



**HAL**  
open science

## Ecologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens

R. Fenaux

► **To cite this version:**

| R. Fenaux. Ecologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens. 144p, 1963. hal-03330688

**HAL Id: hal-03330688**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03330688>**

Submitted on 1 Sep 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

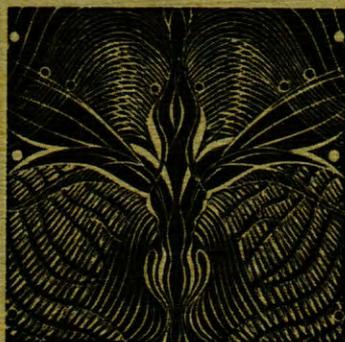
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ROBERT FENAUX

**Écologie et biologie  
des Appendiculaires  
méditerranéens**

**(Villefranche-sur-Mer)**

Supplément n° 16 à "Vie et Milieu"



**LABORATOIRE ARAGO**

**BANYULS-SUR-MER**

**1963**

**MASSON & Cie**

**PARIS**

# PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS

## SUPPLÉMENTS A VIE ET MILIEU

Des fascicules spéciaux sont consacrés à diverses questions considérées sous l'angle écologique, questions pour lesquelles ils représenteront un essai de synthèse. Ces *Suppléments*, publiés sans périodicité fixe, sont acquis isolément et en dehors de *Vie et Milieu*.

- N° 1. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux, 1-360, 65 figures, 1951.
- N° 2. — Océanographie méditerranéenne. Journées d'études du Laboratoire Arago, 1-298, 1952.
- N° 3. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». I. Algérie 1952, 1-209, 1 carte hors-texte, 1954, épuisé.
- N° 4. — J. THÉODORIDÈS. — Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres, 1-310, 57 figures, 1955.
- N° 5. — P. AX. — Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale, 1-215, 53 figures, 1956.
- N° 6. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». II. Algérie 1952 et Baléares 1953, 1954, 1-238, 1 carte hors-texte, 1957.
- N° 7. — H. COIFFAIT. — Les Coléoptères du sol, 1-204, 103 figures, 1958.
- N° 8. — E. ANGELIER et coll. — Hydrobiologie de la Corse, 1-277, 1959.
- N° 9. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Biologie des eaux souterraines et continentales, 1-740, 254 figures, 1 carte hors-texte, 1960.
- N° 10. — J.-P. CHANGEUX. — Contribution à l'étude des animaux associés aux Holothurides, 1-124, 30 figures, 1961.
- N° 11. — J. PARIS. — Greffes et sérologie chez les Éponges siliceuses, 1-82, 20 figs, 1961.
- N° 12. — P. ILLG et P. DUDLEY. — Notodelphyid Copepods from Banyuls-sur-Mer, 1-126, 41 figs, 1961.
- N° 13. — K. MANGOLD-WIRZ. — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane, 1-285, 6 figs, 4 pl. et 2 cartes hors-texte, 1963.
- N° 14. — J. TRAVÉ. — Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles, 1-267, 58 figs, 1963.
- N° 15. — J. RENAUD-DEBYSER. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas, 1-157, 72 figs, 6 pl. hors-texte, 1963.

Les suppléments à *Vie et Milieu* sont en vente à la librairie MASSON et C<sup>ie</sup>, 120, boulevard Saint-Germain, Paris VI<sup>e</sup>.

**Écologie et biologie  
des Appendiculaires  
méditerranéens**

**(Villefranche-sur-Mer)**

Écologie et biologie  
des Appendiculaires  
Méditerranéens

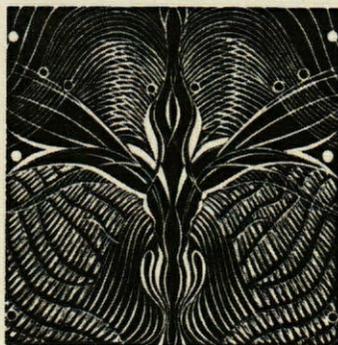
(Mém. de la M. S. P. N. 1937)

ROBERT FENAUX

**Écologie et biologie  
des Appendiculaires  
méditerranéens**

**(Villefranche-sur-Mer)**

Supplément n° 16 à "Vie et Milieu"



**LABORATOIRE ARAGO**

BANYULS-SUR-MER

1963

**MASSON & Cie**

PARIS

ROBERT HENRI

Écologie et biologie  
des Appendiculaires  
méditerranéens

(Villeneuve-sur-Mer)

Publié par le "Centre de Recherches"



LABORATOIRE ARAGO

STATIONNEMENT

1963

MAISON & Cie

PARIS

## AVANT-PROPOS

*Avant d'entreprendre l'exposé de ce travail, je tiens à exprimer ma respectueuse gratitude à Monsieur le Professeur PRENANT, qui me fait l'honneur de présider le jury.*

*Monsieur le Professeur DRACH a, par ses leçons, éveillé mon intérêt pour la recherche en biologie marine; qu'il en soit ici remercié.*

*Que Monsieur le Professeur PETIT qui m'a permis d'effectuer mes recherches à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer et qui a bien voulu en accepter les résultats dans la publication qu'il dirige, trouve ici l'expression de ma reconnaissance.*

*Toute ma gratitude va également à Monsieur le Professeur FAGE, Membre de l'Institut, et à Monsieur TRÉGOUBOFF qui ont respectivement parrainé et dirigé mes activités au C.N.R.S. Leurs conseils bienveillants m'ont été des plus précieux.*

*Je remercie également Monsieur le Professeur BOUGIS, Sous-directeur de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, pour son accueil, ses conseils et les nombreuses facilités de travail qu'il m'a accordées.*

*Je ne saurais enfin oublier tout le personnel du laboratoire, en particulier Madame DEZILIÈRE, Technicienne au C.N.R.S., qui a effectué les analyses de salinités, ainsi que les deux marins, Messieurs RAIBAUD et DELARUE, avec lesquels la grosse majorité des pêches a été effectuée.*

AVANT-PROPOS

Il faut d'entreprendre l'exposé de ce travail, je tiens à exprimer  
mes respectueux hommages à Monsieur le Professeur PRIGNANT, qui  
me fait l'honneur de présider le jury.  
Monsieur le Professeur DANCHEC, par ses leçons, écrites non  
seulement pour la recherche en biologie humaine, qu'il en soit tel re-  
sultat.

Que Monsieur le Professeur PRIGNANT qui m'a permis d'effectuer  
mes recherches à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer et  
qui a bien voulu accepter les résultats dans la publication qu'il  
dirige, trouve ici l'expression de ma reconnaissance.

Toutefois mon gratitude ne s'arrête pas également à Monsieur le Professeur VAILLANT,  
Membre de l'Institut, et à Monsieur TANNIERY qui ont respectivement  
pu me prêter et dirigé mes activités au C.N.R.S. Leurs conseils  
bienveillants m'ont été plus précieux.

Je remercie également Monsieur le Professeur BOUVER, Directeur  
de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, pour son  
accueil, ses conseils et les nombreuses facilités de travail qu'il m'a  
accordées.

Je ne saurais enfin oublier tout le personnel du laboratoire, en  
particulier Madame DURANT, Technicienne au C.N.R.S., qui a  
effectué les analyses de routine, ainsi que les deux autres, Mes-  
sieurs BARRON et BARRON, avec lesquels le gros matériel des  
pêches a été effectué.

**PARTIE GÉNÉRALE**

PARTIE GÉNÉRALE

## SOMMAIRE

AVANT-PROPOS .....	1
--------------------	---

### PARTIE GÉNÉRALE

CHAPITRE I. — INTRODUCTION ET MÉTHODES DE TRAVAIL .....	5
A. Introduction .....	5
B. Conditions de travail .....	6
C. Techniques employées .....	8
CHAPITRE II. — HYDROLOGIE .....	11
CHAPITRE III. — FAUNISTIQUE ET SYSTÉMATIQUE .....	19
A. Espèces rencontrées, synonymie .....	19
B. Clefs de détermination .....	21

### PARTIE ÉCOLOGIQUE

CHAPITRE I. — ÉCOLOGIE GÉNÉRALE DU GROUPE .....	29
A. Historique .....	29
B. Généralités et variations globales .....	30
C. Variations relatives des trois familles méditerranéennes : <i>Oikopleuridae</i> , <i>Fritillariidae</i> , <i>Kowalevskiidae</i> .....	35
D. Variations nycthémerales .....	40
E. Discussion de la valeur des nombres obtenus ....	43
CHAPITRE II. — ÉCOLOGIE DES SIX ESPÈCES PRINCIPALES .....	45
A. <i>O. longicauda</i> .....	45
1. Variations en surface .....	46

2. Variations de 0 à 75 mètres dans la baie . . . .	47
3. Variations de 0 à 75 mètres en mer ouverte .	47
4. Discussion et conclusions . . . . .	49
B. <i>O. dioica</i> (id.) . . . . .	51
C. <i>F. pellucida</i> (id.) . . . . .	55
D. <i>O. fusiformis</i> (id.) . . . . .	60
E. <i>F. borealis</i> (id.) . . . . .	64
F. <i>O. cophocerca</i> (id.) . . . . .	67
G. Existence d'un ordre cyclique d'abondance relative maximale . . . . .	70
CHAPITRE III. — APERÇU SUR LE COMPORTEMENT DES AUTRES ESPÈCES . . . . .	
A. Espèces bien limitées dans le temps . . . . .	75
B. Espèces bien situées dans l'espace . . . . .	78
C. Espèces paraissant indifférentes . . . . .	79
D. Espèces accidentelles . . . . .	80
E. Espèces rencontrées en dehors des pêches qui ont servi au travail écologique . . . . .	81
PARTIE BIOLOGIQUE	
CHAPITRE I. — ETUDE DE LA CROISSANCE CHEZ QUELQUES ESPÈCES . . . . .	
A. <i>O. longicauda</i> . . . . .	86
B. <i>O. dioica</i> . . . . .	87
C. <i>O. fusiformis</i> . . . . .	88
D. <i>F. pellucida</i> . . . . .	88
E. Discussion et conclusions . . . . .	89
CHAPITRE II. — COMPOSITION ANNUELLE DE LA POPULATION ..	
A. <i>O. longicauda</i> . . . . .	91
B. <i>O. dioica</i> . . . . .	93
C. <i>F. pellucida</i> . . . . .	93
CHAPITRE III. — LA NUTRITION . . . . .	
A. La logette . . . . .	99

— VII —

1. Structure de la logette chez <i>O. albicans</i> ...	100
— Structure et fonctionnement des filtres	101
— Sécrétion de la logette .....	104
2. Les autres types de logette .....	106
B. Appareil digestif, structure et fonctionnement ..	106
1. <i>O. albicans</i> .....	107
— Description .....	107
— Mécanisme de l'alimentation et de la digestion .....	109
2. <i>F. pellucida</i> .....	112
— Description .....	112
— Mécanisme de l'alimentation et de la digestion .....	113
3. Nourriture des Appendiculaires .....	116
CHAPITRE IV. — SEXUALITÉ .....	119
A. Morphologie externe des gonades .....	119
B. Morphologie interne des gonades .....	121
C. Emission des produits sexuels .....	121
D. Gamétogenèse chez <i>O. albicans</i> .....	122
1. Evolution de la lignée germinale .....	124
2. Evolution des cellules accessoires .....	125
CHAPITRE V. — LES PARASITES DES APPENDICULAIRES .....	127
A. Les Ectoparasites .....	127
B. Les Endoparasites .....	128
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....	133
BIBLIOGRAPHIE .....	137



## CHAPITRE PREMIER

# INTRODUCTION ET MÉTHODE DE TRAVAIL

### A. INTRODUCTION

Les difficultés des études écologiques sur le zooplancton sont de deux ordres : celles inhérentes à la mobilité du matériel à étudier ainsi qu'à sa répartition hétérogène et celles provenant de l'impossibilité actuelle d'élevage pour de nombreux groupes de planctontes.

D'autre part, les études écologiques faites sur l'ensemble du plancton, n'ont qu'une valeur relative, étant donné les différences de composition des populations planctoniques ainsi que la grande variété des réponses aux facteurs influants obtenues pour les différents groupes, voire pour les différentes espèces.

Actuellement la plus grande partie des travaux ayant trait à l'écologie de groupes planctoniques concerne les Copépodes. Cela est dû à ce que ce groupe offre trois avantages : son importance quantitative; la relative facilité d'élevage, pour certaines espèces du moins, permettant de contrôler en laboratoire les hypothèses basées sur les résultats du travail effectué en mer; son caractère utilitaire pour l'industrie des pêches.

Bien qu'en ce moment encore on n'ait pas réussi à élever les Appendiculaires en laboratoire, l'étude de leur écologie nous a paru intéressante à entreprendre, car ils sont avec les Copépodes un des éléments les plus représentatifs du plancton de Villefranche-sur-Mer.

De plus, depuis les travaux de SHELBORNE (1953-1962), on sait qu'une espèce au moins de ce groupe forme une partie importante de la nourriture des larves de Flétans.

Enfin la biologie des Appendiculaires est encore fort peu connue. Ces différentes raisons nous ont incité à entreprendre ce travail.

## B. CONDITIONS DE TRAVAIL

Trois zones ont été prospectées régulièrement :

1. — Des pêches de surface ont été effectuées, de novembre 1957 à octobre 1959, le long de la côte Ouest du Cap Ferrat, entre la pointe Crau de Nau et celle de la Gavinette (trajet A sur la carte).

2. — Des pêches verticales ont été pratiquées d'août 1959 à juin 1961, au point B, situé sur des fonds de 80 à 90 mètres, immédiatement avant le seuil de la baie de Villefranche.

3. — Pendant la même période, d'août 1959 à juin 1961, des pêches verticales étaient également réalisées au point C, sur des fonds de 600 mètres, à un endroit subissant d'une façon appréciable les conditions de la mer ouverte. Ce point correspond au point A des différentes publications sur l'hydrologie de la baie de Villefranche. Toutes ces pêches ont été effectuées le matin entre 8 heures et 9 heures.

Pour les pêches de surface, le filet employé comportait une partie supérieure en soie à bluter n° 4, les parties moyenne et inférieure étant faites de soie plus fine, n° 8 puis n° 14, ce qui représente des vides de maille respectivement de 280-300  $\mu$ , 180-200  $\mu$  et 85-90  $\mu$ . Le diamètre d'entrée était de 65 centimètres et la longueur totale de 2 mètres 50. Le filet était muni, à son extrémité, d'un cylindre à deux oreilles latérales filtrantes. Il était traîné horizontalement, au ralenti maximum du bateau, pendant 15 minutes exactement. Il était maintenu à une profondeur constante de un mètre grâce à un flotteur attaché au cerceau métallique.

Pour les pêches verticales aux points B et C, nous avons utilisé un filet fermant du type JESPERSEN en soie à bluter d'une seule qualité n° 8. Le diamètre d'entrée était de 50 centimètres et la longueur de deux mètres. Le même système de filtration que celui décrit précédemment était adopté.

Afin de limiter les pertes de planctones inhérentes à la fermeture du filet, celui-ci n'était pas arrêté lors de l'envoi du messenger commandant la dite fermeture, ceci afin de maintenir la pression sur l'entrée du filet jusqu'au moment du décrochage.

Le calcul de l'instant où le messenger devait être envoyé pour que le filet se ferme à la profondeur donnée, se faisait d'après la formule suivante :

$$P = p \left( 1 + \frac{V1}{V2} \right)$$

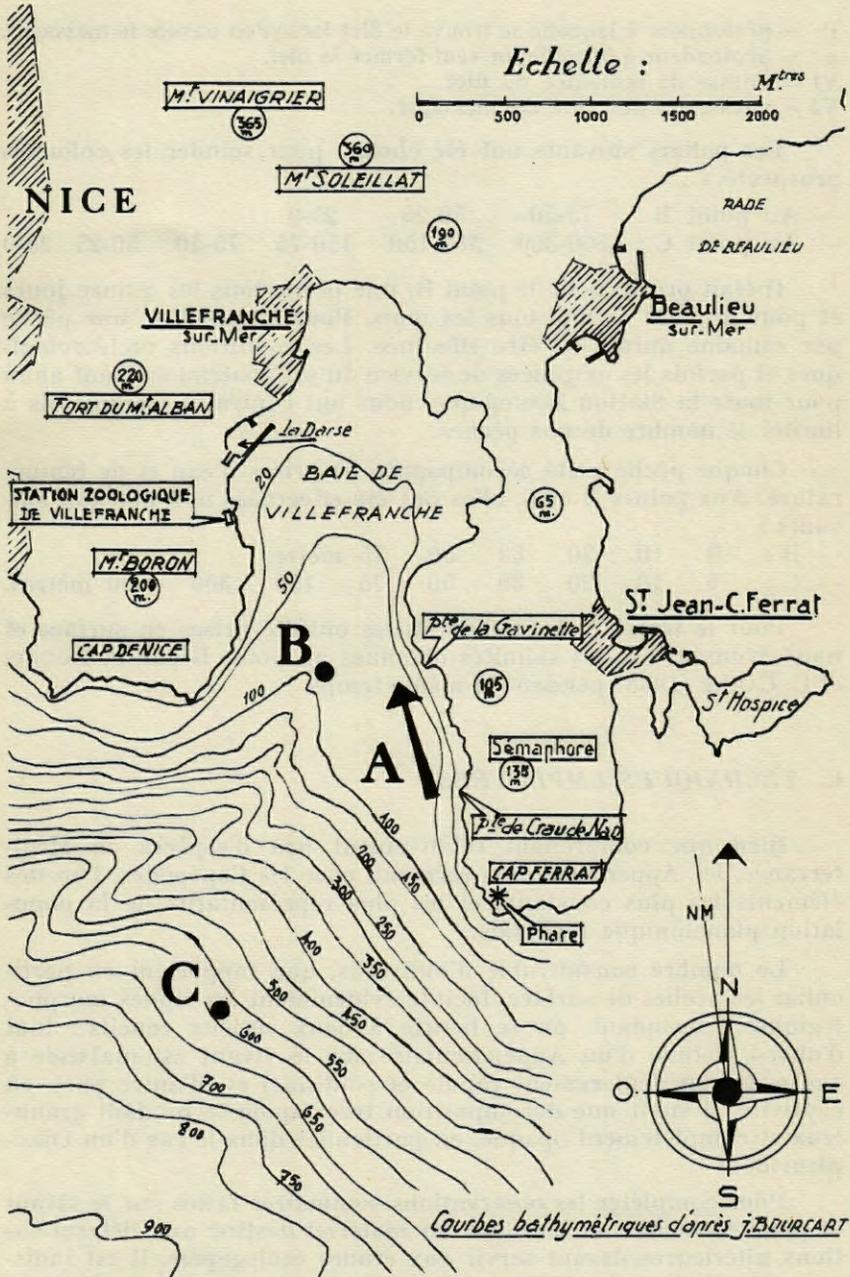


Fig. 1. — Plan de la baie de Villefranche-sur-Mer.

- P = profondeur à laquelle se trouve le filet lorsqu'on envoie le messenger.  
p = profondeur à laquelle on veut fermer le filet.  
V1 = vitesse de remontée du filet.  
V2 = vitesse de descente du messenger.

Les paliers suivants ont été choisis pour scinder les colonnes prospectées :

- Au point B : 75-50 50-25 25-0  
— Au point C : 500-300 300-150 150-75 75-50 50-25 25-0

Il était prévu, pour le point B, une pêche tous les quinze jours et pour le point C, une tous les mois. Pour le trajet A, une pêche par semaine aurait dû être effectuée. Les conditions météorologiques et parfois les exigences de service du seul bateau existant alors pour toute la Station Zoologique, nous ont contraint quelquefois à limiter le nombre de nos pêches.

Chaque pêche a été accompagnée de prises d'eau et de température. Aux points B et C, elles ont été effectuées aux niveaux suivants :

- B : 0 10 20 30 50 75 mètres  
— C : 0 10 20 30 50 75 150 300 500 mètres.

Pour le trajet A, les températures ont été prises en surface et nous avons utilisé les salinités obtenues au point B par P. BOUGIS et C. CARRÉ (1958) pendant le même temps.

### C. TECHNIQUES EMPLOYÉES

Bien que comprenant relativement peu d'espèces en Méditerranée, les Appendiculaires forment, avec les Copépodes, l'un des éléments les plus constants et les plus représentatifs de la population planctonique régionale.

Le nombre considérable d'individus, que rapportent en particulier les pêches de surface, facilite évidemment les études morphologiques. Cependant, on se heurte à deux sérieux écueils : tout d'abord, l'étude d'un Appendiculaire sur le vivant est malaisée à cause de son déplacement rapide et continu et, d'autre part, en captivité, il subit une décomposition très rapide le rendant granuleux et complètement opaque, en particulier dans le cas d'un Oïko-pleuride.

Pour compléter les observations sommaires faites sur le vivant et pour conserver en bon état un matériel destiné aux déterminations ultérieures devant servir aux études écologiques, il est indispensable de fixer le plancton à bord du bateau, le plus rapidement

possible, dès sa sortie de la mer. Nous avons effectué ces fixations en ajoutant au concentrat de la pêche, soit un volume égal de formol neutre à 10 %, soit du liquide de Bouin. Il s'avère que pour la majorité des espèces, la fixation au formol qui conserve une meilleure transparence au matériel, est préférable.

Les études sur le matériel vivant ont été faites avec ou sans coloration au Rouge Neutre ou au Bleu de Méthylène à 1/10 000.

En ce qui concerne les animaux fixés, la plupart des espèces sont assez facilement déterminables sans aucun traitement par un observateur entraîné. Cependant, pour certains exemplaires en mauvais état ou se trouvant dans un état de maturité sexuelle avancée et dont les gonades masquent tout le tube digestif, nous avons dû employer deux méthodes distinctes :

— les individus fixés au Bouin, après un simple passage par les alcools, étaient plongés dans le salicylate de méthyle où ils s'éclaircissaient et prenaient une très belle coloration orange;

— ceux qui avaient été fixés au formol, étaient colorés au carmin boracique et, après deshydratation, plongés dans le salicylate.

Quelques pêches ont été ramenées rapidement au laboratoire dans un thermos. Certaines espèces triées ont été traitées à l'aide de fixateurs variés pour servir aux études histologiques et histochimiques particulières, comme nous le verrons plus loin.

En ce qui concerne le comptage des pêches de surface, les produits de la pêche fixés étaient par la suite sédimentés au laboratoire et l'excès de fixateur enlevé à peu près jusqu'au niveau du sédiment. Après homogénéisation du plancton ainsi réduit, une moitié était prélevée sur laquelle les comptages étaient effectués. Si la quantité des Appendiculaires comptés dans cette portion dépassait 500, nous nous bornions à multiplier les résultats par deux pour obtenir le nombre total. Dans le cas contraire, le comptage de la seconde moitié était également effectué.

Pour les pêches verticales, le comptage complet a toujours été pratiqué.

possible, dès sa sortie de la mer. Nous avons effectué ces fixations en ajoutant au commencement de la pêche, soit un volume égal de l'acide acétique à 10 %, soit du liquide de Bouin. Il s'agit des pour la méthode des espèces, la fixation au formol qui conserve une excellente transparence au matériel, est préférable.

Les études sur le matériel vivant ont été faites avec ou sans coloration au Rouge Neutre ou au Bleu de Méthylene à 1/10 000.

En ce qui concerne les animaux fixés, le séchage des espèces est effectué généralement sans aucun traitement par un colorant ou un autre. Cependant, pour certains exemplaires en vue de leur état ou de leur usage dans un état de conservation spéciale, nous avons eu recours à quelques méthodes distinctes :

— les individus fixés au Bouin, après un simple passage par l'acide acétique, sont plongés dans le sécherite de manière à les colorer et à préserver une très belle coloration orange ;

— ceux qui avaient été fixés au formol, étaient colorés au carmalum et après déshydratation, plongés dans le sécherite.

Certains spécimens ont été ramolcis rapidement au formol dans un thermostat. Certaines espèces fixées ont été traitées à l'acide de Bouin, avant d'être plongées dans le sécherite de manière à préserver une très belle coloration orange et à les conserver plus longtemps.

En ce qui concerne le collage des pièces de matériel, les procédés de la pêche étaient par la suite réduits au minimum de matière et l'excès de résine enlevé à peu près jusqu'au niveau du sédiment. Après homogénéisation du matériel ainsi réduit, une méthode était préconisée sur laquelle les collages étaient effectués. Si la quantité des Appendiculaires collés dans cette portion dépassait 500, nous nous bornions à multiplier les résultats par deux pour obtenir le nombre total. Dans le cas contraire, le collage de la seconde moitié était également effectué.

Pour les pièces verticales, le collage consistait à toujours être pratiqué.

## CHAPITRE II

### HYDROLOGIE

L'analyse des résultats obtenus en hydrologie a été en partie rapportée dans une précédente publication (P. BOUGIS et R. FÉNAUX, 1961). On y trouvera les données détaillées de température et de salinités, ayant servi à la confection des diagrammes illustrant ce chapitre. Nous la reprendrons ici en la complétant et en essayant surtout de dégager les caractéristiques principales.

#### *Point B (figs. 2 et 3)*

Nous avons, durant les deux années de prospection, retrouvé le schéma classique et désormais assez bien connu dans ses grandes lignes, de l'évolution des eaux en Méditerranée.

En été, nous sommes en présence d'une forte stratification des températures avec une thermocline bien établie entre la couche supérieure chaude et l'inférieure froide. Cette thermocline va s'abaisser progressivement et la couche supérieure qui se refroidit va augmenter d'épaisseur. Cette période est également caractérisée par la présence d'un minimum de salinité vers 50 mètres en août et septembre. C'est à la fin de cette saison, que l'on trouve assez fréquemment une inversion des conditions habituelles de la salinité, celle-ci diminuant de la surface vers la profondeur (21 septembre et 7 octobre 1959). HALIM, en 1958, avait signalé le phénomène à Villefranche, et supposait qu'il s'agissait là d'une influence des eaux atlantiques pénétrant en Méditerranée. BOUGIS et CARRÉ (1960), en suivant TCHERNIA et SAINT-GUILLY (1959), admettent la même hypothèse. Le trajet de ces eaux atlantiques en Méditerranée signalé par NIELSEN (1912) a été dernièrement repris par FURNESTIN et ALAIN (1962).

En automne, la température de la couche supérieure continue à s'abaisser et son épaisseur à augmenter. A partir de la fin octobre

ou du début novembre, on a pratiquement une homogénéisation des températures de 0 à 75 mètres (SVERDRUP, 1952). La salinité qui s'est également abaissée présente souvent aussi une assez grande homogénéité.

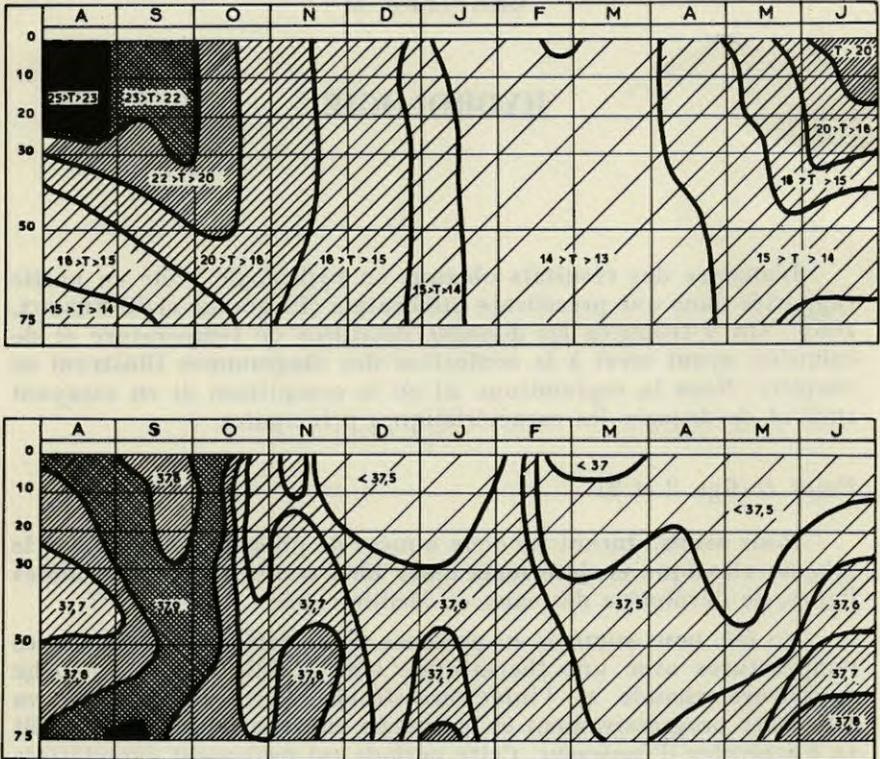


Fig. 2. — En haut : point B : évolution des températures en 1959-1960. En bas : point B : évolution des salinités en 1959-1960.

Durant l'hiver, la température reste homogène et continue à décroître pour atteindre la période la plus froide entre la fin janvier et le début avril. La salinité est soit uniforme soit plus basse en surface.

Au printemps, la température de la première couche s'accroît régulièrement. En dessous, la température subit également une hausse qui est retardée par rapport à la surface et limitée à sa partie supérieure. Enfin, la couche profonde ne varie guère. Nous

retrouverons l'établissement de la stratification des températures qui évoluera durant l'été, suivant le schéma décrit plus haut. Le même échelonnement se retrouve dans la salinité qui croît régulièrement de la surface vers le fond.

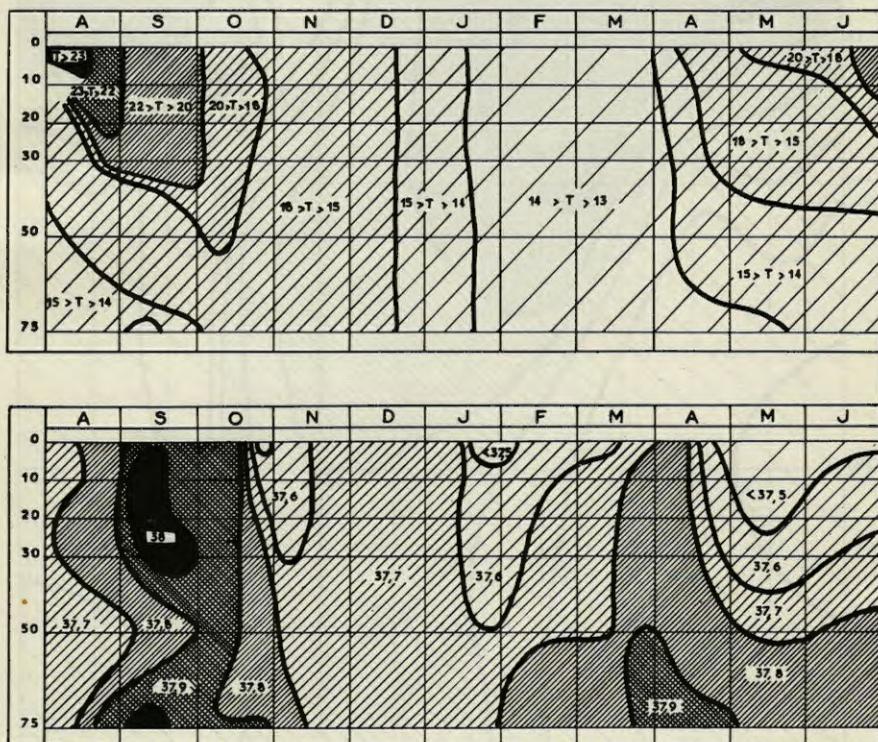


Fig. 3. — En haut : point A : évolution des températures en 1960-1961. En bas : point B : évolution des salinités en 1960-1961.

### Point C (figs. 4 à 7)

Les différentes caractéristiques observées au point B se retrouvent à peu de choses près dans les mêmes niveaux du point A. Remarquons pourtant la spectaculaire chute de salinité qui atteint 35,82 ‰ au mois de mars. Cette valeur très faible étant due à une crue du Var dont les eaux boueuses occupaient toute la baie de Nice et s'épalaient jusqu'à Beaulieu.

En ce qui concerne les couches plus profondes de 75 à 500 mè-

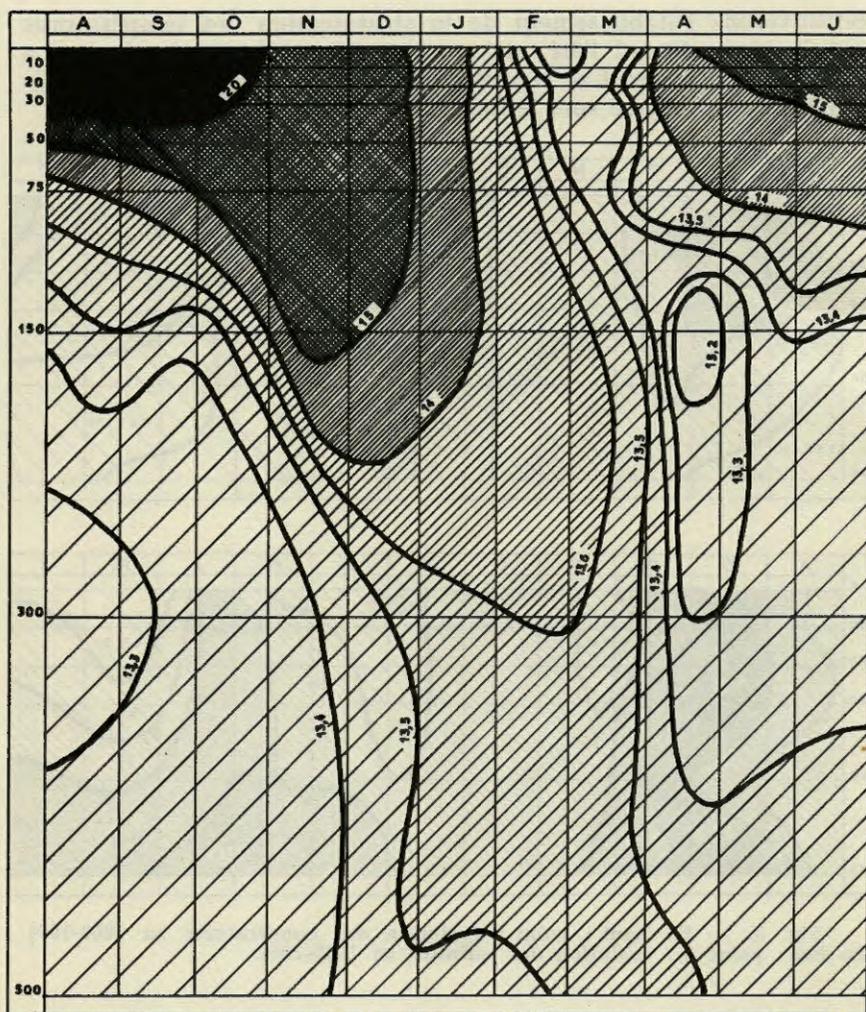


Fig. 4. — Point A : évolution des températures en 1959-1960.

tres, l'éloignement des niveaux de référence 75-150-300-500 ne nous permet pas une analyse très précise. Néanmoins, le tracé des courbes de température et de salinité suivant ces données, nous a permis de retrouver des situations déjà signalées par différents auteurs.

Durant toute l'année, les températures et les salinités des eaux situées entre 300 et 500 mètres ont de faibles variations. L'importance de la couche intéressant l'eau intermédiaire n'a pu être appréc-

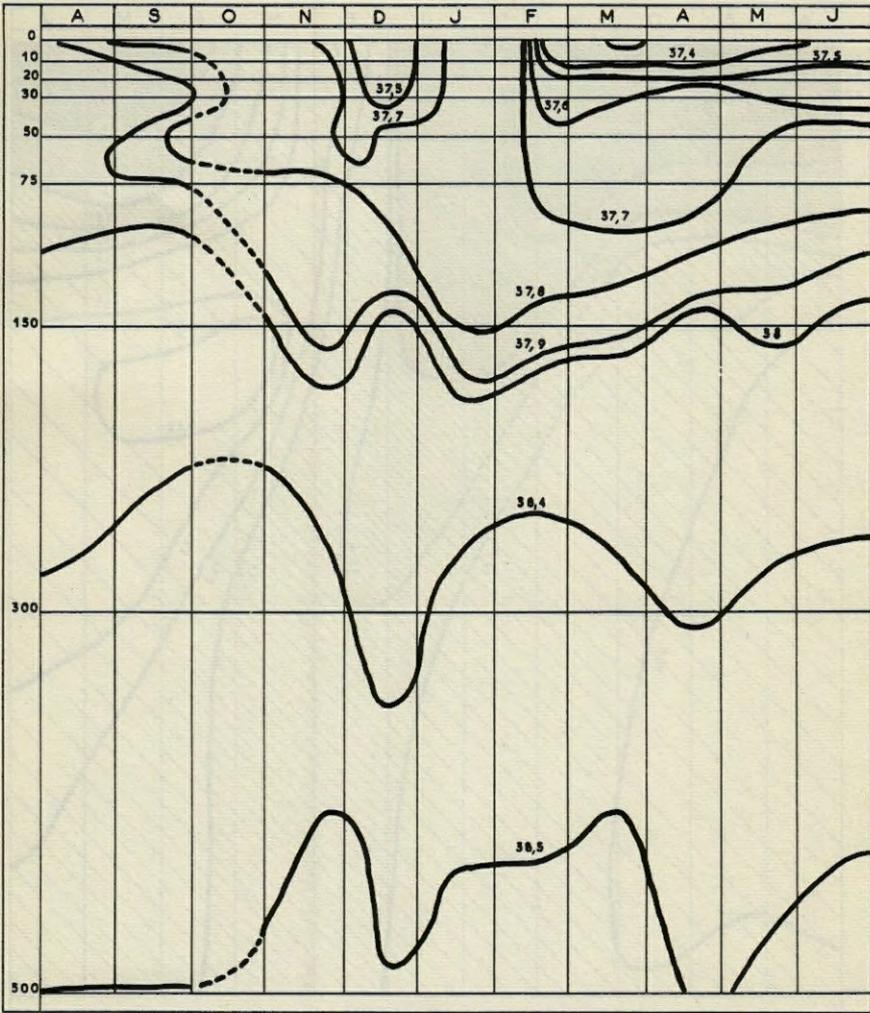


Fig. 5. — Point A : évolution des salinités en 1959-1960.

ciée car nous ne possédons qu'un seul niveau de référence à 500 mètres pour la caractériser. Cependant, l'examen des courbes T/S établies pour les quatre saisons, nous permet de constater sa présence grâce aux points de rebroussements.

