

REVISION PROVISOIRE DES MOLLUSQUES MARINS RECENTS DE LA FAMILLE
DES ACMAEIDAE ET DESCRIPTION DE DEUX NOUVEAUX SOUS-GENRES :

67127

SIMPLACMAEA NOV. SUBGEN. ET COLLISELLACMAEA NOV. SUBGEN.

VLIZ (vzw)

par J. CHRISTIAENS

VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE
FLANDERS MARINE INSTITUTE
Oostende - Belgium

Historique et Introduction

L'historique de la systématique de la famille des Acmaeidae ne commence qu'en 1830 puisque de 1758 à 1830 les Acmaeidae ont été confondues avec les Patellidae. D'ORBIGNY (1847:478) dit déjà avoir reconnu ce genre dès 1826 sur les côtes de France, mais rien n'a été publié à ce sujet. ESCHSCHOLTZ (1830:24) mentionne une cténidie chez quelques patelles non spécifiées américaines, auxquelles il donne le nom Acmaea, nom qui doit être considéré comme nomen nudum (Official Index of rejected and invalid generic names in Zoology, First Instalment, 1955:31, Opinion 344, nom n°248). Après la mort de ESCHSCHOLTZ le travail est terminé par RATHKE (1833) qui donne plus de détails au sujet du genre Acmaea et qui décrit quelques nouvelles espèces qui toutes, celles "ex Eschsch. M.S." incluses, doivent être attribuées à RATHKE.

Vers la même époque, indépendamment les uns des autres, nous avons AUDOUIN et MILNE-EDWARDS (in CUVIER, 1830:326) qui appellent le même groupe Tecture, nom vernaculaire qui a seulement été latinisé en 1847 (GRAY, 1847:155). GRAY appelle le même groupe Lottia (GRAY, 1833:800) tandis que QUOY et GAIMARD (1834:349) l'appellent Patelloidea, deux noms dont le sens, avec celui de Tectura, a été restreint par après. Plusieurs auteurs (MENKE, 1844; DALL, 1871; WATSON, 1886; BOUVIER, 1887; WILLCOX, 1900; IREDALE, 1915) ont discuté la validité et la priorité de ces noms. C'est en 1955, malgré que WINCKWORTH (1934:11) opte pour le nom Patelloidea, que le nom Acmaea Eschscholtz, 1833 (non Acmea Hartmann, 1821) a été officiellement accepté (Official List of generic names in Zoology, First Instalment:114. Opinion 344, nom n°857).

Des nombreuses classifications de GRAY, qui ont peu de valeur systématique pour nous, nous retenons le genre Scurria que GRAY (1847:158) sépare de Tectura (= Acmaea sensu largo) sur base de la présence de branchies palléales.

Il faudra attendre DALL pour trouver une première classification basée sur la radula. DALL (1871) crée à ce propos les sous-genres Collisella et Collisellina et en 1882 il ajoutera le genre Pectinodonta. La première et seule monographie de la famille sera donnée par PILSBRY (1891). De cette monographie beaucoup de noms génériques doivent être changés et seulement une bonne cinquantaine de noms spécifiques restent valables.

THIELE (in TROSCHEL, 1892) développe le travail entrepris par DALL et garde les noms génériques *Collisellina*, *Collisella*, *Lottia*, *Tectura* et *Acmaea*. IREDALE, 1915, séparera les espèces néo-zélandaises des espèces occidentales et propose, sur base de caractères conchyliologiques, *Atalacmea*, *Radiacmea*, *Parvacmea* et *Notoacmea*.

Nous avons ensuite la création de la section *Rhodopetala* Dall, 1921, et des genres *Potamacmea* Peile, 1922 et *Nacula* Iredale, 1924.

En 1926 un grand pas est effectué en avant par OLIVER qui, dans une révision encore souvent employée au cinquième continent, définit les genres et sous-genres sur base des dents latérales et marginales et sur base de quelques caractères conchyliologiques. Il crée à ce propos les genres *Chiazacmea* et *Subacmea* et dans *Notoacmea* il décrit les sous-genres *Conacmea*, *Thalassacmea* et *Subacmea*.

HABE (1944) crée les sous-genres *Niveotectura*, *Conoidacmea* et *Kikukozara*; BERRY (1958) le genre *Nomaeopelta*; MOSKALEV (1964) *Testudinalia* et GOLIKOV et KUSSAKIN (1972) *Problacmea*.

Après le travail de OLIVER (1926) quelques groupes géographiques ont été étudiés de plus près par des auteurs excellents. Nous mentionnons: McPHERSON (1955) qui étudie les radula des espèces sud-australiennes; GRANT (1937) qui dans une dissertation non publiée classe les espèces suivant les plaques ventrales des radula et, n'arrivant pas à un résultat, garde plusieurs sous-genres dans *Acmaea* (voir également BURCH, 1946); McLEAN étudie les espèces pacifiques de l'Amérique du Nord (1966), celles de la province panamique (in KEEN, 1972) et celles du Chili (in MARINCOVICH, 1973); RIGHI (1966) étudie le groupe *subrugosa* des côtes atlantiques de l'Amérique du Sud; MOSKALEV étudie le nord de l'océan Pacifique et donne en 1970 une révision du genre *Collisella*.

On voit donc que ces dernières décennies beaucoup a été fait et que la classification actuelle ne peut plus se baser sur THIELE (1929:43) ni sur WENZ (in SCHINDEWOLF, 1938:223). Ce dernier qui inclut 15 sous-genres dans *Acmaea* servira de base entre autres à KNIGHT et Auct. (in MOORE, 1962:I233) et à la classification proposée dans *Conchiglie*, 1(7,8), 1965.

Toutes ces classifications, y comprise celle de FRANC (in GRASSE 1968) sont à notre avis trop conservatives, tandis que celles de IREDALE, OLIVER, HABE, COTTON, sont trop peu critiques et gardent trop de genres sur base de caractères conchyliologiques secondaires.

Une nouvelle classification ou mise à jour s'impose donc. Le but de cet article est de donner, à partir de nos connaissances actuelles, une classification acceptable mais provisoire. Nous disons provisoire car l'anatomie ou la radula de toutes les espèces n'ont pas encore été étudiées et dans quelques espèces étudiées des caractères transitoires ont été trouvés qui empêchent l'élaboration d'une classification nette et rigoureuse.

Dans la classification qui suit nous ne traiterons que les taxa supra-spécifiques. Au niveau spécifique nous nous limiterons généralement à énumérer les noms des espèces, la distribution géographique et les principaux synonymes. La description des espèces, sous-espèces, radula et autres détails pourront faire l'objet d'un article ultérieur.

Radula

Puisque la radula est l'élément distinctif le plus important des Acmaeidae, il est utile de dire un mot au sujet de sa structure.

Rappelons brièvement que les Patellidae, famille voisine des Acmaeidae, ont un ruban radulaire dont la longueur peut dépasser plusieurs fois la longueur de la coquille. Ce ruban porte une dent centrale, fonctionnelle, réduite ou rudimentaire, entourée de chaque côté de deux ou trois dents latérales, ayant des tranchants, ou cuspides, chitinisés. Sur le côté, le long des dents latérales extérieures pluricuspidées, il se trouve trois dents marginales, dépourvues de tranchant solide.

