

**DONNÉES SUR LA MORPHOLOGIE ET LA CROISSANCE
CHEZ LE GENRE *Lucifer* (DECAPODES SERGESTIDAE) :
L. intermedius, *L. penicillifer*, *L. hansenii*, *L. chacei*, *L. faxonii***

D. PETIT*

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé (Rép. Malgache)

RÉSUMÉ

Les caractères morphologiques mis en évidence par HANSEN (1922) et BOWMAN (1967) sont redécrits en tenant compte de la croissance des espèces. Il apparaît en particulier que les caractères spécifiques évoluent au cours de la croissance, même au-delà l'apparition de la maturité sexuelle. L'étude de la croissance révèle des particularités propres à chaque espèce, mais aussi des lois générales : présence d'une « mue prépubérale » correspondant à une modification des gradients de croissance ; développement des organes propre à chaque sexe.

ABSTRACT

Once again the morphological characters showed off by HANSEN (1922) and BOWMAN (1967) are described in taking in consideration the growth of the species. It appears particularly that specific characters advance during the growth, even after the sexual ripeness. The study of the growth reveal every species own particularities, but some general rules of the genus also : presence of a « prepuberal molling » coinciding with alteration of the gradients of the growth ; increasing organs according to each sex.

Depuis la définition du genre par VAUGHAN THOMPSON (1829), l'inventaire des espèces du *G. Lucifer* s'est accru à mesure que se développaient les grandes campagnes océanographiques. Citons, entre autres, l'U.S. Exploration Expedition (DANA 1852), le voyage du H.M.S. Challenger 1873-1876 (SPENCE BATE 1888), la Deutscher Tiefsee Expedition 1898-1899 (ILLIG 1927), la Siboga Expedition 1899-1900 (HANSEN 1919), la Deutsche Südpolar Expedition 1901-1903 (ILLIG 1914), la Scottish National Antarctic Expedition (STEBBING 1905), les Campagnes Scientifiques du Prince ALBERT DE MONACO (HANSEN 1922), la Great Barrier Reef Expedition 1928-1929 (GORDON 1956).

Les travaux réalisés à partir de ces récoltes devaient conduire à des confusions spécifiques et à une multiplication abusive des espèces. Reprenant la bibliographie concernant le genre, HANSEN constate que dès 1852, *L. reynaudi* MILNE-EDWARDS désigne des espèces essentiellement différentes. La description de stades immatures comme espèces nouvelles augmente encore la confusion et le même auteur recense, en 1915, onze espèces plus ou moins bien décrites. Disposant d'un matériel abondant provenant de l'Expédition Siboga ainsi que d'échantillons du Musée de Copenhague, il établit (1919) une monographie du genre, où il décrit et représente six espèces. Deux caractères morphologiques apparais-

* Je tiens à remercier M. FAZELEBASSE, Technicien, pour l'aide très précieuse qu'il a apportée dans la réalisation des illustrations.

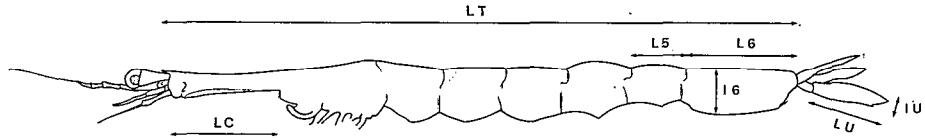


Fig. 1. — Position des mensurations. — L. T. : longueur totale, de la base des pédoncules oculaires à l'extrémité du segment abdominal 6 (au 1/10 mm). — L. C. : longueur colaire, de la base des pédoncules oculaires au labre (au 1/16 mm). — L. 5, L. 6, L. U. : longueurs des segments abdominaux 5 et 6 (mesurés dorsalement au 1/25 mm) et de l'uropode (au 1/40 mm). — l. 5, l. U. : largeurs maximales du segment abdominal 5 (au 1/25 mm) et de l'uropode (au 1/40 mm).

sent alors primordiaux : la forme du pétasma (considéré comme un caractère hautement spécifique chez tous les *Sergestidae*), la taille et la forme des pédoncules oculaires et des yeux.

Confirmant l'intuition de HANSEN selon lequel il était possible « que le vaste Pacifique contienne une ou deux formes inconnues jusqu'à maintenant », BOWMAN (1968) décrit des différences morphologiques chez le type pacifique de *L. faxonii* BORRADAILE 1915 (syn. *L. chacei* BOWMAN) qui l'amènent à considérer que l'espèce *L. faxonii* « atlantique » ne correspond pas à sa voisine « pacifique ». Son affirmation s'appuie par ailleurs sur un critère écologique ; les deux espèces semblent être plutôt néritiques ; ainsi, du fait de l'absence de contact zoogéographique avec son homologue *L. faxonii*, les différences constatées chez *L. chacei* peuvent permettre de le considérer comme une nouvelle espèce. Sans doute des études morphologiques plus fines, liées à des observations écologiques de ces espèces, permettront de définir dans l'avenir différentes variétés au moins, parmi les six espèces définies par HANSEN.

1. Provenance du matériel et méthode d'étude

Nous avons principalement observé du matériel de l'Océan Indien : Canal de Mozambique, côte nord et nord-est de Madagascar et plus particulièrement zone néritique du nord-ouest de Madagascar (Nosy-Bé), où l'étude écologique entreprise sur le genre nous a permis de disposer d'un matériel abondant à tous les stades. Il apparaît que, dans cette région, *L. penicillifer* HANSEN 1919, *L. hanseni* NOBILI 1905, et *L. chacei* BOWMAN 1968 sont des espèces sympatriques, du moins saisonnièrement. Si les caractères spécifiques mis en évidence par HANSEN permettent en général aisément de différencier les espèces parvenues à maturité, il n'en est pas toujours de même lorsqu'on veut les appliquer à la détermination de stades sexuellement indifférenciés : la confusion peut se faire, d'une part entre *L. penicillifer* et *L. chacei*, d'autre part entre *L.*

chacei et *L. hanseni*. Nous avons donc recherché des caractères s'ébauchant déjà au stade juvénile, et plus aisément observables que la forme d'un pétasma ou les tailles relatives des pédoncules oculaires et des antennules.

Ces trois espèces du nord-ouest de Madagascar ont d'autre part été comparées à celles provenant du Golfe d'Oman (3^e Campagne du « Cdt Robert Giraud », 1961), de la côte sud-est africaine (South African Museum), de la Baie du Bengale (Galatea Reinhart, Musée de Copenhague). En provenance de l'Océan Atlantique, nous avons disposé d'échantillons provenant de Cruz Bay (Plankton Expedition (1), Dr. Th. MORTENSEN, Musée de Copenhague), de la région de Pointe-Noire (Collection BINET, O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire, Congo-Brazzaville) et des côtes d'Amérique du Sud (Campagne de la Calypso 1961-1962).

Le matériel observé varie en importance selon l'origine. Seuls les échantillons de Cruz Bay, de Pointe-Noire et de Nosy-Bé nous ont permis de dépasser le stade comparatif et d'esquisser une étude de la croissance. Tous les animaux étaient fixés (formol ou alcool glycérolé), et les individus choisis se trouvaient dans la mesure du possible, en élongation. Les différentes mesures, réalisées à la loupe binoculaire, sont représentées dans la fig. 1.

Cette étude se rapporte uniquement aux espèces du groupe « B » de HANSEN (1919), *L. intermedius* HANSEN 1919, *L. penicillifer* HANSEN 1919, *L. hanseni* NOBILI 1905, *L. faxonii* BORRADAILE 1915, ainsi qu'à *L. chacei* BOWMAN 1968 qui se rattache à ce groupe.

2. *Lucifer intermedius* HANSEN 1919

2.1. MORPHOLOGIE

L'espèce semble, jusqu'à présent, n'avoir été signalée que dans la région indo-pacifique (Siboga Expedition (HANSEN 1919); WICHSTEAD 1961).

(1) Certains échantillons comportent la mention peu lisible : DAXNE (?) Ex, cl (?) Levinsen (?) 10/1/1896.

Nous ne l'avons trouvé qu'en deux stations de la 3^e Campagne du « Cdt. Robert Giraud » (1961), dans le golfe d'Oman. Une quarantaine de spécimens des deux sexes, sexuellement mûrs ou non, ont été observés. Tous diffèrent notablement des spécimens décrits par HANSEN. Chez aucun d'eux, le front de l'œil ne parvient au niveau de l'articulation distale du premier article antennulaire ; le pédoncule, œil compris, est nettement plus petit que la longueur de cet article (fig. 2 - 1). On a noté d'autre part un développement relativement important des épines céphaliques et thoraciques ainsi que de la paire d'épines latérodorsales du premier segment abdominal.

Les mâles

Les jeunes (3,5-5,5 mm) ont l'articulation distale du dernier segment antennulaire parvenant au moins au 7/10^e de la longueur du premier article antennulaire et le front de l'œil se trouve légèrement au-delà de cette articulation. Chez les mâles âgés (8,4 à 9 mm), l'articulation distale du dernier segment antennulaire atteint le front de l'œil ou même le dépasse, arrivant sensiblement à la hauteur de l'articulation distale du premier article antennulaire (fig. 2 - 1).

Les mensurations faites sur diverses parties du corps d'animaux matures donnent les résultats suivants :

longueur cou/longueur totale = 0,29

longueur segment abdominal 6/longueur segment abdominal 5 = 1,7 à 1,8

longueur/largeur, segment abdominal 6 = 2,6 à 2,7

longueur/largeur, segment abdominal 5 = 4,7 à 5,2.

Comme chez *L. chacei* et *L. hanseni*, la face ventrale du sixième segment abdominal se trouve indentée d'une échancrure au niveau de sa jonction avec le cinquième segment (fig. 3 - 1a). Le processus antérieur ventral, parfois fort à sa base, plus court que le processus postérieur, est situé à mi-distance entre le bord distal de cette échancrure et la base du processus ventral postérieur. La longueur et la forme de ces processus rappellent nettement celles de *L. penicillifer*.

Le telson présente des épines latérales antérieures et médianes plus éloignées de l'extrémité que chez *L. penicillifer*. Le coussinet ventral légèrement déjeté vers l'arrière a une forme très caractéristique : son bord postérieur est droit et sans indentation (fig. 4 - 1c).

L'épine du bord marginal de l'uropode est toujours très marquée et dépasse toujours nettement, même chez les jeunes, le bord distal (fig. 4 - 1a).

Ce dernier est court, parfois légèrement oblique, le plus souvent transversal.

Le pétasma (fig. 5 - 1a) montre quelques différences avec la description de HANSEN. Sa portion distale apparaît isodiamétrique, légèrement amincie à l'extrémité. Sa faible épaisseur rend difficile l'observation de ses divers plans ; il semble toutefois qu'il forme une gouttière dont le bord externe est occupé par deux petites lamelles arrondies, surtout visibles latérodorsalement (fig. 5 - 1b). Du même côté, le bord distal du pétasma apparaît très chitinisé, prenant l'allure d'une lame (lg) bordant la gouttière. Le bord interne présente des zones chitinisées plus ou moins prononcées qui lui donnent un aspect annelé (stries décrites par HANSEN), parfois même des rangées régulières de protubérances chitinisées (c), comme chez *L. penicillifer*. Le processus ventral (pv), intimement logé dans la gouttière, est constitué d'une lame mince, légèrement enroulée longitudinalement, qui s'évase distalement. Son extrémité est subdivisée en plusieurs languettes (au moins quatre). On n'a pas remarqué d'indentation profonde donnant une extrémité bifide, comme chez *L. typus*.

L'appendice masculin, plus incurvé dans sa portion distale que chez *L. penicillifer*, présente deux épines dentelées sur leur face interne.

L'apparition de la protubérance annonçant le pétasma a été observée chez un animal de 3,5 mm ; il semble donc que la différenciation sexuelle ait lieu à peu près à la même taille que chez les autres espèces. Les mâles en reproduction présentent un spermatophore soit à droite, soit à gauche, soit des deux côtés ; dans ce dernier cas, l'un d'eux est à un stade de développement nettement plus avancé que l'autre.

