

ÉTUDE DES HYDRAIRES EPIPHYTES DES PHANÉROGAMES MARINES DE LA RÉGION DE TULEAR (SUD-OUEST DE MADAGASCAR) (*)

Nicole GRAVIER

Station marine d'Endoume, Marseille 7^e

SUMMARY

This work is a part of a general study of the marine benthonic communities in the vicinity of Tuléar (S.W. Madagascar).

The epiphytic Hydroids on marine Phanerogams are separated in : 16 species fixed on the leaves, 9 fixed on the stems and 3 on the stems and oldest leaves.

The distribution of the species collected on sea grasses has been studied through two different ways, which are complementary :

- Distribution according to the nature of the living substratum : the greater number of epiphytic species settle preferentially on the Phanerogam *Cymodocea ciliata* (such a sea-grass seems to be corresponding with *Posidonia oceanica* of the Mediterranean sea).

- Distribution according to the environment conditions : the vertical frequency is ruled by the emersion at low tide ; the horizontal frequency is ruled by the hydrodynamic regime.

The problems of accomodation of the Hydroid colonies to their flexible substratum and to the friction phenomena of the leaves, one against another, are considered.

The epiphytic Hydroids being very abundant, they have a great importance in the production of the sea grass beds : acting as predators, they induce a cut in the food webs, at the secondary level.

RESUME

Ce travail s'intègre dans une étude générale des biotopes marins de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar).

Le peuplement d'Hydroïdes épiphytes est constitué de 16 espèces fixées sur les feuilles, 9 sur les tiges et 3 sur les tiges et les vieilles feuilles des Phanérogames.

La répartition de ces Hydraires épiphytes des Phanérogames marines est étudiée sous deux angles complémentaires :

- Répartition en fonction du substrat biologique : la plupart des espèces épiphytes se fixent préférentiellement sur *Cymodocea ciliata* (cette plante paraît correspondre à la *Posidonia oceanica* de Méditerranée).

- Répartition en fonction des facteurs abiotiques : la distribution verticale est conditionnée par l'exondation, la distribution horizontale par l'hydrodynamisme.

Les problèmes d'adaptation des colonies à leur substrat flexible et aux phénomènes de frottement des feuilles entre elles sont envisagés.

La grande abondance des Hydroïdes épiphytes permet d'entrevoir leur incidence sur la production des herbiers : prédateurs, ils provoquent un blocage de la chaîne alimentaire au niveau de l'échelon secondaire.

Mots descripteurs : Hydraires épiphytes, Ecologie, Phanérogames marines, Madagascar.

(*) Thèse présentée le 25 Avril 1969, pour l'obtention du grade de Docteur en Océanographie.

INTRODUCTION

Lors de ses premiers séjours à Tuléar, PICARD fut frappé de la très grande place qu'occupent les Hydroïdes dans la faune épiphyte des herbiers, ce qui n'est le cas ni en Méditerranée ni en Manche. Il pensa alors qu'une étude systématique et écologique de ces Hydroïdes serait intéressante, et m'en confia, quelques années plus tard, la réalisation.

1 - BUT DU TRAVAIL

Ce travail a pour but d'étudier la bionomie des Hydraires épiphytes des Phanérogames marines de la région de Tuléar. Dans un premier temps, je traiterai de la répartition de ces Hydraires sur les différentes espèces de Phanérogames susceptibles de leur servir de support ; dans un second temps, de leur répartition dans les divers types d'herbiers de la région. Seront ensuite envisagées les adaptations à la vie épiphyte et, enfin, les rapports éventuels des Hydraires avec d'autres animaux vivant dans le biotope herbier.

L'étude systématique des Hydraires épiphytes des Phanérogames, envisagée à l'origine dans le cadre de cette thèse, sera publiée ultérieurement.

2 - HISTORIQUE

Bien peu de travaux mentionnent des Hydraires récoltés à Madagascar. La publication la plus importante est celle de BILLARD (1907). Bien que certaines des espèces qu'il cite aient été récoltées à Tuléar, il s'agit la plupart du temps d'Hydraires de grande taille qui existent en particulier sur la pente externe des récifs. C'est pourquoi ne figurent, dans cet ouvrage, que très peu des petites espèces épiphytes que j'ai récoltées.

De nombreux travaux ont été effectués, du point de vue systématique, sur des Hydraires récoltés dans les biotopes récifaux des régions indopacifiques (cf. bibliographie). Mais les signalisations d'espèces épiphytes y sont peu fréquentes, et la dissociation est rarement faite entre les deux types de substrats végétaux : Algues et Phanérogames.

En ce qui concerne l'écologie, un travail récent sur les Hydraires des récifs de la Mer Rouge a été commencé par MERGNER (1967), mais à l'heure actuelle seule la partie concernant les conditions de milieu est publiée.

Les seules publications traitant d'Hydraires épiphytes de Phanérogames sont celles de PHILBERT (1935) et de PICARD (1952), concernant les herbiers de Zostéracées des côtes françaises de la Méditerranée.

Enfin, assez récemment, une équipe de chercheurs japonais de la Station d'Asamushi a étudié la disposition de quelques Hydraires sur des Sargasses et, par ailleurs, les phénomènes d'interaction entre des colonies d'espèces différentes.

3 - GENERALITES

Tuléar est situé dans le sud de la côte ouest de Madagascar. A quelques kilomètres au sud de la ville passe le tropique du Capricorne, traversant la zone prospectée. La région est affectée par des marées de type semi-diurne. Les basses mers de vives eaux se situent au milieu de la journée et au milieu de la nuit.

Le Grand Récif est un récif barrière parallèle à la côte. Entre le récif et le littoral se trouve un chenal dont la profondeur n'excède pas une quinzaine de mètres. Dans le sud de Tuléar, des récifs, appelés récifs internes, s'intercalent entre le chenal et la côte. Ces récifs, plus ou moins bien développés du point de vue des Madréporaires, possèdent tous des herbiers qui sont ou ne sont

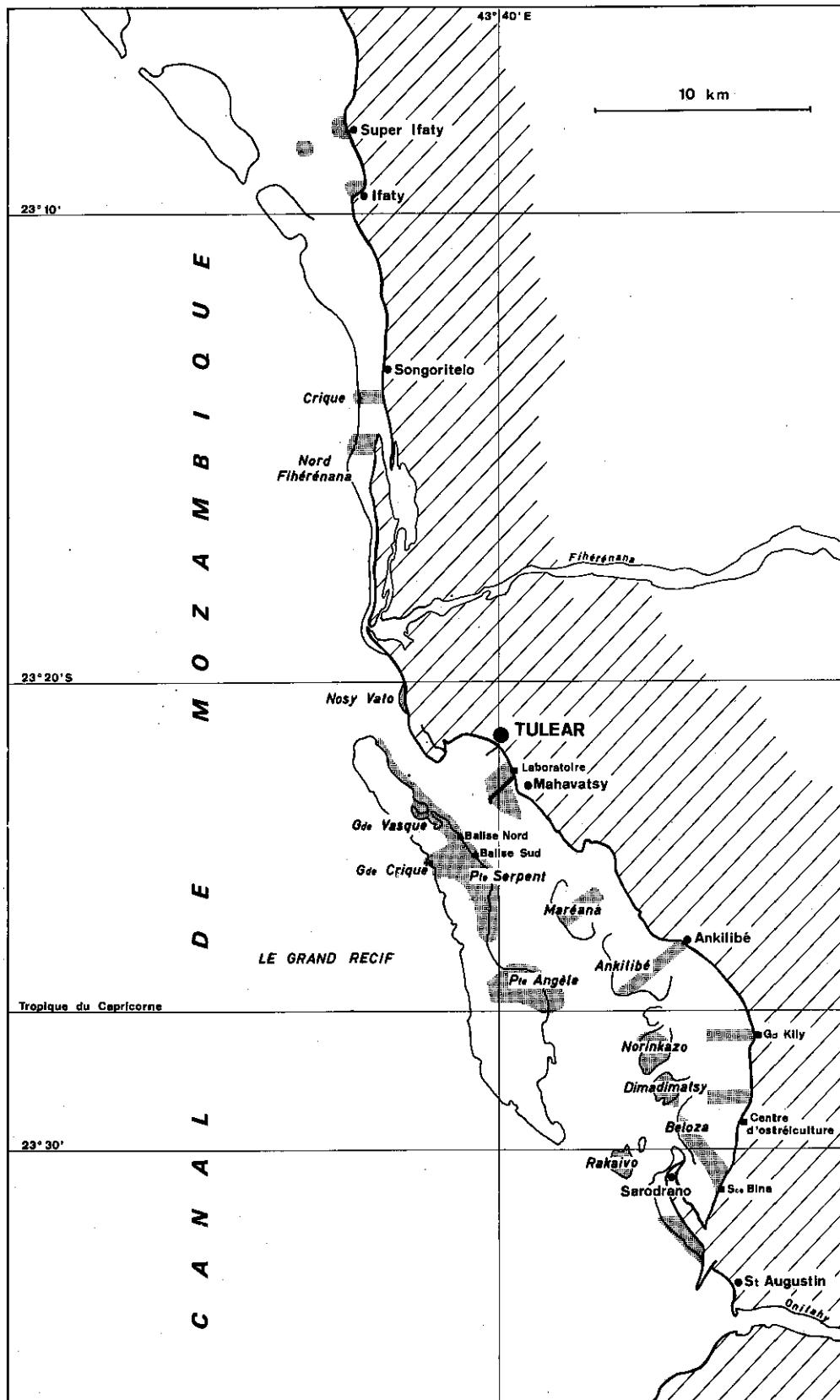


Figure 1 - Zones de prélèvement.

pas en continuité avec les herbiers littoraux, selon que le chenal secondaire qui les sépare de la côte est bien formé ou non. En fait, seuls Norinkazo et Dimadimatsy possèdent une individualité et subissent, de ce fait, les influences terrigènes les plus faibles. Dans les autres cas, le chenal secondaire est très peu marqué et entièrement occupé par les Phanérogames ; à ce moment, les herbiers qui débutent en dessous de la mangrove littorale se continuent sans interruption jusque sur les récifs internes, couvrant alors une très grande superficie.

La grande houle affectant le canal de Mozambique arrive sur le Grand Récif par le S.W. et déferle au niveau de la levée de blocs. Elle pénètre dans le chenal par la passe Sud et s'atténue progressivement ou provoque la formation de vagues et de clapots, lors des plus gros temps. Par la passe Nord entrent des courants responsables de l'envasement du littoral, car ils apportent une importante fraction terrigène issue du fleuve Fihherenana.

Les herbiers sont situés dans les zones de décantation des sédiments fins et des matières organiques, zones d'atténuation des courants.

4 - LOCALISATION DES STATIONS

J'ai effectué mes prélèvements lors d'un séjour de deux mois à Tuléar, du 6 août au 9 octobre 1967. Mes prospections se sont étendues depuis Super-Ifaty, au nord, jusqu'à Sarodrano, au sud de Tuléar. Les zones d'herbier prospectées sont figurées en pointillés sur la figure 1. La multiplication des stations avait pour but d'établir une liste, aussi complète que possible, des Hydriaires épiphytes ; la comparaison entre stations diverses, placées dans des conditions déterminées, permet de séparer des lots d'espèces ayant des répartitions semblables, au sein même de l'herbier. C'est ainsi que même lorsque la liste des Hydriaires d'une station n'est pas complète, la comparaison des différentes stations donne de bonnes indications quant à la position écologique des espèces.

Les herbiers prospectés se trouvent dans les Ensembles que PICARD (1967) a désignés sous les noms suivants : Epirécifal, Postrecifal et Frontolittoral. Il y a deux sortes d'herbiers : ceux qui émergent lors des B.M.V.E.* et qui sont donc accessibles en marées, sur le récif et sur le littoral ; ceux qui n'émergent jamais et ne sont accessibles qu'en plongée, dans le chenal d'arrière-récif. Les herbiers installés sur la pente littorale du chenal sont séparés de ceux qui sont sur la

TABLEAU 1

Essai de répartition des Phanérogames marines dans les divers Ensembles

	FRONTOLITTORAL				POSTRECIFAL		EPIRECIFAL		FRONTO-RECIFAL
	hauts niveaux		bas niveaux		ceintures		cuvettes	hauts niveaux	
		cuvettes.		cuvettes.					
<i>Diplanthera wrightii</i>	++		++					++	
<i>Diplanthera uninervis</i>		++		++		(+)	++	+	
<i>Diplanthera cf. beaudettei</i>				+		++	++		
<i>Halophila minor</i>	++			+					
<i>Halophila ovalis</i>						++		+	
<i>Halophila cf. stipulacea</i>		(+)?				++		(+)?	
<i>Cymodocea rotundata</i>		++		++	++		++	+	
<i>Cymodocea serrulata</i>				+		++	++		
<i>Syringodium isoetifolium</i>				+	++	++	++		
<i>Thalassia hemprichii</i>		++		+			++	+	(+)
<i>Cymodocea ciliata</i>				+		++	++		++

++ espèce très abondante.
 + " abondante.
 (+) " présente exceptionnellement.
 (+)? " à détermination douteuse.

* BMVE = basses mers de vive-eau.

pente récifale par des sédiments exempts de couverture végétale (ces sédiments ont fait récemment l'objet d'une étude de GUÉRIN-ANCEY, 1970). Sur la zone récifale, outre les herbiers épirécifaux proprement dits, on rencontre de petits herbiers constitués exclusivement par la Phanérogame *Cymodocea ciliata*. Ces herbiers monospécifiques sont situés soit au milieu du platier interne à Madréporaires, soit, le plus souvent, à la limite entre les Ensembles Epirécifaux et Frontorécifaux, sur les déversoirs des criques. *C. ciliata* est même quelquefois implanté en avant de la levée de blocs, dans l'Ensemble Frontorécifal proprement dit.

Je n'ai fait que très peu de prélèvements du côté littoral du chenal postrécifal : c'est une partie qui ne peut être atteinte en marée que dans son extrême limite supérieure au moment des plus grandes basses mers de vive eau ; par ailleurs, il est difficile et dangereux d'y plonger à cause de la très forte turbidité de l'eau, due à l'abondance du matériel terrigène en suspension.

Le tableau 1 donne une idée de la répartition moyenne des Phanérogames selon la topographie des différents Ensembles, depuis le littoral jusqu'au front du récif.

5 - MODE DE PRELEVEMENT

Pour chaque station, le but à atteindre étant, d'une part d'obtenir un inventaire de la faune épiphyte de toutes les Phanérogames en présence, d'autre part de faire une coupe transversale des herbiers accessibles pour essayer de détecter d'éventuelles variations, il fallait éviter de récolter d'inutiles plantes dépourvues d'Hydrides épiphytes. Or l'expérience montre que des récoltes effectuées au hasard ne donnent pas ce résultat. J'ai donc effectué des prélèvements au choix : je n'ai cueilli que des Phanérogames portant des Hydrides ; dans la mesure du possible, pour chaque sous-station, je récoltais les Phanérogames les plus variées portant les colonies d'Hydrides les plus variées également. Ces colonies sont, en général, de petite taille ; cependant, avec un peu d'habitude, il est relativement facile de les distinguer (ce qui est pourtant exclu pour les trop petites espèces, telles *Dipurena reesi* et *Perigonimus sp.*). Pour effectuer ces prélèvements, point n'est besoin de prospecter des surfaces très importantes. Au contraire, les Hydrides étant très abondants, il faut effectuer une exploration minutieuse et détaillée d'une aire restreinte.

Les herbiers du littoral et du récif ont été prospectés en marées, ceux du chenal en plongées. Dans les deux cas, cependant, le mode de prélèvement reste le même.

Les Phanérogames qui portent des Hydrides épiphytes sont cueillies et placées dans des sacs de plastique remplis d'eau de mer et préalablement numérotés. Le prélèvement terminé, le sac est fermé par un élastique et placé dans un seau servant au transport. En fin de marée, ou en fin de plongée, tous les sacs sont placés dans des boîtes métalliques, à intérieur tapissé de polystyrène expansé ; ces boîtes protègent le matériel contre l'échauffement, durant le trajet menant au laboratoire. Là, les sacs plastiques sont vidés de leur contenu et les plantes immergées dans des cuvettes d'eau de mer fraîche. Après ces diverses manipulations, les colonies d'Hydrides étaient encore parfaitement vivantes au moment du tri. C'est ainsi qu'un élevage des colonies fertiles a pu être effectué, la libération des méduses ou des produits sexuels étant obtenue après un délai variant de quelques heures à deux jours. Après le tri, le matériel est fixé dans sa totalité, et conservé dans des bocaux de verre remplis d'eau formolée.

6 - LISTE SYSTEMATIQUE DES ESPECES D'HYDRAIRES RECOLTEES DANS LES HERBIERS

A - GYMNOBLASTEAE

- Filifera

Famille des CLAVIDAE

Clava cf. multicornis (Forskål, 1775).
Turritopsis sp.

Famille des TUBULARIIDAE

Ectopleura bethae (Warren, 1908).

Famille des EUDENDRIIDAE

Eudendrium angustum Warren, 1908.
Eudendrium cf. arbuscula Wright, 1859.
Eudendrium capillare Alder, 1856.

Famille des BOUGAINVILLEIDAE

Parawrightia robusta Warren, 1907.
"Perigonimus sp."
Bougainvilleidae sp. ind.

- Capitata

Famille des CORYNIDAE

Coryne pusilla Gaertner, 1872.
Dipurena reesi Vannucci, 1956.
Corynidae sp. ind.

Famille des CLADOCORYNIDAE

Cladocoryne floccosa Rotch, 1871.

Famille des HALOCORDYLIDAE

Halocordyle disticha (Goldfuss, 1820) var.
australis (Bale, 1884).

B - CALYPTOBLASTEAE

Famille des LAFOEIDAE

Hebella scandens (Bale, 1888) var. *contorta* Mark-
tanner-Turneretscher, 1890.

Famille des HALECIIDAE

Halectum reflexum Stechow, 1920.
Halectum sp. 1.
Halectum sp. 2.

Famille des CAMPANULINIIDAE

Cuspidella costata Hincks, 1868.
Lineolaria sp.

Famille des CAMPANULARIIDAE

Campanularia morgansi Millard, 1957.
Campanularia sp. 1.
Campanularia sp. 2.
Obelia geniculata (Linné, 1758).
Obelia oxydentata Stechow, 1914.
Clytia cf. *gracilis* (Sars, 1851).
Clytia gravieri Billard, 1904.
Clytia jonhstoni (Alder, 1856)
Clytia noliformis Mc. Crady, 1859.
Clytia sp. 1.
Clytia sp. 2.
Campanulariidae sp. ind.

Famille des SYNTHECIIDAE

Hincksella corrugata Millard, 1958.

Famille des SERTULARIIDAE

Tyroscyphus fruticosus (Esper, 1788-1830).
Tyroscyphus sibogae Billard, 1930.
Calamphora campanulata (Warren, 1908).
Ablettinaria laevimarginata (Ritchie, 1907).
Sertularia distans Lamouroux, 1816.
Sertularia sp.
Dynamena cornicina Mc. Crady, 1858.
Dynamena cristoides (Lamouroux, 1824) var.
gigantea Billard, 1924.
Pasythea quadridentata (Ellis & Solander, 1786).
Sertulariidae sp. 1.
Sertulariidae sp. 2.

Famille des PLUMULARIIDAE

Antenella secundaria (Gmelin, 1788-1793).
Antenella sp. 1.
Antenella sp. 2.
Halopteris diaphana (Heller, 1868).
Halopteris sp.
Pycnotheca mirabilis (Allman, 1883).
Ventromma halectoides (Alder, 1859) var. *minu-*
tus Mammen, 1965.
Plumularia fillicaulis Kirchenpauer, 1876.
Plumularia strictocarpa Pictet, 1893.
Plumularia warreni Stechow, 1920.
Dentitheca crosslandi (Jarvis, 1922).
Lytocarpus philippinus (Kirchenpauer, 1872).

CHAPITRE I

COLONISATION PAR LES HYDROIDES EN FONCTION DES DIVERSES ESPÈCES DE PHANÉROGAMES ET DES PARTIES CONSTITUTIVES DE CES DERNIÈRES

Les problèmes posés par la systématique des Phanérogames marines ne sont, malheureusement, pas encore complètement au point, en particulier en ce qui concerne les espèces des côtes malgaches. On peut, à titre provisoire, classer selon l'ordre suivant les douze espèces (ou actuellement considérées comme telles).

Ordre des ALISMATALES

Famille des HYDROCHARITACEAE

Thalassia hemprichii.

Halophila minor.

Halophila ovalis.

Halophila cf. stipulacea.

(L'*Enhalus acoroides*, bien connu de certains points des côtes malgaches, Nosy Bé en particulier, n'a pas été rencontré dans la région de Tuléar).

Ordre des POTAMOGETONALES

Famille des ZANICHELLIACEAE

Diplanthera tridentata.

Diplanthera wrightii.

Diplanthera uninervis.

Diplanthera cf. beaudetii.

Cymodocea rotundata.

Cymodocea serrulata.

Syringodium isoetifolium.

Cymodocea ciliata.

Il convient maintenant d'étudier la répartition des Hydroïdes, dont la liste systématique a été donnée dans l'introduction, sur ces douze espèces de Phanérogames qui constituent les herbiers de la région de Tuléar.

1 - DISCRIMINATION DES HYDRAIRES ACCIDENTELS ET DES HYDRAIRES LIÉS AUX PHANÉROGAMES MARINES (*)

Sur le tableau 2 sont portées, verticalement, toutes les espèces d'Hydriaires récoltées dans l'herbier, et, horizontalement, les espèces de Phanérogames ; une simple croix indique que tel Hydriaire a été récolté sur telle Phanérogame. (Pour éviter de répéter en partie, au cours de cet exposé, les indications portées sur le tableau 2, les espèces ont été classées dès à présent par affinités).

Il apparaît très nettement, dès le premier examen de ce tableau, que, sur les 54 espèces d'Hydroïdes recensées, 24 n'ont été récoltées que sur la Phanérogame *Cymodocea ciliata* : aucune autre Phanérogame ne s'individualise ainsi en possédant des épiphytes que les autres n'ont pas. Or, *C. ciliata* possède un caractère particulier en la présence constante d'une véritable tige de hauteur variable (10 à 40 cm), toujours très rigide. Parmi les autres espèces de Phanérogames seule *Cymodocea serrulata* présente parfois une courte tige individualisée. *Thalassia hemprichii* et *Cymodocea rotundata* ont la base de leurs plants entourée, juste au dessus du sédiment, par des écailles fibreuses et plus ou moins lacérées, qui sont les vestiges d'anciennes feuilles ; ceci est particulièrement net

(*) Remarque :

Avant de commencer l'étude de la répartition des Hydriaires cités précédemment, je dois attirer l'attention sur le fait que j'ai employé, pour faciliter la lecture, les termes bien connus d'espèces "accidentelles", "préférentielles" ou "exclusives". En fait, ces termes doivent être entendus dans un sens beaucoup plus restreint que celui que leur a donné PICARD (1965), puisqu'il n'est question ici que d'un seul biotope : l'Herbier de Phanérogames. C'est ainsi que lorsqu'il sera mentionné qu'un Hydriaire est préférentiel de telle ou telle Phanérogame marine, ce sera relativement aux autres Phanérogames ; cet Hydriaire pourra être fixé dans d'autres milieux, sur d'autres substrats.

