

DESCRIPTION DE *TEISSIERA MILLEPOROIDES*,
NOUVEAU GENRE ET NOUVELLE ESPÈCE
DE ZANCLEIDAE DES SEYCHELLES
(HYDROZOAIRE ; ATHÉCATES-ANTHOMÉDUSES),
AVEC UNE RÉVISION DES HYDROÏDES
« PTERONEMATOIDEA »

par

Jean Bouillon

Unité d'Histophysiologie, Collectif de Bio-écologie, Université Libre de Bruxelles

Résumé

Un nouveau genre d'Hydroïde Capité, appartenant à la famille des Zancleidae, est décrit, ses affinités discutées, la composition de la superfamille des Pteronematoidea réexaminée.

Introduction

Au cours d'une récente mission scientifique aux îles Seychelles (1) (de juin à septembre 1972) consacrée à l'étude des Invertébrés marins, nous avons eu la chance de trouver, fixées sur l'opercule de Vers Polychètes Serpulidae, des colonies polymorphes d'Hydroïdes Athécates Capités, ne correspondant à aucun type connu.

Ces colonies, parfaitement translucides sur le vivant, sont composées de deux catégories d'hydranthes, pourvus de tentacules capités.

1. Des polypes défensifs ou dactylozoïdes sis à la périphérie ;
2. Des polypes nourriciers ou gastérozoïdes centraux.

Tous deux sont issus d'une hydrorhize encroûtante commune hérissée d'un réseau d'épines, recouverts d'aspérités irrégulières (Fig. 1 et 2).

Ne pouvant se rattacher à aucun genre d'hydropolypes Capités décrit, cette nouvelle forme a reçu le nom générique de *Teissiera* en l'honneur et en souvenir de notre maître et ami, le Professeur Georges Teissier. Le nom spécifique *milleporoides* est lié à la similitude d'aspect qui, à première vue, existe entre les polypes de ces colonies et ceux du genre *Millepora*.

(1) Cette mission a été financée par le F.N.R.S., le Musée Royal d'Afrique Centrale et le Ministère de l'Éducation Nationale et de la Culture de Belgique.

HABITAT

L'archipel des Seychelles est situé dans la partie Ouest de l'Océan Indien. Il est composé de 92 îles dont les principales se localisent approximativement à 0,4° S et 55° E. Elles peuvent être séparées en deux groupes par des critères d'ordre géologique : 32 d'entre elles présentent l'originalité unique au monde d'être des îles océaniques granitiques (Précambrien supérieur, Baker, 1963), les 60 autres sont exclusivement coralliennes.

Le climat de l'archipel est équatorial, il est régi par l'alternance des moussons : d'avril à novembre soufflent les vents du Sud-Est, de décembre à mars sévit la mousson du Nord-Ouest.

Les eaux océaniques baignant les Seychelles ont une température relativement élevée, de 27° G à 31° C ; leur salinité oscille de 34,5 p. 1 000 à 35 p. 1 000 ; leur pH varie de 7,9 à 8,4.

La plupart des îles granitiques sont entourées d'une barrière frangeante de corail. La face exposée à la mousson du Sud-Est présente des récifs très semblables à ceux soumis au vent dominant « windward » des autres régions indo-pacifiques et montre une zonation écologique très marquée. Les récifs protégés de la même mousson s'enfoncent, par contre, en pente douce vers les eaux profondes et la zonation s'estompe.

Les Polychètes Serpulidae, hôtes des *Teissiera milleporoides*, ont été récoltés par dragage, au large des récifs, sur des fonds sableux coralligènes d'environ 40 m de profondeur.

Ces Vers, fixés préférentiellement sur des coquilles mortes de Mollusques (Arcidae, Pectinidae, Olividae, Strombidae, etc.), des Bryozoaires, des rochers, appartiennent à l'espèce *Spirobranchus tetraceros* (Schmarda, 1861) (1).

La carte (Fig. 8) indique les divers points de l'archipel où nous avons pu découvrir des *Spirobranchus* portant des *Teissiera milleporoides*.

Spirobranchus tetraceros peut également se rencontrer plus près des côtes, même dans les récifs, mais ne présente pas, alors, d'association avec le genre *Teissiera* qui paraît ainsi localisé en profondeur. Cette association n'est d'ailleurs pas exclusive : on trouve des opercules de *Spirobranchus* couverts, soit d'autres Hydroïdes appartenant aux genres *Amphinema*, *Obelia*, *Campanularia*, soit de Bryozoaires.

La plupart des colonies de *Teissiera milleporoides* que nous avons récoltées étaient en phase de reproduction asexuée et couvertes de bourgeons médusaires.

Elevées dans un réfrigérateur thermostaté à 15° C et nourries par des nauplius d'Artémies, ces colonies ont donné naissance à de petites méduses bitentaculées de 0,6 mm de hauteur et de 0,5 mm de

(1) Nous remercions le Dr Zibrowius, de la Station marine d'Endoume, qui a eu l'amabilité d'effectuer la détermination de ce Polychète.

diamètre, ayant toutes les caractéristiques de Zancleidae (voir page 126, c).

A l'état d'expansion, la région antérieure des *Spirobranchus* s'étend hors de leur tube calcaire, les branchies, l'opercule et, par la même occasion, les colonies d'hydroïdes qu'ils portent, se projettent librement dans le milieu extérieur. Dans un tel cas, les dactylozoïdes fortement étendus deviennent filiformes, atteignent une taille respectable et ressemblent étrangement aux polypes défensifs des Millépores. Au moindre choc, à la moindre excitation, les Vers se rétractent dans leur tube et, seule, dépassera l'extrémité des dactylozoïdes.

Lorsqu'on nourrit les colonies, avec des nauplius d'Artémies par exemple, les dactylozoïdes en capturent un grand nombre et les amènent à la bouche des gastérozoïdes centraux extrêmement voraces. Le phénomène est particulièrement spectaculaire lorsque le Ver est épanoui ; la colonie se transforme alors en une masse rouge de nauplius harponnés par les polypes défensifs. La nutrition de la colonie peut cependant encore s'effectuer lorsque le *Spirobranchus* est rétracté, la partie distale dégagée des dactylozoïdes restant fonctionnelle.

DESCRIPTION

a) Techniques

Des opercules de *Spirobranchus tetraceros* portant des colonies de *Teissiera milleporoides* et fixés au Bouin ont été enrobés dans de l'araldite puis sectionnés en coupes semi-fines (0,5 μ), à l'aide d'un ultramicrotome Reichert Om U. 2. Ces dernières furent colorées au bleu de méthylène 1 p. 100 dans du tampon Michaelis pH 9,4 et montées au baume synthétique afin d'être examinées au microscope photonique.

D'autres coupes ont été réalisées par les méthodes classiques et colorées à l'hématoxyline-phloxine-vert lumière, au P.A.S. et au bleu alcian non oxydé afin d'élucider les relations opercules-hydroïdes, notamment au niveau des épines.

b) Polypes (Fig. 1, 2, 5 et 7)

Les colonies de *Teissiera milleporoides* sont fixées sur l'opercule calcaire de *Spirobranchus tetraceros* (Serpulidae - Polychaeta) ; elles sont polymorphes, composées de deux types d'hydranthes : des polypes nourriciers ou gastérozoïdes et des polypes défensifs ou dactylozoïdes.

Les polypes sont issus d'une hydrorhize coalescente encroûtante, armée d'expansions épineuses. Les gastérozoïdes bourgeonnent des méduses et jouent donc également le rôle de blastozoïde.

L'opercule des *Spirobranchus*, de forme variable — concave, convexe, plat ou même conique — est généralement orné de trois groupes dichotomisés de grandes épines operculaires. On distingue un

groupe médio-ventral et deux groupes latéro-dorsaux (Fig. 7 a et b, Sp. V).

Les colonies de *Teissiera milleporoides* sont toujours plus développées, plus touffues du côté ventral (branchial) de l'opercule (Fig. 1) ; elles dépassent rarement les groupes d'épines operculaires latéro-dorsaux, la partie la plus dorsale de l'opercule n'étant pas, dans la majorité des cas, colonisée par le coenosarc (Fig. 2 et 7 a). Comme

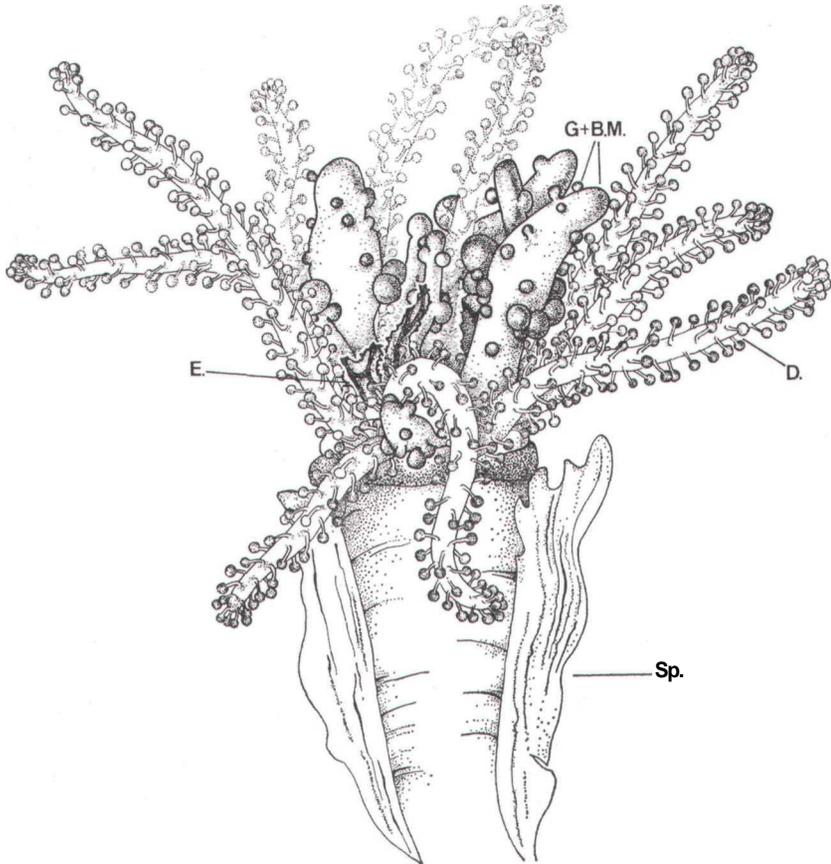


FIG. 1

Colonies de *Teissiera milleporoides* fixées sur l'opercule de *Spirobranchus tetraceros* (Schmarda) (vue ventrale-branchiale).
Voir légende Fig. 2.

dans beaucoup de colonies polymorphes à coenosarc encroûtant, les dactylozoïdes occupent la périphérie des colonies et enveloppent les gastérozoïdes centraux (Fig. 1, 2 et 7 c). Exceptionnellement, les dactylozoïdes peuvent se développer au niveau des épines de l'hydrorhize.

A la moindre alerte, les polypes défensifs s'inclinent vers l'intérieur et coiffent la masse des polypes nourriciers et reproducteurs qui sont ainsi parfaitement protégés. A ces rôles défensifs, protecteurs, ces hydranthes ajoutent, rappelons-le, celui de pourvoyeur de proies.

I. Gastérozoïdes (Fig. 1, 2, 4, 5 et 7)

Les gastérozoïdes sont représentés par des hydranthes normaux, pourvus d'une bouche et de tentacules. Ils sont massifs, en forme de doigt et mesurent en pleine expansion 1,5 mm de hauteur et 0,4 mm

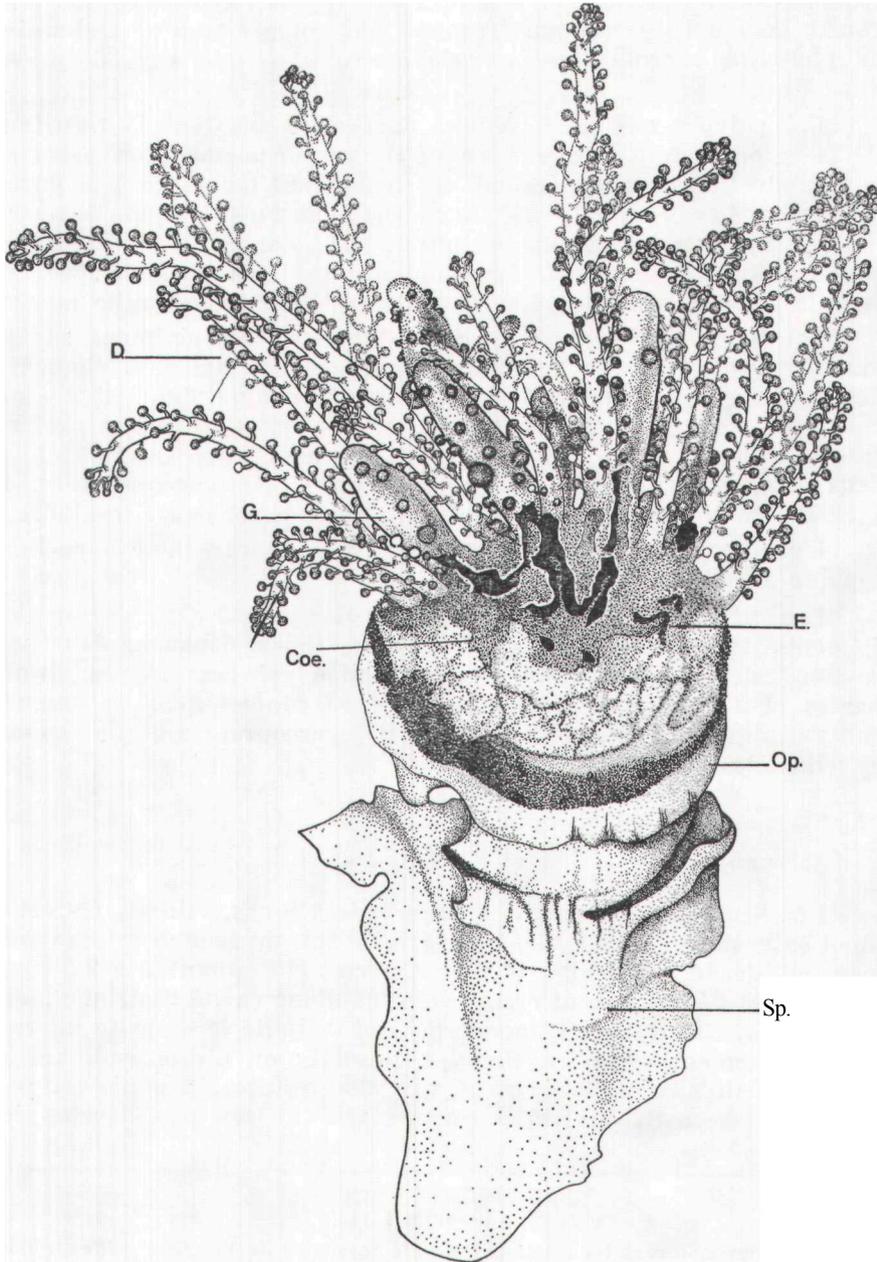


FIG. 2

Colonies de *Teissiera milleporoides* ; vue dorsale.

B.M. : bourgeon médusaire ; Coe. : coenosarc ; D. : dactylozoïde ; E. : épine ;
G. : gastérozoïde ; Op. : opercule ; Sp. : *Spiróbranchus*.

de diamètre, en moyenne. Leur forme est toutefois très variable et dépend de leur état de contraction ou de nutrition : après fixation, ils apparaissent souvent plus trapus, presque coniques (Fig. 7 b). Ces polypes nourriciers sont pourvus de 11 à 22 tentacules (moyenne sur 30 individus : 17), très courts, armés d'une volumineuse capitation terminale de cnidocystes qui paraît presque sessile. Ces tentacules se répartissent irrégulièrement sur tout le corps de l'hydranthe. On rencontre de 3 à 10 de ces gastérozoides par colonie adulte, c'est-à-dire en phase de reproduction asexuée active (moyenne sur 30 individus : 6).

Les polypes que nous venons de décrire assurent la nutrition de la colonie et nous avons vu qu'ils vont également en assumer la reproduction et la dissémination, en donnant naissance à la phase médusaire. Les bourgeons médusaires naissent dans la région basilaire des polypes âgés, par groupe ou plutôt par bouquet de 4 à 5, sur un court pédoncule commun. Leur nombre est très variable : on en compte généralement 8 à 15, en moyenne 10 par hydranthe adulte.

Ces bourgeons médusaires se distinguent très aisément sur le vivant par la présence de quatre taches rouges apicales, ébauches des ocelles. Les cnidocystes des gastérozoides appartiennent à cinq catégories : on distingue des grands et des petits sténotèles ovoïdes très abondants, des grands et petits eurytèles microbasiques, tous deux assez rares, et quelques mastigophores macrobasiques (Fig. 4, 1 et 2). On trouvera leurs mesurations dans le tableau I (p. 120).

L'examen histologique de ces polypes montre une structure typique d'Hydroïde Capité.

Leur région hypostomiale très extensible (Fig. 5, G), pourvue des éléments glandulaires classiques (Bouillon, 1966), débouche dans une cavité gastrique spacieuse, indivise, limitée par des cellules absorbantes et glandulaires. Cette cavité est en contact avec les canaux endodermiques du coenosarc (Pl. I et III) parcourant toute la colonie et reliant les divers types de polypes.