Les femelles et les postlarves indifférenciées

Chez les postlarves jeunes surtout, les épines céphaliques et thoraciques sont bien développées.

Le cou apparaît proportionnellement plus développé que chez les mâles (jusqu'au tiers de la longueur totale). Le sixième segment abdominal (fig. 3 - 1b) est aussi proportionnellement plus large (longueur égale à 2,4-2,6 fois la largeur), et présente une échancrure antérieure ventrale, comme chez le mâle. Le cinquième segment est plus petit (rapport des longueurs des segments 6 et 5 : 1,85 à 1,95). L'uropode (fig. 4 - 1b) est de forme variable ; le bord distal présente un angle plus ou moins marqué, mais l'épine marginale est toujours bien développée : parfois légèrement en retrait par rapport au bord distal de l'uropode, elle l'atteint le plus souvent ou même le dépasse parfois (ce caractère a été constaté chez de jeunes postlarves qui sont peut-être de jeunes mâles). Le telson, comme chez le mâle, pré-

sente des épines latérales éloignées de l'extrémité distale (fig. 4 - 1d).

Ainsi, hormis la longueur relative des pédoncules oculaires, du premier article antennulaire et de la base antennaire, la distinction entre les femelles de *L. intermedius* et de *L. penicillifer* est assez subtile. L'aspect du corps est plus trapu chez *L. intermedius*, les uropodes y sont plus effilées et y présentent une épine marginale et un angle distal plus marqués. Le sixième segment abdominal est plus large par rapport à sa longueur que chez *L. penicillifer*. *L. intermedius* tient donc de *L. chacei* par sa partie céphalothoracique, de *L. penicillifer*, par son aspect général. Mais son apparentement avec les espèces du groupe « A » de HANSEN est des plus discutables, car le pétasma et le processus ventral ressemblent bien plus à *L. penicillifer* qu'à ceux de *L. typus* ou *L. orientalis*.

3. *Lucifer penicillifer* HANSEN 1919

3.1. MORPHOLOGIE

Les mâles

Le front de l'œil atteint très généralement l'articulation distale du premier article antennulaire (fig. 2-2). Chez le jeune (3,5 à 5 mm), l'articulation distale du dernier article antennaire n'atteint pas la zone pigmentée de l'œil. Elle en atteint la base chez les animaux ayant 5 à 6 mm et la dépasse légèrement aux tailles supérieures.

Le sixième segment abdominal est toujours plus allongé par rapport à sa largeur que chez les autres espèces (fig. 3-2a). Le rapport longueur/largeur croît en moyenne de 2,5 à 2,9 avec la taille de l'animal. L'échancrure ventrale qui sépare le sixième segment abdominal du cinquième, lorsqu'elle existe, apparaît peu marquée. Enfin, les rapports de longueur entre sixième et cinquième segment abdominal varient de 1,7 à 2, sans lien avec la taille de l'animal.

La taille des yeux et la forme du sixième segment abdominal permettent donc, en général, de distinguer avec exactitude les stades juvéniles de *L. penicillifer* et de *L. chacei*. Chez les animaux matures, la forme des processus ventraux du sixième segment abdominal, bien représentés par HANSEN, facilite encore la détermination.

L'uropode, un peu moins à un peu plus de quatre fois plus long que large, présente un bord distal à angle généralement très arrondi (fig. 4-2a). L'échancrure distale est peu marquée, l'épine marginale est mince, toujours courte : elle atteint, au plus, le bord distal de l'uropode.

Dans tous les spécimens observés, qu'ils proviennent de la zone néritique ou du large, le pétasma présente un aspect très constant : en forme de

gouttière légèrement renflée à l'extrémité, il est orné de protubérances (c, fig. 5 - 2). Leur disposition en lignes transversales, peu nette dans les stades jeunes mais néanmoins matures, apparaît bien chez les animaux âgés où les protubérances sont fortement chitinisées. Les bords de la gouttière se terminent en pointe à l'extrémité du pétasma. Le processus ventral (pv) présente une morphologie qui se rapproche très nettement de celle décrite par TIRMIZI et QURESHI (1971). Il apparaît cependant constitué de trois parties et non de deux, séparées par des indentations profondes. Côté pétasma, existe une baguette (b) relativement forte et rigide portant parfois une petite protubérance apicale. La partie médiane supporte une touffe de filaments (f) apparemment flexueux, arrondis à leur extrémité. La brosse (br), formée de poils acuminés est portée par la portion la plus éloignée de la gouttière du pétasma. Cette partie prend parfois un grand développement, masquant ainsi la partie médiane.

L'appendice masculin, comme chez *L. intermedius*, présente deux soies denticulées sur leur face interne.

Les femelles et les postlarves indifférenciées

Les stades juvéniles ont un aspect général plus trapu, un corps plus opaque que chez *L. chacei*. Les yeux sont généralement pigmentés en brun foncé ou brun clair (certaines populations adultes ont plus rarement les yeux noirs). L'œil, dont le pédoncule est bien développé chez l'adulte, est généralement aussi grand que le premier article antennulaire, exceptionnellement très légèrement inférieur. L'articulation distale du dernier article antennaire atteint au plus en général, la zone pigmentée de l'œil ; chez les postlarves sexuellement indifférenciées elle n'atteint pas cette zone, et parvient au niveau situé entre la moitié et les 7/10^e de la longueur du premier article antennulaire.

Le sixième segment abdominal, surtout chez les femelles, s'amincit légèrement de l'avant vers l'arrière (fig. 3 - 2b). Sa longueur est égale à 2,5 fois sa largeur chez les jeunes postlarves, et 2,7 à 2,8 fois chez les femelles.

Comme chez le mâle, l'uropode est assez large (un peu moins à un peu plus de quatre fois plus long que large). Il se termine généralement par un angle très arrondi (fig. 4 - 2b), mais les exceptions sont nombreuses. L'épine marginale n'est jamais forte et atteint au plus le bord distal de l'uropode.

Le telson, légèrement plus large que chez *L. intermedius*, a ses épines latérales plus rapprochées de l'extrémité que chez cette espèce (fig. 4 - 2d).

3.2. CROISSANCE

L'étude de la croissance concerne les animaux

sexuellement différenciés. Le début de la différenciation mâle apparaît entre 3,5 et 4,0 mm. Nous avons considéré comme femelles, les postlarves de 4,0 mm et plus où la formation du pétasma n'apparaît pas.

Les coefficients de corrélation entre taille des organes et longueur totale de l'animal sont très voisins, qu'ils soient calculés à partir des mesures brutes ou de leurs logarithmes (tabl. I). Fait exceptionnel l'uropode femelle : pour cet organe, la transformation améliore la corrélation et le coefficient d'allométrie que l'on en déduit est minorant : $\alpha = 0,838$.

A l'exception de cet organe, les croissances n'apparaissent donc pas significativement différentes de croissances linéaires. Celle du cou est plus importante chez les femelles (fig. 6-1 A), celles du sixième segment abdominal et de l'uropode, chez le mâle (fig. 6-1 B et 1 C). Cette différence de croissance entre les organes mâle et femelle débute dès la différenciation sexuelle en ce qui concerne le cou, plus tardivement en ce qui concerne l'uropode. Pour le sixième segment, où l'écart entre les coefficients de régression est le plus faible, la différence de croissance entre sexes est cependant significative au seuil 5 %. On remarque enfin que l'animal « s'affine » avec l'âge puisqu'il existe une corrélation négative entre la longueur totale de l'animal et le rapport longueur/largeur du 6^e segment abdominal, surtout chez le mâle ($r = -0,439^{**}$).

En conclusion, si la croissance des organes paraît linéaire, uropode femelle excepté, la vitesse de croissance de ceux-ci semble différente selon les sexes. La meilleure corrélation est celle qui existe entre la longueur totale de l'animal et la longueur de son sixième segment abdominal. Cette dernière mesure, aisément réalisée, est donc la meilleure à effectuer pour connaître la taille de l'animal.

Outre la différence existant entre les équations des courbes de croissance, le dimorphisme sexuel apparaît dans la taille maximale atteinte chez les deux sexes. Dans les échantillons que nous avons observés, la taille des mâles atteint, au plus, 8,4 mm ; les femelles de 9 à 10 mm sont encore fréquentes, et leur taille maximale doit atteindre 12 mm.

3.3. DÉVELOPPEMENT SEXUEL

Le premier caractère mâle qui apparaît est le pétasma. On observe d'abord un renflement du pléopode, lorsque le mâle atteint 3,5 mm environ. Au stade 3,8 mm, le bourgeon est nettement visible

et l'on peut considérer qu'à 4 mm, le développement des caractères sexuels permet de distinguer avec certitude les mâles. Le spermatophore apparaît déjeté soit à droite, soit à gauche : l'appareil génital mâle doit donc être pair et fonctionner alternativement d'un côté et de l'autre (l'orifice génital semble cependant unique). Il est donc certain que l'animal peut se reproduire plusieurs fois au cours de sa vie.

La maturité, chez les femelles, survient à une taille plus grande. Ce n'est qu'au stade 6 mm que l'on a pu discerner la formation des œufs. La fécondation semble avoir lieu, juste avant ou au début de la maturation des œufs. De l'observation de femelles fécondées ou à divers stades de la maturation, indépendamment de la taille, on doit conclure que l'animal passe par plusieurs cycles de reproduction rapides et séparés par des périodes de repos : on trouve, en effet, pour une même taille, des femelles en cours de maturation, ou à ovaires vides. La capture de femelles portant deux spermatophores laisse à penser que les orifices spermatiques sont pairs chez *L. penicillifer*.

Si les animaux des deux sexes semblent pouvoir se reproduire durant toute leur vie, on a cependant, parfois remarqué des stades de dégénérescence ou d'inversion sexuelle parmi les plus grandes tailles. Certaines femelles présentent un épaissement du corps, qui devient opaque. D'autres montrent des rudiments de pétasma, en forme de manchon non différencié ; mais les caractères mâles du sixième segment abdominal et du telson n'apparaissent jamais.

4. *Lucifer hanseni* NOBILI 1905

L'espèce est très abondante dans toute la région de Nosy-Bé, où elle peuple la zone néritique. Les observations rapportées ici ont principalement été réalisées sur des échantillons récoltés dans une baie : la Baie d'Ambaro (1).

4.1. MORPHOLOGIE

Les mâles

Chez les jeunes, le front de l'œil ne parvient pas toujours au niveau de l'articulation distale du premier article antennulaire. Chez les animaux supérieurs à 4 mm, il l'atteint toujours (fig. 2-3a). L'articulation distale du dernier article antennaire n'atteint pas la base de la zone pigmentée de l'œil, chez le jeune, et, chez les animaux au stade de la

(1) Nous avons observé quelques spécimens provenant du golfe du Bengale (GALATEA REINHARDT, 20/12/45. Musée de Copenhague) (STILLE HAR. Juillet 46, GALATEA RHEINHARDT. Musée de Copenhague). Les spécimens de ces échantillons ne montrent pas de différence avec ceux de Nosy-Bé.