En été, les températures assez faibles persistent dans la couche de 150 à 300 mètres. Au cours de l'automne et de l'hiver, ainsi qu'au début du printemps, on constate un réchauffement de la couche

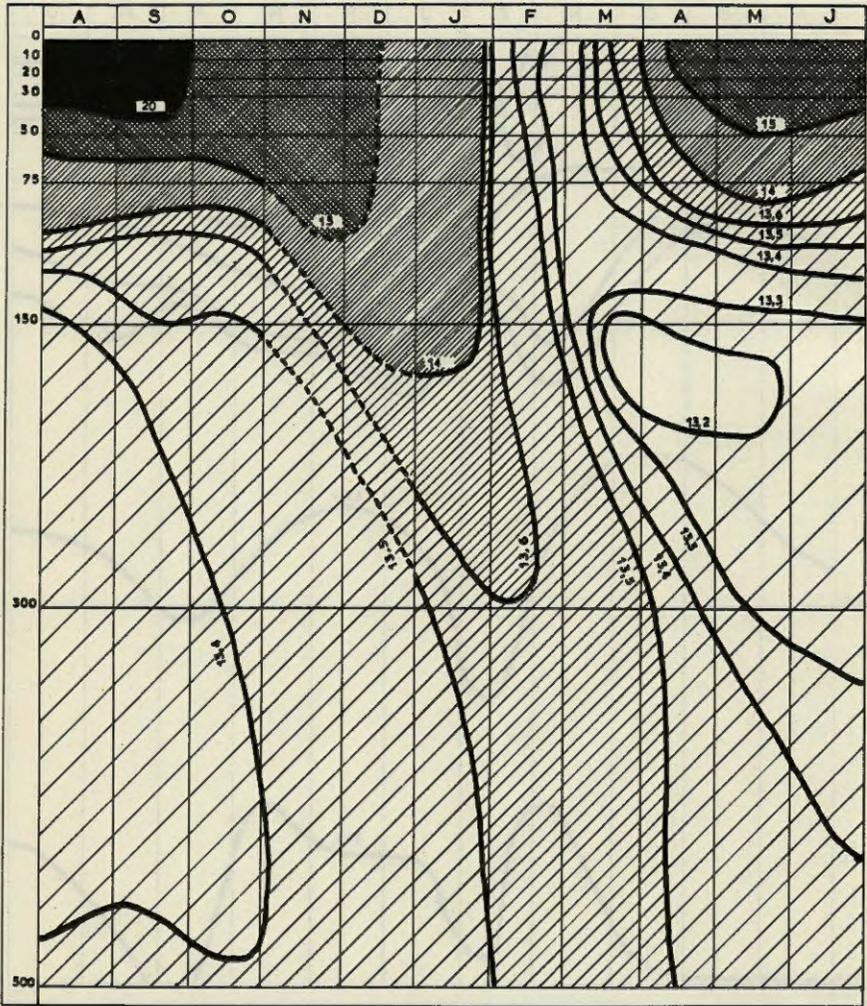


Fig. 6. — Point A : évolution des températures en 1960-1961.

superficielle qui se propage depuis la surface vers le fond à partir de l'été jusqu'à la fin de l'hiver.

Au début du printemps s'amorce un autre phénomène qui consiste en la présence d'un minimum de température en profondeur, déjà constaté dans la région par BOUGIS et CARRÉ (1960) ainsi que GOSTAN (1961). L'origine de cette eau est discutée, TCHERNIA et

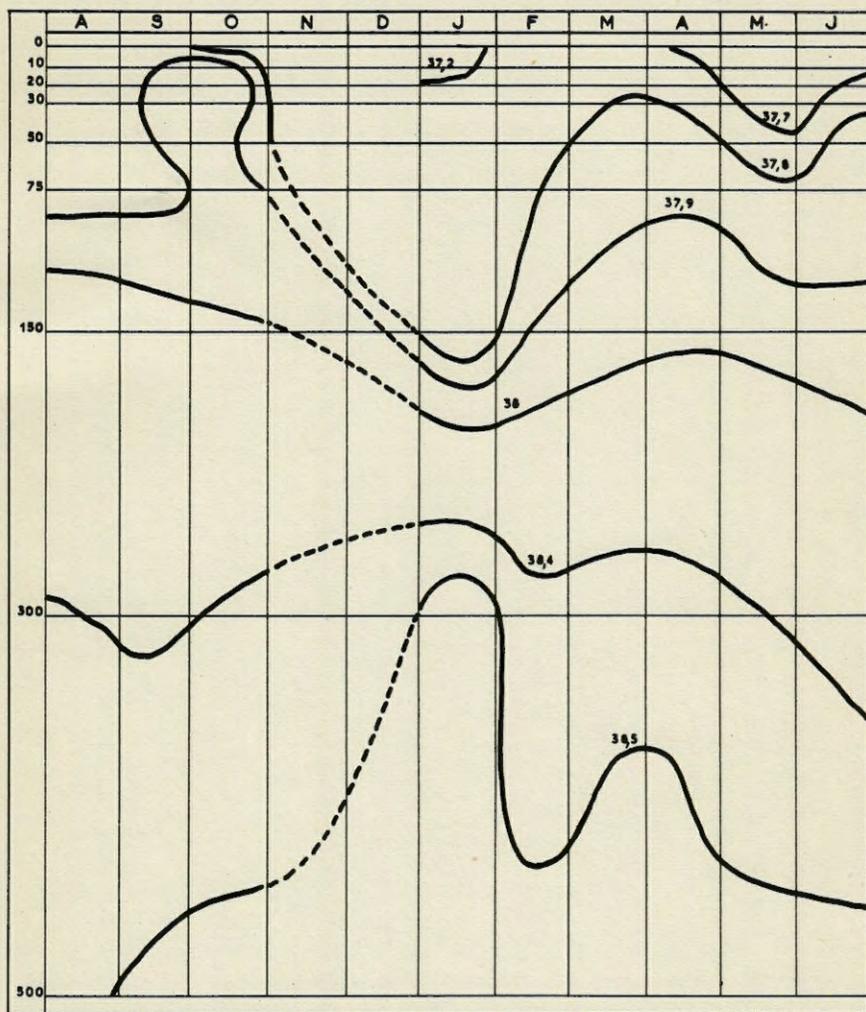


Fig. 7. — Point A : évolution des salinités en 1960-1961.

SAINT-GUILLY en 1959 pensent que cette eau provient de plongées verticales d'eaux hivernales de surface.

Dernièrement, GOSTAN (1962) a démontré que ces eaux froides de profondeur possèdent les mêmes caractéristiques hydrologiques que celles rencontrées en surface au centre du golfe de Gènes et qu'il y a effectivement des poussées de ces eaux depuis le centre du golfe vers les côtes.

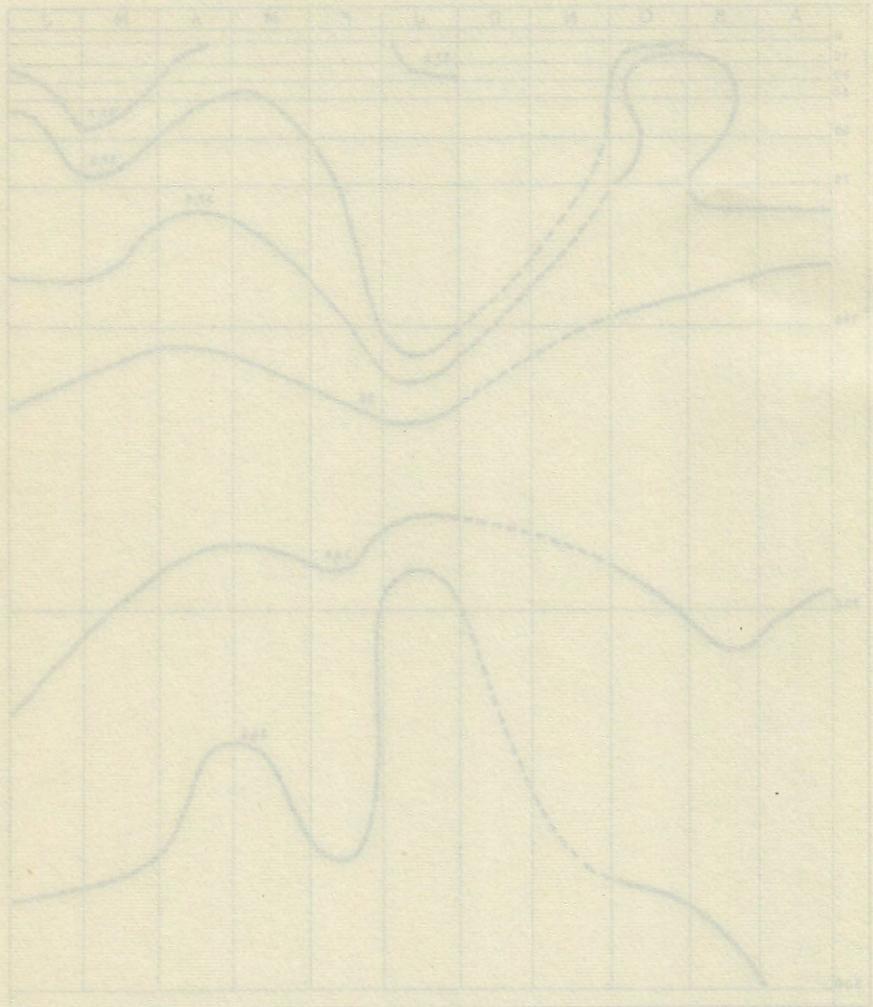


Fig. 1 - Évolution des salinités en 1954-1961

Saint-Basile en 1959 pendant que celle qui précède le plongeur  
restait à l'eau hivernale de surface.  
Évidemment, Gosses (1962) a démontré que ces deux courbes  
se rejoignent pendant les mêmes caractéristiques hydrologiques  
que celles rencontrées au centre du golfe de Gênes et  
qu'il y a évidemment des poussées de ces eaux depuis le centre du  
golfe vers les côtes.

### CHAPITRE III

## FAUNISTIQUE ET SYSTÉMATIQUE

Le premier recensement des Appendiculaires méditerranéens a été donné par FOL en 1874. Son matériel provient de Villefranche et surtout de Messine. Il reconnaît alors 12 espèces.

LOHMANN, en 1909, dénombre 28 espèces dans les eaux de Messine également. En 1926, ce même auteur recollationne les Appendiculaires connus en Méditerranée et en trouve 33, parmi lesquels, toutefois, il apparaît que deux sont en surnombre du fait de leur synonymie reconnue depuis. En effet, *Fritillaria bicornis* est assimilée actuellement à *Fritillaria venusta* et *Kowalevskia mossi* à *Kowalevskia tenuis*.

VERNIÈRES signale en 1933, 11 espèces rencontrées dans les eaux de Banyuls. En 1958, M. BERNARD récolte 14 espèces en mer d'Alger. Aux 31 espèces recensées par LOHMANN, trois autres sont venues s'ajouter depuis :

- *Pelagopleura haranti* Vernières 1934;
- *Appendicularia tregouboffi* Fenaux 1960;
- *Fritillaria fagei* Fenaux 1960.

Signalons que nous suivons TOKIOKA dans son assimilation de *Oikopleura najadis* à une simple forme de *Oikopleura parva*, mais nous ne le suivons pas en ce qui concerne l'assimilation de *Fritillaria messanensis* à *Fritillaria borealis*, la première nous paraissant une espèce tout à fait bien définie, du moins en Méditerranée.

#### A. ESPÈCES RENCONTRÉES, SYNONYMIE

Sur ces 34 espèces signalées jusqu'à présent en Méditerranée, deux années de pêches en surface nous en ont apporté 17 et deux années de travail en profondeur nous ont permis d'en reconnaître 32.

Les seules manquantes sont *Oikopleura mediterranea* et *Fritillaria scillae*. Les eaux de Villefranche sont donc particulièrement riches en Appendiculaires si on les compare à celles de Banyuls, Messine et Alger, qui seules en Méditerranée, ont été l'objet jusqu'à présent de travaux spécialisés sur ce groupe.

Les Appendiculaires méditerranéens appartiennent à trois familles qui comprennent neuf genres. Ceux-ci, comme nous l'avons vu, se partagent à Villefranche 32 espèces.

#### FAMILLE DES OIKOPLEURIDAE

##### Genre *OIKOPLEURA* Mertens

- *O. albicans* Leuckart 1853 = *Appendicularia albicans* Leuckart 1853 = *O. cophocerca* Gegenbaur in Fol 1872.
- *O. cophocerca* Gegenbaur 1855 = *A. cophocerca* Gegenbaur 1855.
- *O. dioica* Fol 1872 = *Vexillaria flabellum* Muller 1846 = *A. flabellum* Huxley 1856 = *Vex. speciosa* Eisen 1873 = *O. malmy* Hartmann 1878 = *O. flabellum* Huxley in Möbius 1887.
- *O. fusiformis* Fol 1872.
- *O. gracilis* Lohmann 1896.
- *O. intermedia* Lohmann 1896 = *O. tortugensis* Brooks u. Kellner 1905.
- *O. longicauda* Vogt 1854 = *O. spissa* Fol 1872 = *O. velifera* Langerhans 1888.
- *O. parva* Lohmann 1896.
- *O. rufescens* Fol 1872.

##### Genre *FOLIA* Lohmann

- *F. gracilis* Lohmann 1892.

##### Genre *STEGOSOMA* Chun

- *S. magnum* Langerhans 1880.

##### Genre *MEGALOCERCUS* Chun

- *M. abyssorum* Chun 1888.

##### Genre *PELAGOPLEURA* Lohmann

- *P. haranti* Vernières 1934.

#### FAMILLE DES KOWALEVSKIIDAE

##### Genre *KOWALEVSKIA* Fol

- *K. tenuis* Fol 1872 = *Kowalevskaia tenuis* Fol 1872 = *K. mossi* Herdman 1888.
- *K. oceanica* Lohmann 1899.

FAMILLE DES FRITILLARIIDAE

Genre *FRITILLARIA* Quoy et Gaimard

- *F. aequatorialis* Lohmann 1896.
- *F. borealis* Lohmann 1896.
- *F. charybdae* Lohmann 1896.
- *F. fagei* Fenaux 1960.
- *F. formica* Fol 1872.
- *F. fraudax* Lohmann 1896.
- *F. gracilis* Lohmann 1896.
- *F. haplostoma* Fol 1872 = *F. aplostoma* Fol 1872.
- *F. megachile* Fol 1872.
- *F. messanensis* Lohmann 1899.
- *F. pellucida* Busch 1851 = *Eurycercus pellucidus* Busch 1851 = *A. furcata* Vogt 1854 = *F. furcata* Fol 1872.
- *F. tenella* Lohmann 1896.
- *F. urticans* Fol 1872.
- *F. venusta* Lohmann 1896.

Genre *TECTILLARIA* Lohmann

- *T. fertilis* Lohmann 1926.

Genre *APPENDICULARIA* Fol

- *A. sicula* Fol 1874.
- *A. tregouboffi* Fenaux 1960.

B. CLEFS DE DÉTERMINATION

Il nous a paru utile avant de commencer ce travail sur l'écologie et la biologie des Appendiculaires de préciser les caractères spécifiques nous ayant servi pour nos déterminations. Cela permettrait, le cas échéant, s'il y avait discussion sur les espèces, de replacer facilement dans une nouvelle nomenclature, les observations ayant trait à une espèce. Ces clefs ont été établies d'après LOHMANN, mais avec un certain nombre de modifications personnelles.

*Clef de détermination des familles et des genres*

FAMILLE DES OIKOPLEURIDAE

Tronc ramassé. Endostyle droit. Spiracles situés dans la région rectale. Queue étroite et longue, jamais échancrée. Epithélium oïkoplastique ventral s'étendant jusqu'à l'anus.

- A) Tractus digestif formant une simple anse ouverte vers l'avant :
- a) l'estomac est une simple dilatation de l'intestin ..... *PELAGOPLEURA*
  - b) l'estomac est un appendice en forme de poche suspendu à l'anse ..... *STEGOSOMA*
- B) Tractus digestif dont l'estomac forme une poche située à gauche :
- a) spiracles ciliés seulement sur un arc antérieur ..... *MEGALOCERCUS*
  - b) spiracles avec anneau cilié complet *FOLIA*
- C) Tractus digestif le plus complexe avec un estomac possédant un caecum droit et un gauche ..... *OIKOPLEURA*

FAMILLE DES FRITILLARIIDAE

Tronc souvent grêle. Endostyle avec extrémités relevées vers le haut. Spiracles dans la partie antérieure de la cavité pharyngienne. Queue courte et large, parfois échancrée. Epithélium oïkoplastique ventral réduit à un petit secteur antérieur.

A) Bouche simple sans lobe. Tronc à forme proche de celle des *Oikopleuridae*. Queue échancrée à la partie distale et se réduisant progressivement à l'extrémité proximale ..... *APPENDICULARIA*

B) Bouche avec lobes extensibles, ailerons caudaux larges, mais se réduisant brusquement avant l'extrémité proximale :

- a) deux ovaires reportés dans la cavité pharyngienne au-dessus des spiracles ..... *TECTILLARIA*
- b) organes génitaux situés tous à l'arrière du tube digestif ..... *FRITILLARIA*

FAMILLE DES KOWALEVSKIIDAE

Tronc court. Pas d'endostyle. Pas de spiracle, des fentes branchiales. Queue longue en forme de feuille de saule. Epithélium oïkoplastique réduit à une zone circulaire au-dessus et au-dessous du pharynx. Pas de cœur.

Un seul genre cf. diagnose de la famille *KOWALEVSKIA*

*Clef de détermination des espèces*

**OIKOPLEURA**

I. Glandes prébuccales et cellules subcordales présentes. Bouche terminale.

A) Cellules subcordales nombreuses, situées sur deux rangs ..... *albicans*

B) Cellules subcordales peu nombreuses, situées sur une seule file :

a) caecum gauche de l'estomac ne formant pas de poche :

α) une cellule fusiforme ..... *rufescens*

β) deux cellules fusiformes ..... *dioica*

b) caecum gauche de l'estomac formant une poche :

α) quatre cellules fusiformes .... *parva*

β) huit cellules environ, globuleuses, souvent en deux groupes .. *cophocerca*

II. Glandes prébuccales et cellules subcordales absentes. Bouche reportée dorsalement :

A) Capuchon bien développé. Oïkoplastes de EISEN absents ..... *longicauda*

B) Capuchon absent. Oïkoplastes de EISEN présents :

a) Caecum gauche développé en un appendice dirigé dorsalement vers l'arrière :

α) appendice court séparé du cardia par une anse ronde ..... *intermedia*

β) appendice long dirigé obliquement vers le haut ..... *fusiformis*

b) caecum gauche arrondi sans appendice ..... *gracilis*

**FRITILLARIA**

I. Spiracles ronds :

A) Extrémité de la queue large et fendue :

a) queue sans cellules amphicordales :

α) 3 cellules sur le plancher pharyngien entre les spiracles .... *borealis*

- β) une cellule ovale au bord postérieur de chaque spiracle .. *messanensis*
- b) queue avec cellule amphicordale de chaque côté de la corde :
  - α) cellules longues appliquées contre la musculature, sans ouverture visible ..... *venusta*
  - β) cellules courtes en forme d'ouverture ouverte vers l'extrémité distale de la queue ..... *tenella*
- c) queue avec une paire de cellules amphicordales de chaque côté de la corde :
  - α) chaque paire séparée, avec un canal d'excrétion ..... *pellucida*
  - β) chaque paire contigüe, sans canal d'excrétion ..... *megachile*
- B) Extrémité de la queue terminée en pointe :
  - a) corps allongé formant un angle dont l'estomac est le sommet ..... *formica*
  - b) corps ovale et plat ..... *gracilis*

II. Spiracles ovalaires :

- A) Corps allongé et étroit :
  - a) un ovaire sphérique devant un testicule cylindrique ..... *haplostoma*
  - b) un ovaire en chapelet entourant le testicule cylindrique ..... *aequatorialis*
- B) Corps ovale, un ovaire en chapelet entourant le testicule mince et concave ..... *fraudax*

III. Spiracles très étroits en forme de fente :

- A) Glandes génitales impaires, un ovaire annulaire devant un testicule ovale ..... *fagei*
- B) Glandes génitales paires :
  - a) ovaires en grappe devant les testicules plats et allongés ..... *urticans*
  - b) ovaires en chapelet entourant les testicules plus ou moins sphériques *charybdae*

**APPENDICULARIA**

- Rectum piriforme occupant la plus grande partie de la portion digestive, pas d'ouverture anale visible ..... *sicula*  
Rectum réduit, avec anus visible .... *tregouboffi*

**KOWALEVSKIA**

- Pas de capuchon, queue très longue, 7 à 10 fois le tronc ..... *tenuis*  
Un capuchon, queue courte, 4 à 5 fois le tronc ..... *oceanica*

Les autres genres ne possèdent chacun qu'une espèce en Méditerranée. Se reporter pour les diagnoses aux clefs de détermination des genres.

APPENDICE

Les autres genres ne possèdent aucun du type en tête-  
 termine de l'espèce pour les individus aux fins de détermination  
 des genres.

NOTES

Les autres genres ne possèdent aucun du type en tête-  
 termine de l'espèce pour les individus aux fins de détermination  
 des genres.

Les autres genres ne possèdent aucun du type en tête-  
 termine de l'espèce pour les individus aux fins de détermination  
 des genres.

**PARTIE ÉCOLOGIQUE**

PARTIE ÉCOLOGIQUE

## CHAPITRE PREMIER

# ÉCOLOGIE GÉNÉRALE DU GROUPE

### A. HISTORIQUE

Des travaux relativement nombreux ont été consacrés aux Appendiculaires des différents océans, en particulier par SEELIGER (1893-1911) - LOHMANN (1896-1934) - IHLE (1908) - BUCKMANN (1923), ainsi que par ESSENBERG (1926) - TOKIOKA depuis 1940 et THOMSON (1948), pour ne citer que les plus importants. Mais à part certains travaux de LOHMANN et celui d'ESSENBERG qui contiennent des indications sur l'écologie, la plupart se bornent à la systématique du groupe et à sa répartition.

En Méditerranée, il en est de même et nous ne trouvons jusqu'à présent que trois auteurs ayant publié les résultats d'observations suivies sur l'écologie des Appendiculaires. LOHMANN à Messine (1896) - M. BERNARD à Alger (1958) et nous-même à Villefranche (1959). Les conclusions du premier auteur sont assez générales : les Appendiculaires sont peu nombreux en espèces dans la couche superficielle et leur densité est plus faible durant la saison chaude que pendant la saison froide. LOHMANN signale ensuite les couches dans lesquelles les différentes espèces sont les plus abondantes. En analysant les tableaux fournis par l'auteur, une comparaison entre des pêches de jour et de nuit nous montre que *O. dioica* et *O. longicauda* sont plus nombreuses en surface pendant la journée, alors que *F. borealis* est plus abondante la nuit. Il n'y a pas de mention pour *F. pellucida* qui, comme nous le verrons, possède une variation nyctémérale sensible.

M. BERNARD présente des courbes de variations annuelles d'une interprétation assez délicate : les points des courbes représentent différentes espèces et sont reliés par un même trait. Il semble cependant y avoir à Alger une présence de Fritillaires durant les mois de novembre à mai et quelquefois juin. « Les pointes des Fritillaires

sont très brusques et ne se prolongent pas comme celles des *Oikopleures* ».

Enfin, en 1958, nous faisons paraître les premiers résultats d'observations sur la répartition saisonnière des Appendiculaires de surface dans la baie de Villefranche. Nous insisterons peu ici sur les résultats obtenus car nous les reprendrons en comparaison dans les différentes études que nous aborderons dans ce travail. Signalons seulement que nous avons surtout étudié les variations interspécifiques des Appendiculaires et que, en ce qui concerne les généralités, nous avons montré que la représentation en Fritillaires n'était importante que durant trois mois : de janvier à mars où elle dépasse 50 %, les autres mois ayant une très forte prépondérance en *Oikopleurides*.

### B. GÉNÉRALITÉS ET VARIATIONS GLOBALES

#### TOTAL DES APPENDICULAIRES RÉCOLTÉS :

Durant les deux années 1957-1958 et 1958-1959 où le point A fut exploité, les individus dénombrés se répartissent, par famille, de la façon suivante :

Années	<i>Oikopleuridae</i>	<i>Fritillariidae</i>	<i>Kowalevskiidae</i>	Total
1957-1958	45 657	7 160	85	52 902
1958-1959	15 607	7 774	1	23 382

Nous avons ainsi déterminé 76 284 Appendiculaires de surface.

Pendant les années 1959-1960 et 1960-1961 nous avons effectué nos pêches verticales aux points B et C définis précédemment et la répartition a été la suivante :

Années	<i>Oikopleuridae</i>	<i>Fritillariidae</i>	<i>Kowalevskiidae</i>	Total
B)				
1959-1960	5 483	1 978	146	7 607
1960-1961	7 462	3 586	112	11 160
C)				
1959-1960	2 948	1 196	404	4 548
1960-1961	3 518	2 546	147	6 211

Soit un total de 29 526 individus pour les deux stations. Pour les quatre années de pêches nous arrivons donc à un total de 105 810 Appendiculaires, triés, déterminés et comptés.

Parmi les espèces récoltées, certaines sont présentes soit durant toute l'année, soit pendant une longue période et la quantité d'individus dénombrés est suffisamment abondante pour permettre une analyse valable de leurs variations. Ce sont ces espèces que nous étudierons en détail. Les autres, souvent intéressantes par leur étroite localisation, feront l'objet d'un chapitre spécial.

Avant d'entamer cette étude détaillée, nous examinerons les variations globales des Appendiculaires, puis celles des trois familles méditerranéennes.

### Etude des variations globales

#### Point A

Au cours de la première année, on distingue (fig. 8, A) cinq maxima se situant respectivement fin novembre, début décembre, fin mars, début avril, fin août et de la fin septembre au milieu d'octobre. Comme on le verra plus loin, les différents maxima

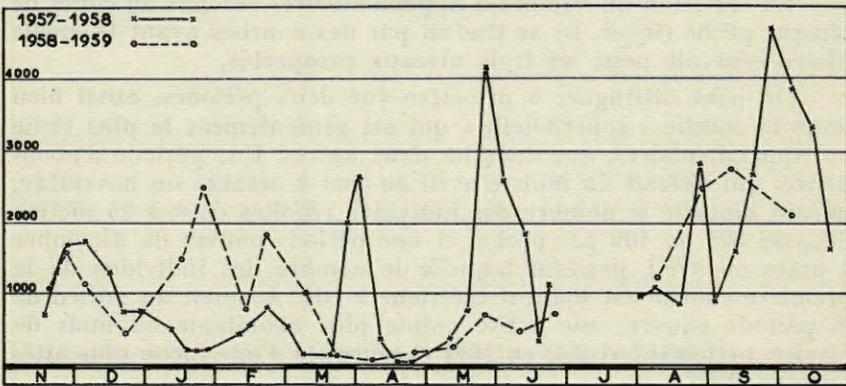


Fig. 8, A. — Variations globales du nombre d'Appendiculaires au point A.

correspondent aux époques où l'une ou l'autre espèce a été prédominante. Le premier et le dernier marquent l'apogée de *O. longicauda*, le second celui de *O. dioica* et le troisième celui de *O. fusiformis*. Les époques de prépondérance des Fritillaires ne sont pas marquées bien fortement car leur maximum n'a jamais été très élevé.

Durant la seconde année on distingue trois maxima se situant respectivement : fin novembre, de la fin janvier à la fin février et de la fin du mois d'août au début d'octobre. Ici également, les maxima représentent une période de prépondérance d'une espèce; mais cette année, les Fritillaires ont été suffisamment nombreuses pour apparaître sur le graphique. Le premier et le dernier maxima marquent encore l'apogée de *O. longicauda*, alors que les deux sommets de l'autre représentent l'abondance de *F. borealis* et *F. pellucida*.

Les résultats obtenus dans les pêches verticales sont beaucoup plus réguliers et les courbes calculées, au point B comme au point C, ont un aspect qui se répète assez régulièrement d'une année à l'autre.

Pour pouvoir établir des comparaisons entre B et C, nous n'étudierons pour ce dernier, que les variations de la couche 0-75 mètres. Les couches plus profondes seront étudiées séparément, d'autant plus d'ailleurs, qu'elles sont généralement assez pauvres et qu'il n'est pas toujours possible de calculer des variations sur les petits nombres d'individus récoltés à ces niveaux.

#### Point B

La variation du nombre d'Appendiculaires récoltés au cours de chaque pêche (fig. 8, B) se traduit par des courbes ayant la même allure générale pour les trois niveaux prospectés.

On peut distinguer à première vue deux périodes, aussi bien dans la couche « superficielle » qui est généralement la plus riche en Appendiculaires, que dans les deux autres. Une période d'abondance, qui s'étend du mois d'avril ou mai à octobre ou novembre, durant laquelle le nombre des individus récoltés de 0 à 25 mètres dépasse 300 ou 400 par pêche, et une période pauvre de décembre à mars ou avril, pendant laquelle le nombre des individus de la première couche est souvent inférieur à 100. A noter, au milieu de la période pauvre, une petite pointe plus abondante au mois de février, nettement visible en 1961 et marquée d'une façon plus atténuée en 1960.

#### Point C

Les courbes représentant les variations du nombre des Appendiculaires (fig. 9) ont un aspect rappelant tout à fait ce que nous avons vu au point B. Notons simplement que les quantités récoltées sont généralement plus faibles et qu'il semble y avoir ici une période assez pauvre en juin et en août.

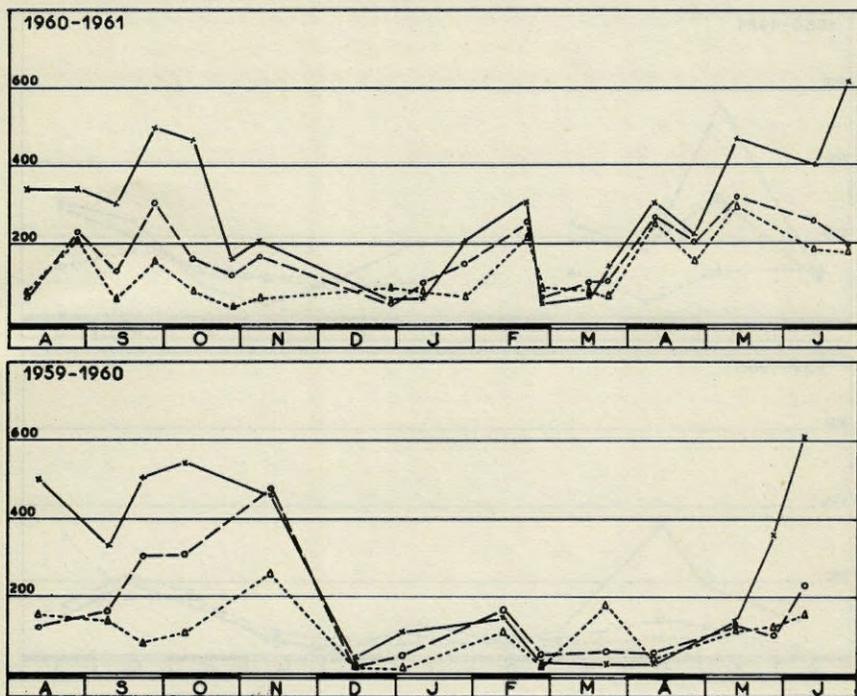


Fig. 8, B. — Variations globales du nombre d'Appendiculaires au point B.  
 x ——— x 0 à 25 mètres,  
 o ——— o 25 à 50 mètres,  
 Δ ——— Δ 50 à 75 mètres.

### Conclusions

Dans la mer de Villefranche, les Appendiculaires sont, d'une manière générale, plus abondants à proximité de la côte qu'au large et leur période maximale s'étend de la fin du printemps au début de l'automne. Nous verrons plus loin que cette dernière conclusion n'est pas valable pour les *Fritillariidae*, mais le nombre relativement restreint de ces dernières fait que leurs variations sont, dans une étude générale, masquées par celles des *Oikopleuridae*.

### Couches de 75 à 500 mètres

Si la première de ces couches, 75 à 150 mètres, nous a donné un nombre d'Appendiculaires encore important en comparaison avec ceux récoltés dans les trois couches « superficielles », les deux

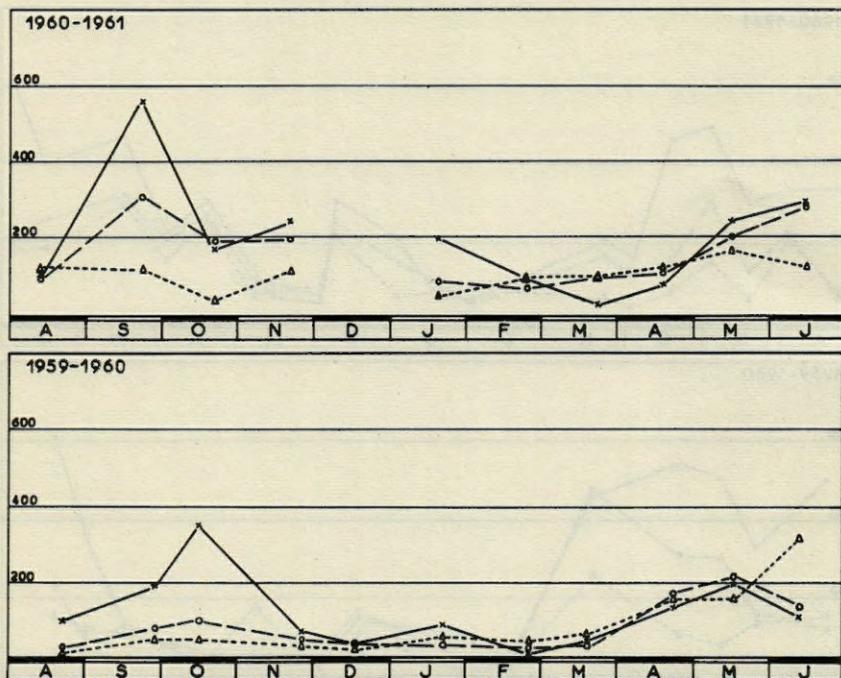


Fig. 9. — Variations globales du nombre d'Appendiculaires au point C.

x ——— x 0 à 25 mètres,  
 o - - - - o 25 à 50 mètres,  
 Δ - - - - Δ 50 à 75 mètres.

autres, 150 à 300 mètres et 300 à 500 mètres, ont une représentation très nettement plus faible.

Pour les deux années de pêches, le pourcentage de chaque couche par rapport à la colonne totale est le suivant (les trois dernières couches ont été ramenées chacune à une couche de 25 mètres pour permettre la comparaison avec les trois premières) :

0-25	25-50	50-75	75-150	150-300	300-500
35,2 %	26,3 %	20,7 %	15,2 %	2,2 %	0,4 %

Nous voyons ainsi que si la couche de 75 à 150 mètres contient encore un pourcentage égal à environ la moitié de celui des Appendiculaires de la première couche, celles de 150-300 et 300-500 n'en ont respectivement que 1/16 et 1/87.

En plus de cette forte diminution de la représentation des Appendiculaires, au fur et à mesure que l'on s'enfonce en profondeur, on peut également constater que le nombre de pêches positives n'est pas le même pour les deux principales familles méditerranéennes : *Oikopleuridae* et *Fritillariidae*.

Dans la couche de 150 à 75 mètres, ces deux familles ont toujours été présentes. De 300 à 150 mètres, si les *Oikopleuridae* n'ont jamais fait défaut, deux pêches ne nous ont pas rapporté de *Fritillariidae*. Enfin, la dernière couche a été une fois complètement dépourvue d'Appendiculaires et onze fois sans Fritillaires.

Les couches intéressantes à étudier pour les variations des différentes espèces d'Appendiculaires se situent ainsi entre 0 et 75 m, avec une prolongation jusqu'à 150 mètres pour des espèces à comportement particulier ainsi que nous le verrons plus loin.

Le comportement des trois familles méditerranéennes sera donc étudié en surface au point A et de 0 à 75 mètres aux points B et C, par paliers de 25 mètres. Il en sera de même pour les espèces dont la représentation suffisamment nombreuse permet l'étude détaillée des variations.

### C. VARIATIONS RELATIVES DES TROIS FAMILLES MÉDITERRANÉENNES

Nous avons, pour étudier ces variations, calculé les pourcentages mensuels moyens de chaque famille par rapport au nombre total des Appendiculaires. Nous les avons ensuite représentés par des secteurs de cercle. On peut de cette façon, par un examen rapide, avoir une bonne idée des phénomènes observés.

#### *Point A*

Nous voyons (fig. 10) que de mai à août, la première année, et de mai à juillet la seconde, il n'y a pas eu de Fritillaires. A partir des mois suivants, l'importance de cette famille va en s'accroissant assez régulièrement et atteint son maximum au mois de février. Elle représente alors plus de 80 % des Appendiculaires récoltés. Le pourcentage du mois de mars est déjà nettement diminué à moins de 40 % ; il devient encore plus faible en avril et la représentation est nulle en mai, ainsi que nous l'avons signalé plus haut.

La représentation des *Kowalevskiidae* est négligeable, elle atteint 1,3 % en juin 1958 et 0,05 % en août de la même année; en juin 1959, 0,07 %. Les variations des *Oikopleuridae* sont donc pra-

tiquement inverses de celles que nous avons décrites chez les *Fritillariidae*. Elles sont les seules représentantes des Appendiculaires en août et septembre, et leur pourcentage minimum se situe en décembre, janvier et février.

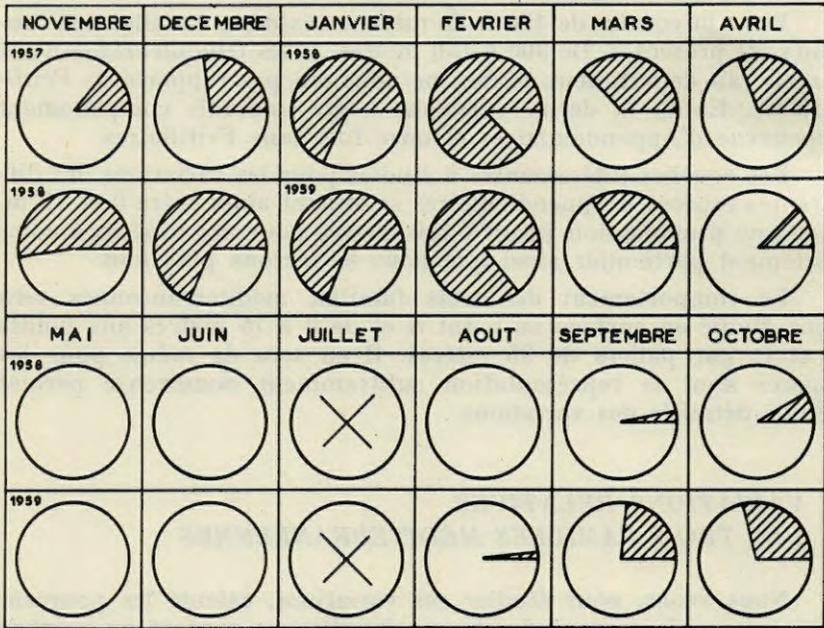


Fig. 10. — Variation respective, en pourcentages, des familles méditerranéennes au point A.

□ % des *Oikopleuridae*,  
 % des *Fritillariidae*.

La différence principale, qui apparaît à l'examen des pêches verticales, est la continuité de la présence des Fritillaires, aucun mois de pêche n'en étant dépourvu. D'autre part, la représentation des *Kowalevskiidae* atteint, en particulier au point C, des valeurs tout à fait significatives.

*Point B* (fig. 11)

Dans la première couche, le pourcentage des *Fritillariidae* est à son minimum au printemps ou au début de l'été avec des valeurs de 4 à 8 %. Une assez brusque augmentation en septembre ou octobre, l'amène à dépasser 30 % et les maxima sont atteints, comme pour les pêches de surface, aux mois de janvier et février.

Le pourcentage est cependant un peu moindre et se situe aux environs de 70 %. La chute qui suit cette apogée est encore plus brusque qu'au point A puisque, dès le mois suivant, il n'y a plus que 20 %. Cette allure est, à peu de chose près, la même durant les deux années de prospection.

Dans la couche moyenne, le minimum se trouve au mois de mars ou avril et le maximum au mois de janvier et février, comme dans la première couche. Les valeurs minimales sont moins basses que dans celle-ci.

Dans la couche profonde, le minimum se retrouve en mars et avril, ainsi que le maximum en janvier et février; seuls, deux mois ont une représentation inférieure à 25 %. La variation des pourcentages est beaucoup moins brusque que dans les autres couches.

Les *Kowalevskiidae* présentes dans la première couche en septembre et octobre ont un pourcentage négligeable, mais au mois de mai et juin, celui-ci atteint jusqu'à 10 %, en particulier en 1960. Ce comportement toutefois n'influence guère l'allure des courbes des deux autres familles et les *Oikopleuridae* ont ici encore des variations sensiblement inverses de celles des *Fritillariidae*. Il s'en suit que leur représentation maximale se situe aux mois de juin, août et septembre, leur minimum en décembre, janvier et février. Il en est de même pour les deux autres couches.