Chez les Acmaeinae la longueur de la radula est plus petite, la dent centrale a disparu sauf chez quelques espèces du genre *Patelloidea* où on observe parfois une très faible trace comme chez *P. saccharina*, *corticata* et *flammea*. Les dents latérales, montées sur deux plaques ventrales symétriques, sont au nombre de 2 x 2 ou 2 x 3. Dans ces plaques ventrales, constituées de matière siliceuse et de forme rectangulaire, sont incorporées les plaques dentales servant de base aux tranchants des dents latérales. Ces plaques dentales de forme irrégulière, soudées sur les plaques ventrales, remplacent les parties basilaires transparentes des patelli-dés où elles sont détachables du ruban radulaire et où le profil des dents latérales est un élément important dans l'identification des espèces.

Par plaque ventrale nous avons toujours chez les Acmaeidae trois tranchants bien développés. Le premier tranchant intérieur est considéré, suivant les auteurs, comme appartenant à une dent centrale ou une dent latérale intérieure. Les deux autres tranchants sont généralement supposés appartenir à deux dents latérales et rares sont les auteurs qui les considèrent comme appartenant à une seule dent bicuspidée. En réalité on peut avoir, d'après nous, les deux cas. Nous admettons que les genres *Acmaea*, *Problacmaea* et *Potamacmaea* ont trois dents latérales unicuspидées, alignées en forme de chevron, et que les autres genres en ont deux: une dent latérale intérieure unicuspидée, peu ou fortement antérieure à la dent latérale extérieure bicuspidée, et dont les cuspides ne sont pas alignées. La dent bicuspidée a généralement une cuspide extérieure moins fonctionnelle et plus petite que celle de l'intérieur (sauf chez *Patelloidea nigrosulcata*(pl.2,fig.6) où elle est plus grande), a souvent les cuspides soudées ensemble et montées sur une seule plaque dentale qui peut avoir une incision ou bifurcation profonde. Pour observer cette plaque dentale il faut enlever les cuspides. Ce ne sont que FRITCHMAN(1960) et MOS-KALEV(1970) qui, à notre connaissance, ont publié de telles figures. Bien que la configuration des plaques dentales ne soit pas un caractère systématique de grande valeur, nous avons quand-même examiné les radula sous les deux aspects, avec et sans tranchants, afin de mieux contrôler le nombre de dents latérales et par conséquence la position générique.

En plus des dents latérales, on a la forme de la plaque ventrale qui est un grand caractère spécifique. Les plaques ventrales, de forme rectangulaire, se touchent du côté intérieur, soit sur toute la longueur, soit sur deux points de contact ou zones de con-

tact. Dans ce cas on peut parler d'une divergence antérieure, postérieure ou d'un écartement central. Les côtés antérieur et postérieur des plaques ventrales sont rarement droits et souvent les bords se touchent ou se recouvrent du côté intérieur, extérieur ou des deux côtés. Du côté extérieur on a souvent une protubérance, assez prononcée, appelée spatule. Le rapport de la longueur à la largeur de la plaque ventrale n'est pas constant pour une espèce donnée. FRITCHMAN trouve ainsi que ce rapport chez *Collisella digitalis* et *C.paradigitalis* est plus grand ou plus petit que un. Les écarts par rapport à l'unité ne sont pas donnés.

Dans *Nacella stowae Verco*, une petite espèce australienne, nous avons trouvé une seule plaque ventrale, au lieu de deux, dépourvue de plaques dentales. Ce phénomène est un cas unique chez les Acmaeinae et constitue probablement un état intermédiaire entre les Patellidae, qui n'ont pas de plaques ventrales ou dentales, et les Acmaeinae qui en ont. Ce phénomène doit peut-être être considéré comme caractère générique, mais puisque notre but est de simplifier la classification au lieu de la compliquer et qu'il s'agit d'une seule observation, nous le traitons au niveau sous-générique. Nous créons dans le genre *Collisella* le nouveau sous-genre Simpl-acmaea avec espèce-type *Nacella stowae Verco* (pl.2,fig.10).

Dans la marge du ruban, près des épaules de la plaque ventrale, on peut avoir deux dents marginales (dans le genre *Patelloidea*), une dent marginale réduite ou rudimentaire, encore appelée *uncinus*, ou pas de marginales. L'*uncinus* de *Collisella* ne peut pas être comparé avec les deux marginales de *Patelloidea* qui sont constituées d'une longue tige et ont un tranchant assez prononcé et recourbé. On est tenté, en examinant les dessins de MOSKALEV(1970:183) de comparer l'*uncinus* de *Collisella* avec la plaque latéro-marginale des *Fissurellidae*. Les deux nous semblent pourtant assez différentes car en observant l'*uncinus* de côté, on peut constater chez quelques *Collisella* que l'*uncinus* est plus épais que large et qu'il est pourvu d'un tranchant, ce qui semble indiquer qu'il s'agit d'une vraie dent marginale en voie de disparition. Puisque chez *Patelloidea* le tranchant se trouve toujours du côté antérieur et que la longueur de la tige est variable, nous préférons placer autant que possible l'*uncinus* du côté antérieur, bien que quelques auteurs le placent systématiquement du côté postérieur.

Toutes les figures de radula que nous reproduisons ici dans cet article, ne montrent qu'une rangée de dents. La plaque ventrale gauche des radula étudiées par nous est représentée avec les cuspides, celle de droite avec les cuspides enlevées et montrant les plaques dentales. Les radula des espèces étudiées par d'autres auteurs sont dessinées avec toutes les cuspides.

Comme formule radulaire nous employons cinq chiffres séparés par un point. Pour le genre *Patelloidea* nous aurons ainsi: 2.2.0.2.2 Pour le même genre nous trouvons dans la littérature, ou nous en déduisons, les présentations suivantes:

| | |
|-----------------|--------------------|
| 2,2,2,2,2 | OLIVER, 1926 |
| 2→2→2 ←2 ←2 | McPHERSON, 1955 |
| 2.2.(1+0+1).2.2 | COOKE, 1895 |
| 2+2+(1+0+1)+2+2 | COTTON, 1959 |
| 2:1:(1+0+1):1:2 | COX in MOORE, 1960 |

| | |
|-----------------------|--------------|
| 2,3,0,3,2 | McLEAN, 1966 |
| 2+(1/2+1)+0+(1+1/2)+2 | BRONN |
| 0 | DALL, 1871 |
| <u>2(2-1.1-2)2</u> | GWATKIN MS |
| ^ ^ 0 ^ ^ | |

La Famille ACMAEIDAE

La famille Acmaeidae dans la super-famille Patelloidea (= Docoglossa), contient les mollusques marins gastropodes ayant un animal avec une seule cténidie (= branchie cervicale) et une coquille patelliforme. (pl.2,fig.1)

Nous distinguons deux sous-familles: les Acmaeinae et les Pectinodontinae. Cette dernière sous-famille est caractérisée par l'animal n'ayant pas d'yeux et par la formule radulaire 0.1.0.1.0 (pl.2,fig.9)

Dans la sous-famille Acmaeinae nous distinguons plusieurs groupes dont les caractères actuellement connus ne sont pas assez prononcés ou assez importants pour les éléver au rang de sous-famille.