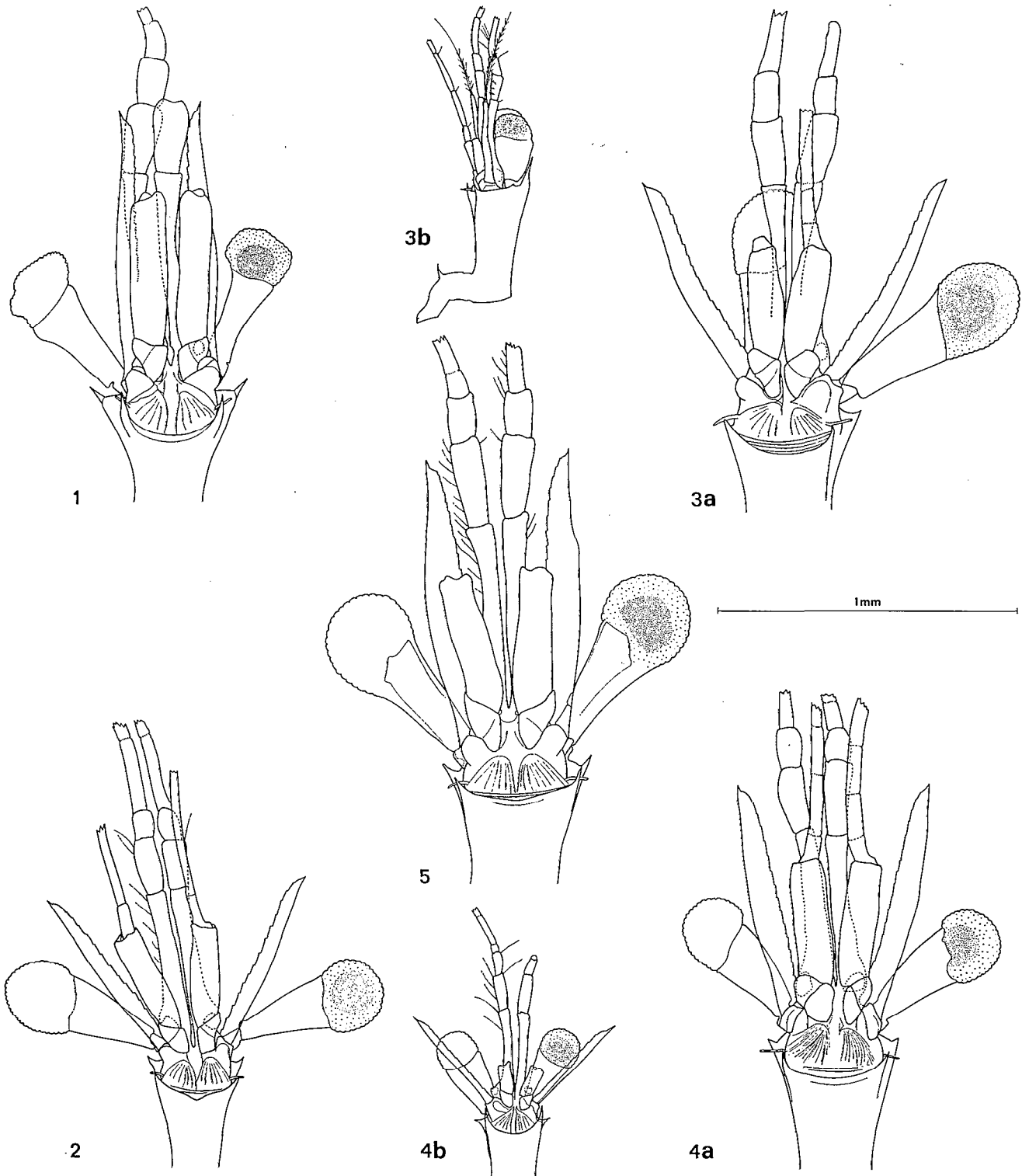


Fig. 2. — Parties céphaliques. — 1 : *L. intermedius* mâle, L. T. = 8,7 mm. — 2 : *L. penicillifer* mâle, L. T. = 7,7 mm. — 3 : *L. hanseni*, a : mâle, L. T. = 8 mm ; b : indifférencié, L. T. = 2,5 mm. — 4 : *L. chacei*, a : mâle, L. T. = 8,2 mm ; b : indifférencié, L. T. = 3,3 mm. — 5 : *L. faxonii* groupe Pointe-Noire mâle, L. T. = 10,5 mm environ. L. T. = Longueur totale de l'animal.

reproduction, la dépasse sans jamais parvenir au milieu de l'aire pigmentée. Elle est située entre la moitié et les deux tiers de la longueur du premier article antennulaire.

Le sixième segment abdominal a une forme rectangulaire très caractéristique qui différencie nettement *L. hanseni* des autres espèces (fig. 3 - 3a). Le rapport longueur/largeur est nettement inférieur à celui de *L. penicillifer* puisqu'il varie de 2 à 2,5 ; les proportions des sixième et cinquième segments restent sensiblement les mêmes que chez cette espèce. L'échancrure ventrale antérieure du sixième segment abdominal est marquée, surtout aux grandes tailles, accusant ainsi la forme rectangulaire du segment. Enfin, comme l'a représenté HANSEN, les deux protubérances ventrales sont rapprochées, l'antérieure toujours plus courte se trouvant au delà de la moitié ventrale du segment.

La forme de l'uropode, parfois voisine de celle de *L. chacei* chez les postlarves jeunes, s'en distingue déjà très nettement chez les animaux prématures. D'un peu moins à un peu plus de quatre fois plus long que large, l'uropode (fig. 4 - 3a) présente un bord distal fortement échancré reportant l'épine marginale bien en avant de celui-ci : la longueur de l'échancrure varie de 1/8 à 1/6 de la longueur de l'uropode. L'angle distal s'accuse au cours de la croissance de l'animal.

Le telson est de forme sensiblement identique à celui de *L. chacei* mais notablement plus grand (fig. 4 - 3c).

Par le pétasma, l'espèce se rapproche considérablement de *L. chacei*. L'observation d'animaux de toute taille nous a permis de mettre en évidence une évolution et des variations dans sa forme. Chez les animaux en reproduction (5 à 5,5 mm) la partie distale du pétasma apparaît comme une gouttière à l'extrémité acuminée et légèrement arquée (fig. 5 - 3b). Sa courbure est moins forte que chez *L. chacei*. Distalement les bords de la gouttière se retournent vers l'intérieur de celle-ci et portent parfois de fins filaments. Le bord externe est occupé par une protubérance en forme de dent, plus ou moins fortement chitinisée. L'armature du pétasma est constituée d'une baguette chitinisée (b) légèrement arquée, allant en s'amincissant. Elle présente une rainure longitudinale. Le processus ventral (pv) est une baguette chitinisée qui se courbe dans sa partie moyenne et s'amincit ; sa partie distale porte toujours une petite protubérance.

Chez les animaux de grande taille, le pétasma s'est modifié (fig. 5 - 3a) : la membrane sous-tendant l'armature centrale (b) du pétasma a régressé, alors que cette dernière s'est fortement chitinisée ; elle n'est plus incurvée mais sensiblement rectiligne et sa base amincie s'insère dans un système d'articulation

complexe. Du fait de la régression de la membrane de la gouttière, la dent marginale n'existe généralement plus. Le processus ventral garde à peu près la même forme ; la dent y est toujours bien visible.

L'appendice masculin comporte, soit aucune, soit une, deux ou trois soies spinuleuses (le plus souvent deux).

Les femelles et les postlarves indifférenciées

Les deux premiers stades postlarvaires ont bien été décrits par GURNEY (1927), d'après des exemplaires provenant du Canal de Suez. Il distingue le stade PL1 (3,55 à 3,70 mm), le stade PL2 (4,4 à 4,75 mm). Si on considère l'allongement du cou comme critère, les premiers stades postlarvaires, dans la région de Nosy-Bé, mesurent 2,00 mm. Ce stade correspond au stade PL1 de GURNEY, mais les péréiopodes 4 à 6 ne possèdent pas de vestige d'exopodite. Les endopodites des pléopodes sont déjà ébauchés (alors que la PL2 de GURNEY a encore des pléopodes uniramés). Il semble donc, que dans la région, *L. hanseni* présente une croissance notablement plus rapide que dans la zone du Canal de Suez ; la taille de ces stades postlarvaires correspond d'ailleurs à celle des mysis de GURNEY. La persistance de l'épine labrale (fig. 2 - 3b), vestige larvaire puisqu'elle apparaît dès le stade zoé, est très variable. Dès les premiers stades postlarvaires, certains animaux ne la possèdent déjà plus, mais elle peut persister jusqu'au stade 3,8 mm. En général, elle disparaît vers 3,2 mm, mais à cette taille le pourcentage très variable, d'une récolte à l'autre, des animaux l'ayant conservé, ne permet pas de supposer qu'elle persiste davantage dans un sexe que dans l'autre. La protubérance annonçant le pétasma apparaît parfois alors que l'épine labrale est encore présente à l'état vestigial.

Les jeunes postlarves et les femelles immatures ont une morphologie souvent proche de *L. chacei*. Leur corps hyalin laisse bien apparaître la musculature longitudinale de l'animal. Elles ont cependant le corps moins élancé que *L. chacei*. Les yeux sont généralement nettement noirs. Le front de l'œil n'atteint pas l'articulation distale du premier article antennulaire, chez les postlarves jeunes (fig. 2 - 3b) ou de grande taille, l'atteint ou non chez les formes ayant 5 à 9 mm, l'articulation distale du dernier article antennaire atteint au plus la base de la zone pigmentée de l'œil, et se trouve située entre la moitié et les deux tiers de la longueur du premier article antennulaire.

Le sixième segment abdominal, de même forme que chez le mâle (fig. 3 - 3b), présente les mêmes proportions par rapport au cinquième segment. Il est deux fois plus long que large chez les jeunes postlarves.

En ce qui concerne l'uropode (fig. 4 - 3b), et contrairement à la description faite par HANSEN, nous avons toujours trouvé chez les femelles même prématures la forme spécifique décrite précédemment chez les mâles. La grandeur de l'échancrure distale, par rapport à la longueur totale de l'uropode varie aussi dans les mêmes proportions. Cependant, chez les postlarves jeunes (taille inférieure à 4 mm), bien que l'angle distal soit marqué, l'échancrure apparaît beaucoup moins nettement et l'uropode ressemble alors à celui de *L. chacei*.

4.2. CROISSANCE

L'étude biométrique basée sur des échantillons récoltés sur une année, en Baie d'Ambaro, a d'abord révélé la différence dans la taille courante atteinte chez les mâles et chez les femelles : les mâles supérieurs à 6,5 mm et les femelles de plus de 10,5 mm sont relativement rares. Nous avons complété l'étude biométrique à l'aide d'échantillons récoltés antérieurement dans une région très voisine où furent exceptionnellement capturés des animaux ayant 9 à 13 mm, qui sont les tailles citées par HANSEN pour cette espèce. Dans les organes étudiés, nous retrouvons les mêmes particularités de croissance que chez *L. penicillifer*. Chez les mâles, la croissance du cou est relativement plus faible que chez les femelles (fig. 6 - 2 A) ; c'est l'inverse pour le sixième segment abdominal et l'uropode (fig. 6 - 2 B et 2 C). Les coefficients d'allométrie indiquent une croissance majorante pour les sixièmes segments, minorante pour les cous (Tabl. II) ; mais les coefficients de corrélation à partir des données brutes ou logarithmiques sont sensiblement les mêmes, pour les seconds (tabl. I). La corrélation entre la taille de l'uropode mâle et la longueur totale de l'animal est nettement améliorée par la transformation des données. L'allométrie pour cet organe est faiblement majorante : $\alpha = 1,097$; il y a isométrie chez la femelle. D'autre part, les proportions de l'uropode mâle évoluent avec la croissance de l'animal ; celui-ci tend nettement à s'amincir puisque le coefficient de corrélation entre longueur de l'animal et rapport : longueur/largeur de l'uropode est de 0,83.

Ainsi, à l'exception de l'uropode mâle, la croissance des organes étudiés chez *L. hanseni* n'est pas significativement différente d'une croissance linéaire, mais les pentes des droites de croissance pour chaque sexe diffèrent dès la différenciation sexuelle (fig. 6 - 2 A, B, C). Comme chez *L. penicillifer* les lois de croissance du sixième segment abdominal sont significativement différentes (au seuil de 1 %) entre les sexes, et la meilleure corrélation est celle qui existe entre la longueur totale de l'animal et la longueur de ce sixième segment ($r = 0,995$).

4.3. DÉVELOPPEMENT SEXUEL

Nous avons déjà exposé que les caractères mâles apparaissent parfois avant la disparition totale des caractères larvaires. L'observation de plusieurs centaines d'échantillons montre que le repli annonçant le pétasma apparaît très généralement entre les stades 2,8 et 3,2 mm et peut persister à l'état de bourgeon jusqu'à 4 mm. Le spermatophore commence à se former vers le stade 5 mm ; il a une position médiane dans le corps de l'animal. Les mâles semblent pouvoir se reproduire jusqu'à la fin de leur vie : parmi les plus grands spécimens (9,4 mm) certains sont en état de reproduction. Il semble cependant que la majeure partie de la population mâle ne parvienne pas au-delà de 6,5 mm. Les grandes formes sont souvent atteintes de parasitisme (Nemathelminthes) ou d'un épaissement important du corps.