#### Point C (fig. 12)

Le pourcentage minimum des *Fritillariidae* se situe également au printemps et au début de l'été. Il a même été marqué en 1960 par une absence totale de Fritillaires de 0 à 25 mètres au mois d'avril. Par contre, le maximum de la première année se situe au mois de décembre avec près de 75 % dans la première couche et la période de forte représentation, dépassant 50 %, dans les trois couches, s'étend sur quatre mois, de novembre à février.

Nous retrouvons, comme au point B, la brusque chute qui suit la période maximale avec une atténuation dans les couches profondes.

Les *Kowalevskiidae* sont présentes mais peu nombreuses en septembre. En mai et juin leur arrivée est beaucoup plus abondante et les pourcentages atteints vont jusqu'à 65 % dans la couche moyenne.

Les *Oikopleuridae* n'ont plus tout à fait des variations inverses à celles des *Fritillariidae* par suite de la représentation significative des *Kowalevskiidae* pendant certains mois. Leur période maximale est néanmoins toujours située au printemps et en été et le minimum en décembre, janvier et février.

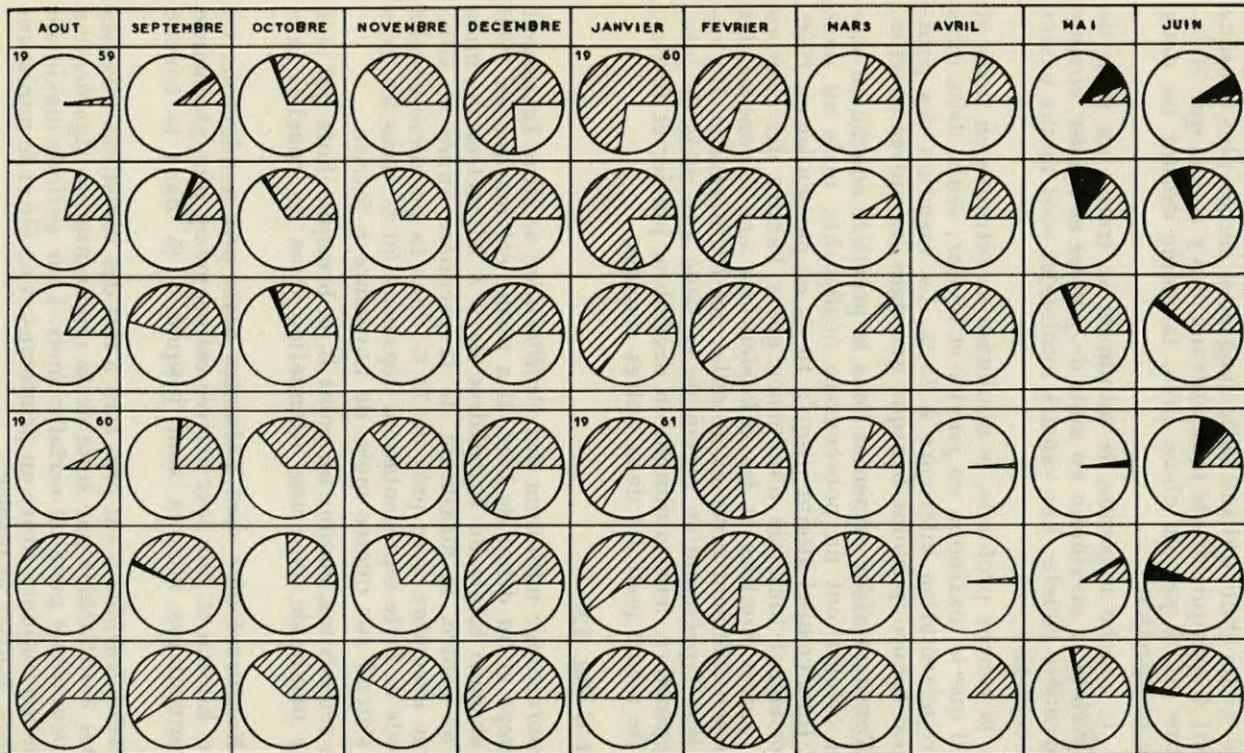


Fig. 11. — Variation respective, en pourcentages, des trois familles méditerranéennes de 0 à 25, 25 à 50 et 50 à 75 mètres au point B.

□ % des *Oikopleuridae*

▨ % des *Fritillariidae*

■ % des *Kowalevskiidae*.

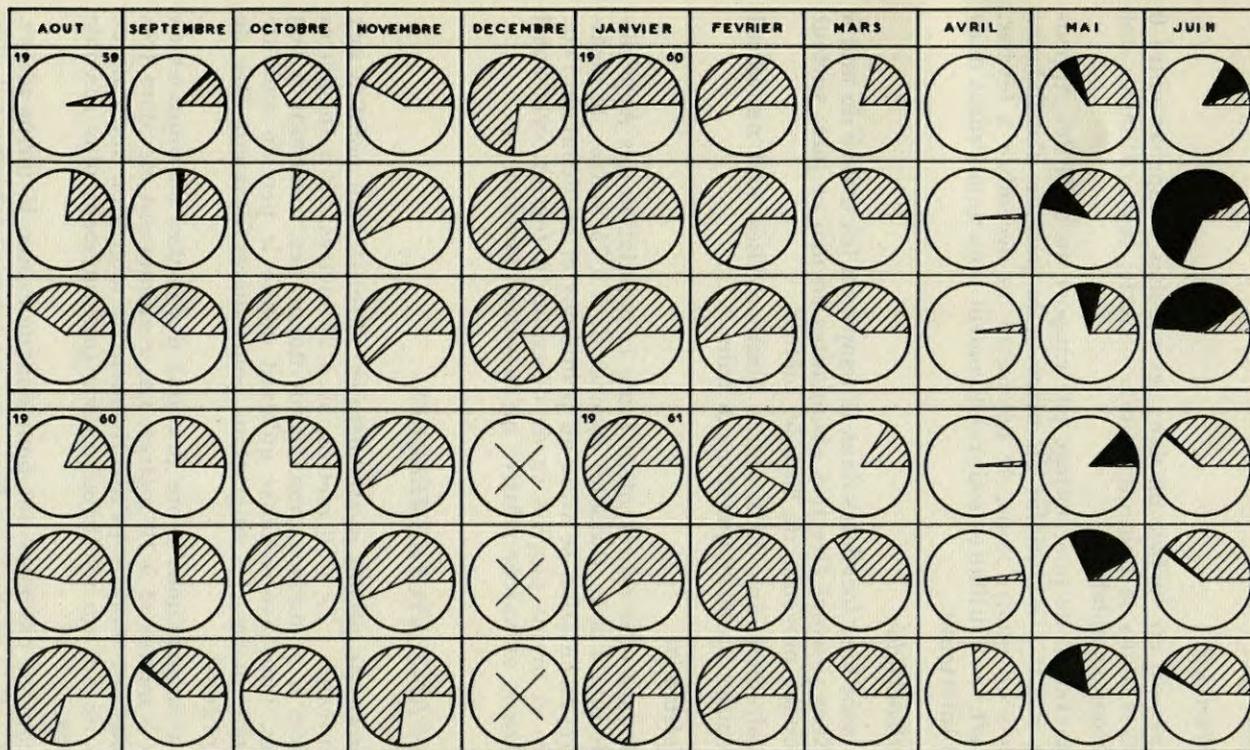


Fig. 12. — Variation respective, en pourcentages, des trois familles méditerranéennes de 0 à 25, 25 à 50 et 50 à 75 mètres au point C.

□ % des *Oikopleuridae*

▨ % des *Fritillariidae*

■ % des *Kowalevskiidae*.

## Conclusions

### *Fritillariidae*

Que ce soit en surface ou dans les couches comprises entre 0 et 75 mètres, dans la baie ou en mer ouverte, les Fritillaires ont des variations semblables.

Le maximum de pourcentage par rapport au total des Appendiculaires récoltés est atteint en hiver et la période d'abondance couvre trois ou quatre mois, de novembre ou décembre à février. D'autre part, les Fritillaires sont relativement plus nombreuses dans la couche inférieure.

### *Kowalevskiidae*

Elles sont bien localisées dans le temps, on les trouve de mai à octobre. Elles peuvent être très abondantes en mai et juin, surtout dans la couche moyenne de 25 à 50 mètres.

Contrairement aux deux autres familles, elles sont nettement plus fréquentes au large que dans la baie.

### *Oikopleuridae*

En surface elles représentent toute la population des Appendiculaires de mai à août. Dans les couches de 0 à 75 mètres, le maximum de représentation se situe au printemps et au début de l'été. La période la moins propice va de décembre à février, cela aussi bien d'ailleurs, en valeur relative qu'en valeur absolue.

## D. VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES

Une série de pêches nycthémerales, effectuées au point B aux niveaux suivants : 75 à 50 mètres, 50 à 25 mètres, 25 à 10 mètres et 10 mètres à la surface, nous ayant donné des variations à peu près nulles, nous avons pensé qu'étant donné le peu de mobilité des Appendiculaires, les migrations journalières devaient être de faible amplitude.

C'est pourquoi nous avons pratiqué des pêches horizontales en surface, à 5 mètres et à 10 mètres. Les résultats ont été alors très nets et nous ont montré qu'effectivement la migration verticale de ce groupe durant un nyctémère n'est pratiquement plus sensible à 10 mètres.

Les courbes obtenues ont pour chaque espèce la même allure, quelle que soit la pêche considérée, mais elles sont évidemment plus

significatives lorsqu'elles proviennent de pêches effectuées durant les périodes de forte représentation de l'espèce considérée.

Nous étudierons donc comme « types » deux espèces, dont les courbes présentées ont été choisies parmi bien d'autres suivant le critère que nous venons d'énoncer.

### *F. pellucida*

La courbe présentée sur la figure 13, A nous montre le nombre d'individus, ramené au centimètre cube de plancton sédimenté, capturé le 10 février 1960 à 7 h, 12 h, 17 h et 22 h. Le maximum d'exemplaires capturés, plus de 200, se situe à 7 h, une brusque diminution se produit jusqu'à 12 h où l'on n'a plus qu'une trentaine de *F. pellucida* au cm<sup>3</sup>. La courbe se redresse ensuite lentement, 70 individus étant dénombrés à 17 h, puis plus rapidement et à 22 h nous obtenons plus de 130 individus.

A 5 mètres, pour les mêmes heures, nous avons les nombres respectifs suivants : 140 - 125 - 105 - 120 et à 10 mètres : 80 - 70 - 80 et 85 individus.

Nous constatons donc que la première courbe est très significative et que *F. pellucida* quitte en grand nombre la surface vers la mi-journée pour y réapparaître le soir. Cette fuite ne se répercute ni à 10 mètres ni même à 5 mètres. Les variations observées dans ces couches sont beaucoup trop faibles pour être interprétées, cela non seulement sur les courbes présentées mais également dans la représentation des autres pêches effectuées.

L'amplitude de la migration nyctémérale de *F. pellucida* est donc faible puisqu'elle se situe entre la surface et moins de 5 mètres.

### *O. fusiformis*

Le matériel provient de pêches effectuées le 8 juin 1960. Pour cette espèce (fig. 13, B) la courbe de surface a une allure tout à fait semblable à celle que nous venons d'étudier chez *F. pellucida*. Le matin nous avons récolté près de 200 individus au cm<sup>3</sup>, à midi une trentaine, à 17 h environ 95 et à 22 h plus de 130.

Par contre, la courbe représentant les variations à 5 mètres est absolument à l'opposé de la précédente. 40 individus au cm<sup>3</sup> ont été capturés à 7 h, 230 à 12 h, 150 à 17 h et 35 à 22 h.

La courbe de 10 mètres nous montre une allure semblable mais avec des variations très atténuées et somme toute peu significatives.

Pour *O. fusiformis*, nous retrouvons ainsi une fuite de la surface au milieu de la journée, comme nous l'avions vu pour *F. pellucida*. Mais ici, cette migration verticale se répercute d'une façon

très sensible à 5 mètres; à ce niveau, le nombre des individus est du même ordre de grandeur à midi, qu'il était en surface le matin à 7 h.

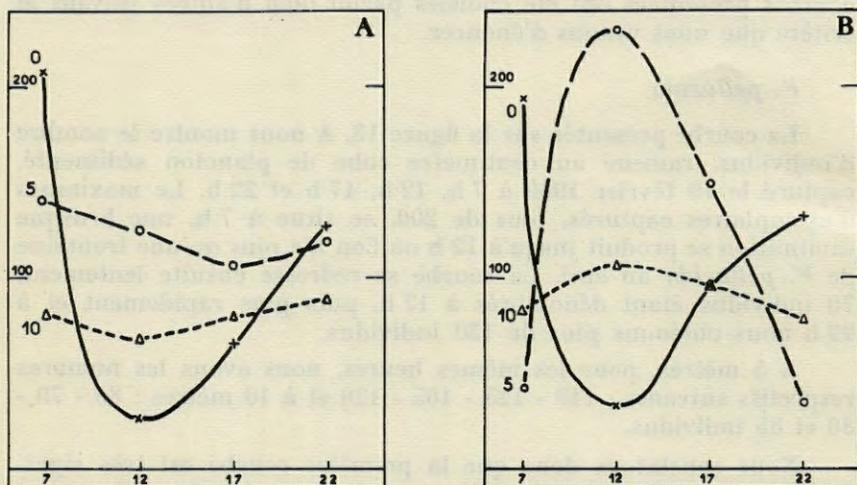


Fig. 13. — A, variation nycthémerale de *F. pellucida*; B, variation nycthémerale de *O. fusiformis*.

Nous pouvons donc affirmer que dans ce cas la migration a dépassé 5 mètres et a peut-être atteint 10 mètres.

Nous avons vu que les migrations de *F. pellucida* n'atteignent pas 5 mètres. Cette espèce, ainsi que nous le verrons plus loin, n'est présente en surface que durant l'automne et l'hiver; durant ces périodes l'intensité lumineuse est beaucoup moins forte que pendant le reste de l'année. Ainsi en juin son influence se fait sentir plus profondément qu'en février et cela pourrait bien expliquer la différence de migration entre les deux espèces : la luminosité agissant soit directement soit indirectement par son influence sur le métabolisme, comme de nombreux auteurs le pensent actuellement à propos d'autres groupes (PANNIKAR, 1940, MOORE et ses collaborateurs, 1953-1956).

Nous verrons plus loin que pour *F. pellucida*, cette influence peut être constatée également quand on considère les variations annuelles de la représentation maximale de cette espèce dans l'un des trois niveaux entre 0 et 75 mètres.

C'est la seule espèce qui nous a permis de mettre ce phénomène en évidence et cela d'une manière très nette. Nous ignorons actuellement les raisons de cette particularité spécifique.

### E. DISCUSSION DE LA VALEUR DES NOMBRES OBTENUS

Nous avons voulu nous rendre compte de la valeur représentative des nombres d'Appendiculaires récoltés au cours des différentes pêches compte tenu du caractère hétérogène des populations planctoniques. Pour cela un certain nombre de pêches au point B, ont été effectuées en double, c'est-à-dire à quelques minutes d'intervalle l'une de l'autre.

Voici sous forme de tableau les résultats obtenus :

	I		II		III		IV		V	
	Nb	F	Nb	F	Nb	F	Nb	F	Nb	F
Surface	35	1,40	5	1,25	20	1,05	446	1,82	56	1,33
	25		4		19		244		42	
0-25	47	1,37	28	1,17	168	1,01	211	1,04	223	1,09
	34		24		171		220		204	
25-50	39	1,05	35	1,52	94	1,27	156	1,10	126	1,20
	41		23		74		173		105	
50-75	15	1,20	29	1,03	84	1,57	58	1,15	99	1,49
	18		28		132		67		148	

Nb = Nombre d'individus récoltés, en double, aux différents niveaux.  
 F = Facteur égal au quotient du plus grand nombre d'individus récoltés dans une pêche par le plus petit.

Nous voyons que les résultats ont une certaine homogénéité et que les nombres pour une pêche doublée n'ont jamais atteint des variations du simple au double. Si nous obtenons, lors de nos pêches aux différents points des « facteurs » plus élevés, il y a donc beaucoup de probabilité pour que ces variations aient des causes autres que celles liées à l'hétérogénéité de la population.



## CHAPITRE II

### ÉCOLOGIE DES SIX ESPÈCES PRINCIPALES

#### A. *OIKOPLEURA LONGICAUDA*

C'est l'espèce la plus commune des régions océaniques chaudes et son aire de distribution est très grande. On l'a signalée dans les océans atlantique, pacifique et indien, alors qu'elle paraît absente des océans arctique et antarctique ainsi que de la mer noire. Elle a été prédominante dans les récoltes de nombreuses expéditions. C'est ainsi qu'elle forme dans les collections de M. V. WARREN 60 % des Appendiculaires récoltés (THOMPSON, 1948) et de 34 % à 65 % dans les récoltes de la Plankton Expedition (LOHMANN, 1896). BJORNBERG et FORNERIS (1956) signalent également plus de 50 % au large de Santos. Le long des côtes du Maroc par contre, M. L. FURNESTIN (1957) n'obtient que 25 % pour cette espèce. TOKIOKA (1960) remarque la particulière abondance de cette espèce dans le Pacifique nord.

*O. longicauda* supporte des températures allant de 11°2 à 29°7 et des salinités de 12,8 ‰ (et même beaucoup moins à l'embouchure de l'Amazone) à 37,3 ‰ (LOHMANN).

En Méditerranée, c'est de loin l'espèce qu'on rencontre le plus souvent. FOL remarque que *O. longicauda* a été très fréquente dans le port de Messine de novembre 1869 à mai 1870 et d'avril à mai 1871.

M. BERNARD (1958) constate que malgré sa grande abondance cet Appendiculaire n'est pas constant à Alger et qu'il y a trois époques d'optimum : en octobre-novembre, en février et en mai-juin, cette dernière étant en général la plus riche.

Enfin nous avons noté (1958) qu'il y avait en surface, à Villefranche, une nette corrélation entre l'abondance de cette espèce et la température, la période maximale se situant de la mi-août à la mi-décembre.

### 1. Point A : variations en surface

Cette espèce a représenté durant la première année de nos pêches 40 % des Appendiculaires examinés et 47 % dans la seconde. Il y a donc dans son pourcentage, une remarquable stabilité que nous ne retrouverons pas pour les autres espèces.

Les variations de *O. longicauda* au cours des deux années de prospection en surface ont eu des allures tout à fait semblables (fig. 14). Nous voyons ainsi qu'il y a deux périodes bien distinctes dans sa représentation : une période pauvre du mois de décembre au début du mois de mars, où elle ne se chiffre souvent qu'entre quelques individus et la centaine, et une période riche de mai à novembre, durant laquelle elle dépasse fréquemment 700, atteignant même plus de 2 000 en septembre ou octobre.

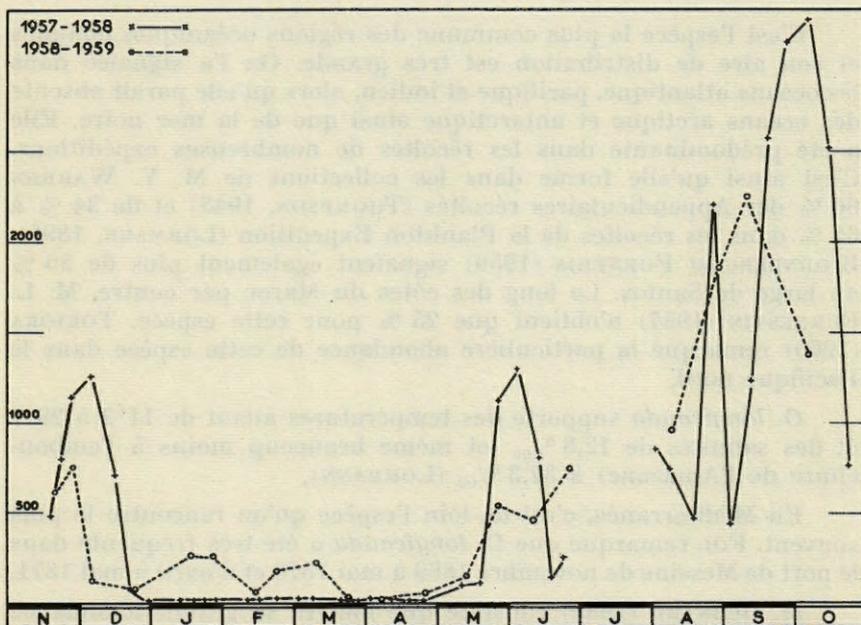


Fig. 14. — Variations du nombre de *O. longicauda* en surface au point A.

Rappelons que les calculs de corrélation du *product moment* entre la température et le pourcentage de cette espèce nous ont donné les résultats suivants :

$$\begin{array}{ll} \bar{X} = 33,77 & x = 32,34 \\ \bar{Y} = 17,46 & y = 4,09 \end{array} \quad \text{D'où } r = 0,859.$$

c'est-à-dire une valeur très significative.

Dans les pêches verticales *O. longicauda* a également été la plus commune. Les pourcentages moyens atteints dans les différentes couches se répartissent ainsi :

	B			C		
	0-25	25-50	50-75	0-25	25-50	50-75
1959-1960	44 %	35 %	39 %	36 %	27 %	37 %
1960-1961	39 %	33 %	28 %	34 %	32 %	35 %

Soit pour la masse d'eau totale, au point B, 41 % la première année et 35 % la seconde, alors que pour la même couche de 0 à 75 mètres, au point C, on obtient 34 % et 33 %. Ici également, il y a donc une assez grande stabilité dans la représentation de cette espèce.

### 2. Point B : variations de 0 à 75 mètres dans la baie

La représentation de *O. longicauda* dans la première couche (fig. 15) a une allure tout à fait comparable à celle des années précédentes au point A. Durant la période allant de décembre à mai, elle atteint rarement 50 exemplaires par pêche, alors que pendant le reste de l'année elle est souvent supérieure à 150.

Les deux autres couches sont représentées par des courbes assez semblables à la première, avec toutefois, des valeurs d'autant plus basses que la couche est plus profonde, sauf à la fin de l'hiver ou au début du printemps. A cette époque, précédant la brusque augmentation de *O. longicauda* dans la tranche de 0 à 25 mètres, il y a une sorte d'inversion qui amène la couche de 25 à 50 mètres ou même de 50 à 75 mètres à être la mieux fournie.

### 3. Point C : variations de 0 à 75 mètres en mer ouverte

Les phénomènes observés sont les mêmes qu'au point B (fig. 16). Mais le nombre des individus capturés est sensiblement moins élevé et par conséquent les courbes sont plus basses. L'inversion constatée plus haut se retrouve d'une façon beaucoup plus nette et c'est tou-

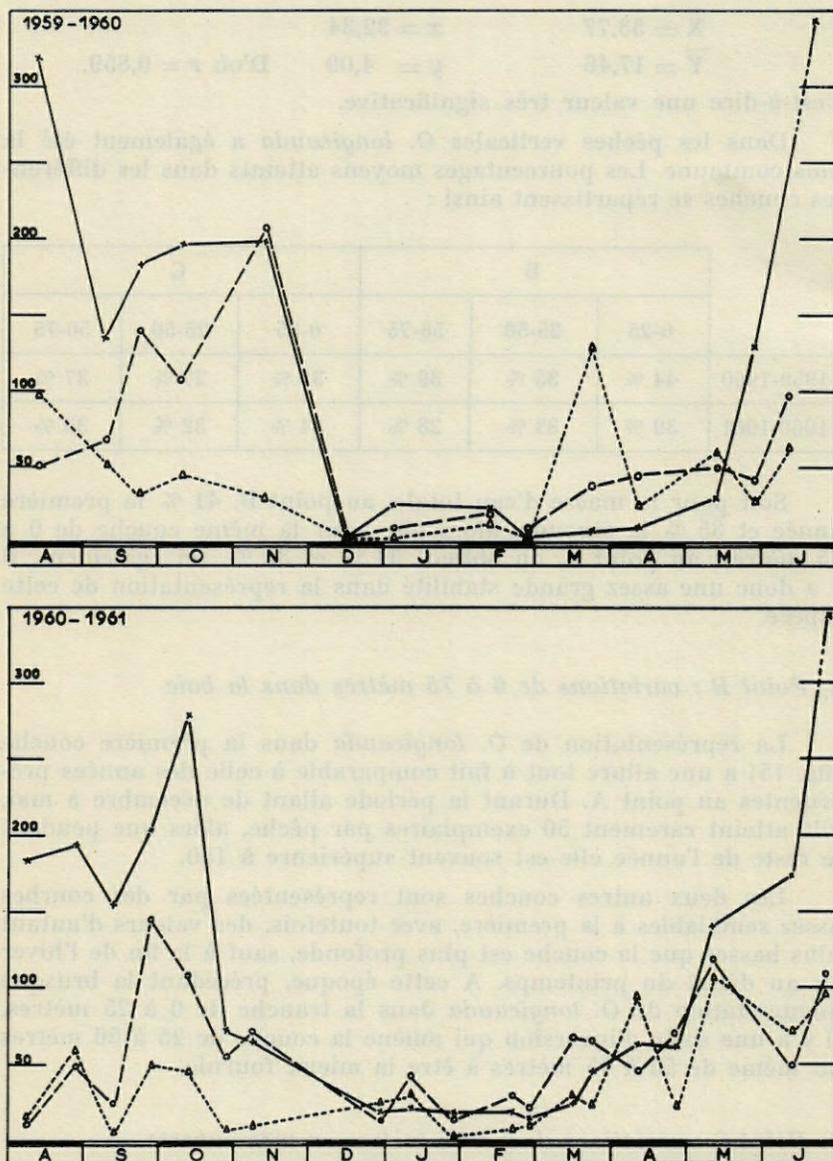


Fig. 15. — Variations du nombre de *O. longicauda* au point B.

x ——— x de 0 à 25 mètres,  
o - - - - o de 25 à 50 mètres,  
Δ - - - - Δ de 50 à 75 mètres.

jours la couche la plus profonde qui contient alors le plus grand nombre de *O. longicauda*.

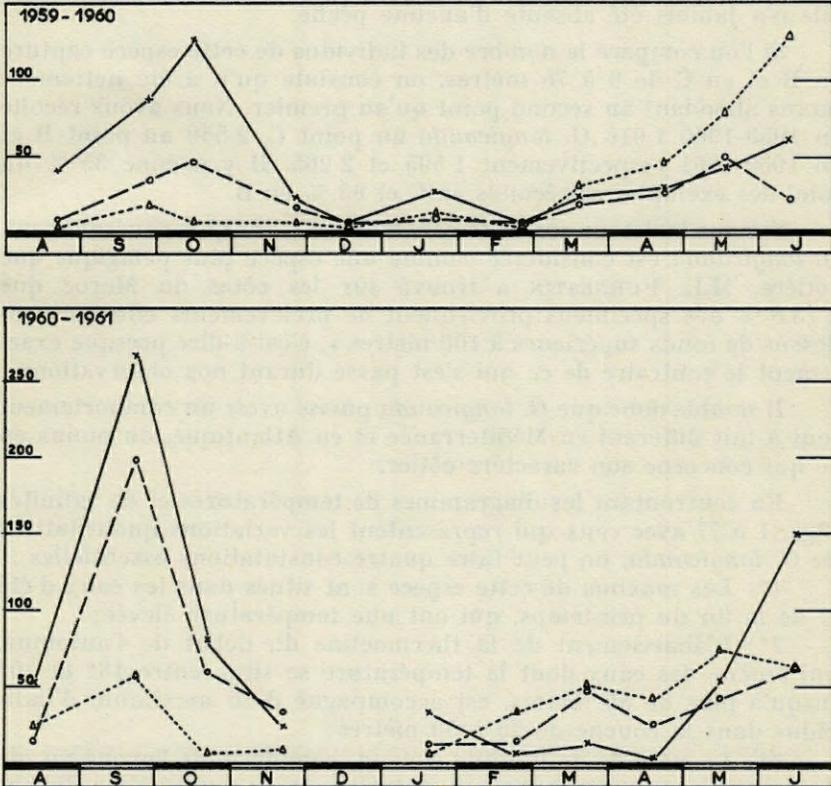


Fig. 16. — Variations du nombre de *O. longicauda* au point C.

x ——— x de 0 à 25 mètres,  
o ——— o de 25 à 50 mètres,  
Δ ——— Δ de 50 à 75 mètres.

#### 4. Discussion

Nous avons vu que *O. longicauda* est, d'après les résultats moyens d'une année, l'espèce la plus commune parmi les Appendiculaires récoltés. Cette constatation pourrait s'ériger en règle générale si on se réfère aux travaux antérieurs en Méditerranée et si on tient compte du fait que cette situation s'est reproduite quatre années de suite à des endroits différents.

Il y a cependant de nombreux mois où cette espèce est peu abondante et durant lesquels, comme nous le verrons, d'autres Ap-

pendiculaires sont beaucoup plus représentatifs du groupe. Ce qui nous amène à dire que *O. longicauda* est l'espèce la plus commune depuis la fin du printemps jusqu'au début de l'automne. De plus, elle n'a jamais été absente d'aucune pêche.

Si l'on compare le nombre des individus de cette espèce capturés en B et en C de 0 à 75 mètres, on constate qu'il a été nettement moins abondant au second point qu'au premier. Nous avons récolté en 1959-1960 1 016 *O. longicauda* au point C, 2 549 au point B et en 1960-1961 respectivement 1 595 et 2 265. Il y a donc 35 % du total des exemplaires récoltés en C et 65 % en B.

Si nous insistons sur cette constatation, c'est que, généralement, *O. longicauda* est considérée comme une espèce plus pélagique que côtière. M.L. FURNESTIN a trouvé sur les côtes du Maroc que « 73,8 % des spécimens proviennent de prélèvements effectués au-dessus de fonds supérieurs à 100 mètres », c'est-à-dire presque exactement le contraire de ce qui s'est passé durant nos observations.

Il semble donc que *O. longicauda* puisse avoir un comportement tout à fait différent en Méditerranée et en Atlantique, du moins en ce qui concerne son caractère côtier.

En confrontant les diagrammes de températures et de salinités (figs. 1 à 7) avec ceux qui représentent les variations quantitatives de *O. longicauda*, on peut faire quatre constatations essentielles :

1°) Les maxima de cette espèce sont situés dans les eaux d'été et de la fin du printemps, qui ont une température élevée;

2°) L'abaissement de la thermocline du début de l'automne, qui amène des eaux dont la température se situe entre 18° et 20° jusqu'à plus de 50 mètres, est accompagné d'un maximum d'individus dans la couche de 25 à 50 mètres;

3°) La période de minima s'étend, comme nous l'avons vu, de décembre à la fin avril. Nous constatons que c'est l'époque durant laquelle la température est basse et uniforme de la surface jusqu'au fond;

4°) A la fin de l'hiver et au début du printemps, alors que la température est uniforme jusqu'à 75 mètres, la salinité croît de la surface vers le fond. C'est à cette époque que nous trouvons, pour les couches profondes, des nombres de *O. longicauda* plus élevés que dans la première couche.

### Conclusions

*O. longicauda* est une espèce que l'on retrouve constamment dans la mer de Villefranche, elle est la plus commune de la fin du printemps au début de l'automne et elle est plus abondante dans le secteur côtier qu'au large.

Cette espèce est abondante dans les eaux chaudes à forte salinité, ce qui se produit en été, mais également dans les eaux chaudes à salinité plus basse à la fin du printemps.

Elle est bien plus rare dans les eaux au-dessous de 15° et lorsque ces conditions sont réalisées, les eaux à salinité plus forte que l'on trouve dans les couches inférieures sont généralement plus riches.

## B. *OIKOPLEURA DIOICA*

On peut considérer *O. dioica* comme une espèce universelle, bien qu'elle ne soit pas uniformément distribuée. On l'a trouvée dans des eaux très différentes, avec des températures allant de 3°2 à 29°5 et des salinités de 11,4 ‰ à 36,7 ‰ (LOHMANN, 1896). Cependant, elle n'est pas fréquente dans la zone arctique. D'autre part, si cette espèce supporte des températures jusqu'à 29°5 dans les eaux tropicales, elle est plus fréquente dans les eaux moins chaudes.

*O. dioica* est souvent le plus abondant des Appendiculaires récoltés, en particulier en Californie (ESSENBERG, 1922), sur les côtes du Maroc (M. L. FURNESTIN, 1957) et dans la mer du Japon (TOKIOKA, 1960).

Les différents auteurs sont d'accord pour considérer cette espèce comme rare en mer ouverte et beaucoup plus abondante dans la zone côtière.

Particularité de cette espèce, c'est le seul Appendiculaire signalé jusqu'à présent en mer Noire (NIKITIN, 1929; DOLGOPOLSKAIA, 1940; NEGREA, 1959).

En Méditerranée, *O. dioica* est signalée par FOL, comme abondant en avril et au début de mai 1870 et 1871 dans le détroit de Messine. M. BERNARD (1958) remarque à Alger deux maxima, l'un en octobre et le second plus important en mai.

Enfin, en 1958 nous avons observé dans les pêches de surface à Villefranche un fort maximum au cours des mois d'avril et mai.

### 1. *Point A : variations en surface*

Alors que cette espèce venait au deuxième rang dans les pêches de 1957-1958 avec 18 %, elle ne se classe qu'au quatrième avec 11 % l'année suivante.

Les variations durant les deux années de prospection sont très différentes (fig. 17). Tout d'abord en ce qui concerne l'allure des courbes, les deux maxima de mars et avril et mai 1958 ne se retrou-

vent pas l'année suivante; ensuite, les nombres qui ont atteint plus de 2 000 en 1958, n'ont jamais dépassé 500 en 1959.

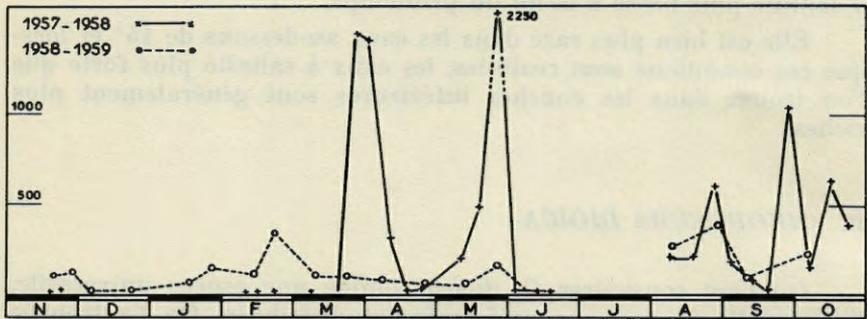


Fig. 17. — Variation du nombre de *O. dioica* au point A.

On peut résumer les situations en disant que la première année *O. dioica* est généralement très abondante au printemps et en été, alors qu'elle est pratiquement absente le reste de l'année. La seconde année, cette espèce est presque toujours présente, mais en petit nombre.

Dans les pêches verticales, *O. dioica* a atteint, pour la couche supérieure, de pourcentages approchant ceux observés en surface; dans les couches plus profondes la représentation moyenne a été beaucoup plus faible. C'est ce que nous avons résumé dans le tableau suivant :

	B			C		
	0-25	25-50	50-75	0-25	25-50	50-75
1959-1960	15 %	11 %	5 %	11 %	3 %	1 %
1960-1961	13 %	4 %	1 %	9 %	1 %	0,5 %

Ce qui, pour la colonne d'eau totale en B, représente 12% durant la première année et 7 % pendant la seconde, alors que pour la tranche correspondante de 0 à 75 mètres, au point C, on a respectivement 6 % et 4 %.

## 2. Point B : variations de 0 à 75 mètres dans la baie

Les variations sont ici plus régulières qu'en A et on peut distinguer, pour les deux années, deux périodes bien différenciées (fig. 18, en haut) :

a) du mois d'août au mois de décembre, les trois couches ont un nombre de *O. dioica* maximum, et très généralement ce nombre est d'autant plus faible que la couche est plus profonde;

b) de décembre à juin, la première couche a une représentation faible mais continue, alors que les deux autres couches s'arrêtent dès janvier ou février après avoir eu durant les deux derniers mois des valeurs très faibles.

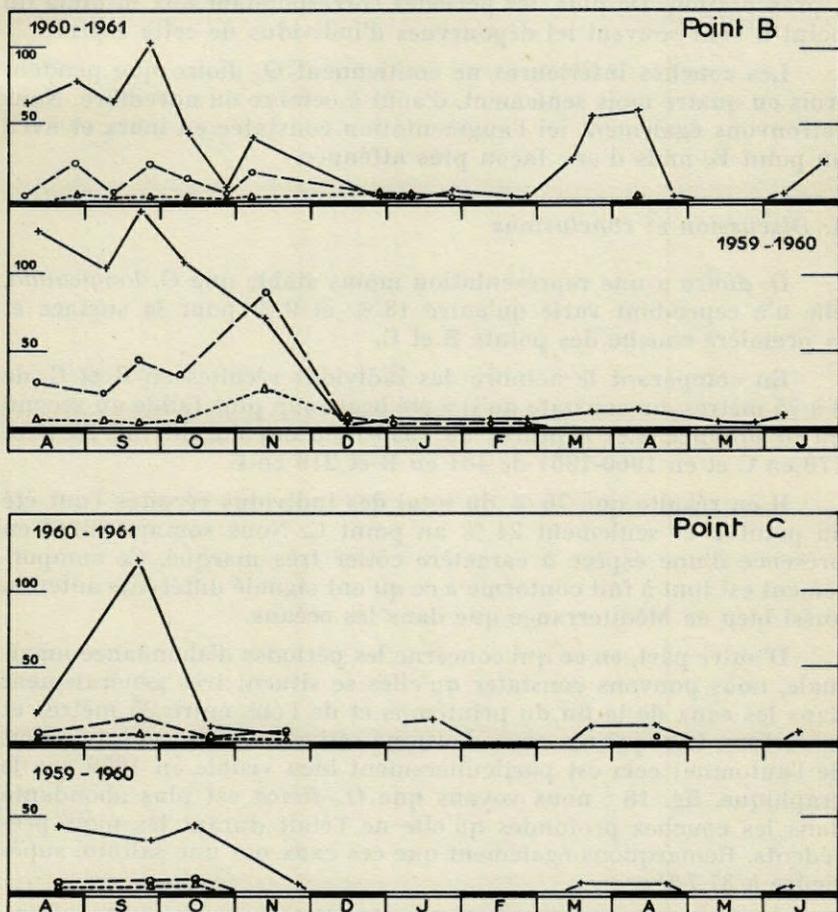


Fig. 18. — Variation du nombre de *O. dioica* aux points B et C.

x ——— x de 0 à 25 mètres,  
 o - - - - o de 25 à 50 mètres,  
 Δ - - - - Δ de 50 à 75 mètres.

Notons que, durant cette période minimale, il y a eu en mars et avril une augmentation du nombre de *O. dioica*, peu sensible en 1959 mais très visible l'année suivante.

### 3. Point C : variations de 0 à 75 mètres en mer ouverte

En mer libre, on retrouve les mêmes allures de variations (fig. 18, en bas), mais on constate un affaiblissement très net de la représentation. De plus, les périodes correspondant aux minima du point B sont souvent ici dépourvues d'individus de cette espèce.

Les couches inférieures ne contiennent *O. dioica* que pendant trois ou quatre mois seulement, d'août à octobre ou novembre. Nous retrouvons également ici l'augmentation constatée en mars et avril au point B, mais d'une façon plus atténuée.

### 4. Discussion et conclusions

*O. dioica* a une représentation moins stable que *O. longicauda*, elle n'a cependant varié qu'entre 18 % et 9 % pour la surface et la première couche des points B et C.

