere Erwärmung und eine damit verbundene Erhöhung des Meeresspiegels erfolgte, d.h. auf Grund ihrer relativen Kälteunempfindlichkeit konnten sie ihren Lebensraum unmittelbar von der Wasseroberfläche weg in tiefere Wasserschichten verlagern. Die während der weiteren Erwärmung sich ebenfalls nach Norden ausbreitenden zentralen, thermophileren Populationen wandern schließlich in einer zweiten Welle ins Mittelmeer ein und besetzen dort ihre typischen Biotope nahe der Wasseroberfläche. Inzwischen weichen aber die zu verschiedenen Zeiten eingewanderten Populationen im Genbestand so voneinander ab, daß sich zwischen ihnen arttrennende Mechanismen ausgebildet haben müssen. In der möglichen Kontaktzone in 3 bis 6 Meter Tiefe ist nunmehr eine Vermischung ausgeschlossen, so daß eine weitere Differenzierung dieser Isolate möglich wurde. Sie führte schließlich zu zwei verschiedenen Arten, *tripteronotus* und *xanthosoma*, mit den ihnen — oben beschriebenen — eigenen Merkmalen.

ZUSAMMENFASSUNG

Tripterygion xanthosoma n. sp. wurde im Mittelmeer bei Banyuls-sur-Mer/Frankreich entdeckt. Er unterscheidet sich von den drei anderen *Tripterygion*-Arten dieses Meeres — *tripteronotus*, *minor* und *melanurus* — durch höhere Zahlen an Dorsalis- und Analisstrahlen sowie an Schuppen in Längs- und Querreihe. Außerdem zeichnen sich die *xanthosoma*-♂♂ zur Fortpflanzungszeit durch eine leuchtend gelbe Färbung des Körpers aus, während *tripteronotus* und *minor* (sehr wahrscheinlich auch *melanurus*) dann rot gefärbt sind.

Die morphologischen Untersuchungen ergaben mehr Übereinstimmungen zwischen *xanthosoma* und *tripteronotus* als mit den anderen beiden Arten. Körpergröße, Körperrelationen, Kopfprofil und Melanophorenmuster sind bei *xanthosoma* und *tripteronotus* weitgehend identisch; andererseits weisen *minor* und *melanurus* Gemeinsamkeiten in bestimmten Merkmalen auf.

Eindeutig unterscheiden sich *xanthosoma* und *tripteronotus* in der Besiedlung verschiedener ökologischer Nischen. Während *tripteronotus* bei Banyuls-sur-Mer Tiefen zwischen 0 und 2 m bevorzugt und nicht tiefer als in 6 m angetroffen wird, kommt *xanthosoma* erst ab 3 m, regelmäßig sogar erst ab 6 m Tiefe vor.

Seine größte Populationsdichte weist er zwischen 6 und 8 m auf, konnte aber sogar in 25 m Tiefe nachgewiesen werden. Im Gegensatz zu *tripteronotus* hält sich *xanthosoma* nur in größeren Tiefen wie dieser offen auf dem Substrat auf, während er in den oberen Zonen bevorzugt unter überhängenden Felswänden angetroffen wird. Durch Lichtmessungen wurde nachgewiesen, daß alle von *xanthosoma* besiedelten Habitate in der Reflexlichtzone (RIEDL, 1966) mit 10 bis 1 % Lichteinwirkung liegen. Die *tripteronotus*-Biotope fallen dagegen in die Oberlichtzone (100 bis 10 % Lichtempfang). *T. minor* bevorzugt Habitate wie Höhlen und Unterseite von Geröllblöcken, die mit 1 bis 0,1 % Lichtempfang in die Streulichtzone fallen.

Es wird angenommen, daß neben der unterschiedlichen Fortpflanzungstracht der ♂♂, bestimmte körperbauliche Unterschiede zwischen *xanthosoma* und *tripteronotus*, größere Augen bei ersterem, vermehrte Zahl der Kopfporen bei letzterem, als Folge einer ökologischen Differenzierung anzusehen sind. Es wird die Theorie entwickelt, daß diese ökologische Speziation durch zweimalige Einwanderung der Stammform aus einem eiszeitlichen Refugialgebiet an der westafrikanischen Küste in das Mittelmeer möglich wurde.

RÉSUMÉ

Une nouvelle espèce, *Tripterygion xanthosoma*, a été découverte en Méditerranée près de Banyuls-sur-Mer (France). Elle se distingue des trois autres espèces méditerranéennes du genre *Tripterygion* — *tripteronotus*, *minor* et *melanurus* — par le nombre plus élevé de rayons aux nageoires dorsales et anale, et par l'augmentation du nombre des écailles de la ligne latérale et du nombre des écailles transversales. D'autre part, les ♂♂ de *xanthosoma* se caractérisent, en période de reproduction, par la coloration jaune vif de leur corps alors que *tripteronotus* et *minor* (probablement aussi *melanurus*) sont colorés en rouge.

L'étude morphologique fait apparaître des analogies plus nombreuses entre *xanthosoma* et *tripteronotus* qu'avec les deux autres espèces. La taille, les proportions du corps, le profil de la tête et la distribution des mélanophores sont sensiblement identiques chez *xanthosoma* et *tripteronotus*; par contre, pour certains caractères, *minor* et *melanurus* présentent entre eux des ressemblances.

Xanthosoma et *tripteronotus* occupent des niches écologiques différentes. A Banyuls-sur-Mer, *tripteronotus* préfère les zones

superficielles entre 0 et 2 m et ne descend pas au-dessous de 6 m; *xanthosoma* n'apparaît que vers 3 m et n'est régulièrement présente qu'à partir de 6 m de profondeur. Cette dernière espèce atteint sa plus grande densité de population entre 6 et 8 m, mais elle a été aussi observée à 25 m. Contrairement à *tripteronotus*, elle ne se tient à la surface du substrat qu'en profondeur alors que, dans les zones superficielles, elle préfère les parois rocheuses surplombantes. Les mesures de luminosité ont montré que tous les habitats peuplés par *xanthosoma* se situent dans la « *Reflexlichtzone* » (RIEDL, 1966 = zone de lumière réfléchie) dont la quantité de lumière est comprise entre 10 et 1 % de celle de la surface. Par contre, les biotopes de *tripteronotus* ne trouvent dans la « *Oberlichtzone* » (zone de lumière directe à luminosité entre 100 et 10 %). *T. minor* préfère les grottes et la face inférieure des blocs rocheux, habitats qui font partie de la « *Streulichtzone* » (zone de lumière dispersée : luminosité entre 1 et 0,1 %).

Il est permis de supposer qu'en plus de la coloration différente des ♂♂ en période de reproduction, certaines divergences morphologiques entre *xanthosoma* et *tripteronotus* (yeux plus grands chez le premier, nombre plus élevé de pores céphaliques chez le second) peuvent être considérées comme les conséquences d'une différenciation écologique. Il semble probable que cette spéciation écologique se serait produite par suite de l'arrivée en Méditerranée de deux vagues, espacées dans le temps, de la forme primitive qui habitait alors une zone de refuge glaciaire sur la côte ouest-africaine.

SUMMARY

Tripterygion xanthosoma n. sp. was discovered in the Mediterranean, off Banyuls-sur-Mer (France). It is distinguished from the other three *Tripterygion* species of the Mediterranean — *tripteronotus*, *minor* and *melanurus* — by higher counts of dorsal and anal fin-rays and of scales in longitudinal and transverse series. In addition, ♂ *xanthosoma* are characterised in the breeding season by luminous yellow coloration of the body, whilst *tripteronotus* and *minor* (probably *melanurus* as well) are red in colour at the time of reproduction.

A morphological study indicated that *xanthosoma* corresponds more to *tripteronotus* than to the other two species. Body-size, body-proportions, head profile and melanophore patterning are extremely similar in *xanthosoma* and *tripteronotus*. Conversely, *minor* and *melanurus* resemble one another in particular characters.

However, *xanthosoma* and *tripteronotus* differ distinctly in their occupation of different ecological niches. Whereas *tripteronotus*, off Banyuls-sur-Mer, occurs preferentially between 0 and 2 m and never deeper than 6 m, *xanthosoma* is first found at 3 m and only occurs regularly below 6 m depth. The greatest population density is found between 6 and 8 m; but it was even found at 25 m depth in this investigation. In contrast to *tripteronotus*, *xanthosoma* only occurs fully exposed above the substrate (like the former) when found at great depth. In the upper zones of its range, it occurs preferentially below overhanging rock-faces. Light-measurements showed that all of the habitats occupied by *xanthosoma* lie in the reflected light zone (Reflexlichtzone; RIEDL, 1966) with 1-10 % light exposure. The biotopes of *tripteronotus*, on the other hand, occur in the upper light zone (10-100 % light-reception). *T. minor* prefers habitats such as crevices and the lower sides of coral prominences, which occur in the diffused light zone with 0.1-1 % light-reception.

It is assumed that, apart from the different reproductive markings of the ♂♂, certain morphological differences between *xanthosoma* and *tripteronotus* (larger eyes in the former, increased number of head pores in the latter) should be regarded as the result of ecological differentiation. A theory is set out, which would explain this ecological speciation through two separate arrivals of the ancestral type in the Mediterranean from a glacial refuge area on the West coast of Africa.

LITERATUR

- ABEL E.F., 1955. Freilandbeobachtungen an *Callionymus festivus* PALL. und *Tripterygion tripteronotus* Risso, zwei Mittelmeerfischen, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens. *Sber. öst. Akad. Wiss. Abt. I*, 164 : 817-854.
- ABEL, E.F., 1959. Über die Verbreitung von *Tripterygion minor* KOLOMBATOVIC im Mittelmeer, sowie ergänzende Beschreibung des Fisches. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 31 : 98-108.
- CADENAT, J. & J. BLACHE, 1970. Description d'une espèce nouvelle, *Tripterygion delaisi* sp. nov., provenant de l'île de Gorée (Sénégal). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.* 2. Ser., 41 : 1097-1105.
- EGGERT, B., 1931. Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes. *Z. wiss. Zool.*, 139 : 249-558.
- GOEAU-BRISSENIERE, W., 1951. A propos de *Tripterygion tripteronotus* Risso 1810 (*Blenniidae*). *Bull. Stn. Agric., Pêche Castiglione, N.S.*, 3 : 71-84.

- GOODRICH, H.B., G.A. HILL & M.S. ARRICK, 1941. The chemical identification of gene-controlled pigments in *Platyopocilus*, *Xiphophorus* and comparison with other tropical fish. *Genetics*, N.Y., 26 : 573-586.
- GUICHENOT, A., 1850. Histoire des Reptiles et des Poissons. Exploration scientifique de l'Algérie, Impr. Nationale, Paris.
- HUYBREGTS, G., 1968. Enige veldwaarnemingen aan *Tripterygion*. in Verslag van de excursie van het Laboratorium voor Vergelijkende Fysiologie van der Rijksuniversiteit Utrecht, 10-11.
- KLAUSEWITZ, W., 1960. Fische aus dem Roten Meer, III. *Tripterygion abeli* n. sp. (*Pisces*, *Blennioidea*, *Clinidae*). *Senckenberg. biol.*, 41 : 11-14.
- KOLOMBATOVIC, G., 1904. Contribuzioni alla fauna dei vertibrati della Dalmazia. *Glasnika Drustva Hrvatskog Naravo-Slovnoga*, 15 : 182-200.
- KOSSWIG, C., 1956. Beitrag zur Faunengeschichte des Mittelmeeres. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 28 : 78-88.
- PÄTAU, K., 1943. Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (Eine neue t-Tafel). *Biol. Zbl.* 63 : 152-168.
- RIEDL, R., 1963. Fauna und Flora der Adria. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- RIEDL, R., 1966. Biologie der Meereshöhlen. 636 pp., Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- RISSE, A., 1810. Ichthyologie de Nice. Paris.
- RISSE, A., 1826. Histoire naturelle des principales productions d'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes maritimes. 3. Paris et Strasbourg.
- SCHWERTFEGER, F., 1963. Ökologie der Tiere. Band I: Autökologie. 461 pp., Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- STEINITZ, H., 1949. Contributions to the knowledge of the *Blenniidae* of the Eastern Mediterranean. I. *Istanb. Univ. Fen Fak. Mecm.*, B 14 : 129-152.
- STEINITZ, H., 1950. III. *Istanb. Univ. Fen Fak. Mecm.*, B 15 : 60-87.
- SVETOVIDOV, A.N., 1964. Ribi Tschernogo Moria.
- THEODOR, J., 1964. Méditerranée vivante. 110 pp., Petits Atlas Payot, Lausanne.
- ZANDER, C.D., 1969. Mitteilung über die Verbreitung und Ökologie von *Blennioidei* des Mittelmeeres (*Pisces*). *Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst.*, 66 : 59-63.

**ÉTUDE HISTOLOGIQUE
DU COMPLEXE GLANDULAIRE PÉDIEUX
DE *DYAKIA STRIATA*
Godwin et Austen
GASTÉROPODE PULMONÉ.
DONNÉES SUR L'ORGANE LUMINEUX**

par Micheline MARTOJA et Jean-Marie BASSOT
Institut Océanographique, 195, rue Saint-Jacques, Paris 5^e

SOMMAIRE

Introduction	396
Techniques	397
Rappel anatomique et terminologie	399
1. Les glandes pédieuses des Stylommatophores	399
2. Les glandes pédieuses de <i>Dyakia</i>	400
Histologie du complexe glandulaire pédieux. Données histochemi- ques sur les différentes sécrétions.....	403
1. La glande pédieuse <i>sensu stricto</i>	403
2. Le canal de la glande pédieuse	406
3. La glande dorsale	409
4. La glande du plancher	410
5. La glande intermédiaire et la glande antérieure	412
6. Les amibocytes	414
Histologie de l'organe lumineux. Données sur son évolution	415
Résorption de l'organe lumineux	418

Discussion	419
Conclusion	426
Résumés	427
Bibliographie	430

INTRODUCTION

En novembre 1965, au cours d'une promenade nocturne en forêt, près des temples d'Angkor Tom (Cambodge), l'attention de l'un d'entre nous (J.M.B.) fut attirée par des lueurs intermittentes provenant de gros Gastéropodes. Si l'un des buts de l'excursion n'avait précisément été la recherche d'animaux lumineux, cette émission serait sans doute passée inaperçue tant elle était discrète. Elle illuminait une zone ovale située à la partie antérieure du pied; mais aucun caractère de la morphologie externe ou de la pigmentation ne permettrait de mieux définir cet emplacement. L'émission lumineuse durait deux à trois secondes, s'arrêtait pendant le même temps, puis réapparaissait de nouveau, ce rythme persistant pendant plusieurs minutes avant que l'intensité de la lumière ne décroisse jusqu'à devenir imperceptible. Des excitations suffisantes pour provoquer la rétraction de l'animal dans sa coquille n'avaient apparemment aucune influence sur l'émission, non plus qu'un éclairage continu ou intermittent à la lampe électrique. La lumière était émise de la même manière par les individus immobiles et par ceux en reptation.

Tous les animaux récoltés furent repérés grâce à cette bioluminescence; certains furent fixés sur place, quelques heures au plus après leur capture, tandis que d'autres étaient envoyés en France et là, gardés vivants pendant plus d'un mois avant d'être sacrifiés. Dans ce dernier lot d'animaux, en dépit d'observations répétées et attentives, il fut impossible de détecter à nouveau la moindre luminescence. L'étude histologique nous montra que l'organe lumineux, dont nous avons pu déterminer l'emplacement sur les échantillons fixés à Angkor, avait subi une résorption complète (BASSOT et MARTOJA, 1968).

Les animaux se sont avérés être des *Dyakia striata*, Godwin-Austen, Pulmonés Stylommatophores de la famille des Hélicarionidés. Ils sont répandus au Cambodge, dans la péninsule malaise et à Singapour où HANEDA découvrit leur bioluminescence en 1946. Lors des études consacrées à l'organe photogène, ils ont été désignés tour à tour sous les noms de *Dyakia striata* (HANEDA, 1946), de *Quantula striata* (Gray) (HANEDA, 1963) et d'*Hemiplecta weinkauffiana* (Crosse et Fischer) (BASSOT et MARTOJA, 1968).

Il revient donc à HANEDA d'avoir découvert la luminescence de *Dyakia* (1946) puis d'avoir précisé la position anatomique de

l'organe lumineux et sa forte fluorescence sous un éclairage ultraviolet (1963). Ces raisons nous ont incités à proposer que l'organe lumineux soit nommé « organe de HANEDA » (1968) (1).

L'organe de Haneda s'intègre anatomiquement au complexe désigné sous le nom général de « glandes pédieuses » et, malgré son incontestable originalité cytologique, ses caractères histologiques le rattachent à ce complexe. Son étude peut d'autant moins en être séparée qu'il importe de préciser si d'autres parmi les glandes pédieuses subissent une évolution parallèle à la sienne, ou si son originalité se manifeste également dans son développement.

Ces faits joints au caractère fragmentaire des données bibliographiques, nous ont conduits à entreprendre la description détaillée des glandes incluses dans le pied avant d'aborder l'étude de l'organe lumineux lui-même; car, à l'inverse des glandes tégumentaires bien étudiées, en particulier par CAMPION (1961), ARCADI (1963, 1967), VONDRAK (1967), les glandes pédieuses, découvertes depuis fort longtemps par KLEEBERG (1830), n'ont fait l'objet que d'un nombre restreint de travaux chez les Pulmonés. A l'exception des données apportées récemment par GHOSE (1963), par BINOT (1965), puis par CHÉTAIL et BINOT (1967), l'essentiel des connaissances relatives aux glandes pédieuses des Stylommatophores est dû à SEMPER (1857), SARASIN (1883), BROCK (1886), ANDRÉ (1894), PLATE (1898), MEISENHEIMER (1897 à 1917), BURCKARDT (1916). Leurs conclusions qui ont été résumées par SIMROTH et HOFFMANN dans le traité de BRONN et par BAEKER (1932) dans sa monographie sur l'Escargot, seront discutées par rapport à nos propres résultats.

TECHNIQUES

Tous les animaux ont été préparés en vue d'examen histologiques. Certains ont été fixés sur place et d'autres en France.

Les animaux fixés au Cambodge ont été débarrassés de leur coquille, largement incisés sur le côté et immergés dans du liquide de Bouin. Après 24 heures de fixation, ils ont été déshydratés à l'éthanol et conservés pendant plusieurs semaines dans le butanol avant d'être inclus à la paraffine.

Les autres individus ont été envoyés en France par avion, le lendemain de leur capture. Ils ont été maintenus à 22 °C environ, en atmosphère humide et nourris de feuilles de laitue. Autopsiés au bout d'un mois, ils ont été fixés par divers mélanges (Bouin, Carnoy, Helly et Zenker) et soumis à l'inclusion mixte celloïdine-paraffine. Etant donnée l'atrophie subie par l'organe lumineux, les pièces ainsi fixées n'ont pu être utilisées pour l'étude de l'organe en question. Ainsi, contrairement à notre intention première, sa description ne repose que sur l'examen de pièces fixées au Bouin.

(1) Voir la note placée à la fin de l'article.

La diversité des catégories cellulaires du complexe pédieux nous a incités à multiplier les colorations topographiques : la triple coloration de Prenant (variante Gabe), l'hématoxyline picro-indigocarmin, l'azan de Heidenhain, le trichrome en un temps de Gabe et Martoja parfois précédé d'une coloration à l'hémalun, ainsi que la coloration de Mann-Dominici ont été appliquées. La méthode à la fuchsine-paraldéhyde, avec ou sans oxydation, a été associée sur d'autres préparations, à l'azan et au trichrome en un temps.

La fluorescence aux ultra-violets a été recherchée sur coupes à la paraffine de matériel fixé au Bouin (pour la raison précédemment indiquée), avec un équipement Zeiss comprenant une lampe à vapeur de mercure Osram HBO 200. Les meilleures images ont été obtenues en utilisant un filtre d'excitation Schott BG 12 (transmission maximum à 410 m μ) et un filtre barrière Zeiss n° 50 (transmission au-delà de 500 m μ).

Les réactions à l'APS et au bismuthate de sodium-Schiff ont été appliquées. Les données de la première ont été contrôlées par l'acétylation-réversible. Le glycogène a été identifié par la réaction à l'APS avec contrôle enzymatique. Par suite de l'abondance des composés APS-positifs autres que le glycogène, nous avons eu également recours à la coloration par le carmin de Best, moins sensible mais plus sélective. Les divers polysaccharides azotés ont été mis en évidence par le bleu alcian à pH 3 et pH 0,5, la fuchsine-paraldéhyde sur coupes non oxydées et la réaction métachromatique au bleu de toluidine à pH 4,2, suivie ou non de déshydratation.

Outre la méthode signalétique de Hartig-Zacharias choisie surtout pour la qualité des images qu'elle donne, les protéines ont été recherchées par les réactions à l'alloxane-Schiff, au dinitrofluorobenzène et par la tétrazoréaction. Les résultats de celle-ci ont été précisés par blocages au dinitrofluorobenzène et chlorure de benzoyle. La tyrosine a été plus spécialement recherchée par la méthode de Morel et Sisley et le groupement indol par la réaction de Ehrlich (technique de Lison et Pinheiro). Les groupements SH et S-S ont été mis en évidence par la réaction au DDD précédée ou non d'une réduction. La méthode au ferricyanure ferrique suivant les modes opératoires de Schmori ou de Chèvremont et Frédéric, a également été appliquée pour la recherche des groupements réducteurs.

La réaction de Feulgen et la coloration à la gallocyanine ont été utilisées en vue d'une étude des acides nucléiques, étude restée nécessairement sommaire sur l'organe de HANEDA, en raison des insuffisances de la fixation au Bouin.

La micro-incinération nous ayant convaincus de l'absence de matières minérales dans les glandes pédieuses, aucune réaction de détection spécifique n'a été pratiquée. Pour des motifs liés aux fixations dont nous disposions, les activités enzymatiques et les lipides n'ont pas été recherchés.

Les protocoles techniques suivis sont ceux qui ont été indiqués dans le manuel d'initiation aux techniques de l'histologie animale (R. MARTOJA et M. MARTOJA, 1967).

RAPPEL ANATOMIQUE ET TERMINOLOGIE

1. LES GLANDES PÉDIEUSES DES STYLOMMATOPHORES.

L'application de techniques purement topographiques a permis aux anciens auteurs de reconnaître au moins deux formations distinctes parmi les massifs glandulaires inclus dans le pied des Stylommatophores. Bien que leur terminologie diffère, la distinction entre masses supérieures et glande pédieuse proprement dite est toujours établie. Les principales synonymies peuvent se résumer ainsi :

SIMROTH, 1881 : glande suprapédieuse; glande pédieuse.

ANDRÉ, 1894 : masses supérieures; glande pédieuse.

BURCKARDT, 1916 : glandes dorsales; glande ventrale.

Une description très claire de l'ensemble de ces glandes est due à ANDRÉ dont nous reprenons ici les termes : « La glande pédieuse est formée d'une masse glandulaire se déversant dans un canal commun qui vient s'ouvrir dans l'intervalle existant entre le pied et la lèvre inférieure, intervalle que nous appellerons avec LACAZE-DUTHIERS, sillon pré-buccal. Cette glande s'étend à la partie supérieure du pied dont elle occupe une longueur variant des $\frac{2}{3}$ aux $\frac{4}{5}$... Elle est englobée dans la masse musculo-conjonctive du pied ou flotte dans le coelome, retenue seulement par quelques tractus conjonctifs et des vaisseaux sanguins... Dans la partie tout à fait antérieure de la glande, on remarque, au-dessus du canal excréteur, une masse de cellules également glandulaires qui débouchent au plafond du canal... Ces éléments présentent des différences de constitution avec le reste de la glande. Nous avons appelé ces amas glandulaires, les masses supérieures ». Le même auteur note que la glande pédieuse est irriguée par des ramifications de l'artère pédieuse qui lui est parallèle et qu'elle est innervée par des nerfs provenant des ganglions pédieux.

Le canal excréteur a longuement retenu l'attention des anciens auteurs, ce qui s'explique d'ailleurs par l'étonnante diversité et l'agencement des cellules qu'on y rencontre. Les différences profondes qui existent entre le plafond et le plancher sont soulignées par tous : alors que le plancher est creusé d'un seul sillon encadré de deux bourrelets longitudinaux, le plafond est muni de replis parfois très marqués et irrigués par des rameaux artériels. La limite entre ce canal et le sillon pré-buccal, dans lequel il débouche, apparaît au contraire très mal dans toutes ces descriptions. Ainsi, ANDRÉ note qu'au voisinage de l'ouverture, le canal a une section elliptique plus ou moins aplatie, qu'il conserve cette forme sur une certaine longueur mais qu'au-delà, le plancher se creuse d'un sillon. Pour d'autres auteurs, cette portion du canal à section elliptique représente encore le sillon pré-buccal et, selon cette option, les masses dorsales sont intégrées au sillon pré-buccal.

C'est également ANDRÉ qui a analysé le développement embryonnaire de la glande pédieuse et montré son origine double. Le canal dérive

d'une invagination ectodermique précoce. Chez *Arion empiricorum*, il occupe, 23 jours après la ponte, les 5/8 de la longueur du pied et présente déjà des ébauches de bourrelets longitudinaux et de sillon. Seulement alors, les éléments mésodermiques qui donneront le parenchyme glandulaire commencent à acquérir leurs premiers caractères d'adénocytes. Sept jours plus tard, soit environ 5 jours avant l'éclosion, la glande pédieuse est totalement différenciée et apte à fonctionner.

2. LES GLANDES PÉDIEUSES DE *Dyakia striata*.

Le complexe pédieux chez *D. striata* apparaît, d'emblée, plus volumineux et plus complexe que chez les autres Stylommatophores étudiés à cet égard, et la nomenclature qui vient d'être rappelée s'avère insuffisante. En effet, à côté d'une formation interprétable sans ambiguïté comme glande pédieuse et d'un massif qui correspond à la glande dorsale, il existe quatre autres formations glandulaires bien individualisées (pl. I a et b). L'élément le plus volumineux est une glande qui s'étend sur presque toute la longueur du pied et qui est traversée par le canal s'ouvrant dans le sillon pré-buccal. L'extrémité postérieure du canal atteint ou même dépasse celle de la glande, fait explicable puisque le canal se forme avant le parenchyme glandulaire lors de l'organogenèse. La périphérie de la glande est intriquée dans la musculature du pied et il n'existe, entre les deux tissus, aucun plan de clivage net. Toutefois, la région antérieure de la glande n'est pas recouverte de muscles sur la face dorsale, mais vient au contact de la cavité du céphalopodium. Elle en est séparée par un épithélium parfois ténu mais toujours visible. Son volume, sa position anatomique et les caractères très spéciaux de son canal, montrent que cette formation correspond à la glande pédieuse *sensu stricto* des autres Stylommatophores ou glande ventrale selon BURCKARDT.

Chez les *Dyakia*, la distinction entre le sillon pré-buccal et le canal de la glande pédieuse est facile à établir : le sillon pré-buccal se présente comme une vaste cavité aplatie dorso-ventralement, tapissée d'un revêtement qui prolonge simplement le tégument externe et en possède tous les caractères. Il est donc très différent du canal glandulaire dont la description histologique sera envisagée ultérieurement. *La limite ainsi établie se situe à un niveau tel qu'il devient possible d'affirmer que le canal collecteur dessert la glande pédieuse et elle seule, tandis que toutes les autres glandes bordent le sillon pré-buccal.*

Au plafond du sillon pré-buccal, nettement séparée de la glande pédieuse, s'étend une seconde formation qui semble paire et symétrique lorsque l'animal est rétracté (voir schéma de la coupe transversale, Fig. 2). Elle ne peut être que l'homologue des glandes

dorsales ou supra-pédieuses ou encore masses supérieures selon la terminologie adoptée. Nous l'appellerons *glande dorsale* comme BURCKARDT.

Accolés au plancher du sillon, quatre massifs glandulaires se succèdent. Ce sont la glande du plancher, l'organe lumineux ou organe de Haneda, la glande intermédiaire et la glande antérieure. Nous appelons *glande du plancher*, un massif long et étroit appliqué à la partie antéro-ventrale de la glande pédieuse, qui s'allonge sous le sillon pré-buccal et vient buter contre l'*organe de Haneda*. Ce dernier qui occupe donc une position médiane, est précédé de deux petits amas qui seront désignés sous les noms de *glande intermédiaire* et de *glande antérieure*. La glande antérieure s'achève au niveau de l'orifice externe du sillon pré-buccal qui marque topographiquement le début des glandes de la sole. Elle forme une transition aussi bien anatomique qu'histologique entre ces dernières et les glandes pédieuses.

Il y a lieu de signaler enfin qu'une importante concentration de grands amibocytes se tient immédiatement sous l'organe de Haneda, sous la glande intermédiaire et sous la glande antérieure.

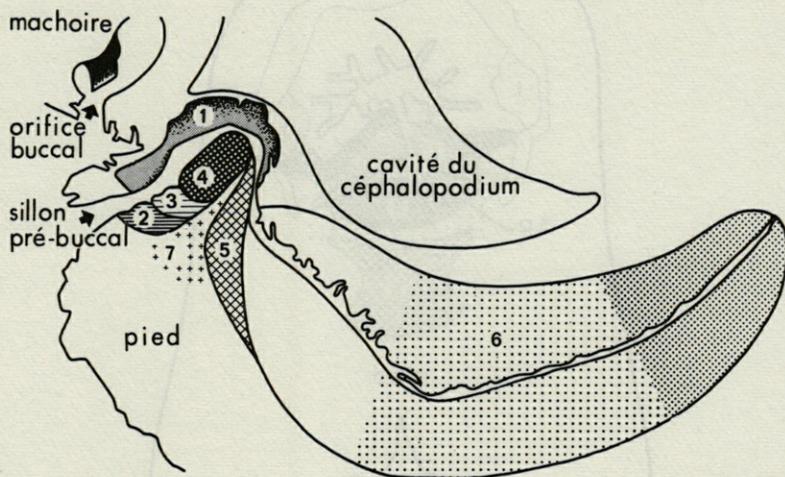


FIG. 1. — Disposition topographique des différentes formations du complexe glandulaire pédieux de *Dyakia striata* (coupe sagittale). (Le tégument est marqué par un trait épais).

1. glande dorsale
2. glande antérieure
3. glande intermédiaire
4. organe photogène ou « organe de Haneda »
5. glande du plancher
6. glande pédieuse
7. amibocytes.

En résumé, six groupes glandulaires histologiquement distincts constituent le complexe pédieux chez *Dyakia*. Ce sont :

- la glande pédieuse
- la glande dorsale
- la glande du plancher
- l'organe lumineux ou organe de Haneda
- la glande intermédiaire
- la glande antérieure.

La glande pédieuse, la plus importante en volume, possède son canal propre. Les cinq autres tapissent le pourtour du sillon pré-buccal. Les figures de texte 1 et 2 ainsi que la planche I montrent leur répartition observée en coupes sagittale et transversale chez des animaux légèrement rétractés.

Ces diverses formations seront maintenant envisagées plus en détail; en raison de son originalité, l'organe de Haneda sera étudié après les autres groupes glandulaires.

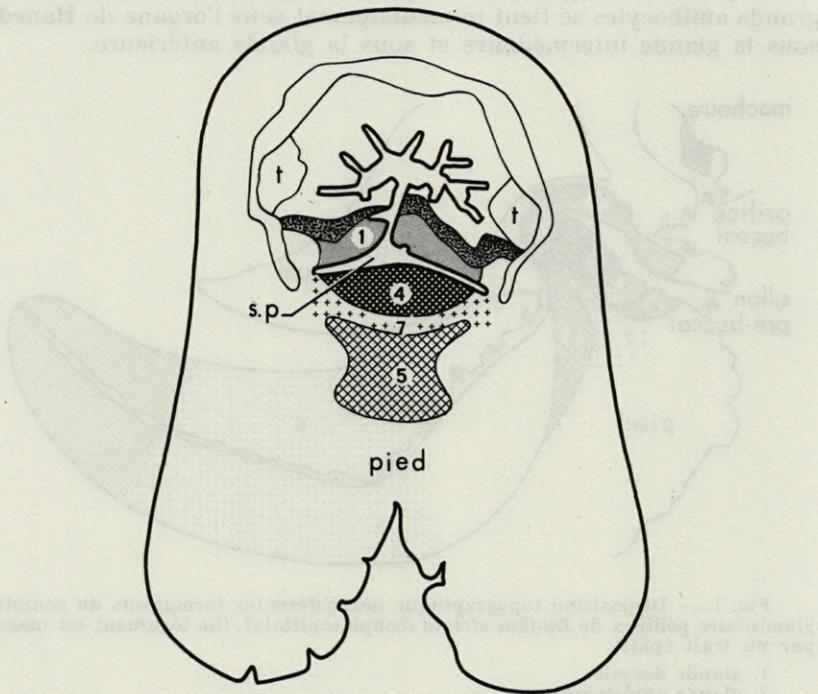


FIG. 2. — Disposition des formations glandulaires pédieuses de *Dyakia striata* (coupe transversale, animal rétracté).

Pour la signification des chiffres, voir Fig. 1.
T, tentacule invaginé; s.p., sillon pré-buccal.

HISTOLOGIE DU COMPLEXE GLANDULAIRE PÉDIEUX

DONNÉES HISTOCHIMIQUES SUR LES DIFFÉRENTES SÉCRÉTIONS

1. LA GLANDE PÉDIEUSE *sensu stricto*.

La glande pédieuse est constituée de cellules glandulaires, de très nombreuses fibres musculaires et de fibres conjonctives plus rares. Ces fibres musculaires et conjonctives ne diffèrent ni par leur direction, ni par leurs caractères, de celles qui existent dans l'ensemble du pied; seule la densité de leur répartition est moindre. Tout se passe en quelque sorte, comme si la zone centrale du pied était colonisée par des files de cellules glandulaires insérées entre des éléments musculaires et conjonctifs pré-existants. Aucun vaisseau de gros calibre ne traverse l'organe mais les lacunes ménagées entre les mailles du tissu conjonctif sont importantes surtout à la périphérie et dans la région médio-dorsale. La glande est pauvrement innervée.

