

LE GENRE *CERATIUM*
(PÉRIDINIEN PLANCTONIQUE)
DANS LE CANAL DE MOZAMBIQUE.
CONTRIBUTION A UNE RÉVISION MONDIALE
PREMIÈRE PARTIE

par A. SOURNIA
Laboratoire des Pêches Outre-Mer
Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, Paris-V^e

SOMMAIRE

— GÉNÉRALITÉS, p. 376.

Aperçu sur la bibliographie mondiale (376). Répartition géographique dans l'océan mondial (377). Facteurs écologiques (379). Problème de la variabilité (380). Propositions de nomenclature (381). A propos des types spécifiques (383). Recherches antérieures dans la région étudiée (383). Méthodes, buts et limites du présent travail (384).

— SYSTÉMATIQUE.

Subg. *Archaeoceratium*.

Sect. *Poroceratium* : *C. praelongum* (386). *C. cephalotum* (388).
C. gravidum (388).

Subg. *Ceratium* (1).

Sect. *Candelabra* : *C. candelabrum* (390).

Sect. *Furciformia* : *C. furca* (395). *C. belone* (399). *C. incisum* (400).

Sect. *Pentagona* : *C. pentagonum* (400). *C. lineatum* (404). *C. teres* (405). *C. Kofoidii* (406). *C. minutum* (406). *C. setaceum* (407).

Subg. *Amphiceratium*.

Sect. *Inflata* : *C. geniculatum* (407).

Sect. *Fusiformia* : *C. fusus* (408). *C. extensum* (412). *C. inflatum* (412). *C. longirostrum* (413). *C. falcatum* (414). *C. falcatifforme* (414).

(1) En remplacement du nom illégal de « Subg. *Biceratium* (Vanh.) Gran » (cf. LANJOUW *et al.*, 1966, article 22), puisque ce sous-genre inclut très probablement l'espèce-type du genre *Ceratium* : *C. pleuroceras* Schrank, 1793, p. 34, pl. 3, fig. 23; quoiqu'imprécise, la description de SCHRANK semble en effet désigner une espèce d'eau douce très voisine du *C. cornutum*.

Subg. *Orthoceratium* (1).

Sect. *Tripes* : *C. tripes* (416). *C. porrectum* (425). *C. breve* (425).
C. arietinum (429). *C. symmetricum* (432). *C. azoricum* (435).
C. Petersii (436). *C. euarctatum* (436). *C. declinatum* (438).

C. contortum (441). *C. giberrum* (446). *C. concilians* (449).
C. lunula (450). *C. Carnegiei* (452). *C. platycorne* (453).

Sect. *Densa* : *C. dens* (457).

Sect. *Limulus* : *C. limulus* (458). *C. paradoxides* (458).

Sect. *Palmata* : *C. ranipes* (459).

Sect. *Macroceros* : *C. macroceros* (460). *C. deflexum* (464).

C. massiliense (466). *C. carriense* (469). *C. trichoceros* (472).

C. contrarium (473). *C. horridum* (474). *C. vultur* (481). *C. Pavillardii* (483). *C. hexacanthum* (484).

Sect. *Reflexa* : *C. reflexum* (487).

— INDEX ALPHABÉTIQUE, p. 488.

— RÉSUMÉ, SUMMARY, ZUSAMMENFASSUNG, p. 490.

— BIBLIOGRAPHIE, p. 491.

APERÇU SUR LA BIBLIOGRAPHIE MONDIALE

Une œuvre capitale domine la bibliographie du genre *Ceratium* : celle de JÖRGENSEN; la monographie mondiale de cet auteur (1911) est en effet la première en date (ainsi d'ailleurs que la dernière, si l'on met de côté, comme on le verra plus loin, le travail de SCHILLER). Cette révision contient la description et l'illustration détaillées de la presque totalité des espèces aujourd'hui connues; elle a cependant vieilli, comme il est naturel en un demi-siècle, d'une part du point de vue nomenclatural (synonymies, priorités, etc.), d'autre part au niveau infraspécifique (variabilité). Enfin, au sujet de cette monographie, signalons qu'elle est malheureusement devenue très rare dans les bibliothèques, et que sa réédition sera très profitable (2).

JÖRGENSEN a publié postérieurement (1920) une seconde étude capitale sur le genre *Ceratium*, mais cette fois limitée à la Méditerranée, et présentée différemment : l'auteur décrit les variations saisonnières et géographiques, et s'attache particulièrement au problème de la variabilité, ce qui le conduit à modifier sur plusieurs points de taxinomie son travail précédent, ainsi qu'à créer de nombreux taxons infraspécifiques.

Les *Ceratium* avaient antérieurement été étudiés dans l'optique océanographique, mais sur des bases systématiques insuffisantes,

(1) En remplacement du non illégal de « Subg. *Euceratium* (Vanh.) Ostf. » (cf. LANJOUW, *ibid.*, article 21).

(2) projetée par les Editions Zentralantiquariat (Leipzig).

par KARSTEN (1905, 1907) au cours des croisières de la *Valdivia*. Ils le sont de nouveau après JÖRGENSEN, par PETERS (1934) et SCHUBERT (1937) dans l'Atlantique (*Meteor, Plankton Exped.*, et *dtisch. antarkt. Exped.*), puis par STEEMANN NIELSEN (1934, 1939) dans l'Indo-pacifique (*Dana*) : PETERS développe la notion de sous-espèce géographique, qu'il appuie toutefois trop souvent sur une discrimination morphologique incertaine. STEEMANN NIELSEN, par contre, traite avec une égale précision les aspects écologique et morphologique et donne la première approche biométrique du problème de la variabilité.

L'histoire, ou plus simplement, les conditions de publication, ont voulu que le travail qui fait actuellement autorité dans le genre *Ceratium* soit celui de SCHILLER (1937) : publiée dans la *Rabenhorsts Kryptogamen-Flora*, la monographie de SCHILLER a probablement bénéficié du renom des Diatomées présentées peu avant par HUSTEDT dans la même Flore, car, de l'avis des Phytoplancologistes avertis, la comparaison des deux ouvrages n'est guère soutenable. Les *Ceratium* de SCHILLER peuvent être considérés comme une mauvaise copie de ceux de JÖRGENSEN, copie cependant indispensable, car renfermant diverses innovations, et constituant malgré tout la mise à jour taxinomique la plus récente. Ce travail doit être consulté avec précautions, car les « distractions » et les erreurs « de détail » y sont abondantes : erreurs typographiques (?), omissions, références erronées, désignations infraspécifiques (*var.*, *f.*, *subsp.*) employées l'une pour l'autre, enfin figures empruntées à JÖRGENSEN ou à BÖHM et reproduites sous un nom infraspécifique différent...

Quoi qu'il en soit, la monographie de SCHILLER a fait date, et la grande majorité des travaux postérieurs en porte l'empreinte fidèle. Deux exceptions importantes cependant :

GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944) ont donné une remarquable étude des *Ceratium* récoltés par le *Carnegie* dans l'Atlantique nord et dans le Pacifique; ce travail, d'importance « semi-mondiale », apporte de nombreuses contributions à la connaissance de l'écologie et de la variabilité chez ces Péridiniens. D'autre part, LOPEZ (1955 et 1966) a appliqué à plusieurs espèces les méthodes biométriques : nous y reviendrons plus loin.

Enfin, remarquons que les méthodes expérimentales ne sont pas encore entrées dans la pratique courante, si bien que les questions de physiologie, et particulièrement celles du métabolisme et de la sexualité, sont encore très mal connues (cf. HASLE & NORDLI, 1951; NIELSEN, 1956; NORDLI, 1953, 1957; STOSCH, 1964).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DANS L'Océan Mondial

Les *Ceratium* sont essentiellement thermophiles, mais de tolérance très variable vis-à-vis de la température. Les espèces d'eaux froides (soit sténothermes froides, soit cosmopolites) sont très peu nombreuses. On peut penser, à la suite de GRAHAM (1941) et GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944), qu'il n'existe pas d'espèces tempérées proprement dites, mais seulement des espèces tropicales plus ou moins tolérantes, l'eurythermie pouvant conduire au cosmopolitisme.

La répartition géographique mondiale pose ici, comme pour tout être vivant, deux sortes de problèmes : 1) un problème de latitude, qui est celui de la bipolarité : les espèces d'eaux froides sont-elles les mêmes dans les deux hémisphères ? 2) un problème de longitude : à une latitude donnée, les espèces sont-elles réparties tout autour du globe ? Quelques mots sur ces deux questions :

1. BIPOLARITÉ

Ce problème ne peut qu'être évoqué ici pour mémoire, car mes récoltes dans le canal de Mozambique ne l'ont pas mis en jeu.

S'il est universellement admis que les espèces polaires sont différentes dans les deux hémisphères (JÖRGENSEN, 1911, STEEMANN NIELSEN, 1939), cette notion est toutefois plutôt suggérée par la théorie que prouvée par l'observation; celle-ci n'est en effet qu'à demi-probante, et l'on peut résumer comme suit l'état des connaissances : deux espèces arctiques bien connues, *C. arcticum* et *C. longipes*, n'ont pas encore été signalées dans l'Antarctique. (Mais rappelons ici la disproportion de nos connaissances phytoplanctoniques des deux régions... D'autre part, plusieurs taxons sont réputés propres à l'un ou à l'autre hémisphère, mais sont en fait mal définis ou mal connus : *C. lineatum*, *C. pentagonum* var. *robustum*, *C. pentagonum* subsp. *pacificum*, et *C. Petersii*.

Le problème est délicat, car il suppose de décider si deux formes morphologiquement voisines sont ou non distinctes. Une telle question, dans l'état actuel des connaissances et des méthodes de culture, demeure pratiquement insoluble.

2. INDO-PACIFIQUE ET ATLANTIQUE

Le problème de la distribution longitudinale des espèces d'eaux froides ne peut être abordé ici (cf. STEEMANN NIELSEN, 1939, GRAHAM

& BRONIKOVSKY, 1944). Par contre il me semble utile de résumer le cas des espèces tropicales, sous l'aspect de la distinction entre Atlantique et Indo-Pacifique.

La dernière mise à jour de cette question est celle de GRAHAM (1941) et GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944) : ces deux auteurs concluent que, par suite des conditions hydrologiques, les communications entre les deux régions s'effectuent « à sens unique », 8 espèces, sténothermes chaudes, étant propres au Pacifique, et aucune n'étant endémique dans l'Atlantique.

Cette thèse doit être modifiée, dans son détail du moins, à la suite des quelques modifications taxinomiques et de la mise à jour que j'expose dans le présent travail :

— une espèce seulement demeure provisoirement « atlantique » : *C. minutum*; encore est-elle très mal connue, du fait de sa petite taille;

— par contre, sept espèces (dont la liste diffère de celle de GRAHAM & BRONIKOVSKY), paraissent « indo-pacifiques »; quatre d'entre elles sont cependant mal connues (je les indique par un point d'interrogation) :

<i>C. dens</i>	? <i>C. Aultii</i>
<i>C. filicorne</i>	? <i>C. deflexum</i>
<i>C. humile</i>	? <i>C. lanceolatum</i>
	? <i>C. Petersii</i>

Précisons que sept espèces données par STEEMANN NIELSEN ou GRAHAM & BRONIKOVSKY comme endémiques de l'une ou de l'autre région sont maintenant connues dans les trois océans, ou sont tombées en synonymie : *C. Boehmii*, *C. Carnegiei*, *C. geniculatum*, *C. longinum*, *C. scapiforme* et *C. Schmidtii*.

FACTEURS ÉCOLOGIQUES

Il est prouvé que le plus important est la température, dont l'effet se manifeste dans l'espace (variations géographiques) comme dans le temps (variations saisonnières). Ce facteur influe non seulement sur la répartition géographique des espèces, comme on vient de le voir plus haut, mais aussi sur les caractères morphologiques, selon un processus toutefois incertain : deux hypothèses principales tentent d'expliquer la relation entre température et variation morphologique. La première, la plus ancienne, est celle de la flottabilité : les cellules s'adaptent à une élévation de la température par une diminution de leur masse et une augmentation de leur

surface portante. Selon la seconde hypothèse, la croissance, plus rapide dans les mers chaudes, rendrait compte de ces différences de taille. Quel que soit le mécanisme de ce phénomène (cf. NIELSEN, 1957), il est de règle que les *Ceratium* psychrophiles sont des organismes robustes, souvent pourvus de crêtes lamellaires, tandis que les formes d'eaux chaudes sont plus petites, plus délicates, et possèdent souvent des cornes longues et fines.

Au sujet des autres facteurs écologiques, les données sont contradictoires. Il est du moins assuré que la salinité est de peu d'importance, les *Ceratium* jouissant d'une remarquable euryhalinité. Par contre, l'action des sels nutritifs, des substances organiques, de la richesse planctonique, de la nature du milieu (« océanique » ou « néritique »), etc., demeure confuse (cf. PETERS, STEEMANN NIELSEN, GRAHAM & BRONIKOVSKY, NORDLI) : ceci tient en partie au fait que ces facteurs sont souvent interdépendants, et que seule une étude statistique peut permettre de définir leurs rôles respectifs.

La lumière enfin détermine dans une certaine mesure la distribution verticale des espèces : la notion de « plancton d'ombre » date de KARSTEN (1907), et a été développée par JØRGENSEN (1920), STEEMANN NIELSEN, SCHUBERT (dont les données contredisent en grande partie celles de l'auteur précédent), PAVILLARD (1937), GRAHAM & BRONIKOVSKY, et HASLE. Cependant, la discrimination est incertaine dans plusieurs cas, ainsi que son mécanisme physiologique.

PROBLÈME DE LA VARIABILITÉ

La variabilité morphologique dans le genre *Ceratium* peut être qualifiée de diabolique. Elle n'a cependant pas lieu d'être supposée infinie, et c'est cet espoir qui doit soutenir dans leurs recherches les Océanographes et les Systématiciens...

Dans l'état actuel des connaissances, la notion d'espèce chez ces Péridiniens ne repose que sur le critère morphologique (que sa variabilité même rend souvent aléatoire), et sur un ensemble d'incertitudes relatives aux mécanismes génétiques (sexualité, hérédité, mutations) et physiologiques (autotomie, régénération, adaptation, hétéromorphisme). Le problème se trouve de plus compliqué par le fait que, dans le domaine de l'Océanographie, le milieu est mobile et constitue, par rapport à la Botanique terrestre, une référence beaucoup moins sûre. Aussi, l'extension de cette notion d'espèce varie-t-elle considérablement selon les auteurs, et s'est-elle trouvée parfois excessivement élargie (ENTZ, ZACHARIAS). Certains ont mul-

tiplié le nombre des formes, des variétés et des sous-espèces (JÖRGENSEN, 1920; PETERS, 1934); d'autres ont renoncé aux désignations infra-spécifiques, comme il apparaît souvent chez GRAHAM & BRONIKOVSKY.

Ce que PAVILLARD disait du *C. furca* (1931, p. 70) est applicable à de nombreuses autres espèces : « Son extension cosmopolite, son irrégularité quantitative, sa variabilité morphologique sont autant d'obstacles à une discrimination systématique et à une délimitation géographique rigoureuses ». La question change d'aspect cependant, dès lors que l'on admet qu'il n'existe effectivement ni discrimination systématique, ni délimitation géographique rigoureuses, chez certaines espèces du moins, telles que le *C. furca*. L'écueil principal ne réside plus alors que dans la nomenclature.

Les recherches les plus précises dans le domaine de la variabilité sont représentées, après les premières données numériques de STEEMANN NIELSEN (1934), par les deux travaux de LOPEZ sur *C. tripos* (1955) et le sous-genre *Biceratium* (1966). Les deux contributions que cet auteur a apportées à la connaissance du genre *Ceratium* sont considérables; toutefois c'est là davantage l'œuvre d'un Mathématicien que celle d'un Botaniste ou d'un Océanographe.

Remarquons tout d'abord que les méthodes employées par LOPEZ limitent la portée de ses recherches : 1) le matériel examiné provient exclusivement des côtes espagnoles de la Méditerranée (mais présente l'avantage de couvrir un cycle annuel). Les formes psychrophiles des espèces étudiées sont donc *a priori* écartées, et l'auteur n'a pas cru devoir les traiter « pour mémoire », comme je tente de le faire dans le présent travail, 2) les critères dimensionnels utilisés par LOPEZ (diamètre cingulaire et longueurs des cornes antapicales) représentent également une « option ». Il était certes impossible de « tout » mesurer; cependant, certaines autres dimensions ne sont pas moins intéressantes : longueur totale, longueur de la corne apicale, divergence des cornes postérieures (cf. JÖRGENSEN, 1911; NIELSEN, 1956 et, tout récemment, YARRANTON, 1967).

D'autre part, les conclusions de LOPEZ (génotypes et phénotypes thermiques) sont basées sur l'examen de populations (lots de 1 000 spécimens ou davantage); il en résulte que, au niveau des individus, la détermination reste souvent impossible. Ainsi plusieurs figures données par l'auteur (1955, fig. 13, et 1966, fig. 88, 90, 93) sont-elles dotées chacune de deux noms infra-spécifiques différents... Si les innovations proposées par LOPEZ sont donc pour la plupart inacceptables du point de vue taxinomique, du moins un fait biométrique essentiel (croissance allométrique) est désormais acquis.

PROPOSITIONS DE NOMENCLATURE

Il reste donc, dans le cas des espèces présentant une suite continue de variations morphologiques apparemment liées à la température, à convenir d'un mode de désignation infra-spécifique. On ne peut en effet s'en tenir au seul nom d'espèce : ce serait là refuser la difficulté et enterrer le problème. D'autre part, l'emploi de taxons infra-spécifiques devrait, pour rendre compte de tous les termes d'une série, être multiplié à l'infini...

Dans l'ignorance du fondement génétique des variations (génotypes ou phénotypes ?, mutants ?, clones ?, taxons distincts ou simples morphoses écologiques ?), on ne peut que tenter d'indiquer si le spécimen examiné représente le type thermophile, le type psychrophile, ou un stade intermédiaire :

— dans les deux premiers cas, l'emploi d'un nom de variété se révèle pratique, car les taxons de ce rang abondent dans la bibliographie, et évitent la création de nouvelles combinaisons. L'avenir dira si ce terme est physiologiquement et génétiquement justifié.

— pour ce qui est des stades intermédiaires, je propose une désignation para-systématique composée des épithètes des deux variétés, réunies par un tiret (1), ou par le signe > lorsque le spécimen en question est nettement plus proche de l'une des variétés.

Ainsi, le *Ceratium furca*, nommé plus haut, peut être subdivisé comme suit :

1. variété thermophile : *C. furca* var. *eugrammum* (Ehr.) Schiller.
2. variété psychrophile : *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm. var. *furca*.
3. stades apparemment transitoires entre les deux variétés : *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm., « *furca-eugrammum* », ou « *furca* > *eugrammum* », ou « *eugrammum* > *furca* » (voir détail p. 395).

Les guillemets précisent que ce mode de désignation se situe en marge de la Taxinomie classique. Cette innovation ne sera peut-être pas appréciée des Systématiciens, mais n'aura pas été inutile si elle suggère à l'un d'eux le désir de mieux faire dans cette voie. Du moins l'Océanographe peut-il par ce moyen apporter une précision écologique à la détermination spécifique.

L'on peut réserver l'emploi des noms de formes à des cas morphologiques particuliers qui ne peuvent être intégrés à une série de

(1) Chez de tels binômes, le choix du premier des deux noms à écrire sera fixé par les règles de priorité : ainsi, « *furca-eugrammum* », « *atlanticum-pulchellum* », etc., et non l'inverse.

variations thermiques : ainsi le *C. furca* f. *corpulentum* Jörg. (voir p. 399) à thèque épaisse et anguleuse, et pourvue d'une ornementation particulière; ou encore, le *C. horridum* f. *claviger* (Kof.) nov. comb., dont les extrémités des cornes postérieures sont claviformes.

A PROPOS DES TYPES SPÉCIFIQUES

J'ai dû à plusieurs reprises dans le cours de ce travail remplacer une épithète infra-spécifique superflue par le nom de l'espèce, selon les prescriptions du Code international de la nomenclature botanique (LANJOUW *et al.*, 1961). Ces innovations ne constituent nullement des combinaisons nouvelles (*ibid.*, art. 26). C'est ainsi que le nom de *C. furca* var. *Berghii* Lemm., qui représente le type de l'espèce, doit être remplacé par celui de *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm. var. *furca*, et pareillement :

C. candelabrum var. *curvatulum* Jörg., par : var. *candelabrum*.

C. tripos var. *genuinum* Pav., par : var. *tripos*., etc.

Inversement, le type de l'espèce peut souvent désigner une des variétés de celle-ci; quelquefois aussi une forme particulière, comme c'est le cas pour *C. pentagonum*, dont la diagnose originelle de GOURRET décrit un cas physiologique « anormal » (corne antérieure vestigiale), pour lequel le nom légal est *C. pentagonum* Gourr. f. *pentagonum*.