En comparant le nombre des individus récoltés en B et C, de 0 à 75 mètres, on constate qu'il a été beaucoup plus faible au second qu'au premier. Les captures de 1959-1960 ont été de 738 en B et 170 en C et en 1960-1961 de 481 en B et 219 en C.

Il en résulte que 76 % du total des individus récoltés l'ont été au point B et seulement 24 % au point C. Nous sommes ainsi en présence d'une espèce à caractère côtier très marqué. Ce comportement est tout à fait conforme à ce qu'ont signalé différents auteurs, aussi bien en Méditerranée que dans les océans.

D'autre part, en ce qui concerne les périodes d'abondance maximale, nous pouvons constater qu'elles se situent très généralement dans les eaux de la fin du printemps et de l'été, entre 25 mètres et la surface. Lorsque ces eaux d'origine estivale s'enfoncent au début de l'automne; cela est particulièrement bien visible en 1959 sur le graphique, fig. 18 : nous voyons que *O. dioica* est plus abondante dans les couches profondes qu'elle ne l'était durant les mois précédents. Remarquons également que ces eaux ont une salinité supérieure à 37,7 ‰.

Dans la mer de Villefranche, *O. dioica* est donc abondante dans les eaux chaudes à forte salinité, mais rare dans les eaux froides à faible salinité. Elle peut être assez bien représentée dans les eaux froides à salinité forte, c'est ce qui se passe en particulier en mars et avril 1961.

### C. FRITILLARIA PELLUCIDA

Cette Fritillaire est très commune et sa répartition est très étendue dans les régions océaniques chaudes. En se basant sur les résultats de la Plankton Expédition, LOHMANN (1896) affirme que c'est, avec *F. formica*, la plus commune des Fritillaires des mers ouvertes. Il signale des limites de températures de 15°3 à 27°2 et pour la salinité 34,8 à 37,4 ‰. ESSENBERG (1922) a émis l'hypothèse que *F. pellucida* émigrerait en profondeur lorsque la température dépasserait 17° en surface.

En Méditerranée, VOGT la signale dès 1868. FOL la capture en abondance de décembre 1869 à février et avril 1870. A Alger, *F. pellucida* est assez rare selon M. BERNARD (1958), et ses maxima « se situent approximativement en automne et au printemps ». Pour notre part (1959), nous avons signalé que la période maximale, dans les eaux superficielles de Villefranche, se situe entre la fin janvier et la fin mars.

#### 1. Point A : variations en surface

C'est la plus commune des Fritillaires de la mer de Villefranche. Elle s'est classée, parmi tous les Appendiculaires, au quatrième rang durant la première année de pêches en surface avec 7 % et au deuxième rang la seconde année avec 16 %.

L'aspect général des courbes représentant ses variations, pendant les deux ans de prospections en surface (fig. 19) est très voisin.

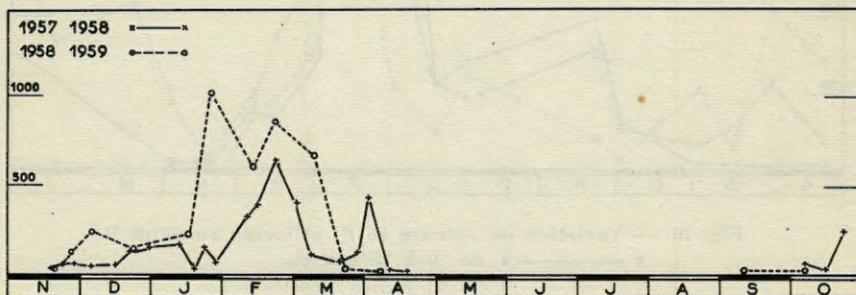


Fig. 19. — Variation du nombre de *F. pellucida* au point A.

*F. pellucida* apparaît en surface au mois de septembre ou octobre avec une faible représentation. Un accroissement relative-

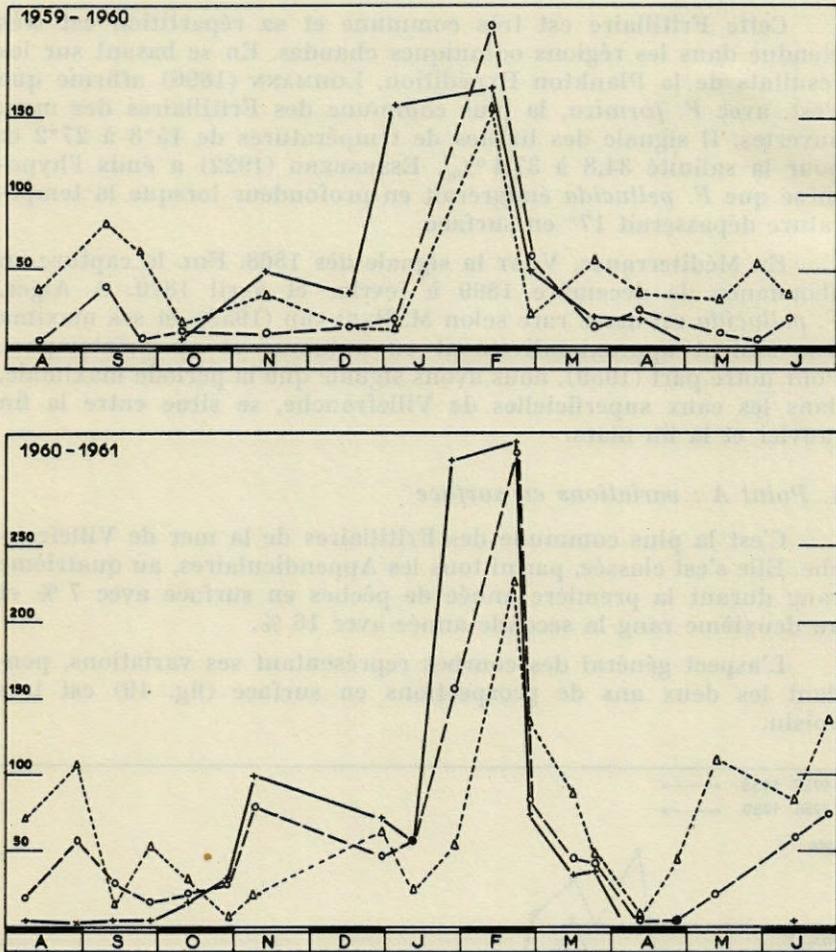


Fig. 20. — Variation du nombre de *F. pellucida* au point B.

x ——— x de 0 à 25 mètres,  
o - - - - o de 25 à 50 mètres,  
Δ - - - - Δ de 50 à 75 mètres.

ment régulier l'amène à sa période de maximum, plus de 400 individus par pêche en janvier et février, et par la suite, pendant le mois d'avril, le nombre diminue. De mai à la fin août, cette espèce a toujours été absente dans les eaux superficielles.

Dans les pêches verticales, *F. pellucida* a atteint, pour la couche superficielle, des pourcentages un peu plus faibles qu'en surface. Par contre, les couches profondes ont eu une représentation généralement plus forte avec un accroissement régulier de la surface vers le fond, ainsi que nous pouvons le constater sur le tableau qui suit :

	B			C		
	0-25	25-50	50-75	0-25	25-50	50-75
1959-1960	5 %	6 %	14 %	5 %	9 %	13 %
1960-1961	8 %	14 %	21 %	11 %	13 %	22 %

Ce qui nous donne des valeurs moyennes, pour la colonne totale en B, de 7 % la première année et 12 % la seconde. Au point C, pour la colonne correspondante, nous avons respectivement 9 % et 14 %. Ce sont là des valeurs du même ordre de grandeur que celles rencontrées en surface.

### 2. Point B : variations de 0 à 75 mètres dans la baie

Pour la première couche, de 0 à 25 mètres, nous retrouvons absolument les mêmes courbes qu'en surface (fig. 20). Les périodes d'apparition et de disparition sont semblables ainsi que l'époque de la représentation maximale. Il n'en est pas de même pour les deux autres couches prospectées. Si nous retrouvons ici la période de maximum située également en janvier et février, il n'y a jamais disparition de l'espèce. A ces niveaux lorsque *F. pellucida* est très peu représentée ou absente en surface, elle est abondante dans la couche moyenne et encore davantage dans la couche inférieure.

### 3. Point C : variations de 0 à 75 mètres en mer ouverte

Ici aussi (fig. 21), les courbes représentant la variation des nombres d'individus récoltés dans la première couche sont comparables à celles obtenues au point A et au point B. Pour les deux couches inférieures, il y a les mêmes périodes de maximum et *F. pellucida* n'a pratiquement jamais été absente de ces deux couches.

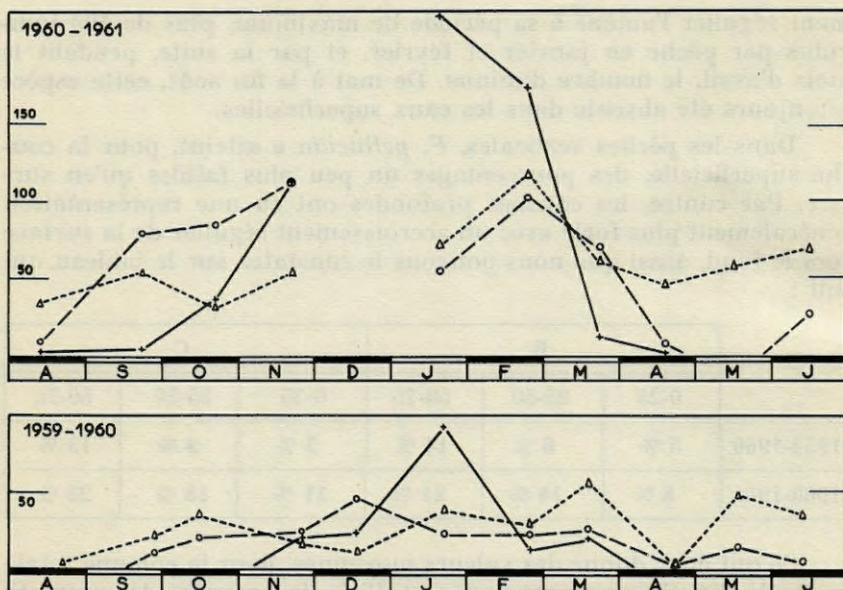


Fig. 21. — Variation du nombre de *F. pellucida* au point C.

x ——— x de 0 à 25 mètres,  
 o — — — o de 25 à 50 mètres,  
 Δ — · · · Δ de 50 à 75 mètres.

#### 4. Discussion et conclusions

En comparant les nombres totaux obtenus en B et en C de 0 à 75 mètres, nous avons 1 257 *F. pellucida* pour B et 948 pour C, c'est-à-dire que 57 % des Fritillaires de cette espèce ont été récoltées au point B et 43 % au point C. La différence de pourcentage entre les deux sites est donc trop faible pour qu'on puisse parler d'un caractère côtier plus ou moins accusé.

Nous pouvons constater d'autre part qu'il y a un accroissement léger mais assez régulier du nombre total des individus de la surface vers le fond. La dernière couche surtout, est généralement plus riche que les autres.

Les maxima de tous les niveaux sont situés en janvier et février, c'est-à-dire à l'époque où la température est comprise entre 14° et 13°. Les périodes de faible représentation ou d'absence de cette espèce sont nettement marquées par des températures au-dessus de 20°.

En gros, nous pouvons affirmer que *F. pellucida* est une espèce des eaux froides, les variations de salinité ayant peu d'influence sur son abondance.

Notre attention a également été attirée par un autre phénomène. Lors des pêches nyctémérales, nous avons vu que le nombre de *F. pellucida* de la couche superficielle subit une influence sensible de la lumière. Cette migration journalière n'est pas très profonde, du fait du peu de vélocité des Appendiculaires. D'autre part, nous avons vu, plus haut, qu'au printemps et en été, la couche inférieure est la plus riche. Nous avons pensé, alors, que la sommation de

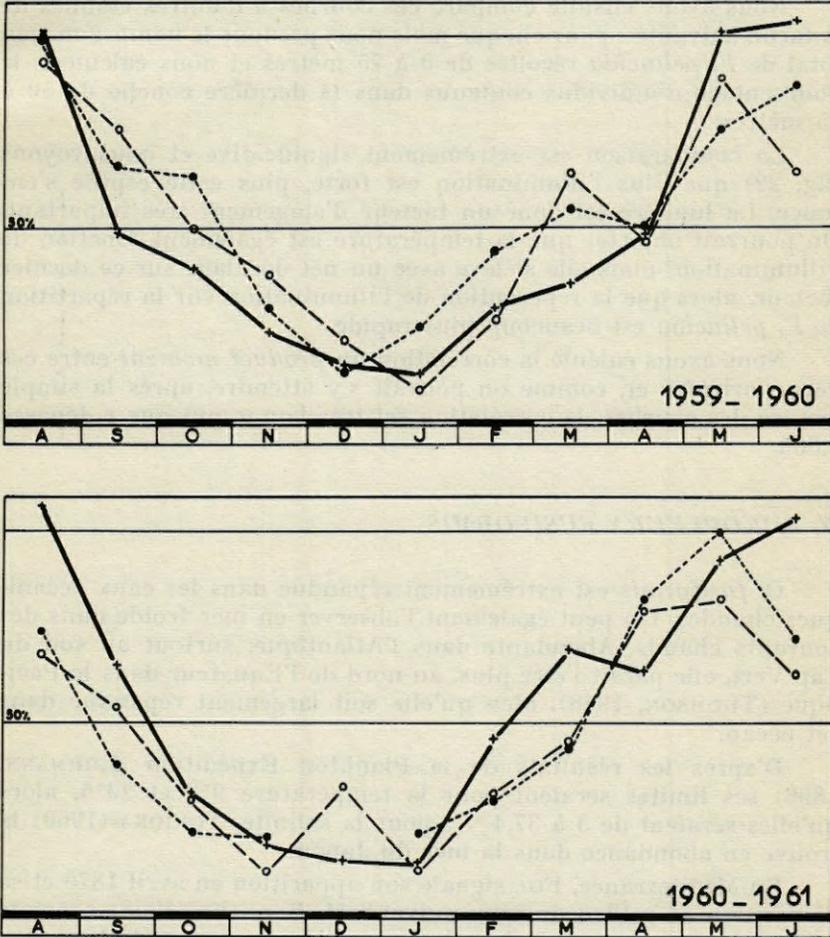


Fig. 22. — Rapports existants entre la luminosité et la situation du maximum de *F. pellucida* de 0 à 75 mètres.  
x — x durée x intensité de la lumière.  
o — o % de *F. pellucida* entre 50 et 75 m par rapport à la colonne en B.  
Δ — Δ % de *F. pellucida* entre 50 et 75 m par rapport à la colonne en C.

plusieurs jours de longue et de forte illumination pouvait avoir une influence durable.

Nous avons donc établi des courbes de moyennes mensuelles d'heures d'illumination et pour faire entrer en jeu l'intensité de cette lumière, nous avons multiplié ces heures par l'actinisme moyen. Cet actinisme nous a été donné par la station de la villa Thuret à Antibes, en centimètres cubes d'alcool distillé.

Nous avons ensuite comparé ces courbes à d'autres établies de la façon suivante : pour chaque mois nous prenons le nombre moyen total de *F. pellucida* récoltés de 0 à 75 mètres et nous calculons le pourcentage d'individus contenus dans la dernière couche de 50 à 75 mètres.

La comparaison est extrêmement significative et nous voyons (fig. 22) que plus l'illumination est forte, plus cette espèce s'enfonce. La lumière est donc un facteur d'étagement très important. On pourrait objecter que la température est également fonction de l'illumination, mais elle s'élève avec un net décalage sur ce dernier facteur, alors que la répercution de l'illumination sur la répartition de *F. pellucida* est beaucoup plus rapide.

Nous avons calculé la corrélation du *product moment* entre ces deux variables et, comme on pouvait s'y attendre, après la simple lecture des courbes, la corrélation est très bonne puisque  $r$  dépasse 0,800.

#### D. OIKOPLEURA FUSIFORMIS

*O. fusiformis* est extrêmement répandue dans les eaux océaniques chaudes. On peut également l'observer en mer froide dans des courants chauds. Abondante dans l'Atlantique, surtout au sud du Cap Vert, elle paraît l'être plus, au nord de l'Equateur dans le Pacifique (THOMSON, 1948), bien qu'elle soit largement répandue dans cet océan.

D'après les résultats de la Plankton Expédition (LOHMANN, 1896) ses limites seraient pour la température 9°3 et 29°5, alors qu'elles seraient de 3 à 37,4 ‰ pour la salinité. TOKIOKA (1960) la trouve en abondance dans la mer du Japon.

En Méditerranée, FOL signale son apparition en avril 1870 et sa disparition au milieu du mois suivant. M. BERNARD (1958) constate que cette espèce est rare dans les eaux d'Alger et que c'est en janvier et février seulement que les captures ont été effectuées.

Nous avons signalé (1959) qu'à Villefranche, dans les eaux de surface, cette espèce était pratiquement constante avec un maximum à la fin du printemps.

1. Point A : variations en surface

Classée au troisième rang dans les pêches de 1957-1958 avec 13 %, cette espèce a été beaucoup moins abondante l'année suivante puisqu'elle ne vient qu'au cinquième rang avec 4,8 % seulement.

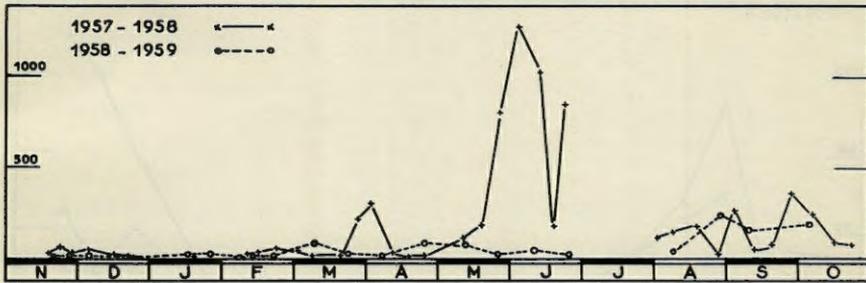


Fig. 23. — Variation du nombre de *O. fusiformis* au point A.

Ses variations annuelles (fig. 23) présentent au cours des deux années prospectées une allure générale assez différente. Pour la première année elles peuvent être scindées en deux périodes distinctes : une première de faible représentation allant de novembre à mai et une seconde, au cours de laquelle elle atteint des valeurs maximales d'avril à juin. Après ces maxima, la courbe représentative s'amortit progressivement durant l'été et le début de l'automne.

La seconde année n'a pas présenté le maximum du printemps, mais on constate en août, septembre et octobre une légère augmentation.

Dans les pêches verticales, *O. fusiformis* a été plus stable qu'en surface. Les pourcentages moyens la représentant dans les différents niveaux donnent la répartition suivante :

	B			C		
	0-25	25-50	50-75	0-25	25-50	50-75
1959-1960	17 %	15 %	8 %	25 %	29 %	18 %
1960-1961	21 %	23 %	18 %	17 %	17 %	9 %

Au point B cela représente pour la colonne d'eau totale 15 % dans la première année et 21 % dans la seconde. Au point C, dans la couche correspondante de 0 à 75 mètres, on a respectivement 24 % et 14 %.

2. Point B : variations de 0 à 75 mètres dans la baie

Les résultats obtenus au point B (fig. 24) viennent confirmer ceux du point A durant la première année, avec une matérialisation encore plus nette des deux périodes observées à ce dernier.

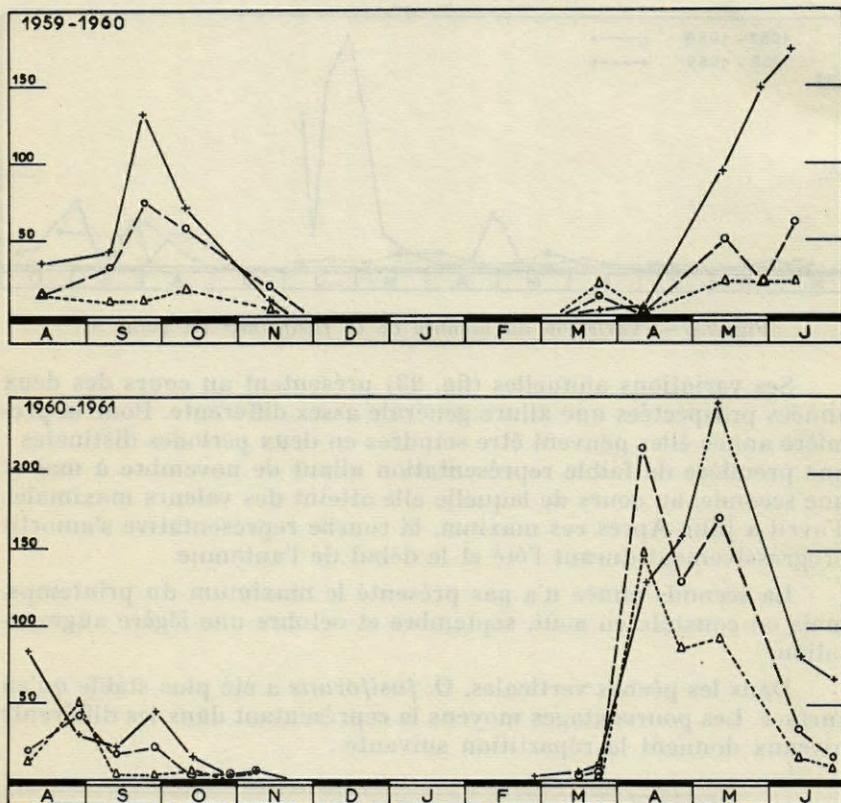


Fig. 24. — Variation du nombre de *O. fusiformis* au point B.

x ——— x de 0 à 25 mètres,  
o ——— o de 25 à 50 mètres,  
Δ ——— Δ de 50 à 75 mètres.

Ici, de novembre à mars, nous n'avons pratiquement aucune *O. fusiformis* dans les pêches, et cela, à tous les niveaux prospectés. Les maxima atteints en avril, mai et juin sont régulièrement supérieurs à 50 individus par pêche pour la première couche et ont même atteint 300 en mai 1961. Enfin, en août, septembre et octobre, on retrouve les valeurs moyennes déjà observées au premier point.

Les courbes représentatives des différents niveaux ont des allures très semblables, les variations de l'une dans un sens étant accompagnées de variations des autres dans le même sens.

Notons que l'apparition de *O. fusiformis* commence généralement par les couches profondes avant d'atteindre la surface.

### 3. Point C : variations de 0 à 75 mètres en mer ouverte

Mêmes remarques qu'en ce qui concerne le point B. Les deux périodes étant également nettement définies et s'étalant sur les mêmes mois (fig. 25). Le nombre d'individus récoltés aux différents niveaux est moins important en mer libre que dans la rade.

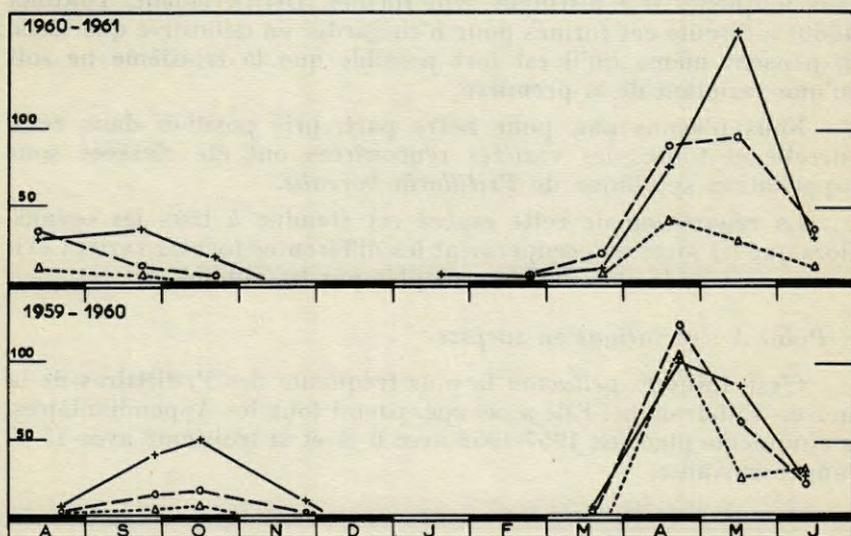


Fig. 25. — Variation du nombre de *O. fusiformis* au point C.

### 4. Discussion et conclusions

La comparaison entre le nombre des individus de cette espèce récoltés de 0 à 75 mètres aux deux différents points de pêche, nous montre que, comme d'autres Appendiculaires, *O. fusiformis* est plus abondante en bordure des côtes. En 1959-1960, nous avons en effet récolté au premier point 916 individus et 731 au second. En 1960-1961 respectivement 1 351 et 720. Ce qui fait pour les deux années de prospection 61 % des exemplaires en B et 39 % en C, soit une différence sensible mais malgré tout assez faible.

L'apparition de *O. fusiformis*, qui est pratiquement absente de

toutes les pêches de décembre à février, coïncide avec le début du réchauffement des eaux à partir du mois d'avril. La période maximale n'est pas forcément celle qui correspond aux masses d'eau ayant la température la plus élevée, mais il semble que l'abaissement de la température au-dessous de 15° provoque la disparition complète de cette espèce. Par contre, le réchauffement peut dès 14° amener sa réapparition.

### E. FRITILLARIA BOREALIS

Cette espèce a été divisée, par LOHMANN, en deux sous-espèces dans lesquelles il a distingué sept formes. Dernièrement, TOKIOKA (1960) a discuté ces formes pour n'en garder en définitive que trois, en pensant même qu'il est fort possible que la troisième ne soit qu'une variation de la première.

Nous n'avons pas, pour notre part, pris position dans cette querelle et toutes les variétés rencontrées ont été classées sous l'appellation spécifique de *Fritillaria borealis*.

La répartition de cette espèce est étendue à tous les océans, alors que les aires qu'occuperaient les différentes formes varient évidemment avec la classification adoptée par les auteurs.

#### 1. Point A : variations en surface

C'est après *F. pellucida* la plus fréquente des Fritillaires de la mer de Villefranche. Elle a occupé, parmi tous les Appendiculaires, la cinquième place en 1957-1958 avec 6 % et la troisième avec 15 % l'année suivante.

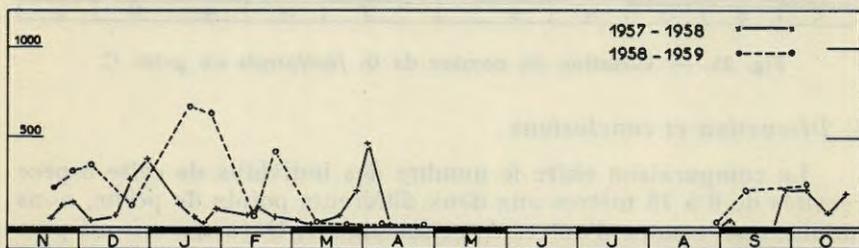


Fig. 26. — Variation du nombre de *F. borealis* au point A.

Les courbes représentant ses variations (fig. 26) durant les deux années consécutives, où nous l'avons étudiée en surface, ont un aspect général assez semblable. *F. borealis* apparaît en surface au

début de septembre. Sa représentation, qui subit ensuite d'assez fortes variations, atteint ses valeurs maximales en décembre ou janvier et se termine en avril. De mai à août, on ne rencontre donc pas cette espèce dans les eaux superficielles de Villefranche.

Comme nous le montre le tableau suivant, *F. borealis* a atteint, dans les pêches verticales, des pourcentages généralement supérieurs à ceux obtenus en surface.

	B			C		
	0-25	25-50	50-75	0-25	25-50	50-75
1959-1960	13 %	21 %	17 %	16 %	13 %	7 %
1960-1961	13 %	16 %	17 %	18 %	19 %	16 %

Ce qui représente pour la colonne totale en B, 16 % la première année et 15 % la suivante. En C, pour la colonne correspondante de 0 à 75 mètres, 12 % la première année et 18 % la seconde. *F. borealis* a donc une représentation remarquablement constante dans notre région.

### 2. Point B : variations de 0 à 75 mètres dans la baie

*F. borealis* est présente (fig. 27, en haut), dans la première couche de 0 à 25 mètres, de mai ou juin jusqu'au mois de février. Son absence ne dure donc que deux mois, encore peut-on capturer parfois quelques individus isolés pendant cette période.

Sa représentation maximale se situe en octobre et novembre. En 1961, nous avons observé un second maximum en février.

Les deux autres couches prospectées suivent à peu près les mêmes variations, avec une amplitude généralement moins marquée, sauf pendant les périodes de faible représentation. A ce moment, ces deux couches ont des valeurs plus élevées que la première.

### 3. Point C : variations de 0 à 75 mètres en mer ouverte

La représentation de *F. borealis* (fig. 27, en bas) subit ici une simplification par rapport au schéma observé en B. Il y a, pour la première couche, une période maximale en septembre ou octobre et une absence de cette espèce à la fin de l'hiver. Une deuxième pointe est à signaler en mai ou juin. Dans les deux autres couches les nombres atteints sont généralement moins élevés, sauf au moment de la deuxième pointe où la couche moyenne est la plus riche.

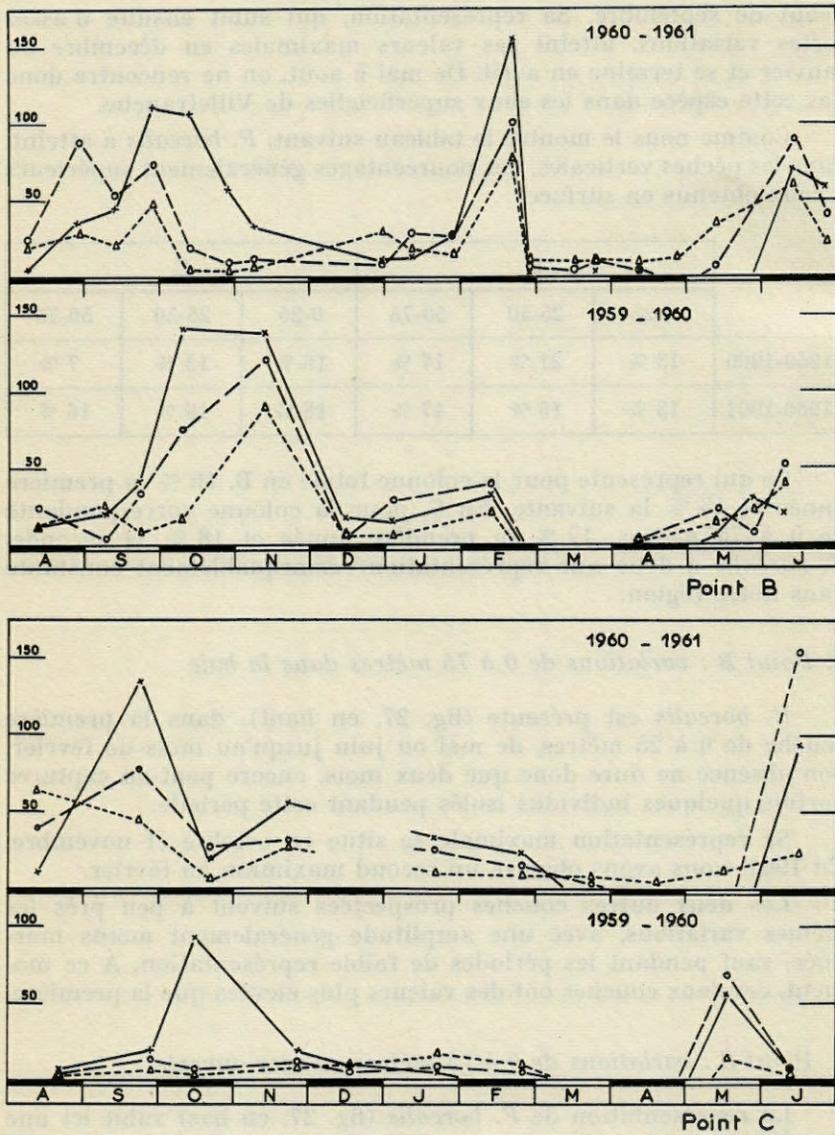


Fig. 27. — Variation du nombre de *F. borealis* aux points B et C.

x ——— x de 0 à 25 mètres,  
o ——— o de 25 à 50 mètres,  
Δ ——— Δ de 50 à 75 mètres.

#### 4. Discussion et conclusions

La comparaison des nombres totaux de *F. borealis* récoltés en B et en C de 0 à 75 mètres nous donne 1 960 individus en B et 1 241 en C, soit respectivement 61 % et 39 %. Il semble donc que cette espèce ait également un caractère côtier quoique assez peu accusé.

D'autre part, nous pouvons constater qu'il y a une nette décroissance du nombre des individus de la surface vers le fond, la dernière couche ne contenant que le quart ou la moitié du nombre récolté dans la première. Les maxima sont situés dans les eaux automnales à température comprise entre 18° et 21° et à salinité moyenne de 37,7 ‰ à 37,9 ‰.

Les minima se trouvent à la fin de l'hiver et au début du printemps, dans des eaux à température et à salinité faible. Remarquons que, lorsqu'à cette époque la salinité dépasse 37,7 ‰, ce qui est le cas en 1961, les minima sont moins accusés.

Contrairement à ce que nous avons vu chez *F. pellucida*, la luminosité ne semble pas avoir ici d'influence nettement marquée.

#### F. OIKOPLEURA COPHOCERCA

On a trouvé cette espèce dans toutes les régions chaudes des océans indien, pacifique, atlantique et dans la Méditerranée. Son abondance est très variable; ainsi BJÖRNBERG et FORNERIS (1956) trouvent sur la côte du Brésil, face à Sao Paulo, 22 % des Appendiculaires représentés par *O. cophocerca*, alors que M. L. FURNESTIN (1957), sur les côtes atlantiques du Maroc, n'en a trouvé que trois exemplaires pendant un an de pêche.

D'après GENGENBAUR, c'est l'espèce la plus commune dans les eaux de Messine durant le printemps.

Nous avons signalé (1959) sa présence régulière dans les eaux de surface à Villefranche pendant cinq mois, de novembre 1957 à mars 1958 inclus, avec une représentation maximale en décembre et en janvier.

C'est la dernière des espèces suffisamment abondante pour permettre une étude des variations, quoique les valeurs soient déjà souvent assez peu significatives.

##### 1. Point A : variations en surface

Elle a représenté 4,2 % des Appendiculaires récoltés durant la première année et 3,5 % la seconde. Avec quelques variations d'am-

plitude nous retrouvons deux périodes bien distinctes : présence durant les mois de novembre à la fin février ou début mars et absence pendant le reste de l'année (fig. 28, A). Nous avons observé ainsi cette espèce en surface régulièrement deux années de suite pendant cinq mois, ce qui est tout à fait en contradiction avec ce que déclarait VERNIÈRES (1933) en se basant sur des pêches effectuées à Banyuls : « *O. cophocerca* est très rare en méditerranée ».

Dans les pêches verticales, les pourcentages moyens atteints dans les différentes couches se répartissent ainsi :

	B			C		
	0-25	25-50	50-75	0-25	25-50	50-75
1959-1960	0,4 %	1,1 %	3,3 %	1,2 %	1,3 %	3,1 %
1960-1961	1,7 %	3,2 %	4,7 %	4,8 %	4,0 %	3,4 %

Soit pour une colonne d'eau totale en B, 1,2 % la première année et 2,8 % la seconde, alors que pour la couche correspondante de 0 à 75 mètres au point C on obtient respectivement 1,8 % et 4,2 %. Il y a, en somme, une assez remarquable stabilité dans la représentation de *O. cophocerca* aussi bien dans les eaux de surface que dans la masse des eaux de 0 à 75 mètres. Remarquons cependant que, mise à part la seconde année au point C, nous avons des pourcentages croissants des couches superficielles vers les couches profondes. C'est la seule Oïkopleuride étudiée jusqu'à présent qui nous ait donné une telle représentation.

*Le nombre des individus étant nettement moindre que pour les espèces précédentes, nous avons dû changer l'échelle des courbes afin que celles-ci restent lisibles.*

## 2. Point B : variations de 0 à 75 mètres dans la baie

Pour la première couche de 0 à 25 mètres, on retrouve les mêmes variations qu'au point A : présence durant l'automne et le début de l'hiver, absence pendant le reste de l'année. Les autres couches contiennent *O. cophocerca* pendant des périodes d'autant plus longues qu'elles sont plus profondes; c'est ainsi que dans la couche de 75 à 50 mètres cette espèce a été absente durant trois mois au maximum, soit une période correspondant approximativement à l'été (fig. 28, B).

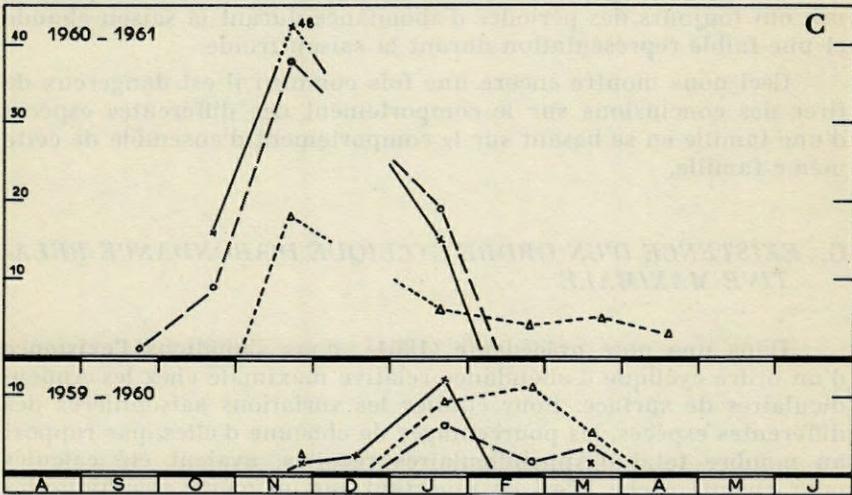
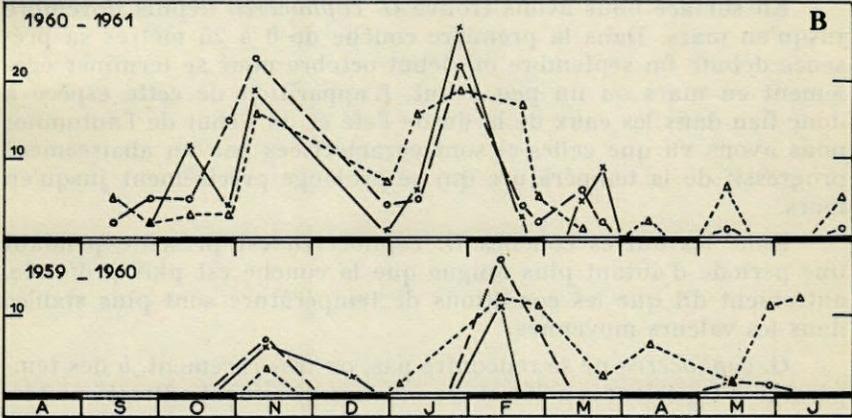
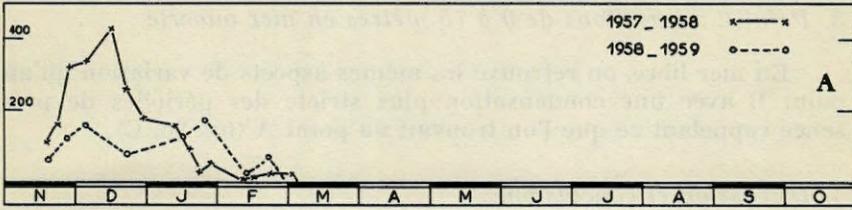


Fig. 28. — Variation du nombre de *O. cophocerca* aux points A, B et C.

x — x de 0 à 25 mètres,  
o — o de 25 à 50 mètres,  
Δ — Δ de 50 à 75 mètres.