Le canal collecteur représente l'axe autour duquel s'organise l'architecture de la glande. Il est sensiblement décentré vers la face supérieure de cette dernière. Sa paroi dorsale présente des villosités irrégulières et multifides, tout à fait indépendantes du parenchyme glandulaire. A ce niveau, de vastes lacunes s'étendent entre le canal et la glande. Cette particularité de structure s'explique par la disposition très spéciale des cellules glandulaires : réparties en éventail, toutes débouchent dans le sillon ventral, même celles qui sont dorsales par rapport au canal. Chaque cellule glandulaire entre en communication avec la lumière au moyen d'un long et fin collet. Le parenchyme périphérique ne comporte que des corps cellulaires; dans la zone moyenne, les collets se rassemblent en faisceaux qui cheminent entre les groupes de cellules et, immédiatement sous le sillon ventral, il n'y a plus que des collets, à l'exclusion de corps cellulaires (pl. II, d).

La morphologie des cellules du parenchyme et surtout les caractères histochemiques du produit de sécrétion permettent de distinguer trois types d'adénocytes répartis en trois régions successives au long de la glande. Leur disposition est identique chez tous les individus examinés. Il ne s'agit donc pas des différentes étapes d'un cycle de sécrétion mais bien de catégories cellulaires

distinctes élaborant chacune une fraction de la sécrétion globale de la glande en question. Les trois régions, antérieure, moyenne et postérieure, ne sont pas strictement délimitées mais passent progressivement de l'une à l'autre si bien que sur une certaine longueur formant zone de transition, deux catégories cellulaires peuvent se rencontrer.

Toutes les cellules glandulaires ont la forme d'une bouteille au col d'autant plus étiré qu'elles sont plus éloignées du canal. Le noyau est situé au centre du corps cellulaire. Pour une cellule ellipsoïde de 20 μ sur 40 environ, le noyau mesure 5 μ sur 10. Après fixation au Bouin, la chromatine se présente comme un semis compact de petits grains ronds. Un ergastoplasme très réduit entoure le noyau; rarement, des régions basophiles sont aussi décelables dans les quelques travées laissées libres par le produit de sécrétion. Les cellules des régions antérieure et postérieure montrent, autour de l'ensemble noyau-ergastoplasme, un épais réseau qui représente leur produit de sécrétion; cet aspect en réseau résulte probablement d'une précipitation au moment de la fixation. Au contraire, dans la plupart des cellules de la région moyenne, la sécrétion s'accumule sous forme de petits grains ronds de 1 à 2 μ de diamètre, indépendants les uns des autres. Dans les zones de transition, déjà mentionnées, grains et réseau peuvent coexister dans la même cellule.

Les principaux résultats histochimiques obtenus pour les différentes catégories cellulaires figurent dans le tableau I. Dans ce tableau, nous mentionnons des résultats positifs pour certaines réactions de protides, au niveau des cellules de la région antérieure et de la région postérieure; en fait, ces résultats sont superposables à ceux des réactions de détection de l'ARN. Ils traduisent donc la présence tout à fait banale d'acides aminés dans le cytoplasme et non dans la sécrétion; nous avons cependant cru utile de les rapporter.

L'élaboration de glucides et de protides par les cellules de la glande pédieuse apparaît nettement; nous rappellerons que les lipides n'ont pas été recherchés et qu'aucun dépôt de matières minérales n'a été décelé à l'examen des spodogrammes. Des glucides non azotés sont sécrétés par la région antérieure tandis que des sulfo-mucopolysaccharides sont sécrétés par la région postérieure. Les cellules de la région moyenne fournissent une sécrétion particulièrement riche en protéines; les différents groupements mis en évidence par méthodes histochimiques permettent de supposer que de la cystéine, de la cystine et du tryptophane entrent largement dans la composition de ces protéines. Toutefois, le tryptophane semble se trouver en quantité insuffisante pour que la réaction de Ehrlich, peu sensible, donne des résultats positifs.

TABEAU I

Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau de la glande pédieuse.

	région antérieure	région moyenne	région postérieure
Réaction à l'APS	++	++	++
Acétylation + APS	+	-	+
Acétylation + saponification + APS	++	++	++
Réaction au bismuthate-Schiff	+	+	+
Coloration au carmin de Best	-	-	-
Maltase + carmin de Best	-	-	-
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	-	-	+++
Coloration au bleu alcian pH 3	-	traces	+++
Coloration au bleu alcian pH 0,5	-	traces	+++
Coloration à la fuschine paraldéhyde	-	±	++
Oxydation + fuschine paraldéhyde	+	++	++
Méthode de Hartig-Zacharias	-	-	-
Réaction à l'alloxane-Schiff	-	+	-
Tétrazoréaction	±	+	±
Benzoylation + tétrazoréaction	±	-	±
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	±	+	±
Réaction au DNFB	-	±	-
Réaction au DDD	±	++	±
Réduction + DDD	±	+++	±
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	±	-	±
	(cellules granuleuses dispersées dans les trois régions, + + +)		
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	-	-	-
	(cellules granuleuses dispersées dans les trois régions, + + +)		
Méthode de Morel et Sisley	-	-	-
Test de Sakaguchi	-	-	-

Epars entre les cellules glandulaires, il existe un nombre important de grands noyaux clairs à réseau de chromatine lâche; chacun d'eux possède un grand nucléole. La mince pellicule cytoplasmique qui les entoure se prête mal à l'examen ce qui rend difficile leur interprétation. Toutefois, leur rapport nucléo-plasmique élevé laisse supposer qu'il s'agit d'éléments jeunes peut-être

destinés à remplacer les cellules glandulaires usées. En outre, il faut signaler, dans le parenchyme, un certain nombre de cellules interstitielles granuleuses chargées de grosses inclusions sphéroïdes (Pl. II, d). Nous n'insisterons pas sur elles parce que, loin d'être limitée à la glande pédieuse, leur présence est constante dans tous les organes qui comportent des muscles et du tissu conjonctif. Ce sont les méthodes de Schmorl et de Lison et Pinheiro qui les mettent en évidence de la façon la plus élective. Elles passent plus ou moins inaperçues avec toutes les autres colorations ou réactions.

2. LE CANAL DE LA GLANDE PÉDIEUSE.

La complexité du canal apparaît dès l'examen le plus sommaire. Outre les différences déjà signalées entre le plafond et le plancher, d'autres différences apparaissent entre la région antérieure et la région postérieure (Pl. III, a, b, c). Les villosités de la paroi supérieure du canal sont constituées d'un épithélium cubique reposant sur une membrane conjonctive épaisse. Les deux feuillets de la villosité sont pratiquement collés l'un à l'autre et, entre les deux, les cellules sont rares. L'axe des villosités communique avec une vaste lacune et les cellules épithéliales sont indépendantes du parenchyme glandulaire (Pl. IV, a). Ces cellules épithéliales portent à l'apex, une différenciation basse et compacte dont l'aspect et le caractère APS-positif incitent à croire qu'il s'agit d'une bordure en brosse. Leur cytoplasme présente une striation perpendiculaire à leur surface libre; mise en évidence par les colorants acides, non basophile, cette striation qui n'est certainement pas un ergastoplasme, représente sans doute un système d'invaginations de la membrane cytoplasmique. Les noyaux sont petits mais le rapport nucléo-plasmique est normal; leur forme est assez variable et beaucoup sont étirés en virgule. Les grains de chromatine sont nets et un nucléole est parfois visible. Les résultats des réactions histochimiques montrent que le cytoplasme est riche en glycogène et cystéine. Certaines d'entre elles accumulent immédiatement sous la ciliature, des composés riches en tryptophane.

Dans la partie antérieure du canal, un second type cellulaire apparaît (Pl. IV, b). Intercalées entre les cellules à bordure en brosse, ces cellules parfois largement majoritaires, se distinguent des précédentes par une énorme « vacuole » ovoïde, qui, à maturité, s'ouvre dans la lumière du canal. Le noyau très compact et le cytoplasme intensément basophile sont refoulés au contact de la basale. La sécrétion contenue dans la vacuole est très riche en protéines. La tyrosine, la cystéine et la cystine y sont identifiables. Les résultats des différents tests semblent indiquer également la

présence d'arginine bien que le test de SAKAGUCHI, fort peu sensible, n'ait donné que des résultats négatifs.

L'épithélium inférieur diffère essentiellement du précédent (Pl. IV, c). Au niveau du sillon, on ne distingue guère que sa longue ciliature et une ligne continue de noyaux disposés à 30 μ environ de la surface. Les collets des cellules glandulaires qui traversent cet épithélium sont en effet, si nombreux et si chromophiles qu'ils rendent difficile l'examen des cytoplasmes. Il n'en va plus de même au niveau des bourrelets qui encadrent ce sillon : l'épithélium de surface apparaît là formé de cellules hautes, étroites, toujours ciliées. Des composés métachromatiques sont accumulés sur tout l'épithélium, à la base des cils. Les bourrelets eux-mêmes sont remplis d'un tissu conjonctif assez lâche avec trois ou quatre mucocytes et, au plus, une cellule à « vacuole » pour chaque coupe transversale. Avec leur noyau central et leur sécrétion précipitée sous forme d'un réseau, les mucocytes rappellent les cellules de la partie postérieure de la glande pédieuse. Dans les deux cas, la sécrétion est un sulfomucopolysaccharide.

Les cellules à vacuoles du bourrelet ressemblent beaucoup, du point de vue morphologique, à celles de l'épithélium supérieur. Toutefois, leur taille est très supérieure et la nature histochimique de leur sécrétion est sensiblement différente (voir tableau II). En particulier, les cellules à vacuoles des bourrelets se colorent uniformément par le carmin de Best. L'aspect du composé ainsi coloré aussi bien que la persistance de la teinte rose lorsque la coloration est précédée d'une digestion enzymatique, montrent qu'il ne s'agit pas de glycogène. Les cellules à vacuoles de l'épithélium supérieur ne se colorent pas par le carmin de Best, mais deviennent légèrement mauves lorsqu'elles sont traitées par la fuchsine-paraldéhyde sans oxydation préalable contrairement aux cellules des bourrelets. Les réactions de protides donnent aussi des résultats assez différents. La tétrazoréaction est beaucoup plus positive au niveau de l'épithélium supérieur qu'au niveau des bourrelets et le blocage au DNFB (dinitrofluorobenzène) reste sans effet. La réaction de Morel et Sisley, considérée comme très spécifique de la tyrosine est beaucoup moins intense pour les cellules des bourrelets et rien n'y indique la présence d'arginine. Les deux types de sécrétion sont également riches en cystéine et cystine.

Il est très probable que les cellules à vacuoles ont une durée de vie limitée et qu'elles sont constamment remplacées. L'hypothèse est suggérée par le nombre élevé d'éléments en voie de différenciation qui parsèment le conjonctif des bourrelets. Ces éléments se distinguent d'abord des cellules voisines par une taille plus élevée. Plus tard, un espace clair apparaît autour du noyau qu'un pont de cytoplasme relie à la membrane. Ultérieurement, la chromatine

TABLEAU II
*Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau du canal
de la glande pédieuse.*

	épithélium supérieur		épithélium inférieur	bourrelets	
	cellules épithéliales	cellules à vacuole		cellules à vacuole	mucocytes
Réaction à l'APS	++	±	++	+	++
Acétylation + APS	-	-	-	-	++
Acétylation + saponification + APS	++	+	++	+	++
Réaction au bismuthate-Schiff	++	±	++	+	?
Coloration au carmin de Best	+	-	++	+	- à ++
Maltase + carmin de Best	-	-	-	+	-
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	-	-	-	-	+
Coloration au bleu alcian pH 3	-	-	-	-	+
Coloration au bleu alcian pH 0,5	-	-	-	-	+ à +++
Coloration à la fuschine paraldéhyde	-	-	-	-	+
Oxydation + fuschine paraldéhyde	±	±	-	-	+
Méthode de Hartig-Zacharias	+	++	-	++	-
Réaction à l'alloxane-Schiff	+	±	-	±	-
Tétrazoréaction	++	+++	-	±	-
Benzoylation + tétrazoréaction	-	-	-	-	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	+	+++	-	-	-
Réaction au DNFB	++	+	-	+	-
Réaction au DDD	+++	+++	-	+++	-
Réduction + DDD	+++	+++	-	+++	-
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	+	+++	-	+++	-
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	+	+	-	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	+++	-	-	-
Test de Sakaguchi	-	-	-	-	-

se condense fortement et le noyau devient pariétal. L'espace clair s'agrandit encore et le cytoplasme, toujours basophile, tapisse d'une frange la membrane cellulaire. Lorsque le produit de sécrétion commence à s'accumuler, le noyau devient pycnotique et le cytoplasme forme une mince pellicule acidophile autour de la vacuole.

Les caractères histochimiques des différents types cellulaires du canal de la glande pédieuse sont résumés dans le tableau II.

3. LA GLANDE DORSALE.

La glande dorsale est à la fois plus simple, plus homogène et de dimensions beaucoup plus réduites que la glande pédieuse. Elle présente un aspect très compact. Les fibres musculaires ne dépassent pas sa périphérie et elles sont peu nombreuses; quant aux lacunes conjonctives, elles sont inexistantes (Pl. V, a, b, c).

Les cellules glandulaires sont ici encore, des cellules en bouteilles à long collets. Ceux-ci ne se groupent pas en faisceaux mais débouchent séparément dans le sillon pré-buccal en s'intercalant entre les cellules épithéliales. Les noyaux, de dimension très uniforme (3 à 4 μ), occupent dans les corps cellulaires, une position quelconque. La chromatine se présente sous forme de grains denses mais bien séparés et le nucléole est gros. Les cytoplasmes sont masqués par les grains de sécrétion qui sont très nombreux et dont la forme est curieusement polygonale.

La plupart des colorations et réactions mettent en évidence, de façon identique, l'ensemble des grains de sécrétion de la glande dorsale. Toutefois, dans certaines cellules localisées pour la plupart à la périphérie, les grains sont plus petits, entourés d'une coque riche en sulfomucopolysaccharides; dans les autres cellules, les grains de sécrétion, au contraire, ne sont ni métachromatiques, ni colorables par le bleu alcian. Les deux types de sécrétion arrivent jusqu'à la lumière du sillon pré-buccal et il ne s'agit donc pas des étapes d'un cycle sécrétoire. Parvenus à proximité immédiate de l'épithélium, les grains non métachromatiques, toujours dans les collets, fusionnent en une flaque homogène et c'est sous cette forme qu'ils passent dans le sillon. Les autres gardent leur individualité; ils sont visibles entre les cellules épithéliales et parfois dans la lumière (Pl. V, c). Malgré ces différences d'ordre morphologique et histochimique, les deux types de sécrétion sont révélés de façon identique par les réactions des protéines; elles renferment de la cystéine, de la cystine et peut-être de l'arginine, bien que le test de SAKAGUCHI soit resté négatif.

L'épithélium dorsal du sillon pré-buccal porte une différenciation apicale qui pourrait être une ciliature ou une bordure en brosse; en raison de sa taille réduite, il est difficile de se prononcer sur la nature exacte de cette formation. Le cytoplasme présente la particularité d'être très chargé en groupements réducteurs mis en évidence par les réactions au DDD et au ferricyanure ferrique selon la technique de Schmorl, sans donner pour autant de fortes réactions de protides.

TABLEAU III
*Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau
de la glande dorsale.*

	cellules périphériques	autres cellules
Réaction à l'APS	+++	+++
Acétylation + APS	++	-
Acétylation + saponification + APS	+++	+++
Réaction au bismuthate-Schiff	+++	+++
Coloration au carmin de Best	-	-
Maltase + carmin de Best	-	-
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	+	-
Coloration au bleu alcian pH 3	+	-
Coloration au bleu alcian pH 0,5	-	-
Coloration à la fuschine paralaldéhyde	+	-
Oxydation + fuschine paralaldéhyde	++	+
Méthode de Hartig-Zacharias	±	±
Réaction à l'alloxane-Schiff	++	++
Tétrazoréaction	+++	+++
Benzoylation + tétrazoréaction	-	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	+++	+++
Réaction au DNFB	+++	+++
Réaction au DDD	++	+++
Réduction + DDD	++	+++
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	-	-
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	-
Test de Sakaguchi	-	-

Les affinités histochimiques des sécrétions élaborées par la glande dorsale sont résumées dans le tableau III.

4. LA GLANDE DU PLANCHER.

La structure histologique de la glande du plancher est très voisine de celle de la glande pédieuse puisqu'on y retrouve les

abondantes fibres musculaires et les lacunes intercellulaires qui font complètement défaut dans la glande dorsale. La plupart des cellules évoquent les cellules à réseau de la glande pédieuse; leurs collets, toutefois, restent indépendants et non groupés en faisceaux. Au voisinage du sillon pré-buccal, il existe en outre, quelques cellules à vacuoles en tous points identiques à celles qui ont été décrites dans les bourrelets ventraux du canal de la glande pédieuse (Pl. VI, a). Topographiquement, toutes les cellules à vacuoles forment une ligne continue et il n'est pas douteux qu'elles représentent un seul type cellulaire. Leur présence dans la glande du plancher

TABLEAU IV
Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau de la glande du plancher.

	mucocytes	cellules à vacuoles
Réaction à l'APS	+	+
Acétylation + APS	+	-
Acétylation + saponification + APS	+	+
Réaction au bismuthate-Schiff	+	-
Coloration au carmin de Best	-	+
Maltase + carmin de Best	-	+
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	+	-
Coloration au bleu alcian pH 3	+++	-
Coloration au bleu alcian pH 0,5	+++	-
Coloration à la fuchsine paraldéhyde	+++	-
Oxydation + fuchsine paraldéhyde	+	-
Méthode de Hartig-Zacharias	-	++
Réaction à l'alloxane-Schiff	-	±
Tétrazoréaction	-	±
Benzoylation + tétrazoréaction	-	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	-	-
Réaction au DNFB	-	+
Réaction au DDD	-	+++
Réduction + DDD	-	+++
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	-	+++
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	-
Test de Sakaguchi	-	-

traduit simplement une certaine intrication avec la glande pédieuse. Mais le fait que les cellules glandulaires débouchent dans le sillon et non dans le canal collecteur, impose de séparer la glande du plancher de la glande pédieuse proprement dite. Qui plus est, les sécrétions sont bien individualisées.

Les cellules à vacuoles élaborent une sécrétion très riche en protéines (voir tableau II, cellules à vacuoles des bourrelets). Toutes les autres cellules de la glande du plancher sécrètent un mucopolysaccharide acide différent de celui de la glande pédieuse (région postérieure). La sécrétion présente au moins deux particularités qui méritent d'être soulignées : elle est métachromatique lorsqu'elle est colorée par le bleu de toluidine à pH 4,6, que les coupes soient déshydratées ou non avant montage, mais aucune métachromasie n'apparaît dans les conditions techniques de la coloration de Mann-Dominici, c'est-à-dire dès que les coupes ont subi une légère oxydation. Elle se colore fortement par le bleu alcian à pH 3 ou à pH 0,5 mais dans ce dernier cas, elle est d'une teinte bleu cobalt très différente du bleu turquoise qui caractérise, à ce pH, tous les autres mucocytes, qu'ils soient situés dans le complexe pédieux, dans la sole ou dans le bourrelet palléal. Par ailleurs, après réaction combinée APS-bleu alcian, aux groupements sulfatés seuls décelables dans la cellule, s'ajoutent des groupements oxydables par l'acide periodique dès que le produit atteint l'épithélium de surface. Les protides sont peu abondants dans les cellules glandulaires; seule la tétrazoréaction met en évidence un fin réseau qui correspond au cytoplasme et non au produit de sécrétion.

L'épithélium de revêtement est muni de longs cils; il accumule une forte quantité de glycogène.

Les caractères histochimiques des sécrétions de la glande du plancher sont rapportés dans le tableau IV.

5. LA GLANDE INTERMÉDIAIRE ET LA GLANDE ANTÉRIEURE.

La glande intermédiaire et la glande antérieure constituent chacune un massif distinct. Toutefois, leur étendue, leurs volumes respectifs et leurs rapports topographiques précis sont sujets à une certaine variabilité selon les individus. De telles fluctuations ne s'observent jamais pour la glande pédieuse, la glande du plancher ou la glande dorsale. La glande intermédiaire et la glande antérieure sont plus innervées que les autres glandes du complexe pédieux.

Les cellules de la glande intermédiaire sont tout à fait comparables aux mucocytes tégumentaires (Pl. VI, c). De forme ovale,

beaucoup plus petites que les cellules de la glande pédieuse, elles ne dépassent pas 25 μ de grand axe. Les noyaux, situés au centre de la cellule, sont entourés d'un fin réseau cytoplasmique qui apparaît bien après coloration à la galloxyanine ou réactions de détection des protéines. Les réactions des glucides mettent en évidence un réseau beaucoup plus épais formé de sulfo-mucopolysaccharides. Le caractère métachromatique présente la même particularité dans la glande du plancher lorsqu'on compare les colorations au bleu de toluidine employé seul ou employé en association

TABLEAU V

Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau de la glande intermédiaire et de la glande antérieure.

	glande intermédiaire	glande antérieure
Réaction à l'APS	++	+++
Acétylation + APS	±	-
Acétylation + saponification + APS	++	+++
Réaction au bismuthate-Schiff	++	+++
Coloration au carmin de Best	-	-
Maltase + carmin de Best	-	-
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	+	-
Coloration au bleu alcian pH 3	+++	-
Coloration au bleu alcian pH 0,5	+	-
Coloration à la fuchsine paraldéhyde	+	-
Oxydation + fuchsine paraldéhyde	++	+++
Méthode de Hartig-Zacharias	-	-
Réaction à l'alloxane-Schiff	-	±
Tétrazoréaction	-	++
Benzoylation + tétrazoréaction	-	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	-	++
Réaction au DNFB	-	±
Réaction au DDD	-	+
Réduction + DDD	-	+
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	-	±
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	±
Test de Sakaguchi	-	-

polychrome sur coupes légèrement oxydées, selon la méthode de Mann-Dominici, par contre, la teinte obtenue par le bleu alcian à pH 0,5 est normale. Sans doute à cause de leur taille réduite, les collets ne sont bien visibles qu'entre les cellules épithéliales. Comme précédemment, celles-ci sont dotées d'une ciliature et accumulent du glycogène.

La glande antérieure est constituée de cellules à vacuoles, très allongées, à noyau pariétal (Pl. VI. c). Entre elles, on note une proportion assez élevée de cellules plus petites, rondes, à noyau central. Le produit de sécrétion a les mêmes affinités dans les deux cas et les cellules rondes représentent probablement un stade plus précoce de l'évolution fonctionnelle. Cette sécrétion, très riche en protéines, renferme de la cystéine, de la cystine et une faible quantité d'arginine. En regard des cellules à vacuoles, l'épithélium de surface ne contient plus de glycogène, contrairement à celui qui borde la glande du plancher et la glande intermédiaire.

Histochimiquement, les sécrétions de ces glandes présentent les caractères indiqués dans le tableau V.

6. LES AMIBOCYTES.

Bien que n'appartenant pas exactement au complexe glandulaire tel que nous l'avons délimité, les amibocytes doivent cependant être signalés; leur description restera très sommaire. Certains, dispersés dans le parenchyme de la glande pédieuse, ont déjà été mentionnés sous le nom de « cellules interstitielles granuleuses ». D'autres, différents par leurs caractères morphologiques et histochimiques, forment une accumulation inhabituelle au voisinage de l'organe de Haneda et des glandes intermédiaire et antérieure.

Les amibocytes groupés à proximité de l'organe photogène, sont de grandes cellules de 15 à 20 μ , au contour irrégulier; leur noyau est très dense (Pl. VI, b). Les affinités tinctoriales et les caractères histochimiques de leur cytoplasme permettent de les classer en deux catégories que nous appellerons acidophiles et basophiles.

L'APS, la tétrazoréaction, les réactions de détection des groupements SH et S-S, la fuchsine-paraldéhyde sur coupes oxydées, font apparaître, dans le cytoplasme des amibocytes basophiles, de très nombreux granules. Les mêmes caractères se retrouvent associés au niveau de certaines cellules tégumentaires. Morphologiquement, il existe des formes intermédiaires entre ces deux types cellulaires. L'évolution des « basophiles » en glandes tégumentaires, paraît donc probable et un certain nombre d'entre eux figurent d'ailleurs entre les mucocytes de la glande intermédiaire.

Les caractères histochimiques des « éosinophiles » sont beaucoup moins nets et le plus souvent, négatifs. Il est également plus difficile de se prononcer sur leur rôle et leur destinée éventuelle. L'examen morphologique ne permet pas de saisir leur transformation en un autre type cellulaire mais l'hypothèse selon laquelle ils représenteraient les premiers stades de l'évolution des amibocytes basophiles, ne peut pas être exclue *a priori*.

HISTOLOGIE DE L'ORGANE LUMINEUX

DONNÉES SUR SON ÉVOLUTION

L'organe lumineux, pour lequel nous avons proposé l'appellation d'organe de Haneda est, rappelons-le, intercalé entre la glande du plancher et la glande intermédiaire (Pl. I). En coupe sagittale, il apparaît sous forme d'un ovale très arrondi tandis qu'en coupe transversale, ses bords sont étirés. Les moyennes des mesures que nous avons effectuées sur coupes, nous permettent d'indiquer approximativement ses dimensions :

- axe sagittal, 0,75 mm,
- axe transversal, 1 mm,
- épaisseur, 0,5 mm.

L'organe présente un contour net et régulier. Il est entouré d'une thèque conjonctive rudimentaire et, en conséquence, aucune fibre musculaire ne pénètre entre les cellules « lumineuses » ou photocytes. Par contre, le tissu conjonctif y est bien représenté : les cellules conjonctives à cytoplasme peu apparent et noyau étiré sont nombreuses, de même que les fibres collagènes. Celles-ci se trouvent dans tous les espaces intercellulaires et elles forment un réseau continu entre les photocytes. L'irrigation est assurée par des troncs vasculaires de gros calibre. L'innervation, au contraire, paraît assez pauvre autant qu'on puisse en juger d'après les seules colorations topographiques qui ne permettent de distinguer dans l'organe, aucun nerf important.

Certains traits de la structure microscopique de l'organe de Haneda doivent être soulignés dès à présent car ils témoignent d'une individualisation plus poussée que celle des autres glandes pédieuses. Les limites de l'organe sont mieux précisées puisqu'il est encapsulé dans une sorte de thèque qui n'existe pas ailleurs. Des éléments étrangers, tels que les fibres musculaires si nombreuses dans la glande pédieuse ou la glande du plancher, ne s'y rencontrent

jamais. Enfin, la disposition des fibres conjonctives y est fonction de celle des cellules glandulaires (photocytes) et il est probable qu'elles jouent à leur égard un rôle de soutien; dans les autres glandes pédieuses, au contraire, éléments conjonctifs et glandulaires coexistent de façon plus indépendante et les premiers gardent l'agencement qui prévaut dans la région musculaire du pied. Par d'autres caractères, l'organe de Haneda s'apparente plus directement aux autres glandes pédieuses; comme elles, il est constitué de cellules à collets qui débouchent individuellement entre les cellules ciliées de l'épithélium tégumentaire. L'un des traits les plus saillants de ces cellules à collets, est leur gigantisme. Toutes débouchent dans le sillon pré-buccal, les plus périphériques atteignent en longueur, l'épaisseur même de l'organe, soit 500 μ . Leurs collets dilatés s'ouvrent largement dans la lumière du sillon (Pl. VII, a).

En l'absence de fixations qui auraient permis un examen cytologique approfondi, seuls certains caractères des photocytes peuvent être précisés. Le noyau, proportionné à la taille de la cellule, atteint 70 μ sur 40. Ses contours sont indentés, surtout en direction de l'émergence du collet glandulaire. La chromatine se présente en tout petits grains de taille uniforme, régulièrement répartis en un dense semis; il existe pourtant par place des amas de grains chromatiniens d'une taille supérieure à celle des grains prédominants (Pl. VIII, a). Les nucléoles, au nombre de trois ou quatre, sont structurés; leur zone corticale forme un anneau réfringent, autour de laquelle s'associe une couronne de grains chromatiniens régulièrement espacés. Le cytoplasme a l'aspect d'un réseau moyennement basophile, dont les mailles contiennent des flaques au contour imprécis et irrégulier que nous dénommons « vacuoles » (Pl. VII, b, c). Selon les cellules, les vacuoles sont petites et nombreuses ou, au contraire, fort grandes et en nombre réduit. Elles peuvent, à leur tour, contenir des « boules » plus denses et de nature histochimique voisine mais non identique; ainsi, par exemple, après la méthode de Mann, les flaques sont colorées en bleu-gris alors que les boules sont rouges.

Nous devons faire remarquer que cette description du photocyte correspond au seul stade que nous ayons pu observer et l'examen des différents individus nous incite à penser qu'une telle cellule est proche de sa résorption. Il est non moins certain qu'il s'agisse d'un stade encore fonctionnel puisque les animaux ont été fixés au moment où ils émettaient de la lumière. Il nous semble cependant que certains aspects morphologiques traduisent un début d'involution; en particulier, les « vacuoles » pourraient bien dériver d'une évolution des « boules », au sein de la cellule.

Les résultats des réactions histochimiques que nous avons appliquées sont résumés dans le tableau VI. Ils montrent que les

TABLEAU VI
*Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau
 de l'organe lumineux.*

	cytoplasme	vacuoles	boules
Réaction à l'APS	+	++	+++
Acétylation + APS	-	-	-
Acétylation + saponification + APS	+	++	+++
Réaction au bismuthate-Schiff	+	++	+++
Coloration au carmin de Best	+	-	-
Maltase + carmin de Best	-	-	-
Métachromasie bleu de toluidine pH 4,6	-	-	rare traces
Coloration au bleu alcian pH 3	-	traces	-
Coloration au bleu alcian pH 0,5	-	traces	-
Coloration à la fuchsine paraldéhyde	-	-	-
Oxydation + fuchsine paraldéhyde	-	+	-
Méthode de Hartig-Zacharias	-	+	+
Réaction à l'alloxane-Schiff	±	-	-
Tétrazoréaction	+	±	+++
Benzoylation + tétrazoréaction	-	±	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	-	±	++
Réaction au DNFB	+++	±	++
Réaction au DDD	+++	++	+++
Réduction + DDD	+++	+++	+++
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	++	+++	+++
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	traces	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	+++	-
Test de Sakaguchi	-	-	-

vacuoles sont d'une exceptionnelle richesse en acide aminés : de la cystéine, de la cystine, de l'arginine ont pu y être mis en évidence; la tyrosine y est particulièrement abondante. On y trouve un glucide dont l'acétylation est beaucoup plus rapide que pour les glandes avoisinantes, mais aucun mucopolysaccharide acide ou neutre. Les boules ont approximativement la même composition mais paraissent dépourvues de tyrosine. Le cytoplasme contient lui, de la cystéine, de la cystine, du tryptophane et une notable quantité de glycogène.

Le produit de sécrétion des photocytes manifeste une forte fluorescence qui le distingue de celui de toutes les autres glandes pédiées (pl. VII, b et c).

RÉSORPTION DE L'ORGANE LUMINEUX.

Le caractère le plus extraordinaire de cet organe, est sans doute son évolution au cours de la vie de l'animal. L'examen des différents individus en notre possession nous a permis de saisir trois stades de cette évolution.

Stade 1.

Une à une et sans doute avec un certain décalage dans le temps, les cellules de l'organe lumineux sont envahies par de minuscules phagocytes, sans rapport avec les amibocytes sous-jacents déjà signalés. Il s'agit en effet de très petites cellules ellipsoïdes, éosinophiles et à rapport nucléo-plasmique très élevé. La cellule géante, quant à elle, présente d'abord quelques encoches de la membrane cytoplasmique dont chacune héberge un ou deux phagocytes. Puis ceux-ci pénètrent à l'intérieur du corps cellulaire où ils finissent par former un groupe compact réunissant au moins une centaine d'éléments (Pl. VIII, b, c, d et Pl. IX, a).

A ce stade, le conjonctif n'est pas modifié par rapport à celui de l'organe fonctionnel, mais les vaisseaux sanguins sont hypertrophiés. Ce dernier fait est sans doute en relation avec le transport des phagocytes; quelques-uns sont d'ailleurs visibles à l'intérieur du système vasculaire.

L'arrivée des phagocytes s'accomplit certainement en un temps assez long. La lenteur du phénomène nous est suggérée par l'observation d'un individu dont une seule cellule était occupée par des phagocytes, deux présentant des encoches de la membrane, toutes les autres étant absolument intactes.

Stade 2.

Tous les photocytes, à l'exception de trois ou quatre lambeaux encore identifiables mais dont le noyau a perdu toute colorabilité, ont fait place à des groupes de phagocytes. La plupart des phagocytes possèdent une grosse vacuole dont le contenu présente la même texture et les mêmes affinités tinctoriales que les inclusions existant préalablement dans les cellules lumineuses. Dans d'autres

phagocytes, le contenu de la vacuole est résorbé et il n'apparaît plus, en leur centre, qu'une plage claire.

Entre les groupes de phagocytes encore bien distincts, le conjonctif est beaucoup plus développé que dans l'organe fonctionnel. Les vaisseaux sanguins sont encore dilatés.

Stade 3.

A ce stade qui nous a paru le terme de l'évolution, toute structure organisée a disparu, laissant place à un kyste de résorption. Ce dernier est constitué d'une masse fibreuse peuplée de petites cellules à contour imprécis et noyau pycnotique (Pl. IX, b).

L'irrigation semble inexistante et il ne reste plus trace des gros vaisseaux qui caractérisaient les autres stades.

Il est possible que le kyste soit ultérieurement colonisé par des adénocytes, en particulier des cellules à vacuoles provenant des massifs glandulaires voisins.

