

# téthys

Supplément 3

"Océan Indien  
tropical"

**Station Marine d'Endoume**



## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DE QUELQUES ZOANTHAIRES TEMPÉRÉS ET TROPICAUX

Charmaine HERBERTS

Station Marine d'Endoume, F - 13 - Marseille 7<sup>e</sup>

### RESUME

Les critères morphologiques, anatomiques, cytologiques servant de base à la taxonomie des Zoanthaires sont étudiés.

A Marseille, le groupe est représenté par trois genres macrocnémiques, *Gerardia* Bertholoni, *Parazoanthus* Haddon, *Epizoanthus* Gray et six espèces dont une nouvelle, *Epizoanthus vagus*.

Dans la région de Tuléar les zoanthaires macrocnémiques sont représentés par un genre et une espèce, *Parazoanthus gracillis* Lwowsky, les zoanthaires brachycnémiques comportant trois genres connus, *Palythoa* Lamouroux (5 sp.), *Isaurus* Gray (1 sp.), *Zoanthus* Lamarck (3 sp.). Le zoanthaire brachycnémique *Neozoanthus tulearensis* n.g. n. sp., est intéressant d'un point de vue phylogénétique. Ses particularités conduisent à envisager, dans l'ensemble brachycnémique la même évolution de la complexité structurale du sphincter que celle observée chez l'ensemble macrocnémique.

Des synonymies sont suggérées. La valeur des critères qualitatifs et quantitatifs est discutée. Le problème de spéciation et des variations à l'intérieur d'une même espèce est posé. Une étude statistique est proposée pour la validation des caractères taxonomiques.

### SUMMARY

The morphological, anatomical and cytological characteristics used for the taxonomy of Zoanthids are studied.

In the vicinity of Marseilles, this group enclose three macrocnemic genera *Gerardia* Bertholoni, *Parazoanthus* Haddon, *Epizoanthus* Gray and six species within one is new : *Epizoanthus vagus*.

In the Tuléar area, Madagascar, the newly known Zoanthids which are sampled include just one macrocnemic species, *Parazoanthus gracilis* Lwowsky but three brachycnemic genera, *Palythoa* Lamouroux (5 sp.), *Isaurus* Gray (1 sp.), *Zoanthus* Lamarck (3 sp.).

The characteristics of the new brachycnemic zoanthid *Neozoanthus tulearensis* n.g., n.sp., are interesting in a phylogenetical point of view. They lead to consider in the brachycnemic group the same evolution of the structure of the sphincter as these pointed out in the macrocnemic zoanthids.

Synonymies are suggested. The problem of speciation is submitted. A statistical study seems necessary to validate the taxonomic characters.

Parmi les Anthozoaires, les Zoanthaires représentent un groupe très mal connu sur le plan de la biologie et de l'écologie. En effet, dans la plupart des ouvrages, ils apparaissent uniquement sous forme de listes nominatives.

Les Zoanthaires furent peu étudiés en Méditerranée depuis les travaux d'Andres (1884). Les dernières recherches pour la région de Marseille étaient celles de Jourdan (1880). Pax (1962), se limite géographiquement aux espèces de l'Adriatique. Nous avons donc entrepris dès 1965, l'étude des Zoanthaires dans les biocoenoses où ils sont représentés.

A cette époque, J. Picard et une partie de son équipe poursuivaient à Tuléar, dans le sud-ouest de Madagascar, des travaux relatifs au complexe biocoenotique que représentent un ensemble récifal et ses structures annexes. L'importance présentée par les Zoanthaires dans les peuplements de surface en certains points du récif nous a conduit à étendre l'étude de ce groupe aux formes tropicales.

Ce travail (\*), résumant les recherches effectuées, a pour but de préciser les caractères systématiques des Zoanthaires. Sont envisagés successivement : les caractères généraux du groupe, les bases de la taxonomie, les méthodes d'étude, enfin la diagnose des espèces recueillies à Marseille et à Tuléar.

---

(\*) Deux autres notes sont relatives à l'écologie des espèces récoltées en zone tropicale et tempérée, ainsi qu'à la biologie de celles-ci. L'ensemble des trois notes constitue un mémoire de thèse de doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles, soutenue à l'Université d'Aix-Marseille, et enregistrée au Centre National de la Recherche Scientifique sous le n° 4 948.

## I. — GENERALITES SUR LES ZOANTHAIRES

L'ensemble d'animaux compris sous le terme de Zoanthaires était peu défini jusque vers le milieu du siècle dernier. Il recouvrait à l'époque un nombre d'espèces beaucoup plus important qu'à l'heure actuelle.

C'est ainsi que Milne-Edwards (1857) dans son étude sur les "Coralliaires" divise ces derniers en Alcyonnaires et Zoanthaires, termes qui correspondent à ceux plus généralement employés d'Octocoralliaires et d'Hexacoralliaires.

Cependant Gray (1870) puis Klunzinger (1877), estiment qu'il est nécessaire de créer un ordre nouveau pour les Zoanthaires. Hertwig montre en 1879, que le plan d'organisation des Zoanthaires, en ce qui concerne la répartition et l'apparition des cloisons, diffère de celui des Actiniaires.

Haddon et Shackleton (1882) sont les premiers à baser une subdivision des Zoanthaires sur des critères d'anatomie, alors que jusque là les subdivisions étaient établies selon des caractères de morphologie externe tels que : forme de la base, longueur du polype, présence de squelette. . . Les auteurs insistent sur le fait que les caractères anatomiques sont primordiaux pour la distinction des genres et rassemblent ces derniers en deux grands groupes : brachycnémiques et macrocnémiques.

Par la suite les spécialistes ont adopté cette classification : Carlgren (1900), Duerden (1902) et finalement Pax (1914).

### Caractères généraux des Zoanthaires

L'ordre des Zoanthaires correspond à un petit groupe d'Anthozoaires ; métazoaires diblastiques, acoelomates, à cavité gastrique à un seul orifice, ceux-ci présentent des cellules urticantes, et sont caractérisés dans l'ensemble des Cnidaires par un cycle de développement simple, ne comportant pas, contrairement aux autres groupes, une alternance de forme fixée et de forme vagile sexuée de type méduse. La cavité générale est divisée en loges par des cloisons, dont certaines atteignent le pharynx, invagination d'origine ectodermique.

Les Zoanthaires se caractérisent par une symétrie radiaire à laquelle s'ajoute secondairement une symétrie bilatérale, très tôt marquée dans le développement ; le plus souvent coloniaux, les formes solitaires y sont rares.

Pour l'étude de l'anatomie, on se reportera aux travaux très complets de Hyman (1940).

### Relation avec les autres ordres d'Anthozoaires

Si l'ensemble des auteurs s'accorde pour diviser l'embranchement des Cnidaires en trois classes, Hydrozoaires, Scyphozoaires et Anthozoaires, il n'en est pas de même pour la répartition des sous-classes et des ordres. Ainsi Pax, dans un travail inédit, place l'ordre des Zoantharia dans la sous classe des Dodecacorallia, ainsi que les Ptychodactinaria, Corallimorpharia, Actinaria et Madreporaria. Les Anthozoaires comprennent ainsi trois sous-classes : Hexacorallia, Octocorallia et Dodecacorallia. La sous-classe des Hexacorallia comprend les ordres des Antipathaires et des Cérianthaires.

Pour Hyman (1940), la classe des Anthozoaires comporte deux sous-classes, Octo-et Hexacoralliaires, cette dernière incluant les ordres Actinaires, Madréporaires, Zoanthaires, Cérianthaires et Antipathaires.

Les Hexacoralliaires se distinguent des Octocoralliaires par des critères surtout négatifs. Dans la sous-classe des Hexacoralliaires, les Zoanthaires se rapprochent des Actiniaires par le pharynx à siphonoglyphe ventral, ainsi que par le mode d'apparition des premières cloisons. Ils en diffèrent par l'absence de sole pédieuse, et par le développement ultérieur des cloisons.

Chez les Actiniaires et les Madréporaires, les nouvelles cloisons apparaissent en n'importe quel point de la paroi, tandis que chez les Zoanthaires la formation des septes a lieu en deux zones, de part et d'autre de la paire directrice ventrale.

Les Zoanthaires diffèrent également des Cérianthaires chez lesquels les cloisons apparaissent en une seule zone ventrale. Chez ce dernier groupe la localisation du siphonoglyphe est à l'opposé de celle qu'il présente chez les Zoanthaires. Enfin les Cérianthes sont toujours solitaires et n'ont rien qui ressemble à un squelette.



Les Antipathaires sont également distincts des Zoanthaires : ils présentent un squelette leur appartenant en propre, ont des tentacules en un seul cercle et au nombre de six. Le pharynx est pourvu de deux siphonoglyphes, et les cloisons au nombre de 6 à 12, ont une formation différente. Enfin les muscles rétracteurs sont absents.

En fait, il semble qu'on puisse rapprocher les Zoanthaires d'un groupe maintenant éteint, les Tétracoralliaires, chez lesquels les cloisons ont une structure hexamérique ; Duerden (1904) en tenant essentiellement compte du mode d'apparition des cloisons secondaires, qu'il nomme métacnèmes, arrive à la conclusion que les Zoanthaires dérivent des *Rugosa*, Tétracoralliaires dont ils se différencient par l'apparition de métacnèmes dans deux des loges primaires seulement, alors que chez les *Rugosa* les nouvelles formations apparaissent dans quatre de ces six premières loges.

### Genres et espèces

Haddon et Shackleton ont fait en 1891 une révision des Zoanthaires et ont recensé les genres et espèces connus à cette époque. Depuis aucun travail de synthèse n'a été réalisé jusqu'en 1967 où Walsh, dans le cadre de recherches sur les Zoanthaires des Iles Hawaiï, dresse une liste de genres et espèces étudiés jusqu'à présent.

Neuf genres et environ deux cent soixante dix espèces ont été dénombrés mondialement à l'heure actuelle. Dans le chapitre consacré à la systématique, nous reviendrons sur ce point pour discuter de la valeur à donner à certaines espèces.

S'il est en effet assez aisé de déterminer un Zoanthaire à l'échelle du genre il n'en est pas de même lorsqu'il s'agit de préciser l'espèce, et surtout de vérifier s'il s'agit d'une espèce déjà connue ou nouvelle pour la Science. Beaucoup d'espèces sont incomplètement décrites, soit uniquement par des caractères morphologiques, soit par des caractères histologiques insuffisants.

En outre, le fait que les types soient souvent inutilisables pour des recherches histologiques précises, ou même qu'ils aient disparu a conduit bien des auteurs à créer des nouvelles espèces, pensant qu'il serait plus simple de réunir ensuite sous un même nom des espèces d'abord décrites comme différentes, plutôt que de séparer en espèces diverses des animaux groupés sous le même nom.

C'est pourquoi il serait nécessaire de procéder à une révision mondiale de certains genres brachycnémiques et macrocnémiques.

Quoi qu'il en soit, sont dénombrés parmi les Zoanthaires brachycnémiques six genres, dont deux, *Gemmaria* et *Protopalylthoa*, peuvent être associés au genre *Palythoa*.

Ce sont :

Genre	Nombre d'espèces
- <i>Zoanthus</i> Lamarck	59
- <i>Spenopus</i> Steenstrup	1
- <i>Isaurus</i> Gray	5
- <i>Palythoa</i> Lamouroux	93
- <i>Gemmaria</i> Duch. et Mich.	10
- <i>Protopalylthoa</i> Verrill	
pour les macrocnémiques,	
- <i>Epizoanthus</i> Gray	53
- <i>Thoracactis</i> Gravier	1
- <i>Parazoanthus</i> Haddon	25
- <i>Isozoanthus</i> Carlgron	14
- <i>Gerardia</i> Bertholani	1

*Isozoanthus* doit être considéré comme une forme de passage entre *Epizoanthus* et *Parazoanthus*. Quant à *Gerardia*, c'est un genre que l'on a souvent rapproché des Antipathaires, car il est le seul à former un réel squelette. Cependant, son organisation interne et son cnidome sont bien d'un Zoanthaire.

### Répartition géographique

Les Zoanthaires vivent depuis la zone de balancement des marées jusqu'aux grandes profondeurs. Ils sont présents depuis les latitudes élevées jusqu'aux régions tropicales où ils sont particulièrement bien représentés dans une zone allant du 30° degré de latitude nord au 30° degré de latitude sud. Les Zoanthaires macrocnémiques sont présents dans toutes les mers, alors que les brachycnémiques sont limités aux zones tropicales.

La plupart des récoltes ont été faites lors de grandes expéditions. D'une manière générale on a peu de données concernant les caractéristiques écologiques des espèces citées.

Nous donnerons, dans la liste qui suit, pour les océans Atlantique, Indien et Pacifique, les points où les Zoanthaires ont été signalés.

– Océan Atlantique : Bermudes, Bahamas, Antilles, Brésil Iles Falkand, Tristan de Cunha, Afrique du Sud, côte occidentale de l'Afrique, Golfe de Guinée, Iles Canaries.

– Océan Indien : Madagascar, côte est de l'Afrique du Sud, Zanzibar, Seychelles, Golfe du Bengale, côte ouest et sud de l'Australie.

– Océan Pacifique : Philippines, Indonésie, côte est de l'Australie (Récifs de la Grande Barrière), Nouvelles Hébrides, Iles Ellice, Iles Fidji, Iles de la Société, Iles Tuamotu, Iles Juan Fernandez, côte de Californie, Iles Hawaï et Puget Sound.

Des Zoanthaires ont été récoltés sur les côtes du Viet-Nam en Mer Rouge, Méditerranée, Manche et Mer du Nord (Shetlands).

Les Zoanthaires ne se rencontrent pas dans les eaux saumâtres et sont absents des eaux polluées.

## II. - CRITERES SYSTEMATIQUES

La systématique des Zoanthaires est basée sur des caractéristiques morphologiques de la colonie et du polype, ainsi que sur des caractères anatomiques – cloisons – et cytologiques, – nématocystes –. Selon l'arrangement de leurs mésentères les Zoanthaires ont été divisés en deux grands groupes, brachycnémiques et macrocnémiques. Dans chacun de ces ensembles les familles se différencient selon la disposition du sphincter et sa complexité plus ou moins grande. D'autres caractères se rapportent à l'existence d'un sinus circulaire, de lacunes en réseau dans la mésoglée de la paroi du corps et des mésentères, ainsi qu'à la présence d'une incrustation de la colonne par des corps étrangers.

Les catégories nématocystiques sont très homogènes dans l'ensemble du groupe des Zoanthaires. Elle peuvent cependant être utilisées à des fins systématiques compte tenu des classes dimensionnelles de chacun des types présents et de la densité de leur répartition dans les tissus.

L'importance et la valeur des éléments servant de base à la création des grandes divisions de la classification des Zoanthaires a été discutée par les auteurs.

Haddon et Shackleton (1891) considèrent dans le groupe des Zoanthaires la famille unique des Zoanthae et deux sous familles, basées sur la disposition des cloisons : brachycnémiques avec 6 genres et macrocnémiques avec 2 genres *Epizoanthus* et *Parazoanthus*.

Selon Pax (1914) il convient de modifier cette répartition et de créer trois familles : Zoanthidae, Spenopidae, et Gerardiidae. Cette répartition est peu satisfaisante. Comme le note en effet Carlgren (1923), le caractère qui distingue les Spenopidae des Zoanthidae, n'est pas particulier au genre *Spenopus*. Ceci est également relevé par Poche (1915). Pax et Poche estiment que la différence d'organisation des 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> cloisons est de trop peu d'importance au point de vue morphologique pour que soient basées sur elle des distinctions de famille et même de groupe. En outre ces différences ne sont pas constantes. Il arrive en effet de trouver des anomalies dans le développement des cloisons. Carlgren (1923) fait remarquer que ces anomalies peuvent toucher n'importe quel mésentère outre ces mésentères particuliers. Il est donc valable selon Carlgren de se servir du caractère macrocnémique ou brachycnémique des mésentères comme critère systématique.

En s'appuyant sur des données de Lwosky (1913) Poche met également en doute la valeur des caractères distinctifs basés sur la position du sphincter.

Carlgren (1923) indique que Lwosky a fait une erreur d'interprétation à propos de la localisation des mailles musculaires du sphincter dans le genre qu'il a analysé, c'est-à-dire *Epizoanthus* (*Sisidia* Gray). Des coupes longitudinales de la paroi d'un polype, auxquelles participent en partie ou en totalité des cloisons, donnent à la musculature du sphincter une apparence mésogléenne. Dans le cas examiné par Lwosky il s'agit d'un sphincter qui est endodermique et le genre est en réalité *Parazoanthus* et non *Epizoanthus* comme le pensait cet auteur. Nous avons nous-mêmes vérifié le fait à propos de *Parazoanthus cnidosus* (Lwosky).

Par contre Pax, dans une note inédite, considère pour sa part qu'en raison des variations possibles dans l'arrangement des cloisons, le premier critère à prendre en considération est la position du sphincter qui, elle, est nettement déterminée.

Par ailleurs, Carlgren a envisagé la question d'un point de vue phylogénétique, dans le but de préciser lequel des deux arrangements, brachycnémique ou macrocnémique est le plus primitif.

Il est possible de considérer l'arrangement brachycnémique, comme primitif, si l'on tient compte de l'élément constitué par le 5<sup>e</sup> mésentère qui a une structure simplifiée. Cette paire incomplète de mésentères est en effet toujours complète chez les Zoanthaires macrocnémiques. En outre le fait que les mésentères directs soient incomplets pourrait être un argument en faveur de cette théorie.

Cependant, il est possible de considérer également l'arrangement macrocnémique comme primitif. Les protomésentères incomplets seraient alors apparus secondairement. Cette deuxième interprétation paraît nettement plus plausible à Carlgren, car selon lui les zoanthaires ont acquis, en relation avec la structure coloniale, la disposition particulière de leur arrangement mésentérique ; c'est-à-dire le caractère incomplet de certaines cloisons du côté interne de la colonie, de même que la zone de néoformation des mésentères du côté externe.

"Le caractère incomplet de la paire directive dorsale de protomésentères, peut être un élément en faveur de cette dernière théorie ; si l'on considère en effet le groupe des Actinies, qui est le plus voisin des Zoanthaires, l'apparition de mésentères, qu'ils soient bien développés ou secondairement réduits, est toujours liée à la présence du siphonoglyphe".

“Enfin, si l'on étudie de jeunes stades larvaires de Zoanthaires, en les comparant aux formes adultes, l'on peut constater les faits suivants (d'après les observations de M. Murrich, 1899) ; alors que les microseptes des adultes ne portent pas de filaments mésentériques, ceux des larves sont parfois pourvus de bandelettes cnidoglandulaires. On peut donc penser que les microseptes étaient jadis plus développés”.

Dans la grande majorité, les Zoanthaires macrocnémiques ont un sphincter endodermique, ce qui n'est pas le cas des brachycnémiques. Si l'on prend en considération la répartition géographique de ces deux groupes, celle des brachycnémiques, limités aux régions tropicales est plus restreinte que celle des macrocnémiques.

Il nous paraît tout à fait valable de considérer avec Carlgren, pour la systématique des Zoanthaires la division en brachycnémiques et macrocnémiques, et chez ces derniers de grouper les familles selon les caractéristiques du sphincter. Il est indifférent à Carlgren de considérer brachycnémiques et macrocnémiques comme des familles, suivant alors Haddon et Shackleton (1991), ou comme des tribus, suivant Delage et Herouard (1901). Dans le premier cas Epizoanthidae et Parazoanthidae correspondent à des sous-familles, dans le second cas à des familles.

S'il est ainsi relativement aisé de déterminer les Zoanthaires à l'échelle de la famille et du genre, la distinction des espèces repose parfois sur des caractères minimes, de telle sorte que les différences, si elles ne sont pas constantes, peuvent difficilement être prises en considération. Tel est le cas pour les dimensions nématocystiques par exemple.

Nous passerons en revue dans les paragraphes qui suivent les caractères d'organisation des Zoanthaires servant de base à la taxonomie, en discutant de la valeur à leur attribuer.

## Organisation des Zoanthaires et caractères taxonomiques employés

### 1) Morphologie de la colonie et du polype

Les Zoanthaires se présentent soit isolés, soit associés en colonies. Une première série de caractères est donnée par les particularités de la forme des colonies et des polypes. Certaines colonies sont composées seulement de quelques individus, d'autres comportent de nombreux polypes : *Palythoa* par exemple.

Les polypes sont reliés les uns aux autres, ou par leur base conrescente ou par des bandelettes tissulaires plus ou moins larges et épaisses, dites stolons, qui peuvent s'élargir en une lame ou coenenchyme. Ce dernier peut être mince ou très développé et les polypes n'émergent plus que dans leur partie distale ; (cas de certaines espèces de *Palythoa*). Pax (1952) a utilisé ce caractère et regroupe les espèces des genres *Palythoa* et *Gemmaria*, en trois grands ensembles, selon que les polypes font ou non saillie hors du coenenchyme. Il reconnaît ainsi trois groupes :

- *liberae* : avec des polypes libres, jusqu'à la base (genre *Gemmaria*).
- *intermediae* : polypes noyés en partie dans les tissus coenenchymateux (genre *Palythoa pro parte*).
- *immersae* : chez ces derniers, à l'état contracté seule la partie tout à fait distale du polype fait saillie hors du coenenchyme. (genre *Palythoa*).

La disposition des polypes les uns par rapport aux autres dans l'ensemble que constitue la colonie, leur espacement, sont des caractères à considérer.

Outre le port de la colonie, l'aspect des polypes peut apporter des indications. La colonne est cylindrique, ou tronconique, isodiamétrique ou beaucoup plus élargie au niveau du scapulus. La colonne apparaît arquée (*Isaurus*), lisse ou garnie de verrues. Elle peut être nue ou présenter des incrustations de corps étrangers, minéraux ou végétaux (quelques espèces de *Zoanthus* présentent des filaments de Cyanophycées à la surface de leur scapus).

La présence de bractées, leur nombre, le plus grand développement de l'une d'elles en direction du siphonoglyphe, la présence de sillons scapulaires, le nombre et l'aspect des tentacules sont des éléments de diagnose.

### 2) Anatomie

#### Paroi —

La paroi du corps est parfois couverte d'une cuticule d'épaisseur faible.

L'ectoderme sous-jacent est mince, de l'ordre de 30 à 100  $\mu$ , discontinu ou continu. Il comprend des nématocystes, parfois des Xanthelles et est pourvu de cellules sécrétrices. Dans quelques cas, des ponts de

mésoglée le divisent en îlots cellulaires. A sa surface l'ectoderme comporte, chez les espèces à incrustations, une accumulation de particules étrangères, grains de sable, spicules, test de foraminifères, fragments de coquilles.

La mésoglée est toujours importante et est remarquable par la variabilité de sa structure. Elle peut être homogène ou présenter des inclusions diverses, îlots cellulaires, réseau de lacunes ; chez quelques espèces, on note la présence de fibres musculaires et dans les îlots se rencontrent parfois des nématocystes et des Xantheles.

La mésoglée est également encroûtée par des corps étrangers. Les particules peuvent se trouver à tous les niveaux de la paroi, laissant cependant une zone libre du côté endodermique. Contrairement à ce que note Pax pour certaines espèces du genre *Parazoanthus*, nous n'avons jamais observé dans la mésoglée de la colonne un squelette d'éléments étrangers en deux couches différenciées.

Les lacunes mésogléennes comportent un réseau cellulaire lâche. Le système lacunaire réticulé, avec des canaux dont la taille et la répartition diffèrent d'une espèce à l'autre, est utilisé par Carlgren comme élément de diagnose à l'intérieur du genre *Zoanthus*. Ce système canaliculaire se poursuit dans la mésoglée de toute la colonne et se retrouve dans les mésentères. Etant donné le caractère bien défini de ce réseau mésentérique chez le genre *Palythoa*, il est également employé pour en distinguer les espèces (Carlgren 1940).

Chez certains Zoanthaires, le réseau de lacunes s'organise en un sinus annulaire au voisinage de l'endoderme encerclant la colonne dans sa partie distale. Tous les Zoanthaires n'en sont cependant pas pourvus. *Parazoanthus* comporte un tel système, le genre *Isozoanthus*, voisin, n'en possède pas.

L'endoderme, mince, mesure environ 10 à 20  $\mu$  et présente des cellules glandulaires, ainsi que des Xantheles chez les espèces qui en sont pourvues.

#### *Pharynx.*

Il peut être long ou court et présente toujours une gouttière ciliée ventrale, le siphonoglyphe, au niveau duquel la mésoglée est très souvent épaissie. Cette gouttière se poursuit au delà du bord inférieur du pharynx en un appendice libre ou hyposulcus, plus ou moins développé suivant les espèces. La longueur de l'hyposulcus est très variable. Il est absent chez *Isaurus spongiosus*.

Des nématocystes holotriches et microbasiques mastigophores peuvent être présents dans l'ectoderme du pharynx.

#### *Sphincter.*

Tous les Zoanthaires montrent dans la partie distale de leur colonne, des fibres musculaires circulaires, formant un sphincter. Ce dernier est d'importance diverse selon les groupes. Il peut être localisé dans l'épaisseur de la mésoglée ou situé au contact de l'endoderme. Les fibres sont disposées en une série continue ou en deux groupes. Elles sont plus ou moins diffuses, ou associées entre elles en formant un réseau de mailles.

Pax et Lwowsky (1913) ont mis en doute la valeur systématique des caractéristiques du sphincter. Nous avons vu plus haut, que ces conclusions étaient basées sur des observations imprécises.

Chez les Zoanthaires, le caractère simple ou double du sphincter, sa localisation mésogléenne ou endodermique, la forme et l'importance des mailles, leur position plus ou moins rapprochée de l'endoderme ou de l'ectoderme, leur disposition en une ou plusieurs rangées, leur orientation oblique ou non, sont autant d'éléments qui contribuent aux diagnoses des espèces.

#### *Mésentères.*

Ils apparaissent par couple de macroseptes fertiles et de microseptes stériles ne comportant pas de filament mésentérique. L'arrangement macrocnémique ou brachycnémique des mésentères est un élément essentiel de classification.

Le nombre de mésentères est variable mais il n'est jamais très élevé. Chez certains Zoanthaires les septes s'unissent par leurs bases au niveau de l'insertion sur la colonne formant un réseau d'anastomoses séparées par des lacunes ; c'est le cas pour *Isaurus spongiosus*, dont le tiers proximal de la colonne est ainsi renforcé par des ponts mésogléens. La mésoglée des mésentères comporte dans son épaisseur des îlots cellulaires et des lacunes, dont l'arrangement caractérise les diverses espèces des genres *Zoanthus* et *Palythoa*. Ces lacunes présentent parfois dans leur lumière des Xantheles et des nématocystes holotriches.

Les filaments mésentériques se divisent en deux parties proximodistales et sont composés d'une bandelette médiane faisant suite aux crêtes du pharynx et de deux bandelettes latérales elles-mêmes constituées de deux éléments d'origine différente, l'une ectodermique l'autre endodermique.

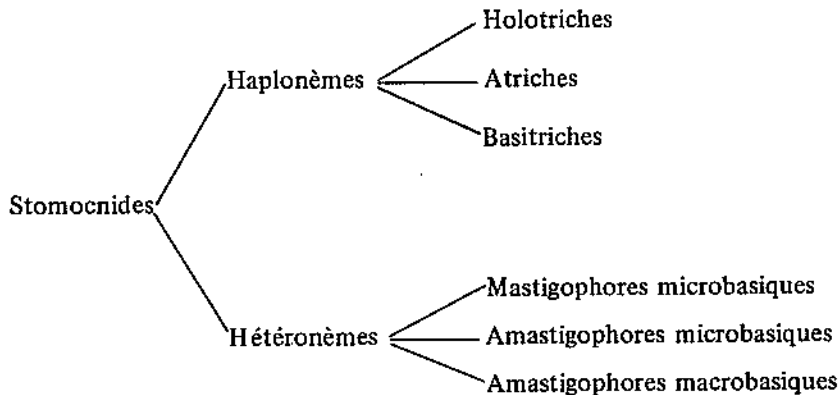
#### Musculature.

La musculature des Zoanthaires est le plus souvent faible. Au niveau des mésentères existent une série de fibres longitudinales, disposées du côté de l'exocoële, qui constituent les muscles rétracteurs. Les muscles parietobasilaires manquent, cependant chez quelques espèces la musculature est mieux développée. C'est le cas d'*Izozoanthus giganteus* et *Epizoanthus tubae* de l'Afrique du Sud par exemple.

#### Cnidome.

Les cellules urticantes des Cnidaires ou nématocystes ont déjà été observées par Tremblay (1744). En 1900, Carlgren signale l'importance des catégories nématocystiques pour la systématique des Cnidaires. Puis Seifert (1928) étudie le cnidome chez plusieurs espèces de Zoanthaires. Weill (1934) analyse la morphologie et la physiologie de la cellule urticante et établit la composition du cnidome pour plus de cent espèces de cnidaires.

Les spirocystes que l'on retrouve dans l'ectoderme des tentacules et de la zone péribuccale étant une catégorie à part, le tableau des types nématocystiques pour l'ensemble des Cnidaires, dressé par Weill et relatif aux stomocnides, capsules ouvertes à leurs extrémités est le suivant :



Cependant tous les types ne sont pas parfaitement définis. Weill note ainsi que l'on peut trouver tous les termes de passage entre holotriches et atriches. Ceci a été vérifié récemment par des travaux de microscopie électronique (Schmidt, 1965 ; Westfall, 1966).

Carlgren (1940 et 1945) ainsi que Cutress (1955) font une distinction entre des microbasiques p mastigophores et des microbasiques b mastigophores, sur la base de différences anatomiques dans la structure distale de la hampe. Cutress (1955) nie l'existence de microbasiques et macrobasiques amastigophores, cependant que Hand (1961) à partir d'observations au microscope électronique réfute les conclusions de Cutress.

Des recherches récentes ont été faites par Werner (1965) quant à la valeur systématique du cnidome pour certains groupes de Cnidaires. Il est possible d'établir une distribution qualitative et quantitative des nématocystes dans les diverses grandes unités systématiques. D'après des données anciennes et récentes, Werner évalue l'importance générale à donner aux nématocystes dans l'évolution des Cnidaires ; les différences de distribution qualitative et quantitative et le degré de différenciation des divers types nématocystiques ne sont pas des caractères de valeur absolue. Cependant il existe une corrélation positive entre la diversité qualitative et quantitative d'un groupe systématique et la diversité de son équipement nématocystique.

Dans le cas des Zoanthaires il s'agit d'un tricnidome (Weill) comportant des spirocystes, holotriches et microbasiques mastigophores. La composition qualitative est homogène à l'intérieur du groupe, mais la distribution quantitative varie.

Les holotriches et microbasiques mastigophores sont toujours présents mais les spirocystes peuvent se trouver en nombre réduit ou même manquer totalement chez certains *Zoanthus*. Ceci a été également noté par Carlgren (1945), qui utilise la présence ou l'absence de spirocystes dans l'ectoderme des tentacules comme élément de diagnose pour les espèces du genre *Zoanthus* d'Afrique du Sud.

Seifert (1928) également, distingue plusieurs groupes de *Zoanthus* selon la répartition des catégories nématocystiques dans les divers tissus.

Types	Spirocystes	Holotriches	
	Tentacules	Paroi du corps	
	Ectoderme	Ectoderme	Endoderme
<i>stuhmanni</i>	+	+	+
<i>pulchellus</i>	-	+	-
<i>poriticola</i>	-	-	+
<i>fraseri</i>	+	+	+

De même, selon la distribution des holotriches dans les différents organes, chez les espèces du genre *Palythoa*, trois groupes ont été établis.

Holotriches Groupes	Tentacule Ectoderme	Pharynx Ectoderme	Colonne Ectoderme	Mésentères Endoderme
<i>Rubra</i>	+	-	-	-
<i>Mammilosa</i>	-	+	-	-
<i>Caribaeorum</i>	-	-	+	ε

Outre le caractère de présence ou d'absence, il convient de considérer les catégories dimensionnelles des nématocystes. Ceci est valable dans la mesure où de nombreuses capsules sont étudiées ( $N \geq 30$ ), en précisant les variations de longueur autour de la valeur moyenne. Sauf exception, nous avons toujours mesuré de 50 à 100 capsules.

Il arrive en effet, qu'en multipliant les mesures, les courbes de distribution de deux séries considérées comme différentes se recoupent. Il faut remarquer ici, que l'on ne trouve pas dans la littérature d'indications relatives au nombre de capsules mesurées; c'est pourquoi les données bibliographiques ne nous permettent pas de tester la valeur des résultats, en analysant les différences observées avec les mesures réalisées sur les animaux que nous avons étudiés.

Ainsi, la distinction d'espèces basée seulement sur des différences dans les dimensions des nématocystes est à nos yeux, insuffisante.

#### Gonades.

Chez la plupart des Zoanthaires, les gonades se développent sur les macromésentères. Font exception à cette règle, certains genres chez lesquels tous les mésentères sont fertiles, et le genre *Izozoanthus* où les gonades se développent en n'importe quel point de la paroi du corps. C'est, sauf quelques exceptions, le côté exocoelien des mésentères qui porte les gonades.

L'ontogenèse des gonades a été suivie par Wood (1957) chez *Epizoanthus scotinus*. Elles évoluent à partir de structures endodermiques qui sont par la suite entourées de tissu mésogléen, par gonflement de la cloison et repli ultérieur de celle-ci. Les œufs sont émis par déhiscence et la fécondation a lieu dans l'eau de mer. La plupart des espèces sont dioïques mais certaines sont hermaphrodites. Chez *Parazoanthus axinellae*, Pax (1962) observe les deux sexes dans une même colonie. Chez les autres espèces tous les polypes d'une même colonie sont de même sexe.

D'après R. Racovec (inédit), un dimorphisme sexuel existe chez *Parazoanthus axinellae adriaticus*, les colonies femelles étant verdâtres. Nous avons noté pour les espèces du genre *Palythoa*, une coloration bistre plus soutenue chez les colonies femelles sur le point d'émettre les œufs. Il serait intéressant de préciser s'il s'agit d'un véritable caractère sexuel secondaire, ou si cette coloration plus foncée est à mettre en relation avec un état différent des Xanthelles contenues dans les tissus du Zoanthaire.

#### 3) Autres caractères

Tous les Zoanthaires, à l'exception des genres *Isaurus* et *Zoanthus*, possèdent un "squelette" d'éléments étrangers; sable, spicules d'éponges, fragments de coquilles, incrustant l'ectoderme et pénétrant plus ou moins profondément dans la mésoglée.



La taille des particules est variable. Fechter (1965) note chez *Parazoanthus axinellae* une moyenne de deux particules pour 0,01 cm<sup>2</sup>. Selon la localisation du polype sur un support inorganique ou sur des éponges, le pourcentage de spicules varie.

On a pu penser que la composition minéralogique de l'incrustation pouvait être un trait caractéristique de l'espèce et par là un élément de diagnose valable. Il n'en est rien. Nous avons vérifié par l'analyse du squelette d'éléments étrangers chez diverses espèces méditerranéennes et tropicales, ainsi que par l'étude granulométrique des sédiments où vivent les espèces en question, que la composition du squelette est fonction de la nature des éléments présents dans l'environnement. Ce qui détermine la fixation des divers éléments, ce sont les catégories dimensionnelles des particules et leur densité. A Tuléar, une espèce encroûtante vivant sur la bordure externe du récif loin de tout apport terrigène aura une incrustation à base de calcaire d'origine récifal, la même espèce vivant dans un milieu différent, présentera une composition squelettique dissemblable. Nous n'avons pas observé, pour deux espèces différentes vivant dans le même biotope et agglomérant le sédiment, une différence qualitative dans la composition du squelette. Il n'y a en aucun cas, choix des particules. Les recherches de Fechter sur le mécanisme de la fixation d'éléments étrangers à la surface de la colonne chez *Parazoanthus axinellae* aboutissent aux mêmes conclusions.

En définitive, le degré d'incrustation par des inclusions minérales peut donner des indications pour l'identification des espèces, mais on ne peut attacher une valeur de diagnose à la composition de celle-ci, sauf en ce qui concerne les catégories dimensionnelles des particules.

#### Couleur.

Les colorations sont parfois caractéristiques des espèces, mais dans d'autres cas il existe une large gamme de variations. Une même espèce de *Zoanthus* présente ainsi à Tuléar des colorations de la région péri-buccale allant du vert intense au gris bleu en passant par des teintes brique, saumon et rose pâle.

#### Support ; Associations avec d'autres invertébrés.

Certaines espèces vivent indifféremment sur des substrats organiques ou inorganiques.

Pax (1962) précise qu'en Adriatique *Epizoanthus arenaceus* se rencontre dans 80 p. 100 des cas sur un support organique. Les colonies fixées sur des substrats inorganiques présentent un nombre moins élevé de polypes ; selon Pax il semblerait que dans ce deuxième cas, les animaux soient dans de moins bonnes conditions. Parmi les supports d'origine organiques l'auteur note : 61 p. 100 de coquilles de Mollusques et 14 p. 100 de Tuniciers. Beaucoup de Zoanthaires sont fixés sur des organismes vivants sessiles : Ascidies, Crustacés cirripèdes, Lamellibranches, Gorgones, Hydraires. Ils se rencontrent plus rarement sur des organismes sédentaires, comme les Echinodermes, Gastéropodes et certains Crustacés décapodes.

Quelques espèces paraissent liées de manière très étroite à leur hôte-support et la relation semble précise.

Il existe ainsi des espèces spongiobiontes (Pax) telles que *Parazoanthus axinellae* sur *Axinella damicornis* (Esper) et *Axinella verrucosa* (Esper). Pax suppose que dans le second cas le Zoanthaire est moins bien adapté à son hôte car il constate une réduction dans la taille des colonies.

Nous avons étudié d'un point de vue histologique le mécanisme de fixation du Zoanthaire sur l'éponge. Nous n'avons pas observé chez les Zoanthaires de différenciations particulières au niveau des structures ectodermiques et mésoglées permettant l'ancrage sur l'éponge.

En conclusion, les caractères essentiels pour la diagnose des genres de Zoanthaires, outre les critères relatifs à la morphologie externe de la colonie et du polype — incrustation — sont ceux basés sur l'arrangement des mésentères et la disposition du sphincter.

D'autres caractéristiques anatomiques interviennent : ce sont la présence de canaux, d'îlots cellulaires et de lacunes dans l'épaisseur de la mésogée, ainsi que l'existence d'un sinus circulaire. Le tableau 1 résume l'ensemble de ces données.

Pour séparer les espèces, on considère les caractères anatomiques relatifs à la structure des tissus : taille et fréquence des îlots cellulaires, lacunes ; le nombre de mésentères, les particularités du pharynx, la présence de Xanthes et leur localisation, et enfin les caractéristiques du cnidome : localisation des diverses catégories nématocystiques et classes dimensionnelles.



Tableau I  
Caractères génériques des Zoanthaires adaptés d'après Haddon (1891).

Genres	Nombre d'espèces	Arrangement des Mésentères	Sphincter	Incrustations	Coenenchyme	Caux mésogléens	Sinus encerclant	Ilôts cellulaires	Lacunes mésogléennes	Gonades	Forme coloniale
<i>Zoanthus</i>	59	Brachy-cnémique	mésogléen double	absentes	présent	bien développés	absent	présents	présentes	♂ ♀ ou ♂	présente
<i>Isaurus</i>	4	Brachy-cnémique	mésogléen simple	absentes	absent ou faible	présents	absent	présents	présentes	♂ ♀ ou ♀	petite ou solitaire
<i>Gemmaria</i>	103	Brachy-cnémique	mésogléen simple	présentes	présent	présents	absent	présents	présentes	♂ et ♀	présente et solitaire
<i>Protopalycha</i>		Brachy-cnémique	mésogléen simple	présentes	présent ± développé	présents	absent	présents	présentes	♂ et ♀	présente
<i>Palythoa</i>		Brachy-cnémique	mésogléen simple	présentes	absent, forme solitaire	—	—	présents	—	?	solitaire et libre
<i>Spenopus</i>	1	Brachy-cnémique	mésogléen simple	présentes	absent, forme solitaire	—	—	présents	—	?	solitaire et libre
<i>Epizoanthus</i>	53	Macro-cnémique	mésogléen simple	présentes	présent	présents	absent	présents	présentes	♂ et ♀	présente ou libre
<i>Toracactis</i>	1	Macro-cnémique	mésogléen simple	présentes	"stolons"	absents	absent	absents	absentes	?	—
<i>Parazoanthus</i>	25	Macro-cnémique	endodermique simple	présentes	présent	présents	présent	présents	absentes	♂ et ♀	présente
<i>Isozoanthus</i>	14	Macro-cnémique	endodermique simple	présentes	—	présents	présent	—	absentes	?	absente
<i>Gerardia</i>	1	Macro-cnémique	endodermique simple	présentes	présent	présents	présent	—	présentes	♂ et ♀	présente

### III. — METHODES ET TECHNIQUES

Nous envisagerons successivement :

- Les techniques de récolte du matériel
- Les techniques d'études morphologiques et histologiques, utilisées dans un but systématique.

#### A — Récolte

Les méthodes ont été différentes selon la localisation des animaux : zone intertidale, (Tuléar, Madagascar) vasques et criques du récif à faible profondeur, ou espèces de plus grande profondeur, en substrat meuble ou dur, (*Epizoanthus* des biocoenoses du golfe de Marseille, *Parazoanthus* des parois rocheuses).