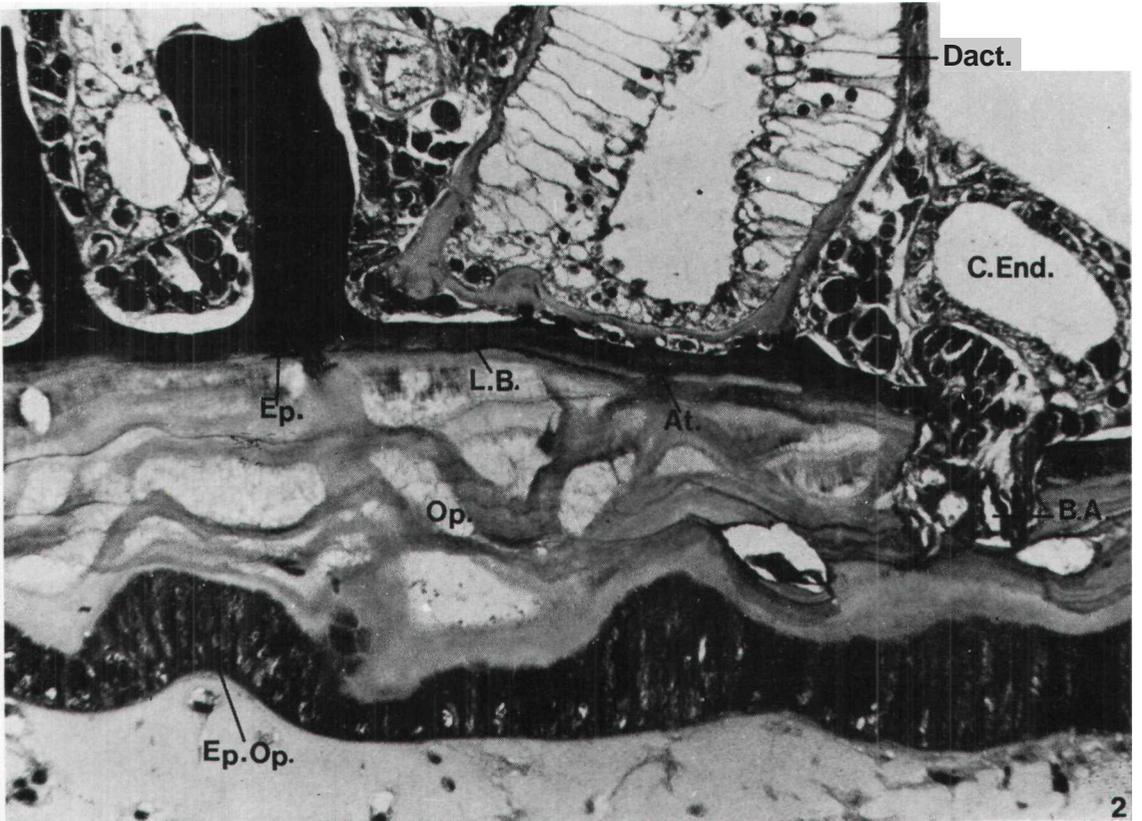
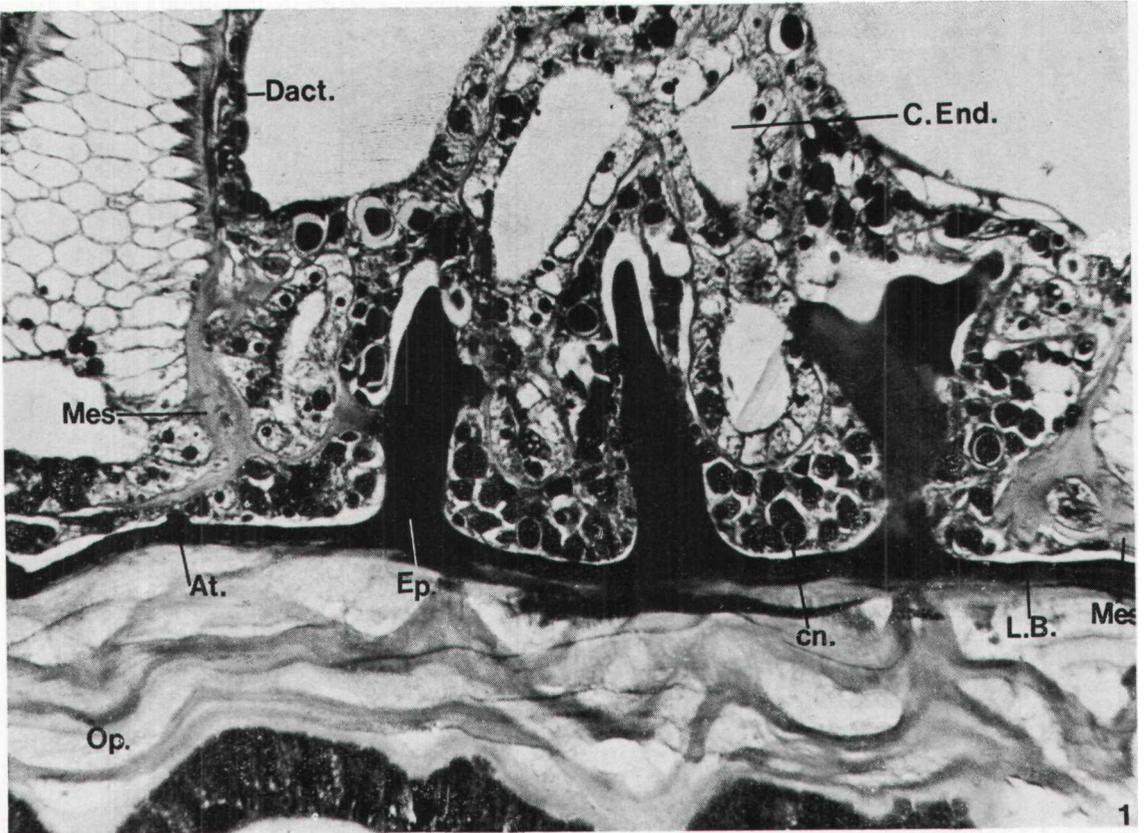
2. Dactylozoïdes (Fig. 1, 2, 5 et 7 ; Pl. 1, 2 et Pl. II, 4)

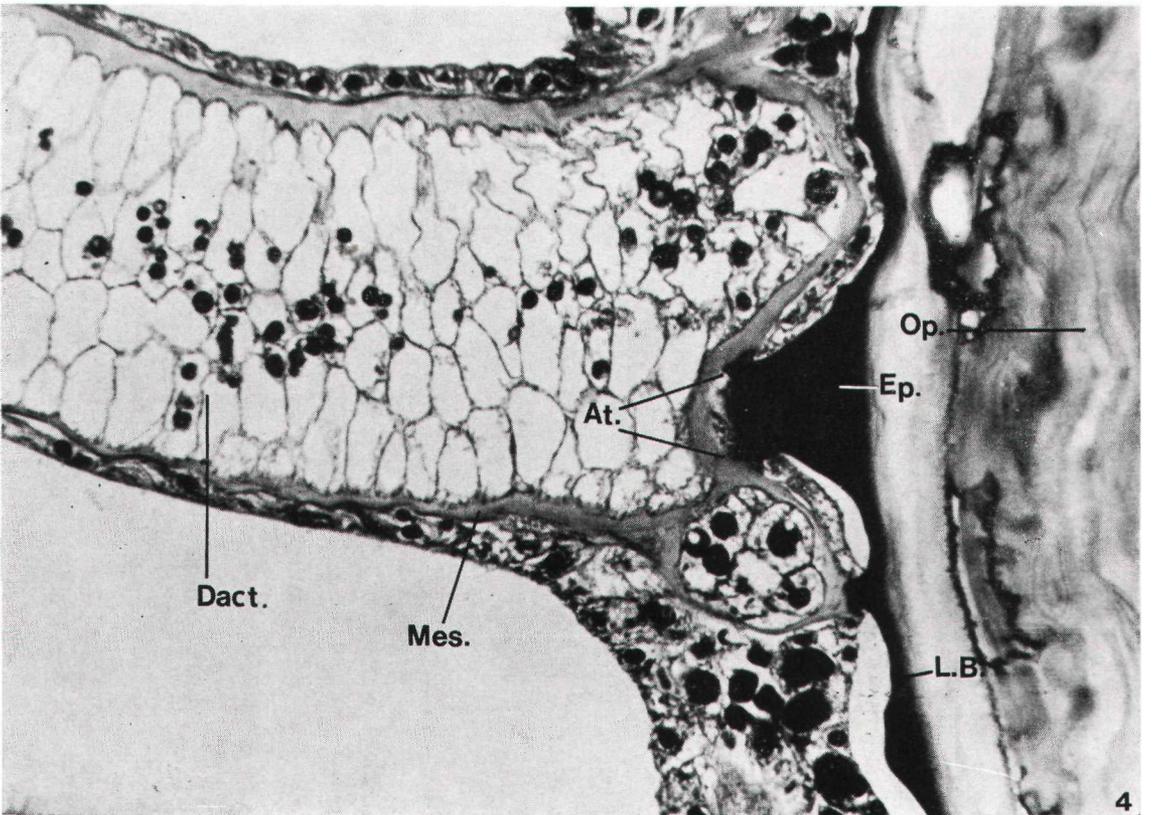
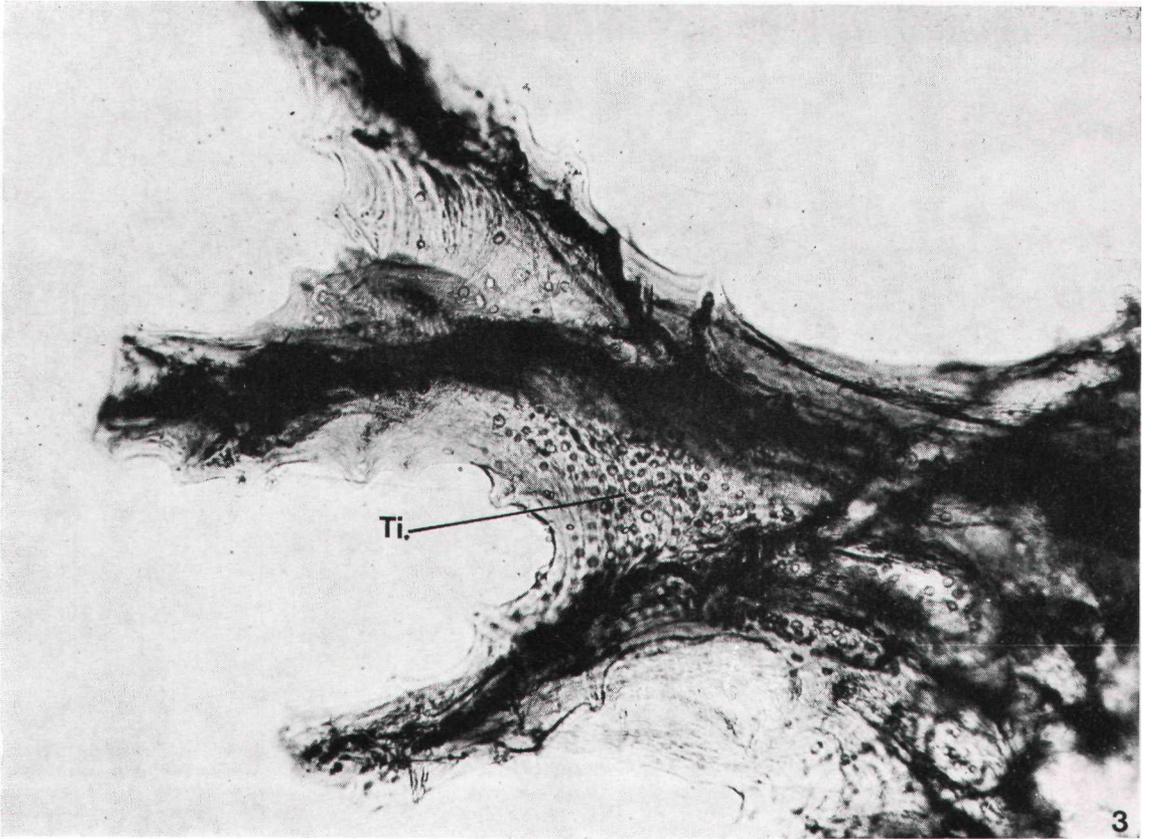
Les dactylozoïdes sont des polypes très longs, minces, éminemment extensibles. Leur taille, très variable suivant leur degré d'expansion, oscille de 1 à 3 mm, le plus souvent, elle atteint 2 à 2,5 mm. Ces polypes défensifs sont creux, pourvus d'une cavité gastrique mais non d'un orifice buccal. L'endoderme qui délimite leur cavité interne est extrêmement vacuolisé, du type chordal ; on n'y observe aucun élément cellulaire particulier tel que des cellules glandulaires par exemple. La cavité gastrique est, en réalité, très peu développée.

PLANCHE I

1 et 2 : coupes montrant les relations entre le coenosarc de *Teissiera milleporoides* et l'opercule de *Spirobranchus tetraceros*.

At. : attache entre la lame basale, les épines et la mésoglée ; B.A. : bouton d'ancrage ; C.End. : canal endodermique ; Ch. : cnidoblaste ; Dact. : dactylozoïde ; Ep. : épine ; Ep.Op. : épithélium operculaire ; L.B. : lame basale ; Mes. : mésoglée ; Op. : opercule du Ver.





Déjà étroite à la base, elle s'atténue plus distalement pour disparaître complètement dans la région apicale où seul subsiste un axe d'endoderme chordal qui se prolonge sans transition dans les tentacules

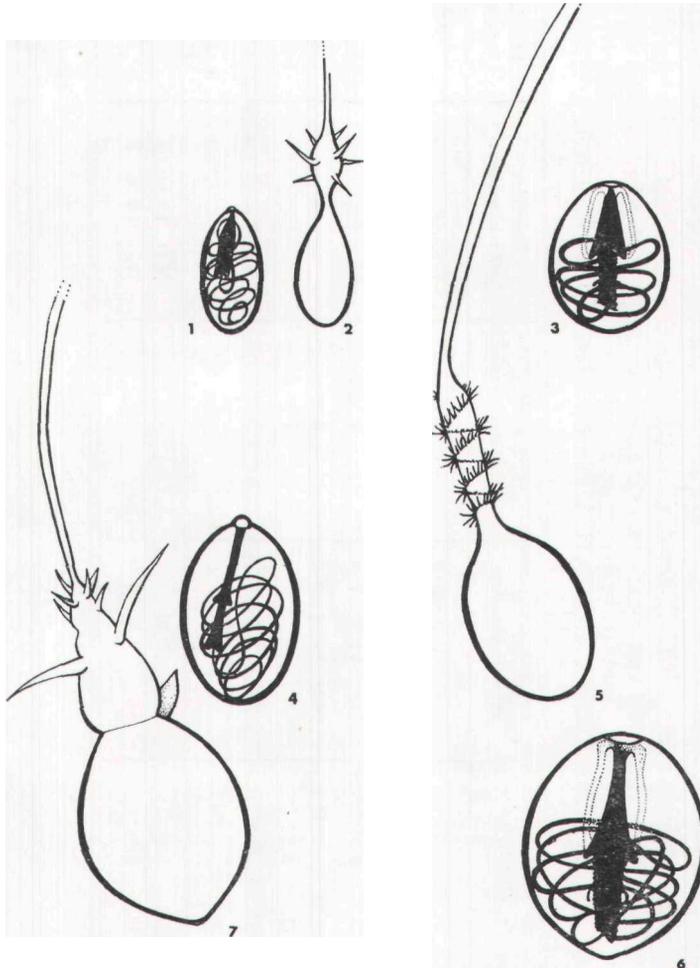


FIG. 3

Cnidocystes des dactylozoïdes de *Teissiera milleporoides*.

1 et 2 : petit eurytyle microbasique ; 3 : petit sténotèle ; 4 et 5 : grand eurytyle microbasique ; 6 et 7 : grand sténotèle.

terminaux. En relation avec leur souplesse et leur contractibilité, la mésoglée et les muscles, tant ectodermiques qu'endodermiques, sont bien développés (Pl. I et Pl. II, 4).

PLANCHE II

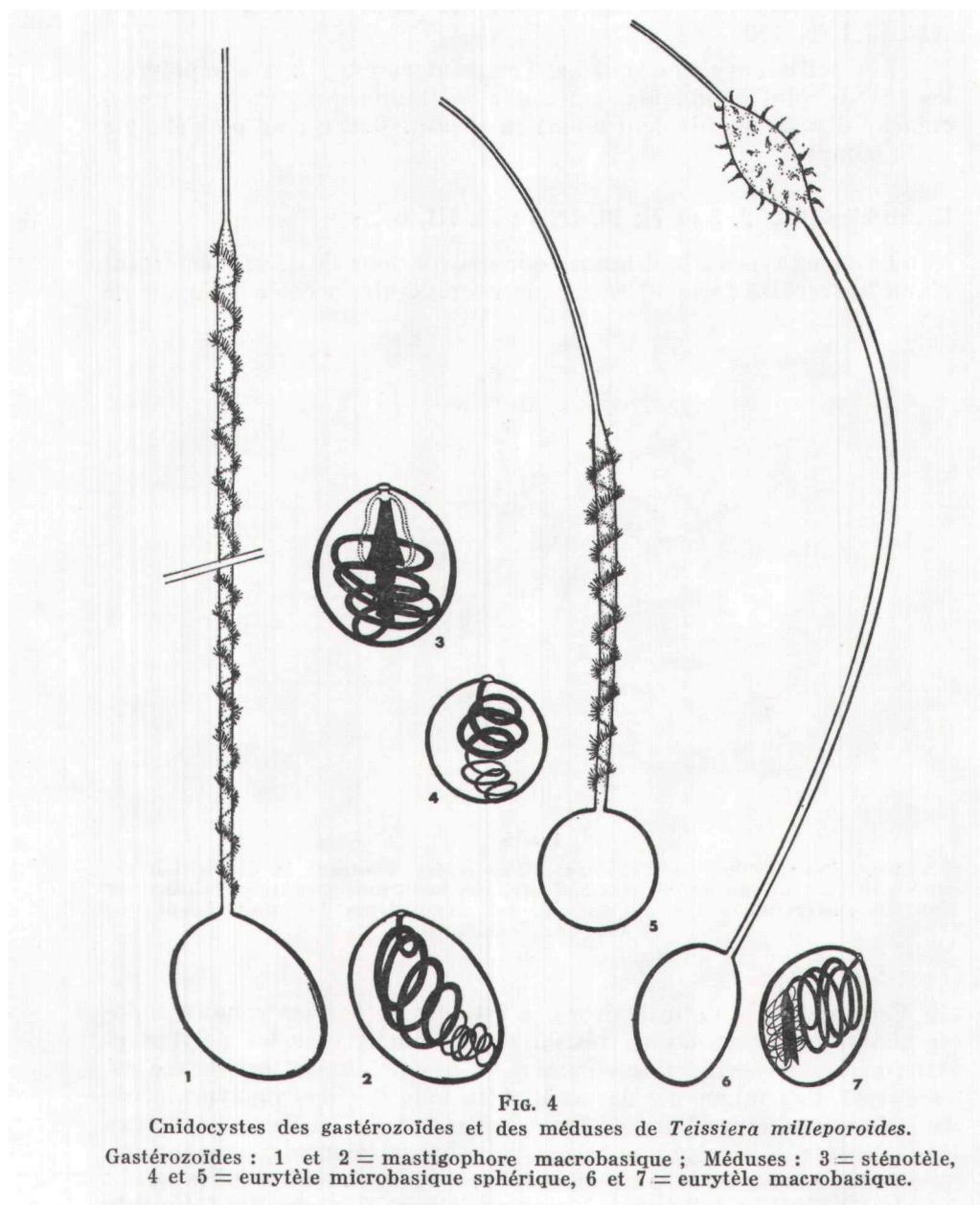
3 : épine de *Teissiera milleporoides* vue en montage in toto. On observe les tissus (Ti.) du coenosarc qui la recouvre.

4 : coupe du coenosarc au niveau de la base d'un dactylozoïde (Dact.). On remarque très clairement les attaches (At.) reliant la mésoglée de la colonie à la lame basale (L.B.) et aux épines (Ep.). (Autres indications : voir PLANCHE I.)

TABLEAU I
 Taille des cnidocystes en μ (moyenne de 30 mesures), N.D. = non dévaginés - D. = dévaginés.

Type de cnidocystes	> Sténotèles	< Sténotèles	> Eurytèles microbasiques	< Eurytèles microbasiques	Eurytèles macrobasiques	Mastigophores macrobasiques
POLYPPES 1. Gastérozoïdes.	N.D. 15 × 11	N.D. 10 × 8	N.D. 13 × 8	N.D. 8 × 3	—	N.D. 16 × 12
	D. 14 × 10	D. 9 × 7	D. 11 × 7	D. 7 × 3	—	D. 14 × 10
2. Dactylozoïdes.	N.D. 17 × 13	N.D. 12 × 9	N.D. 13 × 8	N.D. 8 × 3	—	—
	D. 15 × 11	D. 9 × 7	D. 11 × 7	D. 7 × 3	—	—
MÉDUSES	N.D. 16 × 14	N.D. 7 × 5	N.D. 11 × 11	—	N.D. 13 × 10	—
	D. 14 × 12	D. 6 × 4	D. 10 × 10	—	D. 10 × 7	—

Chaque dactylozoïde est pourvu de 43 à 82 tentacules (moyenne sur 30 individus : 65) longs, souples, contractiles, terminés par une capitation de cnidocystes. Ces tentacules alternent irrégulièrement le long du corps de l'hydranthe. Toutefois, dans la région apicale



(distale), on observe une concentration de 4 à 6 tentacules terminaux (Fig. 1, 2, 5 et 7). Par son aspect externe, un tel dactylozoïde n'est pas sans rappeler les polypes de *Zanlea*.

Les colonies de *Teissiera milleporoides* comportent beaucoup plus

de polypes défensifs que nourriciers. C'est ainsi que l'on en compte en moyenne 23 par colonie adulte (sur 30 individus, écart : 14 à 30).

On trouve quatre types de cnidocystes dans les dactylozoïdes (Fig. 3) : de grands et de petits sténotèles ovoïdes, de grands et de petits eurytèles microbasiques dont les tailles sont mentionnées tableau I (p. 120).

Les petits eurytèles sont extrêmement rares, 2 à 4 par polype ; les grands, plus abondants, 1 à 2 par capitulation, présentent la particularité d'avoir un filament allant en s'élargissant quand on s'éloigne de la hampe.

