

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXIV

ANNÉE 1974

FASCICULE 3 - A

SOMMAIRE

Louis CODOMIER. Recherches sur les <i>Kallymenia</i> (Cryptonémiales, Kallymeniaceés). II - Développement des spores et morphogenèse	369
C. THIRIOT-QUIEVREUX & M. MARTOJA. Appareil génital femelle des Atlantidae ((Mollusca Heteropoda). I - Etude anatomique	389
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Cycle biologique de <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). I - Cycle biologique des animaux adultes	413
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Cycle biologique de <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). II - Sexualité et reproduction	423
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Cycle biologique de <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). III - Etude du développement larvaire	431
Michael J. O'TOOLE & David P.F. KING. Early development of the round herring <i>Etrumeus teres</i> (de Kay) from the South East Atlantic	443
Michel BHAUD. La campagne Hydromed II du N.O. Jean-Charcot. Première description de deux larves de Phyllochaetoptères (Annélides Polychètes)	453
M. BHAUD & M. von BUREN. Une nouvelle larve d'Annélide Polychète observée dans la région de Banyuls-sur-Mer - Contexte écologique d'une telle observation	471
Lucien LAUBIER & Jeanète RAMOS. <i>Polydora guillei</i> sp. nov., nouvelle espèce de Polychète Spionidien en Méditerranée occidentale	479
James J. FRIAUF & Lloyd BENNET. <i>Derocheilocaris hessleri</i> , a new Mystacocarida (Crustacea) from the Gulf of Mexico	487
Claude RAZOULS. Description des appendices buccaux de <i>Mimocalanus distinctocephalus</i> Brodsky, 1950 (Copepoda Calanoidea) et validité de la forme méditerranéenne de J. Boucher et F. de Bovée, 1970	497
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée Occidentale. 12. Le genre <i>Heteropsyllus</i> (T. Scott) Cletodidae T. Scott	505
<i>Documents faunistiques et écologiques :</i>	
Jean-Philippe LABAT. Présence de <i>Philocheras monacanthus</i> (Holthuis) (Crustacea, Decapoda) dans la baie de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales)	519
M. IBANEZ & L. GALLEGRO. A new record of a <i>Zu cristatus</i> (Trachipteridae Pisces) off the coast of Blanes (Spain)	523

MASSON



Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

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

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

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

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, 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. PÉRÉS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

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

ABONNEMENTS 1975

France et zone franc (pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) 140,00 Francs
Règlement par mandat, chèque postal à MASSON & Cie (joindre les 3 volets) ou chèque bancaire.

Italie 32 000 Lires
Exclusivement par E.T.M.I., Via Settembrini, 27 20124 - Milano.

Autres pays 160,00 Francs
Montant également payable dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement.

Les règlements peuvent être effectués par :

- chèque sur Paris, émis par une banque étrangère,
- transfert par banque provenant d'un compte étranger,
- mandat postal international.

MASSON & Cie S.A., Editeurs, 120, bd Saint-Germain, F 75280 - Paris Cedex 06.
Téléphone

Rédaction et Administration : 326-56-11, 633-85-21, 325-32-11, 033-77-84, 033-70-81.

Abonnements : 588-50-50, 588-14-66.

Changement d'adresse : Retourner l'étiquette modifiée, ou indiquer le numéro d'abonné.

Numéros séparés et Collections : S'adresser à MASSON & Cie Service, 15, rue de Savoie, 75006 - Paris, Tél. : 325-74-73, 325-74-95.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXIV

ANNÉE 1974

FASCICULE 3 - A

SOMMAIRE

Louis CODOMIER. Recherches sur les <i>Kallymenia</i> (Cryptonémiales, Kallymeniaceés). II - Développement des spores et morphogenèse	369
C. THIRIOT-QUIEVREUX & M. MARTOJA. Appareil génital femelle des Atlantidae ((Mollusca Heteropoda). I - Etude anatomique	389
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Cycle biologique de <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). I - Cycle biologique des animaux adultes	413
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Cycle biologique de <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). II - Sexualité et reproduction	423
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Cycle biologique de <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). III - Etude du développement larvaire	431
Michael J. O'TOOLE & David P.F. KING. Early development of the round herring <i>Etrumeus teres</i> (de Kay) from the South East Atlantic	443
Michel BHAUD. La campagne Hydromed II du N.O. Jean-Charcot. Première description de deux larves de Phyllochaetoptères (Annélides Polychètes)	453
M. BHAUD & M. von BUREN. Une nouvelle larve d'Annélide Polychète observée dans la région de Banyuls-sur-Mer - Contexte écologique d'une telle observation	471
Lucien LAUBIER & Jeanete RAMOS. <i>Polydora guillei</i> sp. nov., nouvelle espèce de Polychète Spionidien en Méditerranée occidentale	479
James J. FRIAUF & Lloyd BENNET. <i>Derocheilocaris hessleri</i> , a new Mystacocarida (Crustacea) from the Gulf of Mexico	487
Claude RAZOULS. Description des appendices buccaux de <i>Mimocalanus distinctocephalus</i> Brodsky, 1950 (Copepoda Calanoidea) et validité de la forme méditerranéenne de J. Boucher et F. de Bovée, 1970	497
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoïdes de Méditerranée Occidentale. 12. Le genre <i>Heteropsyllus</i> (T. Scott) Cletodidae T. Scott	505

Documents faunistiques et écologiques :

Jean-Philippe LABAT. Présence de <i>Philocheras monacanthus</i> (Holthuis) (Crustacea, Decapoda) dans la baie de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales)	519
M. IBANEZ & L. GALLEGRO. A new record of a <i>Zu cristatus</i> (Trachipteridae Pisces) off the coast of Blanes (Spain)	523

MASSON



Publication bimestrielle

RECHERCHES SUR LES *KALLYMENIA* (CRYPTONÉMIALES, KALLYMENIACÉES)

II. — DÉVELOPPEMENT DES SPORES ET MORPHOGENÈSE

par Louis CODOMIER

Centre Universitaire, 66000 Perpignan
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The study of the development of spores and the morphogenesis of the mediterranean *Kallymenia* fronds shows that the spore segments itself before producing creeping filaments which form a discoid protonema. From it, laminae arise; they may join together by anastomosis buds, and form the fronds with entangled laminae; they are multi-axial from the beginning. During the growth of these thalli, an essentially marginal and pseudo-dichotomous growth, the cells of the neighbouring filaments in the hypothallus can unite by fusion without any multiplication of their nuclei and the cells of the next filaments in the fronds can unite by direct secondary synapses. The star-shaped and multi-nucleated cells arise from a spherical and uninucleated cell connected with neighbouring cells by direct and secondary synapses.

The lamina grows in a fan-shape producing successive envelopes of star-shaped cells that constitute the basic plane; on both sides of it, forming the layer of cortical cells, short lateral and superposed ramifications arise.

The medulla of the adult frond is formed by cells stretched out on a level with the synapses (primary filaments and star-shaped cells), among which secondary filaments arise following a filling tissue.

Nous avons été un des premiers (CODOMIER, 1972 a, b) à aborder le problème de l'ontogenèse des Floridées foliacées à structure multiaxiale et à mettre en évidence la complication progressive de cette structure au cours de la croissance. Alors que NORRIS (1971) a étudié celle de *Weeksia fryeana* (Cryptonémiales Weeksiacées) sur de jeunes individus récoltés en mer, nous avons (CODOMIER, 1972 a) retracé l'origine et la mise en place des tissus du *Neurocaulon foliosum* (Menegh) Zan. (Gigartinale, furcellariacée) en culture à partir de la spore.

Quant aux *Kallymenia*, c'est à partir d'observations sur les coupes anatomiques transversales et longitudinales des frondes adultes que les auteurs ont basé la systématique et fourni des interprétations sur la structure. Ainsi ce fut le cas de FELDMANN (1944 a, b) pour les espèces de Méditerranée et d'Algérie, de NORRIS (1957 et 1964) pour les espèces du Pacifique et de l'Afrique du Sud et de WOMERSLEY et NORRIS (1971) pour les espèces d'Australie. Nous avons étudié (CODOMIER, 1968 et 1971) les *Kallymenia* méditerranéens de la même manière en y ajoutant, chose nouvelle, des études faites à partir des coupes parallèles à la surface de la fronde qui nous ont permis de mieux comprendre leur structure. Mais c'est surtout en suivant le développement des spores de ces *Kallymenia* méditerranéens jusqu'à la formation de la fronde que les interprétations faites en 1968 (thèse 3^e cycle) sur la morphologie et sur la structure des frondes ont été confirmées. C'est à partir de ces études que nous avons découvert l'origine des cellules étoilées. Ainsi nous avons montré (CODOMIER, 1972 c) que les cellules étoilées médullaires plurinucléées ont pour origine une cellule sphérique uninucléée qui s'est ensuite liée à des voisines par des synapses secondaires directes.

Nous allons de façon plus complète étudier successivement le développement des spores et la morphogenèse des *Kallymenia* sur deux espèces méditerranéennes (*K. requienii* J. Ag. et *K. feldmannii* Feldm.). A ces études viennent s'ajouter les résultats déjà publiés sur le développement des spores du *K. microphylla* J. Ag. (CODOMIER, 1973). Nous venons récemment d'obtenir de jeunes frondes en cultivant les spores de *K. patens* J. Ag. et de *K. reniformis* type du genre ; les résultats obtenus sont très voisins de ceux que nous allons exposer pour *K. requienii* et *K. feldmannii*.

DÉVELOPPEMENT DES SPORES

CHEMIN (1937) a étudié le développement des spores (tétraspo-res) du *K. reniformis*. Il a montré brièvement comment se divise la

spore jusqu'à la formation d'un thalle discoïde mais il n'a pas continué son expérience. Par contre nos observations sur les quatre espèces *K. reniformis*, *K. requienii*, *K. feldmannii* et *K. patens* se sont poursuivies jusqu'à la formation de la fronde.

Qu'il s'agisse de tétraspores ou de carpospores, le développement est identique. C'est également le cas pour les spores du genre voisin *Callophyllis* (BERT, 1964, 1967). La spore (SPO.) toujours sphérique au début (fig. 1 A) mesure environ 15 à 18 μ de diamètre et il n'y a pas de différence notable entre les espèces. Il n'est pas possible de distinguer le nombre de plastes latéraux (RP.) (fig. 1 B). Ces derniers sont rubanés. Très rapidement après la fixation des spores (24 ou 48 heures) sur la lame de verre, celles-ci se divisent en deux ou plusieurs cellules avant de donner naissance à un thalle discoïde. Ces cellules sont très pigmentées et se distinguent des autres cellules du protonema discoïde qu'elles engendrent. Ces premières cellules se forment sans augmentation sensible du volume de la spore. Nous dirons alors que la spore s'est segmentée, que ces premiers cloisonnements sont des segmentations et que les cellules pigmentées résultant de la segmentation de la spore sont des cellules primordiales (C. PR.). La première segmentation est toujours perpendiculaire à la lame de verre (fig. 1 C). Les deux autres aboutissant à la formation de quatre segments (fig. 1 D et 1 E) sont aussi perpendiculaires et parallèles à la lame de verre. L'exemple d'une division tétraédrique (fig. 2 A) est assez rare. Après ces trois premières segmentations, lorsqu'elles existent, la spore se segmente par des divisions perpendiculaires aux précédentes (fig. 1 J).

C'est à partir de ces cellules primordiales (C. PR.) que se forme un thalle discoïde. Chacune de ces cellules pigmentées peut donner naissance à un filament rampant (F. RA.). Ce « bourgeonnement » peut se faire après la première (fig. 1 P) ou après la deuxième segmentation (fig. 1 F) de la spore. Le *K. requienii* « bourgeonne » généralement après la première ou après la deuxième segmentation (fig. 2 A et 2 E). Cela est aussi le cas du *K. microphylla* (CODOMIER, 1973). Cela peut être quelquefois le cas du *K. feldmannii* (fig. 1 P et 1 R). Pour cette dernière espèce cependant, la spore donne le plus souvent naissance à un thalle discoïde après s'être divisée d'abord en quatre segments parallèles (fig. 1 E) qui sont ensuite recoupés transversalement donnant une dizaine de cellules pigmentées (fig. 1 J). Ce dernier exemple se rencontre également très souvent chez le *K. reniformis*. Ceci s'explique : en effet, ces deux dernières espèces sont assez voisines par la reproduction sexuée ; elles ont en effet toutes les deux un gonophore pluricarpogonial et se distinguent du *K. requienii* qui a un gonophore unicarpogonial.

En résumé, la spore se segmente en deux ou plusieurs cellules primordiales (C. PR.) qui par leur pigmentation plus intense se

distinguent des autres cellules qui se formeront à partir d'elles. Parfois, mais ceci est plus rare, la spore se segmente en trois cellules disposées en tétraèdre. Les trois types d'INOH (1947), type *diprotocellularis*, *tétraprotocellularis* et *discalis immediatus* se retrouvent ici sans qu'il soit possible de les attribuer à telle ou telle espèce.

L'HYPOTHALLE

Ces cellules primordiales (C. PR.) « germent » et leur germination aboutira d'abord et dans tous les cas à la formation d'un disque plat monostrate. Chacune des cellules primordiales peut donner naissance à une initiale (I.F.RA.) du filament rampant, filament (F. RA.) qui peut soit se ramifier aussitôt (fig. 2 E), soit produire un filament simple plus ou moins long, ramifié ensuite à son extrémité en thalle discoïde (fig. 2 D). Dans tous les cas, une cellule primordiale se ramifie plus que les autres et c'est elle qui est à l'origine du disque monostrate. La croissance de ces filaments rampants se fait d'abord par une initiale (I.F.RA.) qui se divise de façon pseudodichotome en deux cellules nouvelles qui vont servir d'initiales pour de nouvelles dichotomies et ainsi de suite. Le nombre des initiales augmente donc à chaque nouvelle dichotomie et la croissance devient alors marginale, les initiales étant appelées initiales marginales (I.M.). Ces pseudodichotomies n'ont pas toujours lieu et parfois une initiale marginale n'engendre qu'une cellule au lieu de deux. Quoi qu'il en soit, les divisions simples ou les divisions pseudodichotomes de ces initiales marginales conduisent toujours à la formation d'un thalle discoïde développé en éventail. Ces disques ressemblent à ceux déjà décrits pour *Neurocaulon foliosum* (Menegh) Zan. (CODOMIER, 1972 a).

— Pour *K. requienii* J. Ag. ce disque se développe souvent à l'extrémité d'un filament rampant (F. RA.) plus ou moins long (fig. 2 D).

— Pour *K. feldmannii* Codomier, la spore de cette espèce ne donne que très rarement de longs filaments rampants. C'est plutôt autour ou très près de nombreuses cellules primordiales que se réalise l'hypothalle discoïde (H.D.). La figure 1 S montre que plusieurs spores participent à la formation d'hypothalles juxtaposés. Le développement de la spore de *K. reniformis* est plus proche de celui de *K. feldmannii*.

Dès que la croissance devient marginale, les initiales (I.M.) (fig. 2 E) se lobent. Ces lobes se cloisonnent ensuite après division du noyau en donnant deux cellules marginales. Ces divisions cellu-

laïres ne sont pas simultanées mais successives. Ce sont des pseudodichotomies. La première division est oblique et isole un segment basal (S.B.), la deuxième est transversale ou légèrement oblique. Dans certains cas, une seule division se produit, elle est transversale et aboutit à la formation d'un filament simple unisérié (F.S.). On constate aussi que certaines branches des pseudodichotomies se développent plus que d'autres. Des dichotomies pourtant amorcées (D.A.) (fig. 2 E) ne se produisent pas toujours ; souvent la proéminence cytoplasmique (le deuxième lobe) poursuit son développement et fusionne avec les cellules de la file voisine. Un pont cytoplasmique est établi entre les deux cellules comme dans la reproduction des Zygnémales, mais sans fusion ni modification du nombre des noyaux (fig. 3 A). De telles fusions (FU.) peuvent avoir lieu entre deux ou plusieurs cellules appartenant à des files différentes. Ces fusions n'existent ici que dans l'hypothalle et sont irréversibles. De la rapidité de la croissance des cellules marginales et de la concurrence qu'elles exercent entre elles résultent des formations soit de files de cellules non ramifiées (F.S.) soit de fusions cellulaires plus ou moins développées.

Lorsque les initiales marginales de deux hypothalles discoïdes (H.D.) se rencontrent, elles fusionnent. Ces fusions (FU.) n'ont lieu par contre à aucun moment pour le *Neurocaulon foliosum* (Menechini) Zan.

MORPHOGENÈSE DE LA FRONDE

A partir d'un thalle discoïde unistratifié se forment les frondes dressées (FR.). L'étude des jeunes frondes nous permet de suivre la mise en place des tissus et de connaître l'origine des cellules étoilées médullaires (C.E.M.). Le développement des frondes est le même dans les trois espèces. Ce n'est pas à partir des cellules primordiales (C. PR.) de la spore que se forment les frondes mais à partir de n'importe lesquelles des cellules du disque. En divers points du disque les cellules basales (C. BA.) gonflent et des cellules à plastes très pigmentées s'en isolent par des cloisonnements parallèles à la surface de l'hypothalle (fig. 4 A). Ce sont les initiales des frondes dressées (I.F. DR.). Les cellules basales qui ont fusionné (FU.) sont aussi capables d'engendrer les cellules périthaliennes de la base des frondes. Dans tous les cas plusieurs cellules basales du disque (fig. 3 B) participent à la formation d'un massif cellulaire érigé en dôme. Les initiales de la fronde dressée (I.F. DR.) se divisent soit par des cloisonnements transverses, soit par des cloisonne-

ments obliques plus ou moins dichotomes (fig. 4 B). Nous constatons que c'est encore le même type de divisions que nous avons rencontré lors de la formation de l'hypothalle à partir des initiales marginales : des pseudodichotomies pour la plupart. Ces initiales basales périthaliennes (I.F. DR.) engendrant des filaments dressés (F. DR.), constituent les initiales d'axes dressés (α . D.) (fig. 6 A et 6 B). La coupe longitudinale apicale (fig. 6 C) montre qu'entre les cellules des axes voisins ou de leurs ramifications il ne se forme pas de fusions cellulaires mais qu'il s'établit des synapses secondaires directes (L.C.) au sens de J. CABIOCH (1970). Les cellules d'un même axe peuvent se lier (fig. 6 B) par ces synapses secondaires (L.C.) et les ramifications marginales (R.M.L.) s'uniront elles aussi (L.C.) aux cellules de l'axe.

La jeune fronde d'abord en forme de dôme (fig. 6 C) se développe ensuite en forme de cône à pointe dirigée vers le haut (fig. 5 A), puis son extrémité s'étale en lame foliacée (fig. 5 C). La base du cône se renfle grâce à la formation de rhizoïdes de fixation (R.H.) (fig. 5 B) en un disque de fixation.

Lorsque la lame foliacée a atteint 1 mm (fig. 6 D) les axes dressés (α . D.) ne sont déjà plus alors distincts car des synapses secondaires directes (L.C.) ont continué à s'établir entre les axes et leurs ramifications (R. α). La croissance se fait par des initiales marginales (I.M.) qui se ramifient davantage dans le plan d'étalement de la lame foliacée. Les initiales marginales apicales (I.M.A.) se divisent plus rapidement que les initiales marginales latérales (I.M.L.).

Lorsque la lame foliacée atteint 3 mm, la croissance des initiales est moins rapide et la fronde se montre formée d'un plan de base composé d'un ensemble de cellules qui sont tissées en enveloppes cellulaires (E.C.) plus ou moins concentriques (fig. 9 A). C'est d'ailleurs à ce moment là que s'individualisent les jeunes cellules étoilées dont les plus internes deviendront les cellules étoilées médullaires (C.E.M.).

Les cellules étoilées médullaires ont pour origine des cellules sphériques que les initiales marginales apicales engendrent en se ramifiant ; ces cellules sphériques (fig. 7 A) sont liées au minimum par deux synapses primaires : un basal et un sommital et au maximum par trois synapses primaires : un basal et deux sommitaux ; comme pour l'hypothalle, ces initiales peuvent ou non se ramifier ; les ramifications quand elles ont lieu se font aussi par division plus ou moins dichotome des initiales ; par la suite (fig. 8 A) ces cellules sphériques se lient avec leurs voisins par des synapses secondaires directes (L.C.). Au cours de la croissance, des cellules augmentent de volume, deviennent ovoïdes (fig. 8 A) puis étoilées (fig. 7 B) par étirement du corps cellulaire (C.C.) au niveau

des synapses primaires et secondaires ; notons que la cellule sphérique est d'abord uninucléée et devient multinucléée dans les cellules étoilées ; cette multiplication de noyaux en fonction de l'accroissement en volume du cytoplasme est semble-t-il destinée à maintenir constant le rapport nucléoplasmatique. Ainsi est mise en place l'assise médiane de la fronde à prédominance de cellules étoilées (fig. 8 B).

Mais cet accroissement en largeur de la partie foliacée s'accompagne d'un accroissement en épaisseur (fig. 8 C), beaucoup plus faible cependant. Les cellules des axes (α . D.) et (R. α .) « bourgeonnent » ici latéralement en des filaments ramifiés semblables à ceux qui les portent. Ce sont des ramifications pseudodichotomes à développement moins rapide qui s'appliquent ici étroitement sur celles qui leur ont donné naissance. Les ramifications (A.P₁) donneront la première assise corticale appliquée sur les ramifications (R. α .) des filaments axiaux (fig. 8 C). Ces ramifications corticales (A.P.) sont toujours dirigées vers le haut de la fronde, et sont d'autant plus développées que leur origine à partir des cellules de l'axe est éloignée des cellules marginales. Elles utilisent la place libre qu'elles rencontrent au cours de leur croissance, établissant entre elles une sorte de compétition. Les ramifications corticales suivent le même mode de distribution en éventail que les ramifications axiales. Les ramifications (A.P₁) portent ensuite des ramifications (A.P₂) parallèles aux précédentes et sont constituées de la même façon. Les ramifications successives (A.P₁, A.P₂, A.P₃, ...) superposées correspondent aux différentes assises corticales de la fronde.

Lorsqu'enfin la lame atteint 1 cm et plus (fig. 10 B), les cellules étoilées centrales les plus éloignées de l'apex s'étirent au niveau des liaisons intercellulaires (synapses primaires et secondaires) et alors (fig. 10 C) se montrent formées d'un corps cellulaire (C.C.) avec des bras plus ou moins longs (B.L.) (CODOMIER, 1968). Outre ces cellules étoilées médullaires, la médulla est formée de filaments médullaires primaires qui se sont formés par étirement des cellules qui ne s'étaient liées à leurs voisines que par des synapses primaires. Mais d'autres filaments médullaires seront issus secondairement des cellules corticales par bourgeonnement vers l'intérieur du thalle. Ces filaments secondaires se lient aux cellules des cortex opposés par des synapses secondaires directes et traversent ainsi la médulla, ils se ramifient et s'anastomosent avec ces filaments primaires occupant au fur et à mesure de la croissance de la fronde l'espace laissé libre par l'étirement des bras des cellules étoilées (C.E.M.).

Plusieurs jeunes frondes (FR.) (fig. 10 A et 10 B) de *K. feldmannii* et de *K. requienii* sont issues du même disque basal (D.B.). Ces frondes voisines en croissant entrecroisent leurs lames qui se lient entre elles par des pointes d'anastomoses. Plusieurs frondes

issues de disques différents s'associent de la même manière. Les cellules corticales externes de ces lames voisines « bourgeonnent » et donnent des excroissances d'un millimètre de diamètre sur un millimètre d'épaisseur. Des synapses secondaires (L.C.) s'établissent alors entre les cellules externes des deux cortex. Ces frondes enchevêtrées en forme d'ulve existent réellement dans la mer ce qui entraînait des confusions lorsque ce caractère morphologique intervenait autrefois dans la diagnose des espèces de *Kallymenia*.

RÉSUMÉ

L'étude du développement des spores et de la morphogenèse des frondes des *Kallymenia* méditerranéens montre que la spore se segmente avant de produire des filaments rampants formant un protonema discoïde. A partir de ce dernier se dressent çà et là des lames foliacées qui pourront s'unir entre elles par des boutons d'anastomoses et constituent les frondes à lames enchevêtrées, elles sont multi-axiales dès leur point de départ à partir du disque. Au cours de la croissance de ces thalles essentiellement marginales et pseudodichotomes, les cellules des filaments voisins dans l'hypothalle peuvent fusionner sans multiplication de leurs noyaux et les cellules des filaments voisins dans les frondes peuvent s'unir par des synapses secondaires directes. Les cellules étoilées multinucléées ont pour origine une cellule sphérique uninucléée qui s'est liée à ses voisines par des synapses secondaires directes.

La lame croît en éventail en formant des enveloppes successives de cellules étoilées constituant le plan de base. De part et d'autre de ce dernier, se forment de courtes ramifications corticales superposées donnant les assises de cellules corticales. La médulla de la fronde adulte est formée de cellules étirées au niveau des synapses (filaments primaires et cellules étoilées) entre lesquelles des filaments secondaires se forment constituant un tissu de remplissage.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung der Entwicklung der Sporen und Blätter von *Kallymenia* aus dem Mittelmeer ergibt, dass die Spore sich segmentiert, bevor aus Kriechfilamenten ein scheibenförmiges Protonema gebildet wird. Von diesem heben sich stellenweise

Lamellen ab, die sich untereinander durch Anastomoseknospen verbinden können und die aus verwickelten Lamellen zusammengesetzten Blätter bilden ; sie sind von Anfang an mehrachsrig. Im Laufe des Thallenwachstums, das hauptsächlich randlich und pseudodichotom ist, können die benachbarten Filamentzellen des Hypothallus ohne Kernvermehrung miteinander verwachsen, und die Zellen der Nachbarfilamente in den Blättern können sich durch direkte sekundäre Synapsen vereinigen. Die mehrkernigen Sternzellen gehen aus einer kugeligen, einkernigen Zelle hervor, die mit ihren Nachbarzellen durch direkte sekundäre Synapsen verbunden ist.

Das Blatt wächst fächerförmig, indem es als Basis aus Sternzellen bestehende Hüllen nacheinander bildet. Auf jeder Seite bilden sich kurze kortikale Verzweigungen, die sich überlagern und die Schicht der Cortezellen ergeben. Das Mark des adulten Blattes besteht aus Zellen, die auf der Höhe der Synapsen in die Länge gezogen sind (Primärfilamente und Sternzellen) und zwischen denen sich Sekundärfilamente bilden und das Füllgewebe aufbauen.

BIBLIOGRAPHIE

- BERT, J.J., 1964. Développement des spores chez une algue rouge *Callophyllis lacinata* (Hudson) Kuetzing. *Bull. Soc. linn. Normandie*, **10** (5) : 115-119.
- BERT, J.J., 1967. Etude des *Callophyllis* (Rhodophycées, Cryptonémiales) des côtes de France. *Rev. Gen. Bot.*, **74** : 5-29.
- CABIOCH, J., 1970. Sur l'importance des phénomènes cytologiques pour la systématique et la phylogénie des Corallinacées (Rhodophyceae Cryptonémiales). *C. r. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **271 D** : 296-299.
- CHEMIN, E., 1937. Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Revue gén. Bot.*, **49** : 205-575.
- CODOMIER, L., 1968. Recherches sur les *Kallymenia* (Cryptonémiales) et sur quelques autres rhodophycées foliacées de la Méditerranée. *Thèse Doc. 3^e cycle, Biologie végétale, Paris*, 288 p.
- CODOMIER, L., 1971. Recherches sur les *Kallymenia* (Cryptonémiales Kallymeniées). I. Les espèces méditerranéennes de *Kallymenia*. *Vie Milieu*, **22** (1 A) : 1-54.
- CODOMIER, L., 1972 a. Le cycle du *Neurocaulon reniformis* (P. et R.) Zan. Rhodophycées, Gigartinales. Colloque sur le cycle sexuel et l'alternance des générations chez les Algues. *Mém. Soc. bot. Fr., suppl.* : 293-310.

- CODOMIER, L., 1972 b. Recherches sur la reproduction, le cycle de vie et l'ontogenèse des Cryptonémiales et des Gigartinales méditerranéennes à thalle foliacé. *Thèse Doc. Fac. Sci., Univ. Paris*, 2 vol., 179 p.
- CODOMIER, L., 1972 c. Sur le développement des spores et sur l'origine des cellules étoilées médullaires des *Kallymenia* (Rhodophycées, Cryptonémiales). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, D.* **274** : 369-372.
- CODOMIER, L., 1973. Sur le développement des spores et la formation du thalle rampant de *Kallymenia microphylla* J. Ag. (Rhodophycées, Cryptonémiales). *Giorn. Bot. Ital.*, **107** : 269-280.
- FELDMANN, J., 1942 a. Les *Kallymenia* (Rhodophycées, Cryptonémiales) des côtes d'Algérie. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **33** : 7-14.
- FELDMANN, J., 1942 b. Les algues marines de la côte des Albères. IV. - Rhodophycées. *Revue algol.*, **11** : 199-306, 283-372.
- INOH, S., 1947. Kaiso no hassei (Germination of marine algae spores), en Japonais. Tokyo, 255 p.
- NORRIS, R.E., 1957. Morphological studies on the Kallymeniaceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **28** : 251-333.
- NORRIS, R.E., 1964. The morphology and taxonomy of south African Kallymeniaceae. *Botanica mar.*, **7** : 90-129.
- NORRIS, R.E., 1971. Development of the folios thallus of *Weeksia triana* (Rhodophyceae). *Phycologia*, **10** (2-3) : 205-213.
- WOMERSLEY, H.B.S. & R.E. NORRIS, 1971. The morphology and taxonomy of Australian Kallymeniaceae (*Rhodophyta*). *Aust. J. Bot.*, suppl. **2** : 1-62.

Reçu le 19 septembre 1974.

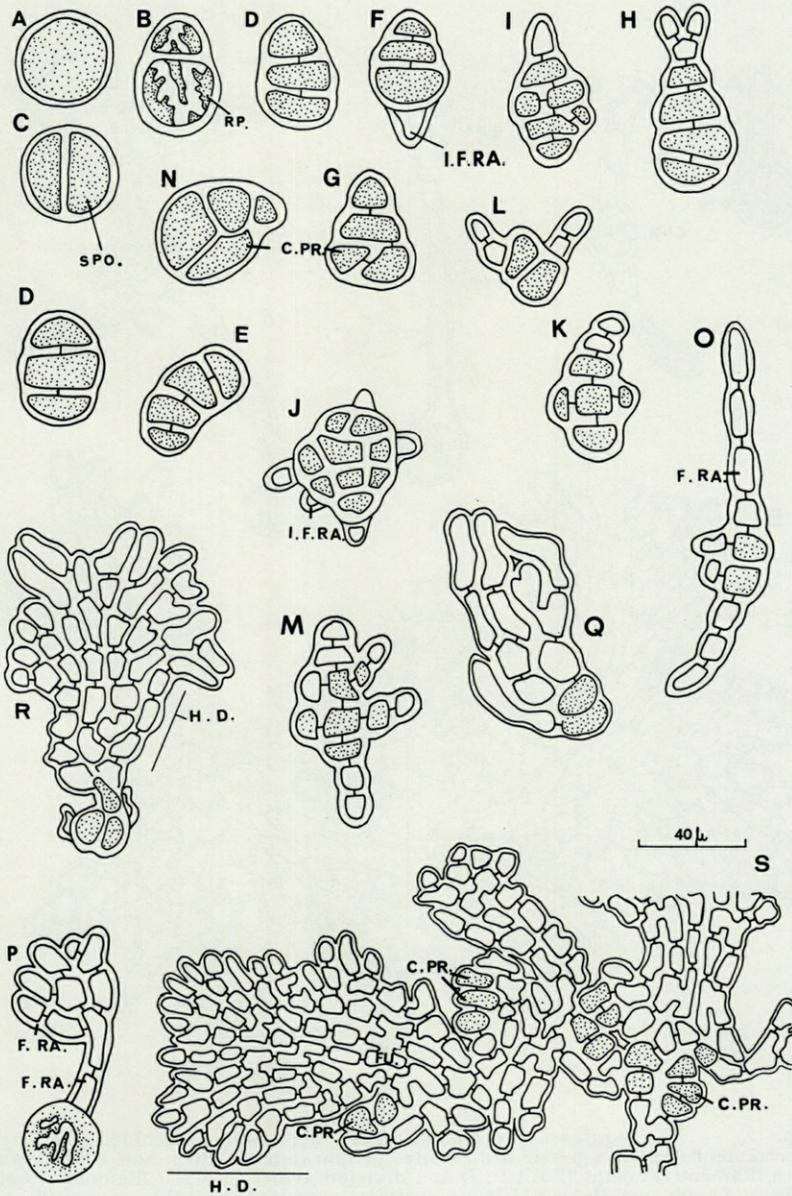


FIG. 1. — *K. feldmannii*. Segmentation de la spore (SPO.) et formation d'un hypothalle discoïde (H.D.) à partir de cellules primordiales (C.PR.) ou d'un filament rampant (F. RA.); FU. : fusion cellulaire; I.F.R.A. : initiale du filament rampant; RP. : rhodoplaste; R.RA. : ramification rampante.

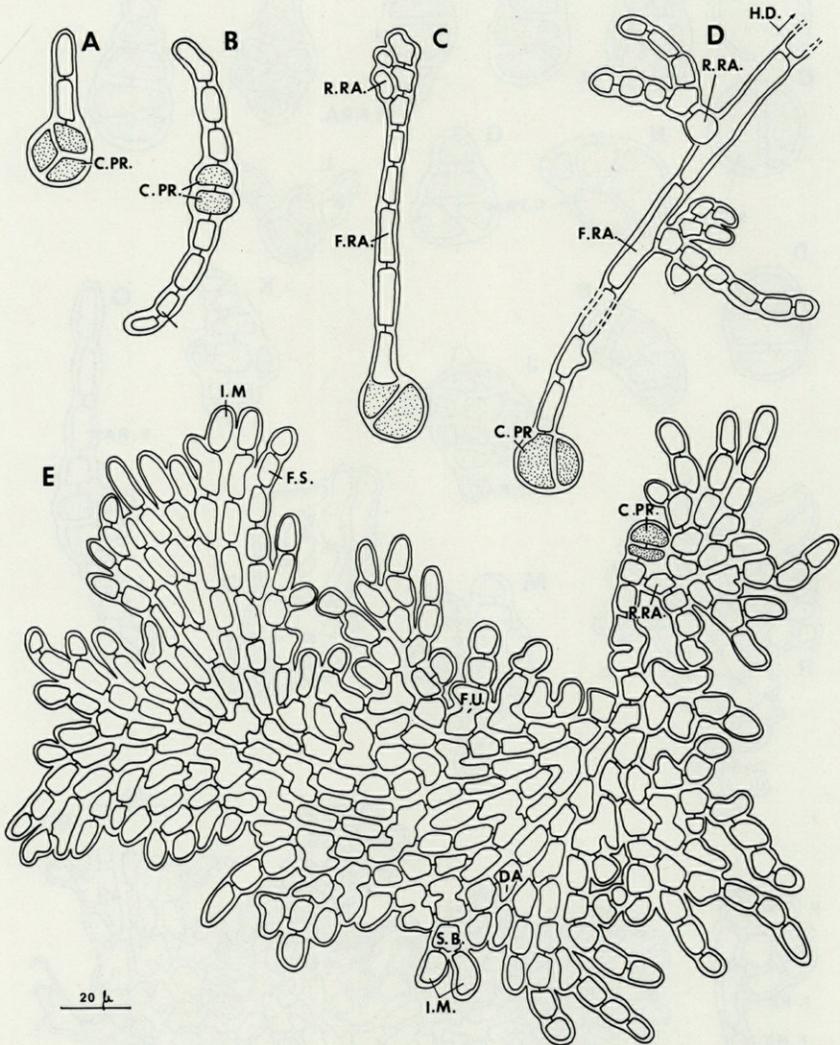


FIG. 2. — *K. requienii*. Formation d'un hypothalle discoïde (H.D.) soit directement (fig. E) à partir des cellules primordiales (C.PR.), soit à l'extrémité d'un filament rampant (F.R.A.) ; D.A. : division avortée ; F.S. : filament simple ; F.U. : fusion cellulaire ; I.M. : initiale marginale ; R.R.A. : ramification rampante ; S.B. : segment basal.

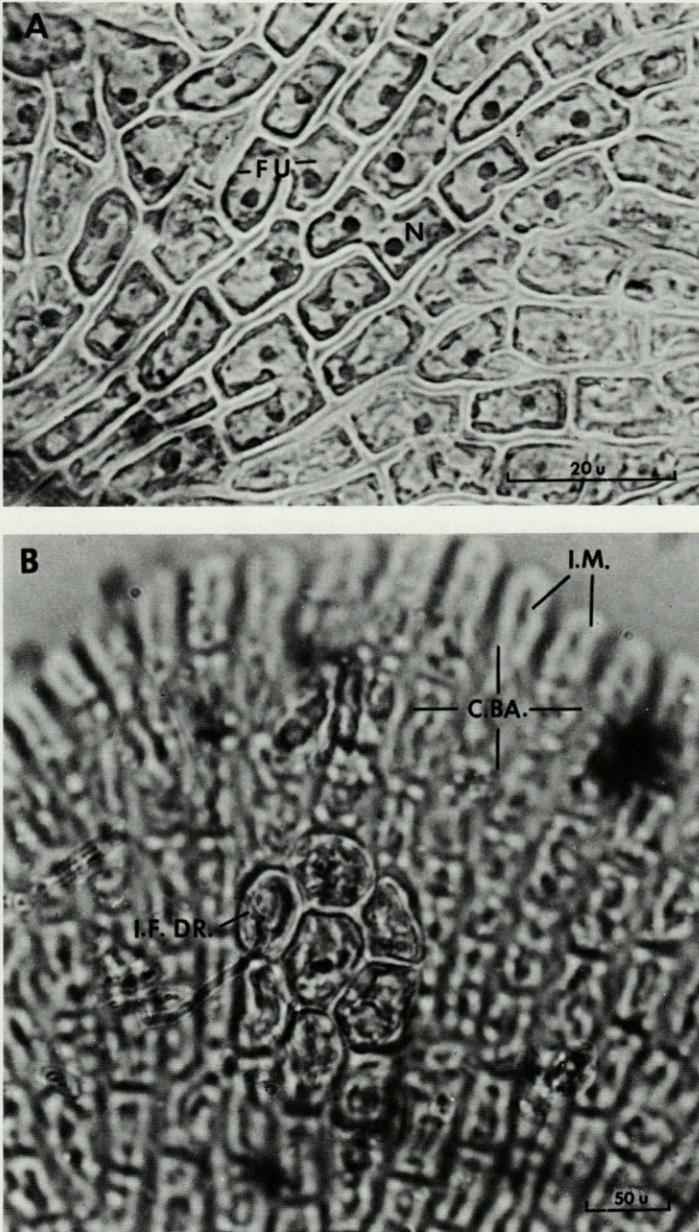


FIG. 3. — A : *K. feldmannii*. Hypothalle discoïde (H.D.) avec fusions cellulaires sans fusions ni divisions de noyaux (N) ; B : *K. requienii*. Hypothalle discoïde montrant les initiales de filaments dressés (I.F.D.R.) se formant à partir de cellules basales (C.B.A.) ; I.M. : initiales marginales.

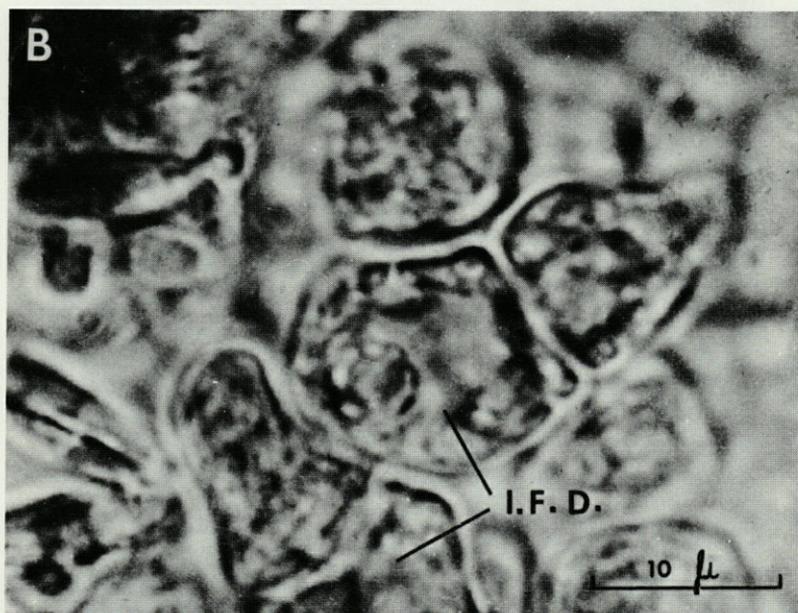
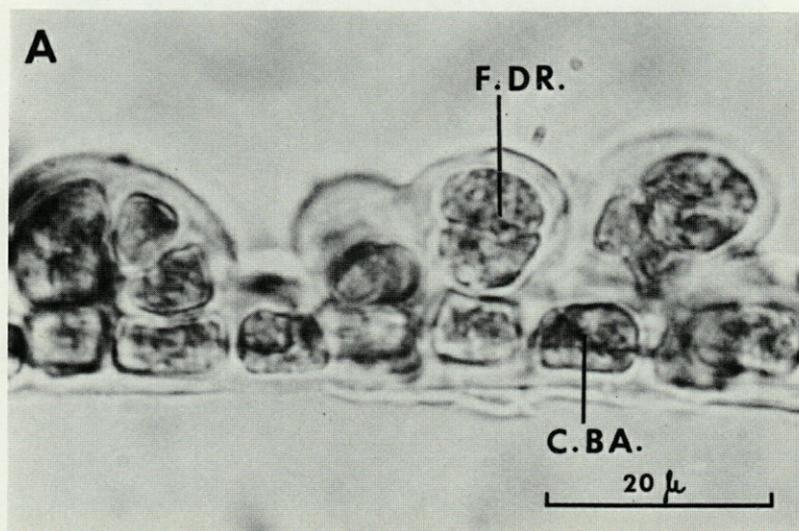


FIG. 4. — A : *K. feldmannii*. Coupe transversale d'un disque montrant les axes dressés (F.D.R.) de la fronde se formant à partir des cellules basales (C.B.A.) ; B : *K. requienii*. Vue superficielle des ramifications pseudodichotomes des initiales des filaments dressés (I.F.D.R.) de la fronde.

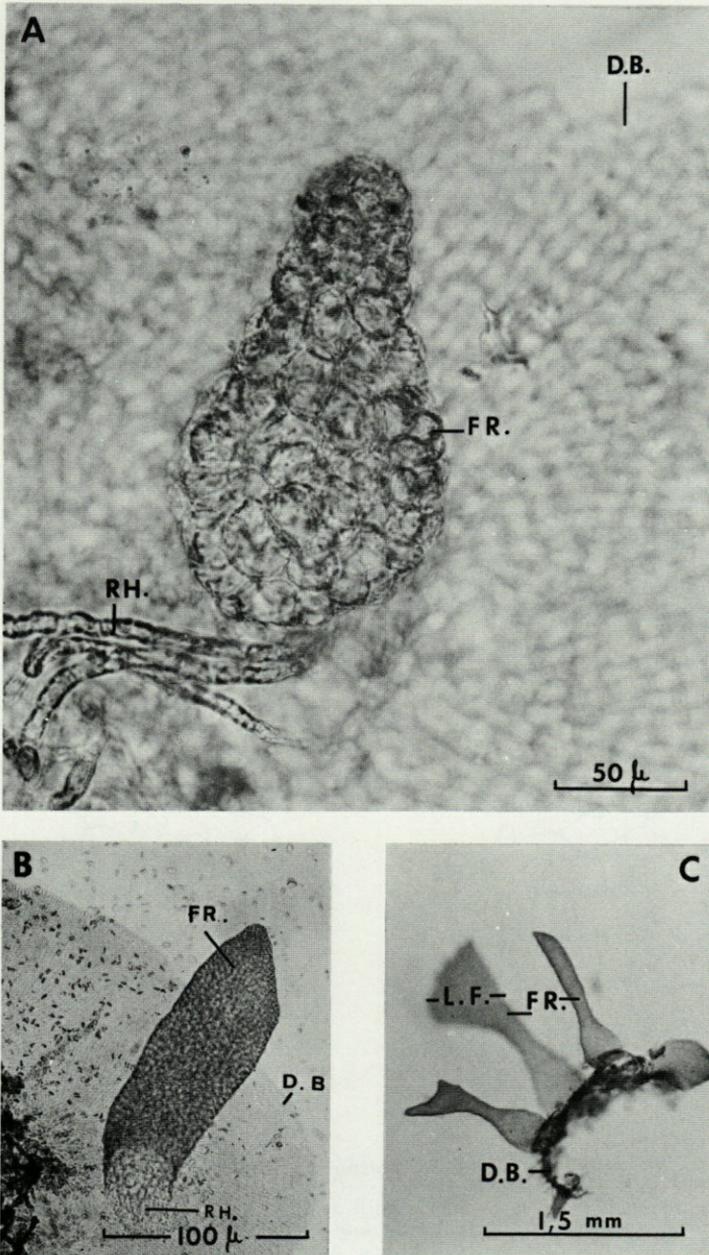


FIG. 5. — A et B : *K. requienii*. Culture : jeunes frondes (FR.) se formant à partir d'un disque basal (D.B.) avec formation de rhyzoides de fixation (RH) ; C : *K. feldmannii*. Jeune fronde (FR.) s'étalant en lame foliacée (L.F.).