TABLEAU 2

Distribution des Hydraires récoltés dans les herbiers sur les diverses espèces de Phanérogames

	<i>Halophila minor</i>	<i>Halophila ovata</i>	<i>Halophila cf. stipulacea</i>	<i>Diplanthera tridentata</i>	<i>Diplanthera brightii</i>	<i>Diplanthera uniseriata</i>	<i>Diplanthera cf. beaudettei</i>	<i>Cymodocea rotundata</i>	<i>Cymodocea serrulata</i>	<i>Syringodium isoetes foetida</i>	<i>Phalassia hemprichii</i>	<i>Cymodocea ciliata</i>
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Espèces caractéristiques des feuilles :												
<i>Lineolaria</i> sp.						+	+	+	+		+	+
<i>Clytia</i> sp. 1						+	+	+	+	+	+	+
<i>Clytia</i> cf. <i>gracilis</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Clytia</i> sp. 2	+					+	+	+	+	+	+	+
<i>Clytia gravieri</i> id. forme ramifiée	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Clytia johnstoni</i>			+			+	+	+	+	+	+	+
<i>Clytia noliformis</i>			+			+	+	+	+	+	+	+
<i>Obelia oxydentata</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sertularia distans</i>						+	+	+	+	+	+	+
<i>Dynamena cornicina</i>			+			+	+	+	+	+	+	+
<i>Abietinaria laevismarginata</i>						+	+	+	+	+	+	+
<i>Plumularia warreni</i>		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plumularia filicaulis</i>						+	+	+	+	+	+	+
<i>Ventromma halecioides</i>		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dipurena reesi</i>					+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Perigoniatus</i> sp.									+			+
Espèces caractéristiques des tiges et vieilles feuilles :												
<i>Antenella secundaria</i>							+		+	+		+
<i>Halopteris diaphana</i>		+							+	+		+
<i>Coryne pusilla</i>						+	+	+	+	+		+
Espèces caractéristiques des tiges :												
<i>Halecium reflexum</i>							+		+	+		+
<i>Campanularia morgani</i>									+	+		+
<i>Tyrosocyphus fruticosus</i>									+	+		+
<i>Calamphora campanulata</i>							+		+	+		+
<i>Dynamena cristoides</i> var. <i>gigantea</i>						+		+	+	+	+	+
<i>Lytocarpus philippinus</i>							+	+	+	+	+	+
<i>Clava multicornis</i>						+		+	+	+	+	+
<i>Eudendrium capillare</i>						+		+	+	+	+	+
<i>Halocordyle disticha</i> var. <i>australis</i>								+		+		+
Espèces accidentelles :												
<i>Halecium</i> sp. 1												+
<i>Halecium</i> sp. 2						+						+
<i>Campanulariidae</i> sp. ind.												+
<i>Campanularia</i> sp. 2												+
<i>Hincsellia corrugata</i>												+
<i>Tyrosocyphus sibogae</i>												+
<i>Sertulariidae</i> sp. 1												+
<i>Sertulariidae</i> sp. 2												+
<i>Pasythea quadridentata</i>												+
<i>Antenella</i> sp. 1												+
<i>Antenella</i> sp. 2												+
<i>Halopteris</i> sp. 1												+
<i>Pycnotheca mirabilis</i>												+
<i>Plumularia strictocarpa</i>												+
<i>Dentitheca crosslandi</i>												+
<i>Turritopsis</i> sp.												+
<i>Eudendrium angustum</i>												+
<i>Eudendrium</i> cf. <i>arbuscula</i>												+
<i>Parawrightia robusta</i>												+
<i>Bougainvilleidae</i> sp. ind.												+
<i>Cladocoryne floccosa</i>												+
Espèces récoltées une fois sur les feuilles :												
<i>Campanularia</i> sp. 1												+
<i>Obelia geniculata</i>										+		
<i>Sertularia</i> sp.						+				+		
<i>Ectopleura bethae</i>		+								+		
<i>Corynidae</i> sp. ind.									+			

chez *Thalassia hemprichii*. Toutes les autres espèces présentes à Tuléar ont leurs bouquets foliaires émergeant directement du sédiment, et ce sont par ailleurs des espèces petites à très petites : ce n'est qu'exceptionnellement (déchaussements hydrodynamiques à la base des plantes), que ces espèces présentent une courte tige dégagée du sédiment.

L'observation directe *in situ*, lors des nombreuses récoltes effectuées, faisait déjà apparaître le fait que les tiges de *Cymodocea ciliata* possédaient un peuplement à lui seul presque aussi varié que l'ensemble de celui de toutes les autres Phanérogames. Or sur les 24 espèces d'Hydriaires inventoriées sur la seule *C. ciliata*, 3 espèces sont des épiphytes des feuilles, tandis que les 21 autres ont été récoltées sur les tiges seulement.

Quelle est donc la signification de ces 21 espèces à localisation particulière ?

Il faut remarquer tout d'abord que, la *Campanularia morgansi* exceptée, ces espèces n'ont été récoltées qu'une seule fois, ou un petit nombre de fois (tableau 3). D'autre part, elles ont presque toujours été prélevées dans des herbiers d'un type particulier : aucune ne provient de l'herbier mixte épirécifal ou frontolittoral. Quand à celles provenant des herbiers mixtes du chenal post-récifal, elles étaient fixées sur des touffes de *C. ciliata* situées à proximité d'une pente interne à Madréporaires, ou d'un platier organogène de récif interne. Le plus souvent, elles proviennent d'herbiers monospécifiques de cette Phanérogame, installés sur un substrat pratiquement dépourvu de sable et de sédiments purs : déversoirs frontorécifaux, ballast de fragments de Madréporaires morts, etc... *C. ciliata* est la Phanérogame qui tolère les substrats meubles les plus grossiers : elle peut exister là où les sédiments sablo-vaseux font presque entièrement défaut.

Il faut aussi noter que ces Hydriaires ont été le plus souvent trouvés à la base des tiges ; j'ai même quelquefois observé, au moment de la récolte, que certains d'entre eux étaient fixés, dans le voisinage immédiat, sur un substrat induré constitué de Madréporaires morts et d'algues calcaires : à partir de là, ils colonisaient les tiges de *C. ciliata*.

Ces 21 espèces, accidentelles dans les herbiers, sont donc, en quelque sorte, des enclaves d'autres milieux dans le milieu Herbier.

L'étude de quelques prélèvements de substrats organogènes indurés et de grandes algues (*Sargasses* et *Turbinaria*), m'a permis de retrouver certaines de ces espèces. Il est probable que l'étude ultérieure de tous les milieux avoisinant les herbiers permettra de les retrouver toutes et de les replacer dans leurs biotopes respectifs.

Ce premier examen du tableau 2 permet donc de séparer, dès maintenant, deux lots d'espèces, l'un étant formé d'Hydriaires présents de façon accidentelle dans les herbiers.

La *Campanularia morgansi* a été récoltée exclusivement sur les tiges de *Cymodocea ciliata*, mais assez fréquemment : elle ne peut donc être considérée comme une espèce accidentelle. Il faut la rattacher à un groupe dont il sera question par la suite : celui des espèces liées aux tiges des Phanérogames. (Fait remarquable, cette espèce est souvent plus développée sur de grandes algues fixées sur les tiges de *C. ciliata*, que sur les tiges elles-mêmes).

Il faut, par contre, ajouter à ces espèces l'*Halectum* sp. 2, récolté deux fois seulement : une fois sur une tige de *C. ciliata*, une fois sur un rhizome de *Diplanthera uninervis* (ce rhizome était déchaussé, érigé en tige, et atteignait 15 cm).

Ces deux espèces remises à leurs places respectives, la liste des Hydriaires accidentels et les stations d'où ils proviennent sont données par le tableau 3 ; les récoltes éventuelles sur d'autres substrats que les tiges de *C. ciliata* sont également signalées. J'ajouterai ici quelques indications sur ces stations, en précisant que tous les prélèvements ont été faits dans des herbiers ou des touffes monospécifiques de *C. ciliata*. Il y a une exception pour la station d'Ifaty où il s'agit d'un herbier mixte littoral implanté sur du sédiment recouvrant une dalle rocheuse, ou dans les dépressions entourées par les affleurements de cette dalle.

Super Ifaty : grandes taches de *C. ciliata* dans le chenal, face à la passe, en limite des herbiers en "peau de léopard" (CHASSÉ, 1953). Entre ces taches se trouve un herbier mixte à *Cymodocea serpulata*, *Diplanthera cf. beaudettei* et *Halophila cf. stipulacea*.

Crique de Songoritelo (Port-Hippocampe) : herbiers situés sur et en arrière des déversoirs de la crique.

Nord du Grand Récif : touffes de *C. ciliata* situées soit entre la Grande Vasque et le chenal, soit au pied de la pente interne à Madréporaires.

Grande Crique : herbiers situés sur et en arrière du déversoir de la crique.

Pointe Angèle : touffes de *C. ciliata* fixées sur le sédiment grossier, entre les gros pâtés coralliens situés dans la zone la plus haute du chenal.

Ankilibé : herbiers très réduits, situés au niveau des quelques Madréporaires, en limite du banc, aux plus basses mers.

Norinkazo : *C. ciliata* fixés d'une part au pied de la pente à Madréporaires, dans le chenal, d'autre part dans une dépression située au milieu du platier, juste en arrière de la fausse levée de blocs.

Beloza : *C. ciliata* fixés dans une dépression du platier, et ayant pour substrat de gros morceaux de Madréporaires morts.

Rakaivo (Nosy Tafara des cartes) : herbier de *C. ciliata* situé à l'Est de l'île, dans une partie basse fonctionnant comme déversoir, et fixé sur du gros ballast de matériel induré, en particulier des fragments de Madréporaires morts.

Sarodrano : *C. ciliata* implantés à l'arrière, sur et même à l'avant des déversoirs : à ce moment, ils se trouvent sur le platier algal.

TABLEAU 3

Lieux de récoltes des espèces accidentelles

	Super Ifaty	Ifaty	Crique de Songoriteio	Nord Grand Récif	Grande Crique	Pointe Angèle	Ankilibé	Norinkazo	Beloza	Rakaivo	Sarodrano	Nombre récoltes sur tiges <i>Cymodocea ciliata</i>
<i>Halectium</i> sp. 1			+		+							2
<i>Halectium</i> sp. 2			+		+							2
<i>Campanulariidae</i> sp. ind.			+									1
<i>Campanularia</i> sp. 2				+, A								1
<i>Hincksella corrugata</i>						+						1
<i>Tyrosocyphus sibogae</i>										+, A		1
<i>Sertulariidae</i> sp. 1				+								1
<i>Sertulariidae</i> sp. 2										+, A		1
<i>Pasythea quadridentata</i>										+, A		1
<i>Antenella</i> sp. 1				+								1
<i>Antenella</i> sp. 2	+			+					+			3
<i>Halopteris</i> sp.	+			+			+	+				4
<i>Pycnotheca mirabilis</i>	+						+	+				3
<i>Plumularia strictocarpa</i>							+	+, A	+, A			3
<i>Dentitheca crosslandi</i>	+									+, A		2
<i>Turritopsis</i> sp.		+										1
<i>Eudendrium angustum</i>				+		+						6
<i>Eudendrium</i> cf. <i>arbuscula</i>				+, SD			+			SD		2
<i>Parawrightia robusta</i>					+						+	5
<i>Bouga invilleidae</i> sp. ind.									+		+	4
<i>Cladocoryne floccosa</i>					+							1

Ces espèces sont toujours dans des milieux plus ou moins agités : en effet dans les parties plus calmes, les sédiments fins décantent, et les véritables herbiers s'installent.

Enfin, les tiges de *C. ciliata* sur lesquelles ces espèces accidentelles ont été trouvées représentent un support totalement différent du feuillage des Phanérogames : elles sont assimilables, de par leur consistance, à des substrats solides.

- Avant d'aborder l'étude des espèces épiphytes, il faut isoler cinq Hydraires dont on ne peut envisager d'expliquer la répartition parce qu'ils n'ont été récoltés qu'une seule fois. Cette unique récolte provient du feuillage des Phanérogames et d'herbiers formés de plusieurs espèces mélangées. C'est pourquoi je les ai séparées des espèces accidentelles. Il s'agit des Hydraires suivants :

Ectopleura bethae : elle a été récoltée sur une feuille verte de *Syringodium isoetifolium*, dans l'herbier postrécifal, au niveau de la Pointe Serpent. Dans le même prélèvement, il y avait, sur une feuille d'*Halophila ovalis*, un petit polype de *Tubulariidae* non identifiable qui est, peut être, la forme jeune de cette espèce.

Corynidae sp. ind. : une belle colonie stérile de cette espèce était fixée sur les feuilles extérieures, couvertes d'algues, d'un plant de *Cymodocea rotundata*, à l'arrière de la levée de blocs du récif de Sarodrano. Cette espèce diffère de la *Coryne pusilla*, fréquente dans cette station, par sa couleur entièrement blanche sur le vivant, par son absence totale de ramification et surtout par la présence de quatre tentacules capités plus gros que les autres. Ces tentacules sont rangés en un cercle péribuccal, ce qui donne à cette espèce une allure de *Zanclaea*. Cependant il s'agit d'un Hydraire de la famille des *Corynidae* : en effet, les gros nématocystes sténotèles contenus dans les capitations sont de forme ovale et non pas ronde comme ceux des *Pteronematidae* (*Zanclaea*).

Campanularia sp. 1 : elle a été récoltée dans l'herbier postrécifal, au niveau de la Pointe Angèle. La colonie était bien développée et recouvrait entièrement les feuilles vertes d'un plant de *Cymodocea ciliata*.

Obelia geniculata : la colonie était fixée sur une portion de *Syringodium isoetifolium* en état de vitalité réduite, dans les herbiers du chenal de la Pointe Angèle.

Sertularia sp. : des colonies fertiles de cette espèce ont été récoltées sur des *Cymodocea rotundata*, dans la partie supérieure du chenal postrécifal de Mahavatsy. Les gonothèques sont en forme de tonnelets annelés. Le sommet des hydrocaules est muni de magnifiques formations propagulaires semblables à celles décrites chez *Sertularia gracilis* par GRAVELY (1927), et chez *Sertularia loculosa* par VANNUCCI (1946).

On peut à présent considérer que les 28 espèces restantes sont celles qui représentent réellement le peuplement d'Hydriaires épiphytes des Phanérogames marines de la région de Tuléar.

2 - DISCRIMINATION DES HYDRAIRES LIES AUX PARTIES CONSTITUTIVES DES PHANEROGAMES MARINES

La position des épiphytes sur les Phanérogames permet de distinguer trois groupes principaux : les espèces fixées sur les tiges exclusivement, les espèces fixées sur les tiges et les vieilles feuilles, les espèces fixées sur les feuilles vertes et susceptibles ou non de se trouver aussi sur les tiges et vieilles feuilles.

Comment sont constitués ces trois groupes ?

A - Les espèces liées aux tiges

La liste de ces espèces est donnée sur le tableau 2. Comme cela a été dit dans le précédent paragraphe, la Phanérogame *Cymodocea ciliata* possède de grandes tiges dressées atteignant couramment 40 cm. de hauteur. Par ailleurs, *Cymodocea serrulata* possède aussi une tige dressée, mais courte (10 cm. au maximum) et raide. Cependant les Hydriaires épiphytes des tiges sont quelquefois fixés sur d'autres Phanérogames : dans ce cas la fixation se fait sur la gaine foliaire, au dessous de la frondaison, ou sur une portion de rhizome déchaussé prenant un port de tige, et pouvant atteindre parfois une hauteur non négligeable (15 cm chez *Diplanthera uninervis*).

Ceci dit, il est normal que seule *Cymodocea ciliata* serve de support à la totalité des espèces, *C. serrulata* venant en deuxième position.

Le point de fixation sur les tiges semble être différent selon la taille de l'Hydraire épiphyte. Des observations faites sur *C. ciliata* ont montré que les colonies de grande taille sont le plus souvent fixées sur la moitié supérieure de la tige, les hydrocaules ayant une dimension maximale un peu au dessous de la gaine foliaire. Ceci est réalisé chez les espèces suivantes : *Halocordyle disticha* var. *australis*, *Tyrosocyphus fruticosus*, *Dynamena cristioides* var. *gigantea* et *Lytocarpus philippinus*.

Les petites espèces, au contraire, sont souvent à la base ou au milieu de la tige. Elles peuvent remonter jusqu'au sommet de cette tige, mais c'est une place qui est généralement déjà occupée par d'autres petites espèces, épiphytes des feuilles, dont les colonies s'étendent depuis la frondaison jusque sur la partie apicale de cette tige, ou bien par les grandes espèces citées précédemment.

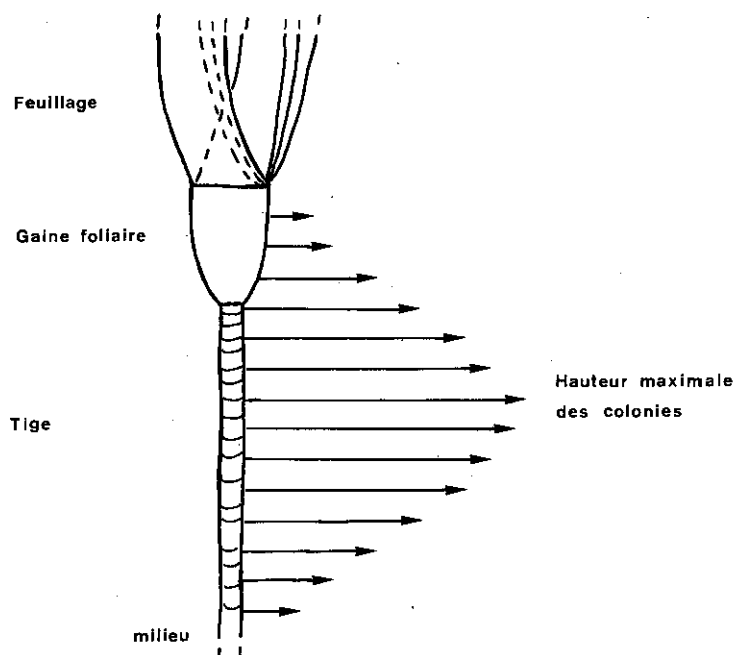


Figure 2 - Position des espèces de grande taille sur les tiges.

B - Les espèces liées aux tiges et aux vieilles feuilles

Il s'agit de trois espèces qui ne semblent pas avoir de position particulière sur les Phanérogames : en effet, elles ont été récoltées sur les rhizomes, près du sédiment, sur les tiges, ou sur les vieilles feuilles externes couvertes de Mélobésiées et d'Ectocarpales.

Seule parmi les trois, *Antenella secundaria* est capable de former de grandes colonies susceptibles de recouvrir les feuilles vertes. *Halopteris diaphana* par contre, n'a été récoltée qu'à l'état de quelques hydroclades groupés. Quant à *Coryne pusilla*, elle forme, en général, de petites colonies assez peu ramifiées.

La répartition de ces espèces sur les Phanérogames est donnée par le tableau 2. Leur répartition dans les herbiers sera étudiée dans le chapitre suivant, et permettra d'expliquer la répartition sur les plantes.

C - Les espèces liées aux feuilles

Les 17 espèces restantes sont les plus intéressantes du point de vue de la bionomie des Hydraires épiphytes des Phanérogames, parce qu'elles vivent sur les feuilles vertes elles-mêmes.

Ces espèces peuvent recouvrir entièrement la surface d'une feuille, ou même de toutes les feuilles d'un plant. A l'exception des deux Gymnoblastes : *Dipurena reesi* et "*Perigonimus sp.*", de *Lineolaria sp.* et de *Plumularia filicaulis*, elles sont susceptibles de coloniser au moins le sommet des tiges.

Sur le tableau 2 on peut voir la répartition de ces Hydraires sur les Phanérogames. Seule *Cymodocea ciliata* porte des épiphytes qui lui sont propres : ce sont *Abietinaria laevimarginata* et *Plumularia filicaulis*. J'ai récolté ces deux Hydraires respectivement 53 et 21 fois, dans plus de 12 stations différentes. En particulier dans le cas d'*Abietinaria laevimarginata*, les *C. ciliata* servant de support proviennent d'herbiers formés d'espèces variées. Il y a donc un choix de la Phanérogame par l'Hydraire.

On peut dire qu'*Abietinaria laevimarginata* et *Plumularia filicaulis* sont des espèces caractéristiques "exclusives" de *Cymodocea ciliata*, au sein de l'herbier tout au moins (je signale qu'elles ne figuraient pas dans les quelques prélèvements d'algues et de substrats organogènes indurés que j'ai étudiés ; mais les recherches dans ces milieux n'ont pas encore été faites systématiquement).

Il est intéressant de noter que *Plumularia filicaulis* est fixée exclusivement sur les feuilles de la plante. Quant à *Abietinaria laevimarginata*, on ne la trouve sur une tige que si elle a déjà colo-

nisé les feuilles sus-jacentes (elle n'a jamais été récoltée sur la tige seule, comme c'est le cas pour d'autres espèces qui se fixent indifféremment sur les diverses parties constitutives de la Phanérogame). Cela signifie donc que la colonisation débute par le feuillage. On peut alors émettre l'hypothèse d'une attraction des larves de *P. fillicaulis* et d'*A. laevimarginata* par les feuilles vertes de *C. ciliata*.

Perigonimus sp. s'apparente à ces deux espèces par sa préférence marquée pour *Cymodocea ciliata*. Il a été récolté 5 fois sur cette plante, et une fois seulement sur *C. serrulata*.

Les 14 Hydroïdes qui restent ont été trouvés sur la frondaison d'au moins 6 Phanérogames différentes.

Parmi les Phanérogames, ce sont les espèces de plus petite taille qui portent le moins d'épiphytes :

<i>Diplanthera tridentata</i>	:	2	espèces	d'Hydraires	sur	14
<i>D. wrighti</i>	:	7	"	"	"	"
<i>Halophila minor</i>	:	3	"	"	"	"
<i>H. ovalis</i>	:	4	"	"	"	"

Ceci est peut être la conséquence de la faible superficie offerte à la fixation des Hydroïdes. Mais on peut envisager une autre interprétation. Ces petites Phanérogames sont fixées sur du sédiment qui n'est pas encore stabilisé (PICARD, 1967). Dans la zone affectée par les marées, elles sont localisées sur les points les plus hauts de l'herbier : partie supérieure du littoral, bordure des dunes hydrauliques du récif... Cette position fait que les plantes sont couchées sur le sédiment à marée basse, et sont donc soumises à des facteurs abiotiques extrêmes par rapport à celles qui sont dans les dépressions où une épaisseur d'eau protectrice demeure. En fait, ces petites Phanérogames sont dans la pellicule d'eau qui reste à la surface des sédiments plus ou moins envasés : ce film les protège seulement de la dessiccation. Du fait de leur position incommode, peu d'espèces épiphytes les utilisent comme support : mais les quelques Hydraires qui le font sont très abondants et prolifèrent particulièrement bien.

Les Phanérogames de plus grande taille supportent un nombre d'espèces épiphytes bien supérieur :

<i>Diplanthera uninervis</i>	:	13	espèces	d'Hydraires	sur	14
<i>D. cf. beaudettei</i>	:	14	"	"	"	"
<i>Halophila cf. stipulacea</i>	:	10	"	"	"	"
<i>Cymodocea rotundata</i>	:	14	"	"	"	"
<i>C. serrulata</i>	:	14	"	"	"	"
<i>Syringodium isoetifolium</i>	:	13	"	"	"	"
<i>Thalassia hemprichii</i>	:	12	"	"	"	"
<i>Cymodocea ciliata</i>	:	13	"	"	"	"

Ces grandes espèces ont en commun les Hydraires épiphytes suivants : *Clytia* cf. *gracilis*, *C. gravieri* (sous ses deux formes), *C. jonhstoni*, *Dynamena cornicina*, *Plumularia warreni* et *Ventromma halectoides*.

Aucun Hydraire n'a été récolté sur l'ensemble des 12 Phanérogames ; mais deux d'entre eux l'ont été sur 11 d'entre elles : *Clytia* cf. *gracilis*, *C. gravieri* sous sa forme simple, et trois sur 10 espèces : *Obelia oxydentata*, *Plumularia warreni* et *Ventromma halectoides*. Ces Hydroïdes sont donc ceux qui ont la plus large répartition sur les Phanérogames.

3 - SPECIFICITE DES HYDROIDES EPIPHYTES DES PHANEROGAMES MARINES

Dans les lignes qui précèdent, il a été question d'Hydraires fixés préférentiellement sur les tiges ou sur les feuilles d'une ou de plusieurs espèces de Phanérogames. J'ai ainsi précisé que *Campanularia morgansi*, *Abietinaria laevimarginata* et *Plumularia fillicaulis* avaient été trouvées exclusivement sur *Cymodocea ciliata*, et que *Perigonimus* sp. avait une nette préférence pour cette même Phanérogame.

La majorité restante est formée d'espèces qui ont été récoltées sur six plantes différentes au moins. Ces espèces ont-elles une préférence pour une ou plusieurs des Phanérogames qui leur servent de support ? C'est ce qu'il faut essayer de rechercher.

A - Méthode de mise en évidence d'une éventuelle spécificité

Le raisonnement qui suit est essentiellement basé sur la notion de présence des différentes espèces d'Hydriaires sur les différentes espèces de Phanérogames. Il n'est question ni d'abondance, ni de dominance, puisqu'il s'agit d'une étude qualitative.

Sur le tableau 4 les chiffres correspondent au total des prélèvements dans lesquels un Hydriaire était épiphyte d'une Phanérogame. Des croix sont portées dans les colonnes correspondant à *Halophila minor* et *Diplanthera tridentata* : ces deux espèces ayant été récoltées respectivement 5 et 2 fois, on ne pouvait envisager une étude de spécificité sur de si faibles chiffres. *Diplanthera tridentata* n'avait pas été discernée *in situ* lors de mon séjour à Tuléar. Au laboratoire deux prélèvements considérés initialement sous le nom *Diplanthera wrighti* se sont avérés être des *Diplanthera tridentata*. Quant à *Halophila minor*, c'est une très petite espèce le plus souvent dépourvue d'Hydriaires épiphytes, ce qui explique le faible nombre de prélèvements (les prélèvements sans Hydriaires n'ont pas été conservés après le tri effectué au laboratoire de Tuléar). Pour ces raisons, je ne tiendrai plus compte de ces deux Phanérogames dans la suite de ce chapitre.