Chez les femelles, l'ovogénèse est visible à partir de 5 mm. La fécondation semble avoir généralement lieu au cours de la maturation des œufs. Les cycles de reproduction doivent se succéder très rapidement car les femelles à ovaires vides sont très rares. Les femelles de grande taille peuvent encore se reproduire, mais elles sont aussi souvent parasitées ou en état d'inversion sexuelle. Dans la Baie d'Ambaro, où la population a été étudiée de façon intensive durant un an, ces derniers individus ont plus de 7 mm et sont situés dans la zone marginale d'extension de l'espèce. Ces femelles peuvent présenter des pétasma différenciées (gouttière, processus ventral) mais de forme proportionnellement plus petite. Les processus du sixième segment abdominal peuvent apparaître aussi mais sont de taille plus réduite ; le processus postérieur est en général dans le prolongement du bord ventral du segment. Le telson présente une ébauche de coussinet. L'appendice masculin, lorsqu'il apparaît est un manchon tronqué et comporte deux soies spinuleuses. On peut donc considérer que les deux sexes sont reproducteurs jusqu'à la même taille sensiblement, les mâles supérieurs à 7 mm étant rares, et les femelles supérieures à 7,5 mm présentant souvent des signes d'inversion sexuelle, de parasitisme ou un épaissement important du corps.

5. *Lucifer chacei* BOWMAN 1967

Des trois espèces néritiques présentes dans la région nord-ouest de Madagascar, *L. chacei* est la moins abondante. Elle correspond à l'espèce décrite par BOWMAN, qui met en évidence les caractères subtils qui la distinguent de *L. faxonii* BORRADAILE 1915. Mais, par la forme du pétasma, du sixième segment abdominal et du telson, elle s'apparente aussi nettement à *L. hanseni*. Il semble, en fait, que pour certains caractères, l'espèce de Nosy-Bé soit

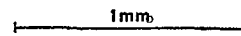
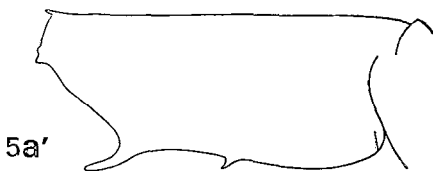
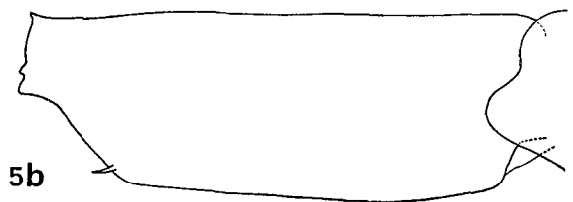
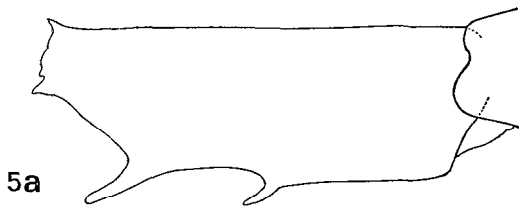
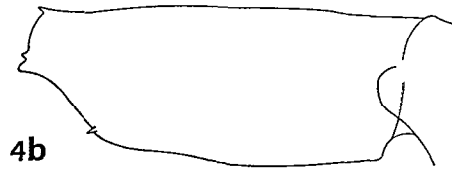
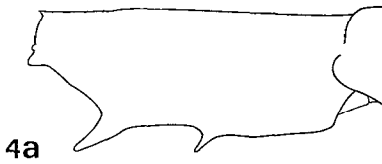
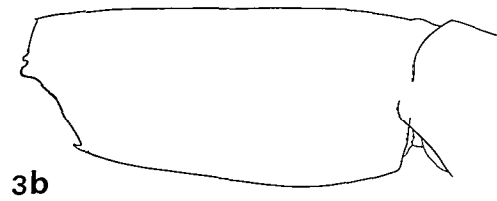
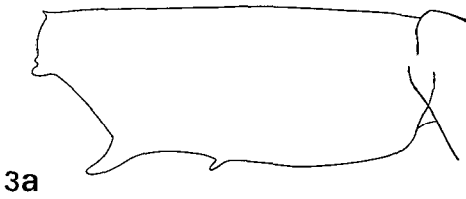
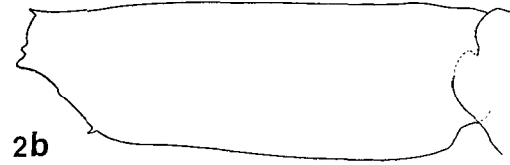
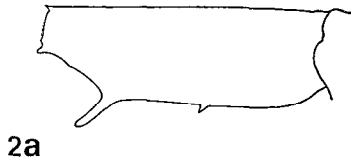
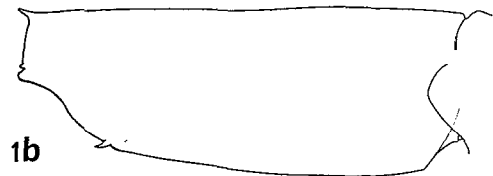


Fig. 3. — Sixièmes segments abdominaux. — 1 : *L. intermedius*, a : L. T. = 8,4 mm ; b : L. T. = 8,8 mm. — 2 : *L. penicillifer*, a : L. T. = 6 mm ; b : L. T. = 9,2 mm. — 3 : *L. hanseni*, a : L. T. = 7,4 mm ; b : L. T. = 8,2 mm. — 4 : *L. chacei*, a : L. T. = 6,8 mm ; b : L. T. = 7,8 mm. — 5 : *L. faxonii*, groupe Pointe-Noire, a : L. T. = 8,2 mm ; b : L. T. = 9,8 mm. — groupe Cruz Bay, a' : L. T. = 8,6 mm. a et a' = mâles ; b = femelles ; L. T. = Longueur totale de l'animal.

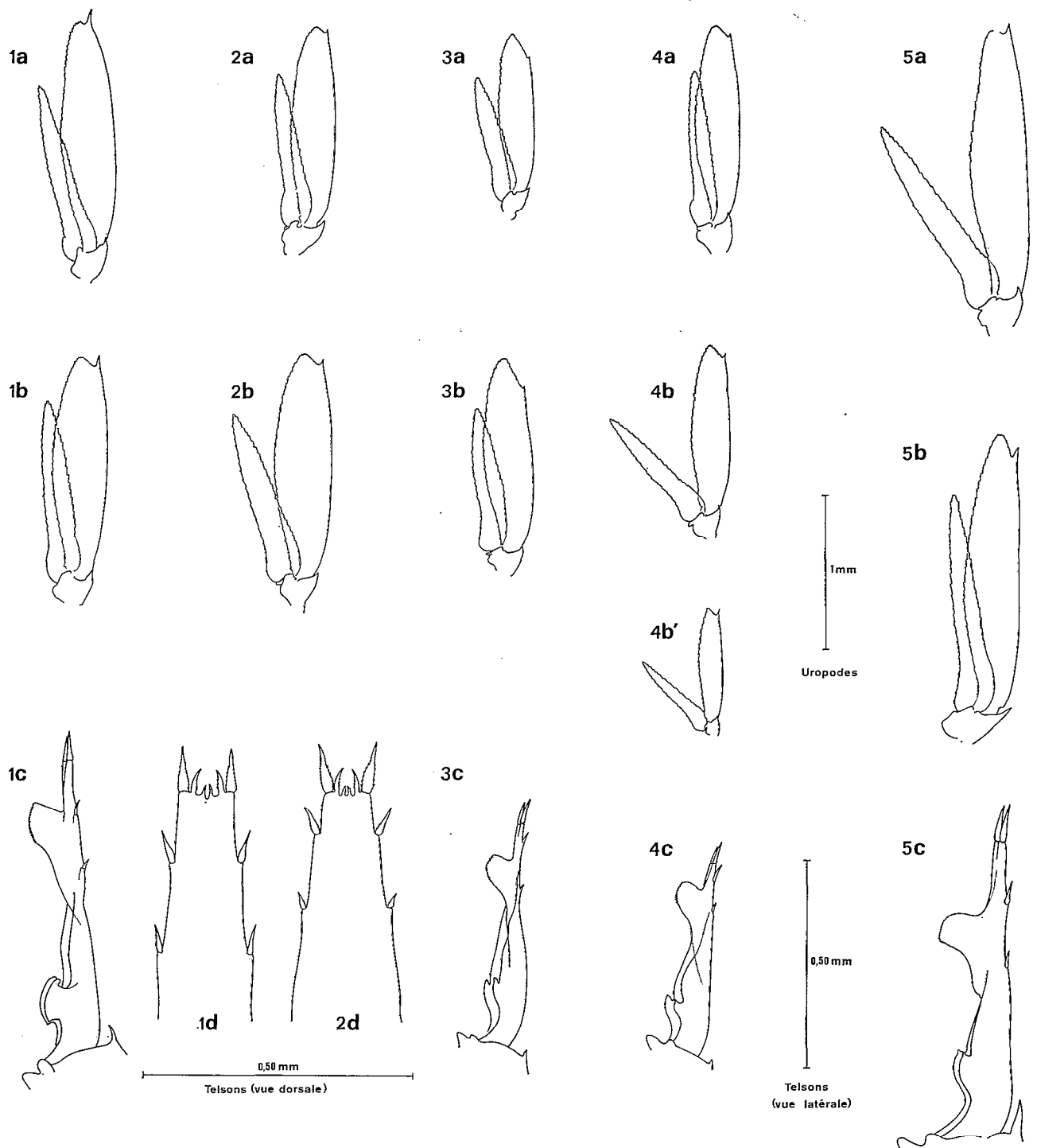


Fig. 4. — Uropodes gauches et Telsons. — 1 : *L. intermedius*, a : L. T. = 8,5 mm ; b : L. T. = 8,8 mm ; c : L. T. = 9,2 mm ; d : L. T. = 9,5 mm. — 2 : *L. penicillifer*, a : L. T. = 7,8 mm ; b : L. T. = 9,9 mm ; d : L. T. = 9,7 mm. — 3 : *L. hanseni*, a : L. T. = 6,2 mm ; b : L. T. = 8,4 mm ; c : L. T. = 5,4 mm. — 4 : *L. chacei*, a : L. T. = 7,4 mm ; b : L. T. = 7,1 mm ; b' : L. T. = 4,6 mm ; c : L. T. = 5,8 mm. — 5 : *L. faxonii* groupe Pointe-Noire, a : L. T. = 9,1 mm ; b : L. T. = 10,4 mm ; c : L. T. = 8,6 mm. a et c = mâles ; b, b' et d = femelles ; L. T. = Longueur totale de l'animal.

une forme intermédiaire entre *L. faxonii* et *L. chacei* type pacifique. Nous l'attribuons à *L. chacei* car, par la forme des pétasma, elle se rapproche davantage de cette espèce.

5.1. MORPHOLOGIE

Les mâles

Le front de l'œil n'atteint jamais l'articulation distale du premier article antennulaire (fig. 2 - 4 a), quelle que soit la taille de l'animal. Mais la position relative de l'articulation distale du dernier article antennulaire varie au cours de la croissance : jusqu'à 5 mm environ, taille qui correspond au début de la formation du spermatophore, l'articulation distale parvient ou dépasse légèrement la base de la zone pigmentée de l'œil ; au-delà du stade 5 mm, elle dépasse le milieu de la zone pigmentée et parvient au front de l'œil, arrivant sensiblement au 6/10^e de la longueur du premier article antennulaire, chez les animaux inférieurs à 7 mm, au 9/10^e chez les animaux de 7 mm et plus.