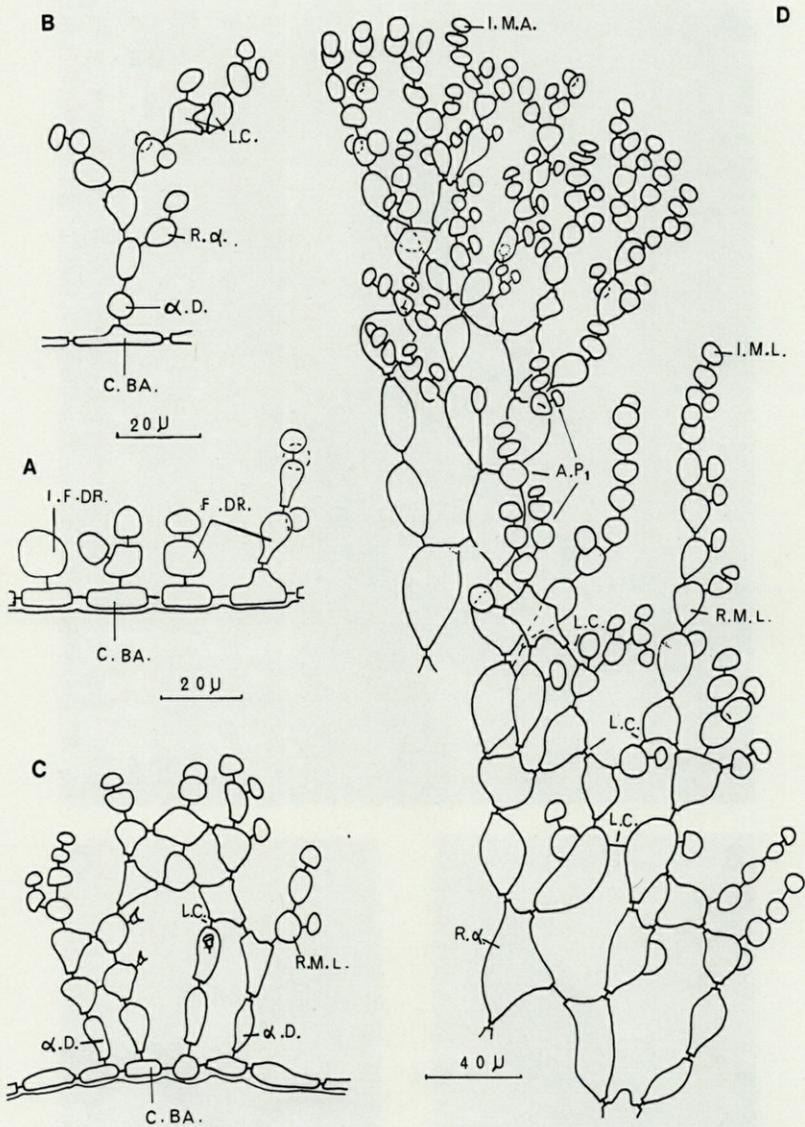


FIG. 6. — *K. feldmannii*. A : formation des initiales des filaments dressés (I.F.DR.) à partir des cellules basales (C.BA.) de l'hypothalle; B : formation d'un axe dressé (α .D.) et de ses ramifications (R. α .); C : coupe longitudinale apicale à travers une très jeune fronde en dôme montrant l'association de plusieurs filaments dressés (F.DR.) en axes dressés (α .D.); D : partie d'une jeune fronde en lame foliacée dont les ramifications (R. $\alpha) croissent par des initiales marginales apicales (I.M.A.), des initiales marginales latérales (I.M.L.); A.P.₁ : axe primaire; L.C. : synapse secondaire directe; R.M.L. : ramification marginale latérale.$

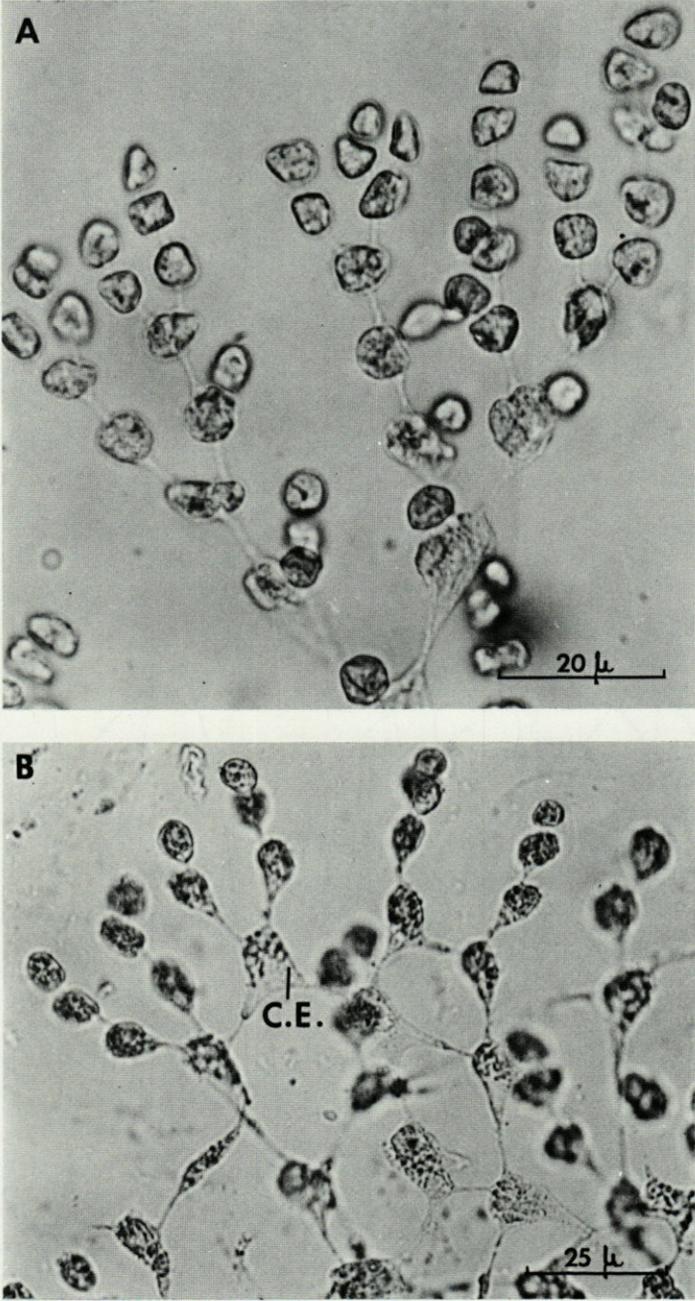


FIG. 7. — *K. felmannii*. A : ramification apicale d'une très jeune fronde ne montrant pas encore de cellules étoilées ; B : ramification apicale d'une fronde plus âgée montrant de jeunes cellules étoilées (C.E.).

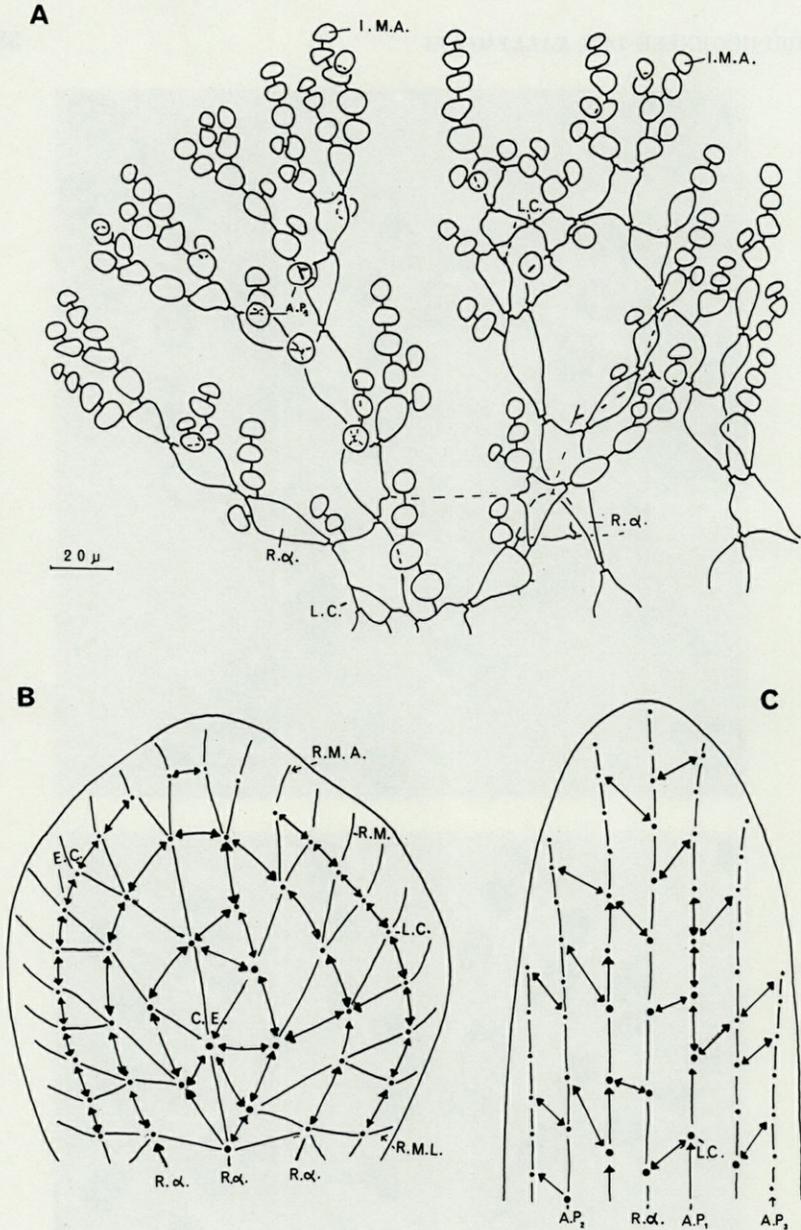


FIG. 8. — A : *K. feldmannii*. Vue d'une ramification apicale d'une très jeune fronde obtenue par écrasement et montrant la formation des synapses secondaires directes (L.C.) entre cellules voisines ; B et C : schémas interprétatifs respectivement d'une section parallèle à la surface et d'une section transversale de la jeune fronde foliacée, les points étant les cellules, les traits simples les liaisons par synapses primaires, les traits à double flèche les liaisons par synapses secondaires directes ; A.P.₁ et A.P.₂ : ramifications primaires, secondaires ; C.E. : jeune cellule étoilée ; E.C. : enveloppes cellulaires ; I.M.A. : initiale marginale apicale ; R.α. : ramification de l'axe ; R.M. : ramification marginale ; R.M.L. : ramification marginale latérale.

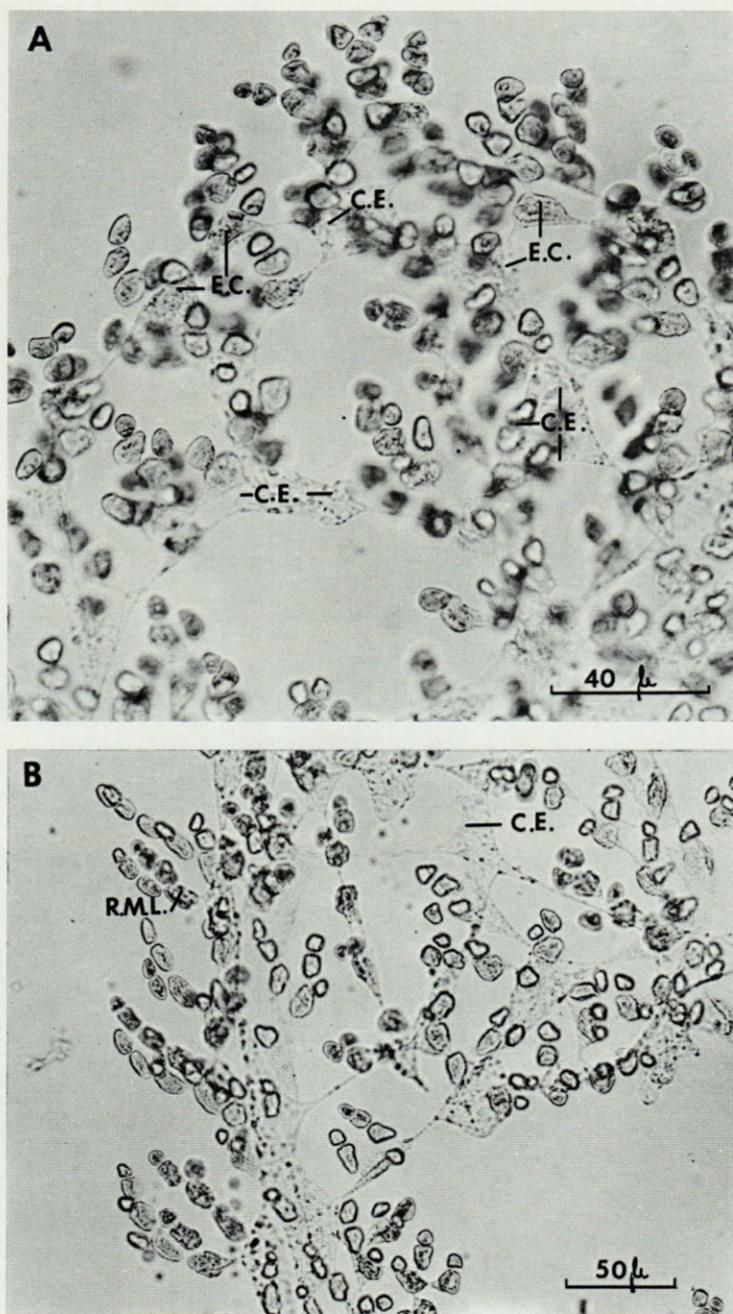


FIG. 9. — *K. feldmannii*. A : ramifications marginales apicales de la jeune fronde montrant les jeunes cellules étoilées (C.E.), disposées en enveloppes cellulaires (E.C.) ; B : ramifications marginales latérales (R.M.L.) d'un bord de jeune fronde.

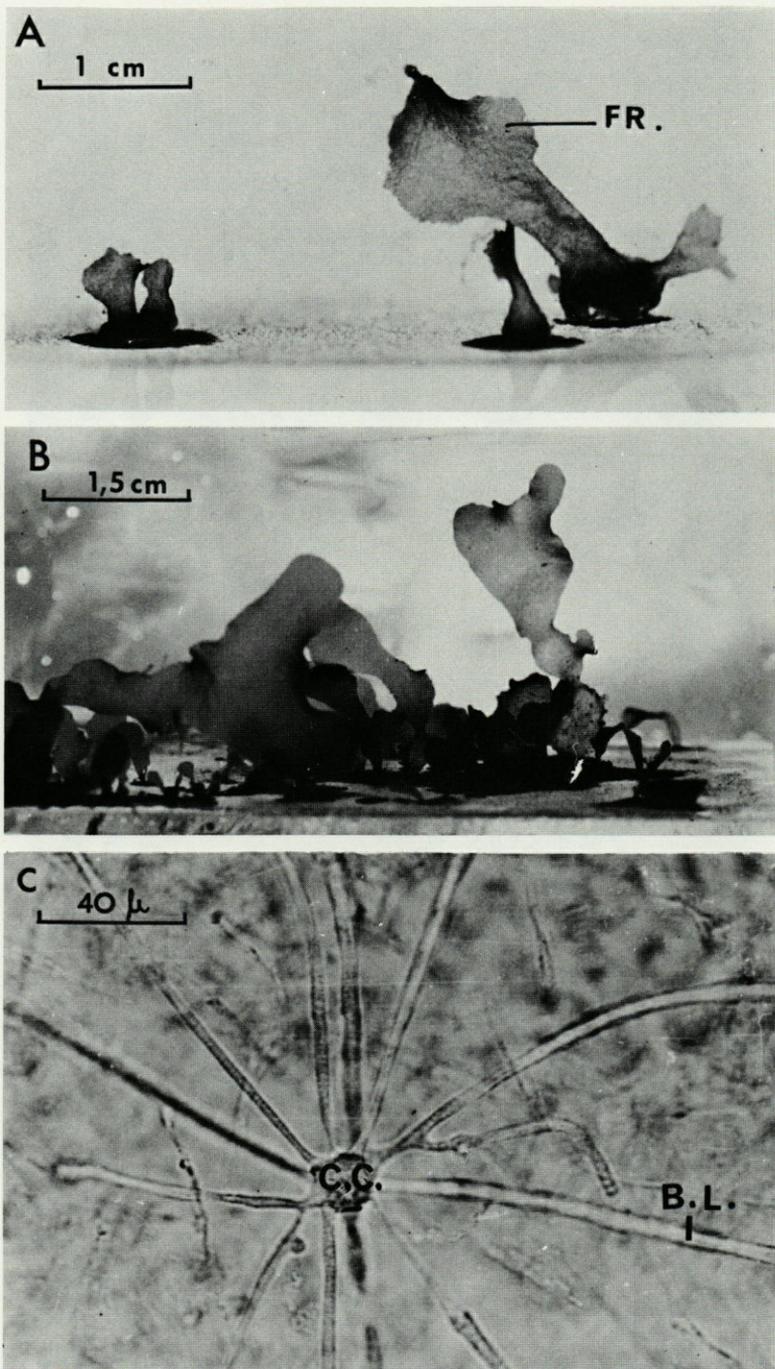


FIG. 10. — Frondes obtenues en culture. A : *K. feldmannii* ; B : *K. requienii* à frondes enchevêtrées ; C : cellule étoilée médullaire (C.E.M.) d'une fronde âgée avec un corps cellulaire (C.C.) et des bras longs (B.L.).

APPAREIL GÉNITAL FEMELLE DES ATLANTIDAE (MOLLUSCA HETEROPODA)

I. — ÉTUDE ANATOMIQUE

par C. THIRIOT-QUIEVREUX * et M. MARTOJA **

Centre Océanologique de Bretagne,
B. P. 337, 29200 Brest, France

ABSTRACT

The anatomy of the female reproductive system of eight species of the family Atlantidae (*Oxygyrus keraudreni* (Lesueur), *Protatlanta souleyeti* (Smith), *Atlanta peroni* Lesueur, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *Atlanta inclinata* Souleyet, *Atlanta inflata* Souleyet, *Atlanta helicinoides* Souleyet, *Atlanta fusca* Souleyet) has been studied using reconstructions from serial sections.

The reproductive system includes ovary, non-glandular oviduct, receptaculum seminis, albumen gland and capsule gland. A bursa copulatrix is not present.

From the position of the ovary within the body and the arrangement of the connectives between the oviduct, the receptaculum seminis and the albumen gland, two types of organization can be defined. In Type I, found in *A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inflata*, *P. souleyeti* and *O. keraudreni*, the ovary runs along the dorsal side of the visceral mass, while the oviduct opens into the albumen gland but is independent of the receptaculum seminis. In type II, found in *A. peroni*, *A. inclinata* and *A. lesueuri*, the ovary runs along the columellar muscle, while the oviduct joins the duct of the receptaculum seminis, but not the albumen gland.

* Contribution n° 289 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

** Adresse actuelle : Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer.

** Institut Océanographique, 195, rue Saint-Jacques, 75005 Paris, France.

The position of the receptaculum seminis is very variable in the different species. It can be without any connection with the other parts of the genital system (Type I) or it can be included in the capsule gland (*A. lesueuri*).

The albumen gland and the capsule gland are contiguous and are situated in the roof of the pallial cavity. The albumen gland opens by either an independent pore or with the oviduct in a common pore. In the primitive species (*A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inclinata*, *A. inflata*) the capsule gland opens by a long median groove. In the more advanced species (*A. peroni*, *P. souleyeti*, *O. keraudreni*) the median groove is very short. In *A. lesueuri* the glandular genital ducts are completely combined in single large tube with the formation of a vagina.

Fertilization involves the transfer of a spermatophore; this appears to be exceptional among prosobranchs and may explain the well-known complexity of the copulatory organs of the Heteropoda. It is likely that the opening of the spermatophore is dependent on secretions from a glandular area lining the roof of the pallial cavity.

INTRODUCTION

L'analyse des documents bibliographiques (voir THIRIOT-QUIÉVREUX, 1973) montre que les Hétéropodes (= Atlantacea) ont autrefois suscité un vif intérêt mais que leur étude s'est trouvée très délaissée depuis quelques décades. Le fait est particulièrement net pour l'appareil génital femelle puisque les seules recherches récentes en ce domaine concernent l'histologie d'adultes de Pterotracheidae (GABE, 1951, 1966) et le développement larvaire d'Atlantidae (THIRIOT-QUIÉVREUX, 1969, 1971). Ainsi, l'appareil génital femelle des Atlantidae adultes n'a fait l'objet que de travaux d'anatomie très anciens. Or, la très petite taille des animaux exclut toute possibilité de dissection et ces descriptions anciennes ne reposent que sur l'observation par transparence. Une telle méthode d'examen entraîne évidemment des imprécisions allant jusqu'à l'erreur, si bien que même l'anatomie du système reste, en fait, inconnue.

Cette situation devait attirer notre attention sur l'intérêt d'une étude anatomique et histologique de l'appareil génital femelle des Atlantidae. Dans ce premier travail, nous nous proposons de décrire de façon comparative l'anatomie du système dans huit espèces appartenant aux deux lignées phylogéniques définies d'après les caractères de leur radula par RICHTER (1961). Ces huit espèces sont : *Atlanta fusca* Souleyet (ancêtre commun), *Atlanta helicinoides* Souleyet, *Atlanta inflata* Souleyet (= *A. quoyana*), *Protatlanta souleyeti* (Smith), *Oxygyrus keraudreni* Lesueur (lignée I), *Atlanta peroni* Lesueur, *Atlanta inclinata* Souleyet et *Atlanta lesueuri* Souleyet (lignée II), énumérées ici dans l'ordre indiqué par RICHTER.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux que nous avons étudiés proviennent de régions diverses. La plupart des spécimens d'*Atlanta inflata* et d'*Atlanta lesueuri* ont été récoltés en Méditerranée occidentale, dans la région de Banyuls-sur-Mer. Les spécimens de *Protatlanta souleyeti*, *Atlanta fusca* et *Atlanta peroni* ont été récoltés lors de la campagne A II-59 du navire océanographique ATLANTIS II (Woods-Hole Oceanographic Institution) en Méditerranée orientale, et les spécimens d'*Atlanta inclinata* et *Atlanta helicinoides* lors de la campagne KN 38 du navire océanographique KNORR en Atlantique Nord (1). Enfin, les spécimens d'*Oxygyrus keraudreni* sont dus à l'obligeance du Dr ROGER (O.R.S.T.O.M., Nouméa, campagne Diaphus 10).

Les animaux ont d'abord été triés puis isolés vivants du plancton. Tous ont été fixés immédiatement après leur capture, par le liquide de Halmi, à l'exception des *O. keraudreni*. Ces derniers, reçus dans une solution aqueuse de formol, ont été rincés rapidement à l'eau distillée puis refixés par le liquide de Halmi. Tous les individus ont été inclus isolément à la paraffine. Les coupes de 5 μ d'épaisseur ont été montées en séries complètes puis colorées soit par l'azan de Heidenhain, soit par la méthode à l'APS-bleu alcian, pH 3,2- hématoxyline de Groat.

Les coupes ont été pratiquées selon les orientations transversale, frontale et surtout sagittale, celle-ci s'étant révélée la plus propice. Pour chaque espèce une série sagittale a fait l'objet d'une reconstitution graphique : les coupes ont été dessinées à la chambre claire, à raison de 1 sur 2; l'ensemble des dessins ainsi obtenus a été traité selon la méthode de His (voir GABE, 1968, pour l'exposé de cette méthode).

RÉSULTATS

L'appareil génital femelle des Prosobranches varie dans des limites considérables suivant la position systématique mais on sait que, en dehors des formes très primitives, on peut y distinguer fondamentalement une portion viscérale et une portion palléale. La première comprend l'ovaire et l'oviducte non glandulaire. La seconde, dérivée de la voûte palléale, comporte divers segments pour la plupart glandulaires que nous désignerons suivant la terminologie suggérée par FRANC (1968). Nous aurons à considérer

(1) C. THIRIOT-QUIÉVREUX remercie le Dr R.S. SCHELTEMA (Woods-Hole Oceanographic Institution) qui a eu l'amabilité de l'inviter à participer aux campagnes A II-59 et KN-38.

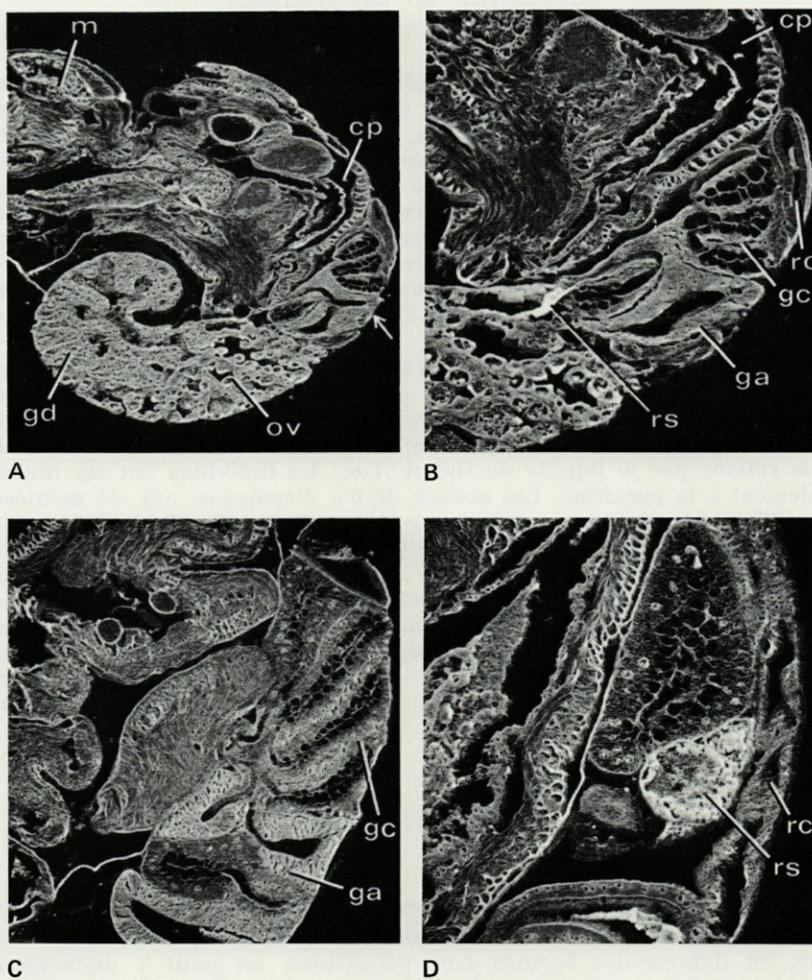


FIG. 1. — Localisation de l'appareil génital femelle des Atlantidae (Coupes histologiques photographiées au microscope électronique à balayage). A, *Protatlanta souleyeti*, vue d'ensemble, $G \times 100$, les voies génitales sont indiquées par une flèche ; B, *Protatlanta souleyeti*, voies génitales, $G \times 180$; C, *Atlantia lesueuri*, voies génitales, $G \times 105$; D, *Atlantia lesueuri*, détail d'une coupe au niveau du réceptacle séminal, $G \times 180$. cp, cavité palléale ; ga, glande de l'albumine ; gc, glande de la coque ; gd, glande digestive ; m, mufle ; ov, ovaire ; rc, rectum ; rs, réceptacle séminal.

chez les Atlantidae (fig. 1) le réceptacle séminal où s'accumulent les spermatozoïdes chez la femelle fécondée, la glande de l'albumine ou segment postérieur des voies génitales glandulaires, la glande de la coque (= glande coquillère, = utérus) ou segment antérieur des voies génitales glandulaires et, dans une espèce enfin, le segment vaginal.

L'organisation de l'appareil génital femelle est la même dans ses grandes lignes, pour toutes les espèces. Toutefois, la situation relative des organes, les connexions entre les segments et la position des orifices montrant de notables variations, nous ne pouvons préciser la topographie générale qu'après une étude monographique.

1. — ETUDE MONOGRAPHIQUE.

Nous donnerons de chaque espèce une description très succincte destinée surtout à compléter nos schémas (fig. 2 et 3) et à dégager les particularités spécifiques. Nous adopterons pour cet énoncé, l'ordre phylogénique rappelé en introduction.

Atlanta fusca.

L'ovaire n'occupe dans la masse viscérale qu'un faible volume. Presque cylindrique, il manifeste toutefois une légère tendance à longer la face dorsale du tortillon. De son angle antéro-dorsal droit, se détache l'oviducte qui prend presque aussitôt une direction dorso-ventrale. Ce premier segment de l'oviducte a un calibre relativement important et une paroi assez épaisse. Il est, en outre, quelque peu pigmenté et contient des spermatozoïdes chez la femelle fécondée. Au voisinage du muscle columellaire, l'oviducte décrit un coude en même temps que son diamètre diminue. Ce second segment se dirige vers le pli ventral le plus antérieur de la glande de l'albumine où il pénètre à la fin de son parcours.

La glande de l'albumine forme quatre ou cinq plis disposés en éventail. Elle ne possède pas de canal bien différencié et s'ouvre juste en arrière de la glande de la coque. Celle-ci présente le même type de structure plissée que la glande de l'albumine mais ses plis sont tous perpendiculaires au toit de la cavité palléale. Elle s'ouvre sur cette dernière par une fente médiane qui s'étend sur toute sa longueur.

Le réceptacle séminal est un diverticule de faible volume qui s'insère entre le toit de la cavité palléale et la glande de l'albumine. Il ne contracte aucun rapport anatomique avec les autres éléments

du système génital. Son orifice propre se situe à l'extrémité postérieure de la glande de la coque.

En résumé, l'anatomie des voies génitales d'*A. fusca* est caractérisée par les traits suivants : l'oviducte ne présente pas une structure uniforme mais est pourvu d'un segment dilaté ; il se rattache à la glande de l'albumine. Le réceptacle séminal, ventral par rapport aux autres voies génitales, est indépendant de celles-ci. Les orifices sont au nombre de trois, deux pores et une fente.

Atlanta helicinoides.

Les caractères d'*A. helicinoides* sont presque identiques à ceux d'*A. fusca*. Les seules différences concernent l'oviducte uniforme qui se détache du centre de la face antérieure de l'ovaire et le réceptacle séminal dont le canal est raccourci à l'extrême.

Atlanta inflata.

L'ovaire est, à maturité égale, plus développé que précédemment. Son extrémité postérieure longe la face dorsale de la masse viscérale et c'est du milieu de la face antérieure que se détache l'oviducte. Ce dernier est uniforme et son extrémité distale pénètre dans la villosité ventrale antérieure de la glande de l'albumine.

La glande de l'albumine, plissée en éventail, est pourvue d'un court canal bien différencié formé à partir d'un pli dorsal. La glande de la coque s'ouvre sur toute sa longueur par une fente. Le réceptacle séminal, moins ventral, est inséré entre la glande de la coque et la glande de l'albumine. Il est desservi par un canal propre dont l'extrémité distale se confond avec celle du canal de la glande de l'albumine.

En résumé, le réceptacle séminal occupe donc une position assez particulière par rapport aux autres espèces. Les ouvertures sont au nombre de deux, un pore et une fente.

Protatlanta souleyeti.

L'ovaire, bien développé, s'étend assez loin vers l'arrière de la masse viscérale dont il longe la face dorsale. Le départ de l'oviducte se situe à son angle antéro-ventral si bien que ce canal est très court et son trajet presque rectiligne. L'oviducte, uniforme, fusionne avec le canal de la glande de l'albumine à quelque distance du pore de cette glande.

Les plis de la glande de l'albumine, aussi bien que ceux de la glande de la coque ont, dans l'ensemble, une direction parallèle au toit de la cavité palléale. La première est pourvue d'un canal bien différencié formé à partir du repli ventral. La seconde est desservie par une fente très courte. Le réceptacle séminal est inclus dans la masse viscérale, entre l'ovaire et le muscle columellaire. Il se prolonge, à l'avant, par un canal assez long qui débouche à la partie postérieure du canal de la glande de l'albumine.

En résumé, l'anatomie des voies génitales est dominée par le raccourcissement de l'oviducte, la position intraviscérale du réceptacle séminal et l'existence d'un tronc commun réunissant l'oviducte et les canaux du réceptacle séminal et de la glande de l'albumine. Les orifices sont au nombre de deux, un pore et une fente.

Oxygyrus keraudreni.

L'ovaire présente un développement moyen et s'étend contre la face dorsale du tortillon. L'oviducte, qui se rattache au centre de sa face antérieure, a un calibre nettement plus important que dans les autres espèces et contient souvent des spermatozoïdes. Il décrit d'abord quelques circonvolutions entre le réceptacle séminal et l'ovaire puis s'engage entre le réceptacle séminal et le toit de la cavité palléale ; il pénètre enfin dans le repli ventral de la glande de l'albumine.

La glande de l'albumine est pourvue d'un court canal issu du repli ventral antérieur. Quant à la glande de la coque, tous ses plis convergent vers un seul point de telle sorte que l'organe s'ouvre par un pore situé juste en avant de celui de la glande de l'albumine. Ce pore est précédé d'une zone où la paroi de la glande, très amincie, peut être interprétée comme une ébauche de canal. Le réceptacle séminal occupe un volume très important. Il est inséré entre le toit de la cavité palléale et la glande de l'albumine mais déborde largement sous le rein. Il est indépendant et s'ouvre par un pore accolé aux deux autres.

En résumé, le réceptacle séminal, très développé, n'est pas rattaché aux autres voies génitales. La fente génitale ayant disparu, le système s'ouvre par trois pores.

Atlanta peroni.

L'ovaire atteint des dimensions considérables puisque, même chez les femelles immatures, il s'étend jusqu'à l'apex du tortillon en longeant le muscle columellaire. L'oviducte se détache de la paroi ventrale de l'ovaire puis décrit une boucle qui lui permet

de contourner dorsalement le réceptacle séminal. Il longe ensuite le canal du réceptacle avant de fusionner avec lui. Son trajet diffère donc sensiblement de celui des autres espèces. Il est assez long mais néanmoins uniforme sur tout son parcours.

Les plis de la glande de l'albumine ont une direction perpendiculaire à la cavité palléale tandis que ceux de la glande de la coque lui sont parallèles. Le canal de la glande de l'albumine, formé à partir du pli ventral le plus antérieur, est beaucoup plus long que dans les autres espèces. Il s'engage, en effet, entre deux replis de la glande de la coque tout en restant parfaitement individualisé et traverse cet organe sur une assez grande longueur. Les plis de la glande de la coque sont convergents et un orifice unique, qui se confond avec l'extrémité du canal de la glande de l'albumine, les dessert.

Le réceptacle séminal est très volumineux et inséré entre l'ovaire et la glande de l'albumine. Son canal s'unit à l'oviducte et le tronc commun ainsi formé débouche sur un pore accolé aux deux autres.

En résumé, le réceptacle séminal, très développé, est rattaché à l'oviducte. Le système s'ouvre par trois pores mais il n'y a pas de fente.

Atlanta inclinata.

L'ovaire a un développement moyen et s'étend sur la face ventrale du tortillon. L'oviducte se détache de l'angle antéro-dorsal de l'ovaire et se dirige vers le muscle columellaire en épousant le contour du réceptacle séminal. Au voisinage du fond de la cavité palléale, il fusionne avec le canal du réceptacle séminal.

Les plis de la glande de l'albumine et ceux de la glande de la coque sont perpendiculaires au toit de la cavité palléale. Le pli ventral de la glande de l'albumine devient à son extrémité un canal non glandulaire qui s'ouvre isolément dans la cavité palléale. Tous les plis de la glande de la coque s'ouvrent séparément ; une fente parcourt donc cette glande sur toute sa longueur.

Le réceptacle séminal est situé entre l'ovaire et la glande de l'albumine. Son canal s'unit à l'oviducte et l'ensemble est pourvu d'un orifice indépendant.

En résumé, le réceptacle séminal est rattaché à l'oviducte. Les orifices consistent en deux pores et une fente.

Atlanta lesueuri.

L'ovaire présente un assez grand développement et s'étend sur la face ventrale du tortillon. L'oviducte est court ; il se détache du centre de la face antérieure de l'ovaire et contourne la glande de l'albumine. En fin de parcours, il s'enfonce dans la masse des annexes génitales et s'y ouvre après fusion avec le canal du réceptacle séminal.

La glande de l'albumine, la glande de la coque et même le réceptacle séminal, qui disparaît en tant qu'unité anatomique, sont confondus en un seul organe. Toutefois, les cavités et les canaux restent individualisés à l'intérieur du massif glandulaire si bien que ses éléments restent identifiables. Le réceptacle séminal, en particulier, est intégré dans le pli dorsal postérieur de la glande de la coque où il se présente comme une zone, à paroi amincie et pigmentée, contenant les spermatozoïdes.

L'ensemble du massif glandulaire est clos ventralement par une cloison, d'où l'existence d'une cavité secondaire distincte de la cavité palléale. Le canal de la glande de l'albumine, la glande de la coque, le canal commun réunissant l'oviducte et le réceptacle séminal y débouchent. Cette cavité secondaire à son tour communique avec la cavité palléale par un conduit très structuré sans équivalent dans les autres espèces et qui représente un vagin.

En résumé, les voies génitales d'*A. lesueuri* sont caractérisées par une concentration et une fusion maximales des différents segments, par l'intégration du réceptacle séminal dans la glande de la coque et par l'acquisition d'un vagin.

2. — TOPOGRAPHIE GÉNÉRALE.

Ovaire.

L'ovaire, impair, est un organe grossièrement conique qui occupe, dans la masse viscérale, une position antérieure. La base du cône est dirigée vers la cavité palléale tandis que sa pointe s'effile vers l'apex du tortillon. Selon les espèces, il est appliqué soit contre le muscle columellaire (*A. inclinata*, *A. peroni*, *A. lesueuri*), soit contre la face dorsale (*A. fusca*, *A. inflata*, *A. helicinoides*, *P. souleyeti*, *O. keraudreni*). Il n'atteint l'apex du tortillon que dans une seule espèce (*A. peroni*). Les contours de l'ovaire sont réguliers et aucune digitation ne pénètre dans la masse de l'hépatopancréas, contrairement à ce qui existe chez beaucoup de Prosobranches.

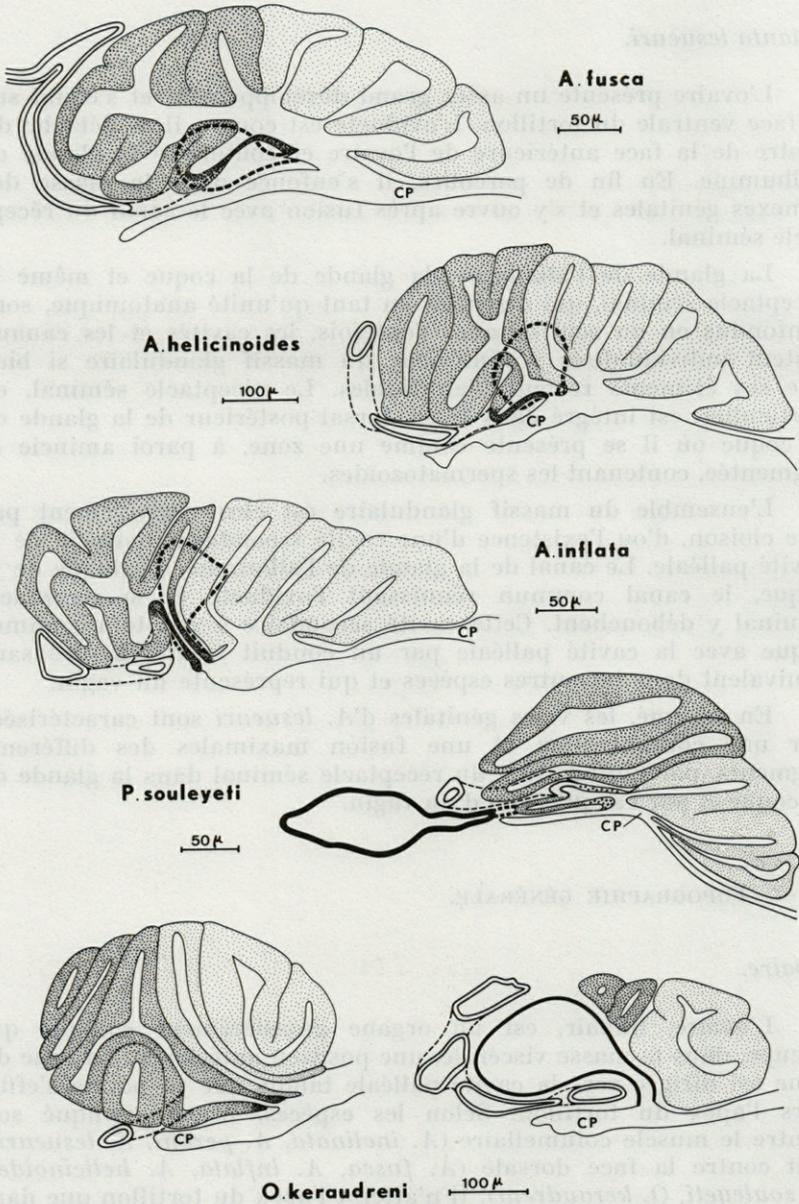


FIG. 2. — Voies génitales femelles des Atlantidae en coupes sagittales (semi-schématisation). Les figurés en pointillé correspondent aux segments des voies génitales hors du plan de coupe.

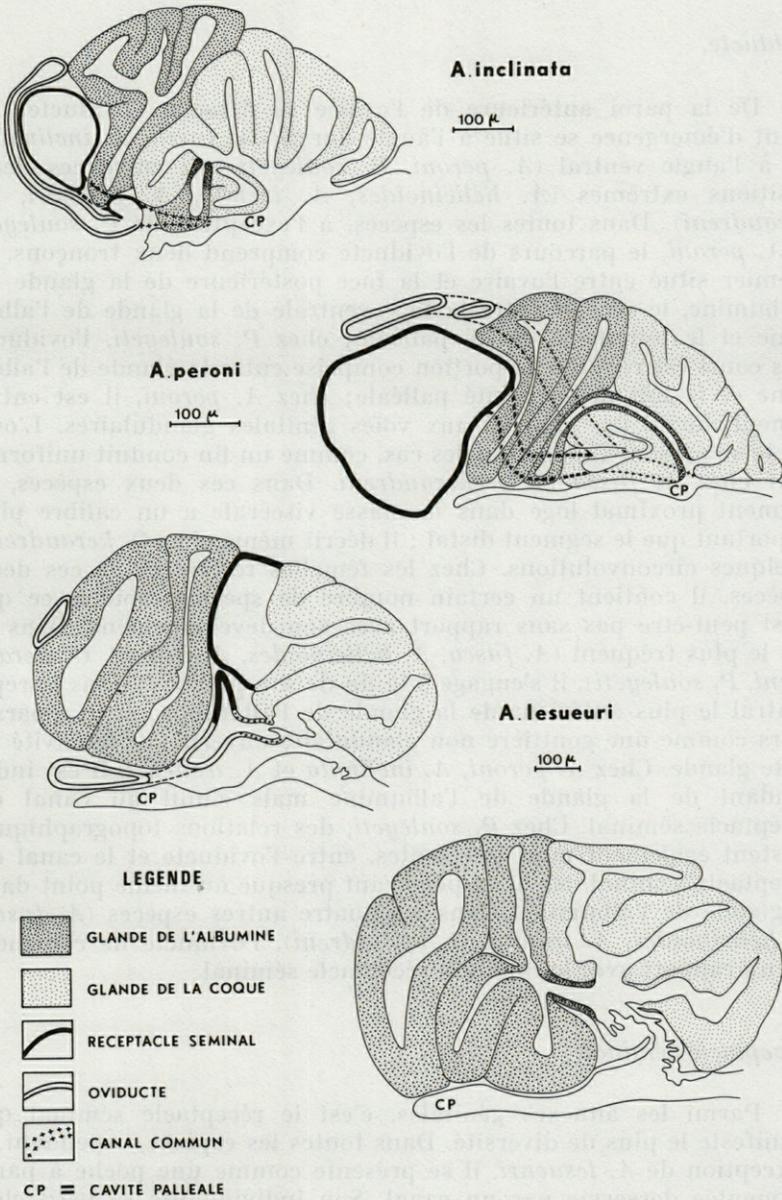


FIG. 3. — Voies génitales femelles des Atlantidae en coupes sagittales (semi-schématisation). Les figurés en pointillé correspondent aux segments des voies génitales hors du plan de coupe.

Oviducte.

De la paroi antérieure de l'ovaire se détache l'oviducte. Le point d'émergence se situe à l'angle dorsal (*A. fusca*, *A. inclinata*) ou à l'angle ventral (*A. peroni*, *P. souleyeti*) ou entre ces deux positions extrêmes (*A. helicinoides*, *A. inflata*, *A. lesueuri*, *O. keraudreni*). Dans toutes les espèces, à l'exception de *P. souleyeti* et *A. peroni*, le parcours de l'oviducte comprend deux tronçons, le premier situé entre l'ovaire et la face postérieure de la glande de l'albumine, le second entre la face ventrale de la glande de l'albumine et le toit de la cavité palléale; chez *P. souleyeti*, l'oviducte très court est réduit à la portion comprise entre la glande de l'albumine et le toit de la cavité palléale; chez *A. peroni*, il est entièrement dorsal par rapport aux voies génitales glandulaires. L'oviducte se présente, dans tous les cas, comme un fin conduit uniforme sauf chez *A. fusca* et *O. keraudreni*. Dans ces deux espèces, le segment proximal logé dans la masse viscérale a un calibre plus important que le segment distal; il décrit même chez *O. keraudreni*, quelques circonvolutions. Chez les femelles fécondées de ces deux espèces, il contient un certain nombre de spermatozoïdes, ce qui n'est peut-être pas sans rapport avec son développement. Dans le cas le plus fréquent (*A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inflata*, *O. keraudreni*, *P. souleyeti*), il s'engage à la fin de son parcours dans le repli ventral le plus antérieur de la glande de l'albumine où il apparaît alors comme une gouttière non glandulaire ouverte sur la cavité de cette glande. Chez *A. peroni*, *A. inclinata* et *A. lesueuri*, il est indépendant de la glande de l'albumine mais s'unit au canal du réceptacle séminal. Chez *P. souleyeti*, des relations topographiques existent également mais différentes, entre l'oviducte et le canal du réceptacle séminal, les deux pénétrant presque au même point dans la glande de l'albumine. Dans les quatre autres espèces (*A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inflata*, *O. keraudreni*), l'oviducte ne contracte aucun rapport avec le canal du réceptacle séminal.

Réceptacle séminal.