Disons d'abord que ces derniers temps on essaie, comme chez les prosobranches, de donner aux Acmaeinae une classification classique basée sur la formule radulaire. Ceci donne entre autres les genres Acmaea (0.3.0.3.0), Patelloida (2.2.0.2.2), Collisella (1.2.0.2.1) et Notoacmea (0.2.0.2.0).

Pour Collisella et Notoacmea cette classification nous semble peu défendable parce que la grandeur de l'uncinus, trace d'une ancienne dent marginale non fonctionnelle, varie d'espèce en espèce. Parfois elle est si rudimentaire qu'on la devine plus qu'on ne la voit. Quelques fois elle semble surplomber le bord extérieur de la spatule dont le contour n'est pas toujours bien net, et devient de ce fait difficilement identifiable. Chez Notoacmea on se trouve à la limite de la réduction de la marginale et on ne voit plus l'uncinus. Comme l'évolution de Collisella vers Notoacmea est probablement progressive, sans saut, la disparition de la dent marginale, ou de sa trace, ne mérite pas à notre avis d'être retenu comme caractère générique. Nous donnons toutefois à Notoacmea le statut de sous-genre afin de souligner la différence de la formule radulaire, qui dans notre cas est une différence un peu parodique, et afin de tenir compte des coquilles qui chez Notoacmea sont généralement plus évoluées - plus minces, diaphanes, colorées, délicates - , comme par exemple *N. schrenkii* au Japon, *fascicularis* au Mexique, *tenera* aux Caraïbes, *helmsi* en Nouvelle-Zélande. Ajoutons toutefois que plusieurs coquilles de Collisella et Notoacmea restent très semblables et ont déjà donné lieu à beaucoup de mal-identifications. Nous ne citons que *Collisella scutum* que DALL (1871) figure sous le nom *Collisella patina*, avec un uncinus, que McLEAN (1966) inclut dans Notoacmea, sans uncinus, que MOSKALEV inclut en 1966 dans Testudinalia et en 1970 de nouveau dans Collisella.

Une seconde raison pour ne pas suivre la systématique classique, basée exclusivement sur la formule radulaire, est que les trois dents latérales de *Acmaea* ne sont pas toujours complètement séparées et en forme de chevron, et que les plaques ventrales ne sont pas toujours si simples qu'on le dit. Les plaques dentales postérieures peuvent être plus ou moins amalgamées et soudées ensemble et même l'uncinus peut être présent. C'est le cas de *jamaicensis* où RIGHI (1968) ne voit pas d'uncinus et où nous en avons parfois observé. Comme nous attachons moins d'importance à la présence de l'uncinus qu'à la configuration et forme des trois dents latérales, phénomène qui est en relation avec la nourriture de l'animal, nous incluons les espèces ayant 3 dents latérales et un uncinus dans le genre *Acmaea* en créant le nouveau sous-genre Collisellacmaea, avec espèce-type *jamaicensis*.

Compte tenu des remarques précédentes nous arrivons dans les *Acmaeinae* aux groupes suivants:

Un premier groupe, limité aux côtes pacifiques de l'Amérique, qui, en plus de la cténidie dans la cavité cervicale, possède le long du bord inférieur du manteau des branchies palléales. Ce cordon branchial peut être interrompu devant (genre *Lottia*) ou être complet (genre *Scurria*). Chez quelques espèces ces branchies palléales filiformes sont très réduites, voire inexistantes, de sorte que le classement de ces espèces dans ce premier groupe devient un peu arbitraire.

La valeur générique de *Lottia* et *Scurria* n'a pas toujours été acceptée par tous les auteurs et même actuellement FRANC (1968) ne garde que *Lottia* comme genre. Nous gardons les deux comme genres et si jamais on doit réunir les deux, on doit donner priorité à *Scurria* Gray, 1847, car en 1847 *Lottia* était encore traité comme simple synonyme de *Acmaea*. *Lottia* et *Scurria* sont généralement inclus dans la sous-famille *Acmaeinae*. Ce n'est que COTTON (1959: 295) et THIEM (1917:608) qui parlent de la famille *Lottidae*. THIEM distingue en plus les *Scurriidae* et *Scurriinae* sur base du nombre de boucles dans l'intestin grêle.

A cause des branchies palléales qui se retrouvent chez les *Patellidae*, on peut admettre que ce groupe constitue certainement un maillon entre les *Patellidae* et *Acmaeidae*. Nous ne nous étendrons pas au sujet de la phylogénie de ces deux familles, mais il est utile de mentionner que quelques auteurs considèrent *Acmaea* comme plus primitif que *Patella*, ce qui veut dire que le cordon branchial chez *Patella* est un élément nouveau qui a remplacé la cténidie chez *Acmaea*. D'autres auteurs croient que *Acmaea* a évolué de *Patella*, que la radula s'est simplifiée au cours de l'évolution et que les branchies palléales des patelles, devenues inutiles après formation de la cténidie, ont chez *Scurria* et *Lottia* partiellement, et chez les autres *Acmaeinae*, complètement disparues.

Un second groupe est constitué par les espèces ayant gardé deux dents marginales bien visibles (*Patelloidea*, *Chiazacmae*, *Asteracmea*). Au point de vue radulaire c'est le groupe le plus archaïque des *Acmaeinae* puisqu'il a le plus de dents. OLIVER (1926:549) dit que *Patelloidea* ressemble à *Scutellastra* (*Patellidae*), mais nous préférions avec THIELE (1892:339) l'approcher du genre *Nacella* qui est circum-

antarctique et qui a une radula semblable: dent centrale rudimentaire ou inexisteante, une dent latérale intérieure pointue unicuspide, une grosse dent latérale extérieure - pluricuspidée chez *Nacella*, fortement bicuspidée chez *Patelloidea* -, deux marginales bien prononcées dans les deux genres avec, chez *Nacella*, une troisième marginale plus petite.

Un troisième groupe est constitué par les espèces ayant deux dents latérales et une dent marginale rudimentaire ou inexisteante. Appartiennent à ce groupe : *Collisella*, *Notoacmea*, *Parvacmea*, *Atalacmea*, *Naculla*. Les espèces ayant perdu complètement la marginale sont plus évoluées et ont la coquille plus colorée et délicate. L'identification de ces sous-groupes est parfois douteuse car on peut trouver des transitions d'un sous-groupe vers l'autre.

Un quatrième groupe, constitué de *Acmaea*, *Tectura*, *Rhodopetala*, *Problacmea*, ont la radula assez simple, en principe sans marginales, avec trois latérales obtuses, subégales, en forme de chevron. C'est ici l'animal qui est le plus évolué, ce qui permettait GOLIKOV et KUSSAKIN(1972) de distinguer ce groupe, dont l'état pélagique larval évolue vers un développement direct ou ovovivipare et qu'ils appellent *Teturinae*, du groupe *Patelloidinae* Allan, sous-famille dont la radula, suivant ces auteurs, devient plus compliquée. Nous incluons dans ce quatrième groupe *Collisellacmea* qui a un uncinus.