### 3. Point C : variations de 0 à 75 mètres en mer ouverte

En mer libre, on retrouve les mêmes aspects de variation qu'au point B avec une condensation plus stricte des périodes de présence rappelant ce que l'on trouvait au point A (fig. 28, C).

### 4. Discussion et conclusions

En surface nous avons trouvé *O. cophocerca* depuis novembre jusqu'en mars. Dans la première couche de 0 à 25 mètres sa présence débute fin septembre ou début octobre pour se terminer également en mars ou un peu avant. L'apparition de cette espèce a donc lieu dans les eaux de la fin de l'été et du début de l'automne; nous avons vu que celles-ci sont caractérisées par un abaissement progressif de la température qui se prolonge précisément jusqu'en mars.

Dans les autres couches *O. cophocerca* est présente pendant une période d'autant plus longue que la couche est plus profonde, autrement dit que les conditions de température sont plus stables dans les valeurs moyennes.

*O. cophocerca* ne se rencontre pas, ou très rarement, à des températures supérieures à 20° et ses maxima se situent entre 17 et 14°. C'est la première parmi les *Oikopleuridae* que nous avons étudiés qui ait un tel comportement; *O. longicauda*, *O. dioica* et *O. fusiformis* ont toujours des périodes d'abondance durant la saison chaude et une faible représentation durant la saison froide.

Ceci nous montre encore une fois combien il est dangereux de tirer des conclusions sur le comportement des différentes espèces d'une famille en se basant sur le comportement d'ensemble de cette même famille.

### G. EXISTENCE D'UN ORDRE CYCLIQUE D'ABONDANCE RELATIVE MAXIMALE

Dans une note précédente (1961), nous signalions l'existence d'un ordre cyclique d'abondance relative maximale chez les Appendiculaires de surface. Pour étudier les variations saisonnières des différentes espèces, les pourcentages de chacune d'elles, par rapport au nombre total d'Appendiculaires récoltés, avaient été calculés pour chaque pêche. C'est en reportant sur un même graphique les courbes de pourcentages des cinq principales espèces rencontrées et en comparant le tracé des maxima que l'on constate l'existence de cet ordre cyclique (fig. 29).

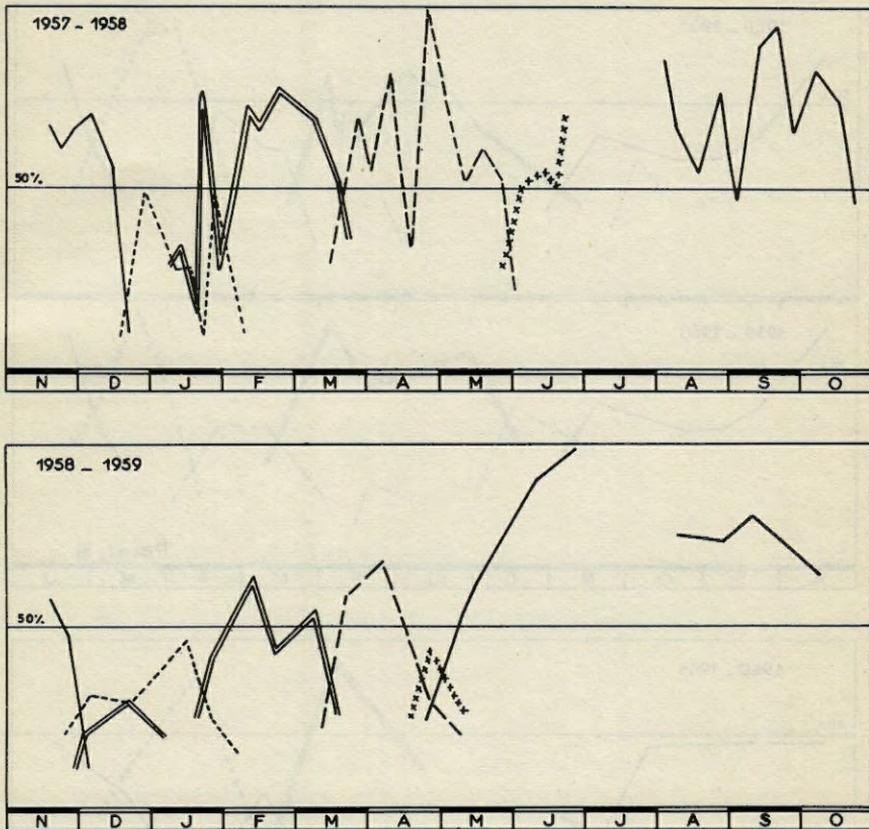


Fig. 29. — Ordre cyclique d'abondance relative au point A.

- *O. longicauda*
- - - *F. borealis*
- == *F. pellucida*
- · - *O. dioica*
- x x x x x x *O. fusiformis*.

Au début des pêches, en novembre 1957, il y a en premier lieu prédominance nette de *Oikopleura longicauda* jusqu'à mi-décembre, suivie par celle de *Fritillaria borealis*. Il apparaît ensuite un petit maximum de *F. pellucida*. Pendant une période de deux mois et demi, de la mi-janvier à la fin mars, *F. pellucida* est de loin la plus abondante, avec cependant, après son premier sommet, une seconde pointe de *F. borealis*.

Par la suite, on trouve une prédominance de *O. dioica* qui s'étend sur la fin mars et les mois d'avril et mai. En juin, c'est *O. fusiformis* qui domine. A la reprise des pêches, au mois d'août,

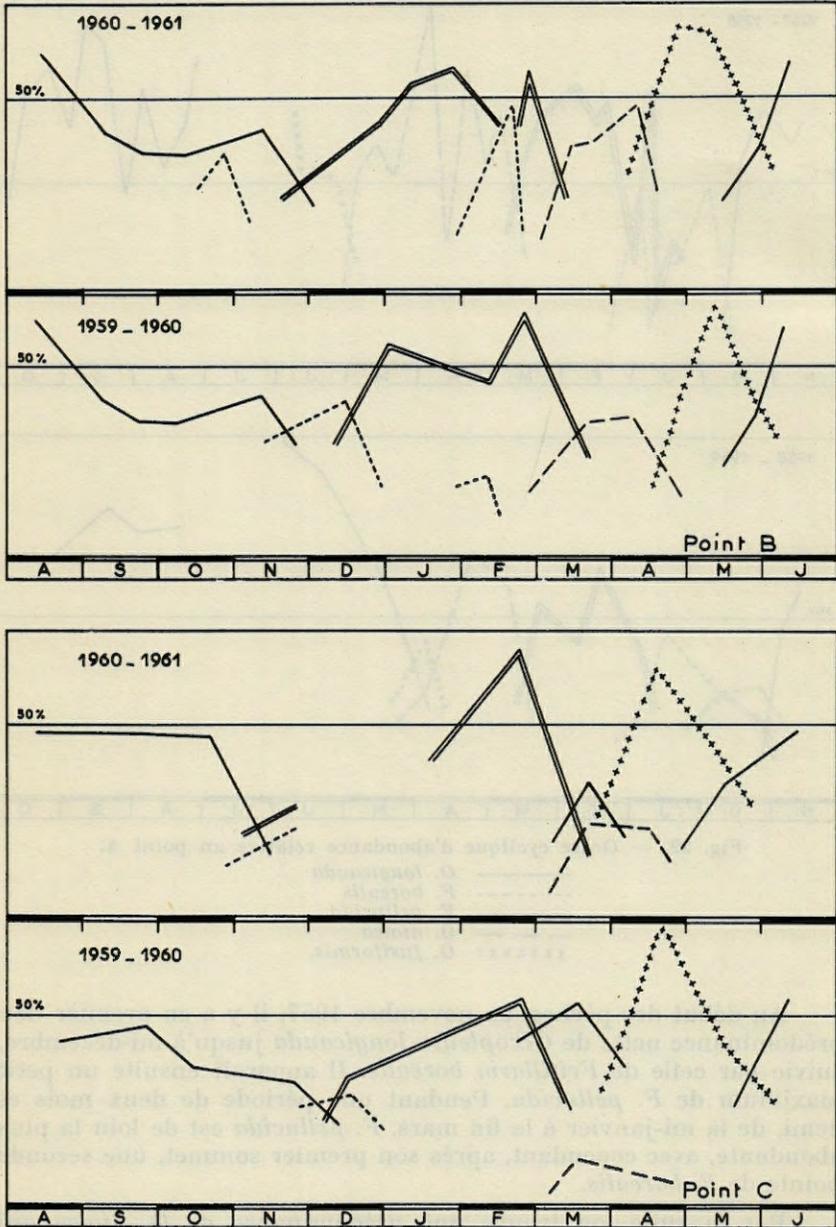


Fig. 30. — Ordre cyclique d'abondance relative aux points B et C.

- *O. longicauda*
- - - - - *F. borealis*
- =====  
=====  
=====  
=====  
=====  
*F. pellucida*
- · - · - *O. dioica*
- x x x x x *O. fusiformis.*

le maximum est à nouveau constitué par *O. longicauda*, et ce jusqu'en novembre. On relève ainsi la succession suivante : *O. longicauda* — *F. borealis* — *F. pellucida* — *O. dioica* — *O. fusiformis* et à nouveau *O. longicauda*.

En 1958-1959, *O. longicauda* termine sa période maximale dès la fin novembre. La prédominance de *F. borealis* s'étend ensuite jusqu'à la fin janvier, en formant deux pointes entre lesquelles vient s'intercaler un sommet de *F. pellucida*. A partir de février, *F. pellucida* tient la première place pendant une période d'environ deux mois. Par la suite, *O. dioica*, et surtout *O. fusiformis*, domineront, mais bien moins longuement : la première pendant un mois et la seconde pendant moins de quinze jours. Le maximum de *O. longicauda* réapparaît dès le mois de mai et se poursuit jusqu'à la fin des pêches, en octobre.

Bien que les maxima de la seconde année montrent, par rapport à ceux de la première, un certain décalage dans le temps ainsi que des variations assez nettes d'amplitude, il y a répétition rigoureuse de l'ordre dans lequel les différentes espèces ont été les plus abondantes.

L'établissement de graphiques du même type pour les années de pêches suivantes au point B et C, nous a permis de retrouver, pour la première couche de 0 à 25 mètres, la même succession (fig. 30). Une seule différence valable se manifeste au point C où *O. dioica* se trouve masquée par *O. longicauda*. Nous avons vu, en étudiant ces deux espèces, que la première a un caractère néréitique nettement plus marqué que la seconde et cela suffit à expliquer ce masquage.

Nous avons donc, durant quatre années, retrouvé en surface, ou dans la couche de 0 à 25 mètres, cette répétition d'un ordre dans lequel les différentes espèces ont été prédominantes. D'autre part, d'une année à l'autre, l'époque maximale de chaque espèce varie très peu.

C'est là une constatation très importante qui vient renforcer les conclusions de notre étude sur les variations de ces différentes espèces, en montrant d'une façon synthétique que les conditions optimales pour le développement de chaque espèce sont nettement définies.

le maximum est à nouveau constaté par *O. longicauda* et ce jus-  
qu'à un certain point. On relève ainsi la succession suivante : *O. longi-*  
*cauda* - *O. parvulus* - *O. pallidus* - *O. distinctus* - *O. longicauda*  
et à nouveau *O. longicauda*.

En 1954-1955, *O. longicauda* termine sa période maximale dès  
la fin octobre. La prédominance de *O. distinctus* s'étend ensuite  
jusqu'à la fin janvier, on trouve deux points entre lesquels  
vient s'intercaler un sommet de *O. pallidus*. À partir de février,  
*O. pallidus* tient la première place pendant une période d'environ  
deux mois. La seconde *O. distinctus* et enfin *O. longicauda* domine  
toutefois deux mois également ; la première période ne mois se  
la seconde pendant moins de quinze jours. Le maximum de *O. lon-*  
gicauda apparaît dès le mois de mai et se poursuit jusqu'à la fin  
des pluies, en octobre.

Il faut que les maxima de la seconde année surviennent par rap-  
port à ceux de la première, un certain décalage dans le temps ainsi  
que des variations assez fortes de magnitude. Il y a également lieu  
de noter de façon dans lequel les différentes espèces ont été les plus  
abondantes.

L'établissement de principes de même type pour les années  
de pluies suivantes au point E et C, nous a permis de remarquer  
pour la première année de 0 à 25 mètres, la même succession  
de 300. Dans cette dernière vallée se manifeste au point E de  
et de voir se former successivement *O. longicauda*. Nous avons vu en  
résumé ces deux espèces, que la première a un caractère nettement  
national plus marqué que la seconde et que celle-ci a espérer ce  
longue.

Nous avons donc durant quatre années, obtenu un tableau  
où dans la couche de 0 à 25 mètres, cette répartition d'un ordre dans  
laquelle les différentes espèces ont été prédominantes. D'autre part,  
il nous a permis de constater l'époque maximale de chaque espèce dans  
les pluies.

C'est la mise en évidence des points importants qui sont restés  
les conditions de pluie, c'est-à-dire les variations de ces différents  
espèces, en montrant d'une façon synthétique que les conditions  
optimales pour le développement de chaque espèce sont nettement  
différentes.



Les périodes d'abondance coïncident avec les températures fortes qui règnent dans les premières couches. Il semble cependant que la température ne soit pas un facteur bien déterminant; des exemplaires fort nombreux ayant été capturés entre 75 et 150 mètres pendant les mois de mai et juin, alors que la température de cette couche était comprise entre 14° et 13°3. D'autre part, *K. tenuis* disparaît dès novembre, alors que la masse d'eau possédant une température supérieure à 15° descend au-dessous de 75 mètres.

#### *Fritillaria megachile*

Elle est absente durant les mois les plus froids, de janvier ou février à mai, contrairement à ce qui se passe chez la plupart des Fritillaires. On la rencontre surtout pendant les mois de septembre et octobre : au point A, sur un total de 77 individus récoltés pendant l'année 1958-1959, 75 le furent durant ces deux mois. Aux autres points, toujours plus de la moitié du total annuel a été récolté durant cette même période, caractérisée par une température et une salinité élevées.

#### *Appendicularia sicula*

Cette espèce a toujours été absente au point B durant les mois de mars et avril. Elle est rare dans les eaux ayant une température inférieure à 15°. Sa période d'abondance maximale se situe en automne. Au point C, la situation est encore plus nette; *A. sicula* est absente durant les cinq mois les plus froids, de décembre à fin avril où la température est inférieure à 15°.

#### *Fritillaria formica*

En surface, nous avons rencontré cette espèce durant la saison froide de novembre à mars. Au point B, nous l'avons récoltée à tous les niveaux durant l'automne et l'hiver. Elle a été absente deux années de suite en novembre, décembre et janvier. En C, la même absence se retrouve alors que la période d'abondance se situe également en automne.

#### *Stegosoma magnum*

Un seul exemplaire a été capturé en surface au point A, en novembre 1957. Absent de décembre à fin avril, aussi bien en C qu'en B, nous l'avons rencontré le reste de l'année à des niveaux variables, mais ne descendant jamais au-dessous de 150 mètres.



## B. ESPÈCES BIEN SITUÉES DANS L'ESPACE

### *Fritillaria aequatorialis*

Cette espèce possède un caractère néréitique bien marqué puisqu'elle n'a jamais été rencontrée au point C. Elle est présente au point B à des niveaux variables en automne et en hiver. Elle porte bien mal son nom, en Méditerranée du moins, puisqu'on ne la trouve jamais dans des eaux ayant une température supérieure à 15°.

### *Fritillaria gracilis*

Au contraire de la précédente, cette espèce n'a jamais été rencontrée au point B. Son caractère pélagique nous paraît donc assez accusé.

### *Oikopleura parva*

Plus abondante en B qu'en C la première année, respectivement 73 et 1 individu, sa répartition a été égale la seconde année avec 13 exemplaires à chaque point. En B, nous l'avons trouvée une seule fois entre 50 et 25 mètres, les autres fois, toujours dans la couche la plus profonde de 75 à 50 mètres. En C, elle n'est jamais apparue au-dessus de 50 mètres et rarement au-dessus de 75 mètres. Le maximum d'individus récoltés se situe au printemps entre 150 et 300 mètres (fig. 33).

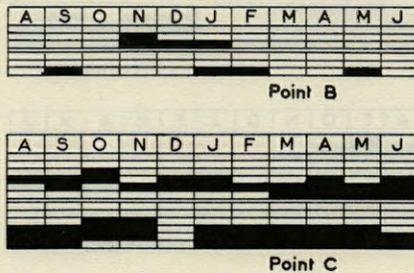


Fig. 33. — Période et niveau de présence de *O. parva*.

### *Fritillaria charybdae*

Un seul exemplaire a été recueilli au point B en septembre 1960 entre 75 et 50 mètres. Au point C, 17 individus ont été capturés

durant l'année 1960, dont trois entre 75 et 50 mètres et les autres à des niveaux inférieurs. Cette Fritillaire semble vivre ainsi en mer de Villefranche, dans des eaux ayant une température assez basse et une salinité supérieure à 37,8 ‰.

#### *Folia gracilis*

Nous l'avons trouvée au point B entre 75 et 25 mètres, toujours en très petit nombre, en automne et au début de l'hiver. Il en est de même au point C, où elle est encore moins abondante durant la même période. Notons, à ce point, une capture en juin en dessous de 75 mètres.

#### *Fritillaria tenella*

Comme la plupart des Fritillaires, c'est une espèce d'eau froide. Aussi bien en B qu'en C, on ne la rencontre que rarement en surface, dans le cours de l'automne. En été, elle ne remonte jamais au-dessus de 50 mètres.

#### *Fritillaria venusta*

Au point B, cinq individus récoltés respectivement en novembre 1959 et octobre 1960 entre 75 et 50 mètres.

Au point C, 24 exemplaires capturés à des époques diverses, dont un seul au-dessus de 75 mètres.

#### *Fritillaria fraudax*

Espèce rare dans les eaux de Villefranche. En surface, trois exemplaires ont été récoltés en deux ans, deux en novembre 1957 et un en janvier 1958. Au point B, un individu a été capturé entre 75 et 50 mètres en novembre 1959, six entre 50 et 25 mètres et treize entre 75 et 50 mètres durant l'automne 1960. *F. fraudax* n'a jamais été trouvée au point C.

### C. ESPÈCES PARAISSANT INDIFFÉRENTES

#### *Oikopleura gracilis*

Nous ne pouvons signaler cette espèce en surface au point A, mais il ne nous est pas possible d'affirmer que cette absence soit

absolue, cela par suite d'une confusion durant les deux premières années de prospection. Pour les années suivantes par contre, elle est présente à tous les niveaux en B et C durant certaines périodes pendant toutes les saisons.

*Fritillaria haplostoma*

Présente en surface de novembre à la fin février, en petit nombre. Nous l'avons trouvée en B et C, également en petite quantité, durant toute l'année, à différents niveaux.

*Fritillaria messanensis*

Nous avons capturé cette espèce en B à tous les niveaux, à différentes époques de l'année, exception faite pour la fin de l'hiver et le début du printemps. En C, elle a été absente d'octobre à mars.

*Oikopleura albicans*

De très rares individus ont été récoltés en A de février à mai. En B et en C, les captures s'échelonnent sur toute l'année à tous les niveaux, sauf cependant dans la première couche, durant les mois de forte chaleur de juin à octobre. La restriction formulée pour *St. magnum* est valable pour cette espèce.

D. ESPÈCES ACCIDENTELLES

*Oikopleura rufescens*

N'a été rencontrée qu'une seule fois, en mars 1958, lors d'une pêche de surface au point A.

*Oikopleura intermedia*

Au point A, quelques exemplaires ont été capturés en septembre, octobre et novembre 1958. Au point B, les pêches ont été nulles en ce qui concerne cette espèce durant la première année; pendant la seconde, huit individus ont été observés en novembre et en juin. En C, nous en avons rencontré à différents niveaux jusqu'à 500 mètres, toujours en très petit nombre, en septembre, octobre, novembre 1959 et en juin 1961.

*Fritillaria urticans*

Trois individus ont été récoltés dans la baie en janvier 1961 : un entre 75 et 50 mètres et deux entre 50 et 25 mètres. Trois exemplaires ont également été reconnus au point C, le premier en novembre 1959 entre 150 et 175 mètres, les deux autres entre 150 et 75 mètres, respectivement en janvier et mai 1961.

*Pelagopleura haranti*

Deux individus ont été récoltés entre 75 et 50 mètres, l'un en B au mois de septembre 1959 et l'autre en C au mois de mai 1961.

*Kowalevskia oceanica*

Rencontrée rarement et exclusivement au point C pendant les mêmes périodes que *K. tenuis*, entre la surface et 150 mètres.

**E. ESPÈCES RENCONTRÉES EN DEHORS DES PÊCHES QUI ONT SERVI AU TRAVAIL ÉCOLOGIQUE**

*Fritillaria fagei*

Quinze exemplaires de cette nouvelle espèce ont été trouvés, les quatorze premiers en juin et juillet 1959 à des niveaux compris entre 25 et 300 mètres et le dernier en juin 1961 entre 150 et 75 mètres.

*Appendicularia tregouboffi*

Un exemplaire de cette nouvelle espèce a été rencontré dans une pêche verticale de 200 à 0 mètres en décembre 1958 à un endroit situé approximativement entre le point B et le point C. Deux exemplaires, pris très au large, entre 400 et 0 mètres nous ont été confiés par G. TRÉGOUBOFF.

*Megalocercus abyssorum*

Six individus ont été récoltés, les deux premiers au large de Villefranche, à bord de la *Calypso*, en effectuant au filet SCHMIDT, des pêches verticales de 700 à 0 mètres en avril et mai 1958; deux autres dans la baie, au cours de pêches horizontales de surface en

décembre 1959 et janvier 1960. Enfin les deux derniers nous ont été confiés par G. TRÉGUBOFF. Notons encore une fois que les captures de ces exemplaires ont été effectuées avec des filets ayant un diamètre de un mètre ou plus.

*Tectillaria fertilis*

Quelques individus ont été capturés au cours d'une pêche au point B, entre 75 et 50 mètres, au mois de juin 1959.

**PARTIE BIOLOGIQUE**

PARTIE BIOLOGIQUE

## CHAPITRE PREMIER

### ÉTUDE DE LA CROISSANCE CHEZ QUELQUES ESPÈCES

Nous avons étudié, pour trois espèces d'Oikopleurides et une espèce de Fritillaire, les rapports existant entre la croissance du tronc et celle de la queue, ainsi qu'entre la croissance du tronc et celle des gonades.

Chez les *Oikopleuridae*, il est pratiquement impossible, étant donné leur imbrication, de mesurer séparément les testicules et l'ovaire. Nous avons dû, dans ce cas, mesurer la longueur totale de la cavité génitale, prise à partir de la base de la queue (fig. 34).

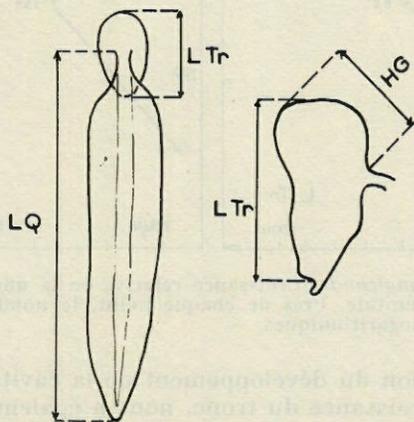


Fig. 34. — Mensurations.

Pour la Fritillaire, nous avons pu mesurer séparément les gonades et établir ainsi des rapports beaucoup plus précis que chez les *Oikopleuridae*.

A. O. LONGICAUDA

Des mensurations portant sur 348 individus nous ont permis de représenter la croissance de la queue en fonction de celle du tronc (fig. 35 A). Les points représentatifs des moyennes de classes s'ordonnent très sensiblement sur une droite correspondant à une relation d'allométrie négative, puisque égal à 0,90. C'est la seule valeur négative que nous ayons constatée. Nous verrons que, pour les autres espèces, l'allométrie est positive, toujours assez faiblement d'ailleurs.

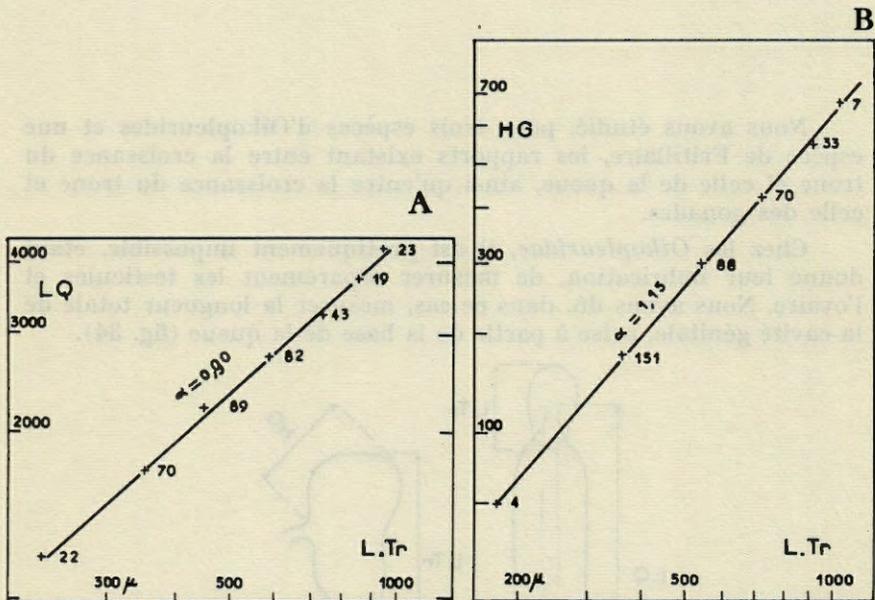


Fig. 35. — A, *O. longicauda*. Croissance relative de la queue. B, croissance relative de la cavité génitale. Près de chaque point, le nombre des individus utilisés. Coordonnées logarithmiques.

La représentation du développement de la cavité génitale, corrélativement à la croissance du tronc, nous a également donné une droite très nette (fig. 35, B). Ici la relation d'allométrie est légèrement positive avec  $\alpha = 1,15$ .

B. *O. DIOICA*

Les mensurations effectuées sur 231 individus nous ont servi pour la représentation des rapports existants entre la croissance de

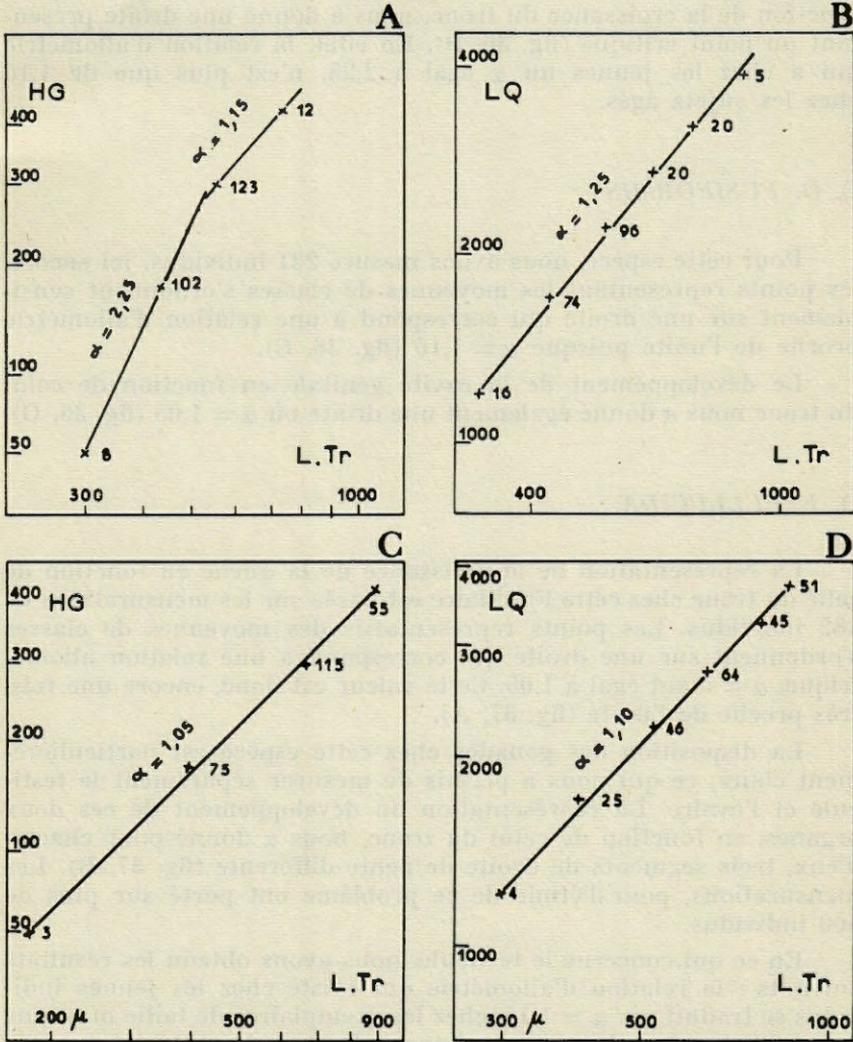


Fig. 36. — *O. dioica*. A, B, croissance de la cavité génitale et de la queue en fonction de la longueur du tronc. C, D, *O. fusiformis*. Croissance de la cavité génitale et de la queue en fonction de la longueur du tronc.

Près de chaque point, le nombre des individus utilisés. Coordonnées logarithmiques.

la queue et celle du tronc chez *O. dioica* (fig. 36, A). Les points représentant les moyennes de classes, s'alignent sensiblement sur une droite correspondant à une relation d'allométrie où  $\alpha$  est égal à 1,25, c'est-à-dire légèrement supérieure à celle de *O. longicauda*.

La représentation du développement de la cavité génitale, en fonction de la croissance du tronc, nous a donné une droite présentant un point critique (fig. 36, B). En effet, la relation d'allométrie qui a chez les jeunes un  $\alpha$  égal à 2,25, n'est plus que de 1,15 chez les sujets âgés.

#### C. *O. FUSIFORMIS*

Pour cette espèce, nous avons mesuré 231 individus. Ici encore, les points représentant les moyennes de classes s'ordonnent sensiblement sur une droite qui correspond à une relation d'allométrie proche de l'unité puisque  $\alpha = 1,10$  (fig. 36, C).

Le développement de la cavité génitale en fonction de celui du tronc nous a donné également une droite où  $\alpha = 1,05$  (fig. 36, D).

#### D. *F. PELLUCIDA*

La représentation de la croissance de la queue en fonction de celle du tronc chez cette Fritillaire est basée sur les mensurations de 182 individus. Les points représentatifs des moyennes de classes s'ordonnent sur une droite qui correspond à une relation allométrique,  $\alpha =$  étant égal à 1,05. Cette valeur est donc, encore une fois, très proche de l'unité (fig. 37, A).

La disposition des gonades chez cette espèce est particulièrement claire, ce qui nous a permis de mesurer séparément le testicule et l'ovaire. La représentation du développement de ces deux organes, en fonction de celui du tronc, nous a donné pour chacun d'eux, trois segments de droite de pente différente (fig. 37, B). Les mensurations, pour l'étude de ce problème ont porté sur plus de 500 individus.

En ce qui concerne le testicule, nous avons obtenu les résultats suivants : la relation d'allométrie qui existe chez les jeunes individus se traduit par  $\alpha = 1,15$ , chez les exemplaires de taille moyenne  $\alpha = 1,70$  et enfin, chez ceux qui approchent de la maturité  $\alpha = 2,0$ .

Pour l'ovaire,  $\alpha$  est extrêmement bas chez les jeunes, puisqu'il est égal à 0,2; plus tard, sa valeur atteint 1,20 et chez les individus âgés = 1,50.

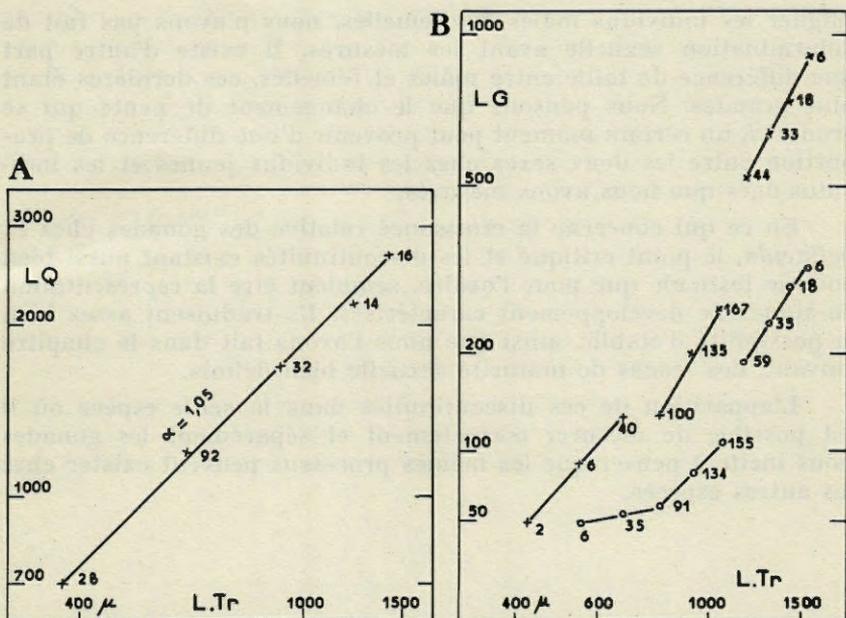


Fig. 37. — *F. pellucida*. A. croissance relative de la queue. B. croissance des gonades en fonction de la longueur du tronc.

Près de chaque point, le nombre des individus utilisés. Coordonnées logarithmiques.

B { x ——— x Testicule  
o ——— o Ovaire.

### E. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Pour les quatre espèces étudiées, les points représentatifs de la croissance de la queue en fonction de la longueur du tronc s'ordonnent sur des droites correspondant à des relations où l'allométrie est très faible. On obtient une relation allométrique négative dans le seul cas de *O. longicauda*. L'allométrie la plus forte est observée chez *O. dioica* avec  $\alpha = 1,25$ .

Nous sommes, de plus, en présence de droites sans point critique, les croissances relatives sont donc régulières. Il en est de même en ce qui concerne les croissances relatives du tronc et de la cavité génitale chez *O. longicauda* et *O. fusiformis*. Par contre, chez *O. dioica* nous avons non seulement des pentes plus fortes mais également un point critique bien marqué. Nous savons que cette espèce est la seule qui soit dioïque parmi les Appendiculaires. Etant donné qu'il n'est pas possible pour les sujets jeunes de dis-

tinguer les individus mâles des femelles, nous n'avons pas fait de détermination sexuelle avant les mesures. Il existe d'autre part une différence de taille entre mâles et femelles, ces dernières étant plus grandes. Nous pensons que le changement de pente qui se produit à un certain moment peut provenir d'une différence de proportion entre les deux sexes chez les individus jeunes et les individus âgés que nous avons mesurés.

En ce qui concerne la croissance relative des gonades chez *F. pellucida*, le point critique et les discontinuités existant aussi bien pour le testicule que pour l'ovaire, semblent être la représentation de stades de développement caractérisés. Ils traduisent assez bien la possibilité d'établir, ainsi que nous l'avons fait dans le chapitre suivant, des stades de maturité sexuelle bien définis.

L'apparition de ces discontinuités dans la seule espèce où il est possible de mesurer correctement et séparément les gonades nous incite à penser que les mêmes processus peuvent exister chez les autres espèces.



Fig. 17. — Testicules et ovaires de *F. pellucida*. A : testicules, B : ovaires. Les points en haut de la ligne de la droite sont les points critiques. Les points en bas de la ligne de la droite sont les points critiques. Les points en haut de la ligne de la gauche sont les points critiques. Les points en bas de la ligne de la gauche sont les points critiques.

### LA MATURITÉ ET L'ÉVOLUTION

Pour les quatre espèces étudiées, les points critiques de la croissance des gonades en fonction de la longueur du corps sont les mêmes. Les points critiques de la croissance des gonades en fonction de la longueur du corps sont les mêmes. Les points critiques de la croissance des gonades en fonction de la longueur du corps sont les mêmes.

Il est intéressant de noter que les points critiques de la croissance des gonades en fonction de la longueur du corps sont les mêmes pour les quatre espèces étudiées. Cela suggère que les processus de maturation sexuelle sont très conservés au sein de ce genre.

## CHAPITRE II

### COMPOSITION ANNUELLE DE LA POPULATION

Les renseignements relatifs à ce problème proviennent du matériel récolté au point B à partir d'août 1960 jusqu'en juin 1961. Nous avons mesuré le tronc de tous les individus des espèces étudiées et nous avons tracé les courbes saisonnières avec en ordonnée le nombre des individus et en abscisse la longueur de leur tronc.

#### A. O. LONGICAUDA (fig. 38, A)

Nous avons vu que la représentation maximale de cette espèce, dans la couche de 0 à 75 mètres, a lieu vers la fin du printemps. A cette époque, la population comprend un grand nombre d'individus de taille moyenne de 425 à 675  $\mu$  mais elle est surtout caractérisée par l'abondance des individus de grande taille allant jusqu'à 1 175  $\mu$ .

En été, nous retrouvons une courbe dont les fortes valeurs sont surtout représentées par des individus jeunes de 175 à 300  $\mu$ . Les plus grands spécimens ne dépassent pas 925  $\mu$  et sont en petit nombre.

En automne, la population est surtout composée, comme au printemps, d'individus de 300 à 675  $\mu$ , mais il y a peu de grands exemplaires et ceux-ci ne dépassent pas 925  $\mu$ .

Enfin en hiver, où la population est quantitativement la plus faible, le plus grand nombre des individus se situe entre 300 et 425  $\mu$ ; les plus grands peuvent atteindre 1 050  $\mu$ .

L'examen des courbes précédemment établies nous permet de faire un certain nombre de remarques :

1°) Il y a à quelle que soit la saison, des individus jeunes de 175 à 300  $\mu$ .

2°) A l'abondance en grands individus du printemps fait suite celle de petits spécimens en été.

3°) Lorsque les organismes se sont développés en eau froide, en hiver et au printemps, les maxima de taille sont élevés; par contre, lorsqu'ils se sont développés en eau plus chaude, en été et en automne, les tailles maximales sont plus réduites.

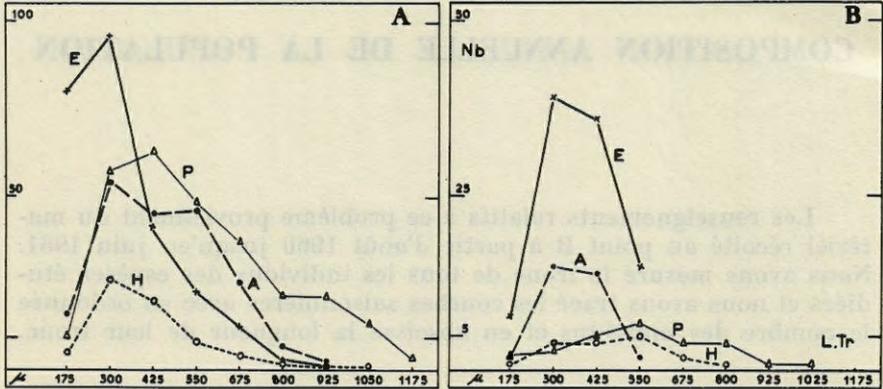


Fig. 38. — Courbes saisonnières des tailles. A, *O. longicauda*; B, *O. dioica*.

D'autre part, l'examen des plus grands individus de chaque saison, nous a permis de constater qu'ils sont matures, prêts ou en train d'expulser leurs spermatozoïdes.