Parmi les annexes génitales, c'est le réceptacle séminal qui manifeste le plus de diversité. Dans toutes les espèces, cependant, à l'exception de *A. lesueuri*, il se présente comme une poche à paroi pigmentée desservie par un canal. Son individualité se perd chez *A. lesueuri* où il n'est qu'un secteur de la glande de la coque, identifiable néanmoins grâce à sa pigmentation, aux spermatozoïdes qu'il contient et au canal qui le prolonge. Il est situé entre la

cavité palléale d'une part, la glande de l'albumine et la glande de la coque d'autre part, chez *A. fusca* et *A. helicinoïdes*, entre la glande de l'albumine et l'ovaire chez *A. peroni* et *A. inclinata*, entre la glande de l'albumine et la glande de la coque chez *A. inflata*. Chez *P. souleyeti*, il se trouve inclus dans la masse viscérale, entre l'ovaire et le muscle columellaire ; chez *O. keraudreni*, enfin, il est situé à gauche de la glande de l'albumine. La longueur de son canal oscille entre deux extrêmes représentés par *P. souleyeti* où il s'étend jusqu'à l'intérieur de la masse viscérale et par *A. helicinoïdes* où il est virtuel. Le réceptacle séminal est indépendant des autres segments des voies génitales chez *A. fusca*, *A. helicinoïdes* et *O. keraudreni* : il s'ouvre alors isolément dans la cavité palléale. Dans les autres espèces, il est rattaché au reste de l'appareil génital : chez *A. peroni*, *A. inclinata* et même *A. lesueuri*, malgré les particularités de cette espèce, son canal débouche dans l'oviducte, ainsi que nous l'avons signalé plus haut ; chez *A. inflata*, il conflue avec l'extrémité distale du canal de la glande de l'albumine ; chez *P. souleyeti*, il pénètre comme l'oviducte dans cette glande et s'y prolonge par une gouttière non glandulaire commune avec celle qu'y forme l'oviducte.

Voies génitales glandulaires.

Les voies génitales glandulaires issues de la voûte palléale forment un massif unique où une étude microscopique précise permet toutefois de reconnaître deux composantes. En effet, le plus souvent, les cavités de ces deux formations ne communiquent pas et chacune est desservie par un orifice propre. L'une et l'autre sont des organes dont la paroi très épaisse forme des replis profonds qui réduisent leurs cavités à un système de fentes. Leurs formes sont complexes et leurs plis emboîtés. La glande de l'albumine est surmontée à la fois par le rein et le rectum, la glande de la coque par le seul rectum. La glande de l'albumine est située juste en avant de l'ovaire sauf chez *A. inclinata* et *A. peroni* où le réceptacle séminal les sépare en partie. La glande de la coque est étroitement accolée contre la face antérieure de la glande de l'albumine, sauf chez *A. inflata* où le réceptacle séminal est interposé entre elles.

Les plis de la glande de l'albumine sont disposés en éventail autour d'un point situé à l'avant de l'organe si bien que certains plis sont dorsaux et les autres ventraux. Il n'existe de canal à proprement parler que chez *A. peroni*. Ailleurs, c'est l'extrémité de l'un des plis glandulaires qui joue ce rôle et se différencie en un canal plus ou moins rudimentaire et très court ; il s'agit toujours du repli ventral le plus antérieur, sauf chez *A. inflata* où le canal est formé à partir d'un pli dorsal. Ce canal, qu'il soit bien individualisé

ou simple gouttière, débouche dans la cavité palléale au voisinage immédiat de l'ouverture de la glande de la coque. Dans une seule espèce (*A. lesueuri*), la glande de l'albumine s'ouvre à l'intérieur d'une cavité secondaire formée par la fermeture de la glande de la coque. Nous rappellerons enfin que dans cinq espèces (voir ci-dessus), la glande de l'albumine est traversée par l'oviducte et, en outre, dans l'une de ces cinq espèces (*P. souleyeti*) par le canal du réceptacle séminal.

Les plis de la glande de la coque sont, le plus souvent, parallèles entre eux mais même lorsque leurs directions sont convergentes (*O. keraudreni*, *A. peroni*) il n'existe pas de véritable canal desservant l'ensemble de l'organe. Les plis s'ouvrent séparément sur la cavité palléale chez *A. fusca*, *A. helicinoïdes*, *A. inflata*, *A. inclinata* et *P. souleyeti*. Dans ces cinq espèces, la glande de la coque est donc desservie par une fente longitudinale et médiane. Chez *O. keraudreni* et *A. peroni*, la convergence des plis donne lieu à l'apparition d'un pore ; à cet égard, il faut noter qu'une telle convergence s'amorce déjà chez *P. souleyeti* et que la fente y est très réduite. Enfin, chez *A. lesueuri*, l'organe est fermé ventralement ce qui a pour effet d'isoler une cavité secondaire où débouchent tous les plis. C'est dans cette cavité que se déversent également la glande de l'albumine et l'oviducte après sa jonction avec le canal du réceptacle séminal ; la cavité secondaire, quant à elle, s'ouvre sur la cavité palléale par un orifice unique.

Orifices génitaux.

Il ressort de ces descriptions que le nombre des orifices du système génital aussi bien que leur forme ou leur signification anatomique diffèrent beaucoup suivant les espèces (tableau I). Chez *A. fusca* et *A. helicinoïdes*, il existe une fente et deux pores l'un desservant l'ensemble oviducte-glande de l'albumine, l'autre le réceptacle séminal. La situation est apparemment la même chez *A. inclinata* mais l'un des pores correspond à l'ensemble oviducte-réceptacle séminal et l'autre à la seule glande de l'albumine. Chez *P. souleyeti* et *A. inflata*, il n'y a plus, à côté de la fente, qu'un seul pore regroupant tous les segments autres que la glande de la coque. La fente disparaît chez *O. keraudreni* et *A. peroni* ; dans ces deux espèces, il y a trois pores d'ailleurs étroitement contigus. L'un est celui de la glande de la coque ; quant aux deux autres, ils se rattachent soit à la seule glande de l'albumine d'une part, au système oviducte-réceptacle séminal d'autre part (*A. peroni*), soit inversement au seul réceptacle séminal d'une part, au système glande de l'albumine-oviducte d'autre part (*O. keraudreni*). Le cas d'*A. lesueuri*, ici encore, se situe tout à fait en dehors des autres puisque

l'ensemble du système génital s'ouvre sur un orifice unique par l'intermédiaire d'un véritable canal différencié pouvant être interprété comme un vagin.

Enfin, des observations que nous rapporterons ci-dessous nous incitent à rattacher au système génital une zone glandulaire particulière qui tapisse le fond de la cavité palléale. Elle s'étend en arrière des orifices génitaux, jusqu'au niveau du ganglion viscéral. Son développement est très variable selon les individus.

3. — MODALITÉS DE LA FÉCONDATION.

Les femelles que nous avons examinées étaient soit immatures, soit déjà fécondées à l'exception de trois qui nous ont permis d'observer l'une des étapes de la fécondation. Elles appartenaient aux espèces *A. peroni*, *A. inclinata* et *A. helicinoïdes*.

Ces trois femelles étaient parvenues à maturité génitale. Leur réceptacle séminal était vide tandis qu'une formation particulière occupait tout le fond de la cavité palléale dont elle épousait étroitement les contours. Il s'agissait d'une sorte de sac à paroi anhiste et

TABLEAU I
Anatomie de l'appareil génital femelle des Atlantidae

Espèces	Ovaire	Oviducte	Ouverture des glandes génitales		
			Réceptacle séminal	Glande de l'albumine	Glande de la coque
Type I					
<i>Atlanta fusca</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	1 pore	1 pore	1 fente
<i>Atlanta helicinoïdes</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	1 pore	1 pore	1 fente
<i>Atlanta inflata</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	canal commun 1 pore		1 fente
<i>Protatlanta souleyeti</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	canal commun 1 pore		1 fente
<i>Oxygyrus keraudreni</i>	dorsal	rattaché à la glande de l'albumine	1 pore	1 pore	1 pore
Type II					
<i>Atlanta inclinata</i>	ventral	rattaché au réceptacle séminal	1 pore	1 pore	1 fente
<i>Atlanta peroni</i>	ventral	rattaché au réceptacle séminal	1 pore	1 pore	1 pore
<i>Atlanta lesueuri</i>	ventral	rattaché au réceptacle séminal	fusion des canaux génitaux en vagin		

fibreuse contenant un mélange de grains de sécrétion et de spermatozoïdes extrêmement nombreux. Au stade observé, seuls les spermatozoïdes s'en échappaient.

Cette formation représente de toute évidence un spermatophore.

La zone glandulaire qui tapisse le fond de la cavité palléale et que nous venons de mentionner, était beaucoup plus développée chez ces trois femelles que chez les autres. L'existence de cette zone nous semble donc liée aux modalités de la fécondation par spermatophores.

DISCUSSION

Nos observations montrent que l'organisation de l'appareil génital femelle des Atlantidae est conforme à celle des Prosobranches Mésogastropodes. Toutefois, dans ce vaste groupe, le schéma fondamental de l'appareil génital présente d'importantes variations qui concernent, comme le rappellent FRETTER et GRAHAM (1962), l'équipement glandulaire, le nombre et la position des réservoirs à spermatozoïdes et le degré de fermeture du conduit palléal. Il importe donc d'envisager ces quatre caractères pour définir les Atlantidae et tenter de les situer parmi les autres Prosobranches. Or, seuls l'équipement glandulaire, d'une part, le nombre de réservoirs à spermatozoïdes d'autre part, sont constants à travers toute la famille, encore que le cas d'*A. lesueurii* appelle, sur ce dernier point, une certaine réserve. Au contraire, la position du réservoir à spermatozoïdes et le degré de fermeture du conduit palléal sont variables selon les espèces. Ainsi, la structure de l'appareil génital femelle ne saurait caractériser les Atlantidae. Les différences profondes qui existent entre les espèces s'opposent à tout essai de rapprochement entre elles et un type déterminé de Prosobranchie benthique ainsi qu'à toute considération sur les affinités phylogéniques du groupe basée sur l'appareil génital.

Comme chez tous les Mésogastropodes, semble-t-il, l'équipement glandulaire est représenté par deux glandes, une glande de l'albumine et une glande de la coque parfois quelque peu confondues sur le plan anatomique mais toujours distinctes par la nature de leurs sécrétions (ainsi que nous le montrerons dans un travail ultérieur). Le nombre de réservoirs à spermatozoïdes est réduit à un, ce qui paraît moins fréquent. La plupart des Prosobranches, en effet, sont pourvus à la fois d'une bourse copulatrice où les spermatozoïdes sont déposés de façon temporaire lors de l'accouplement et

un réceptacle séminal où ils sont mis en réserve jusqu'à la fécondation. L'unique réservoir des Atlantidae qui, dans l'immense majorité des cas, est rempli de spermatozoïdes, ne peut être un lieu de dépôt temporaire. Il s'agit de toute évidence d'un réceptacle séminal et c'est la bourse copulatrice qui manque. Cette absence de bourse copulatrice pourrait n'être que peu significative du point de vue de l'anatomie comparée : elle pourrait n'être qu'un caractère adaptatif lié à l'existence de spermatophores, ceux-ci représentant, en quelque sorte, une bourse copulatrice mobile et éphémère.

Parmi les caractères variables, il ne semble pas que la position du réceptacle séminal puisse donner lieu à une interprétation particulière. Nous noterons qu'elle paraît indépendante du degré d'évolution de l'espèce. L'isolement du réceptacle séminal dans plusieurs espèces mérite d'être souligné, ne serait-ce que du point de vue fonctionnel puisqu'une telle disposition ne peut que compliquer le trajet que les spermatozoïdes doivent parcourir pour qu'ait lieu la fécondation. La forme et le nombre des orifices sont, au contraire de la position du réceptacle séminal, très significatifs : la fermeture progressive de la gouttière palléale traduit certainement ici une évolution. Chez quelques Mésogastropodes, il se produit certes une réouverture du canal glandulaire liée à l'exiguïté de la cavité palléale. Ce cas ne peut être celui des Atlantidae puisque, précisément, la monaulie stricte n'existe que dans l'espèce qui, par les caractères de sa radula (RICHTER, 1961) et de son appareil digestif (MARTOJA et THIRIOT-QUIÉVREUX, 1972), se montre la plus évoluée.

Il serait, par ailleurs, des plus intéressant de pouvoir comparer l'appareil génital des Atlantidae à celui des autres Hétéropodes. Les données bibliographiques, cependant, ne permettent pas de l'envisager avec toute la rigueur nécessaire puisque la famille des Carinariidae est totalement inconnue à cet égard. Les seules références possibles sont donc *Pterotrachea* et *Firoloida*, minutieusement décrites par GABE (1951, 1966), mais dont la morphologie est telle que le rapprochement devient quasi impossible ; on sait, en effet, que la disparition de la cavité palléale dans les deux genres entraîne l'incorporation des glandes annexes au sein de la masse viscérale ou « nucleus ». En outre, ces deux genres présentent entre eux des différences considérables. Il est remarquable toutefois que le réceptacle séminal ne soit, chez les Pterotracheidae, qu'une dilatation de l'oviducte. Par rapport aux Atlantidae, il s'agit là d'une opposition fondamentale qui ne semble pas liée à la disparition de la cavité palléale. Inversement, nos constatations nous permettent de rapprocher de la « glande latérale » de *Firoloida* la zone glandulaire du fond de la cavité palléale des Atlantidae. Cette question, directement liée au spermatophore, sera discutée plus loin.

L'hétérogénéité des caractères de l'appareil génital femelle des Atlantidae, qui rend difficile la recherche des affinités du groupe, présente, en revanche, un intérêt certain pour l'étude de la famille elle-même. Nos observations nous conduisent à définir deux types d'appareil génital femelle. Le type I est caractérisé par la position dorsale de l'ovaire dans la masse viscérale et par le rattachement de l'oviducte à la glande de l'albumine ; le type II est caractérisé par la position ventrale de l'ovaire dans la masse viscérale et le rattachement de l'oviducte au réceptacle séminal. Les espèces *A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inflata*, *P. souleyeti* et *O. keraudreni* appartiennent au type I tandis que les espèces *A. peroni*, *A. inclinata* et *A. lesueuri* appartiennent au type II. Or, ces deux groupes d'espèces correspondent aux deux lignées évolutives mises en évidence par RICHTER (1961) et dont l'existence se trouvait déjà confirmée par nos propres résultats sur l'appareil digestif (MARTOJA et THIRIOT-QUIÉVREUX, sous presse). Toutefois, à l'intérieur de chaque lignée, l'ordre des espèces, énoncé par RICHTER et rappelé dans notre introduction, pourrait être révisé si l'on admet que l'évolution se traduit par une disparition progressive de la fente palléale. Ainsi, *A. peroni*, chez qui la fente palléale a disparu, est certainement plus évoluée qu'*A. inclinata*.

L'espèce *A. fusca* apparaît bien comme une forme tout à fait primitive qui se situe à la base de la lignée I. Il est moins évident qu'elle représente l'ancêtre commun qui puisse également se situer à la base de la lignée II. Cette hypothèse conduirait, en effet, à admettre que l'oviducte perde ses connexions avec la glande de l'albumine pour en contracter de nouvelles avec le réceptacle séminal. Plus probablement, l'ancêtre commun devait être pourvu d'un oviducte indépendant qui s'est rattaché différemment aux voies génitales secondaires pour donner naissance aux deux types actuels. Pour les mêmes raisons, une filiation entre les genres *Protatlanta* et *Oxygyrus* paraît improbable puisqu'il faudrait alors supposer que le réceptacle séminal, qui est rattaché à l'appareil génital chez le premier, redevient indépendant. Il semble plutôt que ces deux genres ont évolué de façon divergente à partir d'une forme commune. L'espèce *A. lesueuri* constitue un autre cas particulier. Les caractères de son appareil génital, tout comme ceux de son appareil digestif (MARTOJA et THIRIOT-QUIÉVREUX, sous presse) la désignent comme l'espèce la plus évoluée parmi celles que nous avons pu examiner. Il faut souligner, de plus, qu'elle diffère des autres par des caractères anatomiquement importants comme la disparition du réceptacle séminal et l'acquisition d'un vagin.

L'existence de spermatophores est connue chez les Mollusques : beaucoup de Gastéropodes Pulmonés Stylommatophores et la plupart des Céphalopodes en sont pourvus. Toutefois, d'après les

données bibliographiques, les spermatophores sont rares chez les Prosobranches où ils semblent avoir été signalés seulement chez *Theodoxus* (BOURNE, 1908), *Diodora* (VON MEDEM, 1945) et *Chrysallida* (HOISAETER, 1965) (1). La réalité des spermatophores des Atlantidae restait, quant à elle, incertaine. TESCH (1949) avait observé quelques femelles de très petite taille et d'apparence immature, portant collé sur leur coquille, un « objet en forme de saucisse » (sausage-like object) dont le contenu était sombre et « sans structure particulière » ; il avait alors émis l'hypothèse qu'il s'agissait d'un spermatophore. GABE (1965) rejetait l'hypothèse mais VAN DER SPOEL (1972) la reprenait après avoir retrouvé des structures analogues à celles décrites par TESCH, dans les voies génitales de femelles examinées *in toto*. L'étude de coupes sériées nous permet non seulement d'affirmer l'existence des spermatophores des Atlantidae mais encore d'apporter quelques précisions complémentaires. En premier lieu, le spermatophore ne pénètre pas dans les voies génitales mais reste logé au fond de la cavité palléale ; les spermatozoïdes s'en échappent et remontent seuls dans les voies génitales. Ainsi s'expliquent d'ailleurs les réserves de GABE à l'égard de l'hypothèse de TESCH, réserves basées sur le fait que, chez les femelles de Pterotracheidae, les spermatozoïdes emmagasinés dans le réceptacle séminal sont dépourvus d'enveloppe. Il semble que la durée de vie du spermatophore soit assez éphémère dans la cavité palléale, puisque sur 120 femelles examinées, 3 seulement en hébergeaient un et qu'il n'en subsistait aucune trace chez les femelles dont le réceptacle était rempli de spermatozoïdes. Le spermatophore vidé pourrait être rejeté mais il semble plus probable qu'il soit dissous sous l'effet de sécrétions déversées par la femelle, comme chez les Pulmonés. Les trois spécimens étudiés présentaient, en effet, des différences d'aspect portant sur l'intégrité de la paroi et l'abondance des inclusions mêlées aux spermatozoïdes. Les sécrétions provoquant la lyse du spermatophore pourraient provenir de la zone glandulaire qui tapisse le fond de la cavité palléale et qui précisément est hypertrophiée chez les femelles hébergeant une telle formation. Ce mécanisme assurerait également la libération des spermatozoïdes puisque, selon nos observations, aucun dispositif particulier ne permet leur éjection par des procédés comparables à ceux mis en œuvre dans les spermatophores de Céphalopodes (voir FRETTER et GRAHAM, 1964).

Nous rapprocherons, ainsi que nous l'avons dit plus haut, la zone glandulaire de la cavité palléale et l'hypothèse fonctionnelle que nous proposons à son sujet d'un organe énigmatique décrit par

(1) Plus récemment HOUBRICK (1973, *Bull. Mar. Sci.*, 23) signale un spermatophore chez *Cerithium muscarum*.

GABE (1966), sous le nom de « glande latérale ». Il s'agit d'une glande exocrine appliquée sur le flanc droit du nucleus et « la corrélation si nette du fonctionnement de l'organe avec l'état de l'appareil génital doit faire admettre que l'extrusion a lieu au moment de l'accouplement ». Il nous semble donc plausible de considérer ces structures comme homologues, au moins sur le plan fonctionnel. L'absence de cavité palléale chez *Firoloida* rend l'homologie plus difficile à établir du point de vue de l'anatomie comparée.

Enfin, et bien que ceci sorte du cadre de ce travail, nous remarquerons que l'existence de spermatophores doit conduire à reconsidérer l'interprétation fonctionnelle de l'appareil génital mâle. Celui-ci comporte, en effet, un organe copulateur bifide dont un élément représente sans conteste le pénis alors que l'autre est une très volumineuse glande (le flagellum) sans équivalent chez les Prosobranches benthiques. La glande annexe de l'organe copulateur a été diversement interprétée et plus souvent non interprétée. Seul TESCH (1949) a suggéré qu'elle pouvait élaborer un spermatophore ; nos observations personnelles, sur le spermatophore et sur la glande en question, nous autorisent à partager son opinion.

En conclusion, l'anatomie de l'appareil génital femelle des Atlantidae se rapproche de celle des Mésogastropodes benthiques alors qu'elle semble assez éloignée de celle des autres Hétéropodes connus. Les espèces présentent entre elles de grandes différences sans être pour autant disparates. Les modifications s'étagent, en effet, selon des lignes directrices nettement perceptibles. Ainsi qu'il était apparu lors de l'étude de l'appareil digestif, les Atlantidae présentent les caractères d'une famille en pleine évolution.

RÉSUMÉ

L'anatomie de l'appareil génital femelle de huit espèces d'Atlantidae (*Oxygyrus keraudreni* (Lesueur), *Protatlanta souleyeti* (Smith), *Atlanta peroni* Lesueur, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *Atlanta inclinata* Souleyet, *Atlanta inflata* Souleyet, *Atlanta helicinoides* Souleyet, *Atlanta fusca* Souleyet) a été étudiée par la méthode de reconstitution de coupes sériées.

L'appareil génital comporte un ovaire, un oviducte non glandulaire, un réceptacle séminal, une glande de l'albumine et une glande de la coque. Il n'existe pas de bourse copulatrice.

La position de l'ovaire, les connexions entre l'oviducte, le réceptacle séminal et la glande de l'albumine permettent de définir

deux types d'organisation. Dans le type I où se rangent *A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inflata*, *P. souleyeti* et *O. keraudreni*, l'ovaire longe la face dorsale de la masse viscérale, l'oviducte débouche dans la glande de l'albumine mais est indépendant du réceptacle séminal. Dans le type II, auquel appartiennent *A. peroni*, *A. inclinata* et *A. lesueuri*, l'ovaire longe le muscle columellaire, l'oviducte est rattaché au canal du réceptacle séminal mais non à la glande de l'albumine.

Le réceptacle séminal occupe un emplacement très variable selon les espèces. Il peut être dépourvu de toute connexion avec les autres segments de l'appareil génital (type I). Il est incorporé à la glande de la coque chez *A. lesueuri*.

La glande de l'albumine et la glande de la coque, accolées l'une à l'autre, sont incluses dans la voûte palléale. La glande de l'albumine s'ouvre par un pore indépendant ou commun avec l'oviducte. La glande de la coque s'ouvre dans les espèces primitives par une longue fente médiane (*A. fusca*, *A. helicinoides*, *A. inclinata*, *A. inflata*) ; la fente médiane devient très courte dans les espèces plus évoluées (*A. peroni*, *P. souleyeti*, *O. keraudreni*). Enfin, les voies génitales glandulaires sont complètement refermées et il apparaît un vagin chez *A. lesueuri*.

La fécondation fait intervenir un spermatophore, particularité qui semble exceptionnelle chez les Prosobranches et explique, sans doute, la complexité bien connue de l'appareil copulateur des Hétéropodes. Il est probable que l'ouverture du spermatophore soit due aux sécrétions élaborées par une zone glandulaire qui tapisse le fond de la cavité palléale.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Anatomie des weiblichen Genitaltraktes von acht Arten der Familie der Atlantidae (*Oxygyrus keraudreni* (Lesueur), *Protatlanta souleyeti* (Smith), *Atlanta peroni* Lesueur, *Atlanta lesueuri* Souleyet, *Atlanta inclinata* Souleyet, *Atlanta inflata* Souleyet, *Atlanta helicinoides* Souleyet, *Atlanta fusca* Souleyet) wurde mit Hilfe der Rekonstruktion aus Schnittserien untersucht.

Der Genitalapparat besteht aus einem Ovar, einem drüsenlosen Oviduct, einem Receptaculum seminis, einer Albumindrüse und einer Schalendrüse. Eine Bursa copulatrix fehlt.

Nach der Lage des Ovars und nach den Verbindungen zwischen Oviduct, Receptaculum seminis und Albumindrüse lassen sich zwei

Organisationsformen unterscheiden. Beim Typ I, welchem *A. fusca*, *A. helicoides*, *A. inflata*, *P. souleyeti* und *O. keraudreni* angehören, liegt das Ovar der Dorsalseite des Eingeweidetraktes an, der Oviduct mündet in die Albumindrüse ein, besitzt aber keine Verbindung zum Receptaculum seminis. Beim Typ II dagegen, zu welchem die Arten *A. peroni*, *A. inclinata* und *A. lesueuri* gehören, verläuft das Ovar längs dem Columella-Muskel, der Ovidukt ist mit dem Receptaculum seminis verbunden, nicht aber mit der Albumindrüse.

Die Lage des Receptaculum seminis variiert bei den verschiedenen Arten sehr. Es kann ohne Verbindung zu den übrigen Teilen des Genitalapparates sein (Typ I). Bei *A. lesueuri* ist es der Schalendrüse eingegliedert.

Die Albumindrüse und die Schalendrüse sind, aneinander geheftet, in der Mantelhöhle eingeschlossen. Die Albumindrüse mündet durch eine mit dem Ovidukt gemeinsame oder von ihm getrennte Oeffnung nach aussen. Die Schalendrüse mündet bei den primitiven Arten (*A. fusca*, *A. helicoides*, *A. inclinata*, *A. inflata*) durch einen langen medianen Spalt ; bei den evoluerteren Formen (*A. peroni*, *P. souleyeti*, *O. keraudreni*) ist dieser Spalt sehr stark verkürzt. Bei *A. lesueuri* schliesslich sind die drüsigen Genitalductus ohne äussere Oeffnung und es besteht ein Vagina.

Bei der Begattung treten Spermatophoren auf, eine Ausnahme unter den Prosobranchiern, die ohne Zweifel die wohlbekanntere Komplexität der Kopulationsorgane bei den Heteropoden erklärt. Die Spermatophoren werden wahrscheinlich durch Sekrete eröffnet, welche von einer am Grunde der Mantelhöhle liegenden Drüsen-schicht abgesondert werden.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURNE, C.G., 1908. Contribution to the morphology of the group of the Neritacea of Aspidobranch Gastropods. Part. I. The Neritidae. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 810-887.
- FRANC, A., 1968. Classe des Gastéropodes. *In* : *Traité de Zoologie*, vol. 5 (3), P.-P. Grassé Ed., Paris Masson : 1-893.
- FRETTER, V. and A. GRAHAM, 1962. British Prosobranch Molluscs. Ray Society, London : 755 p.
- FRETTER, V. and A. GRAHAM, 1964. Reproduction. *In* : *Physiology of Mollusca*, vol. I. K.M. Wilbur and C.M. Yonge Ed., Academic Press, New-York-London : 127-164.
- GABE, M., 1951. Données histologiques sur l'appareil génital femelle de *Pterotrachea mutica* (Lesueur). *Cellule*, 54 : 1-38.

- GABE, M., 1965. Données morphologiques et histologiques sur l'appareil génital mâle des Hétéropodes (Gastropodes Prosobranches). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **55** : 1024-1079.
- GABE, M., 1966. Contribution à l'histologie de *Firoloida desmaresti* Lesueur. *Vie Milieu*, **17** (2 A) : 845-959.
- GABE, M., 1968. Techniques histologiques. Masson Ed., Paris : 1113 p.
- HOISAETER, T., 1965. Spermatophores in *Chrysallida obtusa* (Brown) (Opisthobranchia, Pyramidellidae). *Sarsia*, **18** : 63-68.
- MARTOJA, M. et C. THIRIOT-QUIEVREUX, 1972. Particularités histologiques des glandes salivaires et de la glande digestive des Atlantidae (Prosobranches Atlantacea = Hétéropodes). *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **275** : 1247-1249.
- MARTOJA, M. et C. THIRIOT-QUIEVREUX, sous presse. Données histologiques sur l'appareil et la digestion des Atlantidae. *Malacologia*.
- RICHTER, G., 1961. Die Radula der Atlantiden (Heteropoda, Prosobranchia) und ihre Bedeutung für die Systematik und Evolution der Familie. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **50** : 163-238.
- TESCH, J.J., 1949. Heteropoda. *Dana Rep.*, **34** : 1-54.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1969. Organogénèse larvaire du genre *Atlanta* (Mollusque Hétéropode). *Vie Milieu*, **20** (2 A) : 347-395.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1971. Contribution à l'étude de l'organogénèse des Hétéropodes (Mollusca Prosobranchia). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **69** : 363-384.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1973. Heteropoda. *Oceanogr. Mar. Annu. Rev.*, **11** : 237-261.
- VAN DER SPOEL, S., 1972. Notes on the identification and speciation of Heteropoda. *Zoöl. Meded.*, **47** : 545-560.
- VON MEDEM, F., 1945. Untersuchungen über die Ei- und Spermienwirkstoffe bei marinen Mollusken. *Zool. Jb. (Zool. Physiol.)*, **61** : 1-44.
- Reçu le 2 septembre 1974.

**CYCLE BIOLOGIQUE
DE *LYSMATA SETICAUDATA* RISSO
(CRUSTACÉ, DÉCAPODE)**

I. — CYCLE BIOLOGIQUE DES ANIMAUX ADULTES

par Yvonne COUTURIER-BHAUD

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

ABSTRACT

The analysis of samplings made during six consecutive years allowed to point out some facts still insufficiently known, concerning the biology of *Lyasmata seticaudata*. The different problems implicated by the sexual inversion are approached, they will be studied in more detail in a further publication.

Lyasmata seticaudata, espèce abondante en Méditerranée, est un Natantia appartenant à la famille des Hippolytidae. Sa présence, signalée en plusieurs points de la côte (côte espagnole, française, italienne) semble constante le long du littoral rocheux méditerranéen. Les caractères morphologiques externes décrits par DOHRN (1950), DOHRN et HOLTHUIS (1950), ZARIQUIEZ (1968), correspondent à ceux des crevettes capturées dans la baie de Banyuls.

Des renseignements intéressant le cycle biologique de *Lyasmata seticaudata* ont été fournis par DOHRN (1950) pour une population de la baie de Naples. Les observations rapportées sont en grande partie vérifiées et valables pour les animaux récoltés à Banyuls.

La vie larvaire s'achève par une métamorphose donnant un petit animal de 10 mm de longueur (CAROLI, 1918; DOHRN, 1950; BOURDILLON-CASANOVA, 1960). Les stades post-larvaires juvéniles se succèdent pendant six mois; c'est à la fin de cette période que la spermatogénèse s'amorce. A maturité sexuelle, les mâles mesurent de 22 à 24 mm, mais certains

individus récoltés sont de plus petite taille (19 mm en octobre et novembre). Selon DOHRN, les jeunes individus (stades juvéniles) vivent à la surface des prairies superficielles de posidonies. Les animaux sexuellement mûrs quittent ces herbiers pour les fonds détritiques et rocheux. A Banyuls, les méthodes de récoltes utilisées n'ont jamais permis l'obtention des formes juvéniles.

I. — ANALYSE DES RÉCOLTES : DONNÉES NUMÉRIQUES

L. seticaudata est numériquement l'espèce la mieux représentée dans la baie de Banyuls, la création du port et la mise en place des briselames ayant favorisé son implantation. Malheureusement en Méditerranée, l'absence de marées nous rend entièrement tributaire des conditions atmosphériques pour la capture des animaux (pose des nasses et sorties des bateaux). Tous les résultats rapportés proviennent de l'analyse des récoltes, il convient donc de noter que la méthode de pêche utilisée (pose de nasses) étant sélective, ces résultats sont entachés d'une erreur dont nous ne connaissons pas l'ordre de grandeur.

Taille des animaux.

Les adultes mâles et femelles capturés à la côte sont mesurés à l'aide d'une réglette millimétrée (mesure prise de la pointe du rostre à l'extrémité du telson). Les résultats de deux années (1968 et 1973) sont consignés dans le tableau I.

L'échelle de taille des mâles s'étend de 19 à 48 mm, la taille de plus grande fréquence se situant entre 31 et 36 mm. Les tailles des individus femelles sont comprises entre 25 et 66 mm, la taille de plus grande fréquence variant entre 40 et 45 mm (fig. 1).

Si nous considérons l'évolution des classes de tailles au cours d'une même année, nous voyons que la taille de plus grande fréquence se déplace dans le temps (tableau II).

Evolution du sex-ratio au cours de l'année.

Le tableau III indique le nombre de mâles et de femelles capturés chaque mois au cours de l'année 1972.

Nous constatons que pendant les mois d'hiver, le nombre des mâles est égal à celui des femelles. Au mois d'avril, il y a chute brutale du sex-ratio puis remontée très rapide dès le mois de mai ; pendant tout l'été le nombre des femelles est très supérieur à celui

TABLEAU I

Classes de tailles des mâles et femelles capturés au cours de deux années

Tailles en mm	1968		1973	
	mâle	femelle	mâle	femelle
19 - 21			2	
22 - 24	7		23	
25 - 27	17		106	4
28 - 30	145	1	246	12
31 - 33	360	3	388	47
34 - 36	331	8	402	136
37 - 39	250	81	271	287
40 - 42	107	194	106	419
43 - 45	34	213	50	401
46 - 48	8	164	13	357
49 - 51		98		231
52 - 54		61		138
55 - 57		35		51
58 - 60		14		28
61 - 63		3		7
64 - 66				2

des mâles. A l'automne la différence diminue et au cours de l'hiver nous récoltons à nouveau autant de mâles que de femelles.

II. — DISCUSSION DE CES DONNÉES ET INTERPRÉTATION

Les résultats numériques exposés nous permettent de faire quelques hypothèses concernant la vie des adultes de *Lysmata*. Les larves écloses d'avril à septembre auront achevé leur développement larvaire et juvénile et fonctionneront comme mâle dès le printemps suivant. Ces animaux dont la taille est comprise entre 31 et 33 mm constituent l'essentiel de la population mâle. Les individus en phase mâle vont grandir pendant l'été et l'automne; l'hiver suivant, leur

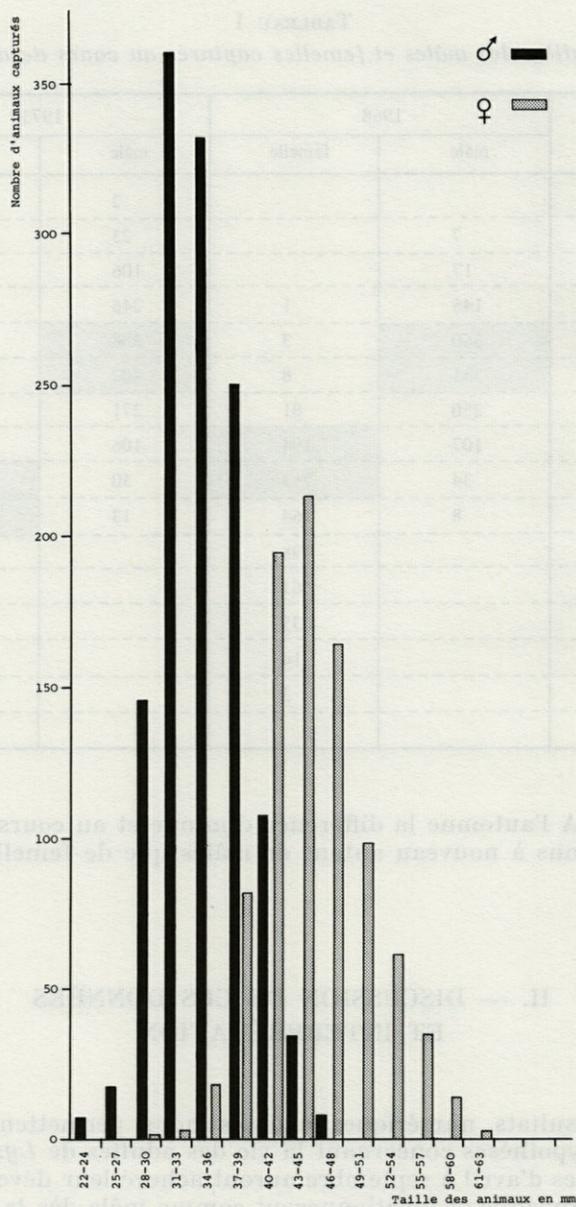


FIG. 1. — Récoltes de *Lyasmata seticaudata* (Banyuls, 1968). Polygone de fréquence des animaux en fonction de la taille.

TABLEAU II
Lysmata seticaudata
 Evolution de la taille de plus grande fréquence des mâles et des femelles
 au cours de l'année

Classes de tailles en mm	♀												♂											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
19 - 21																						1	1	
22 - 24																	1	17		13	5	3	2	
25 - 27						4							1	1	2		1	59	10	23	60	22	11	
28 - 30						8	4	23	31				1	2	2	6	2	89	14	46	89	83	52	
31 - 33					1	37	8	25	55	1			2	7	7	18	7	133	19	161	119	130	69	
34 - 36					2	102	24	83	151	8			3	7	8	14	4	139	15	92	95	143	73	
37 - 39			1	2	9	205	39	135	241	33	8		7	12	13	23	1	86	7	20	47	78	52	
40 - 42		4	5	6	6	291	34	113	214	34	29		2	6	7	18		15		10	5	25	35	
43 - 45	4	8	9	4	10	254	28	85	175	49	39		1	6	6	11		1		3	4	5	21	
46 - 48	9	15	17	14	4	200	19	68	121	51	37		1	2	2	4						1	4	
49 - 51	2	6	5	15	4	151	6	29	43	37	18													
52 - 54		6	6	9	0	82	10	41	67	20	6													
55 - 57		2	2		4	31	3	20	25	5	4													
58 - 60	1	1	2		2	16				5	2													
61 - 63	1	1	1			5				1														
64 - 66						1					1													

TABLEAU III
*Evolution du sex-ratio dans les récoltes de Lysmata seticaudata
 au cours de l'année 1972*

Mois	Nombre de femelles	Nombre de mâles	Sex-ratio
Janvier	17	18	1
Février	43	43	1
Mars	48	49	1
Avril	50	94	0,53
Mai	42	12	2,5
Juin	1387	539	2,5
Juillet	175	65	2,6
Août	642	276	2,5
Septembre	1123	449	2,5
Octobre	244	491	0,49
Novembre	144	320	0,46
Décembre	—	—	—

taille sera comprise entre 37 et 39 mm. Dès le mois de mars, ces mâles de deuxième année amorcent une première vitellogénèse et dès lors ils rejoindront la catégorie des femelles. Cette inversion sexuelle qui se fait au cours du mois d'avril a pour effet de diminuer brusquement le nombre de mâles présents dans la population et d'augmenter le nombre de femelles. Ces mâles seront remplacés par les jeunes animaux nés au cours de l'été précédent (mâles de première année), d'où un déplacement de la taille modale des mâles qui diminue à partir du mois de mars (fig. 2).

Les nouvelles femelles (individus de deuxième année) s'ajoutent aux femelles de 3^e année dont la taille, au cours de l'hiver, a atteint 46 à 48 mm. La taille de plus grande fréquence des individus femelles se trouve alors déplacée vers une classe de taille inférieure (37-39 mm) correspondant à celle des anciens mâles (fig. 2). Ces animaux se reproduisent pendant tout l'été et une partie d'entre eux, peut-être la majorité, meurent à la fin de cette période de reproduction ; ceci explique qu'à partir d'octobre le sex-ratio diminue. Ce sex-ratio sera à nouveau égal lorsque le nouveau contingent d'animaux nés au cours de l'été sera en phase mâle.

Les faits que nous venons d'exposer, concernant les *Lysmata* récoltés à Banyuls correspondent pour l'essentiel au schéma donné par DOHRN en 1950.

Quelques remarques cependant s'imposent : si dans la majorité des cas l'inversion sexuelle se situe au cours de la deuxième année de vie il y a cependant de nombreuses exceptions. Chaque été, nous

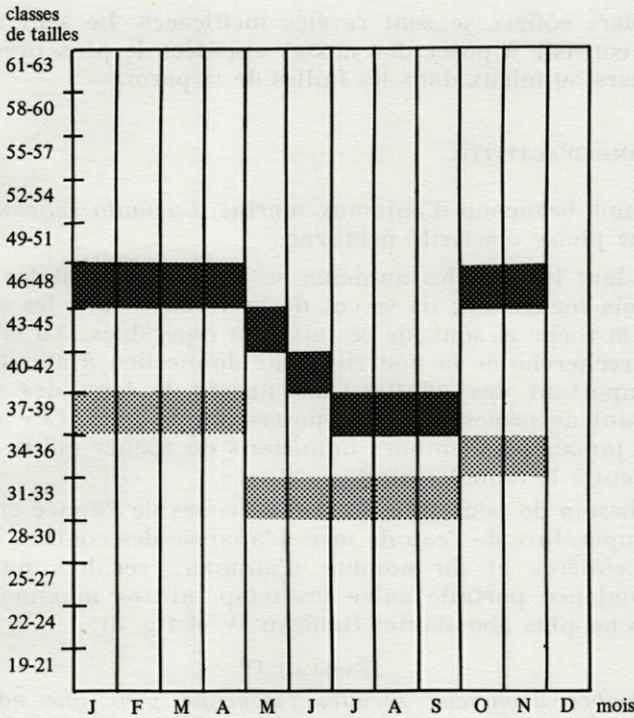


FIG. 2. — *Lysmata seticaudata* Risso. Déplacement de la taille de plus grande fréquence des mâles (▨) et des femelles (■).

trouvons de façon constante un certain nombre de femelles dont la taille est inférieure à la taille de plus grande fréquence des mâles. Chez ces femelles l'inversion du sexe a certainement lieu au cours de la première année, peut-être même ces animaux n'effectuent jamais de spermatogénèse. A l'opposé toutes les populations étudiées comportent des mâles de grande taille (46 à 48 mm) ; ces animaux sont des mâles de troisième année chez lesquels il n'y a pas eu d'inversion sexuelle.

L'analyse des récoltes nous apporte également des renseignements concernant l'habitat et l'activité de *Lysmata seticaudata* dans son milieu naturel.

1) L'HABITAT.

La localisation des adultes est inféodée aux fonds rocheux. Dans la région de Banyuls, des traits de guanguï effectués de nuit sur

les herbiers côtiers se sont révélés inefficaces. Le seul moyen de capture consiste à poser des nasses appâtées le plus près possible des rochers ou mieux dans les failles de la paroi.

2) RYTHME D'ACTIVITÉ.

Comme beaucoup d'animaux marins, *Lyсмata seticaudata* présente une phase d'activité nocturne.

Pendant le jour, les animaux se tiennent immobiles, agrippés aux parois rocheuses ; ils vivent de préférence dans les anfractuosités de la roche et sont, de ce fait, peu repérables. Au cours de la nuit, la recherche de la nourriture ne donne lieu à aucun déplacement important des adultes : ils nagent le long des roches se nourrissant de proies inertes déposées sur le fond. Ces adultes ne quittent jamais les alentours immédiats du rocher qu'ils regagnent rapidement à la moindre alerte.

Le besoin de nourriture évolue au cours de l'année en fonction de la température de l'eau de mer. L'analyse des courbes de températures côtières et du nombre d'animaux récoltés montre une correspondance parfaite entre les températures maximales et les captures les plus abondantes (tableau IV et fig. 3).

TABLEAU IV

Nombre d'animaux récoltés (moyenne pour une nasse) et température de l'eau de mer au cours de l'année 1968

Mois	Température côtière	Nombre d'animaux récoltés
Janvier	12	4
Février	11	4
Mars	11,1	6
Avril	13,3	8
Mai	14,8	10
Juin	18	125
Juillet	19	154
Août	20	170
Septembre	20	214
Octobre	18,5	173
	17	
Novembre	15,4	147
Décembre	14,7	30

Nous pouvons penser que le refroidissement de l'eau entraîne une diminution du métabolisme ; de ce fait, les animaux ne sont plus attirés par l'aliment contenu dans les nasses. Au laboratoire nous constatons effectivement qu'au cours des mois d'hiver (janvier,

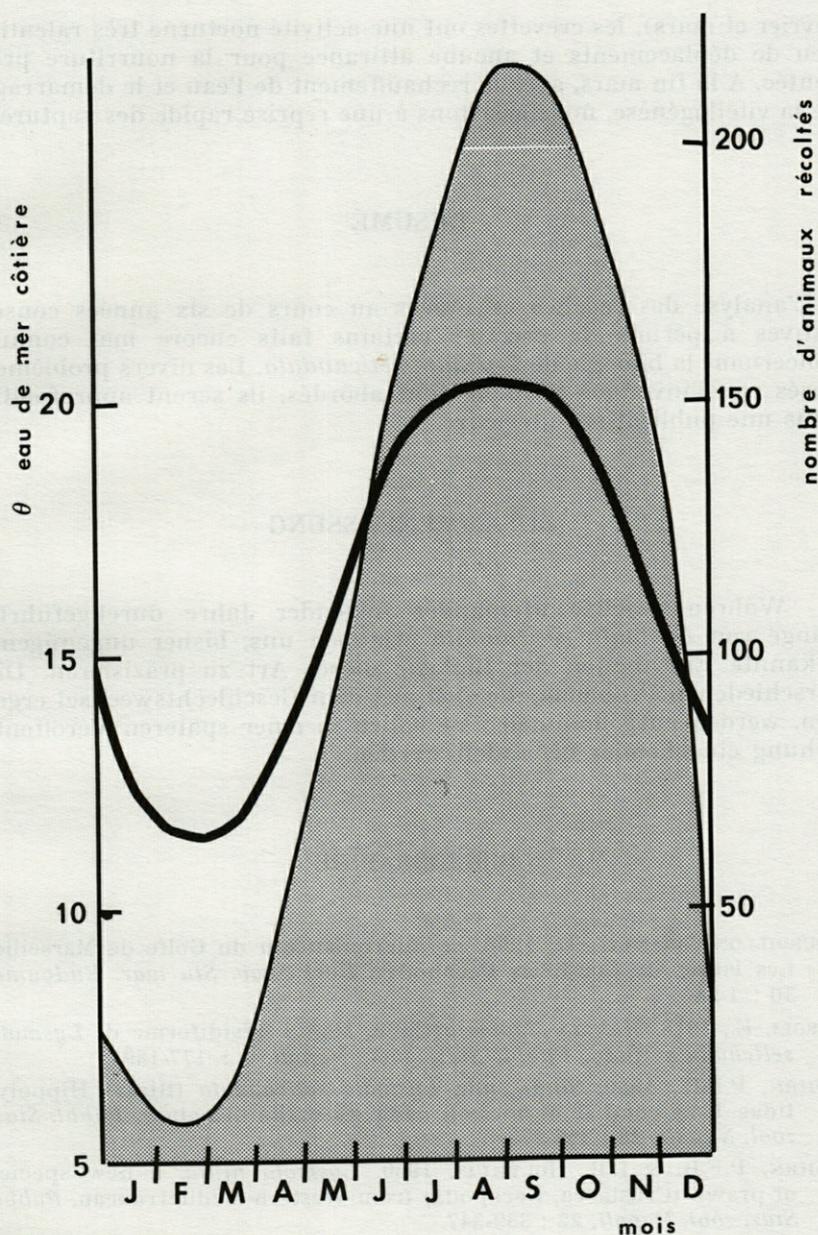


FIG. 3. — Comparaison entre les courbes représentatives, A : des récoltes de *Lysmata seticaudata* dans la baie de Banyuls (nombre moyen d'individus capturés en une nuit à l'aide d'une nasse tout au long de l'année 1968) ; B : des variations de températures côtières au cours de cette même année.

février et mars), les crevettes ont une activité nocturne très ralentie, peu de déplacements et aucune attirance pour la nourriture présentée. A la fin mars, avec le réchauffement de l'eau et le démarrage de la vitellogénèse, nous assistons à une reprise rapide des captures.