Nos observations montrent que l'organe lumineux est transitoire et que sa résorption est due à un phénomène de phagocytose. Sa disparition coïncide, chez tous les animaux examinés, avec les premières divisions de maturation des gonies : il semble donc que cet organe transitoire soit, en outre, un *organe juvénile*. Cette hypothèse mérite toutefois quelques commentaires et sera discutée ultérieurement.

Nous insisterons sur le caractère naturel du processus de résorption. Il est évident que les animaux autopsiés en France ont été soumis à un traitement un peu particulier, transport en avion, brusque changement de climat, perturbation du cycle nyctéméral, modifications probables du régime alimentaire, notamment. Nous ne pouvons évidemment pas affirmer que ces conditions n'ont pas accéléré la phagocytose, mais il est certain qu'elles ne l'ont pas déclenchée. En effet, la résorption était amorcée chez quelques individus fixés dans leur biotope même, et tous ceux qui correspondent au stade 1, sont précisément dans ce cas (Pl. VII, a).

DISCUSSION

L'anatomie comparée montre que les glandes pédieuses atteignent leur maximum de développement chez les Stylommatophores alors que chez les Basommatophores, elles sont réduites au point qu'ANDRÉ a pu nier leur existence. Or, si l'on en réfère aux

descriptions classiques ou récentes, il semble que, chez les *Dyakia*, leur importance soit exceptionnelle même parmi les Stylommatophores : elles paraissent plus volumineuses, plus nombreuses et, à certains égards, plus complexes. Il est facile de juger de leurs volumes respectifs dans les différentes espèces, puisque tous les auteurs ont donné une abondante illustration à l'appui de leurs observations. Nulle part le parenchyme n'apparaît aussi dense, ni les couches cellulaires aussi nombreuses. Il est plus difficile de se prononcer exactement sur le nombre des massifs glandulaires, certains ne nous étant apparus clairement que grâce aux méthodes de l'histochimie, non employées évidemment par les auteurs anciens. Les données récemment obtenues sur *Arion rufus* par CHÉTAIL et BINOT ne nous permettent pas non plus d'établir un rapprochement strict puisque ces auteurs n'ont envisagé que la glande pédieuse *stricto sensu* à l'exclusion de la glande dorsale; on sait d'ailleurs, depuis ANDRÉ, que cette dernière est réduite à quelques cellules dans le genre *Arion*. La comparaison avec *Oncidiella celtica*, également étudiée au moyen des méthodes histochimiques par BINOT, est plus aisée puisqu'un schéma d'ensemble figure dans son mémoire; il en ressort que ces formations sont beaucoup plus réduites chez *Oncidiella*, ce qui pourrait d'ailleurs être rapporté à un habitat différent. Toutefois, quelles que soient les difficultés de confrontation, nous croyons pouvoir tirer la conclusion suivante : des massifs glandulaires annexés au plancher du sillon pré-buccal ou, si l'on tient compte de l'imprécision des termes, des massifs glandulaires ventraux par rapport au « canal », autres que la glande pédieuse elle-même, ne nous semblent pas avoir été vus ailleurs que chez *Dyakia*. Ceci revient à dire, sous réserve de confirmations ultérieures, que l'organe photogène n'a pas d'équivalent morphologique chez les Stylommatophores.

La structure histologique des glandes pédieuses de *D. striata* est très comparable à celle des autres Stylommatophores. Des observations rapportées par les anciens auteurs, il se dégage en effet un certain nombre de données bien récapitulées par BAEKER : « La glande ventrale est constituée de cellules piriformes dont les collets grêles débouchent entre les cellules épithéliales du canal excréteur. Leur produit de sécrétion est une mucine typique qui se présente sous une forme de bâtonnets. La glande dorsale a une structure quelque peu différente et elle comporte deux catégories cellulaires. Certaines élaborent une mucine typique mais dont les affinités tinctoriales sont moins fortes que celles de la glande ventrale. Les autres ne contiennent pas de produit de sécrétion colorable mais des vacuoles ». Chez *Dyakia* également, les éléments glandulaires sont, ou bien des cellules dont le collet atteint jusqu'à dix fois le diamètre du corps cellulaire, ou bien des cellules sans collet individualisé. Dans le premier cas, la sécrétion prend une

allure de grains ou de réseau enchâssés dans les mailles du cytoplasme et le noyau est central; dans le second cas, la sécrétion, qui garde un aspect homogène après les fixations utilisées, s'accumule au centre de la cellule tandis que le noyau et le cytoplasme se trouvent refoulés contre la membrane.

Les cellules à grains ou à réseau sont nettement plus nombreuses que les cellules à vacuoles mais ces dernières ont néanmoins beaucoup intéressé les auteurs. Elles auraient un rôle excréteur selon CUÉNOT (1892), elles représenteraient un stade particulier du cycle sécrétoire selon BURCKARDT (1916). Pour MATTHES (1914), elles seraient des cellules « séreuses », mais cette dernière opinion a été vivement critiquée par BAEKER, puis HOFFMANN. Nous pensons que nos résultats nous permettent de trancher entre ces diverses hypothèses. Il existe plusieurs groupes de cellules à vacuoles différant entre elles par la nature de leurs sécrétions mais les différences ne sont que mineures et on peut considérer que toutes ces cellules appartiennent à un seul type. Elles ne présentent aucun des caractères de la cellule excrétrice, caractères que nous avons trouvés par contre dans d'autres cellules et qui expliquent peut-être les résultats de CUÉNOT. Les cellules à vacuoles diffèrent en tous points, et par leur morphologie et par leurs affinités tinctoriales, des autres cellules du parenchyme glandulaire; en particulier, elles n'élaborent jamais de mucopolysaccharides acides ni neutres. Elles ne peuvent donc représenter un stade de l'évolution des mucocytes. Dans tous les cas, et à quelques variations près, ces cellules élaborent des sécrétions de nature protéique. A la lumière des données histochimiques, c'est donc l'opinion de MATTHES qui s'avère la plus exacte et on peut s'étonner des appréciations sévères qui ont été données ultérieurement sur ses conclusions.

Aux deux types cellulaires qui constituent l'essentiel du parenchyme des diverses glandes, s'ajoutent les cellules épithéliales toujours ciliées et les cellules très particulières qui forment les villosités de la paroi supérieure du canal. Le canal de la glande pédieuse qui a suscité nombre de questions dans les travaux anciens, semble avoir perdu beaucoup de son intérêt pour les auteurs actuels. Pourtant, par l'étonnante diversité de l'agencement de ses cellules, ce canal mérite de retenir l'attention. On sait que le plafond forme de nombreux replis irrigués par des rameaux artériels et qu'il est sans rapport avec le tissu glandulaire. Il diffère donc à tous égards du plancher creusé seulement d'un profond sillon revêtu d'un épithélium cilié banal. Par la méthode des « injections physiologiques », CUÉNOT crut pouvoir montrer que le plafond du canal jouait un rôle dans l'excrétion mais il attribua cette fonction aux cellules à vacuoles. Au contraire, HOUSSAY admit que « par la paroi supérieure de son canal et par les villosités qui s'en détachent, cet

appareil se rapporte aux organes que nous connaissons comme absorbants ». Il est difficile de trancher entre ces deux hypothèses puisque les recherches de cytologie moderne ont montré que les cellules excrétrices et absorbantes présentent de grandes ressemblances. Il faut certes tenir compte des expériences de CUÉNOT, mais il semble peu plausible que les cellules à vacuoles soient impliquées dans l'excrétion, ainsi que nous l'avons précédemment discuté. Par ailleurs, il n'est pas rare que des éléments absorbants prennent place parmi des éléments sécréteurs et interviennent dans une réabsorption partielle du produit primitivement élaboré. Nous pouvons seulement préciser que les cellules du plafond possèdent les caractères des tissus impliqués dans les échanges actifs. La présence d'une vaste lacune sous-jacente vient encore à l'appui de cette hypothèse. Les caractères morphologiques que nous avons pu observer ne donnent aucune indication sur la polarité de la cellule. Toutefois, il est très vraisemblable que, soit des phénomènes d'excrétion, soit des phénomènes d'absorption se situent au niveau du plafond du canal collecteur.

Le parenchyme des glandes pédieuses présente une relative simplicité du point de vue des types cellulaires. A cette simplicité morphologique, s'oppose la diversité des produits élaborés mis en évidence par les méthodes de l'histochimie et il semble que les sécrétions soient particulièrement complexes dans l'espèce que nous avons étudiée. Une mise en parallèle n'est guère possible qu'avec *Oncidiella celtica* et *Arion rufus* récemment examinées. Dans ces espèces, BINOT puis CHÉTAIL et BINOT ont mis en évidence deux types seulement de mucocytes dans le parenchyme de la glande pédieuse. Cette même glande pédieuse traitée selon des méthodes assez proches, nous a montré l'existence de trois régions distinctes par la nature de leurs sécrétions, en plus des cellules à vacuoles toujours voisines du canal. En outre, les réactions de détection des protéines n'ont donné aucun résultat positif chez *Arion* sauf la réaction au tanin-fer de Salazar, dont l'interprétation en tant que méthode de recherches de protéines peut d'ailleurs prêter à discussion. Or, les mucocytes sont loin d'être les seuls éléments sécréteurs chez les *Dyakia* et les cellules élaborant des sécrétions protéiques se sont avérées à la fois nombreuses et diversifiées. Quant aux sels minéraux, ils méritent une attention particulière. ANDRÉ a signalé leur existence dans la glande pédieuse; à notre connaissance, ses résultats obtenus par analyse chimique n'ont jamais été confirmés. Dans la glande pédieuse des *Dyakia*, nous n'avons détecté aucune matière minérale par la méthode de la microincinération.

Le nombre des animaux que nous avons pu examiner se prêtait mal aux recherches d'histochimie fondamentale. Nous nous

bornerons à souligner quelques observations qui devraient, selon nous, faire l'objet de recherches complémentaires. Ainsi, nous avons constaté que la réaction au ferricyanure ferrique donnait des résultats sensiblement différents selon qu'elle était pratiquée suivant les modes opératoires de Chévremont et Frédéric ou de Schmorl. On sait que ces variantes diffèrent par le réactif qui contient, dans le premier cas, du sulfate ferrique et dans le second, du chlorure; d'autre part, la concentration en ferricyanure de potassium est moindre dans la première variante qui est considérée comme moins sensible. Les résultats de la méthode de Schmorl appliquée aux cellules granuleuses éparses dans le parenchyme glandulaire sont strictement superposables à ceux de la réaction de Ehrlich (technique de Lison et Pinheiro); il n'y a, par contre, aucun parallélisme entre ces résultats et ceux de la méthode de Chévremont et Frédéric ou ceux de la réaction au DDD (technique de Barnett et Seligman). Il nous semble donc que, pour les cellules granuleuses en question, la méthode de Schmorl pourrait être signalétique des groupements indols. Il est plus classique de considérer que la réactivité du tryptophane à l'égard du ferricyanure ferrique n'est possible que *in vitro*; dans ce cas, elle existerait également sur coupes de tissus fixés. Nous signalerons aussi, sans pouvoir l'interpréter, que nous avons obtenu, avec le bleu alcian, spécialement lorsqu'il est utilisé à bas pH, une diversité de teintes tout à fait exceptionnelle et ceci sans que la présence de sels minéraux puisse être mise en cause (il est bien connu, en effet, qu'au niveau de certaines structures minéralisées, le bleu alcian prend une teinte bleu-vert très caractéristique). Enfin, nous souhaitons attirer l'attention sur le fait que le complexe glandulaire pédieux des *Dyakia* constitue un matériel de choix pour des recherches sur la métachromasie et les mucopolysaccharides. Certaines des particularités que nous avons observées existent, selon toute vraisemblance dans des espèces autochtones et c'est sur de telles espèces que ces problèmes devraient être repris.

L'étude des glandes tégumentaires et des cellules conjonctives interstitielles dites cellules granuleuses, n'a pas été abordée dans ce travail et nous renvoyons, pour la bibliographie, aux travaux récents de CAMPION, ARCADI, SCHMIDT et VONDRAK. Nous nous bornerons à rappeler que, selon PRENANT (1924), « les petites cellules à mucus trouvent leur origine dans la transformation de certains leucocytes libres dans le conjonctif et non dans l'évolution des cellules de l'épiderme ». Cette assertion a quelquefois été contestée. Ce n'est que parce que de très nombreux amibocytes sont localisés au-dessous de l'organe photogène, que nous avons eu l'occasion de les examiner. Cet examen nous a néanmoins permis d'observer de nombreuses formes de passage entre les amibocytes

et les mucocytes tégumentaires si bien que nous considérons l'opinion de PRENANT comme pleinement justifiée.

Nos données morphologiques et histochimiques ne nous permettent guère d'énoncer un avis quant à la fonction des glandes pédieuses des Pulmonés. Selon une très ancienne hypothèse, elles auraient un rôle olfactif mais une confusion entre éléments glandulaires et sensoriels étaient à la base de cette interprétation qui fut rapidement abandonnée. ANDRÉ admit qu'elles complétaient l'action des glandes tégumentaires dans l'élaboration du mucus indispensable à la reptation, mais que leur rôle essentiel restait l'insalivation des aliments. Considérant leur développement relatif chez les formes terrestres et aquatiques, on croit aujourd'hui qu'elles sont surtout impliquées dans la reptation. L'exemple de *Dyakia*, montre que les formations glandulaires incluses dans le pied peuvent connaître des adaptations très particulières puisque, dans cette espèce, l'une d'entre elles constitue un organe photogène. Il y a donc lieu d'envisager une certaine plasticité fonctionnelle de ces formations, notion qui nous paraît nouvelle.

La bioluminescence est assez répandue chez les Mollusques marins (voir en particulier HARVEY 1952, NICOL 1964 pour la bibliographie). Parmi les Gastéropodes Pulmonés, au contraire, les exemples sont rares. Deux seulement sont connus : *Latia neritoïdes* (Basommatophore Ancyolidé), espèce d'eau douce dont la bioluminescence a été découverte par SUTER (1890), et *Dyakia striata*, espèce terrestre dont la bioluminescence a été découverte par HANEDA (1946). Les éléments photogènes ont une toute autre répartition chez *Latia* (BOWDEN 1950) et chez *Dyakia*. L'organe lumineux de *Dyakia* était connu par la description de HANEDA (1963) qui a donné des indications sur sa position anatomique et sa structure. HANEDA pense que, en outre, des cellules lumineuses sont dispersées dans le pied et le manteau, surtout chez les jeunes animaux; cette donnée repose sur l'observation d'animaux vivants et l'auteur n'apporte aucune indication topographique ou histologique complémentaire. Quant à l'organe photogène, HANEDA signale que ses cellules sont de très grande taille et que, au début tout au moins, elles contiennent de volumineux granules. Nous avons quant à nous, retrouvé quelques gros granules chez les animaux où l'organe était proche de la résorption. De plus, nous considérons que les flaques si particulières que nous avons observées dans les cellules photogènes dérivent de la dégénérescence de granules pré-existants. La fluorescence que présente l'organe quand il est observé en lumière ultra-violette, a également été observée par HANEDA.

Le fonctionnement de l'organe de Haneda ne peut guère être élucidé d'après les seules données histologiques. Les observations portant sur des animaux vivants, trop superficielles, n'ont pas

permis de savoir si le lieu des émissions est l'organe de Haneda lui-même, ou le sillon pré-buccal dans lequel se déversent les photocytes. Dans ce dernier cas, il faut considérer la possibilité d'une intervention, lors de la réaction biolumineuse, d'un produit sécrété par un des autres massifs glandulaires. Une telle ségrégation des produits réactifs s'avère en effet, en dépit de modalités fort diverses, un caractère assez général des organes lumineux (BASSOT 1966).

L'un des phénomènes les plus curieux qu'il nous ait été donné d'observer au cours de notre étude, est certainement la résorption de l'organe lumineux. Aucune disparition de l'organe n'est notée par HANEDA qui remarque néanmoins que plus les animaux grandissent, plus l'intervalle entre les éclairs augmente et que même, quelques individus n'émettent pas de lumière. Dans ce contexte, il n'est pas sans intérêt de noter que *Dyakia* a été décrit pour la première fois sous le nom d'*Ariophanta striata* par SEMPER (1870), sans que le grand naturaliste ait observé aucune bioluminescence. Nous basant sur la concomitance qui existe entre la résorption de l'organe et l'apparition des premières divisions de maturation des gonies, nous avons supposé que l'organe photogène était un organe juvénile. Le fait ne peut toutefois être affirmé en l'absence de données couvrant l'ensemble du cycle vital de l'animal qui est vraisemblablement pérennant. Le terme de juvénile implique, en effet, l'absence de régénération. Nous n'avons certes jamais observé à proximité de l'organe, des cellules à caractères embryonnaires susceptibles d'en assurer le remplacement mais, nous l'avons déjà souligné, les amibocytes sous-jacents sont extrêmement nombreux et il n'est pas exclu qu'ils jouent le rôle de cellules-souche. Nous avons dit précédemment que certains d'entre eux pouvaient se transformer en glandes tégumentaires. D'autres se transforment-ils en photocytes ? Seuls des élevages d'une certaine ampleur nous permettraient de conclure. Si l'organe régénérât, il faudrait envisager l'existence d'un cycle de la bioluminescence et cette hypothèse ne peut totalement être écartée en l'état actuel de nos informations.

Les organes transitoires constituent une éventualité rare chez les Gastéropodes. Un seul exemple, celui signalé par BINDER (1965) dans le genre *Gymnarion*, est parvenu à notre connaissance. Cet auteur a décrit, en effet, sous le nom d'organe sexuel frontal, une formation temporaire dont le développement est lié à la maturité sexuelle. En l'absence de toute connexion anatomique, BINDER considère qu'une corrélation endocrinienne existe entre ces deux systèmes. Nous pensons qu'une corrélation du même ordre pourrait être établie entre l'organe photogène et la gonade de *Dyakia*. Toutefois, l'endocrinologie des Gastéropodes est encore beaucoup trop mal connue pour que le schéma du mécanisme mis en jeu puisse seulement être imaginé.

La comparaison entre *Gymnarion* et *Dyakia* impose une autre remarque d'ordre systématique celle-ci, les deux genres appartenant à la même famille des Hélicarionidés. BINDER a montré, en effet, que l'organe frontal était apparu récemment dans l'évolution du groupe, qu'il n'existait que chez quelques espèces alors que d'autres, voisines, en étaient dépourvues. Comme chez les *Gymnarion*, il s'établit chez les *Dyakia* une « spécialisation locale des tissus préexistants » et une fonction nouvelle est créée sans apparition d'éléments anatomiques nouveaux. Ces deux exemples ne peuvent manquer d'attirer l'attention sur les potentialités évolutives qui se manifestent dans la famille des Hélicarionidés.

CONCLUSION

Cinq massifs glandulaires forment le complexe pédieux de *Dyakia striata*. La glande pédieuse possède son propre canal, aux caractères histologiques très particuliers. Les cinq autres glandes (glande dorsale, glande du plancher, glande intermédiaire, glande antérieure et organe photogène ou organe de Haneda) entourent le sillon pré-buccal, simple invagination du tégument. Le canal de la glande pédieuse et le sillon pré-buccal situés dans le prolongement l'un de l'autre constituent un collecteur unique pour l'ensemble des glandes. Seules la glande dorsale et la glande pédieuse sont connues chez tous les Stylommatophores. Les autres massifs glandulaires ne semblent pas avoir d'équivalents décrits.

Il existe deux types d'adénocytes morphologiquement distincts. Les uns ont un noyau central, un collet étiré et la sécrétion se présente sous forme de réseau ou de grains. Les autres n'ont pratiquement pas de collet, le noyau et le cytoplasme sont pariétaux tandis que la sécrétion s'accumule au sein d'une vacuole centrale. Tous les adénocytes débouchent individuellement entre les cellules ciliées qui tapissent le collecteur axial. Le plafond du canal de la glande pédieuse, interposé entre la lumière et un sinus sanguin, est formé de cellules dont les caractères cytologiques montrent qu'elles sont impliquées dans des échanges actifs. De nombreux amibocytes sont associés aux divers parenchymes; certains d'entre eux se transforment en cellules glandulaires.

Chaque glande élabore des sécrétions de nature diverse où les glucides et les protides sont bien représentés. Les caractères histochimiques de ces sécrétions ont été résumés dans les tableaux I à VI.

L'organe photogène est intégré au complexe pédieux. Par ses caractères histologiques, il se rapproche des autres glandes mais son individualité anatomique est plus marquée. Il est constitué de cellules géantes (500 μ) dont les sécrétions sont particulièrement riches en acides aminés et manifestent une fluorescence naturelle en lumière ultra-violette. Cet organe subit une résorption totale qui s'amorce en même temps que se produisent les premières divisions de maturation des gonies. La résorption est le fait de minuscules phagocytes apportés par voie sanguine. Au terme de l'évolution, il ne reste plus de l'organe photogène qu'un kyste fibreux.

La présence de l'organe photogène met en lumière les potentialités évolutives des Hélicarionidés. Sa régression pose le problème de corrélations endocrines encore insoupçonnées chez les Gastéropodes.

RÉSUMÉ

L'étude histologique et histochimique des glandes incluses dans le pied de *Dyakia striata* a permis la mise en évidence des faits suivants :

1°) Le complexe glandulaire est constitué de six massifs différents; l'un de ceux-ci, doué de propriétés photogènes, a été nommé organe de Haneda.

2°) La glande pédieuse proprement dite est formée de cellules à collets disposées en éventail autour du plancher du canal. Elle comporte trois zones de sécrétions différentes.

3°) Le plafond du canal forme des villosités dont l'axe communique avec une lacune sanguine. Sans rapport avec le parenchyme glandulaire, ses cellules sont soit excrétrices, soit absorbantes; dans la région antérieure, des cellules sécrétrices sont annexées aux villosités.

4°) Le plancher du canal est creusé d'un unique sillon revêtu de cellules ciliées. Des cellules à vacuoles et des mucocytes lui sont associés.

5°) La glande dorsale, la glande du plancher, la glande intermédiaire, la glande antérieure déversent leurs sécrétions dans une profonde invagination du tégument dit « sillon pré-buccal ».

6°) La glande dorsale élabore, par ses cellules à collets, deux types de sécrétions.

7°) La glande du plancher comporte des cellules à collets et des cellules à vacuoles plus ou moins mêlées. A ces deux types cellulaires, correspondent deux types de sécrétion.

8°) La glande intermédiaire est formée de mucocytes dont les caractères sont proches de ceux des glandes tégumentaires.

9°) La glande antérieure est constituée de très grandes cellules à vacuoles.

10°) Des amibocytes de plusieurs types se trouvent soit au voisinage immédiat de toutes les glandes, soit mêlés aux cellules glandulaires.

11°) L'organe de Haneda est entouré d'une thèque conjonctive rudimentaire et il est formé de très grandes cellules à collets dilatés. Ces cellules contiennent des inclusions exceptionnellement riches en composés protéiques. En lumière ultra-violette, elles présentent une fluorescence naturelle.

12°) Peu avant la maturité génitale, de minuscules phagocytes apportés par voie sanguine envahissent les cellules lumineuses, en même temps que le conjonctif de l'organe s'hypertrophie. Au terme de l'évolution, l'organe lumineux est remplacé par un kyste de résorption.

SUMMARY

An histological and histochemical study of the glands enclosed in the foot of *Dyakia striata* has enabled us to establish the following facts :

1°) The glandular complex is formed by six different masses; one of them, endowed with properties of photogenesis has been called the "organ of Haneda".

2°) The pedious gland itself is formed of cells with collars arranged in a fan around the floor of the canal. It includes three different areas of secretion.

3°) The ceiling of the canal forms some villi whose axis communicates with a blood gap. Without any connections with the glandular parenchyme, its cells are either excretory or absorbent; in the anterior region, some secretory cells are present in the villi.

4°) The canal floor is dug in a single furrow covered with ciliated cells. Some vacuolar cells and mucocytes are associated with it.

5°) The dorsal gland, the floor gland, the intermediary gland and the anterior gland pour their secretions in a deep invagination of the tegument called the "pre-buccal furrow".

6°) The dorsal gland produces two types of secretion with its collar cells.

7°) The floor gland includes collar cells and vacuolar cells with are more or less mixed. Two types of secretion correspond to these two cellular types.

8°) The intermediary gland is formed of mucocytes whose characteristics are close to those of the tegumentary glands.

9°) The anterior gland is made up of very big vacuolar cells.

10°) Several types of amibocytes are found either in the proximity of all the glands, or mixed with the glandular cells.

11°) The organ of Haneda is surrounded by a rudimentary conjunctiva theca and formed of very big cells with dilated collars. These cells contain inclusions exceptionally rich in proteinic compounds. They show a natural fluorescence when exposed to ultra violet light.

12°) A little before genital maturity, tiny phagocytes brought by the blood way invade the luminous cells, and at the same time the connective tissue of the organ becomes enlarged. When maturity is reached, the luminous organ is replaced by a reabsorption cysts.

ZUSAMMENFASSUNG

Die histologische und histochemische Untersuchung der Fussdrüsen s. str. von *Dyakia striata* erbringt folgende Ergebnisse :

1°) Sechs verschiedene Drüsen sind am Aufbau des Drüsenkomplexes beteiligt; eine dieser Drüsen stellt ein Leuchtorgan dar, für das der Name « Haneda's Organ » vorgeschlagen wird.

2°) Die Fussdrüse s. str. besteht aus Zellen, deren Halsabschnitte fächerförmig um den Boden des Ausführanges angeordnet sind.

3°) Das Dach des Kanals bildet Zotten, deren Achsen mit einer Blutlakuone in Verbindung stehen. Dieser Abschnitt des Kanalepithels besteht aus Zellen, deren zytologische Eigentümlichkeiten resorptiver oder ausscheidender Funktion entsprechen; im oralen Teil des Kanals sind Drüsenzellen zwischen die eben erwähnten Elemente eingebaut.

4°) Der Boden des Kanals trägt eine bewimperte Rinne, beider-

seits deren sich aus Vakuolenzellen und Schleimzellen bestehende Wülste befinden.

5°) Die Sekrete der dorsalen Drüse, der Bodendrüse und der Zwischendrüse ergiessen sich in eine tiefe Eindellung des Integumentes, die praebuccale Furche.

6°) Die Halszellen der dorsalen Drüse bauen zwei verschiedene Sekrete auf.

7°) Die Bodendrüse besteht aus Halszellen und Vakuolenzellen; die Sekrete dieser zwei Zelltypen sind verschieden.

8°) Die Zwischendrüse enthält Schleimzellen, deren Morphologie der der Hautdrüsen gleicht.

9°) Die vordere Drüse besteht aus grossen Vakuolenzellen.

10°) Verschiedene Arten von Amoebozyten befinden sich sowohl in nächster Nähe aller Drüsen wie auch zwischen den Drüsenzellen.

11°) Das Haneda'sche Organ besteht aus grossen Drüsenzellen mit geblähtem Hals, die durch eine dünne Bindegewebskapsel von den anderen Drüsen getrennt sind. Die Sekretmassen der Zellen sind besonders reich an histochemisch darstellbaren Proteinen und besitzen Eigenfluoreszenz.

12°) Kurz vor der Geschlechtsreife wandern sehr kleine Phagozyten durch die Blutbahn in die Haneda'sche Drüse ein, dringen in die Drüsenzellen ein und zerstückeln sie; gleichzeitig erfährt die Bindegewebskapsel eine deutliche Hypertrophie. Bei den geschlechtsreifen Tieren findet man an Stelle des Leuchtorgans eine Resorptionszyste.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ, E., 1894. Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés. *Revue suisse zool.*, 2 : 291-348.

ARCADI, J.A., 1963. Some mucus-producing cells of the garden slug (*Lehmania poirieri*). *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 106 : 451-457.

ARCADI, J.A., 1967. The two types of mucous gland cells in the integument of the slug *Lehmania poirieri* (Mabille) : a study in metaphromasy. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 86 : 506-509.

BAEKER, R., 1932. Die Mikromorphologie von *Helix pomatia* und einigen Stylommatophoren. *Z. ges. Anat.*, 29 : 449-585.

BASSOT, J.M., 1966. On the comparative morphology of some luminous organs. In: *Bioluminescence in progress*, F.H. Johnson and Y. Haneda edit., Princeton University Press, p. 557-610.

BASSOT, J.M. et M. MARTOJA, 1968. Présence d'un organe lumineux transitoire chez le Gastéropode pulmoné *Hemiplecta weinkauffiana* (Crosse et Fischer). *C.R. hebdomadaire des séances de l'Académie des Sciences et des Lettres de Paris*, 266 : 1045-1047.

- BINDER, E., 1965. Existence d'un organe de fixation sur la tête de certains Helicarionidae (Mollusques Gastéropodes). *Archs Sc. Genève*, 18 : 89-92.
- BINDER, E., 1965. Structure de l'organe sexuel frontal des *Gymnarion* des Monts Nimba. *Revue suisse Zool.*, 72 : 584-593.
- BINOT, D., 1965. Histologie, histochimie, cytologie de quelques formations glandulaires d'*Oncidiella celtica* (Cuv.) (Gastéropode Pulmoné). *Cah. Biol. mar.*, 6 : 325-346.
- BOWDEN, B.J., 1950. Some observations on a luminescent freshwater limpet from New Zealand. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Wood's Hole*, 99 : 373-380.
- BROCK, J., 1886. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylomatophoren Pulmonaten. *Z. wiss. Zool.*, 44.
- BURCKARDT, F., 1916. Das Körperepithel von *Helix pomatia*. Inaug. Diss. Marburg.
- CAMPION, M., 1961. The structure and function of the cutaneous glands in *Helix aspersa*. *Q. Jl Microsc. Sci.*, 102 : 195-216.
- CHÉTAIL, M. et D. BINOT, 1967. Particularités histochimiques de la glande et de la sole pédieuses d'*Arion rufus* (Stylommatophora arionidae). *Malacologia*, 5 : 269-284.
- CUÉNOT, L., 1892. Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. *Archs Biol.*, Paris 115.
- GHOSE, K.C., 1963. The pedal gland of *Achatina fulica*. *J. Anim. Morph. Physiol.*, 10 : 80-82.
- HANEDA, Y., 1946. A luminous land snail, *Dyakia striata*, found in Malaya. *Seibutsu (Living organisms)*, 1 : 294-298.
- HANEDA, Y., 1963. Further studies on a luminous land snail, *Quantula striata*, in Malaya. *Sci. Rep. Yokosuta Cy. Mus.*, 8 : 1-7.
- HARVEY, E.N., 1952. Bioluminescence. Academic Press, New York.
- HOFFMANN, H., 1926. Mollusca. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Akad. Verlags, Leipzig.
- HOUSSAY, 1884. Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. *Archs Zool. exp. gén.*, 2° s. 2.
- KLEEBERG, 1830. Eine bisher unbekannte Drüse in verschiedenem Gastropoden Isis von Oken, 23.
- MARTOJA, R. et MARTOJA, M., 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson éd., Paris.
- MATTHES, 1914. Beiträge zur Anatomie von *Helix pisana*. Iéna. *Z. Naturw.*, 53.
- MEISENHEIMER, J., 1897. Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. *Z. Zool.*, 63.
- MEISENHEIMER, J., 1907. Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von *Helix pomatia*. *Zool. Jb., Abt. System.*, 25.
- MEISENHEIMER, J., 1912. Die Weinbergschnecke *Helix pomatia*. Leipzig Verlag. Dr. Klinkhardt.

- MEISENHEIMER, J., 1917. Entwicklungsgeschichte der Tiere. Sammlung Göschen.
- NICOL, J.A.C., 1964. Special effectors : Luminous organs, chromatophores, pigments and poison glands. In *Physiology of Mollusca*, 1, Academic Press, New York.
- PLATE, L., 1898. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. *Zool. Jb. Anat.*, 2.
- PRENANT, M., 1924. Contribution à l'étude cytologique du calcaire. *Bull. Biol.*, 58.
- SARASIN, 1883. Ueber drei sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Gastropoden. *Arb. Zool.-Zool. Inst. Würzburg*, 6.
- SCHMIDT, R., 1965. Struktur, topochemisches Verhalten und physiologische Bedeutung der granulierten Zellen (Sogenannten Körnchenzellen) aus dem interstitiellen Bindegewebe des Fusses von *Helix pomatia* L. und ihre Beziehungen zum Sekret eiweisshaltiger Drüsen. *Acta histochem.*, 21 : 323-354.
- SEMPER, C., 1857. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. *Z. wiss. Zool.*, 8.
- SEMPER, C., 1870. Reisen in Archipelago der Philippen. 3.
- SIMROTH, H., 1881. Die Fussdrüse der *Valvata piscinalis*. *Zool. Anz.*, 4.
- SIMROTH, H., 1908. Mollusca. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Akad. Verlags, Leipzig.
- SUTER, H., 1890. Miscellaneous communications on New Zealand and freshwater molluscs. *Trans. N. Z. Inst.*, 23 : 93-96.
- VONDRAK, G., 1967. Die exoepithelialen schleimdrüsenzellen von *Arion empiricorum* (Fér.). *Z. Zellforsch.*, 76 : 287-294.

Reçu le 12 septembre 1969.

ADDENDUM

Depuis l'achèvement de ce travail, l'un d'entre nous (J.M.B.) a pu, au cours d'une mission au Cambodge (août 1969) retourner en forêt d'Angkor. En pleine saison des pluies, les Gastéropodes lumineux abondaient. Plusieurs centaines d'individus ont été récoltés dans le but de poursuivre l'étude des modalités de résorption de l'organe de Haneda et d'aborder l'aspect biochimique de la réaction lumineuse. Les particularités histologiques des animaux de ce dernier lot se sont avérées rigoureusement superposables à celles des animaux étudiés ci-dessus. Il ne fait pas de doute qu'il s'agisse, dans les deux cas, de la même espèce. Or, les caractères anatomo-taxonomiques des individus du lot le plus récent correspondent sans aucun doute, d'après l'étude qu'a bien voulu en faire le Dr. VAN MOL, à ceux de *Dyakia striata* Godwin-Austen.