Le sixième segment abdominal (fig. 3 - 4 a), de 2,5 à 2,7 fois plus long que large et 1,6 à 1,9 fois plus long que le cinquième segment, est plus large que chez la forme décrite par BOWMAN. Chez les animaux de grande taille sa forme rectangulaire s'apparente à celle de *L. hanseni*. Il présente toujours une échancrure ventrale à sa jonction avec le cinquième segment ; ce caractère s'accuse avec l'élargissement de l'animal. La forme massive (et non amincie comme chez *L. penicillifer*) du processus ventral postérieur est caractéristique. Le processus antérieur, épaissi à sa base en général, est situé à mi-distance entre le processus postérieur et l'échancrure ventrale.

La forme de l'uropode (fig. 4 - 4 a) se rapproche de celle de *L. penicillifer*, il est de 4 à 4,5 fois plus long que large, avec un angle distal généralement bien marqué, et cependant une échancrure distale parfois peu développée. L'épine marginale, plus forte que chez *L. penicillifer*, atteint tout au plus le front de l'angle distal et, en général lui est très inférieur. Dans les deux sexes les soies marginales sont généralement bien développées.

Le telson, de forme identique à celui de *L. hanseni*, est proportionnellement plus petit que chez cette espèce (fig. 4 - 4 c).

Le pétasma (fig. 5 - 4 a et 4 b) présente un aspect général très proche de celui de *L. hanseni*. Il est cependant plus arqué, affectant une forme en faucille. Comme le note BOWMAN (1967), l'extrémité est parfois déjetée vers l'extérieur. Sa partie distale est composée d'une gouttière membraneuse allant en s'effilant de la base à l'extrémité, et d'un manchon chitinisé creusé d'une rainure longitudinale, qui en

constitue la charpente. Le bord interne de la membrane de la gouttière s'épaissit distalement en une lame marginale. Le processus ventral (pv) se rapproche beaucoup plus de celui de *L. hanseni* qu'il n'y paraît, d'après la description de BOWMAN : c'est une simple pièce arquée en forme de corne, fortement chitinisée. Il est, généralement, intimement logé dans la gouttière du pétasma, et à mi-longueur s'amincit pour se terminer en pointe. Comme chez *L. hanseni* il présente, comme unique ornementation, une dent dans sa partie distale. Chez les animaux âgés (7 à 8 mm), le manchon chitinisé du pétasma est orné de protubérances chitineuses (c, fig. 5 - 4a) rappelant le pétasma de *L. penicillifer* (fig. 4) ; mais elles y sont cependant moins nombreuses et moins développées. Comme chez *L. hanseni* bien qu'à un degré moindre, le pétasma montre donc une évolution dans son aspect alors que l'animal est déjà parvenu à maturité sexuelle.

L'appendice masculin présente deux soies spinuleuses.

Les femelles et les postlarves indifférenciées

Les jeunes postlarves des espèces *L. chacei* et *L. hanseni* sont parfois difficiles à distinguer : le front de l'œil n'atteint pas l'articulation distale du premier article antennulaire (fig. 2 - 4b) ; l'échancrure distale de l'uropode est parfois importante chez *L. chacei*. Le corps a un aspect hyalin et la musculature longitudinale bien développée est nettement apparente, mais *L. chacei* est plus grêle et plus élancé que *L. hanseni* ; les soies de l'écaille antennulaire et de l'uropode y sont plus développées. La pigmentation des yeux est aussi généralement différente : noire chez *L. hanseni*, orangée et bien souvent très réduite chez *L. chacei*.

Chez les femelles, le front de l'œil n'atteint jamais non plus l'articulation distale du premier article antennulaire. L'articulation base-flagelle de l'antenne parvient à la base de la zone pigmentée de l'œil chez les stades sexuellement indifférenciés ; elle la dépasse chez les femelles et atteint chez les grandes formes (supérieures à 7 mm) le milieu de l'aire pigmentée. Elle parvient aux 6/10^e de la longueur du premier article antennulaire, quelle que soit la taille de l'animal.

Le sixième segment abdominal est légèrement plus large que chez le mâle (2,2 à 2,6 fois plus long que large). L'échancrure antérieure ventrale est d'autant plus marquée que l'animal, en vieillissant, s'élargit.

L'uropode (fig. 4-4b et 4b') est en général plus large que chez le mâle (3,8 à 4,3 fois plus long que large). L'échancrure distale croît avec la taille de l'animal, sans jamais atteindre l'importance qu'elle présente chez *L. hanseni*. L'angle terminal est

parfois bien marqué, parfois arrondi comme chez *L. penicillifer*. L'épine marginale, de longueur variable, ne dépasse jamais le front distal de l'uropode (contrairement à la représentation de BOWMAN).

5.2. CROISSANCE

C'est pour le cou des mâles que la transformation logarithmique des mesures apporte l'amélioration la plus notable dans la corrélation croissance totale/croissance de l'organe (tabl. I). L'allométrie est

TABLEAU I

Valeurs des coefficients de corrélation longueur totale / longueur d'organe chez les postlarves sexuées. De haut en bas : nombre d'animaux mesurés, coefficients de corrélation calculés avec les données logarithmiques et avec les données brutes.

	MÂLES			FEMELLES		
	Cou	6 ^e S. abd.	Uro-pode	Cou	6 ^e S. abd.	Uro-pode
<i>L. penicillifer</i>	40	40	40	51	51	51
	0,962	0,993	0,966	0,982	0,988	0,983
	0,977	0,983	0,979	0,983	0,988	0,905
<i>L. hanseni</i>	35	35	31	68	68	68
	0,932	0,993	0,983	0,987	0,951	0,994
	0,940	0,995	0,857	0,982	0,995	0,992
<i>L. chacei</i>	59	59	49	71	71	49
	0,973	0,994	0,992	0,975	0,997	0,982
	0,966	0,994	0,990	0,976	0,992	0,984
<i>L. faxonii</i> Cruz Bay	43	43	43	48	48	46
	0,894	0,952	0,962	0,798	0,992	0,990
	0,883	0,938	0,954	0,972	0,989	0,990
<i>L. faxonii</i> Pointe-Noire	24	24	24	34	34	34
	0,981	0,997	0,987	0,989	0,957	0,989
	0,983	0,997	0,992	0,993	0,995	0,999

minorante : $\alpha = 0.667$. Cependant les coefficients de corrélation calculés à partir des données brutes et transformées sont très voisins ($r = 0,966$ dans le premier cas, $r = 0,973$ dans le second). Il en est de même pour les autres organes (croissance majorante pour le sixième segment abdominal des deux sexes et l'uropode mâle ; minorante ou isométrique pour le cou et l'uropode femelles) (tabl. II). Ces croissances, dans l'intervalle des observations, ne diffèrent donc pas de croissances linéaires. Comme pour les espèces précédentes, nous retrouvons les mêmes particularités de la croissance des organes liées au sexe : le sixième segment abdominal et l'uropode croissent plus vite chez le mâle que chez la femelle (fig. 6 - 3 A, B, C) ; pour le sixième segment abdo-

TABLEAU II

Coefficients d'allométrie chez les postlarves.

		<i>L. Penicillifer</i>	<i>L. hanseni</i>	<i>L. chacei</i>	<i>L. faxonii</i>	
					Cruz Bay	Pte-Noire
Cou	Mâles.....	0,989	0,782	0,667	0,712	1,018
	Indiff.....	2,039	2,041	1,855	2,532	
	Femelles....	1,033	0,903	0,921	1,204	1,156
6 ^e Segment Abdo.	Mâles.....	1,021	1,381	1,174	0,930	1,120
	Indiff.....	1,055	1,058	0,781	1,661	
	Femelles....	1,007	1,223	1,114	1,027	1,021
Uropodes	Mâles.....	0,994	1,202	1,110	1,019	1,122
	Indiff.....	0,815	0,788	0,710	0,899	
	Femelles....	0,704	1,008	0,999	0,949	0,988

minal, les coefficients de corrélation sont meilleurs que pour les autres organes, et la différence des lois de croissance entre sexes est significative au seuil 1 %.

5.3. DÉVELOPPEMENT SEXUEL

L'apparition des caractères sexuels mâles se fait sensiblement à la même taille que chez *L. penicillifer* (3,5 mm environ). Le spermatophore se forme au stade 5 à 5,5 mm. Comme chez *L. penicillifer*, les appareils génitaux droit et gauche fonctionnent alternativement : le spermatophore apparaît soit à droite soit à gauche dans le corps de l'animal. La reproduction est continue : les animaux, sans spermatophore en formation, sont excessivement rares. On n'observe pas de phénomène d'épaississement du corps, comme chez *L. hanseni*.

L'ovogénèse devient visible à 5,5 mm environ, et les cycles de reproduction se succèdent jusqu'aux plus grandes tailles observées. Cependant, les fortes proportions rencontrées de femelles aux ovaires vides indiquent que les périodes de repos sexuel doivent être notablement plus longues que chez *L. penicillifer*.

Ainsi la reproduction débute à peu près à la même taille dans les deux sexes. Les femelles ayant plus de 8,5 mm sont excessivement rares : il ne semble donc pas qu'elles prolongent généralement leur vie jusqu'à atteindre une taille supérieure à celle des mâles.

6. *Lucifer faxonii* BORRADAILE 1915

La morphologie de cette espèce a été étudiée pour comparaison avec *L. chacei*. Nous avons disposé d'échantillons provenant des deux bords de l'Océan

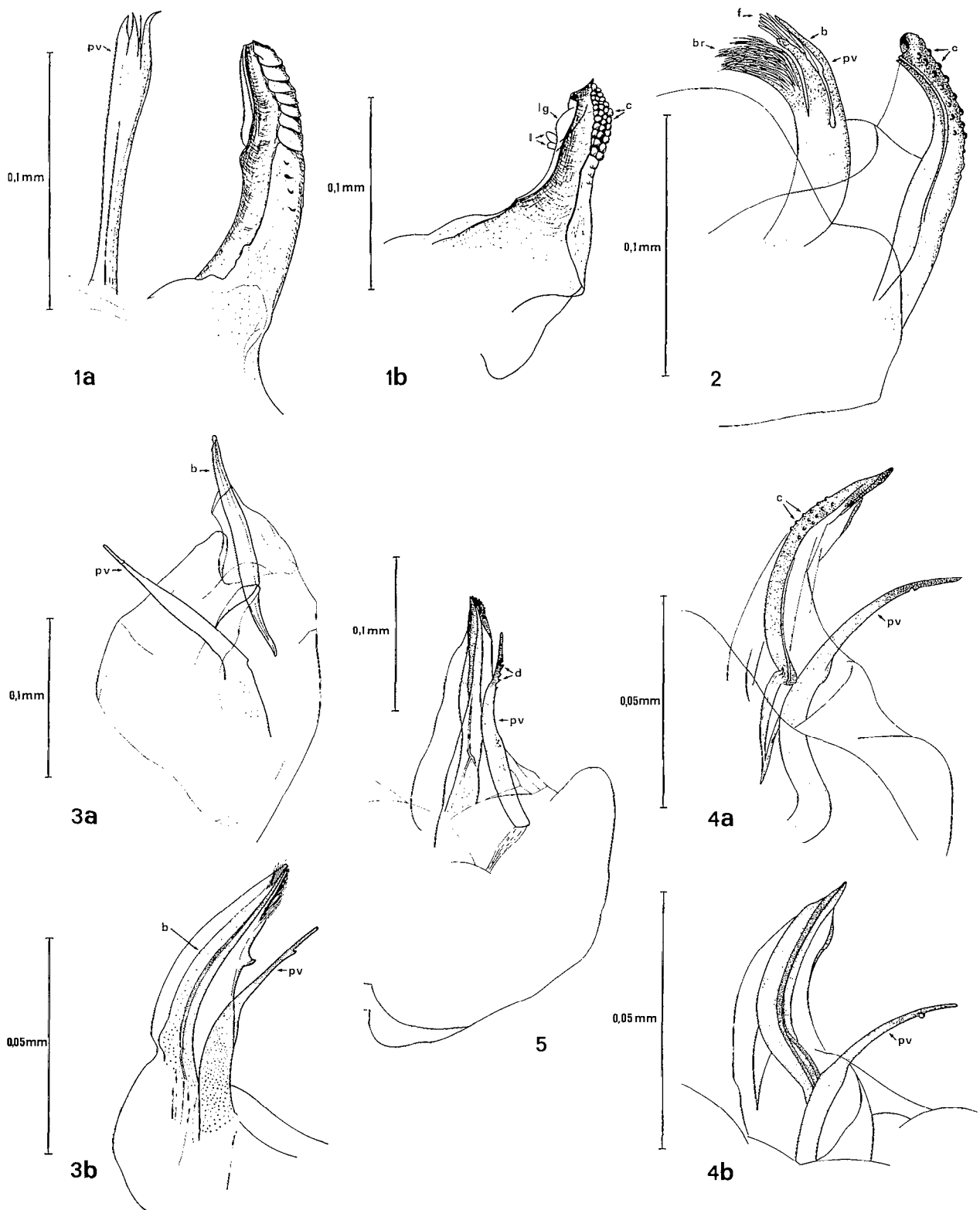


Fig. 5. — Pétasmas en vue interne. — 1 : *L. intermedius*, appendice gauche, a : L. T. = 7 mm environ ; b : portion dorsale, L. T. = 10 mm environ. — 2 : *L. penicillifer*, appendice gauche, L. T. = 7,5 mm environ. — 3 : *L. hanseni*, a : appendice gauche, L. T. = 8 mm ; b : appendice gauche, L. T. = 5,5 mm environ. — 4 : *L. chacei*, appendice droit, a : L. T. = 6 mm environ. — 5 : *L. faxonii* groupe Pointe-Noire, appendice droit, L. T. = 9 mm environ. L. T. = Longueur totale de l'animal.