Il semble donc qu'il y ait plusieurs cycles de reproduction étalés sur toute l'année. De plus, étant donné que ces animaux meurent après l'émission des gamètes, la durée de vie ne dépasserait pas quelques mois.

On serait aussi en présence d'un phénomène semblable à celui signalé par RUSSELL en 1932, à propos des Chaetognathes : les eaux froides retardent la maturité sexuelle et les individus provenant de ces eaux atteignent les plus grandes tailles avant de devenir matures. Le contraire se produit pour les eaux de températures plus élevées.

Cela viendrait également confirmer les observations de LOHMANN qui signalait en 1933 que les Appendiculaires de tailles bien différentes pouvaient être à des stades de maturité sexuelle équivalents.

B. *O. DIOICA* (fig. 38, B)

Dans la partie écologique, nous avons vu que pour la masse d'eau totale de 0 à 75 mètres, le maximum de représentation atteint par *O. dioica* se situe en été et au début de l'automne.

En été, la population comprend de nombreux jeunes individus de 175  $\mu$  et surtout de 300  $\mu$ , ainsi que des exemplaires de taille moyenne, mais ne dépassant pas la classe de 550  $\mu$ .

En automne, la représentation est exactement la même en ce qui concerne les tailles, mais les chiffres de population sont moins importants.

En hiver, la population est la plus faible avec un petit nombre d'individus dont les tailles débutent à 175  $\mu$  et se terminent à 800  $\mu$ .

Enfin au printemps, nous avons également une population assez faible, mais dont les individus les plus grands atteignent 1 050  $\mu$ .

Dans le cas de *O. dioica*, nous retrouvons les conclusions formulées pour *O. longicauda*. L'analyse de ces courbes nous permet de penser qu'il y a plusieurs cycles de reproduction de *O. dioica* durant l'année avec des périodes de reproduction au moins à chaque saison. Les individus ayant subi leur croissance en eau froide, ce qui se passe en hiver et surtout au printemps, atteignent, avant la maturité, des tailles plus grandes que les autres.

C. F. *PELLUCIDA*

Chez cette espèce l'observation des gonades est facilitée par le fait qu'elles sont nettement séparées l'une de l'autre. L'examen de plusieurs milliers d'individus nous a conduit à constater la possibilité d'établir pour cette espèce, quatre stades de maturité sexuelle faciles à reconnaître à la loupe binoculaire avec un grossissement ne dépassant pas 50. En outre, des coupes sériées effectuées après différentes fixations et sur lesquelles ont été pratiquées des colorations diverses ainsi que la réaction de FEULGEN, nous ont permis de définir les relations existant entre l'aspect externe et la cytologie (figs. 39 et 40).

*Stade 1*

Stade le plus jeune, comprenant l'ovotestis très petit et difficilement observable des très petits individus, ainsi que les deux glandes, ovaire et testicule, différenciées depuis peu.

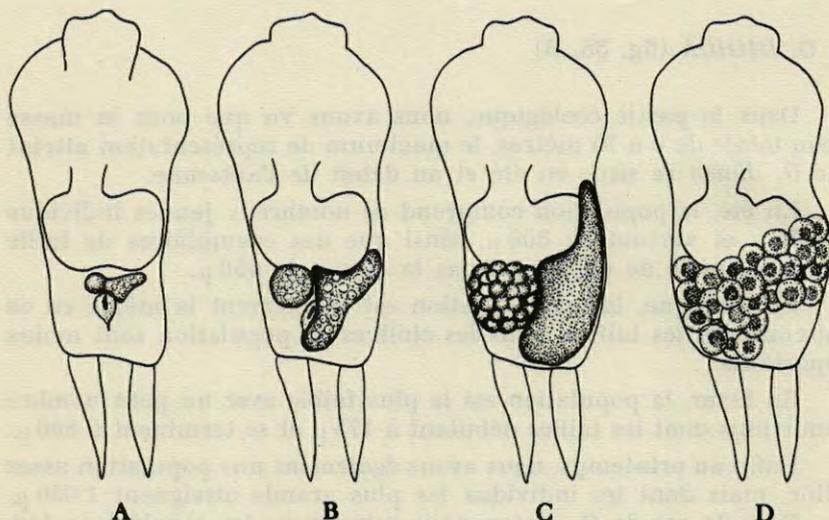


Fig. 39. — *F. pellucida*. Stades de maturité sexuelle. A, stade I; B, stade II; C, stade III; D, stade IV.

L'ovaire, dont les dimensions atteignent jusqu'à  $80\ \mu$ , est sphérique et clair, sans structure particulière visible. Les coupes montrent, au centre les gros noyaux nourriciers, et à la périphérie la couche folliculaire qui est en formation. Il est alors souvent bien difficile d'en distinguer les noyaux en division de ceux des ovogonies. La glande a l'aspect d'un syncytium.

Le testicule est ovalaire ou commence à prendre sa forme caractéristique en Y. Son aspect externe est clair, sans structure bien visible. Sur les coupes on aperçoit les gros noyaux nourriciers ainsi qu'un petit nombre de spermatogonies disposées sans ordre. Les noyaux de celles-ci ont des dimensions comprises entre  $4$  et  $5\ \mu$ . Des membranes cellulaires, divisant le testicule, sont visibles.

De plus, à ce stade la cellule glandulaire, située dans la cavité génitale, est très apparente, libre de tout enveloppement testiculaire.

### Stade II

L'ovaire plus volumineux ( $100$  à  $150\ \mu$ ) n'a pas changé d'aspect extérieur, tandis que l'examen des coupes nous montre la couche folliculaire achevée, avec au-dessous, les ovogonies en division.

Le testicule, qui s'est considérablement agrandi, apparaît comme rempli de petites sphères plus réfringentes que le reste. Sur les coupes, on constate que ces petites sphères sont les noyaux

nourriciers. Ils sont plongés dans un syncytium, contenant de nombreux spermatozytes, dont les noyaux mesurent de 2 à 3  $\mu$  de diamètre.

### Stade III

L'ovaire n'est plus sphérique, sa surface présente de nombreuses petites boursofflures. Les coupes montrent que les ovocytes sont formés et en période d'accroissement, occupant toute la surface externe. Ils sont recouverts par la couche folliculaire dont les noyaux sont très aplatis. Les noyaux nourriciers ont de nombreuses émissions de matériel fortement Feulgen positif. Chez les individus les plus matures, l'ovaire se déforme et les noyaux nourriciers dégénèrent.

Le testicule, qui s'est encore étendu, paraît rempli de petits grains alors qu'il n'y a plus de sphères réfringentes. Il apparaît sur les coupes que les noyaux nourriciers ont presque totalement disparu, la glande étant occupée chez les individus les moins matures par des spermatides et chez les autres, par des spermatozoïdes. Dimensions des noyaux de 1 à 1,5  $\mu$ .

### Stade IV

L'ovaire n'est plus nettement délimité, les ovocytes occupant toute la cavité génitale.

Le testicule, qui s'est vidé de ses spermatozoïdes, n'est plus apparent.

Nous nous sommes servi de ces différents stades pour analyser les exemplaires de *F. pellucida* provenant des deux années de pêches aux points B et C. Les résultats sont traduits en histogrammes saisonniers dans la figure : n° 41.

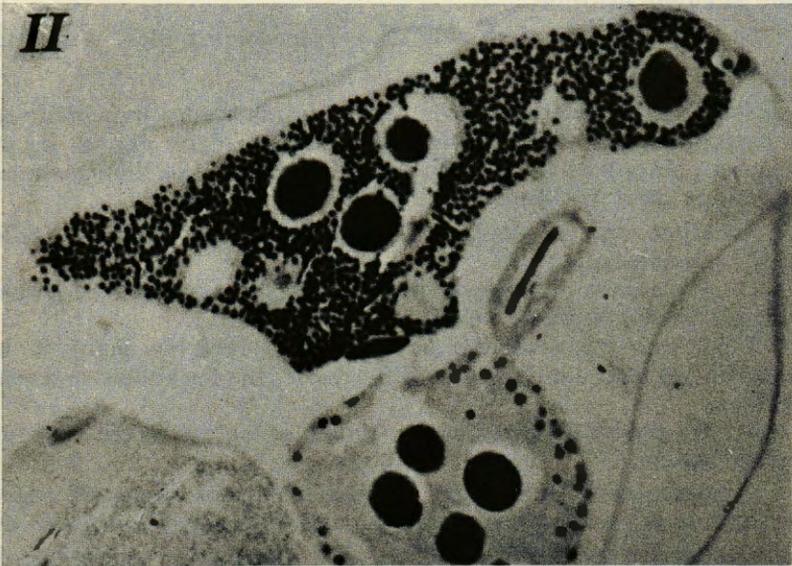
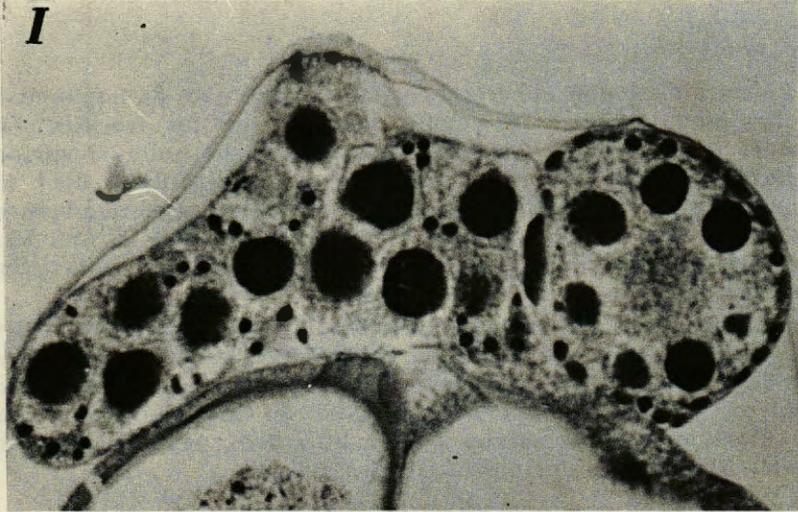
Nous pouvons, en analysant cette figure, faire un certain nombre de constatations :

1°) Il y a dans toutes les saisons une grande quantité de jeunes. Les trois premiers stades sont toujours présents.

2°) A part un seul cas, au printemps 1960 au point B, les pourcentages sont d'autant plus importants que les stades sont plus précoces.

3°) On rencontre rarement le stade 4 et toujours avec un pourcentage infime.

Il semble donc qu'il y ait ici aussi plusieurs cycles de reproduction par an, au minimum un par saison. L'analyse séparée des résultats de chaque pêche ne nous a pas permis de le préciser, car les pêches ne paraissent pas assez concentrées dans le temps pour pouvoir cerner le problème de plus près.



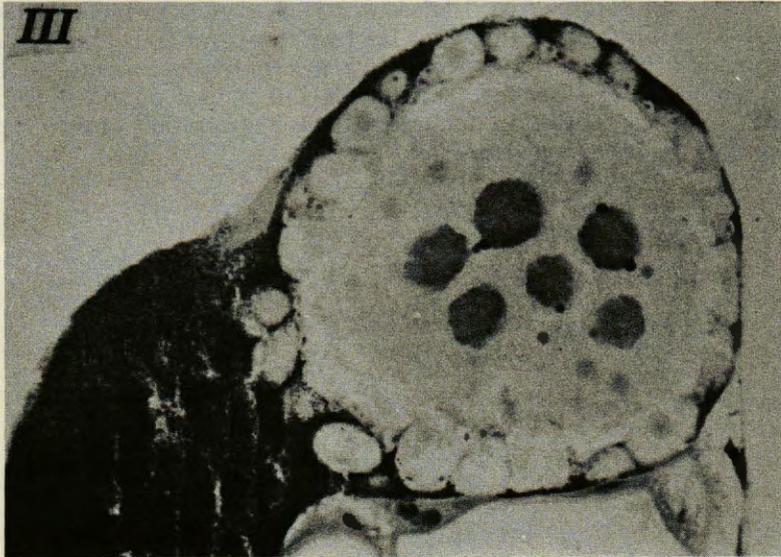


Fig. 40. — *F. pellucida*. Coupes des gonades aux trois premiers stades de maturité.

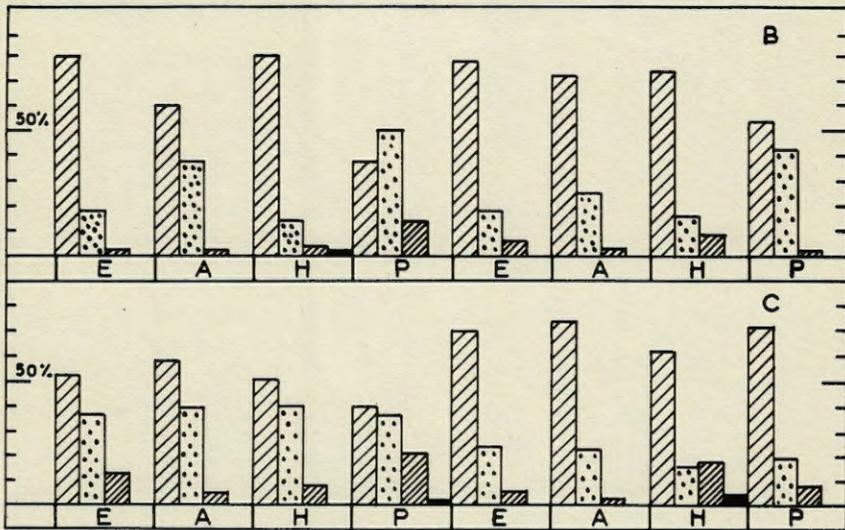


Fig. 41. — *F. pellucida*. Composition saisonnière de la population.

Stage I      Stage III  
Stage II     Stage IV

Les constatations 2 et 3 laissent à penser que, ou bien le stade n° 1 est le plus long de tous, ou bien qu'il y a un très gros déchet au fur et à mesure de la croissance des individus; peut-être les deux phénomènes interviennent-ils à la fois. Etant donné le faible pourcentage des stades 4, l'émission des ovocytes doit suivre rapidement celle des spermatozoïdes.

Fig. 10. — L'abaissement du nombre des individus aux trois premiers stades.

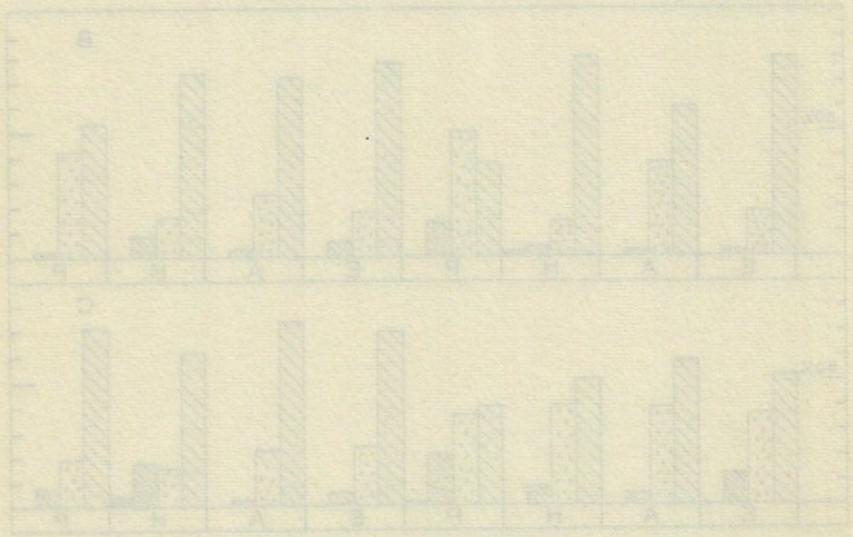


Fig. 11. — La variation compositionnelle successive de la population.

Stade I (diagonal lines)      Stade II (horizontal lines)  
Stade III (vertical lines)      Stade IV (cross-hatch)

### CHAPITRE III

## LA NUTRITION

#### A. LA LOGETTE

On ne peut entreprendre une étude sur la nutrition des Appendiculaires sans parler de l'« organe » essentiel à cette fonction : la logette. Le travail le plus important sur ce sujet a été effectué par LOHMANN (1899). Depuis, KORNER (1952) a apporté d'intéressantes précisions sur la formation des différentes parties de la logette. Bien que les résultats de notre étude sur ce problème ne soient que des confirmations, nous croyons néanmoins utile de reprendre (car elles sont peu connues), les grandes lignes de la construction et du fonctionnement de cette logette, d'après les travaux de LOHMANN, en les illustrant par des observations personnelles.

La logette, qui est essentiellement un dispositif de filtration permettant l'alimentation de l'animal, est sécrétée par certaines cellules superficielles : les oïkoplastes. L'emplacement de ces cellules sur le tronc est caractéristique chez les trois familles méditerranéennes.

Chez les *Oikopleuridae*, ils recouvrent tout le segment pharyngien du tronc et s'étendent sur les parties inférieures et latérales du tronc. Deux groupements cellulaires particuliers : les oïkoplastes de FOL et ceux de EISEN ont, comme nous le verrons plus loin, des fonctions particulières.

Chez les *Fritillariidae*, les oïkoplastes sont confinés dans une zone pharyngienne antéro-supérieure et dans une autre, très petite, sous la bouche.

Chez les *Kowalevskiidae*, ils occupent une aire restreinte sur la partie supérieure médiane du pharynx, ainsi qu'une autre, encore plus petite, en arrière, sous la bouche.

### 1. STRUCTURE DE LA LOGETTE CHEZ *O. ALBICANS*

Le type de logette le plus complexe est celui de *O. albicans* (fig. 42). A l'état fonctionnel, elle a une forme ovale, avec un rostre à l'extrémité antérieure, et enveloppe entièrement l'animal. Elle est formée par une substance qui présente les réactions histo-chimiques des mucopolysaccharides.

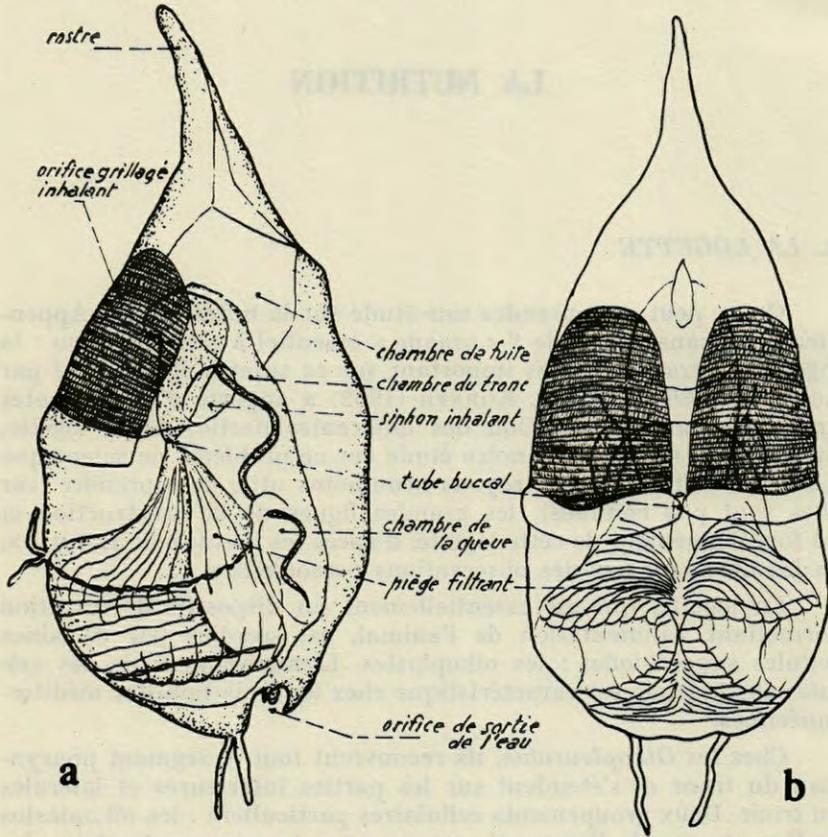


Fig. 42. — Structure de la logette de *O. albicans*, d'après LOHMANN, a, vue de profil; b, vue dorsale.

L'intérieur de la maisonnette comprend plusieurs chambres. L'Appendiculaire est logé dans deux chambres médianes contiguës, séparées par une cloison incomplète, ce sont « la chambre du tronc » et « la chambre de la queue ». Cette dernière communique latéralement et vers l'arrière avec deux autres chambres appelées

« chambres du piège ». Au-dessus du tronc les parois de la logette sont différenciées en deux tamis extrêmement fins, se continuant à l'intérieur par deux entonnoirs dont les extrémités passent à droite et à gauche de la chambre du tronc et s'ouvrent dans la chambre de la queue; ce sont les orifices d'entrée de l'eau de mer.

L'orifice de sortie, muni d'une sorte de valve, se trouve postérieurement à la chambre de la queue et il est flanqué de deux courtes protubérances de la logette. Grâce aux battements de la queue, l'eau pénètre dans la logette par les orifices grillagés et peut en ressortir par l'orifice postérieur. Le courant d'eau est assez fort pour provoquer, par réaction, la progression de la logette vers l'avant. Mais ce dispositif si singulier remplit une autre fonction plus essentielle, celle de la nutrition. En effet, l'eau qui pénètre dans la maisonnette, suit généralement un autre trajet. Parvenue dans la chambre de la queue, au lieu d'être évacuée vers l'extérieur, elle peut passer dans les chambres du piège qui sont pourvues de véritables nasses filtrant les éléments du nanoplancton. Par l'entonnoir, qui termine les nasses, ces derniers parviennent dans la bouche de l'Appendiculaire.

#### α) Structure et fonctionnement des filtres

Ils sont composés par deux feuillets, séparés par une membrane qui est une digitation de la paroi interne de la logette; si bien que les deux bords libres, directement l'un au-dessus de l'autre, ne débouchent pas dans la même partie de la maisonnette. L'ouverture inférieure s'ouvre dans la chambre du piège et la supérieure dans la chambre dorsale (fig. 43). Seule, la portion remontante est

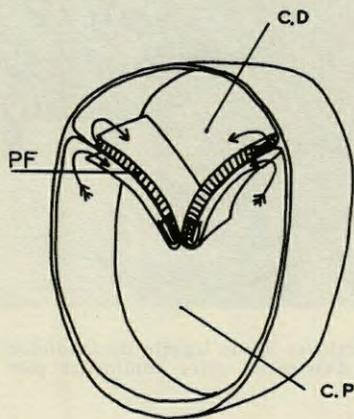


Fig. 43. — Coupe schématique dans la logette montrant le trajet suivi par l'eau dans les filtres. Modifié d'après LOHMANN.

garnie d'un réseau de mailles fort complexe. On comprend dès lors le fonctionnement de ces filtres : l'eau située dans la chambre des pièges, entre dans le système par les bords libres du piège, remonte par les fibres, passe dans la chambre dorsale et rejoint latéralement la chambre de la queue pour être expulsée. Les microorganismes du nanoplanton s'accumulent à la base du filtre qui se termine en un tube auquel l'Appendiculaire est suspendu par la bouche.

Si le trajet de l'eau dans la logette est réglé par les battements de la queue, la déglutition est sous la dépendance des battements rotatoires des cils des spiracles. L'animal aspirant par le tube buccal les organismes accumulés sous les filtres, la nasse devrait en principe servir indéfiniment. Cependant, une assez grande quantité de nanoplanton est entraînée dans le piège où il s'accumule en couches de moins en moins épaisses au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la base (voir la photographie montrant une telle accumulation expérimentale d'encre de Chine dans une logette, fig. 44). L'animal finit par quitter un piège encrassé et inutilisable, ce qui est le cas de la figure ci-dessous.

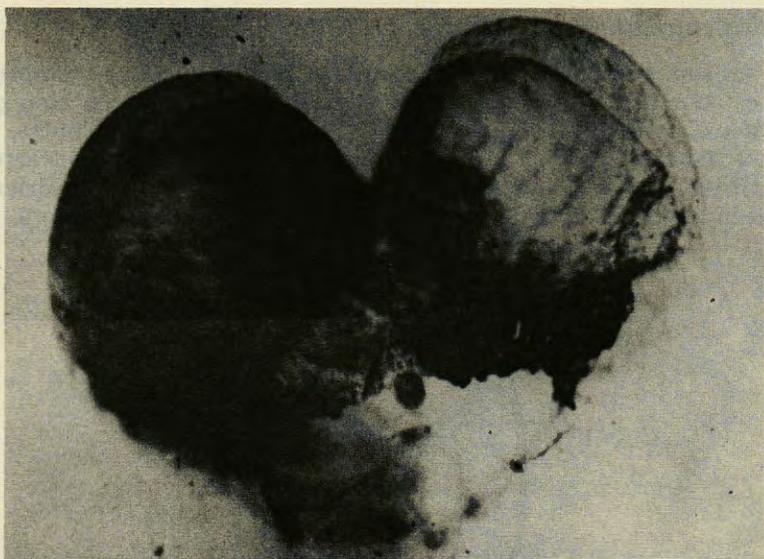


Fig. 44. — Filtres déployés d'une logette de *O. dioica*, montrant que l'accumulation expérimentale d'encre de chine commence par la base.

La nouvelle logette est secrétée dans un temps variant de une heure et demie à quatre heures. Le tronc de l'animal est alors

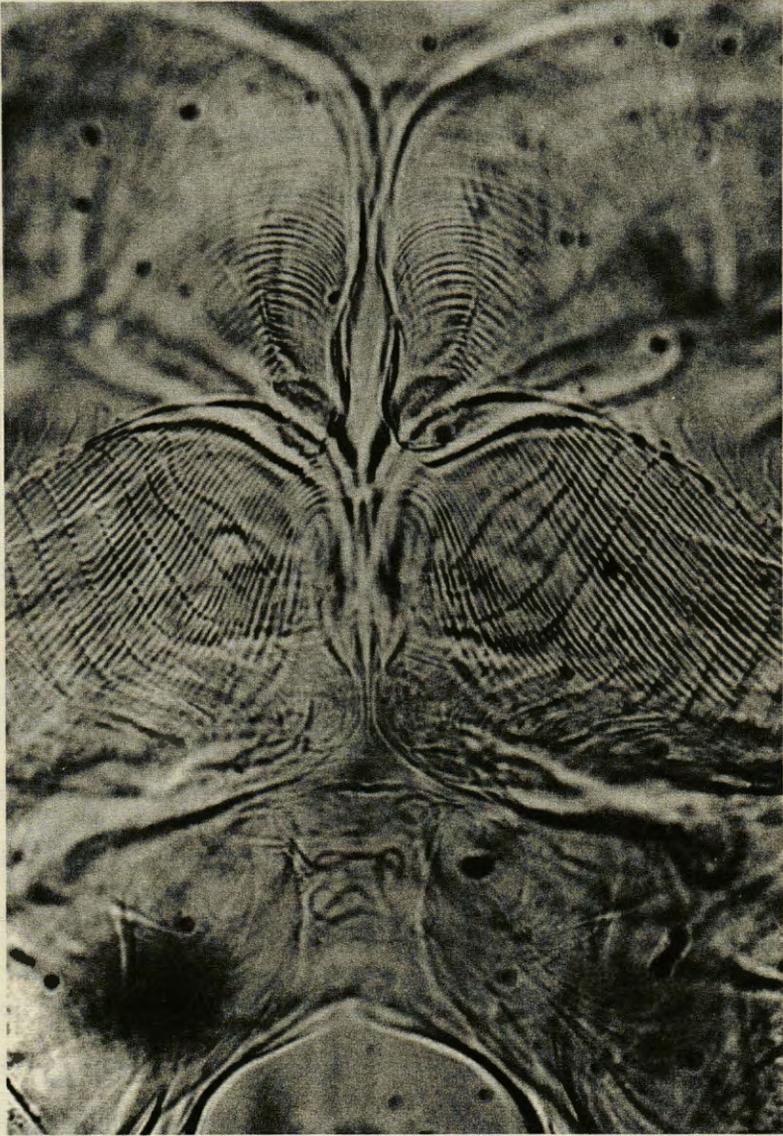


Fig. 45. — *O. cophocerca*. Détails de la structure des filtres secrétés par les oikoplastes de FOL.  $\times 1000$ .

recouvert d'une sorte de capuchon gélatineux qui peut se déployer en quelques minutes et former ainsi la logette typique entourant l'animal tout entier.

On trouve parfois, dans le plancton, en particulier pour *O. albicans* et *O. cophocerca*, de telles logettes secrétées mais non déployées. Elles permettent de constater l'admirable finesse d'un tel système (fig. 45).

Le déploiement de cette logette s'effectue rapidement, l'animal s'aidant en introduisant l'extrémité distale de la queue entre la partie ventrale de son tronc et la logette, ainsi que par de violents mouvements du tronc.

LOHMANN a estimé que le rapport entre l'ouverture buccale et celle des bords du piège est de 1/50 environ. On se rend ainsi compte de l'énorme avantage de ce système pour la nutrition de l'animal.

### β) Sécrétion de la logette

Les oïkoplastes (non compris les groupes de FOL et EISEN) ont pour rôle essentiel de sécréter les deux membranes qui constituent la surface extérieure de la logette et la surface intérieure des différentes chambres, ainsi que la masse muqueuse enfermée entre les deux.

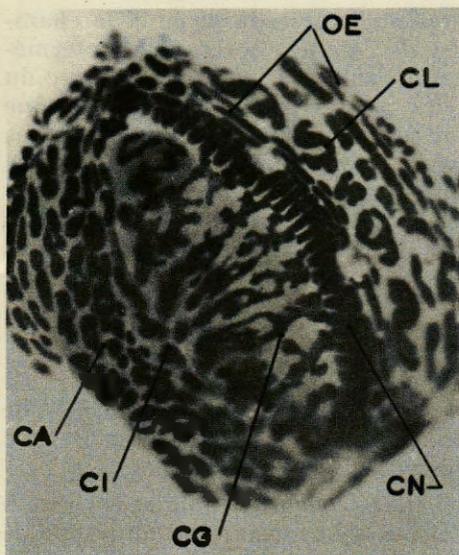
Les groupes oïkoplastiques de EISEN secrètent les deux ouvertures grillagées par lesquelles l'eau entre dans la logette après avoir abandonné les grosses particules en suspension. Chaque groupe comprend 6 cellules disposées en deux rangées horizontales.

Le rôle le plus important est imparti aux groupements de FOL (fig. 46) qui secrètent le piège avec ses filtres.

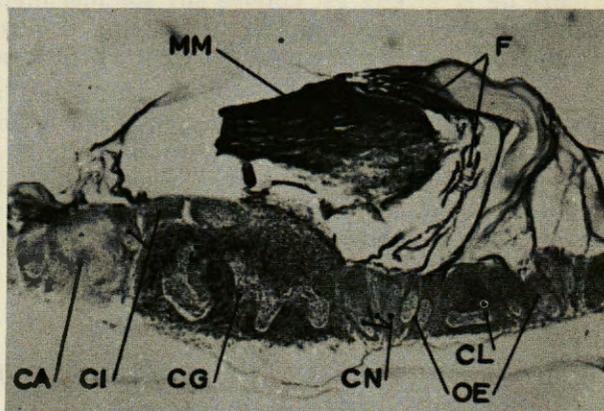
Ils sont composés d'avant en arrière (de gauche à droite sur les figures) par :

- 1° les cellules antérieures polygonales, disposées en un segment de cercle;
- 2° les cellules intermédiaires petites et étroites;
- 3° un massif allongé de huit grosses cellules à noyau très ramifié;
- 4° trois rangées de petites cellules, que LOHMANN a appelées cellules de la nasse;
- 5° une seconde rangée de grandes cellules, les cellules limitantes, étirées dorso-ventralement et flanquées en avant et en arrière d'oïkoplastes très étroits.

Comme nous pouvons le constater sur la figure 46, B, ces différents groupements ont des rôles tout à fait bien définis.



A



B

Fig. 46. — A, *O. albicans*. Oikoplastes de FOL *in toto* après réaction de Feulgen;  $\times 200$ . B, coupe à travers les oikoplastes de FOL et leurs sécrétions;  $\times 150$ .

CA : cellules antérieures  
CI : » intermédiaires  
CG : » géantes  
CN : » de la nasse

CL : cellules limitantes  
OE : oikoplastes étroits  
MM : masse muqueuse  
F : filtres du piège

Les cellules antérieures secrètent l'entrée du piège et la chambre comprise entre les deux ailes de celui-ci. Les cellules intermédiaires secrètent une membrane limitante qui isole tout le reste du système. Le massif formé par les 8 grosses cellules produit une masse mnqueuse inorganisée qui sert de moule aux sécrétions des cellules suivantes et qui disparaîtra complètement par la suite. Les trois rangées de cellules de la nasse donnent un système de membranes et de fibres qui vont former le piège proprement dit. Les cellules limitantes enfin, ont pour rôle de fabriquer des membranes simples situées derrière la nasse.

## 2. LES AUTRES TYPES DE LOGETTES

Chez les *Oikopleuridae* ne possédant pas de groupements de EISEN, la logette, plus simple, ne comporte pas de filtration de l'eau à son entrée. C'est le cas, en particulier, de *O. longicauda*.

Chez *Kowalevskia* comme chez *Oikopleura*, l'animal est logé à l'intérieur de sa maisonnette. Celle-ci a la forme d'un ellipsoïde de révolution et ne possède qu'un large orifice unique. La surface intérieure de la logette est côtelée sur ses méridiens et ses cannelures convergent vers un point du plancher à l'endroit où est suspendu l'animal. L'eau pénètre et ressort par l'orifice unique.

Par contre, chez *Fritillaria*, la logette est une capsule à deux valves, à laquelle l'animal est suspendu par la bouche, sans être logé à l'intérieur. La queue est projetée en avant et par ses battements, fait pénétrer l'eau dans la capsule pourvue d'une nasse. Lorsque la queue de l'animal s'immobilise, la maisonnette se dégonfle et se replie dans la cavité oïkoplastique. L'animal peut alors se déplacer plus rapidement et regonfler sa logette ailleurs.

## B. APPAREILS DIGESTIFS, STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT

Cette étude a porté sur *Oikopleura albicans* et *Fritillaria pellucida*. Le matériel a été fixé de façon variée, par les liquides de Bouin, de Carnoy et de Champy, par le formol salé et l'alcool à 95°.

Les examens topographiques ont été effectués sur des coupes de 7 microns, avec différentes colorations courantes : Hémalun-éosine, triple coloration de Prenant (variante de Gabe et Prenant 1949), Azan et Feulgen — bleu Alcian — jaune de méthanyl.

Les glucides ont été mis en évidence par la réaction à l'acide

périodique-Schiff (APS), la coloration à la fuchsine paraldéhyde et au bleu Alcian.

Nous avons caractérisé les lipides par le noir Soudan B sur l'animal « in toto » fixé au formol salé à 10 %.

Les phosphatases alcalines ont été recherchées par la réaction de Gomori au glycérophosphate de Na, après fixation à l'alcool à 95° glacé et inclusion rapide dans la paraffine à 53°.

## 1. *O. ALBICANS*

### *α) Description (fig. 47)*

Une bouche rigide, pourvue d'une lèvre inférieure proéminente avec des cirres mobiles, donne accès à la cavité pharyngienne. Celle-ci a une forme plus ou moins pyramidale à trois faces. La face ventrale représente le plancher de la cavité pharyngienne, sur sa partie antérieure est situé un endostyle droit en forme de gouttière

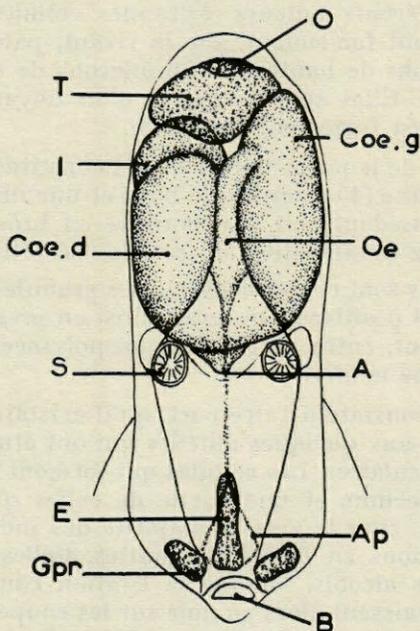


Fig. 47. — *O. albicans*. Vue dorsale du tronc. A : anus, Ap : arcs péricoronaux, B : bouche, Coed : coecum droit de l'estomac, Coeg : coecum gauche de l'estomac, E : endostyle, Gpr : glande prébuccale, I : intestin, O : ovaire, Oe : œsophage, S : spiracle, T : testicule.

dont les bords sont rapprochés et soudés aux extrémités. Il se prolonge vers l'arrière, sur la ligne médio-ventrale, par une bande ciliée qui conduit à l'entrée de l'œsophage. De plus, à partir de l'extrémité antérieure de cet endostyle, partent symétriquement deux arcs péricoronaux ciliés qui se continuent latéralement pour se rejoindre, sur la ligne médio-dorsale, un peu avant l'entrée de l'œsophage.

Ce dernier, entièrement cilié, est constitué par l'élargissement des arcs péricoronaux auxquels se joint, ainsi que nous l'avons vu, la bande ciliée ventrale; il se recourbe en forme de col de cygne et débouche dans la partie supérieure de l'estomac. Le cardia est pourvu de cils très longs mais non coalescents.

L'estomac est formé de deux grandes poches ou cæcum, un gauche et un droit, reliés par une large partie médiane. L'œsophage aboutit dans la partie supérieure du cæcum gauche. En arrière de l'orifice cardiaque, ce dernier forme une poche triangulaire. C'est de l'extrémité de cette poche, que part une ligne de grandes cellules qui vont constituer l'axe médio-ventral du cæcum gauche. Ces cellules, que l'on retrouve chez d'autres Oïkopleurides, ont été appelées par différents auteurs « grandes cellules glandulaires ». Elles se distinguent facilement, sur le vivant, par leur forte taille (environ 65 microns de hauteur et 56 microns de diamètre) et leur strict alignement. Elles sont pourvues d'un noyau volumineux et leur cytoplasme est fortement basophile.

Tout le reste de la paroi stomacale est constitué par des cellules de hauteur moyenne (45 microns de haut et une dizaine de microns de diamètre), possédant soit une bordure en brosse et une petite ciliature, soit une organisation de cellules sécrétrices (fig. 48, A).

Les sécrétions sont constituées par des granules soit bleu Alcian positives soit PAS positives. On serait ainsi en présence d'une association comprenant, entre autre, un mucopolysaccharide sulfaté et une mucoprotéine neutre.

Nous avons constaté d'autre part, qu'il existait un aspect qui a jusqu'ici échappé aux quelques auteurs qui ont étudié histologiquement les Appendiculaires. Les cellules qui forment la paroi médiane entre les deux cæcums et une partie de celles qui constituent le cæcum droit sont, chez la grande majorité des individus examinés, bourrées d'inclusions en forme de gouttes. Celles-ci résistent aux passages dans les alcools, lorsque la fixation contenait de l'acide osmique, et apparaissent alors en noir sur les coupes; après d'autres fixations il ne subsiste qu'une série de trous. Enfin sur des individus « in toto », elles se colorent, après fixation au formol salé, en noir par le noir Soudan B. On serait, ainsi, en présence de lipides, ou d'un composé à forte proportion lipidique (fig. 48, B).

Faisant suite au cæcum droit de l'estomac, l'intestin en est très nettement séparé par un bourrelet formé par ses premières cellules. Il est constitué de cellules hautes et étroites avec bordure en brosse et ciliature; jamais nous n'y avons reconnu de cellules sécrétrices (fig. 49, A).

Placé sous le cæcum droit et débordant vers l'arrière, l'intestin conduit au rectum. A leur jonction, existe une couronne de longs cils que l'on trouve le plus souvent dirigés vers l'intestin et dont les battements, sur le vivant, se font du rectum vers l'intestin, c'est-à-dire en sens inverse de tous les mouvements des différentes cilia-tures du tube digestif. Dans quelques cas, nous avons observé sur coupe, une orientation inverse, les cils passant dans le rectum.