Il se peut enfin que le type originel, dans le cas d'une forte variabilité, corresponde non pas à une subdivision de l'espèce, mais à un stade de transition entre deux variétés : c'est le cas de *C. breve* dont le type représente un intermédiaire entre les var. *parallelum* et *Schmidtii*. De telles situations, embarrassantes du point de vue de la nomenclature, ne peuvent être actuellement démêlées, devant l'ignorance de la nature génétique de ces « transitions ».

Notons que LOPEZ (1966) considère arbitrairement les variétés psychrophiles comme types spécifiques : cette position, anti-systématique, ne peut être retenue.

RECHERCHES ANTÉRIEURES DANS LA RÉGION ÉTUDIÉE

De même que les Diatomées planctoniques (cf. SOURNIA, s. presse), les *Ceratium* ne sont, dans l'océan Indien et dans la région du canal de Mozambique, ni mieux ni plus mal connus qu'ailleurs dans le monde, exception faite de l'Atlantique Nord, région océanographique privilégiée entre toutes. On peut d'autre part espérer

d'intéressantes contributions du dépouillement final de l'Expédition internationale dans l'océan Indien.

Les deux grandes expéditions océanographiques de la *Valdivia* et du *Dana* ont donné lieu aux importants mémoires de KARSTEN (1907) et de STEEMANN NIELSEN (1939). De plus, diverses croisières ou voyages non océanographiques ont fourni matière aux travaux de CLEVE, 1900b (sud de l'océan), 1900c (mer Rouge), 1901 (océan Indien et régions indonésiennes), 1903 (mer Rouge et mer d'Arabie), d'OSTENFELD & SCHMIDT, 1901 (mer Rouge et golfe d'Aden) et de SCHRÖDER, 1906 (*id.*, Ceylan, Indonésie, côte d'Australie). La région australienne a été abondamment étudiée par WOOD (1954, 1963b et c). On compte enfin quelques inventaires localisés, tels celui d'OSTENFELD, 1915 (Célèbes), de SUBRAHMANYAN, 1958 (côte occidentale des Indes) ainsi que plusieurs travaux propres au canal de Mozambique :

Cette dernière région (voir carte 1) a été relativement bien explorée. Le *Dana* l'a traversée du Nord au Sud, et la *Valdivia* l'a longée au Nord. Les inventaires locaux annoncés ci-dessus concernent la côte du Mozambique (SILVA, 1956a et 1960), les parages de Zanzibar (BALLANTINE, 1961) et de Tuléar (TRAVERS, 1965).

Enfin, au sujet du genre *Ceratium* dans l'océan Indien, WOOD (1963a) a donné, sous forme d'une « check-list », une base bibliographique indispensable.

MÉTHODES, BUTS ET LIMITES DU PRÉSENT TRAVAIL

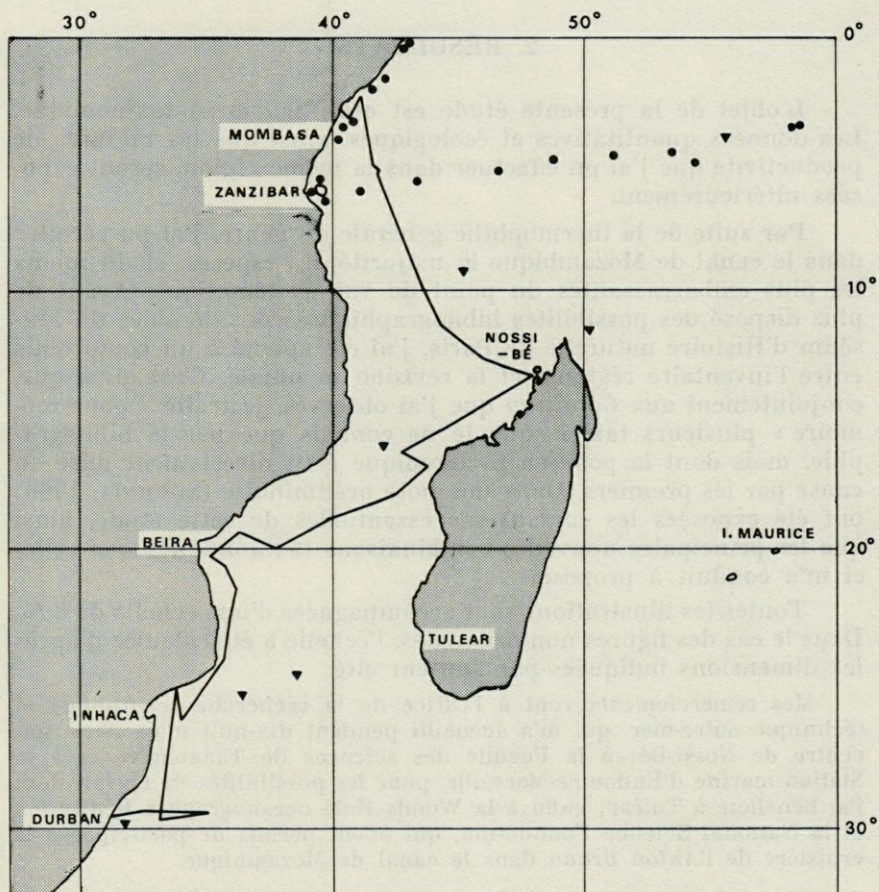
1. RÉCOLTES

Le matériel ici étudié provient de trois groupes de récoltes (voir carte 1).

— A Nossi-Bé : pêches au filet de surface, hebdomadaires, de février 1963 à juillet 1964, dans la baie de la Station océanographique de l'ORSTOM (baie d'Ambanoro). Il s'agit donc là de récoltes purement littorales, mais échelonnées sur un cycle annuel.

— A Tuléar : pêches au filet de surface, en août et septembre 1964, en diverses stations plus ou moins littorales (de part et d'autre du grand récif, et dans le canyon de St. Augustin).

— A bord du R/V *Anton Bruun* (Woods Hole), croisière océanographique du sud au nord du canal de Mozambique, de septembre à novembre 1964 (le parcours en est reporté sur la carte 1 par une ligne brisée. Voir aussi Anonyme, 1965). Pêches horizontales et verticales.



CARTE 1 : Etat actuel des recherches sur le genre *Ceratium* dans le canal de Mozambique. Voir page précédente.

- triangles : stations du *Dana*;
- cercles : stations de la *Valdivia*;
- ligne brisée: croisière n° 8 de l'*Anton Bruun*.

Dans les trois cas, des échantillons d'eau de mer étaient prélevés aux fins d'études quantitatives (méthode d'UTERMÖHL), mais se sont révélés de peu d'intérêt pour l'observation des *Ceratium*, étant donné la rareté numérique de ces Péridiniens. Ce moyen a cependant permis d'examiner les quelques petites espèces qui échappent ordinairement au filet.

Enfin, pour des raisons de commodité, j'intègre au présent travail quelques prélèvements effectués à l'Ile Maurice, et dont un inventaire préliminaire a déjà été publié (SOURNIA, 1965).

2. RÉSULTATS

L'objet de la présente étude est essentiellement taxinomique. Les données quantitatives et écologiques, ainsi que les mesures de productivité que j'ai pu effectuer dans la même région, seront exposées ultérieurement.

Par suite de la thermophilie générale du genre, j'ai pu récolter dans le canal de Mozambique la majorité des espèces, et du moins les plus embarrassantes du point de vue systématique. Ayant de plus disposé des possibilités bibliographiques considérables du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, j'ai été amené à un compromis entre l'inventaire régional et la révision mondiale. C'est ainsi que, conjointement aux *Ceratium* que j'ai observés, je traite « pour mémoire » plusieurs taxons que je ne connais que par la bibliographie, mais dont la position taxinomique était directement mise en cause par les premiers. Dans une note préliminaire (SOURNIA, 1966) ont été exposées les conclusions essentielles de cette étude, ainsi que les principales nouvelles combinaisons taxinomiques que celle-ci m'a conduit à proposer.

Toutes les illustrations sont accompagnées d'une échelle de 50 μ . Dans le cas des figures non originales, l'échelle a été calculée d'après les dimensions indiquées par l'auteur cité.

Mes remerciements vont à l'Office de la recherche scientifique et technique outre-mer, qui m'a accueilli pendant dix-huit mois dans son centre de Nossi-Bé; à la Faculté des sciences de Tananarive et à la Station marine d'Endoume-Marseille, pour les possibilités de travail dont j'ai bénéficié à Tuléar; enfin à la Woods Hole oceanographic Institution et la National Science Foundation, qui m'ont permis de participer à la croisière de l'*Anton Bruun* dans le canal de Mozambique.

SUBG. *ARCHAECERATIUM* JÖRGENSEN

SECT. *POROCERATIUM* VANHÖFFEN) JÖRGENSEN

Ceratium praelongum (Lemmermann) Kofoid ex Jörgensen, 1911
(Pl. I, fig. 1)

LEMMERMANN, 1899, p. 349, pl. 1, fig. 15 : *C. gravidum* var. *praelongum*; KOFOID, 1907b, p. 182; JÖRGENSEN, 1911, p. 9, pl. 1, fig. 9; OKAMURA, 1912, p. 6, pl. 3, fig. 48; PETERS, 1934, p. 28, pl. 2, fig. 12f; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 7, fig. 1, et 1939, p. 6; SCHILLER, 1937, p. 356, fig. 387; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 14, fig. 1a-d; SILVA, 1958, p. 32, pl. 3, fig. 4; WOOD, 1963b, p. 40, fig. 148.

= *Ceratium gravidum* var. *praelongum* Lemmermann.

LEMMERMANN, 1899; OSTENFELD & SCHMIDT, 1901; KARSTEN, 1907.

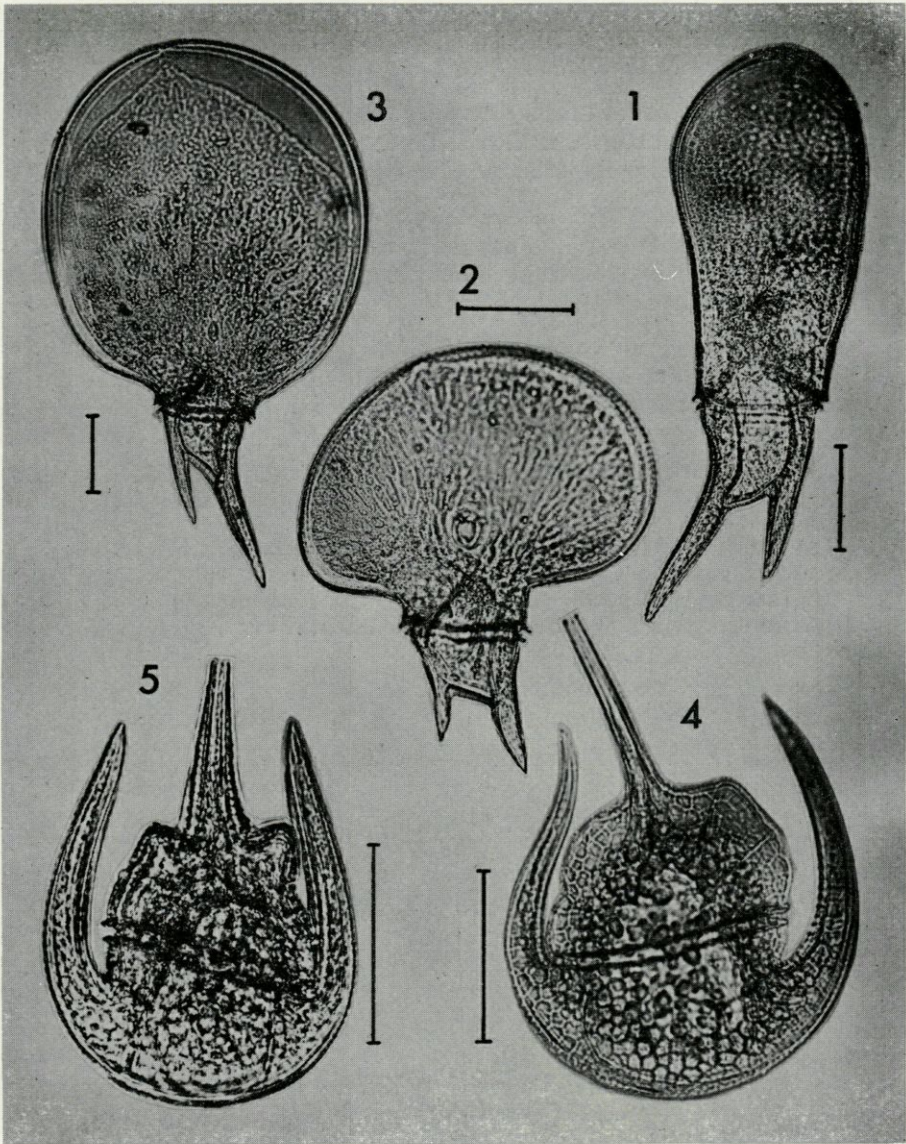


PLANCHE I

FIG. 1 : *Ceratium praelongum* (Lemm.) Jörg. — 2 : *C. cephalotum* (Lemm.) Jörg.
— 3 : *C. gravidum* Gourret. — 4 : *C. paradoxides* Cleve. — 5 : *C. limulus*
(Pouchet) Gourret.

Le nom de *C. praelongum* se trouve seulement « mentionné incidemment » par KOFOID (*loc. cit.*), sans nom d'auteur, et sans que rien n'indique que l'auteur eût voulu créer là une espèce nouvelle. La publication valide de ce taxon doit donc être attribuée à JÖRGENSEN.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Au large de Durban. Centre du canal de Mozambique. Au large de Nossi-Bé et des Comores. Espèce rare, et seulement récoltée dans les prélèvements verticaux.

Océan Indien : Distribution très sporadique : mer Rouge. Ceylan. Diverses stations pélagiques de la zone tropicale. Dans le canal de Mozambique, ce *Ceratium* n'était connu jusqu'ici qu'à Tuléar (TRAVERS, 1965).

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce oligophotique, océanique, intertropicale, de distribution sporadique. En Méditerranée, seulement signalée par PAULSEN (1930) en mer d'Alboran.

***Ceratium cephalotum* (Lemmermann) Jørgensen, 1911**

(Pl. I, fig. 2)

LEMMERMANN, 1899, p. 349, pl. 1, fig. 16 : *C. gravidum* var. *cephalotum* ; JÖRGENSEN, 1911, p. 10, pl. 1, fig. 10 ; OKAMURA, 1912, p. 6, pl. 3, fig. 49 ; PETERS, 1934, p. 28 ; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 7, fig. 2, et 1939, p. 6 ; SCHILLER, p. 356, fig. 388 ; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 15, fig. 2a-c ; WOOD, 1954, p. 271, fig. 185.

= *C. gravidum* var. *cephalotum* Lemmermann.

LEMMERMANN, 1899 ; KARSTEN, 1907.

= *C. gravidum* var. *hydrocephalum* Schröder.

SCHRÖDER, 1906

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar. Centre du canal de Mozambique. Très rare.

Océan Indien : Comme *C. praelongum*.

DISTRIBUTION MONDIALE : Semblable à celle de l'espèce précédente ; toutefois *C. cephalotum* est notablement plus rare, et demeure inconnu en Méditerranée.

***Ceratium gravidum* Gourret, 1883**

(Pl. I, fig. 3)

GOURRET, 1883, p. 58, pl. 1, fig. 15 ; KOFOID, 1907b, p. 182, fig. 7-8 ; JÖRGENSEN, 1911, p. 10, pl. 1, fig. 8, et 1920, p. 8, fig. 4 ; PETERS, 1934, p. 28, pl. 2, fig. 12g ; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 8, fig. 3-4, et 1939, p. 6 ; SCHILLER, 1937, p. 357, fig. 389 ; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 15, fig. 3a-c, 4p-u ; WOOD, 1954, p. 272, fig. 186 ; SILVA, 1955, p. 49, pl. 7, fig. 1 ; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 21.

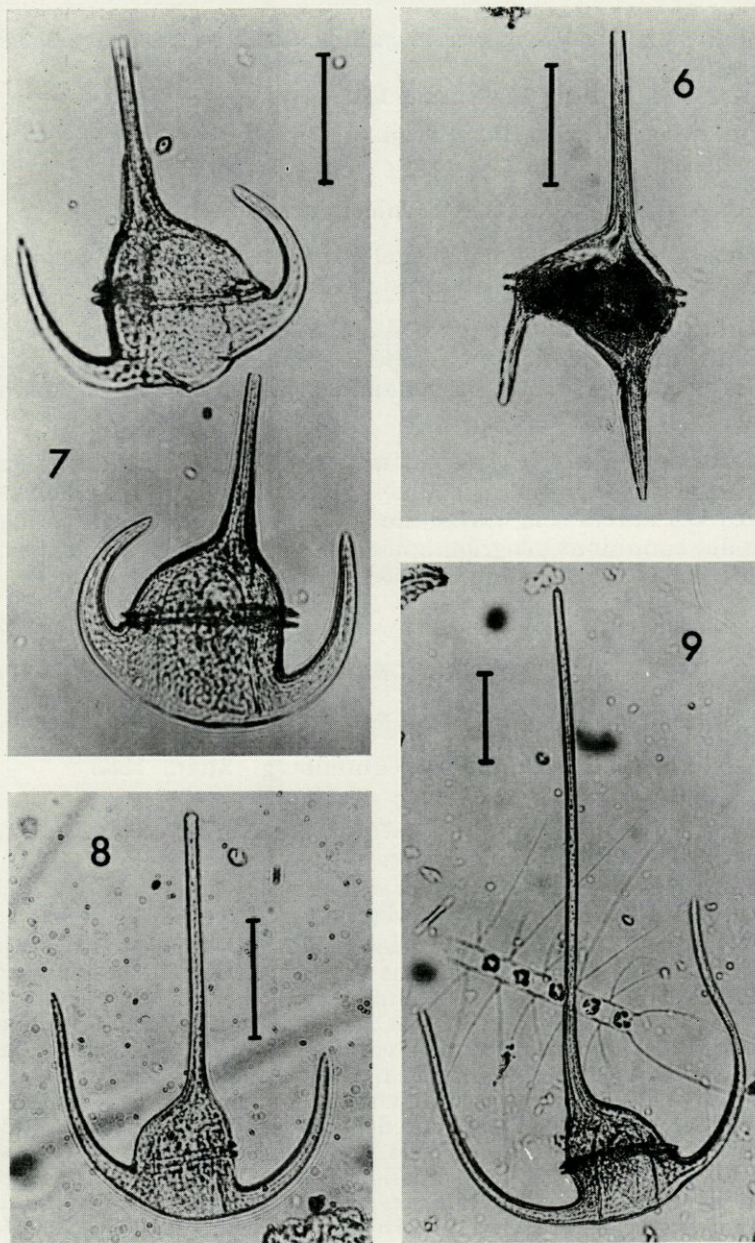


PLANCHE II

FIG. 6 : *Ceratium candelabrum* (Ehr.) Stein, « *candelabrum-depressum* ». —
 7 : *C. breve* (Ostf. & Schm.) Schröder, « *Schmidtii* > *parallelum* ». — 8 : *C. decli-*
natum f. *normale* Jörg. — 9 : *C. contortum* (Gourret) Cleve,
 « *Karstenii* > *contortum* ».

= *C. gravidum* var. *latum*, var. *angustum*, var. *elegans*, et f. *obovatum* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911, 1920; PAVILLARD, 1935.

= *C. gravidum* var. *elongatum* Wood.

WOOD, 1963b.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar (rare).

OCÉAN INDIEN : Mer Rouge, golfe d'Aden, mer d'Arabie, parages de l'Australie, Tuléar, et diverses stations océaniques.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce océanique, tropicale et subtropicale, occasionnellement tempérée. Notablement plus fréquente que les deux précédentes et, notamment, bien connue en Méditerranée.

GRAHAM & BRONIKOVSKY ont montré qu'il est inutile de retenir les désignations infra-spécifiques introduites par JÖRGENSEN : D'après ces auteurs, la variabilité du *C. gravidum* serait indépendante des conditions géographiques, mais ceci reste à confirmer par une méthode statistique appropriée.

SUBG. *CERATIUM*

SECT. *CANDELABRA* JÖRGENSEN

Ceratium candelabrum (Ehrenberg) Stein, 1883

EHRENBURG, 1860, p. 792, et 1873, p. 3, pl. 1, fig. 2-3 : *Peridinium candelabrum* ; STEIN, 1883, pl. 15, fig. 15-16.