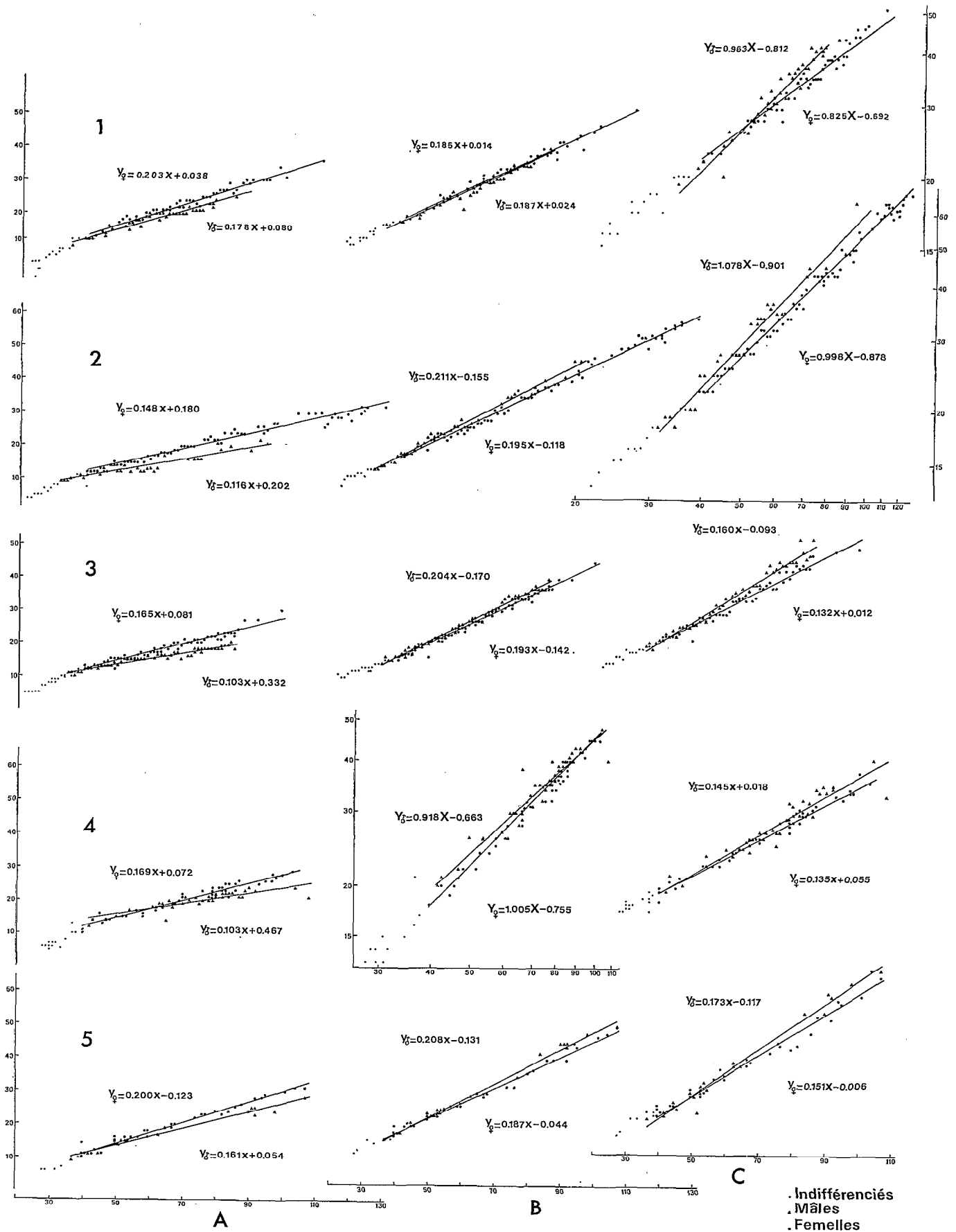


Fig. 6. — Droites de régression longueur d'organe/longueur totale. En abscisse, la longueur totale en 1/10 mm. En ordonnée : A) longueur du cou en 1/16 mm ; B) longueur du sixième segment abdominal en 1/25 mm ; C) longueur de l'uropode en 1/40 mm. 1 : *L. penicillifer* ; 2 : *L. hanseni* ; 3 : *L. chacei* ; 4 : *L. faxonii* groupe Cruz Bay ; 5 : *L. faxonii* groupe Pointe Noire. x, y : équations arithmétiques ; X, Y équations logarithmiques.

Atlantique : environs de Porto Rico (Cruz Bay, Plankton Expedition 1896, Musée de Copenhague), côtes d'Amérique du Sud (Campagne de la Calypso 1961), embouchure du Congo (1). La mauvaise conservation des échantillons de la Campagne de la Calypso ne nous a pas autorisé à effectuer des mensurations ; mais l'observation des trois ensembles d'origine géographique différente nous ont permis de compléter l'étude comparative faite par BOWMAN (1967) et de remarquer l'existence de variations intraspécifiques.

6.1. MORPHOLOGIE

Dans les trois groupes, le front de l'œil n'atteint jamais l'articulation distale du premier segment antennulaire (fig. 2 - 5), mais l'échantillon de Cruz Bay présente quelques spécimens mâles où il l'atteint presque. L'articulation distale du dernier segment antennulaire parvient, au plus, à la base de la zone pigmentée de l'œil, chez la femelle et le jeune mâle (dans les spécimens de Pointe-Noire, l'articulation atteint entre la moitié et les 6/10^e du premier segment antennulaire). Poursuivant son développement, au cours de la croissance chez les mâles, elle atteint le milieu de l'aire pigmentée, puis le front de l'œil dans les spécimens de 8,5 mm (soit environ les 8/10^e de la longueur du premier segment antennulaire).

Le sixième segment abdominal (fig. 3 - 5a, a' et b) présente chez les deux sexes, une échancrure antérieure ventrale à sa jonction avec le segment abdominal précédent. Elle est la plus nette dans les spécimens de Pointe-Noire. Les processus ventraux mâles ont une position analogue dans les trois groupes. Le processus antérieur est cependant moins arqué dans les échantillons de Pointe-Noire. Chez les femelles le rapport longueur/largeur du sixième segment abdominal varie de 2,4 à 2,9 dans les échantillons de Cruz Bay, de 2,4 à 2,7 dans ceux de Pointe-Noire. La valeur moyenne des rapports est significativement différente au seuil 5 % entre les deux provenances. Chez les mâles du groupe de Pointe-Noire, le rapport est en corrélation avec la taille de l'animal ($r = 0,80$) ; la corrélation n'existe pas dans le groupe de Cruz Bay.

La forme de l'uropode (fig. 4 - 5a et 5b) est beaucoup plus proche de celle de *L. chacei* « pacifique » (BOWMAN 1967) que de *L. chacei* « indien » : l'épine est toujours forte chez les deux sexes. L'échancrure distale est toujours plus importante chez les femelles, si bien que l'épine marginale parvient ou ne dépasse que très légèrement le front de l'uropode. Dans les exemplaires de Cruz Bay et de Pointe-Noire, les mâles présentent une évolution dans la forme de la

partie terminale de l'uropode, au cours de la croissance. L'échancrure tend à disparaître totalement : les animaux de 8,5 à 9 mm ont l'extrémité de l'uropode transversal, par contre, les exemplaires sud-américains conservent l'échancrure et l'épine dépasse le front distal de l'uropode.

Le pétasma (fig. 5 - 5) a une forme identique chez les spécimens des deux côtes atlantiques. Bien qu'elle se rapproche de celles de *L. chacei* et *L. hanseni*, le processus ventral (pv) s'en distingue par la présence de denticules antérieurs à l'indentation distale. Leur nombre augmente avec la taille de l'animal et peut aller de 1 à 3 chez les mâles de 6 mm, jusqu'à 5 au stade 8 à 10 mm, l'extrémité du pétasma est ornée de soies de part et d'autre de la gouttière.

Les appendices masculins des trois ensembles géographiques possèdent trois ou quatre soies spinuleuses.

6.2. CROISSANCE

Bien que la comparaison entre les deux ensembles de Cruz Bay et Pointe-Noire ne puisse être très approfondie puisqu'ils se rapportent à des nombres d'individus différents, les observations réalisées permettent de constater entre eux des différences nettes dans les croissances de certains organes.

C'est principalement pour les organes mâles des spécimens de Cruz Bay que la transformation logarithmique des mesures améliore les coefficients de corrélation longueur totale/longueur d'un organe (tabl. I). Leurs valeurs restent cependant nettement plus faibles que pour les spécimens de Pointe-Noire ou pour les autres espèces. L'allométrie est nettement minorante pour le cou (alors que cette croissance est majorante chez la femelle) $\alpha = 0,712$; le sixième segment abdominal des deux sexes, l'uropode mâle ont un coefficient d'allométrie voisin de 1 (tabl. II). La comparaison des coefficients de régression ou d'allométrie entre spécimens de Cruz Bay et de Pointe-Noire révèle que pour les organes étudiés la croissance est plus rapide chez les mâles provenant de Pointe-Noire, et semblable chez les femelles des deux groupes. Dans les spécimens mâles de Pointe-Noire le rapport longueur/largeur du sixième segment abdominal est en corrélation avec la taille de l'animal. Pour les deux groupes, la croissance de l'uropode du mâle est plus forte que chez la femelle (fig. 6 - 4 C et 5 C) mais l'ensemble de Cruz Bay fait exception au phénomène général pour la croissance du sixième segment abdominal : elle est plus rapide chez la femelle (fig. 6, 4 B). Les lois de croissance de cet organe sont significativement différentes, au seuil 1 % d'un sexe à l'autre dans les deux groupes.

(1) Collection BINET, O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire. Congo-Brazzaville.

Les différences notables constatées entre les deux ensembles d'origine géographique différente nous ont amené à analyser la croissance du cou, pour lequel les différences entre coefficients de régression ou d'allométrie d'un groupe à l'autre sont les plus grands. Les tests sur les variances résiduelles confirment que les coefficients de régression sont très significativement différents au seuil 1 % d'un sexe à l'autre, mais pas entre groupes avec ou sans distinction de sexe. En ce qui concerne la croissance du cou, les deux groupes ne diffèrent donc pas.