Potamacmea est un genre qui, le cas échéant, pourrait constituer un dernier groupe mais qui, à cause de la formule radulaire, convient mieux dans le quatrième groupe.

Ces différents groupes n'ont pas de statut en nomenclature et comme nous avons déjà dit, ne méritent pas à notre avis d'être élevés au niveau sous-famille. Dans ce qui suit nous considérons tous les genres comme égaux entre eux, avec la clef systématique suivante:

Animal patelliforme avec une cténidie: Fam. ACMAEIDAE

A. Avec deux ou trois dents latérales Subfam. ACMAEINAE

a. sans branchies palléales

a.a. avec 3 dents latérales en chevron

1. dents unguiformes recourbées

1.1 animal sans pénis

gen.1 Acmaea

♂ sans uncinus

subg. Acmaea s.s.

" Tectura

" Rhodopetala

" Radiacmea

" Collisell-

acmea(nov. subg.)

1.2. animal avec pénis

gen.2 Problacmea

2. dents larges en forme de scie

gen.3 Potamacmea

| | | |
|--|-----------------|------------------------|
| a.b. avec deux dents latérales, l'extérieure bicuspidée. | | |
| 1. avec deux marginales | gen.4 | Patelloida |
| - grande coquille solide | subg.Patelloida | |
| - petite coquille transparente | " | Asteracmea |
| 2. moins que deux marginales | gen.5 | Collisella |
| 2.1. avec double plaque ventrale | | subg.Collisella |
| α avec un uncinus | | |
| β sans uncinus | | |
| - grande coquille | " | Notoacmea |
| - petite coquille | " | Parvacmea |
| - coquille hyaline | " | Atalacmea |
| - coquille comprimée | " | Naccula |
| 2.2. avec une seule plaque ventrale | " | Simplacmea |
| | | (nov.subg.) |
| b. avec branchies palléales | | |
| b.a. cordon complet | gen.6 | Scurria |
| b.b. cordon incomplet | gen.7 | Lottia |
| B.Une seule dent latérale | | Subfam.PECTINODONTINAE |

Genre 1: ACMAEA Eschsch., 1833

Radula ayant trois dents latérales assez robustes, subégales, unguiformes, recourbées, disposées en forme de chevron. Généralement sans uncinus. Animal sans branchies palléales. Coquilles ovales à circulaires, à sommet généralement subcentral.
Espèce-type: *Acmaea mitra* Rathke, 1833, désignation subséquente (DALL, 1871:238).

Nous y distinguons 5 sous-genres.

Sous-genre Acmaea s.s.

Synonyme: *Niveotectura* Habe, 1944.

Formule radulaire 0.3.0.3.0. Plaque ventrale de structure simple; coquille généralement conique, apex érigé, subcentral. Coquille lisse ou avec faibles côtes radiales; couleur blanchâtre, pouvant avoir des rayons foncés.

A.(A.) *mitra* Rathke, 1833 (non Philippi, 1846) (pl.1, fig.2)
(= *A.mamillata* Rathke, 1833, = *A.marmorea* Rathke, 1833, =
= *Patella conica* Gould, 1846, = *A.triangularis casta* Carp.MS.,
Dall, 1871). De Kiska, Aléoutes, jusque Basse Californie.

A.(A.) *funiculata* (Carpenter, 1864)
(= *Scurria mitra* var.*funiculata* Carp.). Alaska jusque Basse
Californie.

A.(A.) *aleutica* Dall, 1927
(= *A.(Collisella) apicina* Dall, 1879, (non *Tectura apicina* Gray,
1857)). Iles Pribilof et Shumagin.

A.(A.)*elegans* Philippi, 1846

Dans un lot de A. antillarum de Jamaïque (leg Mme WOTTON) et identifié comme tel, nous avons trouvé des radula appartenant à deux genres différents: Acmaea et Collisella. Cette observation inédite est corroborée par les notes manuscrites du Professeur GWATKIN au British Museum, où le texte mentionne 'Acmaea elegans O₁₁' (likes A. virginica) tandis que le dessin donne O₁₄.

Les coquilles ayant une radula typiquement Acmaea (pl. I, fig. 3) sont blanchâtres, callosité généralement peu marquée, jaunâtre à ocre, bord intérieur plus foncé, garni avec de nombreux traits de pinceaux. La forme est légèrement conique, solide, circulaire à subovale avec de nombreuses fines côtes radiales. Bien que nous n'ayons pas pu examiner A. elegans du Venezuela, localité type, nous considérons les Acmaea blanches du Jamaïque comme sous-espèce géographique de A. elegans, en l'appelant wottonae, nov. subsp.

A.(A.)*pallida* (Schrenck, 1867)

(= *Patella pallida* Schrenck, = *Patella lamanonii* Dunker, 1882). Japon. C'est l'espèce-type par monotypie du sous-genre *Niveotectura* Habe, 1944, que KNIGHT et Auct. (1962:I 234), McLEAN (1966:32), MOSKALEV (1957) considèrent comme synonyme de Acmaea, mais que GOLIKOV et SCARLATO (1967:15) gardent comme sous-genre à cause des côtes fortement sculptées.

Sous-genre Tectura Gray, 1847, sensu Thiele, 1929

Formule radulaire 0.3.0.3.0. Petites coquilles diaphanes de couleur blanche avec des rayons roses. Sommet généralement courbé et situé en avant. Petite coquille lisse ou faiblement sculptée. Espèce-type : *Patella parva* Da Costa (= *Acmaea virginica*), par désignation originelle. Synonyme: *Erginus* Jeffreys, 1877.

GRAY (1847:158 et 1857:169) donne le nom *Tectura* à toutes les espèces de la sous-famille *Acmaeinae*, exception faite pour *Scurria*. Il sera suivi par nombre d'auteurs, à commencer par H. et A. ADAMS (1854). Il est donc naturel que DALL (1871:238) considère *Tectura* comme synonyme de *Acmaea*. THIELE (1892:343) le traite comme genre en choisissant *testudinalis* comme espèce-type (son genre est donc synonyme de *Notoacmea*); IREDALE (1915:330) garde *Tectura*, disant que *Tectura virginica* n'est certainement pas congrénérique avec *A. mitra*. C'est finalement THIELE (1929:43) qui définira convenablement *Tectura* en fonction de l'espèce *virginica*. Il le considère comme section de *Acmaea* avec la diagnose: Schale klein, glatt oder schwach skulptiert, rötlich gefärbt oder gestrahlt. WENZ et KNIGHT Auct. suivent THIELE et considèrent *Tectura* comme sous-genre de *Acmaea*. Il en est de même de McLEAN (1966:43) qui le définit comme suit : apex well anterior to centre, not erect, posterior slope somewhat convex. Shell smooth or with broad low ribs; color white with pink rays. Il y inclut deux espèces américaines, *sybaritica* (actuellement transférée dans *Problacmaea*) et *rosacea*, coquille ayant l'"apex erect" (McLEAN, 1966:44) ce qui en contradiction avec sa diagnose du sous-genre. Bien que McLEAN dit: *Tectura* Gray has not

previously been treated as a subgenus of Acmaea with the present limitations ", nous considérons THIELE, 1929, comme premier réviseur et non McLEAN.