##### 1) Prélèvement en zone intertidale.

La plupart des espèces tropicales répertoriées à Tuléar, vivent dans la zone des balancements des marées, soit sur le récif, soit sur le rocher en place. Les récoltes se font au marteau et au burin, en détachant des fragments de madréporaires, d'algues calcaires, ou de substrat rocheux sur lesquels sont attachés les animaux.

La fixation suit immédiatement la récolte ou est différée jusqu'au retour au laboratoire. Dans ce dernier cas, les animaux sont placés dans des bocaux contenant de l'eau de mer eux-mêmes entreposés dans une caisse thermostatée afin d'éviter un échauffement trop important durant le transport.

##### 2) Récolte en plongée

Ce type de prélèvement convient pour collecter *Parazoanthus axinellae* des fonds coralligènes, présents dans le secteur des îles du Golfe de Marseille, ainsi que pour recueillir certains Zoanthaires du genre *Epizoanthus*, que l'on trouve à Tuléar sur la pente externe du récif. Les espèces des vasques et des criques ont été récoltées en plongée libre.

##### 3) Dragage

Nous avons effectué les prélèvements avec deux sortes de dragues. Pour les espèces du genre *Epizoanthus* vivant sur les petits substrats solides ou libres sur le fond, nous nous sommes servis de la drague type Charcot, utilisée par Picard (1965) pour l'étude des biocoenoses. La drague est doublée ou non d'une poche en toile à sac, suivant les caractéristiques des fonds et les animaux recherchés. Le volume de sédiment remonté varie entre 50 et 120 dm<sup>3</sup>. Une fois à bord, le prélèvement est tamisé sur une série de tamis de mailles respectivement : 10, 2, et  $\approx$  1 mm. Les animaux sont ensuite triés à la pince parmi le refus de tamis. Le matériel est soit immédiatement fixé à bord, soit conservé vivant en vue de l'étude au laboratoire, spécialement pour l'analyse des catégories nématocystiques.

Une seconde drague du même type, mais de dimensions supérieures, 100 sur 30 cm, et pourvue d'un filet de maille  $\approx$  50 mm a été employée pour la collecte d'*Epizoanthus paguricola* (Roule). La drague est remorquée plus rapidement pour éviter son envasement et une partie de la filtration a lieu pendant le trait. Par la suite, nous avons observé qu'en inversant la position des bras de drague, le rendement est augmenté. En effet ce n'est plus le bord aigu du cadre de la drague qui est en contact avec le sédiment, mais le côté arrondi ou s'attache le filet.

C'est pourquoi, nous avons modifié ultérieurement une drague Charcot, en adoptant des bourrelets métalliques au bord du cadre de celle-ci.

#### B — Etude du matériel

##### 1) Fixation

Selon le but poursuivi, les fixations ont été faites dans les liquides de fixation : Bouin, Halmi, Helly, Zenker, Baker et formol salé.

Les Zoanthaires des régions tempérées et une grande partie des espèces tropicales sont abondamment incrustées d'éléments étrangers, dont les particules pénètrent jusque dans la mésogée. La confection des coupes sériées s'avère ardue en raison de l'importance des éléments siliceux.

Divers auteurs ont proposé des techniques de désilicification suivies de décalcification (Lwowsky, 1913).

Seifert (1928), dans un travail sur les nématocystes des Zoanthaires, préconise la méthode suivante : la désilicification a lieu en premier. Les pièces sont placées dans un mélange d'acide fluorhydrique et d'alcool de composition arbitraire. Seifert, après plusieurs essais, utilise une solution : 1/4 d'acide fluorhydrique pour 3/4 d'alcool à 85°. Les objets restent de 1 à 5 jours dans le mélange. Il est avantageux de laisser l'animal plus longtemps dans un acide dilué. Puis les pièces sont rincées 1 à 3 h à l'eau courante. Ensuite on plonge les objets dans de l'acide chlorhydrique dilué (Romeis : 8 cc ClH concentré pour 100 cc d'eau distillée) pendant trois à quatre jours. Enfin on lave à l'eau courante additionnée de quelques gouttes d'ammoniaque pour éliminer les traces de gaz carbonique. La déshydratation est faite dans le xylol ou le benzène.

Cependant, après un tel traitement, les pièces sont le plus souvent macérées et deviennent impropres à la confection de coupes.

Nous avons donc procédé comme suit. Après fixation et éventuellement rinçage, les pièces sont placées dans une solution d'acide fluorhydrique du commerce (à 40 %) dilué de moitié dans de l'eau distillée, pendant un temps, qui varie de trois à douze heures. Nous n'avons pas trouvé avantage à prolonger la durée des bains dans un acide dilué. Par contre il est judicieux de placer l'objet dans un grand volume de liquide désilicifiant.

Puis la pièce est rincée à l'eau courante pendant six à douze heures. L'on n'a pas eu de meilleur résultat en ajoutant quelques gouttes d'ammoniaque au bain de rinçage. La déshydratation a lieu suivant le processus habituel.

Nous avons été conduits pourtant à utiliser le plus souvent comme déshydratant, au lieu de toluène, de l'alcool butylique ou de l'oxyde de propylène. L'imprégnation des pièces sous vide et l'inclusion, ont lieu dans de la paraffine à 56° ; les coupes sont réalisées à 5 - 6  $\mu$ .

En règle générale, les éléments calcaires ne sont pas très importants chez nos échantillons et sont éliminés par le fixateur (Bouin) ; sinon nous avons employé les méthodes de décalcification indiquées par Martoja et Martoja (1967).

Il arrive que malgré ces traitements, des grains de sable subsistent dans les tissus de l'animal à couper. Nous avons alors utilisé une technique indiquée par Mme C. Levi (communication personnelle) pour les spicules d'éponge.

La pièce une fois incluse, le bloc est entamé au rasoir jusqu'au niveau de l'objet à couper que l'on entame également. Puis une goutte d'acide fluorhydrique dilué est disposée à la surface du bloc au niveau de la coupe. L'acide pénètre par capillarité et dissout la silice. Il est alors possible de faire quelques coupes, puis on recommence le processus. Cette méthode, longue, conduit à perdre régulièrement quelques coupes, mais permet néanmoins de réaliser des sections à partir d'animaux très incrustés.

En dépit de ces divers procédés, certaines espèces du genre *Palythoa* se sont montrées impossibles à couper par les méthodes habituelles. Nous employons actuellement une technique permettant de faire des coupes d'épaisseur 10 à 20  $\mu$ , en partant de pièces incluses dans des résines synthétiques, telles que l'araldite, ensuite débitées en lames minces à l'aide d'une meule diamantée.

## 2) Colorations

L'ensemble des colorations effectuées a pour but de préciser les caractéristiques anatomiques et cytologiques des espèces étudiées. Ce sont essentiellement des colorations topographiques. Certaines ont été choisies car elles mettent en évidence les divers éléments du cnidome, ce sont : trichrome de Masson, trichrome de Masson variante de Goldner, trichrome en un temps de Gabe et Martoja, trichrome de Ramon y Cajal, Mann Dominici. Les colorations cytologiques que nous avons utilisées sont : laque chromique de gallocyanine, bleu de toluidine, pour la mise en évidence des structures nucléaires. Enfin pour l'étude des sécrétions nous avons employé A.P.S. (acide périodique schiff, bleu alcian), coloration de Mann.

## 3) Techniques particulières : nématocystes

Chez les Zoanthaires nous avons eu quelques difficultés à provoquer la dévagination de nématocystes conservés sur frottis desséchés, selon une technique de Weill (1934). C'est pourquoi, toutes les fois où cela nous a été possible, nous avons étudié du matériel frais. Les méthodes ont été différentes selon que nous avons analysé les nématocystes dissociés ou que nous les avons recherchés dans les tissus où ils se rencontrent normalement.

Pour obtenir des préparations de nématocystes isolés, l'on réalise des "squashes" à partir de fragments de tentacules, parois, cloisons, et la coloration a eu lieu ensuite. Nous avons surtout employé le rouge neutre à 2.p. 1 000, le bleu de méthylène à 5.p. 1 000, ainsi que la coloration de May - Grünwald - Giemsa utilisée pour les frottis sanguins. En fait, après le "squash", les nématocystes sont en partie dévaginés. L'action du rouge neutre et du bleu de méthylène est double : dévagination des nématocystes et coloration de leur contenu cellulaire. Il faut noter que dans le dernier cas la coloration est fugace.

En outre, nous nous sommes servis avec succès de la méthode au formol-nogrosine, mise au point par Deroux et Faïdy pour l'étude des Ciliés, (1966). Cette coloration est particulièrement nette pour les spirocystes.

Pour étudier les nématocystes dans les tissus, nous avons procédé en deux temps. Un fragment d'organe est prélevé sur le vivant et la dévagination des nématocystes est obtenue par action d'un courant électrique.

Le fragment est posé sur une lame, dans une goutte d'eau de mer. On fait passer pendant une seconde un courant alternatif faible - 6 à 12 volts - entre deux électrodes plongeant dans de l'eau de mer, au voisinage immédiat de l'objet sans cependant être en contact avec lui. Dans certains cas une stimulation itérative est nécessaire. La dévagination a lieu, plus rapidement qu'avec le rouge neutre ou le bleu de méthylène. Puis les cellules sont colorées comme précédemment.

L'étude des cellules urticantes dans les divers organes est complétée sur coupes histologiques. Les colorations employées alors sont le Ramon y Cajal, le Mann et l'A.P.S. bleu alcian. Il faut noter que sur coupes, les capsules se présentent très rarement dévaginées.

## IV. DIAGNOSE DES ESPECES RENCONTREES

## 1) ESPECES MEDITERRANEENNES

Zoanthaires macrocnémiques Haddon et Shackleton, 1891.

Zoanthaires dont les 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> mésentères de part et d'autre de la paire directive dorsale sont des macroseptes, c'est-à-dire atteignent le pharynx. Ce groupe comprend deux familles : Parazoanthidae et Epizoanthidae.

## Parazoanthidae

Les genres de cette famille sont caractérisés, outre l'arrangement macrocnémique des mésentères, par la situation endodermique du sphincter.

Genre Parazoanthus Haddon et Schackleton, 1891.

Zoanthaires formant des colonies plus ou moins grandes. Les polypes incrustés de particules étrangères, sont reliés par un coenenchyme, le plus souvent mince. L'ectoderme de la paroi est continu ; la mésoglée de la colonne présente parfois des îlots cellulaires, des lacunes et des canalicules ectodermiques. Elle contient toujours un système continu de canaux, devenant un "sinus encerclant" dans la partie distale du polype. Le sphincter est endodermique et plus ou moins diffus. Les espèces de ce genre sont dioïques.

*Parazoanthus axinellae* Schmidt, 1862

*Palythoa axinellae* Schmidt, 1862  
*Gemmaria swiftii* Duchassaing et Michelotti, 1860  
*Parazoanthus axinellae* Pax, 1910

## Localisation

L'espèce a été décrite par Schmidt, vivant sur une éponge du genre *Axinella*. Jourdan en 1880, note la présence de *Parazoanthus axinellae* fixé sur *Axinella verrucosa* (Esper) dans le golfe de Marseille, et indique que l'on trouve parfois cette espèce sur les fonds coralligènes. Nous avons récolté ce Zoanthaire en dragages sur *Axinella verrucosa* (Esper) *Axinella damicornis* (Esper) et *Hippospongia communis* Lamark dans les fonds détritiques côtiers aux alentours de l'île de Pomègues. Il a été rencontré sur *Petrosia dura* (Nardo) et *Cacospongia scalaris* Schmidt, à Port Cros. Il se développe aussi fixé sur substrat dur avec *Eucnicella cavolini* (Von Koch) et *Eunicella verrucosa* (Pallas), à l'entrée des grottes et sous les arches et voûtes rocheuses.

Dans la région de Marseille, d'après les renseignements fournis par les plongeurs, la localisation des diverses espèces d'éponges du genre *Axinella* est liée à la morphologie du substrat. C'est ainsi que les espèces *Axinella damicornis* et *Axinella verrucosa* se développent sur les surfaces subverticales et sous les surplombs, *Axinella polypoïdes* étant plutôt localisée aux surfaces subhorizontales. Par ailleurs, lorsque le recouvrement d'une surface par le Zoanthaire *Parazoanthus axinellae* est important, ce dernier est fixé indifféremment sur des éponges ou sur d'autres supports. Dans le cas contraire, on trouve le Zoanthaire essentiellement sur des éponges.

Enfin lorsque des éponges du genre *Axinella* et *Verongia* sont développées côte à côte, *Parazoanthus axinellae* se trouve sur les espèces d'*Axinella* mais manque sur *Verongia*.

Pax et Muller, en 1953, analysent les relations existant entre l'éponge support et le Zoanthaire : l'espèce est spongiobionte, cependant 80 p. 100 des échantillons récoltés étaient fixés sur *Axinella verrucosa*, 20 p. 100 étant associés à *Axinella damicornis*. Dans d'autres cas les Zoanthaires étaient fixés sur *Ircinia variabilis* O. Schmidt, *Ircinia spinosula* (O. Schmidt), *Halichondria panicea* (Pallas), *Verongia aerophaba* Schmidt et *Thenea muricata* Bowerbank. Nous n'avons, en ce qui nous concerne, jamais récolté *Parazoanthus axinellae* ni sur *Thenea muricata* ni sur *Verongia aerophaba*.

Pax (1962) a étudié la répartition de *Parazoanthus axinellae* en Adriatique. L'espèce manquerait dans le nord ouest et serait présente avec abondance dans la région moyenne de cette mer ; on n'a pas récolté d'échantillons dans le sud de l'Adriatique. A partir de ces récoltes, Pax définit trois races géographiques, dont la distinction est basée sur la nature de l'éponge support, le nombre de mésentères, le pourcentage d'éléments calcaires dans l'encroûtement et les dimensions de deux catégories nématocystiques, spirocystes et holotriche. Par ailleurs, Pax indique une répartition bathymétrique beaucoup plus large que celle que nous avons notée. Il a trouvé *P. axinellae* de 35 à 350 mètres, alors que nos échantillons n'ont pas été récoltés à plus de 65 mètres, ni dans la région marseillaise, ni à Banyuls-sur-Mer. La répartition bathymétrique serait donc très différente selon les endroits. Cependant pour le reste, l'espèce semble nécessiter une eau assez propre, renouvelée, et un éclaircissement quelque peu réduit.

#### *Morphologie externe de la colonie et des polypes*

Ces Zoanthaires coloniaux, le plus souvent épibiotiques, forment des ensembles de quelques polypes à plus d'un millier d'individus. Pax et Müller (1962) dénombrent 1 300 polypes dans une seule colonie. Les animaux sont groupés en amas de quelques individus issus d'une lame coenenchymateuse, les groupes de polypes étant reliés les uns aux autres par de fins stolons. Dans un amas, les animaux ont des tailles diverses mais les polypes bordant sont en règle générale de taille inférieure. Parfois les polypes sont disposés en rangées, rattachés les uns aux autres par des stolons. Cette répartition s'observe notamment lorsque les Zoanthaires sont fixés sur des éponges de forme allongée. Dans le cas d'une éponge support dont le profil est dissymétrique, (genre *Axinella* par exemple), les polypes sont développés sur les arêtes et crêtes de l'éponge ainsi qu'à la partie distale de cette dernière. La base de l'éponge est le plus souvent libre d'épibiose.

La colonne de *Parazoanthus axinellae* est cylindrique, et le capitulum porte 14 à 18 crêtes avec un mode à 16. Fixés, les polypes mesurent 2 à 9 mm de long pour un diamètre de 2 à 3,5 mm. Le pouvoir de contraction est très grand ; les animaux épanouis atteignent souvent 15 à 20 mm de longueur.

Scapus et capitulum sont incrustés d'éléments étrangers.

Les colorations des colonies récoltées dans la région de Marseille et Banyuls varient du jaune pâle grisâtre à l'orangé le plus vif et il existe souvent une homochromie entre le Zoanthaire et l'éponge support. Nous n'avons pu mettre en évidence une relation entre la couleur plus ou moins intense des polypes et la profondeur de récolte. Nous n'avons pas observé de différences, ni morphologiques, ni anatomiques entre les espèces claires et celles plus intensément colorées. D'après Rancovec, cité par Pax (1962), les colonies femelles en voie de reproduction auraient un reflet verdâtre. Des analyses de Fechter, (1964) il apparaît que la couleur jaune est due à la présence d'un caroténoïde dont les grains emplissent les lacunes intercellulaires de l'ectoderme et des îlots cellulaires mésogléens.

Contrairement à ce qui a été affirmé par divers auteurs, il n'y a pas d'association avec des Xantheles chez *Parazoanthus axinellae*.

#### *Anatomie*

##### *Paroi.*

L'ectoderme continu est relativement épais (89 à 136  $\mu$ ) ; il est lacuneux, et présente en profondeur des nématocystes holotriches. La densité de cette catégorie nématocystique augmente de la base du polype vers la région capitulaire où les holotriches sont très abondants mais toujours localisés en profondeur. Fechter note une relation inverse entre l'épaisseur de la croûte susectodermique et la densité des holotriches de l'ectoderme chez les deux espèces qu'il a examinées (*Parazoanthus axinellae* et *Epizoanthus arenaceus*).

Outre ces cellules urticantes, l'ectoderme contient de nombreuses cellules remplies de grains de sécrétion qui apparaissent comme des mucopolysaccharides neutres (Fechter, 1964).

L'ectoderme de la colonne est pourvu chez les animaux fixés, de replis profonds et réguliers, dus à la contactation importante de l'animal. Nous avons noté chez les échantillons examinés un taux de contraction de 45 à 55 p. 100.

La mésoglée mesure 127 à 146  $\mu$ . Elle est plissée comme l'ectoderme. Des traces d'éléments étrangers apparaissent inclus dans sa partie externe. La densité de ces lacunes augmente également du bas vers le haut de la colonne. Leurs dimensions sur nos échantillons s'échelonnaient entre 7,5 et 108  $\mu$  de long sur 7,5 à 75  $\mu$ , de large. Au delà de cette zone lacunaire, la mésoglée présente quelques cellules à cytoplasme granuleux et des îlots cellulaires contenant des pigments. Ces îlots sont plus denses dans la partie distale du scapus où ils s'organisent en formant un sinus circulaire, courant dans la mésoglée aux deux tiers de son épaisseur.

L'endoderme de la paroi du corps mesure entre 30 et 36  $\mu$ . Il contient des nématocystes holotriches et est dépourvu de Xantheles. L'endoderme se différencie de l'ectoderme (Fechter, 1964) par ses caractéristiques histochimiques. Il ne présente que très peu de cellules à mucopolysaccharides, mais montre de nombreuses cellules à inclusions : ces dernières seraient des particules alimentaires en voie de résorption.

#### *Tentacules.*

Ils sont très contractiles, avec une mésoglée mince. L'ectoderme est épais d'environ 100  $\mu$  et comporte des spirocystes en surface. A la limite interne de l'ectoderme les tentacules présentent une couche musculaire de fibres longitudinales dont l'épaisseur égale celle de la mésoglée (environ 7,4  $\mu$ ).

#### *Disques et pharynx.*

Le disque est caractérisé par la minceur de la mésoglée comparée à l'épaisseur de l'ectoderme dans lequel sont inclus des nématocystes holotriches et des spirocystes. L'ouverture buccale portée sur un dôme conduit à un pharynx large et long, fortement plissé.

#### *Sphincter.*

Il est long, endodermique et se réduit progressivement du haut en bas de la colonne. En coupe sagittale, le sphincter se présente sous forme d'une succession d'arcs de cercles, dont la taille et le rayon de courbure diminuent vers la partie basale du polype.

#### *Mésentères.*

L'arrangement des mésentères est macrocnémique. Le nombre de cloisons chez les animaux que nous avons examinés variait entre 28 et 36 avec un mode à 32. D'après Carlgren (1935) les exemplaires de la mer thyrrénienne ont entre 30 et 38 mésentères. Pax (1962) indique 28-32 : sous-espèce *adriaticus*, 36-39 : sous-espèce *liguricus*, 30-36 : sous-espèce *muelleri*.

Les macroseptes directs ventraux présentaient, chez les exemplaires analysés, une mésoglée quelque peu épaissie par rapport aux autres cloisons. Les bandelettes contiennent ainsi que le filament mésentérique, de nombreux nématocystes microbasiques mastigophores. Des holotriches sont éparés en profondeur.

#### *Cnidome.*

Les dimensions des divers éléments sont :

##### Spirocystes

tentacules et disque buccal : 16,4 – 18,2 x 2,7 – 3,6  $\mu$ .

##### Holotriches

paroi et coenenchyme : 27,2 – 31 x 10,9 – 12,7  $\mu$ .

tentacules et disque : 30,9 – 23,7  $\mu$ .

##### Microbasiques mastigophores

mésentères : 14,5 – 18,2 x 3,6 – 5,4  $\mu$

filaments : 14,5 – 18,2 x 3,6 – 5,4  $\mu$ .

A propos de *P. axinellae*, Pax (1962) indique des différences locales dans le nombre des mésentères ainsi que dans les dimensions de certaines catégories nématocystiques (holotriches de la paroi du corps) qui seraient liées à la bathymétrie. Le nombre de mésentères serait d'autant plus élevé que l'espèce vit plus profondément. Quant aux dimensions nématocystiques, elles seraient minimales pour les espèces des grottes, les espèces profondes et superficielles ayant toutes deux des holotriches de taille supérieure.

Nous avons cherché à vérifier ces observations pour les exemplaires du golfe de Marseille, en récoltant des animaux à diverses profondeurs ; mais dans notre région ces corrélations entre les caractéristiques dimensionnelles des nématocystes le nombre de mésentères d'une part, et la profondeur et le degré d'éclairement d'autre part, n'apparaissent pas avec netteté.

#### *Gonades.*

Chez les exemplaires analysés histologiquement, il apparaît, au niveau moyen des mésentères, des îlots cellulaires entourés d'une lame mésoglénne. Il s'agit de cellules reproductrices non encore différenciées. Des animaux présentant des ovocytes mûrs ainsi que d'autres dont les mésentères contenaient des spermatoctes ont été observés en juillet et août à Marseille et en septembre – octobre à Banyuls-sur-Mer.

Selon Pax (1962) l'on trouve les deux sexes dans une même colonie. D'après le même auteur des polypes sexuellement mûrs ont été récoltés près de Rovinj en avril, et la ponte aurait lieu en mai ; Rakovec (note inédite citée par Pax) aurait récolté également en mai dans la région de Krk (Yougoslavie) des animaux prêts à pondre. Mais les auteurs ne donnent pas de renseignements concernant la température de l'eau dans ces deux localités pour les périodes de l'année dont il est fait mention. A Marseille, les températures de l'eau de mer enregistrées en juillet-août 1968 étaient de : 23 ° - 25 °. Il semble qu'un décalage dans la période de reproduction sexuée apparaisse d'est en ouest pour la Méditerranée. Il est possible qu'il soit lié à des variations thermiques.

#### Fixation sur l'éponge support.

Afin de préciser s'il existait des adaptations du zoanthaire au niveau de fixation sur le support, nous avons étudié histologiquement l'ensemble *Parazoanthus axinellae* - éponge support, les coupes étant réalisées sans désilicification préalable.

Sur une coupe sagittale, les polypes de *Parazoanthus axinellae* sont séparés du support par une couche épaisse de tissus, mésoglée et ectoderme.

A l'endroit de la zone de contact l'éponge développe une cuticule d'épaisseur variable. La présence de cette dernière semble être en relation avec une réduction de la circulation d'eau dans les tissus de spongiaire (Vacelet, 1971). Au contact de cette cuticule, l'ectoderme du Zoanthaire ne présente pas de différenciations particulières permettant l'ancrage de la colonie. Il est cependant plus mince que sur la colonne. Les nématocystes holotriches présents dans l'ectoderme du scapus sont ici rares, voire absents.

La mésoglée par contre, est épaisse et a une structure différent ; dans sa partie externe, elle montre une réduction des îlots cellulaires qui deviennent de plus en plus abondants en profondeur. En même temps, on note la présence de nombreuses cellules fibreuses qui la sillonnent. Plus haut ces fibres sont beaucoup moins abondantes et disparaissent même vers la colonne du polype. L'épaisseur de la mésoglée décroît progressivement de part et d'autre de celui-ci ; dans cette région la mésoglée est parcourue par des canaux endodermiques dont la taille se réduit peu à peu. Ils s'étendent de chaque côté de la base du polype courant dans la lame coenenchymateuse et le stolon.

S'il n'existe pas à proprement parler de dispositif d'ancrage, on peut penser que la présence de fibres abondantes à la base de la mésoglée permet une meilleure adaptation du Zoanthaire à son support.

#### Position systématique

Chez *Parazoanthus axinellae* nous avons vu que Pax (1962) détermine trois sous-espèces dont les caractéristiques sont les suivantes :

Eponge support	Nombre de mésentères	% de calcaire	Holotriches de la paroi en $\mu$	Spirocystes en $\mu$	Sous espèce
<i>Thenea</i> souvent	$\overline{30}$ 28 à 32	15 %	21-26	10-16	<i>adriaticus</i>
Toujours sur <i>Thenea</i>	$\overline{37}$ 36-38	25-60 %	24-32	15-17	<i>liguricus</i>
Jamais sur <i>Thenea</i>	$\overline{32}$ 30 à 36	presque 10 %	27-31 26-34	18-21	<i>muelleri</i>

On peut se demander où se placent les échantillons de Méditerranée occidentale ; en effet, le nombre de cloisons relevé sur nos échantillons recouvre l'ensemble des données de Pax pour les trois sous-espèces (28 à 36 avec un mode à 32). Cependant, le pourcentage d'éléments calcaires varie considérablement selon le support et le lieu de récolte.

En ce qui concerne les dimensions nématocystiques nous avons noté les mensurations suivantes :



Holotriches de la paroi en $\mu$	Spirocystes des tentacules en $\mu$
27,2-30,9 x 10,9-12,7	16,4 x 2,7-3,6 à
27-31	18,2 x 2,7-3,6
29 en moyenne	16-18
	17 en moyenne

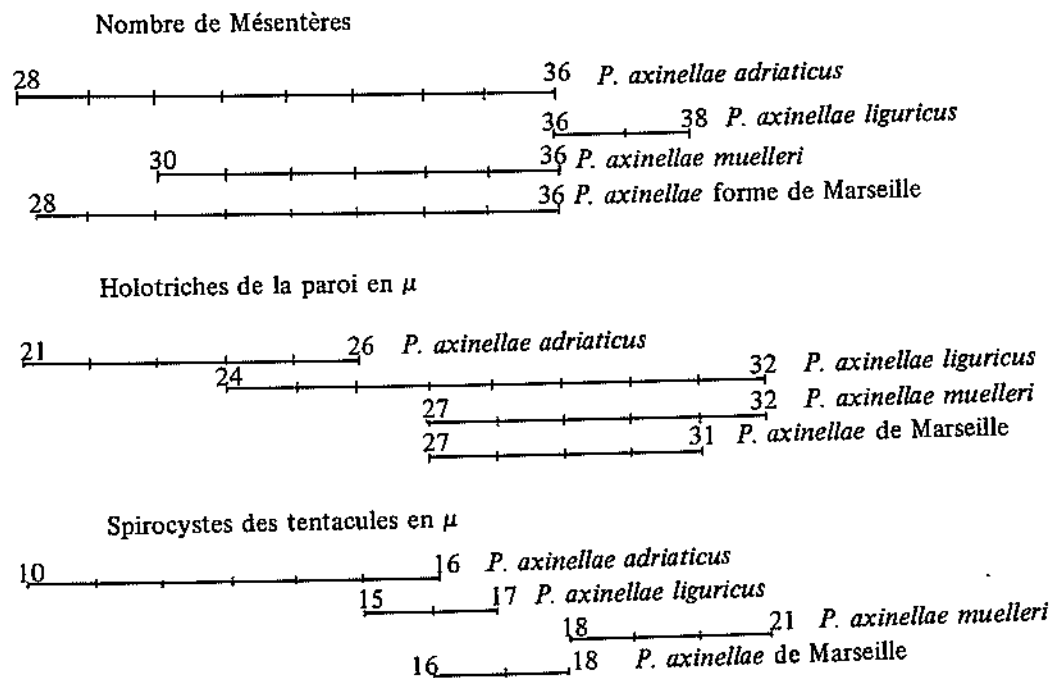
L'ensemble des données est résumé dans le tableau 2. Le nombre moyen de mésentère se rapproche de celui indiqué par Pax pour *P. axinellae mülleri* (\*) cependant la variation du nombre trouvé chez nos exemplaires est telle qu'elle englobe toutes les mesures de Pax relatives à *P. axinellae adriaticus* et *P. axinellae muelleri*.

Quant aux dimensions nématocystiques elles rapprochent nos échantillons à la fois de *P. axinellae muelleri*, (cf. holotriches) et de *P. axinellae adriaticus* et *liguricus* (cf. spirocystes).

Si l'on admet d'établir les moyennes du nombre de mésentères et des dimensions nématocystiques indiquées par Pax, en les rapprochant des dimensions modales obtenues avec nos mesures, l'espèce de Marseille et Banyuls pourrait être assimilée à *P. axinellae muelleri* Pax.

Mais il n'est pas possible de préciser la signification des différences observées, ne connaissant pas l'effectif sur lequel l'auteur a réalisé ses mesures.

Tableau 2  
Caractéristiques des mésentères et du cnidome de  
*P. axinellae* et des formes voisines.



#### Distribution géographique

La répartition géographique de *Parazoanthus axinellae* s'étend sur tout le pourtour de la Méditerranée ; outre l'Adriatique elle a été récoltée dans la baie de Naples, le golfe de Gênes, sur les côtes de la Corse, dans la région de Marseille et à Banyuls-sur-Mer ; Pax la signale de la Calle, sur la côte atlantique de l'Espagne. Sa zone de répartition vers le nord atteindrait les côtes de la Manche. Enfin elle a été récoltée sur la côte ouest africaine lors d'une campagne du *Mercator* (Pax et Muller, 1956).

-----  
\*Selon le code de nomenclature internationale, *mülleri* doit s'écrire *muelleri* ; c'est cette orthographe que nous utiliserons désormais.

## Epizoanthidae

Famille de Zoanthaires macrocnémiques à sphincter mésogléen.

## Genre Epizoanthus Gray, 1867

Zoanthaires macrocnémiques formant de petites colonies fixées ou libres sur le fond. La paroi du corps est incrustée d'éléments étrangers. Les polypes sont associés les uns aux autres par un coenenchyme ou par de fins stolons.

*Epizoanthus arenaceus* Delle Chiaje, 1823

*Palythoa arenacea* Andres, 1889

## Localisation

Dans le golfe de Marseille, cette espèce se rencontre dès la zone infralittorale. On la récolte fixée sur le rocher en place, ou sur de petits substrats solides dans les bioconenoses du Détritique côtier et Détritique envasé. Dans ces derniers cas les colonies sont développées sur des substrats organiques : tuniques d'Ascidies, coquilles de Lamellibranches et Gastéropodes ou inorganiques : cailloux, fragments de brique, métal, scories, voire même sur le verre.

## Morphologie externe de la colonie et du polype

Ces Zoanthaires coloniaux peuvent comporter jusqu'à 25 polypes (Pax, 1962) reliés les uns aux autres par un stolon. Les individus sont de petite taille ; 2 à 6 mm de long avec un mode oscillant autour de 3 mm pour un diamètre allant jusqu'à 5 mm.

Le capitulum est bordé par un cercle de bractées dont le nombre varie entre 14 et 18 avec un mode à 16. Contracté, le polype montre une partie distale arrondie et les bractées sont presque invisibles.

Les tentacules au nombre de 28-36 sont en deux cercles alternés. Leur coloration est beige avec une pointe claire blanchâtre à orangé qui peut parfois manquer.

La colonne et le scapulus ont une teinte uniforme gris brun, certains exemplaires présentant une teinte rougeâtre.

Le disque est beige comme les tentacules avec une zone périorale plus soutenue.

## Anatomie

## Paroi.

L'ectoderme est le plus souvent éliminé par le processus de décalcification et désilicification. Là où il demeure, il apparaît couvert d'une couche probablement muqueuse irrégulière et continue ; son épaisseur est variable selon le niveau de la colonne mais toujours assez importante : (40 - 50  $\mu$ ). Il contient des nématocystes holotriches, qui sont plus abondants au niveau proximal de la colonne.

La mésoglée de la colonne est épaisse, de 110 à 295  $\mu$  avec une moyenne de 150 à 200  $\mu$ . Elle contient de nombreuses lacunes, traces de grains inclus dans la paroi, qui pénètrent jusqu'au niveau de l'endoderme. Il faut noter l'hétérogénéité que montrent les formes des particules ; des éléments anguleux voisinent avec des grains arrondis. Les dimensions de particules incluses varient entre 10 et 200  $\mu$ , valeurs extrêmes entre lesquelles toutes les tailles se répartissent. A la base de la colonne, la mésoglée est beaucoup plus mince, sans inclusions étrangères, mais présente des grandes lacunes remplies de cellules à cytoplasme granuleux. L'endoderme de la paroi du corps est séparé de la mésoglée par une fine couche de fibres musculaires circulaires d'épaisseur 2,5 à 3,5  $\mu$ . Il est haut (20 - 25  $\mu$ ) et présente ici et là quelques holotriches.

## Tentacules.

En nombre égal à celui des mésentères, ils sont assez courts à l'état rétracté. Ils présentent un ectoderme épais (70 - 100  $\mu$ ) comportant à la surface des nématocystes spirocystes quantitativement moins abondants que chez les autres espèces examinées, et des holotriches en profondeur ; ces derniers

apparaissent sur toute la surface du tentacule. Quelques rares microbasiques mastigophores ont été observés. Une mésoglée de faible épaisseur ( $7 - 10 \mu$ ) est bordée par une couche musculaire ectodermique longitudinale assez développée ; la couche circulaire endodermique est plus faible ; l'endoderme ne montre pas de différenciations particulières.

#### *Disque et pharynx.*

Le disque est remarquable par l'importance de l'ectoderme ( $50 - 60 \mu$ ) comportant des nématocystes holotriches, quelques spirocystes et de nombreuses cellules sécrétrices. Leur densité augmente vers la région orale et le pharynx.

Ce dernier est pourvu d'un hyposulcus net. Les plis importants de l'ectoderme sont supportés par de très légers épaissements de la mésoglée. L'ectoderme du pharynx comporte des nématocystes microbasiques et de très nombreux holotriches, localisés en profondeur au niveau des plis qui correspondent le plus souvent à l'insertion des mésentères.

La mésoglée du pharynx est mince sauf au niveau du siphonoglyphe où elle s'épaissit quelque peu. Elle comporte des cellules éparses. L'endoderme de la région pharyngienne montre un développement plus important qu'au niveau des cloisons.

#### *Sphincter.*

Mésogléen et simple, il est composé de mailles en séries, aplaties dans la partie distale plus arrondies dans la partie proximale. Le sphincter localisé au niveau moyen de la mésoglée, se rapproche peu à peu de l'endoderme. Le nombre de mailles était très variable sur les échantillons examinés et oscille entre 46 et 56.

#### *Mésentères.*

Au nombre de 30 à 36 (mode à 32) ils présentent l'arrangement macrocnémique typique, avec trois paires de macroseptes. Ces derniers portent des bandelettes cnido-glandulaires développées, contenant de gros amas d'holotriches et des microbasiques dans la partie médiane.

L'endoderme qui borde les cloisons est remarquablement mince comparé avec celui de la paroi du corps. La mésoglée des cloisons est d'épaisseur à peu près constante sur tout son parcours à l'exception de faibles replis au niveau de l'insertion des muscles basilaires. La musculature pariéto-basilaire est comparativement moins développée.

#### *Cnidome.*

L'ensemble des catégories nématocystiques, caractéristique des Zoanthaires se répartit comme suit et les dimensions varient peu.

#### Spirocystes

tentacules et zone péribuccale :  $12,7 - 14,6 \times 2,7 - 3,6 \mu$

#### Holotriches

paroi :  $23,7 - 27,3 \times 9,1 - 11 \mu$

tentacules :  $21,8 - 27,11 \times 7,3 - 9,1 \mu$

pharynx :  $27,3 \times 11 \mu$

mésentères :  $27,3 \times 11 \mu$

#### Microbasiques mastigophores

paroi : pas d'observations

tentacules :  $11,2 \times 3,6 \mu$  rares

pharynx :  $12,7 - 14,6 \times 2,7 - 3,6 \mu$

mésentères :  $14,5 - 16,4 \times 3,6 \mu$

#### *Gonades.*

Sur les exemplaires étudiés histologiquement on note la présence de follicules contenant des spermatozoïdes en voie de développement. L'espèce paraît dioïque, mais on n'a pas observé les premiers stades de différenciation des gamètes.

*Position systématique*

Par la forme des colonies, les dimensions des polypes le nombre de mésentères, la structure du sphincter ainsi que les dimensions nématocystiques, l'espèce recueillie se rapporte à *Epizoanthus arenaceus* Delle Chiaje.

*Distribution géographique*

Cette espèce est récoltée communément en Méditerranée (Carlgren, 1935) ; nous l'avons recueillie dans les environs de Marseille, ainsi qu'à Banyuls-sur-Mer, dans les biocoenoses du Détritique côtier et Détritique envasé ; Pax a établi que cette espèce constitue en fait un ensemble de plusieurs races géographiques qui se différencient les unes des autres par la composition et les dimensions des éléments de l'armature nématocystique.

*Epizoanthus arenaceus ingerborgae* Pax, 1952*Localisation*

Cette forme est récoltée dans le golfe de Marseille entre 30 et 80 mètres de profondeur ; on la trouve fixée sur les blocs ou libre sur le fond dans les différentes biocoenoses Détritique côtier et Détritique envasé, et abondante dans l'ensemble dit "Fonds meubles instables", associée avec *Epizoanthus vagus* n.sp. Dans ce dernier cas l'espèce n'est pas vraiment libre mais fixée sur de fins graviers ou de fibres rouies de Posidonies. Elle manque dans les fonds où prédomine une fraction vaseuse.

*Morphologie externe de la colonie et du polype*

Zoanthaires coloniaux ; les polypes sont reliés les uns aux autres par un mince stolon qui peut être presque inexistant. Les animaux sont soit fixés sur des pierres, soit attachés à de fins graviers ou même à des particules fibreuses. Le support de la colonie est parfois de taille tellement réduite que les polypes paraissent libres sur le fond.

La taille des animaux varie de 2 à 16,5 mm de long pour un diamètre de 2 à 6 mm.

Le capitulum est bordé d'un cercle de bractées dont le nombre oscille entre 11 et 16 avec un mode à 14 ; contractée la zone capitulaire est aplatie ; les tentacules au nombre de 28 à 32 en deux cercles alternés sont longs et pourvus dans la partie terminale d'une pointe blanchâtre, le reste du tentacule étant uniformément beige.

La colonne et le scapulus ont une teinte beige sable avec un anneau plus foncé, brunâtre à rougeâtre immédiatement sous le cercle de bractées. Ces dernières sont un peu plus claires beige à blanchâtre, et la zone périorale est bordée d'un anneau blanchâtre à orange, le reste du disque étant généralement beige clair.

*Anatomie**Paroi.*

L'ectoderme a le plus souvent disparu au cours des manipulations de décalcification et désilicification. Là où il demeure, il est continu et contient des nématocystes holotriches. Son épaisseur est de 35 à 45  $\mu$ .

la mésoglée, atteignant 100 à 125  $\mu$ , contient de nombreuses lacunes, trace des inclusions qui pénètrent plus ou moins profondément dans la paroi. La taille des particules incluses dans la mésoglée varie entre 18 x 18 et 145 x 72  $\mu$ . Toutes les dimensions se répartissent entre ces tailles extrêmes.

Au voisinage de l'endoderme apparaît une zone sans inclusions dont l'épaisseur atteint en moyenne 7  $\mu$ . Entre les lacunes la mésoglée est homogène avec des inclusions cellulaires et des îlots. Les lacunes elles-mêmes sont souvent bordées d'une cellule allongée.

Entre la mésoglée et l'endoderme on note une couche musculaire mince. L'endoderme qui fait suite est d'épaisseur constante et atteint 33 à 37  $\mu$ .

*Tentacules.*

En deux cercles alternés ils sont courts à l'état contracté ; l'ectoderme mesure 50 à 90  $\mu$  d'épaisseur et contient des spirocystes en surface et des holotriches épars en profondeur. A l'apex, les holotriches sont

plus nombreux que dans le reste du tentacule, et la présence de cellules sécrétrices acidophiles contribue à donner aux tentacules la coloration d'un blanc opaque qu'ils présentent sur le vivant. Cependant il n'y a pas de différenciations en organes urticants ou acrosphères dans la partie distale de cet organe.

Une couche musculaire assez épaisse fait suite à l'ectoderme tentaculaire ; elle représente  $7-9\mu$  d'épaisseur.

La mésogée sous-jacente mesure de  $9$  à  $18\mu$  et l'endoderme est de l'ordre de  $36\mu$  ; la lacune interne est peu importante.