Hydrorhize (Fig. 2, 5 et 7 ; Pl. II, 4 ; Pl. III, 6).

Les deux types d'hydranthes que nous venons de décrire émergent d'une hydrorhize formant une lame encroûtante, accolée à l'opercule

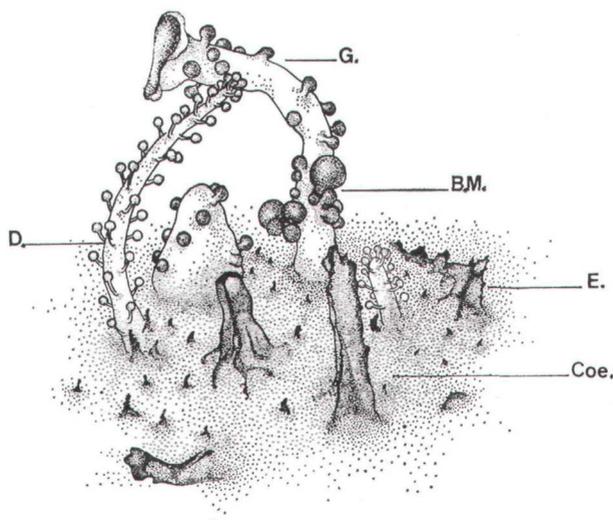


FIG. 5

Fragment d'une colonie de *Teissiera milleporoides* montrant la disposition des épines (E.) au niveau du coenosarc (Coe.), des bourgeons médusaires (B.M.) sur l'un des gastrozoïdes dont l'hypostome est, par ailleurs, largement béant (G.) et d'un dactylozoïde (D.).

du Ver Polychète. Cette hydrorhize est formée par les canaux endodermiques anastomosés en réseau serré, reliant tous les polypes et enfermée dans l'ectoderme commun de la colonie. Cet ectoderme est recouvert d'un mince périderme tout au long des hydropolypes et de la région supérieure libre de l'hydrorhize (Pl. IV, 8 Pe.). Au niveau de l'opercule, il sécrète une mince lame basilaire squelettogène, dure, soudée à la couche la plus externe de l'opercule (Pl. I ; Pl. II, 4 ; Pl. III, 6 ; Pl. IV, 8 L.B.) et de laquelle s'élèvent, à intervalles fréquents et irréguliers, des épines coniques faisant saillie à la surface du coenosarc sous forme d'aspérités, parfois bifurquées et d'aspect rugueux (Fig. 2, 5, 7 b, E. ; Pl. I, Pl. II, 4 ; Pl. III, 5 Ep.). Sécrétées, tout comme la lame basilaire, par l'ectoderme inférieur de l'hydrorhize, ces saillies squelettiques, de couleur brun-jaunâtre, refoulent, pènè-

trent les tissus du coenosarc dont elles se recouvrent (Pl. I), formant un véritable squelette externe d'aspect corné qui subsiste lors de la mort ou de la destruction expérimentale par la soude (NaOH) de l'hydroïde. Ce squelette n'est jamais en contact immédiat avec l'endoderme.

Nous avons tenté de vérifier si la dénomination de « chitineux » que l'on donne généralement à ce type de formation se confirmait.

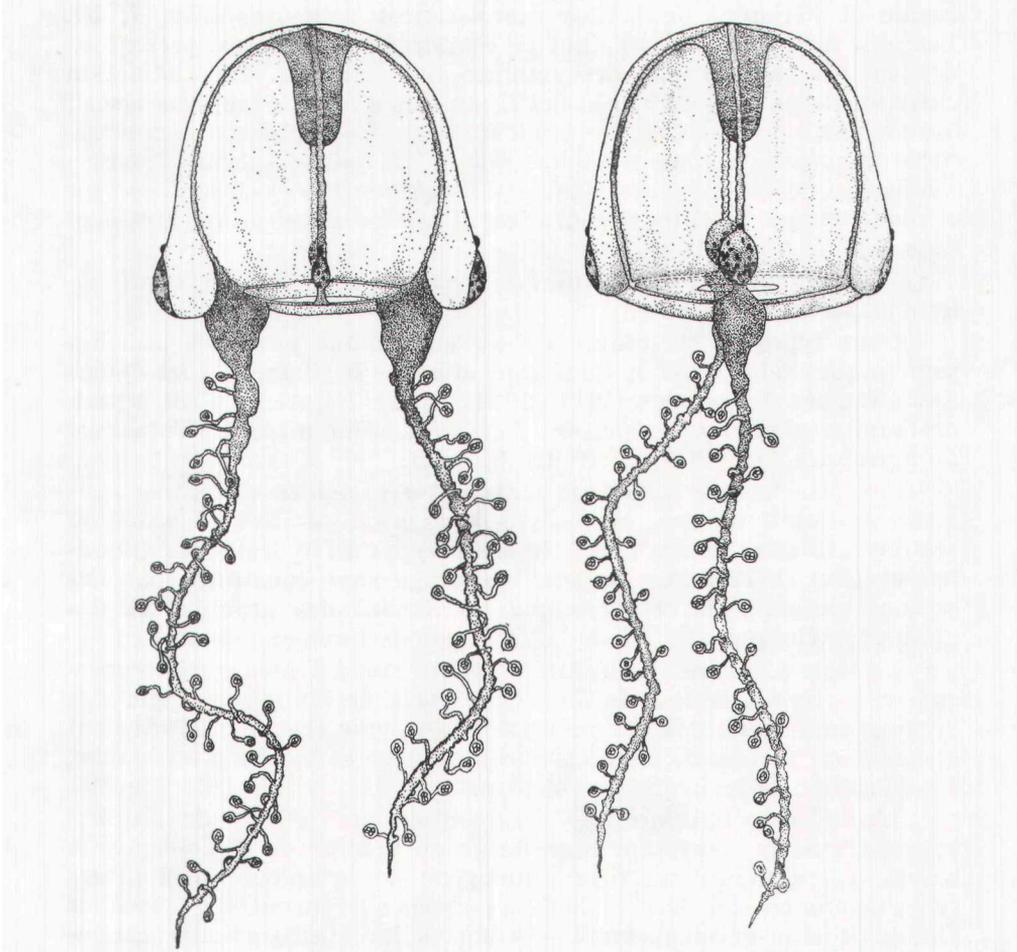


FIG. 6
Méduses de *Teissiera milleporoides*
vues frontale et latérale.

Le test de Schulze, signalétique de la chitine, est négatif. Il en est de même des colorations au P.A.S. et au bleu alcian non oxydé (pH 2, 6 ; 3 ; 4) après sulfatation. Il ne peut donc s'agir de mucopolysaccharides neutres, ce qui exclut également la texture chitineuse des épines. Leur nature reste donc à déterminer.

Dans de jeunes colonies, les épines du coenosarc sont orientées en travées plus ou moins définies, s'irradiant des épines operculaires

(Fig. 7 b). Au cours du développement, cette disposition deviendra plus anarchique : certaines épines vont croître, d'autres fusionner (Fig. 2 et 5) formant un système trabéculaire (Pl. V). Ces épines protectrices peuvent atteindre jusqu'à 2 mm, devenir très complexes (Fig. 5 ; Pl. II, 3), toujours recouvertes des tissus du coenosarc (Pl. II, 3 Ti.) excepté leur sommet qui, parfois, peut s'en libérer.

Dans la plupart des cas, les grandes épines ornant l'opercule du Ver sont également envahies par l'hydrorhize, recouvertes par la lame basale et hérissées de petites excroissances épineuses (Fig. 7, b). Les plus importantes des épines de *Teissiera* sont creuses, présentant des cavités emplies par des cellules du coenosarc. La distinction entre les tissus durs du Ver et des Hydroïdes n'est pas toujours aisée ; toutefois, après coloration au bleu alcian non oxydé-phloxine, les sécrétions du coenosarc conservent leur coloration naturelle brun-jaunâtre, tandis que l'opercule et les épines qu'il différencie se colorent en bleu et rose, rendant ainsi toute confusion et toute mauvaise interprétation impossibles.

Voyons comment les colonies de *Teissiera* sont fixées à leur squelette et par là à leur hôte.

Deux types de structures s'observent : d'une part, des attaches protéiniques reliant soit la lame squelettogène basilaire soit les épines à la mésogée des polypes (Pl. I ; Pl. II, 4 ; Pl. III, At.) ; d'autre part, des boutons d'ancrage, pénétrant dans l'épaisseur même de l'opercule du *Spirobranchus* (Pl. I, 2 ; Pl. III, 6, B.A.).

Les attaches de *Teissiera* sont fort semblables aux structures décrites sous le nom de desmocytes chez les Hydraires Thécates où ces formations relient la mésogée des polypes à l'hydrothèque (Bouillon et Lévi, 1972). Les boutons d'ancrage sont constitués par des cellules glandulaires ectodermiques contenant des granules et des grains protéiniques (Pl. III, 6 C.Gl.) et par de rares cnidoblastes.

La lame basilaire s'infléchit, à leur niveau, à l'intérieur de l'opercule (Pl. III, 6), le tout formant une sorte de bouton-pression. Ces boutons sont nombreux, ils parsèment la colonie et sont parfaitement visibles, après coloration au carmin boracique et montage au baume, sous l'aspect de taches rouges denses.

L'ectoderme basilaire de l'hydrorhize dont le rôle de fixation paraît si évident, renferme aussi un grand nombre de cnidoblastes et semble correspondre au foyer cnidogène de la colonie. Les divers types de cnidocystes décrits chez les polypes s'y rencontrent à tous les stades de leur développement, y compris les mastigophores macrobasiques.

L'ectoderme du rebord de la colonie présente, ainsi que le montre la planche IV, 8, une structure particulière. Il est constitué par des cellules très basophiles et des cellules glandulaires (C. Gl. Ect.) à inclusion protéinique. Les premières pourraient être responsables de la croissance périphérique du coenosarc, les secondes, de celle de la lame basale. Le même cliché illustre la jonction entre le périoderme superficiel (Pe.) et la lame basale (L.B.).

Remarque sur *Spirobranchus tetraceros*.

D'après le Dr. Zibrowius, les Serpulinae que nous lui avons envoyés pour détermination appartenaient tous à l'espèce *Spirobran-*

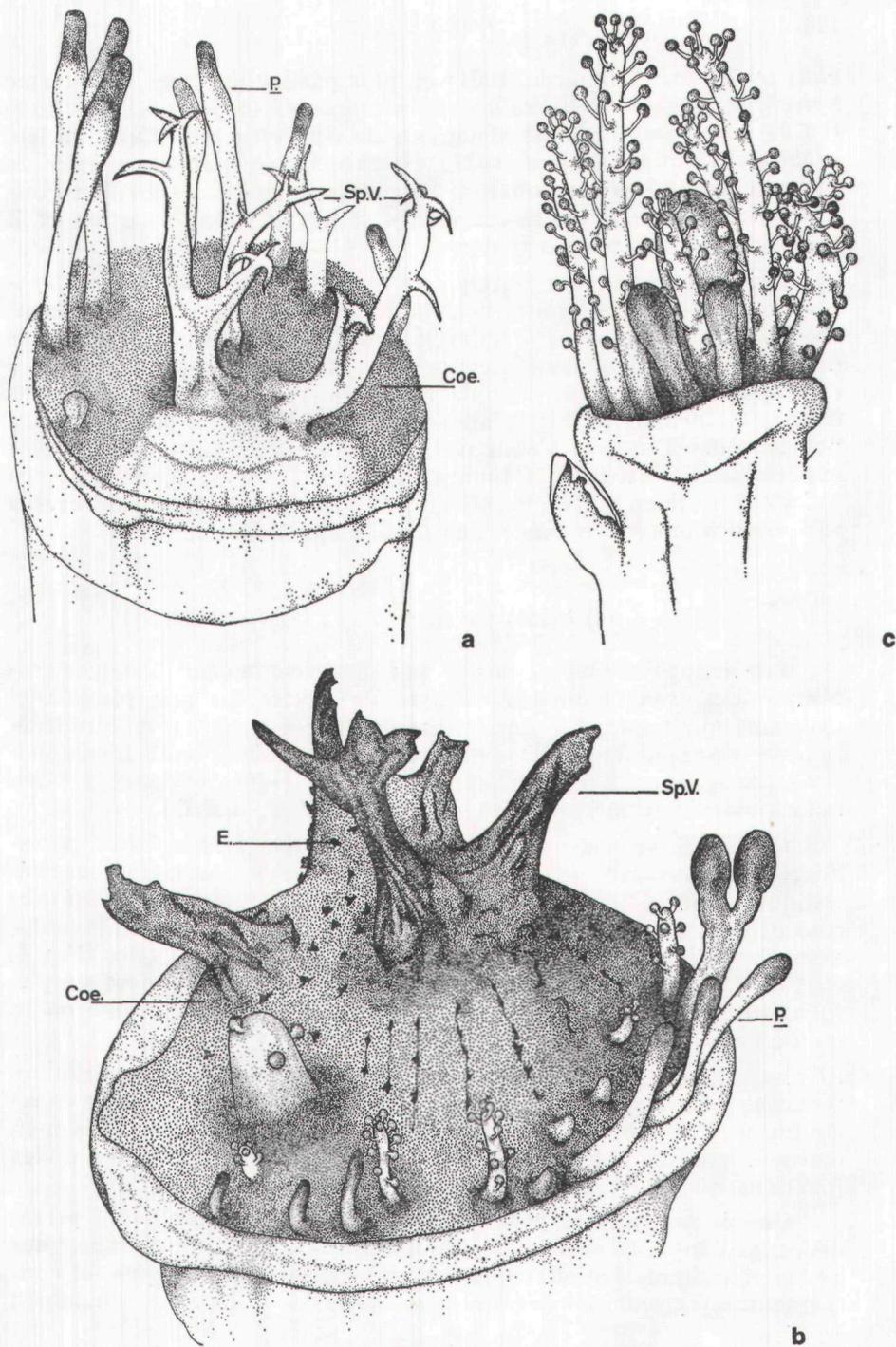


FIG. 7

Colonies of *Teissiera milleporoides* at different stages of growth.
 a : Young colony composed of coenosarc (Coe.) and of polyps without tentacles (P.), situated on the ventral border of the operculum ; b : older colony ; the coenosarc has invaded the spines of the operculum (Sp.V.) and has emitted its own chitinous expansions (E.) ; the tentacleless marginal polyps are still present, but one already observes dactylozooids and a gastrozooid ; c : colony nearly adult comprising many gastrozooids and dactylozooids which have invaded the operculum ; two of the juvenile polyps without tentacles still subsist.

chus tetraceros (Schmarda, 1861) et, plus particulièrement, à la forme *Spirobranchus giganteus* Pallas var. *arabica* que lui-même et ten Hove (1970) considèrent comme synonyme de *Sp. tetraceros*. Cette variété *arabica* décrite par Monro (1937) est caractérisée par la présence de petites épines cornées recouvrant l'opercule et les épines du Ver. Pour Zibrowius, la présence de ces épines serait une malformation et il s'agirait de *Sp. tetraceros* typique.

Or, nous venons de voir que le coenosarc de *Teissiera milleporoides* différencie des épines dont la disposition et la description sont en tout point identiques à celles jugées operculaires par Monro. Ces dernières ne seraient donc que les vestiges de coenosarcs d'hydroïdes et n'appartiendraient en aucune façon au Ver. Ceci semble trouver confirmation dans le fait qu'aucun des *Spirobranchus* des Seychelles non hôte des *Teissiera* n'était pourvu de formations cornées. Si cette explication se justifiait, il faudrait étendre l'aire de répartition des *Teissiera* jusqu'au Sud de la côte arabe où les *Spirobranchus tetraceros* var. *arabica* ont été trouvés à une profondeur de 38 m.

c) Méduses (Fig. 4, 6 ; Pl. IV, 7)

Les jeunes méduses, issues par bourgeonnement des gastéroblastozoides, sont ténues, en forme de cloche un peu plus large (0,6 mm) que haute (0,5 mm) et présentent un bord ombrelaire légèrement quadrangulaire. Elles ne possèdent que deux tentacules opposés à 180°, très allongés à l'état de repos (1 mm) et issus de gros bulbes marginaux perradiaux (Fig. 6 ; Pl. IV, 7, B.M.T.).

On n'observe pas de bulbes marginaux non tentaculaires perradiaux alternant avec les premiers. Les tentacules sont très caractéristiques, étant pourvus de 25 à 30 cnidophores typiques disposés du côté externe (abaxial). Chaque cnidophore contient de 2 à 4 cnidocystes appartenant à la catégorie des eurytèles macrobasiques (Fig. 4, 6 ; Pl. IV, 7, E.M.). Le manubrium de ces petites méduses est simple, tubulaire, sans pédoncule ni chambre apicale ; il occupe environ la moitié de la cavité sous-ombrelaire.

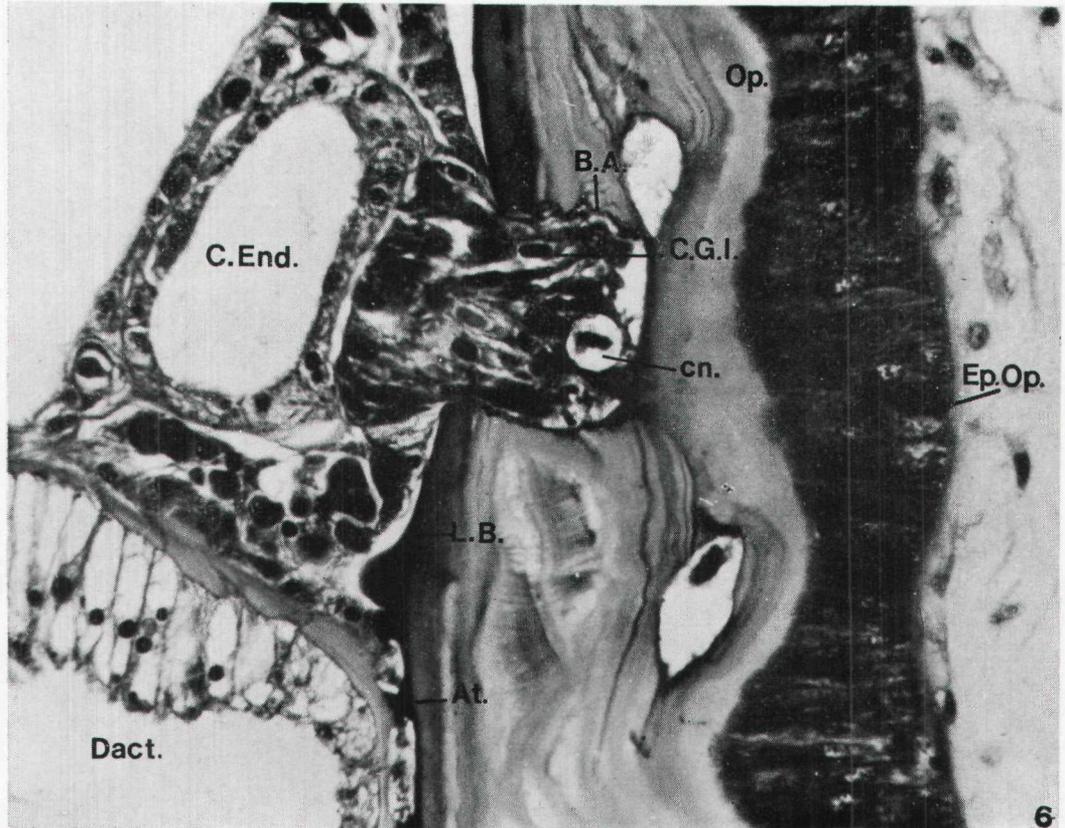
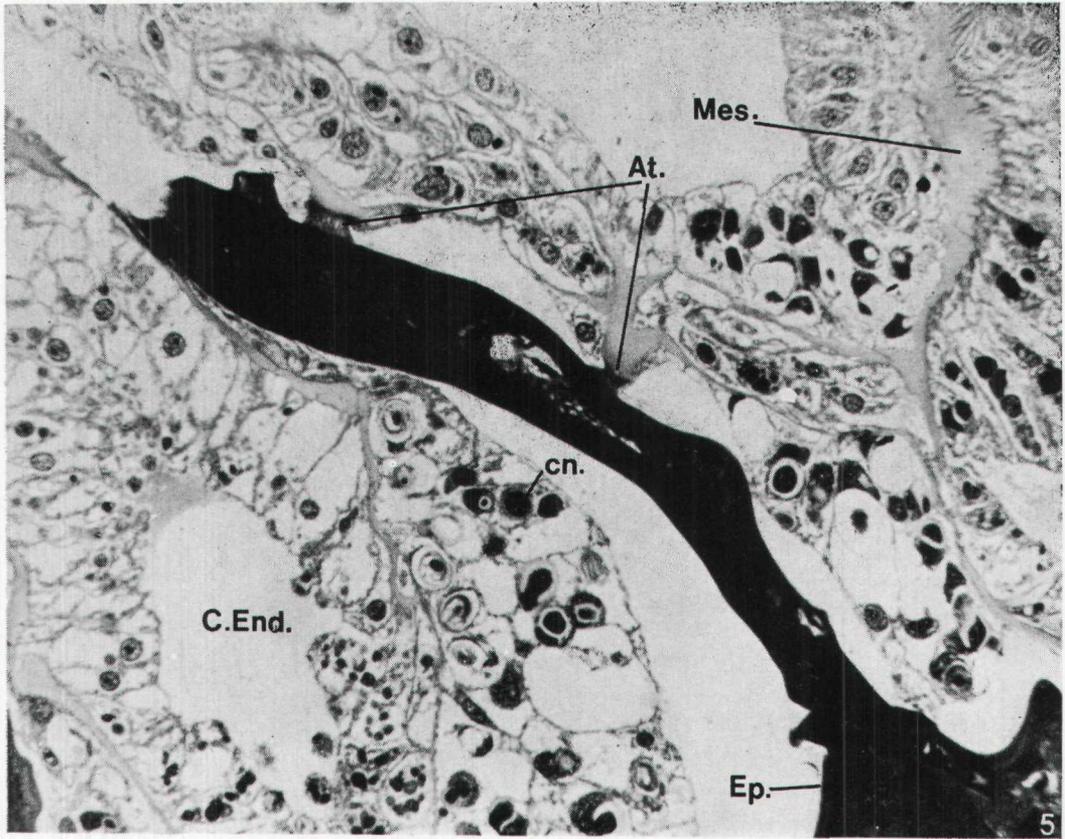
Le système gastro-vasculaire est représenté par quatre canaux radiaires assez larges, d'aspect festonné, qui aboutissent dans un canal circulaire plus mince. Leur union avec ce dernier est toutefois bien marquée par un léger élargissement, surtout visible au niveau des jonctions non tentaculaires.