A.(T.) *virginea* (Müller, 1776) (pl. I, fig. 4)

(= *Patella parva* Da Costa, 1778 = *Patella virginea* Müll.,
= *Lottia unicolor* Forbes, 1844, = *Lottia pulchella* Forbes,
1844). Islande, Norvège jusqu'aux îles Cap-Vert, Méditerranée.

A.(T.) *rubella* (Fabricius, 1780)

(= *Patella rubella* Fabr.). Dans l'Atlantique de l'Arctique.

A.(T.) *rosacea* Carpenter, 1864

(= *Acmaea pileolus* var. *rosacea* Carp.). Alaska jusque Basse Californie.

A.(T.) *roseoradiata* Smith, 1901

Afrique du Sud.

A.(T.) *triangularis* (Carpenter, 1864)

(= *Nacella paleacea* var. *triangularis* Carp.). Alaska jusque Ste Barbara, Californie. Placée par McLEAN, 1966, dans Acmaea s.s.

Sous-genre Rhodopetala Dall, 1921

Décrit comme section de Acmaea avec espèce-type par monotypie *Nacella*(?) *rosea* Dall (Dall, 1921:171). DALL (1872) croyait l'espèce une vraie *Nacella* (Patellinae). En 1921 il place *rosea* dans Acmaea, gardant la section Rhodopetala à cause de l'apex qui dépasse le bord antérieur de la coquille. PILSBRY la place avec doute dans *Helcion* (Patina); McLEAN dans Ansates et ce sont GOLIKOV et KUSSAKIN qui les premiers étudient la radula qui a les caractères d'une Acmaea. A cause de l'ovoviviparité ils gardent Rhodopetala comme genre. Comme ceci n'est pas une exclusivité de *rosea* (voir également A.(*Tectura*) *rubella*, teste THORNSON, 1935), nous considérons provisoirement Rhodopetala comme sous-genre de Acmaea.

A.(R.) *rosea* (Dall, 1872) (pl. I, fig. 6)

(= *Nacella* ? *rosea* Dall). Ile Shumagin.

Sous-genre Radiacmea Iredale, 1915

IREDALE a créé d'une façon peu scientifique ce genre pour les coquilles ressemblant à *A. cingulata* (= *inconspicua* Gray), espèce-type de Radiacmea, et ayant une radula qui ressemble à celle de *A. mitra*. OLIVER (1926:564) ajoute comme diagnose: coquilles avec côtes radiales et ayant l'aspect porcellané. C'est à peine une raison de garder Radiacmea comme sous-genre et certainement pas comme genre comme font beaucoup d'auteurs.

A.(R.) *inconspicua* Gray, 1843 (pl. I, fig. 5)

(= *A. rubinigosa* Hutton, 1873, = *A. cingulata* Hutton, 1883,
= *A. inquinatus* Preston, 1913 (holotype au Muséum royal des Sciences Naturelles de Bruxelles). Nouvelle Zélande, Malouines.

A.(R.) *insessa* (Hinds, 1842)

(= *Patella insessa* Hinds). Alaska jusque Magdalena Bay, Basse Californie. McLEAN (1966:107) l'a placée, à tort nous semble-t-il, dans Collisella (Notoacmea).

A.(R.) *intermedia* Suter, 1907

Bounty Isl.

A.(R.) *macquariensis* Hedley, 1916.

OLIVER(1926:566) et COTTON(1959:297) gardent cette espèce des îles Macquarie dans Radiacmea où HEDLEY l'a placée.

POWELL (1955:297), sur base de ressemblances conchyliologiques, la place, à tort nous semble-t-il, dans Actinoleuca.

Sous-genre Collisellacmaea nov. subg.

Formule radulaire 1.3.0.3.1 . Trois dents latérales subégales plus ou moins en forme de chevron. Espèce-type *A. jamaicensis* Gmel.

A.(C.) *jamaicensis* (Gmelin, 1791) (pl.1, fig.7)

(= *Patella jamaicensis* Gmel., = *Patella fungoides*, Röding, 1798, = *Patella albicosta* C.B. Adams, 1845, = *Patella balanoides* Reeve, 1855). Floride, Indes occidentales.

A.(C.) *leucopleura* (Gmelin, 1791)

(= *Patella leucopleura* Gmel., = *Patella melanoleuca* Gmel., 1791, = *Patella digitale* Röding, 1798, = *Patella papillaris* Röding, 1798, = *Patella cimeliata* Reeve, 1855, = *Patella occidentalis* Reeve, 1855). Floride, Indes occidentales.

A.(C.) *cubensis* (Reeve, 1855)

(= *Patella cubensis* Reeve.). Bahama, Indes occidentales.

A.(C.) *pediculus* (Philippi, 1846)

(= *Patella pediculus* Phil., = *Patella corrugata* Reeve, 1855). Sud de Basse Californie jusque Colombie. Nous l'incluons dans ce sous-genre sur base de sa radula (DALL, 1871, pl.15).

Proches de ce sous-genre et peut-être à y inclure, sont les espèces suivantes: *Collisella discors* Phil., *C. atrata* Carp., *C. mitella* Mke.

Genre 2 : PROBLACMAEA Golikov et Kussakin, 1972

Formule radulaire: 0.3.0.3.0 . Animal ovovivipare, pourvu sous le tentacule droit d'un pénis bien développé. (pl.2, fig.2)

Espèce-type par désignation originelle: *P. moskalevi* Gol. et Kuss.

P.(P.) *moskalevi* Golikov et Kussakin, 1972 (pl.1, fig.8)

Mer d'Okhotsk et mer du Japon

P.(P.) *sybarithica* (Dall, 1871)

(= *Acmaea* (*Collisella*) *sybarithica* Dall). Sibérie de l'Ouest.

Genre 3 : POTAMACMAEA Peile, 1922

Formule radulaire 0.3.0.3.0. Dents larges, droites avec le tranchant en forme de scie. Se trouve dans l'eau non salée. Espèce-type par désignation originelle: *Sutura fluviatilis* Blanford.

P.(P.) *fluviatilis* (Blanford, 1867) (pl.1, fig.9)

(= *Sutura fluviatilis* Blf.). Dans les bouches du Gange et de l'Iraouaddi.

Genre 4: PATELLOIDA Quoy et Gaimard, 1834,
sensu Iredale, 1914

En décrivant en 1834 les mollusques apportées par l'Astrolabe, QUOY et GAIMARD introduisent le nom Patelloida pour les espèces patelliformes ayant dans la cavité nuchale une plume branchiale en forme de peigne. Les auteurs énumèrent 12 espèces du Pacifique dont toutes, sauf *P. fragilis*, étaient nouvelles pour la science.

Il est incontestable que QUOY et GAIMARD comprennent dans leur genre Patelloida toute la sous-famille actuelle des Acmaeinae puisqu'ils disent que nous devons en avoir de pareils sur nos côtes. Il est donc naturel que tous les auteurs de l'époque ont considéré Patelloida comme synonyme de Acmaea.