Ce nom diffère de celui sous lequel les animaux de nos premières observations (1965) avaient été déterminés. En comparant les coquilles

mises à sa disposition à celles des collections du Museum d'Histoire Naturelle, le Dr. GAILLARD avait conclu qu'il s'agissait de *Hemiplecta weinkauffiana* (Crosse et Fischer). Cette dénomination avait naturellement été adoptée dans une publication préliminaire (BASSOT et MARTOJA, 1968), puis dans le manuscrit du présent travail, où figuraient, en plusieurs endroits, des discussions mettant en comparaison *Dyakia* et *Hemiplecta*.

Les épreuves typographiques, parvenues en janvier 1971, ne pouvaient être profondément remaniées. Elles ont été seulement corrigées et élaguées dans le sens qui s'imposait pour ne pas prolonger la confusion taxonomique de notre première note.

PLANCHE I
TOPOGRAPHIE GÉNÉRALE

a) *Coupe parasagittale d'un individu fixé à Angkor.*

Plusieurs micrographies des planches suivantes représentent des détails de cette préparation. Certains organes, tel le jabot, ont été déplacés à la suite de l'incision pratiquée lors de la fixation.

b.p., bourrelet palléal	t, tentacule
c.a., cavité du céphalopodium	c, canal de la glande pédieuse
ou cavité antérieure	h, hépatopancréas
g.p., glande pédieuse	m, mâchoire
j, jabot	o.h., organe de Haneda
o, oesophage	r, rein
p, pied	

Bouin. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation préalable — azan.
G = 9,25

b) *Détail de la préparation précédente.*

Les relations topographiques des diverses formations du complexe pédieux sont nettement visibles sur cette préparation. La partie droite du cliché est occupée par la région antérieure de la glande pédieuse (g.p.) et son canal (c.). Dans le sillon pré-buccal (s.p.) débouchent la glande du plancher (g.pl.), l'organe de Haneda (o.h.) dont les cellules géantes sont visibles dès ce grossissement, la glande intermédiaire (g.i.), la glande antérieure (g.a.) et la glande dorsale (g.d.). On peut voir en outre, un groupe d'amibocytes (a.) ainsi que quelques glandes tégumentaires (g.t.) de la sole.

G = 40.

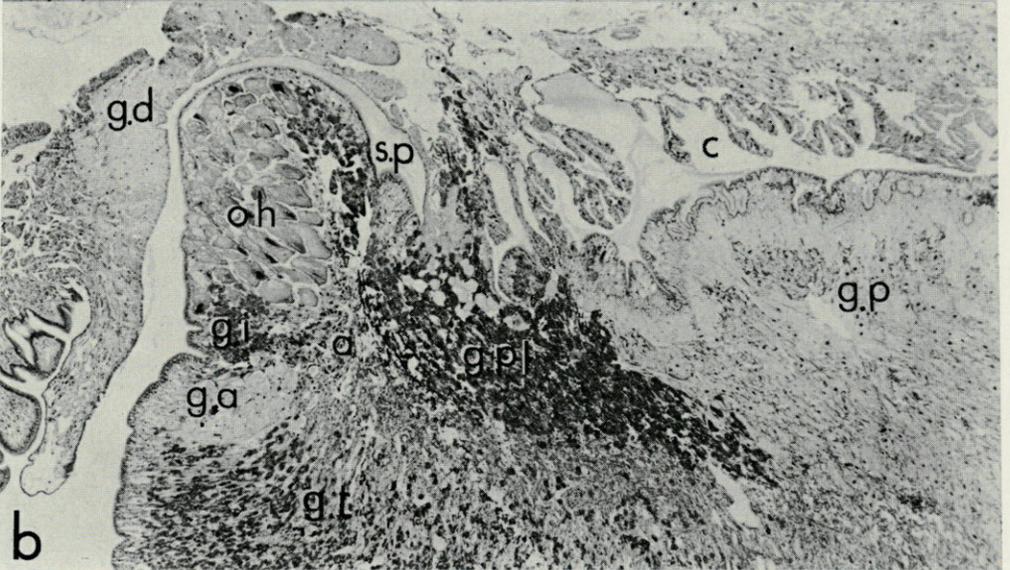
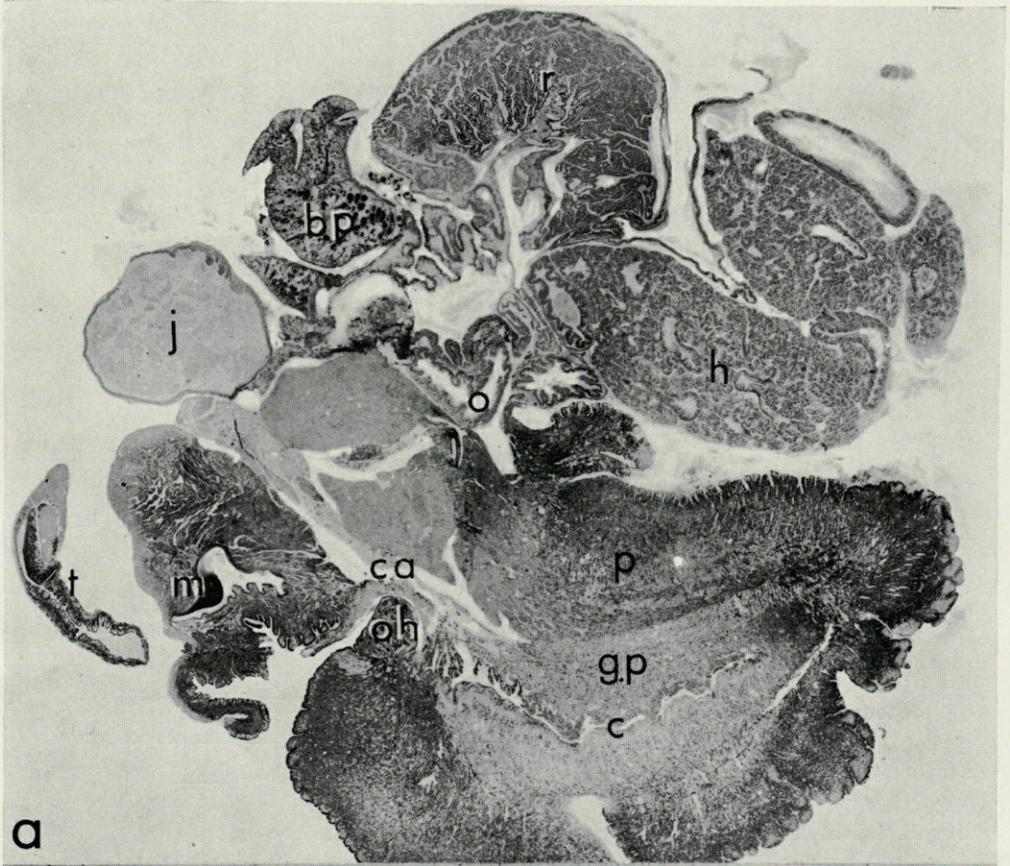


PLANCHE II
GLANDE PÉDIEUSE

a) *Région postérieure de la glande pédieuse.*

La sécrétion a l'aspect d'un réseau; elle est fortement colorée par la fuchsine paraldéhyde, sans oxydation préalable.

b) *Région moyenne de la glande pédieuse.*

Deux types de cellules coexistent, les unes à grains cyanophiles, les autres à réseau.

c) *Région antérieure de la glande pédieuse.*

Les cellules glandulaires sont plus grandes; leur sécrétion, en réseau, est dépourvue d'affinité pour la fuchsine paraldéhyde.

A tous les niveaux, les espaces intercellulaires sont importants et on remarque la présence de fibres musculaires et conjonctives.

Bouin. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation préalable — azan.
G = 650.

d) *Aspect de la glande pédieuse au voisinage du canal.*

A proximité du canal, le parenchyme ne comporte pas de corps cellulaires, mais seulement les collets des adénocytes. Les chapelets de grains de sécrétion traversent l'épithélium cilié du canal. La réaction au ferricyanure ferrique met en évidence des cellules granuleuses interstitielles (*flèches*).

Bouin. Méthode de Schmorl — rouge nucléaire solide.
G = 650.

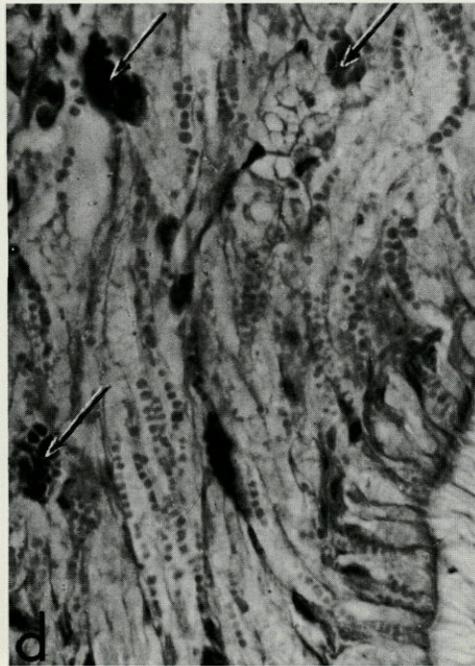
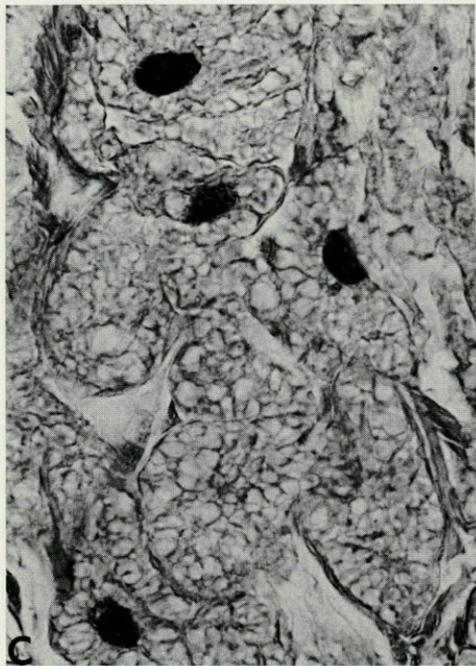
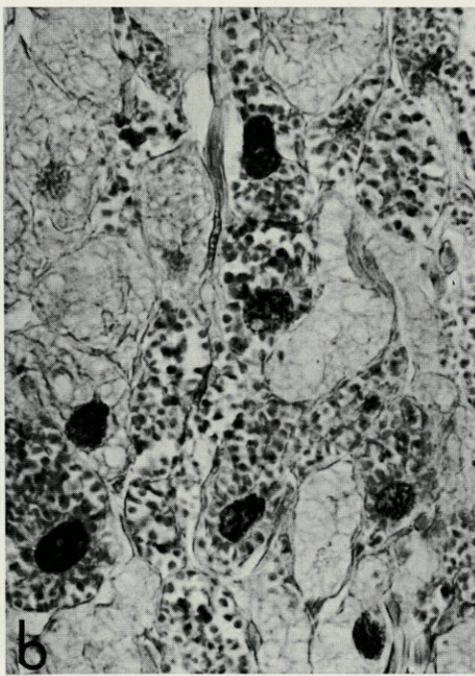
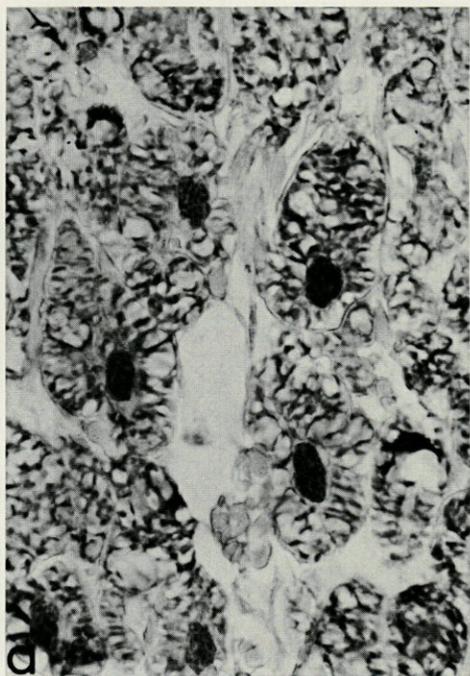


PLANCHE III
CANAL DE LA GLANDE PÉDIEUSE

a) et b) *Coupes transversales du canal.*

Le plafond du canal (p) diffère nettement entre la région postérieure (Fig. a) et la région antérieure (Fig. b). Les collets des adénocytes de la glande pédieuse débouchent exclusivement au niveau du sillon ventral (s); celui-ci est encadré par deux bourrelets glandulaires (b).

Bouin. A.P.S. — bleu alcian — hématoxyline de Groat.

G = 110.

c) *Coupe longitudinale du canal.*

Le passage de la région postérieure (à droite) à la région antérieure (à gauche) se fait sans transition, par apparition brusque de cellules à vacuoles. Les villosités du plafond du canal (v) sont au contact, non du parenchyme glandulaire, mais d'une lacune sanguine (l).

Bouin. Trichrome en un temps.

G = 150.

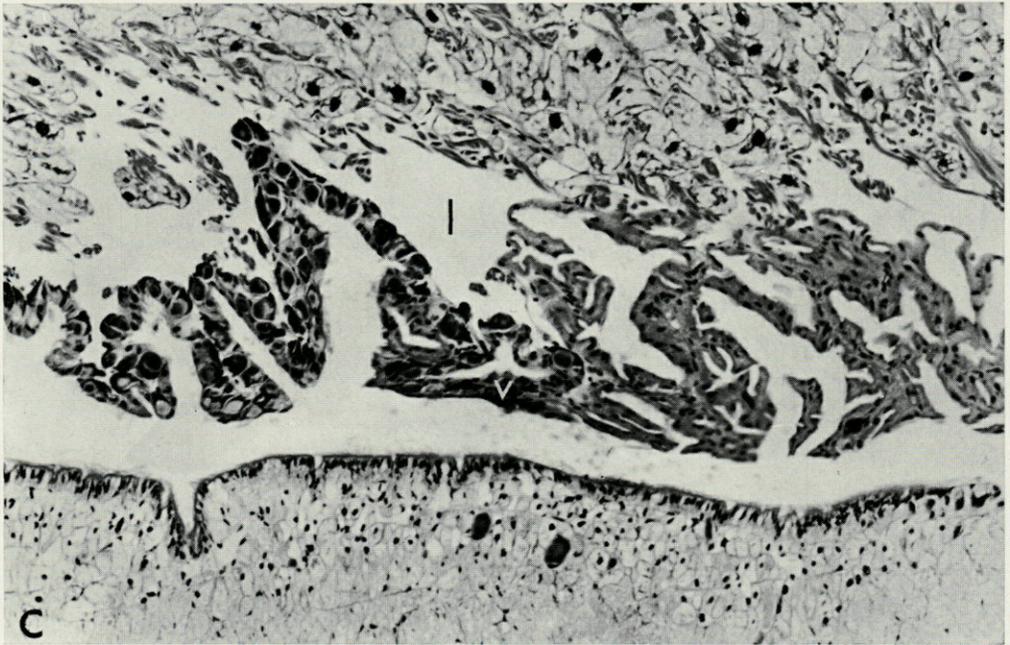
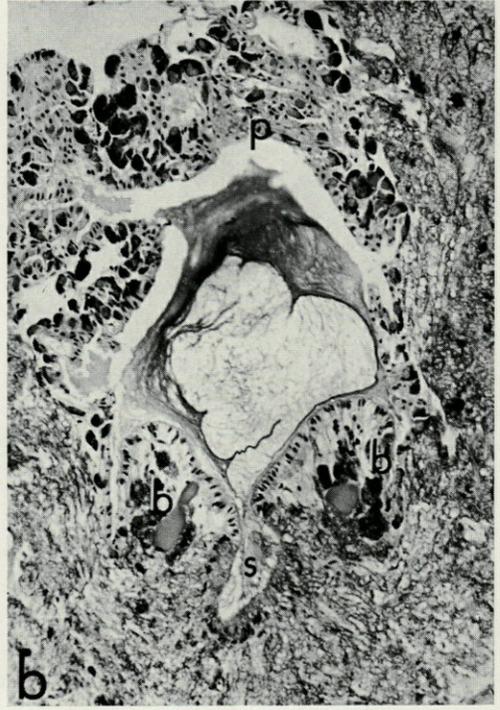


PLANCHE IV
LES DIFFÉRENTS TYPES D'ÉPITHÉLIUM DU CANAL

a) *Région postérieure du canal.*

En haut, épithélium du plafond; en bas, épithélium du plancher et son bourrelet glandulaire.

Bouin. Azan.
G = 590.

b) *Région antérieure du canal.*

Epithélium du plafond avec cellules à vacuoles.

Bouin. Azan.
G = 590.

c) *Sillon ventral.*

L'épithélium fortement cilié présente des rapports étroits avec le parenchyme glandulaire.

Bouin. Tétrazoréaction.
G = 590.

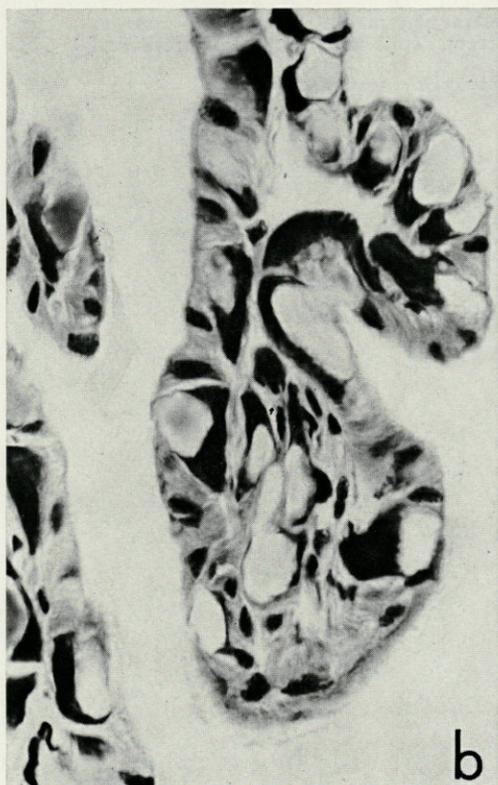
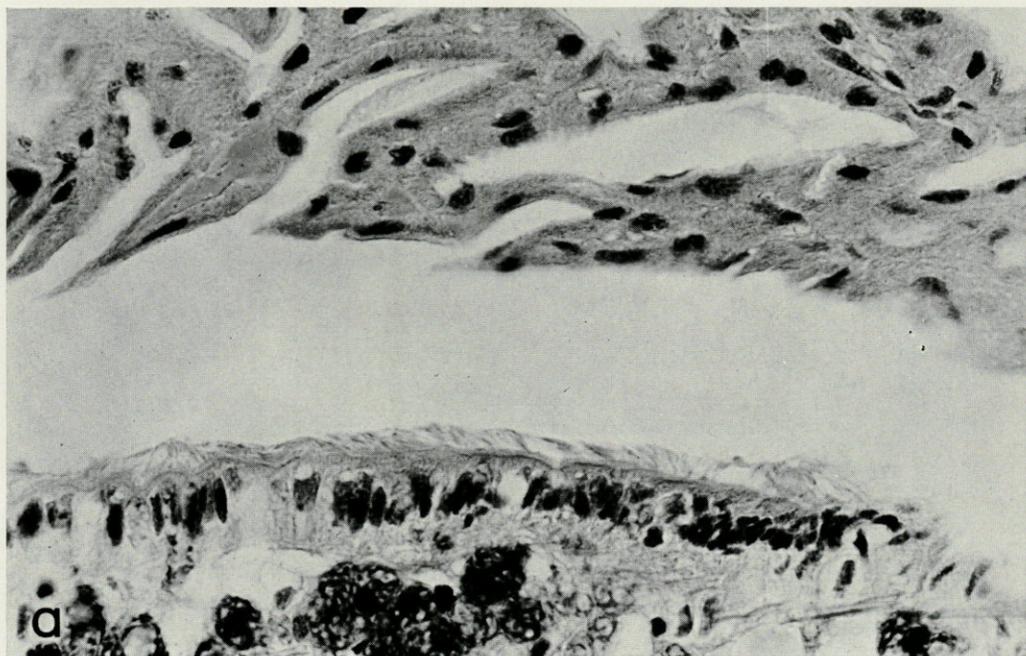


PLANCHE V

GLANDES DORSALE, INTERMÉDIAIRE ET ANTÉRIEURE

a) *Vue d'ensemble de la glande dorsale.*

g.d., glande dorsale

o.h., organe de Haneda

s.p., sillon pré-buccal

La paroi du sillon pré-buccal diffère profondément de celle du canal de la glande pédieuse (pl. III et IV).

Bouin, Tétrazoréaction.

G = 110.

b) et c) *Détails de la glande dorsale.*

Les deux types de sécrétion apparaissent nettement (Fig. b) ainsi que les chapelets de grains de sécrétion qui traversent l'épithélium du sillon pré-buccal (Fig. c).

Bouin. Fuchsine paraldéhyde — hématoxyline de Groat.

Picroindigocarmin.

G = 450.

d) *Région ventrale du sillon pré-buccal.*

g.a., glande antérieure

g.d., glande dorsale

g.i., glande intermédiaire

g.t., glandes tégumentaires

o.h., organe de Haneda.

s.p., sillon pré-buccal

Bouin. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation préalable.

Azan.

G = 150.

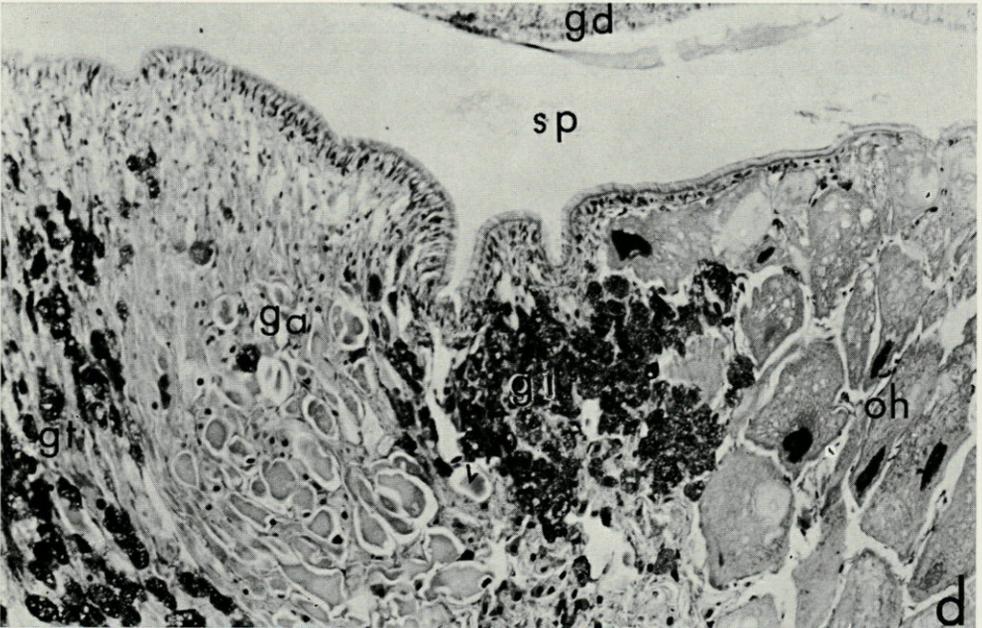
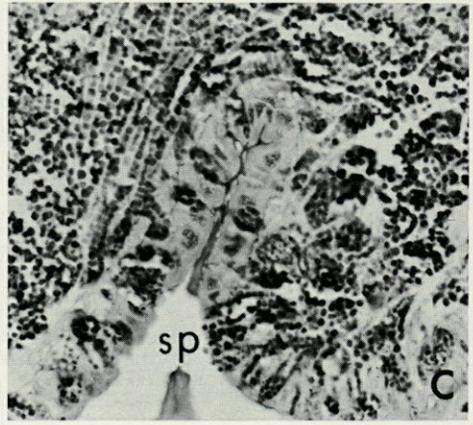
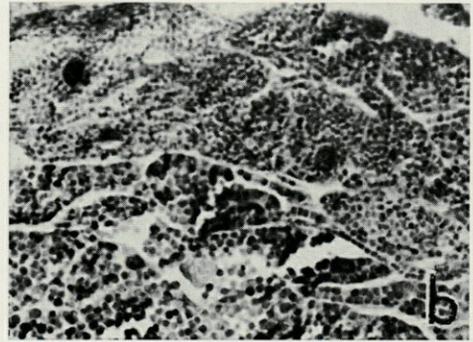
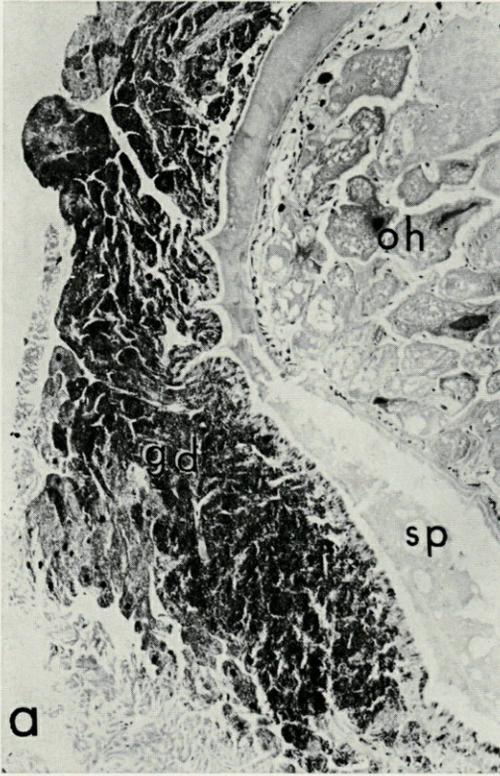


PLANCHE VI
DÉTAILS DES FORMATIONS PROCHES DU SILLON PRÉ-BUCCAL

a) *Glande du plancher.*

Cellules à vacuoles et mucocytes. Ces derniers sont fortement colorés par la fuchsine paraldéhyde sans oxydation préalable.

Bouin. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation — azan.
G = 590.

b) *Amibocytes.*

Dans la région immédiatement sous-jacente à l'organe de Haneda, il existe une importante concentration d'amibocytes.

Bouin. Trichrome de Prenant.
G = 590.

c) *Glande intermédiaire et glande antérieure.*

Dans la glande intermédiaire (à droite), il existe d'assez nombreux amibocytes éosinophiles (flèches) parmi les adénocytes. La glande antérieure (à gauche) est caractérisée par de grandes cellules à vacuoles.

Bouin. Azan.
G = 590.

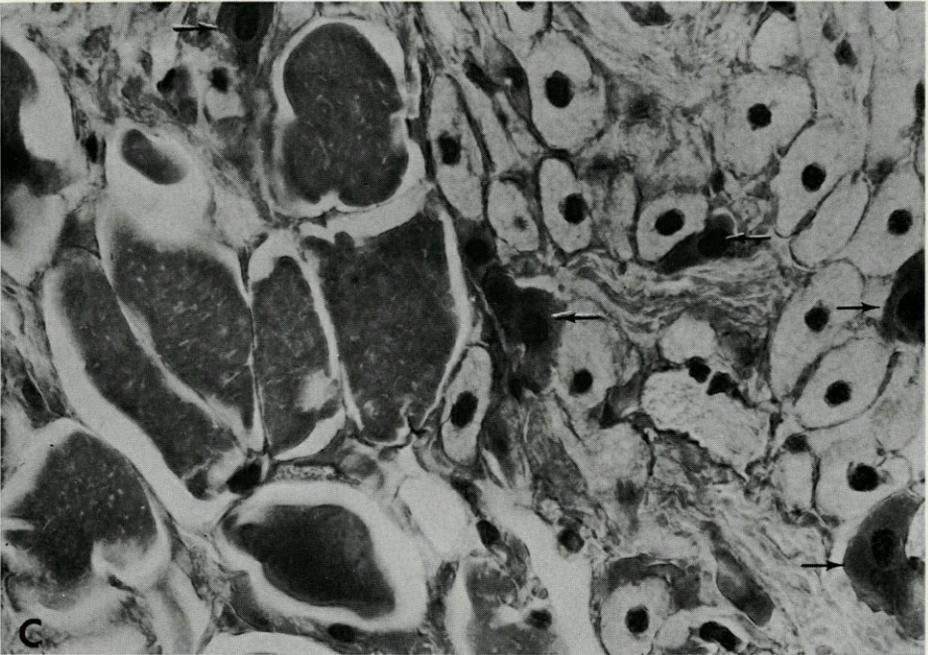
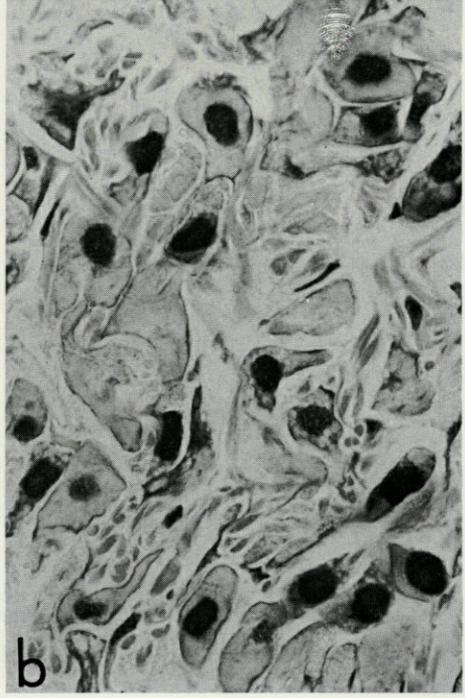
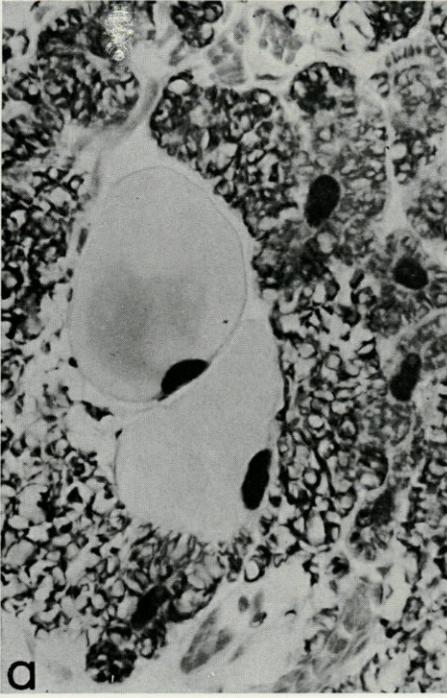


PLANCHE VII
ORGANE DE HANEDA

a) *Coupe transversale de l'organe.*

Les photocytes déversent leur sécrétion dans le sillon pré-buccal (s.p.). Chez cet animal, fixé à Angkor, des phagocytes commencent à envahir l'organe. Une des cellules photogènes (flèche) a été entièrement phagocytée.

Bouin. Hémalun — trichrome en un temps.
G = 235.

b) et c) *Deux aspects d'un même photocyte.*

Un même photocyte a été photographié sur préparation non colorée en lumière ultraviolette (410 m μ) (Fig. c), puis après réaction à l'A.P.S. (Fig. b).

Il existe une étroite corrélation entre l'intensité de la fluorescence et de la réaction à l'A.P.S.

G = 590.

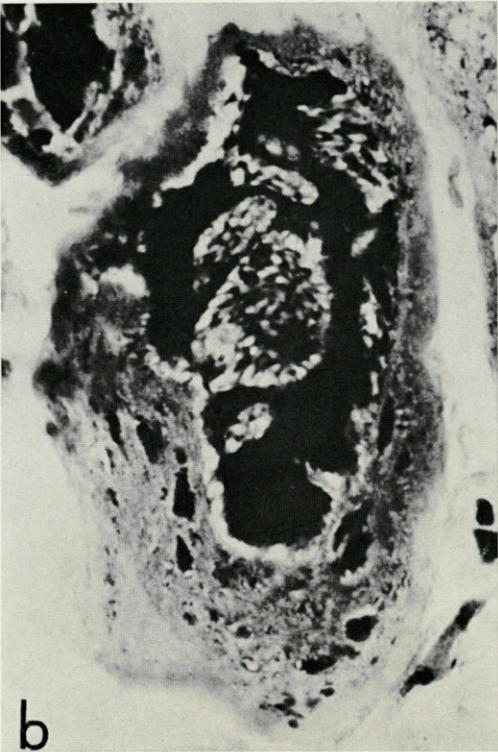
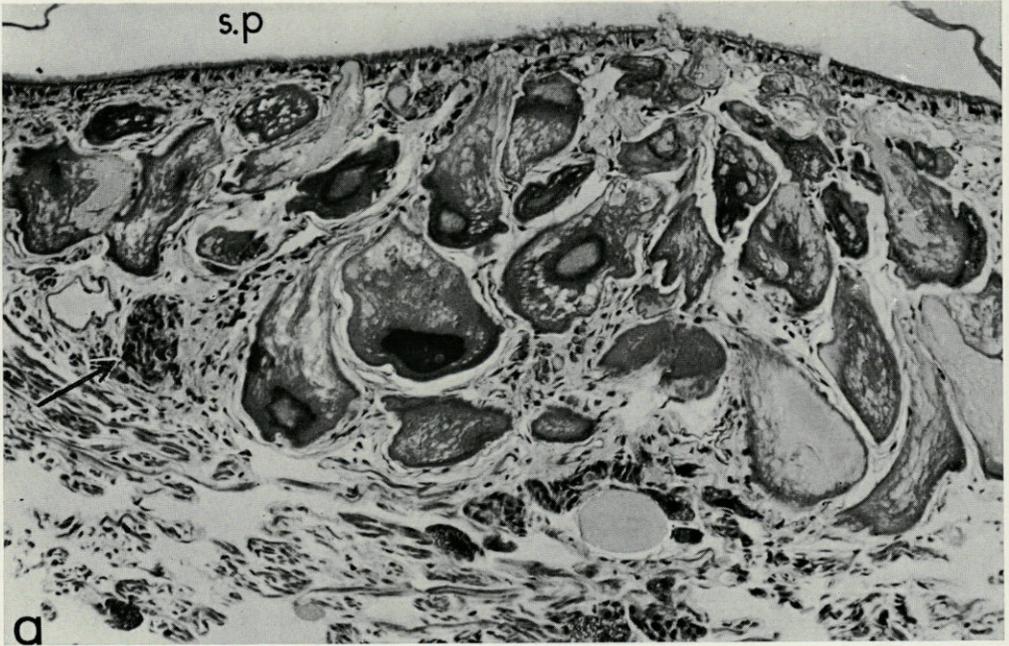


PLANCHE VIII
CARYOLOGIE ET ÉVOLUTION DES PHAGOCYTES

a) *Noyau d'un phagocyte.*

La chromatine forme un semis dense de granules dont le calibre est sensiblement uniforme; par places, on note quelques amas de taille plus grande (*flèches*). Quatre nucléoles (n) sont visibles; ils sont entourés d'une frange chromatinienne et leur zone centrale est structurée.