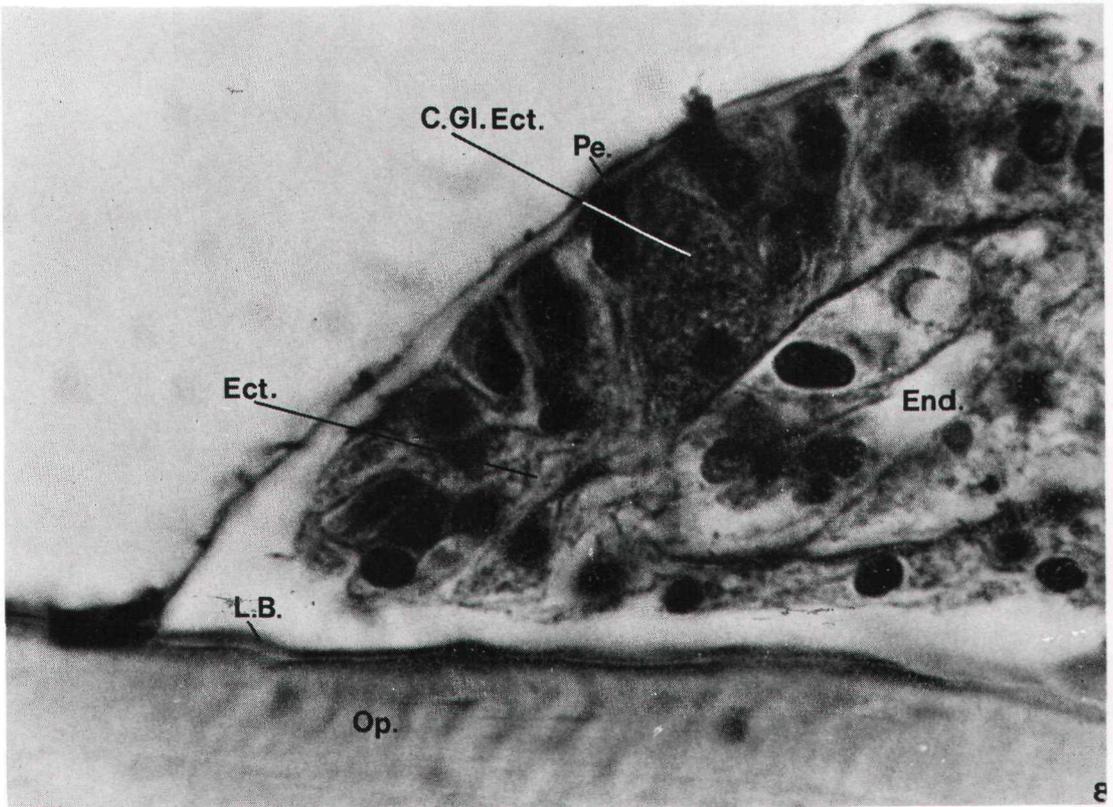
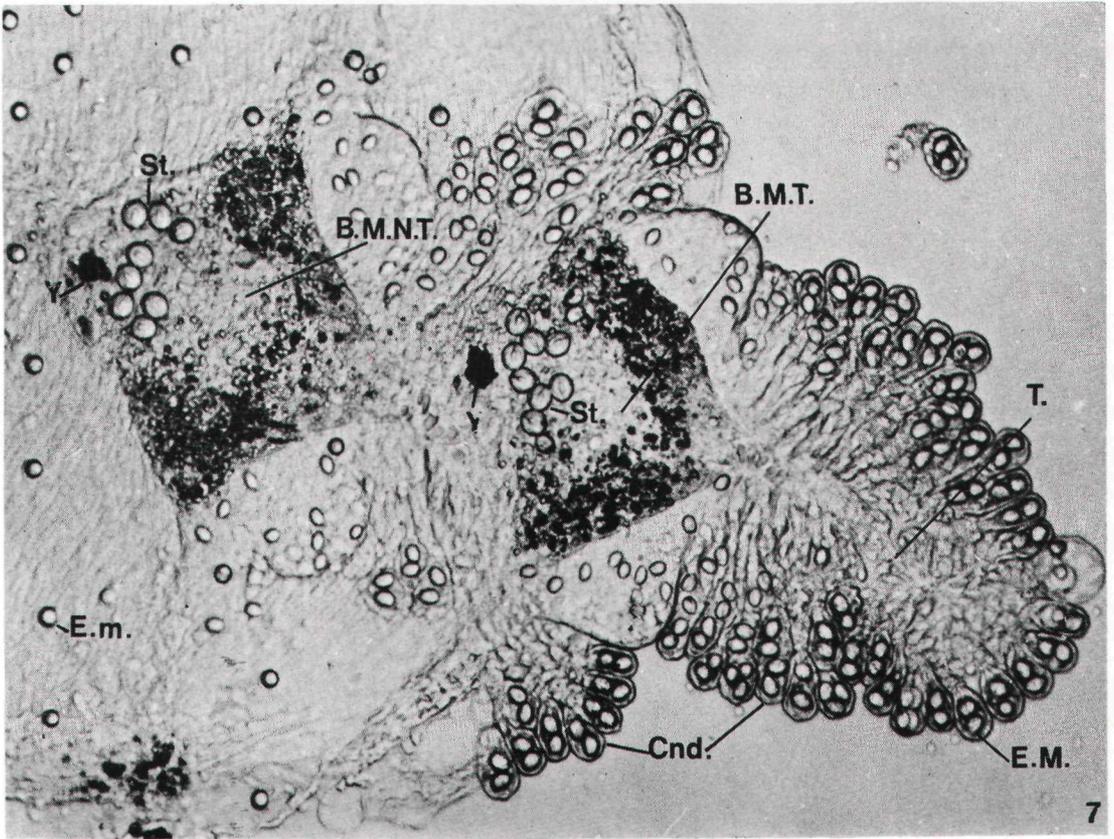
On observe quatre poches cnidocystiques exombrellaires perradiales, saillant à la surface de la méduse. Celles qui surplombent les bulbes marginaux tentaculaires sont ovales, bien développées, et contiennent un grand nombre de cnidocystes (6 à 25). Les chambres

PLANCHE III *Teissiera milleporoides*.

5 : section passant par une grande épine du coenosarc et indiquant les liens (At.) de celle-ci avec les tissus qui l'enveloppent. (Autres légendes : voir PLANCHE I.)
6 : illustration de la disposition et de la structure d'un bouton d'ancrage (B.A.).

C.Gl. = cellule glandulaire du bouton. (Autres légendes : voir PLANCHE I.)





exombrellaires non tentaculaires sont plus petites, plus étroites et moins richement armées (4 à 12 cnidocystes). Les capsules urticantes des poches exombrellaires sont toutes du même type : sténotèle. Chacune de ces chambres cnidoblastiques est surmontée d'un ocelle rouge-brun, présentant une tache centrale (cristallin) jaunâtre.

La mésoglée est mince, excepté au niveau des poches cnidocystiques où elle montre un épaississement très net et caractéristique (Fig. 6).

Le vélum est étroit, délicat.

L'ectoderme exombrellaire des méduses contient un grand nombre de cnidocystes ; on y distingue des eurytèles microbasiques sphériques (Pl. IV, 7, E.m.) et quelques rares sténotèles.

Quatre types de cnidocystes s'observent donc chez ces méduses (Pl. IV, 7) : de grands sténotèles subsphériques (Fig. 4, 3) localisés exclusivement dans les poches cnidocystiques, de petits sténotèles subsphériques très rares dans l'exombrelle, des eurytèles microbasiques sphériques (Fig. 4, 4 et 5) armant également l'exombrelle, des eurytèles macrobasiques (Fig. 4, 6 et 7) situés dans les bulbes et surtout dans les cnidophores.

La taille de ces divers éléments urticants est indiquée dans le tableau I. Ces jeunes méduses ont une exombrelle de couleur vert irisé, l'endoderme est, par contre, chargé de pigments rose-orange au niveau du manubrium, des bulbes et de la jonction des canaux radiaires avec le canal marginal.

Nous avons pu suivre l'évolution de ces méduses en élevage pendant trois semaines. Leur croissance est lente ; les individus les plus grands que nous ayons obtenus atteignaient environ 1,5 mm de hauteur et ne montraient guère de modifications structurales importantes. Ces méduses ne présentaient toujours que deux tentacules ; toutefois on notait les ébauches des deux autres bulbes marginaux et l'allongement du manubrium.

Picard (1957) considère que les tentacules à cnidophores des « Ptéronémides » auraient un rôle essentiellement sensoriel, les cnidocystes étant enfermés dans une vésicule close.

Chez les méduses de *Teissiera milleporoides*, les cnidocystes des cnidophores sont parfaitement fonctionnels et participent activement à la capture de la nourriture. En effet, lorsque l'on nourrit les méduses au moyen de jeunes nauplius d'Artémies, par exemple, ceux-ci sont harponnés par les cnidocystes des cnidophores. Ensuite, tout le tenta-

PLANCHE IV

7 : méduse de *Teissiera milleporoides* écrasée in vivo entre lame et lamelle. On note la présence d'yeux (Y.), de poches exombrellaires contenant des sténotèles (St.), de bulbes marginaux avec tentacules (B.M.T.) et sans tentacules (B.M.N.T.). Cnd. — cnidophores, E.m. = eurytèle microbasique sphérique, E.M. = eurytèle macrobasique.

8 : coupe du bord marginal d'une colonie de *Teissiera milleporoides* montrant la limite de la lame basale (L.B.), la présence de cellules glandulaires dans l'ectoderme et responsables de la sécrétion de ladite lame (C.Gl.Ect.), l'existence d'un périoderme qui enveloppe l'ensemble de la colonie (Pe.).
Ect. = ectoderme, End. = endoderme, Op. = opercule.

cule se rétracte, se retire à l'intérieur de l'ombrelle, amenant ainsi la proie au contact du manubrium. De tels mouvements s'effectuent également lorsque l'animal est excité : contact, mouvement de l'eau, etc.

MORPHOGENÈSE

Parmi les nombreuses colonies de *Teissiera milleporoides* récoltées, nous avons eu le bonheur de trouver divers stades de croissance et ainsi pu établir indirectement leur morphogenèse qui présente quelques particularités intéressantes.

Les plus jeunes formes de *Teissiera* examinées (Fig. 7) sont représentées par de petites colonies à hydrorhize peu développée et constituée par quelques polypes (2 à 10) localisés à l'extrême bord branchial de l'opercule. Chose curieuse, ces polypes, rouge vif sur le vivant, sont très différents de ceux que nous avons décrits chez les colonies adultes, à tel point qu'initialement nous avons été amenés à les considérer comme une autre espèce. En forme de massue, ils sont en effet dépourvus de tentacules mais leur région apicale plus dense est pourvue d'une couronne de cnidocystes.

Ces hydranthes atypiques, juvéniles, ont toutefois une structure histologique parfaitement normale ; leur région hypostomiale est glandulaire, fonctionnelle. La taille de ces hydranthes oscille de 0,5 mm à 1,5 mm et ils sont très extensibles.

A un stade plus avancé (Fig. 7, b) l'hydrorhize s'accroît, s'étend à toute la région ventrale et latérale de l'opercule, envahit même les épines operculaires ; les polypes atypiques subsistent en bon nombre, certains sont bifurqués, possédant deux hypostomes. Mais surtout, on voit apparaître, plus à l'intérieur de la colonie, des gastérozoïdes et des dactylozoïdes typiques.

L'hydrorhize est, dès ce stade, ornée de petites épines (E.) issues du coenosarc et disposées en travées quasi régulières divergeant des épines operculaires (Sp. V.).

Le développement ultérieur des colonies va être marqué par une différenciation de plus en plus poussée des trois composantes classiques de *Teissiera milleporoides*, c'est-à-dire des gastérozoïdes et dactylozoïdes tentaculés ainsi que des éléments squelettiques ; les polypes atypiques tendent par contre à régresser, à disparaître (Fig. 7, c).

Dans les colonies adultes, ils ne s'observent plus (Fig. 1 et 2).

On peut se demander s'ils se transforment en gastérozoïdes ou en dactylozoïdes normaux ou s'ils sont éliminés. Nous ne pouvons, à l'heure actuelle, répondre à cette question.

Quant à la signification de ces gastérozoïdes, on pourrait concevoir que, dans la phase initiale du développement de la colonie, le mode de nutrition soit différent de celui de la phase adulte et que les premiers gastérozoïdes se nourrissent essentiellement de particules organiques amenées passivement à leur niveau par les mouvements

branchiaux des Vers, ce qui expliquerait l'absence de structure préhensile (tentacules) aussi bien que la localisation de ces polypes. Les colonies croissant, ce type d'alimentation deviendrait insuffisant et la nutrition se ferait aux dépens des proies plus volumineuses du plancton capturé par des dactylozoïdes à tentacules très spécialisés armant la périphérie des colonies.

DIAGNOSE DE *TEISSIERA MILLEPOROIDES*

1. Polypes :

Colonie polymorphe présentant des gastérozoïdes et des dactylozoïdes capités, issus d'une hydrorhize encroûtante, pourvue d'un squelette externe épineux. Les dactylozoïdes forment une couronne périphérique entourant les gastérozoïdes centraux.

Gastérozoïdes : 3 à 10 par colonie ; 1,5 mm de hauteur ; environ 17 tentacules courts capités et irrégulièrement disposés.

Dactylozoïdes : 14 à 30 par colonie, creux mais sans orifice buccal ; 2,5 mm de hauteur ; environ 65 tentacules capités largement pédonculés et irrégulièrement disposés.

Gonophores : 8 à 15 méduses libres, portées par des polypes nourriciers non modifiés.

Cnidome : a) gastérozoïdes : sténotèles de deux tailles différentes, eurytèles microbasiques de deux tailles différentes, des mastigophores macrobasiques ; b) dactylozoïdes : les mêmes catégories que chez les gastérozoïdes, hormis les mastigophores macrobasiques.

2. Méduses :

Seule la phase juvénile est connue. Méduses en forme de cloche, 1,5 mm X 1,3 mm, pourvues de quatre poches exombrellaires cnidocystiques perradiales, de deux tentacules armés de cnidophores. Un ocelle brun-rouge inséré au-dessus de chacune des poches exombrellaires. L'exombrelle contient des cnidocystes.

Cnidome : des sténotèles de deux tailles, des eurytèles microbasiques, des eurytèles macrobasiques.

Le matériel a été déposé et enregistré au Musée Royal d'Afrique Centrale. Polypes : N° 2684 = types, N° 2683 = holotypes. Méduses : N° 2685 = types.

3. Répartition :

Archipel des Seychelles. Voir Fig. 8 les régions indiquées par un point noir ; peut-être jusqu'au Sud de la côte arabe (voir p. 130), vers 40 m de profondeur.

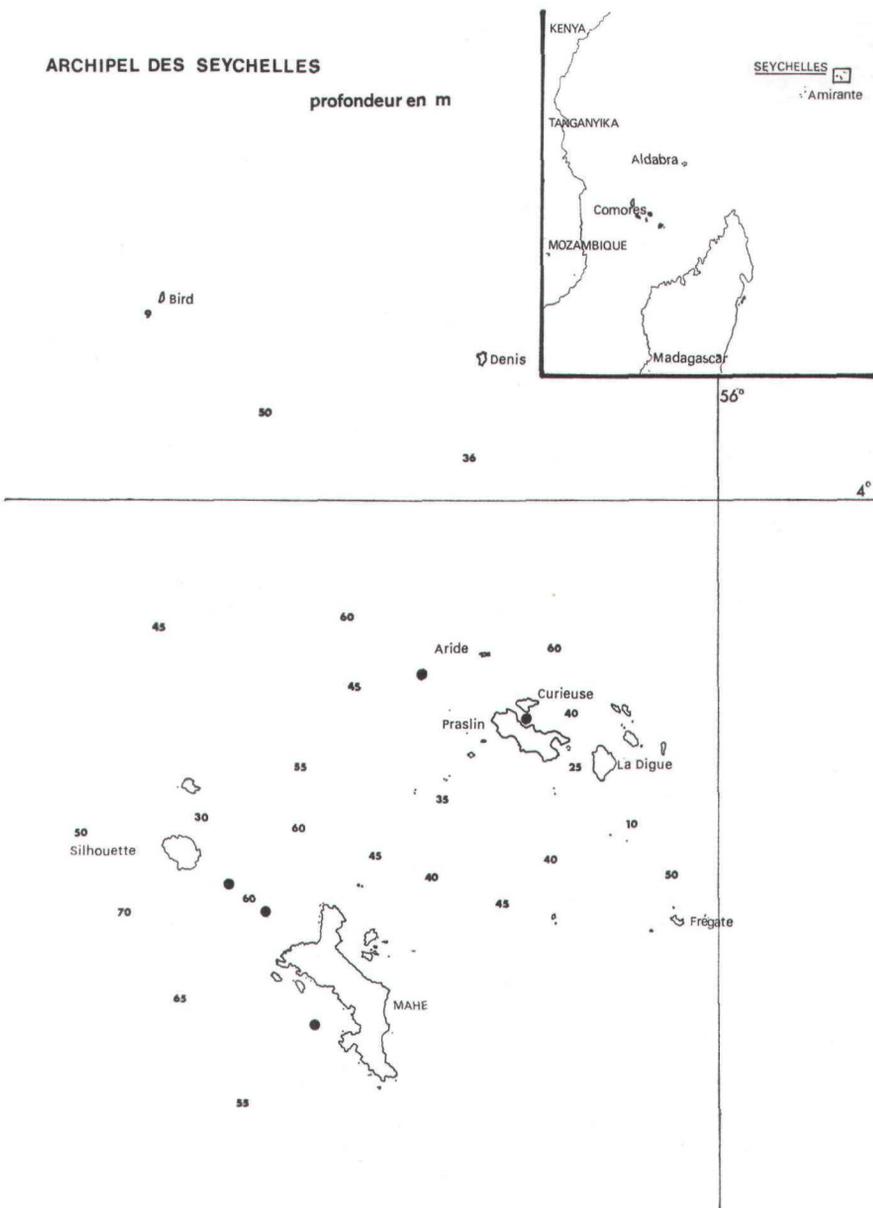


FIG. 8

Carte des Seychelles indiquant le lieu de récolte de *Teissiera milleporoides*.