En 1871 DALL dans son remarquable travail sur les patelles, trouve à son grand étonnement que *Collisella saccharina* et *C. borneensis* ont deux marginales. Il introduit pour ces espèces la nouvelle section *Collisellina* pour laquelle PILSBRY (1891:8) indique *saccharina* comme type.

Dans une étude consacrée à *Acmaea saccharina*, espèce ayant deux marginales, IREDALE (1914:671) reprend le nom Patelloida. Il est assez bref dans son exposé et dit: I suggest that *P. rugosa* is a member of the present group and that Patelloida Q.G. should displace *Collisellina* Dall. La page suivante il dit encore: I regard *P. rugosa* as certainly referable to this group. Avec cela tout a été dit et Patelloida a depuis lors trouvée sa place dans la systématique des Acmaeinae. L'espèce-type par désignation subséquente est *Patelloida rugosa* Q.G. (GRAY, 1847:158) et non *P. fragilis*, première espèce nommée par QUOY et GAIMARD et choisie comme type par PILSBRY (1891:7). Au Muséum des Sciences Naturelles à Paris, où se trouve la collection de QUOY et GAIMARD, nous n'avons qu'un seul exemplaire - pourvu d'une étiquette avec l'inscription pl.71, f.36,37, et ayant les dimensions 17 x 14 x 5 mm - qui correspond à la figure *rugosa* de QUOY et qui constitue probablement le type. Les 4 autres exemplaires, également d'Amboine, et les 5 de l'Expédition d'URVILLE, 1829, se rapprochent de *Collisella conus* et sont assez différentes du type. Ce sont les seuls échantillons de *P. rugosa* dont nous avons connaissance. On se trouve donc devant une espèce rare, dont le type n'est pas identifié avec certitude et dont la radula n'a pas été étudiée. Bien que le caractère distinctif du genre Patelloida choisi par IREDALE (radula avec 2 marginales) ne soit peut-être pas applicable au type, tous les auteurs ont suivi sans restriction IREDALE. Nous ferons de même et s'il s'avère que l'espèce-type *rugosa* n'ait pas deux marginales, nous proposons, afin de servir le mieux la stabilité et l'uniformité de la nomenclature(art.70 du Code) de désigner dans ce cas comme espèce-type *P. saccharina*, espèce-type de *Collisellina* Dall et espèce faisant l'objet de la note dans laquelle le premier réviseur IREDALE ré-employait le nom Patelloida.

Le genre Patelloida sera plus tard encore morcelé par quelques auteurs. Nous avons ainsi OLIVER(1926) qui distingue les 3 genres suivants basés exclusivement sur la forme de la coquille et ayant tous deux dents marginales. Nous citons OLIVER:

Genus Patelloida, subg.s.s.: shell with regular prominent ribs.

Colour predominantly white, the spatula and interior margin dark (1926:550).

Genus Patelloida subg. Collisellina Dall: 7 ribs more prominent than the others, 3 anterior and 4 posterior. Colour predominantly dark, the spatula usually spotted (1926:554).

Genus Chiazacmea: shell smooth or with low rounded ribs. Colour light with brown rays, across-pattern usually evident, spatula dark. Type Patelloida flammea Q.G. (1926:558).

Genus Asteracmea: shell minute, translucent, apex subcentral or anterior, sides straight or slightly arched, smooth or with minute radiately striae. In most species the shells have radiating pink bands. Type Helcioniscus illibrita Verco (1926:563).

Connaissant actuellement mieux la vaste répartition de Patelloida et la variabilité de la sculpture extérieure des espèces, il est à notre avis intenable de garder Collisellina et Chiazacmea comme genre ou sous-genre. Les espèces n'ayant pas de côtes fortes comme par exemple victoriana d'Australie, striata des Philippines, profunda de l'Océan indien, pustulata des Caraïbes, qui toutes devraient normalement être comprises dans Chiazacmea, n'ont rien de commun conchyliologiquement avec le type flammea. Pour montrer d'ailleurs combien il est précaire de se baser exclusivement sur la coquille, nous citons l'exemple de calamus, dont la radula (provenance Victoria, leg MARROW) étudiée pour la première fois par nous, montre qu'il s'agit d'une Patelloida. Or OLIVER l'inclut, avec la seule espèce campbelli, dans Actinoleuca (pour nous synonyme de Collisella(Notoacmea)) qui conchyliologiquement s'approche de Radiacmea (OLIVER, 1926:567) qui à son tour est un sous-genre de Acmaea. Sans la radula on aurait donc difficilement su classer l'espèce calamus.

Nous gardons dans le genre Patelloida Q.G., sensu Iredale, deux sous-genres: Patelloida s.s. et Asteracmea.

Sous-genre Patelloida s.s.

Formule radulaire 2.2.0.2.2. La dent latérale extérieure peut être fortement bicuspidée. Coquille solide à sculpture variée.
Syn.: Collisellina Dall, 1871, Chiazacmea Oliver, 1926.

P.(P.) albonotata (Smith, 1901) (pl.2, fig.3)

BARNARD(1963) et KENSLEY(1973) la considèrent comme synonyme de P. profunda. L'étude radulaire nous montre qu'il s'agit d'une espèce proche mais différente. SMITH n'avait que des jeunes spécimens de 10 mm. Les grands exemplaires sont plus allongés et n'ont pas de rayons colorés. Natal, Afrique du Sud.

P.(P.) alticostata (Angas, 1865)

(= Patella alticostata Angas). Nouvelle Galles du Sud, Queensl.

P.(P.) ater McPherson, 1955

Queensland, Australie.

P.(P.) calamus (Crosse et Fischer, 1864) (pl.2, fig.4)

(= Patella calamus Crosse et Fischer). Sud d'Australie.

P.(P.) conoidalis (Pease, 1868)

(= Tectura conoidalis Pease). Pacifique tropical.

P.(P.) *corticata* (Hutton, 1881)

(=Acmaea *corticata* Hutton, = *Patella lacunosa* Auct. (non Reeve (= *Patella tabularis*))). Nouvelle Zélande.

P.(P.) *cryptolirata* McPherson, 1955
Queensland, Australie.

P.(P.) *flammea* Quoy et Gaimard, 1834

C'est une espèce qui mérite d'être étudiée davantage. En effet, dans un lot de Portland, Victoria, reçu sous le nom de *flammea*, nous avons trouvé une *Collisella* indéterminée (observation inédite pour l'Australie !) et quelques *Patelloida* comprimées ressemblant à *P. crucis*. La radula de ces dernières espèces a une dent bicuspidée à cuspides subégales, ce qui est tout-à-fait différent des figures données par TORR(1914:366) et COTTON(1959:306) pour *Acmaea crucis* et *Chiazacmea mixta* et de *P. flammea* figurée par OLIVER, 1926 et MCPHERSON, 1955.