Bouin. Réaction nucléale de Feulgen et Rossenbeck.

G = 2 000.

b) à d) *Premiers stades de l'involution des phagocytes.*

Ces images ont été observées sur des coupes voisines de celle qui est figurée pl. VII, a. Les phagocytes creusent des dépressions dans la cellule photogène (*flèches*, Fig. b et c), puis l'envahissent et fragmentent son cytoplasme (Fig. d).

Bouin. Hémalum - trichrome en un temps (Fig. b et d).

Bouin. Galloxyanine (Fig. c).

G = 590.

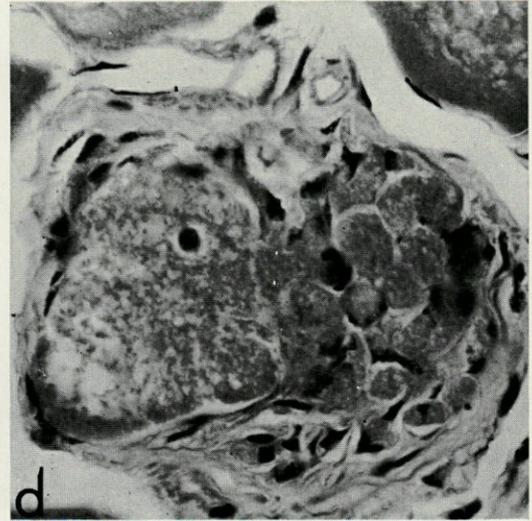
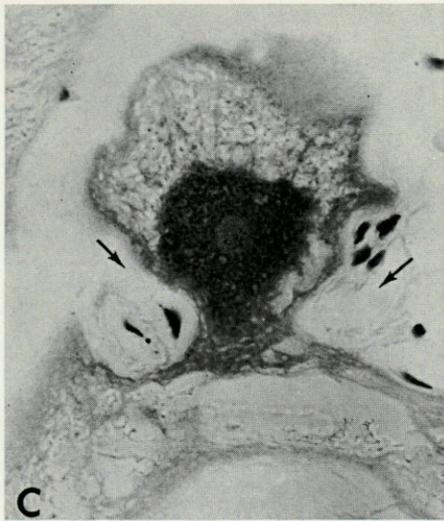
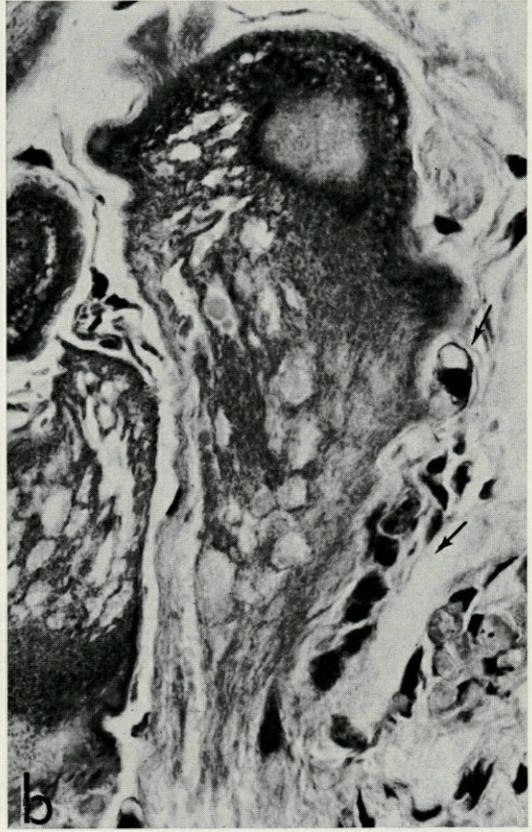
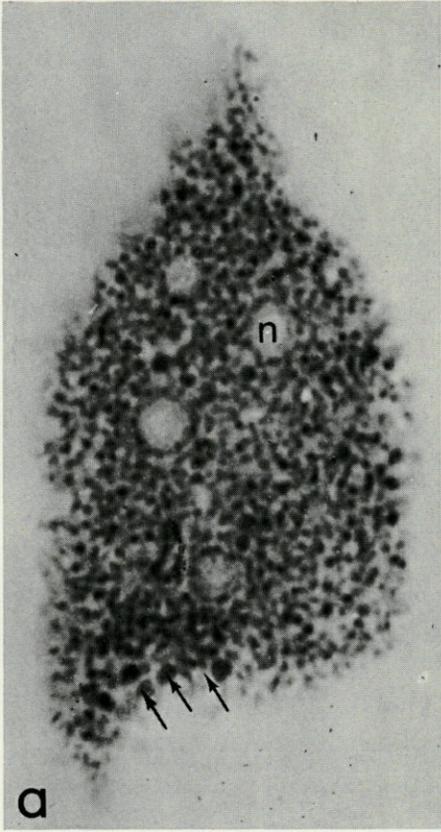


PLANCHE IX
RÉSORPTION DE L'ORGANE DE HANEDA

a) *Phagocytes.*

Détail de la planche VII, a. Ce groupe de phagocytes a entièrement envahi une cellule photogène dont la forme générale est conservée. Les phagocytes voisins (ph) sont encore intacts. Remarquer les vaisseaux sanguins (v).

Bouin. Hémalun - trichrome en un temps.

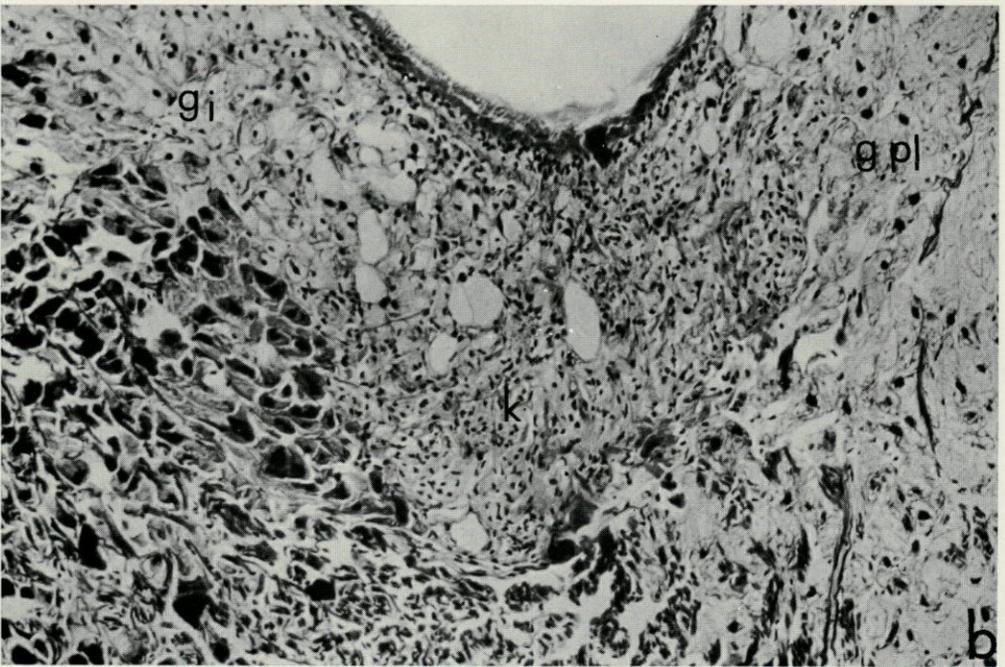
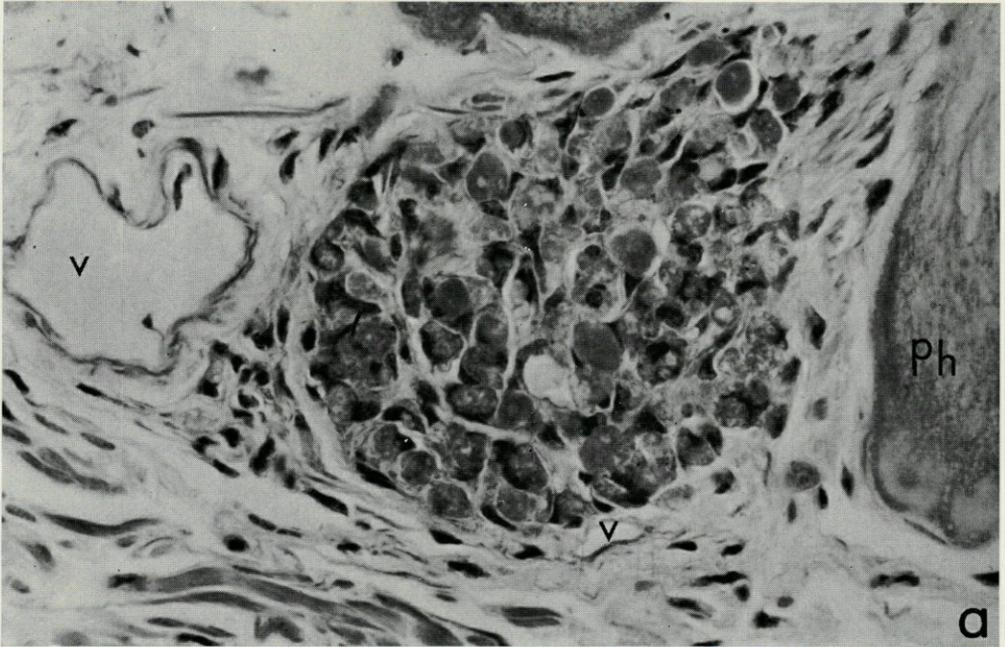
G = 590.

b) *Kyste de résorption.*

On reconnaît à droite du kyste (k), la glande du plancher (g.pl.) et à gauche, la glande intermédiaire (g.i.). Les quelques cellules à vacuoles présentes dans le kyste pourraient traduire une colonisation progressive de celui-ci par les adénocytes des massifs glandulaires voisins.

Individu fixé à Paris. Bouin. Azan.

G = 160.



**INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE
ET DE LA SALINITÉ
SUR LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE
DE *CRANGON SEPTemspinosa* SAY
(DECAPODA, CARIDEA)**

par Michèle REGNAULT et J.D. COSTLOW

Université de Paris et Duke Marine Laboratory, Beaufort, N.C., U.S.A.

SOMMAIRE

Les auteurs étudient l'influence de la température et de la salinité sur le développement du Décapode Caridae *Crangon septemspinosa* Say en laboratoire. Celui-ci a été obtenu à des températures comprises entre 15 et 23 °C et à des salinités variant entre 20 et 30 ‰. Les effets de cycles de température d'une durée de 24 heures sur le développement à des températures constantes sont discutés. Les auteurs constatent qu'un accroissement de la salinité au cours de la première période de la vie larvaire semble améliorer les conditions du développement, ce qui correspond aux conditions naturelles.

Parmi les Crevettes ayant un intérêt économique, *Palaemon serratus* P. et *Crangon crangon* L. sont les plus importantes pour les côtes européennes (IVANOV, 1967; FAO Reports, 1968); les Pandalidae restent en effet limitées aux régions nordiques. Or si l'élevage du « bouquet » a été réalisé à plusieurs reprises (SOLLAUD, 1923; REEVE, 1969), aucune tentative du genre n'a été envisagée chez les Crangonidae sinon partiellement (MEIXNER, 1966); ceci est d'autant plus curieux que les données sur la biologie des adultes abondent

dans la littérature : BROEKEMA (1941), LLOYD et YONGE (1947), MEREDITH (1952) pour *C. crangon*; ALLEN (1960) pour *C. allmani*; PRICE (1962) et ISRAEL (1936) pour les espèces américaines. Les seules tentatives d'élevage au laboratoire ont été réalisées par TESMER and BROAD (1964) sur l'espèce la plus commune de la côte W de l'Atlantique : *Crangon septemspinosa*. La description des stades larvaires de cette espèce est donnée par NEEDLER (1941) à partir de spécimens récoltés dans le plancton, et par TESMER and BROAD. Ces derniers soulignent l'influence du régime alimentaire sur le développement larvaire mais ne tiennent pas compte des facteurs température et salinité. Une étude précédente avec *Hippolyte inermis* Leach (Hippolytidae) nous a montré que toute tentative d'élevage devait être précédée de la recherche des valeurs optimales de ces facteurs et de leur marge d'utilisation (REGNAULT, 1969). Nous avons donc étudié le développement larvaire de *C. septemspinosa* sous cet angle. Nous avons, ensuite recherché les interrelations possibles entre les 2 facteurs, puis envisagé l'influence d'une température cyclique et d'un changement de salinité.

MÉTHODES

Les femelles ovigères sont récoltées d'avril à juin sur le côté abrité de Shackleford Island c'est-à-dire dans le Sound qui isole le littoral de l'océan. Nous utilisons un « beam-trawl », court chalut trainant sur le fond et dont l'ouverture est précédée d'une chaîne pour déterrer les individus enfoncés dans le sédiment. Les femelles récoltées sont conservées isolées dans de petits aquariums d'1,5 litre avec fond de sable jusqu'à l'éclosion.

Les larves sont élevées suivant la technique de COSTLOW et BOOKOUT (1968) : 10 par bols de 8 cm de diamètre (70 cc. d'eau de mer filtrée sur 1 filtre de viscosité de 5 μ), photopériode de 12 h - 12 h, et nourries avec des nauplii d'*Artemia* fraîchement éclos. Pour l'étude de la température, les cultures sont réalisées dans 3 chambres à température constante réglées à 15 °C, 20 °C et 25 °C, et 3 chambres présentant un cycle thermique de 24 h (COSTLOW, BOOKOUT, 1970); la variation de température au cours de la journée est de 5 °C \pm 1 °C; le cycle comprend 2 périodes à température constante : de 10 h à 16 h (t° maximale), et de 22 h à 4 h (t° minimale) séparées par 2 périodes où la température décroît ou croît régulièrement.

La marge de nos investigations s'étend de 15 °C à 30 °C.

Le développement larvaire observé dans chaque cas est estimé selon les critères suivants :

1) pourcentage de larves réalisant la totalité de leur développement (% absolu de métamorphose);

2) courbe de survie avec nombre et durée des périodes critiques;

3) longueur moyenne de la vie larvaire, c'est-à-dire temps nécessaire pour atteindre la moitié du pourcentage total de métamorphose;

4) étalement de la métamorphose (nombre de jours écoulés entre la première et la dernière métamorphose);

5) mortalité au moment de la métamorphose rapportée à la mortalité pendant toute la phase larvaire.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE

Nous avons étudié les effets de ce facteur à 20 ‰ et 30 ‰. A chaque température et salinité nous disposons trois séries de 5×10 larves, chaque série provenant d'une femelle différente. Les résultats sont réunis dans le tableau I et les figures 1 et 2; chaque courbe représente de ce fait la survie moyenne de 150 larves.

TABLEAU I

Influence de la température sur le développement larvaire de *Crangon septemspinosa*. Critères d'estimation des conditions de développement.

	Température constante						Cycles thermiques			
	15° C		20° C		25° C		(15-20° C)		(20-25° C)	
	20‰	30‰	20‰	30‰	20‰	30‰	20‰	30‰	20‰	30‰
% total de métamorphose	37	24	54	60	2,6	2,0	37	49	6	26
périodes critiques de la phase larvaire	—	début dev. st. I et II	—	—	stade I	stade I	métam.	—	fin dev. et métam.	stade I + métam.
long. moy. du dévelop. larvaire (jours) = L	31	31	19	20	21	21	21	21	21	19
étalement de la métamorphose (jours)	8	8	10	7	3	2,5	9,3	10	7	8
% mortalité à la métamorphose	43	58	20	20	—	(80)	50	44	88	53
$\frac{\% \text{ mortalité métam.}}{\% \text{ mort. dev. tot.}} =$	0,6	0,76	0,43	0,50	—	—	0,79	0,86	0,93	0,71

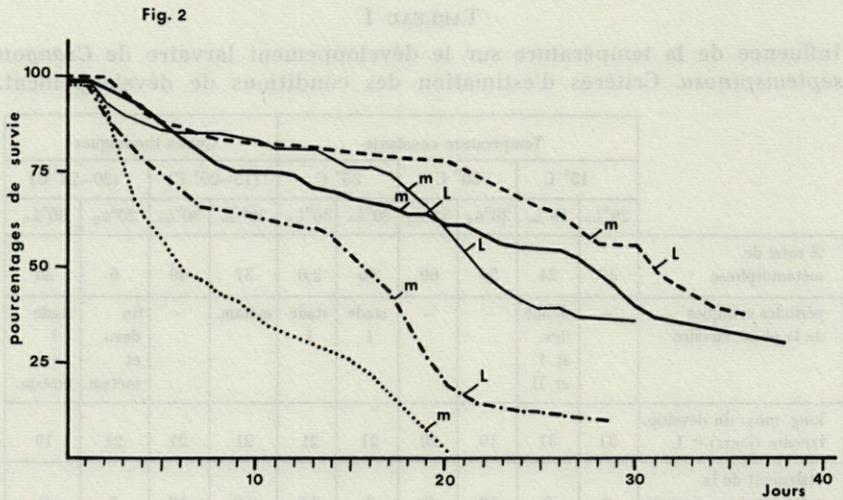
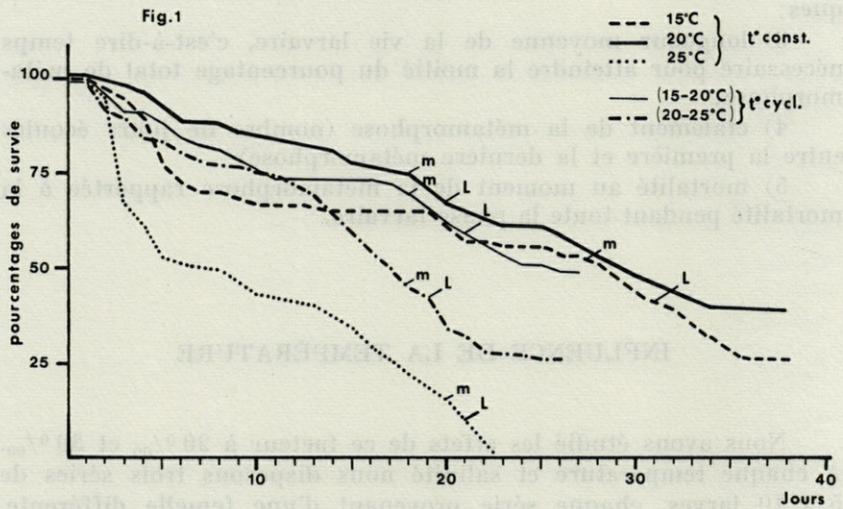


Fig. 1 et 2. — Développement larvaire de *C. septemspinosa* à température constante et en présence de cycle thermique de 24h. Courbes de survie.

L = durée moyenne du dével.; m = début de la métamorphose.

Fig. 1 = S‰ = 30‰; Fig. 2 = S‰ = 20‰.

RÉSULTATS.

1) *Elevage à température constante.*

L'élévation de température de 15 °C à 20 °C accroît le pourcentage de développement complet de 27 % en moyenne; il réduit la longueur de la vie larvaire d'environ 1/3 en agissant sur les périodes d'inter-mue et diminue de 30 % la mortalité à la métamorphose.

Le même accroissement de température de 20 °C à 25 °C a un effet totalement différent sinon opposé. Très peu de larves franchissent la métamorphose; la mortalité est si élevée que le développement s'arrête aux stades IV et V; la période de métamorphose dans les rares cas où celle-ci se produit n'est pas plus précoce, et les périodes d'intermue sont inchangées.

D'un autre côté la température n'influence pas la période d'étalement de la métamorphose qui reste de 8 jours en moyenne.

Ainsi la marge de températures favorables à un développement larvaire complet est réduite, de 15 °C à moins de 25 °C. Les conditions optimales sont réalisées à 20 °C.

2) *Elevage soumis aux cycles thermiques.*

Ces cycles thermiques avaient pour but de créer des conditions d'élevage pour les larves, plus proches des conditions naturelles. Ils passaient aussi pour donner des résultats différents des élevages réalisés à température constante et généralement meilleurs (COSTLOW and BOOKHOUT, 1970, sous presse). Sur les trois cycles expérimentés, deux seulement : (15°-20 °C) et (20°-25 °C) ont pu être étudiés (aucune larve élevée avec le cycle (25°-30 °C) ne survivait au-delà de 24 h). L'avantage des variations nyctémérales de température sur les températures constantes se manifeste de la façon suivante :

— si les températures extrêmes du cycle (15 °C et 20 °C pour le cycle 15°-20 °C) sont comprises dans la marge de température définie précédemment, les conditions de développement réalisées sont alors juste intermédiaires à celles observées aux températures limites maintenues constantes. L'effet positif du cycle sur la température constante la moins favorable se manifeste en particulier sur la longueur des inter-mues (réduction d'1/3 environ de la période larvaire); mais il influence peu le pourcentage de développement complet réalisé et n'améliore pas la survie au moment de la métamorphose qui reste la période critique; enfin il est plus marqué à 30 ‰ qu'à 20 ‰;

— lorsqu'une des températures extrêmes du cycle est en dehors de la marge connue, le cycle neutralise la presque totalité des avantages dus à l'autre température (ainsi 25 °C pour le cycle 20-25 °C).

En résumé :

C. septemspinosa pendant sa phase larvaire montre des exigences thermiques assez étroites avec un optimum voisin de 20 °C.

Les cycles thermiques de 24 h n'élargissent pas les limites définies (de 15 °C à moins de 25 °C); ils permettent cependant d'utiliser des températures qui, seules ne donnaient pas un rendement suffisant, mais couplées avec une température proche de l'optimum apparaissent très satisfaisantes.

INFLUENCE DE LA SALINITÉ

Les salinités étudiées s'étendent de 10 ‰ à 35 ‰. Pour déterminer les salinités extrêmes supportées par les larves, nous avons fait des cultures en masse (200 larves par cristallisoir de 1,5 l) aux salinités suivantes : 10 ‰, 15 ‰, 20 ‰, 25 ‰, 30 ‰ et 35 ‰, et à la température qui nous semblait la plus favorable, soit le cycle 15-20 °C (Fig. 3).

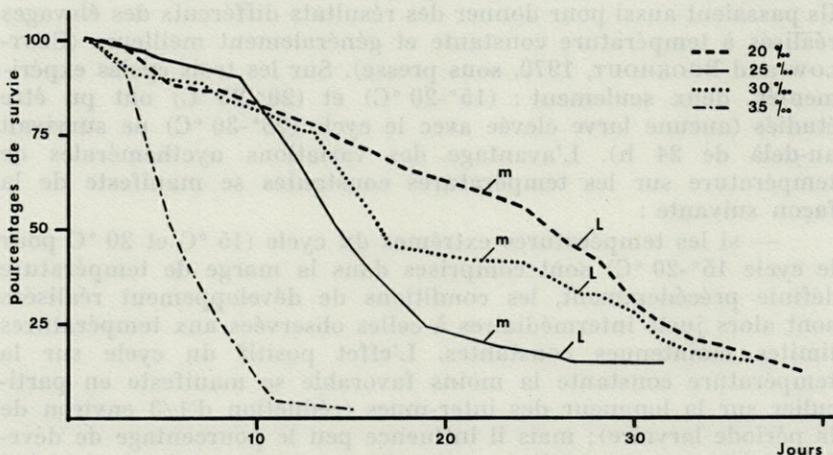


FIG. 3. — Influence de la salinité sur le développement larvaire de *C. septemspinosa*; culture en masse; t° = cycle : 15-20 °C.
L = longueur moyenne du dével.; m = première métamorphose.

Les femelles ovigères étant conservées à 35 ‰, salinité du lieu de récolte, toutes les larves écloses supportent cette salinité quelques heures; elles sont transférées aux salinités désirées après une période d'adaptation variant de 0 à 24 h, selon l'écart des salinités; par la suite nous sommes passés directement de 35 ‰ à 20 ‰ et les résultats n'ayant pas été modifiés, la période d'adaptation n'a été utilisée que pour les salinités inférieures à 20 ‰.

Pour étudier ensuite les interrelations entre les deux facteurs, température et salinité, nous avons pris trois salinités type (10 ‰, 20 ‰ et 30 ‰) et les avons associées aux 6 températures indiquées précédemment; l'ensemble permettait 18 combinaisons $t^{\circ} - S^{\circ}/_{00}$.

RÉSULTATS.

— Aux basses salinités, 10 ‰ et 15 ‰, la totalité des larves, soit 400 pour chaque combinaison, ne survit pas plus de 12 à 24 h, quelle que soit la durée d'adaptation préliminaire; rappelons que la survie la plus longue est observée aux températures les plus basses.

A 35 ‰, la majorité des larves meurt avant la première mue; 4 % du nombre initial parviennent cependant au stade IV mais ne le dépassent pas.

Le développement obtenu aux salinités intermédiaires est estimé selon les critères habituels (Tabl. II et Fig. 3).

— Avant de poursuivre l'analyse des effets de la salinité, nous attirerons l'attention sur l'écart très net qui apparaît (Tabl. II) entre les cultures en masse (200 larves/1 500 cc.) et les cultures en petit nombre (10 larves/70 cc.); ces dernières, par un pourcentage total de métamorphoses doubles, une vitesse de développement accrue et une période de métamorphose plus courte, présentent un avantage sur les cultures en masse. (On pourrait suggérer à ce propos de ne pratiquer les cultures en masse que la métamorphose franchie).

— Les différentes combinaisons $t^{\circ} - S^{\circ}/_{00}$ expérimentées permettent de définir la marge de salinités tolérées par *Crangon septemspinosa* pour son développement larvaire; elle est comprise entre 20 ‰ et 30 ‰. Entre ces limites la salinité par elle-même influence peu les conditions de développement. Celles-ci sont en effet identiques à 20 ‰ et 30 ‰ si elles se déroulent à température constante; mais en présence des cycles thermiques de 24 h, il y a une amélioration sensible à la salinité la plus élevée surtout

TABLEAU II

Développement larvaire de *C. septemspinosa* à différentes salinités.

Comparaison des cultures en masse (200 larves/1 500 cc.)

et des cultures en petit nombre (10 larves/70 cc.).

Température = (15-20 °C).

	20‰		25‰	30‰	
	10 larves / 70 cc.	mass cult.	mass cult.	mass cult.	10 larves / 70 cc.
% total de métamorphose	37	20	13,5	15,6	49
périodes critiques de la phase larvaire	métam.	-	st. III et IV	st. II et III	-
long. moy. du dev. larvaire (jours) = L	21	27	26	27	21
étalement de la métamorphose (jours)	9	13	10,5	13	9,6
% mortalité à la métamorphose	47	68	31	64	34
$\frac{\% \text{ mortalité métam.}}{\% \text{ mortal. dev. tot.}} =$	0,74	0,85	0,36	0,75	0,66

au moment de la métamorphose. Rappelons que c'est également à 30 ‰ que l'avantage des températures cycliques sur les températures constantes correspondantes est le plus marqué.

En dépit de la légère prédominance de 30 ‰ sur 20 ‰ (non confirmée par les élevages à 25 ‰ qui ne forment pas transition), la salinité influence peu l'allure générale du développement. Une étude détaillée des courbes individuelles de survie, lorsque la température est convenable, révèle cependant une particularité intéressante : les périodes critiques n'ont pas lieu au même moment à 20 ‰ et 30 ‰. Les premiers stades larvaires (st. I et II) présentent à 30 ‰ une mortalité élevée qui décroît rapidement après la seconde mue, période critique qui n'apparaît pas à 20 ‰; par contre le phénomène inverse s'observe à la métamorphose; à 25 ‰ la mortalité est régulière et ne s'accroît qu'en fin de développement.

Nous avons essayé d'utiliser ces effets contraires de la salinité pour améliorer le rendement des élevages.

Changement expérimental de salinité au cours du développement.

Immédiatement après l'éclosion nous plaçons les zoés de *C. septemspinosa* à la salinité de 20 ‰, en suivant le procédé habituel; 24 h après leur seconde mue, elles sont transférées à 25 ‰ afin de réduire le choc osmotique, puis le jour suivant à 30 ‰, salinité à laquelle s'achève leur développement. L'expérience est faite une première fois avec 3 séries de 5×10 larves, chaque série provenant d'une femelle différente. La figure 4 A donne la survie moyenne de ces trois séries comparée à celle observée normalement à salinité constante 20 ‰ et 30 ‰. Nous constatons alors une mortalité générale nettement réduite, la disparition de toute période critique et un pourcentage de métamorphoses particulièrement élevé (60 à 65 %).

Nous avons refait cette expérience avec 3 nouvelles séries témoins; A, qui reste constamment à 20 ‰, D, à 30 ‰ et B qui passe de 20 ‰ à 25 ‰ comme la série d'essai C, mais achève son développement à 25 ‰. Les larves des 4 séries A, B, C et D proviennent toutes de la même femelle (Fig. 4B). L'amélioration notée précédemment est moins frappante dans cette expérience et est masquée en partie par les conditions exceptionnellement favorables obtenues à la S ‰ constante 30 ‰.

Ces conditions exceptionnelles n'ont été retrouvées, à la même température et salinité, que dans des expériences où nous nourrissions les larves avec des plutei d'*Arbacia* et des nauplii d'*Artemia*: le pourcentage de métamorphoses observées variait alors de 50 à 80 %.

Le changement de salinité ainsi expérimenté accroît de façon certaine la capacité de survie des larves; en évitant les périodes critiques, il permet de conserver un taux de mortalité constant et relativement bas jusqu'à l'apparition des premiers stades juvéniles. Il n'a par contre aucun effet positif sur la durée moyenne de la vie larvaire ou le nombre de mues franchies avant la métamorphose.

Ces résultats sont d'autant plus intéressants qu'ils se trouvent confirmés par les données écologiques de HAERTEL et OSTERBERG (1967) au sujet de *C. franciscorum* dans l'estuaire de Columbia River (côte Pacifique des U.S.A.). D'après ces auteurs, les premiers stades larvaires sont localisés dans la partie supérieure de l'estuaire, les stades âgés et les immatures dans la partie moyenne, et les adultes — ainsi que des immatures — dans la partie inférieure. Ainsi au cours de son cycle biologique, *C. franciscorum* se déplace

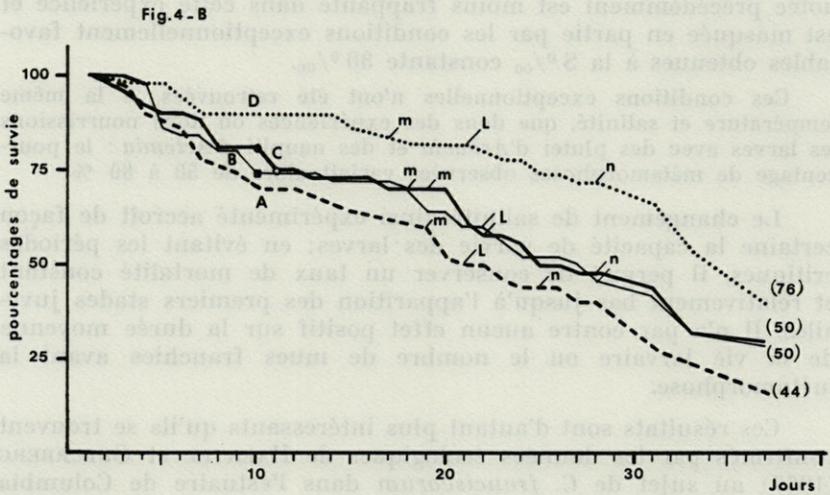
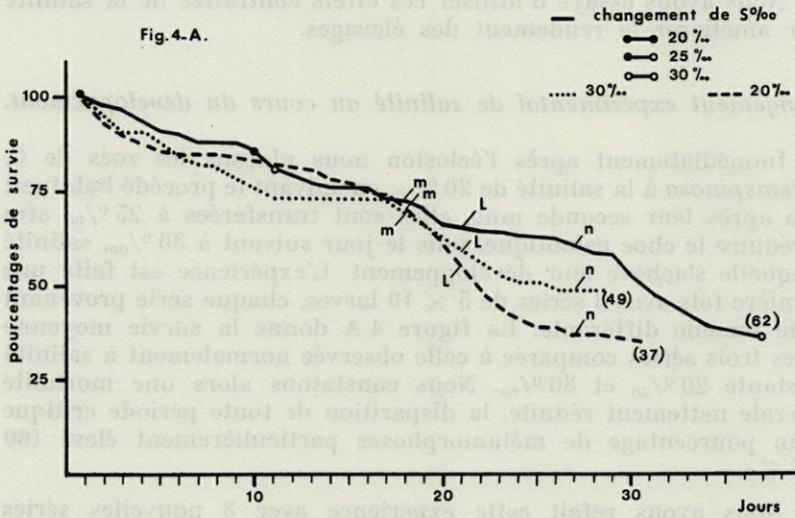


FIG. 4 A et B. — Changement de salinité au cours du développement, 24 heures après la seconde mue larvaire; $t^\circ = \text{cycle} : 15-20^\circ \text{C}$.