Une lourde méprise entache et complique la bibliographie de cette espèce, et justifie ici un bref historique :

JÖRGENSEN (1920) a apporté deux modifications majeures à l'exposé qu'il avait précédemment donné dans sa monographie (1911). En premier lieu, il substitue au terme « var. *dilatatum* (Gourret) Jörgensen, 1911 » celui de « var. *depressum* (Pouchet) Jörgensen, 1920 ». Les deux figures données à l'appui (1920, fig. 5-6) correspondent en effet fidèlement à l'iconographie de la variété *dilatatum* (respectivement : 1911, pl. 1, fig. 5, et pl. 2, fig. 22). Rappelons que PAVILLARD (1931) conteste l'identité des deux taxons, mais admettons pour définitive l'interprétation que donne JÖRGENSEN des diverses figures très douteuses de GOURRET, et passons outre. En second lieu, JÖRGENSEN désigne (illégalement) le type de l'espèce sous le nom de « var. *α -curvatulum* », cette épithète évoquant l'inflexion de la corne apicale, inflexion donnée par l'auteur comme caractéristique du type (ce caractère est en fait tout à fait accessoire, mais passons encore). STEEMANN NIELSEN (1934) doute de la signification de cette innovation ; il est vrai que la variété *curvatulum* n'est pas illustrée par JÖRGENSEN dans son travail de 1920, mais tout porte à croire que l'auteur

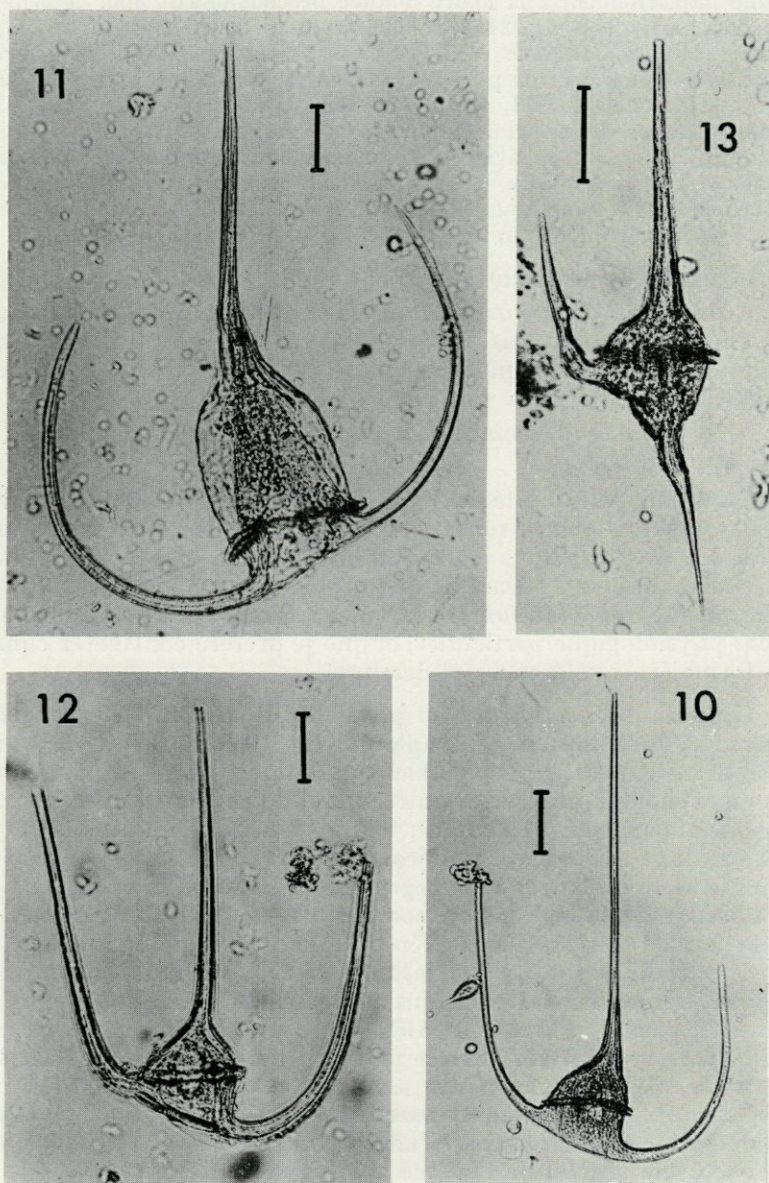


PLANCHE III

FIG. 10 : *Ceratium contortum* var. *Karstenii* (Pav.) Sournia. — 11 : *C. Carnegiei* Graham & Bron. — 12 : *C. horridum* (Cleve) Gran, « *horridum* > *buceros* ». — 13 : *C. reflexum* Cleve.

renvoie implicitement à la figure donnée précédemment pour le type de l'espèce : 1911, pl. 2, fig. 21. L'erreur annoncée plus haut est le fait de BÖHM (1931a) qui attribue la figure 6 de JÖRGENSEN, 1920, à la variété *curvatulum*. BÖHM crée de plus illégalement la forme « f. commune (nov. nom.) = JÖRGENSEN, 1911, fig. 21 ». Enfin, dans le même travail, BÖHM ajoute à l'espèce deux formes nouvelles : f. *eucandelabrum* et f. *hiemale*, qui toutes deux, à mon avis, sont assimilables au type. La conception erronée et illégale de BÖHM est intégralement reprise par SCHILLER (1937); ce dernier figure donc sous le nom impropre de « f. *curvatulum* » (fig. 402a-c) deux spécimens appartenant en fait à la variété *depressum*.

Il résulte de cet historique que :

— le terme « var. *curvatulum* » est, postérieurement à JÖRGENSEN, employé à tort, puisqu'à l'opposé du sens primitif. Ce terme est de plus illégal, puisqu'il désigne le type de l'espèce, et doit être remplacé par celui de « var. *candelabrum* ».

— le terme « f. *commune* », semblablement illégal, doit lui aussi être rejeté.

Quant à la variabilité de l'espèce, elle se manifeste sous la forme de deux types extrêmes reliés par une série continue de transitions. Parmi les divers taxons subsécifiques décrits jusqu'ici, un seul doit être maintenu à l'écart de ce « spectre » de variations : il s'agit de la variété *subrotundum* Pav. qui représente vraisemblablement un cas physiologique particulier, et que je préfère considérer comme une forme (voir références ci-dessous).

Cependant *C. candelabrum* présente un cas quelque peu particulier : sa distribution géographique est, autant qu'on en puisse juger actuellement, remarquablement homogène, toutes les variations morphologiques se rencontrant à peu près uniformément dans l'aire de répartition de l'espèce. Seul STEEMANN NIELSEN (1934) remarque, dans le Pacifique tropical, une certaine discrimination latitudinale. Cette homogénéité géographique, jointe à la continuité des variations morphologiques, a conduit PETERS (1934) et GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944), à considérer l'espèce comme indivisible. En fait, la variabilité du *C. candelabrum* est bien liée aux facteurs écologiques, mais se manifeste plus nettement « dans le temps » que « dans l'espace » : PAVILLARD (1916) note que la « forme *dilatatum* » remplace le type en été dans le golfe du Lion; JÖRGENSEN (1920) a montré le rôle de l'alternance saisonnière dans la répartition des variétés « *depressum* » et « *curvatulum* » en Méditerranée; et, plus récemment, la remarquable étude de LOPEZ (1966) expose clairement le cycle annuel de l'espèce sur les côtes de Castellon.

La nature même des variations porte essentiellement sur la longueur des cornes antapicales, et le rapport de cette longueur au diamètre cingulaire; tel est du moins le système adopté par LOPEZ. La divergence des cornes antapicales, ainsi que la hauteur de l'épi-

thèque et de l'hypothèque, semblent être des caractères concomitants, quelque peu plus instables, et aussi d'emploi moins aisé.

Quelle nomenclature adopter ? LOPEZ distingue deux variétés, *candelabrum* et *dilatatum*, la première composée de deux formes dont l'une est en quelque sorte transitionnelle. Je préfère adopter le système proposé p. 382 et qui trouve ici sa première application :

var. *candelabrum*

Fig. 14

= *Ceratium candelabrum* (Ehrenberg) Stein, *pro parte*.

STEIN, 1883; *Vix* EHRENBURG, 1873; JÖRGENSEN, 1911 (fig. 21, *non al.*); FORTI, 1924; LEBOUR, 1925; STEEMANN NIELSEN, 1934; NIE, 1936; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 6e, f, h, *non al.*).

= *C. candelabrum* f. *commune* Böhm.

BÖHM, 1931a; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954; KLEMENT, 1964.

= *C. candelabrum* f. *hiemale* Böhm, et f. *eucandelabrum* Böhm.

BÖHM, 1931a et b.

= *C. candelabrum* var. *genuinum* Pavillard.

PAVILLARD, 1931.

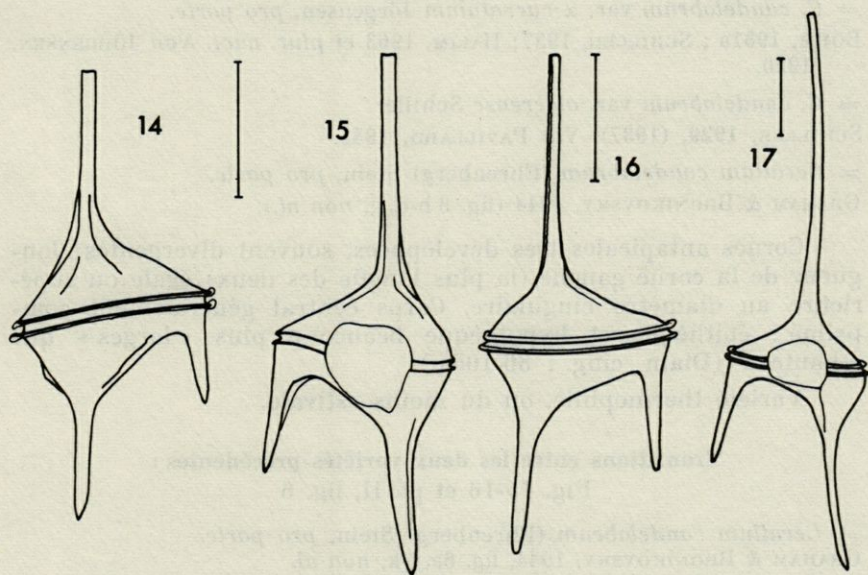


FIG. 14 : *Ceratium candelabrum* (Ehr.) Stein var. *candelabrum*. — 15 : *C. candelabrum* (Ehr.) Stein, « *candelabrum* > *depressum* ». — 16 : *C. candelabrum* (Ehr.) Stein, « *candelabrum-depressum* ». — 17 : *C. candelabrum* var. *depressum* (Pouchet) Jörg.

= *C. candelabrum* var. α *curvatulum* Jörgensen, *pro parte*.
JÖRGENSEN, 1920; WOOD, 1954; KLEMENT, 1964. *Non al.*

= *C. candelabrum* var. *candelabrum* f. *subcandelabrum* Lopez.
LOPEZ, 1966.

Cornes antapicales peu développées : longueur de la corne gauche (la plus longue des deux) inférieure au diamètre cingulaire. Corps central non comprimé (Diam. cing. : 55-75 μ).

Variété psychrophile, ou du moins hivernale.

var. ***depressum*** (Pouchet) Jörgensen, 1920

Fig. 17

POUCHET, 1883, p. 417, *vix* pl. 18, fig. 1a-b : *Ceratium furca* var. *depressum* ; JÖRGENSEN, 1920, p. 12, fig. 5-6 ; FORTI, 1924, p. 34, pl. 1, fig. 16 ; BÖHM, 1931a, p. 351, et 1931b, p. 8, fig. 8a, c, d, *non b* ; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 8, fig. 7 ; SCHILLER, 1937, p. 366, fig. 403 : « f. *depressum* Pouchet » ; RAMPI, 1939, p. 302, fig. 7 ; WOOD, 1954, p. 273, fig. 187b ; KLEMENT, 1964, p. 354.

= *C. candelabrum* var. *dilatatum* (Gourret) Jörgensen.

GOURRET, 1883 : *Ceratium dilatatum* ; JÖRGENSEN, 1911, (1920) ; LEBOUR, 1925 ; PAVILLARD, 1931 ; LOPEZ, 1966 (fig. 89 droite, *non* gauche).

= *C. candelabrum* var. α *curvatulum* Jörgensen, *pro parte*.

BÖHM, 1931a ; SCHILLER, 1937 ; HALIM, 1963 et *plur. auct.* *Non* JÖRGENSEN, 1920.

= *C. candelabrum* var. *algerense* Schiller.

SCHILLER, 1929, (1937). *Vix* PAVILLARD, 1931.

= *Ceratium candelabrum* (Ehrenberg) Stein, *pro parte*.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 6 b-d, g, *non al.*).

Cornes antapicales très développées, souvent divergentes ; longueur de la corne gauche (la plus longue des deux) égale ou supérieure au diamètre cingulaire. Corps central généralement comprimé : épithèque et hypothèque beaucoup plus « larges » que « hautes » (Diam. cing. : 80-105 μ).

Variété thermophile, ou du moins estivale.

Transitions entre les deux variétés précédentes :

Fig. 15-16 et pl. II, fig. 6

= *Ceratium candelabrum* (Ehrenberg) Stein, *pro parte*.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 6a, i-k, *non al.*

= *C. candelabrum* var. *candelabrum* f. *candelabrum*, in LOPEZ, 1966.
LOPEZ, 1966, fig. 56-58, et 88 II et III.

POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS :

RÉCOLTES PERSONNELLES : *C. candelabrum* est assez rare en domaine néritique (Nossi-Bé, Tuléar, Ile Maurice), mais plus fréquent, encore que sporadique, en domaine océanique (croisière de l'*Anton Bruun*), et là, également présent dans les prélèvements horizontaux et verticaux. Dans l'ensemble, aucune discrimination écologique entre les deux variétés n'est évidente.

Océan Indien : Espèce largement répandue dans toutes les régions de l'océan.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce commune dans toute la zone tempérée-tropicale. Euphotique. Peut-être, mais non exclusivement océanique. Au sujet des exigences écologiques des deux variétés, voir plus haut.

Pour mémoire :

C. candelabrum f. *subrotundum* (Pavillard) nov. comb.

= *C. candelabrum* var. *subrotundum* Pavillard.

PAVILLARD, 1930 et 1931.

Il semble s'agir ici d'un cas physiologique particulier (réduction des trois cornes) qui dériverait de la variété *candelabrum*.

SECT. *FURCIFORMA* JÖRGENSEN

Ceratium furca (Ehrenberg) Claparède & Lachmann, 1859

EHRENBURG, 1836, p. 574, pl. 2, fig. 2, et 1838, p. 256, pl. 22, fig. 21 : *Peridinium furca* ; CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859, p. 399, pl. 19, fig. 5.

Cette espèce est souvent attribuée à tort à DUJARDIN : cet auteur ne fait cependant que mentionner (1841, p. 379) le *Peridinium furca* Ehr. comme espèce voisine du *Ceratium fusus*, ce qui ne saurait constituer une publication valide.

JÖRGENSEN (1911) distinguait chez *C. furca* deux sous-espèces, *Berghii* et *eugrammum*, l'une relativement grande et psychrophile, l'autre plus petite et thermophile. Cette dualité n'a été que renforcée par les observations ultérieures, en même temps que s'est confirmée la présence d'une suite ininterrompue de transitions entre les deux extrêmes ; ce dernier point a découragé certains auteurs tels que GRAHAM & BRONIKOVSKY

(1944), qui traitent l'espèce comme un complexe indivisible. Notons encore, dans l'historique du *C. furca*, quelques divergences d'opinion :

JÖRGENSEN (1920) adjoint à la sous-espèce *eugrammum* diverses formes qui, à l'exception d'une f. *corpulentum*, peuvent être sans difficulté intégrées au spectre de variations spécifiques, et ne seront donc pas conservées ici. Les références de la forme *corpulentum* (non rencontrée dans mes récoltes), sont données plus bas pour mémoire. BÖHM (1931b) voit ensuite en *C. furca* deux génotypes différant l'un de l'autre par leur longueur totale, mais appartenant tous deux « de toute évidence » (?) à la variété *eugrammum* ; les deux groupes sont eux-mêmes, selon BÖHM, soumis à des variations écologiques et, dans la marge de variations qui leur est commune, sont indiscernables l'un de l'autre. Dans son détail cependant, cette conception très souple n'est pas défendable, car elle repose sur une étude statistique trop sommaire et sur des chiffres tout à fait contradictoires, dont STEEMANN NIELSEN (1934) a fait avant moi la critique. Ce dernier auteur reconnaît les deux sous-espèces initiales de JÖRGENSEN, mais ses données montrent que la distinction est rarement évidente. Pour GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944), comme on l'a vu, *C. furca* représente la juxtaposition de plusieurs (et non pas deux) « races » et variétés impossibles à définir.

Le problème de la variabilité chez *C. furca* n'a été abordé de façon réellement statistique que tout récemment, par LOPEZ (1966). Cet auteur, ayant mesuré la longueur des cornes antapicales et du diamètre cingulaire chez 1841 individus méditerranéens, confirme l'existence de deux variétés distinctes, et divise la seconde (var. *Berghii*) en deux formes. La critique générale du travail de LOPEZ a été faite au début de ce travail (p. 381) ; pour les raisons que j'y expose, je préfère voir en la présente espèce deux variétés, réunies par des stades de transition.

Rappelons en outre que la var. *Berghii* Lemm. n'a pas été décrite par LEMMERMANN (1899), qui renvoie simplement à la figure 20 de BERGH (1882). La description de cette variété est due à JÖRGENSEN (1911, et de façon allusive *in* 1920) qui la considère à la fois comme le type de l'espèce et comme une sous-espèce nordique. Il est en effet indiscutable que la var. *Berghii* correspond au type d'EHRENBERG et de CLAPARÈDE & LACHMANN. Aussi le nom de ce taxon est-il illégal, et doit être remplacé par celui de var. *furca*.

var. *furca*

Fig. 20

= *C. furca* var. *Berghii* Lemmermann = subsp. *Berghii* (Lemmermann) Jörgensen.

BERGH, 1882 (fig. 20, *non al.*, « Varietät von *C. furca* » ; LEMMERMANN, 1899 ; JÖRGENSEN, 1911, (1920) ; STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939 ; SCHILLER, 1937 (fig. 404a, *vix b*, *non c*) ; ? WOOD, 1954 (*non* fig. 189a).

= *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède & Lachmann, *pro parte*.
 EHRENBURG, 1836, 1838 (*Peridinium furca*); CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859.

Non BERGH, 1882; WAILES, 1928; SOUZA, 1950. *Vix* HALIM, 1960.

= *Ceratium furca* var. *singulare* Gourret.

GOURRET, 1883.

= *Ceratium furca* f. *magnipes* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920.

= *C. furca* var. *Berghii* f. *Berghii*, in LOPEZ, 1966.

Epithèque sub-conique, se rétrécissant rapidement et, de ce fait, distincte de la corne apicale proprement dite. Celle-ci longue, souvent légèrement recourbée. Hauteur de l'épithèque inférieure ou quelquefois égale à la longueur de la corne apicale. Cornes antapicales bien développées par rapport au diamètre cingulaire; longueur de la corne antapicale droite (la plus courte des deux) égale ou supérieure à ce diamètre. Cornes antapicales parallèles entre elles, ou divergentes, et généralement denticulées à leur extrémité.

Variété psychrophile, quoique probablement cosmopolite.

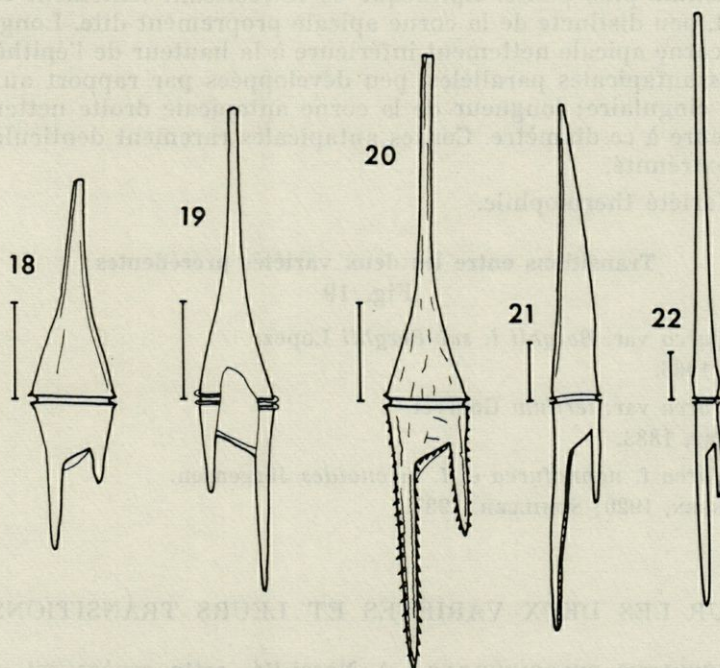


FIG. 18 : *Ceratium furca* var. *eugrammum* (Ehr.) Schiller. — 19 : *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm., « *furca-eugrammum* ». — 20 : *C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm. var. *furca*. — 21 : *C. incisum* (Karsten) Jörg. — 22 : *C. belone* Cleve.

var. *eugrammum* (Ehrenberg) Schiller, 1937

Fig. 18

EHRENBERG, 1860, p. 792 et 1873, p. 3, pl. 1, fig. 4 : *Peridinium eugrammum*; SCHILLER, 1937, p. 368, fig. 405a; RAMPI, 1939, p. 302, fig. 8; WOOD, 1954, p. 275, *vix* fig. 189b-c; KLEMENT, 1964, p. 364; LOPEZ, 1966, p. 417, fig. 92.

= *C. furca* subsp. *eugrammum* (Ehrenberg) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911 (fig. 24, 25, *non* 26), 1920; PAVILLARD, 1916; FORTI, 1924; ABÉ, 1927; STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939.