Par ailleurs il faut remarquer que sur les 17 prélèvements d'*Halophila ovalis*, 8 étaient dépourvus d'Hydroïdes, et il en est de même de 9 prélèvements sur 20 d'*Halophila cf. stipulacea*. Par rapport aux autres Phanérogames, il en résulte que les trois espèces d'*Halophila* représentent des substrats beaucoup moins fréquemment colonisés par les Hydroïdes.

Le tableau 5 est construit à partir des données du tableau 4. Deux nombres, (a) et (b), sont inscrits dans chaque case. Les nombres de gauche, (a), se lisent horizontalement : ce sont les pourcentages de récoltes de chaque Hydriaire sur les diverses Phanérogames. Ils expriment l'importance relative des différentes espèces de Phanérogames servant de support à un Hydriaire donné ; ils mettent donc en évidence d'éventuelles préférences de l'Hydriaire pour une ou des Phanérogames particulières. Les nombres de droite, (b), se lisent verticalement : ce sont les pourcentages de présence des Hydriaires sur chacune des Phanérogames. Ils expriment la place qu'occupent les différents Hydriaires dans le peuplement épiphyte d'une Phanérogame donnée et mettent en valeur les fréquences de ces Hydriaires.

Ces pourcentages ont pour effet de corriger l'erreur due aux nombres différents de prélèvements de chacune des Phanérogames, et de permettre une comparaison entre les épiphytes en ramenant à 100 le nombre de leurs récoltes. Ils vont servir à la construction de graphiques illustrant les notions de préférence et de fréquence, pour tous les Hydriaires et toutes les Phanérogames.

a) Les graphiques par espèces d'Hydriaires

Prenons le cas de la *Plumularia warrenti* (fig. 4, J). Le tableau 5 est utilisé dans le sens horizontal. Le chiffre (a) = 6 de la première case est porté en ordonnée, le (b) = 0,5 en abscisse. Sur le graphique de *Plumularia warrenti*, le point obtenu avec ces coordonnées représente la Phanérogame *Halophila ovalis* (2). Les (a) et (b) de la deuxième case donneront, de la même façon, un point correspondant à *Halophila cf. stipulacea* (3), et ainsi de suite pour toutes les plantes utilisées comme support par l'Hydriaire. De la place respective des différents points obtenus, on peut tirer deux notions : d'une part, si le point a une abscisse faible, c'est que l'Hydriaire est rarement fixé sur la Phanérogame correspondante, tandis que si elle est forte, l'Hydriaire est fréquent sur ce substrat ; d'autre part, selon la valeur de l'ordonnée du point, la Phanérogame en question est choisie préférentiellement ou non à une autre.

L'examen de tous les graphiques m'a conduit à considérer qu'un Hydriaire est préférentiel d'une Phanérogame lorsqu'elle lui sert de support 25 fois sur 100 ou plus. (Je rappelle que le terme de préférentiel n'est valable que dans le cadre restreint du seul biotope Herbier). Au delà de 50 %, je considère l'Hydriaire comme très préférentiel ; à 100 % il est exclusif ; par contre, en deçà de 25 % il est indifférent au support.

b) Les graphiques par espèces de Phanérogames (fig. 3)

Le tableau 5 est utilisé dans le sens vertical. Les coordonnées des graphiques sont les mêmes que précédemment ; ainsi les nombres correspondant aux (a) sont portés en abscisse, et les (b) en ordonnée. Les points obtenus représentent les Hydriaires épiphytes de la Phanérogame. Comme dans le cas précédent, on peut voir, d'après la position des points, quels sont les Hydriaires les plus fréquents sur le substrat et ceux qui sont préférentiels. Evidemment, une espèce préférentielle n'est pas forcément fréquente.

TABLEAU 4

Nombre de prélèvements des différents Hydroides sur les Phanérogames

	<i>Halophila</i> <i>minor</i>	<i>Halophila</i> <i>ovalis</i>	<i>Halophila</i> <i>cf. stipitata</i>	<i>Diplanthera</i> <i>tridentata</i>	<i>Diplanthera</i> <i>wrighti</i>	<i>Diplanthera</i> <i>uninervis</i>	<i>Diplanthera</i> <i>cf. beaudettei</i>	<i>Cymodocea</i> <i>rotundata</i>	<i>Cymodocea</i> <i>serrulata</i>	<i>Syringodium</i> <i>isoetifolium</i>	<i>Thalassia</i> <i>hemprichii</i>	<i>Cymodocea</i> <i>ciliolata</i>	Nb. total de récoltes des di- verses espèces d'Hydroides
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Espèces caractéristiques des feuilles :													
<i>Lineolaria</i> sp.	1	2	3	42	.	2	38	88
<i>Clytia</i> sp.1	1	1	2	4	8	1	6	23
<i>Clytia</i> cf. <i>gracilis</i>	+	.	6	+	18	28	31	25	41	24	14	38	217
<i>Clytia</i> sp. 2	+	.	.	.	10	6	1	4	2	1	3	.	29
<i>Clytia</i> <i>gravieri</i>	+	7	8	.	5	16	21	11	34	23	14	47	186
id. forme ramifiée	.	.	1	.	.	3	1	1	5	2	1	3	17
<i>Clytia</i> <i>johnstoni</i>	.	.	1	.	.	7	7	5	9	11	4	31	75
<i>Clytia</i> <i>noliformis</i>	.	.	1	.	.	.	3	1	5	7	.	28	45
<i>Obelia</i> <i>oxydentata</i>	.	1	2	+	2	5	2	2	3	6	.	2	27
<i>Sertularia</i> <i>distans</i>	1	3	7	13	12	2	70	108
<i>Dynamena</i> <i>cornicina</i>	.	.	1	.	.	5	10	8	27	17	2	49	119
<i>Abietinaria</i> <i>laevimarginata</i>	54	54
<i>Plumularia</i> <i>warreni</i>	.	1	4	.	6	17	17	9	23	14	11	41	143
<i>Plumularia</i> <i>filicaulis</i>	31	31
<i>Ventromma</i> <i>halectoides</i>	.	1	4	.	4	7	8	10	15	11	9	50	119
<i>Dipurena</i> <i>reesi</i>	1	1	2	2	4	1	1	4	16
<i>Perigonimus</i> sp.	1	.	.	5	6
Espèces caractéristiques des tiges et vieilles feuilles :													
<i>Antenella</i> <i>secundaria</i>	.	.	1	.	.	.	1	.	5	2	.	7	16
<i>Halopteris</i> <i>diaphana</i>	.	1	2	2	.	6	11
<i>Coryne</i> <i>pusilla</i>	2	2	1	4	4	.	10	23
Espèces caractéristiques des tiges :													
<i>Halectium</i> <i>reflexum</i>	1	.	5	1	.	16	23
<i>Campanularia</i> <i>morgansi</i>	17	17
<i>Dynamena</i> <i>cristoides</i> var <i>gigantea</i>	1	.	2	2	1	4	6	16
<i>Calamphora</i> <i>campanulata</i>	1	.	2	1	.	8	12
<i>Tyrosocyphus</i> <i>fruticosus</i>	1	.	.	13	14
<i>Lyto carnus</i> <i>philippinus</i>	2	18	20
<i>Clava</i> <i>multicornis</i>	2	.	.	1	.	.	5	8
<i>Eudendrium</i> <i>capillare</i>	1	.	1	3	.	.	16	21
<i>Halocordyle</i> <i>disticha</i> var. <i>australis</i>	2	.	1	1	10	14
Nombre total de récoltes des diverses espèces de Phanérogames :	5	17	20	2	23	47	54	40	88	54	32	127	

TABLEAU 5

Pourcentages de présence des Hydraires sur les Phanérogames

	2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	
<i>Halophila ovalis</i>																							
<i>Halophila cf. stipulacea</i>																							
<i>Diplanthera Wrightii</i>																							
<i>Diplanthera unternervis</i>																							
<i>Diplanthera cf. beaudettei</i>																							
<i>Gymodocia rotundata</i>																							
<i>Gymodocia serrulata</i>																							
<i>Syringodium Isoetes folium</i>																							
<i>Thalassia hemprichii</i>																							
<i>Gymodocia ciliata</i>																							
Espèces caractéristiques des feuilles :																							
<i>Lineolaria</i> sp.																							
<i>Clytia</i> sp. 1																							
<i>Clytia</i> cf. <i>gracilis</i>																							
<i>Clytia</i> sp. 2																							
<i>Clytia</i> <i>grauveri</i>																							
id. forme ramifiée																							
<i>Clytia</i> <i>johnstoni</i>																							
<i>Clytia</i> <i>nohiformis</i>																							
<i>Obelia</i> <i>oxidentata</i>																							
<i>Sertularia</i> <i>distans</i>																							
<i>Dynamena</i> <i>cornicina</i>																							
<i>Abietinaria laevimarginata</i>																							
<i>Plumularia warreni</i>																							
<i>Plumularia filicaulis</i>																							
<i>Ventromma halecioides</i>																							
<i>Diporeia reesi</i>																							
<i>Perigoniurus</i> sp.																							
Espèces caractéristiques des tiges et vieilles feuilles :																							
<i>Antenella secundaria</i>																							
<i>Halopteris diaphana</i>																							
<i>Coryne pusilla</i>																							
Espèces caractéristiques des tiges :																							
<i>Ralacium reflexum</i>																							
<i>Campanularia morgansi</i>																							
<i>Dynamena crisioides</i> var. <i>gigantea</i>																							
<i>Calamphora campanulata</i>																							
<i>Tyrosophus fruticosus</i>																							
<i>Lytocarpus philippinus</i>																							
<i>Clava multicornis</i>																							
<i>Eudendrium capillare</i>																							
<i>Halocordyle disticha</i> var. <i>australis</i>																							

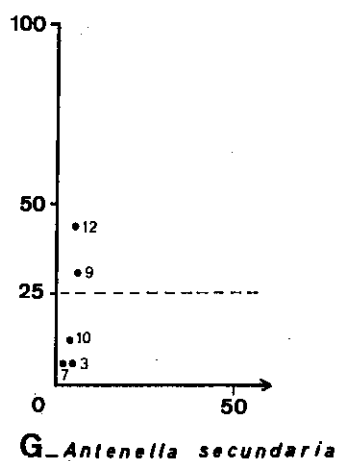
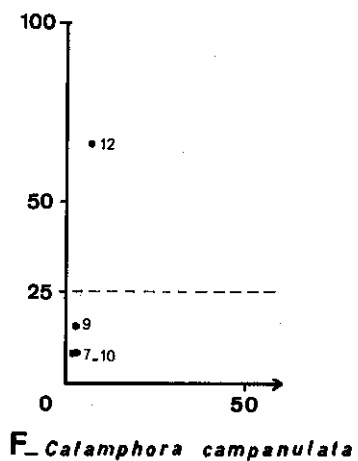
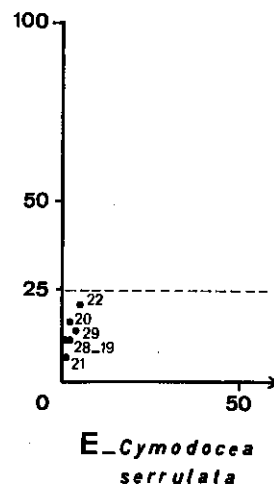
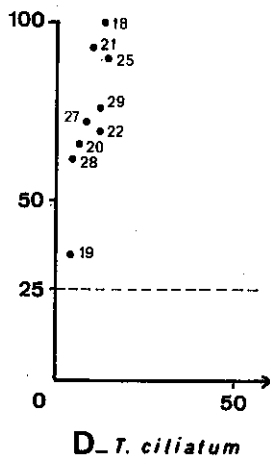
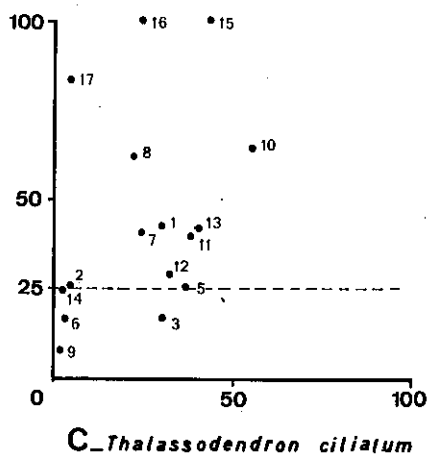
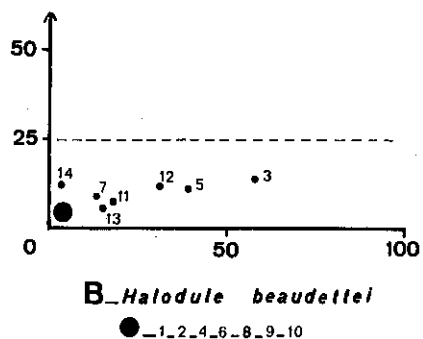
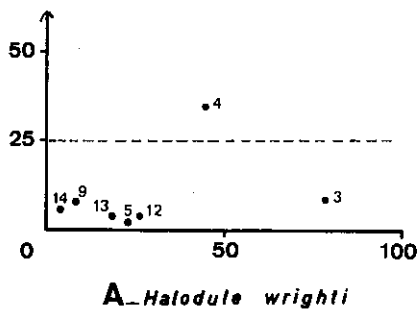


Figure 3 - Fréquences et répartition des Hydraires.

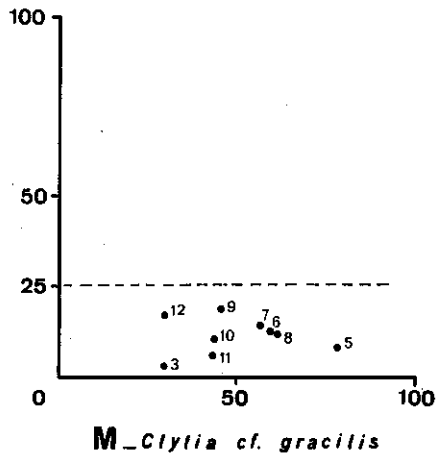
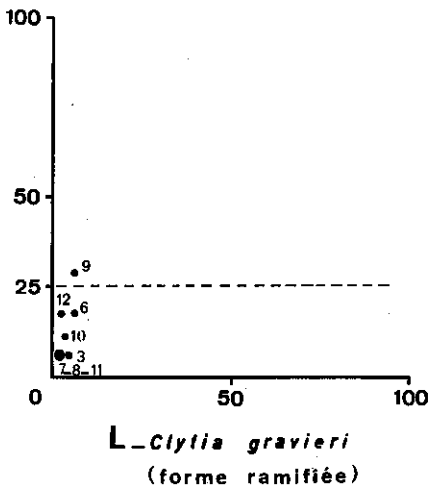
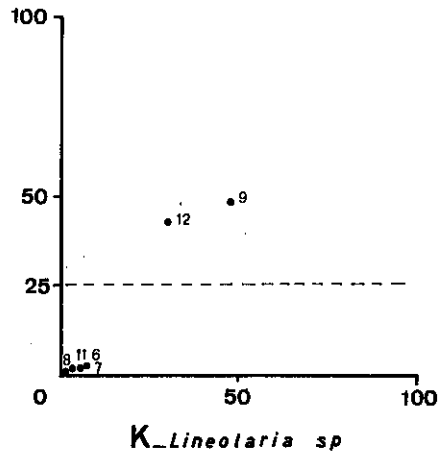
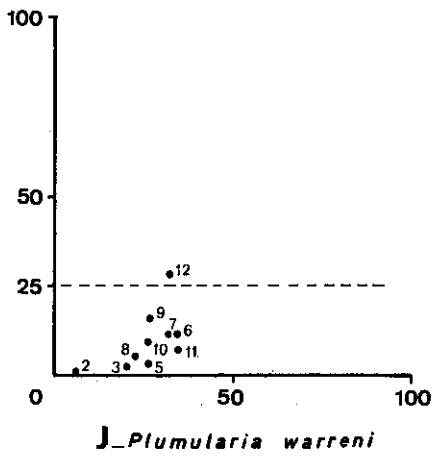
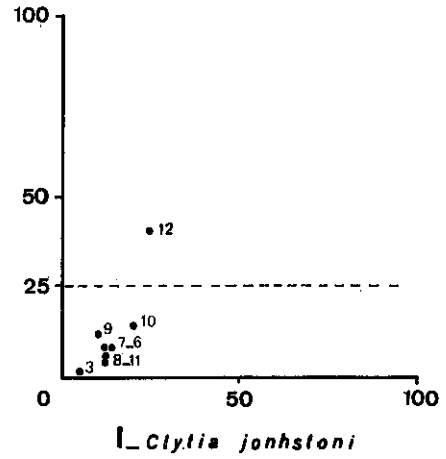
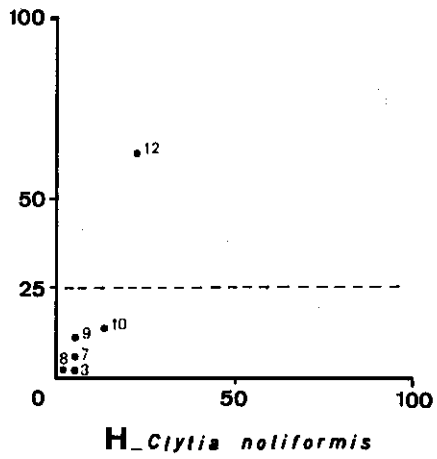


Figure 4 - Fréquences et répartition des Hydraires.

Nous allons voir maintenant quelles sont les conclusions que l'on peut tirer de la lecture de ces deux séries de graphiques, au sujet des rapports Hydriques-Phanérogames.

B - Les Hydriques liés aux tiges

L'examen des graphiques correspondant à ces espèces fixées sur les tiges montre qu'elles ont en commun deux caractères : une fréquence toujours faible (aucune n'a été récoltée plus de 15 fois sur 100 sur une Phanérogame donnée), et une préférence marquée pour *Cymodocea ciliata*.

Tyrosophus fruticosus et *Lytocarpus philippinus* sont les deux espèces qui ont la préférence la plus grande pour *Cymodocea ciliata* ; puis viennent des espèces très préférentielles : *Eudendrium capillare*, *Habocordyle disticha* var. *australis*, *Halacium reflexum*, *Calamphora campanulata* et *Clava* cf. *multicornis*. *Dynamena crisioides* var. *gigantea* a la répartition la moins stricte, mais elle est tout de même préférentielle de *C. ciliata* à un moindre degré.

Trois graphiques sont donnés à titre d'exemple, figure 3 : celui de *Calamphora campanulata* (F) pour les Hydriques, ceux de *Cymodocea ciliata* (D) et *C. serrulata* (E) pour les Phanérogames. Les deux caractères : rareté et préférence pour *C. ciliata* sont nettement visibles.

La spécificité marquée pour la Phanérogame ayant la tige la plus rigide et le fait que certains de ces Hydriques sont déjà connus à Tuléar sur des substrats consolidés (*T. fruticosus* a été cité par PICHON, 1964 et VASSEUR, 1964 ; *H. disticha* par VASSEUR, 1964 ; j'ai moi même prélevé sur ces substrats indurés *L. philippinus*, *C. cf. multicornis* et *D. crisioides* var. *gigantea*), permet d'avancer l'hypothèse selon laquelle toutes ces espèces sont susceptibles d'être retrouvées dans les peuplements de substrats durs.

C - Les Hydriques liés aux tiges et vieilles feuilles

Les trois espèces en question ont les mêmes caractères que les espèces liées aux tiges, à savoir : elles sont peu fréquentes et elles sont préférentielles de *Cymodocea ciliata*.

Antenella secundaria s'individualise par le fait qu'elle est, en outre, préférentielle d'une seconde Phanérogame : *Cymodocea serrulata* (fig. 4, G).

Il est curieux de constater que les plantes servant de substrat à ces trois Hydriques apparaissent dans le même ordre de préférence : *C. ciliata*, *C. serrulata* et *S. isoetifolium*. Ceci vient sans doute du fait que ces trois espèces sont celles qui possèdent les vieilles feuilles les plus rigides, cette rigidité étant la conséquence d'une importante installation d'algues calcaires.

D - Les Hydriques liés aux feuilles

Considérons tout d'abord les fréquences de récolte des 17 Hydroïdes épiphytes des feuilles.

Il y a des espèces relativement rares, qui n'ont jamais été récoltées plus de 15 fois sur 100 prélèvements d'une Phanérogame quelconque. Ce sont : *Perigonimus* sp., *Dipurena reesi*, *Clytia* sp. 1, *Obelia oxydentata* et la forme ramifiée de *Clytia gravieri*. D'autres espèces ne sont fréquentes que sur une seule Phanérogame : *Ablietinaria laevimarginata*, *Plumularia fillicaulis*, *Clytia noliformis* et *Clytia jonhstoni* sur *Cymodocea ciliata*, *Clytia* sp. 2 sur *Diplanthera wrighti*. D'autres encore sont récoltées fréquemment sur deux à cinq espèces de Phanérogames : *Lineolaria* sp., *Sertularia distans* et *Dynamena cornicina*. Enfin un dernier lot est formé d'espèces fréquentes sur de nombreuses Phanérogames (8 à 11) : *Clytia* cf. *gracilis*, *Clytia gravieri* (forme non ramifiée), *Plumularia warrenti* et *Ventromma halecioides*. Ce sont les Hydriques les plus couramment rencontrés dans les herbiers de Tuléar.

En ce qui concerne le degré de spécificité des épiphytes de feuilles pour leurs supports, là encore il est évident que *Cymodocea ciliata* est la plante la plus recherchée. Voyons comment se fait le découpage des espèces (fig. 3 et 4) :

- Exclusives de *C. ciliata* : *Ablietinaria laevimarginata* et *Plumularia fillicaulis* (points 15 et 16, fig. 4, C).

- Très préférentielles de *C. ciliata* : *Perigonimus* sp., *Clytia noliformis* (fig. 5, H) et *Sertularia distans*.

- Préférentielles de *C. ciliata* : *Clytia jonhstoni* (fig. 5, I), *Dynamena cornicina* et *Ventromma halecioides*. On peut leur adjoindre *Clytia gravieri* et *Plumularia warrenti* (fig. 5, J), qui marquent une faible préférence pour cette Phanérogame mais sont, d'autre part, par leur répartition et leur fréquence sur de nombreuses autres, bien proches des espèces indifférentes.

- Préférentielles de *C. ciliata* et d'une seconde Phanérogame : *Cymodocea serrulata* pour *Dipurena reesi* et *Lineolaria sp.*, *Syringodium isoetifolium* pour *Clytia sp. 1* (fig. 5, K).

- Préférentielles d'une autre Phanérogame que *C. ciliata* : deux espèces seulement sont dans ce cas ; *Clytia sp. 2* est préférentielle de *Diplanthera wrightii*, la forme ramifiée de *Clytia gravieri* l'est de *Cymodocea serrulata*. (fig. 5, L).

- Indifférentes : *Clytia cf. gracilis* et *Obelia oxydentata* (fig. 5, M). Chez ces deux espèces, aucune Phanérogame ne représente plus de 25 % du total des récoltes ; mais la première est abondante dans l'herbier, la seconde rare.

Les graphiques concernant les Phanérogames confirment ces résultats. *Cymodocea ciliata* possède deux espèces exclusives et une majorité d'espèces préférentielles à très préférentielles. Des trois seuls Hydraires qui lui sont indifférents, deux le sont à toute autre Phanérogame, le troisième est préférentiel de *Cymodocea serrulata* (fig. 4, C).

Trois Phanérogames ont, par ailleurs, des Hydraires préférentiels : *Clytia sp. 2* pour *Diplanthera wrightii* (fig. 4, A), *Clytia sp. 1* pour *Syringodium isoetifolium*, *Lineolaria sp.*, *Clytia gravieri* sous sa forme ramifiée et, à la limite, *Dipurena reesi*, pour *Cymodocea serrulata*.

Enfin le lot le plus important est constitué de six Phanérogames sur lesquelles aucun Hydraire n'a été récolté plus de 20 fois sur 100, bien que les fréquences de récoltes soient quelquefois importantes, surtout pour *Diplanthera uninervis*, *Diplanthera cf. beaudettei* (fig. 4, B) et *Cymodocea rotundata*. Il faut souligner que la fréquence des épiphytes est nettement plus faible pour les trois *Hydrocharitaceae* : *Thalassia hemprichii*, *Halophila cf. stipulacea* et *Halophila ovalis*.

Sur tous les graphiques concernant les Phanérogames, les points 3, 5, 12 et 13 représentent, à eux quatre, la fraction la plus importante du peuplement épiphyte (ce sont des points de grande abscisse). Ils correspondent aux quatre Hydroïdes définis précédemment comme fréquents sur un grand nombre d'espèces végétales. C'étaient les plus abondants pendant la période des prélèvements.