#### *Disque et pharynx.*

La zone péribuccale se caractérise par un ectoderme haut, contenant des nématocystes spirocystes plus nombreux au voisinage de l'insertion des tentacules que vers le centre. Des cellules pigmentaires apparaissent vers la région orale et contiennent des grains de sécrétions en amas. La mésogée est tout particulièrement mince dans la région péribuccale sauf au niveau de l'insertion des mésentères où elle s'épaissit quelque peu. L'endoderme est régulier sur toute la surface du disque.

Le pharynx est long et plissé, les plis supportés par de légers épaissements de la mésogée qui partout ailleurs est assez mince. Le sillon ventral est bien différencié avec un ectoderme cilié presque aussi haut que dans le reste du pharynx mais sa mésogée est épaissie. L'ectoderme du pharynx comprend des microbasiques mastigophores nombreux et des holotriches en profondeur. Les cellules sécrétrices acidophiles sont abondantes au niveau des replis.

#### *Sphincter.*

Il occupe distalement toute la largeur de la mésogée et se situe dans son parcours entier à égale distance de l'endoderme et de l'ectoderme. Il est constitué de mailles larges et arrondies dans la partie distale ; plus bas elles deviennent étroites, en fente, et moins nombreuses ; les mailles se réduisent ensuite en largeur et finissent par être complètement arrondies. Dans le cours moyen du sphincter elles sont disposées de manière oblique, par rapport à la position qu'elles occupent dans la partie distale et proximale. Dans la zone basale les mailles petites et arrondies sont plus proches de l'endoderme que de l'ectoderme mais ceci n'apparaît pas toujours et est quelque peu fonction du niveau plus ou moins sagittal de la coupe longitudinale (fig. 1).

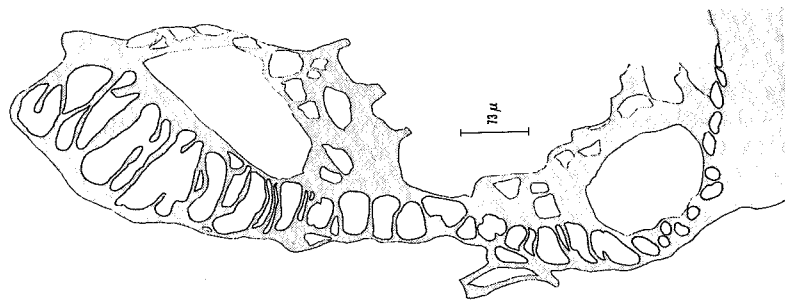


Figure 1 — *Epizoanthus arenaceus ingeborgae* Pax ; coupe schématique du sphincter.

#### *Mésentères.*

Les cloisons dont le nombre varie entre 28 et 36 ont une disposition macrocnémique typique. Elles sont minces avec une mésogée développée particulièrement au niveau du pharynx, à l'endroit de l'insertion de la musculature longitudinale. Ailleurs la mésogée est mince, sans îlots cellulaires ou lacunes visibles dans son épaisseur. L'endoderme des mésentères est comparativement épais avec des bandelettes cnidoglandulaires bien développées, les filaments mésentériques sont pourvus de nématocystes holotriches épars et de microbasiques mastigophores très nombreux.

La musculature rétractrice des mésentères est bien développée ; les microseptes, assez longs ont une musculature pariétobasilaire plus développée que celle des macroseptes.

#### *Cnidome.*

Les éléments du cnidome présentent les dimensions suivantes :

## Spirocytes

tentacules et zone péribuccale :  $10,9 - 14,5 \times 2,7 - 3,6 \mu$ 

## Holotriches

paroi : pas d'observations

tentacules :  $21,8 - 25,4 \times 7,3 - 9,1 \mu$ .pharynx :  $23,6 - 25,4 \times 7,3 - 9,1 \mu$ .mésentères : rares  $23,6 \times 7,3 \mu$ .

## Microbasiques mastigophores

paroi : pas d'observations

tentacules :  $12,7 - 14,5 \times 2,7 - 3,6 \mu$  } hampe mincepharynx :  $14,6 \times 3,6 \mu$ mésentères :  $12,7 - 14,5 \times 2,7 - 3,6 \mu$  hampe large

## Gonades.

Les animaux que nous avons examinés histologiquement présentaient des gonades développées. A côté de cellules ovogoniales apparaissent des amas spermatogénétiques. L'espèce serait hermaphrodite, cependant il n'est pas possible de préciser le type protandrique ou nom de cet hermaphrodisme. Pour cette espèce la reproduction dans la région de Marseille se place pendant la période chaude août-septembre et est brève.

L'espèce est remarquable par les morphoses qu'elle est susceptible de présenter, avec des colonies de 2 à 3 polypes apparemment libres, et sans stolons, dans les stations où le fond est instable, et des colonies comprenant jusqu'à 5 à 6 individus dans les stations où la turbulence est réduite. Dans ce dernier cas il apparaît entre les polypes, une bande stoloniale élargie. Les animaux ont également une apparence plus massive que celle des espèces "libres".

## Position systématique

Par la forme des colonies, le nombre de bractées et de mésentères, la morphologie externe et l'anatomie, cette espèce se rapproche d'*Epizoanthus arenaceus* Delle Chiaje, décrite par Andres en Méditerranée et que Carlgren associe à tort à *Epizoanthus incrustatus* Haddon et Schackleton (le nombre de bractées, de tentacules, de mésentères, ainsi que la structure du sphincter sont dissemblables).

Les travaux les plus récents concernant les Zoanthaires méditerranéens sont ceux de Pax (1962). L'auteur détermine 8 espèces appartenant au genre *Epizoanthus*, et indique deux sous espèces pour *E. arenaceus*, *E. arenaceus ingeborgae* forme d'Adriatique, et *E. arenaceus liguricus* de Méditerranée occidentale (environs de Monaco).

Dans leur étude sur les zoanthaires du Musée Océanographique de Monaco, Pax et Muller indiquent les différences existant dans la forme *liguricus*, par rapport à *E. arenaceus*.

<i>E. arenaceus liguricus</i>	<i>E. arenaceus</i>
Nombre de mailles musculaires 26	Nombre de maille musculaires 36
Coupe transversale du sphincter, 2 parties :	Coupe transversale du sphincter, 1 partie.
partie distale compacte, appendice proximal en forme de queue.	
Mailles à peu près rondes	Mailles musculaires allongées ou elliptiques
Spirocystes de tentacules dimorphes.	Spirocystes monomorphes

D'après ces données, nous ne pouvons assimiler l'espèce récoltée à Marseille à *E. arenaceus liguricus*.

Elle se rapproche beaucoup par contre d'*Epizoanthus arenaceus ingeborgae* : nombre de tentacules et mésentères, anatomie de la paroi, cependant les dimensions nématocystiques sont quelque peu inférieures, et nous n'avons pas observé dans les filaments mésentériques des nématocystes de deux tailles.

Cependant l'espèce diffère de *Epizoanthus arenaceus ingeborgae* et se rapproche de *Epizoanthus paxi* par les caractéristiques pigmentaires : bord sombre sous le scapulus, bractées et pointe des tentacules claires, zone périorale claire. Elle en diffère nettement par le nombre de mésentères qui est de 28 à 32 (mode à 28) alors que *Epizoanthus paxi* a au plus 24 mésentères.

L'espèce de Marseille diffère de *Epizoanthus mediterraneus* par le sphincter plus court, par le nombre inférieur de mésentères et de bractées ; les dimensions nématocystiques diffèrent également.

En conclusion bien que par la coloration notre espèce rappelle *Epizoanthus paxi*, nous la rapprochons d'*Epizoanthus arenaceus ingeborgae* avec laquelle elle présente le plus de similitudes tant anatomiques que morphologiques et écologiques.

#### *Distribution géographique*

L'espèce est connue du nord est de la Méditerranée, Mer Adriatique et golfe de Marseille. Nous ne l'avons pas récoltée parmi les prélèvements effectués dans la région de Banyuls-sur-mer, où des recherches plus nombreuses permettraient sans doute de la retrouver également.

#### *Epizoanthus vagus n. sp.*

Zoanthaire macrocnémique à sphincter mésogléen, formant des colonies libres sur le fond. Les polypes sont coalescents à la base et présentent une paroi du corps incrustée de particules étrangères ; 24 à 28 mésentères. Espèce dioïque.

#### *Localisation*

L'espèce est récoltée dans le golfe de Marseille, entre trente et quatre vingt dix mètres environ de profondeur. On la trouve dans les biocoenoses suivantes, décrites par Picard (1965) : Détritique côtier, Détritique envasé ; son abondance est remarquable dans l'ensemble dénommé "Fond meubles instables", Picard (1965) a rencontré l'espèce dans deux biocoenoses, Détritique côtier (Stations n° 2, n° 3, n° 4, n° 5) et Détritique envasé (Stations n° 4, n° 5). L'espèce manque dans l'Etage infralittoral supérieur.

Elle a été recueillie dans les mêmes conditions aux environs de Banyuls.

#### *Morphologie externe de la colonie et du polype*

Zoanthaires coloniaux, non fixés sur le fond ; les colonies sont formées de 2 à 6 polypes, dans le cas de 2 polypes, ils sont opposés, et on ne distingue pas de zone de séparation entre les deux éléments de la colonie. La colonne a une forme cylindroconique, la largeur la plus grande étant au niveau du capitulum. La taille des polypes oscille de 1,5 à 19,5 mm de long pour un diamètre maximum de 3 à 5 ou 6 mm. Dans une colonie de deux polypes les animaux sont opposés, l'un généralement un peu plus grand que l'autre ; avant qu'ils aient tous deux atteint la même taille, on note le développement d'un polype au niveau de jonction des polypes 1 et 2 mais non situé dans le même plan que ces derniers ; le capitulum est bordé par un cercle de bractées au nombre de 12 à 14. Contractée la zone capitulaire a une forme arrondie en dôme. Les tentacules au nombre de 24 à 28 sont en deux cercles, alternés et long (4 – 5 mm). Ils sont uniformément teintés de beige, sans coloration différente dans la zone apicale.

La coloration de la colonne est d'un beige plus ou moins foncé selon les stations ; le disque est beige avec parfois un léger reflet verdâtre.

#### *Anatomie*

##### *Paroi.*

L'ectoderme qui a le plus souvent disparu lors des manipulations de décalcification et désilicification se présente comme mince, continu, pourvu de nématocystes holotriches. Il est recouvert par endroit d'une couche irrégulière indifférenciée, probablement muqueuse, dans laquelle sont agglomérés des particules étrangères. L'épaisseur de l'ectoderme atteint 14,5 à 18,2  $\mu$ .

La mésoglée est mince, elle s'épaissit un peu dans la partie distale de la colonne. Des particules étrangères y sont incluses très irrégulièrement, atteignant parfois la limite endodermique. La taille de ces particules varie de 22 à 110  $\mu$  sur 12,7 à 50  $\mu$ . En dehors de quelques rares cellules à contenu granuleux de 5 à 8  $\mu$ , la mésoglée est remarquablement homogène, sans îlots cellulaires ni réseaux. Quelques nématocystes holotriches sont présents ici ou là dans les lacunes, mais en faible abondance. L'endoderme de la paroi sans différenciations remarquables est aussi assez mince (9  $\mu$ ).

*Tentacules*

Ils sont caractérisés par un ectoderme épais, contenant trois catégories nématocystiques : spirocystes en surface, quelques holotriches dans la partie distale de l'organe et enfin des microbasiques mastigophores en profondeur. L'épaisseur de l'ectoderme en coupe transversale atteint 50 à 60  $\mu$ . Au delà on note la présence d'une couche importante de fibres musculaires longitudinales, l'ensemble de cette couche représentant environ 10  $\mu$ . La mésoglée à laquelle se rattache les muscles est homogène et mesure également 10  $\mu$ . L'endoderme est épais de 18 à 40  $\mu$ , et ne présente pas de différenciation. La lacune centrale est réduite.

*Disque.*

Il est caractérisé par le grand développement de l'ectoderme, par rapport à une couche mésoglénne très mince (3,5 – 8  $\mu$ ). Celle-ci s'épaissit quelque peu au niveau de l'insertion des mésentères.

L'ectoderme contient des nématocystes épars, spirocystes, microbasiques mastigophores et quelques rares holotriches. On y note la présence de grains de sécrétions acidophiles nombreux, colorés en rouge par le Mann.

L'endoderme est particulièrement mince à ce niveau, atteignant seulement 3 à 4  $\mu$ .

*Pharynx.*

La cavité buccale large conduit à un pharynx relativement court avec un siphonoglyphe bien marqué et un hyposulcus développé.

*Sphincter.*

Mésogléen et simple, il est composé d'une série de mailles ovales, aplaties transversalement dans la partie distale, s'arrondissant peu à peu dans le cours moyen du sphincter. Parfois deux mailles sont disposées côte à côte dans la partie la plus élargie, ailleurs elles sont disposées en un seul rang ; des mailles petites alternent avec d'autres plus grandes.

Dans l'ensemble de son parcours, le sphincter est à égale distance de l'endoderme et de l'ectoderme. Il se rapproche quelque peu de ce dernier dans la partie moyenne pour se rabattre vers l'endoderme au niveau proximal (figure 2).

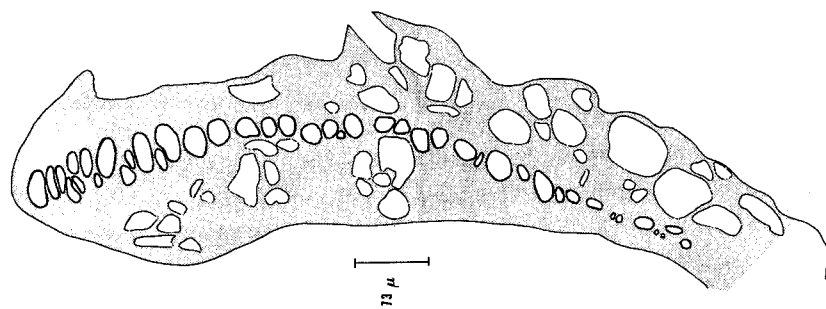


Figure 2 – *Epizoanthus vagus* n.sp. ; coupe schématique du sphincter.

*Mésentères.*

Ils sont au nombre de 20 à 30 avec un mode à 24. L'endoderme est très mince ainsi que la mésoglée ; celle-ci contient quelques rares inclusions cellulaires à contenu granuleux. Dans leur partie moyenne, les macroseptes présentent un épaissement de la mésoglée qui parfois peut manquer.

Les bandelettes cnidoglandulaires sont bien développées mais de largeur faible. Le filament mésentérique a la structure caractéristique des Zoanthaires et est remarquable par la grande abondance de nématocystes microbasiques mastigophores qu'il contient.

La musculature des mésentères est plus ou moins développée. Les muscles pariétobasiliaires sont de peu d'importance par contre la musculature pariétale est importante avec de grosses fibres spécialement au milieu de la cloison.



*Cnidome.*

Il comporte les trois catégories : Spirocystes, Holotriches et Microbasiques mastigophores, leurs dimensions sont les suivantes :

## Spirocystes

tentacules et disque buccal :  $20 - 23,6 \times 5,4 - 7,2 \mu$

## Holotriches

tentacules et disque :  $27,3 - 34,5 \times 9,9 - 10,9 \mu$

$22,2 \times 7,4 \mu$

$23,7 \times 8,8 - 9,6 \mu$

mésentères :  $27 \times 10 \mu$

## Microbasique mastigophores

ectoderme et disque :  $11 - 15,5 \times 1,5 - 2,9 (3) \mu$

$11,1 - 14,8 \times 1,5 - 2,9 \mu$

pharynx :  $12,3 - 15,5 \times 2,2 - 2,9 \mu$

mesentères (filaments) :  $11,1 - 11,9 \times 2,2 \mu$ .

*Gonades.*

Certains exemplaires examinés histologiquement présentaient des gonades en voie de différenciation.

L'espèce serait dioïque ; mis à part le travail de Wood (1967) sur *Epizoanthus scotinus*, on manque de données relatives au développement des gonades chez les Zoanthaires. Pour cette espèce, la reproduction dans la région de Marseille se place pendant la période chaude : juillet-août.

*Position systématique*

En 1858, Gray établit un nom générique nouveau, *Sisidia* pour certains Zoanthaires dont les polypes ne sont pas sessiles, et qui sont caractérisés par la formation de bourgeons à la surface du corps cylindrique et crée l'espèce *Sisidia barlei*. Cependant les recherches de Haddon et Shackleton (1891) montrent que *Sisidia barlei* est l'équivalent d'*Epizoanthus incrustatus*. Les auteurs n'ont pas conservé le nom générique de *Sisidia*, malgré la règle d'antériorité, car il a été donné à une forme "représentant seulement un variété de forme plus ancienne". Comme le nom d'*Epizoanthus* avait été universellement adopté pour les formes les plus typiques du genre, et que par ailleurs les deux noms avaient été créés par Gray, Haddon et Shackleton n'hésitent pas à garder celui d'*Epizoanthus*.

Les formes libres d'*Epizoanthus*, connues jusqu'à présent sont surtout des espèces de mers tempérées froides. C'est ainsi que Carlgren décrit en 1913 deux espèces, *E. lindahli* et *E. erdmanni* ; cette dernière est la même que *Mardoell erdmanni* Danielsen. Chacune de ces espèces présente des variétés, dont la définition repose sur des différences dimensionnelles de certaines catégories nématocystiques.

Les caractères de morphologie externe sont très voisins chez toutes ces espèces, mais des différences nettes apparaissent entre la forme de la région marseillaise et les autres espèces atlantique dès qu'on étudie l'anatomie.

La structure de la mésoglée diffère. *E. lindahli* présente de petites cellules et des îlots cellulaires nombreux ; ces derniers sont rares chez l'espèce de Marseille. *E. erdmanni* n'a que rarement des îlots de cellules mais montre de nombreuses cellules à prolongements. Haddon et Shackleton (1891) indiquent que l'espèce présente des lacunes dans la mésoglée à la base de l'insertion des mésentères mais Carlgren, qui n'a pas vu ces lacunes chez *E. erdmanni*, pense que Haddon et Shackleton n'ont pas examiné le même animal que celui décrit par Danielsen. L'espèce de Marseille est remarquable par la faible quantité d'éléments cellulaires inclus dans la mésoglée.

L'endoderme est très mince chez *E. lindahli* comme celui de nos échantillons.

Chez nos spécimens, le nombre de mésentères est très différent de celui noté par les auteurs pour *E. erdmanni*, *E. lindahli* et les variétés de ces espèces.

*E. erdmanni* : 28 - 40 Mode 32 - 34

*E. erdmanni* var. *aurivilli* : 30 - 32

*E. lindahli* : 38

*E. lindahli* var. *norgaardi* : 36

*E. vagus* : 20 - 30 mode 24.

L'espèce de Méditerranée diffère aussi de *E. erdmanni*; Danielsen note que le nombre de crêtes ou bractées varie considérablement selon la taille de l'animal. Il apparaît que chez la forme méditerranéenne il n'y a pas de corrélation entre le nombre de bractées et la taille de l'animal. Chez nos exemplaires le nombre est de 12, chez *E. erdmanni* 18.

En ce qui concerne le cnidome Haddon et Shackleton ainsi que Carlgren, n'indiquent pas avec précision la nature des capsules qu'ils ont mesuré es. Ils parlent de spirocystes, de "broad nematocyst with greatly twisted thread" et de "thick-walled nematocyst". On peut penser que la première catégorie correspond aux holotriches et la seconde aux microbasiques mastigophores. Nous donnerons pour simplifier un tableau comparatif des dimensions nématocystiques, permettant de dégager les différences existant entre les catégories dimensionnelles du cnidome de la forme méditerranéenne comparée à celles des autres espèces libres connues jusqu'alors (Tableau 3).

Tableau 3  
Comparaison du cnidome d'*Epizoanthus vagus* n. sp. avec celui des formes voisines.

	Spirocystes		Holotriches				Microbasiques mastigophores			
	Tentacules	Zone péribuccale	Paroi coenenchyme	Tentacules	Pharynx	Mésentères	Paroi coenenchyme	Tentacules	Pharynx	Mésentères
<i>E. vagus</i>	20-23 x 5,5-7	20-23 x 5,5-7	27-34 x 7,5-11	22-34 x 7,5-11	25 x 9,1	27 x 10	11-15 x 1,5-3	11-15 x 2,7-3,6	12-16 x 2,5-3 M = 14,6 x 2,7	11-13 x 2-4
<i>E. rubae</i> Af. Sud.	14-24 x 2-4	pas de données	17-22 x 7-8,5 26-34 x 10-12	pas de données	60-65 x 24-26 très rares	60-67 (72) x 24-26 (28) end. 55-67 x 22-24 très rares	pas de données	17-23 x 4,5 peu nb.	23-24 x 4-5	23-24 x 4,4-5 nb.
<i>E. lindahli</i> <i>E. danielsenii</i>	pas de données	pas de données	38-43 x 10-12	17-19 et 38-48 x 7	pas de données	(34) 38-49 (53) x 6-7	pas de données	24-26	pas de données	22-26 x 5-6 (19-24)
<i>E. lindahli</i> var. <i>norgaardi</i>	pas de données	pas de données	43-48 x 10-12 et 38-48 x 7	43-48 x 7	pas de données	26-34 x 5 43-60 x 7	17-19 (22) rares	17-19(22) rares	nombreux 24-25	22 x 5 24-26 x 6
<i>E. erdmanni</i>	pas de données	pas de données	24-30 x 10-12	14-19	rares ou absents	24-31 x 10 (9-12) rares	pas de données	pas de données	nombreux 19-24	19-24 22 x 19 14 x 11 } nombreux
<i>E. erdmanni</i> var. <i>aurivilli</i>	nombreux	pas de données	pas de données	17 µ	24-36 x 10-11	26-34 x 10	pas de données	17 x -	22-25 x -	19-22

\* Toutes les dimensions en µ.

La comparaison montre que les dimensions des holotriches correspondent dans l'ensemble chez *E. erdmanni* var. *aurivilli* et chez la forme de Marseille. Toutefois pour les autres catégories nématocystiques, les différences sont marquées (microbasiques mastigophores).

Les différences importantes observées dans la taille des polypes, la structure de la mésogée et des mésentères, les dimensions nématocystiques, nous conduisent à établir une espèce nouvelle *Epizoanthus vagus*.

#### Distribution géographique

Cette espèce n'est rencontrée pour l'instant qu'en Méditerranée occidentale. Elle remplacerait pour cette mer la forme voisine libre *Epizoanthus erdmanni* qui vit dans les fonds correspondants des mers tempérées froides.

#### *Epizoanthus paguricola* (Roule, 1900)

#### *Palythoa paguricola* (Roule, 1900)

L'espèce a été décrite en 1900 par Roule, à partir d'échantillons récoltés sur les côtes de Corse, où ce Zoanthaire vit en association avec des Pagures appartenant à trois types : *Eupagurus cuanensis* Thomson, *Anapagurus laevis* Thomson et *Anapagurus laevis* var. *longispina* Milnes Edward et Bouvier. La diagnose est donnée de manière assez sommaire, sur la base de descriptions morphologiques externes, et l'espèce

est placée dans le genre *Palythoa* en raison de son sphincter mésogléen simple. En fait l'étude détaillée de l'arrangement mésentérique nous conduit à placer cette espèce dans le genre *Epizoanthus*.

#### Localisation

Ce Zoanthaire a été récolté dans le golfe de Marseille, sur les fonds de Détritique envasé à l'Ouest des Iles Pomègues et Ratonneau, entre 50 et 90 mètres de profondeur. Nous l'avons trouvé, quoique très rare, à l'Est de Marseille, entre Cassis et La Ciotat, au niveau de zones d'envasement de la biocoenose du Détritique côtier. L'espèce a été retrouvée (1 exemplaire) sur le banc du Veyron, près du phare de Planier. Dans la région, ce Zoanthaire vit avec *Anapagurus laevis*. Il a enfin été recueilli dans les environs de Banyuls-sur-Mer, sans précisions quant à la profondeur et à la nature du fond.

#### Morphologie externe de la colonie et du polype

Les colonies sont composées de deux à neuf polypes, réunis par un coenenchyme lamelleux qui entoure complètement la coquille de gastéropode dans laquelle est logé le pagure. La fréquence optimale du nombre de polype par colonies oscille autour de 4 à 5 (381 colonies examinées). La longueur des polypes peut atteindre jusqu'à 20 mm pour un diamètre de 2 à 6 mm. La colonne est cylindrique, un peu élargie dans sa partie distale. Contractée, la région capitulaire est légèrement aplatie. Le capitulum est pourvu de crêtes dont le nombre oscille entre 12 et 20, avec une fréquence maximale de 16 à 18.

Les tentacules bordent un disque buccal large, où la bouche en fente s'ouvre sur un léger dôme. Colonne et coenenchyme sont incrustés d'éléments étrangers. La couleur de l'ensemble est homogène, beige plus ou moins grisâtre selon la localisation des Zoanthaires. Tentacules et disque sont beige à grisâtre, sans différenciations pigmentaires accentuées.

La disposition des polypes à la surface du coenenchyme enveloppant la coquille du pagure n'est pas quelconque. La face située ventralement est dépourvue de polype : latéralement, on note la présence de deux polypes dont la taille est sensiblement égale et qui sont les plus grands de la colonie. Entré ces derniers et sur la face dorsale, apparaissent des polypes de taille moindre. Dans le cas des 2 polypes latéraux on constate assez souvent une disposition remarquable : il existe en effet une légère différence entre la longueur de la colonne du côté externe (ou latéro-ventral) et du côté interne (latéral-dorsal), la première étant un peu supérieure. Du fait de cette disposition et bien que les deux polypes soient situés obliquement, leur disque buccal épanoui se place approximativement dans un plan subhorizontal.

Si l'on admet que dans une colonie, les polypes les plus grands sont les plus anciens, on peut établir un ordre d'apparition des individus qui paraît répondre toujours au même schéma d'ensemble. Les colonies les plus "jeunes" observées, présentaient deux polypes latéraux opposés. Puis se développe un polype dorsal, et ensuite apparaissent les individus placés en position intermédiaire. Sur 381 colonies examinées, seulement 3, soit 0,8 p. 100 de l'effectif, présentaient un seul polype, issu du coenenchyme.

#### Anatomie

##### Paroi.

La colonne présente un ectoderme irrégulier, dont l'épaisseur oscille entre 35 et 55  $\mu$  ( $M = 45$ ) et qui est recouvert par une cuticule agglomérant de fines particules. Dans l'ectoderme, qui par endroit s'interrompt à l'emplacement de pénétration de fragments étrangers, on note la présence de nématocystes holotriches. Ces derniers sont plus abondants dans la partie distale de la colonne que vers la base. Au niveau du coenenchyme, et spécialement dans la zone d'attache sur le support, l'épaisseur de l'ectoderme diminue, les nématocystes disparaissent, et le tissu se réduit à une mince couche cellulaire irrégulière, au contact de la cuticule épaisse des téguments du pagure.

La mésoglée de la paroi du corps montre la trace des particules qui y étaient incluses. Son épaisseur totale, ainsi que la densité de l'incrustation varient selon les niveaux considérés. La mésoglée est plus épaisse et plus incrustée dans la partie moyenne de la colonne qu'à la base et distalement. Les particules, dont les tailles s'échelonnent entre 10 et 150  $\mu$ , pénètrent toute l'épaisseur de la mésoglée ; de gros grains voisinent avec des éléments plus petits. Chez certains polypes l'incrustation de la colonne semble faite d'éléments fins en profondeur et de grosses particules en surface. Chez d'autres la répartition est quelconque. Cependant, à la base de la cavité générale et surtout dans le coenenchyme situé à proximité, on voit des zones où l'incrustation est moindre. Les particules sont petites plus anguleuses ; entre ces dernières, la mésoglée apparaît homogène, avec des cellules et îlots cellulaires, ainsi que des cellules fibreuses, sillonnant son épaisseur.

Immédiatement sous la mésoglée, la paroi du corps montre une couche de fibres musculaires circulaires peu développée, précédant un endoderme régulier de 18 à 20  $\mu$  d'épaisseur. Il faut encore noter dans le coenenchyme, la présence d'un réseau de lacunes allongées bordées d'endoderme, qui font communiquer par des canalicules, les cavités gastriques des divers polypes les unes avec les autres.

#### *Tentacules.*

Disposés en deux cercles alternés, ils ont un ectoderme épais, présentant des spirocystes, et des holotriches irrégulièrement disposés. Ces derniers sont surtout nombreux à l'apex. Une couche musculaire épaisse (18 – 20  $\mu$ ) fait suite à l'ectoderme et recouvre une mésoglée d'épaisseur égale (20  $\mu$ ). La cavité centrale est réduite. Le nombre de tentacules chez les exemplaires examinés variait entre 32 et 38.

#### *Disque.*

Il est large et un peu bombé au centre. L'ectoderme est mince près de l'insertion des tentacules et s'épaissit progressivement vers l'ouverture buccale. Il montre en profondeur des spirocystes qui se raréfient et disparaissent vers le centre. La mésoglée de la région orale est mince et s'élargit seulement au niveau du pharynx. L'endoderme a une épaisseur constante, d'environ 3,5 – 10  $\mu$ .

#### *Pharynx.*

Large et long de 700 à 800  $\mu$ , il apparaît plissé en coupe transversale. Les épaissements ectodermiques qui contiennent des cellules sécrétrices et des nématocystes microbasiques mastigophores, sont supportés par de légères saillies de la mésoglée. Le siphonoglyphe différencié apparaît peu profond, avec un hyposulcus développé. Sa mésoglée est épaissie et son ectoderme moins haut que dans le reste du pharynx.

#### *Sphincter.*

Sur les échantillons que nous avons examinés, le sphincter présente une forme en L, qui est assez caractéristique. Il est constitué de lacunes larges et aplaties parfois triangulaires. Dans la partie distale, les mailles sont alignées, puis elles se juxtaposent en séries en même temps que la largeur du sphincter augmente. Il se réduit ensuite très rapidement, avec des lacunes musculaires de plus en plus petites et arrondies. Les fibres musculaires, importantes forment une bordure nette dans les lacunes. Dans sa partie moyenne, le sphincter représente plus de la moitié de l'épaisseur de la mésoglée.

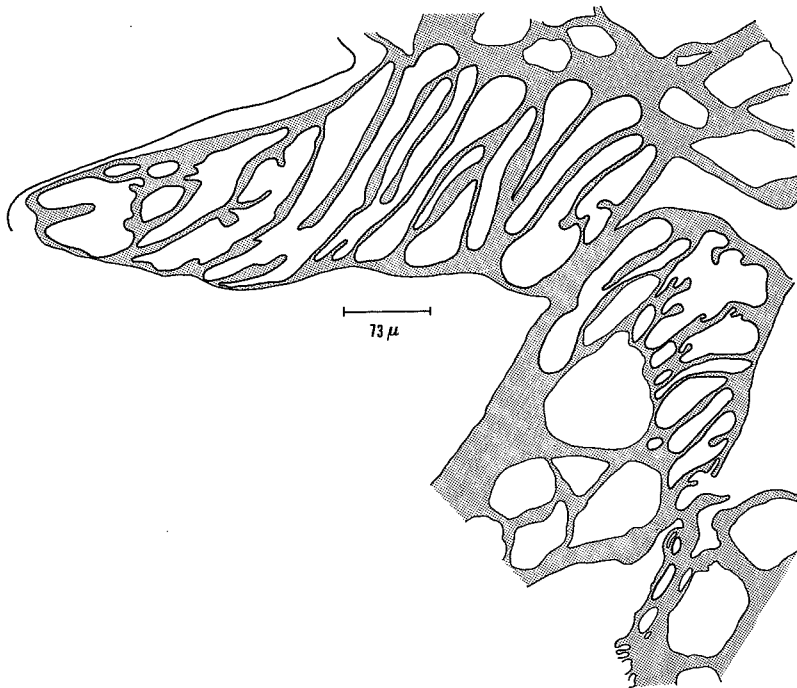


Figure 3 – *Epizoanthus paguricola* (Roule) ; coupe schématique du sphincter.

### Mésentères

Présentant un arrangement macrocnémique typique, ils sont au nombre de 32 à 40 chez les exemplaires que nous avons examinés. Au niveau pharyngien, la mésoglée des macroseptes est bien développée, et présente une bordure quelque peu contournée du côté de la musculature pariétale. Ailleurs elle est mince et contient quelques cellules dans son épaisseur. La musculature pariétobasilaire est présente mais peu importante. Les bandelettes cnidoglandulaires ont la structure normale chez les Zoanthaires et les filaments mésentériques sont pourvus de nématocystes de deux types : holotriches épars en profondeur et microbasiques mastigophores en surface.

### Cnidome.

Le tricnidome comprend les catégories dimensionnelles suivantes :

#### Spirocystes :

tentacules : 10,9 – 14,5 x 2,7 – 3,6  $\mu$

zone péribuccale : 10,9 – 14,5 x 2,7 – 3,6  $\mu$

#### Holotriches :

paroi et coenenchyme : 13 – 20 x 5,4 – 9  $\mu$

tentacules : 12,3 – 16,4 x 5,4 – 9  $\mu$ .

pharynx : non observés

mésentères : 16,4 x 5,4 – 9,9 ( $\approx$  10)  $\mu$ .

#### Microbasiques mastigophores :

coenenchyme : non observés

tentacules : non observés

pharynx : 18,2 x 3,6 – 22 x 3,6  $\mu$ .

mésentères : 13,5 – 14,5 x 2,7 – 3,6  $\mu$ .

### Gonades.

Les exemplaires dont nous avons fait l'étude histologique ne présentaient pas de gonades développées. Roule ne précise pas si les animaux qu'il a récoltés étaient pourvus de gonades. D'après les observations faites par ailleurs on peut supposer que ce Zoanthaire se reproduit en été. Ceci reste à vérifier.

### Association avec d'autres organismes

Cette espèce est toujours fixée sur une coquille habitée par un pagure. Les récoltes de pagures sans épibioses sont rarissimes. Nous avons vérifié que la présence du pagure est indispensable à la survie du Zoanthaire. Les colonies dont le pagure a été éliminé lors de la collecte périssent en quelques jours. Il semble que l'absence de déplacement au voisinage du substrat contribue au dépérissement de la colonie. Des polypes peuvent survivre deux à trois semaines si l'on remplace le pagure par un morceau de liège auquel la colonie est suspendue de manière à être mobile sur le fond. Ceci est valable pour des colonies déjà installées ; il serait nécessaire de vérifier quel est le développement de jeunes individus fixés sur des supports inorganiques mobiles.

### Distribution géographique

Cette espèce a tout d'abord été considérée comme rare dans le golfe de Marseille. Jusqu'en 1968 nous n'avions récolté que quelques colonies. Depuis l'espèce a été recueillie plus abondamment. Quoi qu'il en soit, on peut dire qu'*Epizoanthus paguricola* se rencontre dans les zones de transition entre les biocoenoses Détritique côtier et Détritique envasé, ou dans certains points des biocoenoses Détritique côtier. A ces endroits les conditions locales, liées à la morphologie du fond et aux caractéristiques rhéologiques conduisent à un envasement plus ou moins important. Roule note que dans chacune des stations où a été trouvé ce Zoanthaire, la nature du fond comporte "menus graviers, débris de coquilles et coraux, mélangés à une fine vase grise".

L'espèce qui n'avait pas été redécrite depuis 1900, est connue pour l'instant de Méditerranée occidentale : côte occidentale de la Corse, région de Marseille et Banyuls sur Mer.

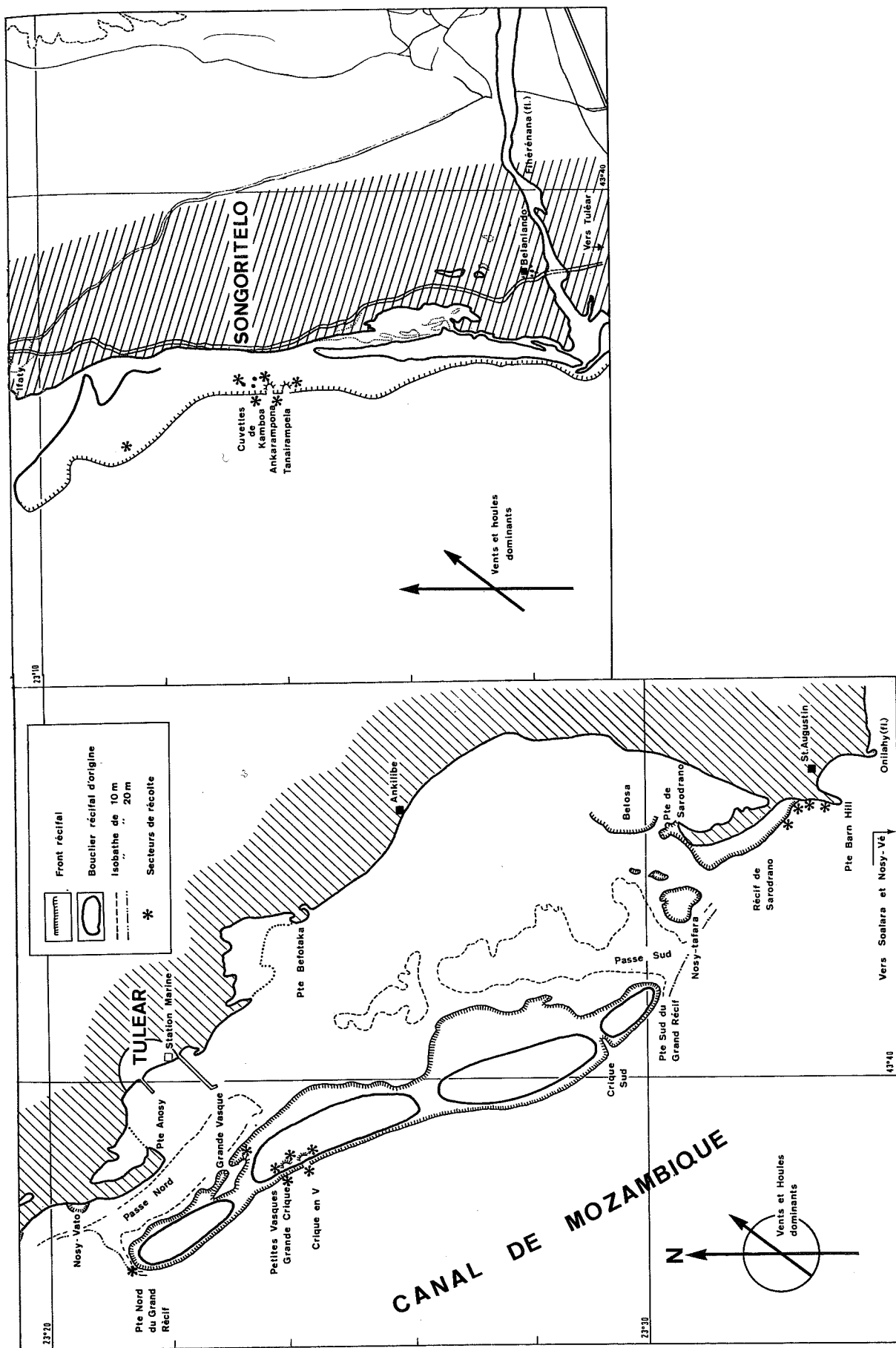


Figure 4 — Parages de Tuléar et de Songoriteo.

## 2) ESPECES TROPICALES

Avant d'aborder l'étude systématique des espèces récoltées en zone tropicale, il convient de résumer les caractéristiques de cette région. (fig. 4)

Le port de Tuléar (23° 21 S, 43° 40 E), se trouve au Sud-ouest de Madagascar. Les marées y sont de type semi-diurne, d'amplitudes égales. Il faut noter qu'en période de vives eaux, la basse mer se situe aux environs de midi et minuit heure locale. La plaine de Tuléar est bordée par un plateau éocène de calcaire massif, qui se termine vers le sud dans la Baie de St. Augustin par la pointe de Barn Hill, orientée Nord-sud. C'est au niveau de cette baie que débouche le fleuve Onilahy. Au Nord de Tuléar, où la plaine est large, coule le fleuve Fiherenana. Le littoral est bordé par un récif barrière s'étendant sur plusieurs dizaines de kilomètres le long de la côte. Devant la Baie de Tuléar le récif s'interrompt au niveau de deux passes, sud et nord. La largeur du récif ainsi que sa distance à la côte varient selon les endroits.

Dans la note relative à la bio-écologie des Zoanthaires tropicaux, nous donnerons des détails sur les caractéristiques édaphiques et climatiques des stations étudiées. Indiquons simplement ici que les récoltes ont eu essentiellement lieu dans trois secteurs :

- au Nord de Tuléar, en face du village de Songoritelo,
- Grand Récif en face de la rade même de Tuléar,
- au Sud, enfin, à Sarodrano et sur la face ouest de la falaise de Barn Hill.

Zoanthaires macrocnémiques Haddon et Shackleton, 1891

## Parazoanthidae

## Genre Parazoanthus Haddon et Shackleton, 1891

*Parazoanthus gracilis* Lwowsky, 1913

*Parazoanthus gracilis* Lwowsky, 1913

*Epizoanthus cnidosus* Tischbiereck, 1929

*Parazoanthus gracilis* Carlgren, 1934.

*Localisation*

Cette espèce a été récoltée à Tuléar au Grand Récif en un seul point de la pente externe, fixée sur un hydraire, à – 15 m de profondeur.

*Morphologie externe de la colonie et du polype*

Zoanthaires coloniaux fixés sur des hydreaux vivants (*Dentitheca habereri*, dét. N. Gravier).