= *C. furca* (Ehrenberg) Clap. & Lachmann *pro parte*.

WAILES, 1928 (pl. 1, fig. 8, *non al.*); WANG & NIE, 1932; HALIM, 1963. *Non* SOUZA, 1950.

= *C. furca* var. *medium* Gourret.

GOURRET, 1883.

Il faut attribuer cette variété à SCHILLER qui, dans le cas présent, a nettement indiqué qu'il considèrerait comme une variété la sous-espèce de JÖRGENSEN.

Cellule plus petite. Epithèque se rétrécissant lentement et, de ce fait, peu distincte de la corne apicale proprement dite. Longueur de la corne apicale nettement inférieure à la hauteur de l'épithèque. Cornes antapicales parallèles, peu développées par rapport au diamètre cingulaire; longueur de la corne antapicale droite nettement inférieure à ce diamètre. Cornes antapicales rarement denticulées à leur extrémité.

Variété thermophile.

Transitions entre les deux variétés précédentes :

Fig. 19

= *C. furca* var. *Berghii* f. *sub-Berghii* Lopez.

LOPEZ, 1966.

= *C. furca* var. *tertium* Gourret.

GOURRET, 1883.

= *C. furca* f. *nannofurca* et f. *belonoides* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920; SCHILLER, 1937.

POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS :

RÉCOLTES PERSONNELLES : A Nossi-Bé, cette espèce est quasi pérennante, mais toujours rare, si bien qu'une alternance saisonnière des deux variétés n'a pu être décelée avec certitude. *Ceratium*

furca était également présent à Tuléar, et, de façon très sporadique, dans tout le canal de Mozambique, où la variété *eugrammum* dominait nettement.

Océan Indien : Espèce assez courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : L'espèce est probablement cosmopolite, mais sa variété *furca* est préférentiellement psychrophile, tandis que sa variété *eugrammum* est plus strictement tropicale et subtropicale. Enfin l'espèce semble préférentiellement néritique. Répartition verticale incertaine.

Signalons pour mémoire la très courte note de MINKIEWICZ (1900) sur le dimorphisme saisonnier du *C. furca* dans la mer Noire : selon cet auteur, les formes estivales ont une longueur double de celle des formes hivernales. Cette observation hâtive est manifestement due au fait que les deux variétés *furca* et *eugrammum* n'ont pu être distinguées par l'auteur.

Pour mémoire :

C. furca f. *corpulentum* Jörgensen

JÖRGENSEN, 1920, p. 19, fig. 8.

? = *Ceratium hircus* Schröder = *C. furca* var. *hircus* (Schröder) Margalef. SCHRÖDER, 1909; JÖRGENSEN, 1911; NIE, 1936 (et cf. *C. hircus* var. *sinicum* Nie, *ibid.*); SCHILLER, 1937; MARGALEF, 1961.

Ceratium belone Cleve, 1900

Fig. 22

CLEVE, 1900a, p. 13, pl. 7, fig. 13 : *C. (furca* var. ?) *belone*; JÖRGENSEN, 1911, p. 19, pl. 2, fig. 28, et 1920, p. 22, fig. 14; PETERS, 1934, p. 29, pl. 3, fig. 14d; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 10, fig. 10, et 1939, p. 7; SCHILLER, 1937, p. 369, fig. 407a; RAMPI, 1942, p. 222, fig. 2; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 18, fig. 8; SILVA, 1949, p. 354, pl. 6, fig. 20; WOOD, 1954, p. 275; HALIM, 1960, p. 191, pl. 4, fig. 6; Non SCHRÖDER, 1906, *nec* OKAMURA & NISHIKAWA, 1904.

= *Ceratium pacificum* Schröder. Non *C. pacificum* Wood.

SCHRÖDER, 1906; STÜWE, 1909; KOFOID, 1907d; PAVILLARD, 1931.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Ile Maurice, Tuléar (très rare).

Océan Indien : Mer Rouge, mer d'Arabie, canal de Mozambique, et diverses stations océaniques très clairsemées.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale peu courante, rencontrée sporadiquement dans les trois grands océans et en Méditerranée. Océanique et euphotique.

***Ceratium incisum* (Karsten) Jörgensen, 1911**

Fig. 21

KARSTEN, 1905b, p. 149, pl. 23, fig. 6a-b : *C. furca* var. *incisum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 19, pl. 2, fig. 29-30, et 1920, p. 22, fig. 13; PETERS, 1934, p. 29; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 10, fig. 11, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 370, fig. 407b; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 19; fig. 9a-e; WOOD, 1954, p. 275, fig. 170; SILVA, 1955, p. 50, pl. 7, fig. 2.

= *Ceratium belone* Cleve, *pro parte*.

SCHRÖDER, 1906; OKAMURA & NISHIKAWA, 1904. *Non al.*

? = *Ceratium Brunellii* Rampi.

RAMPI, 1942.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Au large de Nossi-Bé (très rare).

Océan Indien : Mer Rouge, Ceylan, Tuléar, et quelques rares stations océaniques.

DISTRIBUTION MONDIALE : Comme *C. belone*, mais probablement plus rare encore. Répartition verticale incertaine.

Il faut probablement rattacher à cette espèce le *Ceratium Brunellii* de RAMPI, connu par l'unique spécimen récolté par cet auteur (1942, p. 222, fig. 1).

SECT. PENTAGONA JÖRGENSEN

***Ceratium pentagonum* Gourret, 1883**

GOURRET, 1883, p. 45, pl. 4, fig. 58.

Cette espèce a été subdivisée en divers taxons infra-spécifiques, dont certains sont mal définis, et qui tous peuvent être intégrés à une suite continue de variations limitée par deux types extrêmes : une variété *robustum* psychrophile, et une variété *tenerum* thermophile. Deux formes cependant, selon le sens donné à ce mot p. 382, doivent être tenues à l'écart de cette série : l'une correspond au type originel de l'espèce; l'autre est la f. *turgidum* de Jörgensen. Toutes deux, absentes de mes récoltes, seront ici traitées « pour mémoire », ainsi d'ailleurs que la variété *robustum*.

Avant de passer au détail, un mot du travail de LOPEZ (1966) : l'étude biométrique menée par cet auteur le conduit à diviser l'espèce en deux formes estivale et hivernale, la seconde étant la plus abondante et possédant des cornes antapicales plus développées. LOPEZ déclare n'avoir pu distinguer de variétés chez *C. pentagonum*; ceci tient apparemment au fait que, comme l'on peut en juger d'après l'illustration fournie par cet auteur, le matériel examiné

ne renfermait que la variété *tenerum*, ainsi que les stades intermédiaires. La variété *robustum* est en effet inconnue en Méditerranée.

Pour mémoire :

var. *robustum* (Cleve) Jörgensen, 1920, *non* 1911

CLEVE, 1900b, p. 925, fig. 6 : *C. lineatum* var. *robustum*; JÖRGENSEN, 1920, p. 26, fig. 17a-b, *non* 1911, p. 20, pl. 2, fig. 32; PETERS, 1934, p. 32, pl. 4, fig. 18 (« subsp. »); WOOD, 1954, p. 276, fig. 191b, f, *vix* a; BALECH, 1962, p. 179, fig. 379, *vix* fig. 380, 383, *non* fig. 381-382. *Vix* SILVA, 1955, p. 51, pl. 7, fig. 3 (« subsp. »). *Non* SCHILLER, 1937, p. 371, fig. 408a. *Nec* HALIM, 1963.

= *C. furca* var. *balticum* Moebius = *Ceratium balticum* (Moebius) Balech; SCHÜTT, 1895; BALECH, 1944. *Non* SOUZA, 1950 (hétéromorphisme).

? = *C. pentagonum* subsp. *pacificum* Graham & Bronikovsky.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 10i, *non al.*).

Cellules d'apparence robuste, à thèque épaisse, ornée de sillons et de crêtes. Crête postérieure (entre les deux cornes antapicales) bien développée. Cornes antapicales longues et divergentes, la droite (la plus courte) étant de longueur égale à l'espace compris entre les bases des deux cornes.

Rappelons que JÖRGENSEN a modifié en 1920 la diagnose de ce taxon, et précisé que la f. *robustum* décrite par lui en 1911 appartient en fait à la variété *subrobustum*. SCHILLER (1937) a malheureusement commis la confusion (*loc. cit.*, fig. 408a).

Océan Indien : Cette variété n'y est connue avec certitude que dans les régions subantarctiques (CLEVE, JÖRGENSEN). La référence d'OSTENFELD & SCHMIDT, 1901 (mer Rouge) est douteuse.

DISTRIBUTION MONDIALE : Variété psychrophile, peu connue. Seulement signalée sous ce nom dans les régions subantarctiques de l'Atlantique et de l'océan Indien. La référence de SILVA, 1955 (Angola) est douteuse. Mais cette variété a vraisemblablement été confondue dans l'Atlantique Nord avec l'énigmatique *Ceratium lineatum*, et rapportée sous ce nom. Enfin, sa présence dans le Pacifique Nord est très probable : GRAHAM & BRONIKOVSKY ont créé sous le nom de subsp. *pacificum* une sous-espèce « endémique » de cette région, mais de caractères morphologiques très imprécis : les quatre figures données par ces auteurs sont pour le moins hétérogènes, mais l'une d'elles ressemble de très près à la variété *robustum*. Il semble que GRAHAM & BRONIKOVSKY, voulant prouver l'isolement hydrologique du Pacifique Nord et la bipolarité du *C. pentagonum*, aient fait preuve de parti pris, ayant en quelque sorte choisi

l'aire de répartition avant de définir la sous-espèce. Ces deux auteurs reconnaissent d'ailleurs n'avoir pas observé la var. *robustum*, et n'ont donc pu établir de comparaison.

(Le problème de la bipolarité chez *Ceratium* a été évoqué p. 378).

var. *tenerum* Jörgensen, 1920

Fig. 24

JÖRGENSEN, 1920, p. 26, fig. 16a-b; PETERS, 1934, p. 32, pl. 1, fig. 1b (subsp.); SCHILLER, 1937, p. 371, fig. 408c (forma); RAMPI, 1939, p. 303, fig. 17; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 20, fig. 10h, k-n (subsp.); WOOD, 1954, p. 276, fig. 191c (forma); SILVA, 1955, p. 51, pl. 7, fig. 4 (subsp.); HALIM, 1960, pl. 4, fig. 8; BALLANTINE, 1961, p. 224, fig. 48 (forma); BALECH, 1962, p. 180, pl. 25, fig. 384.

= *C. lineatum* var. *longisetum* Ostenfeld & Schmidt = *C. pentagonum* f. *longisetum* (Ostenfeld & Schmidt) Jörgensen.

OSTENFELD & SCHMIDT, 1901; OKAMURA, 1907; JÖRGENSEN, 1911, 1920.

= *C. pentagonum* subsp. *pentagonum*.

PETERS, 1934.

= *C. pentagonum* f. *subpentagonum* Lopez.

LOPEZ, 1966.

Cellules plus petites. Thèque mince, cornes délicates. Crête postérieure de l'hypothèque absente ou réduite. Cornes antapicales courtes, la gauche (la plus longue) nettement plus courte que l'espace compris entre les bases de ces deux cornes.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (plutôt « hivernale »). Tuléar. Ile Maurice. Sporadique dans le canal de Mozambique, dans les prélèvements horizontaux et verticaux.

Océan Indien : Cette variété y est courante, mais de répartition difficile à distinguer de celle des formes transitionnelles.

DISTRIBUTION MONDIALE : Variété thermophile, tropicale et subtropicale (Méditerranée incluse). Répartition verticale incertaine, peut-être euphotique.

Transitions entre les deux variétés précédentes

Fig. 23

1. « *C. pentagonum* var. *subrobustum* Jörgensen »

Considérée par PETERS comme une sous-espèce, puis par STEEMANN NIELSEN et, à la suite de ce dernier, par GRAHAM & BRONIKOVSKY et SILVA, comme une espèce distincte. Ses caractères morphologiques sont cependant très vagues, et son aire géographique, de même que sa distribution verticale, sont controversées.

On ne peut nullement assurer, comme le veut BALECH (1962) que la thèque soit ici plus « robuste » que celle de la variété *robustum*.

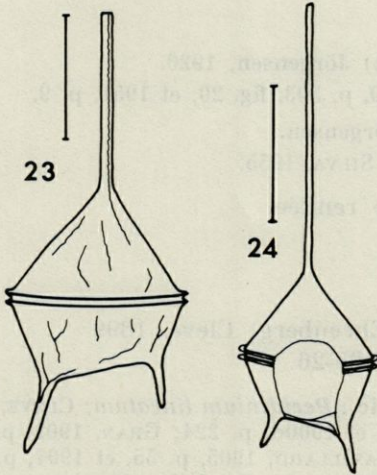


FIG. 23 : *Ceratium pentagonum* Gourret « robustum-tenerum ». — 24 : *C. pentagonum* var. *tenerum* Jörg.

tum. Il s'agit, dans l'ensemble, d'une transition entre les deux variétés, plus proche cependant du terme psychrophile, et que l'on peut désigner sous l'expression : *C. pentagonum* Gourret, « robustum > tenerum ».

2. « *C. pentagonum* f. *pentagonum* », in LOPEZ, 1966

L'iconographie de cet auteur (fig. 63, moitié droite de la planche, et fig. 90 II-III) donne divers exemples de transitions : « robustum-tenerum » et « tenerum > robustum ».

Pour mémoire :

f. *pentagonum*

= *Ceratium pentagonum*, et var. *rectum* Gourret.

GOURRET, 1883, p. 45, pl. 4, fig. 58-59.

? = *Ceratium Ehrenbergii* Kofoid.

KOFOID, 1907d, p. 171, pl. 2, fig. 16; NIE, 1936, p. 38, fig. 9.

= *Ceratium furca* var. *pentagonum* (Gourret) Lemmermann.

LEMMERMANN, 1899, p. 368; KARSTEN, 1905b, pl. 23, fig. 8.

= *C. pentagonum* f. *tenerum* Jörgensen, *pro parte*.

GAARDER, 1954, p. 15, fig. 14, *Non al.*

= *C. pentagonum* Gourret, *pro parte*.

KLEMENT, 1964, p. 354, pl. 2, fig. 6. *Non al.*

Le type originel de GOURRET représente en effet une forme « anormale », ou du moins particulière, de l'espèce : corne apicale vestigiale.

Pour mémoire :

f. *turgidum* (Jørgensen) Jørgensen, 1920.

JØRGENSEN, 1920, p. 26; RAMPL, 1939, p. 303, fig. 20, et 1951, p. 9.

= *C. pentagonum* var. *turgidum* Jørgensen.

JØRGENSEN, 1911; PAVILLARD, 1916; SILVA, 1955.

Epithèque « anormalement » renflée.

Pour mémoire :

***Ceratium lineatum* (Ehrenberg) Cleve, 1899**

Fig. 25-26

EHRENBERG, 1854, pl. 35a, fig. 24c : *Peridinium lineatum*; CLEVE, 1899, p. 36, 1900b, p. 925, 1900c, p. 1030 et 1900d, p. 224; GRAN, 1902, p. 197; OSTENFELD, 1903, p. 587, fig. 144; PAVILLARD, 1905, p. 55, et 1907, p. 230; KOFOID, 1907a, fig. 2; PAULSEN, 1909, p. 16, fig. 3 (?); JØRGENSEN, 1911, p. 22, pl. 2, fig. 36-37, 1911b, p. 207, et 1920, p. 34; MEUNIER, 1919, p. 86,

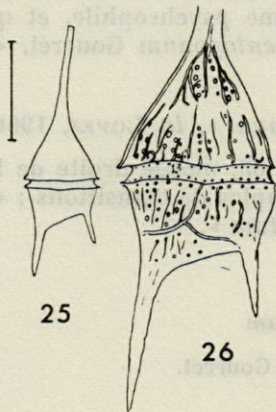


FIG. 25-26 : *Ceratium lineatum* (Ehr.) Cleve. In
BALECH, 1944, fig. 2-3.

pl. 20, fig. 33-34; LÉBOUR, 1925, p. 145, fig. 45d-e; DANGEARD, 1926, p. 313, fig. 2c; WAILES, 1928, pl. 2, fig. 9; OSTENFELD, 1931, p. 616; WANG, 1936, p. 152, fig. 24; SCHILLER, 1937, p. 372, fig. 410; SCHUBERT, 1937, p. 388; BALECH, 1944, p. 424, pl. 1, fig. 2-3; SILVA & PINTO, 1948, p. 171, pl. 2, fig. 12; WOOD, 1954, p. 277, fig. 192; ? GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 22, fig. 11e-g (incl. *C. minutum*); TRAVERS, 1962, p. 58.

= fide CLEVE : *C. furca* var. *balticum* Moebius.

SCHÜTT, 1895; ZACHARIAS, 1906. (Mais ce taxon désigne en fait *C. pentagonum*).

= *C. tripos* var. *subsalsum* f. *lineatum* (Ehr.) Lohmann.

LOHMANN, 1908; PAULSEN, 1908.

Espèce énigmatique, certainement hétérogène, confondue en grande partie (du moins à l'origine) avec *C. pentagonum*. Ses caractères morphologiques sont mal définis et sa distribution, en conséquence, oppose diverses contradictions : CLEVE la donne comme espèce d'eaux chaudes (océan Indien et Atlantique tropicaux) quoique rencontrée dans l'Atlantique Nord jusqu'au Groenland. Mais, depuis JÖRGENSEN, *C. lineatum* est généralement considérée comme une espèce boréale et australe.

La dernière description détaillée du *C. lineatum* est celle de BALECH (1944), qui passe malheureusement sous silence les affinités avec *C. pentagonum*.

***Ceratium teres* Kofoid, 1907**

Fig. 28

KOFOID, 1907c, p. 308, pl. 29, fig. 34-36, et 1907a, fig. 4; JÖRGENSEN, 1911, p. 21, pl. 2, fig. 34-35, et 1920, p. 28, fig. 18 (incl. *C. teres* f. *subturgidum*); PETERS, 1934, p. 32, pl. 3, fig. 14e (?); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 11, fig. 14 (?), et 1939, p. 8; SCHILLER, p. 372, fig. 409; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 21, fig. 11b-d; SILVA, 1949, p. 355, pl. 6, *vix* fig. 21; WOOD, 1954, p. 277, fig. 193 (?); HALIM, 1960, pl. 4, fig. 10, et 1963, p. 493, *vix* fig. 5; LOPEZ, 1966, p. 415, fig. 91.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé, Tuléar, Ile Maurice. Rare et toujours en petit nombre.

Océan Indien : Mer d'Arabie, Indonésie, Canal de Mozambique, région du Cap, Ceylan, et quelques stations océaniques.

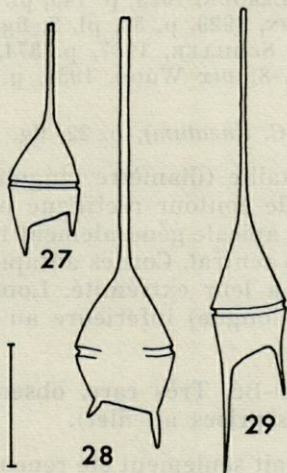


FIG. 27 : *Ceratium minutum* Jörg. — 28 : *C. teres* Kofoid. — 29 : *C. Kofoidii* Jörg.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale et sub-tropicale, rencontrée occasionnellement sous les latitudes tempérées. Selon STEEMANN NIELSEN, SCHUBERT et PAVILLARD (1937), espèce de « surface », et, selon WOOD, océanique, mais ces deux points restent l'un et l'autre à vérifier.

***Ceratium Kofoidii* Jörgensen, 1911**

Fig. 29

JÖRGENSEN, 1911, p. 23, pl. 2, fig. 38-39, et 1920, p. 33, fig. 20; BÖHM, 1931b, p. 12, fig. 9c, e-g; PETERS, 1934, p. 33; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 11, fig. 15; SCHILLER, 1937, p. 373, fig. 412; *vix* RAMPI, 1942, p. 223, fig. 5; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 21, *vix*, 11h; WOOD, 1954, p. 278, fig. 195; SILVA, 1955, p. 55, pl. 7, fig. 7 (?).

= *Ceratium Boehmii* Graham & Bronikovsky.

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (rare, et seulement hivernal). Tuléar. Au large de Lourenço Marques.

OCÉAN INDIEN : Espèce surtout répandue dans la région indonésienne, connue également en mer d'Arabie, dans le canal de Mozambique, et en diverses stations tropicales.

DISTRIBUTION MONDIALE : Zone intertropicale (Méditerranée incluse); la rareté apparente de cette espèce est peut-être seulement due à sa petite taille.

***Ceratium minutum* Jörgensen, 1920**

Fig. 27

JÖRGENSEN, 1920, p. 34, fig. 21-23; LEBOUR, 1925, p. 145, pl. 30, fig. 4; DANGEARD, 1926, p. 313, fig. 2 d; MARTIN, 1929, p. 30, pl. 2, fig. 17-19, et pl. 5, fig. 13-14; PETERS, 1934, p. 33; SCHILLER, 1937, p. 374, fig. 413; RAMPI, 1942, p. 223, fig. 6, et 1951, p. 8; *vix* WOOD, 1954, p. 279, *non* fig. 196; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 9.

? GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (incl. *C. lineatum*), p. 22, fig. 11e-g.

Cellules délicates et de petite taille (diamètre cingulaire : 25-35 μ). Epithèque sub-triangulaire, de contour rectiligne ou légèrement convexe. Longueur de la corne apicale généralement inférieure ou égale à la hauteur totale du corps central. Cornes antapicales peu développées, sub-parallèles, effilées à leur extrémité. Longueur de la corne antapicale gauche (la plus longue) inférieure au diamètre cingulaire.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé. Très rare, observé seulement par sédimentation (absent des prises au filet).

OCÉAN INDIEN : Cette espèce aurait seulement été rencontrée par

WOOD dans les parages de l'Australie et dans le centre de l'océan. Mais la description donnée par cet auteur diffère quelque peu de celle de JÖRGENSEN.

DISTRIBUTION MONDIALE : Sauf confusion avec les espèces voisines (*C. Kofoidii*, *C. lineatum* et peut-être même *C. pentagonum*), espèce rare, de distribution incertaine : connue principalement dans l'Atlantique tempéré, et sur les côtes d'Australie : en Méditerranée, seulement récoltée à Gibraltar (JÖRGENSEN) et en mer Ligure (RAMPI, HALIM). Semble néritique. Comme pour *C. Kofoidii*, la petite taille de cette espèce expliquerait en partie sa rareté.

Pour mémoire :

Ceratium setaceum Jörgensen, 1911

JÖRGENSEN, 1911, p. 23, pl. 2, fig. 40, 41, et 1920, p. 31, fig. 49; MANGIN, 1912, p. 26, fig. 12; FORTI, 1922, p. 39, pl. 1, fig. 23; PAVILLARD, 1931, p. 72, et 1937, p. 13; PETERS, 1934, p. 33, pl. 3, fig. 15b-c; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 12, fig. 16 (?), et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 373, fig. 411; SCHUBERT, 1937, p. 388; ? RAMPI, 1942, p. 223, fig. 8; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 22, fig. 11a; WOOD, 1954, p. 278, fig. 194a, *non b*.

Cette espèce, voisine de *C. pentagonum* et de *C. Kofoidii*, me paraît, d'après la bibliographie et l'iconographie consultées, bien distinctes de l'une et de l'autre.

Espèce tropicale et subtropicale, rare (petite taille).

SUBG. *AMPHICERATIUM* (VANHÖFFEN) OSTENFELD

SECT. *INFLATA* JÖRGENSEN

Ceratium geniculatum (Lemmermann) Cleve, 1900

Fig 30-31

LEMMERMANN, 1899, p. 349, pl. 1, fig. 17 : *C. fusus* var. *geniculatum* CLEVE, 1900d, p. 221; JÖRGENSEN, 1911, p. 24, pl. 2, fig. 42-43, et 1920, p. 34, fig. 24; BÖHM, 1931b, p. 43, fig. 37c-d; PETERS, 1934, p. 36; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 13, fig. 17, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 375, fig. 414; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 22, fig. 11j; SILVA, 1949, p. 355, pl. 9, fig. 2; WOOD, 1954, p. 279, fig. 197, et 1963b, p. 40, fig. 45 (« var. »).

= *Ceratium tricarinatum* Kofoid.

KOFOID, 1907d.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Tuléar (rare).

Océan Indien : Ceylan, Indonésie, Tuléar, et diverses stations océaniques.

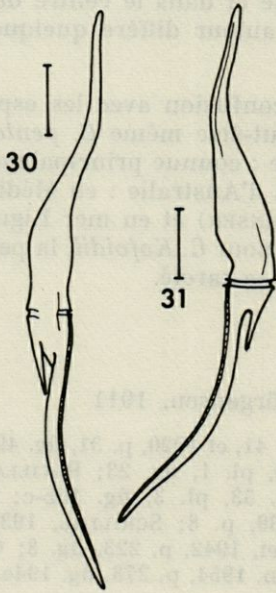


FIG. 30 : *Ceratium geniculatum* (Lemm.) Cleve; vue ventrale. — 31 : *Id.*, autre spécimen, vue dorsale.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce sporadique dans les zones intertropicales des trois grands océans, ainsi qu'en Méditerranée occidentale. Selon STEEMANN NIELSEN : espèce océanique, de surface.

SECT. *FUSIFORMIA* JÖRGENSEN

Ceratium fusus (Ehrenberg) Dujardin, 1841

EHRENBERG, 1834, p. 271, 1836, p. 574, pl. 2, fig. 3, et 1838, p. 256, pl. 22, fig. 20; DUJARDIN, 1841, p. 378.

Pour JÖRGENSEN (1911, 1920), PAVILLARD (1931), et divers auteurs, la distinction d'une sous-espèce *seta* thermophile, plus fine et plus petite que le type, est évidente. PETERS (1934) a rencontré en abondance des cellules de toutes tailles dans toutes les régions de l'Atlantique explorées par le « METEOR », mais n'a pu établir de discrimination morphologique ni géographique. La position de STEEMANN NIELSEN (1934) n'est pas claire : cet auteur voit en *C. fusus* un génotype unique étroitement soumis aux conditions écologiques, mais par ailleurs doute si le matériel par lui examiné correspond au type nordique de l'espèce, et de plus maintient à l'écart la sous-espèce *seta*... Toutefois, d'après les dimensions qu'il donne (226-550 μ), STEEMANN NIELSEN semble avoir bien récolté et le type et la sous-espèce. Le même auteur soutient encore (1939) l'indivisibilité de *C. fusus*, sans désigner cependant nommément la subsp. *seta* : « Es gibt nicht eine kleine Warmwasserform und eine grosse Kaltwasserform. Wenn die Individuen der kühleren Gebiete am grössten sind, ist dies eine

Folge der allgemeinen Variationstendenz bei den Ceratien. Ein neritischer Einfluss bewirkt eine ganz ähnliche Vergrosserung der Zellen ». Enfin, GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944) ne divisent pas l'espèce, mais notent que le diamètre cingulaire est inversement fonction de la température, les variations de la longueur totale restant à élucider.

On ne sait donc si la variabilité de *C. fusus* est le fait d'un seul, de deux ou de plusieurs génotypes, et si elle résulte de l'action de la température, ou de celle des facteurs trophiques (cf. « neritischer Einfluss »...). Une fois de plus, la suite des variations morphologiques est continue, mais, dans le cas présent, l'espèce est, sous ses diverses formes, particulièrement tolérante, si bien que la discrimination géographique n'est qu'approximative.

Pour éclaircir ces divers points, il semble utile de distinguer à l'avenir : 1) le type de l'espèce, sous le nom de var. *fuscus*, 2) la variété thermophile *seta*, 3) les transitions.

Je donnerai pour mémoire les références de la « variété *Schuet-tii* », qui se distingue nettement des deux précédentes par le renflement de l'épithèque, et dont il reste à dire si elle représente une forme ou une espèce distincte.

var. *fuscus*

Fig. 32

= *Ceratium fuscus* (Ehr.) Dujardin, *stricto sensu*.

JÖRGENSEN, 1911, 1920; SCHILLER, 1937, *et plur. auct.*

= *C. fuscus* subsp. *boreale* Pavillard.

PAVILLARD, 1931.

var. *seta* (Ehrenberg) Sournia, 1966

Fig. 33

= *Ceratium fuscus* subsp. *seta* (Ehrenberg) Jörgensen = « *C. fuscus* var. *seta* (Ehrenberg) Jörgensen » *in plur. auct.* = *Ceratium seta* (Ehr.) Kofoid = *Peridinium seta* Ehrenberg.

EHRENBURG, 1860, p. 792 et 1873, p. 3, fig. 5-6; KOFOID, 1908b; JÖRGENSEN, 1911, 1920; PAVILLARD, 1931; WANG & NIE, 1932; NIE, 1936; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954; BALLANTINE, 1961.

Caractères distinctifs de la variété précédente : Cellules plus petites : longueur totale 280-400 μ (chez le type : 450-650 μ). Cornes plus fines, seulement légèrement recourbées, ou rectilignes. Corne antapicale droite souvent complètement absente.

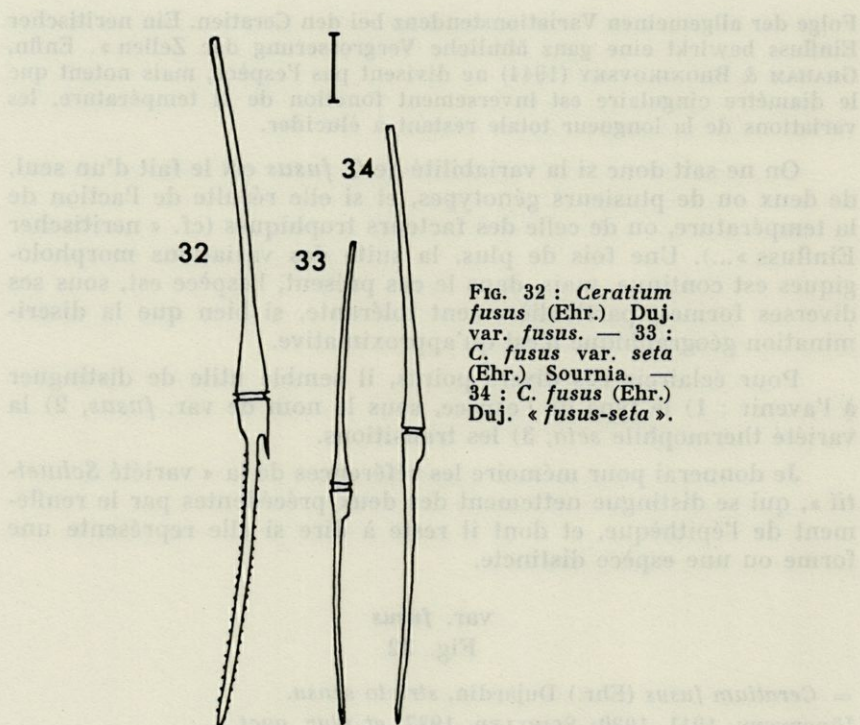


FIG. 32 : *Ceratium fusus* (Ehr.) Duj.
var. *fuscus*. — 33 :
C. fusus var. *seta*
(Ehr.) Sournia. —
34 : *C. fusus* (Ehr.)
Duj. « *fuscus-seta* ».

Transitions entre les deux variétés précédentes :

Fig. 34

Cf. STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 48, tableau 12; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 13b-d.

POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS

RÉCOLTES PERSONNELLES : A Nossi-Bé, espèce pérennante, représentée indifféremment semble-t-il, par les deux variétés et leurs transitions. Tuléar. Ile Maurice. Au cours de la croisière de l'*Anton Bruun*, *C. fusus* a été rencontré dans toute l'étendue du Canal de Mozambique, où la variété *seta* semblait préférentiellement océanique.

Océan Indien : Espèce très courante dans les régions tropicales et tempérées.

DISTRIBUTION MONDIALE : Cosmopolite. La variété *fuscus* est elle-même quasi cosmopolite, tandis que la variété *seta* est nettement thermophile. Probablement euphotique.

Pour mémoire :

var. (?) *Schuetzii* Lemmermann

Fig. 35

LEMMERMANN, 1899, p. 367; JÖRGENSEN, 1911, p. 29, pl. 3, fig. 54, et 1920, p. 43; WANG, 1932, p. 154, fig. 25; SCHILLER, 1937, p. 379, fig. 418c; WOOD, 1954, p. 282.

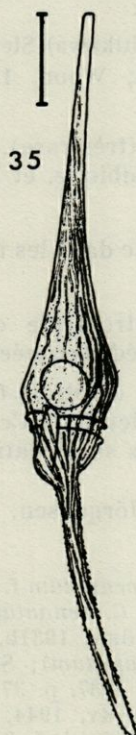


FIG. 35 : *C. fusus*
var. *Schuetzii*
Lemm.

D'après SCHÜTT,
1895, fig. 35/4.

Non RAMPI, 1939, p. 303, fig. 13; Nec MARGALEF, 1957, p. 47, fig. 1j, nec 1961, p. 81, fig. 26e-g. Nec HALIM, 1963, p. 497, fig. 8.

= « *Ceratium fusus* Dujardin » in SCHÜTT.

SCHÜTT, 1895, p. 154, pl. 9, fig. 35 (4). Non al.

***Ceratium extensum* (Gourret) Cleve, 1900**

GOURRET, 1883, p. 52, pl. 4, fig. 56 : *Ceratium fusus* var. *extensum*; CLEVE, 1900d, p. 215 : *Ceratium (fusum* var.) *extensum* Gourret; SCHRÖDER, 1906, p. 321 : « *Ceratium extensum* (Gourret) nob. »; JÖRGENSEN, 1911, p. 28, pl. 3, fig. 50, et 1920, p. 43, fig. 31; PETERS, 1934, p. 36, pl. 2-3, fig. 10d, 14f; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 14, fig. 24, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 380, fig. 419; RAMPI, 1939, p. 304, fig. 11; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 24, fig. 11bb-dd; SILVA, 1949, p. 356, pl. 6, fig. 22; WOOD, 1954, p. 283, fig. 203; HALIM, 1960, p. 230, pl. 4, fig. 3, et 1963, p. 497, fig. 9.

= *Ceratium strictum* (Okamura & Nishikawa) Kofoid.

OKAMURA & NISHIKAWA, 1904; KOFOID, 1907d; FORTI, 1922; JÖRGENSEN, 1911, 1920; RAMPI, 1939; BALECH, 1962.

= *C. extensum* f. *strictum* (Okamura & Nishikawa) Steemann Nielsen.

STEEMANN NIELSEN, 1934; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954; SILVA, 1955; HALIM, 1963.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (très rare). Tuléar. Ile Maurice. Sporadique dans le canal de Mozambique, et là, plutôt océanique, et euphotique.

Océan Indien : Espèce assez courante dans les régions tropicales et subtropicales.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale ou sub-tropicale, commune dans les trois océans et en Méditerranée. Euphotique.

La présence de la corne antapicale droite (« *C. strictum* ») ne semble pas justifier de désignation particulière. Ce caractère est en effet très variable et, apparemment, sans signification écologique.

***Ceratium inflatum* (Kofoid) Jörgensen, 1911**

Fig. 36

KOFOID, 1907d, p. 172, pl. 2, fig. 13 : *C. pennatum* f. *inflatum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 25, pl. 3, fig. 45, 46, 48a (incl. *C. pennatum*), et 1920, p. 35, fig. 25; FORTI, 1922, p. 39, pl. 1, fig. 24; BÖHM, 1931b, p. 14, fig. 10a-b; PETERS, 1934, p. 33 (*C. inflatum* subsp. *inflatum*); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 13, fig. 20, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 376, fig. 415; RAMPI, 1939, p. 303, fig. 15; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 23, fig. 110-s; WOOD, 1954, p. 281, fig. 198; SILVA, 1955, p. 56, pl. 7, fig. 9.

= *C. furca* f. *recurvatum* Stüwe.

STÜWE, 1909.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Centre du canal de Mozambique (très rare).

Océan Indien : Diverses stations tropicales, principalement océaniques.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce inter-tropicale (Méditerranée incluse), océanique. Répartition verticale incertaine.

Voir aussi remarque, page suivante.

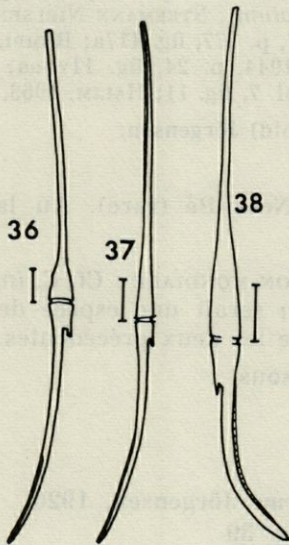


FIG. 36 : *Ceratium inflatum* (Kofoid) Jörg. — 37 : *C. longirostrum* Gourret. — 38 : *C. falcatum* (Kofoid) Jörg.

Ceratium longirostrum Gourret, 1883

Fig. 37

GOURRET, 1883, p. 55, pl. 4, fig. 65; JÖRGENSEN, 1920, p. 37, fig. 26-27; FORTI, 1922, p. 40, pl. 2, fig. 25; PETERS, 1934, p. 33 (*C. falcatum* subsp. *longirostrum*); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 13, fig. 21, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 376, fig. 416; RAMPI, 1939, p. 303, fig. 9; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 24, fig. 11t-v; WOOD, 1954, p. 281, fig. 199; SILVA, 1955, p. 57, pl. 7, fig. 10; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 4, et 1963, p. 496, fig. 6.

= *C. pennatum* var. *scapiforme* (Kofoid) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911. *Vix* KOFOID, 1907d (*Ceratium scapiforme*).

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (très rare). Tuléar. Ile Maurice.

Océan Indien ET DISTRIBUTION MONDIALE : Répartition et biologie non distinguables de celles de *C. inflatum*.

Voir aussi remarque, page suivante.

***Ceratium falcatum* (Kofoid) Jörgensen, 1920**

Fig. 38

KOFOID, 1907d, p. 172, pl. 2, fig. 14 : *C. pennatum* f. *falcatum*; JÖRGENSEN, 1920, p. 39, fig. 28; FORTI, 1922, p. 41, pl. 2, fig. 26; PETERS, 1934, p. 33 (*C. inflatum* subsp. *falcatum*); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 14, fig. 22, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 377, fig. 417a; RAMPI, 1939, p. 303, fig. 14; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 24, fig. 11w-aa; WOOD, 1954, p. 281, fig. 400; SILVA, 1955, p. 57, pl. 7, fig. 11; HALIM, 1963, p. 496, fig. 7.

= *C. pennatum* var. *falcatum* (Kofoid) Jörgensen.

KOFOID, 1907d; JÖRGENSEN, 1911.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (rare). Au large du cap St André.

Océan Indien et distribution mondiale : Cf. *C. inflatum*, avec cette différence que *C. falcatum* serait une espèce de surface, et qu'elle paraît plus fréquente que les deux précédentes.

Voir aussi remarque, ci-dessous.

Pour mémoire :

***Ceratium falcatiforme* Jörgensen, 1920**

Fig. 39

JÖRGENSEN, 1920, p. 40, fig. 29; PETERS, 1934, p. 33 (*C. inflatum* subsp. *falcatiforme*); STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 14, fig. 23, et 1939, p. 8; SCHILLER, 1937, p. 378, fig. 417b; PAVILLARD, 1937, p. 10; WOOD, 1954, p. 282, fig. 201; HALIM, 1960, p. 191, pl. 4, fig. 5; BALECH, 1962, p. 181, pl. 25, fig. 387.

= syn. de *C. falcatum*, in GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

Remarques sur les quatre espèces précédentes :

C. inflatum, *C. longirostrum* et *C. falcatum* sont considérées par KOFOID (1907d) comme les formes d'une espèce unique, sous les noms respectifs de *C. pennatum* f. *inflatum*, f. *proprium* et f. *falcatum*; par PETERS (1934) comme des sous-espèces, ainsi que le *C. falcatiforme* créé entre temps par JÖRGENSEN. STEEMANN NIELSEN maintient séparées les quatre espèces, toutefois sans conviction, et insiste sur le fait que, dans le cas de la fusion en une espèce unique, le nom de *C. pennatum* de KOFOID doit prévaloir sur celui de *C. inflatum* utilisé par PETERS. Enfin, GRAHAM & BRONIKOVSKY conservent provisoirement les trois premières espèces et, pour ce qui est du *C. falcatiforme*, le rattachent à *C. falcatum*.

Ces quatre *Ceratium* sont effectivement très proches les uns des autres (PETERS et STEEMANN NIELSEN emploient l'expression

TABLEAU 1

Caractères morphologiques comparés de *Ceratium inflatum*, *C. longirostrum*, *C. falcatum* et *C. falcatifforme*

	<i>C. inflatum</i>	<i>C. longirostrum</i>	<i>C. falcatum</i>	<i>C. falcatifforme</i>
Longueurs épithèque/ hypothèque (**)	peu différentes	épithèque plus longue	épithèque plus longue	peu différentes
Leur rapport, selon JÖRGENSEN	1,06-1,26 1,26-1,23 (*)	1,26-1,45	1,38-1,70	1,13-1,20
selon GRAHAM & BRONIKOVSKY	0,86-1,25	1,19-1,50	1,00-1,72	
Limite entre épithèque et corne apicale	visible	indistincte (progressive)	visible	presque indistincte
Forme des deux grandes cornes	- corne apicale seulement légèrement infléchie - antapicale net- tement infléchie à son extrémité	les deux cornes sont courbées assez régulière- ment et de façon analogue	- corne apicale seulement inflé- chie - antapicale plus forte et nette- ment infléchie	- corne apicale comme chez <i>C. longirostrum</i> - antapicale comme chez <i>C. falcatum</i>
Longueur totale selon JÖRGENSEN	570-1024 μ 879-947 μ (*)	548-718 μ	413-480 μ	272-291 μ
selon GRAHAM & BRONIKOVSKY	640-1460 μ	570-730 μ	350-750 μ	

(*) « Autre forme », non nommée par JÖRGENSEN.