RÉSUMÉ

L'analyse des récoltes effectuées au cours de six années consécutives a permis de préciser certains faits encore mal connus concernant la biologie de *Lysmata seticaudata*. Les divers problèmes posés par l'inversion sexuelle sont abordés, ils seront approfondis dans une publication ultérieure.

ZUSAMMENFASSUNG

Während sechs aufeinander folgender Jahre durchgeführte Fänge von *Lysmata seticaudata* erlauben uns, bisher ungenügend bekannte Eigenheiten der Biologie dieser Art zu präzisieren. Die verschiedenen Probleme, die sich aus dem Geschlechtswechsel ergeben, werden aufgenommen ; sie sollen in einer späteren Veröffentlichung eingehender behandelt werden.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURDILLON-CASANOVA, L., 1960. Le microplancton du Golfe de Marseille. Les larves de Crustacés Décapodes. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **30** : 1-286.
- CAROLI, E., 1918. *Miersia clavigera* Chun, stadio misidiforme di *Lysmata seticaudata* Risso. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **2** : 177-189.
- DOHRN, P.F.R., 1950. Studi sulla *Lysmata seticaudata* (Risso) Hippolytidae. I. Le condizioni normali della sessualità in natura. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **22** : 257-272.
- DOHRN, P.F.R. & L.B. HOLTHUIS, 1950. *Lysmata nilita*, a new species of prawn (Crustacea, Decapoda) from Western Mediterranean. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **22** : 339-347.
- ZARIQUIEZ ALVAREZ, R., 1968. Crustaceos Decapodos Ibericos. *Investigaciones pesp.*, **32** : 1-150.

Reçu le 17 octobre 1974.

**CYCLE BIOLOGIQUE
DE *LYSMATA SETICAUDATA* RISSO
(CRUSTACÉ, DÉCAPODE)**

II. — SEXUALITÉ ET REPRODUCTION

par Yvonne COUTURIER-BHAUD

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

Lysmata seticaudata is a prawn with a functional proterandric hermaphroditism. It is first a male, then a female, with a short intersexual phase.

The time of reproduction depends on the size of the animals, it starts earlier in the females of large size.

The moment of the sex reversal also depends on the size of the animals, it starts in early April in the large males and continues until August.

INTRODUCTION

Lysmata seticaudata est un animal qui présente un hermaphroditisme protérandrique fonctionnel. D'abord mâle puis femelle, cet animal passe par une phase intersexuée de courte durée.

Les travaux concernant la sexualité et la reproduction de *Lysmata seticaudata* sont nombreux : SPITCHAKOFF (1912), NOUVEL (1940), DOHRN (1950), DOHRN et HOLTHUIS (1950), CARLISLE (1953), CHARNIAUX-COTTON (1958, 1959, 1960 a et b), CHARNIAUX-COTTON et TOUIR (1973). Dans ces travaux, les auteurs envisagent essentiellement le déterminisme de l'inversion sexuelle ; seul DOHRN (1950)

décrit « les conditions normales de la sexualité dans la nature », mais ses observations relatives à l'inversion du sexe sont incomplètes.

I. — PHASES SEXUELLES MALE ET FEMELLE

1) PHASE SEXUELLE MÂLE.

Les caractères sexuels secondaires de la phase mâle ont été définis par NOUVEL (1940), DOHRN (1950), CHARNIAUX-COTTON (1960). Parmi tous les caractères propres à ce sexe, « l'appendix masculina » au niveau de la seconde paire de pléopodes et les deux épines sternales sur chaque segment abdominal, sont les plus simples à repérer.

2) PHASE SEXUELLE FEMELLE.

Le début de la vitellogenèse semble lié à la température de l'eau de mer ; à Banyuls, les premières femelles ayant un ovaire bien développé apparaissent dans les récoltes à la fin du mois de mars, lorsque la température de l'eau de mer atteint environ 12°C. Les années de forte tramontane, l'allongement de la saison froide retarde le début de la reproduction : ainsi en 1973, les premières femelles grainées ont été capturées au mois de mai soit un mois plus tard que les années précédentes (Tableau I). Ces femelles

TABLEAU I
*Température de l'eau de mer côtière à Banyuls au cours de 6 années
(profondeur 5 m)
période du début de la vitellogenèse*

Année	Mars		Avril		Mai		Juin	
	1 - 15	16 - 31	1 - 15	16 - 30	1 - 15	16 - 31	1 - 15	16 - 30
1968	10,2	12,1	13	13,7	14,8		18,2	18,2
1969	10,8	11,2	12,8	14,4	17,4	17	14,4	20,6
1970	10,3	11,9	12,2	13,8	15,8	16,4	18,7	21,4
1971	9,6	13,4	12,3	14,5	15,6	16,8	17,7	19,1
1972	11,2	13	12,9	11,5	13,8	14,7	15,9	17,6
1973	10	10,5	10,6	12	14,3	16	18,7	19,7

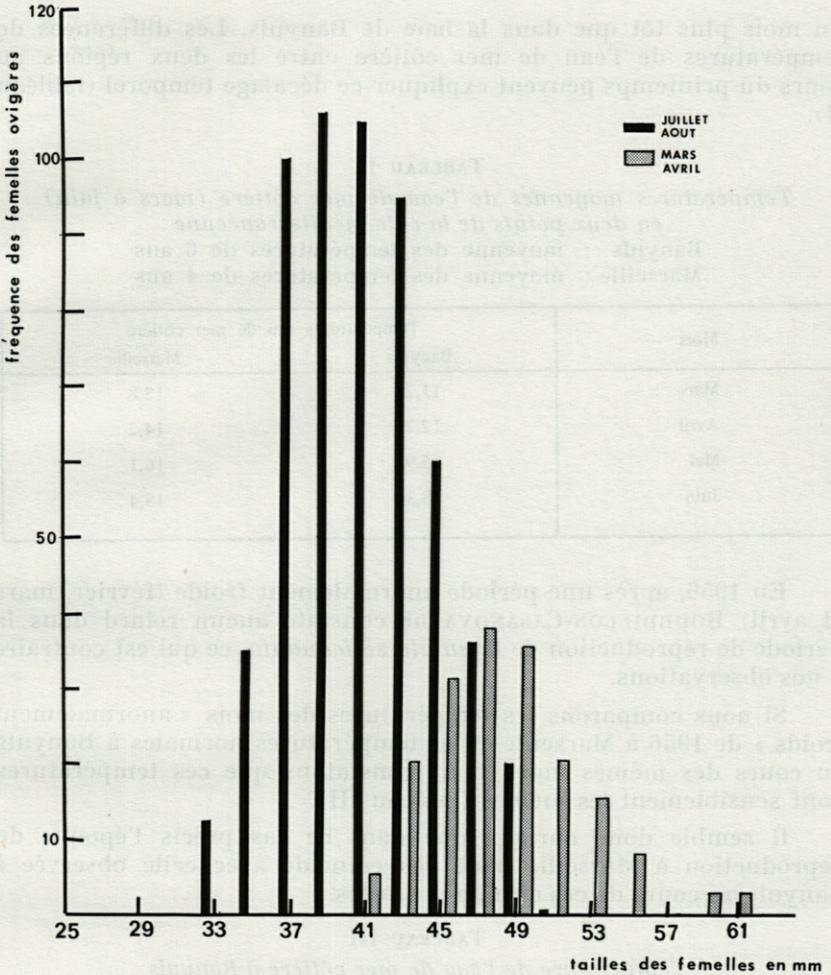


Fig. 1. — *Lysmata seticaudata*. Polygone de fréquences des femelles ovigères en fonction de la taille.

ovigères sont des individus de grande taille (sur 14 femelles ovigères récoltées au mois d'avril 1968, 12 mesuraient plus de 50 mm).

Le début de la période de reproduction se situe en mai pour les animaux de taille moyenne (42-45 mm) et en juin toutes les femelles sont ovigères (fig. 1). Des faits analogues ont été observés par DOHRN à Naples.

A Marseille BOURDILLON-CASANOVA (1960) récolte les premières larves de *Lysmata seticaudata* à partir du mois d'avril, c'est-à-dire

un mois plus tôt que dans la baie de Banyuls. Les différences de températures de l'eau de mer côtière entre les deux régions au cours du printemps peuvent expliquer ce décalage temporel (tableau II).

TABLEAU II
Températures moyennes de l'eau de mer côtière (mars à juin)
en deux points de la côte méditerranéenne
 Banyuls : moyenne des températures de 6 ans
 Marseille : moyenne des températures de 4 ans

Mois	Températures eau de mer côtière	
	Banyuls	Marseille
Mars	11,2	12,8
Avril	12,7	14,2
Mai	15,9	16,1
Juin	18,3	18,4

En 1956, après une période anormalement froide (février, mars et avril) BOURDILLON-CASANOVA ne constate aucun retard dans la période de reproduction de *Lysmata seticaudata*, ce qui est contraire à nos observations.

Si nous comparons les températures des mois « anormalement froids » de 1956 à Marseille et les températures normales à Banyuls au cours des mêmes mois, nous constatons que ces températures sont sensiblement les mêmes (tableau III).

Il semble donc curieux que dans ce cas précis l'époque de reproduction à Marseille n'ait pas coïncidé avec celle observée à Banyuls au cours de ces dernières années.

TABLEAU III
Température de l'eau de mer côtière à Banyuls
moyenne portant sur 6 années et à Marseille (hiver et printemps 1956)

Mois	Températures côtières	
	Banyuls (1968 à 1973)	Marseille (1956)
Mars	11,2	11,2
Avril	12,7	12,6
Mai	15,9	15,6
Juin	18,3	15,8

La durée du développement embryonnaire au mois de juin est d'environ 15 jours. Pendant la période d'incubation des œufs, une nouvelle ovogenèse se développe au niveau de la gonade. Dans les 24 heures suivant l'éclosion des larves, la femelle mue et l'exuviation est suivie d'une nouvelle ponte. Le nombre d'œufs est très important; DOHRN dénombre de 150 à 500 œufs; chez les femelles récoltées à Banyuls, il est toujours largement supérieur à mille au moins pour les premières générations d'ovules.

II. — L'INVERSION SEXUELLE

1) OBSERVATION DES RÉCOLTES.

Parmi les animaux capturés à partir de la fin mai, on remarque que beaucoup de mâles de grande taille présentent à la fois les caractères secondaires propres à leur sexe et un début de vitellogenèse.

Si l'on porte sur un graphique les classes de tailles communes aux mâles et aux femelles tout au long de l'année, on constate qu'à partir du mois d'avril tous les mâles dont la taille est comprise entre 37 et 48 mm se sont féminisés, ce qui a pour conséquence de diminuer la taille modale des individus des deux sexes, ainsi que d'augmenter brutalement le nombre des femelles par rapport aux mâles (sex-ratio = 2,5) (fig. 2).

Jusqu'au mois d'août, nous pouvons observer le démarrage de la vitellogenèse chez des individus mâles : de mai à août la taille des mâles intéressés par cette inversion sexuelle se situe entre 25 et 39 mm, c'est l'époque de l'année au cours de laquelle nous trouvons des femelles de très petite taille. A Naples, DOHRN (1950) signale la période de l'inversion sexuelle pour les mâles de grande taille (mars, avril), mais ne parle pas de l'inversion sexuelle des mâles de petite taille.

2) DÉTERMINISME DE L'INVERSION SEXUELLE.

Le passage de la phase mâle à la phase femelle correspond à la dégénérescence de la glande androgène. La disparition des caractères externes mâles se fait généralement en une seule mue bien que les épines sternales soient souvent réduites dès la mue précédant celle de l'inversion sexuelle (NOUVEL, 1940 ; CHARNIAUX-COTTON, 1960).

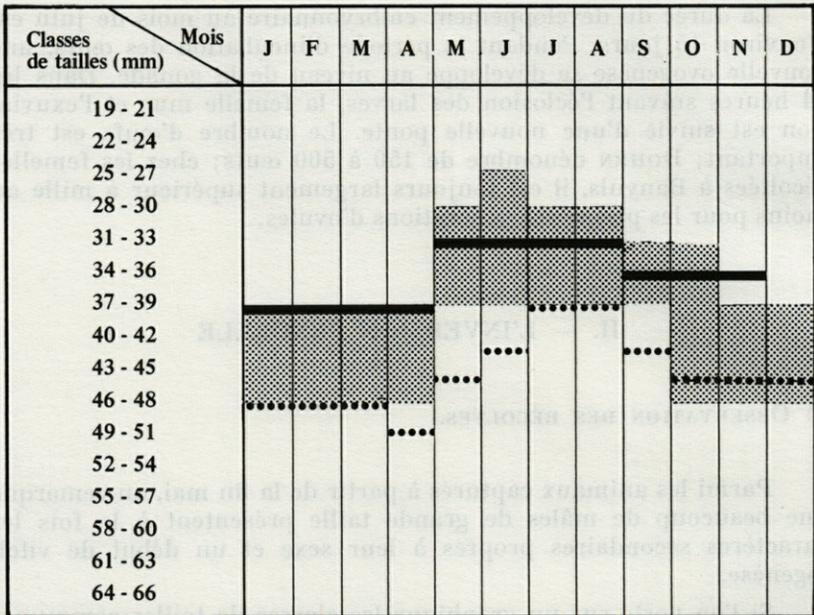


FIG. 2. — *Lyasmata seticaudata*. Chevauchement des classes de tailles des mâles et des femelles au cours de l'année. ●●●●● : taille de plus grande fréquence des femelles ; — : taille de plus grande fréquence des mâles.

La destruction de « l'appendix masculina » s'effectue par pycnose des cellules épithéliales au début du stade D de la dernière intermue de la phase mâle. NOUVEL pense que la dégénérescence des caractères sexuels mâles correspond à l'achèvement de la première ovogenèse ; CHARNIAUX-COTTON montre qu'il n'en est pas toujours ainsi et analyse les différents cas pouvant se présenter (CHARNIAUX-COTTON, 1960).

RÉSUMÉ

Lyasmata seticaudata est une crevette à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel. D'abord mâle, puis femelle, cet animal passe par une phase intersexuée de courte durée.

La période de reproduction est fonction de la taille des animaux, elle commence plus précocement chez les femelles de grande taille.

L'époque de l'inversion sexuelle dépend également de la taille des animaux; elle débute au mois d'avril chez les mâles de grande taille et se poursuit jusqu'au mois d'août.

ZUSAMMENFASSUNG

Lysmata seticaudata ist eine Garnele mit funktionell protérandrischem Hermaphroditismus. Nach der männlichen Phase gehen die Tiere über eine kurze Zwischenphase zur weiblichen Phase über.

Die Fortpflanzungsperiode hängt von der Grösse der Tiere ab; sie setzt bei grossen Weibchen früher ein.

Das Einsetzen der Geschlechtsumwandlung hängt ebenfalls von der Körpergrösse ab; sie beginnt im April bei den grossen Männchen und setzt sich bis zum August fort.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURDILLON-CASANOVA, L., 1960. Le microplancton du golfe de Marseille. Les larves de Crustacés Décapodes. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **30** : 1-286.
- CARLISLE, D.B., 1953. Studies on *Lysmata seticaudata* Risso. V. The ovarian inhibiting hormone and the hormonal inhibition of sex-reversal. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **24** : 355-372.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1958. La glande androgène de quelques Crustacés décapodes et particulièrement de *Lysmata seticaudata*, espèce à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **246** (19) : 2814-2817.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1959. Masculinisation des femelles de la crevette à hermaphrodisme protérandrique *Lysmata seticaudata* par greffe de glande androgène. Interprétation de l'hermaphrodisme chez plusieurs décapodes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **249** (16) : 1580.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1960 a. Physiologie de l'inversion sexuelle chez la crevette à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel *Lysmata seticaudata*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **250** (24) : 4046-4048.
- CHARNIAUX-COTTON, H., 1960 b. Physiologie de la gonade de *Lysmata seticaudata* (crevette à hermaphrodisme protérandrique) chez les individus normaux et les femelles masculinisées. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **252** (1) : 199-201.

- CHARNIAUX-COTTON, H. & A. TOUIR, 1973. Contrôle de la prévitellogénèse et de la vitellogénèse chez la crevette hermaphrodite *Lysmata seticaudata* Risso. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **276** (19) : 2717-2720.
- DOHRN, P.F.R., 1950. Studi sulla *Lysmata seticaudata* (Risso) Hippolytidae. I. Le condizioni normali della sessualità in natura. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **22** : 257-272.
- DOHRN, P.F.R. & L.B. HOLTHUIS, 1950. *Lysmata nilita*, a new species of prawn (Crustacea, Decapoda) from the Western Mediterranean. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **22** : 339-347.
- NOUVEL, L., 1940. Observations sur la biologie de *Lysmata seticaudata* Risso. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **210** (7) : 266-269.
- SPITCHAKOFF, T., 1912. *Lysmata seticaudata* Risso als Beispiel eines echten Hermaphroditismus bei den Dekapoden. *Z. wiss. Zool.*, **100** : 190-209.

Reçu le 17 octobre 1974.

CYCLE BIOLOGIQUE
DE *LYSMATA SETICAUDATA* RISSO
(CRUSTACÉ, DÉCAPODE)

III. — ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

par Yvonne COUTURIER-BHAUD
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The rearing in the laboratory of all the larval stages of *Lysmata seticaudata* has been realized for the first time; it allowed to determine the main characteristics of the larval development: mean duration of each stage and of the complete larval development, rate of larval mortality, number of moultings for each stage, etc... The rearing conditions have constantly been improved, but they still are not perfect as they do not allow the metamorphosis of the animals. These results are complemented by field observations.

Jusqu'à présent les travaux relatifs au développement larvaire de *Lysmata seticaudata* étaient basés sur l'observation de quelques spécimens récoltés dans le plancton.

CHUN (1887) décrivit sous le nom de *Miersia clavigera* un petit Décapode qu'il attribua à la famille des Hoplophoridae.

BROOKS (1889), BROOKS et HERRICK (1892) récoltèrent à Beaufort un individu semblable à celui décrit par CHUN mais ces auteurs l'identifièrent au stade mysidiforme de *Stenopus hispidus*.

ORTMANN (1893) remarqua que la larve étudiée par BROOKS montrait beaucoup de points communs avec celle décrite par BATE (1888) sous le nom d'*Eretmocariss*.

LO BIANCO (1902) fit de cette mysis un stade larvaire d'une espèce nouvelle de Merhippolyte dont il précisa en 1909 le genre et l'espèce: *Ligur edwardsii*.

C'est CAROLI (1918) qui le premier reconnut dans cette mysis le dernier stade larvaire de *Lysmata seticaudata* après avoir obtenu à partir de ce stade le développement post-larvaire complet.

L'étude morphologique des stades larvaires a été faite par CAROLI (1918), KURIAN (1956) et BOURDILLON-CASANOVA (1960). La description des stades est quelque peu différente d'un auteur à l'autre, pour des raisons que nous essaierons d'analyser au cours de ce travail. Il convient toutefois de noter que la première cause d'erreur, la plus grave, est celle qui résulte de l'étude de stades larvaires appartenant à différentes espèces de *Lysmata*. Pour supprimer cette cause d'erreur, il est nécessaire de réaliser le développement complet de l'espèce étudiée au laboratoire, de l'éclosion jusqu'au stade adulte.

L'ensemble des travaux cités permet de schématiser le développement post-embryonnaire de *Lysmata seticaudata* de la façon suivante :

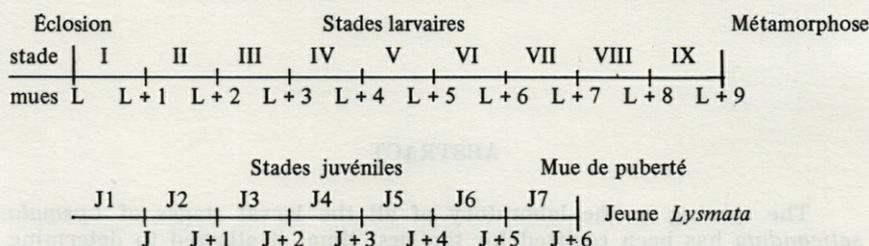


Fig. 1. — *Lysmata seticaudata*, schéma du développement larvaire et post-larvaire.

I. — ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE AU LABORATOIRE

1) TECHNIQUE D'ÉLEVAGE.

Les femelles ovigères, récoltées à partir de la mi-mai sont maintenues en eau courante jusqu'au terme du développement embryonnaire. Dès l'éclosion, les larves sont réparties, par nombre de dix, dans de petits cristallisoirs de 8 cm de diamètre; ces récipients sont conservés dans une chambre à température constante (20 °C). L'eau de mer utilisée, prélevée à la côte sur l'aire de ponte des adultes (REGNAULT, 1969) est filtrée (filtres Whatmann G 5) puis stérilisée aux rayons ultra-violet (48 heures). Des nauplii d'*Artemia salina* servent de nourriture à tous les stades larvaires de *L. seticaudata*. La nourriture, renouvelée chaque

jour en même temps que l'eau, est offerte en permanence et en abondance, ce qui supprime totalement le cannibalisme.

Bien que cette technique d'élevage ait permis l'obtention de tous les stades larvaires dans des conditions satisfaisantes (développement rapide et faible mortalité), les larves de stade IX ont été incapables de se métamorphoser. Nous essaierons, à la fin de cette étude, d'expliquer les causes possibles d'un tel échec.

2) TABLES DE VIE.

Durée moyenne du développement larvaire.

Dans les conditions optimales les larves de stade IX apparaissent dans les élevages à partir de la sixième semaine. Le tableau I donne les résultats d'un développement post-embryonnaire réalisé au laboratoire pendant l'été 1972. Les résultats exposés concernent uniquement les six premières semaines de cet élevage, en effet, au-delà de cette période des faits anormaux se sont produits. Comme nous l'avons déjà signalé, les larves de stade IX n'ont pu se métamorphoser ce qui a provoqué un allongement artificiel du dernier stade conduisant à la mort progressive de toutes les mysis.

Durée moyenne de chaque stade larvaire.

Bien qu'étant placées dans des conditions définies et identiques, toutes les larves ne se développent pas au même rythme ; chaque stade larvaire s'étend sur un nombre plus ou moins grand de jours selon les individus (tableau II). Il est à noter également que ces différences ont tendance à s'accroître au cours du développement ; elles sont beaucoup plus importantes chez les larves âgées que chez les animaux de premiers stades.

Mortalité au cours du développement post-embryonnaire.

Le taux de mortalité pour toute la durée de l'élevage est de 20 % environ.

La figure 2 représente le taux de mortalité pendant les 47 jours d'élevage pris en considération. La lecture de ce graphique permet de distinguer trois phases :

— Première phase (du premier au treizième jour suivant l'éclosion).

De l'éclosion au début du stade V, le pourcentage de mortalité est très faible, il ne dépasse pas 1 %.

TABLEAU I
Lysmata seticaudata
 Durée du développement larvaire au laboratoire
 (temps mesuré en jours)

Dates Ecllosion le 29.6.72	Nbre de jours	Nombre d'individus à chaque stade larvaire									Nombre total de larves
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
29.6.72	1	500									500
30.6.72	2	500	0								500
1.7.72	3	482	17								499
2.7.72	4	6	493	0							499
3.7.72	5	0	495	4							499
4.7.72	6		297	202							499
5.7.72	7		267	232							499
6.7.72	8		243	256	0						499
7.7.72	9		199	294	6						499
8.7.72	10		0	489	10						499
9.7.72	11			472	26						498
10.7.72	12			199	299						498
11.7.72	13			38	457	0					495
12.7.72	14			23	464	1					488
13.7.72	15			14	437	21					472
14.7.72	16			0	403	50					453
15.7.72	17				312	118					430
16.7.72	18				110	318					428
17.7.72	19				78	342	0				420
18.7.72	20				32	378	2				412
19.7.72	21				25	355	32				410
20.7.72	22				5	297	81				383
21.7.72	23				0	155	224				379
22.7.72	24					98	269				367
23.7.72	25					83	240				323
24.7.72	26					24	290	0			314
25.7.72	27					0	295	19			313
26.7.72	28						260	52			312
27.7.72	29						180	130			310
28.7.72	30						113	197			310
29.7.72	31						86	224			310
30.7.72	32						22	288			310
31.7.72	33						9	299			308
1.8.72	34						2	303			305
2.8.72	35						0	303	0		303
3.8.72	36							299	3		302
4.8.72	37							227	75		302
5.8.72	38							120	182		302
6.8.72	39							73	229		302
7.8.72	40							56	245		301
8.8.72	41							37	264		301
9.8.72	42							12	289	0	301
10.8.72	43							3	296	2	301
11.8.72	44							0	261	40	301
12.8.72	45								223	78	301
13.8.72	46								160	120	298
14.8.72	47								170	128	298

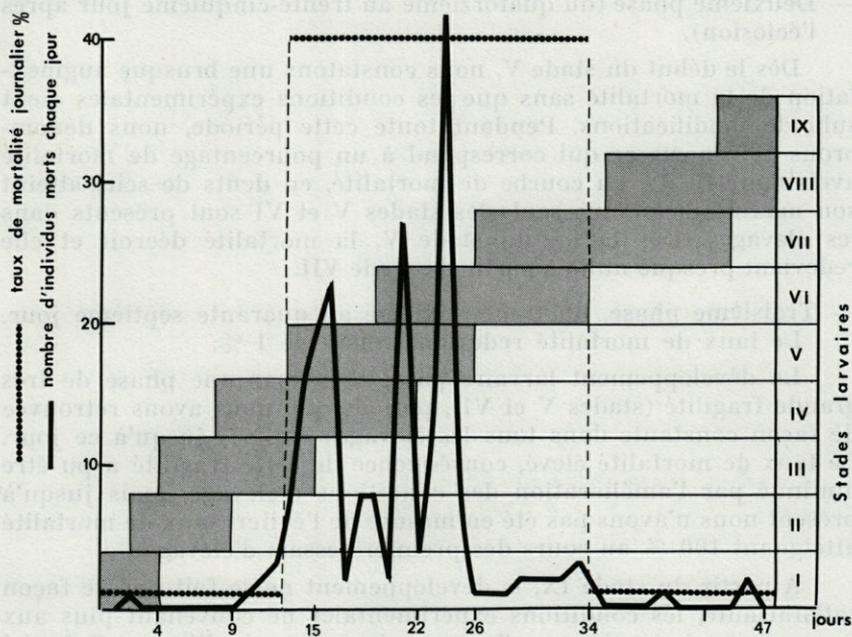


FIG. 2. — Développement larvaire de *Lysmata seticaudata*. Evolution de la mortalité (nombre d'animaux morts et pourcentage de mortalité ●●●●●) au cours du développement larvaire.

TABLEAU II

Développement larvaire de *Lysmata seticaudata*
 Durée de chaque stade larvaire (temps mesuré en jours)

Stades	Durée des différents stades larvaires en jours		
	Durée minimum	Durée maximum	Durée moyenne
I	2	4	3
II	3	7	4
III	4	11	8
IV	4	14	10
V	6	13	10
VI	7	15	11
VII	9	17	12

— Deuxième phase (du quatorzième au trente-cinquième jour après l'éclosion).

Dès le début du stade V, nous constatons une brusque augmentation de la mortalité sans que les conditions expérimentales aient subi de modifications. Pendant toute cette période, nous dénombrons 192 morts ce qui correspond à un pourcentage de mortalité avoisinant 40 %. La courbe de mortalité, en dents de scie, atteint son maximum lorsque seuls les stades V et VI sont présents dans les élevages. Dès la fin du stade V, la mortalité décroît et elle redevient presque nulle à partir du stade VII.

— Troisième phase, du trente sixième au quarante septième jour. Le taux de mortalité redevient voisin de 1 %.

Le développement larvaire passe donc par une phase de très grande fragilité (stades V et VI), période que nous avons retrouvée de façon constante dans tous les élevages réalisés jusqu'à ce jour. Le taux de mortalité élevé, conséquence de cette fragilité a pu être diminué par l'amélioration des conditions d'élevage, mais jusqu'à présent nous n'avons pas été en mesure de l'éviter (taux de mortalité atteignant 100 % au cours des premiers essais d'élevage).

A partir du stade IX, le développement ne se fait pas de façon satisfaisante, les conditions expérimentales ne convenant plus aux larves âgées. Les animaux effectuent des mues régulières et finissent par mourir sans se métamorphoser. Plusieurs hypothèses seront envisagées pour tenter d'expliquer cet arrêt du développement.

Taille des individus des différents stades larvaires.

— Technique d'étude.

La taille des animaux est mesurée de la pointe du rostre à l'extrémité du telson. Cette mesure est réalisée à l'aide d'un micromètre oculaire; la précision de la lecture ne peut être supérieure à 1/10^e de mm en raison de la mobilité des animaux observés. Afin de limiter les déplacements, les larves sont déposées dans un petit récipient à fond plat de un centimètre de diamètre (manchon de verre de 5 mm de hauteur, collé sur une lame pour préparation histologique).

— Résultats.

Il convient de noter que ces mesures ont été faites sur des animaux présentant les caractères types de chaque stade (caractères donnés par BOURDILLON-CASANOVA, 1960), donc seulement une fraction de la population en élevage. Dans ces conditions, les larves obtenues au laboratoire sont de tailles tout à fait comparables à celles des individus capturés en mer par BOURDILLON-CASANOVA.

TABLEAU III
Lysmata seticaudata
 Tailles des individus aux différents stades larvaires

Stades larvaires	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Tailles en mm	2,5	3,2	3,6	3,8	4,1	5	6	7	8

II. — QUELQUES DONNÉES SUR LA BIOLOGIE DES LARVES DANS LEUR MILIEU NATUREL

La majorité des larves dont nous avons suivi le développement est composée d'individus éclos au laboratoire ; cependant, nous avons également élevé des animaux récoltés en mer.

Les pêches en mer sont effectuées à l'aide d'un filet à plancton dont le vide de maille est de 300 μ . Ces prélèvements, faits de jour et de nuit au cours de trois étés consécutifs (1970, 1971, 1972) ont permis la capture de nombreuses larves de stade I.

Le filet à plancton est tiré à partir d'une petite embarcation sur l'aire de ponte des adultes, le plus près possible des rochers. Des traits de 10 minutes ont été réalisés toutes les deux heures pendant une journée complète en juin 1972. Le nombre de larves pêchées par le filet au cours de chaque trait est consigné dans le tableau IV.

TABLEAU IV
Lysmata seticaudata
 Nombre de larves pêchées par le filet
 (trait de dix minutes toutes les deux heures)

Heures	10	12	14	16	18	20
Nombre de larves	0	0	0	0	0	0
Heures	22	24	2	4	6	8
Nombre de larves	500	>2000	6	0	0	0

La lecture de ce tableau montre clairement qu'au cours de la nuit, la remontée des larves de *L. seticaudata* dans les eaux superficielles est très limitée dans le temps. Ces résultats ont été confir-

més par des prises régulières effectuées soit de jour, soit de nuit, durant les mois de juillet et août de la même année.

L'examen de ces récoltes nous donne quelques renseignements concernant le mode de vie des larves de *L. seticaudata* dans la nature. Un fait important mérite d'être signalé : toutes les larves pêchées à la côte sont de stade I ; ceci laisse supposer que les animaux quittent très tôt après l'éclosion l'aire de ponte des adultes, puisque la durée moyenne du premier stade est de 48 heures. La taille des larves ainsi que leur comportement en élevage ne permettent pas d'envisager une migration active lointaine, mais plutôt un entraînement par les courants.

DOHRN (1950) signale la présence des derniers stades larvaires de *Lysmata seticaudata* dans le plancton profond (150 m) de la baie de Naples. BOURDILLON-CASANOVA (1960) localise tous les stades larvaires de cette même espèce entre 27 et 30 m de profondeur dans le golfe de Marseille. A Banyuls, THIRIOT (1970) récolte des larves de *Lysmata* au large de Béar sur des fonds de 60 m, mais cet auteur ne précise pas le stade des spécimens capturés. Pour notre part, les seules larves du genre *Lysmata* récoltées en dehors de la baie de Banyuls n'appartiennent pas à l'espèce *seticaudata*, elles en diffèrent notamment par la livrée chromatique.

Les larves de stade I sont nombreuses dans les pêches entre 22 et 24 heures. L'observation du comportement des animaux en élevage permet d'expliquer cette abondance au cours de la nuit ; d'une part les larves comme les adultes, présentent une phase d'activité nocturne très nette avec recherche de nourriture ce qui pour la plupart des espèces planctoniques s'accompagne d'une migration verticale en direction de la surface ; d'autre part, au laboratoire, presque toutes les éclosions ont lieu la nuit ; il en est probablement de même dans le milieu naturel.

DISCUSSION

L'examen des différents stades larvaires obtenus au Laboratoire met en évidence plusieurs faits importants dont certains, très controversés, nécessitent d'être discutés.

Au cours de nos élevages nous avons constaté que contrairement à ce que l'on observe de façon classique dans le développement des Brachyours, une mue n'entraînait pas obligatoirement le passage au stade larvaire suivant.

Certains auteurs tels que GURNEY (1942), BOYD et JOHNSON (1963) estiment que les mues « surnuméraires » sont uniquement

dues aux mauvaises conditions d'élevage. Au contraire, BROAD (1957) pense que de telles mues existent dans la nature bien qu'elles soient difficilement repérables dans le plancton ; ceci expliquerait toutes les formes « anormales » trouvées dans le plancton et non prises en considération par GURNEY. MAYRAT (1964) a discuté ces différents résultats et les conclusions qu'il en tire montrent qu'il faut être prudent dans ce domaine.

D'après MAYRAT, l'existence de ces stades surnuméraires permet une régulation de la taille à laquelle se fait le changement de phase lorsque le taux d'accroissement à la mue est très sensible aux facteurs externes. Elle indique l'existence d'étapes fixes dans le développement, en général des métamorphoses, où les individus redeviennent à peu près semblables entre eux. Dans les stades qui suivent la première étape (qui peut être l'éclosion), le développement des organes est surtout lié au rang de stade et plus ou moins indépendant de la taille ; mais les dernières modifications de la phase, précédant d'une intermue la métamorphose (deuxième étape), sont liées de façon plus ou moins rigoureuse à une taille donnée et ne se produisent que quand celle-ci est atteinte, éventuellement par des stades surnuméraires : ceux-ci sont particulièrement fréquents dans les élevages mais se rencontrent également dans la nature. Leur nombre va en s'accroissant avec l'âge ; le développement est rigoureusement déterminé dans les premiers temps, par contre, il est probable que les détails morphologiques apparaissant au cours de la période post-larvaire puissent rarement être rattachés à un stade de rang fixe.

Quelques observations concernant *L. seticaudata* confirment ce qui vient d'être énoncé. Les caractères morphologiques propres à chaque stade larvaire ont été déterminés sur des individus récoltés en mer. Ces caractères sont sensiblement différents d'un auteur à l'autre à partir du stade IV. Les variations sont toujours minimales (présence plus ou moins tardive d'une dent rostrale, longueur relative des rames de l'uropode, développement des pléopodes, etc.), or nous constatons au cours des élevages que l'acquisition de beaucoup de caractères ne se fait pas de façon brutale mais progressive et que certains stades semblent facultatifs (un pourcentage non négligeable de larves « sautent » certains stades à partir du stade V). Ceci nous conduit à penser que la limite entre les stades n'est pas aussi nettement définie.

Les arguments qui viennent d'être exposés ne sont pas valables pour les mues répétées que nous observons au stade IX. Ces mues qui se succèdent en moyenne tous les quatre jours peuvent se poursuivre pendant trois semaines. Aucune augmentation de taille n'est décelable, la mue est très éprouvante pour l'animal qui s'épuise petit à petit et finit toujours par mourir au cours d'une exuviation.

Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées pour tenter d'expliquer cet échec :

— Nous pouvons mettre en cause le choix de la nourriture (nauplii d'*Artemia salina*), mais des expériences réalisées par BROAD (1957) chez *Palaemonetes pugio* et chez *Palaemonetes vulgaris* et par REGNAULT (1967) chez *Hippolyte inermis*, montrent que cet aliment donne de meilleurs résultats qu'un régime exclusivement algal ou mixte. Les nauplii d'*Artemia salina* sont riches en lipides et protides nécessaires aux larves et non synthétisables par leur organisme. Il semblerait toutefois que la qualité des artemii utilisés puisse être mise en cause.

— La prolifération bactérienne étant très active à 20°, il nous a paru nécessaire d'utiliser une méthode efficace de stérilisation de l'eau de mer. Le passage aux U.V. pendant 48 heures permet d'obtenir de l'eau parfaitement stérile; cependant cette irradiation importante détruit certainement de nombreux éléments (vitamines par exemple) dont la présence est nécessaire à l'achèvement de la vie larvaire et à l'accomplissement de la métamorphose.

— L'observation des larves de stades VIII et IX montre qu'il se produit un changement dans leur comportement par rapport aux stades plus jeunes. Les animaux nagent de moins en moins sur le dos et se tiennent fréquemment sur le fond du cristalliseur, prenant appui sur la cinquième paire de péréiopodes repliée vers l'avant; ils se déplacent même sur le fond du récipient dans cette position. Cette transformation correspond peut-être au passage de la vie planctonique à la vie benthique, passage pouvant s'effectuer avant la métamorphose et entraînant généralement un changement plus ou moins important de régime alimentaire.

La recherche des conditions d'élevage favorables à l'accomplissement de la métamorphose reste la préoccupation essentielle de notre travail actuel.

RÉSUMÉ

L'élevage au laboratoire de tous les stades larvaires de *Lysmata seticaudata* a été réalisé pour la première fois; nous avons ainsi pu déterminer les principales caractéristiques du développement larvaire: durée moyenne de chaque stade et du développement larvaire complet, taux de mortalité larvaire, nombre de mues par stades, etc. Les conditions d'élevage ont été sans cesse améliorées mais elles restent encore imparfaites puisqu'elles ne permettent pas aux animaux de se métamorphoser. Ces résultats sont complétés par quelques observations faites dans le milieu naturel.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Laboraufzucht aller Larvenstadien von *Lysmata seticaudata* ist zum ersten Mal durchgeführt worden ; die Hauptmerkmale der Larvenentwicklung konnten so bestimmt werden : mittlere Dauer jedes Stadiums und der gesamten Larvenentwicklung, larvale Mortalitätsrate, Anzahl Häutungen pro Stadium, etc. Die Aufzuchtbedingungen wurden ständig verbessert ; sie sind aber noch immer ungenügend, da die Tiere nicht metamorphosieren. Die Aufzuchtergebnisse werden durch einige Feldbeobachtungen ergänzt.

BIBLIOGRAPHIE

- BATE, C., 1888. Crustacea Macrura. *Rep. Scient. Results Voyage H.M.S. Challenger*, 24.
- BOURDILLON-CASANOVA, L., 1960. Le microplancton du Golfe de Marseille. Les larves de Crustacés Décapodes. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 30 : 1-286.
- BOYD, C.M. et M.W. JOHNSON, 1963. Variations in the larval stages of a Decapod Crustacean, *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Galatheidae). *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Wood's Hole*, 124 (2) : 141-152.
- BROAD, A.C., 1957 a. Larval development of *Palaemonetes pugio* Holthuis. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Wood's Hole*, 112 : 144-161.
- BROAD, A.C., 1957 b. The relationship between diet and larval development of *Palaemonetes*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Wood's Hole*. 112 : 162-170.
- BROOKS, W.K., 1889. A preliminary abstract of researches by W.K. Brooks and F.H. Herrick on the life History of *Stenopus*. *J. Hopkins. Univ. Circ.*, 8 : 29.
- BROOKS, W.K. & F.H. HERRICK, 1892. The embryology and metamorphosis of the Macrura. *Mem. natn. Acad. Sci.*, 4 : 325.
- CAROLI, E., 1918. *Miersia clavigera* Chun stadio misidiforme di *Lysmata seticaudata* Risso. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 2 : 177-189.
- CHUN, C., 1887. Die pelagische Tierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. *Bibliothca Z. Heft*, 1 (1888).
- DOHRN, P.F.R., 1950. Studi sulla *Lysmata seticaudata* (Risso) Hippolytidae. I. Le condizioni normali della sessualità in natura. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 22 : 257-272.

- GURNEY, R., 1942. Larvae of Decapod Crustacea. Ray Society, London, 129, VIII + 306 pages (réimprimé en 1960 dans : *Historiae naturalis classica*, 8, avec la Bibliography of the larvae of Decapod Crustacea).
- KURIAN, C.V., 1956. Larvae of decapod Crustacea from the Adriatic sea. *Acta adriat.*, 6 (3) : 1-108.
- LO BIANCO, S., 1902. Le pesche pelagiche abissali eseguite dal Maia nelle vicinanze di Capri. *Mitt. Zool. Stn Neapel*, Bd 15 : 413-482.
- LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. Zool. Stn Neapel*, Bd 19 : 513-761.
- MAYRAT, A., 1964. Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les insectes). Extrait Mémoire IFAN n° 77. Réunion de spécialistes C.S.A. sur les Crustacés, Zanzibar 1964 : 502-648.
- ORTMANN, A., 1893. Decapoden und Schizopoden. *Ergebn. Plankton Exped. Humbolt Stiftung*, 2, Abth G.b.
- REGNAULT, M., 1967. Contribution à l'étude d'*Hippolyte inermis* Leach (Décapode, Natantia). Cycle biologique et mise au point des conditions d'élevage favorables à son développement larvaire. *Thèse 3^e cycle, Fac. Sci. Paris*.
- 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 (Décapode, Natantia). *Vie Milieu*, 20 (1A) : 137-152.
- THIRIOT, A., 1970. Cycle et distribution des Crustacés planctoniques de la région de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). Etude spéciale des Cladocères. *Thèse Doct. Etat, Fac. Sci. Paris*.

Reçu le 17 octobre 1974.

EARLY DEVELOPMENT OF THE ROUND HERRING *ETRUMEUS TERES* (DE KAY) FROM THE SOUTH EAST ATLANTIC

by Michael J. O'TOOLE and David P. F. KING
Sea Fisheries Branch, Cape Town, South Africa

ABSTRACT

The eggs and early larval stages of the round herring (*Etrumeus teres*) are described from the Cape Peninsula. Eggs measured from 1,32 mm to 1,47 mm in diameter. Newly hatched larvae measured between 3,85 mm and 4,50 mm. Eggs were incubated through a series of temperatures ranging from 11,0° to 20,5 °C. Hatching occurred after 135 hours at 11,0 °C and 36 hours at temperatures of 20,5 °C.

INTRODUCTION

While investigating the early life history of the pilchard *Sardinops ocellata* off the Cape Peninsula in December 1973, large numbers of unidentified clupeoid eggs at various stages of development were collected in the plankton. On hatching, they were found to be those of the round herring *Etrumeus teres* (De Kay).

The round herring, known locally in the Cape as the red-eye sardine is widely distributed throughout the world and is found along the Atlantic and Pacific coasts of America, eastern and south-western coasts of South Africa, south coast of Australia, coasts of Japan, Galapagos Islands, eastern Mediterranean and Red Sea (WHITEHEAD, 1963).

The genus *Etrumeus* has recently been revised (WHITEHEAD, 1963) and is now thought to consist of one species.

The total catch of red-eye sardine in South Africa rose from 5 000 metric tons in 1966 to approximately 26 000 tons in 1973. Consequently, the species has become one of the more important fish in Cape waters during recent years. The eggs and larvae of *E. teres* (= *E. micropus*) have been described from Japanese waters by MITO (1961), UCHIDA (1958) and from the Gulf of Mexico by HOUDE and FORE (1973). The early stages of the species from South African waters have not been described and rates of development, a common criterion required for abundance estimates of a spawning population, are unknown.

MATERIALS AND METHODS

Eggs were collected from the Sea Fisheries Branch research vessel *Benguela*, about 15 km due west of Duiker Point at 1735 hours on December 10th (Fig. 1). A plankton net of 1 metre diameter and 0,940 mm mesh size was towed at the surface. Water temperature at the time of collection was 16.5 °C.

The sample was sorted and the eggs removed by pipette and transferred to a large beaker of fresh sea water. The eggs were then separated according to their stages of development and two of each stage were placed into a series of incubator tubes containing 100 ml of sea water.

The incubator was constructed of an aluminium gradient block in which ten different temperatures ranging from 11,0° to 20,5 °C ($\pm 0,1$ °C) were maintained simultaneously. The system was based on the design of THOMAS *et al* (1963). Observation on egg development were made every 30 minutes during the early stages but thereafter were conducted at longer intervals.

MS-222 at concentrations of 1 : 20,000 was used to anaesthetize larvae for observation and measurement. Selected individuals were preserved at regular intervals to provide a series of developmental stages of eggs through to hatching.

RESULTS

DESCRIPTION OF THE EGG.

The egg is smooth, spherical, has a large lightly segmented yolk, a narrow perivitelline space (0,125 - 0,165 mm) and no oil globule. Egg diameter ranged from 1,32 to 1,47 mm with a mean of 1,37 mm for 160 eggs measured.