L'axe de l'hydraire dans sa partie proximale, est entièrement recouvert par les polypes du Zoanthaire. Ce dernier s'étend également sur le bloc de calcaire corallien servant de support à l'hydraire. Des polypes de taille différente voisinent, mais sur les axes principaux le peuplement est plus dense et les polypes sont plus gros. Par endroit, la répartition des Zoanthaires forme une spirale avec des polypes faisant entre eux un angle de 120°. Dans les parties distales de la colonie il apparaît deux plans de développement préférenciels pour les zoïdes : ce sont les plans formés par les branches des polypes d'hydraire ; l'inclinaison de l'axe des polypes par rapport au plan du support varie également. Dans la plupart des cas ils sont presque perpendiculaires à l'hydrocaule mais dans la partie distale de la colonie les polypes sont légèrement inclinés vers le support, faisant avec ce dernier un angle de 60°.

Les polypes ont été fixés à l'état épanoui. La taille de 39 polypes examinés se répartit entre 1,5 et 5 mm de long sur 1,5 à 5 mm de large au niveau du disque buccal. Pour 14 polypes, nous avons noté également le diamètre basal qui est assez constant : 1 à 2 mm, mode à 1,5 mm. La partie distale du scapus porte des crêtes au nombre de 14 à 17 sur 36 individus examinés – la fréquence maximum est de 16 (28 polypes).

Coenenchyme et colonne sont incrustés de particules dont les dimensions varient entre 50 et 110  $\mu$ . Après destruction de la matière organique, l'encroûtement apparaît essentiellement constitué de spicules divers, les grains de sable étant en proportion plus faible que chez les autres Zoanthaires incrustés examinés



jusqu'alors. Les spicules n'ont pas été retrouvés après passage à l'acide fluorhydrique et leur trace n'est pas visible sur coupes. Ils apparaissent comme superficiels, et sont spécialement abondants au niveau des crêtes scapulaires et du scapulus.

Nous n'avons pas de données concernant la couleur de ces Zoanthaires vivants. Fixés au formol, nos échantillons présentent une teinte beige brunâtre uniforme sur le coenenchyme et le scapus faisant ressortir en clair les grains incrustés sur la paroi. Dans la région capitulaire l'intervalle entre deux crêtes paraît d'un brun gris plus sombre de même que les tentacules et le disque buccal. La bouche largement ouverte sur une éminence présente une forme d'entonnoir aplati. Le bord des lèvres est plus foncé, le pharynx étant beige brunâtre, avec des sillons longitudinaux visibles.

### Anatomie

#### Paroi.

L'ectoderme de la paroi du corps est le plus souvent éliminé : là où il subsiste, il apparaît continu d'épaisseur irrégulière avec des enclaves d'éléments étrangers. Il peut être recouvert d'une cuticule. On y note la présence de nématocystes holotriches. Son épaisseur mesurée est de 25 à 28  $\mu$ . La mésoglée, de 80 à 120  $\mu$ , est caractérisée par son aspect lacuneux, dû à la trace des particules sableuses qui pénétraient jusqu'en profondeur. Entre les lacunes, elle apparaît homogène, sans structure fibrillaire mais avec ici et là des cellules à contenu cytoplasmique granuleux contenant des éléments figurés en forme de rhombe.

Dans sa partie la plus interne, la mésoglée présente de nombreuses lacunes de petite taille irrégulièrement disposées et des îlots cellulaires fusiformes. Le sinus annulaire est présent mais très écrasé sur nos coupes. L'endoderme, d'environ 18  $\mu$  d'épaisseur est mal conservé ; il ne présente pas de différenciations apparentes, pas de Xantheles et seulement ici et là quelques gros holotriches.

#### Tentacules.

Au nombre de 24 à 32, ils sont disposés en deux cercles alternés, et atteignent 0,5 mm sur les animaux fixés. En coupe transversale ils présentent un ectoderme épais de 25 à 37  $\mu$  contenant deux catégories nématocystiques, spirocystes et microbasiques mastigophores surtout abondants à l'apex. Dans son épaisseur l'ectoderme montre une zone irrégulière à grains de pigments.

La mésoglée est mince (3,7 - 6,2  $\mu$ ) et bordée du côté ectodermique par une couche musculaire de fibres longitudinales bien développées. La musculature endodermique de fibres circulaires est plus faible.

L'endoderme, qui atteint 19  $\mu$ , est pourvu de granules pigmentaires ; nous n'avons pas observé de Xantheles dans ce tissu.

#### Disque et pharynx.

La zone du disque oral ne comporte pas de caractères particuliers. L'ectoderme s'épaissit vers l'ouverture buccale et présente des spirocystes ; la bouche s'ouvre sur un dôme et conduit à un pharynx assez court, un peu plissé en largeur, de 300  $\mu$  environ et terminé par des pointes hyposulcales. Sur une coupe transversale l'ectoderme pharyngien apparaît régulier, lisse, un peu moins large au niveau du siphonoglyphe et pourvu de nématocystes microbasiques mastigophores. La mésoglée du pharynx a la même épaisseur à tous les niveaux.

#### Sphincter.

Il est simple et endodermique. Dans la partie distale, les mailles musculaires apparaissent incluses dans la mésoglée, ceci d'autant plus nettement que la coupe est plus oblique. C'est ainsi que certains auteurs ont placé l'espèce dans le genre *Epizoanthus*, considérant le sphincter comme mésoglée ; Carlgren a relevé cette erreur d'interprétation en 1923 : il précise que le genre *Epizoanthus* n'a pas de sinus annulaire, et *Sisidia* (*Epizoanthus*) *gracilis*, n'est donc pas un *Epizoanthus* mais un *Parazoanthus*. Par ailleurs, décrivant une espèce provenant d'Ebisima (Japon), vivant sur *Plumularia habereri*, Carlgren (1935) précise que le sphincter n'est pas mésoglien, mais endodermique. Il apparaît comme mésogléen dans son cours distal en raison de l'obliquité des coupes qui atteignent alors également une partie du mésentère. La même chose est à noter pour *Parazoanthus*, (*Epizoanthus*) *cnidosus* Tischbiereck ; en effet, nous pouvons observer sur nos coupes tous les intermédiaires avec certaines sections atteignant les mésentères, entre une position endodermique du sphincter et une situation pseudo-mésogléenne. Le sphincter étant endodermique, l'espèce appartient donc au genre *Parazoanthus*.



*Mésentères.*

Ils sont au nombre de 24 à 32. Les 3 exemplaires coupés transversalement pour l'étude histologique avaient 24, 26 et 28 mésentères.

La disposition de ces derniers montre un arrangement macrocnémique ; les microseptes sont peu développés. On ne note pas de canaux dans l'épaisseur de la mésoglée des cloisons. L'endoderme contient des nématocystes holotriches de grande taille.

Les bandelettes cnido-glandulaires sont présentes mais relativement courtes.

Les filaments mésentériques, ont une partie proximale quelque peu pigmentée ; ils portent des nématocystes : microbasiques mastigophores et de gros holotriches épars.

*Cnidome.*

Il comprend trois catégories nématocystiques

## Spirocystes :

ectoderme des tentacules :  $12,5 \times 2,5 \mu$

ectoderme de la zone péribuccale :  $12,5 \times 2,5 \mu$

## Holotriches :

paroi et coenenchyme :  $18,2 - 20 \times 7,3 - 9 \mu$

tentacules : pas d'observations

pharynx : " "

mésentères :  $39,9 - 47,3 \times 12,7 - 16,4 \mu$

en moyenne  $47,2 \times 16,4 \mu$

## Microbasiques mastigophores :

Paroi : pas d'observations

tentacules : apex  $16,4 - 18,2 \times 1,8 \mu$

pharynx :  $18,2 \times 1,8 \mu$  rares

mésentères :  $10,9 - 12,7 \times 1,8 \mu$ .

*Gonades*

Nous n'avons pas observé de gonades développées sur les exemplaires dont nous avons fait l'étude ; dans la littérature relative à cette espèce, aucune des données ne fait mention d'éléments reproducteurs.

*Position systématique.*

Cette petite espèce vit sur un hydraire appartenant au genre *Dentitheca habereri* (Stechow, 1920) ; cet hydraire a été également décrit au Japon par Stechov en 1913 ; d'autres indications du Japon concernent divers points de la crique de Sagami (Tischbiereck, 1920), d'Ebisima et Misaki (Carlgren, 1935).

Billard (1913), note pour l'Indonésie cinq variétés provenant de onze localités. La première indication concernant la présence de cet hydraire dans les eaux atlantiques est Curaçao, cité par Van Gemerden-Hoogveen (1965). Tous les spécimens trouvés présentaient un Zoanthaire en épibiose.

Le Zoanthaire a été décrit par Lwowsky en 1913 sous le nom de *Sisidia* (= *Epizoanthus* auct.) *gracilis*, à partir des échantillons du Königlich Staats-Museum de Munich. Les animaux provenaient d'une récolte effectuée au Japon dans la crique de Sagami, près de Misaki lors du voyage de Doflein (1904).

Puis Tischbiereck étudiant en 1929 une colonie de Zoanthaires de la collection du Museum national d'Histoire naturelle de Munich, décrit un nouveau Zoanthaire, vivant également sur *Plumularia habereri* (récolte de Haberer, 1903), provenant aussi de la crique de Sagami. L'auteur détermine le genre comme *Epizoanthus* et en fait une espèce nouvelle *E. cnidosus*, voisine, mais cependant distincte de *E. gracilis*.

Carlgren (1934), détermine comme *Parazoanthus gracilis* l'espèce *S. gracilis* Lwowsky sur la base de récoltes effectuées au Japon à la Station marine de Misaki par Gislen (1903). Cette nouvelle détermination est surtout basée sur la position du sphincter qui est effectivement mésogléen dans le second genre *Epizoanthus*, mais endodermique dans le genre *Parazoanthus* ; ainsi se trouve infirmée la détermination de Lwowsky. Par ailleurs Carlgren fait remarquer qu'il n'existe pas de sinus annulaire dans le genre *Epizoanthus*, alors que les espèces décrites par Lwowsky en possèdent un.

Nous donnerons dans le tableau 4 les caractéristiques des espèces décrites par les divers auteurs, en y joignant celles de l'espèce qui a été récoltée à Tuléar. Cette dernière montre des particularités que l'on trouve à la fois chez *E. gracilis* et *E. cnidosus*.

Tableau 4

*Parazoanthus gracilis* Lwowski, et espèces voisines : tableau comparatif des caractères morphologiques et anatomiques.

Caractère étudié	<i>Sisidia gracilis</i> Lwowski, 1913	<i>Epizoanthus cnidosus</i> Tischbiereck, 1929	<i>Parazoanthus gracilis</i> Carlgren, 1934	<i>Parazoanthus gracilis</i> 1969	? <i>P. gracilis</i> 1965
Taille des polypes	H.max. 4,5 mm largeur 1,8-3	H.maxim. 1,25 mm larg. 1,02-2,8 mm	H.maxim. : pas de données largeur : pas de données	H.maxim. 5 mm larg. 1,5-3,5 mm Ø basal 1-1,5 mm	
Crêtes scapulaires	présentes	absentes	présentes	présentes	
Sphincter	1. max. 70 mm le 1/3 distal réduit (Mésogléen)	1.max. 50 mm de- venant à peine + mince. ? Mésogléen	Endodermique	Endodermique 56 mailles. — réduc- tion progressive.	
Tentacules	? 36-42	? 32	34-38 (42)	24-32	
Nb. de Mésentères	36-42	32	34-38 (42 ?)	24-32	
Canaux mésentériques	présents	absents	absents	absents	
Cnidome Spirocystes	15-16 $\mu$ x 3	15-17 x 3-4	12x2,5(Tentacules?) 13-24 x 2,5-3	12,5 x 2,5	
Holotriches	11-21 x 7-10 35-38 x 15-16	16-26 x 7-10 42-52 x 14-16	24-27 x 10-12 44-48 x 19-22	18-20 x 7-9 39-47 x 12-16	
Microb. mastigophores	12-16 x 3 36-46 x 10	15-19 x 3-4 40-46 x 8-12	17-22 x 2,5-3,1 13-17 x 2,5-3 Fil. 14-19 x 3-3,5 et 38-49 x 11-12	10,9-12,7 x 1,8 16-18 x 1,8	
Support	<i>Plumularia habereri</i>	<i>Plumularia habereri</i>	<i>Plumularia habereri</i>	<i>Denthiteca</i> (= <i>Plumularia</i> ) <i>habereri</i>	<i>Denthiteca habereri</i>
Lieu de récolte	JAPON Crique de Suzumi	JAPON Crique de Suzumi	JAPON Crique de Suzumi	MADAGASCAR Tuléar	CARAIBES

L'allure de la colonie est la même que celle des deux espèces précitées. La hauteur maximale de nos échantillons dépasse celle indiquée par Tischbiereck ; mais ses exemplaires étaient contractés, ceux de Tuléar épanouis. Tischbiereck n'a pas vu de fourches scapulaires sur ses échantillons apparemment assez mal conservés.

En ce qui concerne certains éléments anatomiques nos échantillons concordent avec *E. cnidosus*, pour d'autres ils se rapprochent de *E. gracilis*.

Le nombre de mésentères est inférieur à celui noté par Lwowsky. Comme Tischbiereck, nous n'avons pas observé de canaux mésentériques. Carlgren estime à ce propos que les canaux désignés par le premier auteur sont en réalité des inclusions cellulaires qui auraient une fonction d'excrétion.

Carlgren indique, en ce qui concerne l'arrangement des mésentères, une anomalie dans la disposition d'un septe voisin du directif. Nous avons également observé une malformation dans la répartition des cloisons chez l'un des individus examinés histologiquement.

A propos du cnidome, Lwowsky donne des indications trop vagues sur les capsules qu'il a examinées. Tischbiereck, pour son identification des éléments nématocystiques, utilise la terminologie encore imprécise, quoique plus détaillée de Seifert. Carlgren ne donne pas de nouvelles précisions et on peut penser que les microbasiques mastigophores ne se trouvent que dans les filaments mésentériques. Nous en avons trouvé également dans l'ectoderme pharyngien.

Certains caractères qui sont décrits par Carlgren sont propres à l'une et d'autres à l'autre espèce ; il en va de même pour nos échantillons.

L'ensemble de ces données nous conduit à penser que, du Japon aux Caraïbes, il s'agit d'une seule et même espèce, dont les caractéristiques varient d'un point à l'autre et nous déterminons donc ce Zoanthaire comme *Parazoanthus gracilis* (Lwowsky).

#### *Distribution géographique*

D'un point de vue biogéographique, la présence de cette espèce à Madagascar est intéressante, car elle représente un terme de passage entre les formes trouvées au Japon et la forme d'Atlantique tropical récoltée à Curaçao, mais non décrite par Van Gemerden Hoogeven.

### Zoanthaires brachycnémiques Haddon et Shackleton 1891

Zoanthaires dont les quatrième et cinquième mésentères de chaque côté du couple directeur dorsal, sont des microseptes, c'est-à-dire ne rejoignent pas le pharynx.

Dans l'ensemble de ce groupe, l'on ne connaissait jusqu'à présent que des genres à sphincter mésogléen. Nos récoltes comportent un genre et une espèce nouvelle, *Néozoanthus tulearensis* n.g., n. sp. Cette espèce, dont le sphincter est endodermique, conduit à créer à l'intérieur des brachycnémiques un nouveau groupe et une nouvelle famille, celle des Néozoanthidae. Cette dernière est ainsi mise en parallèle avec la famille des Zoanthidae présentant un sphincter mésogléen plus ou moins complexe.

Si l'on envisage l'étude systématique des Zoanthaires récoltés, selon l'ordre de complexité croissante des animaux, il faudrait placer ici l'étude de cette nouvelle espèce. Cependant, comme elle conduit de par sa position, à préciser un certain nombre de données d'ordre phylogénétique et évolutif, nous rejeterons l'étude de cette espèce tout à la fin du chapitre.

### Zoanthidae

Zoanthaires présentant un arrangement des mésentères brachycnémique ; le sphincter est mésogléen, simple ou double. Cette famille est représentée à Tuléar par trois genres, *Isaurus*, *Palythoa* et *Zoanthus* ; Carlgren (1937), note la difficulté existant dans la détermination des espèces, tout particulièrement chez les genres *Palythoa* et *Zoanthus*. Il suggère que l'aspect du réseau canalaire pourrait être employé pour les différencier, car il montre des formes dissemblables. Si certaines variations individuelles peuvent se manifester, il est également possible que des degrés de contraction divers pour un même polype conduisent à des images différentes du réseau canalaire. Il est donc nécessaire d'examiner plusieurs polypes d'une espèce.

Les observations de Carlgren, en ce qui concerne le genre *Zoanthus* portent sur la partie distale des mésentères, depuis le niveau approximatif de l'actinopharynx. Pour le genre *Palythoa* Carlgren observe la partie inférieure de la cloison, depuis la fin du filament mésentérique jusqu'à la base.

#### Genre *Isaurus* Gray, 1857.

Zoanthaire brachycnémique à sphincter mésogléen simple. Colonne exempte d'incrustations, à ectoderme discontinu. Dans la mésoglée de la paroi, des invaginations endodermiques et un réseau de canaux. Polypes solitaires ou associés en colonies de quelques individus.

Le genre *Isaurus* comprend quatre espèces, dont une, *Isaurus spongiosus* Andres, a été récoltée à Tuléar.

*Isaurus spongiosus* Andres, 1877*Panceria spongiosa* Andres, 1877*Polythoa spongiosa* Andres, 1883*Isaurus spongiosus* Haddon et Shackleton, 1891*Localisation*

Cette espèce a tout d'abord été recueillie à Songoritelo au nord de Tuléar. Dans cette station elle est abondante en bordure des criques, sur le platier au niveau de la levée détritique et un peu en arrière de celle-ci. Les animaux sont fixés sur des fragments de madréporaires morts, dans un secteur à courants avec apport et dépôt de sable.

Par la suite l'espèce fut également récoltée quoique beaucoup moins abondamment, au Grand Récif. A cet endroit on la rencontre en bordure de la levée détritique, un peu en retrait et en arrière par rapport au niveau de développement optimum des espèces de *Palythoa*. Les animaux sont fixés à la partie inférieure des blocs de la levée détritique, à l'endroit où ces derniers sont en contact avec le sable. Dans ce cas les colonies sont moins riches en individus, mais ils atteignent une taille plus grande. Leur coloration, tirant sur le brun, est plus foncée qu'à Songoritelo.

L'espèce manque par contre plus au sud, à Sarodrano et Barn-Hill et est également absente des récifs internes.

Carlgren en a donné une bonne description à laquelle nous ajouterons des données cytologiques et écologiques.

*Morphologie externe de la colonie et du polype*

Zoanthaire sessile, solitaire ou colonial ; dans ce cas les colonies sont composées de deux à cinq polypes reliées par un stolon épais. Le corps allongé, asymétrique, est incurvé. Les incrustations d'éléments étrangers sont absentes. La colonne est pourvue de tubercules sur la partie distale de la face convexe. Ils sont disposés en quatre à cinq rangées longitudinales, entre lesquelles se trouvent des tubercules irrégulièrement placés. La colonne des formes jeunes est parfois lisse, toujours un peu courbée. Les nouveaux polypes bourgeonnent du côté concave de l'animal. Dimensions des polypes examinés : 1,5 à 33 mm de long, taille modale 18 mm, diamètre 1 à 7 mm, mode 4 mm.

Fixés, les animaux ont une coloration uniformément blanchâtre à ivoire. Vivants, ils présentent une couleur blanchâtre au niveau du stolon et à la base du polype, passant à beige verdâtre dont la partie distale du corps. Certains exemplaires sont vert clair tacheté de brun rougeâtre au niveau des tubercules.

Cette espèce n'étant pas incrustée, elle ne nécessite pas de traitement par les acides décalcifiants et désilicifiants. Par conséquent, il est possible d'en faire une étude histologique plus précise.

*Anatomie**Paroi.*

L'ectoderme relativement mince (60 à 100  $\mu$ ) est recouvert d'une cuticule. Discontinu, il est séparé en îlots cellulaire par des ponts de mésoglée. Outre les cellules ectodermiques on observe des Xanthelles de 7 à 8  $\mu$  et de très nombreux nématocystes holotriches. Par endroits, l'ectoderme comporte de nombreuses cellules colorées intensément par le bleu alcian. Les invaginations de l'ectoderme sont rares et dues probablement à des contractions au moment de la fixation. Elles apparaissent surtout au niveau de la zone pharyngienne et dans la partie immédiatement inférieure.

La mésoglée est épaisse sur toute la longueur du scapus, (de 340 – 600  $\mu$ ). Elle comporte des îlots cellulaires de tailles diverses. On observe également des lacunes et de grands canaux formés par des invaginations de l'endoderme où les Xanthelles sont abondantes. Au niveau des tubercules on note un épaissement considérable de la mésoglée sans épaissement de l'ectoderme, avec parfois la présence de lacunes endodermiques. Les lacunes formant un réseau dans la mésoglée sont réparties différemment selon le niveau envisagé ; petites et éparées à la partie basale du scapus, elles se condensent progressivement en certains points de la mésoglée vers la zone distale de l'animal. Elles sont plus rapprochées de l'endoderme vers la base, plus près de l'ectoderme vers le sommet de la colonne.

La mésoglée présente aussi dans son épaisseur des petites cellules à prolongement filamenteux courant en direction centripète.

L'endoderme de la paroi est simple ; son épaisseur varie entre 8 et 12  $\mu$ . A la différence de ce qu'avait noté Pax, il présente des cellules glandulaires et des Xanthes.

#### *Tentacules.*

Les tentacules sont disposés en deux cercles concentriques alternés. Ils sont coniques, simples, courts : 1 mm à 1,25 mm sur 0,5 à 0,75 mm., sur des exemplaires fixés. Les tentacules ont pu être observés sur quelques spécimens épanouis, mais uniquement de nuit. La colonne n'est plus arquée, le polype redressé présente des tentacules très allongés (environ 2,5 – à 3 mm), faisant un angle de 30° avec la verticale et entourant la zone péribuccale creusée en forme de coupe.

L'ectoderme est très épais, la mésoglée mince avec une musculature relativement importante de fibres longitudinales. L'endoderme est bourré de Xanthes, ce qui, sur le vivant, lui donne une coloration jaune beige. Les exemplaires examinés avaient de 36 à 42 tentacules.

Une seule catégorie nématocystique est présente : des spirocystes.

#### *Pharynx.*

Il est long et plissé longitudinalement ; la position des plis correspond approximativement à l'insertion des mésentères ainsi que l'avait remarqué Carlgren. L'ectoderme est haut, présente de nombreuses cellules glandulaires ainsi que des nématocystes mastigophores. Les Xanthes sont absentes. La mésoglée est d'épaisseur variable, plus épaisse au niveau des plis, plus mince vers le siphonoglyphe. Ce dernier est bien différencié, son ectoderme est simple, moins haut que dans le reste du pharynx et dépourvu de nématocystes.

#### *Sphincter.*

Il est mésogléen, simple mais très développé. Dans la partie distale il occupe pratiquement toute la largeur de la mésoglée.

#### *Mésentères.*

L'arrangement des mésentères est brachycnémique. Sur les 7 exemplaires examinés le nombre de mésentères était respectivement de 35, 36, 40, 42, 42, 42, 42. Dans le premier cas, nous avons observé une anomalie de développement. La musculature des mésentères est faible, localisée au niveau de leur insertion dans la paroi du corps.

Les mésentères présentent des îlots cellulaires et des lacunes dans l'épaisseur de la mésoglée. Ces lacunes sont de forme arrondie à la base des cloisons, plus allongées dans la partie distale. Elles forment des canaux courant le long du mésentère. Les macroseptes en sont dépourvus dans leur partie moyenne où la mésoglée est tout particulièrement mince. Elle s'épaissit vers la région pharyngienne et le réseau de canaux réapparaît alors plus dense.

L'endoderme des cloisons est pourvu de Xanthes de 8 à 12  $\mu$  et de grosses cellules glandulaires, A.P.S. positives, réparties ici et là sur toute la surface du mésentère et qui font nettement saillie dans la cavité générale.

Dans la partie basale du corps de l'animal, les septes se joignent les uns aux autres en formant des anastomoses partant de la base du mésentère puis s'étendant en largeur. En même temps on observe une augmentation du nombre des lacunes intramésentériques, d'abord allongées puis de plus en plus arrondies.

L'ensemble conduit à une sorte de réseau qui, chez nos échantillons pouvait atteindre un tiers à la moitié de la longueur totale de l'animal. En ce qui concerne la formation de ce réseau, Carlgren signale que les anastomoses peuvent débiter vers le centre ou comme sur nos spécimens, vers la périphérie, le centre du polype restant plus ou moins libre.

Les filaments mésentériques ont la structure caractéristique chez les Zoanthaires. Ils sont pourvus de cellules glandulaires A.P.S. positives et de nématocystes : microbasiques mastigophores et holotriches en profondeur. Ces deux dernières catégories nématocystiques sont colorées en bleu par le bleu alcian.

#### *Cnidome.*

Il comporte trois catégories nématocystiques dont les dimensions sont les suivantes :

**Spirocystes**

tentacules :  $14,5 - 24,5 \times 2 - 4 \mu$ .

**Holotriches**

scapus :  $16,4 - 27 \times 7,3 - 9,5 \mu$

canaux mésentériques :  $21 - 23 \times 7,2 \mu$ .

endoderme des mésentères :  $9 - 12 \times 3,6 - 5,4 \mu$ .

**Microbasiques mastigophores**

pharynx :  $13 - 23 \times 2 - 3, 6 \mu$

filaments :  $12,7 - 19,2 \times 1,8 - 4,5 \mu$ .

Sauf dans le cas des holotriches du scapus, nos mensurations concordent avec les dimensions des nématocystes indiquées par Carlgren. Nous n'avons cependant pas trouvé dans nos exemplaires les holotriches de  $31 \mu$  signalés dans les filaments par cet auteur.

**Gonades.**

Aucune des descriptions données jusqu'alors ne fait mention de gonades. Nous n'avons pas observé sur les échantillons dont nous avons l'étude histologique.

Cependant, des ovules en voie de maturation ont été observés sur des animaux vivants à la fin de décembre 1968. Nous n'avons trouvé que des individus femelles ; on peut penser que l'espèce est dioïque.

**Position systématique.**

Cette espèce a été décrite par Andres dans la région de Port Natal en 1877. Elle a été retrouvée depuis à Zanzibar, en Afrique du Sud, dans le détroit de Torres. Pax la cite comme de l'est de Madagascar, Carlgren note : Madagascar ? A notre connaissance c'est la première signalisation de l'espèce pour la côte ouest de Madagascar.

**Genre Palythoa Lamouroux 1816.**

Zoanthaire solitaire ou colonial. Les polypes sont unis par un coenenchyme dont l'épaisseur varie. Les colonies sont parfois très massives. Paroi du corps toujours incrustée. Ectoderme de la colonne discontinu ou continu. La mésoglée du scapus contient des cellules, des îlots cellulaires et des lacunes, sans système canalaire continu.

Le sphincter est unique et mésogléen. Les mésentères présentent un système de canaux développés dans l'épaisseur de la mésoglée. Espèces dioïques ou hermaphrodites.

***Palythoa capensis* Haddon et Duerden, 1896**

*Corticifera*, sp. Erdmann, 1885

*Corticifera tuberculosa* Klunzinger. Hertwig, 1888.

*Palythoa capensis* nov. nom. Haddon et Shackelton, 1896.

*Palythoa oorti* Pax, 1924.

**Localisation**

A Madagascar nous avons récolté l'espèce dans tous les secteurs : récif de Songoritelo, Grand récif, ainsi qu'à Sarodrano et Barn Hill. A Songoritelo et au Grand récif, elle est localisée au bord de la pente externe, sur le platier proprement dit, mais en avant de la levée détritique.

*Palythoa capensis* présente le maximum de développement sur la partie externe du platier et en bordure des criques. Sur le platier interne les colonies sont plus rares et disséminées. Elles sont abondantes aux niveaux de ruptures de pente en bordure de chenaux d'écoulement des eaux à marée descendante.

A Sarodrano, l'espèce se rencontre sur les blocs de la levée détritique. A cet endroit, *P. capensis* s'étend sur la surface des blocs tournés vers le large et recevant l'impact des vagues au moment du flux.

Il semblerait (J. Picard, communication personnelle) qu'à cet endroit, par suite d'un basculement général du soubassement qui reste à vérifier, la levée de blocs soit placée à un niveau inférieur à celui qu'elle occupe en d'autres secteurs.

Plus loin vers le Sud, *P. capensis* se retrouve à Barn Hill, sur les faces exposées des blocs rocheux. Cette espèce infralittorale, qui ne découvre qu'aux marées de vives-eaux nécessite une agitation et une oxygénation de l'eau importantes.

#### *Morphologie externe de la colonie et des polypes*

Zoanthaires coloniaux adhérant au substrat ; la colonie est arrondie ou polygonale. La taille varie entre un centimètre carré – colonie de trois polypes – à plus d'un décimètre carré. Les bords de la colonie épousent plus ou moins le substrat. Le plus souvent ils sont un peu relevés formant un bourrelet. Les polypes sont presque complètement enfouis dans le coenenchyme dont à l'état contracté ils n'émergent qu'une à deux millimètres. La hauteur de la colonie, qui dépend de facteurs écologiques, varie entre 10 et 30 mm. La largeur des polypes oscille entre 4,5 mm et 6,5 mm. Des individus de taille diverses voisinent côte à côte, mais dans l'ensemble le diamètre des polypes bordants est moindre ; l'espacement entre 2 polypes atteint au maximum 1 mm.

Le coenenchyme et la paroi du corps sont fortement incrustés de grains de sable et fragments de madréporaires dont les dimensions vont de 40 à 300  $\mu$  avec une fréquence maximale pour des grains de 100 à 160  $\mu$ .

Le nombre de bractées varie entre 18 et 24, avec un mode à 20 (75 exemplaires examinés).

Les tentacules sont au nombre de 36 à 48, disposées en deux cercles, le cercle intérieur correspondant à celui des bractées. Ils sont courts et dirigés vers le haut en état d'expansion. La zone péribuccale, pourvue de stries rayonnantes, conduit à l'ouverture orale, en forme de fente assez allongée.

La coloration des colonies est très variable. Coenenchyme et capitulum ont une teinte uniforme allant du beige très clair, presque blanchâtre au brun clair. Certaines colonies sont plus foncées, d'autres montrent une nuance citrinée. La zone péribuccale et les tentacules sont plus sombres, ces derniers présentant au niveau de leur pointe un reflet vert. Le bord des lèvres est beige clair.

#### *Anatomie*

##### *Paroi.*

L'ectoderme paraît continu et couvert d'une cuticule. La largeur de l'ectoderme varie entre 80 et 110  $\mu$ . Il présente des inclusions sableuses et comporte des Xanthelles dans son épaisseur. On note la présence de nématocystes microbasiques mastigophores dans la région capitulaire.

La mésoglée est épaisse ; elle présente de très nombreuses lacunes, traces de grains de sable, qui sont parfois reliées les unes aux autres. Outre le sable, la mésoglée comporte des cellules isolées et des îlots cellulaires de 20 à 60  $\mu$ . Ces derniers contiennent des nématocystes holotriches et des Xanthelles en faible quantité. Il n'y a pas de zone exempte d'inclusions étrangères au voisinage de l'endoderme. Ce dernier est haut, avec des cellules à gros noyau central. Il comporte également des Xanthelles.

##### *Tentacules.*

Ils sont courts et montrent en coupe transversale un ectoderme épais, une couche musculaire peu développée, une mésoglée mince et un endoderme dépourvu de Xanthelles. L'ectoderme par contre contient des Xanthelles en profondeur, et sa surface est garnie d'une couche de spirocystes. Des nématocystes microbasiques mastigophores et des holotriches sont présents également dans l'ectoderme des tentacules. Notons en outre la présence de nombreux grains de sécrétions qui apparaissent libres.

##### *Disque et pharynx.*

L'ectoderme de la zone péribuccale se caractérise par la grande abondance de grains de sécrétions. Il comporte des Xanthelles nombreuses et quelques rares spirocystes. La mésoglée est mince.

Le pharynx long est plissé longitudinalement ; les plis sont supportés par des épaissements peu importants de la mésoglée, qui sauf au niveau du siphonoglyphe bien différencié, est mince. La mésoglée comporte des cellules isolées et des petits îlots cellulaires. Au point de vue nématocystes, l'ectoderme pharyngien n'a que des microbasiques mastigophores.

##### *Sphincter.*

Mésogléen, simple, il est constitué d'une série de mailles (48-52), disposées sur un seul rang. Elles sont d'abord arrondies, et s'aplatissent un peu dans la partie moyenne du sphincter pour s'arrondir de nouveau tout en diminuant régulièrement. Le sphincter sur tout son parcours est rapproché de l'ectoderme (fig. 5).



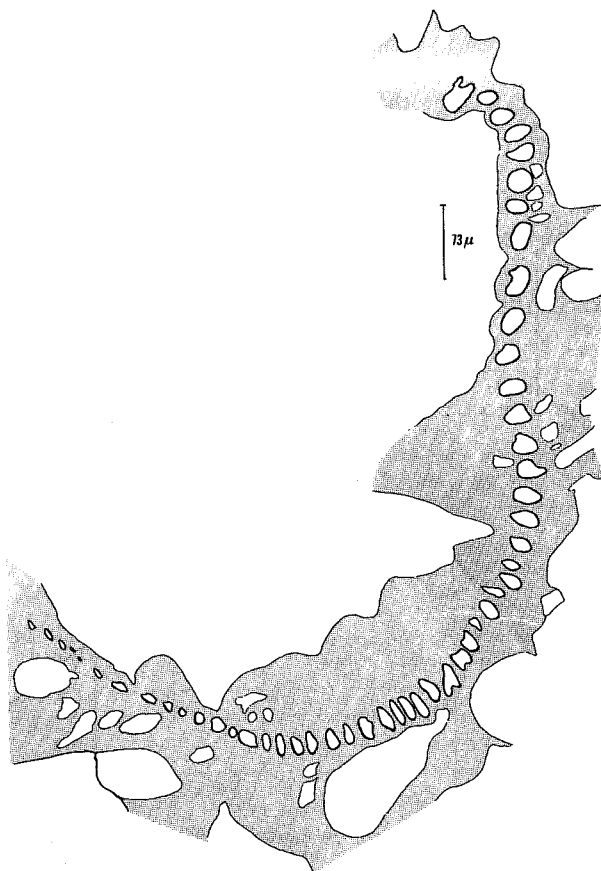


Figure 5 — *Palythoa capensis* Haddon et Duerden : coupe schématique du sphincter.

#### Mésentères.

Leur nombre varie entre 36 et 44, avec une moyenne de 40 ; ils sont particulièrement grêles. L'endoderme est mince, et comporte des Xanthelles. La mésoglée a au plus une vingtaine de microns d'épaisseur.

La musculature rétractrice des mésentères est faible et l'importance des fibres diminue régulièrement de l'insertion sur la paroi vers la zone pharyngienne.

Immédiatement à la base du mésentère, la mésoglée de ce dernier comporte une grande lacune arrondie, qui se ramifie plus bas en même temps que sa forme s'allonge. Cette lacune est bourrée de nématocystes holotriches au point de faire saillie dans la cavité gastrique. Plus loin, le filament mésentérique, dont la mésoglée est un peu épaissie, porte des microbasiques mastigophores de deux types. Il faut noter dans la partie distale des cloisons et au niveau du filament mésentérique une grande abondance de grains de sécrétions.

#### Cnidome.

Il est analysé dans le tableau 5, qui donne les caractéristiques des nématocystes de *Palythoa capensis* comparées à celles des espèces voisines.

#### Gonades.

Elles se développent sur les macroseptes. Nous avons observé des colonies femelles avec des œufs libérés en décembre et janvier. Leur taille est de 300 à 500  $\mu$ . L'espèce est vraisemblablement dioïque.

#### Xanthelles.

Elles se trouvent dans l'ectoderme de la paroi, des tentacules, de la zone péribuccale ; elles sont absentes du pharynx et caractérisent l'endoderme de la paroi du corps et des mésentères ; on en trouve également dans les îlots cellulaires de la mésoglée, que ce soit au niveau du coenenchyme ou dans les mésentères.



Tableau 5  
Cnidome du *Palythoa* sp. de Tuléar ; comparaison avec celui des espèces voisines.

Spirocystes		Holotriches					Microbasiques mastigophores					Espèce de <i>Palythoa</i>	
Tentacules	Zone péribuccale	Colonne Mésoglée Coenenchyme	Tentacules	Pharynx	Mésentères		Coenenchyme	Tentacules	Pharynx	Filaments	Filaments		
					Canaux	Filaments							
22-29	pas de données	M : 41-17 36-43 x 14-17	pas de données	absents	53-66 x 19-24	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	24-29 x 3-4	41-50 x 4-5	pas de données	<i>P. zanzibarica</i>
12-15 x 3,5-3	12-15 x 2,5-3	33-48 (60) x 12-20	pas de données	absents	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	M = 27 x 3,5 29 - 34 x 3-4	41-50 x 4-5	26-34 x 3-4	<i>P. incerta</i>
15-18 x 2,5-3	15-18 x 2,5-3	54-60 x 20-25	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	20-33 x 3-3,5	15-25 (48) x 24	pas de données	<i>P. tropica</i>
26 x 4	pas de données	50-62 x 24-26	pas de données	pas de données	60-70 x 24-26	pas de données	32-37 x 4,5-5 a) 38-41 x 5,5-6,5	22-26 (29) x 2,5-4	34-44 x 3,5-4,5	29-35 x 4,5-5	pas de données		<i>P. natalensis</i>
12-24 x 2-4	pas de données	36-50 (55) x (14) 17-22	pas de données	pas de données	(53) 55- 60 (70) x 22-26	pas de données	16-19 x 2,5- 31 x 5	17-26 x 3-4,5	24-34 x 4-5	(36) 38-55 x 5-6 21-26 (29) x 5-5,5	pas de données		<i>P. capensis</i>
14-24 x 2-4	pas de données	38-50 (55) x (14) 17-19	pas de données	pas de données	58-65 x 22-24	pas de données	pas de données	17-26	26-34 x 4	38-49 x 5	22 x 4,5-5		<i>P. tuberculosa</i>
12-24 2-4	pas de données	38-48 x (14) 17- 20,5	pas de données	pas de données	(53) 62- 67 (70) x 22-26	pas de données	pas de données	22-24 x 3-4,5	22-24 x 3-4,5	(38) 41- 50 x 5-5,5	21-24 x 5		<i>P. oorti</i>
Présents pas de mesures	pas de données	43,7-63 x 22,6-31	pas de données	57,8-63,5 x 24-25 rares	60,5-69 x 27 29,5	63,5-69 x 27-35	-b) 31-43 x 3,5-5,5 -p) 35,2-43,7 5,5 rares	-b) 24,7- 29,6 x 3-4,2	-b) 38-48 x 4,2-4,5 (1 ex.)	-b) 45,2 x 4,2 (1 ex.)	-p) 32,4- 39,5 x 4,5-5,6		<i>P. densa</i>
13-24 x 2-3	pas de données	41-48 (62) x 17-19	absents	41-53 x 17-19 (22)	65-73 x 24-25	pas de données	absents	22-25 x 3 29-43 x 4-5	22-25 x 3 29-43 x 4-5	46-58 x 5-5,5	20-26 x 5		<i>P. stephensoni</i>
14-24 x 2-4 (4-5)	pas de données	38-50 x 17-22	pas de données	pas de données	53-62 x 22-24	55-67 x 22-26	pas de données	22-25 x 2,5-3	(26) 29-31 x 4	46-53 x 5	19-24 x 5 épars		<i>P. shackeltoni</i>
12-24 x 2-4	pas de données	46-50 (55) x x 21-24	absents	absents	62-72 x 22-26	63-72 x 24-26	pas de données	24-26 x 2,5-3	24-29 x 3,5 (4)	46-55 x 5	22 x 4		<i>P. australiae</i>
11-14 x 3-4	pas de données	30-34 x 16-18 M = 32 x M = 17	pas de données	absents	30-32 x 14-18	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	<i>P. monodi</i>
14,5-25,4 2-3,6	14,5-25,4 x 2-3,6 rares	38-47 x 12,5-18,8	absents	absents	45,4-63 x 12,7- 22	45,40 x 18,8	16-20 x 2,7-3,6 rares	18-25 x 2,7-3,6	18-37 x 2,5-3,6	41-63 x 3-5	18-31 x 3,5-5,5		<i>P. sp. de Tuléar</i>

#### *Animaux associés*

Un fait remarquable à Sarodrano est l'infestation de *P. capensis* par des Copépodes commensaux et la présence d'un Cirripède dans la cavité gastrique du Zoanthaire. Il s'agit d'un Cirripède acrothoracique appartenant au genre *Baccalaureus*. L'étude de l'espèce est entreprise. On ignore jusqu'à présent s'il existe une variation de l'infestation selon les saisons. Notons simplement ici que le taux d'infestation paraît élevé en novembre et décembre.

#### *Position systématique*

Par la forme générale de la colonie, l'allure des polypes, le nombre de tentacules et de mésentères, les caractéristiques écologiques, l'espèce de *Palythoa* récoltée à Tuléar se rapproche de dix autres espèces de l'Océan Indien, du Pacifique et de l'Atlantique tropical.