Il y a donc, en ce qui concerne les Hydraires épiphytes des feuilles, deux espèces seulement qui sont indifférentes à la Phanérogame qui leur sert de support. Par contre, la plupart d'entre elles sont exclusives et préférentielles de *C. ciliata* ; trois sont en outre préférentielles d'une seconde Phanérogame : *C. serrulata* ou *S. isoetifolium* ; enfin, une autre espèce est préférentielle de la seule *C. serrulata*, et une dernière de *Diplanthera wrightii*. A l'encontre des Phanérogames qui viennent d'être citées, six autres sont des substrats entre lesquels les épiphytes ne font pas de différence (il faut cependant mentionner que les trois *Hydrocharitaceae* sont les moins colonisées).

Pourquoi *Cymodocea ciliata* est-elle un substrat plus recherché par les Hydraires que les autres Phanérogames ? Plusieurs raisons peuvent être invoquées. Ces raisons prises séparément ne sont pas suffisantes, mais leur ensemble caractérise assez bien la Phanérogame : elle pousse dans les milieux les plus variés et à des niveaux toujours immergés, au moins sous quelques décimètres d'eau ; elle a de grandes feuilles et ces feuilles sont assez écartées, ce qui diminue les frottements entre elles ; enfin et surtout, sa tige caractéristique lui donne un port raide permettant à sa frondaison de demeurer hors de contact du sédiment.

Si l'on additionne les fréquences de récoltes des Hydraires sur les diverses Phanérogames, on peut calculer les pourcentages moyens de récolte, pour l'herbier en général. Les courbes de la figure 5 ont été dressées en classant les Hydraires selon l'ordre croissant de leurs fréquences. La première courbe intéresse les espèces épiphytes des feuilles, la deuxième celles qui sont épiphytes des tiges auxquelles ont été ajoutées les épiphytes des tiges et vieilles feuilles qui ont, à bien des égards, des propriétés semblables.

Ces deux courbes mettent en valeur la différence très nette qui existe entre les deux catégories d'Hydraires épiphytes : toutes les espèces liées aux tiges ont une fréquence inférieure ou égale à 3 % ; quatre espèces seulement sur les 17 liées aux feuilles sont dans ce cas.

4 - REMARQUES DIVERSES SUR LES HYDROIDES EPIPHYTES DES PHANEROGAMES MARINES

A - Proportions des diverses familles systématiques représentées

a) Parmi les épiphytes des feuilles (fig. 6)

Sur les 17 espèces en question, 2 seulement sont des Hydraires Gymnoblastiques et 15 des Calyptoblastiques. Les Calyptoblastes représentent 99 % du total des récoltes. La famille des *Cam-*

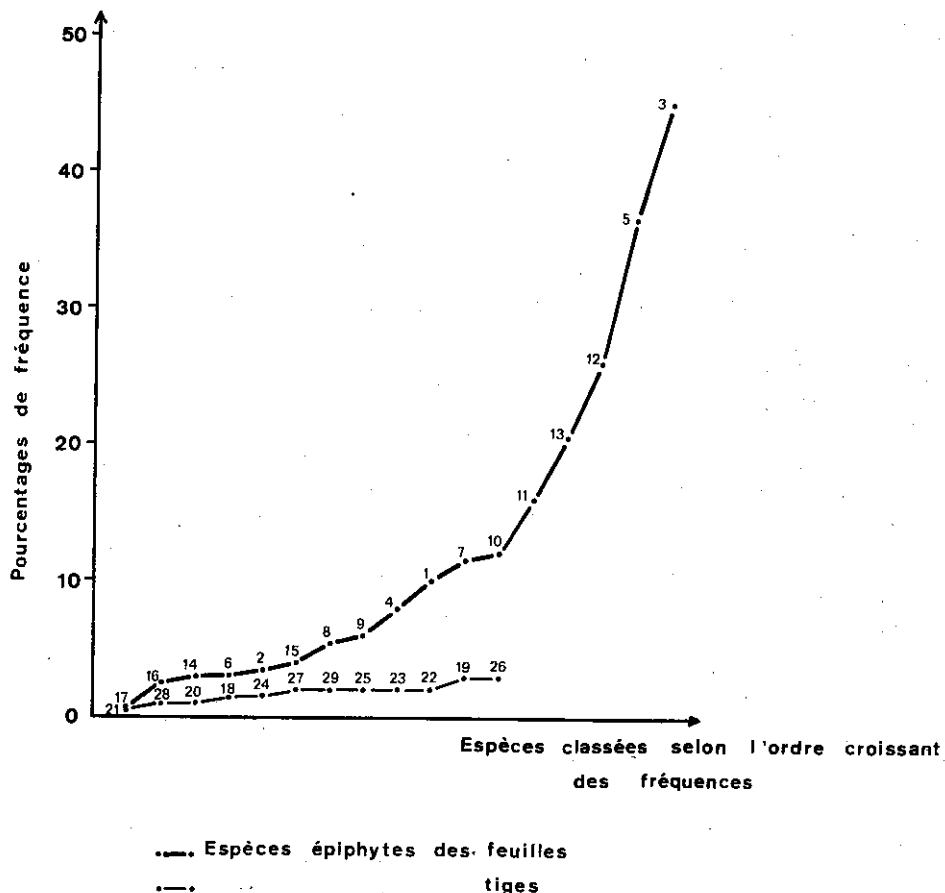


Figure 5 - Fréquences des Hydraires dans l'herbier.

panulariidae domine largement, tant par la variété des espèces (8) que par leur pourcentage sur les récoltes. Les *Plumulariidae* et les *Sertulariidae* sont sensiblement équivalentes du point de vue des pourcentages et sont toutes deux représentées par trois espèces. Enfin *Lineolaria sp.*, seule représentante de la famille des *Campanulinidae*, est bien plus importante que les deux *Gymnoblastes* réunis.

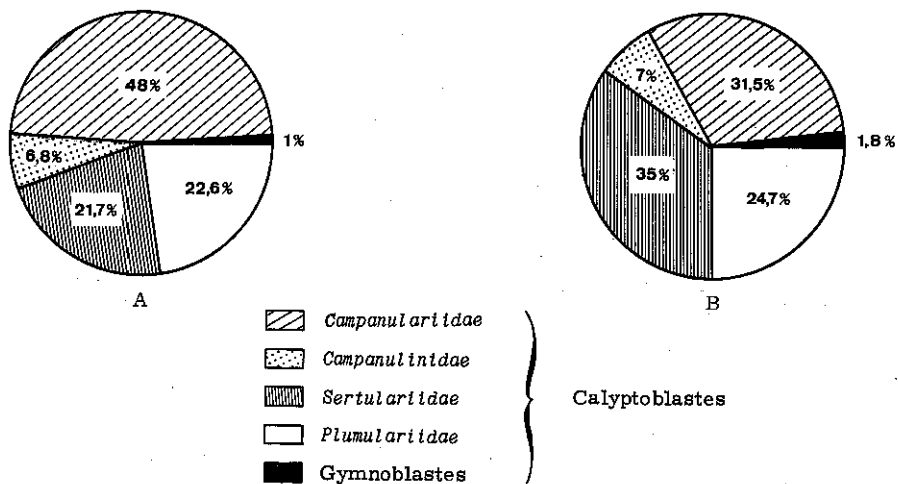


Figure 6 - Rapports entre les groupes systématiques.

A - Pourcentages des familles parmi les épiphytes des feuilles, dans l'herbier.
 B - Pourcentages des familles parmi les épiphytes des feuilles de *Cymodocea ciliata*.

Il faut remarquer que la Phanérogame *Cymodocea ciliata* s'éloigne du schéma général. En effet, parmi ses Hydriaires épiphytes, ce sont les *Sertulariidae* qui dominent au lieu des *Companulariidae*.

b) Parmi les épiphytes des tiges

Les proportions sont nettement différentes : les Gymnoblastes représentent ici 34 % du total des récoltes au lieu de 1 % chez les espèces liées aux feuilles. Parmi les Calyptoblastes ce sont les *Plumulariidae* qui dominent (si l'on associe les espèces des tiges et vieilles feuilles), puis les *Sertulariidae* et enfin les *Companulariidae*, *Tyrosocyphitidae* et *Halictidae*.

B - Comparaison entre les épiphytes des deux familles de Phanérogames

Les 14 espèces épiphytes des feuilles ont été récoltées sur les *Hydrocharitaceae* comme sur les *Zanichelliaceae*. Cependant nous avons vu que la fréquence des récoltes était toujours plus faible sur les premières (de plus les colonies fixées sur *Thalassia hemprichii* et sur les deux *Halophila* sont souvent très réduites).

Si l'on calcule les pourcentages de présence moyens sur 100 *Hydrocharitaceae* et 100 *Zanichelliaceae* quelconques pour chaque Hydroïde, on obtient deux courbes qui illustrent cette différence entre les deux familles. Figure 7, la différence est encore sensible même après avoir ôté *Cymodocea ciliata* des *Zanichelliaceae*, cette Phanérogame étant, comme on l'a vu, le substrat le plus utilisé par les Hydroïdes épiphytes. A ce moment, seules les espèces *Clytia gravieri* (forme non ramifié) et *Ventromma halecioides* ont un pourcentage de présence plus grand sur les *Hydrocharitaceae* que sur les *Zanichelliaceae*.

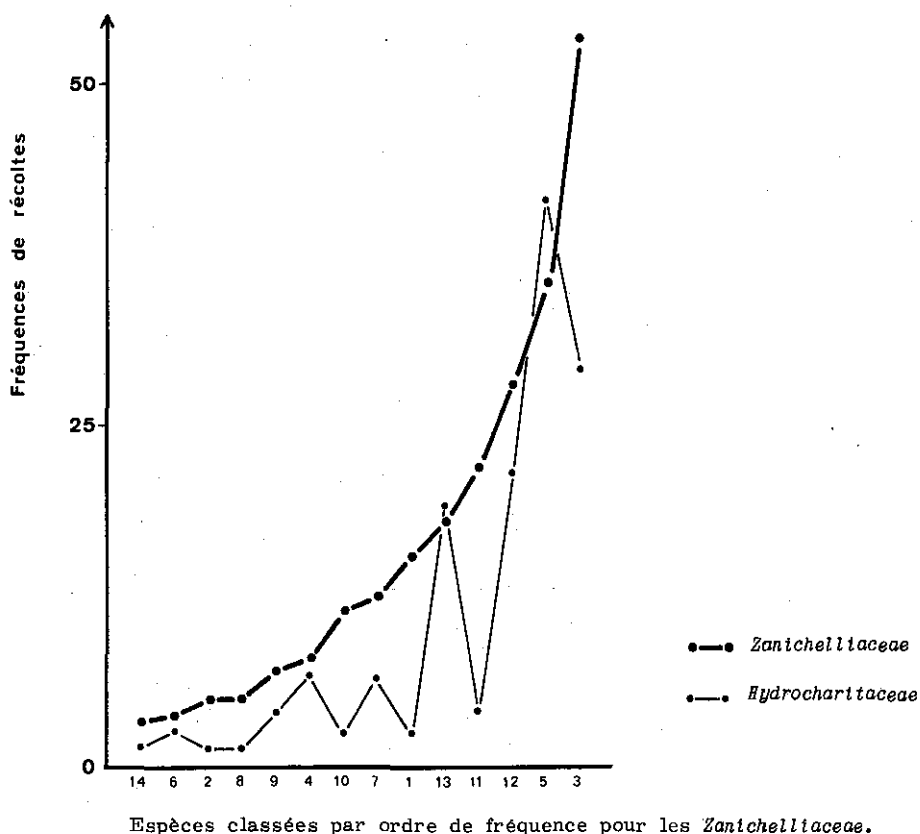


Figure 7 - Comparaison entre les épiphytes des *Hydrocharitaceae* et des *Zanichelliaceae*

Cette différence est certainement due à celle, essentielle, qui existe entre les feuilles des plantes de ces deux familles : l'épiderme des feuilles des *Zanichelliaceae* possède des cellules sécrétrices qui n'existent pas chez les *Hydrocharitaceae*. La sécrétion de ces cellules favorise, peut-être, la fixation des hydrorhizes des Hydriaires. Il semble d'ailleurs que ceci soit valable pour les autres épiphytes, en particulier les végétaux.

C - Rôle joué par la surface des feuilles

La surface susceptible d'être colonisée par les Hydraires est très différente selon les Phanérogames. La liste suivante donne la surface moyenne d'une feuille, pour les dix plantes qui nous intéressent :

<i>Halophila ovalis</i>	: 1,4 cm ²	<i>Cymodocea rotundata</i>	: 4,2
<i>H. cf. stipulacea</i>	: 3,4	<i>C. serrulata</i>	: 12
<i>Diplanthera wrightii</i>	: 0,4	<i>Syringodium isoetifolium</i>	: 3,6
<i>D. uninervis</i>	: 2,5	<i>Thalassia hemprichii</i>	: 6,8
<i>Diplanthera cf. beaudettei</i>	: 3	<i>Cymodocea ciliata</i>	: 11

Si l'on considère le nombre de recensements d'Hydraires sur 100 récoltes de chacune de ces Phanérogames, on s'aperçoit qu'il n'y a aucune proportionnalité entre leur surface et la fréquence des épiphytes. Il y a un pourcentage égal d'Hydraires sur des plantes de taille aussi différente que *Diplanthera wrightii*, *Diplanthera cf. beaudettei* et *Thalassia hemprichii*. Par contre, des deux espèces de taille semblable *Cymodocea serrulata* et *Cymodocea ciliata*, la seconde a une fréquence d'épiphytes beaucoup plus élevée que la première.

Il n'y a donc pas de rapport direct entre la surface d'une feuille et la fréquence des épiphytes.

CONCLUSIONS

Sur les 54 espèces d'Hydroïdes répertoriées dans les herbiers de Phanérogames marines de la région de Tuléar, 21 sont des espèces accidentelles : elles ont toutes été récoltées sur les tiges de *Cymodocea ciliata* un très petit nombre de fois. Par ailleurs, cinq autres espèces n'ont pas encore de signification écologique précise car elles ont été récoltées une seule fois chacune, sur des feuilles de Phanérogames diverses.

Le peuplement d'Hydroïdes épiphytes reste donc constitué de 28 espèces réparties comme suit : 9 sont fixées sur les tiges, 3 sur les tiges et les vieilles feuilles, 16 sont franchement épiphytes de la frondaison (17 en comptant les deux formes de *Clytia gravieri*). Dans les herbiers de Tuléar, 12 espèces de Phanérogames sont susceptibles de servir de support à ces Hydraires. Une étude basée sur la notion de présence des épiphytes sur les différentes plantes a été faite au moyen de diagrammes ; cette étude montre les rapports entre les Hydraires et leurs supports. Parmi les Hydraires épiphytes des feuilles, des espèces fréquentes et d'autres rares ont été ainsi décelées ; quant aux épiphytes des tiges, ils ont tous une fréquence faible. Une préférence plus ou moins marquée pour la Phanérogame *Cymodocea ciliata* a été mise en évidence pour tous les Hydraires épiphytes des tiges et pour la plupart des épiphytes des feuilles. Outre *Cymodocea ciliata*, seules *Cymodocea serrulata*, *Syringodium isoetifolium* et *Diplanthera wrightii* possèdent aussi un ou deux Hydraires préférentiels. Les autres plantes marines n'ont aucune particularité notable quant à leurs épiphytes. Du point de vue des Hydroïdes, une fois isolés ceux qui sont préférentiel des quatre Phanérogames précitées, il ne reste que deux espèces qui sont totalement indifférentes au support. Il faut souligner que la majorité est formée d'espèces préférentielles de *Cymodocea ciliata*.

En ce qui concerne les épiphytes des feuilles, les plus fréquents des Hydraires de l'herbier, les familles les plus représentées sont les *Campanulariidae*, les *Plumulariidae* et les *Sertulariidae*.

Les Phanérogames appartenant à la famille des *Hydrocharitaceae* servent moins fréquemment de support aux Hydraires que celles de la famille des *Zanichelliaceae*. Ceci est dû à un état de surface des feuilles. Il n'y a pas de concordance entre la superficie des feuilles et la fréquence des Hydraires épiphytes.

CHAPITRE II

COLONISATION PAR LES HYDROIDES EN FONCTION DE LA LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE DES HERBIERS

1 - LES HERBIERS (Tableau 1)

Les herbiers de la région de Tuléar se situent dans l'étage infralittoral, au niveau de trois des grands ensembles définis par PICARD : Ensemble Frontolittoral, Ensemble Epirécifal et Ensemble Postrécifal. Quelques herbiers existent, en outre, à la limite des zones épirécifales et frontorécifales, sur les déversoirs des criques : monospécifiques, ils sont formés par *Cymodocea ciliata* et débordent quelquefois sur la partie extérieure à faible pente du platier frontorécifal.

Seuls les herbiers de l'Ensemble Postrécifal, autrement dit du chenal d'arrière-récif, ne sont pas soumis à de fortes perturbations lors des basses mers. Ils sont localisés aux deux pentes de ce chenal : côté récif et côté littoral. On y trouve diverses Phanérogames. *Cymodocea ciliata* forme toujours des touffes plus ou moins grandes. *Syringodium isoetifolium*, *Cymodocea serrulata* et *Diplanthera cf. beaudettei* sont en général mélangées, mais le *S. isoetifolium* domine dans la partie supérieure où il tend à former une ceinture qui seule découvre aux G.B.M.V.E. *Halophila cf. stipulacea* et *Halophila ovalis* sont souvent localisées à la limite inférieure de l'herbier, où elles fixent un sédiment sableux qui forme des sortes de taupinières sur une forte pente.

Les Ensembles Frontolittoral et Epirécifal sont fortement soumis aux rythmes des marées. Il faut séparer, dans leur cas, les cuvettes et dépressions où une couche d'eau demeure à marée basse, et les niveaux légèrement plus élevés recouverts d'une simple pellicule d'eau. Dans les cuvettes des deux ensembles poussent les grandes espèces végétales, les mêmes que celles du chenal, plus *Diplanthera uninervis*. *Cymodocea rotundata* et *Thalassia hemprichii* y poussent aussi ; mais, par ailleurs, elles tolèrent beaucoup mieux l'émersion : on les trouve seules sur les niveaux plus élevés, et elles ont alors une taille plus faible. Enfin, dans les niveaux les plus hauts, se trouvent *Diplanthera wrightii* ainsi que les deux petites espèces qui tendent à fixer les sédiments pas encore parfaitement stabilisés : *Halophila minor* sur le littoral et *Halophila ovalis* sur le récif.

2 - LES FACTEURS ECOLOGIQUES

A - La température

Elle est soumise à de grandes variations en ce qui concerne les cuvettes. En effet, les heures de B.M.V.E. coïncident avec celles où l'ensoleillement est maximal. Dans les cuvettes où l'eau stagne, l'échauffement est rapide et intense, surtout pendant l'été austral ; les êtres qui vivent dans ces conditions sont eurhythmes. L'eau demeurant en pellicule sur les sédiments plus hauts situés est moins soumise à ce réchauffement car l'évaporation y est plus intense et provoque un renouvellement par montée de l'eau d'imbibition du sédiment.

B - Le pH

Bien qu'aucune mesure n'ait encore été effectuée, il paraît probable que les variations de pH sont faibles en général, l'eau de mer étant un milieu tamponné. Cependant, dans les retenues d'eau possédant un herbier dense, il est vraisemblable qu'elles sont plus fortes : à marée basse, en effet, l'assimilation chlorophyllienne le jour, la respiration la nuit, doivent provoquer des modifications importantes. Les Hydraires vivant dans ces conditions doivent donc être eurhythmiques.

C - La salinité

A l'inverse des deux facteurs précédents, elle varie dans les hauts niveaux de l'herbier. Au moment des B.M.V.E. l'évaporation est d'autant plus forte que les températures sont plus élevées. Dans le cas des herbiers épirécifaux, les sels vont remonter en surface : le film d'eau résiduel sera donc sursalé. Dans les herbiers frontolittoraux au contraire, les eaux des nappes phréatiques vont provoquer, à ce moment, une désalure. Les espèces susceptibles de vivre à ces niveaux sont donc eurhythmiques.

D - La matière organique

Les herbiers en état de prospérité sont situés dans des zones où déchantent sédiments fins et matières organiques. La zone littorale de l'arrière du Grand Récif, entre Tuléar et Sarodrano, est particulièrement riche en vases ; ce sont les sédiments terrigènes provenant du Fiherenana qui, mis en place par les courants, viennent s'y déposer. La bordure supérieure des herbiers vient alors en contact, le plus souvent, avec une mangrove plus ou moins bien développée.

Certains Hydraires sont sensibles à ce facteur puisqu'ils fuient ou, au contraire, recherchent ces régions riches en particules fines.

E - Le substrat

C'est un substrat biologique. L'étude de la répartition des Hydroïdes sur les diverses espèces végétales a été faite dans le chapitre précédent ; je n'y reviendrai pas.

F - L'hydrodynamisme

Il existe tous les intermédiaires entre l'Ensemble Frontorécifal très agité et certaines portions très calmes de l'Ensemble Frontolittoral. Il faut tenir compte des courants propres au chenal d'arrière-récif, et également des courants de marées, particulièrement importants au niveau des déversoirs. Lorsque la bordure des récifs internes est constituée par une pente à Madréporaires, les vagues, lors des gros temps, peuvent y déferler et provoquer ainsi une agitation sur les herbiers qui sont développés en arrière d'un platier, souvent étroit.

G - L'exondation

Seule la zone postrécifale échappe complètement aux perturbations provoquées par l'émersion. Sur les Ensembles Frontolittoral et Epirécifal, l'exondation a pour conséquence la formation de deux niveaux : un niveau inférieur où une importante couche d'eau demeure à marée basse et un niveau supérieur où il ne subsiste qu'une mince pellicule qui se maintient d'autant mieux que le sédiment sous-jacent est plus riche en particules fines et colloïdales. Quant aux herbiers les plus externes, ils sont situés sur des zones servant de déversoirs, où il y a toujours de l'eau qui circule.

3 - LA REPARTITION DES HYDROIDES

A - Les Hydraires épiphytes des feuilles

De l'étude de la répartition en fonction de la localisation topographique des herbiers, on peut tirer certaines conclusions. Le tableau 6 schématise les positions variées des Hydraires par rapport aux grands Ensembles. Les figures 8 et 9 donnent des exemples typiques de répartition.

La plupart des Hydraires sont communs aux herbiers qui ne subissent pas l'émersion : d'une part les herbiers du chenal postrécifal, d'autre part les herbiers des dépressions, cuvettes et niveaux inférieurs du littoral et des récifs. Ils sont donc à la fois eurythermes et euryioniques puisqu'ils supportent, dans les retenues d'eau en particulier, de fortes variations de la température et du pH à marée basse.

Parmi ces Hydraires, quelques-uns sont susceptibles de vivre dans les niveaux exondables du littoral et du récif ; ce sont les espèces suivantes : *Clytia cf. gracilis*, *C. gravieri* (forme non ramifiée), *Obelia oxydentata*, *Dipurena reesi*. *Plumularia warreni* et *Ventromma halecioides* sont aussi dans ce cas : cependant, dans les hauts niveaux littoraux, elles ne forment que de petites colonies réduites ; par contre, *Plumularia warreni* prolifère dans les hauts niveaux récifaux. Ces espèces particulières subissent, dans ces conditions, des variations de salinité : elles sont donc, en plus, euryhalines. *Clytia cf. gracilis*, *Plumularia warreni* et *Ventromma halecioides* sont les épiphytes qui ont la plus large répartition, ce qui implique qu'ils soient capables de supporter également des variations portant sur les facteurs hydrodynamiques et sur la quantité de matières organiques. Ce sont les Hydraires les plus tolérants aux facteurs abiotiques en général. On remarquera qu'ils avaient aussi une très large répartition sur les Phanérogames.

Le facteur émersion détermine donc la répartition altitudinale des espèces. Deux autres facteurs écologiques vont jouer un rôle dans le sens horizontal, conditionnant une répartition que l'on peut qualifier de topographique : ce sont l'hydrodynamisme et la quantité de particules minérales fines des eaux.