Celui-ci, de forme ovoïde, est constitué par les deux catégories de cellules décrites dans l'estomac, cellules à bordure en brosse et cellules sécrétrices, mais leur hauteur est égale à la moitié environ de celle des précédentes (fig. 49, B). Enfin, l'anus est formé par de hautes cellules formant sphincter.

Au niveau de l'estomac et de l'intestin, la réaction de Gomori au glycérophosphate de Na fait apparaître une activité phosphatase alcaline localisée sur la bordure en brosse. Cette réaction, négative lorsque le milieu d'incubation est dépourvu de substrat, est donc bien due à une activité enzymatique.

### β) Mécanisme de l'alimentation et de la digestion

Le courant aspirant créé par les spiracles, attire dans le pharynx l'eau et les aliments concentrés dans le filtre. Ces aliments sont entraînés dans l'œsophage par le battement des cils des arcs péricoronaires et de la bande ciliée ventrale. Les cils de l'œsophage d'abord puis ceux du cardia, conduisent les particules alimentaires dans l'estomac.

Toujours poussés par les battements ciliaires, les aliments passent dans le cæcum gauche, puis dans la partie antérieure de l'intestin où ils sont agglomérés sous forme de masses ovoïdes, dont chacune occupe toute la lumière de l'intestin. Ces amas passent alors dans le rectum d'où, au bout d'un certain temps, ils sont expulsés à l'extérieur par l'anus. Il est probable que le passage intestin-rectum s'effectue avec l'aide des longs cils, qui, à ce moment, changeraient d'orientation. Nous verrons plus loin, en détail, un mécanisme approchant, dans la région pylorique de *F. pellucida*.

Nous avons vu que des cellules à « mucus » se trouvent dans l'estomac et dans le rectum, mais manquent dans l'intestin. Nous savons d'autre part que l'activité phosphatase, histochimiquement décelable, est présente dans l'estomac et dans l'intestin; or, dans de nombreux cas on a pu prouver qu'une telle activité était

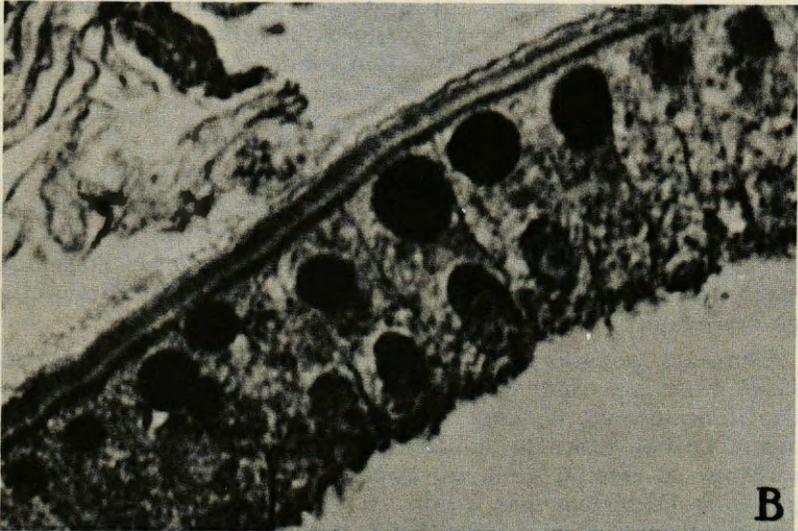
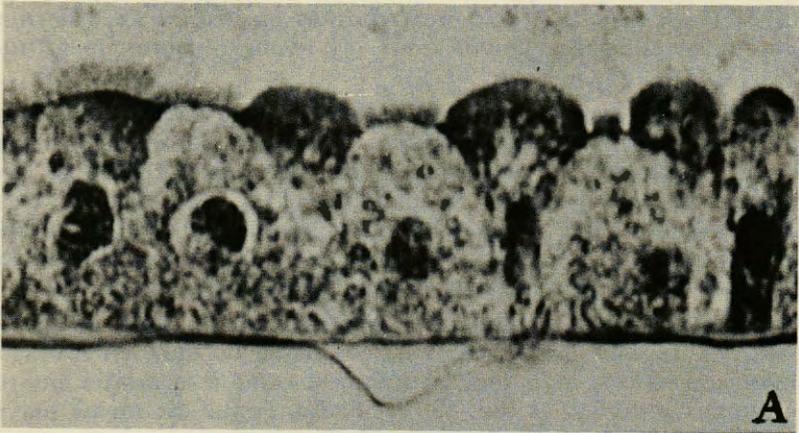


Fig. 48. — A, Estomac au niveau des sécrétions de « mucus » X 740. Carnoy, APS bleu Alcian; B, Estomac au niveau des gouttelettes lipidiques X 740. Champy, hématoxyline de Groat.

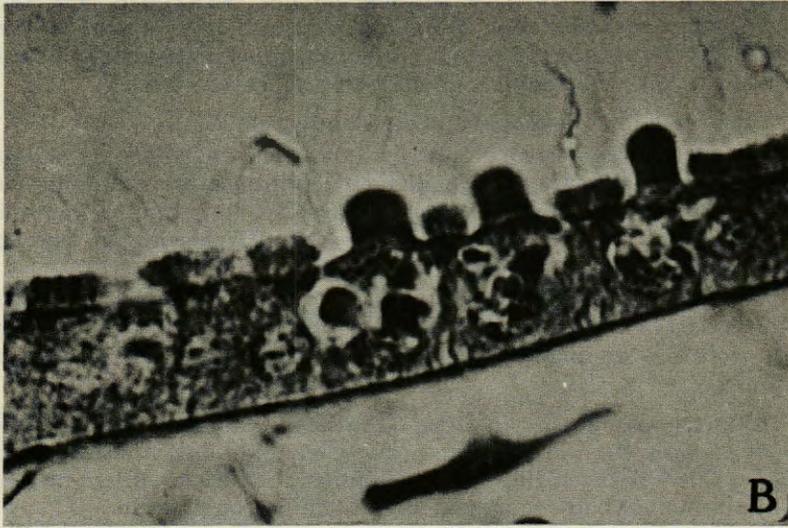
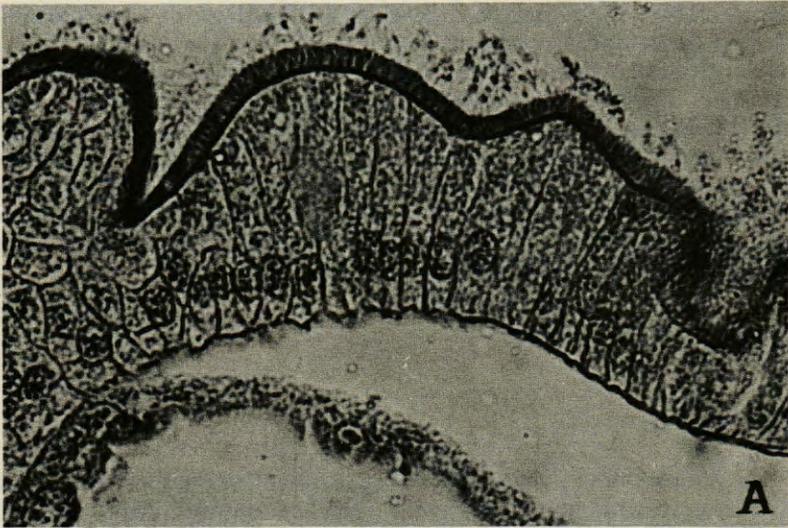


Fig. 49. — A, Intestin X 1080. Carnoy, Hématoxyline de Groat, APS bleu Alcian; B, Rectum X 1080. Carnoy, Hématoxyline de Groat, APS bleu Alcian.

liée à la fonction « absorbante » de certains secteurs du tube digestif. Nous pensons donc que la digestion et l'absorption des aliments s'effectue de la manière suivante : une partie des éléments est digérée et assimilée directement dans l'estomac avant l'agglomération des particules. Une seconde partie l'est durant le séjour assez long dans l'intestin. Enfin, l'absence de phosphatases alcalines dans le rectum où séjournent longtemps les aliments, ainsi que le sens le plus fréquent du battement des longs cils constaté entre le rectum et l'intestin, nous incite à penser qu'une partie des éléments pourrait être digérée dans le rectum et envoyée ensuite sous forme dissoute, dans l'intestin pour y être absorbée.

## 2. *F. PELLUCIDA*

### α) Description

La bouche de *F. pellucida* possède une lèvre supérieure allongée, formant une sorte d'auvent, qui est munie d'une série de cellules ciliées, dont la forte innervation laisse à penser qu'il s'agit de cellules tactiles. Sur le plancher pharyngien, se trouve un endostyle, et entre celui-ci et le spiracle gauche, se trouve la glande branchiale, constituée par trois cellules. Au pôle apical de ces cellules, on remarque des amas de corpuscules sensiblement sphériques, qui sont les produits de sécrétion de cette glande.

Trois bandes ciliées partent de l'endostyle :

1°) Deux arcs péricoronaux, qui prennent naissance de chaque côté à l'avant de l'endostyle, se dirigent obliquement vers le haut et l'arrière et se rejoignent un peu en arrière du ganglion nerveux principal. Ils se continuent en s'élargissant et finissent par tapisser complètement la face interne de l'œsophage.

2°) A l'arrière de l'endostyle et sur le plancher du pharynx, prend naissance une troisième bande ciliée qui, suivant la face médio-ventrale du pharynx, atteint également l'ouverture œsophagienne.

L'œsophage, garni de cils vibratiles dirigés vers l'estomac, débouche dans celui-ci par une portion cardiale de structure particulière. Elle est constituée par 4 cellules supportant un manchon, ondulant sur le vivant, composé de longs cils coalescents.

L'estomac, sensiblement sphérique, est constitué par une douzaine de grandes cellules seulement. La face interne de celles-ci est revêtue uniformément d'un plateau strié. Nous n'avons jamais observé, sur des centaines d'individus examinés, la formation de pseudopodes tels qu'ils ont été décrits par SALENSKY (1903).

La région pylorique est constituée par trois anneaux cellulaires successifs, ainsi que l'avait déjà constaté MARTINI (1909). Faisant suite directement à la paroi stomacale (fig. 50), un premier anneau est constitué par deux cellules volumineuses allongées (Pa). Ces cellules, dont les noyaux sensiblement sphériques occupent respectivement les faces antérieure et postérieure, sont dépourvues du plateau strié qui borde les cellules stomacales. Le deuxième anneau, comprenant quatre cellules aplaties à noyaux sphériques (Pb) est également dépourvu de plateau strié. Enfin le troisième anneau est formé de quatre cellules volumineuses qui, contrairement aux cellules précédentes, possèdent des noyaux très allongés. La face interne est garnie de très longs flagelles dont l'extrémité distale peut atteindre la paroi de l'estomac qui se trouve en face du pylore. Le pylore est terminé, du côté intestinal, par deux petites cellules, l'une dorsale et l'autre ventrale.

L'intestin comprend deux régions de constitution bien distinctes. Quatre cellules volumineuses forment la partie dorsale accolée au pylore; elles sont munies intérieurement d'une épaisse bordure en brosse qui n'occupe que la portion centrale. Le reste est formé de petites cellules à paroi mince et dépourvue de cils, qui a souvent l'aspect fripé d'une membrane extensible.

C'est dans sa partie inférieure droite que s'ouvre la communication avec le rectum. Trois grandes cellules bordent cette ouverture. Le reste du rectum est formé par des cellules aplaties, dont la face interne est recouverte d'un plateau strié muni d'une ciliature vibratile. Il se termine vers l'avant par un anus contractile.

### β) Mécanismes de l'alimentation et de la digestion

Le battement rotatoire des anneaux ciliés des spirales crée un courant aspirant, qui attire dans le pharynx l'eau et les aliments concentrés par le filtre. Dans le pharynx un nouveau courant est établi par le battement des cils des arcs péricoronaux et de la bande ciliée ventrale. Ce courant entraîne les particules alimentaires dans l'œsophage. Poussées par les cils œsophagiens, qui occupent toute la lumière, se touchant même en se recourbant vers l'arrière, les aliments sont conduits dans l'estomac.

Le tube, formé par les cils coalescents du cardia, semble faire à la fois office de guide et de valvule pour les particules ingérées. Les aliments ne séjournent que quelques minutes dans l'estomac. C'est alors qu'intervient le curieux mécanisme du pylore (fig. 50) que nous vous avons signalé (1961).

Dans un premier temps (A et B), les flagelles de Pc explorent toute la cavité stomacale pendant une durée variable, généralement de 1 à 2 minutes dans les conditions d'observation au microscope.

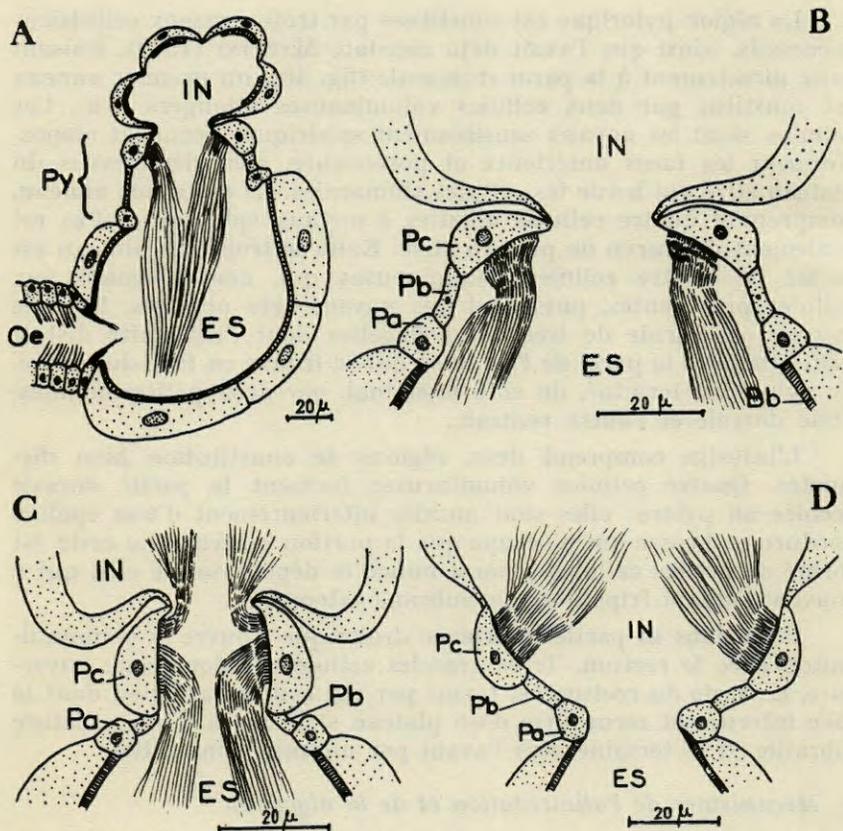


Fig. 50. — A, B, premier temps du mouvement des flagelles; C, début du retrait des flagelles vers l'intestin, et pivotement de PC; D, les flagelles sont entièrement dans l'intestin dilaté.  
Abréviations employées : Bb : bordure en brosse de l'estomac; Es : estomac; IN : intestin; Oe : œsophage; Pa, cellules du premier anneau pylorique; Pb : cellules du second anneau pylorique; Pc : cellules du troisième anneau pylorique; Py : ensemble du pylore.

Ils se rétractent ensuite, en commençant par ceux qui sont situés à la partie proximale de l'intestin (C), et passent dans la cavité intestinale, où ils s'épanouissent à nouveau (D). Après 1 à 2 minutes, les flagelles retournent dans l'estomac, et le même processus recommence.

Ce mouvement des flagelles est accompagné par un mouvement de tout le pylore qui constitue en quelque sorte une charnière entre l'estomac et l'intestin. Lorsque tous les flagelles sont dans l'estomac, les cellules Pc se trouvent dans le prolongement naturel de la paroi

stomacale. Avec le reflux des flagelles dans l'intestin, nous assistons à un pivotement de ces cellules qui finissent par faire partie de la cavité intestinale. L'étranglement entre les deux cavités digestives d'abord constitué par les cellules Pc, est ensuite formé par les cellules Pa, et l'intestin a considérablement augmenté de volume. Ce processus permet le transfert des aliments de l'estomac dans l'intestin.

En même temps que se produit le retour des flagelles dans l'estomac, la contraction de la paroi intestinale évacue le contenu de l'intestin dans le rectum, les deux petites cellules à l'arrière du pylore étant alors rapprochées l'une de l'autre et jouant le rôle de clapet en empêchant le retour de la nourriture dans l'estomac.

Dans le rectum, les aliments s'accumulent sous la forme d'un amas ovoïde qui y séjournera très longtemps, agité d'un mouvement rotatif par la ciliature de la paroi. Ce même amas, formant alors une grosse crotte, sera évacué par l'ouverture du « sphincter anal ».

Sur aucune portion du tube digestif nous n'avons trouvé de cellules à « mucus », comme cela existe chez les *Oikopleuridae* (SALENSKY, 1903; VERNIÈRES, 1933). Par contre, les sécrétions de la glande pharyngienne nous ont donné les réactions suivantes : forte coloration rouge violacée au réactif de Schiff, à condition de faire précéder la réaction d'une oxydation à l'acide périodique; la réaction étant négative sans oxydation préalable. Après acétylation, selon McMANUS et CASON modifiée par GABE et MARTOJA, la réaction à l'APS s'avère négative, alors qu'elle redevient positive après saponification. La méthode de MOWRY, au bleu Alcian à pH 2,7 donne une forte coloration bleue aux sécrétions. Celles-ci paraissent donc comprendre un mucopolysaccharide acide et remplissent probablement le même rôle d'agglomération des aliments et de protection du tube digestif que le « mucus » de différentes glandes de l'estomac et de l'intestin des *Oikopleuridae*.

La réaction positive à l'APS a été normalement constatée au niveau des plateaux striés de l'estomac, de l'intestin et du rectum, ainsi que sur les flagelles du pylore. Le rectum est le seul endroit qui soit le siège d'une activité phosphatasique alcaline histochemiquement décelable. La bordure en brosse, donne une forte réponse à la réaction de GOMORI et le contrôle, avec des coupes incubées dans un substrat dépourvu de glycérophosphates, nous montre que le noircissement est bien la preuve d'une forte activité de phosphatases alcalines (fig. 51).

Le séjour très court des aliments dans l'estomac et l'intestin, ainsi que leur entassement prolongé dans le rectum nous incitait déjà à penser que celui-ci devait être le siège de la plus grande partie de l'assimilation. La présence de l'activité phosphatasique alcaline

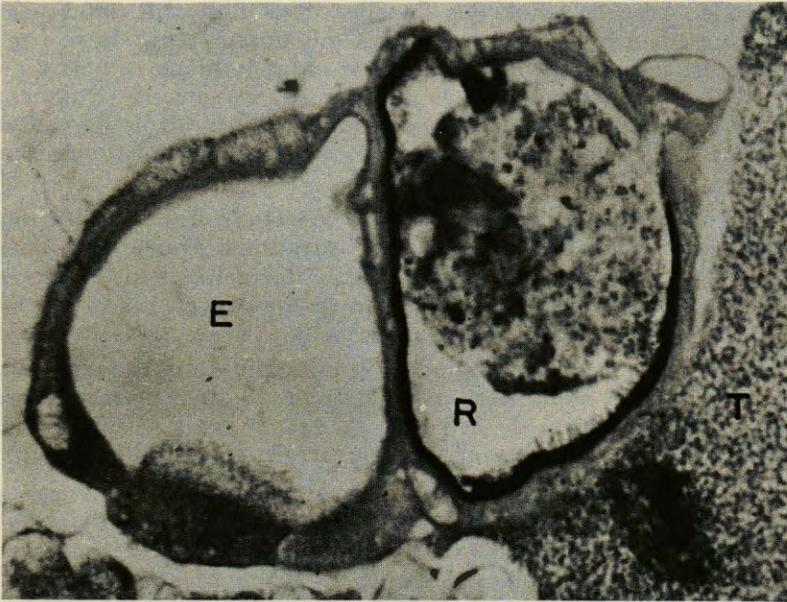


Fig. 51. — Mise en évidence d'une activité phosphatasique alcaline, dans la bordure en brosse du rectum de *F. pellucida*. E : estomac; R : rectum; T : testicule.

line dans cette partie du tube digestif vient à l'appui de notre présomption quand au niveau de l'absorption maximale chez *F. pellucida*.

### 3. NOURRITURE DES APPENDICULAIRES

L'analyse du contenu intestinal d'Appendiculaires, et en particulier d'*O. albicans*, nous a permis de reconnaître les éléments suivants :

- Placolithes de *Coccolithus leptosporus* et de *Pontosphaera huxleyi*;
- Rabdolithes de *Discosphaera tubulifer* et de *Rabdosphaera* sp.;
- Calyptolithes d'*Acanthoica*;
- Des squelettes de différents Silicoflagellés, parmi lesquels nous avons reconnu *Dictyocha fibula*;
- De nombreuses Diatomées appartenant le plus souvent aux genres *Striatella*, *Navicula*, *Thalassionema* et *Amphora*;
- Quelques Péridiniens en mauvais état, que nous n'avons pu déterminer, et différentes algues unicellulaires à pigments jaunes et verts.

Le tout amalgamé avec des débris indéterminables et de nombreuses bactéries.

Il est évident qu'une grande partie du matériel alimentaire, très certainement constitué par des Flagellés et des Ciliés nus, échappe à toute investigation.

La fontaine avec les deux inscriptions de la main  
droite de la page.  
Il est évident qu'une grande partie de matériel alimentaire  
est certainement constituée par des légumes et des fruits  
après à cette époque.

## CHAPITRE IV

### SEXUALITÉ

#### A. MORPHOLOGIE DES GONADES

Tous les Appendiculaires, sauf une espèce, *O. dioica*, sont hermaphrodites. Chaque individu possède ainsi à la fois testicule et ovaire, mais le nombre et la forme de ces gonades sont très variables dans les différents genres.

Alors que partout ailleurs l'ensemble des gonades se trouve à l'arrière du tube digestif, dans la cavité génitale, le genre *Tectillaria* est caractérisé par le report des deux ovaires dans la cavité pharyngienne au-dessus des spiracles.

Chez les *Oikopleuridae* chaque genre possède des gonades d'un type particulier; nous avons pu les observer, sauf pour le genre *Pelagopleura* que nous n'avons jamais capturé mature. Les structures suivantes ont été relevées (fig. 52) :

*Oikopleura* : un ovaire encastré en forme de « coin » entre les testicules;

*Folia* : même disposition, mais le sens du « coin » est inversé;

*Megalocercus* : le testicule est plus ou moins aplati, entouré par l'ovaire;

*Stegosoma* : un ovaire en boudin allongé entouré par deux testicules en bandes.

Chez les *Fritillariidae*, les gonades ont une variété de conformation encore plus grande car il existe ici une variation spécifique, en particulier dans le genre *Fritillaria* où l'on trouve entre autres :

- un ovaire sphérique à côté d'un testicule en forme d'Y : *F. pellucida*;
- un ovaire plus ou moins sphérique devant un testicule ovaire : *F. haplostoma*, *F. megachile*, *F. formica*, *F. tenella*;

- un ovaire en forme d'anneau précédant un testicule ovalaire allongé : *F. fagei*;
- un ovaire en chapelet entourant un testicule ovalaire : *F. aequatorialis*;
- un ovaire en boudin, en forme de fer à cheval, ouvert vers l'avant, avec deux amas ovariens à chaque sommet des branches du testicule : *F. gracilis*;
- deux ovaires en grappes devant deux testicules aplatis : *F. urticans*;
- deux ovaires en chapelet entourant deux testicules plus ou moins ovalaires : *F. charybdae*.

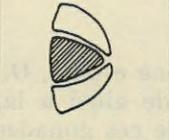
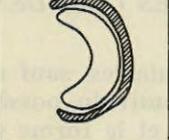
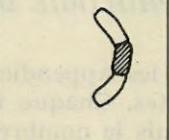
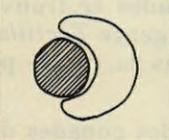
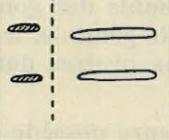
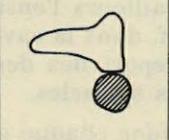
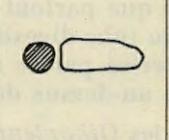
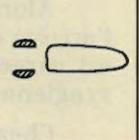
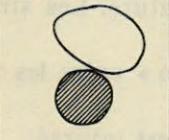
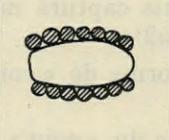
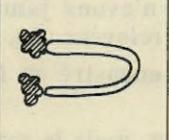
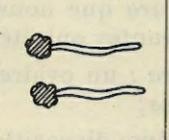
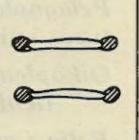
	OIKOPLEURA	FOLIA	MEGALOCERCUS	STEGOSOMA	PELAGOPLEURA
OIKOPLEURIDAE					
FRITILLARIIDAE	APPENDICULARIA	TECTILLARIA	FRITILLARIA		
					
KOWALEVSKIIDAE	KOWALEVSKIA				
					

Fig. 52. — Schéma des différentes dispositions des gonades chez les Appendiculaires (Coupes longitudinales frontales). Orientation : la bouche se trouve vers la gauche.

□ testicule,

■ ovaire.

Le cas de *Tectillaria* a été examiné plus haut. Chez le genre *Appendicularia*, il y a un ovaire sphérique entouré par la masse enveloppante du testicule.

Enfin, les *Kowalevskiidae* qui ne comptent qu'un seul genre, *Kowalevskia*, possèdent un testicule ovalaire à côté d'un ovaire arrondi.

## B. MORPHOLOGIE INTERNE DES GONADES

La structure interne de ces gonades est, par contre, beaucoup moins variée.

Le testicule a toujours la même organisation : mêlées aux cellules de la lignée germinale, on trouve quelques cellules à gros noyaux qui dégèrent à maturité. Ces cellules accessoires sont généralement interprétées comme étant des cellules nourricières.

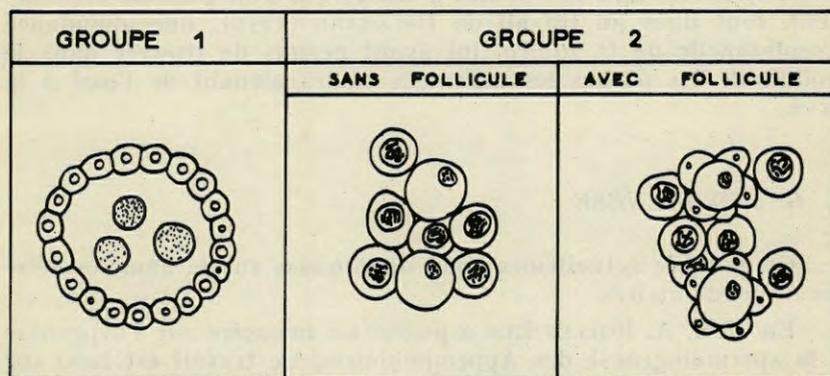


Fig. 53. — Les deux groupes de structure interne des ovaires.

Dans les ovaires, on peut distinguer deux types principaux de structure, le second avec deux sous-types (fig. 53).

1°) Les ovaires qui possèdent un syncytium central « nourricier » avec de très gros noyaux qui se désagrègent à maturité et des ovocytes formant une seule couche continue sur le pourtour : *F. pellucida*, *K. tenuis*, *A. sicula*, *F. tenella*.

2°) Les ovaires dans lesquels les cellules de la lignée germinale et les cellules accessoires sont intimement mêlées.

a) les ovocytes sont nus : *O. dioica*, *O. albicans*, *O. cophocerca* ;

b) les ovocytes sont recouverts par une couche folliculaire : *O. longicauda*, *Megalocercus*.

## C. EMISSION DES PRODUITS SEXUELS

On sait que les Appendiculaires sont protandriques. Les spermatozoïdes sont évacués normalement par un spermiducte bien visible chez certaines espèces (*O. albicans*). On rencontre cepen-

dant assez souvent des individus chez lesquels les spermatozoïdes ont envahi tous les sinus du corps et de la queue à la suite d'une rupture de la paroi génitale.

Après l'émission des gamètes mâles, les ovocytes occupent la cavité génitale et au bout d'un temps, qui doit être assez court étant donné le peu d'exemplaires que l'on rencontre dans cet état, ils sont évacués à l'extérieur par rupture de la paroi externe du corps. Cette déchirure entraîne la mort de l'Appendiculaire.

La fécondation doit être externe et le développement n'a jamais été suivi en élevage. Les seules données que l'on possède actuellement, sont dues au travail de DELSMANN (1910), une abondance exceptionnelle de *O. dioïca*, lui ayant permis de trouver dans le produit de ses pêches les différents stades menant de l'œuf à la larve.

#### D. GAMÉTOGENÈSE

On possède actuellement peu de données sur la gamétogenèse des Appendiculaires.

En 1884, A. BOLLES LEE a publié un mémoire sur l'ovogenèse et la spermatogenèse des Appendiculaires. Ce travail est basé sur l'étude de deux espèces, appartenant à deux genres différents : *Fritillaria furcata* (= *F. pellucida*) et *Oikopleura cophocerca* (= *O. albicans*). Le parallélisme établi par l'auteur entre les phénomènes observés chez les deux espèces, ne nous paraît pas justifiable étant donné le processus de développement tout à fait différent que nous avons constaté dans les gonades de ces deux espèces. Il en résulte que les observations de BOLLES LEE doivent s'appliquer uniquement à *F. pellucida*, avec beaucoup de réserves toutefois, puisqu'il affirme que les spermatozoïdes proviennent d'un matériel purement plasmatique.

SALENSKY (1903) a étudié, au point de vue purement morphologique le développement des gonades de *F. pellucida*, *F. borealis* et *O. vanhoeffeni*.

Enfin, en 1908, IHLE a décrit les gonades de *Megalocercus huxleyi*.

Tout ce qu'on trouve à ce sujet dans les ouvrages généraux traitant des Appendiculaires provient de ces trois auteurs.

#### *Gamétogenèse chez O. albicans* (fig. 54)

Une abondance exceptionnelle de *O. albicans* durant le mois d'avril 1960 nous a permis d'entreprendre l'étude de la gaméto-

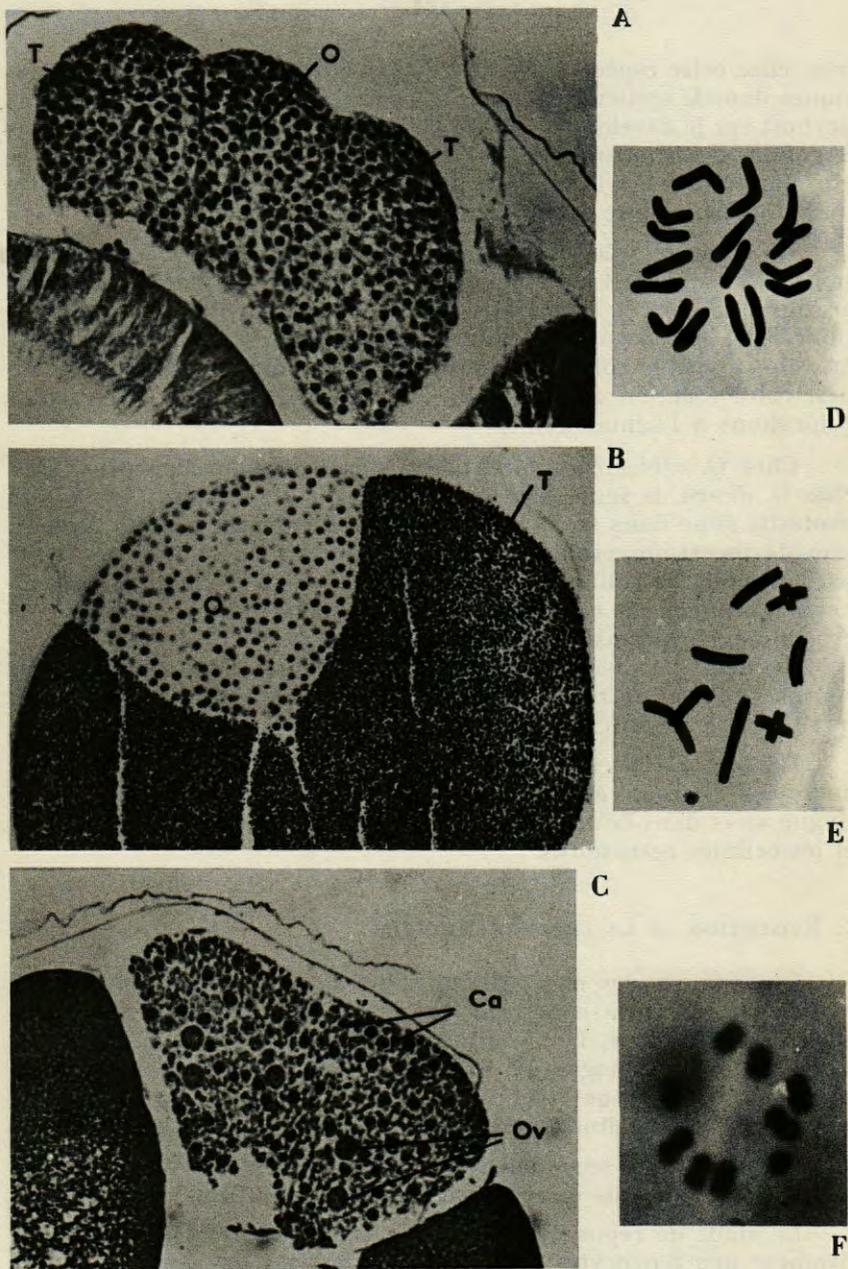


Fig. 54. — Ovogenèse chez *O. albicans*. A, gonades chez un individu jeune. Champy, Feulgen vert Lumière;  $\times 133$ . B, gonades chez un individu plus âgé. Feulgène vert Lumière après Carnoy;  $\times 133$ . C, gonades chez un individu mature. On distingue les deux catégories de cellules dans l'ovaire. Carnoy, Feulgen vert Lumière;  $\times 133$ . D, plaque métaphasique d'une Oogonie I; Schéma. E, diacynèse Ovocyte I, chiasmotypie; Schéma. F, fin de la prophase de la première division de maturation. Tétrades;  $\times 4000$ .

nèse chez cette espèce. Par suite de la petitesse des figures chromatiques dans le testicule, nous nous sommes bornés aux observations portant sur le développement de l'ovaire. Nous nous sommes limités à l'étude de la structure de la gonade, ainsi qu'aux mécanismes chromosomiques, à l'exclusion d'autres considérations sur la nature du cytoplasme et de ses inclusions.

Le matériel a été étudié, soit sur coupes après différentes fixations courantes, soit sur écrasement précédé d'une fixation à l'acide acétique à 30 % et suivi d'une fixation à l'AFA. Pour les préparations écrasées, nous avons utilisé constamment la réaction de FEULGEN avec ou sans coloration de fond au vert lumière. Pour les coupes, cette réaction a également été utilisée, ainsi que différentes colorations à l'hématoxyline.

Chez *O. albicans*, comme chez tous les Appendiculaires, sauf chez *O. dioica*, la seule espèce dioïque, les gonades sont issues d'un ovotestis situé dans la cavité génitale à l'arrière du tractus digestif. L'ovotestis est observable chez les sujets très jeunes. Il est constitué par un amas de cellules peu différenciées dont les noyaux volumineux possèdent un réseau de chromatine très ténu comportant de gros amas de granules fortement FEULGEN positif. Au cours du développement cet ovotestis se scinde pour donner un ovaire inclus comme un coin entre les masses des deux testicules; mais il n'est pas possible de différencier histologiquement ces deux gonades.

La maturation s'accroissant, l'ovaire se développe, s'étendant dorso-ventralement et s'insinue entre l'estomac et l'intestin. On distingue alors dans l'ovaire, deux catégories de cellules : les ovogonies et les cellules accessoires.

## 1. ÉVOLUTION DE LA LIGNÉE GERMINALE

Les noyaux des ovogonies primaires sont volumineux et leur réseau chromatique comporte des granules fortement colorables. Durant la prophase, les chromosomes apparaissent sous forme de filaments assez allongés. La plaque métaphasique nous montre 16 chromosomes et nous n'avons pu, sur les préparations examinées, constater avec certitude la présence d'hétérochromosome.

Les ovogonies secondaires ne se distinguent guère que sur la plaque métaphasique dont les chromosomes sont plus trapus.

Le stade de repos doit être assez court, car on rencontre relativement peu d'ovocytes à ce stade. Le volume du noyau est alors environ la moitié de celui des ovogonies, il est d'un aspect un peu plus dense. Il augmente ensuite légèrement et la chromatine prend l'aspect caractéristique du stade leptotène, en longs filaments for-

mant nne anse. Il est possible d'observer une centrotaxie peu après le début de l'épaississement des anses qui conduit au stade synapsis. Le nombre des anses est difficilement contrôlable du fait de leur enchevêtrement.

Les anses diplotènes vont s'épaissir et se raccourcir avec cli-vage des constituants sur une partie de leur trajet, donnant les images classiques de chiasmotypie. Ces éléments, encore assez allongés, sont finement dentelés. On en compte le plus souvent 8, mais chez certains individus on peut en trouver un ou deux petits supplémentaires, d'apparence punctiforme, et qui semblent représenter des hétérochromosomes.

On assiste ensuite à un épaississement et un raccourcissement des prétrades qui finissent par constituer 8 blocs (ou 8 plus un ou deux) assez compacts où il devient difficile de distinguer les filaments d'union.

Parallèlement, les dimensions de l'ovocyte se sont accrues jusqu'à environ 25  $\mu$ . Le noyau a quitté sa position plus ou moins centrale pour former un disque germinatif aplati à la surface de l'ovocyte. C'est sous cette forme que doit être expulsé l'ovocyte car nous n'avons jamais rencontré de stade ultérieur.

## 2. ÉVOLUTION DES CELLULES ACCESSOIRES

Ce sont des cellules qui, au stade ovogonies possèdent à peu près les mêmes dimensions que celles-ci. Leur noyau volumineux, est caractérisé par une chromatine beaucoup plus condensée, fortement colorable. Leur évolution se traduit par un lent accroissement de taille, tant du noyau que du cytoplasme. Lorsque les ovocytes atteignent la diacinèse, on observe dans ces cellules des aspects de dégénérescence avec condensation bien caractéristique de la chromatine en motte. Il semble que ces cellules accessoires puissent être interprétées comme étant des cellules nourricières.

Il est possible d'obtenir une coupe plus fine que celle obtenue par le procédé ordinaire en utilisant un papier plus fin et en opérant dans des conditions plus favorables.

Les autres éprouvettes ont été examinées et se sont trouvées satisfaisantes. Les coupes obtenues sur une partie de leur surface sont de qualité supérieure à celles obtenues sur les autres parties. On en compte le plus souvent 10 à 12 coupes par éprouvette. On peut en trouver un ou deux autres dans certaines éprouvettes et qui seraient également satisfaisantes.

On a constaté que le processus de coupe est plus rapide et plus sûr que celui obtenu par le procédé ordinaire. Les éprouvettes obtenues sont plus compactes et il devient difficile de distinguer les fibres.

En résumé, les dimensions de l'éprouvette se sont trouvées satisfaisantes. Le papier a permis de réaliser une coupe plus fine que celle obtenue par le procédé ordinaire. On compte le plus souvent 10 à 12 coupes par éprouvette. On peut en trouver un ou deux autres dans certaines éprouvettes et qui seraient également satisfaisantes.