En attendant de pouvoir étudier la radula d'une *flammea* typique, proche des types au Muséum de Paris, nous acceptons avec OLIVER et MCPHERSON que la vraie *P. flammea* a une cuspide extérieure très petite. Cette espèce se rencontre de l'île Rottnest, sud d'Australie occidentale, jusque Port Curtis, Queensland. Pourtant, de Wallal Downs, nord d'Australie occidentale, nous avons reçu de MARROW quelques spécimens trouvés sur des huîtres car marée haute. La radula (pl.2, fig.7) est typiquement *flammea* mais les coquilles sont très différentes des types. Elles sont bien coniques, non érodées, à apex pointu et à faible sculpture concentrique et radiale. Couleur extérieure jaune-brun avec des rayons foncés, pouvant être très larges dans l'axe longitudinal. Intérieur blanc porcelané avec transparence des rayons extérieurs. Callosité brillante, foncée ou bariolée. Plus grandes dimensions: 10,5 x 8 x 5 mm. Nous lui réservons le nom *marrowi*, nov. subsp.

Un syntype sera déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

P.(P.) *garrettii* (Pilsbry, 1891) (pl.2, fig.5)
(=Acmaea *garrettii* Pils.). Fidji.

P.(P.) *heteromorpha* Oliver, 1926
Queensland, Australie.

P.(P.) *latistrigata* (Angas, 1865)

(= *Patella latistrigata* Angas, = *Acmaea marmorata* Ten.Woods, 1876). Australie méridionale, Nouvelle Galles du Sud, Tasmanie.

P.(P.) *mufria* (Hedley, 1915)

(= *Acmaea muffria* Hedley). Nouvelle Galles du Sud.

P.(P.) *nigrosulcata* (Reeve, 1855) (pl.2, fig.6)

(= *Patella nigrosulcata* Rve., = *Acmaea patellavecta* Verco, 1912). Australie occidentale.

P.(P.) *profunda* (Deshayes, 1863)

Vaste répartition dans l'océan Indien. Nous avons étudié des radula de *Acmaea bombayana* var. *ceylanica* Smith, 1911, de *Acmaea profunda* var. *mauritiana* Pils., 1891 (île Rodrigue, leg SALVAT du Muséum de Paris) et de quelques spécimens du golfe d'Oman; l'étude montre que la radula est aussi variable que la coquille. L'examen de la forme typique nous montrera peut-être des transitions vers *P. albonotata* de l'Afrique du Sud.

- P.(P.) *pustulata* (Helbling, 1779)
(= *Patella pustulata* Helbl., = *Patella punctulata* Gmel., 1791, = *Patella puncturata* Lam., 1819, = *Patella cubaniana* d'Orb., 1845, = *Patella pulcherrima* Guild., Bean, 1851). Antilles, Floride, Bermudes.
- P.(P.) *pygmaea* (Dunker, 1860)
(= *Patella pygmaea* Dunker, = *Patelloidea lampanicola* Habe, 1944). Japon.
- P.(P.) *rugosa* Quoy et Gaimard, 1834
Amboine, Moluques.
- P.(P.) *saccharina* (Linne, 1758) (pl. 2, fig. 8)
(= *Patella saccharina* L., = *Patella lanx* Rve., 1855, = *Patella heptagona* Blainv., 1825, = *Patella stella* Lesson, 1830, = *Patelloidea stellaris* Q.G., 1834, = *P. paropsis* Ired., 1927, = *P. bellatula* Ired., 1929, = *P. saccharinoides* Habe et Kossuge, 1966). Tout l'océan Pacifique, Queensland, Japon, Philippines.
- P.(P.) *striata* Quoy et Gaimard, 1834
(= *Patella borneensis* Rve., 1855). Indonésie, Philippines.
- P.(P.) *victoriana* (Singleton, 1937)
(= *Patella victoriana* Singl., = *Patella victoriae* Gatl. et Gabr., 1922, nom invalide). Australie méridionale, Victoria, Tasmanie.

Sous-genre Asteracmea Oliver, 1926

Formule radulaire: 2.2.0.2.2. Il n'est pas exclu que la latérale extérieure bicuspidée se soit décomposée en deux dents. VERCO (1906:206) dit à propos de *illibrata*, espèce-type par désignation originelle de *Asteracmea*, que le cordon branchial est incomplet. Il ne parle pas d'une cténidie. Ces deux éléments peuvent changer la classification que nous réservons ici à *Asteracmea*.

Les coquilles sont petites, transparentes, généralement avec des rayons ou taches rosâtres; test plus ou moins lisse.

- P.(A.) *axiaerata* (Verco, 1912)
(= *Patella axiaerata* Verco). Australie occidentale.
- P.(A.) *crebrestriata* (Verco, 1904)
(= *Nacella crebrestriata* Verco). Australie occidentale et méridionale.
- P.(A.) *semirubida* (Dall, 1914)
(= *Acmaea semirubida* Dall). Côtes pacifiques du Panama.
- P.(A.) *suteri* (Iredale, 1915)
(= *Notoacmea suteri* Ired., = *Acmaea roseoradiata* Suter, 1907 (non Smith, 1901)). Ile du Sud, Nouvelle Zélande.
- P.(A.) *illibrata* (Verco, 1906)
(= *Helcioniscus illibrata* Verco). Sud d'Australie, Tasmanie.

(à suivre)

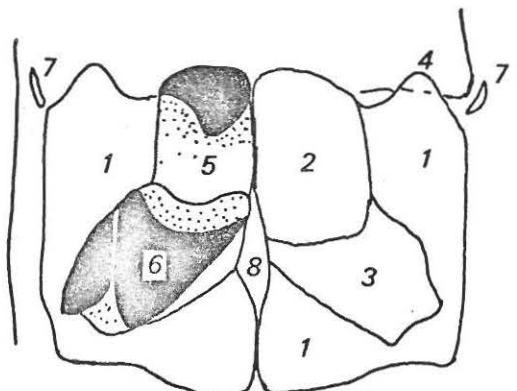
EXPLICATION DES PLANCHES

planche 1:

- fig.1: Radula de Collisella pelta.
- fig.2: Radula Acmaea (Acmaea) mitra. Shelter Cove, Californie.
(leg HAMILTON).
- fig.3: Radula Acmaea (Acmaea) elegans wottonae nov. subsp.
Runaway Bay, Ste Anne, Jamaïque (leg WOTTON).
- fig.4: Radula Acmaea (Tectura) virginea. Trébeurden, France.
(leg VAN BELLE).
- fig.5: Radula Acmaea (Radiacmea) inconspicua. Riversdale Beach,
Wairarapa, Nouvelle Zélande (leg WOTTON).
- fig.6: Radula Acmaea (Rhodopetala) rosea. D'après GOLIKOV et
KUSSAKIN, 1972.
- fig.7: Radula Acmaea (Collisellacmaea nov. subg.) jamaicensis.
Boston Beach, Portland, Jamaïque (leg WOTTON).
- fig.8: Radula Problacmaea moskalevi. D'après GOLIKOV et KUSSAKIN.
- fig.9: Radula Potamacmaea fluviatilis. D'après PEILE, 1922.

planche 2:

- fig.1: Acmaea. Coquille enlevée et partie antérieure du manteau coupée pour montrer la position de la cénidie.
- fig.2: Problacmaea moskalevi. Tête de l'animal avec pénis sous le tentacule droit. (d'après GOLIKOV et KUSSAKIN, 1972).
- fig.3: Radula Patelloida albonatata. East London, Afrique du Sud. (ex coll. CONNOLY, leg VAN BELLE).
- fig.4: Radula Patelloida calamus. Mordialloc, Victoria, Australie.
Sur des Pecten alba. (leg MARROW).
- fig.5: Radula Patelloida garrettii. Fidji (leg MARROW).
- fig.6: Radula Patelloida nigrosulcata. Esperance, Australie occidentale. (leg MARROW).
- fig.7: Radula et coquille Patelloida flammea marrowi, nov. subsp.
Wallal Downs, Australie occidentale. Sur des huitres par marée haute. (leg MARROW).
- fig.8: Radula Patelloida saccharina stella. Yule Point, Point Duglas, Queensland, Australie. (leg MARROW).
- fig.9: Radula Pectinodonta rhyssa. D'après HABE in KURODA, 1955
(Ill.Cat.Jap.Shells; Ser.B n° 4).
- fig.10: Radula Collisella (Simplacmaea nov. subg.) stowae Verco.
Portland, Victoria. (ex coll. GABRIEL, leg Miss NIELSEN,
Nat.Mus.Victoria).