TABLEAU 6

Distribution horizontale des Hydraires épiphytes des feuilles

FRONTOLITORAL	POSTRECIFAL	EPIRECIFAL Déversoirs levée de blocs
	<i>Clytia cf. gracilis</i>	
	<i>Plumularia warreni</i>	
	<i>Ventromma halecioides</i>	
	<i>Sertularia distans</i>	
	<i>Dynamena cornicina</i>	
	<i>Clytia gravieri</i> (forme non ramifiée)	
	<i>Lineolaria sp.</i>	
	<i>Obelia oxydentata</i>	
	<i>Dipurena reesi</i>	
		<i>Abietinaria laevimarginata</i>
		<i>Perigotimus sp.</i>
		<i>Clytia jonhstoni</i>
		<i>Clytia noliiformis</i>
<i>Clytia sp. 2</i>		<i>Plumularia filiculis</i>
		<i>Clytia gravieri</i> (forme ramifiée)
		<i>Clytia sp. 1</i>

TABLEAU 7

Distribution horizontale des Hydraires épiphytes des tiges

FRONTOLITORAL	POSTRECIFAL	EPIRECIFAL Déversoirs levée de blocs
		<i>Eudendrium capillare</i>
		<i>Clada multicornis</i>
		<i>Halecium reflexum</i>
		<i>Colamphora campanulata</i>
		<i>Coryne pusilla</i>
		<i>Campanularia morgani</i>
	<i>Antennella secundaria</i>	
	<i>Halopteris diaphana</i>	
		<i>Lytocarpus philippinus</i>
		<i>Halocordyle disticha</i>
		<i>Tyrosocyphus fruticosus</i>
		<i>Dynamena crisioides</i>

Clytia jonhstoni, *C. noliformis*, *Abletinaria laevimarginata* et *Perigonimus* sp. n'ont jamais été récoltées dans les herbiers littoraux, ou du côté littoral du chenal. Il est possible qu'elles furent un mode trop calme ou une trop forte turbidité, les sédiments des herbiers littoraux étant très vaseux. Ces espèces sont présentes, par contre, dans les herbiers de déversoirs qui subissent une forte agitation provoquant un lessivage du substrat. Inversement, *Clytia gravieri*, *Obelia oxydentata*, *Lineolaria* sp. et *Dipurena reesi* furent les herbiers des zones agitées et préférèrent les herbiers littoraux.

La répartition de la majorité des espèces est ainsi expliquée.

Par ailleurs, quatre Hydraires ont une localisation beaucoup plus restreinte et doivent être considérés séparément. Deux d'entre eux caractérisent des herbiers placés dans des conditions totalement opposées : *Clytia* sp. 2 vit exclusivement dans les herbiers littoraux et en particulier dans les hauts niveaux de ceux-ci ; *Plumularia filicaulis* vit, au contraire, dans les herbiers situés en avant de la levée de blocs, sur les déversoirs, et dans les zones soumises à un hydrodynamisme intense, au contact des Ensembles Epirécifal et Postrécifal. La forme ramifiée de l'espèce *Clytia gravieri* n'a été récoltée que dans une zone limitée au côté récifal du chenal et à sa bordure épirécifale. Cependant, je l'ai rencontrée dans des prélèvements faits hors des herbiers : sur les piles du wharf de Tuléar, sur la pente externe du Grand Récif. *Clytia* sp. 1, quant à elle, semble affectionner les herbiers épirécifaux ou en contact avec l'Ensemble Frontorécifal, et situés, semble-t-il, dans des zones de perturbations hydrodynamiques provoquant un remaniement des sédiments. Pour cette espèce, le niveau de récolte le plus bas situé est la ceinture postrécifale à *Syringodium isoetifolium*, qui découvre lors des B.M.G.V.E.

B - Les Hydraires épiphytes des tiges (Les trois espèces fixées sur les tiges et les vieilles feuilles seront également prises en considération).

Ces espèces ne viennent jamais des hauts niveaux qui ont été définis précédemment, puisqu'elles sont toutes préférentielles de la Phanérogame *Cymodocea ciliata*. Il faut remarquer, en outre, qu'elles font défaut dans les herbiers littoraux. Le Tableau 7 rend compte, schématiquement, de la répartition de ces espèces. Sur les figures 8 et 10 une carte typique est donnée pour chaque groupe d'espèces à affinités marquées.

Deux espèces ont été récoltées dans les herbiers épirécifaux : *Dynamena cristoides* var. *gigantea* et *Tyrosocyphus fruticosus* (ce dernier, en outre, était présent à la Pointe Angèle, sur les *C. ciliata* en touffes situées dans la partie supérieure du chenal postrécifal, entre les pâtés coralliens). *Lytocarpus philippinus* et *Halocordyle disticha* var. *australis* ont été récoltés dans les herbiers épirécifaux, principalement sur les récifs internes, et dans les niveaux les plus hauts des herbiers postrécifaux, des deux côtés du chenal. Leur répartition, dans ces zones, est peut-être conditionnée par la proximité de substrats solides.

Deux espèces caractérisent les herbiers du chenal postrécifal mais peuvent vivre, en outre, dans les cuvettes épirécifales de sa bordure ; ce sont : *Antenella secundaria* et *Halopteris diaphana* (par ailleurs, ces Plumularides ont été récoltées en épiphytes d'algues, dans des zones référables à l'Ensemble Frontorécifal : Nosy Tafara, Nord Fiherenana).

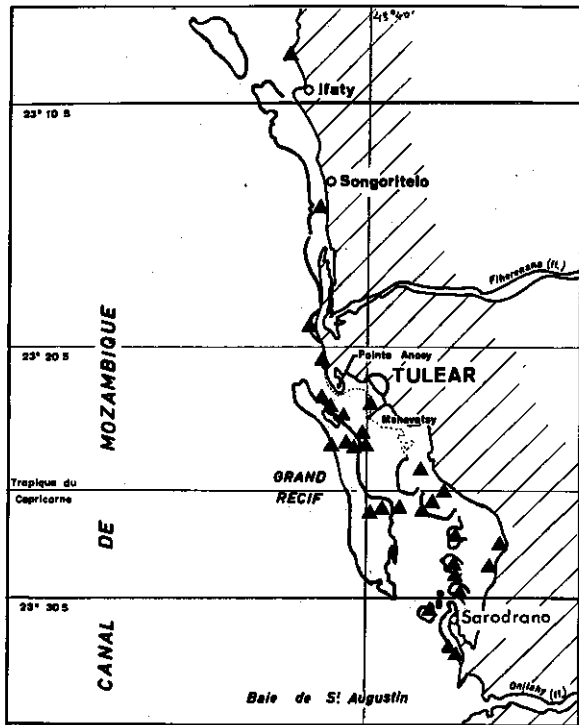
Coryne pusilla, *Campanularia morgansi* et *Calamphora campanulata* ont été récoltées dans les herbiers du chenal, les cuvettes épirécifales de bordure et les herbiers frontorécifaux. Les deux premières semblent rechercher les zones de forte agitation hydrodynamique ; ainsi *Campanularia morgansi* a une répartition semblable à celle de *Plumularia filicaulis*. Seule *Calamphora campanulata* a été récoltée du côté littoral du chenal.

Les trois dernières espèces ont la même répartition, avec une extension plus grande sur les herbiers épirécifaux. Elles n'existent pas du côté littoral du chenal, dans les zones les plus envahies. Ce sont : *Halectium reflexum*, *Clava* cf. *multicornis* et *Eudendrium capillare*. Elles correspondent aux espèces liées aux feuilles : *Clytia jonhstoni*, *C. noliformis*, *Abletinaria laevimarginata*.

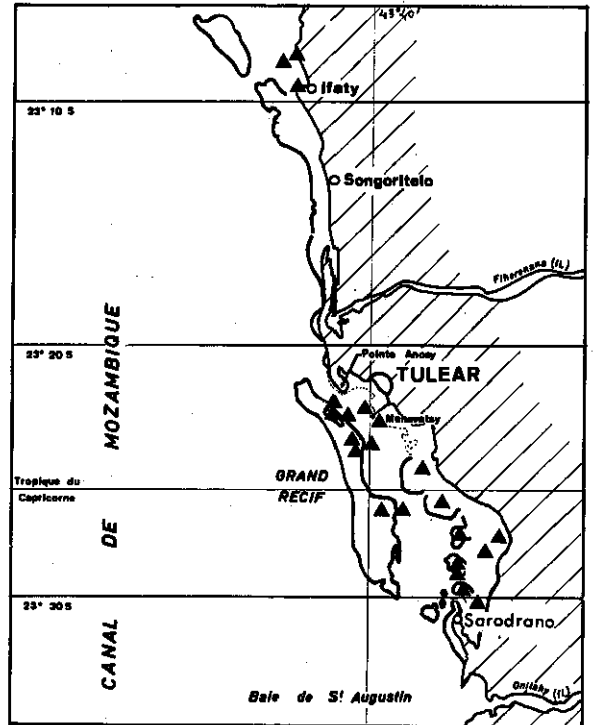
D'une façon générale, on peut dire que les espèces épiphytes des tiges sont moins largement répandues dans les herbiers que celles qui sont épiphytes des feuilles. Aucune d'entre elles n'a été récoltée dans l'Ensemble Frontolittoral.

4 - INTERFERENCES DANS LA REPARTITION DES HYDROIDES DANS LES HERBIERS ET SUR LES PHANEROGAMES MARINES

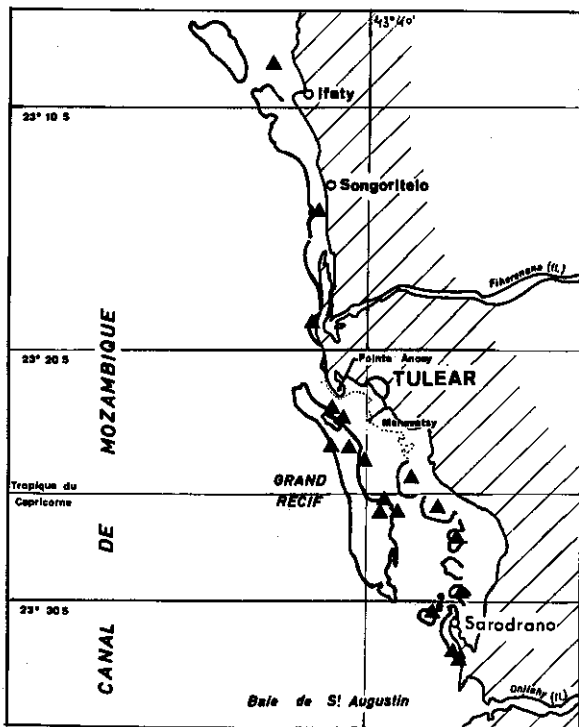
Il y a de nombreuses interférences entre la distribution des espèces sur les Phanérogames et leur distribution dans les herbiers. Je donnerai ici quelques exemples.



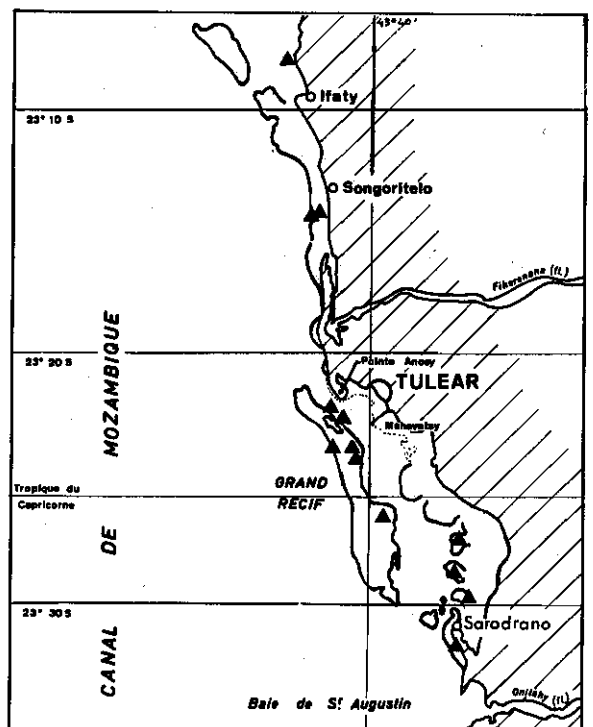
Plumularia warreni



Lineolaria sp.

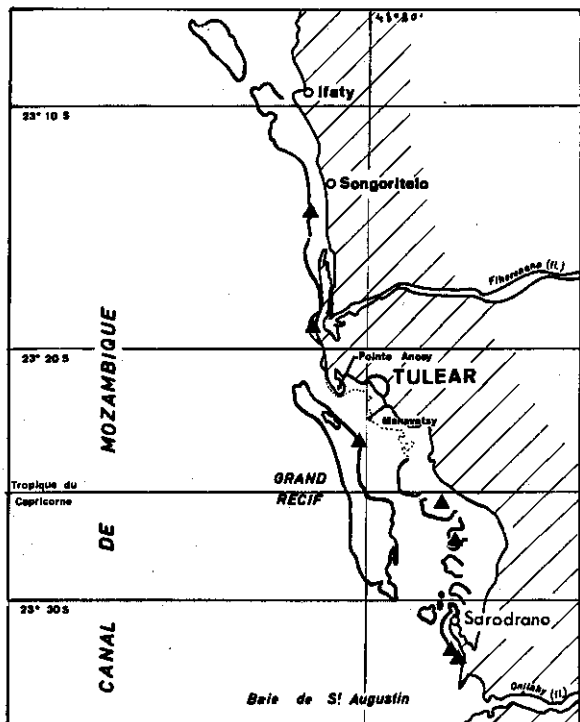


Clytia jonhstoni

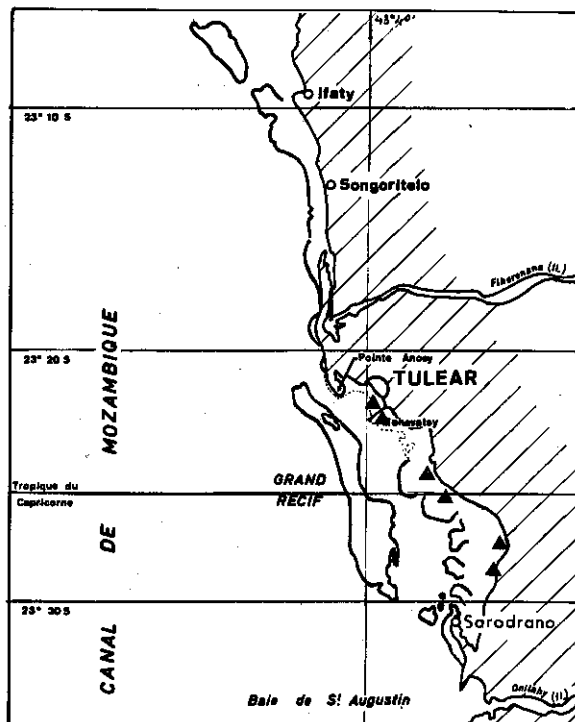


Eudendrium capillare

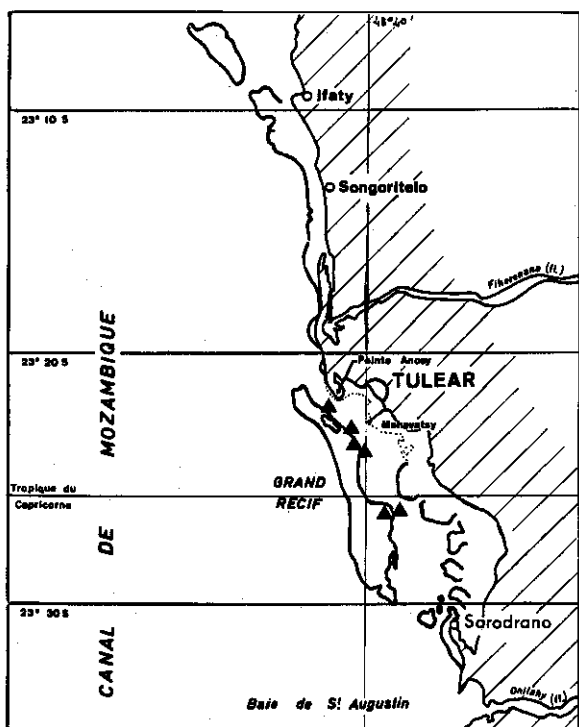
Figure 8 - Cartes de répartition des différentes espèces d'Hydraires.



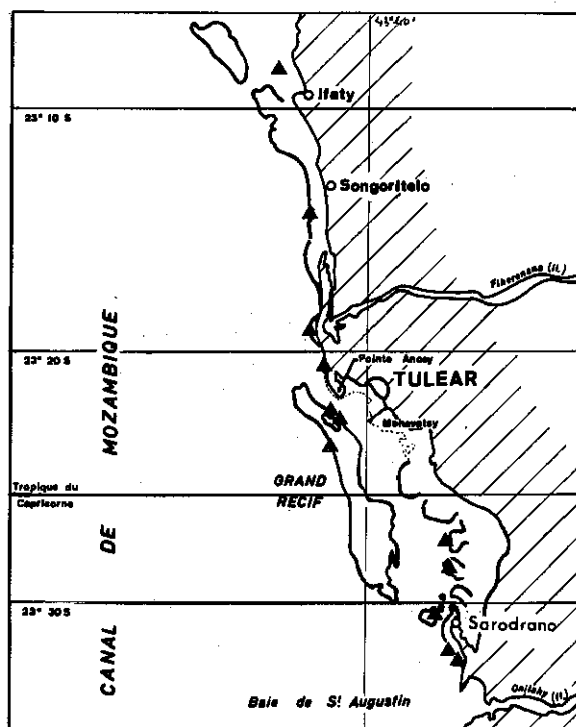
Clytia sp.1



Clytia sp.2

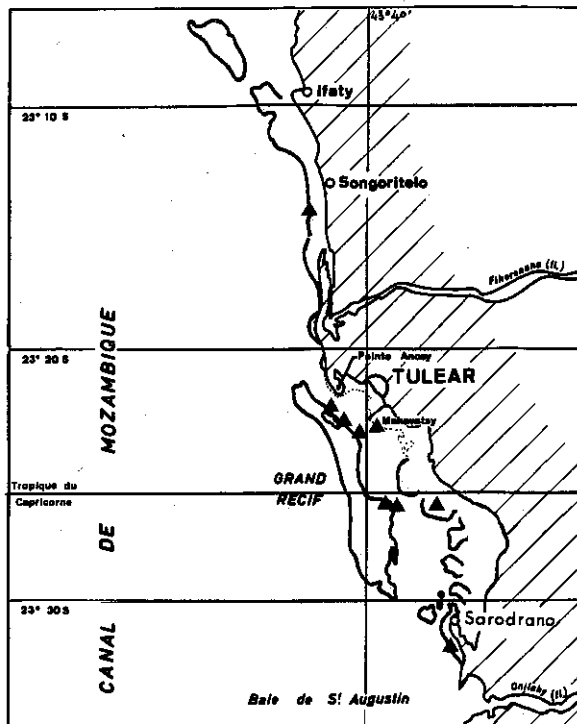


Clytia gravieri
(forme ramifiée)

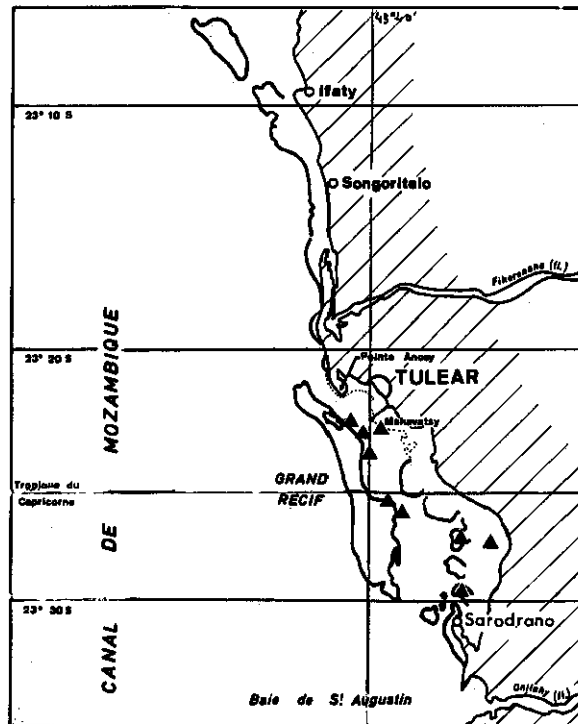


Plumularia filicaulis

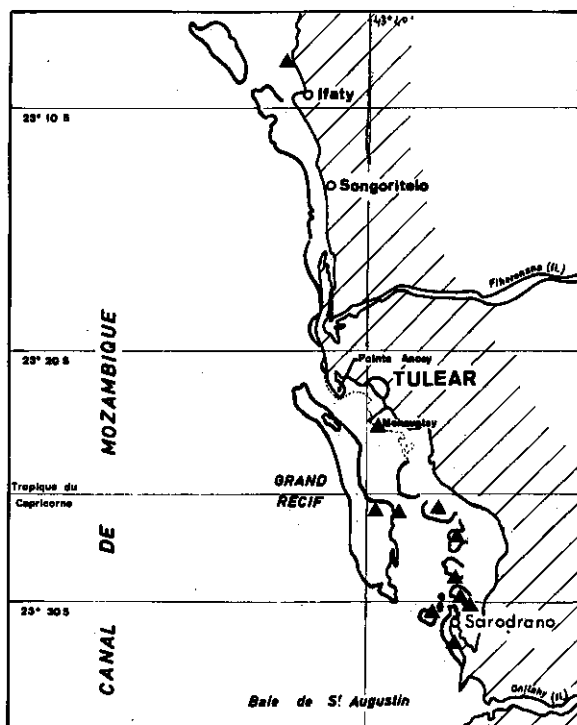
Figure 9 - Cartes de répartition des différentes espèces d'Hydres.



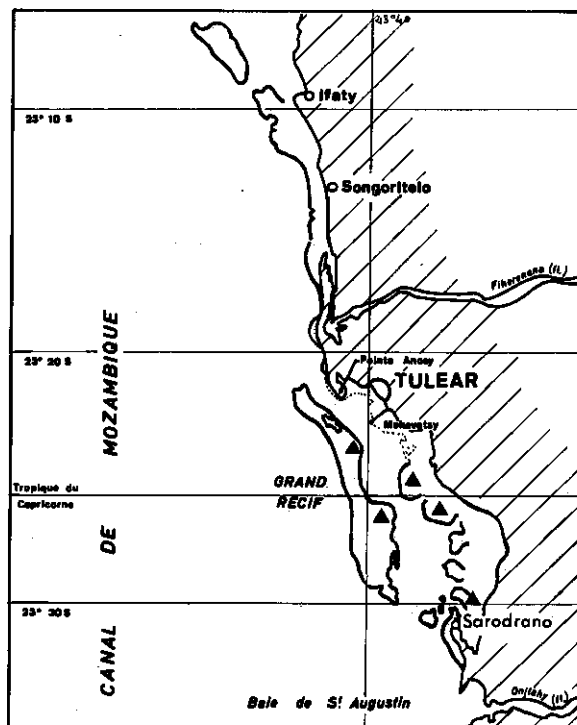
Calamphora campanulata



Antenella secundaria



Lytocarpus philippinus



Dynamena crisioides
var. *gigantea*

Figure 10 - Cartes de répartition des différentes espèces d'Hydraires.

Lorsqu'un Hydraire n'a jamais été récolté sur une Phanérogame, c'est le plus souvent à cause d'un problème de répartition topographique. Ainsi, *Clytia noliformis* et *C. jonhstoni* font défaut sur *Diplanthera wrightii* et *Halophila minor* qui poussent dans les zones soumises à l'émergence, dans des conditions que ces Hydraires ne supportent pas. *C. noliformis* est moins tolérante encore que *C. jonhstoni*, car elle n'est fixée ni sur *Thalassia hemprichii*, ni sur *Diplanthera univervis* et très rarement sur *Cymodocea rotundata* (les quelques récoltes sur cette dernière proviennent de la zone limite entre Ensemble Epirécifal et Ensemble Postrécifal) ; or ces plantes poussent à des niveaux plus hauts situés.

Clytia sp. 2 est préférentielle de la Phanérogame *Diplanthera wrightii* dont elle constitue une part importante du peuplement épiphytique. Par ailleurs, elle vit exclusivement dans les hauts niveaux littoraux : cette position correspond parfaitement à celle de sa Phanérogame préférée. Elle fait défaut sur *Cymodocea ciliata* et *Halophila* cf. *stipulacea* qui ne poussent pas à ces niveaux là.

Plumularia filicaulis est caractéristique exclusive de *Cymodocea ciliata* et ne vit que dans les herbiers de bordure frontorécifale : précisément, seule cette Phanérogame est susceptible de vivre dans ces conditions de fort hydrodynamisme.

Antenella secundaria et *Halopteris diaphana* ont été récoltées dans les herbiers du chenal postrécifal ; or elles n'étaient fixées que sur les plantes poussant dans ce chenal : *Cymodocea ciliata*, *Syringodium isoetifolium*, *Cymodocea serrulata*, *Diplanthera* cf. *beaudettei* et *Halophila* cf. *stipulacea*. Le troisième Hydraire épiphyte des tiges et vieilles feuilles, *Coryne pusilla*, a été récolté ; en plus, sur *Cymodocea rotundata* et *Diplanthera univervis* : cela correspond à sa répartition plus large dans les herbiers, sur des niveaux plus hauts situés de l'Epirécifal.