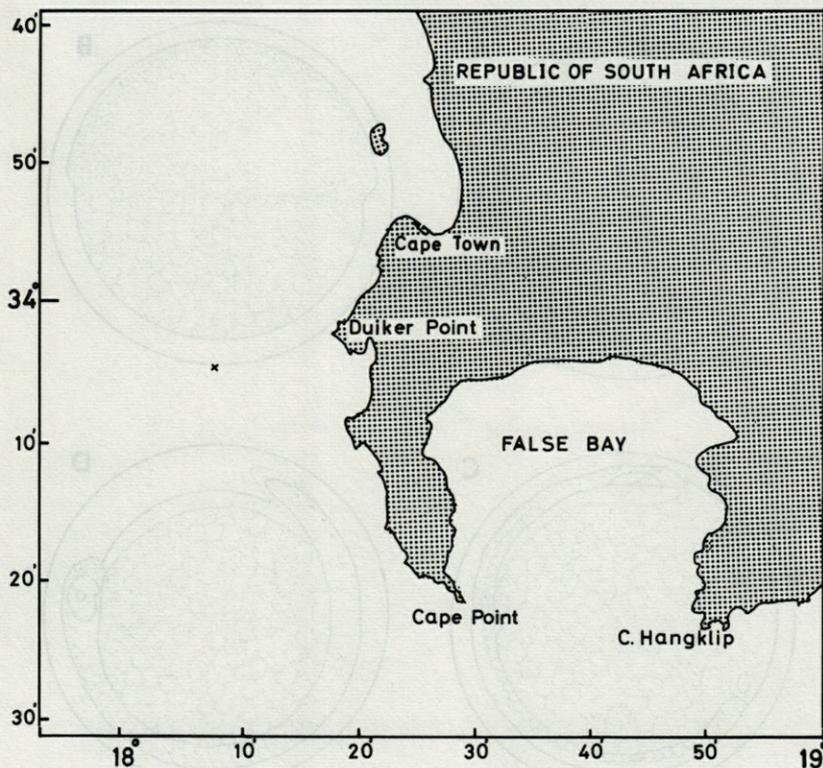


FIG. 1. — Map of the Cape Peninsula showing location where eggs were collected (x).

DEVELOPMENT OF THE EGG.

The blastodermal cap stage was the earliest developing egg collected in the plankton (fig. 2 A). Other stages including those of blastula formation (fig. 2 B), blastopore closure and tail separation were also present in the collection. MILLER (1952) working on a related clupeid *Sardinops caerulea* observed that the time from fertilization to early blastodisc formation took $5\frac{1}{2}$ hours at 16.8°C . Assuming that blastodermal cap stage eggs were 4-6 hours old, spawning would have occurred about midday.

Prior to blastopore closure (fig. 2 C), light dendritic melanophores develop on the forehead, between the optic cups and on the hind brain region. Melanophores are also present along the dorsal

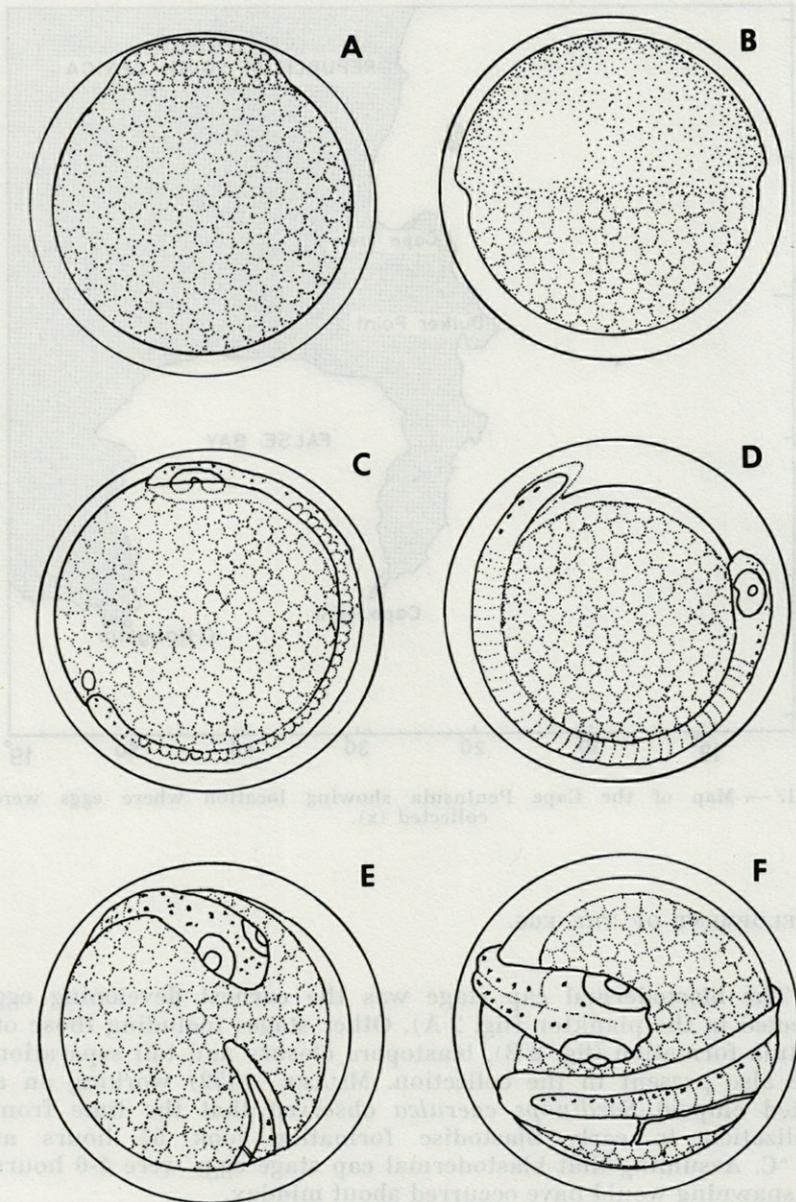


FIG. 2. — Stages in the development of round herring *Etrumeus teres* eggs. A. Blastodermal cap ; B. Blastula formation ; C. Blastopore stage ; D. Tail separation ; E. Advanced embryo ; F. Final stages of development.

surface of the embryo on each side of the notochord and extend from the hind brain to about one-third of the body length. The tail is lightly speckled with pigment spots. After the blastopore has closed the embryo lengthens and thickens. At tail separation the fin folds develop and the body somites extend to the caudal region. Melanophores on the tail are more pronounced and about 40 body myotomes can be counted (fig. 2 D). The dorsal pigmentation by this time extends almost the length of the body. As the embryo grows, the tail elongates and begins to flex around the yolk. The anus is visible as a small depression on the posterior part of the ventral fin fold (fig. 2 E). The dendritic melanophores on the dorsal surface begin to migrate ventrally in the anterior half of the body. Eggs were observed to sink to the bottom of the tubes during late development, indicating a change in specific gravity. The advanced embryo eventually ruptures the egg case by a series of rapid flexing movements and escapes head first.

DEVELOPMENT OF THE LARVA.

Live newly hatched larvae measured between 3,85 mm and 4,50 mm body length, while preserved specimens measured between 3,75 mm and 4,00 mm body length. The larvae display typical clupeoid characteristics, with a slender sparsely pigmented body and a posteriorly placed anus. The head is noticeably flexed over the yolk and the fin folds are smooth in outline (fig. 3). Pigmentation of the newly hatched larva is similar to that of the later embryonic phase and consists of a small group of melanophores on the forehead and on the interorbital and cranial regions. The line of migrating melanophores positioned along the dorsal and lateral sides of the body extends from the hind brain to about seven-eighths of the body length. The eyes are unpigmented and the mouth has not yet formed. By the time the larva is 5,00 mm long (fig. 4), half of the melanophores have migrated to the ventral surface in the anterior region and are positioned dorsal to the intestine. The mouth has formed and the jaws have become functional, but the eyes remain unpigmented. The pectoral fins have started developing and 48 to 50 body myotomes can be counted. Caudal lepidotrichia are visible on the tip of the tail. When the larvae measure between 6,00 mm and 6,50 mm b.l. (fig. 6), migration of the melanophores to the ventral surface is almost complete except for a few pigment spots between the 30th and 35th myotome. The yolk-sac is almost completely absorbed and pigmentation of the eyes commences. A conspicuous band of pigmentation appears on the lower jaws and some isolated melanophores are visible on the

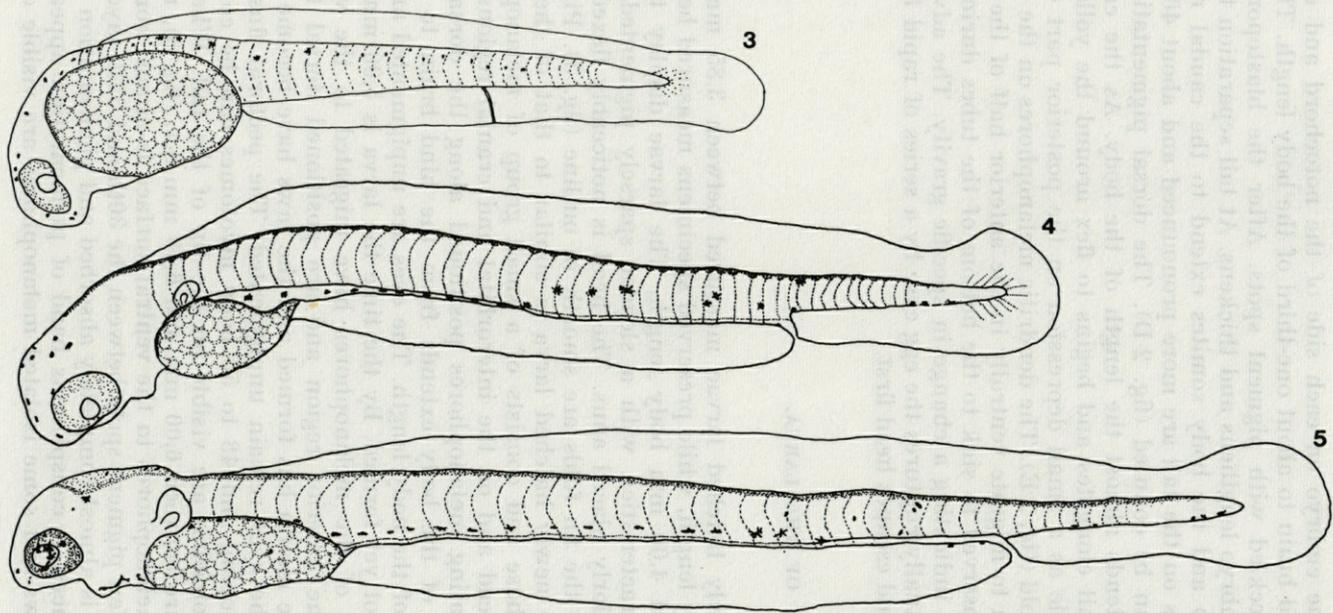


FIG. 3, 4, 5. — Yolk-sac larvae measuring 3,80 mm, 5,00 mm and 6,00 mm respectively.

yolk-sac and on the ventral fin fold between the 30th and 35th myotomes.

RATE OF DEVELOPMENT.

The duration from development to hatching decreases with increasing temperature from approximately 135 hours at 11,0°C to 36 hours at 20,5°C.

The mathematical relationship between incubation time (D) and temperature (T) is described by the regression equation $D = aT^b$ which for this experiment yields the formula $D = 21018T^{-2.1051}$. The curve derived from the formula is shown in figure 6.

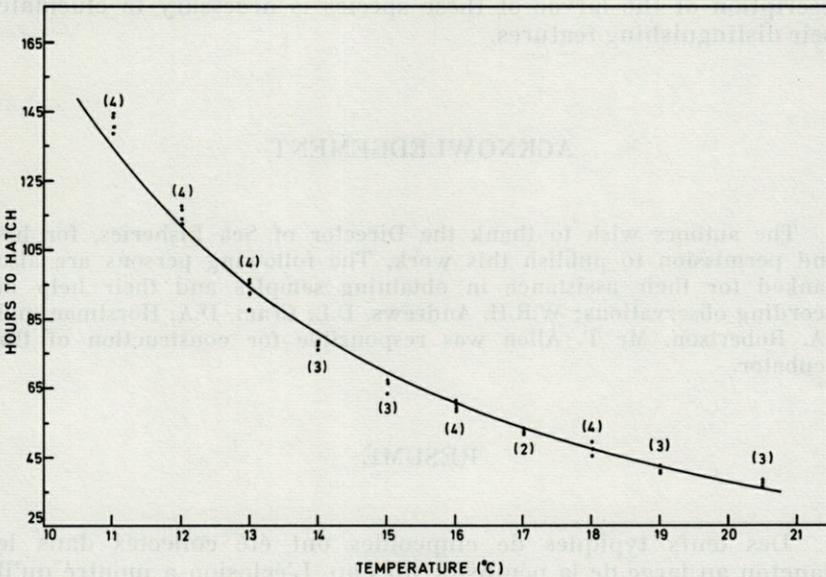


FIG. 6. — Regression curve showing influence of temperature on time of development from the blastodermal cap stage to hatching. Bracketed numerals represent the number of observations made at each temperature.

DISCUSSION

The egg and yolk-sac larva are similar to those described from Japan and the Gulf of Mexico. Pigmentation of the embryo and

newly hatched larva are practically identical. However the egg of the South African form appears to be somewhat larger than its counterparts.

The size, combined with characters such as a segmented yolk, a small perivitelline space and absence of an oil globule, serves to distinguish the eggs of *E. teres* from those of other clupeid eggs in South African waters. The eggs of the pilchard, *Sardinops ocellata*, also have a segmented yolk but their size (1,48 - 1,91 mm), the large perivitelline space and the presence of an oil globule are notable differences.

Eggs of the anchovy, *Engraulis capensis* can easily be separated by their characteristic oval shape.

The early larval stages of the round herring, however, are sometimes confused with those of pilchard and anchovy. A detailed description of the larvae of these species is necessary to elucidate their distinguishing features.

ACKNOWLEDGEMENT

The authors wish to thank the Director of Sea Fisheries, for his kind permission to publish this work. The following persons are also thanked for their assistance in obtaining samples and their help in recording observations; W.R.H. Andrews, D.L. Cram, D.A. Horstman and A.A. Robertson. Mr T. Allen was responsible for construction of the incubator.

RÉSUMÉ

Des œufs typiques de clupeoïdes ont été collectés dans le plancton au large de la péninsule du Cap. L'éclosion a montré qu'il s'agissait du hareng *Etrumeus teres* (De Kay). Le développement de l'œuf du stade blastoderme à l'éclosion, à différentes températures, est décrit.

ZUSAMMENFASSUNG

Typische Clupeoiden-Eier in Planktonproben aus der Nähe der Kap-Halbinsel wurden gesammelt. Sie konnten nach dem Schlüpfen

als Eier von *Etrumeus teres* (De Kay) bestimmt werden. Das Ei und die frühen Larvenstadien sowie deren Entwicklung unter verschiedenen Temperaturen werden beschrieben.

BIBLIOGRAPHY

- HOUDE, E.D. and P.L. FORE, 1973. Guide to identity of eggs and larvae of some Gulf of Mexico fishes. Leaflet. Ser. 4, Fla. Dep. nat. Resources mar. Res. Lab. Part I (23) : 14 p.
- MILLER, D.J., 1952. Development through the prolarval stage of artificially fertilized eggs of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). Calif. Fish Game, 38 (4) : 587-595.
- MITO, S., 1961. Pelagic fish eggs from Japanese waters. — 1. Clupeina, Chanina, Stomiina, Myctophida, Aguillidae, Belonida and Syngnathidae. Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu, 18 (3) : 285-310.
- THOMAS, W.H., H.L. SCOTTEN and J.S. BRADSHAW, 1973. Thermal gradient incubators for small aquatic organisms. Limnol. Oceanogr., 8 (3) : 357-360.
- UCHIDA, K., 1958. Eggs, larvae and juveniles of *Etrumeus micropus* (Temminck et Schlegel) (Dussumieriidae). In : Studies on the eggs, larvae and juveniles of Japanese fishes. Series 1. Uchida, K. et al. Fukuoka : Second Laboratory of Fisheries Biology, Fisheries Department, Kyushu University.
- WHITEHEAD, P.J.D., 1963. A revision of recent round herrings (Pisces : Dussumieriidae). Bull. Br. Mus. nat. Hist., 10 (6) : 307-380.

Reçu le 16 septembre 1974.

**LA CAMPAGNE HYDROMED II
DU N.O. JEAN-CHARCOT
PREMIÈRE DESCRIPTION
DE DEUX LARVES DE PHYLLOCHAETOPTÈRES
(ANNÉLIDES POLYCHÈTES)**

par Michel BHAUD

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

ABSTRACT

The planktonic larvae belonging to two species of the genus *Phyllochaetopterus* (Annelida Polychaeta), which has benthic adults, have been collected in the Mediterranean Sea, between Tunisia, Sicily and Sardinia. They are described for the first time. One larval type could be identified as *Ph. socialis* Claparède 1868, the other was probably *Ph. solitarius* Rioja 1917. This work emphasizes the necessity of studying, first, the changes in size or morphology of a given character in the course of ontogeny, and secondly, the variation of the same character within a population of the same age.

INTRODUCTION

Au cours de la première partie de la campagne Hydromed II (du 12.2.1968 au 16.3.1968) organisée par le Laboratoire d'Océanographie Physique du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, dans le triangle Sardaigne-Tunisie-Sicile, 105 stations sont réalisées avec, en particulier, deux prélèvements de plancton pour chacune d'elles. C'est le second prélèvement qui est ici examiné, le premier

étant destiné à la mesure de la biomasse exprimée en poids sec (RAZOULS, 1972). Ces prélèvements sont effectués à l'aide d'un filet Juday-Bogorov par traits verticaux partant de 200 m de profondeur jusqu'à la surface. La partie filtrante du filet est constituée d'une soie ayant 160 μ de vide de maille.

ÉTUDES ANTÉRIEURES

Contrairement aux stades larvaires planctoniques des genres *Chaetopterus*, *Spiochaetopterus* et *Mesochaetopterus* relativement abondants, les signalisations certaines des représentants larvaires du genre *Phyllochaetopterus* sont très rares.

CLAPAREDE et MECZNIKOW (1868) décrivent à Naples une larve qui semble, d'après la forme des lamelles uncinées, devoir être intégrée aux Phyllochaetoptères. Mais elle ne se rapporte vraisemblablement pas, malgré la conclusion des auteurs à l'espèce *Ph. socialis*. Cette détermination repose sur le fait que l'espèce précédente est la seule dans la famille dont la larve ne soit pas encore décrite à l'époque de CLAPAREDE et MECZNIKOW.

Quelques années plus tard, FEWKES (1883) décrit de Newport, sur la côte atlantique occidentale, deux larves : l'une rattachée au genre *Telepsavus* et l'autre au genre *Phyllochaetopterus*. Bien que les justifications respectives ne soient pas données, ces larves sont différentes l'une de l'autre et aucune ne se rapproche de celles dont il sera question dans cette note.

LO BIANCO (1899, 1909) signale les larves d'un Phyllochaetoptère indéterminé dans le plancton de la région de Naples, durant les mois de juin et décembre. L'auteur ne précise pas les arguments qui l'amènent à rapporter ces larves à ce genre, et compte tenu de l'espacement des périodes de récolte, il est possible que ces observations se rapportent à plusieurs espèces.

Nous-même (BHAUD, 1966 a) avons récolté à la limite du plateau continental, au large de Banyuls, une larve que nous avons rapportée à une espèce du genre *Phyllochaetopterus*, vraisemblablement *Ph. gracilis* (Tabl. I).

En ce qui concerne les adultes, la situation est pratiquement la même; les signalisations d'espèces à l'intérieur du genre Phyllochaetoptères sont peu nombreuses, exception faite pour l'espèce *Ph. socialis*. Ainsi, entre la création des quatre espèces du genre *Phyllochaetopterus* et l'établissement de la Faune de France (FAUVEL, 1927), deux espèces n'ont pas été revues : *Ph. solitarius* Rioja 1917 et *Ph. major* Claparède 1868. L'espèce *Ph. gracilis* Grube 1863 est de nouveau signalée par LANGERHANS en 1881 et bien que McINTOSH en 1915 retrouve cette espèce, la description fournie n'est pas convaincante du fait de l'observation limitée à la région antérieure. Plus récemment, LAUBIER et

PARIS (1962) notent un spécimen de *Ph. gracilis* en baie de Banyuls. BELLAN, en 1964, signale uniquement des individus de l'espèce *Ph. socialis*, qui est de façon générale, la plus fréquemment récoltée (cf. FAUVEL, 1927). En dehors de la Méditerranée, on peut signaler les travaux de FAUVEL (1953) relatifs à la Faune des Indes, ceux de NONATO et LUNA (1970) qui signalent, avec quelques restrictions, *Ph. gracilis* sur la côte nord-orientale du Brésil; DAY récolte *Ph. socialis*, d'une part en Afrique du Sud orientale, Province du Cap, Natal et Mozambique (DAY, 1967), d'autre part dans la région de Natnagiri, au sud de Bombay (DAY, 1973 a). En Atlantique, il retrouve la même espèce sur les rivages de Caroline du Nord (DAY, 1973 b). Enfin, GIBBS (1971) la signale sur le littoral des îles Salomon.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les exemplaires étudiés proviennent d'une série de récoltes planctoniques effectuées au cours de la campagne océanographique Hydromed II du N.O. « Jean-Charcot » (1). L'emplacement des différentes stations, les données numériques concernant les différentes familles et les problèmes d'ordre océanographique soulevés par cette étude en province océanique, feront l'objet d'un travail en cours de préparation. Nous nous bornons ici à décrire deux types nouveaux de larves appartenant à la famille des Chaetopteridae.

A. — TYPE I : LA LARVE DE *Phyllochaetopterus socialis*.

1. Données morphologiques (fig. 1).

La morphologie des larves planctoniques appartenant à ce premier type peut être rapprochée de celle des larves de la famille déjà connues, en particulier des espèces suivantes : *Chaetopterus variopedatus* (cf. CAZAUX, 1965), *Mesochaetopterus minutus* et *Spiochaetopterus costarum* (cf. BHAUD, 1966 a). Toutes les larves de Chaetopteridae appartiennent au type Mésotroche décrit par MÜLLER (1846) et sont caractérisées par la forme générale en tonnelet, la présence d'une ou deux couronnes ciliaires transversales définissant deux zones, une double série latérale de soies disposées ventralement en 9 groupes dans la région antérieure, une ouverture buccale très importante, une ou plusieurs paires de taches oculaires et un appendice caudal.

(1) Nous tenons à remercier notre collègue C. RAZOULS qui a mis les prélèvements à notre disposition.

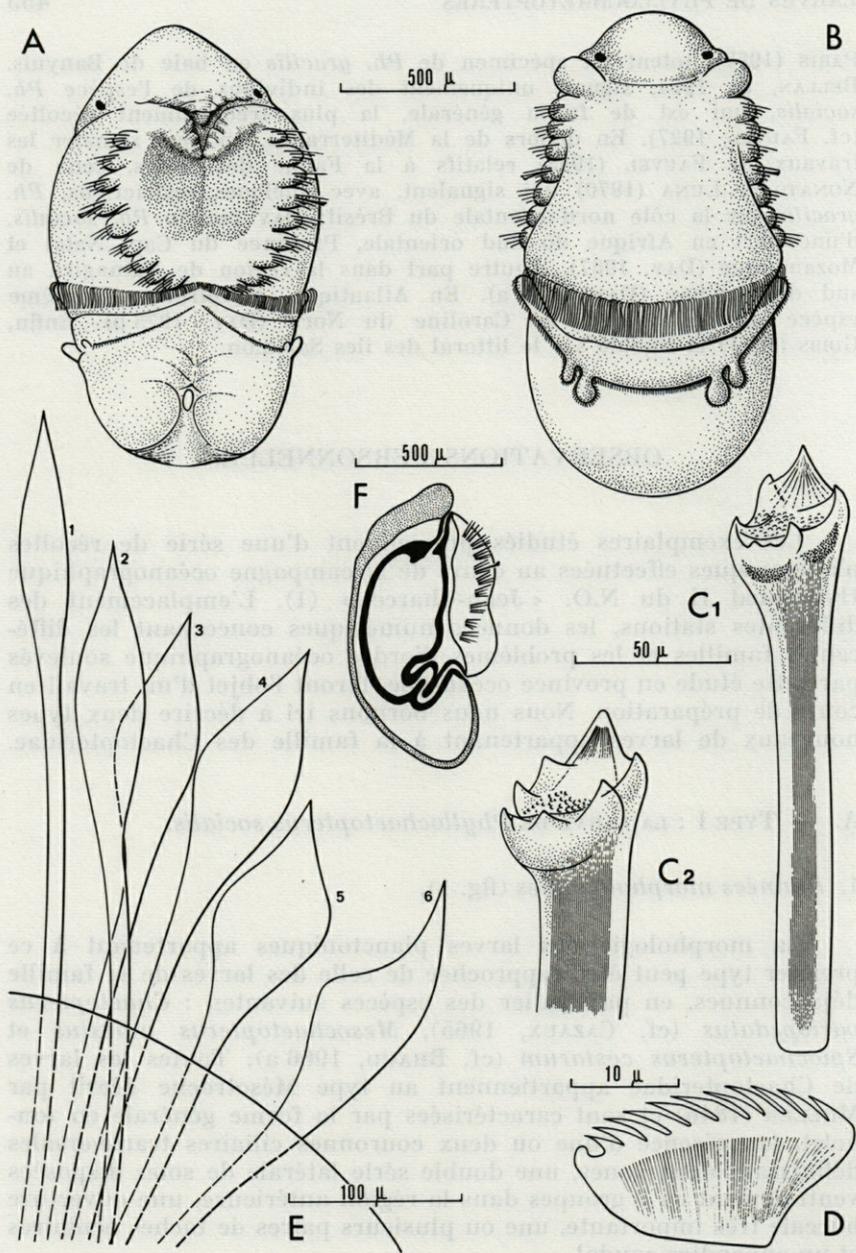


FIG. 1. — *Phyllochaetopterus socialis*, stade larvaire planctonique. A : vue ventrale. B : vue dorsale, l'animal n'est pas pigmenté, le pointillé indique le relief. C₁, C₂ : deux aspects de l'extrémité distale de la soie « géante » du quatrième sétigère. D : plaque onychiale. E : disposition des soies à l'intérieur d'un parapode (1 : antérieure ; 6 : postérieure). F : coupe longitudinale schématique montrant la convexité de la face dorsale.

La larve de *Phyllochaetopterus socialis* (fig. 1 A et B) mesure approximativement 1500 μ , ne porte qu'une seule couronne ciliaire interrompue ventralement. L'entonnoir buccal est très mal marqué. L'extrémité antérieure, conique, recouvre ventralement la fente buccale en forme de Y. Un sillon particulièrement marqué dorsalement limite postérieurement le capuchon buccal. Il sépare latéro-dorsalement une tache oculaire unique et bien marquée et la base d'un court tentacule. Toutes les larves récoltées montrent une forte courbure du corps autour de la face ventrale. Le gonflement caractéristique de la région postérieure, très visible en coupe transversale schématique, entraîne l'orifice anal en position ventrale (fig. 1 F).

La région antérieure à la couronne ciliaire porte 9 paires de faisceaux de soies correspondant à autant de segments sétigères. Les quatre premiers faisceaux gagnent progressivement la face dorsale ; les suivants se rapprochent de la ligne médio-ventrale. Aussi les faisceaux du 9^e rang se trouvent à proximité l'un de l'autre. Eien que disposés très ventralement, ces groupes de soies représentent les futures rames dorsales de l'adulte. Le quatrième sétigère porte une seule soie géante, élargie à l'extrémité externe qui est tronquée obliquement (fig. 1 C). La marge supérieure est découpée par une série de dents d'importance inégale qui limitent un plateau central fortement incliné. Ce dernier porte dans la partie inférieure de nombreux tubercules de petite taille. La largeur de la tête de la soie varie selon l'angle d'observation, elle est minimum lorsque la soie est vue de face. Nous n'avons pas observé dans ce sétigère de soie géante secondaire en cours de formation. Les parapodes portent 6 à 8 soies dont la morphologie varie selon la position dans le faisceau (fig. 1 E). Les soies antérieures qui dépassent le plus du parapode sont terminées en lancette symétrique. En gagnant la région postérieure du parapode, leur extrémité distale s'élargit et acquiert la forme de feuille avec une très faible dissymétrie bilatérale. A cause de leur taille plus courte ces soies dépassent à peine la limite du parapode. Enfin, les soies postérieures sont élargies, fortement dissymétriques et deviennent falciformes.

Postérieurement à la couronne ciliaire, peuvent être reconnus les linéaments de deux segments moyens dont l'un, le plus développé, porte deux paires d'expansions finement ciliées annonçant deux rames dorsales bilobées. Puis fait suite une troisième zone sans trace de rames dorsales mais avec les séries ventrales de tores uncinigères visibles au fort grossissement. Les uncini (fig. 1 D) sont très petits, de forme trapézoïdale, mais la petite base, très réduite leur confère un profil triangulaire. Cette morphologie est très éloignée de celle des uncini en forme d'étrille rectangulaire, observés chez *Mesochaetopterus minutus* et *Chaetopterus variopedatus*. Il

n'est pas toujours aisé de distinguer les uncini en forme de palette des uncini pectiniformes. En dehors de la taille plus grande des seconds, de leur forme rectangulaire, de la présence d'une ou deux soies tendons, il n'existe jamais à la suite de la première dent recouverte, la forte échancrure bien visible des uncini en forme de palette triangulaire.

2. Identification.

Le fait d'observer une seule soie géante au quatrième sétigère chez une larve semble un assez bon caractère, pour l'isoler par exemple de l'espèce *Ph. gracilis* qui, chez l'adulte, possède plusieurs soies géantes. Ainsi chez *Chaetopterus variopedatus*, les larves possèdent déjà plusieurs grosses soies au 4^e sétigère annonçant la situation observée chez les adultes (CAZAUX, 1965). Les mêmes observations sont faites chez *Mesochaetopterus minutus* (BHAUD, 1966 b). Inversement, on peut remarquer en suivant le développement de *Spiochaetopterus costarum*, qu'il existe chez la larve une seule soie géante, préfiguration de la situation chez l'adulte. Le nombre de grosses soies du 4^e parapode est donc un bon critère de différenciation. Mais le critère principal qui doit être utilisé dans le cas présent réside dans la forme de la soie géante du 4^e sétigère. Seuls, dans l'état actuel de nos connaissances, les représentants de l'espèce *Ph. socialis* possèdent une unique soie géante, à l'extrémité peu élargie, tronquée obliquement, et dont la lisière porte une série de dents d'inégale importance. Ces arguments permettent d'identifier le premier type larvaire à l'espèce *Ph. socialis*.

B. — OBSERVATION DES INDIVIDUS ADULTES DE L'ESPÈCE *Ph. socialis*.

Les larves décrites précédemment proviennent du secteur méditerranéen limité par la Sardaigne, la Sicile et la Tunisie. Aussi, nous pensons qu'il n'est pas inutile de noter quelques indications morphologiques relatives aux adultes de la même espèce récoltés dans une zone voisine : celle de Naples.

Nous avons eu la possibilité d'observer deux catégories d'animaux, différentes par la taille du tube et des individus, mais très proches morphologiquement. Dans le cas des animaux de petite taille, les tubes sont enchevêtrés, accolés les uns aux autres, de 1 mm de diamètre, ou parfois moins. Les tubes de la seconde forme sont plus rarement ramifiés et beaucoup plus indépendants, leur diamètre est double. Il existe un unique individu dans chaque tube de grande taille et aucun cas de régénération n'a été observé, contrairement à ce qui a lieu chez les exemplaires de petite taille.

La soie géante du quatrième sétigère, hormis sa taille, n'est pas différente d'une catégorie d'individus à l'autre. Les dents de la marge supérieure sont cependant moins marquées chez les grands individus. S'il n'est pas douteux que la première catégorie se rapporte à *Ph. socialis*, la seconde semble correspondre à la description de *Ph. fallax* Claparède, 1868. En particulier, les caractères de coloration sont les mêmes. Mais pour FAUVEL (1927), ces deux espèces sont synonymes bien qu'en 1914, le même auteur s'appuyant sur le nombre différent de segments sétigères de la région antérieure, justifiait l'existence de deux espèces distinctes.

Pour ce qui concerne le nombre de segments antérieurs et moyens des individus de *Ph. socialis*, nous avons établi un diagramme de fréquence du nombre de segments de chacune de ces régions (fig. 2). Il montre nettement que le nombre de segments sétigères de la région moyenne varie du simple au double. Cette variation de 100 pour 100, bien que souvent utilisée comme critère distinctif des espèces, peut donc être difficilement retenue (GITAY, 1969). Sur les animaux de la seconde catégorie, le nombre de segments antérieurs est de 15 chez 12 individus ou de 16 chez 8 individus sur un total de 20 individus observés. Le nombre de

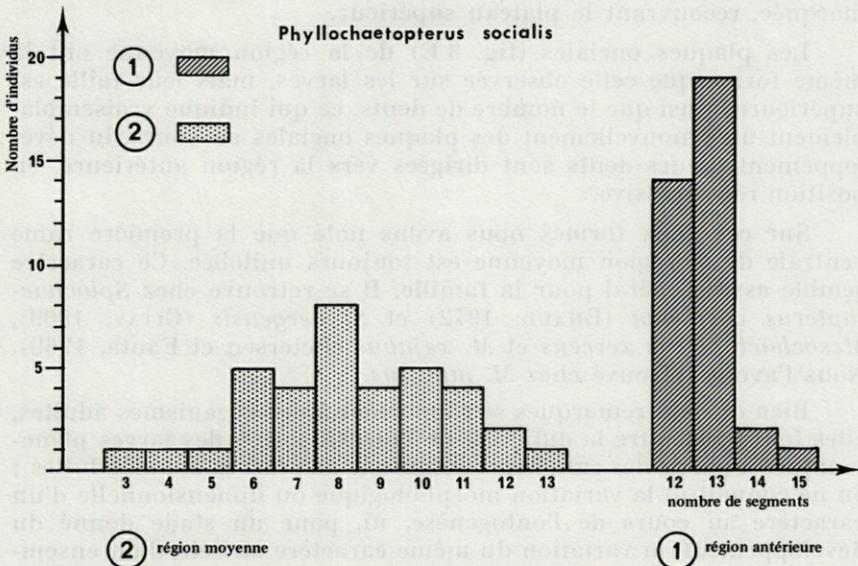


FIG. 2. — Diagramme de fréquence du nombre de sétigères antérieurs et moyens dans un lot d'individus adultes de l'espèce *Phyllochaetopterus socialis*, récoltés à Naples.

segments moyens est beaucoup plus variable, les valeurs extrêmes établies à partir du même nombre d'individus s'étalant de 16 à 35.

Les soies thoraciques ont une forme variable. Les deux premiers segments portent 7 soies, toutes styliformes, terminées en lancette étroite. Au 3^e segment sétigère, 4 soies ont l'extrémité dissymétrique et fortement élargie, et les 3 autres conservent la morphologie précédente avec une extrémité styliforme. Les segments thoraciques postérieurs comprennent, outre les soies à extrémité élargie et symétrique, de nombreuses soies à extrémité falciforme. Les soies thoraciques postérieures sont toujours plus jaunes que les soies antérieures très transparentes.

Au quatrième sétigère, il n'existe qu'une soie géante tronquée obliquement et non renflée à l'extrémité distale (fig. 3 A à D). La bordure du plateau supérieur est divisée en nombreuses indentations, ce qui rappelle la morphologie décrite précédemment chez les larves. Il faut noter cependant que l'élargissement du sommet de la soie diminue progressivement au fur et à mesure de leur renouvellement. Ce renouvellement est attesté, sur les individus adultes de Naples, par la présence d'une soie géante supplémentaire observée sur certains parapodes du quatrième rang de la région antérieure. Cette soie est en cours de formation ; elle n'a pas atteint, en longueur, la taille de sa voisine et porte une dent supplémentaire, très marquée, recouvrant le plateau supérieur.

Les plaques onciales (fig. 3 E) de la région moyenne ont la même forme que celle observée sur les larves, mais leur taille est supérieure, ainsi que le nombre de dents, ce qui indique vraisemblablement un renouvellement des plaques onciales au cours du développement. Leurs dents sont dirigées vers la région antérieure, en position rétrogressive.

Sur ces deux formes nous avons noté que la première rame ventrale de la région moyenne est toujours unilobée. Ce caractère semble assez général pour la famille. Il se retrouve chez *Spiochaetopterus costarum* (BHAUD, 1972) et *S. bergensis* (GITAY, 1969), *Mesochaetopterus xerecus* et *M. xejubus* (Petersen et Fanta, 1969). Nous l'avons retrouvé chez *M. minutus*.

Bien que ces remarques se rapportent à des organismes adultes, elles font apparaître la difficulté de l'identification des larves planctoniques à partir des caractères communs aux larves et aux adultes : on ne connaît ni la variation morphologique ou dimensionnelle d'un caractère au cours de l'ontogenèse, ni, pour un stade donné du développement, la variation du même caractère au sein d'un ensemble d'individus. Ce dernier problème se pose pour les formes adultes et à ce point de vue, les représentants de la famille des Chaetopteridae — particulièrement ceux du genre *Phyllochaetopterus* —

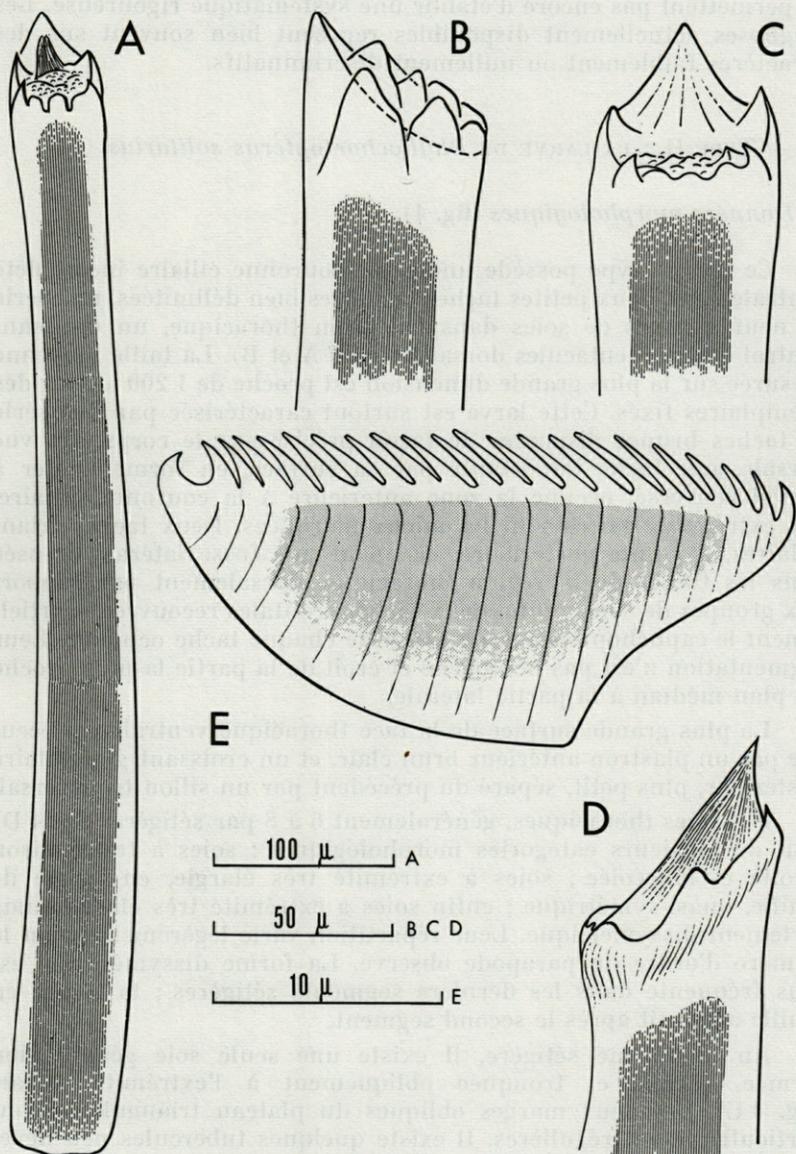


FIG. 3. — *Phyllochaetopterus socialis*, stade adulte. A : soie « géante » unique du quatrième sétigère. B et C : vue latérale et de face d'une soie analogue. D : très jeune soie « géante » possédant encore la pointe supplémentaire terminale. E : plaque oncale.

ne permettent pas encore d'établir une systématique rigoureuse. Les diagnoses actuellement disponibles reposent bien souvent sur des caractères faiblement ou nullement discriminatifs.

C. — TYPE II : LA LARVE DE *Phyllochaetopterus solitarius*.

1. *Données morphologiques* (fig. 4).

Ce second type possède une seule couronne ciliaire incomplète ventralement, deux petites taches oculaires bien délimitées, une série de neuf groupes de soies dans la région thoracique, un croissant ventral et deux tentacules dorsaux (fig. 4 A et B). La taille moyenne mesurée sur la plus grande dimension est proche de 1 200 μ pour des exemplaires fixés. Cette larve est surtout caractérisée par une série de taches brunes disposées de façon précise sur le corps. En vue dorsale, une tache importante par sa surface, en forme de fer à cheval renversé, occupe la zone antérieure à la couronne ciliaire. Les extrémités paires sont les mieux marquées. Deux taches triangulaires, à pointe postérieure, occupent une fosse latérale creusée dans les flancs de la région thoracique, dorsalement par rapport aux groupes de soies; enfin deux taches frontales recouvrent partiellement le capuchon buccal, en avant de chaque tache oculaire. Leur pigmentation n'est pas homogène et croît de la partie la plus proche du plan médian à la partie latérale.

La plus grande surface de la face thoracique ventrale est occupée par un plastron antérieur brun clair, et un croissant glandulaire postérieur, plus petit, séparé du précédent par un sillon transversal.

Les soies thoraciques, généralement 6 à 8 par sétigère (fig. 4 D) sont de plusieurs catégories morphologiques : soies à terminaison étroite et lancéolée ; soies à extrémité très élargie, en forme de feuille, quasi-symétrique ; enfin soies à extrémité très élargie mais fortement dissymétrique. Leur répartition varie légèrement selon le numéro d'ordre du parapode observé. La forme dissymétrique est plus fréquente dans les derniers segments sétigères ; la forme en feuille apparaît après le second segment.

Au quatrième sétigère, il existe une seule soie géante bien formée, élargie et tronquée obliquement à l'extrémité distale (fig. 4 C). Les deux marges obliques du plateau triangulaire sont particulièrement régulières. Il existe quelques tubercules peu développés sur la partie inférieure du plan incliné, opposé à la pointe. L'élargissement de la tête de la soie n'est pas toujours visible, en particulier lorsque l'observation est faite en vue latérale. La disposition en surplomb de la marge inférieure, opposée à la pointe ainsi que la double courbure de la bordure inférieure du plateau sont des

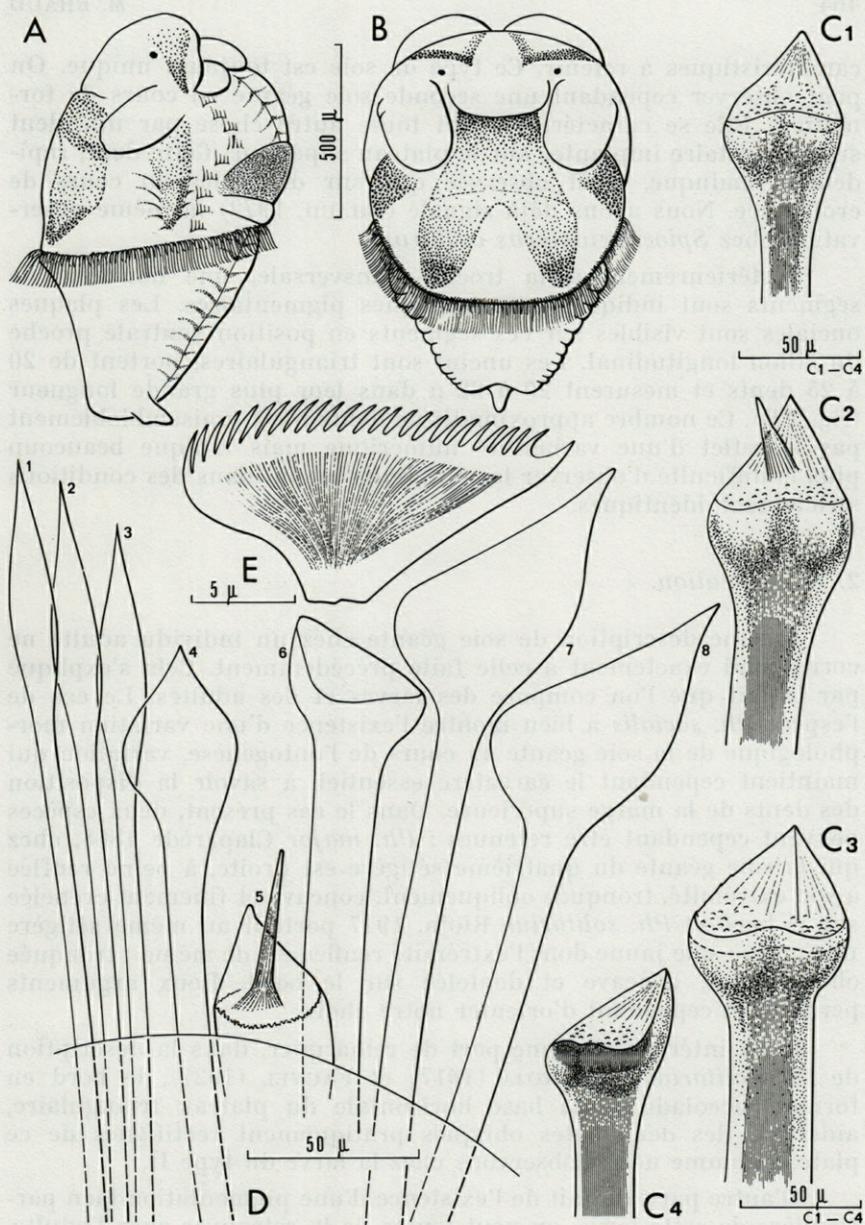


FIG. 4. — *Phyllochaetopterus solitarius*, stade larvaire planctonique. A : vue latérale. B : vue dorsale, l'essentiel du pointillé représente la pigmentation. C₁ à C₃ : trois soies « géantes » qui se succèdent dans le temps ; la taille augmente régulièrement au fur et à mesure du renouvellement ; la soie C₂ est observée avec une pointe supplémentaire persistant peu de temps et indiquant une récente apparition à l'extérieur du parapode. C₄ : même type de soie observée latéralement. D : disposition des soies du quatrième sétigère ; deux soies « géantes » sont visibles, mais une seule est fonctionnelle. E : plaque onciales.

caractéristiques à retenir. Ce type de soie est toujours unique. On peut observer cependant une seconde soie géante en cours de formation. Elle se caractérise avant toute autre chose par une dent supplémentaire implantée sur le plateau supérieur. Cette dent, rapidement caduque, n'est observée que sur des soies en cours de croissance. Nous avons déjà signalé (BHAUD, 1972) la même observation chez *Spiochaetopterus costarum*.