(**) Cornes correspondantes incluses.

« Formenkreiss »), et il est probable que les confusions sont fréquentes. Le trop petit nombre de spécimens observés dans mes récoltes m'empêche de former une opinion personnelle sur ce sujet.

Les quatre « espèces » sont tropicales, et réparties toutes quatre de façon très sporadique, si bien que les détails de leurs distributions géographiques respectives demeurent indiscernables.

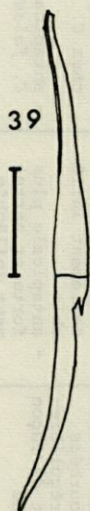


FIG. 39 : *Ceratium falcatifforme* Jörg.
In BALECH, 1962,
fig. 387.

Dans le tableau 1 sont reportés les caractères morphologiques des quatre espèces, d'après les données de JÖRGENSEN et celles de GRAHAM & BRONIKOVSKY. Remarquons que le critère « longueur totale » doit, comme il convient, être utilisé avec précaution, et que par ailleurs le rapport des longueurs « épithèque/hypothèque » (cornes correspondantes incluses) n'est guère plus sûr : comme le fait remarquer JÖRGENSEN lui-même, ce rapport se trouve détruit à l'occasion de la division cellulaire.

SUBG. **ORTHO CERATIUM** nom. nov.

= Subg. *Euceratium* (Vanhöffen) Ostensfeld

SECT. **TRIPOS** OSTENSFELD

Ceratium tripos (Müller) Nitzsch, 1817

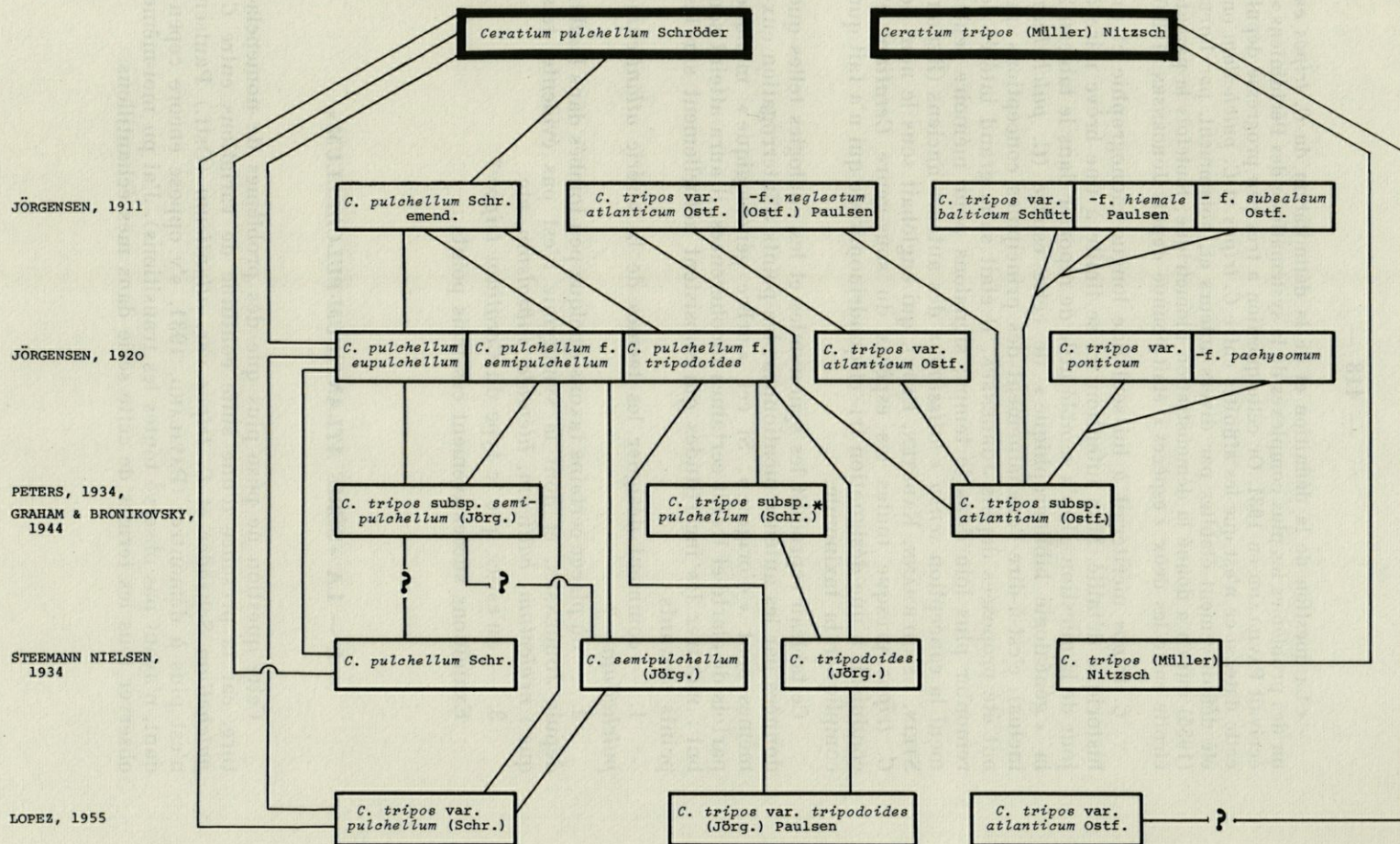
MÜLLER, 1786, p. 136, pl. 19, fig. 22 : *Cercaria tripos*; NITZSCH, 1817, p. 4; EHRENBURG, 1836, p. 573, pl. 2, fig. 1a-e, g, h, non f : *Peridinium tripos*.

Incl. *Ceratium pulchellum* Schröder.

TABLEAU 2

« Généalogie bibliographique » du *Ceratium tripos*.

Dans les cas d'innovations nomenclaturales, le nom de l'auteur du taxon est celui qui figure dans la colonne gauche.



(*) Pour GRAHAM et BRONIKOVSKY : *C. pulchellum* Schr., espèce distincte.

« La question de la définition et de la délimitation du *C. tripos* est un des problèmes les plus complexes de la systématique des Péridiniens », écrivait PAVILLARD en 1931. Or cette question a très peu progressé depuis cette date, si ce n'est que les affinités entre *C. tripos* et *C. pulchellum* ont été définitivement établies par divers auteurs et, notamment, par LOPEZ (1955) qui en a donné la démonstration biométrique; toutefois la parenté étroite entre les deux « espèces » était connue depuis JÖRGENSEN (1920).

C. tripos mériterait à lui seul une longue monographie et un historique détaillé. Mon intention ici se limite à une brève mise à jour de la question. Il m'a semblé utile de reporter dans le tableau 2 la « généalogie bibliographique » de cette espèce (*C. pulchellum* inclus), c'est-à-dire l'enchaînement des principales conceptions qui ont été proposées depuis JÖRGENSEN. Il était sans grand intérêt de remonter plus loin dans le temps; signalons pour mémoire seulement la conception *sensu* « *latissimo* » des auteurs anciens (BERGH, STEIN, LEMMERMAN, KARSTEN, ENTZ), qui englobait sous le nom de *C. tripos* presque toutes les espèces du sous-genre *Ceratium* et conduisait à une désignation tri- et quadrinominale qui n'a fait que compliquer la taxinomie.

Ce tableau reproduit les synonymies et les analogies telles que données par les auteurs mentionnés; les points d'interrogation eux-mêmes sont « d'origine ». Si cet « arbre généalogique » manque parfois de clarté et trahit certaines incohérences, il aura atteint son but : montrer les incertitudes qui subsistent actuellement sur les points suivants :

1. — comment désigner les termes de la « série *atlanticum-pulchellum* » ?

2. — où placer certains taxons quelque peu tombés dans l'oubli depuis JÖRGENSEN, et dont la synonymie n'est pas évidente, tels que : *neglectum*, *balticum*, *hiemale*, *subsalsum*, etc.

3. — qu'est-ce que le type du *Ceratium tripos* ?

Examinons successivement ces trois points :

I. — LA « SÉRIE ATLANTICUM-PULCHELLUM »

Cette question ne pose plus que des problèmes de nomenclature, car la présence d'une suite continue de variations entre *C. pulchellum* Schröder et *C. tripos* var. *atlanticum* (Ostf.) Paulsen n'est plus à démontrer (PAVILLARD, 1931, s'y oppose encore cependant, n'ayant pas observé toutes les transitions). J'ai pu moi-même observer tous les termes de cette série dans mes échantillons.

Je crois devoir modifier comme suit le système de LOPEZ (1955):

— A propos de la variété *atlanticum* : LOPEZ la traite pour mémoire, disant ne l'avoir pas récoltée dans le secteur méditerranéen étudié (Castellon), et maintient provisoirement le type atlantique comme étranger à la Méditerranée. Toutefois, un rapprochement sommaire entre les figures 6 et 13 c de cet auteur montrerait que cette variété était effectivement présente dans le matériel étudié. D'ailleurs, le même auteur a noté récemment (1966) sa présence dans la même région. De plus TRAVERS (1962) l'a récoltée en abondance, ainsi que les deux autres variétés définies par LOPEZ, au cours d'un cycle annuel dans le golfe de Marseille. Au reste, autant que l'on connaisse le type d'OSTENFELD, aucun caractère morphologique sûr ne permet d'en distinguer les représentants méditerranéens (voir aussi JÖRGENSEN, 1920, p. 47 et suiv., PAULSEN, 1930, p. 79 et PAVILLARD, 1931, p. 77).

— A propos de la var. *pulchellum* (Schr.) Lopez : Parmi les divers synonymes donnés par LOPEZ, certains doivent à mon avis être rejetés, car ils représentent en fait des stades de transition déjà plus ou moins « avancés » : *C. tripos* var. *gracile* Schr., *C. pulchellum* f. *semipulchellum* Jörg., et *C. semipulchellum* (Jörg.) St. Nielsen.

Je propose donc de modifier la diagnose de LOPEZ, et de ne plus voir en cette variété que le type même du *C. pulchellum* de SCHRÖDER.

— A propos de la var. *tripodoïdes* (Jörg.) Paulsen : Rappelons qu'elle est beaucoup plus proche de la var. *atlanticum* que de la var. *pulchellum* : elle n'a en fait été créée que pour désigner les représentants méditerranéens de la première. Il semble donc, d'après ce qui précède, qu'elle ne soit plus justifiée. Il est en tous les cas illogique et sans doute erroné de grouper sous son nom les stades de transition entre les deux variétés. Je propose plutôt, pour désigner ces derniers, le système exposé p. 382.

var. *atlanticum* (Ostenfeld) Paulsen, 1907

Fig. 43

OSTENFELD, 1903, p. 584, fig. 132-133 (« f. *atlantica* »); PAULSEN, 1907, p. 21, fig. 30, et 1908, p. 78, fig. 102; JÖRGENSEN, 1911, p. 36, pl. 4, fig. 69-73, et 1920, p. 47, fig. 33, 34, 36, *vir* 35; ABÉ, 1927, p. 424, fig. 41; *Non* WAILES, 1928, pl. 1, fig. 4, *vir* pl. 3, fig. 1; SCHILLER, 1937, p. 384, fig. 321a; WOOD, 1954, p. 285, fig. 205a; LOPEZ, 1955, p. 156, fig. 13c, et fig. 6 *pro parte* (colonne verticale 4 à partir de la gauche, *non al.*), et 1966, p. 330, fig. 33, et photogr. 2 (3). Ce taxon était jusqu'ici attribué à tort à OSTENFELD.

Non C. tripos (Müller) Nitzsch, *typ.*

Vir C. tripos, in WANG & NIE, 1932.

= *C. tripos* subsp. *atlanticum* (Ostenfeld) Peters.

PETERS, 1934; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. e-f et i-k, non g-h).

= *C. pulchellum* f. *tripodoides* Jörgensen = *C. tripos* var. *tripodoides* (Jörgensen) Paulsen = *Ceratum tripodoides* (Jörgensen) Steemann Nielsen = *C. tripos* subsp. *tripodoides* (Jörgensen) Steemann Nielsen.

JÖRGENSEN, 1920; PAULSEN, 1930 (fig. 47a-b, *vix* c-f); STEEMANN NIELSEN, 1934, 1939; LOPEZ, 1955 (fig. 6 *pro parte*, comme ci-dessus, et fig. 13c, non b), et 1966 *pro parte* (*vix* fig. 34, non fotogr. 2 (2); HALIM, 1963.

= *C. tripos* var. *atlanticum* f. *Novae-Scotiae* Pavillard.

PAVILLARD, 1930, 1931.

Diamètre cingulaire : 70-90 μ . Cornes antapicales bien développées, de longueurs peu différentes l'une de l'autre; la droite (la plus courte des deux) de longueur supérieure au diamètre cingulaire. Corps central sensiblement aussi « large » que « haut ».

var. *pulchellum* (Schröder) Lopez, 1955

Fig. 40

LOPEZ, 1955, *pro parte* (restrictions formulées plus haut) : fig. 6 (colonne verticale 1 à partir de la gauche, non al.), et fig. 13a, non b.

= *Ceratum pulchellum* Schröder, *pro parte*.

SCHRÖDER, 1906; JÖRGENSEN, 1911 (fig. 62, non al.); Non ABÉ, 1927; Nec BÖHM, 1931b; PAVILLARD, 1931 (pl. 2, fig. 20a, non b-c); STEEMANN

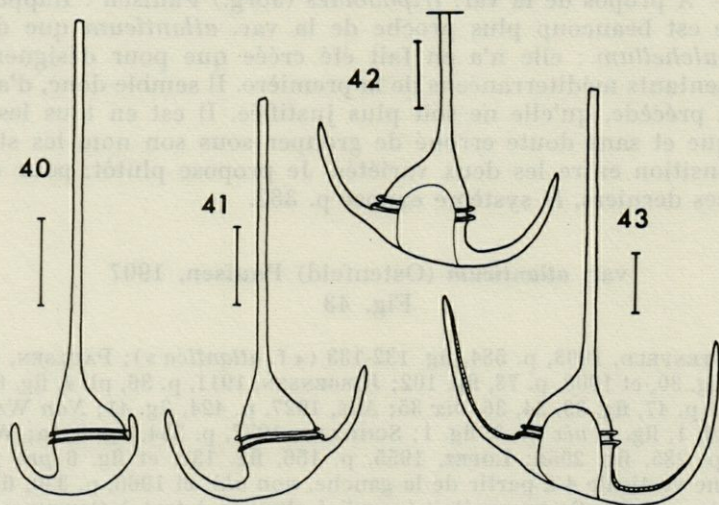


FIG. 40 : *Ceratum tripos* var. *pulchellum* (Schr.) Lopez. — 41 : *C. tripos* (Müller) Nitzsch, « *atlanticum-pulchellum*. — 42 : *C. tripos* (Müller) Nitzsch, « *atlanticum* > *pulchellum* ». — 43 : *C. tripos* var. *atlanticum* (Ostf.) Paulsen.

NIELSEN, 1934; *non* NIE, 1936; SCHILLER, 1937 (fig. 422a, *non* b); RAMPI, 1939 (fig. 2, *non* 21); GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 14c-f, *non* b); WOOD, 1954; HALIM, 1963; LOPEZ, 1966.

= *C. pulchellum* α *eupulchellum* Jörgensen.
JÖRGENSEN, 1920; BÖHM, 1931b; HALIM, 1960.

= *C. tripos* subsp. *semipulchellum* (Jörgensen) Peters, *pro parte*.

PETERS, 1934 (pl. 1, fig. 5a, *non* b). *Non* GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.
= *Ceratium Schroederi* Nie.
NIE, 1936.

Non *C. tripos* subsp. *pulchellum* (Jörgensen) Peters, *in* PETERS, 1934.

Nec *C. tripos* var. *gracile* (Gourret) Schröder, *in* SCHRÖDER, 1901.

Nec *C. pulchellum* f. *semipulchellum* Jörgensen, *nec* *Ceratium semipulchellum* (Jörgensen) Steemann Nielsen.

Diamètre cingulaire : 40-60 μ . Cornes antapicales très réduites : la gauche, de longueur peu différente du diamètre cingulaire; la droite, rudimentaire, à peine plus longue que large. Corps central plus « haut » que « large ».

Transitions entre les deux variétés précédentes :

Fig. 41-42

= *Ceratium pulchellum* Schröder, *pro parte*.

JÖRGENSEN, 1911 (fig. 60, 61, *non al.*); PAVILLARD, 1931 (pl. 2, fig. 20b-c, *non* a); GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 14b, *non* c-f); LOPEZ, 1955 (fig. 6, colonnes verticales 2 et 3, et fig. 13b, *non al.*).

= *C. pulchellum* f. *semipulchellum* Jörgensen = *Ceratium semipulchellum* (Jörgensen) Steemann Nielsen, *pro parte*.

JÖRGENSEN, 1920; PAULSEN, 1930; PETERS, 1934 (pl. 1, fig. 5b, *non* a); STEEMANN NIELSEN, 1934; WOOD, 1954.

Non SCHILLER, 1937, *nec* GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

= *C. pulchellum* f. *tripodoides* Jörgensen, *pro parte*.

SCHILLER, 1937; WOOD, 1954; LOPEZ, 1955, *pro parte* (comme ci-dessus), et 1966.

= *C. tripos* subsp. *mediterraneum* Pavillard.

PAVILLARD, 1931.

= *C. pulchellum* var. *Joergensenii* Wang.

WANG, 1932.

POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS

RÉCOLTES PERSONNELLES : A Nossi-Bé, l'espèce est, dans son ensemble, pérennante, mais la variété *pulchellum* et les formes de transition sont préférentiellement « hivernales ». Tous les stades

ont été observés à Tuléar et à l'île Maurice. Au cours de la croisière de l'*Anton Bruun*, la variété *atlanticum* et les stades voisins étaient représentés en plus ou moins grande abondance dans la presque totalité des prélèvements; par contre, la variété *pulchellum* et les stades intermédiaires n'ont été récoltés que dans le centre du canal, et seulement dans les prélèvements verticaux.

Océan indien : L'espèce y est courante, mais la répartition et l'abondance relative des diverses unités est difficile à préciser. Il apparaît cependant que la var. *pulchellum* est la plus rare.

DISTRIBUTION MONDIALE : La « série *atlanticum-pulchellum* » est largement répandue dans toutes les mers tempérées et tropicales; la variété *pulchellum* est plus rare et nettement thermophile (sténothermie, ou sténohalinité ? Ceci reste à définir). Au sujet de la répartition verticale, il n'existe pas de discrimination affirmée.

II. — AUTRES UNITÉS INFRA-SPÉCIFIQUES

La variabilité du *Ceratium tripos* ne se limite manifestement pas à la « série *atlanticum-pulchellum* ». Si le type thermophile, *pulchellum*, semble stable et uniforme (mise à part la forme *dalmaticum* des côtes adriatiques), il n'en va pas de même des formes tempérées et froides. Le matériel qui fait l'objet du présent travail n'était assurément pas propice à l'étude de cette question. J'ai cependant récolté à Tuléar plusieurs spécimens se rapportant au *C. tripos* var. *atlanticum* f. *neglectum*. Par ailleurs, le cas de diverses formes et variétés nordiques, et celui du *Ceratium porrectum*, attendent d'être reconsidérés. Les références de ces divers taxons seront donnés ici pour mémoire (au sujet de *C. porrectum*, voir p. 425).

var. *atlanticum* f. *neglectum* (Ostenfeld) Paulsen, 1908

Fig. 44

OSTENFELD, 1903, p. 584, fig. 135 : *Ceratium neglectum*; PAULSEN, 1908, p. 78, fig. 103; JÖRGENSEN, 1911, p. 37, pl. 4, fig. 74; DANGEARD, 1926, p. 314, fig. 3b; LEBOUR, 1925, p. 150, pl. 30.

Epithèque très élargie, couverte de crêtes lamellaires unissant la corne apicale au corps central. Il semble bien s'agir ici d'un cas de développement particulier de la variété *atlanticum*.

Cette forme paraît nouvelle pour l'océan indien, et demeure peu connue dans le reste du globe.

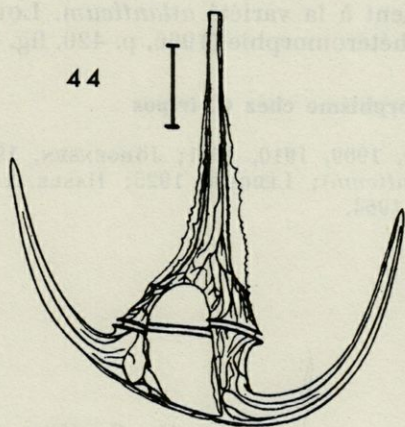


FIG. 44 : *Ceratium tripos* var. *atlanticum* f. *neglectum* (Ostf.) Paulsen. In JÖRGENSEN, 1911, fig. 68.

Pour mémoire :

var. *atlanticum* f. *reticulatum* Dangeard, 1926

DANGEARD, 1926, p. 314, fig. 4a.

var. *balticum* « Schütt » (?)