D'après l'étude topographique, *Clytia* cf. *gracilis* et *C. gravieri* existent toutes deux dans les hauts niveaux des herbiers. Si l'on observe leurs graphiques de répartition sur les Phanérogames, on constate qu'en effet elles sont épiphytes de *Diplanthera wrightii* poussant à ces niveaux ; mais *C. cf. gracilis* est très fréquente sur cette plante tandis que *C. gravieri* est plus fréquente sur les Phanérogames de taille supérieure, plus bas situées.

Enfin, on remarquera que les espèces réparties sur le plus grand nombre de Phanérogames et les plus fréquentes, sont aussi celles qui ont la plus large répartition topographique, à savoir : *Clytia* cf. *gracilis*, *C. gravieri*, *Plumularia warreni* et *Ventromma halectioides*.

CONCLUSION

Deux facteurs paraissent jouer un rôle prépondérant dans la répartition des Hydraires : l'émergence, qui détermine deux niveaux dans l'étage infralittoral, et l'hydrodynamisme. Cependant ils ne sont pas les seuls, et c'est finalement l'interférence des facteurs abiotiques et des facteurs biotiques, en l'occurrence le substrat végétal, qui détermine cette répartition.

CHAPITRE III

POSITION DES COLONIES ET ADAPTATIONS LIÉES AU SUPPORT CHEZ LES HYDROIDES DES PHANÉROGAMES MARINES

1 - CAS DE SEGREGATION SPECIFIQUE ET ANTAGONISMES EVENTUELS ENTRE LES ESPECES

Les différentes espèces peuvent coexister dans la nature, sur une même plante, compte tenu de leur répartition topographique. Quand deux espèces coexistent ainsi, elles sont fixées soit sur des feuilles différentes, soit sur une même feuille, mais l'une à la base et l'autre au sommet. Un troisième cas est réalisé quand deux espèces colonisent ensemble, d'un bout à l'autre, une feuille unique : à ce moment leurs stolons sont parallèles ou bien se croisent. C'est ainsi que l'on rencontre parfois des mélanges de polypes et de gonothèques de deux espèces différentes de *Clytia*. Cela suppose qu'il n'y a pas incompatibilité entre les deux ; d'ailleurs, de taille semblable, elles ne se gênent pas et tout se passe comme s'il n'y avait qu'une colonie à nombreux hydranthes. Il n'en est pas de même lorsqu'une espèce de *Clytia* coexiste avec *Lineolaria* sp. : cette dernière, couchée à plat sur la feuille, est en net désavantage par rapport à l'espèce dressée. Elle risque alors de régresser par manque de nourriture.

Ventromma halecioides et *Clytia gravieri* sous sa forme non ramifiée à thèques fines, ont la particularité d'être représentées fréquemment par des hydrocaules de petite taille, au milieu d'autres espèces d'hydroides aux colonies bien développées. Elles existent aussi sous cette forme au milieu de proliférations d'Ectocarpales, en des points où on ne récolte aucun des autres Hydroides.

Au niveau d'un herbier de *Cymodocea ciliata* j'ai très souvent noté, au moment même de la récolte, que différents plants, poussant dans une aire limitée, étaient occupés par des espèces différentes d'Hydroides ; toutes ces espèces donnaient des colonies bien développées. Le cas le plus fréquent est le suivant : un premier plant de la Phanérogame porte *Lineolaria* sp., un second porte *Plumularia warrenti*, un troisième *Sertularia distans*, enfin un quatrième porte *Clytia* cf. *gracilis*. Cela semble être la formule de vie la plus généralement réalisée chez les Hydroides, mais n'exclut pas la possibilité qu'un cinquième plant porte les quatre espèces à la fois.

On peut donc dire, pour conclure, que s'il ne semble point exister d'antagonisme très net entre les espèces, celles-ci donnent cependant des colonies bien plus prospères lorsqu'elles sont seules sur un substrat.

2 - RAPPORTS ENTRE LE PEUPELEMENT DES TIGES ET CELUI DES FEUILLES DANS LE CAS DES COLONIES D'HYDROIDES LIÉES A CES DERNIERES

Parmi les espèces épiphytes des feuilles, certaines sont susceptibles d'exister sur les tiges, dans le cas où le feuillage est déjà occupé. Il faut distinguer deux modalités. Dans un premier cas, la colonie fixée sur la tige est la même que celle du feuillage : il y a continuité et seule la partie supérieure de la tige est occupée. C'est ce qui se passe pour les espèces suivantes : *Clytia* sp. 1, *C. jonhstoni*, *Abietinaria laevimarginata*, *Dipurena reesi* et *Perigomus* sp. Dans un second cas, la colonie fixée sur la tige peut être différente de celle fixée sur les feuilles ; l'espèce fixée sur la tige marque donc une certaine indifférence quant au support. Ainsi réagissent les Hydroides suivants : *Clytia* cf. *gracilis*, *C. gravieri* (forme non ramifiée), *C. noliiformis*, *Sertularia distans*, *Dynamena cornicina*.

Certaines espèces, par contre, n'ont jamais été récoltées sur des tiges : *Lineolaria* sp. et *Plumularia filicaulis* ne peuvent s'y trouver à cause de leurs formes couchées sur les feuilles ; *Clytia* sp. 2 n'existe que sur les petites Phanérogames des hauts niveaux, qui ne possèdent pas de tige ; enfin *Obelia oxydentata* et la forme ramifiée de *Clytia gravieri*, pour des raisons non élucidées.

Il y a donc des espèces indifférentes quant à leur position sur les feuilles ou sur les tiges, d'autres au contraire qui préfèrent les feuilles, plus flexibles.

3 - ROLE DES PHENOMENES DE FROTTEMENT DANS L'INSTALLATION L'EXTENSION ET LA RESISTANCE DES COLONIES D'HYDRAIRES LIES AUX FEUILLES

A - Les installations à l'abri des frottements trop intenses

En ce qui concerne la position dans le feuillage même, on peut signaler pour *Perigonimus* sp. et *Dipurena reesi* une préférence pour la base des feuilles, côté interne. Ces deux espèces gymnoblastes, (donc sans thèque protectrice), qui sont de toute petite taille, y trouvent sûrement un meilleur abri, par suite du frottement moindre des feuilles les unes contre les autres. Pour toutes les autres espèces, la position est très variable. Le plus souvent, les colonies sont assez développées pour recouvrir les deux faces des feuilles extérieures et les faces externes des feuilles intérieures. La propagation des colonies se fait par stolonisation à la base des feuilles, là où elles sont les plus rapprochées.

La morphologie des différentes espèces intervient, dans une certaine mesure, sur le mode d'installation des colonies. Ainsi *Ventromma halecioides* et *Plumularia warreni* ont tendance à former des bouquets d'hydrocaules vers la base des feuilles, alors que les diverses espèces de *Clytia* et les Sertularides s'étendent beaucoup plus largement.

Lorsqu'une espèce n'est représentée que par quelques hydrocaules seulement, il est curieux de constater que ces hydrocaules sont fixés soit au sommet des feuilles, soit, le plus souvent, à leur base. Ils ne sont presque jamais sur la partie médiane. Quand ils sont au sommet, c'est très généralement parce qu'une autre espèce est déjà installée à la base (on trouve ainsi fréquemment *Ventromma halecioides* à la base et *Plumularia warreni* sur la moitié supérieure).

Ces quelques hydrocaules correspondent à de jeunes colonies et leur position particulière indique un choix dans l'installation des larves. Ce choix des parties proximales et distales des feuilles s'explique par le fait que ce sont les deux zones où le frottement des feuilles entre elles est moindre. En effet, à la base, l'amplitude des mouvements provoqués par l'hydrodynamisme est faible ; au sommet, au contraire, cette amplitude est grande et les extrémités des feuilles ont peu de chances de se rencontrer. Par contre, la zone médiane subit les frottements maxima. L'installation des larves se fait donc dans les deux zones qui ne subissent pas trop de frottements, avec une préférence pour la partie basale, la plus abritée des deux. Cependant, si les frottements déterminent l'installation des larves, ils n'empêchent pas le développement des colonies tout au long des feuilles. Ces colonies sont donc capables de leur résister et ceci de façons diverses.

B - Les adaptations à un frottement intense

a) Les formes prostrées

Alors que la majorité des Hydraires a des colonies dressées, deux des espèces liées aux feuilles sont couchées sur le substrat. Ce mode particulier de fixation, pour des animaux à périsarc mince et lisse, semble bien ne pouvoir exister que sur une surface suffisamment grande et plane. Les espèces en question, *Lineolaria* sp. et *Plumularia filicaulis*, sont épiphytes des deux plus grandes Phanérogames : *Cymodocea ciliata* et *C. serrulata*.

Chez *Lineolaria* sp., c'est la colonie entière, (hydrorhize, trophosome et gonosome), qui est couchée sur le support (fig. 11). Ce caractère semble être particulier aux espèces de ce genre dont deux sont déjà connues en Australie où elles vivent couchées, l'une sur les feuilles des Posidonies l'autre sur celles de *Cymodocea antarctica*. Les trois espèces sont donc parfaitement adaptées à leur substrat. La position couchée offre la meilleure fixation possible : le rapport de la surface de fixation sur la surface totale est grand, et la résistance à l'arrachement maximale.

Chez *Plumularia filicaulis* seule gonosome a une forme prostrée, le trophosome étant en forme de plume souple, comme c'est la règle chez les Plumularides. Les gonothèques ♂ et ♀ sont entièrement couchées sur les feuilles ; leur adhérence est améliorée par une large marge périsarcale, amincie et à bords plus ou moins irréguliers, qui doit servir de ventouse (fig. 12). Cette espèce, caractéristique des herbiers placés dans des conditions d'agitation maximale, assure ainsi la protection de son appareil reproducteur. Cette espèce n'exigeant qu'une surface plane relativement réduite, il est probable qu'elle puisse se fixer sur d'autres substrats que *Cymodocea ciliata*.

b) Les colonies de petite taille et particulièrement souples

La plupart des espèces épiphytes des feuilles sont de petite taille. Ceci a déjà été observé par des auteurs divers, et PICARD (1952) explique qu'il s'agit d'un "nanisme caractérisé, non par

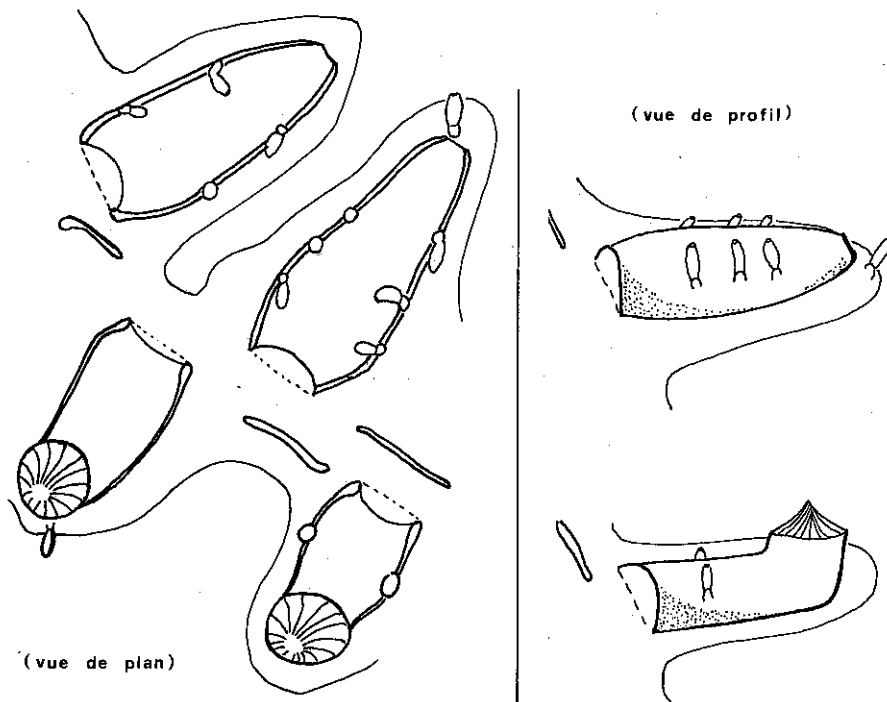


Figure 11 - *Lineolaria* sp. Hydrothèques et gonothèques couchées.

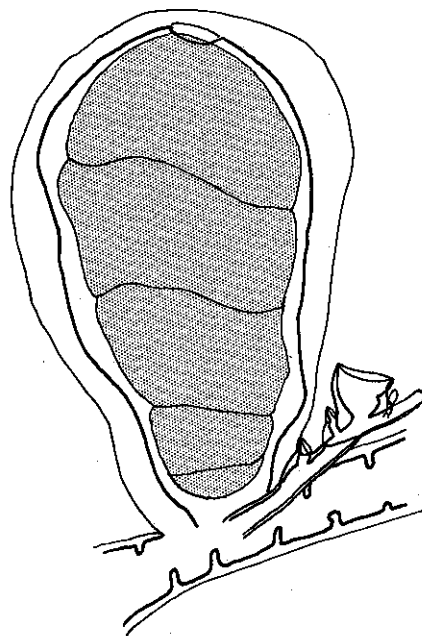


Figure 12 - *Plumularia filicaulis*: Hydrorhize renforcée et gonothèque couchée.

une réduction de taille des polypes, mais par une absence de ramification verticale et par une grande extension horizontale de l'hydrorhize : ce sont là des cas d'adaptation de grandes espèces à la vie sur les surfaces flexibles...". *Ventromma halecioides* est un bon exemple parce qu'on le trouve sur les feuilles et sur les tiges : les "plumes" fixées sur les feuilles ont une taille inférieure à celles fixées sur les tiges, et la grande forme fasciculée n'existe que sur les tiges. *Coryne pusilla* est très peu ramifiée quand elle se trouve sur les feuilles, beaucoup plus si elle est sur les tiges. Quand à *Dynamena cornicina*, je ne l'ai jamais récoltée dans l'herbier, sous sa forme ramifiée.

En ce qui concerne le port plus ou moins raide des colonies, on peut seulement constater que la fixation sur les feuilles exige une certaine souplesse à cause des frottements des feuilles entre elles. Ceci n'existe plus lorsque la fixation se fait sur les tiges, et c'est ainsi que des espèces comme *Plumularia warreni* et *Ventromma halecioides* sont alors représentées par des hydrocaules un peu plus rigides, ce qui va de pair avec une taille légèrement plus grande. En fait, les espèces grandes et rigides proviennent toutes des tiges.

Il y a donc une certaine adaptation des espèces à la vie sur ces surfaces flexibles que sont les feuilles des Phanérogames : cette adaptation se traduit par une taille faible et une grande souplesse des colonies.

c) Particularités dans l'orientation des hydrorhizes (fig. 13)

Il est un fait curieux, déjà signalé par les auteurs pour certaines espèces, qui se trouve confirmé par les très nombreuses observations que j'ai pu faire : les hydrorhizes de la plupart des espèces épiphytes sont disposées parallèlement aux bords des feuilles qui leur servent de support. C'est particulièrement net chez *Lineolaria sp.* et les trois espèces de *Sertulariides* : deux ou trois stolons principaux sont parallèles aux bords des feuilles, et ceci sur les deux faces. Les stolons secondaires les réunissent entre eux par des anastomoses plus ou moins obliques.

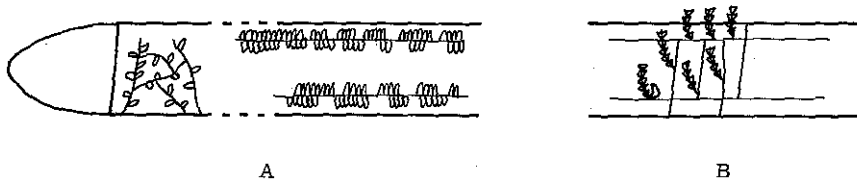


Figure 13 - Orientation des hydrorhizes : A - *Lineolaria sp.*, B - *Sertularia distans*.

Cette disposition semble être due, elle aussi, aux frottements des bords des feuilles entre eux.

C - La résistance à l'écrasement (cas des hydrorhizes renforcées, fig. 14)

Trois des espèces épiphytes des feuilles possèdent des hydrorhizes à ornementation particulière, du même type que celles décrites par PHILBERT (1935) pour *Monotheca posidoniae* Picard, 1951, fixée, en Méditerranée, sur les feuilles des Posidonies. Voici ce qu'il dit : "... des bords latéraux partent des épaississements chitineux se dirigeant vers la lumière de l'hydrorhize, comme des épis dans une rivière, les épaississements d'un bord sont situés en face de l'épaississement de l'autre bord...". Ces expansions du périscarc existent chez *Plumularia fillicaulis*, *P. warreni* et *Sertularia distans*.

Abietinaria laevismarginata possède aussi des renforcements qui consistent seulement en quatre épaississements entourant la base d'insertion de chaque hydroclade.

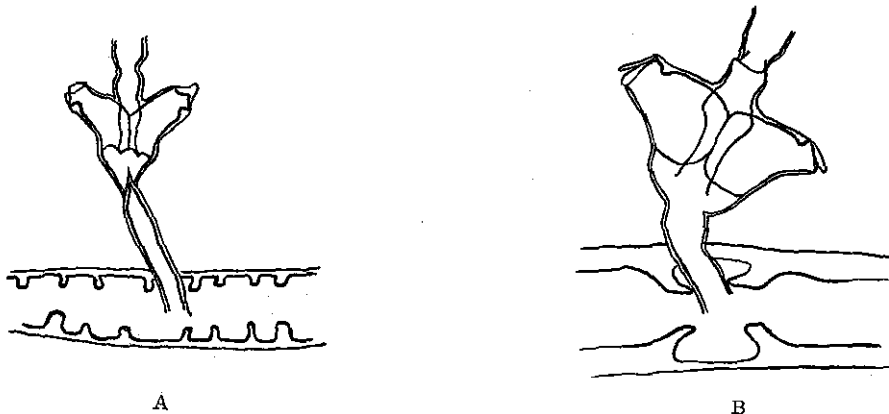


Figure 14 - Hydrorhizes renforcées : A - *Sertularia distans*, B - *Abietinaria laevismarginata*.

Je suis de l'avis de PICARD (1952) qui estime que ces particularités sont dues "... à la situation de l'hydrorhize sur tout support flexible et subissant des frottements, à moins qu'elles... ne soient simplement des caractères spécifiques". A ce propos, je signale qu'*Antenella* sp. 2 possède les mêmes épaississements : elle était fixée sur des algues ; par contre *Monotheca* sp., rencontrée plusieurs fois à Tuléar sur les tiges de *Cymodocea ciliata*, en est dépourvue.

De nombreuses figures semblables ont été décrites par des auteurs divers chez les espèces suivantes : *Pasythea quadridentata* (WARREN, 1908, p. 312, fig. 11), *Amphisbetia minima* (RALPH, 1961a, p. 774, fig. 8b), *Plumularia wilsoni* (RALPH, 1961b, p. 29, fig. 2h), *Monotheca margareta* f. *typica* (VANNUCCI, 1946, p. 578, pl. 6, fig. 54)... Ces quelques exemples montrent que ce caractère particulier de l'hydrorhize se rencontre plus fréquemment chez les deux familles *Sertulariidae* et *Plumulariidae*.

4 - LES PHENOMENES DE MULTIPLICATION VEGETATIVE

En plus du bourgeonnement bien connu chez les Hydraires, BILLARD (1904) a étudié la formation de rameaux spéciaux ayant une fonction de multiplication. Il distingue tout d'abord des rameaux stoloniques qui s'allongent plus ou moins, se fixent sur un support, et, après séparation d'avec la colonie mère, donnent naissance à une nouvelle colonie. Les rameaux propagulaires, quant à eux, donnent des propagules directement libérées par la colonie mère et qui vont être entraînées par les courants avant de se fixer pour régénérer une colonie. Ces modalités de reproduction asexuée existent chez les espèces épiphytes qui nous concernent. Il est cependant difficile de dire, à la vue d'un rameau, s'il va se fixer directement sur un nouveau support ou libérer une propagule.

Plumularia warreni a formé des rameaux stoloniques tout au long des deux mois de mon séjour à Tuléar. Cette modalité de multiplication a donc une grande importance dans la propagation de cette espèce. Chez elle, la partie apicale de l'hydrocaule s'allonge en un stolon qui s'élargit pour former un dispositif d'accrochage en forme de main. Une fois fixé sur une plante voisine de celle où se trouve l'hydrocaule primitif, ce dispositif va se détacher et engendrer une nouvelle colonie.

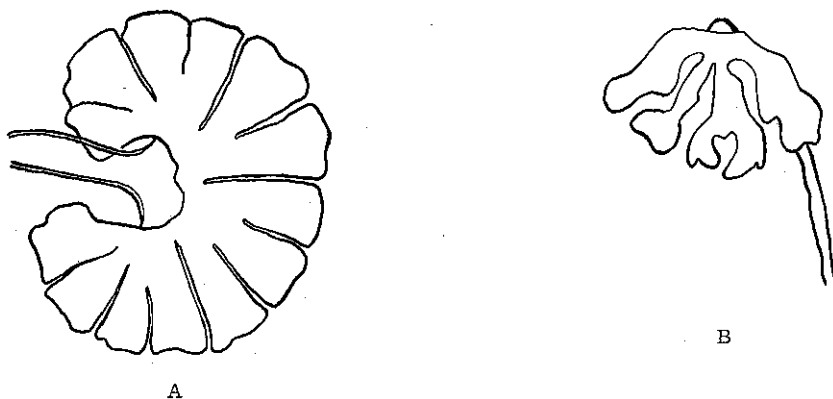


Figure 15 - Rameaux stoloniques : A - *Sertularia* sp., B - *Plumularia warreni*.

Dans les petites dépressions des hauts niveaux récifaux où *P. warreni* est abondante, il est fréquent de récolter différents plants de Phanérogames liés entre eux par ces stolons. C'est donc un dispositif d'accrochage efficace, d'autant plus que les plantes sont, à ces niveaux, couchées à marée basse. De plus, les hydrocaules terminés par un stolon, sont souvent fixés sur la partie distale des feuilles leur servant de support : c'est là que le stolon a le maximum de portée, donc le plus de chance d'atteindre une autre plante.

Ce phénomène n'est pas particulier à la fixation sur les Phanérogames. En effet, des colonies de *P. warreni*, récoltées sur des algues à Nosy Vato, possédaient les mêmes rameaux stoloniques.

Des stolons très semblables à ceux qui sont décrits ci-dessus existent chez *Sertularia* sp., récoltée une fois seulement dans le chenal postrécifal de Mahavatsy. Ce caractère l'apparente à *Sertularia gracilis* figurée par GRAVELY, 1927. Quelques rares observations font penser que ce mode de multiplication existe aussi chez les espèces suivantes : *Ventromma halectioides*, *Obelia oxydentata*, *Clytia* sp. 2 ; en effet, quelques-uns de leurs stolons présentaient un appareil de fixation, crochet ou autre.

Pour beaucoup d'autres espèces, les rameaux observés ont une destinée indéterminée. Ce qui est certain, c'est qu'ils sont formés pour réagir à de mauvaises conditions extérieures. Ils sont généralement produits par des colonies soumises à un étouffement quelconque : prolifération de Diatomées arbusculaires, d'Ectocarpales, ou encore ennoyement sous d'abondantes particules vaseuses. Ces stolons apparaissent au sommet des hydrocaules chez *Sertularia distans* et *Dynamena cornicina*, à la place d'un hydranthe chez les diverses espèces de *Clytia* et chez *Perigonimus sp.*, directement sur l'hydrorhize chez *Lineolaria sp.*

Ces stolons se forment dans le milieu naturel, mais peuvent aussi être observés "in vitro" : j'ai constaté chez *Lineolaria sp.* une prolifération massive de rameaux sur des colonies qui venaient de passer une journée dans des bacs. Dans ces conditions il y avait peut-être aussi étouffement, mais de nature différente : déficience du renouvellement de l'eau sans doute.

BILLARD (1904) signale la régénération d'un hydranthe de *Campanularia angulata* à l'extrémité proximale non fixée d'un stolon, au point de séparation d'avec la colonie mère. J'ai observé chez *Plumularia warreni* la régénération d'un hydrocaule entier. Le stolon fixé portait encore deux hydroclades et leurs hydrothèques : une nouvelle "plume" ayant poussé au point de rupture, il y avait, sur le même axe, des thèques à orientation inverse.

Les Hydraires fixés sur les tiges des Phanérogames forment également des stolons. Ces stolons se trouvent au sommet des hydroclades secondaires chez les espèces suivantes : *Dynamena cristoides* var. *gigantea* et *Lytocarpus philippinus* (BILLARD, 1907, les avait déjà observés chez cette dernière).