7. Conclusion

Les modifications de forme par lesquelles passe l'animal, même après l'état larvaire, peuvent être subtiles et ne pas modifier considérablement l'aspect d'ensemble de celui-ci : c'est le cas des variations de proportion du sixième segment abdominal que l'on rencontre au cours de la croissance chez les mâles (*L. faxonii* du groupe Pointe-Noire, *L. hanseni*, *L. penicillifer*). Elles peuvent par contre être assez importantes pour changer l'aspect général de l'animal : c'est le cas du ralentissement de la croissance relative du cou. Chez les spécimens de grande taille, en particulier chez *L. hanseni*, et *L. chacei*, les caractères sexuels s'accusent à un point tel que l'animal s'en trouve déformé : élargissement considérable du corps, parfois disparition du deuxième processus ventral du sixième segment abdominal et de l'épine marginale de l'uropode chez *L. hanseni* ; épaissement du corps et du deuxième processus ventral au sixième segment abdominal chez *L. chacei*.

Une mention particulière doit être faite pour l'évolution constatée au cours du développement de l'animal dans la forme des pétasma et la longueur relative de la base de l'antenne : la forme ou la taille de ces pièces sont en effet utilisées comme critères de détermination des espèces. Le jeune mâle reproducteur de *L. hanseni* présente un pétasma très voisin de *L. chacei* ; la confusion serait aisée sans l'utilisation d'autres caractères distinctifs. La taille de la base antennaire chez *L. chacei* est proche de celle de l'œil chez les animaux de grande taille seulement ; elle lui est nettement inférieure au stade jeune, comme chez *L. faxonii*. Les caractères morphologiques utilisés comme critères spécifiques se modifient donc au cours de la croissance. Aux stades sexuellement indifférenciés, où les différences morphologiques sont bien souvent subtiles, c'est la

convergence d'un ensemble de caractères qui permettra souvent d'établir une diagnose spécifique.

Hormis ces variations liées à la croissance, les observations des populations du plateau continental au voisinage de Nosy-Bé n'ont pas permis de mettre en évidence des variations de forme liées à des biotopes : il semble que, si les conditions de milieu en zone néritique présentent des gradients géographiques forts, leur instabilité, la faible extension des espèces et leur longévité apparemment réduite ne permettent pas l'établissement de variants suffisamment stables pour être décelés. La seule « anomalie » observée concerne la coloration des yeux : *L. penicillifer*, qui présente le plus souvent des pigments oculaires bruns, apparaît dans de rares échantillons avec des yeux noirs ; au contraire, *L. hanseni*, espèce aux yeux noirs présente de rares spécimens aux yeux bruns. Quant à *L. chacei*, ses stades « asexués » sont souvent très faiblement pigmentés alors que les stades sexués ont des yeux brun rouge. Mais ces variations ne semblent pas liées au biotope.

L'étude morphologique de ces diverses espèces corrobore donc les descriptions faites par HANSEN et BOWMAN mais en précisant cependant l'évolution au cours de la croissance des caractères spécifiques admis. Elle met en évidence en particulier le fait que les pièces sexuelles des mâles, loin de garder la forme acquise au début de la maturité, suivent comme l'ensemble de l'animal une évolution tout au long de sa vie. Ainsi la postlarve passe par trois étapes : une phase « asexuée » précédant la différenciation sexuelle. Cette phase se termine plus tôt chez *L. hanseni*, qui est aussi la seule espèce où l'épine labrale subsiste alors que l'élongation du cou révèle que la période larvaire est terminée. Bien que rare, la persistance possible de cette épine jusqu'à des tailles auxquelles certains mâles débutent visiblement leur différenciation sexuelle, laisse à penser qu'elle disparaît à ce moment sans qu'il existe de période transitoire notable. La deuxième étape peut se produire la différenciation des sexes. Morphologiquement, seul le mâle acquiert des attributs qui n'existaient pas durant sa période postlarvaire (1). La troisième étape du développement est atteinte avec la maturité sexuelle qui débute sensiblement à la même taille chez toutes les espèces. Là encore, *L. hanseni* se distingue des autres espèces (2) : la position médiane du spermatophore chez le mâle donne à penser que l'appareil génital est unique ; la position alternativement à droite ou à gauche chez *L. penicillifer*, *L. faxonii* et *L. chacei* proviendrait de la parité des organes.

(1) Hormis le thelycum de la femelle, qui est un appareil peu visible.

(2) On ne peut se prononcer sur *L. intermedius* récolté en trop petite quantité.

En ce qui concerne *L. intermedius* l'insuffisance de spécimens (une cinquantaine) ne nous a pas permis d'en prolonger l'étude plus avant. A notre connaissance, cette espèce n'avait jusqu'à présent été signalée que dans la région indo-pacifique ; il serait possible que comme dans le cas de *L. faxonii* les spécimens du Golfe d'Oman appartiennent, en fait, à une nouvelle espèce, voisine de *L. intermedius*. Ces deux espèces différeraient en particulier par les proportions existant entre la taille de l'œil et celle du premier segment antennulaire. Faute de spécimens authentiques de *L. intermedius*, nous avons rapporté la forme du golfe d'Oman à cette espèce, puisqu'entre autres caractères, la forme du pélasma lui est analogue.

Bien qu'elle se réfère à une quantité très restreinte d'observations, l'étude succincte de la croissance complète l'étude morphologique entreprise. Elle permet de mettre en évidence certaines caractéristiques du développement du genre *Lucifer*, et des variantes de celles-ci selon les espèces. Pour les illustrer, nous avons utilisé les droites de régression en prenant comme référence la longueur totale de l'animal (1).

Nous avons cependant calculé les coefficients d'allométrie pour chaque organe. Sans vouloir attacher d'importance à leurs valeurs mêmes, il semble difficile d'admettre que la similitude des « tendances » majorantes ou minorantes constatées, selon les organes ou les sexes, soient purement fortuites. Pour les quatre espèces, les cous ont des croissances minorantes chez les mâles (tabl. II), les coefficients sont plus forts ou même majorants, chez les femelles ; les sixièmes segments abdominaux ont des croissances majorantes, plus faibles chez les femelles ; il en est de même pour les croissances des uropodes où les coefficients d'allométrie sont voisins de 1. Ceci se trouve illustré par la différence entre les pentes des droites de régression d'un organe et d'un sexe à l'autre (fig. 6). *L. faxonii* fait exception à ces lois : dans le groupe de Pointe-Noire, le cou a une

allométrie majorante chez le mâle, dans le groupe de Cruz Bay, la croissance relative du sixième segment abdominal est plus importante chez la femelle. C'est aussi le seul groupe où la transformation logarithmique des mesures améliore les coefficients de corrélation pour l'ensemble des organes du mâle (tabl. I). Cinq autres coefficients seulement sont améliorés par cette transformation, sur les trente corrélations étudiées. Pour chaque organe, l'intersection des droites de croissance se rapportant à chaque sexe a lieu en général au début de la différenciation sexuelle (fig. 6), et le test F sur les variances résiduelles concernant la croissance du sixième segment abdominal révèle que les différences entre les lois de croissance du mâle et de la femelle sont significatives au seuil 5 % ou 1 %. La différence des lois entre sexes semble apparaître plus tardivement pour l'uropode de *L. penicillifer* (fig. 6 - 1 C), où elle coïnciderait avec la maturation sexuelle ; il en est peut-être de même chez *L. faxonii* pour le cou (fig. 6 - 4 A), dans le groupe de Cruz Bay, pour l'uropode dans le groupe de Pointe-Noire (fig. 6 - 5 C). Dans nos conditions d'observation, il est impossible de savoir si la convergence des droites de régression, pour le sixième segment abdominal du groupe de Cruz Bay (fig. 6 - 4 B) dénote bien un caractère particulier de la croissance chez cette espèce ou si elle résulte tout simplement de la distribution des observations : celles-ci sont en effet beaucoup plus abondantes aux grandes tailles.

Parmi les quatre espèces étudiées, il faut noter que la ressemblance morphologique déjà constatée entre *L. chacei* et *L. hanseni* s'associe à une analogie dans les lois de croissance de leurs organes : les coefficients d'allométrie et de régression ont respectivement des valeurs très voisines chez les deux espèces. Mais la comparaison des variances résiduelles entre espèces et entre sexes indique que les lois de croissance sont très hautement différentes au seuil de 1 % par le test F. En ce qui concerne la parenté entre *L. chacei* et *L. faxonii*, les résultats de cette étude confirment,

(1) Pour plusieurs raisons, on déconseille d'utiliser les droites de régression pour une étude biométrique ; on considère surtout que ce procédé n'est pas précis, puisque aucune des deux variables comparées ne peut, a priori, jouer le rôle de variable de référence : on est donc conduit à représenter une loi par un ensemble de deux droites qui tiennent compte du degré de relation des variables et donc de la variabilité individuelle.

Cette étude étant succincte, nous avons estimé que l'illustration par les droites de régression était suffisante. Mais ce choix est aussi motivé par deux raisons. Le faible nombre d'animaux observés semble entraîner des coefficients de corrélations non affectés, en général, par la transformation des données, ou bien meilleures à partir des données brutes. Représenter l'ensemble des lois de croissance par des fonctions puissance était donc incorrect. D'autre part, le besoin de disposer d'échantillons réduits en effectif, mais représentant tout l'intervalle des tailles, la nécessité d'étudier des animaux en elongation, nous ont obligé à sélectionner les spécimens.

Pour que la comparaison soit possible, d'un sexe à l'autre, dans chaque espèce, nous avons représenté, pour un organe donné, les droites de régression dans le même système de données, celui qui fournit la meilleure corrélation. Nous donnons à titre indicatif, les valeurs des coefficients d'allométrie. Les corrélations étant très fortes, celles-ci sont très voisines des valeurs des coefficients de régressions (uropode de *L. penicillifer* et *L. hanseni* ; sixième segment abdominal de *L. faxonii* groupe Cruz Bay) ; les droites de régressions X/Y et Y/X sont alors elle-mêmes très voisines.

l'élévation au rang d'espèce de « *L. faxonii* type pacifique ». Si morphologiquement les deux espèces sont très voisines, les lois de croissance de *L. chacei* « indien » très différentes de *L. faxonii* permettent d'affirmer qu'on est en présence de deux espèces distinctes. Il reste cependant à confirmer, par comparaison directe, que les deux formes appartiennent bien à l'unique espèce *L. chacei* BOWMAN.

Contrairement au phénomène mis en évidence chez certains crustacés, les courbes de croissance (fig. 6) ne semblent pas présenter de rupture de pente entre la période de différenciation sexuelle et le stade de maturation : la mue pubérale ne semble pas provoquer de modification dans les lois de croissance du genre (sauf peut-être dans le cas de l'uropode de *L. penicillifer*). C'est au moment de la différenciation sexuelle qu'auraient lieu des modifications physiologiques profondes induisant un changement dans les vitesses de croissance. Le fait se remarque souvent au vu des distributions de mensurations d'organes durant la période d'indifférenciation comparées à celles de la période sexuée (1). Les croissances des trois organes : cou, sixième segment abdominal, uropode, en période d'indifférenciation ont été étudiées dans quatre espèces : *L. penicillifer*, *L. henseni*, *L. chacei*, et *L. faxonii* du groupe de Cruz Bay. Les coefficients de corrélation calculés à partir données brutes ou transformées diffèrent peu (tabl. III). La transformation logarithmique améliore nettement la corrélation dans deux cas : sixième segment abdominal de *L. faxonii* et uropode

de *L. chacei*. Les coefficients d'allométrie sont majorants pour les cous et les sixièmes segments abdominaux (*L. chacei* excepté), minorants pour les uropodes. L'emploi des données brutes améliore principalement les corrélations pour les organes de *L. henseni*.

Pour tester la différence dans les lois de croissance

TABLEAU III

Valeurs des coefficients de corrélation longueur totale / longueur d'organe chez les postlarves indifférenciées. Dans chaque cas, en haut : coefficient calculé avec les données logarithmiques ; en bas, avec les données brutes.

	<i>L. penicillifer</i>	<i>L. henseni</i>	<i>L. chacei</i>	<i>L. faxonii</i> (Cruz Bay)
Nbre spécimens	18	12	20	17
Cou	0,974	0,974	0,961	0,907
	0,967	0,981	0,969	0,901
6 ^e segment abdominal	0,937	0,925	0,961	0,850
	0,943	0,942	0,954	0,836
Uropode	0,940	0,958	0,953	0,690
	0,941	0,963	0,900	0,696

entre indifférenciés d'une part, sexués d'autre part, les tests F sur les variances résiduelles ont été menées à partir des données (brutes ou transformées) apportant la corrélation la plus forte dans les organes et les stades comparés. Les résultats (tabl. IV) font

TABLEAU IV

Différence entre les lois de croissance des postlarves indifférenciées d'une part, des mâles et des femelles d'autre part. Test F réalisé sur les données logarithmiques : l, ou sur les données brutes : b.