Etant donné qu'il n'est pas possible d'analyser tous les types de ces espèces, nous nous sommes basés pour les comparaisons et la détermination sur les données bibliographiques de divers auteurs.

Si l'on essaie de vérifier la coïncidence des caractères de l'espèce malgache avec ceux des autres espèces étudiées, l'on se heurte le plus souvent à l'insuffisance des descriptions. Pour la moitié des espèces, les indications relatives au sphincter manquent ; ailleurs ce sont les analyses du cnidome qui sont

incomplètes. Et ne connaissant pas l'effectif de l'échantillon analysé par les auteurs, il est impossible d'en tirer des résultats par l'analyse des différences éventuellement constatées entre les valeurs trouvées. Dans d'autres cas encore, les données ont une signification très relative. Nous avons vu ainsi que la composition qualitative de l'encroûtement n'est en aucun cas significative d'une sélection de particules réalisée par l'animal et est uniquement liée à la nature de l'environnement. L'abondance de spicules ou de tests de foraminifères dans un encroûtement n'est pas un critère de valeur absolue.

Etant donné ces faits, nous avons regroupé (Tableaux 5, 6) les caractéristiques anatomiques et cytologiques des espèces qui se rapprochent le plus de celle récoltée à Tuléar et nous les reprendrons point par point pour en discuter. Il faut insister sur le fait que l'on ignore jusqu'à présent le degré de variabilité morphologique des diverses espèces de *Palythoa*. Une révision systématique du genre s'impose.

Tableau 6

*Palythoa* sp de Tuléar, et espèces voisines : comparaison des caractères morphologiques et anatomiques

Aspect de la colonie	Polypes hauteur sur coenenchyme en mm.	Incrustation	Bractées	Tentacules	Mésentères	Sphincter	Canaux mésentériques et filaments	Gonades	Couleur	Localisation	Espèce de <i>Palythoa</i>
Massive	+ 0,5	Fresque nulle entre les polypes. Spicules	24 à 28	48-54	48-54	Long large, distalement Stratifié	pas de données	pas de données	pas de données	Zanzibar	<i>P. zanzibarica</i>
Massive	± élevée	> <i>P. zanzibarica</i> Spicules	18	44-48	44-48	Moyen ≤ à moitié de <i>P. zanzibarica</i>	pas de données	pas de données	pas de données	Zanzibar	<i>P. incerta</i>
Massive	pas de données	Forte Spicules très rares	absentes	38-40	38-40 (42)	Long ; 1 rangée de mailles	1 canal ovale	pas de données	pas de données	Zanzibar	<i>P. tropica</i>
Massive hauteur 2 cm	Faible ou nulle	Presque toute la mésogée. Sable.	à peu près invisibles	42-48 non visibles	42-48	Long ; 1 rangée de mailles	1 canal principal Canaux transversaux cellules pigmentaires	pas de données	Fixé : verdâtre rosâtre	Afrique du Sud Durban	<i>P. natalensis</i>
Massive Hauteur 1 cm	Dépassant peu taille irrégulière	Très importante. Sable. Quelques spicules. Moins incrusté entre polypes.	18-19	34-38 courts	34-38 Pigmentés	pas de données	Canal branchu. Filaments pigmentés.	pas de données	Fixé : scapulus, tentacules, z. buccale, pharynx, rouges	Afrique du Sud	<i>P. capensis</i>
Massive	Variée	Forte. Calcaire.	20	≈ 40	≈ 40	Faible ; 1 rangée de mailles larges Statifié.	1 Canal basal ± branchu	pas de données	Fauve ou vert pâle	Australie	<i>P. densa</i>
Massive mais plate	Peu élevée	Calcaire. Peu de spicules.	20-22	40-44	40-44	pas de données	Bien développés ± branchus	pas de données	pas de données	Récif Grande Barrière	<i>P. stephensoni</i>
Massive	Peu élevé	Calcaire. Dans ≈ toute la mésogée.	≈ invisibles	(40) 42-52	(40) 42-52	pas de données	Branchus. Canal principal côté interne.	pas de données	pas de données	Récif Grande Barrière	<i>P. shackletoni</i>
Massive plutôt basse	Peu élevée	Forte. Peu de spicules. Calcaire + sable.	≈ 20	≈ 40	≈ 40	pas de données	Très peu branchus.	pas de données	pas de données	Récif Grande Barrière	<i>P. australiae</i>
Massive	Irrégulière	Forte. Peu de spicules. Pas de calcaire	14	28	28 Pigmentés	Très long 52 mailles	pas de données. Pigmentés	pas de données	Fixé : beige clair à sable	Afrique occidentale	<i>P. monodi</i>
Massive arrondie H : 1-3 cm	1 à 2 mm	Forte. sable + calcaire	18-24 M = 20	36-44	36-44 Pigmentés	48-52 mailles 1 rangée	Présents et branchus. Canal principal côté interne Filaments pigmentés.	♀ et ♂	Blanchâtre beige à marron clair nuance citron	Tuléar Madagascar	<i>Palythoa</i> sp. Tuléar

L'espèce de *Palythoa* de Tuléar, se rapproche de *P. zanzibarica* Carlgren par l'allure générale, et par les caractères des nématocystes dont nous avons les mesures : spirocystes, holotriches de la colonne et des canaux mésentériques, microbasiques mastigophores des filaments. Cependant le nombre de cloisons et de

tentacules diffère quelque peu. Le sphincter est long : 48 à 52 mailles, mais elles ne présentent pas de stratification, à la différence de *P. zanzibarica*. L'incrustation de la mésogée n'est pas semblable et nous n'observons pas la localisation préférentielle des îlots cellulaires au voisinage de l'endoderme des polypes.

Notre espèce diffère aussi de *P. natalensis* Carlgren, plus d'ailleurs par les dimensions de certaines catégories nématocystiques que par les caractéristiques morphologiques, et le nombre de mésentères. (notre sp : 36-44, *P. natalensis* 42-48).

Nous pourrions la rapprocher de *P. densa* et de *P. stephensoni* par le nombre de tentacules et de mésentères, mais elle s'en écarte par la composition nématocystique, *P. densa* et *P. stephensoni* ayant des holotriches dans l'ectoderme de l'actinopharynx.

L'espèce se rapproche également de *P. shackeltoni* Carlgren, mais la taille des holotriches des filaments mésentériques est différente ; en outre l'auteur indique qu'il n'a pas trouvé des microbasiques mastigophores dans l'ectoderme de la colonne et du coenenchyme, alors que nos échantillons en présentent, quoique peu abondants.

L'espèce de *Palythoa* récoltée à Tuléar se distingue également de *P. australiae* Carlgren et *P. monodi* Pax par l'aspect des cloisons pour le premier, le nombre des mésentères et l'allure du sphincter pour le second. Il manque la moitié des données relatives au cnidome pour la dernière espèce. Chez *P. australiae*, les dimensions des diverses catégories nématocystiques correspondent, mais chez *P. australiae*, Carlgren n'indique pas la présence de microbasiques mastigophores dans la paroi du corps, alors que notre espèce en est pourvue.

Pour ce qui est de la morphologie, du nombre de crêtes et de mésentères, notre espèce montre le plus de ressemblance avec *P. capensis*. En ce qui concerne la couleur, Pax (1956) fait remarquer pour différencier l'espèce de *P. monodi* que les exemplaires de Carlgren avaient à l'état fixé, scapulus, tentacules, zone péribuccale et actino-pharynx rouges. Nous voudrions attirer l'attention sur le fait que la couleur d'un échantillon fixé peut varier selon la durée de séjour dans le fixateur. Nous avons observé dans nos récoltes, des différences de coloration pour une même espèce. Ce caractère de couleur doit, pensons nous, être considéré avec prudence.

Pour ce qui est de l'armature nématocystique, les mesures effectuées sur les échantillons de Tuléar correspondent à celles données par Carlgren pour *P. capensis*. L'auteur n'indique pas d'holotriches dans les filaments mésentériques. Nous en avons trouvé sur coupes, mais rarement.

En conclusion, l'on constate que cette espèce ne diffère fondamentalement d'aucune des espèces précitées, si ce n'est de *Palythoa densa* et *Palythoa stephensoni*, dont la composition qualitative de l'armature nématocystique diffère. Elle ne présente pas non plus de coïncidence parfaite avec l'une d'entre elles ; compte tenu de ces remarques, nous pensons qu'on peut cependant rattacher l'espèce de Tuléar à *Palythoa capensis*, Carlgren (1938).

Par ailleurs, il est possible, sur la base des observations antérieures (Tableaux 5, 6) de suggérer des synonymies entre certaines des espèces. Ainsi *Palythoa zanzibarica* est probablement voisine, sinon identique à *Palythoa incerta*. De même *Palythoa natalensis* et *Palythoa tropica* paraissent être très peu différentes l'une de l'autre.

Carlgren avait remarqué la grande similitude existant entre *Palythoa densa* et *Palythoa stephensoni*. Il les sépare cependant, sur la base de différences partielles dans les dimensions nématocystiques. A notre avis on peut les rassembler. Le même auteur associe à *Palythoa capensis*, deux autres espèces, *Palythoa oorti* Pax et *Palythoa tuberculosa* Klunzinger. La première de ces espèces est décrite d'une manière tellement sommaire qu'on ne peut rien en dire avant de l'avoir à nouveau étudiée. D'après l'étude comparative du cnidome de ces espèces par Carlgren, il semble en effet convenable de les assimiler à *P. capensis*.

Cependant l'ensemble de ces observations conduit à remettre en question la valeur systématique à attribuer aux variations dimensionnelles des nématocystes. Une analyse de la variance, effectuée chez plusieurs espèces voisines permettrait de préciser et la signification des variations enregistrées et quelles en sont les limites.

#### *Distribution géographique.*

L'espèce est connue du Pacifique sud et a été également recueillie au Cap de Bonne-Espérance (*P. oorti*) à Simon Bay (*Corticifera tuberculosa*, expédition du *Challenger*, et à East London, sur le littoral - Carlgren, 1937). A propos de cette dernière récolte, l'auteur indique qu'il n'est pas certain de sa localisation intertidale.

La présence de *Palythoa capensis* à Tuléar, s'insère dans le cadre d'une répartition indopacifique.

*Palythoa liscia* Haddon et Duerden, 1896*Localisation.*

A Tuléar (Madagascar), *P. liscia* se trouve dans les trois secteurs de récolte. Sur le récif, on la rencontre exclusivement sur le platier externe, généralement au delà de *P. capensis* et à un niveau quelque peu inférieur. Elle est souvent localisée autour des trous souffleurs du platier, qu'elle entoure d'un anneau brun-jaunâtre. La présence de *Palythoa liscia* est toujours liée à une rhéologie importante.

On retrouve cette espèce à Barn Hill, en mode battu, sur les faces des blocs où le flot et le reflux provoquent des courants localisés, mais intenses.

L'espèce a été décrite par Haddon et Duerden de manière très sommaire, à partir de récoltes effectuées sur la côte est-africaine, à Monbassa par J.W. Gregory.

*Morphologie externe de la colonie et des polypes*

Espèce coloniale, recouvrant souvent de grandes surfaces. Les colonies peuvent atteindre plusieurs décimètres carrés. A la différence de ce que l'on observe chez *Palythoa capensis* les bords de la colonie sont amincis au contact du substrat et à l'état contracté les polypes sont complètement enfouis dans le coenenchyme. La hauteur de la colonie est assez constante et dépasse rarement dix millimètres (6,5 à 11,5 mm). La largeur des polypes oscille entre 2,5 et 4,5 mm. Des polypes de taille diverse voisinent côte à côte, leur espacement étant pratiquement nul. Il arrive que les polypes soient tellement pressés les uns contre les autres qu'ils prennent une forme allongée. Dans le cas de contact entre deux colonies, on n'observe pas de bourrelet bordant mais le plus souvent une mince zone sans polypes. Des estimations de densité de population réalisées à partir de comptages faits sur plusieurs échantillons donnent environ 1 200 polypes par décimètre carré.

Le coenenchyme et le scapus sont fortement incrustés de grains de sable dont les dimensions vont de 20 à 200  $\mu$  avec une fréquence maximale pour des grains de 70 à 100  $\mu$ . Le nombre de bractées varie entre dix et quinze, avec un mode à 12. Les tentacules en deux cercles alternés, sont peu visibles et dépassent faiblement les bractées. La zone péribuccale translucide apparaît grise et la cavité buccale beige s'ouvre sur un péristome en léger dôme.

La coloration de la colonie est homogène, beige jaunâtre pour le coenenchyme et le capitulum. La zone péribuccale est beige grisâtre et les tentacules beiges, sauf la partie distale qui est plus foncée avec parfois un reflet vert.

*Anatomie**Paroi.*

L'ectoderme est mal conservé après les manipulations de décalcification et désilicification. Il est continu, d'épaisseur 20 à 36  $\mu$ , et comporte par endroits des traces d'inclusions sableuses. Il présente dans son épaisseur des Xanthes et des nématocystes holotriches, particulièrement abondants dans la région capitulaire.

La mésogée est épaisse. La distance entre deux polypes varie entre 370 et 500  $\mu$  ( $M = 480 - 500 \mu$ ). Dans la mésogée on observe des cellules isolées et des îlots cellulaires assez régulièrement répartis entre les grains de sable. Les dimensions de ces amas cellulaires s'échelonnent entre 40 et 80  $\mu$ . Ils contiennent des Xanthes et des nématocystes holotriches.

Les incrustations sableuses apparaissent dans toute l'épaisseur de la mésogée à l'exception d'une très mince zone immédiatement au contact de l'endoderme. A ce niveau, les lacunes cellulaires tendent à être plus nombreuses. Ceci est particulièrement visible sur les coupes longitudinales. La zone d'îlots cellulaires avoisinant l'endoderme présente le maximum d'extension dans la partie distale de la colonne, au niveau de l'insertion du disque buccal, pour se réduire plus bas. Les lacunes sont d'abord petites, en plusieurs rangées stratifiées, puis le nombre d'îlots diminue en même temps que leur taille augmente quelque peu.

L'endoderme est peu épais (20 - 30  $\mu$ ) avec une très fine couche musculaire.

*Tentacules.*

L'absence d'holotriches dans l'ectoderme des tentacules caractérise, dans le genre *Palythoa*, le sous groupe "*caribaeorum*". Les tentacules sont courts : en coupe transversale l'ectoderme occupe de 60 à 75  $\mu$ ,

la mésoglée 10 à 20  $\mu$ , l'endoderme de 15 à 30  $\mu$ . L'ectoderme des tentacules contient, outre les spirocystes, des Xantheles qui manquent dans l'endoderme.

#### *Pharynx.*

Il est assez long, plissé longitudinalement ; les plis sont supportés par des épaissements de la mésoglée. Cette dernière contient des cellules isolées mais pas de lacunes. Au niveau de la gouttière ciliée la mésoglée est plus épaisse.

L'ectoderme pharyngien comporte des cellules sécrétrices et des nématocystes microbasiques mastigophores.

#### *Sphincter.*

Le sphincter, assez long, a l'aspect caractéristique du genre *Palythoa*, avec des mailles en une seule rangée, un peu écrasées dans la partie distale et dont la taille diminue progressivement. Leur nombre sur les échantillons que nous avons examinés était de 30 à 40. En raison des déchirures dues à la présence de grains de sable dans l'épaisseur de la mésoglée, le sphincter est très rarement conservé sur toute son étendue, ce qui explique la variabilité du nombre de mailles trouvés.

#### *Mésentères.*

Au nombre de 20 à 40, les mésentères présentent la disposition brachycnémique typique. Leur mésoglée est assez épaisse dans la région pharyngienne (18-27  $\mu$ ), et comporte un canal important dans sa partie proximale. Ce dernier se ramifie en plusieurs conduits distaux de taille moindre. Dans les canaux mésentériques, on note la présence de nématocystes holotriches emplissant complètement la cavité. La musculature des mésentères est faible mais les fibres sont présentes sur une grande longueur de la paroi.

L'endoderme des mésentères est mince et pourvu de Xantheles. Les bandelettes cnidoglandulaires sont bien différenciées et de taille importante. Les filaments mésentériques fortement pigmentés, donnent sur le vivant une couleur foncée à la bordure de la cloison. Ils comportent de nombreux microbasiques mastigophores de deux types.

#### *Gonades.*

Chez l'un des exemplaires étudié histologiquement les gonades étaient développées sur une partie des macroseptes. L'espèce est vraisemblablement dioïque : nous n'avons pas observé de gonades mâles. Les ovocystes mesurés sur coupe avaient un diamètre de 86 à 360  $\mu$ . La ponte a eu lieu à la fin du mois de décembre.

#### *Xantheles.*

Cette espèce présente des Xantheles dans l'ectoderme des tentacules et de la zone péribuccale, ainsi que dans l'endoderme des cloisons et de la cavité gastrique. Des Xantheles sont également reconnues quoique peu abondantes dans les îlots cellulaires du coenenchyme. Leurs dimensions sont les mêmes dans tous les organes où elles sont représentées (9-12  $\mu$ ).

#### *Cnidome.*

Sauf pour l'ectoderme de la paroi qui n'a pu être analysé, les éléments du cnidome se répartissent comme suit :

##### Spirocystes

tentacules : 27,2 x 3,6 – 10-20 x 2-3,6  $\mu$ .

##### Holotriches

tentacules : néant

canaux mésentériques : 52,7-69 x 21,7-27,3  $\mu$

filaments mésentériques : néant

coenenchyme de la mésoglée et de la paroi : 54,5 x 4,5  $\mu$

##### Microbasiques mastigophores

paroi : pas de données

pharynx : 22-34 x 3,6-4,5  $\mu$

filaments mésentériques : deux sortes ; 23,6-38,2 x 3,6-5,4  $\mu$  et 41,8-54,5 x 3,6-5,4  $\mu$

*Position systématique*

Depuis la description de Haddon et Duerden relative à des échantillons récoltés à Monbassa sur la côte est africaine par J.W. Gregory (trois colonies encroûtant une base de Mélobésiée, probablement *Porolithon*) l'espèce n'a pas été étudiée.

Les auteurs insistent sur la grande difficulté existant dans la détermination des espèces du genre, car on ignore les variations pouvant apparaître chez une espèce en fonction des différences de l'environnement. Les exemplaires étudiées par Haddon et Duerden étaient stériles. Il manque en outre, dans la description, les données relatives au cnidome ainsi que les indications concernant le nombre de mésentères.

Pax (1956, 1957) rapproche cette espèce de *P. anthoplax* récoltée au Vietnam et de *P. guinensis* du golfe de Guinée. Nous n'avons pu nous procurer les types de ces dernières espèces pour en faire l'analyse et nous nous baserons donc pour la discussion, sur les données recueillies dans les publications relatives aux espèces en question.

Pax estime qu'il y a similitude d'allure entre *P. liscia* et *P. anthoplax* décrite par lui du Viet-Nam : *P. anthoplax* comme *P. liscia*, n'a pas d'holotriches dans l'ectoderme des tentacules et appartient de ce fait, au groupe "*caribaeorum*" de Seifert. La couleur de *P. anthoplax*, brun chocolat, diffère de celle de *P. liscia*. L'incrustation serait riche en particules calcaires chez *P. liscia* ; chez *P. anthoplax* il s'agit de grains de sable.

Haddon et Duerden indiquent pour *P. liscia* à peu près la même composition en éléments étrangers que chez *P. gregorii* décrite simultanément, à savoir beaucoup de sable quartzueux, quelques spicules d'éponges et très peu d'éléments calcaires . . .

"L'incrustation consiste principalement en grains de sable grossier mais la partie distale du polype ne paraît pas avoir autant de spicules d'éponge".

D'après Pax, *P. liscia* est caractérisé par une bordure nette autour de la colonie. Nos échantillons ne présentaient pas cet aspect mais seulement au niveau de la zone de contact de deux colonies un mince liseré sans polypes. Haddon et Duerden indiquent que les colonies sont très basses et aplaties, les bords tendant à incruster les objets sur lesquels elles se développent, ce qui correspond parfaitement à nos observations.

Nos échantillons diffèrent de *P. anthoplax* par la forme, la couleur, et surtout par les caractères des mésentères. Le nombre des bractées pourrait correspondre : (*P. anthoplax* 15-16 bractées, nos exemplaires 10-15 avec une moyenne de 12). Les mésentères diffèrent en nombre ; *P. anthoplax* 32 à 34, nos échantillons 22 à 24. Haddon et Duerden indiquent 14 bractées pour *P. liscia* mais ne donnent pas de précisions quant au nombre de mésentères. Pax précise 46 pour *P. liscia* (!) il s'agit peut être d'une erreur d'impression.

Les différences les plus marquantes apparaissent à propos des catégories nématocystiques. Pax n'indique pas la présence d'holotriches dans les lacunes de la mésogée du coenenchyme. Nos échantillons en présentaient à ce niveau. *P. anthoplax* a des microbasiques d'une seule catégorie et uniquement dans les filaments mésentériques, alors que les espèces récoltées à Tuléar en possédaient dans l'actinopharynx et dans les filaments mésentériques, où ils sont de deux types.

Pax rapprocherait également *P. liscia* et *P. guinensis*, Von Koch. Les nombres de bractées et mésentères correspondraient mais les différences sont importantes pour le cnidome ; *P. guinensis* appartient au groupe "*rubra*" chez lequel les holotriches sont présents dans l'ectoderme des tentacules. Les dimensions de ces capsules données par Seifert, sont de  $31-39 \mu \times 9-11 \mu$ . Ces nématocystes manquent à notre espèce, et les dimensions des holotriches dans les autres organes diffèrent également.

## HOLOTRICHES

<i>P. guinensis</i>	espèce de Tuléar
Canaux mésentériques : $35 \times 18 \mu$	$52,7-69 \times 21,7-27,3 \mu$
Filaments : $42 \times 16 \mu$	$54-63 \times 14,5-20 \mu$
Paroi : $36 \times 18 \mu$	$38,2-41,8 \times 12,7-16,4 \mu$
: $42 \times 12-13 \mu$	$54,5 \times 14,5 \mu$ rares

Les tableaux 7 et 8 résument l'ensemble de ces données.

Il apparaît ainsi que l'espèce de Tuléar ne peut se rapporter ni à *Palythoa antoplax*, ni à *Palythoa guinensis*. Elle présente par contre bien les caractères de *Palythoa liscia* décrits par Haddon et Duerden. Notre description complète celle des auteurs, en donnant, outre des précisions sur la morphologie externe, les caractéristiques du cnidome et des indications relatives au nombres et à l'anatomie des mésentères et au développement des gonades.

Tableau 7

Comparaison des principaux caractères de *P. anthoplax*, *P. guinensis*, *P. liscia*

Holotriches présence dans les tentacules	Port de la colonie couleur	Incrustations	Bractées	Mésentères	Cnidome	Sphincter	Sp. et localisation
Non : groupe <i>Caribaeorum</i>	Massive, lisse "immersae" pas de bordure, chocolat	Beaucoup de sable	15-16	32-34	Etudié	47 mailles	<i>P. anthoplax</i> Viet-Nam
Oui : groupe <i>Rubra</i>	Massive, "immersae" mais polypes dépassant le coenenchyme	Sable	Pax 12 Muller 14	24-30 24-30-32	Etudié	30 mailles 34 sur la fig.	<i>P. guinensis</i> Golfe de Guinée
Non : Groupe <i>Caribaeorum</i>	Massive, "immersae" couleur sable	Pax beaucoup de calcaire Haddon sable	Haddon 14	Haddon pas de données Pax : 46	pas de données	pas de données	<i>P. liscia</i> Mombassa
Non : groupe <i>Caribaeorum</i>	Massive, lisse, "immersae" pas de bordure ou rarement ; couleur sable	Sable et calcaire	10-15 M = 12	22-24	Etudié	30-40 mailles en une rangée	<i>P. liscia</i> Tuléar

Tableau 8

Comparaison du cnidome chez *P. anthoplax*, *P. guinensis*, *P. liscia*

Spirocystes	Holotriches				Microbasiques mastigophores			Espèce
Tentacule	Tentacule	Canaux mé-sentériques	filament	paroi coenenchyme	paroi	pharynx	filament	
14-20 x 4 M : 18	—	pas de données	46-72 x 22-24 M : 68 x 23	pas de données	pas de données	pas de données	46-52 x 6 M = 49	<i>Palythoa anthoplax</i>
12-15 x 2,5-3	31-39 x 9-11	35 x 18	42 x 16	36 x 18 41 x 12-13	19-22 x 5-6	30-33 x 3-3,5	30-33 x 3-3,5	<i>Palythoa guinensis</i>
27,2 x 3,6 11-20 x 3,6	—	52,7-69 x 21,7-27,3	pas de données	54,5 x 4,4	pas de données	22-34 x 3,6-4,5	23,6-38,2 x 3,6-5,4 41,8-54,5 x 3,6-5,4	<i>Palythoa liscia</i>

*Répartition géographique*

A notre connaissance l'espèce est seulement signalée de l'Afrique orientale, de Madagascar et de l'île Maurice. Sa localisation bien particulière en des stations extrêmement agitées pourrait expliquer qu'on ne l'ait que rarement récoltée.



*Palythoa* cf. *heiderei* Carlgren, 1954*Gemmaria variabilis* Duerden, 1898*Palythoa heiderei* Carlgren, 1954*Palythoa singaporensis* Pax, 1956*Historique*

L'espèce fut décrite en 1898 par Duerden, dans le genre *Gemmaria*, créé en 1869 par Duchassaing et Michelotti. Ce genre se distingue du genre *Palythoa* Lamouroux, 1816, par le faible développement du coenenchyme.

Etant donné que le nom générique *Gemmaria* avait déjà été donné à un Hydraire en 1859, Verrill le remplace en 1900 par celui de *Protopalythoa*. Pax en 1910, réunit le genre *Protopalythoa* (= *Gemmaria*), au genre *Palythoa*. La seule différence entre ces deux genres résiderait en effet dans le plus ou moins grand développement du coenenchyme. Carlgren, en 1923, se rallie à l'opinion de Pax.

Ce dernier établit dans le genre *Palythoa* des groupes, dont l'existence est basée sur le développement du coenenchyme reliant les polypes les uns aux autres. Il définit ainsi trois ensembles "immersae" (*Palythoa*), "intermediae" (*Palythoa pro parte*) et "liberae" (*Gemmaria, Protopalythoa*).

Caractéristiques du groupe *liberae*

Zoanthaires solitaires ou le plus souvent coloniaux. Le sphincter mésogléen est simple. L'arrangement des mésentères est de type brachynémique et la paroi du corps incrustée d'éléments étrangers. Les polypes sont reliés à la base par un coenenchyme dans lequel ils ne sont jamais inclus.

Nos récoltes comportent trois espèces appartenant à ce groupe *Palythoa* cf. *heiderei* étant l'une d'entre elles.

*Localisation*

Dans la région de Tuléar, cette espèce se rencontre sur le platier de récifs frangeants, en des zones peu profondes mais toujours immergées et dans des endroits à éclaircissement réduit. Nous l'avons récoltée sur des madréporaires morts, dans les cuvettes d'obturation du platier interne à Songoritelo, ainsi que dans les anfractuosités et cavités de la partie externe du récif, et à Ifaty, plus au nord. L'espèce est moins abondante en ce dernier point.

On ne la retrouve pas en profondeur, ni sous les surplombs. Elle paraît localisée en des endroits où règne un certain courant, soit au moment du jusant ou du flot, (cas des cuvettes) soit en permanence (cavités du platier externe). Elle n'a pas été trouvée sur les récifs côtiers et à Sarodrano.

*Morphologie externe de la colonie et des polypes.*

La taille de la colonie varie de quelques centimètres carrés à plusieurs décimètres carrés. Dans le cas de surfaces importantes, les limites des diverses colonies sont peu discernables. Les polypes, unis par une lame coenenchymateuse sont isolés les uns des autres dès la base. Dans une même colonie l'espacement des polypes est variable ; ils sont contigus ou séparés au maximum par six ou sept millimètres. De gros et petits polypes voisinent et l'on n'observe pas de réduction de taille vers la périphérie de l'ensemble. Coenenchyme et scapus sont uniformément recouverts de grains de sable dont les dimensions varient peu (42 à 185  $\mu$  avec un maximum pour des grains de dimensions 54 à 90  $\mu$ ).

Les polypes sont allongés, cylindriques à l'état rétracté, un peu plus larges dans la partie distale qu'au niveau proximal. Epanouis, ils ont un disque buccal très élargi par rapport au scapus, avec un capitulum développé dont les bords sont parfois recourbés vers l'intérieur. Les animaux étendus, dont les capitulum sont jointifs, présentent à ce niveau un aspect polygonal. Le bord du scapus porte des bractées dont le nombre varie entre 32 et 37. Deux crêtes, diamétralement opposées sont un peu plus importantes que les autres et correspondent à deux tentacules particuliers. La surface péribuccale est marquée de stries rayonnantes. La bouche, grande, est allongée en fente sur un dôme buccal peu élevé. Les tentacules, au nombre de 60 à 70 disposés en deux cercles alternés, sont courts et pointus. Deux tentacules opposés, appartenant au cycle le plus interne et situés dans le plan sulcal sont un peu plus gros que les autres.

La dimension des polypes varie entre 5 et 22 mm de long pour un diamètre de 2,5 à 8 mm, ceci pour animaux contractés. La zone capitulaire épanouie est très large et égale alors approximativement la demi longueur du polype.



La coloration du coenenchyme et du polype est uniformément gris-beige clair. Les tentacules sont marrons et paraissent quelquefois légèrement annelés par des bandes alternées à nuance gris-vert. La pointe est gris-beige plus clair. Sur la zone péribuccale, une série de stries rayonnantes plus sombres, s'étendant de l'orifice buccal vers l'insertion des tentacules, donne au capitulum un aspect rayé brun et gris. La netteté des stries s'atténue vers l'orifice buccal qui est entouré d'un secteur beige clair uniforme.

### *Anatomie*

#### *Paroi.*

La paroi du corps, épaisse d'environ 300  $\mu$  présente un ectoderme irrégulier, le plus souvent arraché lors des manipulations de décalcification et désilicification. Il apparaît continu, sans cuticule, et comporte dans son épaisseur des Xanthes, de gros nématocystes holotriches et la trace de grains de sable inclus dans la paroi. Selon le niveau considéré, l'épaisseur de l'ectoderme varie entre 40 et 75 à 80  $\mu$ .

La mésogée est épaisse de 180 à 200  $\mu$  et hétérogène ; dans la partie la plus externe de très nombreuses lacunes anguleuses correspondent à la trace de grains de sable. Le quart le plus interne est plus homogène et comporte seulement des lacunes arrondies de 25 à 65  $\mu$  et quelques îlots cellulaires renfermant des nématocystes holotriches et des Xanthes. La partie de la mésogée en contact avec l'endoderme est régulière, les lacunes y sont moins nombreuses et de taille réduite.

L'endoderme du scapus est mince ; il mesure 20 à 36  $\mu$ . Son épaisseur est constante sur toute la paroi du corps. Il comporte des Xanthes et par endroit des amas cellulaires granuleux.

#### *Tentacules.*

Ils sont courts, l'ectoderme est épais de 40 à 62  $\mu$  et comporte des Xanthes ainsi que des nématocystes, spirocystes et microbasiques mastigophores. A la base des tentacules, au niveau de leur insertion sur la colonne, leur mésogée présente de nombreuses lacunes. Ailleurs elle est homogène sans inclusions cellulaires ni lacunes, et mesure environ une dizaine de  $\mu$ .

L'endoderme est étroit (18  $\mu$ ) et ne présente pas de Xanthes. Une grande lacune occupe le centre des tentacules.

#### *Zone péribuccale et pharynx.*

Elle est large avec un ectoderme épais (19  $\mu$  passant à 40  $\mu$  près de l'ouverture de la bouche) comprenant des Xanthes et des nématocystes, spirocystes peu nombreux et microbasiques mastigophores. Des cellules sécrétrices sont présentes, plus abondantes vers la cavité buccale. La mésogée sous-jacente dont l'épaisseur varie entre 20 et 60  $\mu$ , présente des lacunes et des îlots cellulaires. L'épaisseur de l'endoderme est irrégulière ; par rapport aux autres tissus il est assez mince cependant, et comporte des Xanthes de 9 à 12  $\mu$ .

Chez cette espèce, le pharynx est bien différencié, de taille importante (1 500  $\mu$  de long sur 550-600  $\mu$  de large) et plissé. Les plis sont supportés par de légers épaississements de la mésogée. L'ectoderme pharyngien comprend des Xanthes, des cellules glandulaires et des nématocystes microbasiques mastigophores. Le siphonoglyphe ventral est net, sa mésogée est beaucoup plus épaisse que dans le reste du pharynx (36-54  $\mu$ ) et présente dans toute son épaisseur, des lacunes cellulaires éparpillées.

L'endoderme de la cavité générale, atteint au niveau du pharynx une épaisseur de 10 à 12  $\mu$ .

#### *Sphincter.*

Il est mésogléen, long (56 à 62 mailles sur les exemplaires analysés) mais peu développé. Les mailles musculaires sont arrondies. De grosses mailles alternent avec des mailles plus petites, irrégulièrement disposées. On n'observe pas de tendance à la stratification de ces dernières dans la partie distale. Le sphincter, qui représente tout au plus un cinquième de l'épaisseur de la mésogée, est situé proche de l'endoderme sur tout son parcours (fig. 6).

#### *Mésentères.*

Le nombre de mésentères varie chez les animaux que nous avons examinés entre 56 et 70. Leur disposition est brachycnémique, et l'on observe assez souvent des anomalies et irrégularités pour les cloisons ventrales. La mésogée des mésentères a une épaisseur variable selon le niveau considéré. Au niveau du pharynx elle est un peu plus épaisse vers la base du mésentère ; elle s'amincit ensuite pour s'épaissir à

Figure 6 – *Palythoa cf. heideri* Carlgren ; localisation schématique du sphincter.

nouveau vers l'attache pharyngienne. Plus bas les mésentères sont minces, sauf dans leur partie distale au niveau du filament.

A la base de la colonne enfin la mésoglée des mésentères est élargie et parcourue de nombreux canaux dont la taille va en décroissant de l'insertion du mésentère vers la partie libre de ce dernier. Ces canaux mésogléens sont remplis de cellules et de nématocystes holotriches.

Les bandelettes cnidoglandulaires sont bien développées et le filament mésentérique comporte deux catégories nématocystiques, microbasiques mastigophores et holotriches en profondeur.

#### Cnidome.

Il est étudié dans le tableau 9, d'analyse comparative des nématocystes.

Tableau 9

*Palythoa* sp. Tuléar et espèces voisines ; analyse comparative du cnidome.

Spirocystes		Holotriches					Microbasiques mastigophores				Espèce de <i>Palythoa</i>
Tentacules	Zone péri-buccale	Coenenchyme paroi	Tentacules	Pharynx	Mésentères		Paroi	Tentacules	Pharynx	Filaments	
					Canaux	Filaments					
16-20 x 3 Juvéniles 11-17 x 3	pas de données	32-36 x 15	absents	absents	pas de données	48-56 x 18-22	pas de données	pas de données	pas de données	48-56 18-24	<i>P. singaporensis</i>
Nombreux pas de mesures	pas de données	41-49,3 x 16-21	pas de données	49-55 x 23-25	39,5-51 x 21-24	52 x 22,6 très rares	17-26,8 x 3,5-4,2 ** et 37,4 x 6,3	☆23-29 x 4,2 nombreux 33-38 x 5-7	32,4-42,2 x 4,5	*48-56 x 4-4,5 ☆28,2-32,4 x 4,2-5,6	<i>P. heideri</i>
18 x 3,5	pas de données	50 x 14	absents	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	<i>P. variabilis</i>
13,5 x 2,5	pas de données	32-42	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	pas de données	<i>P. senegalensis</i>
12,5-20 x 1,8-3,7	absents	30,9-39 x 14,5-20	pas observés	pas observés	21,8 x 9	23 x 12	18-20 x 1,8-2,7	18-20 x 1,8-2,7	12-21,8 x 1,8-3,6	20-27 x 3,6-6 14,5-16,4 x 1,8	<i>P. sp. Tuléar</i>

\*\* très rares

\* rares

☆ communs

### Gonades.

Les échantillons que nous avons examinés histologiquement présentaient en décembre des gonades mâles bien développées avec des spermatozoïdes différenciés. D'autres échantillons étaient femelles : la dimension des ovocytes variant entre 60 et 90  $\mu$ .

### Position systématique.

Nous envisagerons d'abord l'aspect historique de la question et nous placerons ensuite l'espèce de Tuléar parmi les formes voisines de l'Atlantique tropical et de l'Océan Indien.

En 1898, Duerden décrivit des Bermudes, une espèce qu'il nomma *Gemmaria variabilis*. En 1899, Heider, détermina comme étant *Gemmaria variabilis* Duerden, un Zoanthaire venant de Singapour, récolté par le vaisseau de guerre italien "Vettor Pisani".

Une autre espèce, provenant du Queensland et des Nouvelles-Hébrides fut décrite quelques années plus tard par Wilsmore (1909), sous le nom de *Gemmaria arenacea*. En 1956, Pax, analysant une collection de Zoanthaires du Vietnam, déterminait comme étant *Palythoa singaporensis* un spécimen de celle-ci ; d'après cet auteur, *Palythoa singaporensis* serait identique à *Gemmaria variabilis* Heider, 1899, mais *Gemmaria variabilis* Heider, 1899, différerait de *Gemmaria variabilis* Duerden, 1898.

A peu près à la même époque, en 1954, Carlgren décrit une espèce australienne de Zoanthaire, qu'il nomme *Palythoa heideri*. Selon Carlgren, cette espèce correspond à la description faite autrefois par Heider de *Gemmaria variabilis*, mais diffère — et en ceci l'auteur rejoint l'opinion de Pax — de *Gemmaria variabilis* Duerden, provenant de l'Atlantique tropical.

Les espèces indopacifiques sont donc : *Palythoa singaporensis* Pax, *Palythoa heideri* Carlgren, ces dernières, compte tenu du fait que les comparaisons sont réalisées en analysant les mêmes critères, identiques à *Palythoa variabilis* Heider, et enfin *Gemmaria arenacea* Wilsmore qui avec le changement de nom générique et spécifique devient *Palythoa wilsmorei*, le nom *arenacea* étant déjà employé.

Dans l'Océan Atlantique tropical, une espèce de Zoanthaire, *Palythoa senegalensis*, est décrite par Pax (1956) en provenance du Golfe de Guinée, où l'auteur a également recueilli *Palythoa variabilis* Duerden. La minceur du coenenchyme, la forme distalement dilatée des polypes, l'incrustation, le nombre de mésentères et de tentacules, rapprochent l'espèce que nous avons récoltée de quatre espèces indopacifiques et atlantiques tropicales (Tableau 10).

L'espèce des vasques se rapproche de *Palythoa singaporensis* Pax ; la description du sphincter chez cette espèce correspond à ce que nous avons observé chez nos échantillons, bien que le sphincter de ces derniers ne montre pas de stratification des mailles dans la partie distale de la colonne. Le coenenchyme de l'espèce de Tuléar est plus mince que celui de *Palythoa singaporensis*, mais ressemble par contre à la description qu'en donne Carlgren à propos de *Palythoa heideri*. Nos échantillons diffèrent cependant de ces deux espèces qui sont probablement identiques, par les dimensions des catégories nématocystiques. Les données de Pax étant incomplètes, nous ne pouvons faire que des comparaisons partielles. Les catégories dimensionnelles des nématocystes étudiés par Carlgren, chez *Palythoa heideri* sont semblables à celles indiquées par Pax à propos de *Palythoa singaporensis*. L'espèce récoltée à Tuléar montre des divergences nettes en ce qui concerne les microbasiques mastigophores et les holotriches. Pour les spirocystes les mensurations concordent avec celles de Pax, et c'est Carlgren, cette fois qui ne donne pas d'indications.

Le nombre de cloisons de nos échantillons correspond à celui de toutes les autres espèces, tant indopacifiques qu'atlantiques. La forme et la position du sphincter ressemble aussi à celle de ces muscles chez *Palythoa wilsmorei* Wilsmore, mais l'aspect des muscles à l'intérieur des mailles n'est pas semblable, et certains autres caractères diffèrent.

Nos échantillons montrent des traits de similitude avec une espèce atlantique *Palythoa senegalensis*, Pax. Les caractéristiques du coenenchyme et des polypes sont les mêmes ; nos échantillons ont une taille légèrement inférieure à celle des exemplaires du golfe de Guinée. Pour le nombre de bractées, nos comptages donnent des valeurs quelques peu supérieures. Le nombre de mésentères par contre est intermédiaire entre celui indiqué par Pax à propos de *Palythoa senegalensis* et celui de *Palythoa variabilis* Duerden également récolté dans le golfe de Guinée.

Les divergences sont plus marquées en ce qui concerne le sphincter ; si la forme générale concorde assez bien, la disposition des mailles ne correspond plus. Nous avons aussi noté un nombre de mailles musculaires moins élevé que celui indiqué pour le sphincter de *Palythoa senegalensis*.

Tableau 10  
*Palythoa* sp. Tuléar et espèces voisines ; comparaison des principaux caractères morphologiques et anatomiques.