### 3. Description des coupes obtenues.

Les coupes obtenues ont une structure plus fine que celle obtenue par le procédé ordinaire. Elles sont plus compactes et il devient difficile de distinguer les fibres. On compte le plus souvent 10 à 12 coupes par éprouvette. On peut en trouver un ou deux autres dans certaines éprouvettes et qui seraient également satisfaisantes.

## CHAPITRE V

### PARASITES DES APPENDICULAIRES

L'examen de milliers d'exemplaires d'Appendiculaires nous a permis de reconnaître un certain nombre de leurs parasites déjà décrits, ainsi que d'en signaler deux autres, dont l'un au moins est nouveau. Pour ce dernier nous avons pu suivre une partie de son évolution et le classer parmi les Périidiens.

#### A. ECTOPARASITES

Sur la queue de *O. dioica* nous avons rencontré, parfois en nombre important, *Oodinium poucheti* Lemmermann (1899) = *Gymnodinium pulvisculus* Pouchet (1883). Avec *Apodinium chattoni* Cachon (thèse à l'impression) que nous avons observé une seule fois sur la queue de *O. fusiformis* (fig. 55, A) ce sont les seuls parasites externes que nous ayons reconnu sur des individus de la famille des *Oikopleuridae*.

Par contre chez les *Fritillartidae* nous avons rencontré plusieurs genres différents de parasites.

*Oodinium fritillariae* Chatton (1912) a été trouvé assez fréquemment, fixé sur la cuticule à la hauteur de l'estomac de *F. pellucida*. On sait que chez ce parasite le corps, sensiblement sphérique, est fixé sur l'hôte par un court pédoncule. Celui-ci se termine chez les sujets jeunes par des rhizoïdes et chez les plus âgés par un disque adhésif. C'est ce stade qui est représenté en coupe sur la photographie de la figure 55, B. *Parapodinium stylipes* Chatton a été observé sur quelques exemplaires de *F. formica*, fixé au niveau de la cavité pharyngienne.

Nous avons rencontré également *Apodinium mytecoides* Chatton (1912), chez *F. pellucida*, toujours à des stades jeunes, fixés un peu en arrière des spiracles, au niveau de la glande branchiale.

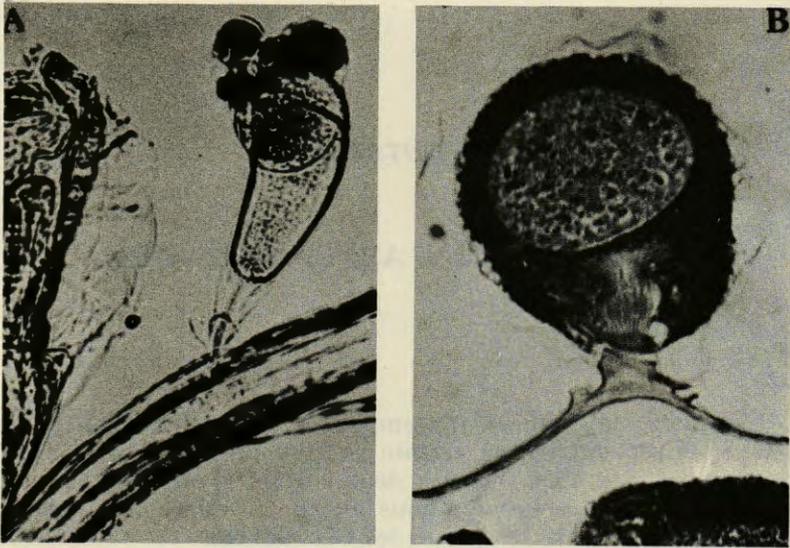


Fig. 55. — A, *Apodinium chattoni* en sporogénèse; B, coupe d'un *Oodinium fritillariae*.  $\times 400$ .

Chez deux espèces de Fritillaires, *F. pellucida* et *F. formica*, nous avons observé *Neresheimeria catenata*, parasite énigmatique pour lequel NERESHEIMER a créé en 1904 le groupe des *Blastuloidea*. Sa position systématique qui était incertaine, vient d'être éclaircie par J. CACHON, c'est un Péridinien (fig. 56, B).

Signalons enfin un parasite énigmatique que nous avons observé une seule fois, sur du matériel fixé, ce qui ne nous a pas permis de tenter d'en suivre l'évolution. Cet organisme se trouvait dans la cavité oïkoplastique de *F. pellucida*, fixé aux oïkoplastes par des rhizoïdes. Il est possible que sa forme en chaîne le rapproche du genre *Haplozoon* créé par DOGIEL en 1906 et dont J. CACHON a dernièrement décrit une nouvelle espèce, *H. inerme* parasite d'*Appendicularia sicula*.

## B. ENDOPARASITES

En examinant des coupes d'*O. albicans*, nous avons trouvé, assez rarement, des grégaires dans l'épithélium de l'intestin et du rectum. Il semble que ce soit une grégarine appartenant aux Dicystidées avec un développement du type *Stenophora* (fig. 56, A).

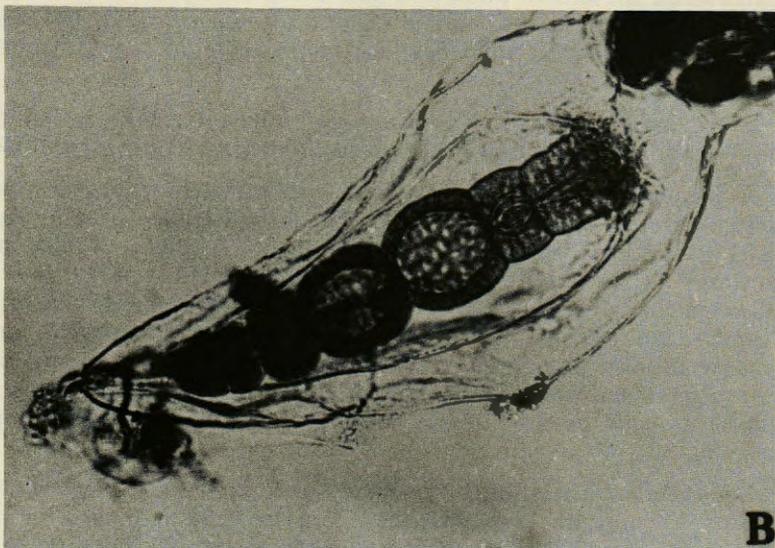


Fig. 56. — A, Grégarine dans la paroi intestinale de *O. albicans*.  $\times 450$ .  
B, *Neresheimeria catenata* dans la cavité génitale de *F. formica*.

Notre attention fut attirée, en mars 1961, par la présence dans les pêches planctoniques de surface, d'*O. albicans*, dont la cavité génitale d'aspect mature était occupée par un grand nombre de petites sphères de couleur jaune orange.

L'examen au microscope montra que ces sphères, d'un diamètre d'une quarantaine de  $\mu$  avaient la structure suivante : un noyau central, ou subcentral, de 25  $\mu$  environ avec un gros nucléole, est entouré par un cytoplasme contenant de nombreuses gouttelettes dont les plus grosses atteignent 4  $\mu$ . Parfois il y a également une vacuole d'assez grande dimension. Gouttelettes et vacuole sont colorés en jaune orange.

Ces gouttelettes ont montré leur caractère lipidique au Noir Soudan B.

Chez les sujets dont la cavité génitale n'est pas très pleine, on trouve les organismes décrits plus haut, ainsi que des stades de division de 2 à 8  $\mu$ . Ces divisions se produisent toujours avec une cariocinèse qui précède la plasmotomie et même cette dernière peut ne se produire qu'au stade 8. Nous n'avons jamais observé de stades plus avancés sans séparation des cellules filles. Les divisions s'opèrent de deux façons, le stade 4 étant constitué soit par quatre cellules dans un même plan, soit par trois surmontées de la quatrième. Il en est de même pour le stade 8 où l'on retrouve soit deux niveaux de 4 cellules alternées, soit deux niveaux de trois plus deux de 2.

Nous avons suivi sur écrasement, après fixation à l'alcool formol-acétique et réaction de Feulgen, le processus de ces mitoses.

A l'aspect granuleux du noyau se substitue une organisation de longs chromosomes flexueux, spiralés et dédoublés. Il se produit ensuite l'individualisation très apparente de 7 paires de chromosomes qui s'épaississent et subissent un raccourcissement important. La mitose possède des caractères qui la rapprocheraient du type syndinien. Les noyaux fils se reconstituent avant un nouveau processus de mitose. Signalons que les divisions suivantes ne sont pas absolument synchrones et qu'une cellule peut être au stade de métaphase ou de pré-métaphase, alors que l'autre est déjà à l'anaphase (fig. 57).

Les cellules issues de ces divisions ont un diamètre légèrement inférieur à celui de la cellule-mère, environ 25 à 30  $\mu$  avec un noyau ayant moins de 20  $\mu$ . Mises en élevage dans de l'eau de mer, ces cellules se sont rapidement décomposées, alors qu'en chambre froide avec de l'eau de mer contenant de la Sulphadiazine (M/1 000), ces cellules ou bout d'un temps variant de 2 à 12 heures, montrent deux flagelles inégaux et se mettent en mouvement. Survient bien-

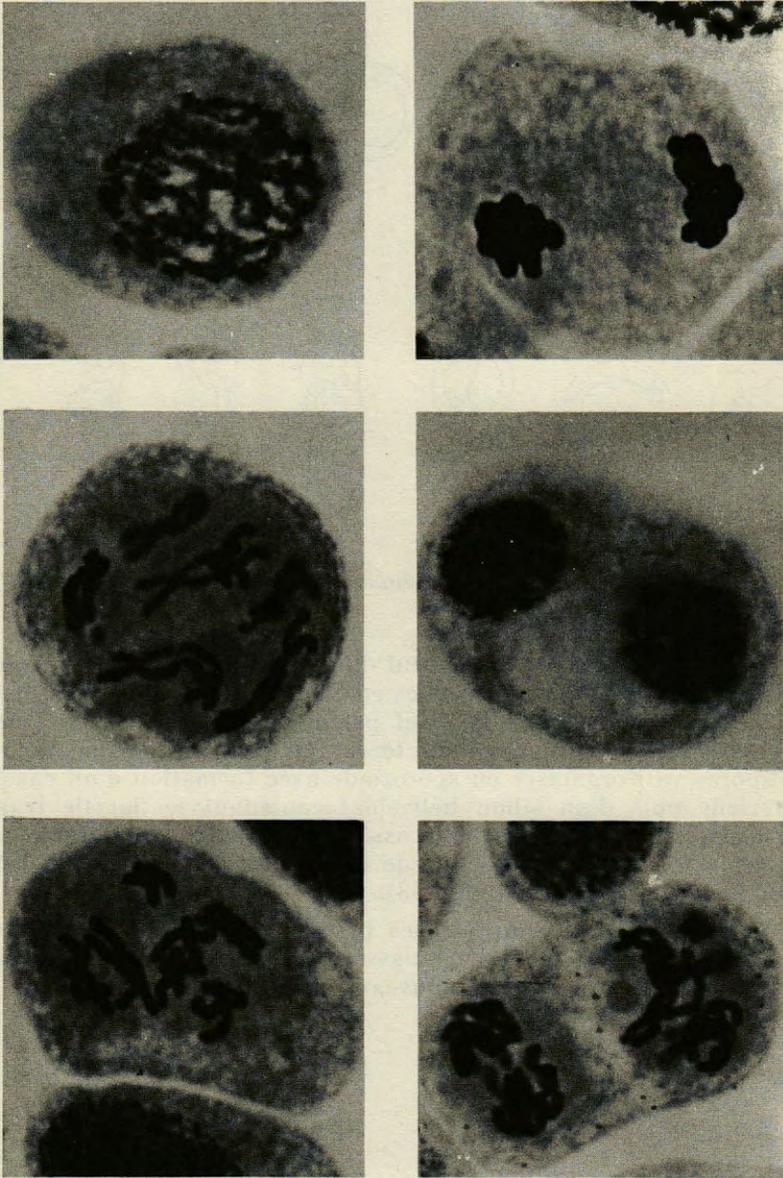


Fig. 57. — Mitoses de presporogénèse du péridinien parasite de la cavité génitale de *O. albicans*.  $\times 1200$ .

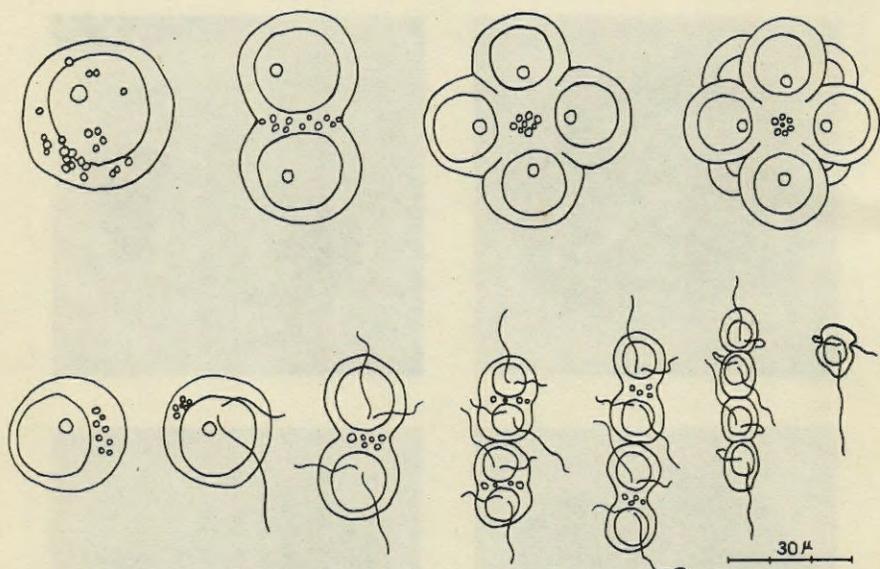


Fig. 58. — Sporogénèse du péridinien parasite de la cavité génitale de *O. albicans*.

tôt une division, suivie rapidement d'une autre, si bien qu'on trouve fréquemment 4 individus flagellés en chaîne. Une troisième division donne 8 préspores que l'on peut parfois trouver en chaîne, mais qui se séparent la plupart du temps en paires. Chacune de ces préspores va s'organiser en sporozoïde avec formation d'un casque antérieur puis d'un sillon hélicoïdal contenant le flagelle transversal. Le casque contient une assez grosse vacuole colorable par les colorants vitaux, tandis que de nombreuses petites sont visibles dans la partie postérieure (fig. 58).

Nous ne connaissons pas les premiers stades de l'infestation ce qui ne nous permet pas de classer ce Peridinium dans un genre connu ou de créer un genre nouveau.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous avons effectué deux années de pêches horizontales en surface et deux années de pêches verticales à deux points différents : l'un dans la Baie de Villefranche que nous avons exploité jusqu'à 75 mètres et l'autre, plus au large où nous avons pratiqué des prélèvements jusqu'à 500 mètres.

Ces deux points correspondent à deux stations hydrologiques où depuis quelques années la Station zoologique et différents chercheurs ont effectués des prélèvements réguliers. De ce fait, l'hydrologie de la région commence à être assez bien connue dans les grandes lignes, nous y avons d'ailleurs apporté notre contribution.

En ce qui concerne l'écologie des Appendiculaires nous pouvons faire tout d'abord quelques constatations générales :

1°) Les Appendiculaires sont plus abondants à proximité de la côte qu'en mer ouverte.

2°) 82 % du total des individus récoltés entre 0 et 500 mètres, sont issus du matériel provenant de la couche 0 à 75 mètres.

3°) Les variations nyctémérales des Appendiculaires sont de faible amplitude, elles n'atteignent pratiquement pas 10 mètres.

4°) Les trois familles ont des comportements très différents.

A. *Fritillariidae*. Il y a discontinuité dans la présence des Fritillaires en surface et continuité dans la tranche d'eau verticale. Le pourcentage maximum de cette famille par rapport au nombre total des Appendiculaires, ainsi que sa représentation numérique maximale est situé en hiver.

B. *Oikopleuridae*. Ils ne sont jamais absents d'aucune pêche. En surface ils représentent pratiquement toute la population des Appendiculaires depuis le mois de mai jusqu'au mois d'août. Dans la tranche d'eau entre 0 et 75 mètres la période la moins propice, tant en valeur absolue qu'en pourcentage, va de décembre à février.

C. *Kowalevskiidae*. On les rencontre seulement durant la période qui va de mai à octobre. Contrairement aux deux

familles précédentes, ils sont plus abondants au large que dans la baie.

Nous avons ensuite étudié d'une façon plus approfondie le comportement des six espèces principales des eaux de Villefranche, ce qui nous a amené aux conclusions suivantes :

- O. longicauda*. C'est l'espèce la plus commune durant l'été, alors que les eaux sont chaudes et possèdent une forte salinité. Elle est particulièrement peu abondante lorsque la température descend au-dessous de 15°. Le secteur côtier est un peu plus riche que la mer ouverte.
- O. dioica*. C'est une espèce à caractère côtier très fortement marqué. Son abondance est fonction de l'arrivée des eaux chaudes à forte salinité, mais une température plus basse, également à forte salinité semble aussi lui convenir, à un degré moindre cependant.
- F. pellucida*. Cette Fritillaire, qui ne présente pas un caractère côtier bien marqué, est une espèce d'eau froide; les variations de salinité ont peu d'influence sur son abondance. Cependant son étagement dans la masse d'eau dépend plus de la luminosité que de la température.
- O. fusiformis*. Le caractère côtier semble exister chez cette espèce mais d'une façon peu marquée. Son apparition coïncide avec le début du réchauffement des eaux au printemps et sa disparition avec l'abaissement de la température au-dessous de 15°.
- F. borealis*. Caractère côtier également peu accusé. Cette espèce a une représentation maximale dans les eaux automnales qui possèdent une température et une salinité moyennes. Elle est présente pendant presque toute l'année, sauf quelquefois à l'époque de ses minima qui se situent à la fin de l'hiver et au début du printemps.
- O. cophocerca*. Contrairement aux autres Oïkopleurides, cette espèce ne semble pas apprécier les fortes températures. Nous l'avons rencontrée très rarement dans les eaux à plus de 20° et ses maxima ont été enregistrés entre 17° et 14°.

Nos observations ont permis de constater l'existence, en surface et dans la couche de 0 à 25 mètres, d'un cycle d'abondance relative maximale des principales espèces. Ce qui nous montre, d'une manière synthétique, que les maxima des différentes espèces sont fonction de conditions saisonnières bien établies.

Enfin, une revue du comportement des 26 autres espèces d'Appendiculaires étudiées, nous a donné une bonne représentation

de la vie de l'ensemble du groupe. C'est ainsi que l'existence d'espèces très nettement limitées soit dans le temps, soit le long des côtes ou en mer ouverte, soit enfin à certaines profondeurs, a été mise en évidence.

L'étude biométrique de quelques espèces nous a permis de constater qu'il y a une allométrie faible dans le rapport des croisances du tronc et de la queue. Chez les espèces hermaphrodites il en est de même en ce qui concerne le rapport tronc-cavité génitale.

Chez *P. pellucida*, où il a été possible de mesurer séparément les gonades, nous avons obtenu au cours de l'étude de leur croissance relative, des discontinuités bien marquées dans les droites représentatives. Cela traduit l'existence de stades bien définis dans leur développement.

Nous avons pu montrer, pour deux espèces, qu'il existe plusieurs générations par an et que la température influe d'une façon très nette sur l'acquisition plus ou moins rapide de la maturité sexuelle, par conséquent sur la taille des individus matures.

En nous fondant sur les travaux de LOHMANN, nous avons précisé avec coupes histologiques à l'appui, la nature et le mécanisme de la sécrétion, ainsi que la fonction de la logette et de ses filtres.

Nous avons ensuite étudié l'anatomie et l'histologie des différents segments du tube digestif, chez *Oikopleura albicans* et *Fritillaria pellucida*. Des observations sur le vivant et l'emploi de réactions histochimiques nous ont permis de nous faire une idée assez précise des mécanismes physiques et chimiques de la digestion.

En ce qui concerne la sexualité, nous avons montré d'abord que si la morphologie externe des gonades était très variée, la morphologie interne pouvait se ramener à un seul type pour les testicules et à deux pour les ovaires.

L'étude de l'ovogenèse de *O. albicans* nous a permis de suivre l'évolution des cellules germinales et des cellules accessoires.

Enfin, nous avons pu reconnaître la plupart des parasites déjà signalés chez les Appendiculaires et suivre la sporogenèse chez un autre qui était encore inconnu.

La plupart des travaux sur les Appendiculaires dans lesquels on trouve des résultats écologiques, ont été effectués sur un matériel provenant d'une expédition. Il s'en suit que les résultats ont généralement plutôt la valeur d'hypothèses que de conclusions.

Notre travail, dans une zone relativement restreinte, présente par contre le très gros avantage de la continuité et de la régularité. Les variations observées ayant d'autre part été retrouvées, avec le

même aspect, plusieurs années de suite, nous avons pu formuler un certain nombre de conclusions, valables au moins pour la région considérée.

Ainsi, pour la première fois, nous avons décrit d'une façon détaillée le comportement des Appendiculaires en apportant, en même temps, des données écologiques et des données biologiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD, M., 1954. — Capture de *Megalocercus abyssorum* Chun (*Oikopleuridae*) dans la baie d'Alger. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 45 : 334-347, juillet-décembre.
- BERNARD, M., 1958. — Systématique et distribution saisonnière des Tuniciers pélagiques d'Alger. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 14 : 211-231.
- BOUGIS, P. et CARRÉ, C., 1958. — Conditions hydrologiques devant Villefranche en 1957 et 1958. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 16 : 392-408.
- BOUGIS, P. et FENAUX, R., 1961. — Conditions hydrologiques à Villefranche/Mer pendant les années 1959 et 1960. *Cahiers Océanogr.*, 13<sup>e</sup> année, 9 : 627-635.
- BJORNBERG, T.K.S. et FORNERIS, L., 1955. — Resultados científicos do cruzeiro do « Baependi » e do « Vega » à ilha de Trindade. *Copelata. I. — Univ. de Sao Paulo, Contrib. Avuls do Inst. oceanogr., oceanogr. biol.*, 1, 68 p., 17 pl. h.t.
- BJORNBERG, T.K.S. et FORNERIS, L., 1956. — On the uneven distribution of the Copelata of the Fernando de Noronha area. *Bol. Inst. oceanogr. Sao Paulo*, 7 (1-2) : 105-111.
- BJORNBERG, T.K.S. et FORNERIS, L., 1956. — On the uneven distribution of the Copelata of the Alcatrazes area. *Bol. Inst. oceanogr. Sao Paulo*, 7 (1-2) : 113-115.
- BRIEN, P., 1958. — Embranchement des Tuniciers. V. Les Appendiculaires. in GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, 11 : 867-894.
- BRONN'S, H.G. et SEELIGER, O., 1893-1911. — Tunicata : Die Appendicularien, Copelata. in *Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs*, 3, sup. : 84-154.
- BUCKMANN, 1923. — Beitrag zur Kenntnis der Appendicularien (*auszug aus der Doktorarbeit*). *Leib. Ang. Hoffm.*, 1-10.
- CACHON, J., 1961. — Contribution à l'étude des Périдиниens parasites. Cytologie. Cycles évolutifs. *Thèse à l'impression*.
- CHAMISSO, A. Von et EYSENHART, C.W., 1821. — De animalibus quisbusdam e classe vermium linneana, in circumnavigatione terreae, auspicante comite N. Romanzoff, duce Ottone de Kotzebue, annis 1815-1818, peracta, observatio. *Facculus secundus, reliquias vermes contineus. Nova. Acta. Acad. Leop. Carol.* 10 (2) : 543-574.
- CHATTON, E., 1920. — Les Périдиниens parasites. Morphologie, reproduction, éthologie. *Arch. Zool. exp. gén.*, 59 : 1-475.

- CHATTON, E., 1952. — Classe des Dinoflagellés ou Péridiniens. in GRASSE, *Traité de Zoologie*, 1 (1) : 309-390.
- CHUN, C., 1888. — Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. *Bibl. Zool.*, 1 (66) : 40-42.
- DEEVEY, C.B., 1960. — The zooplankton of the surface waters of the Delaware Bay region. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 17 : 5-53.
- DELAGE, Y. et HÉROUARD, E., 1898. — Les Appendiculaires. *Tr. Zoo. concr.*, 8 : 115-174.
- DELSMANN, H.C., 1910. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Oikopleura dioica*. *Verhandl. Ryksinst. Onderzoek der Zee*, 3 (2) : 1-24.
- DELSMANN, H.C., 1912. — Weitere Beobachtungen über der Entwicklung von *Oikopleura dioica*. *Tydschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging Leiden*, 2 (12) : 197-215.
- DOLGOPOLSKAIA, M.A., 1940. — Das zooplankton des schwarzen Meeres in der nahe von Karadag. *Trav. Sta. Biol. Karadagh*, 6 : 57-111.
- ESSENBERG, C.E., 1922. — Seasonal distribution of the Appendicularians in the region of San Diego (California). *Ecology*, 3 : 55-64.
- ESSENBERG, C.E., 1924. — The incomplete digestive tract of *Appendicularia sicula*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 14 : 263-265.
- ESSENBERG, C.E., 1926. — Copelata from the San Diego region and observations on gradual desintegration and death of Copelata. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 28 (22) : 399-521, (23) : 523-525.
- FENAU, R., 1959. — Observations écologiques sur les Appendiculaires du plancton de surface dans la baie de Villefranche/Mer. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 1141, 25 p.
- FENAU, R., 1959. — Considération sur la valeur spécifique de *Megalocercus atlanticus* Lohm 1914. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 1161, 6 p.
- FENAU, R., 1960. — Sur quelques Appendiculaires d'Israël. *Bull. Sea Fish. Research Stat. Haïfa*, 29 : 3-7.
- FENAU, R., 1960. — Un Appendiculaire nouveau : *Appendicularia tre-gouboffi* n. sp. récolté dans le plancton de Villefranche-sur-Mer. *Bull. Soc. Zool. France*, 85 (1) : 120-122.
- FENAU, R., 1961. — *Fritillaria fagei* n. sp. Un Appendiculaire nouveau découvert dans le plancton de Villefranche/Mer. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 16 (2) : 147-148.
- FENAU, R., 1961. — Rôle du pylore chez *Fritillaria pellucida* (Appendiculaire). *C.R. Acad. Sci.*, 252 : 2936-2938.
- FENAU, R., 1961. — Existence d'un ordre cyclique d'abondance relative maximale chez les Appendiculaires de surface (Tuniciers pélagiques). *C.R. Acad. Sci.*, 253 : 2271-2273.
- FOL, H., 1872. — Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine. *Mém. Soc. Phys. Genève*, 21 (2) : 445-499.
- FOL, H., 1874. — Note sur un nouveau genre d'Appendiculaires. *Arch. Zool. exp. gén., Notes et Revue*, 59-103, 1 pl.

- FURNESTIN, M.L., 1957. — Chaetognathes et Zooplancton du secteur atlantique marocain. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 21 (1 et 2), 356 p.
- FURNESTIN, M.L., 1960. — Zooplancton du golfe du lion et de la côte orientale corse. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 24 (2) : 153-252.
- FURNESTIN, J. et ALAIN, Ch., 1962. — Hydrologie de la Méditerranée occidentale au nord du 42° parallèle en automne 1958 (Campagne du navire « Président Théodore-Tissier » du 27 septembre au 18 octobre 1958). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 26 (2) : 133-161.
- GOSTAN, J., 1961. — Contribution à l'étude hydrologique de la mer Ligure. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 1204 : 46 p.
- GOSTAN, J., 1962. — Observations hydrologiques en mer Ligure pendant l'hiver 1961. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 1250 : 19 p., 5 pl.
- HALIM, Y., 1958. — Observations sur l'hydrologie de la baie et du canyon de Villefranche/Mer. *Vie et Milieu*, 9 : 278-292.
- HALIM, Y., 1960. — Etude quantitative et qualitative du cycle écologique des Dinoflagellés dans les eaux de Villefranche/Mer. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 38 (2) : 123-232, 4 pl. h.-t.
- HARANT, H. et VERNIÈRES, P., 1938. — Appendiculaires et Thalliécés. *Faune de France*, 33 (2) : 59 p.
- IHLE, J.E.W., 1908. — Die Appendicularien der Siboga-Expedition. *Siboga Exp.*, 56 : 98-111.
- KLAATSCH, H., 1895. — Über Kernveränderungen in Ectoderm der Appendicularien bei Gehäusebildung. *Morph. Jahrb.*, 23.
- KORNER, W.F., 1952. — Untersuchungen über die Gehäusebildung bei Appendicularien, *Oikopleura dioica* Fol. Z. *Morph. Okol. Tiere*, 41 : 1-53.
- KRUGER, P., 1912. — Über einige Appendicularien und Pyrosomen des Mittelmeers (Monaco). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 223, 6 p.
- LEE BOLLES, A., 1884. — Recherches sur l'ovogenèse et la spermatogenèse chez les Appendiculaires. *Rec. Zool. Suisse*, 1 : 645-663.
- LOHMANN, H., 1896. — Die Appendicularien der Plankton-Expedition. *Ergebn. Atlant. Planktonexped.*, 2 (EC) : 1-148.
- LOHMANN, H., 1899. — Untersuchungen über den Auftrieb der Strasse von Messina mit besonderer Berücksichtigung der Appendicularien und Challengerien. *S.B. Preuss. Akad. Wiss.*, 398-399.
- LOHMANN, H., 1899. — Das Gehäuse der Appendicularien sein Bau, sein Funktion und seine Entstehung. *Schr. naturw. Ver. Schl-Holst*, 11 : 347-405.
- LOHMANN, H., 1900. — Die Appendicularien. *Fauna Arctica Iena*, G. Fischer.
- LOHMANN, H., 1909. — Die strömungen in der Strasse von Messina und die Verteilung des Plankton in derselben. *Int. Rev. d. ges. Hydrol. Biol. Hydrographie*, 2 : 505-556.

- LOHMANN, H., 1909. — Die gehäuse und gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer, *Verhand. Deutsch. Zool. Gesselsch.*, 19 : 220-239.
- LOHMANN, H., 1911. — Die Appendicularien. *Nachtrag in Nordisches Plankton*, 13 : 23-29.
- LOHMANN, H., 1914. — Die Appendiculariengattung *Megalocercus* zugleich ein Beitrag zu den biologischen Ergebnissen der Ausfahrt der « Deutschland ». *Mit. aus d. Naturhist. (Zool.) Mus. in Hambourg*, 31 : 351-366.
- LOHMANN, H. et BUCKMANN, 1926. — Die Appendicularien der Deutschen Südpolar-Expedition. *Dtsch. Süpol. Exp.*, 18 : 63-231.
- LOHMANN, H., 1931. — Die Appendicularien der Deutschen Expedition. *Tiefsee*, 21 : 1-158.
- LOHMANN, H., 1933-1934. — Tunicata - Appendicularia. *In Hand. d. Zool. W. KUKENTHAL et T. KRUMBACH*, 5 : 1-202.
- MARTINI, E., 1909. — Studien über die Konstanz histologischer Elements. 1. *O. longicauda*. *Zeitsch. Wiss. Zool.*, 92 : 563-626. 2. *F. pellucida*. *Ibid.*, 94 : 81-170.
- MERTENS, Ch., 1830. — Beschreibung der Oikopleura, einer neuer Molluskengattung. *Mein. Acad. Imp. Sci. St Pétersbourg*, 6 (1-2) : 205-220.
- MOORE, H.B. et CORWIN, E.G., 1956. — The effects of temperature, illumination and pressure on the vertical distribution of zooplankton. *Bull. Mar. Sc. Gulf and Carribbean*, 6 : 273-287.
- MOORE, H.B. et O'BERRY, D.L., 1957. — Plancton of Florida Current. IV. Factors influencing the vertical distribution of some common Copepods. *Bull. Mar. Sc. Gulf and Carribbean*, 7 (4) : 297-315.
- NEGREA, St., NEGREA, A. et ELIAN, L., 1959. — Observations sur la répartition du zooplancton sur le profil est-Constantza. Univ. « Al. I. Cuza » Iasi, *Trav. Sess. Sci. Stat. Zool. Mar.*, 9-24.
- NIELSEN, J.N., 1912. — Hydrography of the Mediterranean sea and adjacent waters. *Rep. Danish oceanogr. Exped. Medit.*, 1908-1910, Rept., 1 : 77-191.
- NIKITIN, V., 1929. — La distribution verticale du plancton dans la Mer Noire. 2. Zooplancton (Les Copépodes et les Cladocères exceptés). *Trav. Stat. Biol. Sébastopol*, 1.
- PANIKKAR, N.K., 1940. — Influence of temperature on osmotic behaviour of some Crustacea and its bearing on problems of animal distribution. *Nature*, 146 : 366-367.
- RITTER, W.E. et BYXBEE, E.S., 1905. — The pelagic Tunicata. *Mem. Harv. Mus. Comp. Zool.*, 26 : 195-214.
- RUSSELL, F.S., 1932-1933. — On the biology of *Sagitta*. The Breeding and Growth of *Sagitta elegans* Verril in the Plymouth Area, 1930-1931. II. The Breeding and Growth of *Sagitta setosa* J. Müller in the Plymouth Area, 1930-1931, with a comparaison with that of *S. elegans* Verril. *J.M.B.A.*, 18 (N.S.) : 131-160.

- RUSSELL, F.S. et COLMAN, J.S., 1935. — The occurrence and seasonal distribution of the Tunicata, Mollusca and Coelenterata. *Great. Bar. Reef. Exp.*, 2 (7) : 219-231.
- SALENSKY, W., 1903-1904. — Etudes anatomiques sur les Appendiculaires. I. *Oikopleura vanhoffeni* Lohmann. — II. *Oikopleura rufescens* Fol. — III. *Fritillaria pellucida* Busch. — IV. *Fritillaria borealis* Lohmann. *Mem. Acad. sc. St Pétersbourg*, 15 (8) : 150 p., 17 pls.
- SEELIGER, 1893-1911. — Tunicata : Die Appendicularien Copelata. in *Bronn's Klassen*, 3 (A) : 84-154.
- SEWELL, R.B.S., 1953. — The pelagic Tunicata. *John Murray Exp. Sci. Rep.*, 10 (1) : 1-90.
- SHELBOURNE, J.E., 1953. — The feeding habits of plaice postlarve in the southern Bighr. *J.M.B.A.*, 32 (1) : 149-160.
- SHELBOURNE, J.E., 1962. — A predator-prey size relationship for plaice larvae feeding and oikopleura. *J.M.B.A.*, 42 : 243-252.
- SVERDRUP, H.U., JOHNSON, M.W. et FLEMING, R.H., 1952. — The Oceans. *Englewood cliffs, Prentice-Hall*, 1 087 p.
- TCHERNIA, P. et SAINT-GUILY, B., 1959. — Nouvelles observations hydrologiques d'hiver en Méditerranée occidentale. *Bull. inf. C.O.E.C.*, 11 : 499-542.
- TOKIOKA, T. et SUCRES CAABRO, J.A., 1956. — Apendicularias de los mares cubanos. *Mem. Soc. Cubana hist. nat.*, 23 (1) : 37-80, 15 pl. h.-t.
- TOKIOKA, T., 1940. — Some additional notes on the Japanese Appendicularien fauna. *Rec. océanogr. Wks. Jap.*, 2 : 1-26.
- TOKIOKA, T., 1955. — General consideration on Japanese Appendicularien fauna. *Publ. Seto Mar. biol. Lab.*, 4 (2-3) : 251-261.
- TOKIOKA, T., 1955. — Droplets from the net. *Publ. Seto mar. biol. lab.*, 5 (1) : 75.
- TOKIOKA, T., 1955. — On some plankton animals collected by the Syunkotu Maru in May-June 1954. Appendicularians. *Bull. biogeogr. Soc. Japan*, 16-19 : 251-255.
- TOKIOKA, T., 1956. — On Chaetognaths and Appendicularians collected in the central part on the Indian Ocean. *Publ. Seto mar. biol. lab.*, 5 (2) : 197-202.
- TOKIOKA, T., 1956. — On Chaetognaths and Appendicularians collected in the Arafusa Sea. *Publ. Seto mar. biol. lab.*, 5 (2) : 203-208.
- TOKIOKA, T., 1960. — Studies on the distribution of Appendicularians and some Thaliaceans of the North Pacific, with some morphological notes. *Publ. Seto mar. biol. lab.*, 8 (2) : 351-443.
- THOMPSON, H., 1948. — Pelagic Tunicates of Australia. *Melbourne, commonwealth council for scientific and industrial research 1948*, 196 p., figs, pls., cartes.
- TRÉGOUBOFF, G. et ROSE, M., 1957. — Manuel de planctologie méditerranéenne. 1 (Texte) : 587 p. — 2 (Fig.) : CCVII pl. C.N.R.S. Paris.
- UEBEL, E., 1913. — *Oikopleura najadis* nov. sp. eine neue Appendicularie aus der Adria. *Zool. Anz.*, 41.

- VERNIÈRES, P., 1933. — Essai sur l'histoire naturelle des Appendiculaires de Banyuls et de Sète. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 617, 60 p., 2 pl. h.-t.
- VERNIÈRES, P., 1934. — Les Appendiculaires de la Mer de Villefranche : *Pelagopleura haranti* nov. sp. *Bull. Soc. Zool. France*, 59 : 160.
- VOGT, C., 1868. — Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. Deuxième mémoire sur les Tuniciers nageants de la Mer de Nice. *Mém. Inst. Nat. Genève*, 102 p., 6 pl.

THE UNIVERSITY OF CHICAGO  
THE EAST ASIAN LIBRARY  
1200 EAST 58TH STREET  
CHICAGO, ILLINOIS 60637

Acquired in 1962

UNIVERSITY OF CHICAGO  
1200 EAST 58TH STREET  
CHICAGO, ILLINOIS 60637

MASSON ET Cie, ÉDITEURS  
120, boul. Saint-Germain, Paris (VI°)  
Dépôt légal : 4° trim. 1963.  
MARCA REGISTRADA

Printed in France

IMPRIMERIE LOUIS-JEAN  
GAP (H.-A.)

Dépôt légal n° 233 - 1963

# PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS

---

## FAUNE DES PYRÉNÉES-ORIENTALES

Cette série, publiée avec l'aide du Conseil général des Pyrénées-Orientales, est avant tout une récapitulation des documents acquis par les chercheurs ayant travaillé dans la région de Banyuls.

### *Faune marine des Pyrénées-Orientales :*

1. — Céphalopodes, par K. WIRZ. — Parasites de Céphalopodes, par R.-Ph. DOLLFUS, 1-72, 1958.
2. — Echinodermes, par G. CHERBONNIER, 1-67, 1958.
3. — Opisthobranches, par K. WIRZ-MANGOLD et U. WYSS, 1-71, 1958.
4. — Annélides Polychètes, par L. LAUBIER et J. PARIS, 1-80, 1962.

### *Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales :*

1. — Hyménoptères Vespiformes des environs de Banyuls, par H. NOUVEL et H. RIBAUT, 1-32, 1958.
2. — *Aphidoidea*, par G. REMAUDIÈRE, 1-66, 1958.
3. — Névroptéroïdes, par J. AUBER, 1-42, 1958.
4. — Odonates, par P. AGUESSE, 1-54, 1958.
5. — Thécamoebiens du sol, par L. BONNET et R. THOMAS, 1-103, 1960.
6. — Lépidoptères. I. Macrolépidoptères, par Cl. DUFAY, 1-153, 1961.

### *Sous presse :*

7. — Coléoptères Buprestides, par L. SCHAEFER.
8. — Sporozoaires et Cnidosporidies, par J. THÉODORIDÈS.

Les fascicules de la *Faune des Pyrénées-Orientales* sont en vente à la librairie MASSON et C<sup>ie</sup>, 120, boulevard Saint-Germain, Paris VI<sup>e</sup>.