- 1 plaque ventrale
- 2 plaque dentale antérieure
- 3 " " postérieure
- 4 spatule
- 5 dent latérale intérieure (unicuspidée)
- 6 dent latérale extérieure (bicuspidée)
- 7 dent marginale (= uncinus)
- 8 écartement central

fig.1

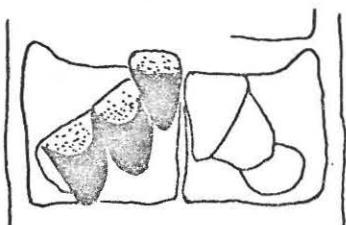


fig.2

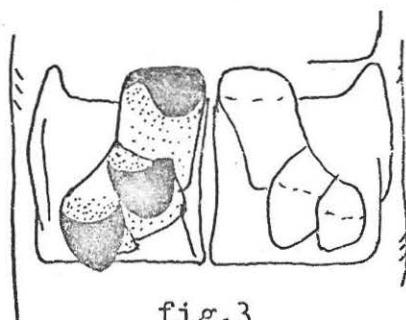


fig.3

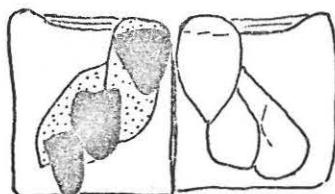


fig.4

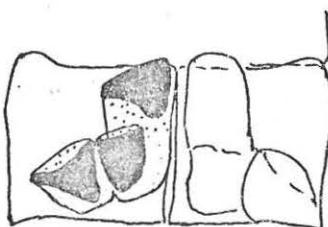


fig.5

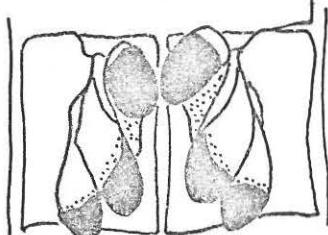


fig.6

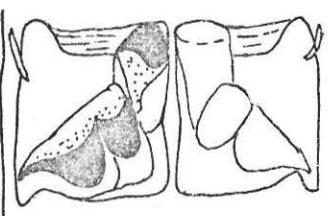


fig.7

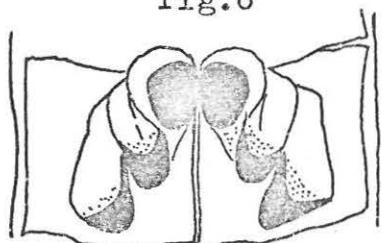


fig.8



fig.9

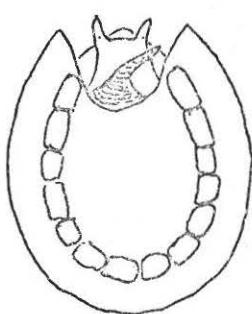


fig.1

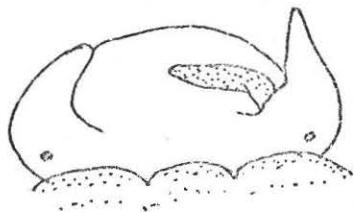


fig.2

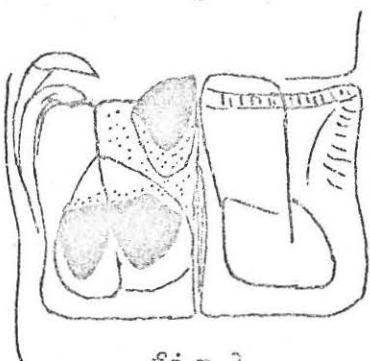


fig.3

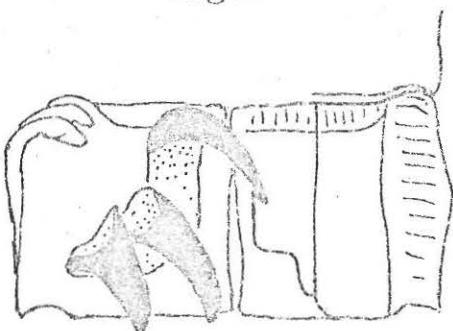


fig.4

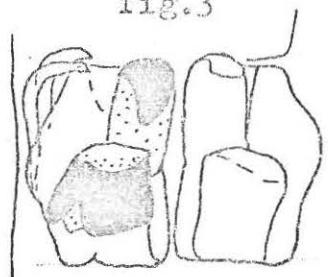


fig.5

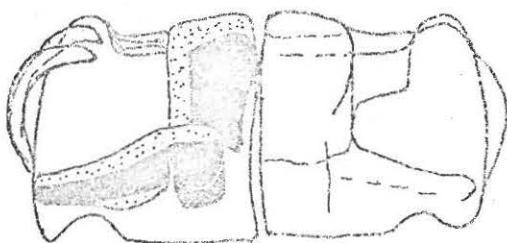


fig.6

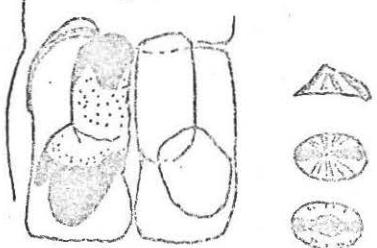


fig.7

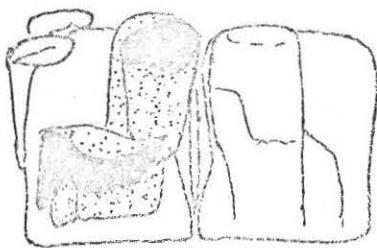


fig.8

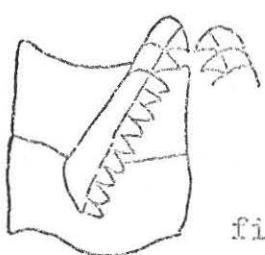


fig.9

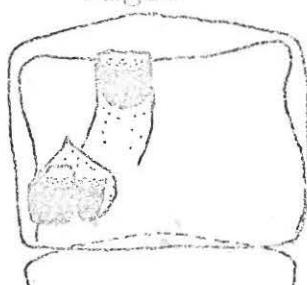


fig.10