Les chiffres entre parenthèses correspondent au pourcentage absolu de métamorphoses pour chaque série.

L = longueur moy. du dével. (m — n) = étalement de la métamorphose. (pour la signification des courbes, voir le texte).

en suivant le gradient de salinité et ceci indépendamment des variations saisonnières.

D'autre part KUHL et MANN (1963) à la suite d'observations portant sur 14 années donnent la répartition des larves de *C. crangon* dans la zone polyhaline de l'estuaire de l'Elbe : les densités maximales de larves correspondent en avril-mai aux stations les plus proches de la côte et à une salinité de 20 à 26 ‰; en mai-juillet aux stations intermédiaires à 24-30 ‰, en automne et début d'hiver aux stations les plus au large ($S\text{ ‰} = 30-32\text{ ‰}$). Cette migration au cours de l'année des formes larvaires des basses salinités vers les salinités les plus élevées, dépendait, selon KUHL et MANN, essentiellement de la température. On ne peut s'empêcher de faire remarquer qu'elles sont liées aussi à l'âge des larves : la majorité du stock larvaire en avril est composé de stades jeunes alors qu'en automne, les individus sont arrivés à la fin de leur développement.

A notre connaissance aucune donnée écologique concernant les larves de *C. septemspinosa* n'a été publiée. Afin de répondre à cette question et dans l'espoir de voir confirmées les observations faites au laboratoire, nous avons prélevé des échantillons de plancton en 3 stations de l'estuaire de Newport River et 2 stations vers le large. Le dépouillement des prises n'étant pas achevé, nous ne sommes pas encore en mesure d'utiliser ces résultats.

Mais nous pouvons signaler dès à présent, qu'un accroissement de $S\text{ ‰}$ au cours du développement, apparu comme une simple amélioration des techniques d'élevage en laboratoire, correspond en fait à une réalité écologique. Celle-ci est-elle indépendante de l'équilibre physiologique de *C. septemspinosa* ou est-ce la réponse aux modifications du milieu interne de cette espèce au cours de son développement ? Nous ne ferons que soulever la question.

CONCLUSION

Nous retiendrons de l'étude précédente que :

1) *C. septemspinosa* peut atteindre et réaliser la métamorphose dans des limites de température et salinité allant de 15 °C à 23 °C et 20 ‰ à 30 ‰.

2) La forme générale du développement larvaire peut être modifiée de deux façons :

- par l'intermédiaire de la température qui agit sur sa durée (le rôle des cycles thermiques de 24 h a été discuté);
- ou par un changement de salinité qui influence les conditions de survie des larves.

REMERCIEMENTS

Ce travail fait partie d'un programme de recherche réalisé au Duke Marine Laboratory (Beaufort, NC) grâce à une bourse de l'O.T.A.N. Nous tenons à remercier à cet égard le Dr. C.G. BOOKOUT pour ses conseils et encouragements, et le Dr. A. WILLIAMS pour son aide précieuse concernant la biologie et l'écologie de *C. septemspinosa* dans la région de Beaufort.

RÉSUMÉ

L'influence de la température et de la salinité sur les élevages de *C. septemspinosa* en laboratoire a été étudiée. La moyenne favorable des températures et des salinités et leur optima sont donnés.

Les effets de cycles de température de 24 heures sur le développement larvaire comparé avec les températures constantes correspondantes sont discutés.

Un accroissement de la salinité au cours de la première période de la vie larvaire semble améliorer les conditions du développement et aussi correspondre à l'environnement dans lequel on trouve les larves dans la nature.

SUMMARY

The influence of temperature and salinity on the rearing of *C. septemspinosa* in the laboratory has been investigated. The range of suitable temperatures and salinities and their optima are given.

The effects of 24 h temperature-cycles on the larval development in comparison with the constant corresponding temperatures are discussed.

An increase of salinity during the first period of larval life appears to improve the conditions for development, and also corresponds to the environment in which the larvae are found in nature.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Einfluss von Temperatur und Salzgehalt auf die Laboratoriumszucht von *C. septemspinosa* wurde untersucht.

Der Bereich der günstigen Salzgehalte und Temperaturen sowie ihre Optima werden angegeben.

Die Einflüsse von 24 h - Temperaturzyklen auf die Larvenentwicklung im Vergleich zu konstanten Temperaturen gleicher Höhe werden diskutiert.

Ein Salinitätsanstieg während der ersten Larvalperiode scheint die Entwicklungsbedingungen zu verbessern; er entspricht zudem den natürlichen Bedingungen im Habitat der Larven.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, J.A., 1960. On the biology of *Crangon allmani* Kinahan in Northumberland waters. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 39 : 481-508.
- BROEKEMA, M.M.M., 1941. Seasonal movements and the osmotic behavior of the shrimp *Crangon crangon* L. *Arch. néerl. Zool.*, 6 : 1-100.
- COSTLOW, J.D., C.G. BOOKHOUT, 1968. Larval development of the crab *Leptodius agassizii* Milne-Edwards in the laboratory (Brachyura, Xanthidae). *Crustaceana*, suppl., 2 : 203-213.
- COSTLOW, J.D., C.G. BOOKHOUT, 1970. The effect of cyclic temperatures on larval development of the mud-crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould). Proc. IVth European Symposium of Marine Biology, Cambridge University Press (sous presse).
- FAO Reports 1968. Proceedings of the World Scientific conference on the biology and agriculture of shrimp and prawns. Mexico 1967. *FAO Fish. Rep.* 57, vol. 1.
- HAERTEL, L., C. OSTERBERG, 1967. Ecology of zooplankton, benthos and fishes in the Columbia River estuary. *Ecology*, 48 (3) : 459-472.
- ISRAEL, H.R., 1936. A contribution toward the life histories of two California shrimps, *Crago franciscorum* (Stimpson) and *Crago nigricauda* (Stimpson). *Calif. Fish. Game*, 46 : 1-28.
- IVANOV, B.G., 1967. A world survey of the shrimping trade. vi + 106 p. Maps. Israel Program for Scientific Translations Jerusalem Israel.
- KUHL, H., H. MANN, 1963. Das Vorkommen von Garnelenlarven (*Crangon crangon* L.) in der Elbmündung. *Arch. Fischwiss.*, 14, 1/2 : 1-7.

- LLOYD, A.J., C.M. YONGE, 1947. The biology of *Crangon vulgaris* L. in the Briston channel and Severn estuary. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 26 : 626-661.
- MEIXNER, R., 1966. Eine Methode zur Aufzucht von *Crangon crangon* (L.) (Crust. Decapode. Natantia). *Arch. Fischereiwiss.* 17, 1-4.
- MEREDITH, S.S., 1952. A study of *Crangon vulgaris* L. in the Liverpool Bay area. *Proc. Trans. Zool. biol. Soc.*, 1950-1952 : 75-109.
- NEEDLER, A.B., 1941. Larval stages of *Crago septemspinus* Say. *Trans. R. Can. Inst.*, 23 (2) : 193-199.
- PRICE, K.S., 1962. Biology of the sand shrimp, *Crangon septemspinosa*, in the shore zone of the Delaware Bay region. *Chesapeake Sc.*, 3 (4) : 244-255.
- REEVE, M.R., 1969. Growth, metamorphosis and energy convention in the larvae of the prawn *Palaemon serratus*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 49 : 77-96.
- REGNAULT, M., 1969. Influence de la température et de l'origine de l'eau de mer sur le développement larvaire au laboratoire d'*Hippolyte inermis* Leach (Decapode, Natantia). *Vie Milieu*, 20 (1 A) : 137-152.
- SOLLAUD, E., 1923. Le développement larvaire des Palaemoninae. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 57 : 509-603.
- TESMER, C.A., A.C. BROAD, 1964. The larval development of *Crangon septemspinosa* Say (Crustacea, Decapoda). *Ohio J. Sci.* 64 (4) : 239-250.
- WILLIAMS, A., 1965. Marine Decapod Crustaceans of the Carolinas. *Fish. Bull.*, 65 (1) : 1-297.

Regu le 8 octobre 1969.

ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES CHROMATIQUES
CHEZ *LYSMATA SETICAUDATA* RISSO
(CRUSTACÉ, DÉCAPODE) :
INFLUENCE DES VARIATIONS LUMINEUSES
SUR LE CYCLE NYCTHÉMÉRAL
DE MIGRATIONS PIGMENTAIRES

par Yvonne COUTURIER-BHAUD
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

La livrée chromatique de *Lysmata seticaudata* est caractérisée par la présence de deux catégories de chromatophores rouges : les érythrocytes de type I et II. Ces cellules monochromatiques s'opposent à la fois par des caractères morphologiques relatifs à leur taille, leur densité, leur répartition topographique et par leur comportement physiologique (CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER, 1968 a et b). Ces chromatophores sont sensibles à certaines modifications régulières du milieu; ils répondent à ces variations par un mouvement rythmique du pigment au sein du cytoplasme cellulaire. Chez *L. seticaudata*, la manifestation la plus spectaculaire est celle qui assure en 24 heures la succession de deux livrées chromatiques distinctes, l'une diurne, l'autre nocturne. Au cours du cycle nycthémeral des migrations pigmentaires, le type I étalé le jour se rétracte la nuit tandis que le type II réalise, de façon synchrone, les mouvements inverses (CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER, 1968 a et b). Nous nous proposons, maintenant, de mettre en évidence l'influence des variations lumineuses sur le rythme pigmentaire en modifiant, expérimentalement, d'une part l'intensité de la lumière atteignant l'œil composé et d'autre part la photopériode solaire naturelle.

INTRODUCTION

De nombreux facteurs externes interviennent dans le comportement pigmentaire des Invertébrés marins : lumière, température, salinité, substances dissoutes dans l'eau de mer. Dans le cas précis d'une variation liée à l'alternance régulière du jour et de la nuit, l'influence de la lumière est, sans aucun doute, prépondérante. La lumière agit sur les phénomènes chromatiques à la fois par son intensité durant la phase de stabilité de la livrée diurne et par sa grande variation d'amplitude au moment du passage jour-nuit et vice-versa. L'observation continue du cycle nyctéméral des migrations pigmentaires pendant les mois de novembre et décembre 1967 a révélé que les variations de l'intensité lumineuse d'un jour à l'autre et même d'une heure à l'autre n'influencent pas notablement l'aspect de la livrée lorsque celle-ci est établie. Les changements de nébulosité tout au long de la phase diurne créent une instabilité quasi permanente de l'intensité de la lumière incidente. En raison de ces fluctuations continues, les animaux vivant dans les eaux superficielles restent peu de temps dans les mêmes conditions lumineuses. Si le passage progressif de la lumière à l'obscurité au cours du cycle solaire normal provoque le remplacement de la livrée diurne par la livrée nocturne, la suppression de la lumière pendant le jour n'entraîne pas l'établissement de la livrée nocturne typique. Cette observation permet de penser que le rôle de la photopériode est déterminant dans le déroulement de cette réponse pigmentaire rythmique.

Le facteur lumière pouvant être contrôlé au laboratoire, quelques aspects de son action seront examinés de façon plus précise.

Il faut rappeler, tout d'abord, que l'ensemble de la lumière reçue par l'œil composé d'un Crustacé dépend, d'une part de la lumière incidente directe (Li) atteignant les ommatidies dorsales et d'autre part de la lumière réfléchie (Lr) impressionnant les ommatidies ventrales. En admettant que dans les conditions expérimentales, l'intensité de la source soit constante, le facteur lumineux total $E = Li + Lr$ dépendra de la variation de Lr (PANOUSE, 1946).

La valeur de L_r est fonction de la couleur du substrat. Sur fond blanc la réflexion pouvant être considérée comme totale, L_r et E atteignent leur valeur maximale. Sur fond noir éclairé, la lumière incidente est presque totalement absorbée, L_r tend vers 0 et E est égal à la moitié de sa valeur maximale. Le blanc et le noir sont donc les couleurs donnant les valeurs limites de E (maximum sur fond blanc, minimum sur fond noir).

Les valeurs de l'intensité lumineuse solaire varient fortement en fonction des conditions atmosphériques. De plus il convient de noter que la lumière atteignant réellement les ommatidies dorsales de l'œil composé, ne représente qu'une faible partie de la lumière incidente mesurable hors de l'eau; en effet l'absorption de la lumière dépend de la plus ou moins grande turbidité du liquide et de la profondeur à laquelle vivent les animaux observés. L'intensité de la lumière réfléchie est déterminée par L_i et la nature du substrat. Au laboratoire les valeurs des diverses composantes du flux lumineux total sont évaluées avec précision. A l'aide d'une source lumineuse artificielle la valeur de L_i peut être constante. L'élevage des Crevettes dans des bacs peu profonds alimentés en eau de mer filtrée parfaitement limpide permet de négliger la quantité de lumière absorbée par le liquide. Enfin L_r est modifiable expérimentalement par utilisation de fonds blancs et noirs.

Le passage progressif de la lumière à l'obscurité induit des mouvements pigmentaires conduisant au changement de livrée. Dans les conditions expérimentales nous pouvons considérer qu'en phase nocturne $E = L_i = L_r = 0$; l'amplitude de la variation d'intensité lumineuse entre le jour et la nuit dépend donc uniquement de la valeur diurne de E . En admettant que L_i soit constante, L_r déterminera, pendant le jour, la valeur des indices d'étalement des deux types de chromatophores. Dans cette hypothèse il serait intéressant de voir dans quelle mesure l'état d'expansion ou de rétraction des érythrophores au cours de la phase diurne conditionne leur indice d'étalement nocturne. Pour essayer de résoudre ce problème nous ferons varier l'intensité de L_r entre ses limites extrêmes, les valeurs minimale et maximale étant obtenues par élevage des animaux sur des fonds colorés (blancs et noirs).

Si l'alternance régulière des jours et des nuits semble nécessaire au déroulement normal du rythme de migrations pigmentaires, il est important de connaître le devenir d'un tel phénomène cyclique lorsque la photopériode solaire se trouve perturbée. Dans un premier temps nous soustrairons les animaux à l'influence du cycle solaire journalier en les maintenant à l'obscurité ou à la lumière continues.

A. — INFLUENCE DE LA COULEUR DU FOND
SUR LES VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES (1)
DES MIGRATIONS PIGMENTAIRES

I. — MÉTHODES D'ÉTUDE.

Les animaux élevés sur fonds blancs et noirs ont été observés chaque jour au cours du premier mois puis de façon plus sporadique jusqu'à la fin de l'expérience. Les lectures d'indices sont toujours effectuées pendant les périodes de stabilité chromatique des livrées diurne et nocturne. Ainsi, l'étalement des érythrophores de 25 ♂ et de 25 ♀ a été noté à midi et à minuit pendant deux mois. Les observations réalisées à l'aube et au crépuscule durant trois semaines n'ont montré aucune différences dans les modalités d'établissement des livrées diurne et nocturne. Les animaux soumis à ces conditions expérimentales se répartissent en quatre lots :

- 1) fond blanc, phase sexuelle ♀
- 2) fond blanc, phase sexuelle ♂
- 3) fond noir, phase sexuelle ♀
- 4) fond noir, phase sexuelle ♂

Nous allons examiner successivement les résultats obtenus pour les séjours de deux mois sur fond blanc et sur fond noir. Les observations mettent en évidence des différences dans le comportement chromatique des mâles et des femelles. Cependant les variations sont uniquement quantitatives ce qui nous permet de réunir dans un même exposé les réactions pigmentaires de tous les individus (♂ et ♀).

(1) Les variations nycthémerales se produisent dans l'intervalle de 24 heures et sont liées à l'alternance du jour et de la nuit. L'ensemble des variations nycthémerales conduit à un « cycle nycthémeral ». Dans le cas où un organisme, isolé des conditions naturelles, présente un phénomène lié à une période d'environ 24 heures, ce phénomène constitue un « cycle circadien » (SOURNIA et FRONTIER, 1967). Le terme « cycle nycthémeral » appliqué à la principale manifestation chromatique observable chez *L. seticaudata* devrait donc être délaissé au profit de « cycle circadien des migrations pigmentaires » dès que les conditions naturelles sont modifiées pour les besoins de l'expérience.

Tout en reconnaissant le bien-fondé de cette distinction, il nous a paru inutile d'augmenter l'extrême complexité de l'exposé des variations pigmentaires observées par un changement de terminologie au cours de notre étude.

II. — RÉSULTATS.

1) Influence du fond blanc.

a) Chromatophores de type I.

— Observations diurnes : tableaux 1 et 2, figures 1 et 2. Dans les conditions naturelles d'éclairement, l'indice moyen (2) d'étalement diurne du pigment rouge des chromatophores de type I est 3,5 chez les ♀ et 4 chez les ♂. La mise sur fond blanc induit une légère rétraction du pigment observable pendant une heure et demie environ. Au cours des deux premiers jours d'expérimentation, une extension pigmentaire (♀ = 4, ♂ = 5) fait suite à cette concentration transitoire. A partir de la troisième journée, l'indice tend à régresser (♀ = 4, ♂ = 4,5) puis à se stabiliser. La période de stabilité chromatique se maintient jusqu'à la fin du second mois. Au delà de ce temps, l'indice diminue régulièrement pour atteindre, en fin d'expérience une valeur inférieure à celle notée dans les conditions normales (♀ = 3, ♂ = 2,5).

— Observations nocturnes : tableaux 1 et 2, figures 1 et 2. Pendant les deux premières semaines la valeur de l'étalement des chromatophores de type I est pratiquement identique à ce qu'elle était avant la mise sur fond blanc (♀ = 0,5 et ♂ = 1). A partir de la troisième semaine, le pigment rouge se rétracte totalement; il restera dans cet état, en phase nocturne, tout au long des deux mois d'expérience (♂ et ♀ = 0).

b) Chromatophores de type II.

— Observations diurnes : tableaux 1 et 2, figures 1 et 2. La rétraction pigmentaire, observée lors de la mise sur fond blanc, n'excède pas une heure et demie (même observation que pour les chromatophores de type I). Cette concentration passagère est suivie d'une brusque remontée de l'indice pendant le premier jour. Ensuite, l'étalement du pigment diminue de façon régulière pendant le premier mois (♀ = 1,5, ♂ = 2,5). Au cours du second mois, l'indice reprend sa valeur initiale chez les femelles (indice 1) et la dépasse chez les mâles (indice 1 au lieu de 1,5).

— Observations nocturnes : tableaux 1 et 2, figures 1 et 2. L'étalement nocturne, observable dès le début de l'expérience

(2) Indice moyen = indice relevé, dans les conditions naturelles d'éclairement, au cours du stade D₀ du cycle nycthémeral des migrations pigmentaires.

TABLEAU 1

Influence d'un séjour prolongé sur fond blanc sur le cycle nycthéral (moyennes des indices d'étalement des chromatophores rouges des deux types calculées à partir de 25 animaux de chaque sexe).

Dates des expériences	Indices d'étalement des chromatophores							
	♀				♂			
	type I		type II		type I		type II	
	nuit	jour	nuit	jour	nuit	jour	nuit	jour
24 - 09 - 69 conditions normales	0,5	3,5	2,5	1	1	4	3,5	1,5
25 - 09 - 69	mise en expérience sur fond blanc							
26 - 09 - 69	0,5	4,5	3,5	2,5	1,5	5	4,5	2,5
27 - 09 - 69	0,5	4	3,5	2	1,5	5	4,5	2,5
27 - 09 - 69	0,5	4	4	1,5	1,5	4,5	4	2,5
29 - 09 - 69	0,5	4	3,5	1,5	1,5	4,5	4	2,5
30 - 09 - 69	0,5	4	3,5	1,5	1,5	4,5	4	2,5
1 - 10 - 69	0,5	4	3,5	1,5	1	4,5	4	2,5
2 - 10 - 69	0,5	4	3,5	1,5	1	4,5	4	2,5
3 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4,5	3
4 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4,5	3
5 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4,5	3
6 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4,5	3
7 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4,5	3
8 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4	3
9 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4	3
10 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4	3
11 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4	3
12 - 10 - 69	0,5	4	3,5	2	1	4,5	4	3
13 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
14 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
15 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
16 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
17 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
18 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
19 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
20 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
21 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
22 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
23 - 10 - 69	0	4	4	1,5	0	4,5	4	2,5
2 mois	0	3	3	1,25	0	2,5	2,5	1

TABLEAU 2

Lysmata seticaudata

Influence d'un séjour prolongé sur fond blanc sur le cycle nycthéral des migrations pigmentaires à l'intérieur des chromatophores de types I et II.

		Type I			Type II		
		condition normale	fond blanc		condition normale	fond noir	
			1 mois	2 mois		1 mois	2 mois
♀	jour	3,5	4	3	1	1,5	1,25
	nuit	0,5	0	0	2,5	4	3
♂	jour	4	4,5	2,5	1,5	2,5	1
	nuit	1	0	0	3,5	4	2,5

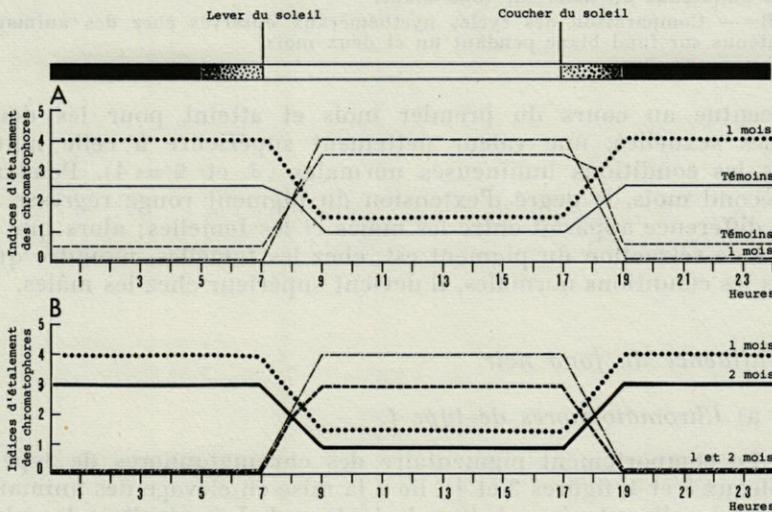


FIG. 1. — *Lysmata seticaudata*, phase sexuelle ♀.

Influence du séjour prolongé sur fond blanc sur le cycle nycthéral.

A. — Comparaison du cycle pigmentaire des témoins et de celui des individus maintenus un mois sur fond blanc.

B. — Comparaison des cycles nycthéraux observés chez des animaux maintenus sur fond blanc pendant un et deux mois.

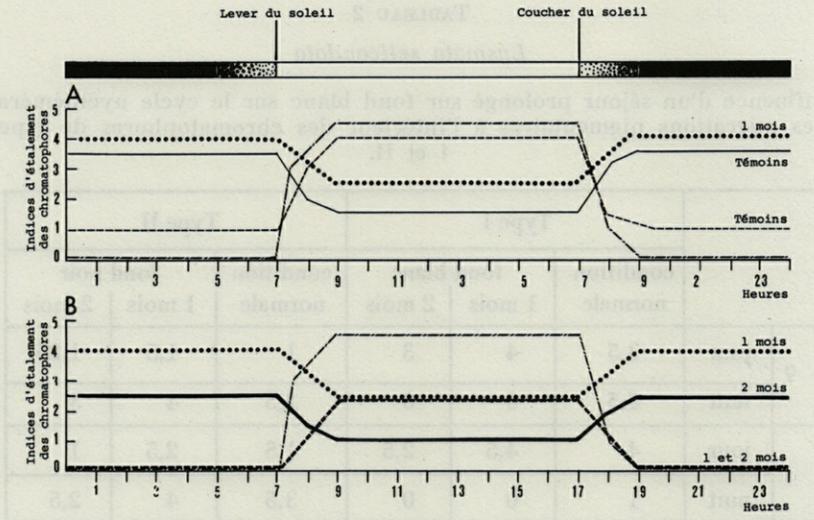


FIG. 2. — *Lysmata seticaudata*, phase sexuelle δ .

Influence du séjour prolongé sur fond blanc sur le cycle nycthéral.

A. — Comparaison du cycle pigmentaire des témoins et de celui des individus maintenus un mois sur fond blanc.

B. — Comparaison des cycles nycthéraux observés chez des animaux maintenus sur fond blanc pendant un et deux mois.

s'accentue au cours du premier mois et atteint pour les deux phases sexuelles, une valeur nettement supérieure à celle notée dans les conditions lumineuses normales (δ et $\varphi = 4$). Pendant le second mois, le degré d'extension du pigment rouge régresse et une différence apparaît entre les mâles et les femelles; alors que le degré de rétraction du pigment est, chez les femelles, moindre que dans les conditions normales, il devient supérieur chez les mâles.

2) Influence du fond noir.

a) Chromatophores de type I.

Le comportement pigmentaire des chromatophores de type I (tableaux 3 et 4, figures 3 et 4), lié à la mise en élevage des animaux sur fond noir, est résumé dans le tableau 4. Les résultats les plus intéressants concernent la phase nocturne au cours du premier mois (Fig. 5). Pendant cette période les chromatophores perdent rapidement, puis réacquièrent par étapes successives, leur capacité de rétraction nocturne. A partir de la cinquième semaine on note une diminution régulière des mouvements du pigment rouge à l'inté-

TABLEAU 3

Lysmata seticaudata

Influence sur le cycle nycthéral, d'un séjour prolongé sur fond noir (moyennes des indices d'étalement des chromatophores rouges des deux types calculées à partir de 25 animaux de chaque phase sexuelle).

Dates des expériences	Indices d'étalement des chromatophores							
	♀				♂			
	type I		type II		type I		type II	
	nuit	jour	nuit	jour	nuit	jour	nuit	jour
24 - 09 - 69 conditions normales	0,5	3,5	2,5	1	1	4	3,5	1,5
25 - 09 - 69	mise en expérience sur fond noir							
26 - 09 - 69	2,5	5	5	5	3,5	5	5	5
27 - 09 - 69	3	5	5	5	3,5	5	5	5
28 - 09 - 69	3,5	5	5	5	3,5	5	5	5
29 - 09 - 69	3,5	5	5	5	4	5	5	5
30 - 09 - 69	3,5	5	5	5	4,5	5	5	5
1 - 10 - 69	4	5	5	5	4,5	5	5	5
2 - 10 - 69	4,5	5	5	5	4,5	5	5	5
3 - 10 - 69	4,5	5	5	5	4,5	5	5	5
4 - 10 - 69	4,5	5	5	5	4,5	5	5	5
5 - 10 - 69	4,5	5	5	5	4,5	5	5	5
6 - 10 - 69	4,5	5	5	5	4	5	5	5
7 - 10 - 69	3,5	5	5	5	3,5	5	5	5
8 - 10 - 69	3,5	5	5	5	3,5	5	5	5
9 - 10 - 69	2,5	5	5	5	3	5	5	5
10 - 10 - 69	2,5	5	5	5	3	5	5	5
11 - 10 - 69	2,5	5	5	5	3	5	5	5
12 - 10 - 69	2,5	5	5	5	3	5	5	5
13 - 10 - 69	2,5	5	5	5	3	5	5	5
14 - 10 - 69	2,5	5	5	5	2,5	5	5	5
15 - 10 - 69	2,5	5	5	5	2,5	5	5	5
16 - 10 - 69	2	5	5	5	2,5	5	5	5
17 - 10 - 69	1,5	5	5	5	2	5	5	5
18 - 10 - 69	1,5	5	5	5	1,5	5	5	5
19 - 10 - 69	1,5	5	5	5	1,5	5	5	5
20 - 10 - 69	1,5	5	5	5	1,5	5	5	5
21 - 10 - 69	1,5	5	5	5	1,5	5	5	5
22 - 10 - 69	1,5	5	5	5	1,5	5	5	5
23 - 10 - 69	1,5	5	5	5	1,5	5	5	5
6 - 11 - 69	1,5	5	5	5	1,5	5	5	5
7 - 11 - 69	2	5	5	5	2	5	5	5
10 - 11 - 69	2,5	5	5	5	3	5	5	5
16 - 11 - 69	3,5	5	5	5	3,5	5	5	5
2 mois	3,5	5	5	5	3,5	5	5	5

TABLEAU 4

Lysmata seticaudata

Influence du séjour prolongé sur fond noir sur le cycle nycthéral.

Comportement des chromatophores de type I			
1/ <i>Comportement diurne.</i> — temps 0		Indices d'étalement	
		♀	♂
		4	3,5
Dans l'heure suivant la mise sur fond noir valeur maximale de l'indice d'étalement. Indice inchangé pendant toute la durée de l'expérience (♂ et ♀)			
		5	5
2/ <i>Comportement nocturne</i> — temps 0		0,5	1
Première période : période caractérisée par une diminution progressive de la capacité de rétraction du pigment rouge. En fin de période mouvements pigmentaires presque nuls	Remarques : période un peu plus longue chez les ♀ (7j) que chez les ♂ (5j). En fin de période même indice pour les deux sexes.	4,5	4,5
Deuxième période : amplitude minimale des migrations pigmentaires entre le jour et la nuit. Au cours de cette période indice d'étalement nocturne stable.	Aucune différence liée au sexe ; durée (5j) et indice d'étalement identiques pour les ♂ et les ♀.	4,5	4,5
Troisième période : période marquée par une augmentation de l'amplitude des variations pigmentaires.	Reprise du rythme plus rapide chez les ♀ (9j) que chez les ♂ (11 j) : très progressive chez les ♂, par paliers chez les ♀.	3,5	4
		2,5	3,5 ³
		1,5	1,5 ²
Quatrième période : l'amplitude des mouvements pigmentaires ne varie plus	Même indice chez ♀ et ♂. Période très longue (3 semaines).	1,5	1,5
Cinquième période : diminution progressive de la concentration pigmentaire qui se trouve très affaiblie en fin d'expérience.		3,5	3,5
Comportement des chromatophores de type II			
<i>Comportement diurne et nocturne</i> — temps 0		Indices d'étalement	
		nuit	jour
		2,5	1
		3,5	1,5
Perte totale et définitive des mouvements pigmentaires. Indice d'étalement maximal, nuit et jour, tout au long de l'expérience chez les ♀ et les ♂.			
		5	5

rieur de ces chromatophores. L'indice d'étalement devient maximal avant la fin du second mois d'expérimentation. Les variations d'amplitude des migrations pigmentaires, au cours de ces deux mois, permettent de classer les réactions en cinq périodes de durée très différente; les principales caractéristiques de chacune d'elles sont résumées dans le tableau 4.

b) *Chromatophores de type II.*

On observe une perte totale et durable des mouvements pigmentaires des chromatophores de type II. L'indice d'étalement

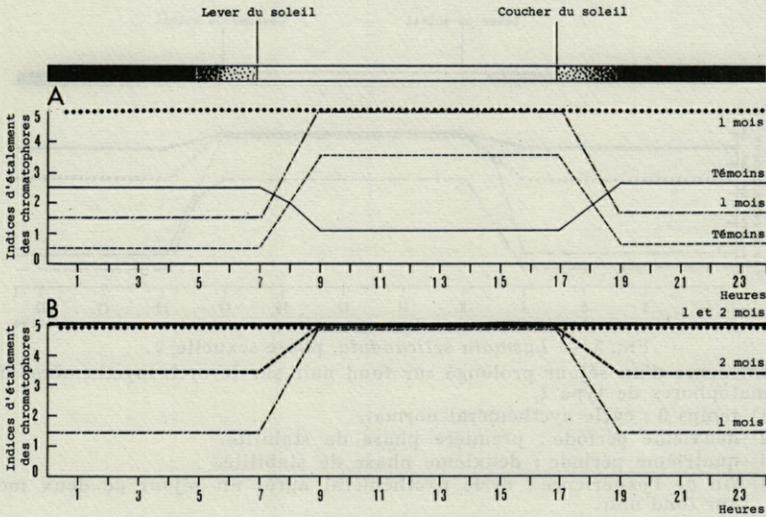


FIG. 3. — *Lysmata seticaudata*, phase sexuelle ♀.

Influence du séjour prolongé sur fond noir sur le cycle nyctéméral.

A. — Comparaison du cycle des témoins et de celui des individus maintenus un mois sur fond noir.

B. — Comparaison du cycle des animaux maintenus un mois sur fond noir et de celui des individus élevés deux mois dans les mêmes conditions.

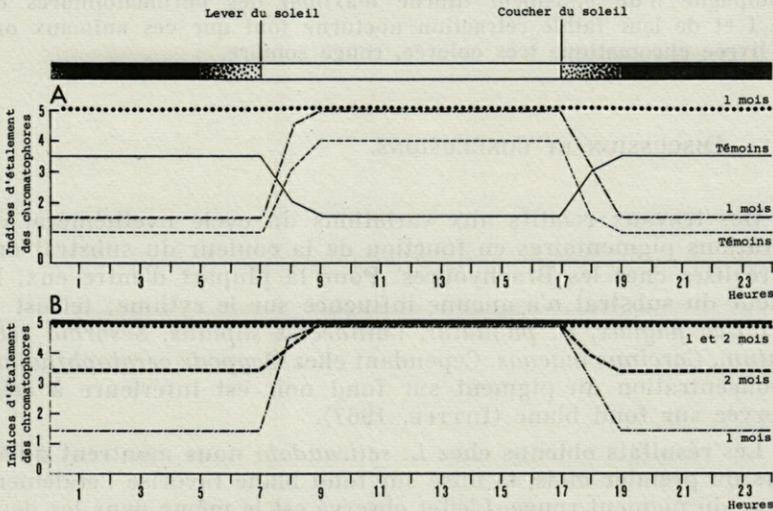


FIG. 4. — *Lysmata seticaudata*, phase sexuelle ♂.

Influence d'un séjour prolongé sur fond noir sur le cycle nyctéméral.

A. — Comparaison du cycle des témoins élevés dans des conditions normales et de celui des individus maintenus un mois sur fond noir.