Postérieurement à la troche transversale, une douzaine de segments sont indiqués par des lignes pigmentaires. Les plaques onciales sont visibles sur ces segments en position ventrale proche du sillon longitudinal. Les uncini sont triangulaires, portent de 20 à 25 dents et mesurent 20 à 22 μ dans leur plus grande longueur (fig. 4 E). Ce nombre approximatif de dents n'est vraisemblablement pas le reflet d'une variabilité numérique mais indique beaucoup plus la difficulté d'observer les différents uncini dans des conditions strictement identiques.

2. Identification.

Aucune description de soie géante chez un individu adulte ne correspond exactement à celle faite précédemment. Cela s'explique par le fait que l'on compare des larves et des adultes. Le cas de l'espèce *Ph. socialis* a bien montré l'existence d'une variation morphologique de la soie géante au cours de l'ontogenèse, variation qui maintient cependant le caractère essentiel, à savoir la disposition des dents de la marge supérieure. Dans le cas présent, deux espèces peuvent cependant être retenues : *Ph. major* Claparède 1868, chez qui la soie géante du quatrième sétigère est droite, à peine renflée à son extrémité, tronquée obliquement, concave et finement crénelée sur le bord et *Ph. solitarius* Rioja, 1917 portant au même sétigère une grosse soie jaune dont l'extrémité renflée est de même : tronquée obliquement, concave et dentelée sur le bord. Deux arguments permettent cependant d'orienter notre choix.

Il est intéressant d'une part de remarquer, dans la description de *Ph. solitarius* par RIOJA (1917) et FAUVEL (1927), le bord en forme d'accolade de la base horizontale du plateau triangulaire, ainsi que les deux côtés obliques pratiquement rectilignes de ce plateau comme nous l'observons chez la larve du type II.

D'autre part, du fait de l'existence d'une pigmentation bien particulière de cette larve, on peut tenter de la retrouver chez l'adulte. Or la description de RIOJA fait bien mention d'une pigmentation particulière sur le prostomium et la région thoracique.

De plus, le plastron thoracique ventral et le croissant qui le suit, annoncent les deux zones observées chez l'adulte : bouclier

ventral antérieur et arc glandulaire postérieur. Signalons à titre de comparaison que les adultes de l'espèce *Mesochaetopterus minutus* ne présentent pas une telle différenciation de la région ventrale antérieure et cette structure homogène est déjà visible chez les larves.

Ces différents arguments convergent pour rapporter le second type morphologique à l'espèce *Ph. solitarius*. Il peut paraître étonnant que l'espèce *Ph. solitarius* n'ait pas été revue entre sa première description et l'époque de rédaction de la Faune de France (FAUVEL, 1927) ou même l'époque présente. En fait cet argument est insuffisant pour empêcher un rapprochement avec les larves récoltées appartenant au second type morphologique car il est bien connu que les prélèvements planctoniques ont l'avantage, par comparaison avec les prélèvements d'adultes benthiques, de mieux échantillonner la faune régionale à cause de la dispersion très grande des stades larvaires. De tels exemples sont bien connus chez les Annélides Polychètes (BHAUD, 1966 b) et les Mollusques (THIRIOT-QUIÉVREUX, 1969). Dans le même ordre d'idée, il semble singulier que des prélèvements en province océanique soient à l'origine de la première description de larves dont les adultes correspondants ont une répartition au moins partiellement néritique, ce que démontre la récolte récente par von BUREN dans la région de Banyuls, d'un exemplaire du stade larvaire de *Ph. solitarius*. Ainsi, en province néritique, la répartition spatiale des larves serait encore relativement hétérogène par comparaison avec la province pélagique.

D. — DISCUSSION ET CONCLUSION.

Nous avons résumé dans le tableau I les différents caractères des larves méditerranéennes rapportées au genre *Phyllochaetopterus*. Trois types larvaires sont bien individualisés mais l'identification correspondante n'est pas toujours parfaitement étayée. Ceci provient du fait que d'une part, les caractères que l'on peut utiliser chez les larves sont rarement pris en considération dans la diagnose des adultes, et d'autre part les caractères observés chez les adultes sont quelquefois mal décrits. Un exemple d'imprécision concerne la forme des plaques onciales si la description ne s'accompagne pas d'un dessin correspondant. Ainsi en se basant sur les données de FAUVEL (1927), les rames ventrales de la région moyenne de *Ph. major* sont « bilobées, à plaques onciales en palette », celles de la région postérieure portent des « plaques onciales pectinées ». Or la description originale, sans illustration, de CLAPARÈDE (1868, p. 93) ne fait mention que de « plaques onciales en palettes ». La forme des uncini chez cette espèce n'est donc pas évidente. Il est cependant

possible de montrer que les palettes correspondent à des uncini triangulaires comme on peut s'en rendre compte par la description de *Ph. phallax*, *Ph. socialis* et *Spiochaetopterus costarum*. Même si les termes « pectiné » ou « pectiniforme » peuvent s'appliquer à toutes les plaques onciales des Chaetopteridae, comme le pensent BERKELEY et BERKELEY (1952, p. 60) précisant dans la diagnose de la famille : « Pectiniform uncini in neuropodia of median and posterior regions », l'existence de deux formes différentes est bien réelle. On peut définir d'une part des plaques en triangle ou en trapèze à petite base très réduite portant des dents très petites, d'autre part des plaques grossièrement rectangulaires en forme de brosse. Les premières ont toujours une dimension plus petite, un nombre de dents plus grand que les secondes. Elles possèdent en outre une cavité bien caractéristique surplombée par la première dent recouverte ; cette cavité est absente sur les plaques du second type, qui possèdent des soies-tendons. Dans la mesure où les auteurs n'ont pas établi cette distinction, il est nécessaire de préciser la forme des plaques onciales lors de chaque nouvelle description. Ainsi pour *Ph. gracilis*, FAUVEL (1927) décrit des uncini pectiniformes qui, on le voit uniquement en se reportant à la description originale de GRUBE (1863), présentent une forme rectangulaire en brosse ou étrille. Ce caractère est important en permettant, dès le stade larvaire et dans la mesure où il n'existe encore aucune observation mettant en évidence un changement de morphologie des uncini, d'isoler la larve de l'espèce *Ph. gracilis* (tabl. I).

Les descriptions et observations précédentes permettent de mettre en évidence, en dehors du fait que la systématique du genre *Phyllochaetopterus* demande à être précisée, plusieurs éléments de conclusion.

Les larves de Phyllochaetoptères sont caractérisées par 9 segments thoraciques. Ce nombre paraît constituer un caractère valable au niveau familial, même s'il est modifié au cours de l'ontogenèse, et confirme les résultats obtenus à partir de l'étude morphologique des larves appartenant aux genres : *Chaetopterus*, *Mesochaetopterus* et *Spiochaetopterus*. C'est uniquement une erreur de frappe qui a fait préciser à AMOUREUX (1973, p. 443) que certains Phyllochaetoptères récoltés au cours de la campagne 1970 de la *Thalassa* possédaient régulièrement sept segments antérieurs. Ces animaux comportent bien neuf segments antérieurs et répondent donc au schéma venant d'être établi.

Malgré l'impossibilité d'utiliser les critères établis pour la détermination des adultes : seconde paire de tentacules, nombre de segments moyens, nombre de soies dorsales postérieures, il n'est pas exclu d'aboutir à un résultat en utilisant les critères offerts par les larves : morphologie et nombre des soies géantes du quatrième

TABLEAU I
Principaux caractères des quatre larves méditerranéennes
du genre *Phyllochaetopterus*

Auteurs		Claparède et Mecznikow 1868	Bhaud 1966	Bhaud Présente note	Bhaud Présente note
Lieu d'observation		Naples	Banyuls	Secteur Sicile-Sardaigne-Tunisie	
Nature du matériel		vivant	vivant	fixé	fixé
Nombre de couronnes ciliées		2	1	1	1
Taches oculaires		3 x 2 noires	3 x 2 noires	1 x 2	1 x 2
Uncini		?	étrilles rectangulaires	plaques triangulaires	plaques triangulaires
Soies géantes	nombre	?	?	1	1
	forme	?	?	extrémité non élargie ; nom- breuses dents	extrémité élargie cordiforme en vue apicale
Autres caractères		larve peu différente de celle de <i>Mesochaetopterus</i>	Taches noires	forte courbure du corps autour de la face ventrale	Taches brun-orangé
Identification		—	<i>Ph. gracilis</i>	<i>Ph. socialis</i>	<i>Ph. solitarius</i>

sétigère, forme des uncini en palette triangulaire ou étrille rectangulaire. Ces derniers caractères ne peuvent être utiles que s'ils sont déjà intégrés dans une description soignée des adultes. Or les données originales les utilisent très rarement. Bien que les caractères propres aux *Phyllochaetoptères* ne soient pas observés chez les larves décrites, il ne fait pas de doute, par l'existence de caractères spécifiques positifs que ces larves appartiennent à des espèces de ce genre. Il faut cependant reconnaître que cette conclusion s'appuie aussi sur la connaissance relativement complète que l'on a des autres genres et espèces de la famille. Il semble difficile par exemple de rapporter le second type larvaire au genre *Spiochaetopterus* malgré une forte parenté des stades larvaires. Pour justifier cette séparation il faut remarquer qu'il existe beaucoup plus de ressemblance entre les différentes larves de *Spiochaetoptères* récoltées dans différentes régions du monde : Mer de Barents (MILEI-

KOVSKY, 1967), Madagascar et Méditerranée (BHAUD, 1966 a et 1972), Atlantique occidental (WILSON, 1882 ; FEWKES, 1883) qu'entre celle décrite ici et l'une quelconque de la liste précédente.

Au terme de ce travail, il apparaît très souhaitable de compléter les caractères discriminatoires des espèces de *Phyllochaetopterus*. Compte tenu du nombre d'observations relativement faible, il est trop tôt pour conclure de façon définitive mais nous pensons que la classification serait beaucoup mieux établie d'une part en testant les caractères actuellement utilisés, comme par exemple le nombre de segments de la région moyenne, d'autre part en ajoutant aux diagnoses des adultes les caractères des plaques onciales ou des soies géantes. La morphologie de telles soies devrait constituer un caractère très appréciable. Elle est cependant difficile à caractériser au microscope photonique. Il semble donc nécessaire de multiplier l'observation au microscope à balayage comme l'ont déjà entrepris plusieurs chercheurs : SCHELTEMA (sous presse) à Woods Hole et von BUREN au Laboratoire Arago.

RÉSUMÉ

Les larves planctoniques de deux espèces de Phyllochaetoptères, benthiques à l'état adulte, sont récoltées en Méditerranée dans le triangle Sicile-Tunisie-Sardaigne. Leur première description et leur identification sont données. Ces larves sont rapportées à *Phyllochaetopterus socialis* Claparède 1868 et à *Phyllochaetopterus solitarius* Rioja 1917. Cette étude fait apparaître la nécessité de connaître d'une part la variation morphologique ou dimensionnelle d'un caractère au cours de l'ontogenèse, d'autre part la variation du même caractère au sein d'un ensemble d'individus de même âge.

ZUSAMMENFASSUNG

Die planktonischen Larven von zwei Arten der Gattung *Phyllochaetopterus* mit benthischen Adultformen wurden im Mittelmeer im Raume Sizilien-Tunesien-Sardinien gesammelt. Diese wurden erstmals beschrieben und klassifiziert. Es handelt sich dabei um die Larven von *Ph. socialis* Claparède 1868 und *Ph. solitarius* Rioja 1917. Die Untersuchung zeigt die Notwendigkeit, morphologische und grössenmässige Veränderungen eines Merkmales im Verlaufe

der Ontogenese einerseits, die Variation desselben Merkmales im Rahmen einer gleichartigen Population andererseits zu prüfen.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOUREUX, L., 1973. Annélides Polychètes recueillies sur les pentes du talus continental au nord de la côte espagnole. Campagne 1970 de la « Thalassa ». *Cah. Biol. mar.*, 14 : 429-452.
- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 49 (33) : 1-370.
- BERKELEY, E. & C. BERKELEY, 1952. Canadian Pacific Fauna. 8 : Annelida, 9 b (2) : Polychaeta Sedentaria. Univ. Toronto Press, Toronto.
- BHAUD, M., 1966 a. Etude du développement et de l'écologie de quelques larves de Chaetopteridae (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, 17 (3 A) : 1087-1120.
- BHAUD, M., 1966 b. Les larves planctoniques d'Annélides Polychètes : leur intérêt pour une meilleure connaissance faunistique. *Vie Milieu*, 17 (1 B) : 435-437.
- BHAUD, M., 1972. Contribution à l'étude systématique des Chaetopteridae (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, 23 (1 A) : 141-156.
- CAZAUX, C., 1965. Développement larvaire de *Chaetopterus variopedatus* (Renier). *Act. Soc. linn. Bordeaux*, 102 (1) : 1-15.
- CLAPAREDE, E., 1868-1870. Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, 19-20 : 1-198.
- CLAPAREDE, E. & E. MECZNIKOW, 1868. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. *Z. wiss. Zool.*, 19 : 163-205.
- DAY, J.H., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2 : Sedentaria : 459-878. Trustees of the British Museum (Natural History). London.
- DAY, J.H., 1973 a. Polychaeta collected by W.F. Gaikwad at Ratnagiri, south of Bombay. *J. Linn. Soc.*, 52 : 337-361.
- DAY, J.H., 1973 b. New Polychaeta from Beaufort with a key to all species recorded from North Carolina. N.O.A.A. Technical Report N.M.F.S. Circ. 375 : 1-140.
- FAUVEL, P., 1914. Annélides Polychètes non pélagiques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse Alice (1885-1910). *Result. Camp. scient. Prince Albert I*, 46 : 1-432.
- FAUVEL, P., 1927. Polychètes sédentaires. Lechevalier Edit., Paris, *Faune Fr.*, 16 : 1-494.
- FAUVEL, P., 1953. The fauna of India. The Indian Press, Edit., Allahabad.
- FEWKES, J.N., 1883. On the development of certain worm larvae. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 11 : 167-208.

- GIBBS, P.E., 1971. The Polychaete fauna of the Solomon Islands. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, **21** (5) : 101-211.
- GITAY, A., 1969. A contribution to the revision of *Spiochaetopterus* (Chaetopteridae, Polychaeta). *Sarsia*, **37** : 9-20.
- GRUBE, E., 1863. Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. 4. Zahlreiche Gattungen. *Arch. Naturgesch.*, **29** : 37-69.
- LAUBIER, L. & J. PARIS, 1962. Faune marine des Pyrénées Orientales, 4 : Annelides Polychètes. Paris, Hermann, Edit., 82 p.
- LANGERHANS, P., 1881. Ueber einige canarische Anneliden. *Nova Acta Leopoldina*, **42** : 93-124.
- LO BIANCO, S., 1899. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn Neapel*, **13** : 448-573.
- LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn Neapel*, **19** : 513-763.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1967. Développement larvaire de *Spiochaetopterus typicus* Sars (Polychaeta, Chaetopteridae) dans la mer de Barentz et systématique de la famille des Chaetopteridae et de l'Ordre des Spiomorpes. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **174** (3) : 733-736.
- Mc INTOSH, 1915. A monograph of the British Annelida, 3 (1). Polychaeta, Ophelidae to Amphictenidae. London, Ray Soc. : 1-368.
- MULLER, J., 1846. Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. *Arch. Anat. Physiol.*, **1846** : 101-110.
- NONATO, E.F. & J.A.C. LUNA, 1970. Anelidos Poliquetas do Nordeste do Brasil. I. Poliquetas bentonicos da costa de Alagoas e sergipe. *Bolm Inst. oceanogr. S. Paulo*, **19** : 57-130.
- PETERSEN, J.A. & E.S. FANTA, 1969. On two new species of *Mesochaetopterus* (Polychaeta) from the Brazilian coast. *Beitr. neotrop. Fauna*, **6** (2) : 120-136.
- RAZOULS, C., 1972. Estimation de la production secondaire (Copépodes pélagiques) dans une province néritique méditerranéenne (tome 1). *Thèse Doct. Univ. Paris-VI*, 301 p.
- RIOJA, E., 1917. Nota sobre algunos anelidos interesantes de Santander. *Boln R. Soc. esp. Hist. nat.*, **17** (4) : 211-228.
- SCHELTEMA, R.S. Relationship of long-distance dispersal to geographical distribution and morphological variation in the Polychaeta family Chaetopteridae. Conference on marine Invertebrate larvae, Rovinj, Sept. 1973. *Thalassia jugosl.* (sous presse).
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1969. Contribution à l'étude écologique et biologique des Mollusques du plancton de la région de Banyuls-sur-Mer. *Thèse Doct. Univ. Paris-VI*, 156 p.
- WILSON, E.B., 1882. Observations on the early developmental stages of some Polychaetous Annelids. *Lab. Johns Hopkins Univ. Stud. Biol.*, **2** : 271-299.

**UNE NOUVELLE LARVE D'ANNÉLIDE POLYCHÈTE
OBSERVÉE DANS LA RÉGION
DE BANYULS-SUR-MER
CONTEXTE ÉCOLOGIQUE
D'UNE TELLE OBSERVATION**

par M. BHAUD * et M. von BUREN **

(*) *Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.*

(**) *Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, Suisse.*

ABSTRACT

A Polychaete larva belonging to the Chaetopteridae and very probably to the species *Phyllochaetopterus solitarius* has for the first time been collected in the area of Banyuls-sur-Mer. Heretofore, this species has only once been recorded in the Mediterranean. The problems concerning identification of larvae, at the species level, of the genus *Phyllochaetopterus* are reviewed.

Un unique exemplaire vivant a été récolté le 22 avril 1974 à une profondeur de 60 m, sur un fond de 70 à 80 m, au large de Banyuls. Il n'est pas sans intérêt de signaler cette larve rapportée provisoirement à l'espèce *Phyllochaetopterus solitarius* Rioja 1917, espèce récoltée très rarement à l'état adulte depuis sa création (cf. FAUVEL, 1927). La première description des larves de la même espèce est très récente (BHAUD, 1975 a) mais relative au secteur Sicile-Sardaigne-Tunisie et effectuée à partir d'un matériel fixé.

La description que nous donnons concerne l'animal vivant placé en conditions d'élevage. Cette larve ressemble fortement à celle de l'espèce *Spiochaetopterus costarum*. Il existe deux taches oculaires

rouge brique, deux petits tentacules qui partent en arrière des taches oculaires, une seule couronne ciliaire, sept puis neuf traces de segmentation dans la région antéro-trochale et neuf segments postérieurs à la troche.

La face ventrale thoracique n'est pas homogène mais différenciée en deux croissants glandulaires séparés par une dépression transversale très profonde. Le segment qui suit immédiatement la troche est relativement complet avec des notopodes ciliés et bifides et des neuropodes uncinigères en deux parties. En arrière de la première rame dorsale de la zone moyenne, une bande ciliée transversale et médio-dorsale indique vraisemblablement l'origine d'un second segment de la région moyenne. Du fait que l'élevage n'a pu être poursuivi jusqu'à l'apparition de la première rame dorsale de la troisième région, il n'est pas possible d'indiquer pour la région moyenne le nombre fondamental de segments, c'est-à-dire, le nombre observé en dehors de tout processus de régénération. De plus, les neuropodes des régions moyenne et postérieure ayant même structure chez les adultes des espèces bien connues comme *Spiochaetopterus costarum*, il n'est pas possible, dès le stade larvaire de reconnaître la limite entre régions moyenne et postérieure. Les plaques onciales de ces deux zones ont toutes une forme triangulaire et portent de nombreuses dents très petites.

La différence essentielle avec la larve de *S. costarum* réside dans la présence de taches pigmentaires oranges portées par la région thoracique. Deux taches sont en position dorsale, deux autres occupent les flancs de la zone thoracique, par rapport aux faisceaux de soies. Une troisième paire de taches recouvre le prostomium immédiatement en avant des yeux. En outre, nous avons observé, au quatrième sétigère, une seule soie spécialisée nettement cordiforme en vue apicale se différenciant aisément de celle de *S. costarum*. Enfin, l'époque de reproduction est caractéristique et ne peut correspondre à celle de *S. costarum* dont les premières larves apparaissent dans notre région seulement au cours du mois de juin.

L'identification d'une telle larve n'est pas immédiate. La difficulté provient d'une diagnose insuffisamment précise des individus adultes. De plus, quelques critères de détermination sont sujets à caution. Nous ne savons pas ce que vaut une distinction basée sur le nombre de segments de la région moyenne, ou sur le nombre de soies lancéolées des rames dorsales postérieures ou même sur la taille de l'animal. En définitive, l'existence de *Ph. solitarius* Rioja est encore mal établie, de même que celle de *Ph. major*. Il est alors paradoxal que l'observation de stades larvaires amène confirmation (compte tenu du fait que les larves des espèces appartenant aux

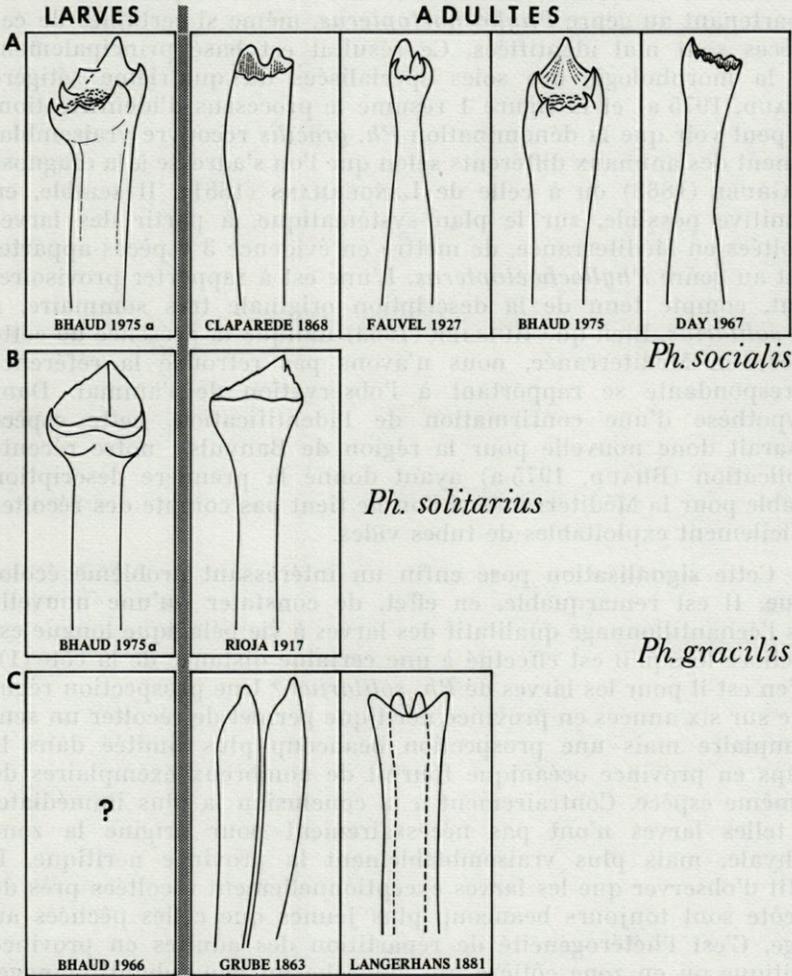


Fig. 1. — Tentative de mise en correspondance de larves et d'adultes d'espèces appartenant au genre *Phyllochaetopterus* Grube (Claparède Char. emend.). Cette correspondance repose sur la morphologie de la soie spécialisée du quatrième sétigère. Il est nécessaire de remarquer que les échelles diffèrent entre la représentation des soies larvaires et celle des soies d'adultes. Si les deux premières correspondances sont fortement probables, il est plus difficile de conclure pour la troisième, compte tenu d'une part de la description insuffisante de la larve et d'autre part de la description de l'adulte divergente selon les auteurs.

genres *Chaetopterus*, *Spiochaetopterus*, *Mesochaetopterus* sont bien connues) de l'existence, en Méditerranée de trois espèces au moins appartenant au genre *Phyllochaetopterus*, même si certaines de ces espèces sont mal identifiées. Ce résultat est basé principalement sur la morphologie des soies spécialisées du quatrième sétigère (BHAUD, 1975 a) et la figure 1 résume le processus d'identification. On peut voir que la dénomination *Ph. gracilis* recouvre vraisemblablement des animaux différents selon que l'on s'adresse à la diagnose de GRUBE (1863) ou à celle de LANGERHANS (1881). Il semble, en définitive possible, sur le plan systématique, à partir des larves récoltées en Méditerranée, de mettre en évidence 3 espèces appartenant au genre *Phyllochaetopterus*. L'une est à rapporter provisoirement, compte tenu de la description originale très sommaire, à *Ph. solitarius*. Bien que RULLIER (1963) indique la présence de cette espèce en Méditerranée, nous n'avons pas retrouvé la référence correspondante se rapportant à l'observation de l'animal. Dans l'hypothèse d'une confirmation de l'identification, cette espèce apparaît donc nouvelle pour la région de Banyuls ; notre récente publication (BHAUD, 1975 a) ayant donné la première description valable pour la Méditerranée si l'on ne tient pas compte des récoltes difficilement exploitables de tubes vides.

Cette signalisation pose enfin un intéressant problème écologique. Il est remarquable, en effet, de constater qu'une nouvelle fois l'échantillonnage qualitatif des larves à vie pélagique longue est amélioré lorsqu'il est effectué à une certaine distance de la côte (1). Qu'en est-il pour les larves de *Ph. solitarius* ? Une prospection régulière sur six années en province néritique permet de récolter un seul exemplaire mais une prospection beaucoup plus limitée dans le temps en province océanique fournit de nombreux exemplaires de la même espèce. Contrairement à la conclusion la plus immédiate, de telles larves n'ont pas nécessairement pour origine la zone bathyale, mais plus vraisemblablement la province néritique. Il suffit d'observer que les larves exceptionnellement récoltées près de la côte sont toujours beaucoup plus jeunes que celles pêchées au large. C'est l'hétérogénéité de répartition des adultes en province néritique ou en zone côtière qui empêche un bon échantillonnage. Du fait d'une dispersion de plus en plus importante, la récolte est de plus en plus probable au fur et à mesure que l'on s'éloigne du point d'émission (fig. 2). Ces remarques semblent s'opposer aux observations de RULLIER (1955) qui montre que « le biotope d'une espèce peut être extrêmement réduit, même lorsqu'il s'agit d'un

(1) En dehors de la famille des Chaetopteridae, nous pensons avoir bien démontré (BHAUD, 1975 b) que pour l'espèce *Lygdamis muratus* (Sabellariidae) la situation est la même.

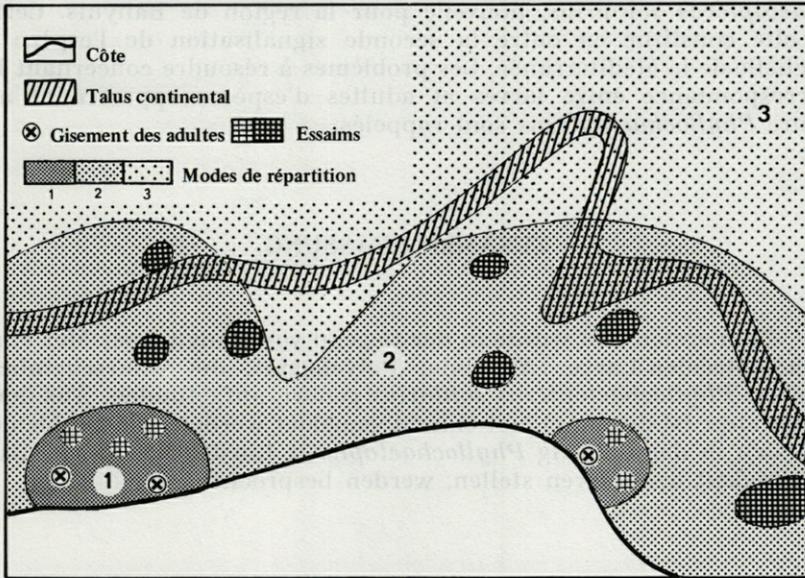


FIG. 2. — Schéma montrant comment la récolte des larves sur le talus continental ou en province océanique franche rend compte de la présence d'individus benthiques en province néritique malgré leur répartition fortement localisée. La prospection à une certaine distance de la côte favorise l'obtention d'un meilleur échantillonnage qualitatif de la région. Dans la zone 1 les larves sont distribuées en quelques taches très concentrées ; un prélèvement quelconque a peu de chance de rencontrer de tels amas. Dans la zone 2, les taches sont plus nombreuses, moins marquées et de taille plus grande. Dans la zone 3, la répartition est continue, il n'y a pas d'essaims, mais la densité devient faible. Il est nécessaire enfin de remarquer que pour une radiale quelconque, la plus grande probabilité du résultat est de mettre en évidence un gradient d'abondance des larves croissant vers le large donc contraire au gradient de répartition des adultes.

animal pélagique ». En fait, si l'on tient compte des conditions de l'observation de l'auteur, réalisée en zone particulièrement calme, on en conclut que l'agitation et les courants du milieu constituent la cause essentielle de la dispersion des larves.

RÉSUMÉ

Les auteurs signalent la récolte d'une larve d'Annélide Polychète de la famille des Chaetopteridae, vraisemblablement *Phyllo-*

chaetopterus solitarius, nouvelle pour la région de Banyuls. Cette récolte constitue en outre la seconde signalisation de l'espèce à l'échelle de la Méditerranée. Les problèmes à résoudre concernant la correspondance entre larves et adultes d'espèces appartenant au genre *Phyllochaetopterus* sont rappelés.

ZUSAMMENFASSUNG

Zum ersten Mal wurde in der Gegend von Banyuls-sur-Mer eine Chaetopteriden-Larve (Annelida, Polychaeta), die wahrscheinlich zur Art *Phyllochaetopterus solitarius* gehört, aufgefunden. Aus dem Mittelmeer ist diese Art erst einmal gemeldet worden. Die Probleme, die sich in der Gattung *Phyllochaetopterus* hinsichtlich der Artzugehörigkeit der Larven stellen, werden besprochen.

BIBLIOGRAPHIE

- BHAUD, M., 1966. Etude du développement et de l'écologie de quelques larves de Chaetopteridae (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, **17** (3A) : 1087-1120.
- BHAUD, M., 1975 a. La campagne Hydromed II du N.O. Jean Charcot. Première description de deux larves de Phyllochaetoptères (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, **24** (2A) : 453-470.
- BHAUD, M., 1975 b. Nouvelles données sur les larves de Sabellariidae récoltées en Méditerranée. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **51** (2) : 00-00.
- CLAPAREDE, E., 1868. Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, (1^{re} partie), **20** : 1-209.
- DAY, J.H., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2. Sedentaria. 459-878. Trustees of the British Museum (Natural History) Edit., London.
- FAUVEL, P., 1927. Polychètes sédentaires. *Faune Fr.*, **16** : 1-494. Lechevalier Edit., Paris.
- GRUBE, E., 1863. Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. 5. Zahlreiche Gattungen. *Arch. Naturgesch.*, **29** : 37-69.
- LANGERHANS, P., 1881. Ueber einige canarische Anneliden. *Nova Acta Leopoldina*, **42** : 93-124.
- RIOJA, E., 1917. Nota sobre algunos anelidos interesantes de Santander. *Boln R. Soc. esp. Hist. nat.*, **17** (4) : 221-228.

- RULLIER, F., 1955. La pêche planctonique de larves d'Annélides polychètes et ses enseignements : Microbiotopes. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 41 : 24-26.
- RULLIER, F., 1963. Les Annélides Polychètes du Bosphore, de la Mer de Marmara et de la Mer Noire en relation avec celles de la Méditerranée. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 17 (2) : 161-260.

Reçu le 21 octobre 1974.

POLYDORA GUILLEI SP. NOV.

**NOUVELLE ESPÈCE DE POLYCHÈTE SPIONIDIEN
EN MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE**

par Lucien LAUBIER * et Jeanete RAMOS **

(*) Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest.

(**) Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

ABSTRACT

A new species of a polychaetous annelid belonging to the genus *Polydora* is described. It was collected on the continental shelf of the western Mediterranean sea. Some morphological features are not consistent with the generic diagnosis.

Les soies aciculaires modifiées au cinquième segment sétigère définissent un important groupe d'espèces, à l'intérieur de la famille des Spionidiens. Parmi ces formes, le genre *Polydora*, tel qu'il est défini actuellement, s'individualise par l'apparition des branchies au niveau du cinquième segment et par la forme du crochet encapuchonné bidenté des neuropodes.

Dans la collection des Polychètes récoltés lors de la campagne Ampurdan en Méditerranée occidentale sur la côte catalane espagnole (DESBRUYÈRES, GUILLE et RAMOS, 1973), nous avons trouvé une espèce nouvelle, qui se rapproche du genre *Polydora* par ses soies aciculaires et le rang d'apparition des branchies, mais s'en éloigne par des soies ventrales recourbées en croc et par l'absence des crochets encapuchonnés caractéristiques de toutes les espèces valides de ce genre.

(1) Contribution n° 307 du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

Selon les critères choisis, il est possible de séparer du genre *Polydora* plusieurs autres genres ou sous-genres. HARTMAN (1941, 1959) reconnaît comme valables *Polydora*, *Boccardia* et *Pseudopolydora*. WOODWICK (1964) reprend HARTMAN et ajoute un quatrième genre *Tripolydora*; en même temps, il pose le problème de la position taxonomique des espèces *Polydora commensalis* et *P. citrona* en considérant le rang d'apparition du crochet bidenté de ces espèces et d'autres caractères tels que la forme du prostomium et du pygidium.

D'après cet auteur, les critères distinctifs de ces différents genres sont les suivants :

1. Branchies présentes avant et après le cinquième segment sétigère 3
Branchies présentes après le cinquième segment sétigère 2
2. Le cinquième segment sétigère très modifié; les soies ne sont pas disposées en U. Crochet bidenté *Polydora* Bosc, 1802
Le cinquième segment à peine modifié; les soies sont disposées en U. Crochet bidenté *Pseudopolydora* Czerniavsky, 1881
3. Branchies présentes au cinquième segment. Crochet tridenté *Tripolydora* Woodwick, 1964
Branchies absentes au cinquième segment. Crochet bidenté *Boccardia* Carazzi, 1895

FOSTER (1971) exclut *Pseudopolydora*, et considère seulement trois genres basés sur la position des branchies et le nombre de dents du crochet.

Les critères génériques utilisés par ces auteurs semblent contestables. Aussi préférons-nous maintenir, au moins provisoirement, la forme nouvelle dans le genre *Polydora*, malgré la présence de ces soies en croc, dépourvues de capuchon (caractère qui, à la limite, pourrait justifier la création d'un genre nouveau, selon la classification proposée par WOODWICK).

POLYDORA GUILLEI sp. nov. (1)

Matériel étudié.

Deux spécimens incomplets ont été récoltés dans la baie de Rosas (Espagne, Méditerranée occidentale) le 22 juillet 1971 à la

(1) L'espèce est très amicalement dédiée à M. Alain GUILLE.

station 105+, par 41° 45' 10" N et 3° 07' 25" E et 44 mètres de profondeur, à l'aide d'une benne Smith-McIntyre, sur des fonds de vases, graviers et sables. L'holotype est déposé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Description.

Les deux exemplaires sont des femelles mûres, comptant respectivement 18 et 17 segments et mesurant 5 mm de longueur et 1 mm de largeur, de coloration blanchâtre. Des taches pigmentaires se trouvent réparties le long du corps. La trompe est grande et globuleuse.

Le prostomium est allongé et nettement échancré en avant en deux lobes arrondis portant chacun des organes sensoriels ciliés (fig. 1). Il n'est pas prolongé en carène et le tentacule nucal fait défaut. Deux palpes ciliés insérés entre le prostomium et le segment buccal ont une longueur qui peut atteindre celle des dix premiers segments.

Le péristomium, ou segment buccal, est apode et achète et très réduit dans sa partie médiane.

Sur le premier segment sétigère, des soies capillaires longues et fines sont présentes aux deux rames. Une lamelle dorsale foliacée et une ventrale plus ou moins cylindrique sont également présentes. Sur les trois segments suivants les lamelles neuropodiales sont très développées ; elles sont insérées à la partie médiane du segment en position dorso-latérale.

Le cinquième segment sétigère est plus large que les segments antérieurs. Il possède aux neuropodes une à trois grosses soies aciculaires de coloration jaune (fig. 2, C), accompagnées de soies capillaires simples et d'un troisième type de soies dont la section oblique de la hampe est garnie de fines épines (fig. 2, D).

Les branchies, au nombre de six paires, débutent au 7^e segment. Elles sont longues, larges et ciliées de leur côté libre, et semblent être en continuité à leur base avec les lamelles dorsales, qui sont réduites par rapport à celles de la région prébranchiale. Les branchies s'insèrent à la partie postérieure de chaque segment.

Les lamelles dorsales et ventrales des segments post-branchiaux sont semblables à celles des segments pré-branchiaux (tout au moins sur les segments présents).

A partir du 15^e segment sétigère, au neuropode, de grosses soies jaunes recourbées en croc, dépourvues de capuchon, font leur apparition, au nombre de 3 ou 4 par segment ; elles sont accompagnées de quelques soies capillaires (fig. 2, A et B). Les soies encapuchonnées en crochet denté font défaut.

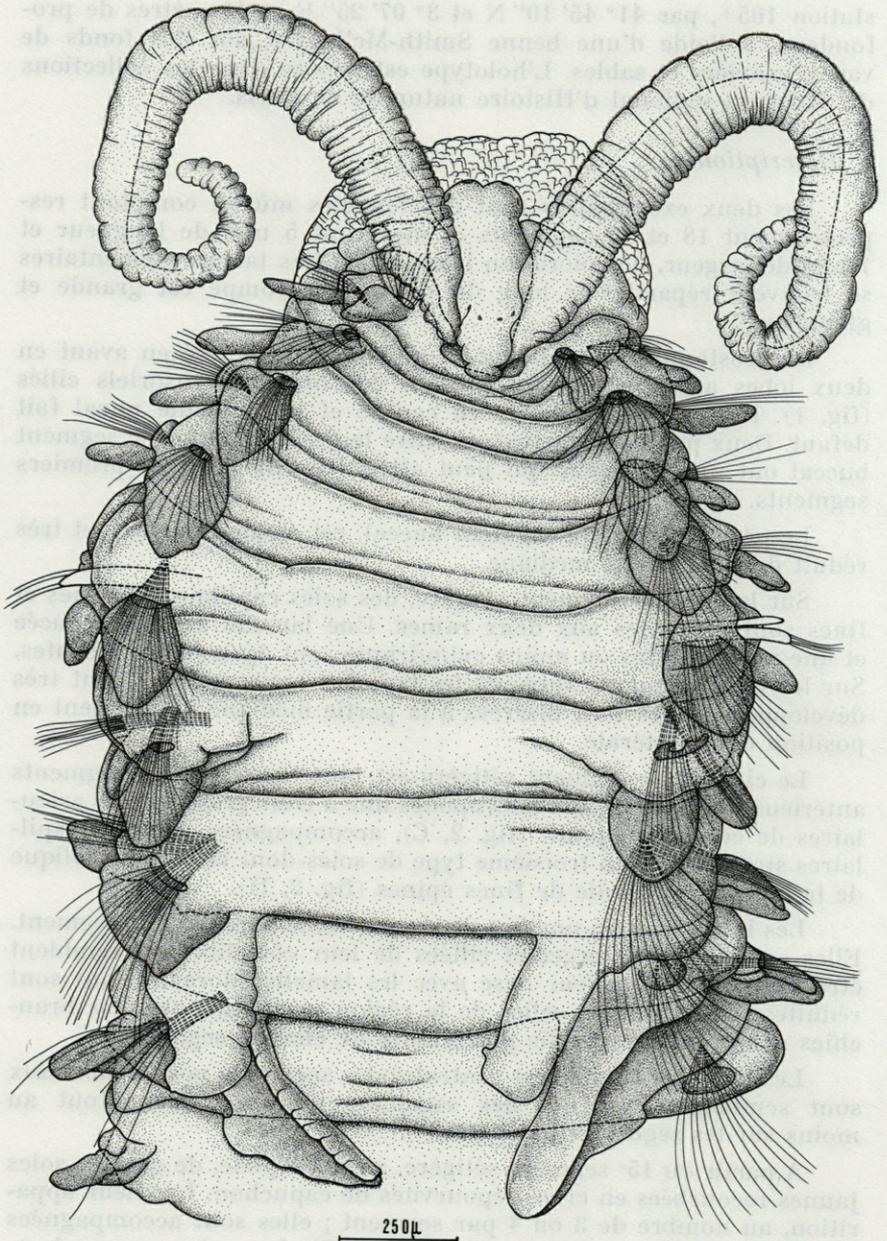


FIG. 1. — *Polydora guillei* sp. nov., région antérieure en vue dorsale.

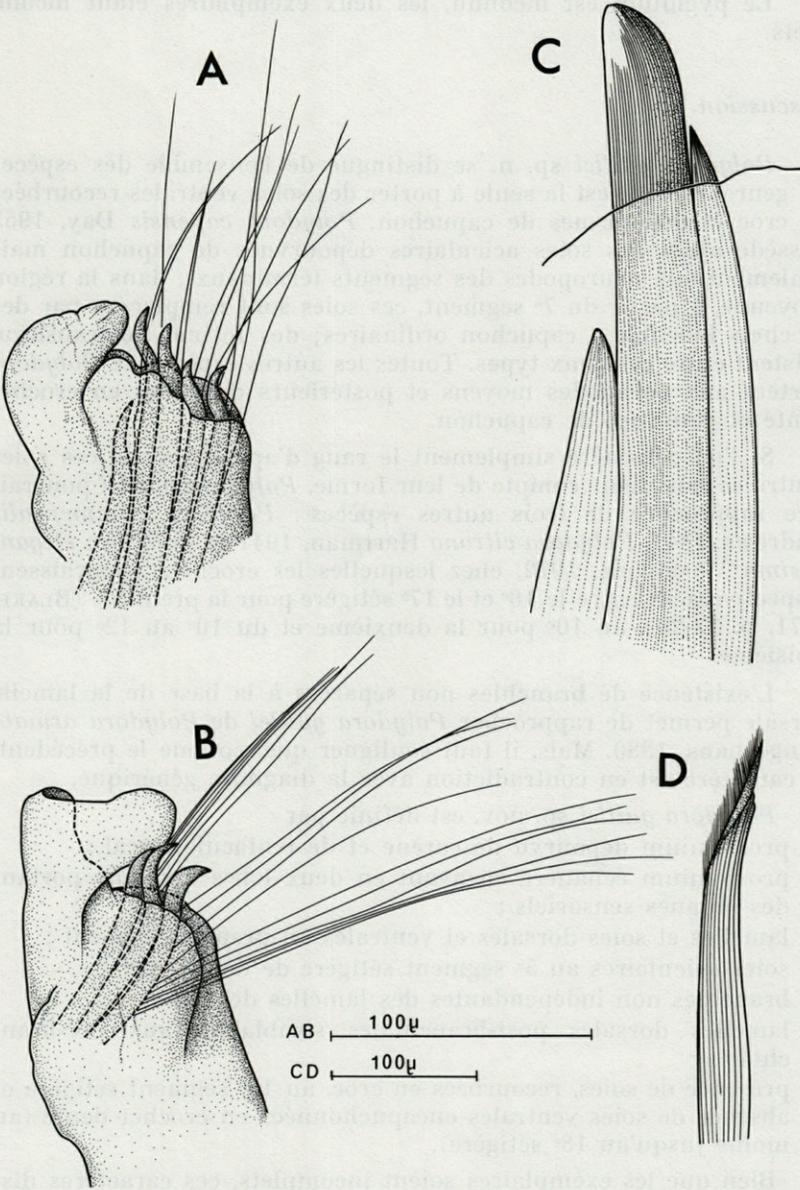


FIG. 2. — *Polydora guillei* sp. nov., A, 16^e parapode ; B, 15^e parapode ; C, soie aciculaire du 5^e segment ; D, soie à épines du 5^e segment.

Le pygidium est inconnu, les deux exemplaires étant incomplets.

Discussion.

Polydora guillei sp. n. se distingue de l'ensemble des espèces du genre, car elle est la seule à porter des soies ventrales recourbées en croc et dépourvues de capuchon. *Polydora capensis* Day, 1955 possède aussi des soies aciculaires dépourvues de capuchon mais seulement aux neuropodes des segments terminaux ; dans la région moyenne, à partir du 7^e segment, ces soies sont remplacées par des crochets bidentés à capuchon ordinaires ; des formes de transition existent entre ces deux types. Toutes les autres espèces de *Polydora* portent aux parapodes moyens et postérieurs des soies en crochet denté et pourvues de capuchon.

Si l'on considère simplement le rang d'apparition de ces soies ventrales sans tenir compte de leur forme, *Polydora guillei* pourrait être rapprochée de trois autres espèces : *Polydora commensalis* Andrews, 1841, *Polydora citrona* Hartman, 1941 et *Polydora elegantissima* Woodwick, 1972, chez lesquelles les crochets apparaissent respectivement entre le 10^e et le 17^e sétigère pour la première (BLAKE, 1971, p. 17-20), au 10^e pour la deuxième et du 10^e au 12^e pour la troisième.

L'existence de branchies non séparées à la base de la lamelle dorsale permet de rapprocher *Polydora guillei* de *Polydora armata* Langerhans, 1880. Mais, il faut souligner que, comme le précédent, ce caractère est en contradiction avec la diagnose générique.

Polydora guillei sp. nov. est définie par :

- prostomium dépourvu de carène et de tentacule nuchal ;
- prostomium échancré en avant en deux lobes arrondis portant des organes sensoriels ;
- lamelles et soies dorsales et ventrales au premier segment ;
- soies aciculaires au 5^e segment sétigère de deux types ;
- branchies non indépendantes des lamelles dorsales ;
- lamelles dorsales post-branchiales semblables aux pré-branchiales ;
- présence de soies, recourbées en croc, au 15^e segment sétigère et absence de soies ventrales encapuchonnées en crochet denté (au moins jusqu'au 18^e sétigère).

Bien que les exemplaires soient incomplets, ces caractères distinctifs sont suffisants pour créer une espèce nouvelle.