Morphologie de la colonie	Nombre de tentacules	Degré d'incrustation	Couleur	Bractées	Pharynx	Siphonoglyphe	Mésentères	Sphincter	Etude du Cnidome	Lieu de récolte
Ectoderme continu coenenchyme épais 4 mm.	pas de données	1/2 m. soglée	brun à reflet rougeâtre (fixé)	15-30 Heider 21-29 Pax M = 27	pas de données	présent	36-74 filaments pigmentés	faible Heider mailles ovales irrégulières pas en fente	partielle	<i>Palythoa singaporensis</i> Pax Viet-Nam
Colonne cylindrique. Coenenchyme très épais pas de cuticule.	pas de données	1/2-3/4 mésoglée	sable (fixé)	28-29	plissé	présent	56-60	Faible mésoglée → endoderme mailles : 1 rang remplis de muscles	absente	<i>Palythoa wilsmorei</i> Wilsmore Queensland
Ectoderme continu	≈ 70	Coenenchyme mince pas de données	Sable, disque brun	pas de données	pas de données	présent	≈ 70	long large distalement Stratifié	présente	<i>Palythoa heideri</i> Carlgren = <i>G. variabilis</i> Heider Australie W
Grandes colonies immergées coenenchyme fin	60-70	3/4 mésoglée irrégulière	brun clair disque sombre	32-37	plissé pas de lacunes îlots mésoglées	présent	56-70	mésoglée mince → endoderme peu stratifié mailles grandes et petites	présente	<i>Palythoa</i> sp. Tuléar
Ectoderme continu. Coenenchyme lamelleux	pas de données	au plus 1/2 mésoglée	pas de données	26-33 M = 30	long ectoderme pigmenté	présent	56	long étroit → ectoderme. Souvent 2 mailles côte à côte.	partielle	<i>Palythoa senegalensis</i> Pax Senegal
Grandes colonies, stolons.	Duerden 72 Pax 60	1/2 mésoglée	gris vert ou sable	20-38 ≈ 30 Duerden	grains de sécrétions	présent	60	72 mailles → ectoderme distalement mailles côte à côte	absente	<i>Palythoa variabilis</i> Duerden Atlantique W et E

Il semble que l'espèce de Tuléar présente certains caractères de *Palythoa senegalensis*, d'autres de *Palythoa heideri* et *Palythoa singaporensis* d'autres enfin de *Palythoa wilsmorei*. Si l'on envisage la question d'un point de vue biogéographique, il est possible de dresser le tableau suivant, concernant la présence des espèces dans les divers océans.

Atlantique tropical est et ouest	}	<i>P. variabilis</i> Duerden
Atlantique tropical		<i>P. senegalensis</i> , Pax
Madagascar, Tuléar	}	<i>P. cf. senegalensis</i>
		<i>P. cf. heideri</i>
Indopacifique	}	<i>P. heideri</i> Carlgren
		<i>P. singaporensis</i> Pax
		<i>P. wilsmorei</i> Wilsmore

Tous les intermédiaires apparaissent donc dans la forme du sphincter et le nombre de leurs mailles ainsi que dans le nombre des mésentères. Dans la littérature, contrairement aux caractères précités, il manque une étude complète des diverses armatures nématocystiques. Toutefois, les indications fragmentaires que nous possédons nous incitent à penser qu'à ce niveau également existent tous les termes de passage entre les formes indopacifiques et atlantiques.

En conséquence, nous estimons n'avoir pas plus de raisons d'assimiler l'espèce de Tuléar à l'une des espèces atlantiques que de la confondre avec une espèce pacifique. Il ne nous semble pas non plus valable d'en faire une nouvelle espèce, sur la simple base de différences partielles dans les caractéristiques nématocystiques, et de forme du sphincter. Nous la rapprochons en conséquence, pour l'instant, de l'espèce dont elle paraît être la plus voisine, à savoir *Palythoa heideri* ; cependant nous précisons ici, qu'à notre avis, une étude détaillée de ces espèces, conduirait sans doute à mettre en synonymie un certain nombre d'entre elles.

Terminons cette étude en rappelant que Duerden, qui fut le premier à déterminer l'espèce *Gemmaria variabilis*, avait déjà pressenti la grande variabilité des caractères de cette dernière !

*Palythoa multisulcata* Carlgren, 1900*Localisation.*

Zoanthaire commun sur le récif, vivant dans les anfractuosités du platier et sous les blocs de la levée détritique.

Cette espèce existe dans toutes les stations prospectées.

A Sarodrano, sa localisation est remarquable ; les animaux sont fixés à la base des blocs de la levée, au niveau de leur contact avec le substrat, et dans une direction opposée à celle que prennent les colonies de *Palythoa capensis*.

*Morphologie externe de la colonie et des polypes.*

Les animaux sont isolés ou en colonies de quelques polypes reliés les uns aux autres par leur base conrescente, plus rarement par une lame stoloniale, (colonies de deux à six individus). Contractés, les polypes sont cylindriques, un peu élargis dans la partie distale, qui présente une série de crêtes ou bractées, dont l'une plus importante, correspond à un tentacule également plus développé, du cycle interne, situé dans le plan sagittal de l'animal. Le nombre de bractées oscille entre 24 et 30 avec un mode à 26. La taille des polypes varie entre 3 et 20 mm avec un optimum pour des animaux de 7 à 10 mm, la largeur oscillant entre 3 et 10 mm : le plus souvent le diamètre est de 7 mm. La paroi du corps est incrustée de grains de sable dont les dimensions se répartissent entre les valeurs extrêmes 18 et 200  $\mu$ , avec la densité maximale représentée par des grains de sable de 70 à 80  $\mu$ .

La colonne et le coenenchyme ont une teinte uniforme gris brunâtre, s'éclaircissant quelque peu dans la partie distale. Les tentacules sont beige à vert pâle, passant quelquefois à vert presque pomme, sur des animaux vivants. La zone péribuccale est d'un gris beige foncé, devenant vert dans la partie centrale. Elle montre une série de stries rayonnantes brunes, parfois rougeâtres. La bouche, en fente sur une saillie plus claire, apparaît verte avec des lèvres brunes, claires ou sombres. La zone pharyngienne est gris beige.

*Anatomie**Paroi.*

Elle montre un ectoderme irrégulier, le plus souvent éliminé lors des opérations de décalcification et désilicification. Des nématocystes sont présents : holotriches et microbasiques mastigophores.

La mésogée épaissie (270-370  $\mu$ ) comprend des inclusions sableuses dans sa partie la plus externe. Plus profondément on note la présence de lacunes et îlots cellulaires, non organisés en véritable réseau. Leur dimension est assez faible : 12 à 30  $\mu$ . Dans ceux-ci apparaissent des Xantheilles. A sa partie la plus interne sur 50 à 100  $\mu$ , la mésogée est dépourvue de corps étrangers et ne présente que des îlots cellulaires et des Xantheilles.

L'endoderme de la colonne est mince (15-25  $\mu$ ) et montre en certains endroits de gros amas cellulaires ; il comporte des Xantheilles sur toute son étendue.

*Tentacules.*

Ils ont la disposition classique des Zoanthaires en deux cercles concentriques, avec un tentacule plus développé. En coupe transversale l'épaisseur des divers tissus représente, au niveau moyen : ectoderme : environ 110  $\mu$ , couche musculaire bien développée : 5 à 8  $\mu$  ; mésogée remarquablement mince : 9,9 à 12,8  $\mu$  ; endoderme : environ 7 à 8  $\mu$ .

L'ectoderme des tentacules contient des nématocystes de deux types : spirocystes et microbasiques mastigophores.

*Zone péribuccale et pharynx.*

L'ectoderme de la zone péribuccale est caractérisé par la présence de Xantheilles qui ne se trouvent pas en telle abondance chez les autres espèces envisagées jusqu'alors. Les dimensions de ces algues ne diffèrent pas de celles qu'elles atteignent dans l'endoderme des tentacules et de la paroi.

La mésogée de la région orale est épaisse de 30  $\mu$  environ et comprend des lacunes qui étaient primitivement occupées par des éléments étrangers, la dimension de ces particules variant entre 15 et 37  $\mu$ .

Elles sont surtout abondantes au voisinage immédiat de l'orifice buccal. A cet endroit l'épaisseur de la mésoglée est également plus importante : (62-70  $\mu$ ). L'endoderme contenant des Xanthes atteint 8 à 9  $\mu$ .

Pharynx : environ 1 500  $\mu$  et pourvu de crête hyposulcales développées, large de 270 à 370  $\mu$  la lumière mesurant 90 à 180  $\mu$ . En coupe transversale le siphonoglyphe est bien différencié. A ce niveau, la mésoglée est beaucoup plus épaisse que dans le reste du pharynx, où elle est mince et sans inclusions. L'ectoderme pharyngien est épais et plissé, les replis ne sont pas soutenus par des élargissements de la mésoglée. On remarque dans l'épaisseur de l'ectoderme pharyngien des nématocystes microbasiques mastigophores et des cellules glandulaires.

#### *Sphincter.*

Mésogléen et unique, il caractérise le genre *Palythoa*. Il apparaît ici formé d'une série de 56 mailles musculaires arrondies, disposées en une seule ligne et ne présentant pas de tendance à la stratification au niveau distal. La taille des mailles musculaires diminue progressivement. Situé distalement dans la partie médiane de la mésoglée, le sphincter se rapproche progressivement de l'endoderme vers la partie proximale de la colonne.

#### *Mésentères.*

La disposition brachycnémique des mésentères est un autre caractère des Palythoïdæ. Les exemplaires examinés histologiquement présentaient 54-56 à 60 mésentères. La paire directive ventrale montre une mésoglée spécialement épaisse, parcourue par des canaux. Dans la partie distale des polypes, la mésoglée des mésentères est plus large, avec des canaux formant une série de lacunes dont la taille va en décroissant depuis l'insertion du mésentère sur la paroi vers le pharynx.

Dans ces lacunes, se trouvent des cellules granuleuses et des nématocystes holotriches de grande taille, mais les Xanthes sont absentes.

La couche musculaire rétractrice des mésentères est bien développée ; dans la partie distale, les cloisons sont asymétriques, une face étant plus développée et présentant des replis mésogléens ; plus bas, les 2 faces deviennent d'importance égale. L'endoderme des mésentères présente par endroit des épaississements globuleux semblables à ceux observés sur la paroi du corps, qui pourraient être des kystes.

Les bandelettes cnidoglandulaires sont développées et les filaments mésentériques en fer de lance sont pourvus de nématocystes microbasiques mastigophores de deux types.

#### *Cnidome.*

Les éléments caractéristiques du cnidome se répartissent de la manière suivante :

##### Spirocystes

tentacules : (12,8) 22 x 2,7-3,6 (4,5)  $\mu$

##### Holotriches

mésoglée de la colonne : 30,9-50 x 12,7-16,4  $\mu$

endoderme des mésentères et canaux mésentériques :

45,4-50 x 16,4-17,2  $\mu$

50-57 x 20-22  $\mu$ .

##### Microbasiques mastigophores

paroi : 12,8-22 x 1,8-2,7  $\mu$

tentacules : 12,8-22 x 1,8-2,7  $\mu$

pharynx : 16,4-22 x 2,7-3,6  $\mu$

Filaments mésentériques : deux sortes : 11-18,2 x 3,6  $\mu$  et 38,2-50 x 2,7-3,6  $\mu$ .

#### *Gonades.*

Les exemplaires que nous avons étudiés histologiquement ne présentaient pas de gonades développées. Cependant nous avons noté chez des animaux vivants, la présence d'ovocytes en voie de développement au mois de décembre. L'espèce serait dioïque.

*Xanthelles.*

Elles apparaissent très dispersées dans l'ectoderme de la colonne. Elles sont denses dans l'ectoderme des tentacules et de la zone péribuccale et sont également présentes dans l'endoderme de la colonne et des mésentères. Leur taille est homogène dans tous les organes où on les observe : 10,3 à 11,8  $\mu$ .

*Position systématique.*

L'espèce, par ses caractères morphologiques, la disposition des cloisons, la nature du sphincter, se place dans le sous groupe des "libereae" du genre *Palythoa*.

La morphologie externe, la couleur, la forme des polypes et des colonies, ainsi que les caractéristiques des cloisons et du sphincter, rapprochent cette espèce de *Palythoa multisulcata*, décrite par Calgren en 1909 d'Afrique orientale, sous le nom de *Gemmaria multisulcata*.

Stuhlmann 1887, a dénombré sur cette espèce 60 à 64 tentacules. Nous en avons compté 54 à 60 chez nos échantillons. L'allure du sphincter correspond bien à la description donnée par Carlgren. Le nombre de mésentères diffère quelque peu : Carlgren indique 52 à 60, nous en avons trouvé 56 sur les exemplaires coupés. L'incrustation du disque buccal par des fragments étrangers n'est pas observée chez les spécimens de Zanzibar, à l'inverse de ce qu'on note chez *Palythoa multisulcata* à Madagascar.

Quelques différences apparaissent dans les dimensions de certaines capsules urticantes chez les exemplaires de Tuléar (microbasiques mastigophores des mésentères).

Stuhlmann identifie l'espèce avec *Palythoa lesueuri* Andres. D'après Carlgren, ces deux espèces seraient différentes. L'auteur rapproche *Palythoa multisulcata* de *Palythoa nelliae* Pax d'Afrique du Sud. Mais la structure des canaux mésentériques n'est pas la même ; notre espèce ne correspond certainement pas à *Palythoa nelliae*. Elle n'apparaît jamais en grandes colonies et ses caractéristiques écologiques sont tout-à-fait semblables à celles qu'indique Carlgren pour *Palythoa multisulcata*.

*Distribution géographique*

L'espèce *Palythoa multisulcata* a été trouvée communément à Zanzibar, île Bauï, récif sud (Calgren, 1900). Les caractéristiques écologiques données pour l'espèce en ce point, concordent avec ce que nous avons observé à Tuléar. Pour l'instant, l'espèce est connue uniquement de la côte est-africaine et de Madagascar.

*Palythoa durbanensis* Carlgren, 1938*Localisation*

L'espèce, peu commune, se situe en petits amas, au niveau de l'infra littoral, dans des creux de la roche en des points battus de la face ouest de Barn-Hill. A cet endroit elle a été récoltée en trois stations, sur des rochers isolés de mode battu, de part et d'autre d'une anse, et un peu plus au sud, dans une anfractuosité du rocher. Ce troisième point de récolte est situé à un niveau altitudinal légèrement supérieur à celui des deux premiers, mais est placé de telle manière que l'humectation y est importante et l'éclairement réduit.

*Morphologie externe de la colonie et des polypes*

Zoanthaires associés en petites colonies ; les polypes sont reliés par des stolons, une lame épaisse de coenenchyme, ou sont attachés directement les uns aux autres, l'ensemble de la colonie ayant un aspect trapu. Les polypes sont d'assez grande taille, et présentent une zone distale nettement élargie par rapport à la colonne. Les colonies comprennent peu d'individus et couvrent de faibles surfaces allant de quelques centimètres carrés à moins d'un décimètre carré. La longueur des polypes oscille entre un et trois centimètres et la taille la plus souvent rencontrée se situe autour de 2 cm. La largeur mesurée au niveau du capitulum épanoui va de 16 à 20 mm.

Dimensions moyennes : 17-20 mm x 13-15 mm.

Le coenenchyme et la colonne sont fortement incrustés de grains de sable. On trouve également, mais en quantité variable et toujours faible, des fragments de spicules d'éponge et des frustules de diatomées. Quant au sable, la dimension des grains varie de 52 à 362  $\mu$  avec une classe modale de 110 à 200  $\mu$ .

Le nombre de bractées est de 24 à 33 chez 45 exemplaires examinés.



Le nombre de tentacules disposés en deux cercles et relativement courts, est de 48 à 60 avec une fréquence maximale pour des valeurs de 54 à 56.

Sur des polypes épanouis, les tentacules présentent souvent une disposition particulière : dans le cercle le plus interne ils sont courbés ou même tordus en spirale ; ceux du cercle externe sont rabattus vers l'extérieur et dépassent entre les bractées.

La zone péribuccale porte des stries rayonnantes et la bouche s'ouvre au centre d'une légère éminence. Le scapus et le coenenchyme ont une couleur uniforme foncée brun gris ; une bractée est plus importante que les autres et souvent plus claire ; elle correspond à un tentacule du cercle interne et se situe dans l'axe de la fente buccale ; la bouche s'élève sur un dôme et est plus claire ; la pointe des tentacules présente parfois un reflet beige avec des irisations vertes. Dans certains cas (série de 36 polypes sur trois fragments de madréporaires morts) les tentacules sont brun foncé avec une pointe grise irisée. Chez d'autres animaux on note une différence de coloration pour les tentacules des divers cercles, les uns étant verts (tentacules internes) les autres bruns (tentacules externes).

La zone péribuccale est striée de couleur plus claire et ponctuée de grains beige verdâtre ; l'ensemble du péristome est brun avec des ponctuations blanchâtres et jaune pâle.

#### *Anatomie.*

La grande taille des polypes, jointe à l'incrustation importante des tissus par des éléments divers, n'a pas permis la réalisation de coupes histologiques selon les méthodes classiques. Cependant nous avons pu analyser partiellement l'anatomie interne de l'espèce en effectuant l'inclusion dans des résines synthétiques ; les coupes sont réalisées à l'aide d'une meule de dentiste. Il faut cependant indiquer qu'il est seulement possible de procéder à des sections de fragments d'animaux (ceci étant donné la taille de ces derniers et le diamètre maximum des meules) ; par ailleurs l'épaisseur des coupes sériées ne peut être inférieure à 15-20  $\mu$ . L'observation peut se faire soit directement, les coupes étant placées dans une goutte d'huile à immersion pour réduire les diffractions de la lumière sur les irrégularités de la surface de résine, soit, et c'est le procédé que nous avons utilisé, après coloration, la technique étant celle de Grimley (1967) quelque peu modifiée. Cette méthode nous a permis de donner quelques précisions relatives à l'anatomie interne des animaux :

#### *Paroi.*

L'ectoderme n'est plus apparent que dans la région péribuccale. Partout ailleurs, il a été éliminé au cours des opérations de décalcification et de désilicification. Au niveau envisagé, il est haut, épais d'environ 30 à 60  $\mu$ , présente des nématocystes microbasiques mastigophores en surface et des holotriches en profondeur. Des Xantheles apparaissent dans l'ectoderme, mais sont peu abondantes.

La mésoglée est importante et peut être divisée, sur une coupe transversale en trois parties, selon la nature et la densité des éléments que l'on y rencontre. Les traces de grains de sable sont importantes dans la moitié externe ; la dimension des particules dont l'aspect anguleux est caractéristique, varie de 50 à 360  $\mu$ , avec une fréquence maximale pour des fragments de 133 à 200  $\mu$ . Au delà de la zone à incrustation, on passe vers l'intérieur à une région présentant de nombreuses inclusions, îlots cellulaires de taille variable selon le niveau de la colonne envisagé. La dimension de ces îlots oscille entre 30 et 111  $\mu$  (50 îlots examinés) avec une classe modale pour des amas cellulaires de 40 à 60  $\mu$ .

La partie tout-à-fait interne de la mésoglée est exempte d'îlots mais comporte des cellules éparses dont l'abondance est variable. La musculature longitudinale de la colonne est régulièrement développée sur toute son étendue.

En moyenne, les dimensions des divers éléments de la paroi se répartissent comme suit : ectoderme : 54  $\mu$ , mésoglée : 279-290  $\mu$  avec ses subdivisions : 1) partie incrustée de sable 2) région à îlots cellulaires 3) zone à cellules ; couche musculaire : 4  $\mu$ , endoderme : 14,5-20  $\mu$ . Ce dernier est régulier, et il contient en abondance des Xantheles de 7-9  $\mu$ .

#### *Tentacules.*

Leur taille est faible : la couche musculaire est développée.

Des Xantheles sont présentes et mesurent de 7 à 9-10  $\mu$ . L'armature nématocystique des tentacules comporte des microbasiques mastigophores, et des spirocystes, mais peu abondants.

Nous avons également trouvé à ce niveau, mais en très faible quantité, une catégorie de nématocystes dont la morphologie ne correspond à aucun type décrit jusqu'à présent. A la capsule, dont les dimensions



sont 46 sur  $5 \mu$  fait suite un filament très mince de  $0,3 \times 88 \mu$  environ, qui se termine par une partie élargie et munie de barbules atteignant  $35 \mu$ . La rareté de la présence de telles cellules, ne permet pas de préciser s'il s'agit d'une catégorie particulière apparaissant normalement à ce niveau, de nématocystes étrangers au polype ou d'un artefact.

#### *Pharynx.*

Il n'a pu être examiné que sur des coupes effectuées à main levée sur des animaux fixés, non inclus dans la paraffine. Il apparaît assez court et épais.

#### *Sphincter.*

Mésogléen et simple, il est caractéristique du genre *Palythoa* et remarquablement long. Pendant tout son parcours il est situé au deux tiers de la mésoglée, non loin de l'endoderme dont il se rapproche dans la partie proximale. Les mailles, à contour irrégulier dans la partie distale, prennent peu à peu une forme arrondie lorsqu'on passe à la partie proximale du sphincter. L'intervalle entre les mailles varie également : il décroît dans l'ensemble du haut vers le bas de la colonne ; chez un exemplaire nous avons compté de 146 à 159 mailles (figure 7).

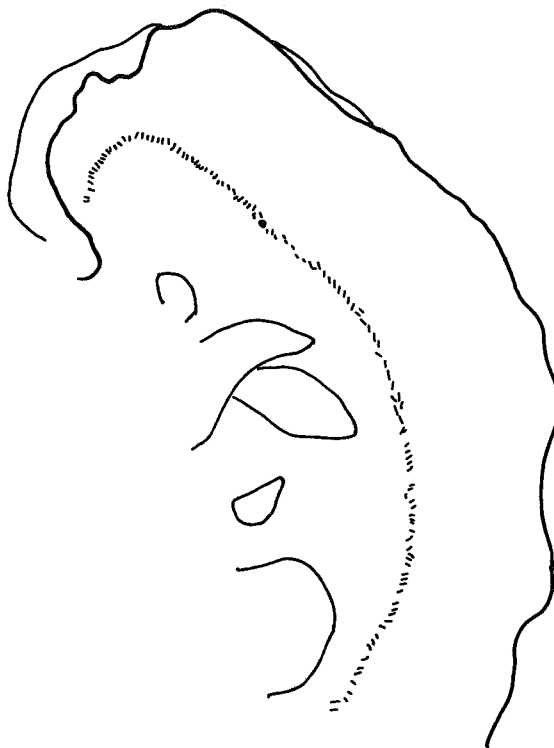


Figure 7 — *Palythoa durbanensis* Carlgren ; schéma de la position du sphincter.

#### *Mésentères.*

Leur arrangement est brachycnémique et leur nombre sur les animaux que nous avons examinés variait entre 48 et 70. Ils présentent une mésoglée relativement épaisse et des lacunes contenant des nématocystes holotriches de  $47,3 \times 9,5 \mu$ . L'endoderme a une épaisseur régulière et comporte de très nombreuses Xanthelles. La musculature rétractrice des mésentères paraît faible. Nous n'avons pas de détail relatifs à la structure des filaments.

#### *Cnidome.*

Il est analysé dans le tableau général 11 qui donne les dimensions des différentes catégories en comparaison avec celles de *P. durbanensis* Carlgren.

Tableau 11

Cnidome de *Palythoa durbanensis* Carlgren, Tuléar et Afrique du Sud

<i>P. durbanensis</i> , Tuléar	<i>P. durbanensis</i> , Afrique du Sud
<b>Spirocystes</b>	
tentacules : 16,2-27,3 × 2,6-6 μ	26 × 3,5-4 μ
<b>Holotriches</b>	
paroi, coenenchyme : 47,3-58,1 × 16,4-27 μ	43-51 × 19-22 (24) μ
tentacules : 47,3-58,1 × 16,4-22 μ	non observés
pharynx : non observés	(41) 50-53 × 19-22 (24) μ
mésentères, canaux : 50,8-57 × 16,4-21,8 μ	53-60 × 20-26 μ
filaments : 50,8-57 × 16,4-21,8 μ	43-46 × 16-17 μ
<b>Microbasiques mastigophores</b>	
coenenchyme : 25,4-34,4 × 1,8-5,4 μ	17-24 × 3-5 μ
tentacules : 24-40 × 2,8-5,4 μ	22-31 × (2,5) 3-4,5 μ
pharynx : non observés	31-36 × (3) 3,5-4 μ
filaments mésentériques : 40-48 × 1,8-6 μ	48-58 (60) × 4,5-5 μ

**Gonades.**

Les exemplaires qui ont été coupés, ne présentaient pas de gonades développées. Mais, sur des animaux vivants, nous avons observé des ovules en voie de maturation en décembre 1968. L'espèce semble être dioïque, et la reproduction aurait lieu au moment de la saison chaude.

**Animaux associés.**

De même que pour l'espèce *Palythoa capensis*, il faut indiquer chez ces animaux, un taux élevé d'infestation par des Crustacés commensaux (Cirripède du genre *Baccalaureus* et plusieurs Copépodes, présents dans la cavité gastrique des polypes).

**Position systématique.**

La taille et la morphologie des polypes, les caractéristiques anatomiques, la disposition des mésentères, ainsi que les caractères écologiques, permettent de rapprocher cette espèce de Zoanthaire d'une espèce de *Palythoa* décrite par Carlgren en 1938 d'Afrique du Sud, *P. durbanensis*.

L'allure générale, le port de la colonie, les caractéristiques du coenenchyme, la couleur des polypes, le nombre de bractées et celui des mésentères concordent pour les deux formes en question. Cependant le sphincter de nos échantillons diffère, par l'absence d'une réelle stratification des mailles dans la partie moyenne, de la forme du sphincter de *Palythoa durbanensis*. Par ailleurs en ce qui concerne le cnidome, si certaines catégories nématocystiques varient dans des proportions semblables chez l'une et l'autre espèce, nous n'avons pas dans nos échantillons, retrouvé les holotriches de 43 à 46 μ, et les dimensions données pour les microbasiques mastigophores ne concordent pas, si bien même la taille de certains d'entre eux varie de manière continue.

Il ne nous paraît cependant pas possible, sur la base de telles différences, d'établir une nouvelle espèce pour la forme de Tuléar, qui ne se rapproche pas davantage d'autres espèces du groupe des "*liberae*" dans le genre *Palythoa*, décrites des régions tropicales. C'est la raison pour laquelle, nous l'assimilons à *Palythoa durbanensis*.

**Distribution géographique.**

*Palythoa durbanensis* n'est signalée pour l'instant que de l'Afrique du Sud et de Madagascar. Mais le fait qu'elle ne soit pas très abondamment représentée l'a peut être fait passer inaperçue en d'autres lieux où un examen plus approfondi permettrait sans doute de la récolter.

**Genre Zoanthus Lamarck, 1816.**

Zoanthaires coloniaux brachycnémiques, pourvus d'un sphincter mésogléen double. Le coenenchyme, ainsi que la colonne qui peuvent être très minces ou épais, ne présentent pas d'incrustations mais on note parfois la présence de corps étrangers fixés à la cuticule (cyanophycées et fustules de diatomées). L'ectoderme du scapus est le plus souvent discontinu.

La colonne présente à l'intérieur de sa mésoglée un système canalaire continu, formant un réseau. Carlgren a montré que la disposition de ce dernier en un ou plusieurs plans, ainsi que la dimension des mailles, pouvait être un élément utilisable pour la systématique des espèces de ce genre.

*Zoanthus zanzibarius* Carlgren, 1900.

*Zoanthus zanzibarius* Carlgren, 1938.

*Localisation.*

Cette espèce est fixée sur le rocher en place ou sur le substrat récifal dans les stations battues. Les colonies sont localisées dans les anfractuosités de la roche et peuvent couvrir d'assez grandes surfaces (plusieurs décimètres carrés). Ce Zoanthaire est absent des stations où l'apport de particules fines est trop important, (à Sarodrano par exemple) : on le retrouve dans des stations où existe un apport de sédiment grossier et seule alors la région distale du polype émerge du sable. Dans la partie externe du platier récifal, à Songoritelo et au Grand Récif, l'espèce apparaît en colonies importantes dans les cavités, en des points à éclaircissement réduit et déshydratation faible à marée basse.

*Morphologie externe de la colonie et du polype.*

Colonies de quelques polypes à plusieurs dizaines de polypes, fixés par leur base un peu rétrécie, ou reliés les uns aux autres par un stolon fibreux.

La colonne est cylindro-conique, un peu amincie à la partie proximale. Elle est couverte d'une cuticule importante, à l'aspect parcheminé. La partie distale du polype, lisse, porte souvent des algues filamenteuses. La taille des polypes varie entre 5 et 16 mm, pour un diamètre maximum allant de 2 à 5 mm (100 polypes examinés). Les tentacules sont courts, en deux cercles alternés, au nombre de 48 à 56. La zone péri-buccale est large et aplatie.

Les stolons et la base des polypes sont beige brunâtre à blême, la colonne devient ensuite gris ardoise à gris bleuté et s'éclaircit dans la partie distale. Le scapulus et la zone péri-buccale sont plus clairs, et présentent une grande diversité de coloration. Trois types de colorations se rencontrent le plus fréquemment :

Colonne	Colonne, partie distale.	Tentacules	Zone péri-buccale	Bord des lèvres
gris ardoise	gris perle	bleu gris	gris perle	plus clair
—	lilas à rose	—	rose à mauve,	—
—	—	—	brique	—
—	—	—	brun-roux	—
—	gris-vert	—	vert intense	beige

*Anatomie**Paroi.*

Elle comporte une cuticule développée de 3,6 à 5,4  $\mu$  sus-jacente à un ectoderme discontinu de 18 à 27,5  $\mu$  d'épaisseur. L'ectoderme est pourvu à l'intérieur de nématocystes holotriches mesurant en moyenne 13 x 5,4  $\mu$ . Ces derniers observés dans l'ectoderme de toute la colonne, sont un plus abondamment représentés dans la partie distale de celle-ci.

La mésoglée est épaisse, elle varie entre 120 et 300  $\mu$  selon les endroits, en raison de profondes invaginations de l'ectoderme le long de la colonne. La mésoglée comporte des lacunes et des îlots cellulaires qui forment un réseau situé au milieu ou au 2/3 de l'épaisseur mésogléenne. Les dimensions de ces lacunes sont de 18 à 50  $\mu$  sur 13 à 27  $\mu$  avec une fréquence maximale pour des tailles de 27 à 36,5  $\mu$  de long.

En bordure de l'ectoderme, une série de lacunes assez régulièrement disposées de 10 à 30  $\mu$ , s'échelonnent tout au long de la colonne. Wilsmore (1909) a décrit une telle disposition de lacunes pour *Zoanthus pigmentatus*, avec laquelle notre espèce présente beaucoup d'analogies.

La mésoglée, comporte encore des petites cellules de 10  $\mu$  à contenu granuleux et des cellules pourvues de prolongements filamenteux, courant en direction centripète. Une très fine couche musculaire apparaît au contact de l'endoderme ; ce dernier est haut de 18 à 27  $\mu$ , et abondamment pourvu de Xantheselles atteignant en moyenne 9  $\mu$ .

*Tentacules.*

Il sont courts et trapus. L'épaisseur de l'ectoderme atteint 45 à 90  $\mu$ . Il ne contient pas de Xantheselles et présente seulement quelques spirocystes irrégulièrement disposés quoique un peu plus densément répartis vers l'apex de l'organe. L'ectoderme comporte outre cette catégorie nématocystique, quelques holotriches de petite taille au niveau de son insertion sur le disque buccal. La mésoglée est très mince, mesure en moyenne 9  $\mu$  et ne présente pas de différenciations particulières. L'endoderme, épais (50-90  $\mu$ ) est pourvu de Xantheselles nombreuses ; la lumière du tentacule est aussi remplie de Xantheselles et de nématocystes holotriches dont l'abondance varie, certains tentacules en comportant beaucoup, d'autres moins.

*Disque.*

La zone péribuccale est large. L'ectoderme assez haut, présente de rares spirocystes dans son épaisseur. Au niveau de l'orifice buccal cette dernière atteint 27 à 50  $\mu$ . La mésoglée s'épaissit également de l'insertion sur la paroi vers la région orale : de 5 à 10  $\mu$ , elle passe à 27 à 30  $\mu$ . Elle est homogène, et ne présente que quelques petites cellules à contenu granuleux. Les lacunes sont absentes au niveau de la zone périorale.

L'endoderme du disque est épais et contient de nombreuses Xantheselles. (épaisseur moyenne : 20-45  $\mu$ , diamètre moyen des Xantheselles : 7-11  $\mu$ ).

*Pharynx.*

Le pharynx est court. Son ectoderme est plissé, sans que les replis soient portés par des épaississements du tissu mésogléen. Ce dernier est uniformément mince, même au niveau du siphonoglyphe, qui est bien différencié. L'endoderme du pharynx est relativement haut, et pourvu de Xantheselles. Les dimensions des trois tissus, en coupe transversale sont : ectoderme : 54 à 63  $\mu$ , mésoglée : 9 à 18  $\mu$ , endoderme : 9 à 16  $\mu$ .

*Sphincter.*

Il est double, caractéristique du genre *Zoanthus*. Les deux parties sont bien développées et le sphincter proximal est fort mais pas très long. Les mailles du sphincter distal et celles du sphincter proximal qui leur font suite sont grandes et présentent une stratification transversale. Le sphincter distal apparaît à égale distance de l'ectoderme et de l'endoderme, alors que le sphincter proximal est plus rapproché de l'ectoderme dont il s'écarte progressivement vers la base de la colonne (figure 8).

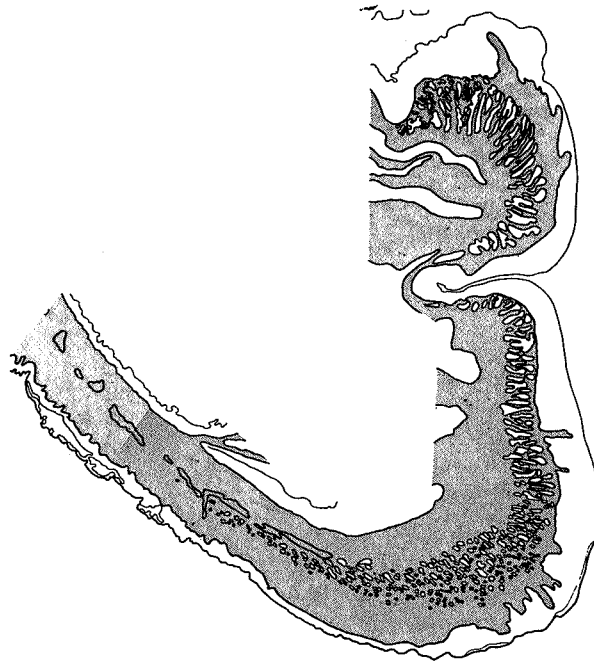


Figure 8 — *Zoanthus zanzibaricus* Carlgren ; coupe schématique du sphincter double.

#### *Mésentères.*

Ils présentent l'arrangement brachycnémique typique et sont au nombre de 48 à 54 sur les exemplaires que nous avons examinés. Sur le vivant, ils apparaissent brun foncé avec une bordure cnidoglandulaire gris clair. Ils sont abondamment pourvus de Xanthes, d'où leur couleur brune. Ils contiennent des holotriches dans l'endoderme ; des microbasiques mastigophores apparaissent dans les filaments mésentériques. Ces derniers ainsi que les bandelettes cnidoglandulaires sont pigmentés.

Les mésentères ont une mésoglée développée à la base et amincie plus loin, pour redevenir un peu plus épaisse au niveau des bandelettes cnidoglandulaires et du filament. La mésoglée des cloisons est parcourue par un canal arrondi, de calibre assez important au niveau de l'insertion de la cloison sur la paroi du polype. Cette lacune se divise en canaux de taille réduite vers la partie distale du mésentère. La musculature rétractrice des mésentères est peu importante, mais les fibres se répartissent régulièrement sur tout le cours de la cloison.

L'endoderme des parois mésentériques est abondamment pourvu de Xanthes et de nématocystes holotriches. Les filaments comportent des microbasiques mastigophores.

#### *Cnidome.*

Il comprend :

##### Spirocystes

tentacules : 18-22 x 2,7-3,6  $\mu$ .

##### Holotriches

paroi : 13  $\mu$  x 5,4  $\mu$

tentacules : 12,7 x 5,4  $\mu$

canaux mésentériques : 12,7-14,5 x 4,5-5,5  $\mu$

##### Microbasiques mastigophores

non observés dans la paroi du corps et des tentacules ; non observés quoique peut être présents dans le pharynx ; deux tailles présentes dans les filaments mésentériques : 26-31 x 1,8-2,7  $\mu$  (1,5-2,2) rares et 23-27 x 3,6-5,4  $\mu$  ; en moyenne 20 x 3,6  $\mu$ .

#### *Gonades.*

Les exemplaires de *Zoanthus zanzibaricus* que nous avons examinés, étaient fertiles ; les polypes présentaient en décembre des ovules en voie de maturation, dont les dimensions atteignaient 54 à 72  $\mu$ .

L'espèce est probablement dioïque, et la reproduction a lieu au moment de la saison chaude, en décembre et janvier.

#### *Xantheles.*

Les Xantheles sont absentes de l'ectoderme de la paroi du corps, et des tentacules, ainsi que la zone péribuccale. Elles apparaissent, avec exubérance, dans l'endoderme des tentacules. On les trouve également dans la paroi du corps ainsi que dans l'endoderme des cloisons. Chez des exemplaires frais, nous avons constaté une légère différence de taille entre les Xantheles des tentacules et celles des mésentères. Les algues symbiotiques sont généralement plus grandes et sont un peu plus claires dans les tentacules que dans les cloisons.

#### *Position systématique.*

La composition de l'armature nématocystique, comprenant des holotriches et des spirocystes dans l'ectoderme des tentacules, ainsi que des holotriches dans l'endoderme des cloisons et des tentacules, place l'espèce dans le groupe *stuhmanni* défini par Seifert (1928).

L'espèce de Tuléar diffère de *Zoanthus stuhmanni* Carlgren, par le développement beaucoup plus grand du sphincter. Le réseau cellulaire de la mésogée a également une allure différente. L'aspect extérieur des polypes, leur taille, les caractéristiques pigmentaires de la colonne, ainsi que la disposition des lacunes au voisinage de l'ectoderme rapprochent l'espèce de *Zoanthus pigmentatus* décrit par Wilsmore (1909), provenant des Nouvelles Hébrides et du Queensland. Elle s'en différencie cependant, car elle ne présente pas d'incrustations dans la partie proximale de la colonne. En outre, l'arrangement des fibres musculaires dans les mailles du sphincter n'est pas le même chez notre espèce.

La morphologie des polypes, ainsi que la pigmentation des cellules de la colonne, la disposition des lacunes et le nombre de mésentères rapprochent cette espèce de *Zoanthus zanzibaricus* décrit d'Afrique du sud par Carlgren en 1938.

Chez les échantillons que nous avons examinés, le nombre de mésentères (48-54) recouvre les valeurs obtenues par Carlgren d'une part pour *Zoanthus zanzibaricus* (44-48) et celles indiquées par Wilsmore à propos de *Zoanthus pigmentatus* (50-52).

En ce qui concerne le cnidome, Wilsmore ne donne pas d'indications sur la forme et les dimensions des nématocystes présents dans les tissus de *Zoanthus pigmentatus*. Carlgren paraît ne pas avoir eu connaissance des travaux de cet auteur. A propos du cnidome de *Zoanthus zanzibaricus*, il indique que cette espèce ne présente presque pas de spirocystes dans l'ectoderme des tentacules ; nos échantillons, sans en être abondamment pourvus en avaient pourtant quelques uns.

Dans l'impossibilité d'analyser les types des espèces en question, nous nous sommes donc basés pour la détermination sur les descriptions des auteurs, et nous avons identifié l'espèce de Tuléar comme *Zoanthus zanzibaricus*. Il est possible que l'on puisse ultérieurement rassembler les deux espèces *Zoanthus zanzibaricus* et *Zoanthus pigmentatus* sous le même nom.

#### *Distribution géographique.*

A l'heure actuelle, cette espèce semble avoir été recueillie uniquement en Afrique du Sud (Carlgren) à Inhaca, (Mac Nae et Kalk), en Afrique orientale et sur la côte ouest de Madagascar.

#### *Zoanthus natalensis* Carlgren, 1938

#### *Localisation.*

Cette espèce a été récoltée en une seule station, de mode extrêmement battu sur la face ouest de la falaise de Barn-Hill. L'ensemble des colonies, étroitement serrés les uns contre les autres, au point que les limites en étaient indiscernables, recouvrait une surface supérieure à 1 mètre carré.

#### *Aspect général de la colonie.*

Zoanthaires coloniaux, unis par une lame de coenenchyme assez épaisse. Les polypes, une fois contractés sont plus larges que hauts, peu serrés les uns contre les autres. L'espèce couvre de grandes surfaces, jusqu'à 1,5 m<sup>2</sup>, sans qu'il soit possible de préciser les limites des colonies. La taille des animaux fixés oscille entre 4 à 5 mm de large pour 3 à 7 mm de haut. Des observations ont été faites sur des

animaux vivants : la densité des polypes varie et sur une même colonie de gros et petits polypes alternent quoique dans la région périphérique la taille moyenne des animaux soit réduite. Les polypes vivants ont entre 3 et 4 mm de diamètre, l'espacement entre deux individus est de 1 à 1,5 mm.