B. — Comparaison des cycles nyctéméraux observés chez les animaux maintenus un mois et deux mois sur fond noir.

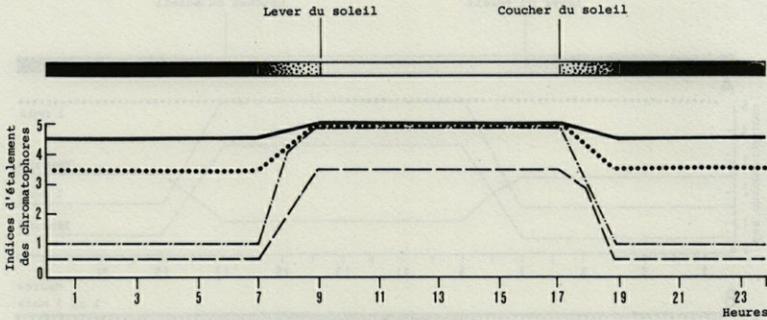


FIG. 5. — *Lysmata seticaudata*, phase sexuelle ♀.

Influence d'un séjour prolongé sur fond noir sur le cycle nycthéral des chromatophores de type I.

- 1) temps 0 : cycle nycthéral normal.
- 2) deuxième période : première phase de stabilité.
- 3) quatrième période : deuxième phase de stabilité.
- 4) fin de l'expérience : cycle nycthéral après un séjour de deux mois sur fond noir.

du pigment est maximum, nuit et jour, pendant toute la durée de l'expérience.

Cet état d'extension permanente des chromatophores de type II, accompagné d'un étalement diurne maximal des chromatophores de type I et de leur faible rétraction nocturne font que ces animaux ont une livrée chromatique très colorée, rouge sombre.

III. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

Des travaux relatifs aux variations du cycle nycthéral de migrations pigmentaires en fonction de la couleur du substrat ont été réalisés chez les Brachyours. Pour la plupart d'entre eux, la couleur du substrat n'a aucune influence sur le rythme; tel est le cas d'*Uca pugnax*, *U. pugilator*, *Callinectes sapidus*, *Sesarma reticulatum*, *Carcinus maenas*. Cependant chez *Ocypode ceratophthalma* la concentration du pigment sur fond noir est inférieure à celle observée sur fond blanc (LITTLE, 1967).

Les résultats obtenus chez *L. seticaudata* nous montrent qu'au cours du premier mois, la mise sur fond blanc favorise l'étalement diurne du pigment rouge. L'effet observé est le même dans les deux catégories de chromatophores. Pour le type I cet effet se traduit par une amplification des mouvements pigmentaires diurnes. Pour les chromatophores de type II, le fond blanc, en favorisant l'étalement du pigment rouge, semble freiner les mouvements normaux

de contraction diurne. Pendant cette période toutes les manifestations pigmentaires nocturnes sont amplifiées : elles tendent vers leurs valeurs maximales, d'étalement pour les chromatophores de type II (indice 4), de rétraction pour les chromatophores de type I (indice 0). Il est à noter qu'au cours de cette période les phénomènes chromatiques des monochromes de type II sont plus perturbés que ceux de type I.

Pendant le second mois, l'effet observé s'inverse en phase diurne. Le pigment des chromatophores de type I est limité dans ses mouvements d'extension alors que les cellules de type II, stimulées, présentent un indice d'étalement pigmentaire inférieur à la normale. De nuit, seuls les mouvements de rétraction semblent favorisés; l'amplitude de migration nocturne du pigment rouge à l'intérieur des chromatophores de type I diminue.

Alors que dans les conditions normales le cycle d'intermue agit quantitativement sur le rythme nyctéméral (CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER, 1968), la mise sur fond blanc semble supprimer ou tout au moins masquer l'effet de ce facteur interne. Les réponses pigmentaires sont beaucoup plus uniformes d'un individu à l'autre, quel que soit son état physiologique.

Le séjour prolongé sur fond blanc provoque, au niveau du pigment rouge, une concentration diurne plus grande que celle observée dans les conditions normales. Cette rétraction entraîne un éclaircissement très net de la livrée chromatique des Crevettes dont le corps devient peu visible sur le substrat. Ce résultat serait dû, semble-t-il, à la présence abondante de RPCH (Red Pigment Concentrating Hormone) dans l'hémolymphe (CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER, 1969).

Sur fond noir, les mouvements pigmentaires de rétraction nocturne à l'intérieur des chromatophores de type I, d'abord atténués, augmentent progressivement au cours du premier mois. Ce comportement nocturne des chromatophores de type I trouvera, peut-être, une explication par examen de leurs réactions au cours des expériences ultérieures.

Durant la journée, l'indice d'étalement des chromatophores de type I se maintient à sa valeur maximale. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer ce comportement :

— La suppression de la lumière réfléchie atteignant l'œil empêcherait la synthèse ou la libération d'une RPCH qui, dans les conditions lumineuses naturelles, s'opposerait à l'expansion du pigment des chromatophores de type I.

— La diminution du flux lumineux total activerait la synthèse ou la libération d'une RPDH (Red Pigment Dispersing Hormone) permettant l'extension maximale du pigment dans ces chromatophores.

Alors que l'indice d'étalement diurne est stable tout au long de l'expérience (indice 5), l'indice d'étalement nocturne varie au cours du temps (tableau 4). Il ne semble donc pas, dans ce cas précis, que l'état d'expansion diurne du pigment ait un effet sur sa concentration nocturne. Pour les chromatophores de type II, il est clair que la suppression de la lumière réfléchie inhibe tous les mouvements pigmentaires. Ici encore, cet effet peut être dû soit à l'augmentation de RPDH dans l'hémolymphe, soit au contraire à une diminution du taux de RPCH, ces deux hormones pouvant être spécifiques du pigment rouge des chromatophores de type II.

Chez *Palaemon paucidens*, AOTO (1961) montre que la RPDH augmente et que la RPCH diminue dans les pédoncules oculaires des animaux adaptés au fond blanc. Au contraire, les Crevettes élevées sur fond noir utilisent la RPDH et stockent la RPCH.

Dans les expériences précitées, nous venons de considérer l'action de l'intensité de la lumière sur le cycle nycthéral des migrations pigmentaires. Or il est logique de penser que dans toute manifestation rythmique de cet ordre, la photopériode solaire joue un rôle déterminant. Les perturbations de cette photopériode peuvent être multiples; nous envisagerons uniquement les cas extrêmes conduisant à la suppression soit de la phase éclairée, soit de la phase obscure.

B. — EFFETS DE L'OBSCURITÉ ET DE L'ILLUMINATION CONSTANTES SUR LE CYCLE NYCTHÉMÉRAL DES MIGRATIONS PIGMENTAIRES

I. — EFFETS DE L'OBSCURITÉ CONSTANTE.

1) *Méthodes d'étude.*

Les expériences nécessitant l'obscurité continue ont été réalisées dans un tunnel d'élevage ne recevant aucune lumière solaire. Afin d'éviter tout incident pouvant être causé par la présence accidentelle d'une source lumineuse dans ce lieu de travail, les aquariums, peints en noir, étaient recouverts de caches opaques. Les indices d'étalement ont toujours été déterminés très rapidement, à la loupe binoculaire, les animaux étant faiblement éclairés. Les bacs d'élevage, divisés en deux compartiments, permettaient d'isoler aisément les animaux observés de ceux restant à étudier. Le comportement de chacune des phases sexuelles a été étudié sur des lots de 25 ♂ et de 25 ♀.

2) Résultats.

a) Chromatophores de type I.

Chez les femelles, l'obscurité entraîne un étalement diurne maximal du pigment rouge. De nuit, la rétraction pigmentaire se

TABLEAU 5

Influence de l'obscurité constante sur le cycle nyctéméral des chromatophores de type I de *L. seticaudata* (Moyennes portant sur 25 individus de chaque sexe).

Dates des expériences	Type I			
	♀		♂	
	jour	nuit	jour	nuit
13 - 10 - 69	5	3,3	5	4
14 - 10 - 69	5	3,7	5	4,2
	⋮	⋮	⋮	⋮
18 - 10 - 69	5	4,2	5	4,6
20 - 10 - 69	5	4,5	5	5
22 - 10 - 69	5	4,8	5	5
	⋮	⋮	⋮	⋮
27 - 10 - 69	4,6	4,1	⋮	⋮
28 - 10 - 69	4,5	4,1	⋮	⋮
	⋮	⋮	⋮	⋮
6 - 11 - 69	4,5	4,5	⋮	⋮
	⋮	⋮	⋮	⋮
18 - 11 - 69	4,5	4,5	⋮	⋮

poursuit pendant dix jours mais, au cours de cette période, l'indice d'étalement nocturne augmente. Ensuite on note une légère diminution d'indice, observable aussi bien en phase diurne qu'en phase nocturne. L'amplitude des variations pigmentaires entre le jour et la nuit diminue régulièrement et devient nulle au bout d'un mois d'obscurité complète (tableau 5). Chez les mâles, la perte du rythme est plus rapide; huit jours après la mise à l'obscurité permanente, les chromatophores de type I sont à leur indice d'étalement maximal nuit et jour.

b) *Chromatophores de type II.*

L'obscurité continue provoque la suppression totale, immédiate et définitive (au moins pour la durée de l'expérience), de tous mouvements pigmentaires à l'intérieur des chromatophores de type II qui se stabilisent à l'indice 5.

II. — EFFETS DE L'ILLUMINATION CONSTANTE.

1) *Méthode d'étude.*

Les animaux sont élevés dans un incubateur alimenté d'eau de mer en circuit ouvert et éclairé latéralement par quatre lampes froides « lumière solaire » de 800 lux chacune. La température de l'eau, mesurée à l'entrée et à la sortie de l'incubateur, ne subit aucune élévation au cours de son passage à travers l'appareil.

2) *Résultats.*

Il faut signaler, tout d'abord, que l'illumination constante perturbe le comportement général des animaux : les Crevettes s'alimentent moins et semblent totalement inactives. La mortalité, pratiquement nulle dans les expériences précédentes, n'est plus négligeable dans le cas présent (5 ♀ sur 25 mises en élevage et 4 ♂). Des expériences préliminaires ont montré qu'au-dessus de 3 500 lux les animaux ne survivent pas plus de huit jours mais les phénomènes observés sont plus rapides. Au-dessous de 2 500 lux, la mortalité diminue mais l'allongement du temps de réponse pigmentaire annule cet avantage.

a) *Chromatophores de type I.*

Dès le début de l'expérience, les variations d'étalement du pigment rouge entre le jour et la nuit deviennent très faibles, l'indice le plus élevé étant atteint au cours de la phase diurne du cycle nyctéméral normal. A partir du 15^e jour il y a inversion du

TABLEAU 6

Influence de l'illumination constante sur le cycle nycthéral de *L. seticaudata*
(Moyennes des indices d'étalement faites sur 25 individus de chaque phase sexuelle).

Dates des expériences	Type I				Type II			
	♀		♂		♀		♂	
	jour	nuit	jour	nuit	jour	nuit	jour	nuit
14 - 10 - 69	3,5	3,3	3,4	3,1	0,7	1,6	0,9	1,5
27 - 10 - 69	3,3	3,1	2,5	2,9	2,5	2,8	3	2,5
28 - 10 - 69	2,8	3	2,5	2,6			3,2	2,7
29 - 10 - 69	2,5	2,8	2,3	2,4	3	3	3,2	3
19 - 11 - 69	1,5	1,5	1	1	3	3	3,25	3,25

cycle pour une courte période (trois jours) puis le rythme disparaît totalement et on observe une diminution progressive de l'indice qui reste constant tout au long de la journée (tableau 6).

b) *Chromatophores de type II.*

En illumination continue, le pigment rouge des monochromes de type II prend rapidement un indice d'étalement moyen (au bout d'une semaine), indice qu'il conservera pendant toute la durée de l'expérience.

III. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

Une étude récapitulative des travaux concernant le cycle nycthéral chez les Brachyourses a été faite récemment par CHASSARD-

BOUCHAUD (1970). Les effets de l'illumination et de l'obscurité continues ont été examinés chez de nombreux Crabes. BROWN et WEBB (1947, 1948 a et b) montrent que chez *Uca pugnax* les chromatophores blancs et noirs présentent un rythme qui continue à se manifester pendant plusieurs semaines à l'obscurité. La persistance d'un tel rythme pour un ou plusieurs pigments, à l'obscurité, a été également mis en évidence chez *Rhithropanopeus harrasi*, *Ocypode ceratophthalma*, *Carcinus maenas*, et *Callinectes sapidus*. Toutes ces espèces de Brachyoures perdent leur rythme nycthémeral de migrations pigmentaires à la lumière continue. Chez les Natantia, KEEBLE et GAMBLE (1900) signalent chez *Hippolyte varians* l'existence d'un rythme de migrations pigmentaires en obscurité permanente. Cependant KLEINHOLZ et WELSH (1937) ne purent confirmer ces observations. Les chromatophores bichromes de *Leander serratus* maintenus à l'obscurité totale pendant plus d'un mois, conservent une activité rythmique, mais la fréquence du rythme s'altère et l'amplitude des oscillations tend à s'amortir (PANOUSE, 1946).

Chez *L. seticaudata*, la suppression de l'une ou l'autre phase de la photopériode solaire par illumination ou obscurité continues, conduit à la perte du cycle au niveau des chromatophores de type I et II. À l'obscurité les phénomènes observés sont clairs, l'abolition du rythme, plus rapide chez les mâles que chez les femelles, amène le pigment des deux catégories d'érythrophones à un indice d'étalement maximal. Les perturbations constatées en illumination continue sont moins nettes et d'interprétation plus complexe. Les effets observés ne sont peut-être pas le résultat direct de l'action de l'illumination constante sur le système chromatique; ils peuvent être dus au dérèglement du métabolisme général des animaux qui supportent mal les conditions expérimentales.

Le rythme des chromatophores de type I est aboli aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Il est curieux de constater que le pigment de ces chromatophores, normalement étalé en phase diurne, reste rétracté lorsque les migrations sont interrompues par illumination constante (indices d'étalement : ♀ = 1,5, ♂ = 1); ce même pigment, rétracté au cours de la phase nocturne, s'étale définitivement à l'obscurité continue.

Une hypothèse peut être émise pour expliquer le comportement du pigment rouge des chromatophores de type I : l'hormone assurant la dispersion diurne du pigment rouge, la RPDH, serait libérée dans le sang lorsque le flux lumineux total E reçu par l'œil du Crustacé est supérieur à E/2, mais sa synthèse s'effectuerait essentiellement à l'obscurité. Lorsque l'animal est éclairé en permanence, la synthèse nocturne étant inhibée, le taux de RPDH dans l'organe de réserve diminue puis devient nul ou inférieur au seuil de sensibilité du pigment rouge. Au contraire, l'hormone assurant la concentration nocturne du pigment rouge, la RPCH,

serait synthétisée activement à la lumière et libérée dans l'hémolymphe pendant la nuit. Si nous supprimons la phase éclairée, la RPCH cesse d'être synthétisée. Dans cette hypothèse, en illumination continue, la présence constante dans l'hémolymphe de RPCH et un déficit en RPDH conduisent à une rétraction permanente du pigment rouge. A l'obscurité continue, les réactions inverses se produisent et le pigment des chromatophores de type I s'étale.

La validité de cette hypothèse exige que le produit de neurosécrétion soit libéré régulièrement dans l'hémolymphe après saturation de l'organe de réserve, cette libération étant indépendante des conditions lumineuses.

Lors de l'abolition du rythme, les indices d'étalement du pigment rouge des chromatophores de type II sont presque identiques à ceux observés pendant la phase nocturne des variations nyctémérales normales (tableau 7).

TABLEAU 7

Lysemata seticaudata

Indices d'étalement des chromatophores de type II en fonction de la photopériode; moyennes établies à partir de 25 ♂ et de 25 ♀.

	Alternance régulière jour – nuit		Illumination constante		Obscurité constante	
	jour	nuit	jour	nuit	jour	nuit
♀	1	2,5	3	3	5	5
♂	1,5	3,5	3,25	3,25	5	5
Indices d'étalement des chromatophores						

La synthèse de RPCH pourrait être une activité cyclique présentant un maximum diurne et un minimum nocturne. A la lumière, il y a libération de RPCH entraînant une rétraction du pigment rouge. Si le produit neurosécrété est déversé régulièrement dans l'hémolymphe, la rétraction devient permanente; mais le taux de RPCH est inférieur à ce qu'il est dans les conditions normales où la phase nocturne permet son accumulation dans l'organe de réserve; ce fait expliquerait l'augmentation de l'indice d'étalement pigmentaire lorsque les animaux sont en illumination constante.

A l'obscurité continue cette hormone n'est plus synthétisée à un taux suffisant pour assurer la concentration du pigment; sa diminution au-dessous du seuil de sensibilité du pigment rouge

entraîne l'expansion définitive et maximale du type II; naturellement de telles hypothèses supposent l'existence d'un contrôle hormonal distinct du pigment rouge des deux types de chromatophores.

C. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La conception généralement admise pour expliquer le comportement chromatique est celle exposée par KLEINHOLZ en 1942 : la synthèse de l'hormone concentrant le pigment rouge est maximale à la lumière et sur fond blanc; l'action du fond noir bloque la libération mais non la synthèse; l'obscurité permanente diminue ou stoppe la sécrétion mais ne freine pas son déversement dans le courant sanguin. Cette conception ne permet pas d'expliquer le comportement des deux types de chromatophores rouges chez *Lysmata seticaudata*.

Le rythme nycthéral, observé au niveau des chromatophores de type II, s'exprime par un étalement nocturne et une rétraction diurne. Toute perturbation entraînant l'arrêt de ce cycle conduit à un état de dispersion permanent du pigment rouge (tableau 8) ce qui semblerait indiquer que l'expansion est un mécanisme passif ne nécessitant pas l'intervention d'un contrôle hormonal. Le déroulement normal du cycle laisse supposer que la RPCH (Red Pigment Concentrating Hormone) est déversée dans le milieu intérieur tout au long de la phase éclairée de la photopériode solaire. L'inhibition des mouvements pigmentaires sur fond noir, à l'obscurité et en illumination constantes, montre : 1) l'existence d'un seuil au-dessous duquel le flux lumineux total reçu par l'œil de la Crevette ne permet plus la synthèse ou la libération de RPCH; 2) la nécessité d'une alternance lumière-obscurité pour l'activité rythmique du pigment qui s'étale en lumière continue.

Le cycle nycthéral des chromatophores de type I se traduit par un étalement diurne suivi d'une rétraction nocturne. Le comportement de ces cellules pigmentaires est beaucoup plus complexe. L'analyse du tableau 9 montre que la condition indispensable au maintien d'une activité rythmique est l'alternance régulière des jours et des nuits. Dès que la photopériode solaire est perturbée le rythme se modifie puis disparaît; c'est ce que nous avons obtenu en élevant les animaux à l'obscurité ou en illumination continues. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer le comportement de ces cellules : la première suppose

TABLEAU 8

Tableau récapitulatif du comportement des chromatophores de type II suivant les conditions expérimentales.

— — = rétraction au cours du cycle normal
 + + = étalement au cours du cycle normal

Éclaircissement : intensité et photopériode.	Pédoncules oculaires	Rythme nycthémeral	Étalement des chromatophores	
			jour	nuit
1/ éclaircissement par lumière solaire, alternance normale jour-nuit	présence	maintien	— —	+ +
2/ éclaircissement par lumière solaire, alternance normale jour-nuit.	absence	perte	+ + +	+ + +
3/ éclaircissement lumière solaire, lumière réfléchiée minimale (fond noir), alternance normale jour-nuit.	présence	perte	+ + +	+ + +
4/ éclaircissement lumière solaire, lumière réfléchiée maximale (fond blanc), alternance normale jour-nuit.	présence	maintien	— —	+ +
5/ obscurité permanente.	présence	perte	+ + +	+ + +
6/ illumination continue	présence	perte	+ +	+ +

un contrôle endocrinien s'exerçant par la libération dans l'hémolymphe de substances neurosécrétées extrapédonculaires ayant une action sur la concentration (RPCH) et sur la dispersion (RPDH) du pigment rouge (CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER, 1969). La seconde hypothèse fait de ces manifestations chromatiques des réponses à l'excitation directe d'un stimulus externe agissant au niveau même des chromatophores.

Les chromatophores peuvent répondre à une stimulation externe agissant directement à leur niveau, ils se comportent alors comme des effecteurs indépendants. De telles excitations directes par la lumière ont

TABLEAU 9

Tableau récapitulatif du comportement des chromatophores de type I suivant les conditions expérimentales.

— — = rétraction au cours du cycle normal

+ + = dispersion au cours du cycle normal

Eclairément : intensité et photopériode.	Pédoncules oculaires	Rythme nycthéral	Etalement des chromatophores	
			jour	nuit
1/ éclairément lumière solaire alternance normale jour-nuit	présence	maintien	++	---
2/ éclairément lumière solaire alternance normale jour-nuit	absence	maintien	+++	---
3/ éclairément lumière solaire lumière réfléchie minimale (fond noir), alternance normale jour-nuit.	présence	maintien	+++	-
4/ éclairément lumière solaire lumière réfléchie maximale (fond blanc), alternance normale jour-nuit.	présence	maintien	++	----
5/ obscurité continue	présence	perte	+++	+++
6/ illumination continue	présence	perte	----	----

été observées dans les chromatophores blancs de plusieurs espèces de *Palaemon* : *P. serratus*, *P. adspersus* et *P. elegans* (BROWN, 1939) et dans les mélanophores du Crabe *Uca* (BROWN, GUYSELMAN et SANDEEN, 1949). Chez les animaux aveuglés le pigment de ces cellules se disperse à la lumière et se concentre à l'obscurité. Ce type d'excitation se rencontre également chez de nombreuses larves de Crustacés.

La stimulation externe peut exciter des organes récepteurs provoquant ainsi le déclenchement d'une série de réactions qui s'achèvent par des mouvements pigmentaires. Cette excitation indirecte se fait généralement par l'intermédiaire de l'œil, d'autres organes photorécepteurs pouvant cependant exister. Si la stimulation s'exerce sur des régions

extraoculaires la réponse pigmentaire qui s'en suit est dite « primaire »; au contraire, toute réponse à une excitation agissant par l'intermédiaire de l'œil est dite « secondaire » (NICOL, 1960).

Si les chromatophores sont sensibles à une excitation directe de la lumière, les mouvements pigmentaires observés en réponse à un éclaircissement déterminé seront toujours identiques. Chez *L. seticaudata*, l'illumination peut provoquer soit l'étalement (dans les conditions normales) soit la concentration (en illumination continue) du pigment rouge; de même l'obscurité constante et la phase obscure de la photopériode solaire normale ont un effet inverse sur l'état d'expansion de ce pigment. Les chromatophores de type I ne fonctionnent donc pas comme des effecteurs autonomes.

Lorsque les conditions expérimentales permettent le maintien du rythme nycthéral (tableau 9, n° 1, 2, 3 et 4) la dispersion diurne est maximale après pédonculectomie et sur fond noir. Les résultats obtenus en illumination et à l'obscurité constantes nous ont conduit à émettre l'hypothèse d'une élaboration nocturne de RPDH, la libération se faisant à la lumière; inversement, la RPCH, synthétisée de jour serait libérée de nuit.

L'ensemble des expériences réalisées permet de faire quelques remarques relatives au contrôle endocrinien des chromatophores de type I. L'ablation des pédoncules oculaires ne supprime pas les mouvements pigmentaires (CHASSARD-BOUCHAUD et COUTURIER, 1969); la voie sécrétrice protocéphalique n'est donc pas nécessaire à l'accomplissement du rythme observé. Les hormones déterminant la rétraction (RPCH) et la dispersion (RPDH) du pigment rouge des chromatophores de type I sont, de toute évidence, extrapédonculaires. De plus la persistance du cycle nycthéral chez les animaux épédonculés prouve que l'organe effecteur, stimulé par l'action de la lumière, n'est pas l'œil composé. Dans ce cas, conformément à la définition de NICOL (1960), les manifestations pigmentaires à l'intérieur des chromatophores de type I sont des réponses primaires. AOTO (1963, 1965) montre que chez *Palaemon paucidens* l'œil nauplien serait un organe photorécepteur dont la stimulation entraînerait des migrations du pigment blanc. Chez *L. seticaudata*, la recherche d'un éventuel organe photosensible autre que l'œil composé sera entreprise par observation des effets consécutifs au vernissage de régions déterminées de la carapace (céphalothorax et abdomen).

Jusqu'à présent, les observations réalisées nous ont permis de mettre en évidence certaines caractéristiques du cycle nycthéral de *L. seticaudata*, mais tous les essais d'interprétation sont, à ce stade de notre étude, réduits à de simples hypothèses. Le contrôle endocrinien de la physiologie chromatique est un fait établi mais

encore faut-il expliquer son fonctionnement qui est vraisemblablement différent selon les espèces. L'étude de ce contrôle par des techniques d'ablation, d'injection et d'implantation d'organes fera l'objet de nos prochaines expériences.

RÉSUMÉ

Dans le présent travail, l'auteur met en évidence l'influence des variations lumineuses sur le cycle des migrations pigmentaires des deux types de chromatophores rouges de *Lysemata seticaudata* (Risso).

1) Un séjour de deux mois sur fond blanc (valeur maximale de l'intensité lumineuse atteignant l'œil composé du Crustacé) provoque, dans un premier temps, une amplification de toutes les manifestations pigmentaires nocturnes (type I = rétraction maximale, type II = étalement maximal) et favorise l'étalement diurne du pigment rouge des deux types de chromatophores; au cours du second mois, seuls les mouvements de rétraction sont favorisés.

2) Sur fond noir (valeur minimale de l'intensité lumineuse atteignant l'œil composé du Crustacé), les chromatophores de type I ont un étalement diurne maximal. En phase nocturne, les mouvements de rétraction, d'abord atténués, augmentent progressivement tout au long du premier mois. Pour les chromatophores de type II, la suppression de la lumière réfléchie inhibe tous les mouvements pigmentaires.

3) La suppression de l'une ou l'autre phase de la photopériode solaire par illumination ou obscurité continues, conduit à la perte des mouvements pigmentaires dans les chromatophores de type I et II.

Ces résultats permettent de faire les remarques et les hypothèses suivantes :

1) La condition indispensable au maintien d'une activité pigmentaire rythmique au sein des chromatophores de type I est l'alternance régulière des jours et des nuits. Les résultats obtenus en illumination et en obscurité constantes conduisent à émettre l'hypothèse d'une élaboration nocturne de RPDH, la libération se faisant à la lumière; inversement, la RPCH, synthétisée de jour serait libérée de nuit.

2) Pour les chromatophores de type II, toute perturbation entraînant l'arrêt du cycle des migrations pigmentaires conduit à un état de dispersion permanent du pigment rouge ce qui semble

indiquer, pour l'expansion, un mécanisme passif. La rétraction serait sous le contrôle d'une RPCH d'origine pédonculaire, libérée dans l'hémolymphe pendant la phase éclairée de la photopériode solaire.

SUMMARY

In this work, the author points out the influence of light variations on the cycle of pigmentary migrations of the two types of red chromatophores of *Lysmata seticaudata* (Risso).

1) A two months stay on a white bottom (maximal value of the light intensity reaching the compound eye of a crustacean) brings at first an increase of all the nocturnal pigmentary manifestations (type I = maximal retraction; type II = maximal spreading) and favours the day spreading of the red pigment of the two types of chromatophores; during the second month, only the motions of retraction are favoured.

2) On a black bottom (minimal value of the light intensity reaching the compound eye of a crustacean), the chromatophores of type I have a maximal day spreading. In nocturnal phases, the motions of retraction, at first slight, increase progressively during the first month. For the chromatophores of type II, the suppression of the reflected light inhibits all the pigmentary motions.

3) The suppression of one or another phases of the solar photoperiod by continuous illumination or darkness leads to the loss of the cycle of the pigmentary motions of the chromatophores types I and II.

These results allow to make the following remarks and hypothesis :

1) The essential condition to maintain a pigmentary rhythmic activity inside the chromatophores of type I is the regular alternation of nights and days. The results obtained in constant illumination or darkness lead to the hypothesis of a nocturnal elaboration of RPDH, the releasing being made in the light; inversely, the RPCH, synthesized during the day would be released at night.

2) For the chromatophores of type II, any disturbance leading to the end of the cycle of the pigmentary migrations produces a permanent state of dispersion of the red pigment and this seems to indicate a passive mechanism for expansion. The retraction would be under the control of RPCH, of peduncular origin, freed in the hemolymph during the light phases of the solar photoperiod.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Einfluss von Lichtveränderungen auf den Zyklus der Pigmentverschiebungen in den roten Chromatophoren von *Lysmata seticaudata* (Risso).

1) Ein zweimonatiger Aufenthalt auf weissem Untergrund (Höchstwert der auf das Komplexauge einwirkenden Lichtintensität) bewirkt vorerst eine Verstärkung aller Pigmenterscheinungen bei Nacht (Typ I = maximale Retraktion, Typ II = maximale Ausbreitung) und begünstigt die Ausbreitung des roten Pigments beider Chromatophorentypen unter Tag; im zweiten Monat sind nur die Retraktionsbewegungen begünstigt.

2) Auf schwarzem Untergrund (Minimalwert der auf das Komplexauge einwirkenden Lichtintensität) zeigen die Chromatophoren vom Typ I eine maximale Ausbreitung während des Tages. Nachts nehmen die Retraktionsbewegungen nach anfänglicher Abschwächung während des ersten Monats stetig zu. Bei den Chromatophoren vom Typ II hemmt die Abwesenheit von reflektiertem Licht alle Pigmentbewegungen.

3) Unterdrückung einer Phase der natürlichen Photoperiode durch ständige Beleuchtung oder Verdunkelung führt bei den Chromatophoren vom Typ I und II zum Verlust des Zyklus.

Diese Ergebnisse erlauben folgende Feststellungen und Annahmen :

1) Unerlässliche Vorbedingung für die Aufrechterhaltung einer rhythmischen Pigmentaktivität bei den Chromatophoren vom Typ I ist der regelmässige Wechsel von Tag und Nacht. Die bei konstanter Beleuchtung und konstanter Verdunkelung erhaltenen Resultate lassen die Hypothese zu, dass nachts RPDH gebildet und unter Lichteinfluss freigesetzt wird; umgekehrt würde am Tage gebildetes RPCH nachts freigesetzt.

2) Bei den Chromatophoren vom Typ II führt jede Störung mit dem resultierenden Zusammenbruch des Zyklus der Pigmentverschiebungen zu einem beständigen Dispersions-Zustand des roten Pigments; dies könnte bedeuten, dass die Ausbreitung ein passiver Mechanismus ist. Die Retraktion stünde dann unter der Kontrolle von RPCH pedunkulären Ursprungs, das während der hellen Phase der natürlichen Photoperiode in die Haemolymphe ausgeschüttet würde.

BIBLIOGRAPHIE

- AOTO, T., 1961. Chromatophorotropins in the prawn *Palaemon paucidens* and their relationship to long-term background adaptation. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, 14 : 544-560.
- AOTO, T., 1963. The primary response of white chromatophores and the nauplius-eye in the prawn, *Palaemon paucidens*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, 15 (2) : 177-189.
- AOTO, T., 1965. On the possible participation of the nauplius-eye in chromatophoral regulation in the adult prawn, *Palaemon paucidens*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, 15 (4) : 652-661.
- BROWN, F.A.Jr., J.B. GUYSELMAN & M.I. SANDEEN, 1949. Black chromatophores of *Uca* as independant effectors. *Anat. Rec.*, 105 : 616.
- BROWN, F.A.Jr. & H.M. WEBB, 1947. Influence of température upon the diurnal rhythm of the black and white chromatophores of the fiddler crab *Uca*. *Anat. Rec.*, 99 : 674-675.
- BROWN, F.A.Jr. & H.M. WEBB, 1948 a. Inhibition by temperature of the mechanisms underlying the diurnal rhythm in the chromatophore system of the fiddler crab *Uca*. *Anat. Rec.*, 101 : 733.
- BROWN, F.A.Jr. & H.M. WEBB, 1948 b. Temperature relations of endogenous daily rhythmicity in the fiddler crab *Uca*. *Physiol. Zoöl.*, 21 (4) : 371-381.
- CHASSARD-BOUCHAUD, C., 1970. Les phénomènes chromatiques chez les Crustacés. I. - Changement de couleur et rythme nyctéméral chez les Brachyours (sous presse).
- CHASSARD-BOUCHAUD, C. & Y. COUTURIER, 1968 a. Données relatives à la physiologie chromatique de *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, 266 : 914-916.
- CHASSARD-BOUCHAUD, C. & Y. COUTURIER, 1968 b. Etude des phénomènes chromatiques de *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). I. - Livrée chromatique et cycle nyctéméral. *Cah. Biol. mar.*, 9 : 201-210.
- CHASSARD-BOUCHAUD, C. & Y. COUTURIER, 1969. Etude des phénomènes chromatiques de *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacé Décapode). II. - Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur le cycle nyctéméral. *Cah. Biol. mar.*, 10 : 173-180.
- KEEBLE, F. & F.W. GAMBLE, 1900. The colour physiology of *Hippolyte varians*. *Proc. R. Soc.*, 65 : 461-468.
- KLEINHOLZ, L.H., 1942. Hormones in Crustacea. *Biol. Rev.*, 17 : 91-119.
- KLEINHOLZ, L.H. & J.H. WELSH, 1937. Colour changes in *Hippolyte varians*. *Nature*, 140 : 851-852.
- KNOWLES, F.G.W., 1939. The control of the white reflecting chromatophores in Crustacea. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 17 : 174.

- LITTLE, G., 1967. Chromatophore responses in relation to the photoperiod and background color in the Hawaiian ghost crab *Ocypode ceratophthalma*. *Pacific. Sci.*, 21 (1) : 77-84.
- NICOL, J.A.C., 1960. « Pigments and colours » : 469-504. « Colours changes » : 505-535. In « The biology of marine animals ». Edit. Sir Isaac Pitman & Sons LTD London.
- PANOUSE, J.B., 1946. Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. Adaptation chromatique et croissance ovarienne chez *Leander serratus*. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, 23 : 65-147.
- SOURNIA, A. & S. FRONTIER, 1968. Terminologie des phénomènes liés au temps en écologie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 39 (5) : 1001-1002.