• = lieu de récolte.

AFFINITÉS

Par la morphologie de leurs polypes, la structure très particulière des méduses qu'elles libèrent et la composition de leur cnidome global, les colonies de *Teissiera milleporoides* s'apparentent sans con-

teste aux Zancleidae. Une excellente définition de cette famille a été donnée par Russell (1953) : « Anthomedusae with, or without, exumbrellar nematocysts confined to specialized tissue in form of oval or club-shaped patches or elongated tracks; with simple circular mouth; with four radial canals; with interradial gonads; with two or four hollow marginal tentacles, each with abaxial stalked capsules (or cnidophores) containing nematocysts, or without marginal tentacles ; without ocelli.

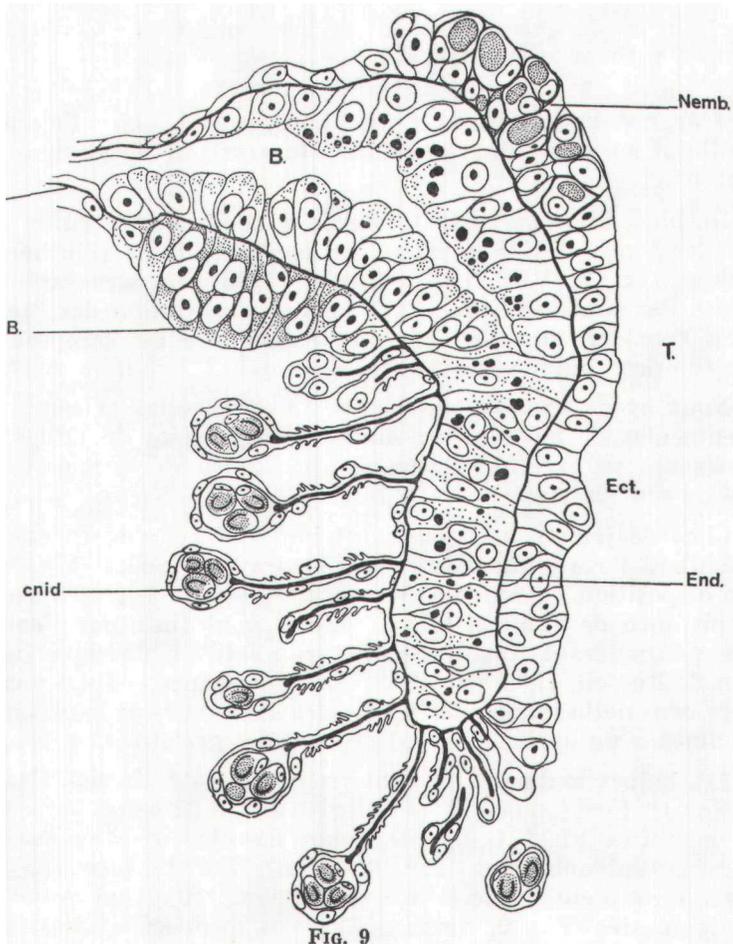


FIG. 9

Coupe longitudinale du tentacule d'une méduse de *Zanclea costata*.

B. : bulbe tentaculaire ; C.B. : cellule embryonnaire ; Cnid. : cnidophore ; Ect. : ectoderme ; End. : endoderme ; Mes. : mésogée ; Nemb. : cnidoblaste ; T. : tentacule.

Pour la clarté du schéma, les muscles n'ont pas été indiqués.

Hydroids with irregularly distributed tentacles, either all capitate, or all filiform or of both types. »

Cet énoncé a été repris « in extenso » par la plupart des auteurs modernes (Rees, 1957 ; Brinckmann-Vos, 1970, etc.) et presque intégralement par Kramp dans ses revues des Méduses du Monde (1959, 1961 et 1968). Cet auteur, pour pouvoir intégrer les différents genres

non européens, a dû cependant envisager quelques changements, notamment pour le stade méduse: « with or without ocelli » (1). Toutefois, le genre responsable de cette addition, *Zancleopsis*, est actuellement classé par Picard (1960) et Kramp lui-même (1965), dans les Pandeidae et plus aucun des genres maintenus par Kramp dans la famille des Zancleidae ne possède d'ocelles.

Trois modifications seraient à apporter à la description de la famille des Zancleidae après la découverte de *Teissiera* :

1° au niveau de la phase méduse, maintenir l'adjonction de Kramp « with or without ocelli » ;

2° en ce qui concerne les polypes, ajouter : « Hydroids differentiated or not in gastrozooids and dactylozooids » et « Colonies with or without an encrusting hydrorhiza forming an ectodermal external skeleton ».

De plus, une confusion existe dans la littérature en ce qui concerne les tentacules marginaux des méduses. Pour Günther (1903), Brückner (1914), Weill (1934), Russell (1953), ces structures seraient creuses. Par contre, Picard (1957), dans sa définition des Pteronematoidea, considère que l'endoderme tentaculaire est composé « d'une seule file de cellules subcylindriques ».

Nous avons examiné des coupes transversales et longitudinales de tentacules de méduses de *Zanclea* et *Teissiera* de tailles variées. Ces organes ne présentent aucune trace de cavité quel que soit leur degré de contraction.

Chez de jeunes individus, certaines des cellules endodermiques qui édifient l'axe tentaculaire sont encore imbriquées (Fig. 9, End.). Cette disposition va cependant se régulariser au fur et à mesure de la croissance de l'animal et les cellules vont finir par s'empiler, le tentacule acquérant ainsi une structure « solide » classique (voir définition de Russell, 1953, page 8). Cette ordonnance cellulaire est particulièrement nette lorsque les tentacules sont étalés et leur contraction peut amener un chevauchement des cellules prêtant à équivoque.

Les bulbes tentaculaires sont creux. Du côté abaxial, l'ectoderme bulbaire est formé d'une masse pluristratifiée de cellules à caractères embryonnaires (Fig. 9, C.B.) intervenant dans la formation de nouvelles structures cnidophorales (Fig. 9, Cnid.). Sur la face adaxiale, on observe un nid cnidogène ectodermique comprenant un grand nombre de cnidoblastes (Fig. 9, Nemb.). Chez les méduses adultes, la cavité bulbaire est relativement développée et peut s'étendre dans la partie proximale des tentacules, jusqu'au niveau des premiers cnidophores. La musculature tant ectodermique qu'endodermique de ces tentacules

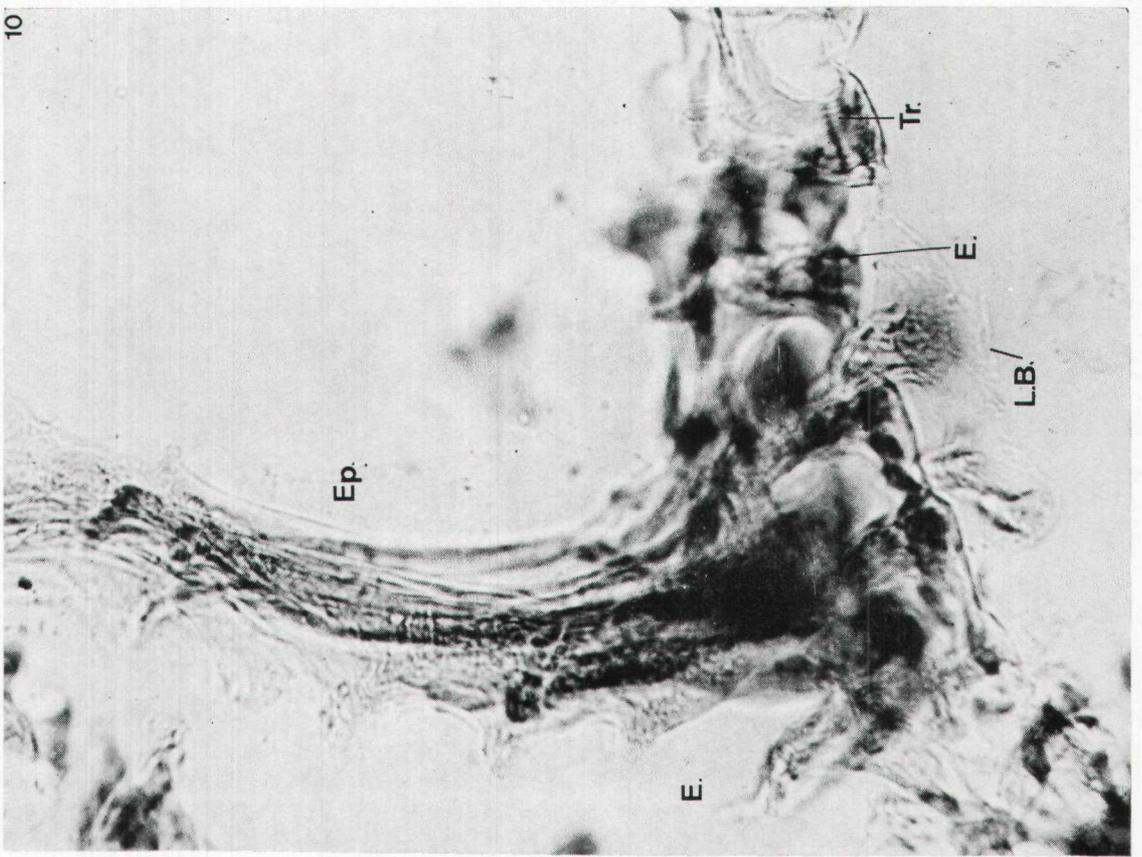
(1) Les autres transformations apportées par Kramp à la définition de Russell sont liées au genre *Ctenaria*, actuellement classé parmi les Cladonematidae.

PLANCHE V

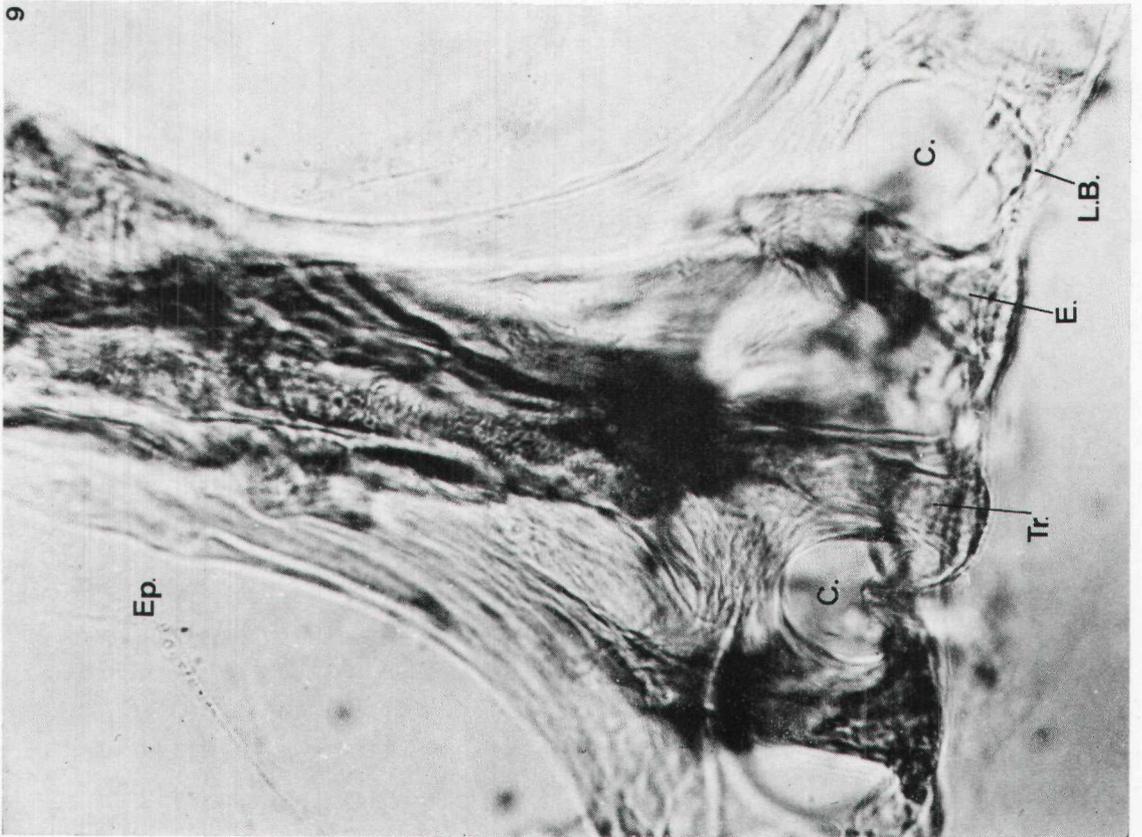
9 et 10 : portion du squelette d'une colonie de *Teissiera milleporoides* traitée à la soude (NaOH).

C. = canaux du coenosarc, E. = petite épine, Ep. = épine principale, L.B. = lame basale, Tr. = trabécule.

10

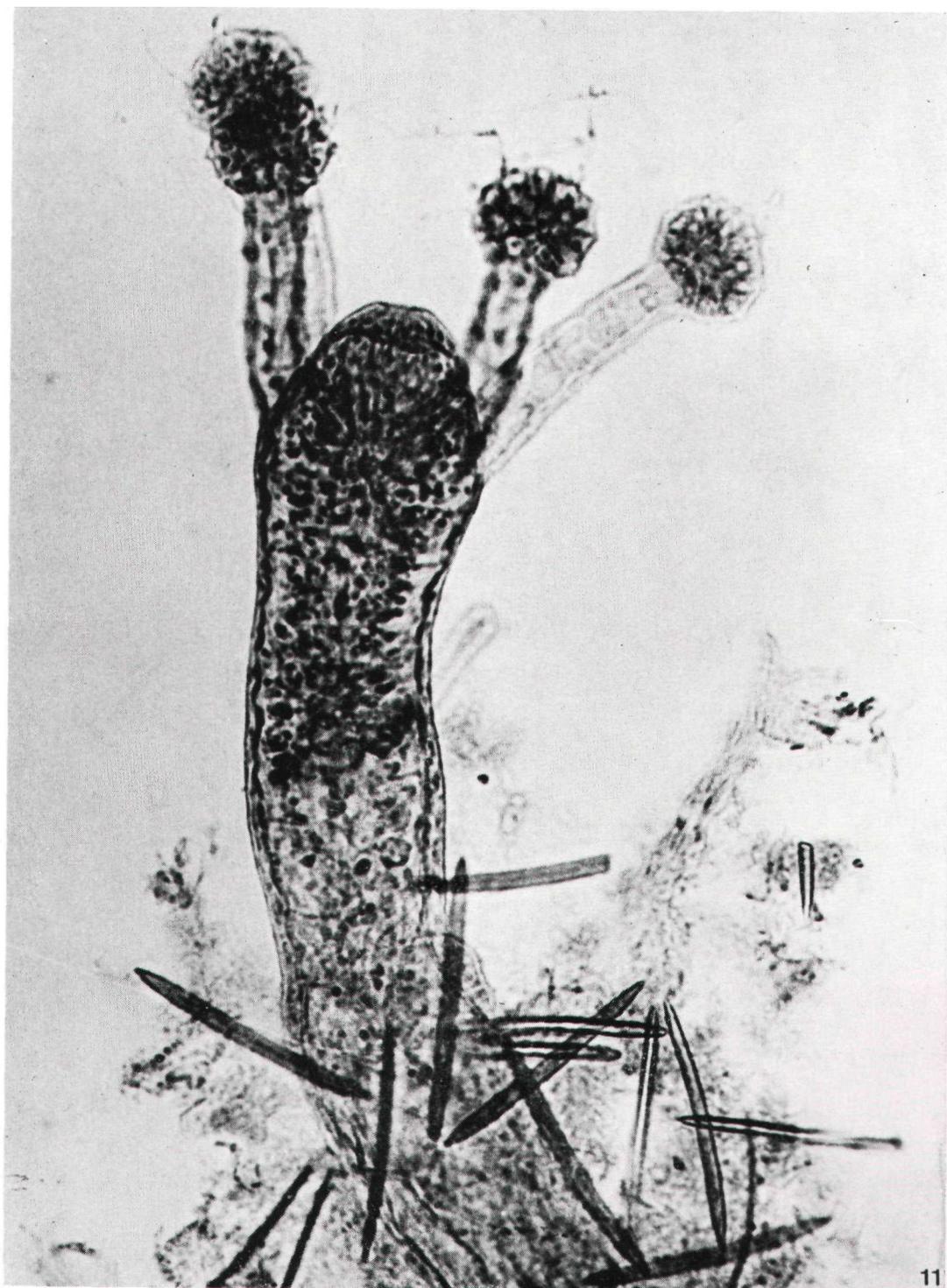


9



JEAN BOUILLON

PLANCHE V



JEAN BOUILLON

PLANCHE VI

11 : jeune polype de *Sarsia prolifera* Forbes.

est remarquablement différenciée, ce qui explique leur extraordinaire possibilité d'extension et de contraction.

La définition des Zancleidae devrait donc être la suivante :

— Anthomedusae with, or without, exombrellar nematocysts confined to specialized tissue in form of oval or club-shaped patches or elongated tracks; with simple circular mouth; with four radial canals; with interradial gonads; with two or four "solid" marginal tentacles, each with abaxial stalked capsules (or cnidophores) containing nematocysts, or without marginal tentacles; "with or without ocelli".

— Hydroids with irregularly distributed tentacles, either all capitate, or all filiform, or of both types. « *Hydroids differentiated or not in gastrozoids and dactylozoids - Colonies with or without an encrusting hydro-rhiza forming an ectodermal external skeleton.* »

Genres composant la famille des Zancleidae

D'après Picard (1957) (1), il y en aurait trois :

Zanclea - Gegenbaur, 1856

Pteroclava - Weill, 1931

Rosalinda - Totton, 1949

Pour Prévot (1959), le genre *Rosalinda* serait rattaché aux Solanderiidae (Marshall, 1892) et cette famille passerait tout entière dans les Pteronematoidea.

Dans son remarquable ouvrage : *Synopsis of the medusae of the World*, Kramp (1961) retient les genres suivants :

Ctenaria - Haeckel, 1879

Mnestra - Krohn, 1853

Oonautes - Damas, 1936

Pteronema - Haeckel, 1879

Zanclea - Gegenbaur, 1856

Zancleopsis - Hartlaub, 1907

Le tableau II nous indique le devenir de ces divers genres dont plusieurs ont été rattachés à d'autres familles ou sont d'affinités incertaines.

Vervoort (1966), dans une revue axée sur les structures squelettiques des Solanderiidae, s'oppose nettement au rattachement des *Rosalinda* aux Zancleidae admis par Picard. Pour Vervoort (1962-1966), *Rosalinda* et *Solanderia* auraient des caractères fort similaires, notamment la présence d'un squelette externe (2) n'existant pas chez les Zancleidae et devraient être réunis dans la famille des Solanderiidae. D'après cet auteur, il est clair que « ... *Rosalinda* has no phylogenetic relationship with the hydroid family Zancleidae... ».