Pour conclure, je citerai ce que PICARD (1952) déduit de ses observations en Méditerranée à propos de la propagulogénèse : "... elle ne présente aucune particularité par rapport à celle qui s'observe sur d'autres supports : elle est simplement très active sur les Zostéracées en raison de la forme du support... Les Zostéracées réunissent des conditions de vie qui entraînent une grande luxuriance de la vie végétative des colonies". Mes observations n'ayant porté que sur les herbiers, je n'ai pu, à Tuléar, comparer avec ce qui se passe sur les autres substrats.

5 - REPRODUCTION CONDENSEE ET REPRODUCTION PAR LIBERATION DE MEDUSES

En ce qui concerne les Hydraires épiphytes des feuilles, les deux modalités, soit par médusoïdes non libérables, soit par méduses, sont également représentées. Sept espèces libèrent des méduses : *Clytia sp. 1*, *C. cf. gracilis*, *C. gravieri*, *C. noliformis*, *C. johnstoni*, *Obelia oxydentata* et *Dipurena reesi*. Sept autres donnent directement les produits sexuels : *Lineolaria sp.*, *Sertularia distans*, *Dynamena cornicina*, *Abietinaria laevimarginata*, *Plumularia warreni*, *Plumularia filicaulis* et *Ventromma halectoides*. Deux espèces qui libèrent sans doute des méduses, n'ont jamais été récoltées en reproduction : *Clytia sp. 2* et *Perigonimus sp.* Les pourcentages de ces deux catégories d'Hydraires à reproduction différente, calculés sur le total des récoltes, sont les mêmes à 1 % près.

Par contre, aucun des Hydraires fixés sur les tiges ne libère de méduses (tout au plus *Halocordyle disticha* var. *australis* libère-t-il des eumédusoïdes, mais après qu'ils se soient vidés de leurs produits sexuels)*. Le faible nombre de récoltes de ces espèces fait que, même ajoutées à celles des feuilles, le pourcentage des espèces à médusoïdes non libérables n'est que de très peu supérieur à celui des espèces libérant des méduses.

En conclusion, on peut donc dire que la vie épiphyte n'implique pas de modalité particulière de la reproduction sexuée.

* Lors d'un second séjour à Tuléar, j'ai découvert qu'une deuxième espèce libérait des médusoïdes ; ceci a fait l'objet d'une note : GRAVIER N., 1970 - Libération de médusoïdes par *Macrorhynchia philippina* Kirchenpauer, 1902. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, fasc. hors sér. suppl. n° 10, 1969, *Trav. Sta. mar. Tuléar* : 253-257.

RAPPORTS ENTRE LES HYDRAIRES ET D'AUTRES ORGANISMES VIVANT DANS LES HERBIERS

1 - HYDRAIRES EPIZOAIRES D'AUTRES INVERTEBRES

Il s'agit de trois espèces qui sont épizoaires d'animaux sédentaires vivant à la surface du sédiment de l'herbier.

Cytaeis nassa Millard, 1967, vit sur les coquilles du Gastéropode *Nassarius arcularius* dans les herbiers littoraux. La même espèce vit également sur *Nassarius albescens* dans les chenaux sableux du platier interne (THOMASSIN, 1969).

Obelia oxydentata Stechow, 1920 : PICARD a récolté cette espèce dans les herbiers littoraux situés devant la station marine de Tuléar, sur une Holothurie encore indéterminée : elle formait deux grosses touffes aux extrémités de l'animal. La taille de la colonie est très supérieure à celle qu'atteint l'*Obelia* lorsqu'elle est épiphyte. D'autre part, j'ai récolté une colonie sur une coquille de Lamelli-branche (*Arca antiquata* Linné) qui se trouvait à la surface du sédiment des herbiers de la Pointe Serpent, à un niveau où ces herbiers passent insensiblement de l'Ensemble Epirécifal à l'Ensemble Postrécifal.

Sphaerocoryne multitentaculata (Warren, 1908) : ce Gymnoblaste est abondant dans les herbiers du Grand Récif, au niveau de la Balise Sud. Il est toujours fixé sur de curieuses formations verdâtres, VACELET (communication personnelle) a déterminé ces formations comme étant une association entre une Algue et une Eponge : *Ceratodiction spongiosum* et *Gellius fibulatus*. Cet Hydraire a été décrit par WARREN (1908) sur une Eponge ; il semble être un épizoaire spécialisé. Je l'ai également récolté, dans la même zone épirécifale, sur d'autres Eponges qui ne sont pas encore déterminées.

2 - LES HYDRAIRES EN TANT QUE SUPPORTS D'AUTRES HYDRAIRES OU D'ORGANISMES DIVERS

J'ai trouvé plusieurs fois l'*Obelia oxydentata* sur *Sertularia distans* : les colonies étaient réduites à quelques hydrothèques. Sur les Hydraires de grande taille : *Dynamena crisioides* var. *gigantea* et *Lytocarpus philippinus* par exemple, on peut trouver des Hydraires de taille inférieure : *Eudendrium capillare*, *Clytia gracilis*, *Ventromma halecioides*...

Mais une espèce est, semble-t-il, bien spécialisée et n'existe que sur d'autres Hydraires, c'est *Hebella scandens* var. *contorta*. Elle se fixe indifféremment sur les trois Sertularides des feuilles : *Sertularia distans*, *Abietinaria laevimarginata* et *Dynamena cornicina*. Elle est connue, ailleurs dans le monde, sur d'autres espèces de Sertularides. Les hydrothèques possèdent la forme caractéristique de la variété *contorta* lorsqu'elles sont situées entre les thèques de l'hydraire porteur. Par contre, ces hydrothèques sont droites quand elles sont issues directement des stolons fixés sur les feuilles des Phanérogames.

Il n'y a que très peu d'animaux susceptibles de se fixer sur le périsarc des Hydroïdes : quelques Bryozoaires, sur les espèces les plus grandes et les plus rigides, des Vorticelles et de petits organismes unicellulaires dont il est difficile de dire si ce sont des Protozoaires ou des Protophytes. Au contraire, on observe très souvent un envahissement des surfaces périsarcales par les végétaux : Diatomées de formes diverses, Mélobésiées encroûtantes, Cyanophycées et petites Algues filamenteuses. Les Mélobésiées peuvent recouvrir entièrement une colonie de *Tyrosocyphus fruticosus*, ce qui a pour effet d'augmenter la rigidité de la colonie et de la colorer en rose (seules les gonothèques échappent à cet envahissement du fait de leur croissance rapide). VERVOORT, 1941, signale pour cette espèce une couverture épaisse d'Algues Cyanophycées et de Diatomées, pour les colonies des eaux peu profondes ; c'est ce qui existe à Tuléar.

3 - LES HYDRAIRES PARASITES PAR LES PYCNOGONIDES

Parmi les nombreuses récoltes effectuées, quelques Hydraires étaient parasités par des larves de Pycnogonides.

Chez *Clytia cf. gracilis* et *C. johnstoni*, la larve provoque la formation de galles dans lesquelles elle est enfermée et qui simulent plus ou moins une gonothèque, à parois lisses. Ces galles sont produites à partir d'hydrothèques portées par les hydroclades chez *Plumularia crosslandi* et *Monotheca sp.* Enfin, les formations les plus curieuses sont celles produites par *Plumularia warreni* chez qui la présence de l'hôte indésirable provoque une sorte d'affolement des ramifications hydrocladiales : celles-ci prolifèrent très anormalement, dans toutes les directions de l'espace.

4 - LES AUTRES ORGANISMES EPIPHYTES DES PHANEROGAMES

Il faut signaler tout de suite que les Hydraires constituent, de très loin, le groupe le plus important.

Assez régulièrement, on rencontre sur les feuilles des Foraminifères, des Ciliés et des Spirorbes. Tous les autres groupes ne sont représentés que sporadiquement : Eponges, Bryozoaires, Kamptozoaires, Polychètes sédentaires, Amphipodes tubicoles (LEDOYER, 1967) et Ascidies (VASSÉUR, 1969). Localement, les herbiers sont envahis par des Pintadines. Enfin, on rencontre des pontes diverses et de jeunes Hôlthuries fixées temporairement.

Sur les tiges, au contraire, les groupes systématiques suivants dominent celui des Hydraires : Eponges, Alcyonaires, Bryozoaires et Ascidies. Un Madréporaire du genre *Pocillopora* peut se fixer également sur les figes de *Cymodocea ciliata*.

L'étude des échantillons de cette faune épiphyte sera effectuée dans l'avenir.

Pour finir, il faut souligner la grande abondance des végétaux épiphytes : Diatomées et Algues diverses, et ceci sur les tiges comme sur les feuilles des Phanérogames. Cette abondance paraît même concurrencer, dans certains cas, celle des Hydraires : des herbiers entiers, aux Phanérogames couvertes de végétaux épiphytes, ne recèlent que très peu d'Hydroïdes ; le feutrage de petites algues, trop serré, empêche leur installation ou les étouffe. Il serait intéressant de connaître dans quelles conditions cette prolifération végétale atteint son maximum.

5 - LA FAUNE DE PETITE TAILLE, VAGILE ET SEDENTAIRE

Dans le fond des bœaux où étaient conservées les Phanérogames, on trouve toujours une faune de petite taille constituée d'espèces qui étaient sédentaires sur les feuilles ou vagiles dans le feutrage épiphytique. Les groupes les plus représentés sont les suivants : Copépodes Harpacticoides, Amphipodes (en particulier Caprelles), Tanaïdacs, Nématodes et Polychètes. Moins fréquemment, on rencontre des Isopodes, des Pycnogonides, des Planaires, des Nudibranches, enfin quelques Gastéropodes et Lamellibranches. Numériquement, il semble que les Tanaïdacs soient les plus abondants.

C'est parmi ces animaux de petite taille que les Hydraires trouvent leurs proies mais aussi leurs prédateurs. J'ai vu des polypes qui capturaient des Nématodes et des Copépodes à l'aide de leurs tentacules bourrés de nématocystes. En outre, j'ai noté, sur des colonies fixées, que de petites hydroméduses et des Gastéropodes à un stade postérieur à la larve Véligère avaient été ingérées. Dans l'herbier, les colonies d'Hydroïdes étant excessivement abondantes, cette prédation va avoir des conséquences sur la chaîne alimentaire.

6 - INCIDENCE DES POPULATIONS D'HYDROIDES SUR LA PRODUCTION DES HERBIERS

Les herbiers sont installés dans des zones où décantent sédiments fins et matières organiques, les Phanérogames ayant besoin d'un véritable sol. Ce sol est le siège d'une production bactérienne intense d'où il découle une importante production primaire qui alimente à son tour la production secondaire. C'est à ce niveau que les Hydraires vont intervenir en détournant, à leur profit, une part importante du maillon secondaire de la chaîne alimentaire. En effet, d'après les connaissances actuelles, ces prédateurs se nourrissent principalement de Nématodes et de Copépodes Harpacticoides. Des travaux effectués sur l'éthologie alimentaire des Hydraires par CHRISTENSEN (1967) ont montré qu'une colonie moyenne d'*Hydractinia echinata*, mise en élevage, consommait journellement 47 Nématodes et 6 Harpacticoides, plus de nombreux articles de bras d'Ophiures et des œufs divers. Si l'on considère le très grand nombre de colonies d'Hydroïdes existant dans les herbiers

qui font l'objet de cette étude, on réalise l'importance de cette prédation qui doit provoquer une véritable ponction dans la chaîne alimentaire au niveau de la production secondaire. Le matériel organique que ces Hydraires représentent est perdu pour l'échelon tertiaire : d'après les connaissances actuelles, seuls quelques Aeolidiens spécialisés se nourrissent d'Hydraires; comme ils concentrent les nématocystes de leurs proies dans leurs coecums, ils sont peu ou pas consommés.*

Ainsi dans l'Herbier, milieu par excellence riche en matière organiques, il y a un blocage de la chaîne alimentaire au niveau du deuxième échelon. Ce blocage est dû à la très grande abondance des colonies d'Hydroïdes : la matière organique qu'ils détournent à leur profit est perdue pour l'échelon tertiaire. C'est ainsi que les Poissons sont rares dans les herbiers de la région de Tular. Les plus représentés sont des *Syngnathidae*, impropres à la consommation. Il n'y a pas l'équivalent, par exemple, des riches peuplements de *Labridae*, etc... de la Méditerranée. On peut penser que les Hydraires agissent aussi en gênant le broutage des feuillages par les Poissons herbivores du fait de la présence quasi constante de leurs colonies épiphytes bourrées de nématocystes urticants.

Evidemment, il faut regretter que toutes ces considérations ne s'appuient que sur de simples observations et ne soient donc que des hypothèses. De nombreuses expériences intéressantes seraient à faire.

* D'après des données très récentes (Tardy, 1969), les Polychètes Syllidae se nourrissent d'Hydroïdes.

CONCLUSION

Le but de ce travail a été l'étude de la répartition et de la signification des très abondants Hydraires épiphytes des Phanérogames marines des herbiers de la région de Tuléar, l'étude systématique de ces Hydraires devant être envisagée dans une publication ultérieure.

Les faits suivants ont été constatés :

A - Les espèces récoltées très rarement sur les tiges de *Cymodocea ciliata*, et dans des conditions particulières, proviennent des milieux environnants et peuvent être qualifiées d'accidentelles.

B - Parmi les espèces vivant dans les herbiers, trois lots ont été discriminés en fonction de la position des colonies sur les Phanérogames : sur les feuilles, sur les tiges, ou sur les tiges et vieilles feuilles couvertes d'Algues et de Mélobésiées. Les espèces liées aux feuilles vertes sont plus spécialement adaptées au substrat souple et flexible que sont les Phanérogames ; les autres sont en majorité des espèces que l'on retrouve sur les substrats solides et qui n'existent dans les herbiers que dans la mesure où elles trouvent un substrat quelque peu consistant.

C - Les Hydraires liés aux tiges sont moins fréquents que ceux qui vivent sur les feuilles : cela est dû en partie à ce que, seule sur les douze espèces de Phanérogames, *Cymodocea ciliata* possède une grande tige. Il est logique, en outre, que toutes ces espèces, sans exception, aient ainsi une préférence marquée pour cette Phanérogame.

D - La plupart des espèces épiphytes des feuilles sont relativement fréquentes, à l'exception des deux espèces d'Hydraires Gymnoblastes. Parmi les Calyptoblastes, quatre familles sont représentées : *Campanulinidae* (une espèce), *Campanulariidae* (sept espèces), *Sertulariidae* (trois espèces) et *Plumulariidae* (trois espèces).

E - A l'exception de deux espèces qui sont indifférentes à la Phanérogame qui leur sert de support, la plupart des Hydraires épiphytes des feuilles sont fixés préférentiellement sur *Cymodocea ciliata*, et plus ou moins indifféremment sur les autres espèces. Il faut noter, cependant, une fréquence de récolte plus faible sur les *Hydrocharitaceae* : *Halophila ovalis*, *Halophila cf. stipulacea* et *Thalassia hamprichii*. Il semble que la préférence pour *C. ciliata* soit la conséquence de nombreux facteurs et en particulier d'une attraction des larves.

F - Trois espèces ont été récoltées exclusivement sur *Cymodocea ciliata*. A ce propos, un parallèle peut être fait entre les herbiers de Tuléar et les herbiers de la Méditerranée (les seuls sur lesquels on ait actuellement des données à peu près concrètes). Du point de vue spécifique, la variété des espèces semble être, à peu de chose près, équivalente. Ce qui est remarquable, c'est la correspondance entre les trois espèces d'Hydraires caractéristiques exclusives de *Posidonia oceanica* en Méditerranée et les trois espèces "exclusives" de *Cymodocea ciliata* à Tuléar (on ne peut encore parler d'exclusivité rigoureuse pour *C. ciliata*, la faune d'Hydroïdes des autres milieux n'étant pas encore connue). Ce qui est plus curieux encore, c'est que ces trois espèces appartiennent aux trois mêmes familles : *Campanulariidae*, *Sertulariidae* et *Plumulariidae*.

Espèces exclusives de <i>Posidonia oceanica</i>	Espèces "exclusives" de <i>Cymodocea ciliata</i> .
<i>Orthopyxis asymetrica</i> <i>Sertularia perpusilla</i> <i>Monothecha posidoniae</i>	<i>Campanularia morgansi</i> <i>Abietinaria laevimarginata</i> <i>Plumularia filicaulis</i>

Cependant il faut noter une différence essentielle : sur les trois espèces liées à *C. ciliata*, *Campanularia morgansi* est une espèce épiphyte des tiges et non des feuilles vertes comme c'est le cas pour les deux autres. Il convient également de remarquer que *C. ciliata* n'exclut pas certaines espèces d'Hydraires contrairement à ce qui a été constaté en Méditerranée pour *P. oceanica* (exclusion des *Laomedea*). La seule espèce qui n'a jamais été récoltée sur *C. ciliata* est la *Clytia sp. 2*, mais parce qu'elle vit dans les plus hauts niveaux des herbiers là où ne pousse pas cette Phanérogame.

La correspondance entre *C. ciliata* et *P. oceanica* se retrouve au niveau des épiphytes autres que les Hydraires : les Foraminifères, Bryozoaires, Polychètes, etc... ont été récoltés le plus souvent sur *C. ciliata* et non sur les autres espèces végétales. De plus, la tige caractéristique de *C. ciliata* permet à toute une faune de se fixer, comme c'est aussi le cas pour la sous-strate de la frondaison des Posidonies.

Enfin il faut signaler que les Hydraires épiphytes sont beaucoup plus abondants dans les herbiers de Tuléar que dans les herbiers méditerranéens. Ce sont eux qui occupent la plus grande place sur les feuilles des Phanérogames de Tuléar : ils ne sont concurrencés que par les végétaux épiphytes. Les colonies sont beaucoup plus clairsemées en Méditerranée où les Bryozoaires prennent une grande importance.

G - La répartition des Hydraires au sein des diverses localisations des herbiers a été envisagée. Deux facteurs jouent un rôle prépondérant : l'émersion et l'hydrodynamisme. Seules quelques espèces tolèrent l'émersion et sont alors capables de coloniser massivement les niveaux exondables lors des B.M.V.E. Les autres sont cantonnées dans le chenal postrécifal et les cuvettes qui retiennent une couche d'eau suffisante pendant les basses mers. Le facteur hydrodynamique, quant à lui, paraît conditionner la position de certaines espèces dans des niveaux calmes ou très agités.

En résumé, on peut donc dire que la répartition des Hydraires épiphytes est la résultante de trois groupes de facteurs : des facteurs biotiques correspondant à la diversité de nature du support végétal, des facteurs abiotiques liés aux phénomènes d'émersion plus ou moins prolongée, et des facteurs abiotiques dépendant des modalités et de l'intensité de l'hydrodynamisme.

H - En ce qui concerne les Hydraires vivant sur les feuilles des Phanérogames marines, diverses adaptations au support ont été précisées, telles qu'adaptations au frottement des feuilles entre elles et installation des larves aux points où ces frottements sont moindres. Une intense multiplication végétative a été par ailleurs notée.

I - Les Hydraires se nourrissent de Nématodes et de Copépodes Harpacticofdes. L'extrême abondance des colonies de ces épiphytes prédateurs a sans doute une incidence sur la production des herbiers qui se traduit par une ponction de la petite faune au niveau de la production secondaire. N'étant consommés que par quelques Aeolidiens spécialisés, les Hydraires peuvent provoquer un blocage à l'échelon secondaire de la chaîne alimentaire qui entraîne une raréfaction de l'échelon tertiaire.

Au cours de ce travail, l'étude des Hydraires d'un seul milieu récifal a donc été envisagée. Il reste évidemment beaucoup à faire pour dresser un tableau écologique de ce groupe dans les milieux récifaux de Tuléar : les échantillons divers récoltés par quelques chercheurs et les investigations que j'ai pu faire au cours de mon séjour prouvent que le matériel est extrêmement abondant dans d'autres biotopes où des recherches suivies devront être effectuées avec le souci particulier de situer le rôle des divers peuplements d'Hydraires dans la chaîne alimentaire.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLMAN G. J., 1876 - Diagnoses of new genera and species of Hydroida. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, **12** : 251-284, pl. 9-23.
- , 1877 - Report on the Hydroida collected during the exploration of the Gulf Stream by L. F. de POURTALES. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, **5**, (2) : 1-66, pl. 1-34.
- , 1883 - Report on the Hydroida dredged by H. M. S. *Challenger* during the years 1873-1876. Part I : The *Plumulariidae*. *Challenger Rep. Zool.*, **7** : 1-54, pl. 1-20.
- , 1886 - Description of Australian, Cape and other Hydroida, mostly new, from the collection of Miss H. GATTY. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, **19** : 132-161, pl. 7-26.
- , 1888 - Report on the Hydroida dredged by H. M. S. *Challenger* during the years 1873-1876. Part II : The *Tubularinae*, *Corymorphinae*, *Sertularinae* and *Thalamorpha*. *Challenger Rep. Zool.*, **23** : 1-90, pl. 1-39.
- BALE W. M., 1884 - *Catalogue of the Australian Hydroid Zoophytes*. Australian Museum, Sydney, 199 pp., 19 pl.
- , 1889 - On some new and rare Hydroida in the Australian Museum collection. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **3**, (2) : 745-799, pl. 12-21.
- , 1894 - Further notes on Australian Hydroids, with descriptions of some new species. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, (N.S.), **6** : 93-117, pl. 3-6.
- , 1913 - Further notes on Australian Hydroids. II. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, (N.S.), **26**, (1) : 114-147, pl. 12-13.
- , 1914 - Further notes on Australian Hydroids. III. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, (N.S.), **27**, (1) : 72-93, pl. 11-13.
- , 1919 - Further notes on Australian Hydroids. IV. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, (N.S.), **31**, (2) : 327-361, pl. 16-17.
- , 1926 - Further notes on Australian Hydroids. V. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, (N.S.), **38** : 13-23, fig. 1-5.
- BEDOT M., 1914 - Nouvelles notes sur les Hydroïdes de Roscoff. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **54**, (3) : 79-98, pl. 5.
- , 1917 - Le genre *Antenella*. *Rev. Suisse Zool.*, **25**, (5) : 111-129.
- , 1921 - Hydroïdes provenant des campagnes des yachts *Hirondelle* et *Princesse Alice* (1887-1912). *Plumulariidae. Res. Camp. Sci. Monaco*, **60** : 1-72, pl. 1-6.
- BERNASCONI M., 1964 - *Observations anatomiques sur la racine des Phanérogames marines de la région de Tuléar (Madagascar)*. D.E.S. Fac. Sci. Marseille.
- BILLARD A., 1904 - Contribution à l'étude des Hydroïdes. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, **20**, (8) : 1-251, fig. 1-89, pl. 1-6.
- , 1904 - Hydroïdes récoltés par M. Ch. GRAVIER dans le golfe de Tadjourah. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, **10** : 480-485.
- , 1907 - Hydroïdes de Madagascar et du Sud-Est de l'Afrique. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **4**, (7) : 335-396, fig. 1-23, pl. 25-26.
- , 1907 - Hydroïdes. *Expéditions scientifiques du "Travailleur" et du "Talisman"*, **8** : 153-244, fig. 1-21.
- , 1913 - Les Hydroïdes de l'Expédition du *Siboga*. I. *Plumulariidae. Résult. Expl. Siboga*, Monographie 7a : 1-114, fig. 1-96, pl. 1-6.