Reçu le 10 avril 1970

**OVOGENÈSE DOMINANTE
ET SPERMATOGENÈSE SECONDAIRE
RÉSURGENTE CHEZ *ASTERINA GIBBOSA*
PENN. DES CÔTES DE BANYULS ***

par Jacques BRUSLÉ

*Biologie Animale, CB, Faculté des Sciences d'Orsay (Prof. Th. LENDER),
Biologie Cellulaire, Faculté des Sciences d'Orléans (Prof. R. DELAVault)
et Laboratoire Arago (1), Banyuls-sur-Mer.*

SOMMAIRE

L'analyse histologique systématique des gonades d'*Asterina gibbosa*, Etoile de mer hermaphrodite, permet de préciser le caractère saisonnier de l'ovogenèse et de la ponte, de noter la régularité du virage sexuel et enfin de conclure que l'activité spermatogénétique secondaire, résurgente, ne décline pas avec l'âge des animaux.

L'activité sexuelle d'*Asterina gibbosa* de Banyuls a été étudiée par CUÉNOT (1898) puis DELAVault (1960) et, plus récemment, par BRUSLÉ (1966). L'hermaphroditisme de cette espèce est protérandrique et à caractère saisonnier; il s'agit d'une race sexuelle équilibrée.

Ces travaux ont surtout concerné l'activité spermatogénétique, en particulier la spermatogenèse primaire ou « majeure » (BRUSLÉ,

* Cette publication recouvre en partie le travail d'une thèse de Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles soutenue à la Faculté des Sciences d'Orsay en 1968 et enregistrée au C.N.R.S. sous le numéro : A.O. 2685.

(1) J'adresse à Monsieur le Professeur DRACH tous mes remerciements pour l'accueil qu'il m'a offert dans son laboratoire.

1966) manifestée, au cours de l'hiver et du printemps, par *tous les animaux* dont la taille moyenne des bras est comprise entre $R = 5$ mm (1 an d'âge) et $R = 12$ à 13 mm (2 ans d'âge).

L'ovogenèse par contre n'a que fort peu intéressé les auteurs; aussi son étude devait-elle être entreprise.

En outre, la spermatogenèse secondaire (COGNETTI, 1958), observée chez des individus en activité ovogénétique dominante, dont la taille est *supérieure* à $R = 12$ mm, présente à Banyuls un caractère *résurgent* (BRUSLÉ, 1966). Cette spermatogenèse étant très atténuée par rapport à la spermatogenèse majeure, caractéristique d'animaux plus jeunes, la question se posait alors de savoir si, avec l'âge, cette atténuation se poursuit au point que les animaux puissent devenir, à un moment donné, *exclusivement femelles*. CUÉNOT (1898) le pensait et attribuait à tout animal dont $R \geq 16$ mm un caractère définitivement femelle, mais nous savons que DELAVAUULT (1960) avait avancé le contraire. J'ai voulu vérifier le bien fondé de cette hypothèse et j'ai procédé à Banyuls, en avril 1966, à l'examen histologique systématique des gonades de 41 animaux de grande taille chez qui $R \geq 20$ mm.

I. — OVOGENÈSE DOMINANTE ET FONCTIONNELLE

Les résultats ont été portés sur la planche I qui a été dressée en prenant en abscisses, la *taille* des animaux (exprimée en mm par la valeur moyenne R des rayons mesurés entre la pointe des bras et le centre de la face orale), et en ordonnées, les *douze mois de l'année*.

a) *Début de l'ovogenèse fonctionnelle.*

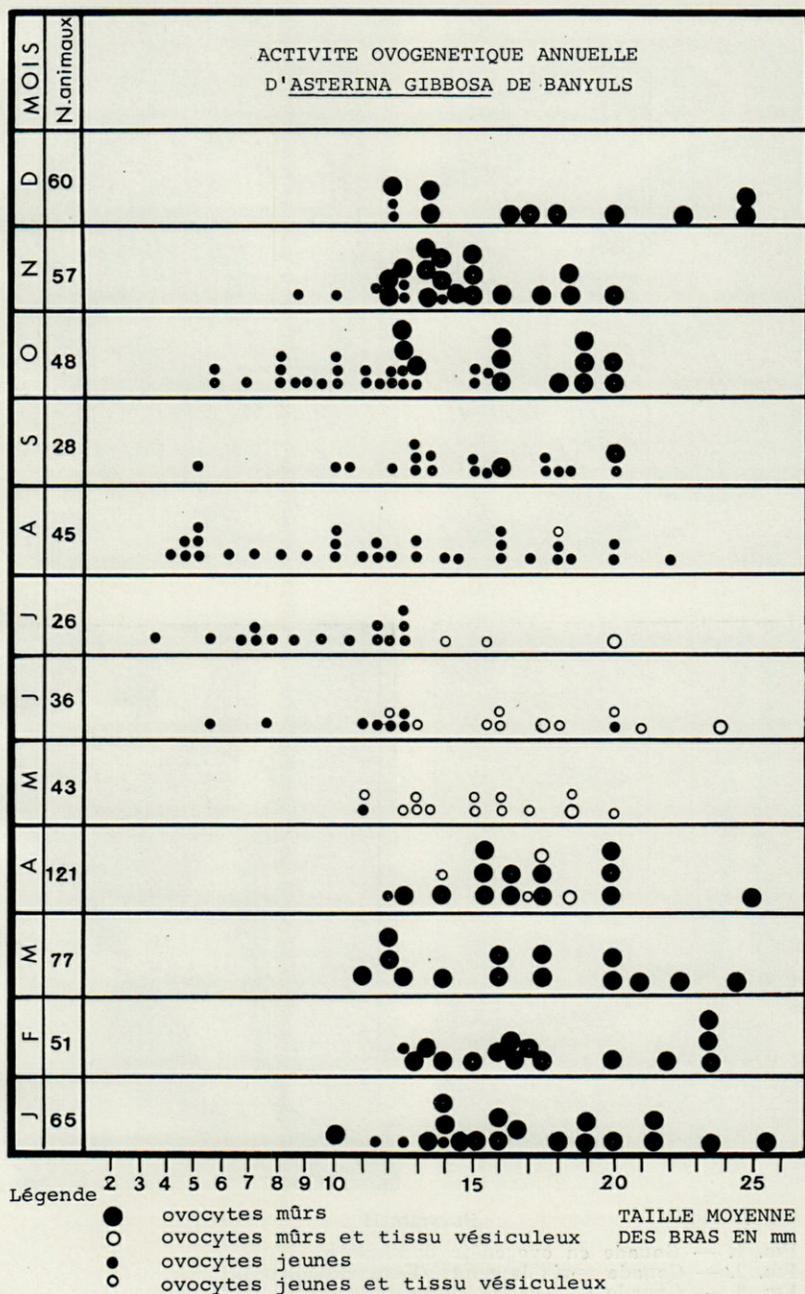
L'activité ovogénétique se rencontre chez les individus dont la taille est supérieure à $R = 12$ mm. Le *virage sexuel*, c'est-à-dire le passage d'un état mâle, dominant et fonctionnel, à un état femelle durable, se situe à Banyuls chez les animaux où R est *voisin de 12* mm.

PLANCHE I

Activité ovogénétique annuelle chez *Asterina gibbosa*.

L'ovogenèse fonctionnelle est un phénomène *saisonnier* : elle débute à l'automne, se poursuit au cours de l'hiver et est interrompue après la ponte (avril-mai).

Une telle activité ne se manifeste que chez les animaux ayant atteint 3 ans ($R > 12$ mm) et se poursuit ensuite toute leur vie.



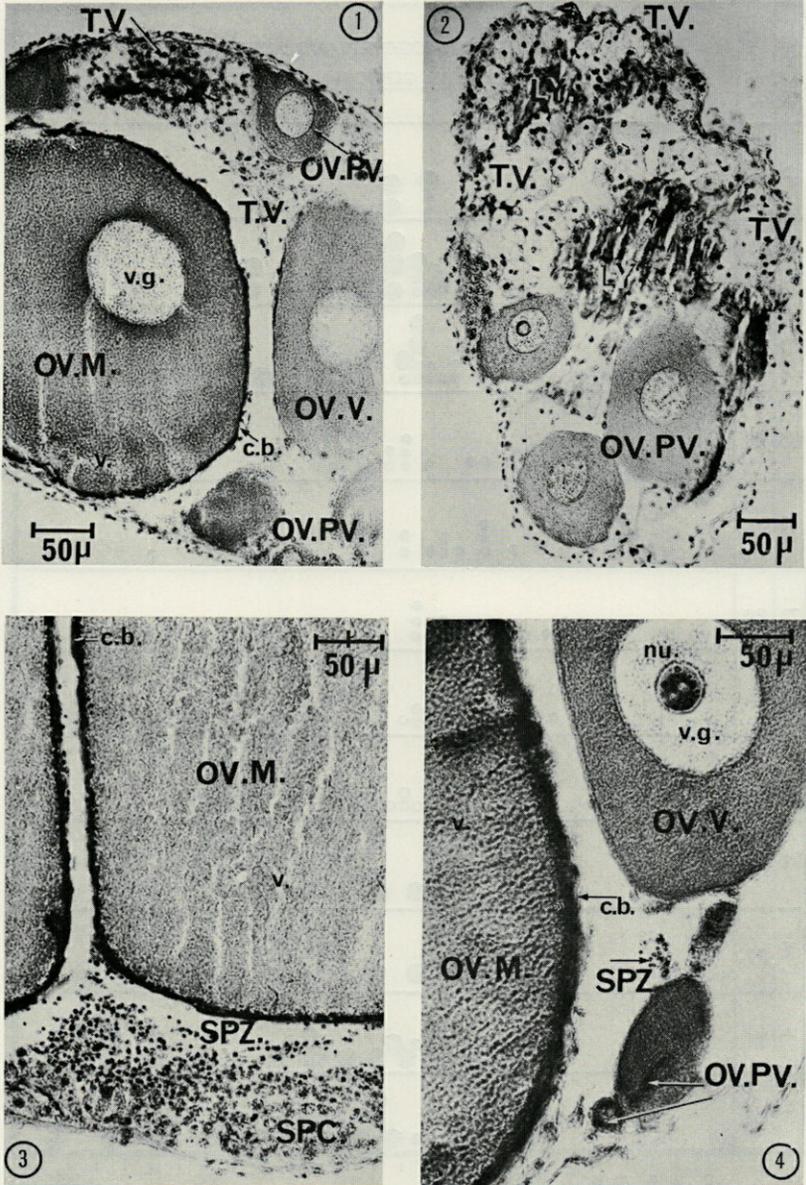


PLANCHE II

FIG. 1. — Gonade en ovogenèse dominante.

FIG. 2. — Gonade après la ponte (tissu vésiculeux).

FIG. 3. — Gonade en activité spermatogénétique secondaire.

FIG. 4. — Spermatogenèse secondaire limitée à de rares îlots.

Légende : c.b. : coque basophile d'ovocyte mûr; L. : lumière gonadique; nu. : nucléole; OV.M. : ovocyte mûr; OV.Pv. : ovocyte previtellogénétique; SPC. : spermatocyte; SPZ. : spermatozoïde; T.V. tissu vésiculeux; v. : vitellus; v.g. : vésicule germinative.

L'activité ovogénétique fonctionnelle ne débute donc sans doute que la troisième année ou même parfois que la quatrième année (BOUGIS, 1951), mais elle se poursuit *toute la vie* de l'animal, avec ou sans interférence d'une activité spermatogénétique résurgente.

b) *Maturité ovogénétique et ponte.*

Le tableau de la planche I montre l'absence totale de gros ovocytes mûrs (planche II, fig. 1) entre mai et octobre. La *ponte* se situe donc en *avril-mai*. Cependant l'existence de gros ovocytes à *maturité* est observée dès le mois d'octobre précédent.

La maturité ovogénétique apparaît donc longtemps avant la ponte, 6 mois environ avant elle, mais un certain nombre d'ovocytes qui mûrissent *pendant la période hivernale* sont *dégradés* progressivement et les produits de leur lyse, repris par le tissu vésiculeux (DELAVALT, 1962), interviennent vraisemblablement dans de nouvelles synthèses ovogénétiques.

c) *La ponte et le tissu vésiculeux.*

Le tissu vésiculeux est observé en abondance en mai, se rencontre en juin et s'estompe progressivement à partir de juillet pour ne plus subsister que sous la forme de petits îlots entre les ovocytes (planche II, fig. 1). Toujours présent dans *toute gonade en activité ovogénétique fonctionnelle*, il manifeste un développement *saisonnier strictement consécutif à la ponte*. En effet, son extension est considérable après l'émission des œufs (planche II, fig. 2); il occupe la place laissée libre par les œufs pondus et participe alors à la résorption du matériel ovogénétique non émis. Son absence, à d'autres périodes, permet d'exclure l'hypothèse de pontes à des saisons variables (CUÉNOT, 1887).

d) *Permanence des ovocytes.*

La période estivale est marquée par l'existence, dans les gonades de *tous les animaux*, y compris ceux qui ont effectué de la spermatogenèse majeure, d'ovocytes jeunes en phase prévitellogénétique.

En outre, chez un grand nombre d'animaux, ces ovocytes préexistaient à cette période; des ovocytes en phase prévitellogénétique se rencontrent *dans toutes les gonades, à toutes les époques de l'année*. Les gonades contiennent donc en *permanence* des ovocytes.

Nous pouvons considérer, au sujet de ces ovocytes, trois cas :

1) chez les animaux dont $R \leq 11$ mm :

les ovocytes observés à partir de juin sont ceux qui se rencontrent toujours chez les animaux en activité spermatogénétique majeure et dont la vitellogenèse est ralentie ou inhibée.

2) chez les animaux dont $R \neq 12$ mm :

pour un certain nombre d'entre eux, les ovocytes jeunes récemment apparus succèdent à la fin de l'activité spermatogénétique majeure. Ces ovocytes marquent le début d'une activité ovogénétique durable et les gonades de ces animaux ont accompli leur virage sexuel.

3) chez les animaux dont $R > 13$ mm :

certains de ces ovocytes, dont la vitellogenèse n'est pas inhibée mûriront en octobre et novembre; ils pourront être lysés au cours de l'hiver et d'autres, dont la maturité se produit plus tardivement, seront pondus en avril.

II. — SPERMATOGENÈSE SECONDAIRE RÉSURGENTE

La spermatogenèse secondaire concerne des gonades où existe une double activité, ovogénétique et spermatogénétique, mais où l'ovogenèse est dominante alors que l'activité mâle n'y est, quantitativement, que très limitée (Planche II, Fig. 3 et 4). Les gonades sont cytologiquement et fonctionnellement hermaphrodites. La spermatogenèse n'y représente plus qu'une réapparition de l'activité mâle, ce que COGNETTI (1956) traduit en utilisant le terme de « spermatogenèse secondaire ».

Cette activité spermatogénétique est saisonnière, comme la spermatogenèse majeure. On la rencontre en effet dès novembre et elle n'est donc pas liée à la proximité de la maturité génitale comme l'avaient estimé DELAVault (1960) en mars, à Banyuls, et COGNETTI (1958), le même mois, à Naples.

La présence de spermatozoïdes résiduels observés fin avril et en mai permet de préciser que la maturité sexuelle se situe à la même époque que celle constatée pour la spermatogenèse majeure.

Cette spermatogenèse secondaire n'intéresse que des animaux en activité ovogénétique dominante, c'est-à-dire ceux dont la taille est supérieure à $R = 12$ mm. Nous avons donc toutes raisons de penser que ces animaux ont manifesté précédemment une ou plusieurs activités spermatogénétiques majeures et qu'il ne s'agit ici que d'une spermatogenèse résurgente (BRUSLÉ, 1966).

Lorsque les individus sont âgés ($R > 20$ mm), on note (planche III) de nombreux cas de spermatogenèse résurgente, de l'ordre de 60 % au total. Il convient d'insister sur le risque considérable d'erreur lié au fait que certaines spermatogenèses, fort discrètes lorsqu'elles se limitent à de très rares îlots de quelques cellules méiotiques ou de quelques spermatozoïdes (planche II, fig. 4), peuvent passer totalement inaperçues de telle manière qu'un animal interprété comme « femelle » peut fort bien être, en réalité, hermaphrodite. Quelles que soient donc les omissions, il est possible de conclure que la spermatogenèse résurgente *ne décline pas progressivement*; bien au contraire, compte tenu du pourcentage évalué plus haut, le nombre d'individus se comportant comme des *hermaphrodites fonctionnels* est assez élevé à Banyuls. Il est vraisemblable que cette spermatogenèse résurgente présente par ailleurs

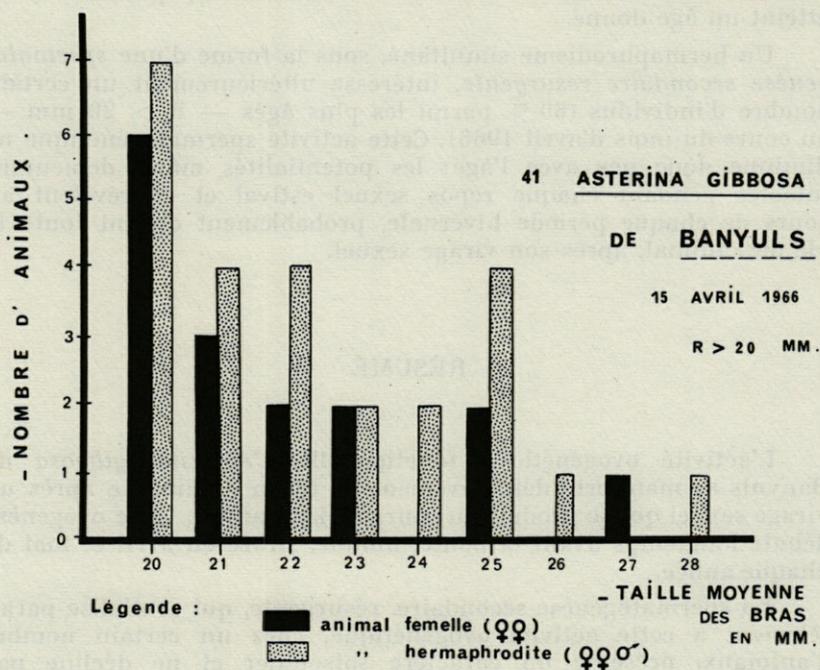


PLANCHE III
Spermatogenèse résurgente.

Les animaux ont une taille des bras qui s'échelonne de $R = 20$ mm à $R = 28$ mm. On nomme animaux « femelles » ceux chez qui est observée seulement une activité ovogénétique dominante et fonctionnelle.

un caractère *périodique* et qu'elle se répète au cours de l'hiver et du printemps de plusieurs années consécutives.

Les potentialités mâles, présentes chez un grand nombre d'individus sous la forme d'îlots spermatogoniaux (BRUSLÉ, 1968), s'exprimeraient donc chaque année à la suite d'inductions mitotiques et méiotiques à caractère *saisonnier*.

CONCLUSION

La race sexuelle des *Asterina* de Banyuls est *équilibrée*. Les potentialités mâles et femelles s'expriment d'abord successivement (hermaphroditisme protérandrique). Le *virage sexuel* se produit à un moment déterminé pour tous les animaux de la population ayant atteint un âge donné.

Un hermaphroditisme simultané, sous la forme d'une *spermatogenèse secondaire résurgente*, intéresse ultérieurement un certain nombre d'individus (60 % parmi les plus âgés — $R > 20$ mm — au cours du mois d'avril 1966). Cette activité spermatogénétique ne diminue donc pas avec l'âge; les potentialités mâles demeurent intactes pendant chaque repos sexuel estival et se révèlent au cours de chaque période hivernale, probablement durant toute la vie de l'animal, après son virage sexuel.

RÉSUMÉ

L'activité ovogénétique fonctionnelle d'*Asterina gibbosa* de Banyuls se manifeste définitivement de façon dominante après un virage sexuel qui se produit au cours de la 3^e année. Cette ovogenèse débute longtemps avant la ponte, unique, située en avril et mai de chaque année.

La spermatogenèse secondaire, résurgente, qui se réalise parallèlement à cette activité ovogénétique, chez un certain nombre d'animaux, présente un caractère saisonnier et ne décline pas progressivement avec l'âge.

SUMMARY

The functional ovogenetic activity of *Asterina gibbosa* from Banyuls is definitely revealed in a dominant way after a sexual turning which occurs during the 3rd year. This ovogenesis starts long before spawning (one only) in April and May each year.

The resurging secondary spermatogenesis which occurs in a parallel way to this ovogenetic activity, in a certain number of animals shows a seasonal character and does not progressively decrease with age.

RIASSUNTO

L'attività ovogenetica funzionale di *Asterina gibbosa* di Banyuls si manifesta definitivamente in modo dominante dopo un viraggio sessuale che si verifica durante il 3° anno. Questa ovogenesi inizia molto prima della deposizione, unica, in Aprile e Maggio di ogni anno.

La spermatogenesi secondaria, risorgente, che si realizza parallelamente a questa attività ovogenetica, in un certo numero di individui, presenta un carattere stagionale e non declina progressivamente con l'età.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUGIS, P., 1951. Note préliminaire sur la croissance d'*Asterina gibbosa* Pennant. *Vie Milieu*, 2 (2) : 262-266.
- BRUSLÉ, J., 1966. Recherches complémentaires sur la sexualité d'*Asterina gibbosa* Pennant de Banyuls. *Vie Milieu*, 18 (1 A) : 133-141.
- BRUSLÉ, J., 1968. Recherches sur la sexualité d'un hermaphrodite fonctionnel, *Asterina gibbosa* PENNANT (Echinoderme, Astéride). *Thèse*, Orsay.
- COGNETTI, G., 1956. Autofecondazione in *Asterina*. *Boll. Zool.*, 23 : 275-279.
- COGNETTI, G., 1958. La spermatogenesi secondaria in *Asterina* e la colorazione degli individui proteroginici de *Asterina gibbosa*. *Atti Accad. naz. Lincei Rc.*, 24 (3) : 325-327.

- CUÉNOT, L., 1887. Contribution à l'étude anatomique des Asterides. *Archs Zool. exp. gén.*, 5 bis, suppl. : 1-144.
- CUÉNOT, L., 1898. Notes sur les Echinodermes : III. - L'hermaphrodisme protandrique d'*Asterina gibbosa* Penn. et ses variations suivant les localités. *Zool. Anz.*, 21 : 273-279.
- DELAVALT, R., 1960. Recherches sur la sexualité d'*Asterina gibbosa* de Banyuls. *Vie Milieu*, 11 (3) : 381-385.
- DELAVALT, R., 1962. — Evolution et signification du tissu phagocytaire chez les Astérides. *C. R. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, 254 : 2439-3441.

Reçu le 9 juin 1970

RIASSUNTO

L'attività ovogenetica funzionale di *Asterina gibbosa* di Banyuls si manifesta definitivamente in modo dominante dopo un vivagno sessuale che si verifica durante il 3° anno. Questa ovogenesi inizia molto prima della deposizione, inizia in Aprile e Maggio di ogni anno.

La spermatogenesi secondaria, risorgente, che si verifica parzialmente a questa attività ovogenetica in un certo numero di individui presenta un carattere stagionale e non declina progressivamente con l'età.

BIBLIOGRAFIE

- Bovary, P., 1951. Note préliminaire sur la croissance d'*Asterina gibbosa* Pennant. *Vie Milieu*, 2 (2) : 363-368.
- Linnaeus, J., 1758. *Recherches complémentaires sur le genre des Astérides*. *Archives de Biologie*, 1 (1) : 133-141.
- Linnaeus, J., 1758. *Recherches sur la sexualité d'un hermaphrodite*. *Journal de Trévoux* (Echinodermes, Astérides). Tome 10.
- Conrath, G., 1955. *Autocondensazione in Asterina*. *Boll. Zool.*, 22 : 216-217.
- Conrath, G., 1958. *La spermatogenesi secondaria in Asterina e la loro funzione degli individui protandrici de Asterina gibbosa*. *Atti Accad. Naz. Lincei*, 66 (13) : 322-327.

**NOUVELLE SIGNALISATION
DE *ANSEROPODA LOBIANCOI* (LUDWIG)
DANS LA RÉGION DE BANYULS-SUR-MER**

Depuis sa description par LUDWIG en 1897, d'après deux exemplaires récoltés sur un fond de corail par 90 mètres au large de Capri, l'Astérie *Anseropoda lobiancoi* n'a été signalée qu'à deux reprises : par le Professeur MONCHARMONT, au même endroit (TORTONESE, 1965), et par CHERBONNIER (1969) dans un des bacs de l'aquarium du Laboratoire Arago, à Banyuls. Dans ce dernier cas, les diverses provenances des animaux peuplant cet aquarium ne permettaient pas de conclure valablement quant au lieu de récolte de cette espèce, considérée comme très rare ou dont la validité était mise en doute.

Trois exemplaires ont été récoltés, en un mois, par 35 à 40 mètres de profondeur, au large du cap l'Abeille, sur un fond de coralligène de plateau. Leurs dimensions sont les suivantes (en mm) :

	R	r	R/r
Exemplaire n° 1	17	12,6	1,35
" 2	13,1	8,3	1,58
" 3	6,6	4,9	1,33

Sur le vivant, ceux-ci présentaient une couleur rosée dorsalement, alors que la face ventrale est nacrée. Ces Etoiles de mer sont en tous points conformes à la nouvelle description qu'en a donnée CHERBONNIER. En particulier, l'anus et la plaque madréporique sont bien développés. L'exemplaire n° 3, le plus petit, est toutefois dépourvu de papules radiaires. Mais l'exemplaire de Naples, récolté par MONCHARMONT, en présente lui-même un nombre restreint. CHERBONNIER lie ce caractère à la petite taille.

LUDWIG considérait *Anseropoda lobiancoi* comme un hybride de *Asterina gibbosa* (Pennant) et de *Anseropoda placenta* (Pennant). CHERBONNIER a souligné la validité de *A. lobiancoi* et comparé les rapports R/r de ces trois espèces. La valeur du rapport pour l'exemplaire d'*A. lobiancoi* récolté en 1969 est de 1,22 alors que pour des exemplaires de taille similaire d'*A. gibbosa* et d'*A. placenta* elle est respectivement de 1,5 et 1,46. Les résultats de l'étude de nos nouveaux échantillons n'apportent pas de données nouvelles au problème, si toutefois ce rapport doit être considéré comme significatif sur le plan systématique.

Les récoltes, rapprochées dans le temps, d'*A. lobiancoi* à Banyuls, doivent inciter la recherche de cette espèce dans d'autres fonds coralligènes et coralliaires de Méditerranée où sans doute elle a été souvent confondue avec *Asterina gibbosa*.

Alain GUILLE,

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

BIBLIOGRAPHIE

- CHERBONNIER, G., 1969. Etude critique de l'Astérie *Anseropoda lobiancoi* (Ludwig). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 41 (4) : 946-951.
- LUDWIG, H., 1897. Die Seesterne des Mittelmeeres. *Fauna Flora Golf. Neapel*, 24 : 267-271.
- TORTONESE, E., 1965. Fauna d'Italia. 6. Echinodermata, 442 p.

Reçu le 2 septembre 1970.

TABLE DES MATIÈRES

Tome XXI — SÉRIE A

Elizabeth ALLEN. — Cf. A.L. RICE	223
Louis AMOURIQ. — Influence du chlorure de sodium sur l'activité motrice de <i>Lebistes reticulatus</i> L. O (Poisson <i>Peociliidae</i> , Cyprinodontiformes)	241
Jean-Marie BASSOT. — Cf. Micheline MARTOJA	395
Dr. Robert D. BEEMAN. — An ecological study of <i>Phyllaplysia taylora</i> Dall 1900 (<i>Gastropoda</i> : <i>Opisthobranchia</i>)	189
J. BEUROIS. — Cf. P. VITIELLO	257
Michel BHAUD. — Note sur la systématique de la famille des <i>Chaetopteridae</i> (Annélides polychètes)	255
Jacques BRUSLÉ. — Ovogenèse et spermatogenèse secondaire réurgente chez <i>Asterina gibbosa</i> Penn. des côtes de Banyuls	495
Annie CASTRIC-FEY. — Sur quelques Hydraires de l'archipel de Glénan (Sud-Finistère)	1
Yvonne COUTURIER-BHAUD. — Etude des phénomènes chromatiques chez <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). Influence des variations lumineuses sur le cycle nyctéméral de migrations pigmentaires	467
Aline FIALA-MEDIONI. — Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. <i>Polyclinidae</i> (Ascidies composées) ..	287
J.D. COSTLOW. — Cf. Michèle REGNAULT	453
Suzanne FRANC. — Les évolutions cellulaires au cours de la régénération du pédoncule de <i>Veretillum cynomorium</i> Pall.	49
D. GOUEDARD. — Cf. P. VITIELLO	257

Alain GUILLE. — Nouvelle signalisation de <i>Anseropoda lobiancoi</i> (Ludwig) dans la région de Banyuls-sur-Mer	505
Armin HEYMER. — Cf. Claus Dieter ZANTER	363
Hagime INAGAKI. — Etude de la croissance relative des yeux chez le Crustacé Isopode <i>Ligia italica</i> Fabricius en rapport avec sa différenciation sexuelle	213
R.W. INGLE. — Cf. A.L. RICE	223
Michèle KNOEPFFLER-PEGUY. — Quelques <i>Feldmannia</i> Hamel, 1939 (<i>Phaeophyceae Ectocarpales</i>) des côtes d'Europe	137
Jean-Claude LEDOUX. — Les dents des Squalidés de la Méditerranée occidentale et de l'Atlantique nord-ouest africain	309
Micheline MARTOJA et Jean-Marie BASSOT. — Etude histologique du complexe pédieux de <i>Dyaka striata</i> (Godwin-Austen), Gastéropode pulmoné. Données sur l'organe lumineux	395
Aline MEDIONI. — Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. <i>Didemnidae</i> (Ascidies composées)	25
Michèle REGNAULT et J.D. COSTLOW. — Influence de la température et de la salinité sur le développement larvaire de <i>Crangon septemspinosus</i> Say (Decapoda, Caridae)	453
A.L. RICE, R.W. INGLE et Elizabeth ALLEN. — An Ecological study of <i>Phyllaplysia taylori</i> Dall 1900 (<i>Gastropoda: Opisthobranchia</i>)	223
Jacques SOYER. — Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée Occidentale. 2. <i>Tachidiidae</i> Sars, Lang	261
Jacques SOYER. — Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée Occidentale. 3. Découverte du genre <i>Metahuntemannia</i> Smirnov	279
Herbert TITSCHACK. — Histologische Untersuchung des mesogloealen Nervenplexus der Seeferdner <i>Pennatula rubra</i> (Ellis) und <i>Pteroides griseum</i> (Bodadsh)	95
P. VITIELLO, J. BEUROIS et D. GOUEDARD. — Stade larvaire de <i>Thynnascaris</i> sp. (Nématode Anisakidae) chez <i>Sagitta setosa</i>	257
VU-TAN-TUE. — Contribution à l'étude histologique du pancréas de <i>Chimaera monstrosa</i> Linné	103
Claud Dieter ZANDER et Armin HEYMER. — <i>Tripterygion triptonotus</i> (Risso, 1810) und <i>Tripterygion xanthosoma</i> n. sp. — eine ökologische Speziation (<i>Pisces, Teleostei</i>)	363

IMPRIMERIE
LOUIS-JEAN
- 05 - GAP -

Le Directeur de la publication : P. DRACH

Dépôt légal N° 4523

— Date de parution : Juillet 1971

— N° d'impression 237-1971

HARRIMAN
LOUIS-JEAN
- 02-CAP -

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 de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales, ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (familles, genres et 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 du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Deux résumés, l'un en français, l'autre en anglais, doivent obligatoirement figurer à la fin du texte; ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

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. and L.-B. HOLTUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163, 1 fig.

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, 1 pl.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (*World list of scientific periodicals*, 4^e édition).

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 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 dans les meilleurs délais.

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.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXI

YEAR 1970

PART 2 - A

CONTENTS

Jacques SOYER. Contribution to the study of the Copepods Harpacticoids from Western Mediterranean. 2. <i>Tachidiidae</i> Sars, Lang	261
Jacques SOYER. Contribution to the study of the Copepods Harpacticoids from Western Mediterranean. 3. Presence of the genus <i>Metahuntemannia</i> Smirnov	279
Aline FIALA-MÉDIONI. Ascidiens of the rocky benthos of Banyuls-sur-Mer. <i>Polyclinidae</i> (Compound Ascidiens)	287
Jean-Claude LEDOUX. Teeth of the squaloids of Western Mediterranean and of African North-West Atlantic	309
Claus Dieter ZANDER und Armin HEYMER. <i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso, 1810) and <i>Tripterygion xanthosoma</i> n. sp., an ecological speciation (<i>Pisces</i> , <i>Teleostei</i>)	363
Micheline MARTOJA and Jean-Marie BASSOT. Histological study of the glands enclosed in the foot of <i>Dyakia striata</i> Godwin and Austen, Gasteropoda pulmonate. Data on the luminous organ	395
Michèle RÉGNAULT and J.D. COSTLOW. Influence of temperature and salinity on the larval development of <i>Crangon septemspinosa</i> Say (Decapoda, Caridae)	453
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Study of the chromatic phenomena in <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacea, Decapoda). Influence of light variations on the nycthemeral cycle of pigmentary migrations	467
Jacques BRUSLÉ. Dominating oogenesis and secondary resurging spermatogenesis in <i>Asterina gibbosa</i> Penn. on the coasts of Banyuls-sur-Mer	495
<i>Faunal and ecological records :</i>	
Alain GUILLE. A new recording of <i>Anseropoda lobianco</i> (Ludwig) in the area of Banyuls-sur-Mer	505

MASSON & Co
120, Bd St-Germain, Paris-VI

Published Bi-monthly