?SCHÜTT, 893, fig. 20 IVa, « *C. tripos* »; (PAULSEN, 1908); JÖRGENSEN, 1911, p. 35, pl. 4, fig. 65; LOHMANN, 1908, p. 267, fig. 21; SCHILLER, 1937, p. 384, fig. 421d : « f. *balticum* Schütt »; ? WOOD, 1954, p. 286, fig. 205b; NIELSEN, 1956.

C. tripos f. *subsalsum* Ostenfeld, 1903

OSTENFELD, 1903, p. 584, fig. 134; JÖRGENSEN, 1911, p. 36, pl. 4, fig. 66-67; LEBOUR, 1925, p. 149, fig. 46d; ABÉ, 1927, p. 425, fig. 42 : « var. *subsalsum* Ostf. »; WANG, 1936, p. 157, fig. 27; SCHILLER, 1937.

= *C. tripos* var. *subsalsum* (Ostenfeld) Paulsen.

PAULSEN, 1907, 1908; APSTEIN, 1910, 1911.

C. tripos f. *hiemale* Paulsen, 1907

Fig. 45

PAULSEN, 1907, p. 21, fig. 31, et 1908, p. 80, fig. 107; JÖRGENSEN, 1911, p. 36, pl. 4, fig. 68 (« *C. tripos* var. *balticum* f. *hiemale* Paulsen »); LEBOUR, 1925, p. 149, fig. 46c.

C. tripos var. *ponticum* Jörgensen, 1920

JÖRGENSEN, 1920, p. 47, fig. 37, 38, et f. *pachysomum* Jörgensen, *ibid.*, fig. 39.

A rattacher probablement à la variété *atlanticum*. LOPEZ en a décrit récemment un cas d'hétéromorphie (1966, p. 420, fig. 36).

Hétéromorphisme chez *C. tripos*

LOHMANN, 1908; APSTEIN, 1909, 1910, 1911; JÖRGENSEN, 1911, 1920 (à propos de la variété *ponticum*); LEBOUR, 1925; HASLE & NORDLI, 1951; NORDLI, 1957; STOSCH, 1964.

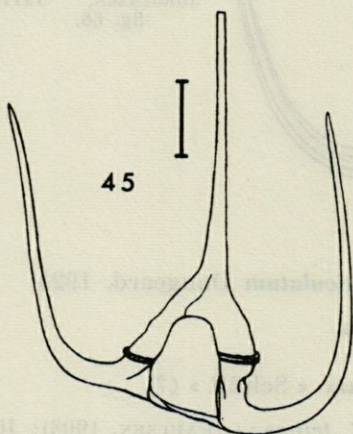


FIG. 45 : *Ceratium tripos* f. *hiemale* Paulsen. In JÖRGENSEN, 1911, fig. 68.

III. — QU'EST-CE QUE LE TYPE DU *C. TRIPOS* ?

Cf. MÜLLER et NITZSCH (loc. cit.), et : EHRENBURG, 1836; DUJARDIN, 1841; BERGH, 1882; SCHÜTT, 1892, 1895; LEMMERMAN, 1899; KARSTEN, 1907; JÖRGENSEN, 1911, 1920; PAVILLARD, 1931; STEEMANN NIELSEN, 1934.

La description originelle de MÜLLER ne permet pas de répondre avec certitude à cette question; du moins la figure donnée par cet auteur semble-t-elle à l'écart de la série *atlanticum-pulchellum*. Par la suite, les interprétations les plus diverses ont été données (voir auteurs cités ci-dessus).

Il est finalement très probable que, comme le veut JÖRGENSEN, le type du *C. tripos* se situe au voisinage de la « variété *balticum* » dont le nom serait alors illégal. Rappelons que le terme « var. *genuinum* » de PAVILLARD (1931) doit également être rejeté (cf. p. 383).

IV. — CONCLUSION

Pour conclure cette mise à jour de la question du *C. tripos*, rappelons à nouveau que la série des variations unissant les variétés *atlanticum* et *pulchellum* ne représente nullement la totalité des variations de l'espèce : le cas des formes tempérées et froides reste à étudier, particulièrement celui de la var. *balticum*. A propos de cette dernière, on peut également se demander si elle représente ou non le prolongement et le terme extrême de la série *atlanticum-pulchellum* : la variabilité du *Ceratium tripos* se déroule-t-elle selon deux, ou plusieurs directions ?

***Ceratium porrectum* (Karsten) Jörgensen, 1911**

Fig. 46

KARSTEN, 1907, pl. 51, fig. 6 : *C. tripos porrectum*.

Sous le nom erroné de « *C. porrectum* Karsten » :

JÖRGENSEN, 1911, p. 34, pl. 3, fig. 63-64 (incl. *f. megasomum*); DAN-GEARD, 1927, p. 376, fig. 41a, *vix* c, *non* ? b; SCHILLER, 1937, p. 389, fig. 427a; SILVA, 1949, p. 357, pl. 7, fig. 1; WOOD, 1954, p. 287, fig. 207.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Deux spécimens seulement, provenant de Tuléar.

Océan Indien : Seychelles (KARSTEN), Sud de l'Australie (WOOD) et « océan indien » (WOOD, 1963).

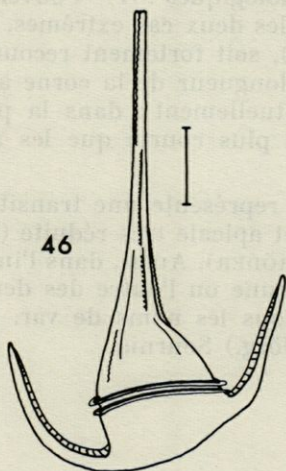


FIG. 46 : *Ceratium porrectum* (Karsten) Jörg.

DISTRIBUTION MONDIALE : Quelques stations seulement à ajouter aux précédentes : Atlantique tropical (DANGEARD) et côte du Portugal (SILVA).

Cette espèce, voisine de *C. tripos*, demeure donc très mal connue. Le spécimen décrit par JÖRGENSEN sous le nom de *f. megasomum* est seulement plus robuste (plus âgé ?) que le type; cette distinction est peut-être superflue.

***Ceratium breve* (Ostenfeld & Schmidt) Schröder, 1906**

OSTENFELD & SCHMIDT, 1901, p. 164, fig. 13 : *C. tripos* var. *breve*; SCHRÖDER, 1906, p. 358.

Incl. : *Ceratium Schmidtii* Jörgensen.

Voici encore une espèce très variable, comme l'ont montré principalement JÖRGENSEN (1911), BÖHM (1931b), STEEMANN NIELSEN (1934) et GRAHAM & BRONIKOVSKY (1944). Elle a été quelquefois rapprochée de *C. tripos* et de *C. arcuatum*, mais ces affinités paraissent superficielles (« convergence » plutôt que « filiation »). Par contre, sa parenté avec *C. Schmidtii* n'a été évoquée que très discrètement par JÖRGENSEN ainsi que par BÖHM (1931a), et n'est devenue évidente qu'assez récemment, à la suite du travail de GRAHAM & BRONIKOVSKY. Ces deux auteurs n'ont cependant pas osé réunir les deux espèces, ce que je ferai aujourd'hui. Une suite homogène de variations unit en effet les deux extrêmes, et la courbure ventrale des cornes antapicales, donnée par JÖRGENSEN comme caractéristique de son *C. Schmidtii*, a été observée chez *C. breve* par GRAHAM & BRONIKOVSKY, ainsi que par moi-même. Aussi n'est-il plus possible de traiter distinctement les deux espèces.

La variabilité du *C. breve* (*sensu lato*) se traduit essentiellement par deux caractères morphologiques : 1) « ouverture » des cornes antapicales, qui sont dans les deux cas extrêmes, soit parallèles (« *C. breve* var. *parallelum* »), soit fortement recourbées l'une vers l'autre (« *C. Schmidtii* »), 2) longueur de la corne apicale. Ces deux variables semblent liées mutuellement : dans la plupart des cas, la corne apicale est d'autant plus courte que les antapicales sont plus « ouvertes ».

Le type de l'espèce lui-même représente une transition : antapicales légèrement convergentes, et apicale très réduite (OSTENFELD & SCHMIDT) ou longue et fine (SCHRÖDER). Aussi, dans l'impossibilité de donner l'épithète spécifique à l'une ou l'autre des deux variétés extrêmes, je désignerai celles-ci sous les noms de var. *parallelum* (Schm.) Jörg., et var. *Schmidtii* (Jörg.) Sournia.

var. *parallelum* (Schmidt) Jörgensen, 1911

Fig. 47-48

SCHMIDT, 1901, p. 213, fig. 1 : *C. tripos balticum* Schütt f. *parallelum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 41, pl. 4, fig. 86; BÖHM, 1931b, p. 18, fig. 17, 18a; NIE, 1936, p. 51, fig. 19.

= *Ceratium breve* (Ostenfeld & Schmidt) Schröder, *pro parte*.

WANG & NIE, 1932; STEEMANN NIELSEN, 1934 (fig. 35, *non* 36); SCHILLER, 1937 (fig. 429a, *non* b); GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 14h, k, m, *non* al.); BALLANTINE, 1961.

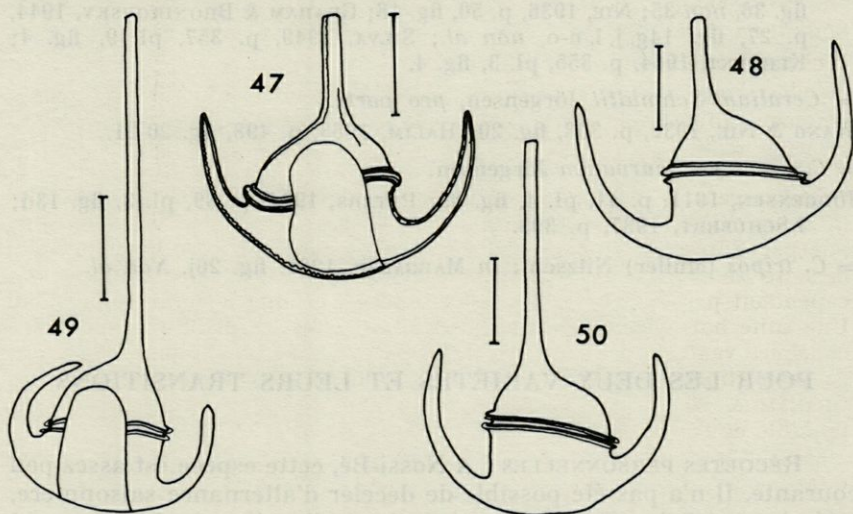


FIG. 47-48 : *Ceratium breve* var. *parallelum* (Schm.) Jörg. — 49 : *C. breve* var. *Schmidtii* (Jörg.) Sournia. — 50 : *C. breve* (Ostf. & Schm.) Schröder, « *parallelum* > *Schmidtii* ».

Parties distales des cornes antapicales parallèles ou légèrement divergentes. Longueur de la corne apicale rarement supérieure à la hauteur du corps central.

var. *Schmidtii* (Jörgensen) Sournia, 1966

Fig. 49

= *Ceratium Schmidtii* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911, p. 50, pl. 5, fig. 110-111; BÖHM, 1931b (fig. 22c-d, *vix* b, *non* a); STEEMANN NIELSEN, 1943, 1939; NIE, 1936; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954 (fig. 216a, *non* b); LOPEZ, 1966.

= *Ceratium curvicone* (Daday) Cleve, *pro parte*.

SCHMIDT, 1901; *Non* DADAY, 1888 (*vix* fig. 17, *non* al.); *Nec* CLEVE, 1900a

Cornes antapicales très peu écartées du corps central; la gauche grossièrement parallèle à la corne apicale, la droite fortement recourbée et devenant dans sa partie distale perpendiculaire à la corne apicale. Longueur de la corne apicale le plus souvent très supérieure à la hauteur du corps central.

Transitions entre les deux variétés précédentes :

Fig. 50, et pl. II, fig. 7

= *Ceratium breve* (Ostf. & Schmidt) Schröder, *pro parte*.

JØRGENSEN, 1911, p. 40, pl. 4, fig. 84; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 18, fig. 36, *non* 35; NIE, 1936, p. 50, fig. 18; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 27, fig. 14g, j, l, n-o, *non al.*; SILVA, 1949, p. 357, pl. 9, fig. 4; KLEMENT, 1964, p. 355, pl. 3, fig. 4.

= *Ceratium Schmidtii* Jörgensen, *pro parte*.

WANG & NIE, 1932, p. 308, fig. 20; HALIM, 1963, p. 498, fig. 20-21.

= *C. breve* var. *curvulum* Jörgensen.

JØRGENSEN, 1911, p. 41, pl. 4, fig. 85; PETERS, 1934, p. 39, pl. 3, fig. 13d; ? SCHUBERT, 1937, p. 393.

= *C. tripos* (Müller) Nitzsch : *in* MARGALEF, 1961, fig. 26j. *Non al.*

POUR LES DEUX VARIÉTÉS ET LEURS TRANSITIONS

RÉCOLTES PERSONNELLES : A Nossi-Bé, cette espèce est assez peu courante. Il n'a pas été possible de déceler d'alternance saisonnière, mais la var. *Schmidtii* domine au sein de l'espèce, en fréquence et en abondance. Par contre, à Tuléar et à l'île Maurice, la var. *parallelum* et les stades voisins ont seuls été observés. Le matériel de l'*Anton Bruun* a montré tous les stades de la série en assez grande abondance, sans qu'il soit possible d'établir une distinction latitudinale ou écologique entre les deux variétés; toutefois la var. *Schmidtii* était la plus rare.

Océan Indien : Espèce courante, mais var. *Schmidtii* sensiblement plus rare.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale assez sporadique. Presque inconnue en Méditerranée : la variété *Schmidtii* n'y a été que récemment signalée, par HALIM (1963) en mer d'Alexandrie, et par LOPEZ (1966) sur les côtes espagnoles. Il est difficile de distinguer écologiquement les deux types extrêmes; STEEMANN NIELSEN a montré que chez « *C. breve* » (au sens de JØRGENSEN), le diamètre cingulaire variait en fonction inverse de la température, et que la

proximité des côtes se traduisait par un accroissement de ce diamètre ainsi que de la longueur des cornes postérieures. D'après le même auteur, la variété « *curvulum* » (dont je fais une forme intermédiaire) est seule présente en domaine océanique, alors qu'on la rencontre en même temps que la var. *parallelum* en domaine nérétique. D'autre part, pour STEEMANN NIELSEN, « *C. Schmidtii* » est nettement nérétique. C'est ce que mes propres observations dans le canal de Mozambique tendent à confirmer. Mais la rareté relative de cette variété peut fausser les observations.

L'espèce serait euphotique.

Ceratium arietinum Cleve, 1900

CLEVE, 1900a, p. 13, pl. 7, fig. 3 : *C. (tripos* var. *arietinum*.
Incl. *C. bucephalum* (Cleve) Cleve.

On s'étonne que les deux espèces aient été réunies si tardivement (GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944). En effet, le cas du « *C. heterocamptum* », sous ses divers synonymes, pouvait déjà paraître étrange bien avant cette date et suggérer un rapprochement. Mais l'on peut penser que le *C. bucephalum* a été tenu à l'écart du fait de sa rareté : entre CLEVE et GRAHAM & BRONIKOVSKY, cette espèce ne figure que dans quelques rares travaux; notons que la figure de SCHILLER (1937), « nach PETERS » diffère notablement de celle de ce dernier, et plus encore du type original de CLEVE. Remarquons aussi que l'iconographie de WOOD (1954) relative à cette espèce est très douteuse.

GRAHAM & BRONIKOVSKY distinguent en *Ceratium arietinum*, *sensu lato*, deux sous-espèces, *bucephalum* et *gracilentum*. Je crois devoir intercaler entre ces deux extrêmes le terme *arietinum*, et considérer les trois comme des variétés (la première, absente de mes récoltes, sera traitée ici pour mémoire).

Le nom de l'espèce est bien *arietinum*, puisque la publication de ce nom (CLEVE, 1900a) est légèrement antérieure à celle du *C. bucephalum* (CLEVE, 1900d), ainsi qu'à celle du *C. heterocamptum* (OSTENFELD & SCHMIDT, 1901).

Pour mémoire :

var. *bucephalum* (Cleve) Sournia

Fig. 51

= *C. bucephalum* (Cleve) Cleve.

CLEVE, 1897, p. 302, fig. 5 (*C. tripos* var. *bucephalum*); CLEVE, 1900d; PAULSEN, 1908; JÖRGENSEN, 1911, 1920; OKAMURA, 1912; LEBOUR, 1925; Non ? DANGEARD, 1926; MARTIN, 1929; PETERS, 1934; SCHILLER, 1937 (? fig. 430); SILVA, 1949; WOOD, 1954 (? fig. 210).

= *C. arietinum* subsp. *bucephalum* (Cleve) Graham & Bronikovsky.
GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944 (fig. 16a-d, h, non al.).

= *C. arietinum* f. *regulare* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920; PAVILLARD, 1931, p. 81; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954.

Non *Ceratium Petersii* Steemann Nielsen (à ce sujet, voir plus loin, p. 435 à propos de *C. azoricum*, et voir aussi GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 31).

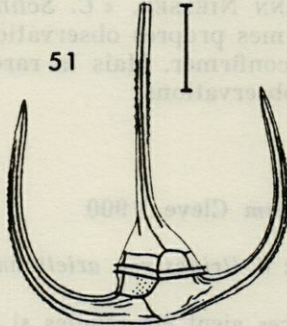


FIG. 51 : *Ceratium arietinum* var. *bucephalum* (Cleve) Sournia. In JÖRGENSEN, 1911, fig. 99.

C'est la variété psychrophile de l'espèce (PAULSEN, 1908, la donne pour sub-tropicale, mais ce point a été infirmé par la suite). Répartition bipolaire : zones froides et tempérées des deux hémisphères. Inconnue en Méditerranée.

var. *arietinum*

Fig. 52

= *C. arietinum* Cleve, *stricto sensu*.

CLEVE, 1900a; JÖRGENSEN, 1911 (fig. 102, 103, *vix* 104, *non* 105); OKAMURA, 1912; FORTI, 1924; BÖHM, 1931a; PETERS, 1934 (« *C. arietinum arietinum* »); SILVA, 1949, GAARDER, 1954.

= *C. heterocamptum* (Jörgensen) Ostensfeld & Schmidt = *C. bucephalum* var. *heterocamptum* (Jörgensen) Jörgensen.

OSTENSFELD & SCHMIDT, 1901; PAVILLARD, 1907; PAULSEN, 1908; JÖRGENSEN, 1911; LEBOUR, 1925; ABÉ, 1927.

= *C. arietinum* f. *detortum* (Stüwe) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954 (fig. 221c, *non* b).

= *C. arietinum* f. *valens* Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920; WOOD, 1954 (*non* fig. 221d).

C'est le type originel de l'espèce, et qui se trouve être son type « moyen ». Caractères assez variables, mais cellules toujours relativement robustes, et corne apicale courte; corne postérieure droite fortement recourbée vers l'intérieur, et souvent tordue en sens inverse à son extrémité.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Très rare à Nossi-Bé (quelques stations dans le cours du cycle annuel). Tuléar. Ile Maurice. Centre du canal de Mozambique.

Océan Indien : Variété assez courante, mais de répartition difficile à distinguer de celle de la suivante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Cette variété possède une répartition latitudinale très vaste, presque cosmopolite, mais préférentiellement thermophile.

var. *gracilentum* (Jørgensen) Sournia, 1966

Fig. 54

= *C. arietinum* f. *gracilentum* Jørgensen.

JØRGENSEN, 1920, p. 64, fig. 62; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954 (non fig. 221d); HALIM, 1960, 1963.

= *C. arietinum* subsp. *gracilentum* (Jørgensen) Peters.

PETERS, 1934; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944.

C'est la variété thermophile et la plus « délicate » :

Corne apicale toujours longue, et sub-rectiligne. Corne postérieure droite mince, non tordue à son extrémité. Contour postérieur de l'hypothèque régulièrement convexe, sans gibbosité.

Cette variété est morphologiquement beaucoup plus proche de la précédente que de la var. *bucephalum*. STEEMANN NIELSEN la réunit même à la « forme » *detortum* de JØRGENSEN, c'est-à-dire à la variété *arietinum*, mais PETERS l'isole de toutes les formes décrites par JØRGENSEN.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Quelques spécimens seulement, à Touléar et au large de Monbasa.

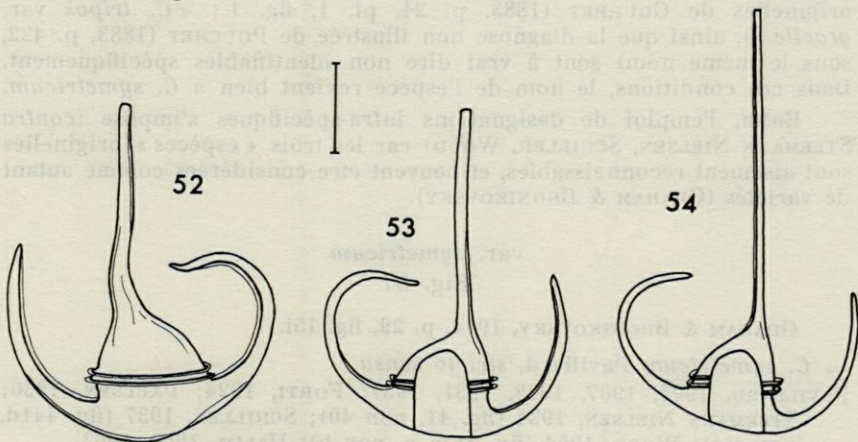


FIG. 52 : *Ceratium arietinum* Cleve var. *arietinum*. 53 : *C. arietinum* Cleve, « *arietinum-gracilentum* ». 54 : *C. arietinum* var. *gracilentum* (Jörg.) Sournia. L'échelle est commune aux trois figures.