Il est évident que l'existence de *Teissiera* rend caduque l'argumentation de Vervoort.

En effet, ce genre a un squelette et un cnidome indéniablement similaires de ceux des *Rosalinda* et occupe ainsi, au sein des Capitata, une position systématique très proche de ce genre (3), mais, d'autre part, il possède une phase médusaire à peu près identique à celle des *Zanclea* ; *Teissiera milleporoides* présente donc le passage idéal entre ces deux genres.

(1) Pour les travaux antérieurs, voir Weill (1934).

(2) Déjà mis en évidence par Prévot (1959).

(3) A ce point que dans un récent travail sur les Hydroïdes des Seychelles, nous avons décrit sous le nom de *Rosalinda* sp. des colonies mal conservées de *Teissiera* (Millard et Bouillon, 1973).

TABLEAU II
ZANCLEIDAE

	Atriches	Eurytèles microbasiques	Eurytèles macrobasiques	Mastigophores macro basiques	Sténotèles	Auteurs
POLYPES <i>ZANCLEA</i> <i>Zanclea costata</i> Gegenbaur 1857			+ Hampe presque complètement ar- mée, cn. n. dév. à hampe spiralée		+ < et > subsphériques	Weill 1934 Picard 1957-1965 Bouillon obs. pers.
<i>Zanclea sessilis</i> Gosse 1853			+ Hampe armée sur le quart distal, cn. n. dév. à ham- pe en fer à cheval		+ < et > subsphériques	Idem
<i>Zanclea indica</i> Mammen 1963	Cnidome inconnu					
<i>PTEROCLAVA</i> <i>Pteroclava krempfi</i> Billard 1919			+		+	Weill 1934
<i>ROSALINDA</i> <i>Rosalinda incrustans</i> Kramp 1947	izorhizes indéterminées (Vervoort 1966)			Forme de transi- tion avec des eu- rytèles macroba- siques	+ subsphériques	Picard 1957 Vervoort 1966
<i>Rosalinda williami</i> Totton 1949				+	+ < et >	Vervoort 1966
<i>TEISSIERA</i> <i>Teissiera milleporoides</i> Bouillon 1973 ?		+ < et > Dact.* Gast.*		+ Gast. Forme de transi- tion avec des eu- rytèles macroba- siques	+ < et > subsphériques Dact.* Gast.*	
Dact. = dactylozoïdes * ; Gast. . = gastérozoïdes*.						

MÉDUSES <i>ZANCLEA</i> <i>Zanclaea costata</i> Gegenbaur 1857		+ occasionnel		+			+ < et >	Weill 1934 Russell 1938 Bouillon obs. pers.
<i>Zanclaea sessilis</i> Gosse 1853				+			+ < et >	Bouillon obs. pers.
<i>Zanclaea dubia</i> Kramp 1959	Cnidome inconnu							
<i>Zanclaea orientalis</i> Browne 1916	Cnidome inconnu							
PTEROCLAVA <i>Pteroclauda krempfi</i> Billard 1919		+		+				Weill 1934
TEISSIERA <i>Teissiera milleporoides</i> Bouillon 1974 ?		+		+			+ < et >	
CTENARIA <i>Ctenaria ctenophora</i> Haeckel 1879	Cnidome inconnu Famille des Cladonemitidae							Uchida 1927 Picard 1957
OONAUTES <i>Oonautes hanseni</i> Damas 1936	Famille incertaine Cnidome inconnu							Kramp 1961
PTERONEMA <i>Pteronema darwini</i> Haeckel 1879	Famille des Pteronematidae (près des <i>Asyncoryne</i>) Cnidome inconnu							Picard 1957
MNESTRA <i>Mnestra parasites</i> Krohn 1853	= <i>Zanclaea</i>							Rees 1953 Martin et Brinckmann 1963
ZANCLEOPSIS <i>Zanclaeopsis tentaculata</i> Kramp 1928	Famille des Pandeidae							Picard 1960 Kramp 1965
<i>Zanclaeopsis dichotoma</i> Mayer 1900	Idem							Idem

TABLEAU III
CORYNOIDEA

	Desmonèmes	Haplonèmes			Hétéronèmes				Sténotèles * elliptiques	Auteurs
		Atriches	Basitriches	Anisorrhizes	Mastigophores micro-basiques	Mastigophores macro-basiques	Eurytèles micro-basiques	Eurytèles macro-basiques		
POLYPES										
<i>Coryne pusilla</i>									+	Ito et Inoue 1962 ; J.B.
<i>Coryne muscoides</i>									+	J.B.
<i>Coryne epizoica</i>									+	J.B.
<i>Bicoryne elegans</i>									+	Millard 1966
<i>Sarsia eximia</i>									+	Russell 1938 ; Millard 1959
<i>Sarsia tubulosa</i>			+						+	J.B.
<i>Sarsia prolifera</i> (Pl. VI)									+	J.B.
<i>Sarsia gemmifera</i>									+	Picard 1961
<i>Stauridiosarsia producta</i>									+	Vannucci 1949 ; J.B.
<i>Stauridiosarsia japonica</i>									+	Nagao 1962
<i>Staurocoryne filiformis</i>									+	J.B.
<i>Dipurena strangulata</i>									+	Calder 1970
<i>Dipurena ophiogaster</i>									+	J.B.
<i>Dipurena reesi</i>									+	Brinckmann et Petersen 1960
<i>Dipurena simulons</i>			+						+	J.B.
<i>Dipurena halterata</i>			+						+	J.B.
<i>Cladonema radiatum</i>						+			+	Weill 1936 ; Brinckmann et Petersen 1960 ; Bouillon 1971
<i>Eleutheria dichotoma</i>									+	Weill 1936 ; J.B.
<i>Eleutheria claparedii</i>									+	J.B.
<i>Staurocladia portmanni</i>									+	Brinckmann 1964 ; J.B.
<i>Hydrocoryne miurensis</i>								+	+	Uchida et Nagao 1967 ; J.B.
<i>Sphaerocoryne bedoti</i>									+	J.B.
<i>Halocoryne epizoica</i>									+	Picard 1957 ; J.B.
<i>Solanderia secunda</i>									+	Vervoort 1966 ; J.B.

<i>Solanderia misakinensis</i>									+	Vervoort 1966 ; J.B.
<i>Solanderia gracilis</i>									+	Vervoort 1966
<i>Solanderia procumbens</i>									+	Millard 1966**'
<i>Solanderia minima</i>									+	Millard et Bouillon 1973
" Les sténotèles sont le plus souvent ce de deux tailles bien distinctes ; ** + hétéronèmes indéterminés + capsule inconnue : peut-être des	observations personnelles.									
MÉDUSES										
<i>Sarsia eximia</i>	+								+	Weill 1934 ; Russell 1938
<i>Sarsia tubulosa</i>	+		+						+	J.B.
<i>Sarsia gemmifera</i>	+								+	Weill 1934 ; Russell 1938 ; Picard 1961
<i>Sarsia prolifera</i>	+								+	Weill 1934 ; J.B.
<i>Stauridiosarsia producta</i>	+								+	J.B.
<i>Stauridiosarsia japonica</i>	+				+				+	Nagao 1960
<i>Dipurena strangalata</i>	+								+	Calder 1970
<i>Dipurena halterata</i>	+		Rare						+	J.B.
<i>Dipurena ophiogaster</i>	+		+						+	J.B.
<i>Dipurena reesi</i>	+								+	Brinckmann et Petersen 1960
<i>Dipurena simulans</i>	+		Rare						+	J.B.
<i>Cladonema radiatum</i>	+		+						+	Weill 1936 ; Brinckmann et Petersen 1960
<i>Cladonema californica</i>	+								+	Hyman 1947
<i>Eleutheria dichotoma</i>	+								+	Weill 1936
<i>Eleutheria claparedii</i>	+								+	J.B.
<i>Staurocladia portmanni</i>	+								+	Brinckmann * 1964 ; J.B.
<i>Staurocladia haswelli</i>	+								+	J.B.
<i>Staurocladia oahuensis</i>	+								+	J.B.
<i>Hudrocorune miurensis</i>	+	+	+						+	Uchida et Nagao 1967 ; J.B.
<i>Sphaerocoryne bedoti</i>	+								+	J.B.
<i>Halocoryne épizoïca</i> (Fig. 4)	exceptionnel +								+	J.B.
* Brinckmann, 1964, décrit pour cette espèce un haplonème indéterminé que nous n'avons pu retrouver.										

Enfin, on ne peut pas ne pas être frappé par les relations existant entre la composition cnidocystique des genres de Zancleidae connus (tableau II) ; aussi confirmons-nous l'opinion émise par Picard (1957) et estimons-nous que la famille des Zancleidae comprend à l'heure actuelle les genres suivants :

Zanclaea - Gegenbaur, 1856
Pteroclava - Weill, 1931
Rosalinda - Totton, 1949
Teissiera - Bouillon, 1973

plus quelques formes incertaines reprises dans le tableau II et dont les affinités et l'existence même restent à préciser.

Que deviennent alors les espèces si particulières du genre *Solanderia* ? La famille des Solanderiidae doit-elle, selon l'hypothèse de Prévot (1959) être intégrée en totalité dans les Pteronematoidea ? Ou bien faut-il suivre l'opinion de Vervoort et considérer que les Solanderiidae sont si étroitement liés au genre *Rosalinda* qu'ils seraient intégrés avec celui-ci aux Zancleidae.

Ces solutions, bien que défendables, nous semblent prématurées ; une étude plus approfondie de ces étranges Hydroïdes s'impose notamment en ce qui concerne leur morphogenèse et la nature de leur squelette. En attendant, nous suivrons l'opinion de Rees et de Picard en les incluant dans les Corynoidea, ce qui cadre d'ailleurs parfaitement avec ce que l'on connaît de leur cnidome (tableau III).

Ayant ainsi défini la position des *Teissiera* au sein des Zancleidae, voyons quelles sont les affinités de ceux-ci avec les autres familles de Capités.

Nous n'entrerons pas ici dans l'historique de la question qui a été parfaitement traitée par Weill (1934). Dans son ouvrage sur les cnidocystes, cet auteur avait insisté sur le diphylétisme existant dans les « Corynides » et séparé de ceux-ci un certain nombre de genres (Weill, 1934, 1937) : *Pteronema*, *Mnestra*, *Gemmaria*, *Guntherella*, *Zanclaea*, *Pteroclava*, *Ctenaria* et *Cladocoryne* qu'il groupe dans le sous-ordre des Pteronemida. Picard (1955) ne partage pas totalement les conceptions de Weill qu'il considère comme exagérées et ramène l'ordre des Pteronemida au rang de famille, les Pteronematidae, renfermant les genres *Pteronema*, *Zanclaea* et *Cladocoryne*. Dans le même travail, cet auteur avance l'opinion que les Chondrophoridae dériveraient des Pteronematidae.

Rees (1957), dans sa révision des Hydroïdes Capités, distingue parmi ceux-ci quatre superfamilles : les Tubularoidea (Rees, 1957), les Tricyclusoidea (Rees, 1957), les Acauloidea (Rees, 1957), et les Corynoidea (Rees, 1957),

Cette dernière, monophylétique, comprend les familles suivantes : Asyncorynidae (Kramp, 1949), Cladocorynidae (Allman, 1872), Halocordylidae (Stechow, 1923), Corynidae (Johnston, 1836), Cladonemidae (Allman, 1872), Eleutheriidae (Russell, 1953), Hydrocorynidae (Rees, 1957), Ptilocodiidae (Conard, 1909), Solanderiidae (Marshall, 1892), Zancleidae (Russell, 1953).

La même année, Picard (1957), redéfinit sa conception dualiste des « Corynides » et décrit deux superfamilles, celle des Corynoidea

(Rees, 1957) et celle des Pteronematoidea (Picard, 1957), cette dernière englobant les familles des Pteronematidae (Haeckel, 1879), (= Asyn-Corynidae (Kremp, 1949), Cladocorynidae (Allmann, 1973), Zancleidae (Russell, 1953), Paracorynidae (Picard, 1957), Milleporidae (Milne-Edwards et Haime, 1849), Velellidae (Escholtz, 1829). Vervoort (1966) estime toutefois que la superfamille des Pteronematoidea n'est pas valable et doit être rejetée ; il conteste vivement la valeur accordée par Picard aux cnidocystes en tant que caractères phylogénétiques et évolutifs. Pourtant, si l'on analyse les faits **et si** l'on accepte la définition du terme « superfamille » comme étant le regroupement de familles en un ensemble à signification phylogénétique, la scission des Corynoidea en deux groupes distincts se justifie autant que la création des autres superfamilles au sein des Capitata.

Les arguments que l'on peut avancer en faveur du diphylétisme des « Corynides » sont de deux ordres, morphologique et lié à l'étude du cnidome global. Parmi les premiers, citons pour les polypes la disposition des tentacules oraux et aboraux différents dans les deux superfamilles ; pour les méduses, la position des gonades formant un manchon autour du manubrium chez les Corynoidea et divisées en quatre masses distinctes sur le manubrium chez les Pteronematoidea et surtout la présence de cnidophores sur les tentacules marginaux pleins des Pteronematoidea.

Mais, c'est principalement au niveau du cnidome que la distinction est remarquable, ainsi que l'avait déjà signalé Picard (1957). En effet, chez les Corynoidea dont les cnidomes sont connus (tableau III), les polypes contiennent toujours des *sténotèles elliptiques* et exceptionnellement d'autres cnidocystes, *jamais de desmonèmes* ; les méduses renferment sans exception des *sténotèles elliptiques* et des *desmonèmes*, ainsi que, très rarement, une autre catégorie de capsules.

Par contre, les Pteronematoidea (tableau IV) ont des hydranthes armés de *sténotèles ovoïdes-subsphériques* accompagnés presque invariablement d'*eurytèles* ou de *mastigophores macrobasiques* auxquels peuvent s'ajouter d'autres formes de cnidocystes *sauf des desmonèmes*. Les méduses présentent des *sténotèles subsphériques*, des *eurytèles microbasiques*, occasionnellement d'autres capsules, mais *jamais de desmonèmes* (1).

Quelle que soit l'importance que l'on veuille bien accorder à la valeur systématique du cnidome et que personnellement, ne fût-ce que du point de vue génétique, j'estime considérable, les différences citées rendent la distinction entre les deux superfamilles nette, parfaitement aisée en pratique et, par-là même, justifiée. Quelques modifications devraient néanmoins être ajoutées à la définition des Pteronematoidea proposée par Picard (1957).

Polypes coloniaux, à hydrorhize formée, soit de tubes de coenosarc recouverts de périsarc, soit d'un coenosarc en lame recouverte de périsarc ou nue, « soit d'un coenosarc à exosquelette "corné" ou calcaire ».

Polypes simples, sans diaphragme, avec au plus une seule couronne de

(1) Les polypes des Tubularoidea, Tricyclusoidea, Acauloidea (Tubulariidés au sens large) se distinguent aisément de ceux des Corynoidea et Pteronematoidea (Corynides au sens large) par la présence de desmonèmes qui n'existent jamais dans les hydranthes de ces derniers (voir tableau V).

TABLEAU IV
PTERONEMATOIDEA

	Desmo- nèmes	Haplonèmes			Hétéronèmes				Sténo- tèles * subsphé- riques	Auteurs
		Atriches	Basi- friches	Aniso- rhizes	Masfi- gophores micro- basiques	Masfi- gophores macro- basiques	Eurytèles micro- basiques	Eurytèles macro- basiques		
POLYPES										
<i>Asyncoryne ryniensis</i>								+	+	J.B.
<i>Cladocoryne floccosa</i>								+	+	Weill 1937 ; Picard 1957 ; J.B.
<i>Cladocorynopsis littoralis</i>								+	+	J.B.
<i>Lobocoryne travancorensis</i>								+	+	J.B.
<i>Zanclaea costata</i>								+	+	Weill 1934 ; Picard 1957, 1965 ; J.B.
<i>Zanclaea sessilis</i>								+	+	Weill 1934 ; Picard 1957 ; J.B.
<i>Pteroclava kremphi</i>								+	+	Weill 1934
<i>Rosalinda incrustans</i>								+	+	Picard 1957 ; Vervoort 1966
<i>Rosalinda williami</i>								+	+	Picard 1957 ; Vervoort 1966

<i>Teissiera milleporoides</i>																		J.B.	
<i>Millepora alicornis</i>																			Weill 1934 ; Picard 1957 ; J.B.
<i>Millepora platyphylla</i>																			Vervoort 1966
<i>Veella veella</i>																			Weill 1934 ; Russell 1939
<i>Porpita porpita</i>																			Weill 1934 ; J.B.
MÉDUSES																			
<i>Asyncoryne ruytensis</i>																			J.B.
<i>Zanclaea costata</i>																			Weill 1934 ; Russell 1938 ; J.B.
<i>Zanclaea sessilis</i>																			J.B.
<i>Pteroclava krempti</i>																			Weill 1934
<i>Teissiera milleporoides</i>																			J.B.
<i>Veella veella</i>																			Picard 1955 ; J.B.
<i>Porpita porpita</i>																			Picard 1955 ; J.B.

* Voir tableau III ; ** Il est souvent difficile en réalité de distinguer mastigophores et eurytèles.

TABLEAU V

	Desmo- nèmes	Haplônèmes			Hétéronèmes				Sténo- tèles ****	Auteurs
		Atriches	Basitriches	Anisotriches	Mastigophores micro- basiques	Mastigophores macro- basiques	Eurytèles micro- basiques	Eurytèles macro- basiques		
POLYPES										
TUBULAROIDEA										
<i>Boreohydra simplex</i>	+	(+)	(+)						+	Westblad 1947
<i>Ectopleura betheris</i>	+		+				+		+	J.B.
<i>Ectopleura dumortieri</i>	+		+				(+)		+	J.B.
<i>Euphysa aurata</i>	+	+		+	(+)		+		+	Westblad 1947 ; J.B.
<i>Hybocodon prolifer</i>	+						+		+	J.B.
<i>Margelopsis haeckeli</i>	+		+				+		+	J.B.
<i>Pennaria disticha</i>	+						+		+	Weill 1934 ; Millard 1959 ; Ito et Inoue 1962 ; J.B.
<i>Steenstrupia nutans</i>	+					+			+	J.B.
<i>Tubularia ceratogyne</i>	+					+			+	Weill 1934 ; J.B.
<i>Tubularia indivisa</i>	+					+			+	Weill 1934 ; J.B.
<i>Tubularia (Paryppha)</i> <i>crocea</i>	+		+			+			+	Weill 1934 ; J.B.
<i>Tubularia (Paryppha)</i> <i>larynae</i>	+		+			+			+	Weill 1934 ; J.B.
<i>Tubularia (Paryppha)</i> <i>marina</i>	+		+			+				Weill 1934
<i>Tubularia (Paryppha)</i> <i>venusta</i>	+		+			+			+	Nagao et Uchida 1971
<i>Tubularia (Paryppha)</i> <i>warreni</i>	+		+			+			+	Ewer 1953 ; J.B.
TRICYCLUSOIDEA										
<i>Tricyclusa singularis</i>	+						+		+	J.B. ; Picard 1957
ACAULOIDEA										
<i>Acaulis primarius</i>	+						+		+	Westblad 1947

<i>Acauloïdes ammisatum</i>	+				(+)					+	J.B.
<i>Acauloïdes ilonae</i>	+									+	Brinckmann-Vos 1966
<i>Monocoryne minor</i>	+									+	Millard 1966
<i>Myriothele capensis</i>	+									+	Manton 1940
<i>Myriothele cocksii</i>	+									+	Weill 1934 ; J.B.
<i>Myriothele penola</i>	+									+	Manton 1940
<i>Myriothele tentaculata</i>	+									+	Millard 1966
<p>() = ou (la distinction entre mastigophores et eurytèles microbasiques est souvent malaisée) ; * vraisemblablement des atriches d'après les images des auteurs et par comparaison avec <i>M. cocksii</i> ; ** vraisemblablement des eurytèles microbasiques d'après les images des auteurs et par comparaison avec <i>M. cocksii</i> ; *** voir tableau III.</p>											
MÉDUSES											
TUBULAROÏDEA											
<i>Ectopleura betheris</i>	+										J.B.
<i>Ectopleura dumortieri</i>	+									+	Weill 1934 ; J.B.
<i>Ectopleura sacculifera</i>	+									+	Brinckmann-Vos 1970 *
<i>Euphysa aurata</i>	+									+	J.B.
<i>Euphysa flammea</i>	+									+	Mackie et Mackie 1963
<i>Euphysa tentaculata</i>	+									+	Mackie et Mackie 1963 *
<i>Hybocodon prolifer</i>	+									+	J.B.
<i>Margelopsis haeckeli</i>	+									+	J.B.
<i>Pelagohydra mirabilis</i>	+									+	J.B.
<i>Spirocodon saltatrix</i>	+									+	Ito et Inoue 1962
<i>Stenstrupia nutans</i>	+									+	Weill 1934, 1 ; Russell 1938, 1 ou 2
<i>Vannuccia forbesii</i>	+									+	J.B.