Pour huit fragments mesurés la densité de population est :

surface mesurée	nombre de polypes présents
4 cm <sup>2</sup>	26 polypes
4,5 "	37 "
1,3 "	9 "
4,5 "	25 "
6,5 "	41 "
2,5 "	23 "
4,25 "	27 "
2,5 "	17 "

soit, au total, 205 polypes pour une surface de 30,05 cm<sup>2</sup>. Vivants, les animaux paraissent inclus pour le tiers ou le quart de leur hauteur dans le coenenchyme. A l'état d'expansion, ils sont à peine élargis dans la partie distale du scapus.

Vivants et contractés, les polypes et le coenenchyme présentent une couleur assez uniforme ; vert-gris à la base, elle devient vert plus clair à la partie distale du scapus. La zone péri-buccale est vert bistre, avec un reflet opalescent en surface ; le bord de l'orifice buccal est plus sombre et les lèvres apparaissent vert clair. Deux ou trois rayons vert pâle sont visibles ; le premier est en relation avec le secteur des mésentères directs, le second lui est diamétralement opposé ; le troisième, lorsqu'il est apparent, fait un angle variable avec les deux précédents.

La coloration des tentacules diffère de la base vers le sommet. Près de la colonne elle est vert bistre, avec une pointe de brun rougeâtre près de l'insertion du tentacule, sur la colonne, du côté interne. Dans la partie distale des tentacules la couleur devient d'un vert iridescent très lumineux.

### Anatomie

#### Paroi.

La colonne est recouverte d'une cuticule dont l'épaisseur atteint 3,5 à 4  $\mu$ . Elle est plissée, surtout dans la région proximale des polypes, et contient de nombreuses algues filamenteuses.

Sous la cuticule apparaît un ectoderme discontinu, séparé en îlots cellulaires par des ponts de mésoglée. L'ectoderme de la colonne ne comporte pas de Xantheles, mais est pourvu de nématocystes holotriches. Son épaisseur varie entre 18 et 30  $\mu$ .

La mésoglée est épaisse de 80 à 100  $\mu$  ; elle mesure 80 à 90  $\mu$  en moyenne. Elle est parcourue par un réseau canalaire formé de lacunes dont le diamètre est réduit. Quelques canaux de taille supérieure apparaissent, disposés longitudinalement mais non situés dans le même plan. La plupart des îlots mésogléens sont remplis de cellules. On n'observe pas une localisation particulière de lacunes, au contact de l'ectoderme, comme en présente *Zoanthus zanzibaricus*.

A la limite de la mésoglée, au contact de l'endoderme, apparaît une couche musculaire extrêmement fine.

L'endoderme de la colonne est régulier, d'environ 13 à 18  $\mu$  ; il est abondamment pourvu de Xantheles dont les tailles s'échelonnent entre 7 et 9  $\mu$ .

#### Tentacules.

Sur des polypes fixés, ils sont courts, n'atteignant pas plus de 500  $\mu$ . Vivants, les polypes sont le plus souvent à demi contractés (56 comptés). En coupe transversale, l'ectoderme mesure entre 35 et 55  $\mu$  ; il est garni de spirocystes, mais les Xantheles en sont absentes.

La mésoglée des tentacules est très mince et la couche musculaire presque inexistante. Dans le tissu mésogléen on note la présence de petites cellules et inclusions dont les dimensions n'excèdent pas 9  $\mu$ .

L'endoderme est comparativement épais : il a environ les mêmes dimensions que l'ectoderme (50-70  $\mu$ ) et comporte de nombreuses Xantheles dont la taille est de 7  $\mu$ . Dans l'endoderme et dans la lacune interne

du tentacule apparaissent de nombreux nématocystes holotriches. Beaucoup d'entre eux présentent, à l'une des extrémités de la capsule, un noyau en cupule vivement coloré. Il s'agit sans doute de capsules en voie de différenciation mais leur taille est semblable à celle des autres nématocystes de la même catégorie.

#### Disque.

Il se caractérise par une formation particulière à la base de l'ectoderme. Ce dernier est haut d'environ 20 à 45  $\mu$ , plus mince à la périphérie vers l'insertion des tentacules, plus épais au niveau des lèvres. Il ne comporte pas de Xantheles et est pratiquement exempt de spirocystes. A la base de l'ectoderme, une zone dont l'épaisseur atteint 11 à 28  $\mu$  est plus colorée. Au fort grossissement elle apparaît formée de fins granules de moins de 1  $\mu$  de diamètre, localisés en amas autour de régions qui semblent optiquement vides. Vers la mésoglée, ces granules s'organisent en chapelets plus ou moins isolés, autour de fins filaments. Heider (1894) a déjà noté, à propos de *Zoanthus chierchiai*, la présence à la base de l'ectoderme péribuccal, d'une zone de substance à fins nodules ; l'allure et la position de cette couche correspondrait à une zone tissulaire nerveuse, mais Heider n'a pas vu la nature exacte ni les relations de cette couche avec des fibrilles courant en direction radiaire et croisant les prolongements de l'ectoderme ; Wilsmore (1909) à propos de *Zoanthus sandwicensis* décrit au même endroit des particules réfringentes, non colorables, et rappelle les observations de Heider.

La mésoglée de 30 à 70  $\mu$  d'épaisseur comporte des petites cellules dans son épaisseur ainsi que des lacunes en contact avec l'endoderme. Ce dernier mesure environ 18  $\mu$  et est rempli de Xantheles. Des holotriches s'y rencontrent également.

#### Pharynx.

Il est plissé et comporte un sillon ventral bien développé ; les plis de l'ectoderme pharyngien au nombre de 14 à 16 sont supportés par de très faibles épaissements de la mésoglée. Les cellules glandulaires sont abondantes et régulièrement réparties ; on note dans la partie profonde de l'ectoderme la présence de quelques nématocystes holotriches, disposés le plus souvent selon une direction proximo-distale. La mésoglée est assez mince et montre des inclusions cellulaires réduites. Sur une coupe transversale le pharynx mesure 280  $\mu$  de large sur 650  $\mu$  de longueur, et 1 mm de haut ; 22 à 24 mésentères y sont attachés. L'épaisseur moyenne de l'ectoderme pharyngien est de 45  $\mu$  et les plis font 90  $\mu$  x 90  $\mu$ . La mésoglée entre les plis mesure de 9 à 18  $\mu$  et au niveau le plus large jusqu'à 30  $\mu$ .

L'endoderme de la cavité générale est assez épais, ( $\approx$  18  $\mu$ ) et renferme des Xantheles de 7,2 à 9  $\mu$ .

#### Sphincter.

Il est double, caractéristique du genre *Zoanthus* et, l'animal étant contracté, les deux parties sont séparées par un profond sillon.

Au niveau du sphincter l'ectoderme n'est pas recouvert d'une cuticule et son épaisseur est un peu supérieure à celle qu'elle présente dans le reste de la colonne (ici 18-30  $\mu$ ). Des nématocystes holotriches y sont abondants. Les deux parties du sphincter sont formées de mailles peu nombreuses, arrondies et assez

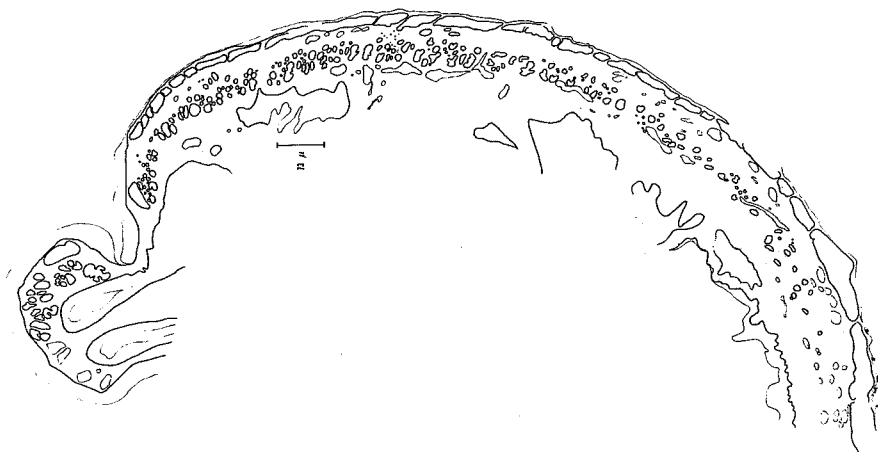


Figure 9 — *Zoanthus natalensis* Carlgren ; coupe schématique du sphincter.



larges. Le sphincter distal comportait, sur trois échantillons analysés 21 à 26 mailles, disposées sur plusieurs rangs. Le sphincter proximal plus grand, s'étend sur toute sa longueur à peu près au milieu de la mésoglée. Des mailles musculaires grandes et petites alternent tout au long de son cours. Dans le premier quart de son trajet il présente une très légère tendance à la stratification des lacunes musculaires, la taille des mailles allant en décroissant de l'intérieur vers l'extérieur de la mésoglée. Le nombre de mailles comptées sur le sphincter distal d'un polype atteint 158. Les fibres musculaires se détachent très nettement de la bordure et certaines d'entre elles apparaissent un peu plus grosses. Enfin la mésoglée comporte en épaisseur, entre les lacunes du sphincter, des cellules isolées éparées (fig. 9).

#### *Mésentères.*

Présentant l'arrangement brachycnémique typique, ils sont au nombre de 56 à 58. La mésoglée des cloisons est très mince vers l'insertion sur le pharynx, elle s'épaissit progressivement vers la partie proximale du mésentère et comporte à la base de ce dernier une lacune ovale et allongée. Il faut noter une différence morphologique nette entre l'endoderme exocoelien et endocoelien des mésentères. Du côté endocoelien, où apparaissent les fibres de la musculature rétractrice des cloisons, l'endoderme est mince et ne présente que de rares Xanthes ainsi que quelques nématocystes holotriches. Par contre, l'autre face du mésentère comporte des Xanthes beaucoup plus abondantes et l'endoderme devient plus important. Sur l'ensemble d'une coupe transversale on distingue très nettement les cavités endocoeliennes formées par une paire de septes (avec présence de nématocystes nombreux dans un endoderme mince) des cavités exocoeliennes, à endoderme épais et avec de nombreuses Xanthes. Au fond des loges ainsi déterminées, ainsi que du côté pharyngien, l'endoderme contient, comme nous l'avons déjà vu des Xanthes en abondance.

L'allure générale des mésentères diffère selon le niveau considéré ; depuis la base de la zone péribuccale jusqu'au niveau inférieur du pharynx, la mésoglée a un profil dissymétrique, plus irrégulier du côté de l'insertion de la musculature ; plus bas les deux côtés de la cloison s'égalisent. Dans la partie tout-à-fait proximale du polype les mésentères s'épaississent et la lacune unique ovale est remplacée par plusieurs canaux en série, contenant des cellules fortement colorées.

Les filaments mésentériques ont la forme caractéristique chez les Zoanthaires et possèdent des nématocystes de deux sortes, holotriches en profondeur et microbasiques mastigophores en surface.

#### *Cnidome.*

Il comporte les trois catégories : spirocystes holotriches et microbasiques mastigophores, dont les dimensions sont les suivantes :

##### *Spirocystes*

tentacules : 17,5 à 20 x 2,7 à 3,6  $\mu$

zone péribuccale : 17,5 x 2,7  $\mu$

##### *Holotriches*

paroi : 12,7-16,3 x 3,6-5,4  $\mu$

tentacules, pharynx : 14-16,3 x 3,6-5,4  $\mu$

endoderme des mésentères : 12,7-16,4 x 3,6-5,4  $\mu$

filaments : 12,7-16,4 x 3,6-5,4  $\mu$

##### *Microbasiques mastigophores*

pharynx : 1 seul vu dans cet organe.

filaments mésentériques : 18,2-22 x 2,7-3,6  $\mu$ .

#### *Gonades.*

La plupart des animaux examinés étaient stériles ; cependant nous avons trouvé sur une coupe un macromésentère contenant un ovocyte de 54 x 82  $\mu$ . Nous n'avons pas remarqué de développement spermatogénétique.

#### *Xanthes.*

Chez cette espèce les Xanthes sont absentes de l'ectoderme de la paroi du corps et des tentacules ainsi que de la zone périorale. Elles apparaissent dans l'endoderme de la colonne, ainsi que dans celui des mésentères, plus développées chez ces derniers sur la face tournée vers le plan exocoelien. Leurs dimensions ne varient guère : 7,3 à 11  $\mu$  de diamètre.

*Position systématique.*

L'allure de la colonie et des polypes, la présence de spirocystes assez nombreux dans les tentacules, le nombre de mésentères, l'allure des lacunes mésogléennes, la disposition, la forme, la densité des mailles du sphincter, l'ensemble des caractéristiques tant qualitatives que dimensionnelles du cnidome, nous conduisent à rapporter cette espèce de Tuléar à *Zoanthus natalensis*, décrite par Carlgren d'Afrique du Sud (Durban) ; l'auteur indique "plusieurs colonies" mais ne donne aucune précisions relatives aux caractéristiques écologiques de l'espèce en question. Nous verrons dans la note consacrée à ces problèmes que *Zoanthus natalensis* se développe dans des conditions particulières.

*Distribution géographique.*

Outre l'Afrique du Sud, ce Zoanthaire a été récolté également de l'île Inhaca par Mac Nae et Kalk. Sa présence à Tuléar correspond à la première signalisation de cette espèce pour Madagascar.

Dans l'ensemble des Zoanthaires brachycnémiques, l'on ne connaissait jusqu'à présent que des genres à sphincter mésogléen.

Nos récoltes comportent un genre et une espèce nouvelle, *Neozoanthus tulearensis* n.g., n.sp. Cette espèce, dont le sphincter est endodermique, conduit à créer, à l'intérieur des brachycnémiques un nouveau groupe et une nouvelle famille, celle des Neozoanthidae. Cette dernière est ainsi mise en parallèle avec la famille des Zoanthidae, présentant un sphincter mésogléen plus ou moins complexe.

**Neozoanthidae**

Zoanthaires à arrangement mésentérique de type brachycnémique et à sphincter endodermique.

**Néozoanthus n.g.**

Ce nouveau genre comporte pour le moment une seule espèce,

*Neozoanthus tulearensis n. sp.**Localisation.*

Ce Zoanthaire représentant un nouveau genre et une nouvelle espèce a été récolté dans la région de Tuléar en une station : éperons rocheux du platier récifal externe à Songoritelo, un peu au Nord de la crique dite "Ankarampona". Il n'a pas été retrouvé depuis, ni dans le même secteur, ni en d'autres points du récif ; deux polypes représentant l'holotype sont déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris n° ; les paratypes sont conservés à la Station marine d'Endoume, à Marseille (collection personnelle).

*Morphologie externe de la colonie et du polype (fig. 10)*

Zoanthaire colonial ; deux colonies de trois et dix polypes réunis à la base par une lame stoloniale de 1 à 2 mm d'épaisseur. Les polypes sont soit immédiatement placés les uns à côté des autres soit légèrement espacés. La distance entre les polypes varie de 0 à 3 mm au maximum.

L'allure des polypes est élancée, cylindrique, de 2 mm à 12 mm pour un diamètre de 1,5 à 5 mm. Contractés, ils présentent une zone distale un peu arrondie et jamais tronquée, sans bractées ou sillons scapulaires visibles.

La paroi du corps présente des granulations d'éléments étrangers encroûtant le scapus. Ces particules ont un aspect très irrégulier, tant par leur disposition que par leur taille (de 65-599  $\mu$ ). Dans de nombreux cas elles sont saillantes à l'extérieur du tissu de l'animal dans lequel elles apparaissent peu profondément incluses.

La couleur assez uniforme des animaux vivants est beige verdâtre clair, avec une tendance à l'éclaircissement tant à la base qu'au niveau distal de la colonne devenant alors jaunâtre. La zone péribuccale est vert clair à jaunâtre. En dissection, le pharynx est jaune citron passant à blanchâtre, les filaments mésentériques sont jaunes pâle, les œufs présents, très gros, apparaissent blancs.

*Anatomie.**Paroi.*

L'ectoderme très irrégulier paraît couvert d'une cuticule. Son épaisseur est variable ; le plus souvent il est détruit et montre seulement par endroits la trace de grains de sable et d'éléments étrangers qui pénètrent jusqu'au niveau superficiel de la mésoglée. Dans l'ectoderme, on trouve des nématocystes épars, de deux types : des holotriches et une autre catégorie, probablement des microbasiques mastigophores, de 16 sur 5,4 à 7,3  $\mu$ . Nous n'avons pas observé ces capsules dévaginées. Sur coupes, elles apparaissent de forme ellipsoïdale, avec un filament arqué, coloré en rouge par le trichrome de Ramon et Cajal.

La mésoglée est également d'épaisseur variable ; dans la partie la plus externe apparaissent la trace des éléments étrangers incrustant la colonne. Quelques rares grains sont visibles plus profondément, atteignant le milieu de la mésoglée. Pour le reste, elle comporte de nombreuses inclusions cellulaires arrondies ou ovales de taille assez constante : 14,5 à 28  $\mu$ . Le plus souvent ces inclusions mesurent de 20 à 22  $\mu$ . Elles sont remplies de cytoplasme granuleux et présentent parfois une structure en bâtonnet intracytoplasmique, semblable à celles que nous avons observées chez certaines espèces de *Palythoa*. Sur une coupe transversale, on observe une augmentation du nombre de ces inclusions de l'extérieur vers l'intérieur de la mésoglée. Cependant, elles se raréfient au niveau d'une mince bande immédiatement au contact de l'endoderme. Il n'y a pas de sinus circulaire.

L'ensemble de la mésoglée est traversé, entre les inclusions cellulaires, par des cellules à prolongements filamenteux courant en direction centripète. L'épaisseur totale de ce tissu atteint 133 à 192  $\mu$  avec une moyenne de 160 à 180  $\mu$ . Une couche musculaire importante, occupant 3,5 à 7,5  $\mu$ , fait suite à la mésoglée.

L'endoderme est remarquable par son développement (12-15  $\mu$ ) et par son aspect ondulé. Des Xantheles sont visibles en surface ; en profondeur, le tissu paraît lacuneux.

*Tentacules.*

Le nombre de tentacules oscille entre 38 et 44 (5 exemplaires analysés). Ils sont courts, coniques, disposés en deux cycles et présentent des spirocystes nombreux dans la couche superficielle de l'ectoderme. En profondeur apparaissent quelques holotriches qui sont plus nombreux à l'apex. L'épaisseur de l'ectoderme atteint 50 à 85  $\mu$ , dans lesquels la zone à spirocystes participe pour 14,8  $\mu$ .

La mésoglée des tentacules est mince, 7 à 12  $\mu$ , avec une couche musculaire bien développée au contact de l'ectoderme (3,7  $\mu$ ). L'endoderme est épais de 40 à 70  $\mu$ , et contient de nombreuses Xantheles, de 7 à 9  $\mu$ .

*Disque.*

Il est caractérisé par un ectoderme haut, contenant des nématocystes holotriches épars ainsi que quelques spirocystes. La mésoglée est plus mince et contient des îlots cellulaires de petite taille. Elle est sus-jacente à une très fine couche de fibres, qui surmonte elle-même un endoderme régulier, comprenant de nombreuses Xantheles de 7 à 9  $\mu$ . L'épaisseur moyenne de ces divers tissus est : ectoderme : 12,5 à 37  $\mu$ , en moyenne 27  $\mu$  ; mésoglée : 5 à 10  $\mu$  ; couche fibreuse : environ 1 à 3  $\mu$  ; endoderme : 18 à 22  $\mu$ .

*Pharynx.*

Il est de taille moyenne et plissé, les épaisissements étant supportés par de légers renforcements de la mésoglée. Cette dernière est mince sur tout le pourtour du pharynx, sauf au niveau du grand siphonoglyphe, où elle est beaucoup plus large. Dans toute son épaisseur elle comporte des îlots cellulaires de petite taille qui sont pratiquement absents au niveau du sillon ventral.

L'ectoderme du pharynx contient de nombreuses cellules sécrétrices et quelques nématocystes microbasiques mastigophores. Il est haut sauf au niveau du sillon ventral où son épaisseur est réduite de moitié. Les Xantheles sont absentes de ce tissu.

*Sphincter.*

Ce dernier présente une localisation indubitablement endodermique ; il est très important et long. En coupe longitudinale il apparaît composé d'une série de fibres musculaires en arc de cercles successifs, au niveau de la limite mésoglée-endoderme. C'est seulement au lieu d'insertion des cloisons que l'on observe la présence de mailles musculaires. Partout ailleurs il s'agit d'une couche de fibres, réalisant un revêtement quasi continu (fig. 11).

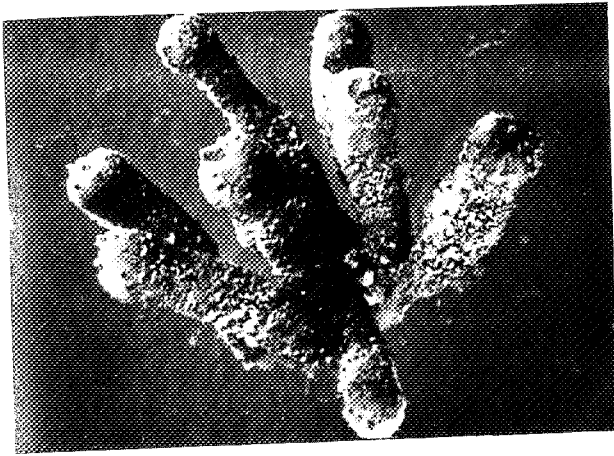


Figure 10 — *Neozoanthus tulearensis* n.g., n.sp. ; aspect général d'une colonie : x 3,5.

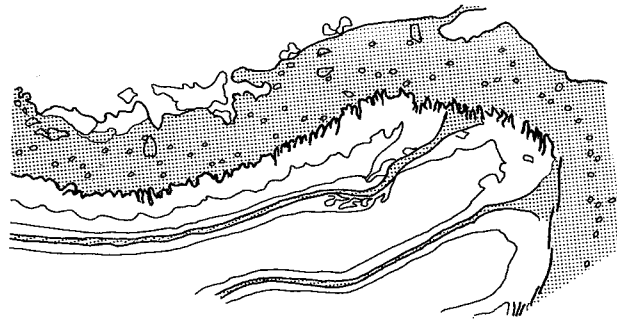


Figure 11 — *Neozoanthus tulearensis* n.g., n.sp. ; coupe schématique longitudinale montrant la position endodermique du sphincter et l'insertion de mésentères sur la colonne.

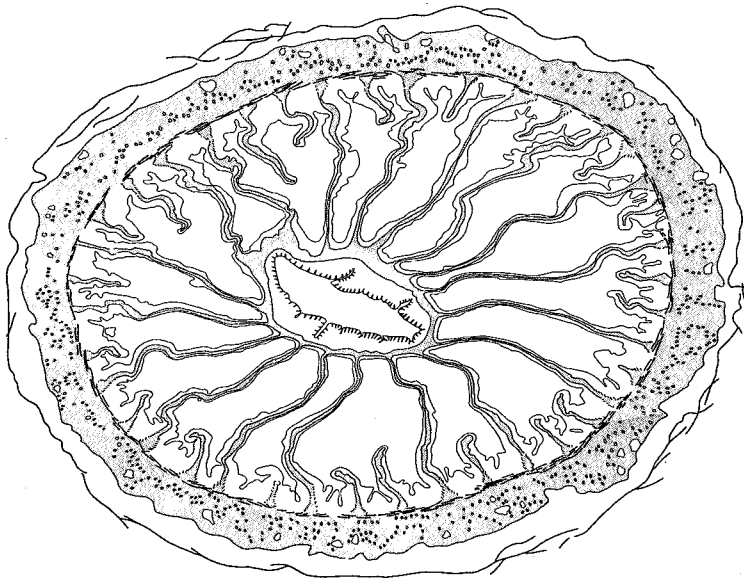


Figure 12 — *Neozoanthus tulearensis* n.g., n.sp. ; coupe transversale schématique au niveau du pharynx.

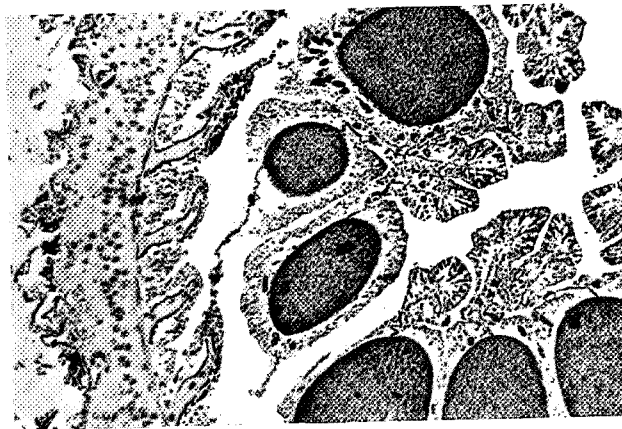


Figure 13 — *Neozoanthus tulearensis* n.g., n.sp. ; coupe transversale au niveau de la gonade ; x 600.

*Mésentères.*

Ils sont au nombre de 40 à 44 sur les échantillons que nous avons examinés. Leur arrangement est typiquement brachycnémique (fig. 12).

La mésoglée des mésentères, macroseptes et microseptes est assez large et contournée dans sa partie proximale, sans canal mésentérique dans son épaisseur. Cependant l'on observe, un peu au delà de l'attache pariétale, la présence d'îlots cellulaires au nombre de 1 ou 2 avec le même contenu granuleux que celui noté pour les cellules mésogléennes de la paroi.

L'endoderme des mésentères est haut, pourvu de Xanthes et de nématocystes holotriches.

La musculature rétractrice des cloisons est bien développée et forme une couche fibreuse à la limite de l'endoderme et de la mésoglée. Les bandelettes cnidoglandulaires sont normalement constituées et les filaments mésentériques ne présentent pas de différenciation particulière. Des nématocystes microbasiques mastigophores sont mis en évidence dans la partie distale du filament, et quelques holotriches, plus rares, apparaissent en profondeur. Dans la région moyenne, les macroseptes présentent des gonades développées. La mésoglée montre dans ce cas un aspect différent selon le niveau proximodistal du mésentère. Plus bas, elle s'épaissit et le nombre d'îlots cellulaires augmente. Dans la partie tout à fait basale du polype, des anastomoses se font entre les différents septes, isolant des canaux endodermiques de grande taille.

*Cnidome.*

Nous avons observé les catégories suivantes :

*Spirocystes :*

tentacules : 11,5-23,6 x 1,8-3,6  $\mu$

zone péribuccale : 14,5-18,2 x 3,6  $\mu$ .

*Holotriches :*

paroi du corps : non observés

tentacules : 29-40 x 12,7-16,4  $\mu$

endoderme des mésentères : 34-40 x 12,7-18,2  $\mu$

filaments : 34-40 x 12-18  $\mu$  (45,5 x 18,2)  $\mu$

moyenne : 38,2 x 14,5  $\mu$

*Microbasiques mastigophores :*

paroi du corps : 14,5-16,4 x 6-7,3  $\mu$

tentacules : non observés

pharynx : non observés

mésentères : 18,2-21,8 x 2,7-3,6  $\mu$ .

*Gonades.*

Nos exemplaires présentaient des gonades développées avec des ovules ; nous n'avons trouvé que des polypes femelles ; les macroseptes portant les œufs ont une base élargie ; au delà la mésoglée est constituée d'une étroite bande amincie qui entoure les ovocytes. L'endoderme est épais et au voisinage des ovocytes on y note une grande abondance de nématocystes holotriches (fig. 13).

En coupe longitudinale le diamètre des œufs diminue de la partie distale vers la partie proximale des mésentères ; les tailles observées sont d'environ 300 à 520  $\mu$ .

*Xanthes.*

Elles sont présentes et abondantes dans l'endoderme des tentacules, l'ectoderme de la zone péribuccale et surtout dans l'endoderme de la cavité générale. La répartition, différant en densité, sur l'une ou l'autre face des cloisons est peu prononcée chez cette espèce.

*Position systématique.*

Cette nouvelle espèce est particulièrement intéressante, par l'ensemble de ses caractères anatomiques. A part l'arrangement des mésentères de type brachycnémique, elle ne présente aucun caractère des Epizoanthidae ou des Zoanthidae. La disposition endodermique du sphincter rapprocherait cette espèce des Parazoanthidae, mais elle manque des autres caractéristiques de cette famille.

Ce Zoanthaire montre à la fois des caractères brachycnémiques et macrocnémiques.



Nous avons vu que, pour établir la systématique des Zoanthaires, deux points essentiels étaient pris en considération. Selon Pax et son école, pour des raisons exposées plus haut et sur lesquelles nous ne reviendrons pas ici, le premier élément à considérer est la disposition du sphincter, endodermique ou mésogléen. Dans cette optique, il conviendrait de placer le genre *Neozoanthus* près d'*Isozoanthus* et de *Parazoanthus* ; le nouveau genre se rapprocherait d'*Isozoanthus* par l'encroûtement faible et la différenciation réduite de la mésoglée, mais il diffère fondamentalement de ces deux genres par la disposition des mésentères. Si nous envisageons, selon les données de Carlgren, dans l'ensemble des Zoanthaires deux grands groupes basés sur le type d'arrangement mésentérique, en considérant ensuite la position du sphincter, le genre *Neozoanthus* se place auprès des genres *Palythoa* et *Zoanthus* et correspond alors, dans l'ensemble brachycnémique, à un groupe jusqu'alors inconnu, présentant un sphincter endodermique.

Si l'on admet comme caractère évolutif, associé à une complexité croissante, les variations morphologiques et anatomiques du sphincter qui passerait d'une position endodermique à une situation mésogléenne, *Neozoanthus* pourrait être considéré à l'intérieur du groupe brachycnémique comme étant le plus primitif.

Les genres *Palythoa* et *Isaurus* représenteraient des étapes intermédiaires, le degré de complexité maximum étant atteint chez le genre *Zoanthus*, qui est pourvu d'un sphincter mésogléen double.

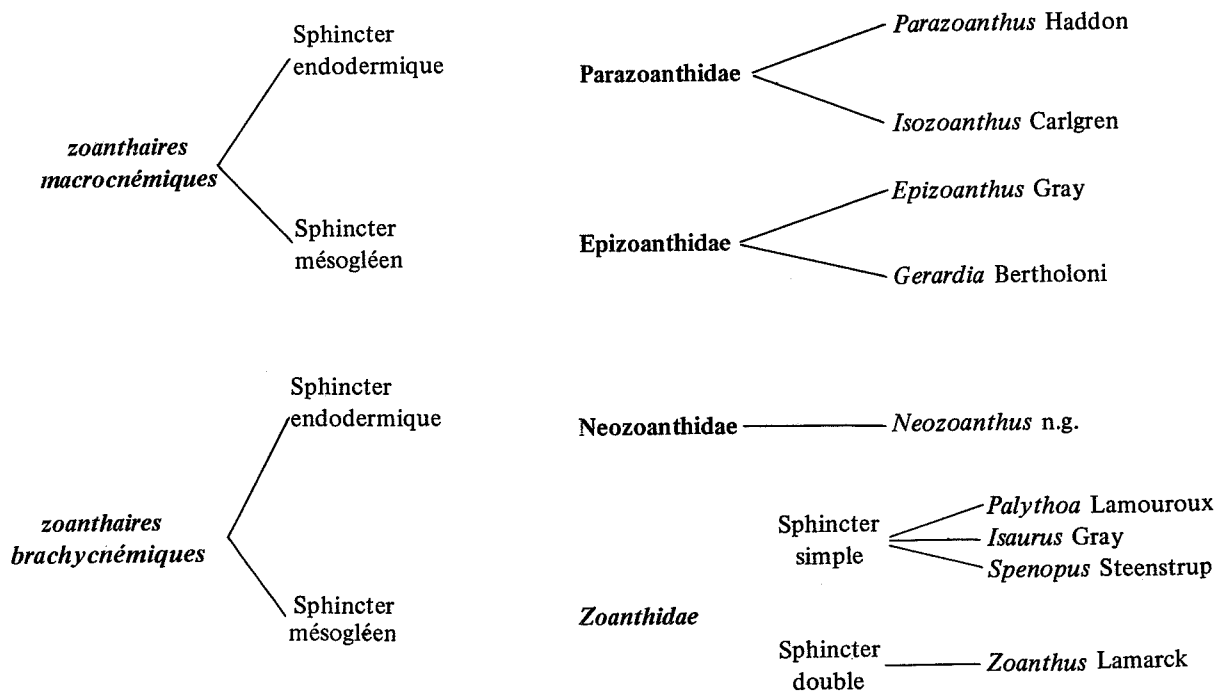
L'examen des particularités anatomiques de ce genre nouveau, comparées à celles des autres genres brachycnémiques paraît confirmer cette hypothèse.

La paroi du corps est incrustée, comme celle du genre *Palythoa* ; *Isaurus* et *Zoanthus* présentent une colonne dépourvue d'incrustations. La mésoglée montre des structures simples, en comparaison avec ce que l'on note chez les genres voisins. Elle a des inclusions cellulaires, mais ne comporte pas les lacunes qu'on trouve chez *Palythoa* et *Isaurus*. *Neozoanthus* n'a pas les invaginations endodermiques qui existent chez *Isaurus* ; elle diffère à plus forte raison de *Zoanthus* chez lequel les lacunes mésogléennes s'organisent en réseaux parfois complexes.

Les mêmes observations sont valables à propos de la structure des mésentères. La mésoglée des cloisons, chez *Neozoanthus*, ne présente pas de lacunes (cas d'*Isaurus*) ou de canaux ramifiés, tels qu'on les observe chez *Palythoa* et *Zoanthus*.

Nous avons déjà indiqué la structure différente du sphincter, endodermique et diffus chez *Neozoanthus*, mésogléen chez les autres genres, où il montre un degré d'organisation et de complexité croissant. Il est formé de mailles petites et peu nombreuses chez *Palythoa*, se développe chez *Isaurus*, et chez *Zoanthus*, est le plus différencié.

En donnant, selon Carlgren, une importance prédominante à l'arrangement mésentérique par rapport à la localisation du sphincter, on peut établir la représentation suivante.



L'espèce de Tuléar pourrait donc être considérée comme la moins évoluée dans l'ensemble brachycnémique.

Chez ce dernier groupe Carlgren estime que le genre *Palythoa* est le plus primitif, avec une mésoglée peu différenciée et un sphincter mésogléen. Viennent ensuite les genres *Isaurus*, *Spenopus* et *Zoanthus*. L'espèce *Neozoanthus tulearensis*, se placerait donc au début de la série. L'on assisterait ainsi, chez les deux grands ensembles macrocnémiques et brachycnémiques à une évolution parallèle.

### CLES DE DETERMINATION DES ESPECES TEMPEREES ET TROPICALES RECOLTEES

Dans le système dichotomique qui suit, nous nous sommes basés le plus souvent sur des caractères morphologiques immédiatement perceptibles, dont certains ont été employés par les auteurs Carlgren et Pax.

Cependant, avant de donner les clés de détermination des espèces recueillies tant dans la région marseillaise qu'à Tuléar, il convient de préciser quelle est la valeur à attribuer à un tel système. Nous avons vu en effet, que si la détermination des Zoanthaires est relativement aisée au niveau générique, il n'en est pas de même au niveau de l'espèce.

Il faut donc insister sur le fait que l'utilisation d'une clé ne dispense aucunement de l'étude approfondie de l'espèce. La détermination de cette dernière n'a de signification et n'est valable qu'après examen histologique et cytologique complet de plusieurs spécimens.

#### Zoanthaires de la région marseillaise.

- 1 — Zoanthaire à arrangement mésentérique macrocnémique
  - Sphincter endodermique simple ..... 2
  - Sphincter mésogléen simple ..... 5
- 2 — Animaux sessiles formant de grandes colonies sur des hydraires ou gorgones ; l'incrustation des polypes est faible ou nulle.
  - pas de formation d'endosquelette ..... 3
  - formation d'un squelette interne ..... 4
- 3 — Zoanthaire colonial sessile ; incrustation faible ; 38 mésentères, présence de sinus circulaire dans mésoglée de la colonne ; sphincter endodermique. .... *P. axinellae* Schmidt CC.
- 4 — Zoanthaire colonial sessile sur support organique ; incrustation de la colonne pratiquement nulle : 28 mésentères, sphincter endodermique simple, sinus encerclant. Grande sécrétion de mucus. .... *Gerardia savalia* (Bertholoni) R.
- 5 — Sphincter mésogléen simple :
  - espèce formant des carcinoecies ..... 6
  - espèce ne formant pas de carcinoecies ..... 7
- 6 — Colonies à carcinoecies sans polype ventral ; colonie généralement de 2 à 6 polypes, rarement davantage. Polypes contractés à extrémité distale aplatie en disque ; 30 à 32 mésentères ; sphincter large et court, mailles allongées. Associé le plus souvent à *Anapagurus laevis*.  
..... *Epizoanthus paguricola* Roule CC.
- 7 — espèce ne formant pas de carcinoecies
  - colonies ou polypes solitaires, non attachés, libres sur le fond ..... 8
  - colonies ou polypes attachés, coenenchyme ± développé ..... 9
- 8 — Zoanthaires solitaires ou coloniaux, toujours libres, polypes longs et minces 22 mm., un peu renflés distalement, capitulum contracté en massue, mésoglée incrustée, mince, tentacules et zone péribuccale sans différenciations, 24 mésentères en moyenne. Sphincter long et étroit. .... *Epizoanthus vagus* n.sp.C.
- 9 — Colonies "pseudo-libres", à coenenchyme presque inexistant, ou fixées à coenenchyme stolonial mince ; taille de 1 à 18 mm. Capitulum aplati quand contractés ; sous les crêtes une zone brunâtre sombre à violette. Apex des tentacules, bractées, anneau périoral, blancs : 28 à 30 mésentères ; sphincter s'amincissant proximement. .... *Epizoanthus arenaceus ingeborgae* Pax
  - Colonies sessiles, coenenchyme large ..... 10

Nota : Les indications portées en lettres majuscules après le nom d'espèces, concernent les fréquences de récolte dans les secteurs envisagés. CC : très commun ; C : commun ; R : rare ; RR : très rare.



- 10 – Colonies sessiles, à stolon large. Polypes trapus 5-6 mm, capitulum contracté arrondi ; tentacules ponctués de blanc à la pointe ; paroi à mésoglée plus épaisse que 9 fortement incrustée ; 30-36 mésentères ; sphincter large et fort . . . . .  
 . . . . . *Epizoanthus arenaceus* Delle Chiaje CC

## Zoanthaires de Tuléar

- 1 – Zoanthaires à arrangement mésentérique brachycnémique . . . . . 2  
 – Zoanthaires à arrangement mésentérique macrocnémique . . . . . 11
- 2 – Sphincter mésogléen double, pas d'encroûtement, colonne lisse sans tubercules, . . . . .  
 . . . . . Famille des Zoanthidae p.p. 7  
 – Sphincter mésogléen simple . . . . . 3  
 – Sphincter endodermique simple . . . . . Famille des Neozoanthidae 10
- 3 – Toujours un encroûtement d'éléments étrangers . . . . . *G. Palythoa*  
 – Pas d'encroûtement, colonne arquée à tubercules sur la face convexe . . . . . *G. Isaurus*  
 A Tuléar, une seule espèce . . . . . *Isaurus spongiosus* Andres C.
- 4 – Polypes presque complètement enfouis dans le coenenchyme . . . . . 5  
 – Polypes à coenenchyme épais mais colonne dépassant toujours nettement de ce dernier . . . . . 6
- 5 – Polypes dont seule la partie distale émerge du coenenchyme à l'état de contraction ;  
 incrustation forte, colonies de petite taille ; environ 24 crêtes, couleur sable, à brun, quelquefois  
 vert-citron . . . . .  
 . . . . . *Palythoa capensis* Haddon et Duerden CC.  
 – Polypes ne dépassant pas le coenenchyme à l'état contracté ; incrustation forte, colonies  
 pouvant être grandes ; 12 à 14 crêtes ; coloration jaune sable à brun clair . . . . .  
 . . . . . *Palythoa liscia* Haddon et Duerden CC.
- 6 – Colonies de quelques polypes trapus, dépassant nettement d'un coenenchyme épais ; très élargi  
 distalement, une crête plus développée ; couleur gris brun : sphincter très long en une rangée de  
 mailles petites . . . . .  
 . . . . . *Palythoa durbanensis* Carlgren R.  
 – Petites colonies de 2 à 5 polypes élancés, sur une lame stoloniale épaissie ; 20 à 30 crêtes, l'une  
 plus marquée ; colonne gris brun, tentacules brun-vert, disque vert . . . . .  
 . . . . . *Palythoa multisulcata* Carlgren CC.  
 – Grandes colonies, toujours immergées, à coenenchyme très mince, disque très élargi, rayé brun  
 clair et foncé (donnant l'aspect de lamelles de champignons de couche !). Quand épanouis,  
 disques hexagonaux par contact les uns avec les autres, 1 crête plus grande ; sphincter faible :  
 une rangée de mailles irrégulières ; coloration gris brun, disque plus foncé . . . . .  
 . . . . . *Palythoa cf. heideri* Carlgren C.
- 7 – Zoanthaires sans incrustation, sphincter mésogléen double.  
 – Polypes allongés, plus larges dans la partie distale qu'à la base. Mésentères au nombre de 50-54. 8  
 – Polypes courts lorsqu'ils sont contractés, presque isodiamétriques, dépassant d'un coenenchyme  
 épais ; mésentères au nombre de 50-56 . . . . . 9
- 8 – Cellules pigmentaires présentes dans la mésoglée de la colonne ; tentacules avec très peu de  
 spirocystes ; canaux mésogléen pas entièrement situés dans le même plan ; sphincter proximal  
 fort mais court, mailles allongée transversalement . . . . .  
 . . . . . *Zoanthus zanzibaricus* Carlgren CC.
- 9 – Cellules pigmentaires absentes de la mésoglée de la colonne ; tentacules avec des spirocystes,  
 canaux mésogléens en plusieurs plans ; sphincter proximal assez long, mailles arrondies . . . . .  
 . . . . . *Zoanthus natalensis* Carlgren R.
- 10 – Quelques polypes élancés, coalescents à la base, coloration jaune verdâtre sur le vivant.  
 Incrustation très hétérogène de particules, qui semblent à peine fichées dans la paroi ;  
 arrangement mésentérique brachycnémique (40 à 44 mésentères) et sphincter endodermique –  
 1 genre et 1 sp. . . . .  
 . . . . . *Neozoanthus tulearensis* n.sp.RR.