Océan indien : Voir variété précédente.

DISTRIBUTION MONDIALE : A la différence de la variété *arietinum*, semble nettement tropicale, comme le montrent PETERS et GRAHAM & BRONIKOVSKY.

Transitions entre les trois variétés précédentes :

Fig. 53

Cf. GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, fig. 16.

La distinction des deux variétés *arietinum* et *gracilentum* n'est donnée ici qu'à titre d'hypothèse, et dans le but de préciser à l'avenir si les deux distributions géographiques sont effectivement distinctes. On peut également considérer la variété *arietinum* comme un ensemble de termes de passage entre les deux extrêmes psychrophile et thermophile.

***Ceratium symmetricum* Pavillard, 1905**

PAVILLARD, 1905, p. 52, pl. 1, fig. 4.

Incl. *C. coarctatum* Pav. et *C. gracile* (Gourret) Jörgensen.

Etant donné les affinités entre ces trois espèces, il est nécessaire de réunir celles-ci en une seule, selon l'opinion de STEEMANN NIELSEN, SCHILLER et GRAHAM & BRONIKOVSKY, et malgré PAULSEN, PAVILLARD et divers auteurs qui maintiennent certaines séparations.

L'historique du *Ceratium gracile* est inextricable, car cette dernière épithète a été employée par divers auteurs, sous divers rangs taxinomiques, et sous diverses acceptions. Aussi l'usage de ce nom prête-t-il à confusion. Il faut de plus admettre que la description et la figure originelles de GOURRET (1883, p. 24, pl. 1, fig. 1 : « *C. tripos* var. *gracile* »), ainsi que la diagnose non illustrée de POUCHET (1883, p. 422, sous le même nom) sont à vrai dire non identifiables spécifiquement. Dans ces conditions, le nom de l'espèce revient bien à *C. symmetricum*.

Enfin, l'emploi de désignations infra-spécifiques s'impose (*contra* STEEMANN NIELSEN, SCHILLER, WOOD) car les trois « espèces » originelles sont aisément reconnaissables, et peuvent être considérées comme autant de variétés (GRAHAM & BRONIKOVSKY).

var. *symmetricum*

Fig. 57

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 29, fig. 15i.

= *C. symmetricum* Pavillard, *stricto sensu*.

PAVILLARD, 1905, 1907, 1923, 1931, 1937; FORTI, 1924; PAULSEN, 1930; STEEMANN NIELSEN, 1934 (fig. 41, *non* 40); SCHILLER, 1937 (fig. 441d, *non* a-c); WOOD, 1954 (fig. 217a, c, *non* b); HALIM, 1960, 1963.

= *C. gracile* var. *symmetricum* (Pavillard) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1911, 1920; BÖHM, 1931a; RAMPI, 1939.

Caractères distinctifs des deux autres variétés : cornes fines, subparallèles dans leurs parties distales. Cornes antapicales largement déployées de part et d'autre de la corne apicale.

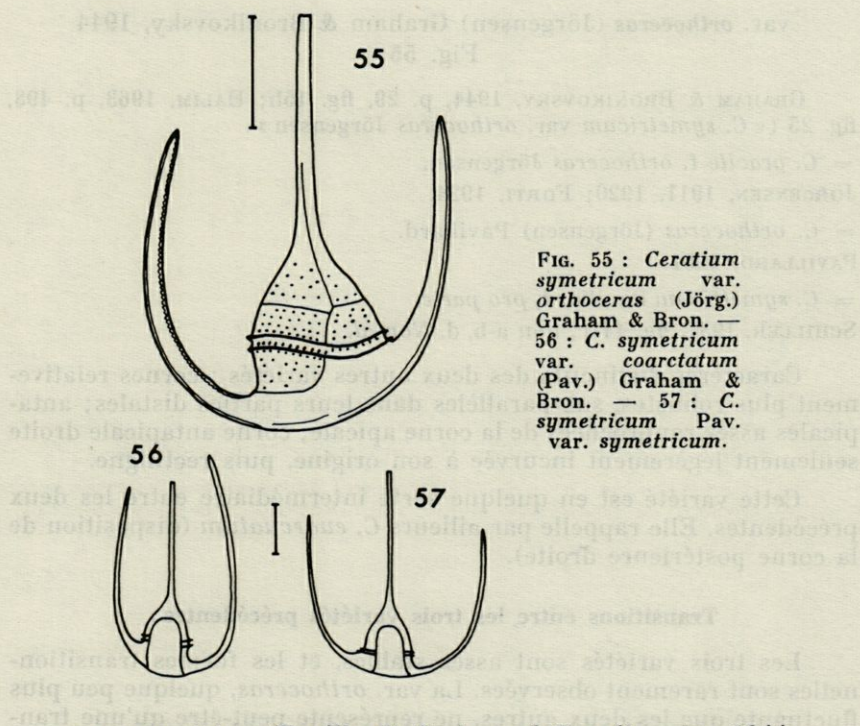


FIG. 55 : *Ceratium symmetricum* var. *orthoceras* (Jörg.) Graham & Bron. — 56 : *C. symmetricum* var. *coarctatum* (Pav.) Graham & Bron. — 57 : *C. symmetricum* Pav. var. *symmetricum*.

var. *coarctatum* (Pavillard) Graham & Bronikovsky, 1944
Fig. 56

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 29, fig. 15 j-l.

= *C. coarctatum* Pavillard.

PAVILLARD, 1905, 1907, 1923, 1931, 1937; PAULSEN, 1930; RAMPI, 1939; HALIM, 1960.

= *C. gracile* (Gourret) Jörgensen, *stricto sensu*.

JÖRGENSEN, 1911; FORTI, 1924.

= *C. gracile* α *coarctatum* (Pavillard) Jörgensen.

JÖRGENSEN, 1920.

= *C. symmetricum* Pavillard, *pro parte*.

SCHILLER, 1937 (fig. 441a-b, non c-d). *Non al.*

Caractères distinctifs des deux autres variétés : cornes longues; antapicales légèrement convergentes dans leurs parties distales, et

peu éloignées de la corne apicale (la distance de cette dernière à l'une ou l'autre des cornes antapicales est égale ou inférieure au diamètre cingulaire).

var. *orthoceras* (Jørgensen) Graham & Bronikovsky, 1944

Fig. 55

GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 29, fig. 15h; HALIM, 1963, p. 498, fig. 25 (« *C. symmetricum* var. *orthoceras* Jørgensen »).

= *C. gracile* f. *orthoceras* Jørgensen.

JØRGENSEN, 1911, 1920; FORTI, 1924.

= *C. orthoceras* (Jørgensen) Pavillard.

PAVILLARD, 1931.

= *C. symmetricum* Pavillard, *pro parte*.

SCHILLER, 1937, fig. 441c, non a-b, d. Non al.

Caractères distinctifs des deux autres variétés : cornes relativement plus robustes, sub-parallèles dans leurs parties distales; antapicales assez rapprochées de la corne apicale; corne antapicale droite seulement légèrement incurvée à son origine, puis rectiligne.

Cette variété est en quelque sorte intermédiaire entre les deux précédentes. Elle rappelle par ailleurs *C. euarquatatum* (disposition de la corne postérieure droite).

Transitions entre les trois variétés précédentes :

Les trois variétés sont assez stables, et les formes transitionnelles sont rarement observées. La var. *orthoceras*, quelque peu plus fluctuante que les deux autres, ne représente peut-être qu'une transition entre celles-ci.

POUR LES TROIS VARIÉTÉS

RÉCOLTES PERSONNELLES : *C. symmetricum* est dans l'ensemble assez rare, et aucune différenciation écologique n'est apparue entre les trois variétés. L'espèce semble plutôt océanique : Nossi-Bé (très rare), Tuléar, et diverses stations du canal de Mozambique.

Océan Indien : Cette espèce y est principalement connue par la croisière du « *Dana* » (STEEMANN NIELSEN, 1939) et par les travaux récents de WOOD (1954), SILVA (1956) et TRAVERS (1965). JØRGENSEN, en 1911, la donnait comme courante, sans préciser de références (probablement KARSTEN, sous divers synonymes). Elle serait finale-

ment assez commune, compte tenu de confusions possibles sous le nom incertain de « *Ceratium gracile* ».

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale et sub-tropicale, plutôt océanique. Oligophotique (je n'ai pu vérifier personnellement ce point).

Ceratium azoricum Cleve, 1900

Fig. 58

CLEVE, 1900a, p. 13, pl. 7, fig. 6-7 : *C. (tripos* var.) *azoricum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 47, pl. 5, fig. 97-98 et 1920, p. 69, fig. 66; LEBOUR, 1925, p. 151, fig. 48; WAILES, 1928, pl. 1, fig. 3; PETERS, 1934, p. 43, pl. 3, fig. 14h; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 20, fig. 43, et 1939, p. 12; SCHILLER, 1937, p. 406, fig. 447; SCHUBERT, 1937, p. 395; RAMPI, 1939, p. 307, fig. 25; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 30, fig. 16m-p; VIX SILVA, 1949, p. 358, pl. 6, fig. 24; WOOD, 1954, p. 295, fig. 222; HALIM, 1960, pl. 4, fig. 13.

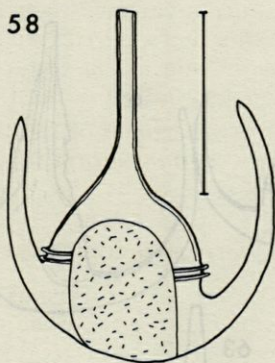


FIG. 58 : *Ceratium azoricum* Cleve.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (rare). Tuléar. Sud et centre du canal de Mozambique.

Océan Indien : Espèce assez rare, distribuée très sporadiquement. Dans la région du canal de Mozambique, *C. azoricum* n'avait jusqu'ici été signalé que sur les côtes du Natal (très rare) par STEEMANN NIELSEN (1939).

DISTRIBUTION MONDIALE : Réputée tropicale ou sub-tropicale, cette espèce est en fait également répandue, quoique sporadiquement, sous toutes les latitudes tempérées ainsi que, plus rarement, sous les basses latitudes. Sa distribution verticale est incertaine.

Selon GRAHAM & BRONIKOVSKY cette espèce est douée d'une large variabilité et évolue entre deux extrêmes, l'un représenté par de petites cellules à cornes rapprochées, l'autre par de grandes cellules à cornes déployées, et il se pourrait que *C. Petersii* St.

Nielsen (absent de mes prélèvements) dût être rattaché à ce dernier type. (Voir aussi BALECH, 1962, p. 183, pl. 26). Cependant, *C. azoricum*, assez rare il est vrai dans mes récoltes, s'y présente sous une forme relativement constante (fig. 58), et dépourvue de crêtes lamellaires.

Finalement cette espèce, du fait sans doute de sa petite taille, demeure imparfaitement connue.

Pour mémoire :

***Ceratium Petersii* Steemann Nielsen, 1934**

Fig. 59-63

STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 20, fig. 44; SCHILLER, 1937, p. 406, fig. 446; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 31, fig. 161; WOOD, 1954, p. 296, fig. 224a-b; BALECH, 1962, p. 183, pl. 26, fig. 395-397.

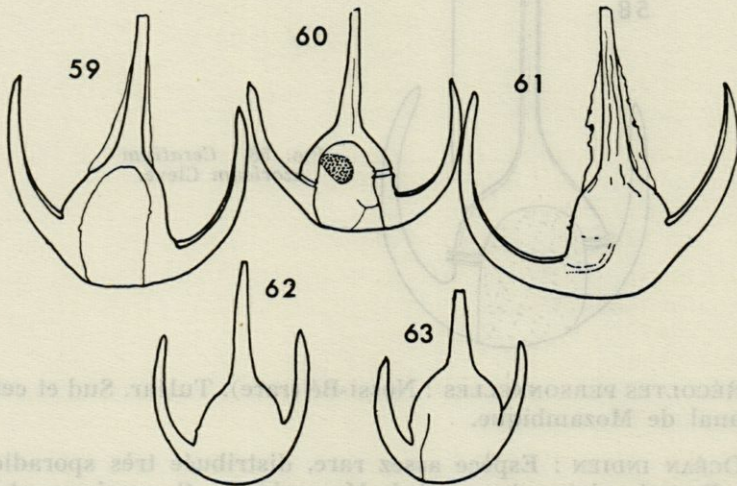


FIG. 59-61 : *Ceratium Petersii* St. Nielsen, « typique ». — 62-63 : « transitions vers *C. azoricum* ». In BALECH, 1962, fig. 395-399; échelles non indiquées par l'auteur.

***Ceratium euarquatum* Jörgensen, 1920**

Fig. 64-65

JÖRGENSEN, 1920, p. 56, fig. 54; PETERS, 1934, p. 40, pl. 1, fig. 4a-c; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 18, fig. 38, et 1939, p. 11; SCHILLER, 1937, p. 402, fig. 443; RAMPI, 1939, p. 306, fig. 30; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 28, fig. 15n-m; WOOD, 1954, p. 294, fig. 220; HALIM, 1960, p. 185, pl. 5, fig. 3, et 1963, p. 497, fig. 13.

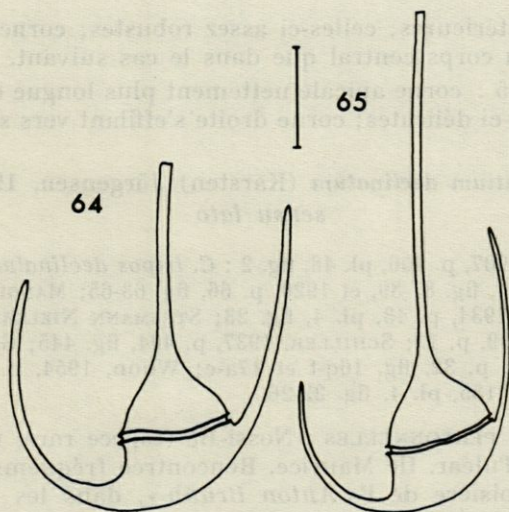


FIG. 64-65 : *Ceratium eurcuatum* Jörg.

Au sujet de la légalité de ce taxon, voir plus loin (deuxième partie), à propos de *C. contortum*.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (très rare), Tuléar, île Maurice. Au cours de la croisière de l'« Anton Bruun », présent dans tous les prélèvements verticaux des eaux du large, mais très rare dans le domaine néritique, ainsi que dans les prélèvements de surface.

Océan Indien : De découverte relativement récente, l'espèce n'a été signalée dans cet océan que par JÖRGENSEN (1920), par STEEMANN NIELSEN (1939) qui la donne comme très courante dans la zone tropicale océanique, enfin, plus récemment, par WOOD (1954, 1962) et TRAVERS (1965). Les références de SCHRÖDER et de KARSTEN données par WOOD dans son index (1963a) sont très douteuses.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale, vraisemblablement oligophotique (PAVILLARD, 1937, et SCHUBERT contestent ce point), connue dans les trois océans et en Méditerranée. Principalement océanique et oligotrophique, elle n'est pas pour autant exclue des eaux néritiques ou eutrophiques.

Quoique proche de *C. symmetricum*, cette espèce en est toujours aisément distinguable, et d'ailleurs peu variable. JÖRGENSEN (1920) en a décrit, sans les nommer, deux « formes » qui ne diffèrent entre elles que par la longueur et l'épaisseur des cornes. Toutes deux étaient présentes dans mon matériel, mais ne semblent pas justifier de désignations infra-spécifiques distinctes. A toutes fins utiles, je les représente l'une et l'autre par les figures 64 et 65 :

— Fig. 64 : corne apicale seulement un peu plus longue que

les cornes postérieures; celles-ci assez robustes; corne gauche plus rapprochée du corps central que dans le cas suivant.

— Fig. 65 : corne apicale nettement plus longue que les postérieures; celles-ci délicates; corne droite s'effilant vers son extrémité.

Ceratium declinatum (Karsten) Jörgensen, 1911
sensu lato

KARSTEN, 1907, p. 406, pl. 48, fig. 2 : *C. tripos declinatum*; JÖRGENSEN, 1911, p. 42, pl. 4, fig. 87-89, et 1920, p. 66, fig. 63-65; MANGIN, 1912, p. 24, fig. 8; PETERS, 1934, p. 43, pl. 4, fig. 23; STEEMANN NIELSEN, 1934, p. 22, fig. 46-47, et 1939, p. 13; SCHILLER, 1937, p. 404, fig. 445; GRAHAM & BRONIKOVSKY, 1944, p. 32, fig. 16q-t et 17a-c; WOOD, 1954, p. 293, fig. 218; HALIM, 1960, p. 185, pl. 4, fig. 22-26.

RÉCOLTES PERSONNELLES : Nossi-Bé (espèce rare, mais presque pérennante). Tuléar. Ile Maurice. Rencontrée fréquemment tout au long de la croisière de l'« *Anton Bruun* », dans les prélèvements horizontaux et verticaux, tant océaniques que néritiques.

Océan indien : Espèce courante.

DISTRIBUTION MONDIALE : Espèce tropicale et sub-tropicale, occasionnellement tempérée, largement répandue dans les trois océans et en Méditerranée. Répartition verticale douteuse.

Quelle valeur attribuer aux dievrs taxons infra-spécifiques proposés par JÖRGENSEN (1920), BÖHM (1931a et b), et PETERS (1934) ? Certains sont manifestement à rejeter pour raison de synonymie, ou parce qu'ils sont superflus; mais les autres demeurent assez embarrassants. S'agit-il de formes, de variétés, ou des deux ? Et quels sont leurs rapports mutuels ?

La variabilité du *C. declinatum* paraît en effet, dans son ensemble, plutôt désordonnée. La fragilité particulière de cette petite espèce serait, plus que l'influence des facteurs écologiques, la cause de cette plasticité. Il apparaît du moins qu'aucun des taxons infra-spécifiques ne dispose d'une distribution géographique propre; seule une différenciation saisonnière se manifeste, comme l'a montré HALIM (1960) en Méditerranée (baie de Villefranche).

Tous les spécimens que j'ai récoltés dans le canal de Mozambique sont identifiables à la « f. normale Jörg. », ou très voisins de celle-ci. Les références bibliographiques de cette forme sont données ci-dessous, ainsi que, pour mémoire, celle des autres subdivisions de l'espèce. La synthèse reste à faire.

f. *normale* Jörgensen, 1911

Fig. 66, et pl. II, fig. 8

JÖRGENSEN, 1920; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954 ?; HALIM, 1960, 1963.

= *C. declinatum* f. *orthoceras* Böhm.

BÖHM, 1931a, 1931b.

= *C. declinatum* subsp. *declinatum*, sec. Peters.

PETERS, 1934; STEEMANN NIELSEN, 1934; HALIM, 1960 (« var. *declinatum* Peters »).

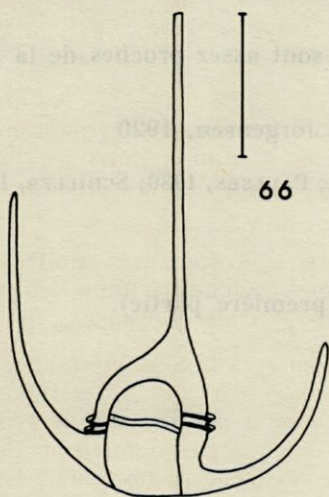


FIG. 66 : *Ceratium declinatum* f. *normale* Jörg.

Pour mémoire :

f. *declinatum*

Il faut ainsi désigner le type de l'espèce, pour lequel JÖRGENSEN a créé illégalement le nom de « f. *debile* Jörgensen » :

JÖRGENSEN, 1920; SCHILLER, 1937; WOOD, 1954 (?).

f. *brachiatum* Jörgensen, 1920

JÖRGENSEN, 1920; BÖHM, 1931b; SCHILLER, 1937; RAMPI, 1939; WOOD, 1954; HALIM, 1960.

subsp. *angusticornum* Peters, et
subsp. *laticornum* Peters, 1934

PETERS, 1934; STEEMANN NIELSEN, 1934.

PETERS donne pour toutes diagnoses deux figures très schématiques et étonnamment ressemblantes, et de plus, pour ces deux sous-espèces, des répartitions géographiques très voisines. STEEMANN NIELSEN (1934) ne retient que la première, dont il semble ultérieurement (1939) vouloir faire une espèce distincte, tout en admettant que sa biologie est en tout point semblable à celle du « type » (f. *normale*).

Ces deux « sous-espèces » sont assez proches de la forme *brachiatum*.

var. *majus* Jörgensen, 1920

JÖRGENSEN, 1920; FORTI, 1924; PAULSEN, 1930; SCHILLER, 1937; HALIM, 1960.

(Fin de la première partie).