THS : significatif au seuil 1 %
S : significatif au seuil 5 %
NS : non significatif

	<i>L. penicillifer</i>		<i>L. henseni</i>		<i>L. chacei</i>		<i>L. faxonii</i> Cruz Bay	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
Cou.....	THS l	THS l	THS b	THS l	THS b	THS b	THS l	THS b
6 ^e Seg. Abdominal.....	NS l	NS b	NS b	S b	THS l	THS l	NS l	S l
Uropode.....	THS b	NS l	NS l	THS b	THS l	S l	NS l	NS b

(1) Sont considérées comme femelles, les postlarves d'une certaine taille ne présentant pas d'ébauche de pétasma. Il s'en suit que les courbes de croissance des indifférenciés et des femelles peuvent être inexactes dans leur limite supérieure et inférieure respectivement. Cette incertitude influe aussi sans doute sur les résultats des comparaisons des lois de croissance entre indifférenciés et femelles.

apparaître une différence hautement significative au seuil de 1 % entre les lois de croissance du cou avant et après différenciation sexuelle, pour toutes les espèces. Les résultats sont variables pour les autres organes, et seul *L. chacei* présente un changement significatif dans les lois de croissance de tous ses organes à la différenciation sexuelle.

L'étude de la croissance chez les indifférenciés révèle surtout que les coefficients de régression (ou d'allométrie, tabl. II) décroissent du cou à l'uropode pour toutes les espèces. A la différenciation sexuelle, la croissance relative du cou diminue, alors que celle de la région postérieure de l'animal s'accroît, amenant un développement relativement plus rapide du sixième segment abdominal. Cet accroissement intéresse aussi les appendices distaux puisque les coefficients de croissance des uropodes sont alors plus forts. Ainsi une « zone » de croissance maximale semblerait s'être déplacée dans le corps de l'animal, y entraînant une modification du gradient. Le phénomène est plus net chez les mâles que chez les femelles, et chez *L. faxonii* et *L. penicillifer* les

femelles semblent garder le même gradient de croissance durant toute la période postlarvaire. Ainsi ces deux espèces morphologiquement fort différentes présentent une certaine parenté de développement.

L'étude morphologique des espèces nous a permis de confirmer ou de mettre en évidence les caractères distinctifs de chacune d'elles. L'étude biométrique permet de préciser des différences dans leur croissance, mais aussi de découvrir ou de confirmer des analogies dans leur développement ; elle donne aussi des caractéristiques d'ensemble du genre. La différence de gradient constatée avant et après différenciation sexuelle est le reflet des modifications fonctionnelles importantes que doit subir l'animal au début de ce dernier stade. Il y aurait donc une « mue prépubérale » chez le genre *Lucifer*, et le dimorphisme sexuel s'accompagne d'une croissance propre à chaque sexe.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 2 février 1973.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNARD (K. H.), 1950. — in *Ann. of the South Afr. Mus.*, **28**, (*Lucifer* p. 665).
- BARTH (R.), 1963. — Estudos sobre *L. reynaudi* como indicador de águas tropicais. *Instituto de Pesquisas da Marinha (Rio de Janeiro)*. *Notas técnicas*, 12/63.
- BOWMAN (T.), 1967. — The planctonic shrimp *Lucifer chacei* sp. nov. (Sergestidae, Luciferinae) the pacific twin of the atlantic *Lucifer faxonii*. *Pac. Sci.*, **21** (2) : 266-271.
- BROOKS (W. K.), 1881. — II : *Lucifer* : a study in morphology. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **173** : 57-137, pl. 1-11.
- FÉNAUX (R.), 1963. — Écologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens (Villefranche-sur-Mer). *Trav. Stat. Zool. Villefranche-sur-Mer*, **22** (15).
- GORDON (I.), 1956. — The Sergestidae of the Great Barrier Reef Expedition. *Great Barrier Reef Expedition 1928-29* ; **6** (5) (*Lucifer* : 323-324).
- GURNEY (R.), 1926. — Zoological Results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal 1924. Report on the larvae of the Crustacea Decapoda. *Trans. Zool. Soc. London*, **22** (2) : 231-287 (*Lucifer* : 246-252).
- HANSEN (H. H.), 1919. — *Siboga Expedition 1899-1900*. Vol. XVIII : The Sergestidae of the Siboga Expedition. (*Lucifer* : 48-65, pl. 4 et 5).
- HANSEN (H. H.), 1922. — Crustacés Décapodes. VI Sergestides. *Résultats des Campagnes Scientifiques du Prince de Monaco*, **64** (*Lucifer* : 198-202).
- HIATT (R. W.), 1947. — Ghost prawns (subfamily Luciferinae) in Hawai. *Pac. Sci.*, **1** (4) : 241-243.
- ILLIG (G.), 1914. — Die Decapoden des deutschen Südpolar Expedition. II : Die Sergestiden. *Deutsche Südpolar Expedition 1901-1903*. XV Band, Zoologie VII Band. (*Lucifer* : 374-375).
- ILLIG (G.), 1927. — *Wiss. Ergeb. den Deutschen Tiefsee Expedition (auf dem Dampfer Valdivia 1898-1899)*. XXIII Band : Die Sergestiden. (*Lucifer* : 280-282).
- KENSLEY (B. F.), 1971. — The family Sergestidae in the waters around Southern Africa (Crustacea, Decapoda, Natantia). *Ann. of the South Afr. Mus.*, **57** (10) : 219-224.
- MAYRAT (A.), 1964 (paru 1966). — Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique. *Mem. I.F.A.N.*, **77** : 499-648.
- MAYRAT (A.), 1965. — La loi d'allométrie et les allométries. *C. R. Soc. Biol.*, **159** : 544-548.

- MAYRAT (A.), 1965. — Calcul et comparaison des droites d'allométrie de croissance. *C. R. Soc. Biol.*, **159** : 2139-2143.
- MAYRAT (A.), 1966. — Les variations des taux d'allométrie et les indices d'origine dans une série, et leurs relations supposées. *C. R. Soc. Biol.*, **160** : 470-473.
- MOCQUARD (J. P.), 1971. — Essai d'application des méthodes statistiques à l'étude de la croissance et de certains de ses facteurs : effet du groupement, contrôle neuro-humoral et facteurs sexuels chez quelques Oniscoïdes (Crustacés Isopodes). Thèse, Faculté de Poitiers. 187 p. 28 tableaux. 2 annexes.
- O'PAULSON, 1875. — Studies on Crustacea of the Red Sea. Part I. (Traduit du Russe). National Science Foundation, Washington D. C. 1961.
- SOKAL (R. R.), ROHLF (F. J.), 1969. — Biometry. The principles and practices of statistics in biological research. Ed. W.H. Freeman and C^{ie}, San Francisco : 776 p.
- SPENCE BATE (C.), 1888. — *Report on the scientific results of the exploring voyage of H.M.S. CHALLENGER 1873-1876*. Report on the Crustacea Macrura dredged by H.M.S. CHALLENGER during 1873-1876 *Zool.* **24**, texte et figures.
- STEBBING (T. R.), 1905. — On stalk-eyed Crustacea Malacostracea of the Scottish National Antarctic Expedition. *Trans. Roy. Soc. Edinburg*, L. (Lucifer, p. 284).
- TEISSIER (G.), 1935. — Croissance des variants sexuels de *Maia squinado*, L. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, **13** : 93-130.
- TEISSIER (G.), 1948. — La relation d'allométrie ; sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **1** (4) : 14-53.
- TEISSIER (G.), 1961. — Choix des paramètres définissant une relation structurale linéaire dans la pratique biométrique. *Biométrie et Praximétrie*, **2** : 137-158.
- TEISSIER (G.), GUILLAUME (M. C.), THIBAUD (J. M.), 1963. — Dimorphisme des males et gradient de croissance chez *Macropodia rostrata* L. *Cah. Biol. Mar.*, **4** (3) : 321-352.
- TIRMIZI (N. W.), QURESHI (W. M.), 1971. — On the male genitalia of *Lucifer penicillifer*, HANSEN 1919 (Decapoda, Sergestidae). *Crustaceana*, **20** (3) : 316-318.
- WICKSTEAD (J. H.), 1961. — A quantitative and qualitative study of some indowestpacific Plankton. *Fish. Pub.*, **16** (colonial office) London.

ANNEXE

Récapitulation des principaux caractères distinctifs des espèces

	<i>L. intermedius</i>	<i>L. penicillifer</i>	<i>L. hanseni</i>	<i>L. chacei</i>	<i>L. faxonii</i>
Caractères généraux	Épines cephaliques, thoraciques bien développées, surtout chez le jeune	Yeux généralement bruns Corps plus trapu et plus opaque que <i>L. chacei</i> , chez les indifférenciés	Yeux généralement noirs Postlarves jeunes à épine labrale	Yeux peu colorés ou bruns Jeunes à corps élancé, hyalin Soies généralement bien développées	Groupe Pointe Noire : Yeux noirs Corps hyalin
Taille de l'œil par rapport au 1 ^{er} article antennulaire	plus petit	égal	plus petit à égal	plus petit	plus petit
Taille de la base antennulaire par rapport au 1 ^{er} article antennulaire	7/10 à 1/1	5/10 à 7/10	5/10 à 7/10	♂ : 6/10 à 9/10 ♀ : 6/10	6/10 à 8/10
Taille de l'œil par rapport à la base antennulaire	plus grand à légèrement plus petit	beaucoup plus grand	beaucoup plus grand	♂ : plus grand à égal ♀ : plus grand	plus grand à égal
Segment abdominal 6 Forme Rapport longueur / largeur Échancrure ventrale entre segments 6 et 5	♂ : 2,6 à 2,7 ♀ : 2,4 à 2,6 présente	s'affine avec la taille (♂) aminci d'avant en arrière (♀) peu marquée ou absente	rectangulaire 2 (jeunes) à 2,5 bien marquée	rectangulaire chez les matures ♂ : 2,5 à 2,7 ♀ : 2,2 à 2,6 bien marquée	♂ : 2,5 à 2,9 ♀ : 2,4 à 2,9 marquée
Position du 1 ^{er} processus ventral du segment abdominal 6 Forme des processus	à mi-distance entre échancrure et 2 ^e processus 1 ^{er} processus relativement fort à la base	proche du 2 ^e processus les deux processus fins	très proche du 2 ^e processus 2 ^e processus court et fort	à mi-distance entre échancrure et 2 ^e processus forts à la base	à mi-distance entre échancrure et 2 ^e processus
Uropode Rapport longueur / largeur Forme et taille de l'épine marginale et du bord distal	♂ : épine forte dépassant le bord distal ♀ : épine atteint au plus le bord distal angle distal plus ou moins marqué	4 épine mince atteint au plus le bord distal généralement arrondi	4 épine mince et courte bord distal très échancré	♂ : 4 à 4,5 ♀ : 3,8 à 4,3 épine mince, atteint au plus le bord distal angle distal marqué (♂), marqué ou non (♀)	4 à 5 épine forte dépasse au plus le bord distal (♀); le dépasse nettement (♂) échancrure distale marquée (♀), tend à disparaître avec la croissance (♂)
Pétasma Partie dorsale Processus ventral	manchon isodiamétrique ornementations : lamelles et chitinisations lame mince divisée en languettes	manchon renflé à l'extrémité ornementations : chitinisations nombreuses parfois régulières lame divisée en 3 parties : baguette, filaments, brosse	gouttière acuminée et incurvée avec dent latérale. Évolution en baguette sans dent aux grandes tailles baguette à protubérance distale	languette en forme de faucille avec lame latérale et parfois chitinisations baguette arquée à protubérance distale	languette sensiblement droite parfois avec soies distales baguette avec plusieurs protubérances distales