* animal non examiné entièrement ; () = ou.

tentacules oraux capités ou en massue, les tentacules aboraux, verticillés ou dispersés étant soit moniliformes, soit ramifiés capités, soit capités simples, soit en massue.

Gonophores : les méduses, lorsqu'elles existent, ont deux à quatre tentacules marginaux radiaires, munis de vésicules nématocystiques (ou *cnidophores*), avec ou sans ocelles, l'endoderme tentaculaire étant composé d'une seule file de cellules sub-cylindriques. Les gonades sont fractionnées en quatre masses distinctes.

Cnidome global, lorsqu'il est parfaitement connu, ne renfermant jamais de desmonèmes, mais toujours des sténotèles ovoïdes-subsphériques, presque toujours des eurytèles ou mastigophores macrobasiques, parfois des atriches et eurytèles microbasiques.

Familles trouvant leur place dans la superfamille des Pteronematoidea

D'après Vervoort, les genres *Pteronema* et *Asyncoryne* composant la famille des Pteronematidae pourraient être logiquement réunis en un seul genre dans la famille des Asyncorynidae, au sein des Corynoidea. Nous avons eu l'occasion, au cours de missions scientifiques aux Seychelles (1972) et en Afrique du Sud (1969), de collecter cinq individus d'*Asyncoryne ryniensis* qui ne nous étaient connus que par l'excellente description de Warren (1908). L'un des polypes présentait des bourgeons médusaires qui se sont détachés ; nous n'avons pu, malheureusement, vu les conditions dans lesquelles nous travaillions, en poursuivre l'élevage.

Toutefois, certains renseignements peuvent être retirés de ce matériel ; c'est ainsi que les jeunes méduses possèdent des tentacules dont l'ectoderme est pourvu de digitations formées de plusieurs cellules et représentant des ébauches de cnidophores (Fig. 10, *end.*). De plus, leur bord exombrelaire montre (Fig. 10) des renflements ectodermiques dans lesquels apparaissent des cnidoblastes (sténotèles) et qui correspondent, peut-être, à des poches exombrelaires. Enfin, leur cnidome est formé de sténotèles subsphériques de deux tailles, d'eurytèles microbasiques et d'eurytèles macrobasiques. Les polypes sont issus d'une hydrorhize stoloniale pluricanaliculée (voir Warren, 1908), leur périsarc basilaire est lamelleux (cf. *Zanclaea*) et édifie une sorte d'hydrophore.

Nous avons pu étudier leur cnidome qui est représenté par des éléments très caractéristiques :

1° de grands sténotèles subsphériques, localisés plus spécialement dans les tentacules oraux ainsi que, plus exceptionnellement, dans les tentacules moniliformes ;

2° de petits sténotèles subsphériques armant également les tentacules oraux mais surtout les boutons urticants des tentacules aboraux dont ils sont les composants principaux ;

3° des eurytèles macrobasiques que l'on rencontre dans le stolon et aussi épars dans les tentacules moniliformes et la paroi du polype. Compte tenu de ces observations, la famille des Asyncorynidae s'intègre aisément dans les « Pteronematoidea » telle que nous venons de la définir...

La famille des Cladocorynidae que nous envisagerons ensuite n'est pas monotypique ainsi que le signale Vervoort (1966) mais comprend

les genres *Cladocoryne* (Roth, 1871), *Cladocorynopsis* (Mammen, 1963) et *Lobocoryne* (Mammen, 1963).

Ces trois genres sont monospécifiques, les diverses espèces de *Cladocoryne* décrites se ramènent toutes à *Cladocoryne floccosa* (Rotsch, 1871 ; Philbert, 1936 ; Picard, 1957 ; Rees et Thursfield, 1965).

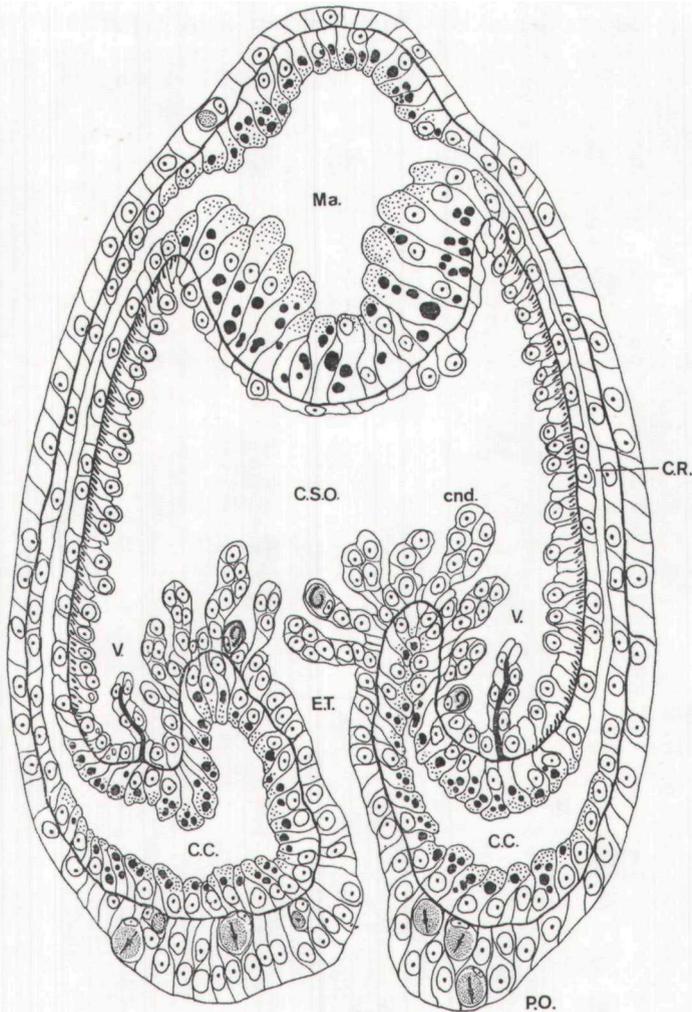


FIG. 10

Schéma de la coupe radiale d'une jeune méduse d'*Asyncoryne rnyiensis*.

C.C. : canal circulaire ; cnd. : futur cnidophore ; C.R. : canal radiale ; C.S.O. : cavité sous ombrellaire ; E.T. : ébauche des tentacules ; Ma. : manubrium ; P.O. : poches cnidocystiques exombrellaires ; V. : velum.

Nous avons pu étudier le cnidome de ces trois genres : *Cladocoryne* est très abondante à Roscoff, Naples, etc. ; les deux autres genres ont été obtenus au cours d'une mission scientifique aux Indes (Than-kassery) en 1966. Chez les *Cladocoryne* le cnidome est connu depuis longtemps (Philbert, 1936 ; Weill, 1937) ; il est composé de sténotèles ovoïdes subsphériques de deux tailles et d'eurytèles macrobasiques.

Ces derniers sont localisés dans les stolons et, le plus souvent, à la base des tentacules oraux et des tentacules ramifiés du dernier verticille. Cette disposition est très variable mais, dans les formes les plus caractéristiques, elle est en fait symétrique et l'on observe quatre masses régulières orales et quatre masses régulières aborales (Fig. 11).

Cladocorynopsis littoralis ne diffère des *Cladocoryne* que par la disposition de ses tentacules ramifiés qui sont répartis en un seul

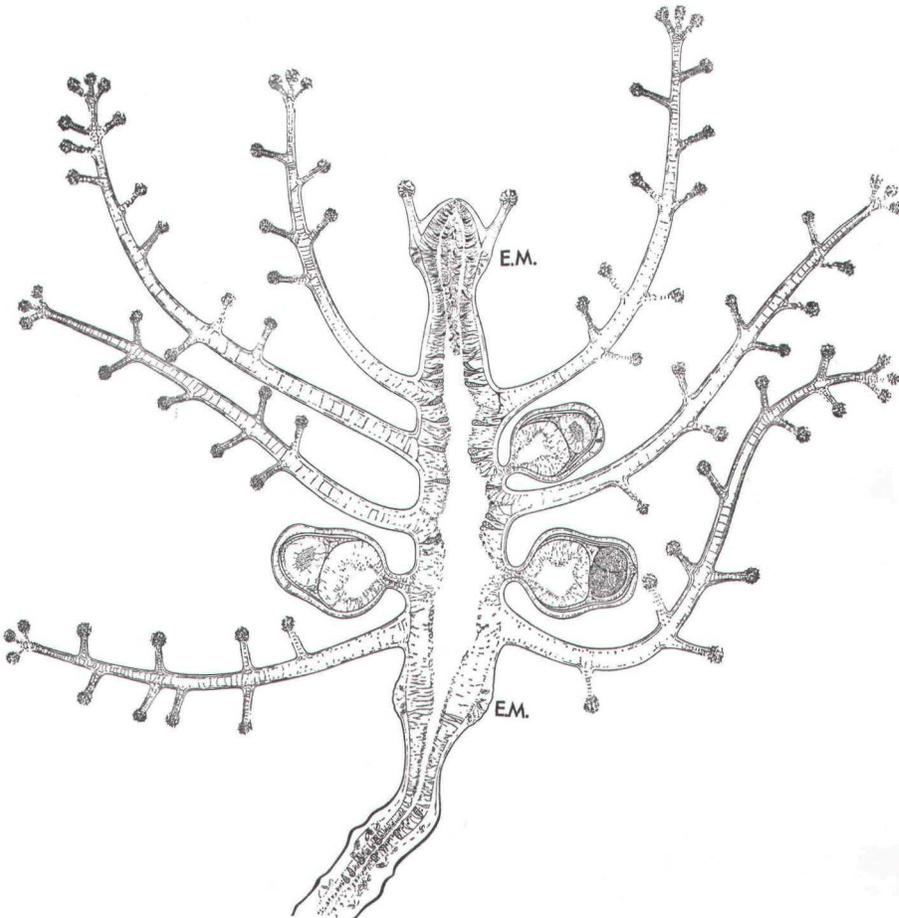


FIG. 11

Schéma d'organisation d'un polype de *Cladocoryne floccosa* montrant la disposition des masses de cnidocystes eurytèles macrobasiques (E.M.).

verticille. Il possède un cnidome global identique à ces derniers. La répartition des eurytèles macrobasiques est toutefois plus diffuse et anarchique. Chez les individus les plus représentatifs, on observe également quatre masses orales d'eurytèles plus deux amas au-dessus du verticille de tentacules aborales et deux au-dessous ou au sein de ce verticille, alternant à 90° avec les premiers.

Lobocoryne travancorensis présente un cnidome semblable à celui des deux espèces que nous venons d'examiner. On retrouve :

1° de grands sténotèles subsphériques dans les tentacules oraux ainsi que deux ou trois dans les tentacules aboraux qui présentent, chez cette espèce, la particularité d'avoir des capitations sessiles ;

2° de petits sténotèles, constituants principaux des tentacules ramifiés, mais que l'on retrouve également au niveau des tentacules oraux ;

3° des eurytèles macrobasiques répartis dans le stolon et la paroi du corps où ils se condensent en des masses cnidocystiques situées entre les deux derniers verticilles des tentacules ramifiés.

Nous ne pouvons que confirmer l'opinion de Rees (1957), Picard (1957) et Vervoort (1966) selon laquelle il y aurait des relations étroites entre les *Asyncorynidae* et les *Cladocorynidae*. *Lobocoryne* montre des liens indiscutables avec *Asyncoryne* et représente, en quelque sorte, le terme de passage entre ces deux familles.

Par leur anatomie, la nature de leur cnidome, leurs affinités, les *Cladocorynidae* se rangent donc tout naturellement parmi les « *Pteronematoidea* ».

Nous avons vu au début de ce paragraphe la composition de la famille des *Zanclidae* et notamment le degré de parenté unissant le genre *Rosalinda* avec les autres genres de cet ensemble. Nous ne nous attarderons pas plus longuement sur la position phylogénétique de cette famille qui est la plus typique des *Pteronematoidea*.

En ce qui concerne la famille des *Milleporidae* et ses relations avec les autres *Pteronematoidea*, la présence, chez *Teissiera milleporoides*, d'un polymorphisme accentué, de formations squelettiques, la disposition des dactylozoïdes enveloppant les gastérozoïdes, la similitude morphologique des dactylozoïdes de *Millepora* et *Teissiera*, la nature du cnidome comprenant des éléments identiques chez *Rosalinda*, *Teissiera* et *Millepora* dont un type, les mastigophores macrobasiques, est propre à ces trois genres, jointe à la structure des méduses de *Millepora*, proche de celle des *Zanclidea*, atténue fortement les objections de Vervoort (1966).

Il est évident, comme le signale justement cet auteur, que les *Milleporidae* présentent un grand nombre de caractères différents des autres *Pteronematoidea*, mais il est non moins évident que c'est avec les *Pteronematoidea* que ces animaux montrent, à l'heure actuelle, les affinités les plus marquées et qu'il est, dès lors, moins saugrenu de les y rattacher avec le rang de famille que de les en séparer en les élevant au rang de superfamille ou d'ordre. Soulignons aussi que la présence du squelette calcaire, si souvent invoquée, n'a pas la portée systématique que l'on voudrait lui accorder (Picard, 1957). En effet, chez les Filifères, des formes à squelette calcaire, *Hydrocorella*, *Janaria*, sont classées dans la même famille, les *Hydractiniidae*, que des espèces qui en sont dépourvues : *Stylactis*, *Ptilocodium*, etc., ou possèdent un squelette corné : *Hydractinia*, *Podocoryne*. Bien plus, beaucoup d'auteurs acceptent l'hypothèse de l'existence d'une lignée phylétique chez les *Hydractiniidae*, passant de formes à squelette corné aux formes à squelette calcaire et aboutissant aux *Stylasteridae* (Stechow, 1962). Une évolution similaire pourrait se concevoir pour les *Milleporidae* à travers les *Pteronematoidea*.

Peu d'Hydrozoaires ont eu une histoire systématique aussi embrouillée que les Velellidae (1).

Considérés dès leur découverte comme des Hydroïdes Athécates (Agassiz, 1883 ; Kölliker, 1853 ; Vogt, 1854), ils ont ensuite été inclus dans les Siphonophores (Hamann, 1882) pour n'en être définitivement séparés qu'en 1954 par Totton qui créa pour eux l'ordre des Chondrophora (Hydrozoa).

Si la majorité des auteurs est à l'heure actuelle d'accord pour les intégrer dans l'ordre des Anthoméduces-Athécates, leur position au sein de ceux-ci reste problématique.

Le plus souvent, on a eu tendance à les rapprocher des Tubulariidae ou des Corymorphidae (voir notamment Leloup, 1929, 1954 ; Garstang, 1946 ; Totton, 1954 ; Mackie, 1959).

Picard (1955, 1957) et Prévot (1959) les incluent dans les Pteronematoidea, avec le rang de famille (Velellidae). Brinckmann (1964) suggère d'en faire une superfamille, les Chondrophoroidea. Vervoort (1966) critique l'opinion de Picard, jugeant que ses arguments sont insuffisamment développés, mais ne prend aucune attitude quant à leur position systématique. Edwards (1966), dans une excellente revue sur le dimorphisme des Véléelles, estime avec Picard que les Chondrophores ne représentent qu'une famille de Capités, sans préjuger toutefois de leurs relations. Brinckmann-Vos (1970) considère que ces organismes se situent entre les Pilifera et les Capitata.

Nous voyons donc que les opinions divergent grandement. Nous avons, ces dernières années, entrepris l'étude histologique et histo-chimique des *Veleva* et des *Porpita* (voir, entre autres, Ingels, 1968), ainsi que de leur phase sexuelle. Il en ressort très nettement que les *Veleva* et les *Porpita* sont des Hydroïdes Capités adaptés à la vie pélagique marine et qu'ils présentent d'indéniables affinités avec les Zancleidae tant par la morphologie et la structure histologique de leurs polypes et de leurs méduses que par certains éléments de leur cnidome : forme des sténotèles, présence d'eurytèles macrobasiques chez les méduses de Véléelle (Picard, 1955), structure en lasso des cnidopodes de sténotèles. Ici, à nouveau, les relations des Velellidae avec certains Pteronematoidea nous paraissent plus marquées qu'avec aucune autre famille d'Hydroïdes, Tubulariidae et Corymorphidae compris.

Il nous reste à envisager le cas de la famille des Paracorynidae.

Pour Picard (1957), les *Paracoryne* seraient des Véléelles sessiles et «... la nouvelle famille des Paracorynidae constitue, sous beaucoup de rapports, un moyen terme entre les Zancleidae et les Velellidae... ». Cette alléchante hypothèse est basée principalement sur l'aspect de l'hydrorhize, le polymorphisme et la disposition des hydranthes, l'analogie des éléments de son cnidome (Picard, 1957) et l'on pourrait ajouter l'origine des hydranthes de *Paracoryne* à partir d'un polype primaire avorté (Prévot, 1959) (2).

(1) Les Velellidae comprennent trois genres : *Veleva*, *Porpita*, *Porpema*, les deux derniers étant parfois réunis en un seul genre : *Porpita*.

(2) Nous n'avons malheureusement ni dessin, ni description détaillés de ce stade.

Nous avons pu étudier l'histologie de ces étonnants Hydraires (1) (Fig. 12) et la comparer à celle de *Veleva* et *Porpita* et, bien que l'hydrorhize de *Paracoryne* soit pourvue de piliers *mésogléens* qui, à première vue, pourraient être assimilés aux cloisons internes (lamelles) des *Veleva* (chitineuses ?), rien dans la structure de ces colonies ne permet un rapprochement avec les *Velevellidae*.

De plus, nous considérons que ce genre ne présente pas d'affinités réelles avec les *Pteronematoidea*, ni par la morphologie de leurs polypes, ni par leur cnidome. A ce point de vue, nos observations divergent fortement de celles de Picard (1957). Nous n'avons pas pu

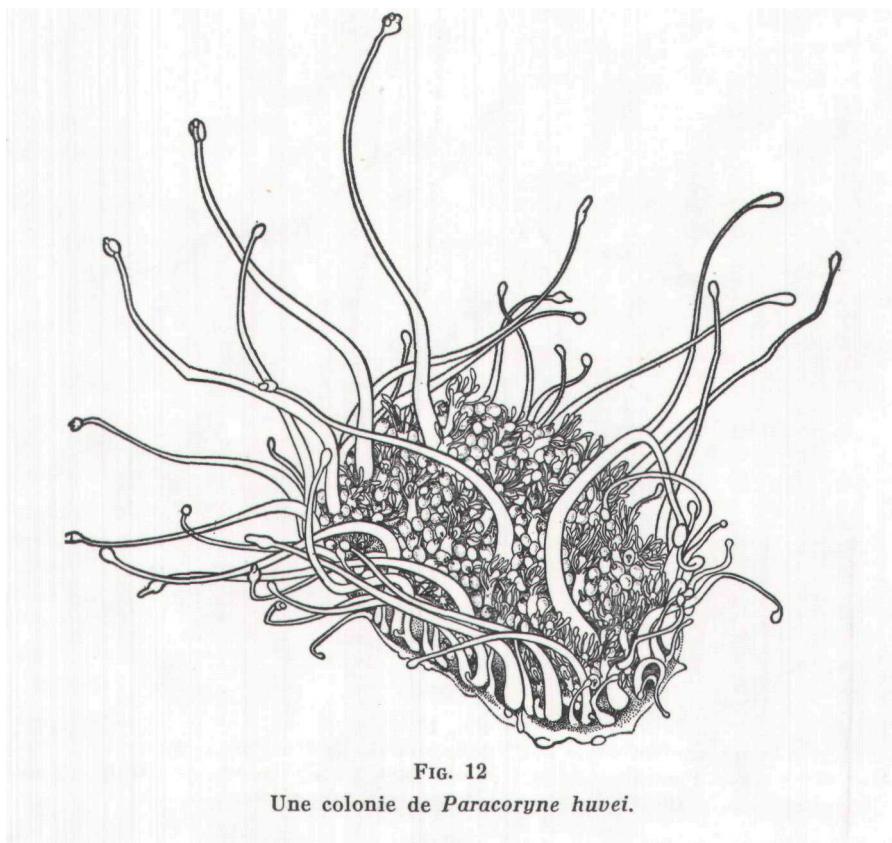


FIG. 12

Une colonie de *Paracoryne huvei*.

trouver d'eurytèles macrobasiques typiques, les eurytèles analysés appartiennent tous à la catégorie microbasique (leur hampe atteignant, au maximum, trois fois la longueur de la capsule) ; les sténotèles ne sont pas subsphériques ; mais surtout, tant au niveau des dactylozoïdes que de l'hydrorhize, on observe une catégorie de capsules non signalée par Picard ; des desmonèmes, caractère qui à lui seul exclut l'inclusion de *Paracoryne* parmi les *Pteronematoidea*.

Pour Vervoort (1966) les *Paracoryne* auraient, par la complexité de leur polymorphisme, une position unique parmi les *Capités* ; nous avons vu qu'il n'en est rien. Il estime de plus que *Paracoryne* est, chez

(1) Travail en rédaction.

les Capités, l'équivalent d'*Hydractinia* chez les Filifera. Brinckmann-Vos (1970) pousse plus loin cette comparaison ; d'après elle « ...this group may be related to the Hydractiniidae of the suborder Filifera ».

Ces interprétations ne sont guère heureuses. *Paracoryne* est dépourvu de squelette, son hydrorhize encroûtante à une constitution tout à fait particulière, formée d'une assise supérieure de coenosarc typique et d'une couche inférieure épaisse, édiflée par de grandes cellules endodermiques chordales et soutenues à intervalles plus ou

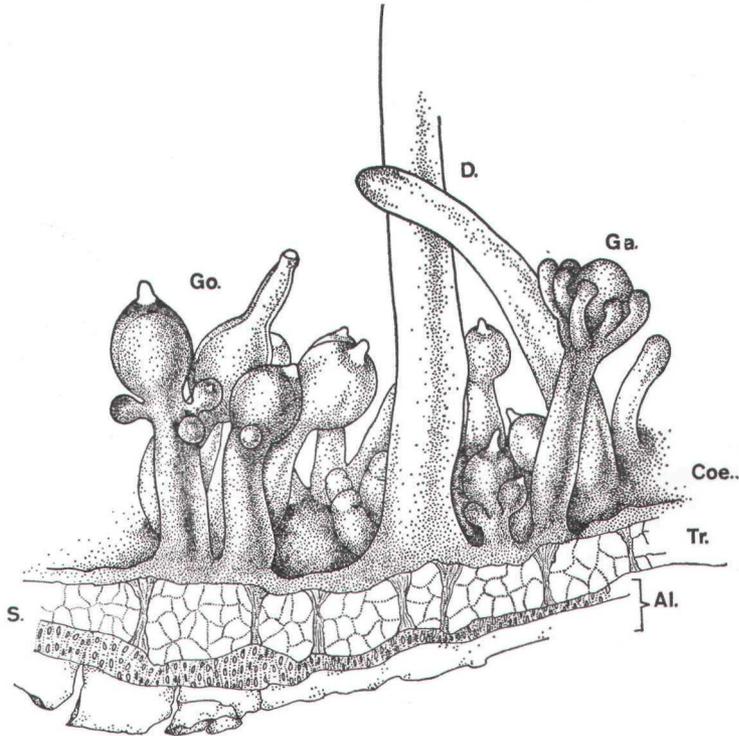


FIG. 13

Coupe épaisse d'une portion de colonie de *Paracoryne huvei*.

Al. : algue ; Coe. : coenosarc ; D. : dactylozoïde ; Ga. : gastérozoïde ; G. : gonozoïde ; S. : sole ; Tr. : travée mésoglénne.

moins réguliers par d'épaisses travées mésoglénnes, le tout enveloppé par l'ectoderme (Fig. 13).

Dès lors se pose la question de la position systématique de ces *Paracoryne*. Vervoort considère que même leur incorporation dans la superfamille des Corynoidea poserait des problèmes. Nous sommes d'un avis fort similaire. Il semble certain qu'il s'agisse d'un Hydroïde Capité hautement spécialisé ; par la structure de son cnidome on pourrait le rattacher aux « Tubulariidés » (Superfamilles : Tubularoidea, Tricyclusoidea, Acauloidea) qui contiennent des formes non moins étranges que *Paracoryne* (*Branchiocerianthus*, *Pelagohydra*, *Myriothele*, etc.).

Par leur originalité, ils mériteraient d'être considérés, dans ce

groupe, jusqu'à plus ample information, comme une superfamille, les Paracorynoidea.

Au terme de ce travail, je suis donc amené à maintenir la division des « Corynidés » en deux ensembles distincts : les Corynoidea proprement dits et les Pteronematoidea.

En effet, il apparaît nettement que les rapports des familles qui composent cette dernière superfamille sont plus étroits entre eux qu'avec n'importe quelle autre famille de Capités et qu'il s'agit d'un regroupement naturel.

Des Pteronematoidea, nous excluons toutefois les Paracorynidae qui auraient plutôt des affinités avec les « Tubulariidés » ; ils comprendraient donc : les Pteronematidae (Asyncorynidae), les Cladocorynidae, les Zancleidae, les Milleporidae et les Velellidae.

Nous sommes conscient de la fragilité de tels édifices phylogénétiques qui s'écrouleront ou se consolideront au fil des découvertes. Toutefois, le regroupement en superfamille a l'énorme avantage sur une simple liste de familles d'indiquer les relations existant entre celles-ci et souvent, par là même, de susciter de nouvelles investigations.

Nous devons réaliser également que toute phylogénèse des Hydrozoaires, animaux peu fossilisables, sera toujours spéculative, hypothétique et sujette à des interprétations personnelles.

Enfin, je suis persuadé qu'à l'heure actuelle nos connaissances des diverses formes d'Hydrozoaires sont encore fragmentaires et que de nombreuses espèces sont encore à découvrir, qu'un gros effort faunistique reste à faire dont les résultats viendront petit à petit combler notre ignorance et préciser nos conceptions évolutives.

Le matériel que nous venons de décrire a été récolté au cours d'une mission aux îles Seychelles à laquelle participaient notamment MM. D. Zimmermann et G. Seghers. Je tiens à les remercier pour leur collaboration amicale et efficace. Leur enthousiasme et leur ténacité me furent d'un grand secours.

Mme Ch. Focroulle a été chargée des dessins illustrant ce travail. M. J. Harray eu a exécuté les photographies. Nous leur sommes très obligés et les remercions pour leur compétence et leur dévouement.

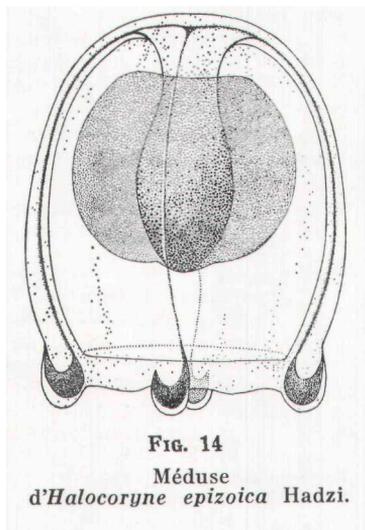


FIG. 14
Méduse
d'*Halocoryne epizoica* Hadzi.

Summary

Description of *Teissiera milleporoides*, a new genus and species of Zancleidae from the Seychelles Archipelago (Hydrozoa; Athecata-Anthomedusae), with a revision of Hydrozoa "Pteronematoidea".

A new genus of Capitata Hydroids, belonging to the Zancleidae is described. Its affinities are discussed and the structure of the super-family Pteronematoidea accordingly reexamined.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ, A., 1883. — Exploration of the surface fauna of the Gulf Stream under the auspices of the Coast Survey. III. Part. 1. The Porpitiidae and Velellidae. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 8, pp. 1-16.
- BAKER, B., 1963. — Geology and mineral resources of the Seychelles archipelago. *Mem. Geol. Surv. Kenya*, 3, 140 pp.
- BOUILLON, J., 1966. — Les cellules glandulaires des Hydroïdes et Hydroméduses. Leur structure et la nature de leurs sécrétions. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 157-205.
- BOUILLON, J., 1968. — Introduction to Coelenterates. in *Chemical Zoology*, II, pp. 81-147. Florkin et Scheer Edit. Acad. Press.
- BOUILLON, J. et LÉVI, CL., 1971. — Structure et ultrastructure des attaches hydroméduses-hydrothèques chez les polypes Thecata. *Z. Zellforsch.*, 121, pp. 218-231.
- BOUILLON, J., 1971. — Sur quelques Hydroïdes de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 12, pp. 323-364.
- BRINCKMANN, A., 1964. — Observations on the biology and development of *Stau-rocladia portmanni* sp. n. (Anthomedusae, Eleutheriidae). *Can. J. Zool.*, 42, pp. 693-705.
- BRINCKMANN, A., 1964. — Observations on the structure and development of the medusa of *Velella velella* (Linné 1758). *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.*, 126, pp. 327-336.
- BRINCKMANN, A. et PETERSEN, K., 1960. — On some distinguishing characters of *Dipurena reesi* Vannucci, 1956 and *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843. *Pubbl. St. Zool. Napoli*, 31, pp. 386-392.
- BRINCKMANN-VOS, A., 1966. — The morphology and development of *Acaulis ilonae* sp. n. (Order Anthomedusae-Athecatae, Fam. Acaulidae). *Canad. J. Zool.*, 44, pp. 291-301.
- BRINCKMANN-VOS, A., 1970. — Anthomedusae-Athecatae (Hydrozoa, Cnidaria) of the Mediterranean. Part. I. Capitata. *Fauna e Flora del Golfo di Napoli*, 39, pp. 1-96.
- CALDER, D., 1970. — Hydroid and young medusa stages of *Dipurena strangulata* (Hydrozoa, Corynidae). *Biol. Bull.*, 138, pp. 109-114.
- EDWARDS, C., 1966. — *Velella velella* (L) : the distribution of its dimorphic forms in the Atlantic Ocean and the Mediterranean with comments on its nature and affinities. *Contemporary studies in Marine Science*, pp. 283-296.
- EWER, D., 1953. — On a New Tubularian Hydroid from Natal. *Ann. Natal Mus.*, 12, pp. 351-357.
- GARSTANG, W., 1946. — The morphology and relations of the Siphonophora. *Quart. J. micr. Sci.*, 87, pp. 103-193.
- HAMANN, O., 1882. — Der Organismus der Hydropolyphen. *Separat. Abdruck Jenais. zeitsch. Naturwiss.*, 15.
- HYMAN, L., 1947. — Two new hydromedusae from the California coast. *Trans. Amer. micr. Soc.*, 66, pp. 262-268.
- KOLLIKER, A., 1853. — *Die Schwimmpolyphen oder Siphonophoren von Messina*. Leipzig, pp. 1-96.
- KRAMP, P., 1959. — The Hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters. *Dana Rep.*, 46, pp. 1-283.
- KRAMP, P., 1961. — Synopsis of the Medusae of the world. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 40, pp. 1-469.
- KRAMP, P., 1965. — The Hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans. *Dana Rep.*, 63, pp. 3-161.
- KRAMP, P., 1968. — The Hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans. II et III. *Dana Rep.*, 72, pp. 1-200.
- INGELS, J., 1968. — Comparaison et révision de la position systématique de deux Coelentérés coloniaux : *Velella velella*, Linné et *Paracoryne huvei*, Picard. Mémoire de Licence. Université Libre de Bruxelles.
- IIO, T. et INOUE, K., 1962. — Systematic studies on the nematocysts of Cnidaria. I. Nematocysts of Gymnoblastera and Calyptoblastera. *Mem. Ehime Univ.*, 4, pp. 445-460.
- LELOUP, E., 1929. — Recherches sur l'anatomie et le développement de *Velella spirans*, Forsk. *Arch. Biol.*, 39, pp. 395-478.

- LELOUP, E., 1954. — A propos des Siphonophores. *Volume jubilaire Victor Van Straelen*, II, pp. 643-699.
- MACKIE, G., 1959. — The evolution of the Chondrophora (Siphonophora, Disconantha) : New evidence from behavioural studies. *Trans. Roy. Soc. Canada*, 8, pp. 7-20.
- MACKIE, G.O. et MACKIE, G.V., 1964. — Systematic and biological notes on living hydromedusea from Puget Sound. *Bull. Nat. Mus. Canada*, 199, pp. 63-84.
- MAMMEN, T., 1963. — On a collection of Hydroids from South India. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 5, pp. 27-61.
- MANTON, S., 1940. — On two new species of the hydroid *Myriothela*. *Sci. Rep. Brit. Grahamlnd Exped.*, 1, pp. 255-293.
- MARTIN, R. et BRINCKMANN, A., 1963. — Zum Brutparasitismus von *Phyllirrhoe bucephala* Per et Les. (Gastropoda, Nudibranchia) auf der Meduse *Zanclaea costata*, Gegenb. (Hydrozoa, Anthomedusae). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 33, pp. 206-223.
- MILLARD, N., 1959. — Hydrozoa from ship's Hulls and experimental plates in Cape Town docks. *Ann. S. Af. Mus.*, 45, pp. 239-256.
- MILLARD, N., 1966. — The Hydrozoa of the South and "West coasts of South Africa. Part. III. The Gymnoblastera and small families of Calyptoblastera. *Ann. S. Afr. Mus.*, 48, pp. 427-487.
- MILLARD, N. et BOUILLON, J., 1973. — Hydroids from the Seychelles. *Ann. Mus. Roy. Afr. C. Tervueren*, 206, p. 106.
- MONRO, C., 1937. — Polychaeta. *Sci. Rep. John Murray Exp.*, 1933-34, 8, pp. 243-321.
- NAGAO, Z., 1962. — The Polyp and Medusa of the Hydrozoan *Stauridiosarsia japonica*, a sp. from Akheshi, Hokkaido. *Ann. Zool. Jap.*, 35, pp. 176-281.
- NAGAO, Z. et UCHIDA, T., 1971. — Some morphological points of the Hydroid, *Tubularia venusta*. *Ann. Zool. Jap.*, 44, pp. 170-174.
- PRÉVOT, E., 1959. — Morphologie et évolution des structures tentaculaires chez les Hydraires Gymnoblastera Capitata. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 29, pp. 91-126.
- PHILBERT, M., 1936. — Etudes sur *Cladocoryne floccosa* Rotch. *Bull. Inst. Océan.*, 708, pp. 1-16.
- PICARD, J., 1955. — Les Hydroides Pteronematidae origine des « Siphonophores » Chondrophoridae. *Bull. Inst. Ocean. Monaco*, 1059, pp. 1-8.
- PICARD, J., 1957. — Etudes sur les Hydroides de la superfamille Pteronematoidea. I. Généralités. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 1106, pp. 1-12.
- PICARD, J., 1960. — *Merga tregoubovii*, nouvelle Anthoméduse Pandeidae du plancton de Villefranche-sur-Mer. *Rapp. Proc. Verb. C.I.E.S.M.M.*, 15.
- PICARD, J., 1961. — Le polype *Coryne gemmifera* (Forbes) 1848 et la systématique générique chez les *Corynidae*. *Rap. Proc. Verb. Reun. C.I.E.S.M.M.*, 16, pp. 109-112.
- PICARD, J., 1965. — Recherches qualitatives sur les Biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Thèse*. Marseille.
- REES, W., 1953. — Note on *Phyllirrhoe bucephala* Peron et Lesueur and *Mnestra parasites* Krohn. *Proc. Malacol. Soc. London*, 26, pp. 219-221.
- REES, W., 1957. — Evolutionary trends in the classification of Capitata Hydroids and Medusae. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.* 4, pp. 455-534.
- REES, W. et THURSFIELD, S. 1965. — The Hydroid collections of James Ritchie. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*
- RUSSELL, F., 1938. — On the nematocyst of Hydromedusae. *J. Mar. Biol. Ass.*, 23, pp. 145-165.
- RUSSELL, F., 1939. — On the nematocyst of Hydromedusae. II. *J. Mar. Biol. Ass.*, 23, pp. 347-359.
- RUSSELL, F., 1953. — *The Medusae of the British Isles*. Cambridge. pp. 1-530.
- STECHOW, B., 1962. — Über skelettbildende Hydrozoen. *Zool. Anz.*, 169, pp. 417-428.
- TEN HOVE, H., 1970. — Serpulinae (Polychaeta) from the Carriibbean. I. The genus *Spirobranchus*. *Stud. Fauna of Curacao and other Carribean Islands*, 32, 117, pp. 1-57.
- TOTTON, A., 1954. — Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. *Disc. Rep.*, 27, pp. 1-162.
- UCHIDA, T., 1927. — Studies on Japanese Hydromedusae. I. Anthomedusae. *J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo*, 1, pp. 145-241.
- UCHIDA, T. et NAGAO, Z., 1967. — The life-history of a Japanese Hydroid *Hydrocoryne miurensis* Stechow. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 16, pp. 197-211.

- VANNUCCI, M., 1949. — Hydrozoa do Brasil. *Bol. Fac. Fil. Cienc. Letr. Univ. Sao Paulo*, 99, pp. 219-266.
- VERVOORT, w., 1962. — A redescription of *Solanderia gracilis* Duchassaing & Michelin 1846, and general notes on the family Solanderiidae (Coelenterata, Hydrozoa). *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 12, pp. 508-542.
- VERVOORT, w., 1966. — Skeletal structure in the Solanderiidae and its bearing in the Hydroid classification, in *The Cnidaria and their Evolution. Sump. Zool. Soc. London*, 16, pp. 373-396.
- VOGT, C., 1854. — Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. *Mem. Inst. Nat. Genève*, 1, pp. 1-164.
- VOGT, c., 1854. — Sur les Siphonophores de la mer de Nice. *Mém. Inst. Nat. Genève*, 1, pp. 1-38.
- WARREN, B., 1908. — On a collection of Hydroids, mostly from the Natal Coast. *Ann. Natal Mm.*, 1, pp. 269-355.
- WEILL, R., 1934. — Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. I et II. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 11, pp. 1-701.
- WEILL, R., 1936. — Le cnidome des Cladonémides *Eleutheria dichotoma* et *Cladonema radiatum*, son cycle et son interprétation. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 203, pp. 816-818.
- WEILL, R., 1936. — Contribution à l'étude des *Pteronemida* (Hydrozoaires). Le cnidome de *Cladocorune floccosa* Rotsch et son interprétation. *Bull. Inst. Océan.*, 719, pp. 1-10.
- WESTBLAD, B., 1947. — Notes on Hydroids. *Arkiv för Zoologi*, 39, pp. 1-23.