RÉSUMÉ

Une espèce nouvelle d'Annélide Polychète appartenant au genre *Polydora*, recueillie sur le plateau continental de Méditerranée occidentale, est décrite. Certains caractères ne s'accordent pas avec la diagnose du genre.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine neue Polychaetenart (Annelida) wird beschrieben. Sie gehört zur Gattung *Polydora* und wurde auf dem Kontinentalplateau des westlichen Mittelmeeres gefunden. Einige ihrer Merkmale stimmen nicht mit der Diagnose der Gattung überein.

BIBLIOGRAPHIE

- BLAKE, J.A., 1971. Revision of the genus *Polydora* from the East Coast of North America Polychaeta : Spionidae. *Smithson. Contr. Zool.*, **75** : 1-32.
- DAY, J.H., 1955. The Polychaeta of South Africa. Pt 3. Sedentary species from Cape shores and estuarines. *J. Linn. Soc.*, **42** : 407-452.
- DESBRUYÈRES, D., A. GUILLE & J. RAMOS, 1973. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane espagnole. *Vie Milieu*, **23** (2-B) : 335-363.
- FOSTER, N.M., 1971. Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *Stud. Fauna Curaçao*, **36** (129) : 1-183.
- HARTMAN, O., 1941. Some contributions to the biology and life history of *Spionidae* from California. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, **7** (4) : 289-324.
- HARTMAN, O., 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. Pt 1. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn.*, **23** : 1-354.
- WOODWICK, K., 1964. *Polydora* and related genera from Eniwetok Majuro and Bikini Atolls Marshall Islands. *Pacif. Sci.*, **18** : 149-159.

Reçu le 16 septembre 1974.

DEROCHEILOCARIS HESSLERI

**A NEW MYSTACOCARIDA (CRUSTACEA)
FROM THE GULF OF MEXICO**

by James J. FRIAUF and Lloyd BENNETT
*Department of Biology, Vanderbilt University,
Nashville, Tennessee 37235, U.S.A.*

ABSTRACT

From the northwestern coast of Florida, the known distribution of *Derocheilocaris hessleri* n. sp. extends to Ship Island, Mississippi (Mississippi Sound) in the northern Gulf of Mexico. Like other species of the genus, *D. hessleri* demonstrates plesiomorphic conservatism in its subtle differentiation. The distinguishing characters of the known species are described in a key. *D. hessleri*, like *D. ingens*, shows a closer relationship to *D. remanei* and the west African complex of species than to *D. typica* with respect to the acute supra-anal spine. Considering the low vagility of the Mystacocarida, along with the fact that all developmental stages are meiobenthic, the probability is suggested that continental drift has played a part in their biogeographical evolution.

INTRODUCTION

Until the present discovery, the monogeneric subclass Mystacocarida had included the following taxa: *Derocheilocaris typica* Pennak & Zinn, 1943 (just north of Cape Cod, Massachusetts to Miami, Florida, U.S.A.); *D. remanei remanei* Delamare Deboutteville & Chappuis, 1951 (middle of Portugal into the Mediterranean and northwest Africa); *D. galvarini* Dahl, 1952 (Chile and Peru

and possibly other localities along the Pacific coast of South America) ; *D. remanei biscayensis* Delamare Deboutteville, 1953 (Bay of Biscay to the mid-part of Portugal) ; *D. remanei katesae* Noodt, 1954 (Durban, South Africa) ; *D. ingens* Hessler, 1969 (Reid State Park, Maine, U.S.A.) ; *D. tehiyae* Masry & Por, 1970 (Nahariyya, Israel) ; *D. remanei akhzivi* Masry & Por, 1970 (Akhziv and Nahariyya, Israel) ; *D. angolensis* Hessler, 1972 (Luanda, Angola, Africa) ; and *D. delamarei* Hessler, 1972 (Swakopmund and Cape Cross, Southwest Africa).

It is very gratifying for us to name this third species from the shorelines of North America in honor of Robert R. Hessler, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California, U.S.A. who has done so much to further our knowledge of *Derocheilocaris*. In addition to his descriptions of new species, he (1971) and others (HALL & HESSLER, 1971) have reviewed the biology of the Mystacocarida.

ACKNOWLEDGMENTS

Although a few specimens of this species previously had been found at scattered localities from Pensacola Beach, Florida to Dauphin Island, Alabama, the large populations on Horn and Ship Islands in the Mississippi Sound were discovered and studied ecologically by the junior author during the summer of 1971. Several collections were made by Thomas Levensailor, a student at Vanderbilt University, from Dauphin Island during November and December, 1972, and we are indebted to him for these specimens. The senior author made additional collections from various locations on Horn and Ship Islands during the summer of 1973 with generous help from Dr. Robin M. Overstreet and Richard Heard of the Gulf Coast Research Laboratory, Ocean Springs, Mississippi. We are particularly indebted to Dr. Robert R. Hessler for many favors, especially the gift of specimens of *D. typica* from Woods, Hole, Massachusetts, and *D. remanei remanei* from Carthage, Tunisia.

SYSTEMATIC DESCRIPTION

Derocheilocaris hessleri n. sp.

Holotype. — U.S. National Museum no. 150249, adult male.

Allotype. — U.S. National Museum no. 150250, adult female.

Paratypes. — U.S. National Museum nos. 150251-150265, 15 adults, both sexes.

Type locality. — Ship Island (Mississippi Sound), Mississippi, U.S.A. Approximately 30° 12.5' north and 88° 58' west on the Gulf of Mexico side of this island about 1,700 meters east of the west end. From 20-25 cm in depth from the sand surface near the high water line on a moderately steep-sloping beach; sand about .30 mm median grain size.

Distribution. Populations of this species have been found at Pensacola Beach, Florida, Dauphin Island, Alabama and in clean sand beaches of the other barrier islands in the Mississippi Sound westward to the type locality. At present, the complete range of the species is not known.

Diagnosis. This species differs from *D. typica*, as do all other species thus far described, in having the median supra-anal process of the telson terminating in a stout, acute spine-like projection rather than a short, blunt process (fig. 2). However, both sexes of *D. hessleri* differ from all other species of the genus in having the hair-like seta, which projects mediodorsally from the dorsal process of each furca near the middle major seta, originating subterminally from the process rather than terminally (figs. 1, 2). Usually two strong spines on the anterior border of the basal segment of the antennules. Terminal segment of the maxillipedal endopod with either one or two setae.

Description of male type. Length of body from anterior tip of cephalon to base of median supra-anal process of the telson .525 mm. All general characteristics of the genus present, including those of the cephalon, appendages, lateral toothed furrows, ventral telsonic combs, supra-anal process and terminal projection, and furcal claws with their major setae.

Antennular portion of cephalon .047 mm in length and .052 mm in width at the widest point (fig. 3). Anteromedial and lateral lobes broadly rounded; median notch of anteromedial lobes widest posteriorly and evenly ovoid elongate (triangular when seen ventrally) with no medially directed spines; anteromedial and lateral lobes each with two marginal setae. Lateral lobes with four or five spines on their anteromedial margins. No eye lenses or pigment spots visible. Posterolateral corners of antennular portion of cephalon right-angled but narrowly rounded; constriction separating antennular portion from antennary portion of cephalon forming a narrowly rounded, moderately deep notch; sides of cephalon immediately posterior to notch very slightly converging before expanding into the remainder of the cephalon (fig. 3).

Labrum normal, with posterior portion strongly and abruptly expanded into a nearly circular plate (fig. 4).

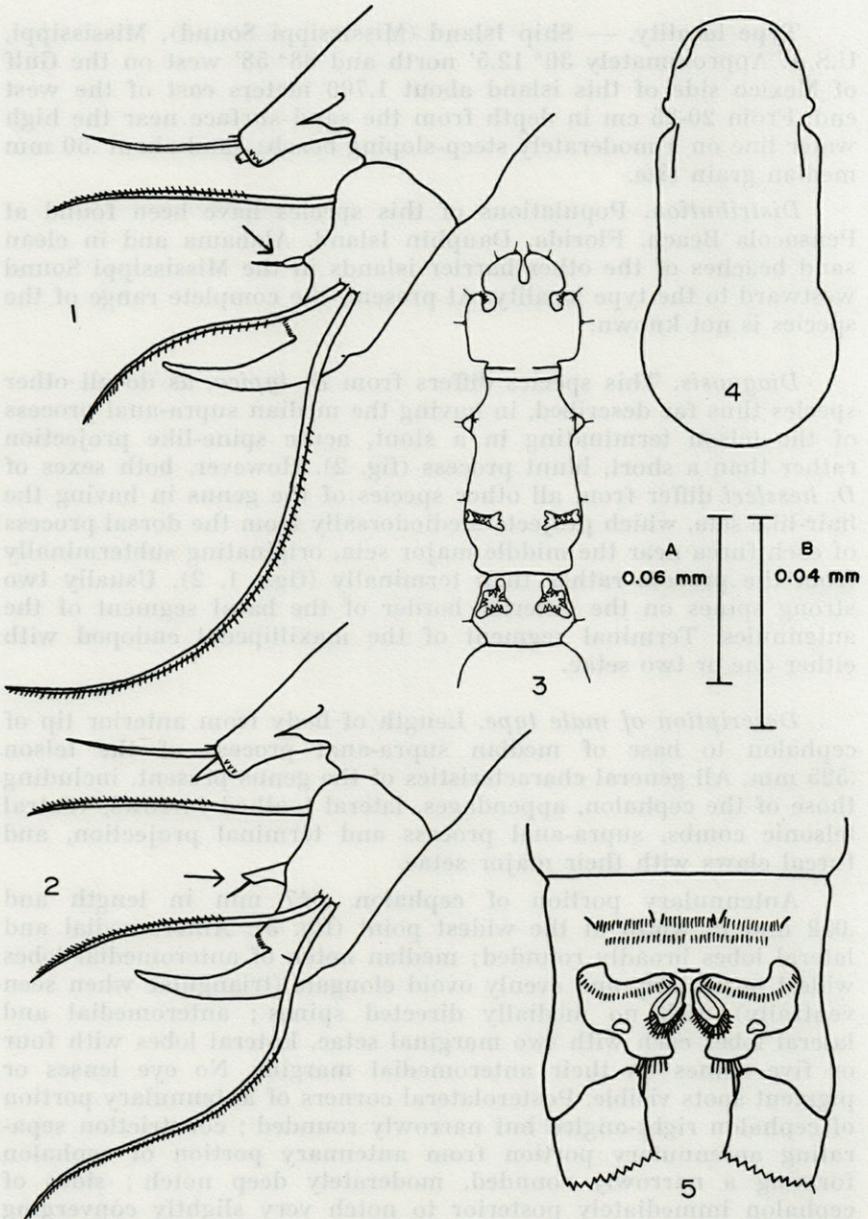


FIG. 1. — *Derocheilocaridus typica*, Woods Hole, Massachusetts: furcal claw showing dorsal process and terminal origin of seta (arrow). Scale B.

FIG. 2-5. — *Derocheilocaridus hessleri* n.sp.: 2, furcal claw showing dorsal process and subterminal origin of seta (arrow); 3, cephalon, dorsal; 4, labrum, ventral; 5, ventral telsonic combs. Figure 3, scale A; figures 2, 4, 5, scale B.

Lateral toothed furrows well developed and with strong dentations. Both the second maxillary and maxillipedal furrows bifid dorsally, the anterior and posterior extensions about equal; the second maxillary furrow with twelve teeth, the maxillipedal furrow with eleven teeth.

Antennules .192 mm in length, the setal number for segments from the base distally : 1, 4, 10, 6, 8, 5, 6, 5; distribution of five setal types the same as for *D. ingens* (Hessler, 1972); basal segments each with two strong spines on the anterior border, one dorsomedian, the other dorsolateral; second segment from base with large, medial, anteriorly directed, spur-like spine.

Antennae and all other appendages developed normally as in other species. Setal formulae for these appendages from the base distally as follows : antennal protopod one large, two small setae, exopod 1, 1, 0, 1, 1, 1, 1, 3; mandibular protopod with one short, one long seta, exopod 0, 0, 0, 1, 1, 1, 1, 3 and endopod 1, 2, 3; maxillular endites 6, 1, 2, 3, 2, 2, 1, 8; maxillary endites 9, 4, 4, 4, 4, 5, 2, 2, 2, 5; maxilliped with protopodal endites 3, 4, 3, 4, 2, exopod with two setae, endopod 0, 2, 1; first thoracoabdominal appendage with typical single terminal and one subterminal, ventrally directed seta; second and third thoracoabdominal appendages each with two terminal and one, ventrally directed seta; fourth thoracoabdominal appendage typical for the male with two terminal setae and a large, bladeliike, curved seta ventrobasally and two straight, less thickened, ventrally directed setae located midlength of the appendage.

Supra-anal process of telson terminating in an acute projection; major seta from base of projection approximately .030 mm, not extending to tip of furcal claws; base of projection surrounded ventrally and laterally with about five or six small, posteriorly directed spines.

Furcal claws each with a dorsal process at about the basal level of the middle and ventral major setae; from each process there originates subterminally (unlike the terminal origin in all other species) a hair-like seta; dorsal furcal seta .044 mm, middle furcal seta .054 mm, and ventral furcal seta .070 mm in length (fig. 2).

Posterior pair of telsonic combs (HESSLER, 1972) slightly coarser than anterior pair and with about six teeth; anterior pair of combs more convex posteriorly with about 15-18 teeth (fig. 5).

Description of allotypic female. Agrees with holotypic male except as follows : body length .562 mm; two eye lenses and pigment spots on posterolateral area of right anteromedial lobe of

cephalon ; antennular length .212 mm, the setal number and spines on segments the same as in the male ; fourth thoracoabdominal appendage with two terminal and one subterminal, ventrally directed seta typical of females of other species.

Variation. Variations in the morphological characters measured are shown in Figures 6 and 7. Considerable variation is evident in living and formalin preserved specimens with regard to eye lenses and pigmented eye spots. Located lateral to the median notch of the antennular portion of the cephalon, there may be one or two pairs ; bilateral differences also were noted in which two or three could be seen on one side, while none, one or two could be seen on the other side. Although very difficult to determine for every specimen, because of small size, orientation, breakage or poor staining, it appears that in some specimens, segment three from the base of the antennule has 9 setae instead of 10 as in the type (4 out of 30 specimens examined critically). There is a definite variation in the number of spines on the anterior border of the basal antennular segment ; of 21 specimens, 14 (including the type and allotype) had two spines, while seven, without regard to sexual differentiation, had one spine. Of particular interest is the variation in the presence of either one or two setae on the distal segment of the maxillipedal endopod. Although both the holotype and allotype have only one such seta, approximately one-half of all specimens examined, both male and female, had two setae.

KEY TO THE KNOWN SPECIES OF THE GENUS *DEROCHEILOCARIS*

- | | | |
|--|---------------------|---|
| 1 - Median supra-anal process of telson terminating in a short, blunt process | <i>D. typica</i> | 7 |
| 1' - Median supra-anal process of telson terminating in a well developed, stout, acute spine-like projection .. | | 2 |
| 2 - Short, dorsal process of furca, near the middle major furcal seta, with a fine, hair-like seta projecting medioposteriorly and originating subterminally from the process; usually with two dorsal spines on anterior border of the basal segment of the antennules .. | <i>D. hessleri</i> | |
| 2' - This process of the furca with a terminally originating seta from the process; only one dorsal spine on anterior border of basal segment of antennules | | 3 |
| 3 - No exopod on the maxilliped; only two segments to endopod | <i>D. galvarini</i> | |

- 3' - Exopod of maxilliped consisting of one segment; endopod with three segments 4
- 4 - Very large, 0.76-1.01 mm in length; with spinous tubercles on lateral lobes of antennular portion of cephalon *D. ingens*
- 4' - Smaller, never reaching 0.76 mm in length; cephalon not as above 5
- 5 - Two dorsal major setae, one 1/5, the other 2/5 from the base, on each furca; only one major seta originating laterally on the furca *D. tehiyae*
- 5' - One dorsal major seta, about 1/5 from base, on furca; two more distal major setae originate laterally (so-called middle and ventral setae) 6
- 6 - Only seven setae on distal segment of maxillule; only four setae on distal endite of the protopod of maxilla *D. angolensis*
- 6' - Eight setae on distal segment of maxillule; five setae on distal endite of the protopod of maxilla 7
- 7 - Extremely long ventral furcal setae (2.9-5.4 times furcal length), with the setules on this seta unusually long and sparsely distributed; very large and usually stalked posterior combs on the ventral surface of the telson *D. delamarei*
- 7' - Ventral furcal setae only slightly longer than furcal length, with setules on this seta short and coming off from only one side; posterior combs on ventral surface of telson fine, short, and never stalked *D. remanei*

DISCUSSION

While closest to *D. remanei* with regard to the median, acute, posterior projection from the supra-anal process of the telson, *D. hessleri* approaches many of the morphometric parameters indicated in *D. typica* (Figures 6 et 7). *D. hessleri* is larger than all of the subspecies of *D. remanei* in total length, length of cephalon, length of antennules and length of labrum with the exception of *D. remanei akhziyi*, but the latter is distinguished in part (as pointed out in drawings by Masry & Por, 1970) by irregular median margins of the median notch in the anteromedial lobes of the cephalon. In addition to its known distribution, *D. hessleri* is most easily distinguished from all other species of the genus by a combination of the characters given in the diagnosis: the subterminal origin of the seta from the dorsal process on the furcal claws, usually two spines on the basal segment of the antennules, and either one or

	<i>D. hessleri</i> Ship Is., Miss.			<i>D. r. remanei</i> Carthage, Tunisia			<i>D. typica</i> Woods Hole, Mass.		
	N	R	X ± s	N	R	X ± s	N	R	X ± s
Total length	36	.444-.608	.518±.038	16	.380-.450	.419±.022	12	.470-.560	.506±.029
Length cephalon	36	.112-.132	.122±.005	17	.098-.108	.102±.003	11	.114-.126	.122±.011
Length antennule	34	.152-.218	.191±.016	18	.140-.161	.152±.006	11	.166-.200	.182±.010
Length furca	31	.048-.068	.057±.004	17	.043-.052	.049±.003	11	.042-.052	.046±.004
Dorsal furcal seta	16	.040-.058	.047±.006	10	.034-.042	.039±.003	6	.036-.056	.047±.007
Middle furcal seta	30	.038-.056	.048±.005	18	.038-.044	.041±.002	11	.040-.050	.048±.005
Ventral furcal seta	29	.062-.080	.072±.007	18	.054-.067	.060±.003	13	.066-.084	.076±.005
Labrum length	35	.072-.084	.083±.002	14	.070-.076	.073±.002	11	.078-.088	.081±.003
Supra-anal seta	15	.023-.030	.026±.002	11	.030-.036	.033±.002	9	.020-.028	.024±.004

FIG. 6. — Measurements in mm for *Derocheilocaris hessleri*, n. sp. from the type locality, with comparable measurements for *D. remanei remanei* (Carthage, Tunisia) and *D. typica* (Woods Hole, Massachusetts, U.S.A.). N = number of specimens measured; R = range of measurements; X ± s = mean and standard deviation.

		N	SSe/F	D/F	M/F	V/F	SSp/F
			R	X ± s			
<i>D. hessleri</i> Ship Is., Miss.	N	17		21	36	32	35
	R	.33-.56		.68-1.08	.80-1.00	1.07-1.58	.08-.15
	X ± s	.43±.05		.81 ± .11	.84 ± .10	1.27 ± .12	.11±.02
<i>D. r. remanei</i> Carthage, Tunisia	N	9		11	14	14	11
	R	.62-.71		.71-.87	.79-1.00	1.13-1.42	.10-.14
	X ± s	.65±.03		.79±.05	.85 ± .05	1.24 ± .05	.12±.02
<i>D. typica</i> Woods Hole, Mass.	N	7		4	10	11	— — —
	R	.42-.57		.75-1.33	.83-1.09	1.26-1.86	— — —
	X ± s	.49±.06		.98 ± .25	.97 ± .08	1.66 ± .15	— — —

FIG. 7. — Ratio of the length of the supra-anal seta, major furcal setae, and supra-anal spine to the length of the furcal claws (proportional relationships developed by Hessler, 1972). N = number of specimens measured; R = range of ratios; X ± s = mean ratio and standard deviation; SSe = supra-anal seta; D = dorsal furcal seta; M = middle furcal seta; V = ventral furcal seta; SSp = supra-anal spine; F = furcal claw.

two setae on the terminal segment of the maxillipedal endopod. A summary of distinguishing features of the known species of *Derocheilocaris* are pointed out in the key to species.

D. hessleri is clearly another example of the plesiomorphic conservatism shown by species of this genus and discussed most

recently by HESSLER, 1972. The closer affinity of *D. hessleri* to *D. ingens* from the northeastern coast of the U.S.A. and to the Mediterranean-African complex of taxa with respect to the configurations of the supra-anal process rather than to *D. typica*, which is in closer distributional proximity, further complicates a true understanding of mystacocarid biogeographical evolution. It seems probable, considering especially the low vagility of these animals and the fact that all developmental stages are meiobenthic, that continental drift, in some measure, can be invoked in any ultimate solution to this problem.

RÉSUMÉ

De la côte nord-ouest de la Floride, la distribution connue de *Derocheilocaris hessleri* n.sp. s'étend à Ship Island, Mississippi (détroit du Mississippi) dans le nord du Golfe du Mexique. Comme d'autres espèces du genre, *D. hessleri* manifeste un conservatisme plésiomorphe dans sa différenciation. Les caractères distinctifs des espèces connues sont données dans une clef. *D. hessleri*, comme *D. ingens*, montre une affinité plus proche pour *D. remanei* et pour le complexe des espèces de l'Afrique Occidentale que pour *D. typica* en ce qui concerne l'épine dorsale suranale aiguë.

Etant donné la faible aptitude des Mystacocarides au déplacement et le fait que toutes les étapes de leur développement sont méiobenthiques, on peut estimer que la dérive des continents a joué un rôle dans leur évolution biogéographique.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Raum, in welchem *Derocheilocaris hessleri* n.sp. nachgewiesen ist, erstreckt sich von der Nord-West-Küste Floridas bis nach Ship Island, Mississippi (Mississippi Sound) im Norden des Golfes von Mexico. Wie andere Vertreter dieser Gattung weist *D. hessleri* einen plesiomorphen Konservatismus in seiner allmählichen Differenzierung auf. Die Unterscheidungsmerkmale der bekannten Arten sind in einem Schlüssel beschrieben. *D. hessleri* wie auch *D. ingens* zeigt in bezug auf den spitzen dorsalen, supraanal gelegenen Stachel eine grössere Ähnlichkeit mit *D. remanei* und der Gruppe der Arten Westafrikas als mit *D. typica*.

Im Hinblick auf die geringe Beweglichkeit der Mystacocarida wie auch die Tatsache, dass alle Entwicklungsstadien meiobenthisch verlaufen, wird die Vermutung aufgestellt, dass die Kontinentalverschiebung in ihrer geographischen Verbreitung eine Rolle gespielt hat.

BIBLIOGRAPHY

- DAHL, E., 1952. Mystacocarida. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49. 7. *Lunds Univ. Arrskrift*, (n. ser.) (2) 48 (6) : 1-41.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. & P.A. CHAPPUIS, 1951. Présence de l'ordre des Mystacocarida Pennak & Zinn dans le sable des plages du Roussillon : *Derocheilocaris remanei* n. sp. *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, 233 : 437-439.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1953. Révision des Mystacocarides du genre *Derocheilocaris* Pennak & Zinn. *Vie Milieu*, 4 (3) : 459-469.
- HALL, J.R. & R.R. HESSLER, 1971. Aspects in the population dynamics of *Derocheilocaris typica* (Mystacocarida, Crustacea). *Vie Milieu*, 22 (2 A) : 305-326.
- HESSLER, R.R., 1969. A new species of Mystacocarida from Maine. *Vie Milieu*, 20 (1 A) : 105-116.
- HESSLER, R.R., 1971. Biology of the Mystacocarida : a prospectus. In : Hulings, N.C. (Ed.), Proceedings of the First International Conference on Meiofauna, *Smithson. Contr. Zool.*, 76 : 87-90.
- HESSLER, R.R., 1972. New species of Mystacocarida from Africa. *Crustaceana*, 22 (3) : 259-273.
- MASRY, D. & F.D. POR, 1970. A new species and a new subspecies of Mystacocarida (Crustacea) from the Mediterranean shores of Israel. *Israel Jnl Zool.*, 19 (2) : 95-103.
- NOODT, W., 1954. Crustacea Mystacocarida von Süd-Afrika. *Kieler Meeresforsch.*, 10 : 243-246.
- PENNAK, R.W. & D.J. ZINN, 1943. Mystacocarida, a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut. *Smithson. misc. Collns.*, 103 (9) : 1-11.

Reçu le 24 juin 1974.

**DESCRIPTION DES APPENDICES BUCCAUX
DE *MIMOCALANUS DISTINCTOCEPHALUS*
BRODSKY, 1950 (COPEPODA CALANOIDEA)
ET VALIDITÉ DE LA FORME MÉDITERRANÉENNE
DE J. BOUCHER ET F. DE BOVÉE, 1970**

par Claude RAZOULS
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The buccal appendages of the type specimen of *Mimocalanus distinctocephalus* Brodsky, 1950 are described. The validity of the form found in the Mediterranean and ascribed to this species by BOUCHER and DE BOVÉE in 1970 is discussed and it is concluded that it must be considered a new species, *Mimocalanus brodskii*.

En 1970, BOUCHER et DE BOVÉE identifiaient un genre nouveau pour la Méditerranée, représenté par l'espèce *Mimocalanus distinctocephalus* décrite incomplètement par BRODSKY en 1950 à partir de deux femelles provenant de la mer d'Okhotsk (44°55' N ; 152°24' E).

Les différences entre les exemplaires originaux et ceux de Méditerranée reposaient sur la taille des individus (2,6 mm contre 1,5 mm) et sur la longueur respective des 1^{er} et 2^e exopodites de la P2, ainsi que sur les épines externes de ces mêmes articles.

Le critère de taille ne pouvant être retenu et le dessin de la P2 des échantillons de BRODSKY paraissant insuffisant, BOUCHER et DE BOVÉE ne créèrent pas, pour cette forme méditerranéenne, d'espèce nouvelle.

En 1970, T.S. PARK décrit une nouvelle espèce de *Mimocalanus* des Caraïbes : *M. crassus* à céphalosome nettement divisé.

Un examen attentif de ces différentes formes m'a semblé nécessaire et notamment la connaissance des pièces buccales de l'espèce type, *Mimocalanus distinctocephalus*.

Je remercie le Professeur K.A. BRODSKY de l'Académie de Léninegrad d'avoir bien voulu me faire parvenir les échantillons types.

DESCRIPTION

En raison de l'état du matériel, je n'ai pas pu observer valablement les antennules, de même que les pattes thoraciques 3 et 4. La figure 1 comprend les appendices céphalothoraciques : antennes (A), mandibules (B, B', B'' et C), maxillules (D), maxilles (E) et maxillipèdes (F).

ANTENNE.

La structure générale est la même chez les trois formes avec une légère différence pour le 2^e article de l'exopodite de *M. crassus* qui paraît plus allongé et moins nettement segmenté à son extrémité distale. Une différence apparaît dans le nombre des soies entre les trois formes. Il en est de même pour le dernier article de l'endopodite avec 11, 12 et 13 soies pour les différentes formes.

MANDIBULE.

Le palpe présente une structure identique chez les trois formes. Le tableau suivant résume la chétotaxie chez les 3 formes.

L'exopodite présente 4 articles et le même nombre de soies pour les trois formes.

Les différences constatées dans le nombre de soies de l'article distal de l'endopodite ne paraissent pas significatives en raison des difficultés de l'observation. BOUCHER et DE BOVÉE dénombrent 7 soies au lieu de 11 pour l'espèce type de BRODSKY. Le nombre des soies que l'on compte sur le dessin de PARK est de 10.

La différence apparemment la moins discutable porte sur le nombre des soies du basipodite.

La lame masticatrice présente une soie plumeuse et des fortes dents chitinisées, la partie opposée à la soie est différente chez les

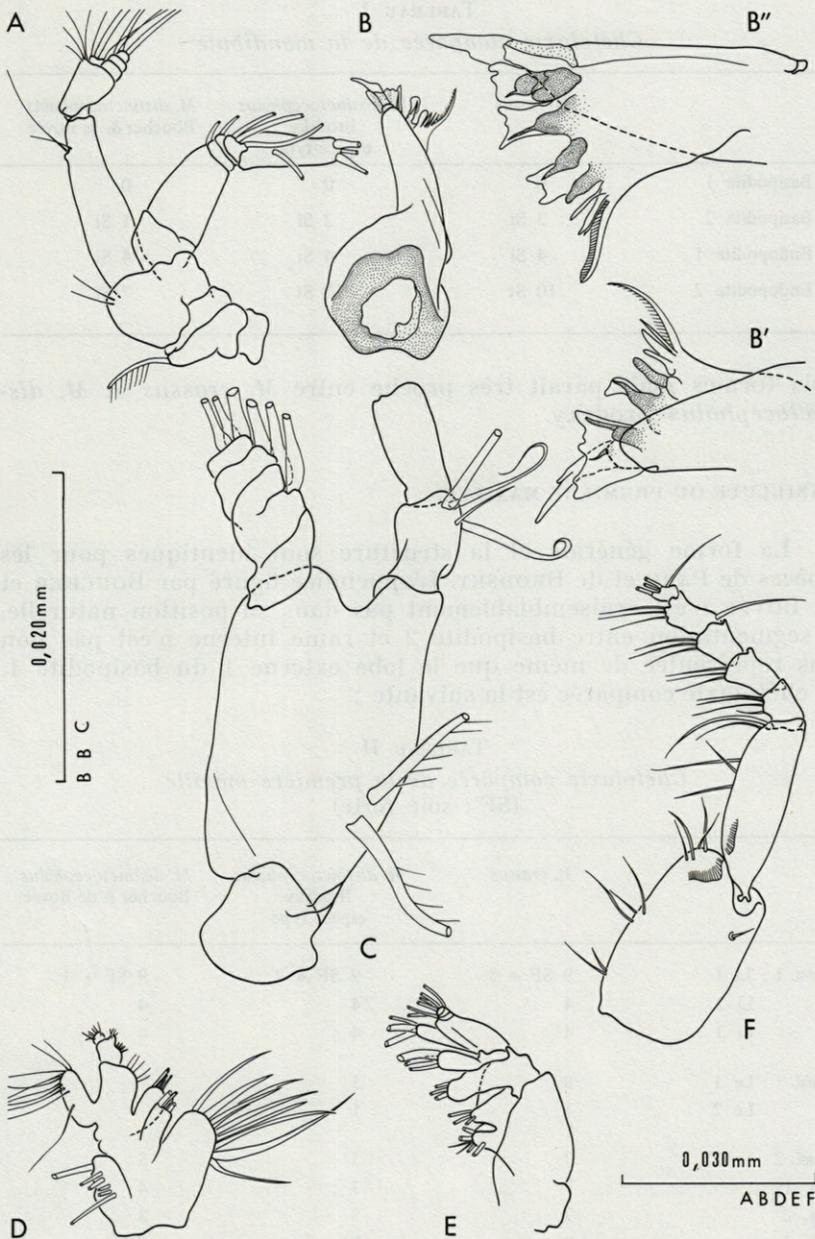


FIG. 1. — *Mimocalanus distinctocephalus*, appendices buccaux. A : antennes ; B, B', B'' : mandibules ; D : maxillules ; E : maxilles ; F : maxillipède.

TABLEAU I
Chétotaxie comparée de la mandibule

	<i>M. crassus</i>	<i>M. distinctocephalus</i> Brodsky espèce type	<i>M. distinctocephalus</i> Boucher & de Bovée
Basipodite 1	0	0	0
Basipodite 2	3 Si	2 Si	1 Si
Endopodite 1	4 Si	4 Si	4 Si
Endopodite 2	10 St	11 St	7 St

trois formes mais paraît très proche entre *M. crassus* et *M. distinctocephalus* Brodsky.

MAXILLULE OU PREMIÈRE MAXILLE.

La forme générale et la structure sont identiques pour les espèces de PARK et de BRODSKY. L'appendice figuré par BOUCHER et DE BOVÉE n'est vraisemblablement pas dans sa position naturelle, la segmentation entre basipodite 2 et rame interne n'est pas non plus représentée de même que le lobe externe 1 du basipodite 1. La chétotaxie comparée est la suivante :

TABLEAU II
Chétotaxie comparée de la première maxille
(SF : soie forte)

	<i>M. crassus</i>	<i>M. distinctocephalus</i> Brodsky espèce type	<i>M. distinctocephalus</i> Boucher & de Bovée
Basi. 1 : Li 1	9 SF + 5	9 SF + 2	9 SF + 1
Li 2	4	4	4
Li 3	4	4	4
Basi. 1 : Le 1	8	5	?
Le 2	1	1	
Basi. 2	7	5	5
Ri. 1	7	3	4
Ri. 2	7	5	3
Ri. 3	9	7	6
Re	11	10	10

MAXILLE.

La deuxième maxille présente un premier basipodite avec quatre lobes sétigères et un second basipodite avec un lobe et un endopodite à trois articles très courts. Le nombre et la disposition des soies est la suivante :

TABLEAU III
Chétotaxie comparée de la maxille

	<i>M. crassus</i>	<i>M. distinctocephalus</i> Brodsky espèce type	<i>M. distinctocephalus</i> Boucher & de Bovée
Basi. 1: L 1	6	6	4
L 2	3	3	3
L 3	3	3	5
L 4	3	3	3
Basi. 2: L 1	3	3	2
Endo. 1 + 2 + 3	5	6	6

MAXILLIPÈDE.

Le premier et deuxième basipodite sont sensiblement de la même longueur. La rame interne présente cinq articles. Une fine denticulation peut être observée chez l'espèce décrite par PARK et chez l'exemplaire de BRODSKY. Elle n'est pas représentée par BOUCHER et DE BOVÉE.

La chétotaxie est fournie dans le tableau IV.

PATTES THORACIQUES.

Les pattes thoraciques 1 et 2 sont représentées dans le travail de BRODSKY, les quatre paires de pattes dans la publication de BOUCHER et DE BOVÉE et seulement la P1 dans la figuration donnée par PARK.

TABLEAU IV
Chétotaxie comparée du maxillipède

	<i>M. crassus</i>	<i>M. distinctocephalus</i> Brodsky espèce type	<i>M. distinctocephalus</i> Boucher & de Bovée
Basi. 1	2 Si + 3 Si + 4 Si	2 Si + 3 Si + 4 Si (+ 1 Se ?)	3 Si + 3 Si + 3 Si + 1 Se
Basi. 2	3 Si + 2 Si	3 Si + 2 Si	3 Si + 2 Si
Ri 1	4 Si	4 Si	3 Si
Ri 2	4 Si	3 Si	3 Si
Ri 3	3 Si	3 Si	3 Si
Ri 4	3 Si + 1 Se	3 Si + 1 Se	3 Si + 1 Se
Ri 5	3 St + 1 Se	3 St + 1 Se	3 St + 1 Se

Espèce type : première patte thoracique :

Le basipodite 2 présente une soie et une très fine et abondante sétation sur le bord interne.

L'endopodite de P1 à un segment, présente 4 Si, dont une vers la base de l'article, une vers le milieu et deux terminales (et non comme cela est représenté sur la figure 56, p. 138).

Cet article est assez semblable à celui de BOUCHER et DE BOVÉE mais diffère de celui de PARK qui ne possède que trois soies.

L'exopodite est à trois articles : le premier sans soie, avec une bordure interne à fines soies (comme dans le cas de *M. crassus*), le deuxième a une soie interne et une épine externe barbelée qui atteint les deux tiers supérieurs de l'article distal, le troisième article a quatre soies internes, une soie terminale et une épine externe de même longueur que le bord externe de l'article.

Chez *M. crassus*, les deux épines externes sont de même longueur, les rapports sont à peu près identiques entre l'échantillon type et l'exemplaire de Méditerranée.

Deuxième patte thoracique :

Des différences sont constatées entre les longueurs des épines externes des premiers et deuxième articles de l'exopodite de la P 2, la position de la deuxième soie interne de l'endopodite, les longueurs respectives des deux premiers articles de l'exopodite ; rapport 1 pour la forme méditerranéenne et 1,31 pour l'échantillon type.

CONCLUSION

Il existe trois espèces de *Mimocalanus* dont le céphalosome est nettement divisé : *M. distinctocephalus* Brodsky, 1950 ; *M. crassus* Park, 1970 et *M. brodskii* n. sp. et quatre espèces à céphalosome indivis : *M. cultrifer* Farran, 1908 ; *M. nudus* Farran, 1908 ; *M. major* Sars, 1920 et *M. inflatus* Davis, 1949.

Les caractères distinctifs entre les trois premières formes portent sur le nombre des soies internes du basipodite 2 de la mandibule (respectivement 2, 3 et 1) et la chétotaxie de la première maxille.

La forme méditerranéenne décrite par BOUCHER et DE BOVÉE peut-elle être rapportée à l'espèce type *M. distinctocephalus* de Brodsky ?

L'exopodite de la P 2 présente des différences assez notables ; la lame masticatrice de la mandibule apparaît nettement différente, la chétotaxie des divers appendices buccaux n'est jamais conforme, les différences étant importantes même si l'on tient compte des erreurs dues aux soies qui ont pu être cassées.

Une meilleure connaissance de l'échantillon type nous amène à considérer la forme méditerranéenne comme une espèce nouvelle : *Mimocalanus brodskii* (1).

RÉSUMÉ

Les appendices buccaux de l'échantillon type *Mimocalanus distinctocephalus* Brodsky, 1950 sont décrits et la validité de la forme trouvée en Méditerranée et rapportée à cette espèce par BOUCHER et DE BOVÉE en 1970 est discutée.

La forme méditerranéenne doit être considérée comme une espèce nouvelle : *Mimocalanus brodskii*.

(1) Cette espèce est dédiée au Professeur K.A. BRODSKY de l'Académie des Sciences de Léninegrad.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Buccalanhänge des Belegexemplars von *Mimocalanus distinctocephalus* Brodsky, 1950 werden beschrieben. Dabei wird die Gültigkeit der Form, welche im Mittelmeer gefunden und von BOUCHER und DE BOVÉE 1970 dieser Art zugeordnet worden ist, diskutiert. Es wird der Schluss gezogen, dass diese Form als neue Art, *Mimocalanus brodskii*, angesehen werden muss.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUCHER, J. & F. de BOVÉE, 1970. *Mimocalanus distinctocephalus* Brodsky, 1950 (Copepoda Calanoidea), genre nouveau pour la Méditerranée, nouvelle description. *Vie Milieu*, **21** (3 B) : 527-534.
- BRODSKY, K.A., 1950. Calanoidea of the far Eastern seas and polar basin of the U.S.S.R. (en russe). *Izv. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, **35** : 442 p.
- PARK, T.S., 1970. Calanoid Copepods from the Caribbean sea and Gulf of Mexico. 2. New species and new records from plankton samples. *Bull. mar. Sci. Gulf. Caribb.*, **20** (2) : 472-546.

Reçu le 22 juillet 1974.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DES COPÉPODES HARPACTICOIDES
DE MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

12. — LE GENRE *HETEROPSYLLUS* (T. SCOTT)
CLETODIDAE T. SCOTT

par Jacques SOYER

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

ABSTRACT

The systematic prospection made on the continental shelf of the french catalane coast allowed to collect 45 species of Cletodidae. Among them 5 belong to the genus *Heteropsyllus* still unknown in the Mediterranean. Two of them, not yet published, are described. Some precisions on the distribution of the other forms are given.

La famille des Cletodidae est l'une des mieux représentées sur les substrats meubles du plateau continental de la côte catalane française. Nos prospections systématiques ont permis la récolte de 45 espèces se rapportant à 19 genres. Parmi elles, cinq formes se rattachaient au seul genre *Heteropsyllus* (T. Scott), encore inconnu en Méditerranée. Dans la présente note, nous donnons quelques indications sur l'écologie de ces espèces et nous décrivons deux formes inédites.

Espèces récoltées :

- *H. exiguus* (Sars),
- *H. nanus* (Sars),
- *H. dimorphus* Por,
- *H. meridionalis* n. sp.,
- *H. confluens* n. sp.

H. EXIGUUS (SARS)

Les exemplaires en notre possession étaient en tous points conformes à la description originale de SARS (1911). Ils ont été rencontrés exclusivement entre 10 et 30 m de profondeur sur les sables grossiers et fins graviers de la communauté à *R. levantina* et *Ps. ismaelensis*.

A notre connaissance, *H. exiguus* ne semble pas avoir été récolté depuis sa découverte par SARS qui le récolte sur des fonds peu importants.

H. NANUS (SARS)

Les exemplaires d'*H. nanus* récoltés à Banyuls-sur-Mer présentaient les caractères originaux indiqués dans la description de SARS (1920). La distribution de l'espèce se montre très étalée en profondeur. Apparaissant vers une dizaine de mètres, elle atteint les limites bathymétriques du plateau continental; cependant sa densité augmente légèrement sur les substrats détritiques envasés, aux environs de 70 m. *H. nanus* serait une mixticole eurybathe.

A notre connaissance, *H. nanus* n'a été récolté que sur les côtes scandinaves, entre 10 et 75 m, sur des fonds de vase ou de vase sableuse (SARS, 1920; LANG, 1948). Cette localisation correspond bien à celles que nous avons observées au large de la côte catalane française, mais cette forme doit être considérée comme eurybathe; nous l'avons rencontrée dans plusieurs de nos stations profondes, entre 160 et 400 m.

H. DIMORPHUS POR

Les individus en notre possession correspondaient bien à la description originale de POR (1959). L'espèce présente une répartition littorale: apparaissant vers une quinzaine de mètres de profondeur, elle atteint sa densité maximale entre 30 et 40 m, pour disparaître totalement de nos prélèvements vers 60 m. Il s'agirait d'une limicole côtière.

POR a découvert cette espèce dans les vases à *Modiolus* de mer Noire, c'est-à-dire dans la communauté la plus profonde de cette mer. Nous n'avons pas constaté sa présence dans nos prélèvements profonds.

H. MERIDIONALIS N. SP.

Matériel examiné : 5 femelles, 3 mâles récoltés sur les vases et les sables du large, entre 61 et 108 m de profondeur (stations DB 1, DB 54, DB 107, DB 112).

La présente description est fondée sur la dissection complète d'un exemplaire femelle (l : 455 μ) et d'un exemplaire mâle (l : 376 μ). Les caractères originaux ont été reconnus sur les 6 autres exemplaires. L'ensemble du matériel étudié est conservé dans la collection personnelle de l'auteur.

DESCRIPTION.

Femelle.

Taille comprise entre 416 et 486 μ . Morphologie du même type que les autres espèces du genre : corps d'aspect massif, sans rétrécissement marqué au niveau de la séparation métasome-urosome. Rostre bien développé, arrondi à son apex. Céphalosome et métasome sans ornementation. Segments de l'urosome sans ornementation dorsale (Pl I, A). U 1 et U 2 soudés pour former le segment génital sans ornementation. U 3 avec peigne latéral de quelques spinules. U 4 avec groupes de spinules ventrales. U 5 avec quelques spinules à la base des rames furcales ; les bords de l'échancrure anale sont garnis de spinules. Rames furcales courtes, aussi longues que larges (Pl. I, C). Les deux soies apicales sont bien développées. Coin distal externe avec deux soies spiniformes, coin distal interne avec une soie et quelques spinules. Sur la face dorsale, présence d'une soie à base articulée.

Antennule (Pl. I, D) : composée de cinq articles. Article distal bien développé plus grand que les deux précédents réunis, portant des soies barbelées. Aesthétaques et soie accompagnatrice portés par les troisième et cinquième articles.

Antenne (Pl. I, E) : coxa réduite. Allobasis plus long que l'endopodite, avec, implanté en son milieu, un exopodite de deux articles dont le proximal porte une soie et le distal trois soies cour-

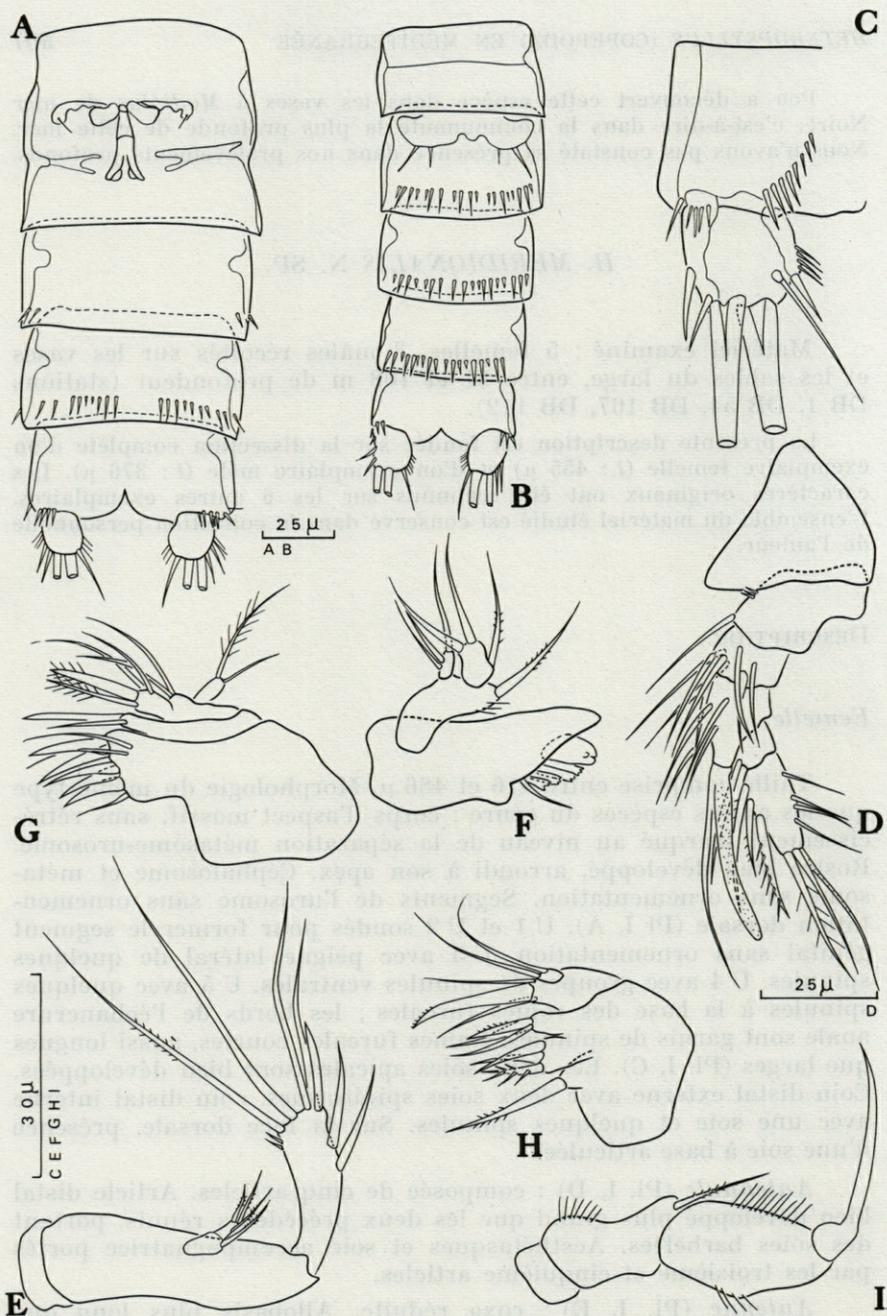


PLANCHE I. — *H. meridionalis* n. sp. A : urosome femelle (vue ventrale). B : urosome mâle (vue ventrale). C : rame furcale. D : rostre et antennule femelle. E : antenne. F : mandibule. G : maxillule. H : maxille. I : maxillipède.