- 11 — Zoanthaire à arrangement mésentérique macrocnémique et sphincter endodermique
- Grandes colonies sessiles sur des hydraires ; incrustation avec une assez grande proportion de spicules ; 24-32 mésentères, mésoglée de la paroi homogène avec sinus encerclant ; toujours récoltée sur *Denthiteca habereri* .....
  - ..... *Parazoanthus gracilis* Lwowsky R.

## CONCLUSIONS

L'étude comparative des Zoanthaires en deux régions, l'un tempérée, l'autre tropicale, apporte des précisions sur le plan de la systématique à propos de certains éléments de diagnose, en particulier cnidome et gonades.

Les caractéristiques servant de base à la systématique ayant été passés en revue, deux points essentiels apparaissent.

### 1 — Seuls les critères qualitatifs ont une réelle valeur de diagnose.

Il faut insister sur les caractéristiques de la structure mésogléenne, qui différencient déjà les Zoanthaires des autres Anthozoaires. A l'intérieur du groupe, les particularités morphologiques de la mésogléa sont très importantes pour les discriminations d'espèces.

— De même, la structure du sphincter, la forme, la position, la répartition, la densité des mailles musculaires, sont des éléments valables de diagnose.

— Dans certains cas, cependant, le développement relatif des tissus les uns par rapport aux autres sont des données qui peuvent également intervenir dans la définition des espèces.

Il en est de même pour la répartition des ensembles nématocystiques dans les divers organes. La réduction ou l'absence d'une catégorie, permet de distinguer des espèces (cas de *Zoanthus*).

Par contre, la composition qualitative de l'incrustation ne peut être prise en considération. Elle dépend des caractéristiques du sédiment environnant le Zoanthaire et les variations observées ne sont plus spécifiques mais d'ordre écologique.

### 2 — D'une manière générale les critères quantitatifs doivent être considérés avec prudence.

C'est le cas du nombre de mailles du sphincter, et des dimensions nématocystiques. *Palythoa capensis* et les formes voisines, dont les capsules ont une variabilité dimensionnelle telle qu'elle ne permet pas la distinction d'espèces, en offrent un bon exemple (Tableau 12).

Jusqu'à présent, chez les Zoanthaires, les descriptions d'espèces ont été effectuées sur la base de critères hétérogènes. Les différences sont établies tantôt à partir d'un critère, tantôt d'un autre. On arrive ainsi à une multiplicité d'espèces. Il serait nécessaire de réaliser une hiérarchisation dans la validité et la signification des éléments de diagnose. Ceci serait possible à l'aide des méthodes statistiques par l'étude des correspondances, conduisant ainsi à un regroupement de ces caractères basé sur les degrés de variations et de dispersion de ceux-ci.

Une simple étude des tableaux d'analyse comparative des éléments de diagnose pour *P. capensis* ou *P. cf. heideri* montre que la plupart des espèces n'ont pas été décrites sur la base de tous les critères. De ce fait l'analyse statistique envisagée ne peut être établie sur les données de la littérature. Elle serait à entreprendre dans le cadre d'une révision systématique mondiale de certains genres, en particulier *Palythoa* et *Zoanthus*.

Sur le plan de la répartition géographique *Palythoa cf. heideri*, pose le problème de la spéciation et des variations existant à l'intérieur d'espèces. Il serait ainsi intéressant d'analyser les particularités écologiques de formes géographiquement voisines par rapport à celles que l'on observe chez l'espèce recueillie à Madagascar.

Ces deux aspects de l'étude systématique conduiraient à rassembler un certain nombre d'espèces probablement identiques ; on peut déjà assimiler : *E. cnidosus* à *P. gracilis* ; de même *Zoanthus zanzibaricus* est certainement identique à *Z. wilsmorei*.

Enfin, la découverte d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce *Neozoanthus tulearensis* à caractère brachycnémique mais présentant un sphincter dont l'organisation est endodermique, place de Zoanthaire à la base de la lignée évolutive du groupe des brachycnémiques. Elle conduit à envisager, à l'intérieur de celui-ci, comme dans l'ensemble macrocnémique une évolution parallèle dans la complexité structurale du sphincter.

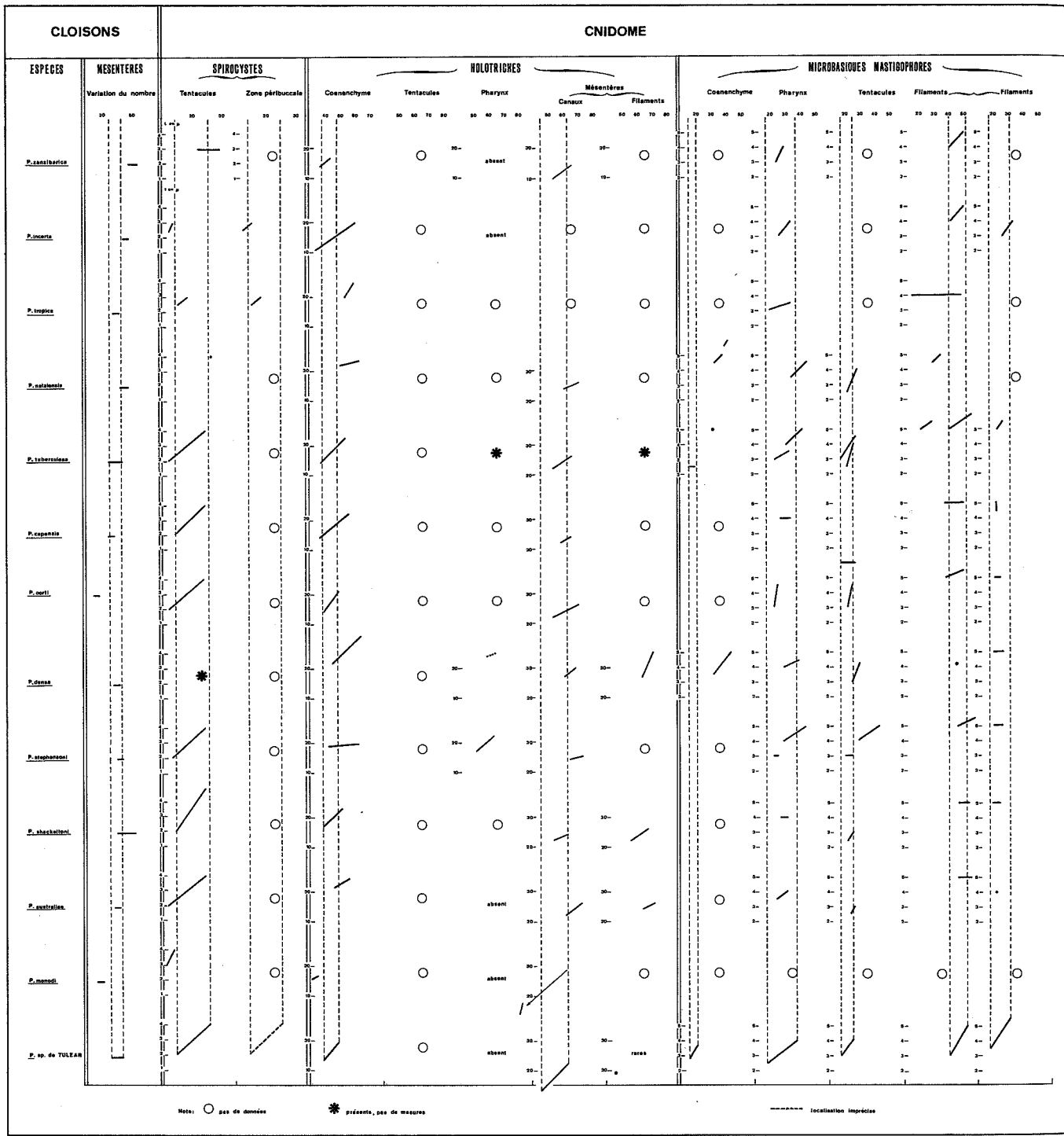


Tableau 12 - Comparaison des variations du nombre de mésentères et des dimensions nématocystiques chez *Palythoa capensis* de Tuléar et les espèces voisines.  
 En abscisse, longueur, en ordonnée largeur des capsules. Toutes les dimensions nématocystiques en microns.

## REFERENCES

- ABEL E.F., 1955. Eine neue Krustenanemone der Adria, *Epizoanthus paxii* nov. sp. *Östereich. Zool. Zeit.*, VI (1-2) : 6 pp.
- ANDRES A., 1883. Le Attinie. *Atti R. Accad. dei Lincei*, Roma, 14 : 211-673.
- , 1884. Le Attinie. *Fauna u. Flora Golf Neapel*. IX. Monographie (1. Theil), XII : 460 pp.
- BENEDEN E., van, 1890. Les Anthozoaires pélagiques recueillis par M. le Prof. HENSEN dans son expédition du plankton. I. Une larve voisine de la larve de Semper. *Arch. Biol.* (Van BENEDEN et Van BAMBEKE : Ghent), X : 485-522. (Communication préliminaire in *Bull. Acad. Roy. Sc. Lett. Beaux Arts Belg.*, 20 (3) : 55-99.
- BOONE L., 1928. Coelenterata from tropical East American seas. *Bull. Bingham Océan. Coll.*, 1 (5) : 1-3.
- BRONN H.G., 1859. Die Klassen und Ordnungen der Thier-Reichs. Leipzig und Heidelberg, II.
- BUSCH W., 1851. Beobachtung über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seetiere. Berlin.
- CARLGRÉN O., 1892. Beiträge zur Kenntnis der Edwardsideen. *Ofv. Kongl. Vetensk. Akad. Förhand.*, 9.
- , 1893. Studien über nordische Actinien. I. K. *Svenska Vet. Akad. Handl.*, 25 : 143 pp.
- , 1895. Ueber Die Gattung *Gerardia* Lac.-Duth. *Ofv. Kongl. Vetensk. Akad. Förhand.* : 319-333.
- , 1896. Beobachtungen ueber die Mesenterienstellung der Zoantharien. *Fest. f. Lilljeborg*, Upsala : 101-625.
- , 1899. Zoantharien. *Ergb. d. Hamburger Magalh. Sammel.* Lief IV, Hamburg, 44 pp.
- , 1900. Ostafrikanische Actinien. Gesammelt von Herrn. Dr. F. Sthulmann 1888 und 1889. *Jahrb. Hamburg. Wissen. Anst.*, 17 (2) : 21-44.
- , 1901. Die Brutpflege der Actiniarien. *Biol. Centr.*, 21 : 468-484.
- , 1905. Actinaria (O. Nordgaard, Hydrographical and Biological Investigations in Norwegian Fjords). *Bergens Mus. Skrift.*, 7 : 158-159.
- , 1913. Zoantharia. *The Danish Ingolf Expedition*, 5 (4) : 1-65.
- , 1920. Actiniaria und Zoantharia Von Juan Fernandez und der Osterinsel. *Natural History of Juan Fernandez and Easter Islands*, Carl Skottsberg éd., 3 : 145-160.
- , 1923. Ceriantharia und Zoantharia. *Wiss. Ergb. Deutsch. Tiefsee Exp. ("Valdivia" 1898-1899)*, 19 Bd., H. 7 : 241-338.
- , 1924a. Actiniaria from New Zealand and its subantarctic islands. *Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific exp., 1914-16*, 21. *Vid. Medd. Dansk Naturh. Foren.*, Kobenhavn, 77 : 179-261.
- , 1924b. Die Larven der Ceriantharien, Zoantharien und Actiniarien der Deutschen Tiefsee-Expedition, mit einem Nachtrag zu den Zoantharien. *Wiss. Ergb. Deutsch. Tiefsee-Exp. ("Valdivia" 1898-1899)*, 19 Bd., H. 8 : 339-476.
- , 1927. Actiniaria and Zoantharia. In : Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903, under the direction of Dr. Otto Nordenskjöld, 2 (3) : 1-102.
- , 1931. On some Ceriantharia. *Ark. f. Zool.*, 23A (2) : 1-10.
- , 1932. Die Ceriantharien, Zoantharien und Actiniarien des Arktischen Gebietes. *Fauna Arctica*, 6 : 253-266.
- , 1934a. Zur Revision der Actiniarien. *Ark. f. Zool.*, 26 (18) : 1-36.
- , 1934b. Ceriantharia, Zoantharia and Actiniaria from the "Michael Sars" North Atlantic Deep Sea Expedition 1910. *Rep. "Michael Sars" North. Atl. Deep Sea Exp. 1910*, 5, 20 pp.
- , 1934. Uber einige Ostasiatische Zoantharien. *Ark. f. Zool.*, 28A (5) : 1-11.
- , 1935. Di alcune Attinie e Zoantari raccolti nel Golfo di Genova. *Boll. Mus. Lab. Zool. Anat. Comp.*, 15 (83) : 1-14.
- , 1937a. Ceriantharia and Zoantharia. *Great Barrier Reef Expedition*, 5 (5) : 177-207.
- , 1937b. A new Actinian. Reports on the Collections obtained by the First Johnson-Smithsonian Deep-Sea Expedition to the Puerto Rican Deep. *Smith. Miscell. Coll.*, 91 : 1-4.

- CARLGRÉN O., 1938. South African Actiniaria and Zoantharia. *Kungl. Svenska Vetensk. Handl.*, 17 (3) : 1-148.
- , 1939. Actiniaria, Zoantharia and Madreporaria. *The Zool. of Iceland*, 2 (8), Copenhagen et Reykjavik 1-20.
- , 1940a. A contribution to the knowledge of the structure and distribution of the cnidae in the Anthozoa. *Lunds Univ. Arsskr. N.F.* (2), 36 (3) : 1-62.
- , 1940b. Some new South African Actiniaria and Zoantharia. *Ark. f. Zool.*, 32 (8) : 1-7.
- , 1941. The Actiniaria and Zoantharia of St. Helena. *Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Exped. 1914-16* : 1-20.
- , 1944. Das System und die Entwicklungslinien der Anthozoen zugleich einige Bemerkungen über Pax Bearbeitung dieser Tiergruppe in der "Tierwelt der Nord- und Ostsee". *Kungl. Fysiogr. Sällsk. I. Lund Forhandl.*, 14 (4) : 1-16.
- , 1945. Polydyr (Coelenterata). III. Koraldyr. *Danmarks Fauna*, 51 Bd., Kobenhavn, 168 pp.
- , 1949. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. *K. Svenska. Vek. Akad. Handl.*, 1 (4) : 1-130.
- , 1950. Actiniaria and Zoantharia from South Australia. *K. Fysiogr. Sällsk. Lund Forh.*, 20 (10) : 121-135.
- , 1951a. Corallimorpharia, Actiniaria and Zoantharia from New South Wales and South Queensland. *Ark. f. Zool.*, 2 Ser. (1) : 131-146.
- , 1951b. The Actinian Fauna of the Gulf of California. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 101 (3282) : 415-449.
- , 1954. Actiniaria and Zoantharia from South and West Australia with comments upon some Actiniaria from New Zealand. *Ark. f. Zool.*, 6 : 571-595.
- CARLGRÉN O., HEDGPETH J.W., 1952. Actiniaria, Zoantharia and Ceriantharia from Shallow Water in the North Western Gulf of Mexico. *Publ. Inst. Mar. Sc. Univ. Tex.*, 2 : 141-172.
- , 1956. Die Actinien Larven. In : Brandt und Apstein : Nordisches Plankton, Zoologische. Teil. von 6, Abt. XI : 65-68, Lipsius und Tischer, Kiel.
- CAVOLINI F., 1785. Prima Memoria per servire alla storia de Polipi Marini, Napoli.
- CHUN C., 1903. Aus den Tiefen des Weltmeeres, 2. 2nd ed., Aufl.
- CONTARINI N., 1844. Trattato delle Attinie ed osservazioni sopra alcune di esse viventi nei contorni di Venezia, accompagnato da 21 tavole litografiche. Venezia, nel premiato stabilimento di G. Antonelli, 202 pp.
- CUTRESS C.E., 1956. An Interpretation of the structure and distribution of Cnidae in Anthozoa. *Syst. Zool.*, 1955, 4 (3) : 120-137.
- CUTRESS C.E., PEQUEGNAT W.E., 1960. Three new species of Zoantharia from California. *Pacific Sc.*, 14 (2) : 89-100.
- DANIELSSEN D.C., 1890. Actinida (Norske Nordhys —exped. XIX). Christiania 1890, 184 pp.
- DELAGE Y., HEROUARD E., 1901. Traité de Zoologie concrète. Les Coelentérés, Paris.
- DEROUX G., FAIDY Cl., 1966. Imprégnations rapides à la nigrosine applicables à la micro-écologie des surfaces (Protistes, larves, très petit Métazoaires). *Hydrobiologia*, XXVII (1-2) : 39-64.
- DUCHASSAING P., MICHELOTTI J., 1860. Mémoire sur les Coralliaires des Antilles. *Mem. Reale Accad. Sc. Turin*, Sér. 2 (19) : 279-365.
- , 1866. Supplément au Mémoire sur les Coralliaires des Antilles. *Mem. Reale Accad. Sc. Turin*, Sér. 2 (23) : 97.
- DUERDEN J.E., 1898a. Jamaican Actiniaria. Part I. Zoantheae. *Tr. R. Soc. Dublin*, 4 : 329-376.
- , 1898b. The Actiniaria around Jamaica. *J. Inst. Jamaica*, 2 : 449-465.
- , 1900. Jamaican Actiniaria. Part 2. Stichodactylinae and Zoantheae. *Sc. Trans. R. Dublin, Soc.*, 7 : 133-208.
- , 1902a. Report on the Actinians of Puerto Rico. *U.S. Fish. Comm. Bul.*, 20 (2) : 321-354.
- , 1902b. Relationship of the *Rugosa* (Tetracorallia) to the living Zoantheae. *John Hopkins Un. Circ.*, 21, 155 : 18-25.

- DUERDEN J.E., 1903. West Indian sponge encrusting Actinians. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 19 : 495-503.
- , 1904. The antiquity of the Zoanthid Actinians. 6e annual report. *Michigan Acad. Sc.*, 6 : 195-198.
- EHRENBERG C.G., 1834. Die Corallenthiere des Roten Meeres physiologisch untersucht und systematisch verzeichnet. Berlin.
- ELLIS J., SOLANDER D., 1786. The natural history of many curious and uncommon Zoophytes collected from various parts of the Globe. London.
- ESPER M., 1791-1797. Die Pflanzenthiere in Abbildungen der Nature. III. Alcyonium. Nurnberg.
- FAUROT 1904. Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies. *Arch. Zool. exp. gén.*, (4e sér.) 1 (3) : 359-399.
- FECHTER H., 1964. Bau und Bildung des Fremdkörperskelettes bei Zoantharien. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 53 : 587-617.
- FEWKEN J.W., 1891. An aid to a collector of the Coelenterata and Echinodermata of New England. *Bull. Essex Inst.*, XXIII (1-2-3) : 1-92.
- FISCHER P., 1874. Recherches sur les Actinies des côtes océaniques de France. *Nouv. Arch. Museum, Paris*, 10 : 193.
- , 1875a. Sur les Actinies des côtes océaniques de France. *C.R.*, 89 : 1207. English translation in *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 15 : 373.
- , 1875b. Anthozoaires du département de la Gironde et des côtes du sud-ouest de la France. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 30 : 183.
- , 1887. Contribution à l'actinologie française. *Arch. Zool. exp. gén.*, (2ème sér.), 5 : 381-442.
- , 1889. Nouvelle contribution à l'actinologie française : 1ère partie : Actinies d'Arcachon : 2ème partie : Actinies de Guethary. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 5 (3) : 251-309.
- FONTAINE A., 1954. The colonial sea anemones of Jamaica. *Nat. Hist. Notes Jamaica*, 66 : 107-109.
- GEMERDEN-HOOGVEEN G.C.H. von, 1965. Hydroïdes of the Carribean : Sertulariidae, Plurulariidae and Aglaopheniidae. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, XXII, 84.
- GOSSE P.H., Actinologia Britannica : A history of the British sea anemones and corals. Part XI. London : 321-352.
- GRAVIER C., 1916. Contribution à l'étude de la faune actinienne de San Thomé. *Ann. Inst. Océan.*, 7 (5) : 1-26.
- , 1918a. Note sur une Actinie (*Thoracactis* n. g. *Topsenti* n. sp.) et une Annélide Polychète (*Hermadion Fauveli* n. sp.) commensaux d'une Eponge siliceuse (*Sarostegia occulata* Topsent). *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 14 (344) : 20 pp.
- , 1918b. Note préliminaire sur les Hexactiniaires recueillis au cours des croisières de la Princesse-Alice et de l'Hirondelle de 1888 à 1913 inclusivement. *Bull. Inst. Océan, Monaco*, 15 (346) : 24 pp.
- GRIMLEY P.M., 1964. A tribasic stain for thin section of plastic embedded  $OSO_4$  fixed tissues. *Stain Techn.* 39 : 229-233.
- HERTWIG R., 1882. Report on the Actiniaria dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Zoology. H.M.S. Challenger*, Part XV, VI, 134 pp.
- , 1888. Report on the Actiniaria dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Supplement. Zoology H.M.S. Challenger*, Vol., XXVI, pt. LXXIII, London, Edinburgh and Dublin, 1888 : 4-56.
- HOLDSWORTH E.W.H., 1858. On *Zoanthus couchii* Johnston. *Proc. Zool. Soc.*, London, 26 : 557-560.
- , 1859. On *Zoanthus couchii* Johnston. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 4 : 152.
- , 1861. On an undescribed species of british *Zoanthus*. *Proc. Zool. Soc.*, London : 99-100.
- HUMES A.G., JU-SHEY H.O., 1966. New lichomolgid copepods (*Cyclopoida*) from zoanthid coelenterates in Madagascar. *Cah. ORSTOM*, sér. Océan., IV (2) : 3-47.
- HYMAN L.H., 1940. The Invertebrates. Protozoa through Ctenophora. Mc Graw-Hill C° Inc., New York and London, 726 pp.
- IWANZOFF N., 1896. Ueber den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln von Coelenterata. *Bull. soc. Moscou*, 95-161, 323-355.

- JOURDAN E., 1879. Recherches zoologiques et histologiques sur les Zoanthaires du Golfe de Marseille. *Ann. Sc. Nat.*, 10 : 1-154.
- , 1890. Note préliminaire sur les Zoanthaires provenant des campagnes du Yacht l'Hirondelle (Golfe de Gascogne, Açores, Terre-Neuve), 1886-1887-1888. *Bull. Soc. Zool. France*, 15 : 174-176.
- , 1891. Quatrième campagne du yacht l'Hirondelle. Sur un *Epizoanthus* nouveau des Açores. *Bull. Soc. Zool. France*, 15 : 269-71.
- , 1895. Zoanthaires provenant des campagnes du yacht l'Hirondelle. *Résult. Camp. Sc. Monaco*, 8 : 36 pp.
- KENT, SAVILLE W., 1893. The Great Barrier Reef of Australia : Its products and potentialities. London (W.H. Allen) : 387 pp.
- KLUNZINGER C.R., 1877. Die Korallthiere des Rothen Meeres. Erster Theil. Die Alcyonarien und Malakodermen. Berlin. 98 pp.
- KOCH W., 1886a. Ueber die von Herrn Prof. Dr. Greef im Golf von Guinea gesammelten Anthozoen. Inaugural Dissertation, Bonn, 38 pp. (privately printed).
- , 1886b. Neue Anthozoen aus dem Gulf von Guinea. Marburg (Elwert) : 36 pp.
- KUKENTHAL W., 1909. Beobachtungen an einigen Korallentieren des Adiratischen Meeres. *Natur*, 5 (2) : 321-328.
- LACAZE-DUTHIERS H. de, 1864. Mémoire sur les Antipathaires (genre *Gerardia* L.D.). *Ann. Sc. nat., Zool.*, 5e sér., II : 169-239.
- , 1872. Développement des Coralliaires : Actiniaires sans polypier. *Arch. Zool. exp. gén.*, 1 : 289-396.
- , 1897. Faune du Golfe du Lion. Coralliaires : Zoanthaires sclérodermés (2ème mémoire). *Arch. Zool. exp. gén.*, 3e sér., 5 : 1-249.
- LAMARCK J.B., 1801. Système des animaux sans vertèbres, Paris.
- LAMEERE A., 1939. Evolution des Coelentérés. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, XIII : 399-406.
- LAMOUREUX J.V.F., 1816. Histoire générale des polypiers coralligènes flexibles. Caen.
- LAUBIER L., THEODOR J., 1967. Sur la présence à Banyuls-sur-mer du Zoanthaire *Gerardia savaglia* (Bertholoni 1819). *Vie et Milieu*, sér. A, XVIII, 1A : 223-225.
- LENHOFF H.M., LOOMIS W.F. édit., 1961. The biology of *Hydra* and of some Coelenterates.
- LEWIS J.B., 1960a. The fauna of the rocky shores of Barbados, West Indies. *Canad. J. Zool.*, 38 (2) : 391-435.
- , 1960b. The coral reefs and coral communities of Barbados West Indies. *Canad. J. Zool.*, 38 (6) : 1133-1145.
- LWOWSKY F., 1913. Revision der Gattung *Sidisia* Gray (Epizoanthus). *Zool. Jahrb.*, 34 (5-6) : 557-614.
- Mac NAE W. and KALK M., 1958. A natural history of Inhaca Island, Mozambique. Witwatersrand Univ. Press Johannesburg : 47-48.
- MARION A.F., 1882. Actiniaires atlantiques des dragages de l'avis Le Travailleur. *C.R.*, 94 : 458-460. English transl. in *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9 : 334.
- , 1907. Etude des Coelentérés atlantiques recueillis par la Commission des dragages de l'avis Le Travailleur pendant les campagnes 1880-1881. Exp. Travailleur, Talisman, Paris, Masson.
- MARTENS E. von, 1875. Ueber *Palythoa*. *Sitz. Gesell. Natur. Freunde*, Berlin : 21.
- MARTOJA M., MARTOJA R., 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson édit. : 345 p.
- MATHER K., 1965. Analyse statistique en biologie. Traduction de M. LEFEVRE. Gauthier-Villars, Paris : 328 p.
- Mc MURRICH J.P., 1889a. The Actinaria of the Bahama Islands. *J. Morph.*, 3 : 1-80.
- , 1889b. A contribution to the actinology of the Bermudas. *Proc. Acad. Sc. Phil.*, 41 : 102-126.
- , 1896. Notes on some actinians from the Bahama Islands, collected by the late Dr. J.I. NORTHROP. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 2 : 181-194.
- , 1898. Report on the actinaria collected by the Bahama Expedition of the State University of Iowa, 1893. *Bull. Lab. nat. hist. of St. Univ. Iowa*, IV (3) : 225-249.



- Mc MURRICH J.P., 1899. Contributions on the morphology of the Actinozoa. V. The mesenterial filaments in *Zoanthus sociatus* (Ellis). *Zool. Bull.*, 2 : 251-273.
- , 1904. The Actiniae of the Plate Collection. *Zool. Jahrb. Suppl.*, Bd 6 (Fauna Chilensis, Bd. 3), 2 : 215-306.
- MENON K.R., 1902. Notes on Semper's larvae. *P. Cambridge Soc.*, XI : 407-417.
- MILNE-EDWARDS H., 1857. Histoire naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. Vol. I. Paris.
- PARRY G., 1951. The Actiniaria of New Zealand. I. *Rec. Cant. Museum*, 1 (1). Christchurch.
- PAX F., 1908. Die Aktinienfauna Westafrikas. *Denkschr. medicin-naturw. Gesell., Jena*, 13 : 463-503.
- , 1909a. Die Aktinien der ostafrikanischen Inseln. A. Voeltzkow, Reise in Ostafrika in der Jahren 1903-1905, *Wissensch. Ergb. z. Bd., System. Arbeit.*, : 399-418.
- , 1909b. Aktinienstudien. I. *Polyparium ambulans. Jen. Zeit.*, 38 : 325-344.
- , 1910a. Studien an west indischen Actinien. *Zool. Jahrb.*, Suppl. 11 : 157-330.
- , 1910b. Aktinien der Aru- Inseln. *Abl. Senck. Naturf. Gesell. Frankfurt a. Main*, 33 : 299-304.
- , 1910c. Diagnosen neuer westindischer Actinien. *Zool. Anz.*, 36 : 176-179.
- , 1912. Les Actiniens de la côte du Pérou recueillis par le Dr. P. Rivet. *Miss. Serv. Géogr. Armée pour la mesure d'arc de méridien équatorial en Amérique du Sud, 1899-1906*, 9 (4) : 1-30.
- , 1914. Die Actinien. *Ergb. Forsch. Zool. v. Spengel*, Bd. 4.
- , 1920a. Zoantharia und Actiniaria. In Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas, 3 (1) : 23-33, W. Michaelson éd., L. Firedrischon and C<sup>o</sup>, Hamburg.
- , 1920b. Actiniarien, Zoantharien und Ceriantharien von Curaçao. *Bijd. tot de Kenn. d. Fauna von Curaçao*, 23 (7) : 93-122, 1924.
- , 1923. Antarktische Actinien aus der Ausbeute des "Pourquoi-Pas ?" *Zool. Jahrb., System.*, 1924, 47 : 1-28.
- , 1924. Anthozoen des Leidener Museums. *Zool. Meded. Leiden Deel* 8, 1 : 1-17.
- , 1925. Hexacorallia. In : W. Kükenthal, *Hand. Zool. I* : 770-901.
- , 1936a. Anthozoa. I. Allgemeines, Ceriantharia, Antipatharia, Zoantharia, Madreporaria. *Tierwelt Nord u. Ostsee*, G. Grimpe und E. Wagler : 1-80.
- , 1936b. Anthozoa. III. *Tierwelt Nord u. Ostsee*, G. Grumpe und E. Wagler : 317 pp.
- , 1937a. Die Korallenfauna der Adria. I. Krustenanemonen. *Thalassia*, 2 (7) : 1-66.
- , 1937b. *Parazoanthus axinellae* als Höhlenbewohner. *Nat. Istit. Biol. Rovigno*, 2 (5) : 1-16.
- , 1951. Des Zoanthaires de l'Afrique Equatoriale française. *Inst. Océan. Rivar. Split, Jugoslavia*, 1 : 1-4.
- , 1952a. Die Krustenanemonen des tropischen West-Afrikas. *Ann. Mus. Roy. Congo Belge, Tervuren, Sc. Zool.* : 1-81.
- , 1952b. Die Zoantharien des Belgischen Kongo-Museums. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 45 (3-4) : 256-262.
- , 1952c. Die Antipatharien, Zoantharien und Actiniarien der "HVAR" Expedition. *Inst. Océan. Rivarsto, Split, Jugoslavia*, 6 (1) : 1-24.
- , 1953. Les Zoanthaires des côtes de l'Angola. *Arq. Mus. Bocage, Museo Nac. Hist. Nat. Lisboa*, 22 : 6373.
- , 1954. Eine neue Rasse von *Epizoanthus arenaceus* aus der Adria. *Atti Mus. Civ. Stor. Nat. Trieste*, 19 : 393-395.
- , 1957. Die Zoantharien des Golfes von Neapel. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 30 (2) : 309-329.
- , 19 . *Palythoa nelliae*, eine neue zoanthide aus Südafrika. *Ann. Transv. Museum* : 513-517.
- PAX F., ARNDT W., 1936. Das Zusammenleben von Krustenanemonen und Schwämmen in Mittelmeer, mit besonderer Berücksichtigung der Adria. *Thalassia*, II (3) : 1-34.
- PAX F., CARLGRÉN O., 1940. Anthozoen. *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, Bd. 2, Abt. 2. Coelenteraten, Buch. 2 : Anthozoen : 336 pp.
- PAX F., FRENZEL G., 1938. Adriatische Korallentiere im Aquarium. *Natur*, 15 (7) : 232-239.

- PAX F., LOUCHTER H., 1935. *Epizoanthus vatovai*, eine neue Cacinocian bildende Krustenanemone der Adria. *Nat. Istit. Biol. Rovigno*, 1 (17) : 16 pp.
- PAX F., MULLER L., 1953. Die Anthozoenfauna von der Bucht von Kastela bei Split. *Acta Adriat.*, 5 (1) : 1-35.
- , 1954. Catalogue des types d'Anthozoaires du Musée Océanographique de Monaco. *Bull. Inst. Océan.*, 51 (1038) : 40 pp.
- , 1955. Gli Antozoi del museo civico di Storia naturale di Trieste. I. Antipatharia, Ceriantharia, Zoantharia, Actiniaria, Alcyonaria e Pennatularia. *Atti. Mus. Stor. Nat. Trieste*, 20, 3 (7-8) : 103-129.
- , 1956a. Zoantharien aus Französisch Westafrika. *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, Sér. A, Sc. Nat., 18 (2) : 418-458.
- , 1956b. La collection des Zoanthaires du Musée Océanographique de Monaco. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 1076.
- , 1956c. Zoantharien der "Mission Ranson en Océanie, 1952". *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. A, Zool., 8 (6) : 225-247.
- , 1956d. Zoanthaires de la mer Rouge recueillis par le vaisseau d'exploration "Calypso" en 1952. *Ann. Inst. Océan., Paris*, N.S., 32 : 1-17.
- , 1956e. Westafrikanische Zoantharien. *Bull. Inst. Sc. nat. Bruxelles*, 32 : 1-11.
- , 1957a. Zoantharien aus Viet-Nam. *Mem. Mus. Hist. Nat., Paris*, N.S., 16A : 1-40.
- , 1957b. Zoantharien des Zoologischen Museums in Genua. *Ann. Mus. Stor. Nat. Genova*, 69 (1956-57) : 19-30.
- , 1962. Die Anthozoenfauna der Adria. *Fauna et Flora Adriatica*, III : 343 pp. Split Inst. Océan. Ribarst. FNR Jugoslavije.
- PÉRES J., PICARD J., 1949. Notes sommaires sur le peuplement des grottes sous-marines de la région de Marseille. *C.R. Séances Soc. Biogéogr.*, 26 (227) : 42-46.
- PICARD J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. Stat. Mar. End.*, 52 (38) : 160 pp. (Thèse).
- POCHE F., 1915. Ueber das System der Anthozoa und einige allgemeine Fragen der zoologischen Systematik. *Zool. Anz.*, 46 : 33-43.
- PRENANT M., 1927. Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. II. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 6 : 1-64.
- QUOY, GAIMARD, 1833. Zoologie du voyage de la corvette l'Astrolabe pendant les années 1826-1829, par G. Dumont d'Urville. Paris.
- RIEDL R., 1955. Über Tierleben in Höhlen unter dem Meeresspiegel. *Verhandl. Deut. Zool. Gesell. Erlang.* (Zool. Anz. 19 Suppl. Bd. 429).
- ROULE L., 1896. Coelentérés : R. Koehler : Résultats scientifiques de la campagne du "Caudan" dans le golfe de Gascogne, août-septembre 1895. *Ann. Univ. Lyon*, 26 : 299-323.
- , 1900a. Notice sur les Anthozoaires des côtes de la Corse. *Bull. Soc. Zool. Fr.* : 125-128.
- , 1900b. Sur les genres *Palythoa* et *Epizoanthus*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 131 : 279-281.
- , 1900c. Description d'une nouvelle espèce méditerranéenne de Zoanthides commensale des Pagures (*Palythoa*, *Gemmaria*, *Paguricola*). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 25 : 120-125.
- REYSS D., 1964. Contribution à l'étude du rech Lacaze-Duthiers, vallée sous-marine des côtes du Roussillon. *Vie et Milieu*, XV (1) : 1-46.
- ROCHE J., TIXIER-DURIVault A., 1951. Rapports des Gerardiides avec les Zoanthiides et les Antipathaires. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris* 23 (2) : 402-409.
- ROSSI L., 1958. Contributo alla studio della fauna di profondita vivente presso la riviera ligure di Levante. *Doriana*, II (92) : 13 pp.
- SARS M., 1851. Beretning om en i Sommeren 1849, foretagen zoologisk Reise i Lofoten of Finmarken. *Nyt Mag. Naturv.*, 6 (2) : 122-211.
- SAVILLE-KENT W., 1893. The Great Barrier Reef of Australia. London.

- SCHMIDT H., 1969. Die Nesselkapseln der Actinien und ihre differentialdiagnostische Bedeutung. *Helgol. wiss. Meeresunt.*, 19 : 284-317.
- SEIFERT R., 1928. Die Nesselkapseln der Zoantharien und ihre differentialdiagnostische Bedeutung. *Zool. Jahrb.*, 55 (5-6) : 419-500.
- SEMPER, 1867. Ueber einige tropische Larvenformen. *Zeitschr. wiss. Zool.*, 17 : 407-428
- STUDER T., 1878. Übersicht der Anthozoa Alcyonaria, welche während der Reise S.M.S. Gazelle um die Erde gesammelt wurden. *Monat. K. Akad. Wiss., Berlin* : 632-688.
- STUDER T., 1901. Madreporarier Von Samoa, den Sandwich-Inseln und Laysan. *Zool. Jahrb., Syst.*, 14 (5) : 388-428.
- TISCHBIERECK H., 1929. Eine neue *Epizoanthus*-Art aus den japanischen Gewässern (*Epizoanthus cnidosus*). *Zool. Anz.*, 85 : 28-33.
- TISCHBIERECK H., 1930. Zoanthiden auf Wurmröhren. *Zool. Anz.*, 91 : 91-95.
- TREMBLAY A., 1744. Mémoire pour servir à l'histoire d'un genre de polype d'eau douce. Leiden.
- VACELET J., 1971. Ultrastructure de la cuticule d'éponges cornées du genre *Verongia*. *Bull. Microsc.*, 10 : 113-116.
- VERRILL A.E., 1866a. On the polyps and corals of Panama, with descriptions of new species. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 10 : 323-333.
- , 1866b. On the polyps and echinoderms of New England. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 10 : 333-357.
- , 1867. Revision of the polypi of the eastern coast of the United States. *Mem. Bos. Soc. Nat. Hist.*, 1 : 34-45.
- , 1900. Additions to the Anthozoa and Hydrozoa of the Bermudas. *Trans. Conn. Acad. Arts and Sc.*, 10 : 551-572.
- , 1901. Additions to the fauna of the Bermudas from the Yale expedition of 1901, with notes on other species. *Trans. Conn. Acad. Arts Sc.*, 11 : 15-62.
- WALSH G.E., 1967. An annotated bibliography of the family Zoanthidae, Epizoanthidae and Parazoanthidae (Coelenterata Zoantharia). *Hawai Inst. Mar. Biol.*, Techn. Rep. 13.
- WALTON C.L. 1908a. Notes on some Sagartiidae and Zoanthidae from Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 8 : 207-214.
- , 1908b. Actiniae collected by the S.S. "Huxley" in the North Sea during the summer of 1907. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 8 : 215-240.
- WHITELEGGE T., HILL J.P., 1889. The atoll of Funafuti, Ellice Group. Its zoology, botany, ethnology and general structure based on collections made by Charles Hedley. The Hydrozoa, Scyphozoa and Vermes of Funafuti. *Austr. Museum, Sydney*, Mem. III, 7 : 371-394.
- WERNER B., 1965. Die Nesselkapseln der Cnidaria mit besonderer Berücksichtigung der Hydroïda. *Helgol. wiss. Meeresunt.*, 12 (1-2) : 1-39.
- WESTFALL J.A., 1966. Fine structure and evolution of nematocyst. *Int. Conf. Electr. Micr.*, 6 (Tokyo) : 235-236.
- WESTFALL J.A., HAND C., 1962. Fine structure of nematocyst in a sea anemone. *Vith Int. Congr. Electr. Micr.*
- WILSMORE L.J., 1909. On some Zoantheae from Queensland and the New Hebrids. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 30 (200) : 315-328.
- WOOD R.L., 1957. Identification and microanatomical study of a new species of *Epizoanthus* (Zoanthidae). *Abstr. Diss.*, 18 (2) : 707-708.
- WEILL R., 1934. Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocytes. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 10 : 347 pp. et 11 : 353 pp.