- BILLARD A., 1924 - Notes sur quelques espèces, la plupart nouvelles, de Synthécides et de Sertularides du *Siboga*. *Bull. Soc. Zool. France*, **49** : 646-652.
- , 1925 - Les Hydroïdes de l'Expédition du *Siboga*. II. *Synthecidae* et *Sertularidae*. *Résult. Expl. Siboga*, Monographie 7b : 115-232, fig. 1-58, pl. 7-9.
- , 1930 - Note sur une espèce nouvelle d'Hydroïde (*Tyroscyphus sibogae*). *Bull. Soc. Zool. France*, **55** : 230-231, 1 fig.
- BLACKBURN M., 1938 - The Hydrozoa of the Sir Joseph Banks Islands. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, **50**, (2) : 312-328, fig. 1-10.
- BORRADAILE L.A., 1902 - Hydroids. *The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes*, GARDINER J.S., édit., **2**, (4) : 836-845, pl. 69.
- BRACHET D., 1967 - Observations anatomiques sur les feuilles de Phanérogames marines de la région de Tuléar. D.E.S. Fac. Sci. Marseille.
- BRINCKMANN A. & PETERSEN K.W., 1960 - On some distinguishing characters of *Dipurenarees* Vannucci, 1956 and *Cladonema radiatum* Dujardin, 1843. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **31**, (3) : 386-392, fig. 1-6.
- BROCH H., 1914 - Hydrozoa benthonica. *Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas*, **1** : fig. 1-12, pl. 1.
- BUCHANAN J.B., 1957 - The Hydroid Fauna of the Gold Coast. *Rev. Zool. Bota. Africaines*, **56**, (3-4) : 349-372, fig. 1-23.
- CAMPENHAUSEN B. Von, 1897 - Hydroïden von Ternate. *Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt-a-M.*, **23** : 295-319, pl. 15.
- CHASSÉ C., 1953 - Remarques sur la morphologie et la bionomie des herbiers de Monocotylédones marines tropicales de la province de Tuléar (République Malgache). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, fasc. hors série suppl. n° 1 : 237-248. *Trav. Sta. mar. Tuléar*.
- CHRISTENSEN H.E., 1967 - Ecology of *Hydractinia echinata* (Fleming) (Hydroïda, Athecata). I Feeding biology. *Ophelia*, Copenhagen, **4**, (2) : 245-275, 18 fig.
- CLARKE S.F., 1907 - The Hydroids. in : Reports on the scientific results of the Expedition to the eastern tropical Pacific in charge of Agassiz, by ... *Albatross*. VIII. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard coll.*, **35**, (1) : 1-18, pl. 1-15.
- CORMICK MC J.M., 1965 - Some aspects of the ecology of Hydroids of the Oregon coast. *North-west Science*, U.S.A., **39**, (4) : 139-147.
- GAUTIER Y.V., 1962 - Recherches écologiques sur les Bryozoaires Chilotomes en Méditerranée occidentale. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **24**, (fasc. 38) : 1-434, 91 fig. Thèse Sci. Nat., Univ. Aix-Marseille.
- GEMERDEN-HOOGHEVEN G.C.H. Van, 1965 - Hydroids of the Caribbean : *Sertulariidae* and *Aglaopheniidae*. *Stud. Fauna Curaçao Caribbean Islands*, **22**, (84) : 1-87, fig. 1-45.
- GRAVELY F.H., 1927 - The littoral fauna of Krusadai Island in the Gulf of Manaar : Hydrozoa. *Bull. Madras Govt. Mus. nat. Hist.*, **1**, (1) : 7-20, pl. 2-3.
- GUÉRIN-ANCEY O., 1970 - Contribution à l'étude des intrusions terrigènes fluviales dans les complexes récifaux : délimitation et dynamique des peuplements des vases et des sables vaseux du chenal postrécifal de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume* fasc. hors sér. suppl. n° 10 : *Trav. Sta. mar. Tuléar* : 3-45.
- HARTLAUB C., 1905 - Die Hydroïden der magalahensischen Region und chilenischen Küste. *Zool. Jahrb. Syst. suppl.* **6**, *Fauna Chilensis*, **3** : 497-714, 142 fig.
- HILGENDORF F.W., 1898 - On the Hydroids of the neighbourhood of Dunedin. *Trans. New Zealand Inst.*, **30** : 200-218, pl. 16-21.
- HINCKS T., 1861 - On new Australian Hydrozoa. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **7**, (3) : 279-281, pl. 12-13.
- , 1868 - *A history of the British Hydroid Zoophytes*. Van Voorst, Paternoster now édit., London, **I** text : 1-338 ; **II** plates : 1-67.
- HYMAN L.H., 1940 - *The invertebrates : Protozoa through Ctenophora*. Mc Graw-Hill, New-York.

- JADERHOLM E., 1896 - Ueber aussereuropaische Hydroiden des Zoologischen Museums der Universität Upsala. *Bih. svenska Vetensk. Akad. Handl.*, **21**, (4), n° 6 : 1-20, pl. 1-2.
- , 1903 - Aussereuropaischen Hydroiden im schwedischen Reichmuseum. *Ark. Zool.*, **1** : 259-312, pl. 12-15.
- , 1904 - Hydroiden aus den Küsten von Chile. *Ark. Zool.*, **2**, (3) : 1-7, pl. 1-2.
- , 1919 - Zur Kenntnis der Hydroidenfauna Japans. *Ark. Zool.*, **12**, (9) : 1-34, pl. 1-6.
- , 1920 - On some exotic Hydroids in the Swedish Zoological State Museum. *Ark. Zool.*, **13**, (3) : 1-11, pl. 1-2.
- JARVIS F.E., 1922 - The Hydroids from the Chagos, Seychelles and other islands and from the coasts of British East Africa and Zanzibar. *Trans. Linn. Soc. London, Zool.*, **18**, (1) : 331-360, fig. 1-6, pl. 24-26.
- KATO M., NAKAMURA K., HIRAI E. & KAKINUMA Y., 1961 - The distribution pattern of Hydrozoa on seaweed with some notes on the so-called coaction among hydrozoan species. *Bull. mar. biol. Stat. Asamushi*, **10**, (3) : 195-202, fig. 1-11.
- , 1962 - Interspecific relation in the colony formation among some hydrozoan species. *Bull. mar. biol. Stat. Asamushi*, **11** : 31-36, pl. 4-6.
- KATO M., HIRAI E. & KAKINUMA Y., 1962 - Laboratory experiment on the interspecific relation in the colony formation of some hydrozoan species. *Bull. mar. biol. Stat. Asamushi*, **11**, (2) : 87-89.
- KERNEIS A., 1960 - Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de Posidonies de la région de Banyuls. *Vie et Milieu*, **11**, (2) : 145-187, fig. 1-15.
- LEDOYER M., 1967 - Amphipodes Gammariens des herbiers de Phanérogames marines de la région de Tuléar (République Malgache). Etude systématique et écologique. *Ann. Fac. Sci. Univ. Madagascar*, **5** : 121-170.
- LELOUP E., 1930 - Coelentérés Hydropolypes. in : Résultats scientifiques du voyage aux Indes Orientales Néerlandaises du Prince Léopold de Belgique. *Mém. Mus. Roy. Hist. nat. Belg.*, hors série, **2**, (3) : 1-18, fig. 1-10, pl. 1-2.
- , 1932 - Une collection d'Hydropolypes appartenant à l'Indian Museum de Calcutta. *Rec. Indian Mus.* ; **34**, (2) : 131-170, fig. 1-28, pl. 16-17.
- , 1935 - Hydriaires Calyptoblastiques des Indes Occidentales. *Mém. mus. Roy. Hist. nat. Belg.*, **2**, (2) : 1-73, fig. 1-32.
- , 1937 - *Hydroidea, Syphonophora, Cerantharia*. I. Hydropolypes. in : Résultats scientifiques des croisières du Navire-école belge *Mercator*, **1**, (6). *Mém. Mus. Roy. Hist. nat. Belg.*, **2**, (9) : 91-121, fig. 1-16.
- , 1937a - Hydropolypes et Scyphopolypes recueillis par C. DAWYDÓFF sur les côtes de l'Indochine française. *Mém. Mus. Roy. Hist. nat. Belg.*, **2**, (12) : 1-73, fig. 1-43.
- , 1939 - Notes sur quelques Hydropolypes exotiques. *Bull. Mus. Roy. Hist. nat. Belg.*, **15**, (51) : 1-19, fig. 1-11.
- , 1940 - Hydropolypes provenant des Croisières du Prince Albert 1er de Monaco. *Rés. Camp. Sci. Monaco*, **104** : 1-38, pl. 1.
- MAMMEN T.A., 1963 - On a collection of Hydroids from South India. I. Suborder Athecata. *J. mar. biol. Ass. India*, **5**, (1) : 27-61, fig. 1-29.
- , 1963 - On a collection of Hydroids from South India. II. Suborder Thecata (Excluding Family Plumularitidae). *J. mar. biol. Ass. India*, **7**, (1) : 1-57, fig. 30-89.
- , 1965 - On a collection of Hydroids from South India. III. Family Plumularitidae. *J. mar. biol. Ass. India*, **7**(1) : 291-324, fig. 90-112.
- MARKTANNER-TURNERETSCHER G., 1890 - Die Hydroiden des K.K. naturhistorischen Hofmuseums. *Ann. K.K. naturhistorischen Hofmuseums*, **5** : 195-286, pl. 3-7.

- MERGNER H., 1967 - Über den Hydroidenbewuchs einiger Korallenriffe der Roten Meeres. I. Die ökologischen Gegebenheiten der untersuchten Riffgebiete und ihre Auswirkungen auf Verteilung und Besiedlungsdichte des Hydroidenbewaches. *Zool. Morphol. Okol. Tiere*, **60**, (1-3) : 35-104.
- MILLARD N.A.H., 1957 - The Hydrozoa of False Bay, South Africa. *Ann. South African Mus.*, **43**, (4) : 173-243, fig. 1-15.
- , 1958 - Hydrozoa from the coasts of Natal and Portuguese East Africa. Part I. *Calyptoblastea*. *Ann. South African Mus.*, **44**, (5) : 165-226, fig. 1-16.
- , 1959 - Hydrozoa from the coasts of Natal and Portuguese East Africa. Part II. *Gymnoblastera*. *Ann. South African Mus.*, **44**, 297-313, fig. 1-4.
- , 1962 - The Hydrozoa of the South and West coasts of South Africa. Part I. The *Plumulariidae*. *Ann. South African Mus.*, **46**, (11) : 261-319, fig. 1-12.
- , 1964 - The Hydrozoa of the South and West coasts of South Africa. Part II. The *Lafoeidae*, *Syntheceidae* and *Sertulariidae*. *Ann. South African Mus.*, **48**, (1) : 1-56, fig. 1-16.
- , 1966 - The Hydrozoa of the South and West coasts of South Africa. Part III. The *Gymnoblastera* and small families of *Calyptoblastea*. *Ann. South African Mus.*, **48**, (18) : 427-487, fig. 1-16, 1 pl.
- , 1967 - Hydroids from the South-West Indian Ocean. *Ann. South African Mus.*, **50**, (9) : 169-194, fig. 1-6.
- NUTTING C.C., 1900 - American Hydroids. Part I. The *Plumulariidae*. *Spec. Bull. U.S. nat. Mus.*, **100**, (1) : 1-285, pl. 1-34.
- , 1904 - American Hydroids. Part II. The *Sertulariidae*. *Spec. Bull. U.S. nat. Mus.*, **100**, (2) : 1-325, pl. 1-41.
- , 1915 - American Hydroids. Part III. The *Campanulariidae* and the *Bonnevilleidae*. *Spec. Bull. U.S. nat. Mus.*, **100**, (3) : 1-126, pl. 1-28.
- , 1905 - Hydroids of the Hawaiian Islands collected by the steamer *Albatross* in 1902. *Bull. U.S. Fish. Comm.*, **23**, (3) : 931-959, pl. 1-13.
- , 1927 - Report on the Hydrozoa collected by the steamer *Albatross* in the Philippine region. *Bull. U.S. nat. Mus.*, **100**, (6) : 195-242, pl. 40-47.
- PENNYCUK P., 1959 - Faunistic Records from Queensland, Part V. Marine and Brackish Water Hydroids. *Univ. Queensland Papers, Zool.*, **1**, (6) : 141-210, pl. 1-6.
- PÉRÈS J.M., 1961 - *Océanographie biologique et biologie marine*. I. La vie benthique. Presses Universitaires de France, édit., Paris, 358 pp.
- PÉRÈS J.M. & PICARD J., 1963 - Note préliminaire générale sur le benthos littoral de la région de Tuléar (Madagascar). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, fasc. hors série suppl. n° 1 : 145-151. *Trav. Sta. mar. Tuléar*.
- PHILBERT M., 1935 - Le phénomène de stolonisation chez trois espèces d'Hydres fixés sur des Posidonies en Méditerranée. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **663** : 1-8, fig. 1-7.
- PICARD J., 1952 - Les Hydrozoaires des herbiers de Zostéracées des côtes françaises de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, suppl. n° 2 : 217-233.
- , 1967 - Essai de classement des grands types de peuplements marins benthiques tropicaux, d'après les observations effectuées dans les parages de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Rec. trav. Sta. mar. Endoume*, fasc. hors série suppl. n° 6 : 3-24. *Trav. Sta. mar. Tuléar*.
- PICHON M., 1964 - Contribution à l'étude de la répartition des Madréporaires sur le récif de Tuléar, Madagascar. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, fasc. hors série suppl. n° 2 : 79-203. *Trav. Sta. mar. Tuléar*.
- PICTET C., 1893 - Etude sur les Hydres de la baie d'Amboine. *Rev. Suisse Zool.*, **1** : 1-64, pl. 1-3.
- PICTET C. et BEDOT P., 1900 - Hydres provenant des campagnes de l'*Hirondelle*. *Rés. Camp. Sci. Monaco*, **18** : 1-58, pl. 1-10.
- PLANTE R., 1964 - Contribution à l'étude des peuplements de hauts niveaux sur les substrats solides non récifaux de la région de Tuléar, Madagascar. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, fasc. hors série suppl. n° 2 : 207-316. *Trav. Sta. mar. Tuléar*.

- PREVOT E., 1959 - Morphologie et évolution des structures tentaculaires chez les Hydriaires Gymnoblastes *Capitata*. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 29, (17) : 91-126, fig. 1-21.
- RALPH P., 1953 - A guide to the Athecate (Gymnoblasic) Hydroids and Medusae of New Zealand. *Tuatara*, 5 : 59-75, fig. 1-25.
- , 1956 - Variation in *Obelia geniculata* (Linnaeus, 1758) and *Silicularia bilabiata* (Couthrey, 1875) (*Hydroida*, F. *Campanulariidae*). *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 84, (2) : 279-296, 3 fig.
- , 1957 - New Zealand Thecate Hydroids. Part I. *Campanulariidae* and *Campanulinidae*. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 84, (4) : 811-854, 8 fig.
- , 1958 - New Zealand Thecate Hydroids. Part II. Families *Lafoidae*, *Lineolariidae*, *Haléciidae* and *Syntheceidae*. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 85, (2), 301-356, 18 fig.
- , 1961a - New Zealand Thecate Hydroids. Part III. Family *Sertulariidae*. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 88, (4) : 749-838, 25 fig.
- , 1961b - New Zealand Thecate Hydroids. Part IV. The Family *Plumulariidae*. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 1, (3) : 19-74, fig. 1-10.
- , 1961c - New Zealand Thecate Hydroids. Part V. The distribution of the New Zealand Thecate Hydroida. *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 1, (7) : 103-111, 1 fig.
- REDIER L., 1963 - Hydriaires et Bryozoaires de Madagascar. Récolte de M. G. Cherbonnier (1959-1960). *Bull. Mus. nat. Hist. Nat.*, 2e série, 35, (6) : 640-643.
- REES W. J., 1962 - Hydroids of the family *Cyrtidae* L. Agassiz, 1862. *Bull. British Mus. Nat. Hist. Zool.*, 8, (8) : 379-400, 12 fig., pl. 10-11.
- , 1957 - Evolutionary trends in the classification of Capitata Hydrofids and Medusae. *Bull. British Mus. Nat. Hist., Zool.*, 4, (9) : 453-534, 58 fig., pl. 12-13.
- RIOUAL R., 1967 - *Observations anatomiques sur les rhizomes des Phanérogames marines de la région de Tuléar (Madagascar)*. D.E.S. Fasc. Sci. Marseille.
- RITCHIE J., 1907 - The Hydroids of the Scottish National Antarctic Expedition. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 45, (2) : 519-545, pl. 1-3.
- , 1907 - On collections of Cape Verde Islands Marine Fauna, made by Cyril Crossland... : The Hydroids. *Proc. Zool. Soc. London* : 488-514, pl. 23-26.
- , 1909 - Supplementary Report on the Hydroids of the Scottish National Antarctic Expedition. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 47, (1) : 65-101, fig. 1-11.
- , 1909 - New species and varieties of Hydroida Thecata from the Andaman islands. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 8 : 524-528.
- , 1910 - Hydroids of the Indian Museum. I. The deep-sea collection. *Rec. Indian Mus.*, 5 : 1-32, pl. 4.
- , 1910 - The marine fauna of the Mergui Archipelago. The Hydroids. *Proc. Zool. Soc. London* : 799-825, pl. 76-77.
- , 1910 - Hydroids from Christmas island, Indian ocean, collected by C.W. Andrews in 1908. *Proc. Zool. Soc. London* : 826-836, fig. 80-81.
- SPLETTSTOSSER W., 1929 - Beiträge zur Kenntnis der Sertulariiden. *Tyrosocyphus* Allman, *Cnidocyphus* nov. gen., *Parascyphus* Ritchie. *Zool. Jahrb. Syst.*, 58 : 1-134, fig. 1-94.
- STECHOW E., 1909 - Hydroidpolyphen der japanischen Ostküste. I Teil : *Athecata* and *Plumularidae*. in : DOFLEIN (F.) Beiträge zur Naturgeschichte ostasiens. *Abh. bayer. Akad. Wiss. math.-phys. Kl. suppl.* 1, (6) : 1-111, fig. 1-8, pl. 1-7.
- , 1912 - Hydrofiden der Münchener Zoologischen Staatssammlung. *Zool. Jahr. Syst.*, 32 : 333-378, 7 fig., pl. 12-13.
- , 1913 - Hydroidpolyphen der japanischen Ostküste. II Teil : *Campanulariidae*, *Haléciidae*, *Lafoidae*, *Campanulinidae* und *Sertularidae*. in : DOFLEIN (F.) Beiträge zur Naturgeschichte ostasiens. *Abh. bayer. Akad. Wiss. math.-phys. Kl. suppl.* 3, (2) : 1-162, fig. 1-135.

- STECHOW E., 1914 - Zur Kenntnis neue oder seltener Hydroidpolyphen, meist Campanulariden, aus Amerikas und Norwegen. *Zool. Anz.*, 45, (3) : 120-136, fig. 1-9.
- , 1919 - Zur Kenntnis der Hydroidenfauna des Mittelmeeres, Amerikas und anderer Gebiete. *Zool. Jahr. Syst.*, 42 : 1-188, 56 fig.
- , 1924 - Zur Kenntnis der Hydroidenfauna des Mittelmeeres, Amerikas und anderer Gebiete, II Teil. *Zool. Jahr. Syst.*, 47 : 29-270, 35 fig.
- , 1925 - Hydroiden von West und Südwestaustralien. *Zool. Jahr. Syst.*, 50 : 191-269, 18 fig.
- , 1925 - Hydroiden der Deutschen Tiefsee Expedition. *Wiss. Erq. Deutschen Tiefsee Exped. "Valdivia"*, 17, (3) : 383-546, fig. 1-54.
- STECHOW E. & UCHIDA T., 1931 - Report of the Biological Survey of Mutsu Bay. 21. Hydroiden von Mutsu-Bay, Nord-Japan. *Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univ., Biol.*, ser. 4, 6 (3) : 545-571, fig. 1-12, pl. 15.
- THORNELLY L.R., 1904 - Report on the Hydroida coll. by Prof. HERDMAN at Ceylon, in 1902. *Report Govt. Ceylon Pearl Oyster Fish.*, 2 : 107-126, fig. 1-4, pl. 1-3.
- , 1907 - Reports on the Marine Biology of the Sudanese Red Sea : Hydroida collected by Mr. C. CROSSLAND... *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 31 : 80-85, pl. 9.
- THOMASSIN B., 1969 - Peuplements de deux biotopes de sable corallien sur le Grand Récif de Tuléar, Sud-Ouest de Madagascar. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, fasc. hors sér. suppl. 9 : *Trav. Sta. mar. Tuléar* : 59-133.
- TORREY H.B., 1902 - The Hydroids of the Pacific coast of North America. *Univ. California Publ., Zool.*, 1 : 1-104, pl. 1-11.
- , 1904 - The Hydroids of the San Diego Region. *Univ. California Publ., Zool.*, 2, (1) : 1-43, fig. 1-23.
- TOTTON A.K., 1930 - Coelenterata. Part V. Hydroida. *Nat. Hist. Rep. British Antarctic (Terra Nova) Exp., 1910, Zool.*, 5, (5) : 131-252, fig. 1-70, pl. 1-3.
- VANNUCCI M., 1946 - Hydroida Thecaphora do Brasil. *Arg. Zool. Sao Paulo*, 4, (14) : 535-598, pl. 1-7.
- , 1956 - Biological notes and description of a new species of *Dipurena* (Hydrozoa, Corynidae). *Proc. Zool. Soc. London*, 127, (4) : 479-487, 2 fig., 2 pl.
- VASSEUR P., 1964 - Contribution à l'étude bionomique des peuplements sciaphiles infralittoraux de substrat dur dans les récifs de Tuléar, Madagascar. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, fasc. hors série suppl. n° 2, *Trav. Sta. mar. Tuléar* : 1-77.
- , 1970 - Contribution à l'étude des Ascidies de Madagascar. Région de Tuléar III : La faune ascidiologique des herbiers de Phanérogames marines. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, fasc. hors sér. suppl. n° 10, 1969, *Trav. Sta. mar. Tuléar*.
- VERVOORT W., 1941 - Biological Results of the Snellius Expedition XI : The Hydroida of the Snellius expedition (*Milleporidae* and *Stylasteridae* excluded). *Temminckia*, 6 : 186-240, fig. 1-11.
- , 1946 - Exotics Hydroids in the collection of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie and the Zoological Museum of Amsterdam. *Zool. Neded.*, 26 : 287-351, fig. 1-10.
- , 1959 - The Hydroida of the tropical West coast of Africa. *Atlantida Rep.*, 5 : 211-325, fig. 1-57.
- , 1967 - The Hydroida and Chondrophora of the Israel South Red Sea Expedition, 1962. *Sea Fish. Research Sta. Haifa, Bull.* 43 : 18-54, fig. 1-16, 3 pl.
- , 1968 - Report on a collection of Hydroida from the Caribbean Region, including an annotated checklist of Caribbean Hydroids. *Zool. Verhandelingen*, 92 : 1-124, fig. 1-41.
- WARREN E., 1906 - On *Halocorayle cooperi* sp. nov., Hydroid from the Natal coast. *Ann. Natal Mus.*, 1, (1) : 73-81, pl. 9.
- , 1907 - On *Parawrightia robusta* gen. and sp. nov., a Hydroid from the Natal Coast ; and also an account of a supposed Schizophyte occurring in the Gonophores. *Ann. Natal Mus.*, 1, (2) : 187-208, pl. 33-34.

- WARREN E., 1908 - On a collection of Hydroids, mostly from the Natal Coast. *Ann. Natal. Govt. Mus.*, 1, (3) : 269-355, fig. 1-23, pl. 45-48.
- YAMADA M., 1955 - Invertebrate fauna of the Tokara Islands : Hydroida. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 4, (2-3) : 353-358, pl. 23-24.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.....	112
CHAPITRE I - COLONISATION DES HYDROIDES EN FONCTION DES DIVERSES ESPECES DE PHANEROGAMES ET DES PARTIES CONSTITUTIVES DE CES DERNIERES.....	117
1 - Discrimination des Hydraires accidentels et des Hydraires liés aux Phanérogames marines.....	117
2 - Discrimination des Hydraires liés aux parties constitutives des Phanérogames marines.....	121
3 - Spécificité des Hydraires liés aux Phanérogames marines.....	123
4 - Remarques diverses sur les Hydroïdes liés aux Phanérogames marines.....	130
CHAPITRE II - COLONISATION PAR LES HYDROIDES EN FONCTION DE LA LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE DES HERBIERS.....	134
1 - Les Herbiers.....	134
2 - Les facteurs écologiques.....	134
3 - Répartition des Hydroïdes.....	135
4 - Interférence dans la répartition des Hydroïdes dans les herbiers et sur les Phanérogames.....	137
CHAPITRE III - POSITION DES COLONIES ET ADAPTATIONS LIEES AU SUPPORT	143
1 - Cas de ségrégation spécifique et antagonismes éventuels entre les espèces.....	143
2 - Rapport entre le peuplement des tiges et celui des feuilles dans le cas des colonies d'Hydroïdes liés à ces dernières.....	143
3 - Rôle des phénomènes de frottement dans l'installation, l'extension et la résistance des colonies d'Hydroïdes liés aux feuilles.....	144
4 - Les phénomènes de multiplication végétative.....	147
5 - Reproduction condensée et reproduction par libération de méduses.....	148
CHAPITRE IV - RAPPORTS ENTRE LES HYDRAIRES ET D'AUTRES ANIMAUX VIVANT DANS LES HERBIERS.....	149
1 - Les Hydraires épizoaires d'autres invertébrés.....	149
2 - Les Hydraires en tant que support d'autres Hydraires ou d'organismes divers..	149
3 - Les Hydraires parasités par les Pycnogonides.....	149
4 - Les autres organismes épiphytes des Phanérogames.....	150
5 - La faune de petite taille, vagile et sédentaire.....	150
6 - Incidence des populations d'Hydroïdes sur la production des herbiers	150
CONCLUSIONS.....	152
BIBLIOGRAPHIE.....	154