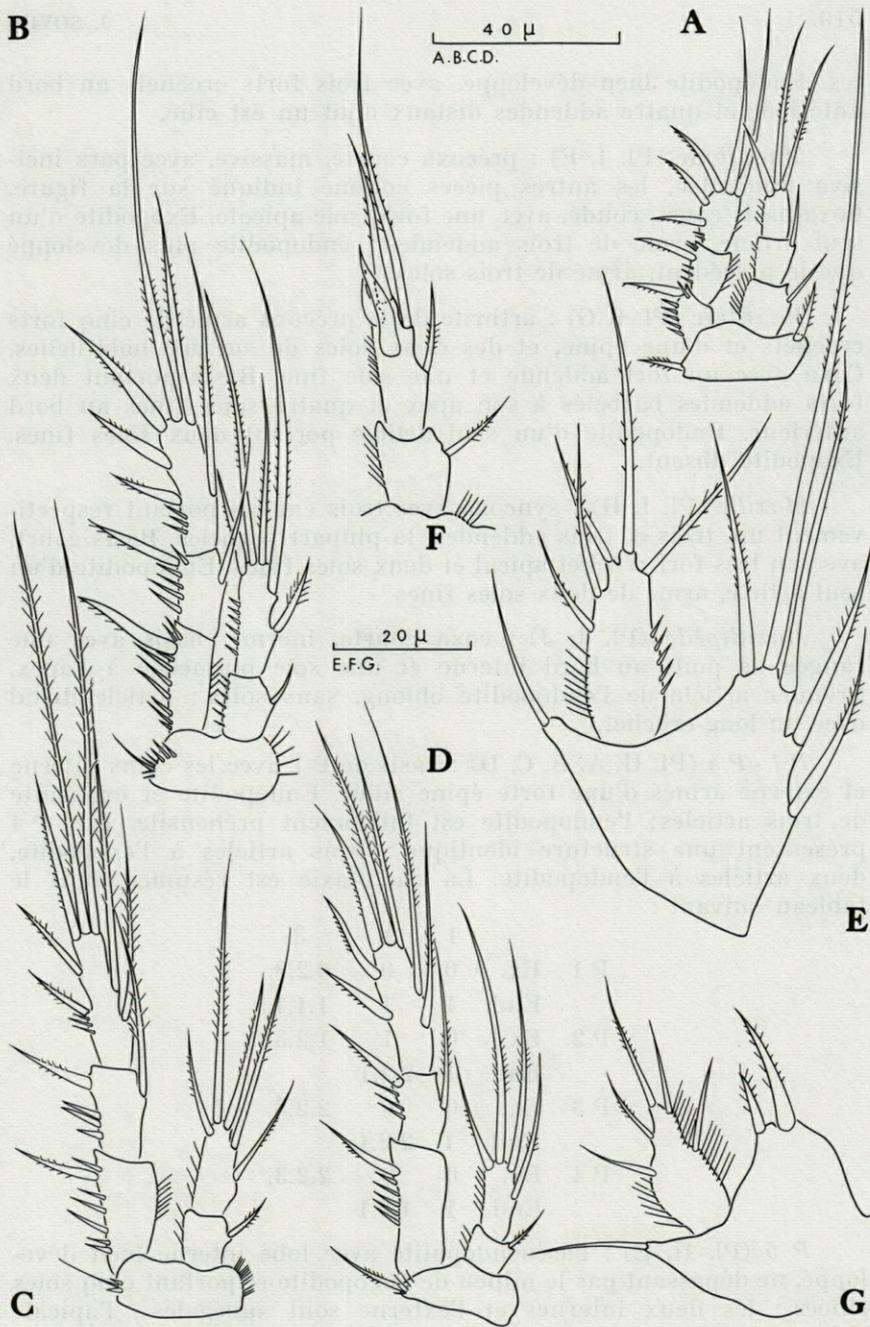


PLANCHE II. — *H. meridionalis* n. sp. A : P 1. B : P 2. C : P 3 (femelle). D : P 4.
 E : P 5 (femelle). F : endopodite de P 3 (mâle). G : P 5 (mâle).

tes. Endopodite bien développé, avec trois forts crochets au bord antérieur et quatre addendes distaux dont un est cilié.

Mandibule (Pl. I, F) : précoxa courte, massive, avec pars incisiva unidentée, les autres pièces comme indiqué sur la figure. Coxa-basis court, coudé, avec une forte soie apicale. Exopodite d'un seul article, armé de trois addendes ; endopodite plus développé que le précédent, armé de trois soies.

Maxillule (Pl. I, G) : arthrite de la précoxa armé de cinq forts crochets et d'une épine, et des deux soies de surface habituelles. Coxa avec un fort addende et une soie fine. Basis portant deux forts addendes barbelés à son apex et quatre soies fines au bord antérieur. Endopodite d'un seul article portant deux soies fines. Exopodite absent.

Maxille (Pl. I, H) : syncoxa avec trois endites portant respectivement un, trois et trois addendes, la plupart barbelés. Basis court, avec un très fort crochet apical et deux soies fines. Endopodite d'un seul article, armé de deux soies fines.

Maxillipède (Pl. I, J) : coxa courte, inerme, basis avec une rangée de poils au bord interne et une soie plumeuse à l'apex. Premier article de l'endopodite oblong, sans soies ; article distal avec un long crochet.

P 1 - P 4 (Pl. II, A, B, C, D) : basis de P 1 avec les coins interne et externe armés d'une forte épine ciliée. Endopodite et exopodite de trois articles ; l'endopodite est faiblement préhensile. P 2 - P 4 présentent une structure identique : trois articles à l'exopodite, deux articles à l'endopodite. La chétotaxie est résumée dans le tableau suivant :

		1	2	3
P 1	Ex.	0	0	0.2.3.
	End.	1	1	1.1.1.
P 2	Ex.	0	1	1.2.3.
	End.	1	2.2.1	
P 3	Ex.	0	0	2.2.3.
	End.	1	2.2.1	
P 4	Ex.	0	0	2.2.3.
	End.	1	1.2.1	

P 5 (Pl. II, E) : baséoendopodite avec lobe interne bien développé, ne dépassant pas le milieu de l'exopodite et portant cinq soies ciliées : les deux internes et l'externe sont subégales ; l'apicale externe est deux fois plus longue que l'apicale interne. Exopodite bien développé, portant cinq soies.

Mâle.

Taille comprise entre 376 et 425 μ . Morphologie générale identique à celle de la femelle. Ornementation de l'urosome plus complète que chez la femelle (Pl. I, B). U 2, U 3 et U 4 présentent des spinules au bord postérieur et inférieur et latéralement. U 5 sans ornementation particulière, mais avec quelques spinules au voisinage de l'implantation des rames furcales.

Antennule subchirocère.

Endopodite de P 3 (Pl. II, F) : de deux articles. Premier article avec une soie interne. Article distal avec cinq soies dont deux sont transformées en languette comme indiqué sur la figure.

P 5 (Pl. II, G) : baséoendopodites confluent, à lobe interne bien marqué, armé de deux fortes soies, dont l'externe est plus courte. Exopodite allongé, piriforme, armé de cinq soies et présentant une rangée de fines spinules au bord interne.

DISCUSSION.

Le genre *Heteropsyllus* se compose, à notre connaissance, de sept espèces ; deux formes seulement, *H. rostratus similis* Smirnov et *H. dimorphus* Por ont été découvertes depuis la révision de LANG (1948). Parmi celles-ci, deux seulement présentent cinq addendés à l'article distal de P 1 : *H. rostratus* (Sars) et *H. exiguus* (Sars). La première forme diffère nettement de notre espèce par ses endopodites de P 1 - P 4 grêles et la morphologie de sa P 5. Par contre, *H. meridionalis* n'est pas sans affinité avec *H. exiguus*, dont, malheureusement, la chétotaxie des pattes natatoires n'est connue que de manière incomplète. La comparaison entre les figures de Sars et nos observations fait apparaître des différences notables dans la longueur respective des articles de l'endopodite de la P 1, beaucoup plus courts dans notre espèce. La chétotaxie de la mandibule et du maxillipède semble également différente. L'ensemble de ces caractères distinctifs nous conduit donc à considérer la forme méditerranéenne comme originale.

REMARQUES.

H. meridionalis apparaît entre 30 et 40 m, sur des substrats détritiques fortement envasés aux environs de 45 m et entre 70 et 100 m, à la marge de contact entre les vases et les sables du large. Il s'agit donc d'une mixticole eurybathe.

H. CONFLUENS N. SP.

Matériel examiné : 4 femelles, un mâle récoltés sur les sables du large entre 89 et 110 m de profondeur (stations DB 2, DB 36 et DB 112).

La présente description est fondée sur la dissection complète d'un exemplaire femelle (long. : 662 μ) et d'un exemplaire mâle (long. : 536 μ). Les caractères originaux ont été reconnus sur les autres individus. L'ensemble du matériel examiné est conservé dans la collection personnelle de l'auteur.

DESCRIPTION.

Femelle.

Taille comprise entre 570 et 662 μ . Morphologie du même type que celle des autres espèces du genre, avec un rétrécissement à peine marqué entre les segments du métasome et ceux de l'urosome. Rostre bien développé, avec apex pointu, dépassant largement l'extrémité du premier article de l'antennule. Aucune ornementation n'est visible sur le céphalosome ou le métasome. U 1 et U 2 imparfaitement soudés pour former le segment génital, avec un peigne latéral de spinules. U 3 avec peignes latéraux et un groupe de quatre spinules ventrales. U 4 avec spinules ventrales et latérales. U 5 sans ornementation ventrale, mais dorsalement. L'opercule anal est muni de spinules (Pl. III, A). Rames furcales légèrement plus longues que larges (Pl. III, C); les soies apicales sont normalement développées. Coin distal externe avec trois fortes spinules et deux soies fines. Coin distal interne avec une courte soie et quatre spinules; une soie dorsale articulée est implantée aux deux tiers distaux de la rame.

Antennule (Pl. III, D) : composée de cinq articles armés de soies barbelées. Premier article et article distal aussi longs que les trois médians. Aesthétaques et soie accompagnatrice portés par les troisième et cinquième articles.

Antenne (Pl. III, E) : coxa réduite, inerme. Allobasis avec une longue soie fine et plumeuse au bord interne et un exopodite d'un seul article, portant quatre soies fines. Endopodite bien développé présentant des rangées de spinules et deux crochets au bord antérieur et cinq addendés distaux, dont deux crochets.

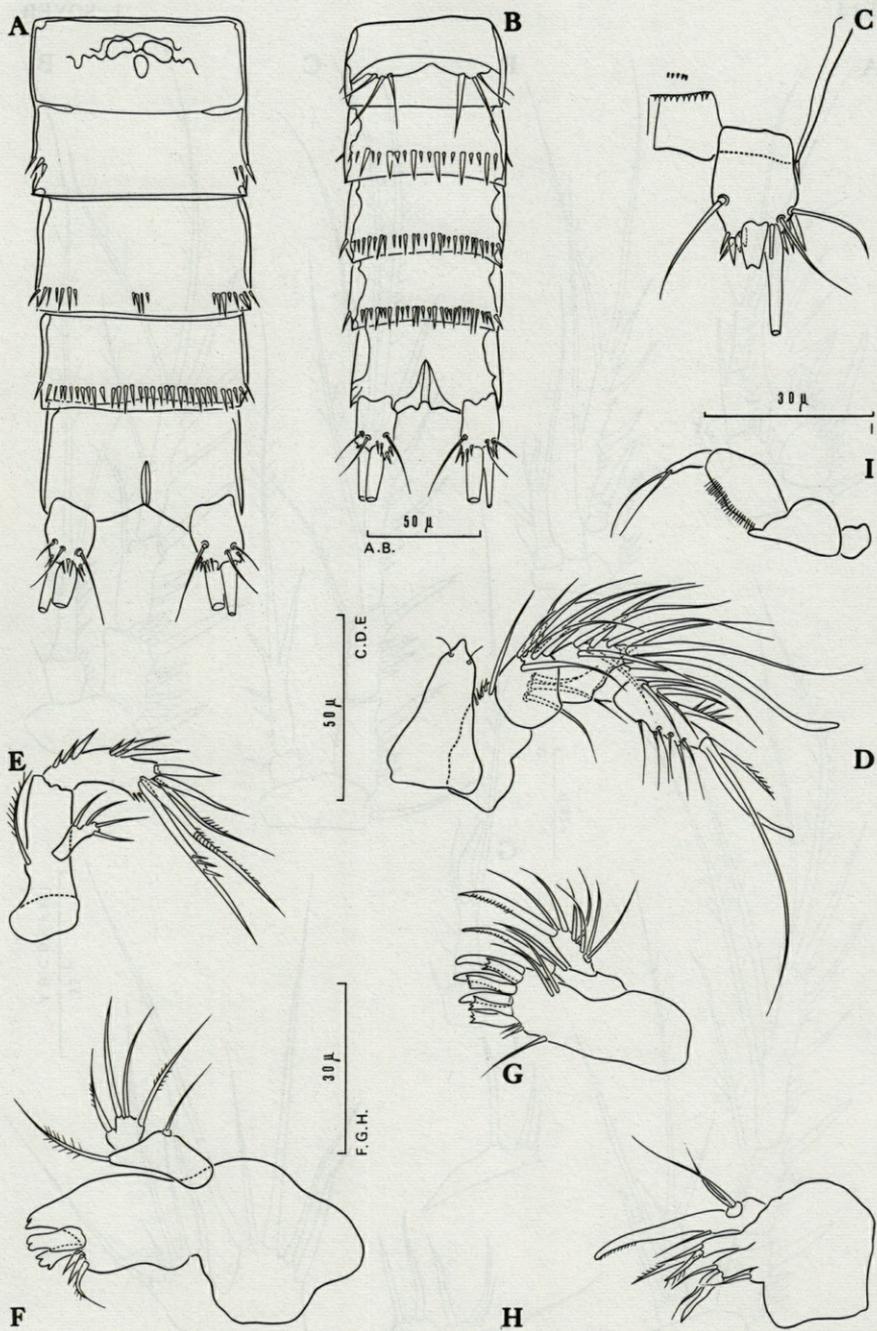


PLANCHE III. — *H. confluens* n. sp. A : urosome femelle (vue ventrale). B : urosome mâle (vue ventrale). C : furca. D : rostre et antennule (femelle). E : antenne. F : mandibule. G : maxillule. H : maxille. I : maxillipède.



PLANCHE IV. — *H. confluens* n. sp. A : P 1. B : P 2. C : P 3 (femelle). D : P 4. E : P 5 (femelle). F : P 3 (mâle). G : endopodite de P 3 (mâle). H : P 5 (mâle). I : P 6 (mâle).

Mandibule (Pl. III, F) : précoxa robuste avec pars incisiva bilobée, les autres pièces comme indiqué sur la figure. Coxa-basis triangulaire avec une longue soie plumeuse à son apex. Exopodite très réduit avec une fine soie, endopodite d'un seul article avec quatre soies fines plumeuses.

Maxillule (Pl. III, G) : arthrite de la précoxa de sept forts addendes dont quatre sont spatulés et denticulés, deux épines, une soie fine, et les deux soies de surface habituelles. Coxa avec un fort crochet et une soie fine. Basis allongé portant six addendes dont un fort crochet apical. Endopodite (?) réduit avec deux soies. Exopodite absent.

Maxille (Pl. III, H) : syncoxa avec trois endites armés respectivement de un, trois et trois addendes. Basis court, robuste avec un très fort crochet apical et une soie fine. Endopodite d'un seul article armé de deux soies fines.

Maxillipède (Pl. III, I) : coxa courte, inerme. Basis triangulaire, également inerme. Premier article de l'endopodite avec bord interne garni d'une rangée de longs poils. Article distal court, avec à son apex, une soie longue et fine et un crochet grêle.

P 1 - P 4 (Pl. IV, A, B, C, D) : basis de P 1 avec un crochet barbelé aux coins interne et externe. Exopodite et endopodite de trois articles : l'endopodite légèrement plus long que l'exopodite est faiblement préhensile. P 2 - P 4 présentent une structure identique avec un exopodite triarticulé et un endopodite biarticulé. Les addendes qui arment l'endopodite de P 4 sont particulièrement forts.

La chétotaxie est résumée dans le tableau suivant :

		1	2	3
P 1	Ex.	0	0	0.2.3.
	End.	0	1	1.1.1.
P 2	Ex.	0	1	1.2.3.
	End.	1	1.1.1	
P 3	Ex.	0	1	2.2.3.
	End.	1	1.1.1	
P 4	Ex.	0	1	2.2.3.
	End.	1	1.2.1	

P 5 (Pl. IV, E) : baséoendopodite et exopodite confluent, en plaque. Lobe interne armé de cinq soies dont la médiane et l'externe sont les plus longues. Exopodite armé de quatre soies dont l'externe est la plus courte.

Mâle.

Morphologie identique à celle de la femelle. U 1 et U 2 nettement distincts ; ce dernier présente ventralement une rangée de fortes spinules. U 3 et U 4 avec le même type d'ornementation : une rangée continue de spinules. U 5 sans spinulation, mais avec bord libre de l'opercule anal armé de quelques spinules (Pl. III, B).

Antennule subchirocère.

P 3 (Pl. IV, F, G) : *P 2* est le seul appendice thoracique à présenter un dimorphisme sexuel. Les deux premiers articles de l'exopodite sont très courts, armés de forts addendes. Sur l'article distal de l'endopodite, la soie médiane est transformée en écaille, plumeuse.

P 5 (Pl. IV, H) : baséoendopodite et exopodite soudés en plaque. Lobe interne portant deux soies fines ciliées ; lobe externe armé de trois soies.

P 6 (Pl. IV, I) : en plaque également, armé de trois addendes dont l'interne est fort.

DISCUSSION.

La forme que nous venons de décrire présente une série de caractères qui se rencontrent dans le genre *Heteropsyllus* : structure et chétotaxie des *P 1 - P 4*, de l'antennule, des pièces buccales. Le dimorphisme sexuel observé sur l'endopodite de *P 2* est très proche de celui observé chez *H. dimorphus* Por, ou encore chez *H. meridionalis*. Cependant, les transformations observées sur l'exopodite du même appendice sont exceptionnelles chez les Cletodidae. La *P 5* en plaque, l'exopodite de l'antenne d'un seul article, constituent, par contre, des caractères originaux dans le genre.

RÉSUMÉ

Les prospections systématiques entreprises sur le plateau continental de la côte catalane française ont permis la récolte de 45 espèces de Cletodidae. Parmi celles-ci, cinq appartenaient au genre *Heteropsyllus* (T. Scott), encore inconnu en Méditerranée. Deux d'entre elles, inédites, sont décrites. Des précisions sur la distribution des autres formes sont données.

ZUSAMMENFASSUNG

Systematische Aufnahmen, die auf dem Kontinentalplateau der katalanischen Küste in Frankreich vorgenommen wurden, haben 45 Cletodiden-Arten hervorgebracht. Davon waren 5 Arten der Gattung *Heteropsyllus* (T. Scott) im Mittelmeer bisher nicht bekannt, 2 unter ihnen sind überhaupt neu und werden näher beschrieben. Zur Verteilung der übrigen Formen werden genaue Angaben gemacht.

BIBLIOGRAPHIE

- LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. Nordiska Bokhandeln, Stockholm, 2 vol.
- POR, F.D., 1959. Harpacticoide noi (Copepoda Crustacea) din milure Marii Negre. *Fauna Republ. pop. rom.*, 11 : 347-368.
- SARS, G.O., 1911. Crustacea of Norway. V. Copepoda. Bergen.
- SARS, G.O., 1919-21. Crustacea of Norway. VII. Copepoda. Suppl. Bergen.
- SOYER, J., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. 3. Les peuplements de Copépodes Harpacticoides (Crustacea). *Vie Milieu*, 21 (2 B) : 337-511.

Reçu le 20 septembre 1974.

ZUSAMMENFASSUNG

Zwischenzeitliche Annehmlichkeiten, die auf dem Kontinentalplateau der kalifornischen Küste in Frankreich vorgekommen wurden, haben 15 Gattungen-Arten herangezogen. Diese waren 5 Arten der Gattung *Heteroglyphus* (T. Scott) im Mittelmeer, bisher nicht bekannt. 3 unter ihnen sind überbringt neu und werden näher beschrieben. Zur Veranschaulichung der übrigen Formen werden genaue Angaben gemacht.

BIBLIOGRAPHIE

- JARD, K., 1916. Monographie der Heteroglyphen. Nordiska Bokhandeln, Stockholm, 2 vol.
- POW, R.D., 1952. Heteroglyphidae aus Gagepoda (Crustacea) des Mittelmeeres. *Marine Biology*, 4: 347-388.
- SAKS, G.O., 1911. Crustacea of Norway. V. Gagepoda. Bergen.
- SAKS, G.O., 1919-21. Crustacea of Norway. VII. Gagepoda. Supplement. Bergen.
- SAKS, J., 1970. Etude de la faune de crustacés de la côte atlantique française. 3. Les peuplements de Gagepoda littorales (Crustacea). *Vie Milieu*, 21 (2B): 307-311.

Recu le 20 septembre 1974.

DOCUMENTS FAUNISTIQUES ET ÉCOLOGIQUES

PRÉSENCE DE *PHILOCHERAS MONACANTHUS* (HOLTHUIS) (CRUSTACEA DECAPODA) DANS LA BAIE DE BANYULS-SUR-MER (PYRÉNÉES-ORIENTALES)

Pontophilus monacanthus (Holthuis, 1961).

Philocheras monacanthus Zariquiey Alvarez, 1968.

Cette espèce fut décrite par HOLTHUIS (1961) qui l'a récoltée en Méditerranée, sur la côte sud-ouest de la Turquie. Sa présence est signalée sur les côtes du Maroc, d'Israël et d'Espagne par ZARIQUIEY (1968) et LAGARDÈRE (1971).

Une série de prélèvements effectués en janvier, février, mars 1974, dans la baie de Banyuls, au moyen d'un micro-chalut à perche, ont montré la présence abondante de cette espèce sur les fonds de sable non envasé (moins de 5 % de particules inférieures à 40 μ , fonds de 0 à 25 m). *Philocheras monacanthus* a été trouvée avec *Philocheras trispinosus* (Hailstone, 1835) et *Philocheras bispinosus* (Hailstone, 1835). Seules, ces deux dernières espèces ont été déjà signalées dans ces biotopes par PICARD (1965) et GUILLE (1970).

Conformément à la description d'HOLTHUIS, *Philocheras monacanthus* se caractérise par la présence d'une seule épine sur la ligne médio-dorsale du céphalothorax et de deux courtes carènes prolongeant vers l'arrière les épines ptérygostomiennes. Le rostre court,

* Ce travail a été réalisé avec le concours du C.N.E.X.O. (convention n° 74.938).

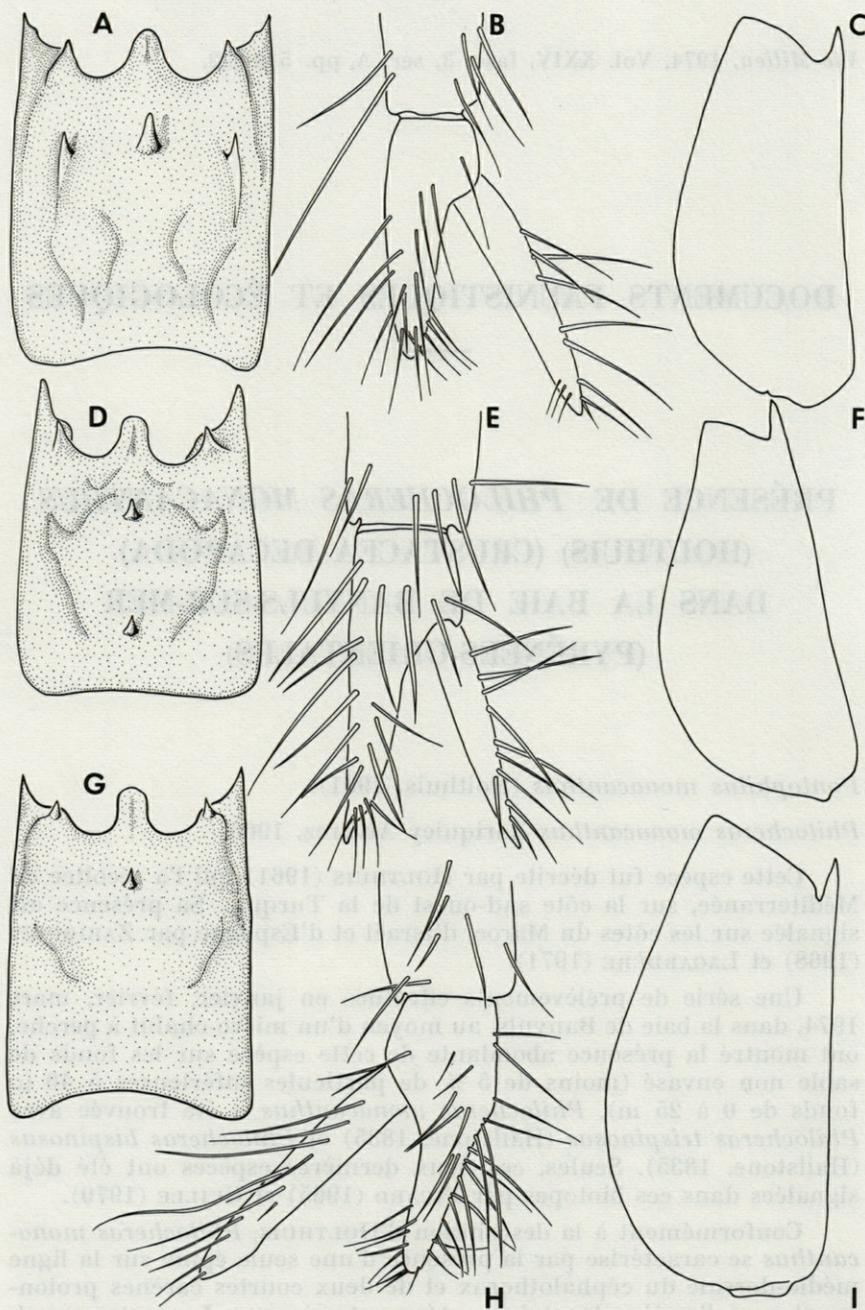


FIG. A, B, C. — *Philocheles trispinosus*. A : céphalothorax ($\times 8$) ; B : 2^e péréiopode ($\times 36$) ; C : scaphocécrite ($\times 18$).

FIG. D, E, F. — *Philocheles bispinosus*. D : céphalothorax ($\times 8$) ; E : 2^e péréiopode ($\times 36$) ; F : scaphocécrite ($\times 18$).

FIG. G, H, I. — *Philocheles monacanthus*. G : céphalothorax ($\times 8$) ; H : 2^e péréiopode ($\times 36$) ; I : scaphocécrite ($\times 18$).

avec une dépression en rigole, présente une pointe obtuse et arrondie. Le doigt mobile de la pince de la deuxième paire de péréiopodes est 1 fois 1/2 plus long que le doigt fixe. Le scaphocérîte est plus trapu que chez les autres espèces déjà citées. Son bord antérieur dépasse nettement l'épine extérieure (cf. planche).

Nous avons observé que l'article terminal du deuxième péréiopode atteint la partie proximale du propode du premier péréiopode. Les segments abdominaux sont lisses et arrondis dorsalement ; le sixième possède une gouttière dorsale bien visible à la loupe binoculaire. Le telson, long et étroit, présente également une gouttière sur sa partie dorsale. Les endopodites de l'uropode atteignent presque l'extrémité du telson ; les exopodites sont un peu plus courts.

Des femelles sont grainées en janvier, février, mars, périodes différentes de celles indiquées par ZARIQUIEY (1968) : avril, mai, juin d'une part, septembre d'autre part.

La présence de *Philocheras monacanthus* dans la baie de Banyuls étend septentrionalement l'aire de cette espèce et montre qu'elle dépasse vers le nord le cap Creus, limite géographique de nombreuses espèces méridionales.

Une étude ultérieure permettra de définir plus exactement les répartitions des 3 espèces signalées ici.

Jean-Philippe LABAT,

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

BIBLIOGRAPHIE

- GUILLE, A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (1 B) : 149-280.
- HOLTHUIS, L.B., 1961. Report on a collection of Crustacea Decapoda and Stomatopoda from Turkey and Balkans. *Zool. Verh., Leiden*, **47** : 1-67.
- LAGARDÈRE, J.P., 1971. Les crevettes des côtes du Maroc. *Trav. Inst. scient. chérif., Série Zool.*, **36** : 1-140.
- PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **52** (36) : 1-160.
- ZARIQUIEY ALVAREZ, R., 1968. Crustaceos Decapodos Ibericos. *Investigación pesq.*, **32** : 1-510.

Reçu le 7 août 1974.

**A NEW RECORD OF A *ZU CRISTATUS*
(TRACHIPTERIDAE PISCES)
OFF THE COAST OF BLANES (SPAIN)**

During the summer of 1969, about 60 km off Blanes, in the fishing ground known as "La Malica" and at 600 meters depth, a *Zu cristatus* specimen was captured (fig. 1). The said specimen was kept in the Blanes "Aquarium". We are thankful to its President for furnishing it to us and for his kindness every time we have worked in that centre.

The *Zu* genus was created in 1960 by WALTERS and FITCH to separate a *Trachipterus cristatus* (Bonelli, 1820) from the other *Trachipterus* species. PALMER (1961) made a complete revision of this genus, giving besides all the known synonyms for the Atlantic ocean.

Both genera, although quite similar, have clear traits that differentiate them. According to several authors (WALTERS and FITCH, 1960 ; FITCH, 1964 ; PALMER, 1961 ; BINI, 1970) they can be summarized as follows :

- a. Ventral profile with an abrupt step at anus level.
- b. Presence of deciduous cycloid scales.
- c. Caudal fins divided in two parts ; the upper one with fanshaped rays and the lower one with somewhat reduced rays, but not rudimentary as in *Trachipterus*.
- d. Fewer number of vertebrae.
- e. Stronger teeth.

Its distribution area occupies the Mediterranean sea, Atlantic and Pacific oceans.

FITCH (1964) examined 5 specimens (3 larvae, a juvenile one, and a 513 mm adult). PALMER (1961) was able to compare 26 specimens from 31 to 655 mm and TORTONESE (1958) has worked with 10 specimens captured off the Italian coast. It included the largest

known specimen. LOZANO (1947) gives all the data known up to his time on the capture of *Trachypterus cristatus* within the Iberian waters, although he finishes doubting the validity of the three *Trachypterus* species.

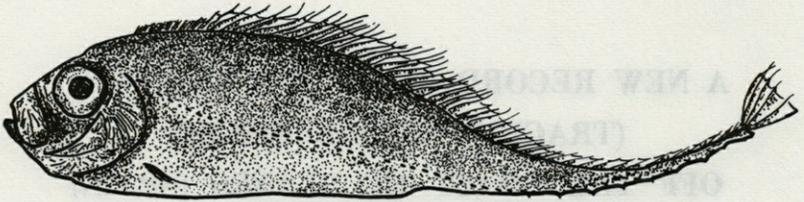


FIG. 1. — *Zu cristatus* fished off the coast of Blanes (drawn from photograph).

Our specimen pertains to an adult individual, which measures 875 mm. It is kept in the Zoology Department collection at the Science Building of the University of Navarra. Its preservation state is good, although its pelvic fins and the first rays of the dorsal fin are missing, showing only their insertion points. These mutilations are frequent in specimens that live at great depth and reach such size. The caudal fin preserves the upper part in good condition, but the lower part has its rays broken. It presents all the characteristic traits of its genus : the lateral line, armoured, descends to the ventral line behind the anus and from there follows it to the caudal fin ; its strong teeth, which measure at times as much as 5 mm, are conic. Sixteen of them are arranged in the upper jaw and 10 in the lower. There are two in the vomer pointing backwards and a pair of palatines with similar characteristics. The dorsal fin rays number approximately 120. It is difficult to count the anterior, pectorals fins 11 and caudal fins 9 + 3.

Recently LOZANO, F. (1969) has mentioned the capture of a *Trachypterus iris* at Santander and a *Regalecus glesne* in the Mediterranean. The only thing he knows about the last specimen is a schematic drawing sent to him. It measured 868 mm. According to us, this specimen could very well be another *Zu cristatus* instead of a *Regalecus*, judging from the lateral line spines as it goes from the anus towards the caudal peduncle, from the gradual but rapid thinning of the height of the body and from the shape and arrangement of the opercular bones. Having seen only a drawing of the specimen, however, we cannot ascertain anything. We only want to draw attention to it, for it could possibly be another specimen with measurements similar to ours and fished also off the Spanish Mediterranean coast.

TABLEAU I

	BLANES	LIGURIA
Total body length	875	980
Cephalic length	175	160
Preocular length	55	55
Preanal length	415	465
Maximum body height	195	210
Caudal peduncle minimum height	7	7
Eye diameter	66	57
Interorbital minimum distance	37	
Caudal length (upper part)	90	125
Pectoral length	65	65
Total length / Cephalic length	5	6,1
Total length / Preanal length	2,1	2,1
Total length / Preocular length	15,9	17,8
Cephalic length / Eye diameter	2,6	2,8
Total length / Maximum height	4,5	4,6

The biometric data of our specimen, compared with those of TORTONESE (1958), corresponding to the largest specimen known with a body length of 980 mm are found in Table I. We have calculated TORTONESE's from his own data.

Miguel IBÁÑEZ

*Sociedad de Oceanografía de Guipúzcoa
Palacio del Mar
San Sebastián, Spain*

Luis GALLEGO

*Departamento de Zoología
Facultad de Ciencias
Universidad de Navarra
Pamplona, Spain*

BIBLIOGRAPHIE

- BINI, G., 1970. Atlante dei Pesci delle coste Italiane. Mondo Sommerso Edit., Vol. III, 187 p.
- FITCH, J.E., 1964. The ribbon fishes (Family Trachipteridae) of the Eastern Pacific Ocean, with a description of a new species. *Calif. Fish Game*, 50 : 228-240.

- LOZANO CABO, F., 1969. Nota sobre el hallazgo en Mazarrón de una especie de pez *Regalecus glesne* (Ascanius), poco común en el Mediterráneo. *Boln R. Soc. esp. Hist. nat. (Biol.)*, **67** : 29-31.
- LOZANO CABO, F., 1969. Nota sobre el hallazgo en Santander de un ejemplar de *Trachypterus iris* (Walbaum). *Boln R. Soc. esp. Hist. nat. (Biol.)*, **67** : 33-34.
- LOZANO REY, L., 1947. Peces Ganoideos y Fisóstomos. *Mems R. Acad. Cienc. exact. fis. nat., Madr.*, **11** : 689.
- PALMER, G., 1961. The dealfishes (Trachipteridae) of the Mediterranean and North-east Atlantic. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, D. **7** (7) : 335-352.
- TORTONESE, E., 1958. Cattura di *Trachypterus cristatus* Bon. e note sui Trachypteridae del mare Ligure. *Doriana*, **11** (89) : 1-5.
- WALTERS, V. & J.E. FITCH, 1960. The families and genera of the Lampridiform (Allotrognath) suborder Trachipteroidei. *Calif. Fish Game.*, **46** : 441-451.

Reçu le 11 septembre 1974.

The biometric data of our specimen compared with those of Tortoricez (1958), corresponding to the largest specimen known with a body length of 980 mm are found in Table I. We have calculated Tortoricez's from his own data.

Miguel Ibáñez

Sociedad de Oceanografía de Gijón

Palacio del Mar

San Sebastián, Spain

Luis Gallego

Departamento de Zoología

Facultad de Ciencias

Universidad de Navarra

Pamplona, Spain

BIBLIOGRAPHY

- Bian G., 1870. Atlante del pesc. delle coste italiane. Mondo Scienza Ediz. Vol. III, 187 p.
- Fitch, J.E., 1964. The ribbon fishes (Family Trachipteridae) of the Eastern Pacific Ocean, with a description of a new species. *Calif. Fish Game* **50** : 238-240.

TABLE DES MATIÈRES

Jean-Michel AMOUROUX. Sur la présence de <i>Flabelligera affinis</i> Sars (Annélide Polychète Flabelligeridae) dans la région de Banyuls-sur-Mer	179
Jean-Michel AMOUROUX. Observations sur la biologie du Mollusque Gastéropode <i>Charonia nodiferus</i> (Lamarck)	365
Lloyd BENNET, cf. James J. FRIAUF	487
Michel BHAUD. La campagne Hydromed II du N.O. Jean-Charcot. Première description de deux larves de Phyllochaetoptères (Annélides Polychètes)	453
M. BHAUD et M. von BUREN. Une nouvelle larve d'Annélide Polychète observée dans la région de Banyuls-sur-Mer. Contexte écologique d'une telle observation	471
Jean-Yves BODIOU. Copépodes Harpacticoides des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. Description d'une forme nouvelle de <i>Diarthrodes</i> (Thomson)	119
Jean-Yves BODIOU. Copépodes Harpacticoides (Crustacea) des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. Description de deux formes nouvelles de <i>Pseudobradya</i> (Sars) ..	265
Francis DE BOVÉE. <i>Leptolaimus pocillus</i> n.sp., espèce nouvelle de Leptolaimidae (Nematoda)	73
S. v. BOLETZKY. Elevage de Céphalopodes en aquarium	309
M. von BUREN, cf. M. BHAUD	471
G. CHARMANTIER. Le cycle biologique de <i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) dans l'étang de Thau (Golfe du Lion)	285
Louis CODOMIER. Recherches sur la structure et le développement des <i>Halymenia</i> C. Ag. (Rhodophycées, Cryptonémiales) des côtes de France et de la Méditerranée	1

Louis CODOMIER. Recherches sur les <i>Kallymenia</i> (Cryptonémiales, Kallyménéciacées). II - Développement des spores et morphogénèse	369
R. CONNES, J.-P. DIAZ, G. NÈGRE et J. PARIS. Etude morphologique cytologique et sérologique de deux formes de <i>Suberites massa</i> de l'étang de Thau	213
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Cycle biologique de <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). I - Cycle biologique des animaux adultes	413
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Cycle biologique de <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). II - Sexualité et reproduction	423
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Cycle biologique de <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacé, Décapode). III - Etude du développement larvaire	431
J.-P. DIAZ, cf. R. CONNES, G. NÈGRE et J. PARIS	213
James J. FRIAUF et Lloyd BENNET. <i>Derocheilocaris hessleri</i> , a new Mystacocarida (Crustacea) from the Gulf of Mexico	487
E. GAINO, cf. M. SARA et F. VALENTINI	225
Luis GALLEGRO et Miguel IBAÑEZ. Nota sobre un <i>Polyacanthonotus rissoanus</i> (de Fil. y Ver.). Aparecido en aguas españolas del Mediterráneo	171
L. GALLEGRO, cf. M. IBAÑEZ	523
Miguel IBAÑEZ, cf. Luis GALLEGRO	171
M. IBAÑEZ et L. GALLEGRO. A new record of a <i>Zu cristatus</i> (Trachipteridae Pisces) off the coast of Blanes (Spain)	523
David P.F. KING, cf. Michael O'TOOLE	443
Michèle KNOEPFFLER-PÉGUY. Le genre <i>Acinetospora</i> Bornet 1891	43
G. W. KRANTZ. <i>Actacarus monniotae</i> n.sp. (= <i>A. illustrans</i> sensu Monniot 1968) an arenicolous mite (Acari : Halaridae) from the Mediterranean region	115
Jean-Philippe LABAT. Croissance de <i>Penaeus japonicus</i> Bate dans l'étang de Bages-Sigean (Aude) en captivité dans le milieu naturel (été 1973)	301
Jean-Philippe LABAT. Présence de <i>Philocheras monacanthus</i> (Holthuis) (Crustacea, Decapoda) dans la baie de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales)	519

P.-J. LABOURG, cf. G. LASSERRE	155
P.-J. LABOURG, cf. G. LASSERRE	357
Françoise LAFARGUE. Description d'un néotype de <i>Didemnum candidum</i> Savigny, 1816, espèce-type de mer Rouge (Ascidie composée)	341
G. LASSERRE et P.-J. LABOURG. Etude comparée de la croissance de la Daurade <i>Sparus auratus</i> L. 1758 des régions d'Arcachon et de Sète	155
G. LASSERRE et P.-J. LABOURG. Etude comparée de la croissance de la Daurade <i>Sparus auratus</i> L. 1758 des régions d'Arcachon et de Sète (2 ^e note)	357
Lucien LAUBIER et Jeanete RAMOS. <i>Polydora guillei</i> sp.nov., nouvelle espèce de Polychète Spionidien en Méditerranée occidentale	479
M. MARTOJA, cf. C. THIRIOT-QUIEVREUX	389
G. NÈGRE, cf. R. CONNES, J.-P. DIAZ et J. PARIS	213
Michael O'TOOLE et David P.F. KING. Early development of the round herring <i>Etrumeus teres</i> (de Kay) from the South East Atlantic	443
J. PARIS, cf. R. CONNES, J.-P. DIAZ et G. NÈGRE	213
Jeanete RAMOS, cf. Lucien LAUBIER	479
Claude RAZOULS. Les Corycaeidae (Copepoda, Cyclopoidea) de la région de Banyuls (Golfe du Lion)	83
Claude RAZOULS. Les Oncaeidae (Copepoda, Cyclopoidea) de la région de Banyuls (Golfe du Lion)	235
Claude RAZOULS. Description des appendices buccaux de <i>Mimocalanus distinctocephalus</i> Brodsky, 1950 (Copepoda Calanoidea) et validité de la forme méditerranéenne de J. Boucher et F. de Bovée, 1970	497
M. SARA, E. GAINO et F. VALENTINI. Olynthus formation by cell aggregation in <i>Sycon vigilans</i> (Porifera, Calcispongia)	225
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée occidentale. 8. Le genre <i>Pseudobradya</i> Sars, Systématique, Ecologie	127
Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée occidentale. 10. Quelques Thalestridae Sars, Lang, recueillis sur substrat meuble. Description de <i>Diarthrodes gravellicola</i> n.sp.	277

Jacques SOYER. Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée occidentale. 12. Le genre <i>Heteropsyllus</i> (T. Scott) Cletodidae T. Scott	505
Marie-Odile SOYER. Etude ultrastructurale de <i>Syndinium</i> sp. Chatton parasite coelomique de Copépodes pélagiques	191
Jean THEODORIDÈS. Georges PETIT (1892-1973)	181
C. THIRIOT-QUIEVREUX et M. MARTOJA. Appareil génital femelle des Atlantidae (Mollusca Heteropoda). I - Etude anatomique	389
F. VALENTINI, cf. M. SARA et E. GAINO	225

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE.

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

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

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

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

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

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

2) ILLUSTRATIONS.

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

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

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

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART.

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

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

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE A : BIOLOGIE MARINE

VOLUME XXIV

YEAR 1974

PART 3 - A

CONTENTS

Louis CODOMIER. Investigations on <i>Kallymenia</i> (Cryptonemiales, Kallymeniaceae). II - Development of spores and morphogenesis	369
C. THIRIOT-QUIEVREUX & M. MARJOTA. The female reproductive system of the Atlantidae (Mollusca Heteropoda). I - Anatomical study	389
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Biological cycle of <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacea, Decapoda). I - Biological cycle of the adults	413
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Biological cycle of <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacea, Decapoda). II - Sexuality and reproduction	423
Yvonne COUTURIER-BHAUD. Biological cycle of <i>Lysmata seticaudata</i> Risso (Crustacea, Decapoda). III - Study of the larval development	431
Michael J. O'TOOLE & David P.F. KING. Early development of the round herring <i>Etrumeus teres</i> (de Kay) from the South East Atlantic	443
Michel BHAUD. Hydromed II, cruise of the R.V. "Jean-Charcot". First description of two larvae of Phyllochaetopteridae (Polychaetous Annelids)	453
M. BHAUD & M. von BUREN. A new larva of Polychaetous Annelid observed in the area of Banyuls-sur-Mer. Ecological context of this observation	471
Lucien LAUBIER & Jeanete RAMOS. <i>Polydora guillei</i> sp. nov. A new species of Spionid Polychaeta from the Western Mediterranean	479
James J. FRIAUF & Lloyd BENNET. <i>Derocheilocaris hessleri</i> , a new Mystacocarida (Crustacea) from the Gulf of Mexico	487
Claude RAZOULS. A description of the buccal appendages of <i>Mimocalanus distinctocephalus</i> Brodsky 1950 (Copepoda Calanoidea) and the validity of the Mediterranean form of J. Boucher and F. de Bovée, 1970	497
Jacques SOYER. Contribution to the study of Harpacticoid Copepods of the Western Mediterranean. 12. The genus <i>Heteropsyllus</i> (T. Scott) Cletodidae T. Scott	505
<i>Faunal and ecological records :</i>	
Jean-Philippe LABAT. Presence of <i>Philocheras monacanthus</i> (Holthuis) (Crustacea, Decapoda) in the Bay of Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales)	519
M. IBANEZ & L. GALLEGRO. A new record of a <i>Zu cristatus</i> (Trachipteridae Pisces) off the coast of Blanes (Spain)	523

MASSON & Co

120, Bd Saint-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly