

NOUVELLES RECHERCHES
SUR LES HYDROMÉDUSES DES HERBIERS
MEDITERRANEENS DE POSIDONIES

par

J. PICARD

Ces notes sont destinées à compléter mon précédent travail (1951). Le matériel en provenance de Villefranche-sur-Mer a été récolté à Passable dans la Rade proprement dite, et aussi dans l'Anse des Fosses sur le flanc Sud-Est du Cap Ferrat où les mêmes espèces ont été récoltées dans ce biotope si particulier constitué par les prairies sous-marines de Posidonies : l'Anthoméduse Cladonema radiatum Dujardin, et les Limnoméduses Gonionemus vertens A. Agassiz et Scolionema suvaensis (Agassiz et Mayer). La grande Limnoméduse Clindias phosphorica (Delle Chiaje) n'a encore été recueillie que dans la Rade elle-même.

I. - Disparition hivernale des Hydroméduses affectionnant les Posidonies.

Lors de séjours effectués à Villefranche-sur-Mer en décembre 1950 - janvier 1951 - décembre 1951 - janvier 1952 et décembre 1954, j'ai pu y constater la disparition des méduses caractéristiques des herbiers, ce qui semble bien être en rapport avec la chute automnale hivernale annuelle des feuilles des Posidonies : les gros coups de mer qui se produisent à cette époque provoquent en effet l'enlèvement des feuilles mortes des Posidonies, par conséquent la disparition des Méduses qui vivent ordinairement dans cette prairie.

Les diverses espèces doivent alors subsister sur les rhizomes des Posidonies sous la forme polype, bien que ce dernier stade n'ait pas encore été mis en évidence pour le genre Scolionema. Lorsque les nouvelles feuilles atteignent des dimensions telles qu'elles constituent une prairie sous-marine offrant une protection suffisante aux Méduses, on voit réapparaître ces dernières, ce qui s'effectue dans le courant du printemps. La chute automnale -hivernale des feuilles des Posidonies restreint donc la longévité des Méduses de ce biotope et est très probablement le facteur déterminant l'absence de grands exemplaires chez les Gonionemus de Villefranche; par contre, l'absence de multiplication asexuée chez les Méduses Scolionema de Villefranche ne semble guère, pour des raisons qui seront exposées ci-après, devoir être mise sur le compte du même facteur, malgré l'apparence au premier abord séduisante d'une telle explication.

II. - Quelques précisions sur Gonionemus vertens A. Agassiz.

Le plus grand exemplaire récolté jusqu'ici à Villefranche-sur-Mer l'a été à la fin de septembre 1951 par G. TREGOUBOFF et mesure un centimètre de diamètre, est muni de 68 tentacules et l'on peut compter 18 lithocystes. C'est d'ailleurs une méduse anormale ne possédant que trois canaux radiaires sur lesquels s'étendent, sur presque toute la longueur, des gonades femelles très sinueuses en pleine activité; la section du manubrium est triangulaire.

D'autre part, j'ai été amené à étudier à nouveau la répartition géographique mondiale de cette espèce. Lorsque l'on porte les diverses signalisations de l'espèce sur une carte, on constate que l'aire générale de répartition de Gonionemus vertens est fondamentalement la même que celle de Zostera marina Lin. L'on sait d'autre part que Gonionemus semble avoir une préférence marquée pour les herbiers de Zostéracées, à tel point que les captures effectuées en dehors des herbiers peuvent être considérées comme accidentelles; cependant, il n'y a pas d'autre relation entre Gonionemus vertens et Zostera marina que la

similitude des répartitions géographiques, les Gonionemus n'étant nullement inféodés à l'espèce Z.marina qui, d'ailleurs, ne semble pas exister dans la Rade de Villefranche elle-même. Il n'en reste pas moins que cette répartition se référant à un type bien défini ne semble pas être due à des transports accidentels, mais renforce au contraire l'hypothèse de G. TEISSIER (1950), hypothèse d'après laquelle, là où l'espèce a été signalée, la forme polype doit subsister en permanence par reproduction asexuée et la production de méduses sexuées ne doit être, dans beaucoup de localités, qu'un "accident". Les polypes des Limnoméduses passent généralement inaperçus tant leur faible taille les rend difficiles à découvrir : malgré l'abondance de trois espèces de Limnoméduses dans la Rade de Villefranche, aucun de leurs polypes n'y a encore été rencontré malgré des recherches attentives à diverses époques de l'année.

III. - Développement de Scolionema suvaensis (Agassiz et Mayer).

L'examen de nombreux échantillons récoltés dans la rade de Villefranche en août 1950 et septembre 1951 m'a permis d'étudier tous les stades de développement de la méduse de cette espèce.

La forme polype de Scolionema est encore inconnue, mais il ne peut guère subsister de doute qu'elle existe car les plus jeunes méduses récoltées sont déjà à un stade à 16 tentacules et 8 statocystes, ce qui implique un développement préalable benthique et, selon toute probabilité, sur un polype fixé, puisqu'aucun stade évolutif antérieur n'a pu être recueilli dans les filets pélagiques.

Stade I. - Possède 16 tentacules (4 d'ordre 1 ou radiaires, 4 d'ordre 2 et 8 d'ordre 3); seuls, les tentacules d'ordre 3 sont munis d'une ventouse; 8 statocystes; pas de trace de gonades.

Stade II. - Diffère du stade I par la présence de ventouses aux tentacules d'ordre 2 et par l'apparition d'un léger renflement au débouché de chaque canal radiaire dans l'estomac.

Stade III. - A leur tour, les tentacules d'ordre 1 ont des ventouses, et les renflements proximaux des canaux radiaires se font plus distincts.

Stade IV. - Apparition de 8 tentacules d'ordre 4 et dépourvus de ventouses à des emplacements bien définis et constants; les renflements de la base des canaux radiaires deviennent très nets.

Stade V. - Apparition de 8 nouveaux tentacules d'ordre 4', eux aussi à des emplacements bien définis et constants; les renflements de la base des canaux radiaires sont bien distincts de la paroi stomacale.

Stade VI. - Similaire au stade V, mais les renflements de la base des canaux radiaires ont émigrés le long de ces derniers jusqu'à une faible distance du canal circulaire.

Stade VII. - Les tentacules d'ordre 4 ont maintenant des ventouses; apparition, toujours à des emplacements bien définis et constants, de 8 tentacules d'ordre 5 et de 8 nouveaux statocystes; les tentacules d'ordre 4' et 5 restent sans ventouse; les renflements des canaux radiaires sont devenus des gonades fonctionnelles, ovalaires - bosselées, de sexe ♂ ou de sexe ♀ suivant les individus. Ainsi, le stade terminal comporte 40 tentacules (dont 24 avec ventouses) et 16 statocystes. Il convient de faire quelques remarques sur ce développement.

Tout d'abord, il semble bien qu'il y ait un ralentissement puis un arrêt dans l'apparition des ordres successifs de tentacules à mesure que les gonades se développent; par ailleurs, on observe parfois, dans le stade terminal, l'apparition de ventouses sur quelques tentacules d'ordre 4', ce qui prouve bien qu'il n'y a qu'une seule catégorie de tentacules, dont les derniers apparus voient leur développement inhibé lors de la maturité sexuelle. L'ombrelle est sensiblement aussi haute que large chez la jeune méduse alors que, lors de la migration des renflements des canaux radiaires, elle tend rapidement à prendre une forme discoïde.

Il est logique de penser que toutes ces transformations ont leur origine en relation avec la différenciation des gonades.

Il convient de remarquer que le stade I présente une remarquable homologie avec la fig. 43 de la pl. 5 de MAYER (1904) représentant une jeune "Cubaia aphrodite" des Bahamas car, dans les deux cas, malgré des différences dans l'emplacement des statocystes, les ventouses se développent en premier lieu sur les tentacules d'ordre 3. Cependant MAYER (1900) avait, par ailleurs, représenté, fig. 10, pl. 5, sous le nom de Gonionemoides geophila ultérieurement considéré par lui (1910) comme synonyme de Cubaia aphrodite, une jeune méduse chez laquelle les ventouses se développent d'abord sur les tentacules d'ordre 1, puis d'ordre 2... Si l'on négligeait les différences dans l'emplacement des statocystes, on pourrait penser que la jeune méduse figurée en 1904 par MAYER est en réalité une jeune Scolionema, ce qui, du point de vue répartition géographique, ne serait guère surprenant puisque les Scolionema sont circumtropicales et existent aux Bermudes : il convient d'attendre de nouvelles recherches pour préciser ce point.

Les étapes successives du développement de la méduse Scolionema sont, par ailleurs, bien différentes de celles des méduses les plus voisines Cubaia aphrodite et Gonionemus vertens.

La comparaison entre mon matériel et le travail d'UCHIDA (1929) reprenant et complétant celui de KINOSHITA (1916), permet de constater l'identité du processus d'apparition des tentacules et des statocystes à Villefranche et au Japon, à l'exception peut-être de l'apparition des premières ventouses tentaculaires non décrite par UCHIDA. Cependant, au Japon, s'il est vrai qu'il existe des méduses matures à un stade à 40 tentacules, la majorité d'entre elles peuvent en acquérir un beaucoup plus grand nombre, l'adjonction de tentacules supplémentaires s'effectuant durant une multiplication asexuée par bourgeonnement de jeunes méduses sur les renflements des canaux radiaires: dès que cette multiplication asexuée prend fin et que les gonades se développent, il semble

bien alors y avoir inhibition et arrêt dans l'apparition des tentacules, d'où leur présence en un nombre variable, proportionnel à la durée de la multiplication asexuée, chez les méduses matures.

A Villefranche où, comme nous l'avons vu, il n'y a pas de stade de multiplication asexuée, les gonades se présentent sous la forme de masses ovalaires irrégulièrement bosselées, alors qu'elles sont papilliformes chez les exemplaires japonais; cette différence semble pouvoir s'interpréter de la manière suivante : un développement papilliforme succède à la multiplication asexuée chez les exemplaires japonais dont les renflements ont alors subi de fortes déformations et, tout au contraire, en Méditerranée, les gonades ne sont jamais papilliformes par suite de l'absence d'une multiplication asexuée. Les exemplaires à nombreux tentacules et gonades papilliformes récoltés dans les régions chaudes des Océans Indien et Pacifique pourraient être ainsi considérés, si cette hypothèse se révélait exacte, comme ayant passé par une longue période de multiplication asexuée, ce qui est logique puisqu'il s'agit là de captures effectuées dans les régions les plus propices de l'habitat de cette espèce circum-tropicale; au contraire, dans les stations les plus septentrionales, donc les moins favorables (Bermudes, Méditerranée, Japon), le nombre des tentacules resterait toujours moindre par raccourcissement ou disparition de la période de multiplication asexuée et, le plus souvent, la maturité sexuelle serait atteinte avant que les derniers tentacules aient différencié leurs ventouses.

WEILL (1938) n'a malheureusement pas précisé si les "gonades globuleuses" de ses exemplaires des Bermudes, possédant de 70 à 84 tentacules tous munis de ventouses, étaient lisses ou papilleuses. L'étude des spécimens méditerranéens ayant montré l'identité de la taille des méduses matures des deux sexes, le nanisme des exemplaires mâles des Bermudes ne doit pas être un cas de dimorphisme sexuel, mais plutôt correspondre à une race naine.

On peut être tenté d'imputer l'absence de multiplication asexuée des Scolionema de Villefranche à la destruction automnale hivernale des prairies de Posidonies : s'il y avait une multiplication asexuée, les gonades arriveraient à maturité plus tardivement et postérieurement à la destruction momentanée du biotope entraînant elle-même la disparition des méduses; des lignées soumises à une multiplication médusaire asexuée ne pourraient pas atteindre la reproduction sexuée et céderaient la place à des lignées à développement sexuel rapide. Il y a cependant deux faits dont cette théorie ne tient nul compte : en premier lieu il doit y avoir possibilité de survivance à chances égales de polypes de n'importe quelle lignée par multiplication asexuée des polypes eux-mêmes, donc la libération chaque année de nouvelles méduses à multiplication asexuée serait toujours possible; en second lieu la multiplication asexuée n'a encore jamais été signalée à Villefranche, même au début de l'été, alors qu'elle aurait largement la possibilité de s'effectuer et de céder la place au développement des gonades avant la destruction automnale--hivernale des prairies de Posidonies. Il semble donc que ce phénomène soit ici plutôt en rapport avec le caractère septentrional de Villefranche dans l'aire de répartition de l'espèce, et non en rapport avec les conditions de milieu particulières aux herbiers de Posidonies.

IV. - Présence de Scolionema suvaensis dans le Golfe de Marseille.

Lors d'un plancton de surface effectué le 15 juin 1951 entre les Ilettes d'Endoume et la balise du Canoubier, deux exemplaires de Scolionema furent recueillis, l'un appartenant au stade I et l'autre au stade V; l'apparence des gonades immatures de ce dernier exemplaire semble indiquer qu'il est de sexe mâle. Il est probable qu'il s'agit là d'exemplaires entraînés vers la surface par les courants à partir de la vaste prairie de Posidonies qui tapisse une grande partie du fond de la rade : Scolionema est d'ailleurs la plus active des méduses de l'herbier et celle qui semble pouvoir s'en écarter le plus fréquemment.

La coloration était la même que celle des exemplaires de Villefranche. Je signale ici un détail omis dans mon précédent travail : la méduse étant examinée sur fond noir, les bulbes tentaculaires présentent une tache d'un vert lumineux sur un fond orangé-saumonné.

En méditerranée comme au Japon, la méduse Scolionema peut donc se rencontrer depuis le printemps jusqu'à l'automne.

V. - Un jeune stade de *Olindias phosphorica* (Delle Chiaje).

Dans mon précédent travail sur les Clindiadidae, j'ai attiré l'attention sur l'absence de documents concernant les jeunes stades des méduses Olindias méditerranéennes. Or, le 16 juillet 1952, un dragage dans l'herbier de Posidonies de la baie de Marseille m'a permis de récolter un échantillon mesurant un centimètre de diamètre; chaque quadrant possède un canal ombrellaire centripète n'atteignant pas l'estomac et, de part et d'autre de ce premier canal, les ébauches de deux autres canaux centripètes; le manubrium, très protractile, peut saillir hors du velum; les ébauches des gonades, pas encore sinususes, se présentent sous la forme d'un léger renflement des deux tiers proximaux des canaux radiaires. La coloration, relevée sur l'exemplaire vivant, était la suivante : manubrium à irisations vertes; partie moyenne de l'estomac avec des traces d'un vermillon orangé dans sa masse; base de l'estomac vermillon sombre; gonades vermillon entourées d'un épais liseré à irisations vertes; canaux radiaires et canaux centripètes à irisations vertes; canal circulaire et base des tentacules d'un vermillon carminé assez clair; partie proximale des tentacules avec des granulations pigmentaires noires dans les amas nématocystiques; le reste de l'animal incolore et hyalin.

VI. - Contribution à la connaissance du cnidome des *Olindiadidae* méditerranéens.

Le cnidome des Olindiadidae est relativement mal connu.

Les seules indications que l'on puisse retenir, soit parce qu'elles comportent une bonne figuration, soit parce que la description précise la catégorie, sont les suivantes:

VANEY et CONTE (1901) figurent un Eurytèle microbasique hétérotriche chez une méduse Craspedacusta de Lyon;

JOSEPH (1925) figure des Eurytèles microbasiques hétérotriches chez des méduses Gonionemus obtenues en aquarium;

WEILL (1934) décrit des Eurytèles microbasiques hétérotriches chez les méduses Gonionemus de Woods Hole et chez des polypes Craspedacusta de Londres;

WEILL (1936) décrit des Eurytèles microbasiques hétérotriches chez les polypes Olindias des Bermudes;

WEILL (1938) figure un Eurytèle microbasique chez une méduse Scolionema des Bermudes.

Ces diverses indications paraissent donc, à première vue, en faveur de l'existence chez les Olindiadidae d'un monocnidome composé d'Eurytèles microbasiques hétérotriches. J'ai cependant voulu vérifier sur mon matériel la nature du cnidome des méduses des genres Olindias, Scolionema et Gonionemus, et j'ai eu la surprise de constater qu'en réalité chez le premier existait un triconidome et chez les deux autres un biconidome (sous réserve, bien entendu, de l'adjonction possible de nouvelles catégories au cnidome total de l'espèce lorsque seront mieux connus les polypes).

Chez la méduse Olindias phosphorica, les tentacules renferment trois catégories distinctes: des Eurytèles microbasiques ovalaires peu nombreux, des Atriches allongés peu nombreux, et de très nombreux Mastigophores microbasiques à capsule très allongée et hampe munie seulement de quelques épines à son extrémité distale (le filament de ces Mastigophores est relativement épais); les lèvres du manubrium renferment des mastigophores microbasiques et quelques Atriches, ces deux catégories y étant un peu plus petites que dans les tentacules.

Je n'ai pu observer les épines de la hampe des Eurytèles microbasiques en raison de l'aspect chiffonné que prend cette hampe dévaginée dans mes préparations.

Chez les méduses Scolionema suvaensis et Gonionemus vertens, on observe sur les tentacules des Eurytèles microbasiques hétérotriches ovoïdes entre lesquels une recherche attentive m'a permis d'observer quelques rares Atriches à capsule très allongée et moitié plus petits que les Eurytèles; les lèvres du manubrium renferment des mastigophores microbasiques et quelques Atriches, ces deux catégories y étant plus petites que dans les tentacules.

En présence de tels résultats, il conviendra donc de rechercher s'il n'existe pas aussi de petits Atriches chez Craspedacusta, cette catégorie de nématocystes étant, chez les Olinidiadidae, de fort petite taille et pouvant facilement passer inaperçue.

A titre d'indication, je mentionnerai enfin que j'ai observé un bicnidome exactement identique (tant par ses catégories que par la localisation, la taille et l'abondance de celles-ci) à celui des Scolionema et Gonionemus chez des méduses Gossea corynetes (Gosse) 1853 du Maroc. Il s'agit d'échantillons que j'avais précédemment décrits (1952) comme Gossea faureae n. sp., sous la réserve que les figurations par les auteurs de Gossea corynetes, que je n'avais pu examiner moi-même et qui me paraissait en différer quelque peu, soient correctes. Or, la récente publication par F.S. RUSSELL (1953) d'une excellente figure de G. corynetes montre l'inexactitude des précédentes figurations et l'identité complète des spécimens du Maroc avec G. corynetes.

VII. - Présence accidentelle de la Trachyméduse Ptychogastria asteroides (Haeckel) 1879 dans l'herbier de Posidonies de Villefranche-sur-Mer.

Ptychogastria asteroides est une rare Trachyméduse dont on ne connaissait jusqu'ici que deux exemplaires signalés et décrits par HAECKEL (1881): une jeune méduse, à l'entrée du détroit de Gibraltar, 36° 25'N,

8° 12' W, Station 4 du "Challenger", le 16 janvier 1873,
par -600m.;

un mâle mature, à quelques miles de Pola (Adriatique), le 15 avril
1878, par -200m.

Or, dans une récolte planctonique effectuée le 4 avril 1953, à
une profondeur d'environ 10 mètres, au niveau de la frondaison de l'her-
bier de Posidonie qui s'étend devant le Laboratoire de Villefranche, la
seule méduse récoltée fut, à ma grande surprise, une Ptychogastria aster-
roides immature.

Isolée dans un cristalliseur, cette méduse se posait momentanément
sur le fond, le pôle aboral restant orienté vers le haut, et se
fixait au moyen de ceux de ses tentacules qui sont terminés par une ven-
touse (qu'ils soient ou non munis d'une ventouse, tous les tentacules
ont un axe endodermique plein constitué par une seule file de cellules
discoides). De temps en temps, elle se déplaçait d'une nage brusque et
saccadée à la façon d'un Cladonema, mais tellement rapidement qu'elle
paraissait sauter d'un point à un autre. A aucun moment je ne l'ai vu se
laisser flotter entre deux eaux.

Le fait qu'aucun autre exemplaire de cette espèce n'ait été récolté
dans les herbiers de Posidonias et que, le jour de sa récolte, les
habituelles méduses de l'herbier aient été absentes par suite de coups
de mer ayant préalablement renouvelé les masses d'eau de la rade, montre
bien que cette P.asteroides ne peut être considérée comme hôte normal
des herbiers, mais qu'elle y a été accidentellement introduite à la fa-
veur d'un coup de mer. Quoi qu'il en soit, le comportement de Ptychogas-
tria montre qu'elle ne doit guère quitter le voisinage du fond de la
mer, et les deux signalisations de HAECKEL montrent qu'il s'agit d'une
espèce vivant à une assez grande profondeur : le jour où l'on pourra ef-
fectuer des prélèvements planctoniques en profondeur au voisinage immé-
diat du fond, cette méduse sera certainement recueillie fréquemment.

La coloration, notée sur l'animal vivant, était la suivante : manubrium blanc avec une macule carmin sombre à chaque angle; estomac jaune orangé; base des 16 faisceaux de tentacules carmin assez sombre; bord ombrelaire jaune laiteux entre les insertions des faisceaux de tentacules; tentacules jaune translucide; le reste de l'animal incolore et hyalin.

L'étude du cnidome a montré que les tentacules présentaient de petits Sténotèles. Les lèvres du manubrium contiennent des Sténotèles, la plupart plus gros que ceux des tentacules.

Je tiens à renouveler ici mes remerciements à G.TREGOUBOFF qui a bien voulu m'accueillir à de nombreuses reprises à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer et a, de la sorte, rendu possible cette étude.

STATION ZOOLOGIQUE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER
et STATION MARINE D'ENDOUME.

B I B L I O G R A P H I E

HAECKEL H.

1881. Report "Challenger" Exped., Zool., V. 4, p. 20, pl. 7 et 8.

JOSEPH H.

1925. Zeits. Wiss. Zool., V. 125, pp. 374 à 434, pl. 8.

KINOSHITA K.

1916. Dobutsugaku Zasshi, V. 28, pp. 425 à 451.

B I B L I O G R A P H I E (suite)

MAYER A.G.

1900. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, V. 37, pp. 62 et 63, pl.3 à 5.
1904. Mem. Nat. Sci., Mus. Brooklyn Inst. Arts Sci., V. 1, pp. 3
à 5, et pp. 21 à 23.
1910. Medusae of the world, Washington, V. 2, p. 351.

PICARD J.

1951. Arch. Zool. Exp., V. 88, pp. 39 à 48.
1952. Comptes rendus Soc. Sci. Nat. du Maroc, N°3, p. 67.

RUSSELL F.S.

1953. The Medusae of the British Isles, Cambridge, pl. 23, fig.1.

TEISSIER G.

1950. Arch. Zool. Exp., V. 87, pp. 6 à 9.

UCHIDA T.

1929. Annot. Zool. Japon., V. 12, pp. 351 à 372, pl. 1.

VANEY C. et CONTE A.

1901. Zool. Anzeig., V. 24, pp. 533 et 534.

WEILL R.

1934. Contribution à l'étude des Cnidaires et leurs nématocystes,
Thèse, Paris, pp. 490 à 492.
1936. Comptes rendus Acad. Sci., V. 203, p. 1018.
1938. Bull. Soc. Zool. France, V. 63, pp. 33 à 41.