

# ELECTRA VERTICILLATA (ELLIS ET SOLANDER 1786) LAMOUROUX 1816, (BRYOZOAIRE CHILOSTOME)

par

Geneviève Bobin et Marcel Prenant

Laboratoire d'Anatomie et Histologie Comparées  
de la Faculté des Sciences de Paris et Station Biologique de Roscoff

## Résumé

Monographie anatomique et biologique du Bryozoaire *Electra verticillata*, dont les auteurs ont trouvé une abondante station en baie de Douarnenez. Décrite depuis près de deux cents ans, l'espèce était généralement considérée par erreur comme une simple forme de croissance prise par *Electra pilosa* sous l'influence d'une algue-support. Les auteurs montrent, par l'étude des caractères zoéciaux et par des expériences, qu'*Electra verticillata* est une espèce bien distincte et lui décrivent un ample réseau stolonial, qui s'établit dans le sable, et dont le développement est indispensable à la réalisation des touffes initialement connues.

## I. — HISTORIQUE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE D'ELECTRA VERTICILLATA

Décrite en 1786 par Ellis et Solander (n. 7, p. 15, tab. 4, fig. a, A), citée ensuite comme *Flustra* par Gmelin (1789, n. 10, p. 3828), Bosc (1802, 3, p. 117), Lamarck (1816, t. II, n. 11, p. 159), et comme *Sertularia* par Esper (1816, Suppl. 2, p. 26, fig. 1, 2), la *Flustra verticillata* a été prise par Lamouroux (1816, p. 120, pl. II, fig. 2, a, B ; et 1821, p. 4, pl. 4, fig. a, A), pour type de son genre *Electra*. Mais sa valeur spécifique a été fortement mise en doute depuis près d'un siècle, si bien que de rares zoologistes en ont fait mention depuis lors, et qu'elle est à peu près oubliée ou méconnue. Norman a écrit à ce sujet (1894, p. 114) :

« *Electra verticillata* Lamouroux a longtemps été une énigme pour les auteurs, et l'on a reproduit de façon répétée des parties des figures originales, sans jeter aucune lumière supplémentaire sur l'espèce. Paul Fischer (1870) et Smitt ont été les premiers à la rapporter à juste titre à *Flustra pilosa* Linné. Il est clair, je crois, qu'il en est bien ainsi, et qu'elle doit la disposition verticillée particulière de ses zoécies à la situation où elle se développe, mais ce fait reste inexpliqué. Un examen des figures de Lamouroux (pl. IV, fig. a, A) la montre incrustant le tronc et les extrémités des branches de quelque Algue telle que *Cladostephus verticillatus* Lightfoot. La vue agrandie est prise à l'extrémité d'une branche et les ramules verticillés de l'Algue ont apparemment provoqué un arrangement verticillé comparable des zoécies du Bryozoaire. J'ai vu un arrangement de ce type, moins marqué cependant, à l'extrémité d'un zoarium revêtant une Algue (pl. VII,

fig. 1). De plus *Electra pilosa* s'écarte parfois sans cause apparente de la disposition quinconciale des zoécies, puisque dans les foliations les plus larges d'une variété flustriforme dressée de l'espèce (var. *flustriformis*, spécimen a) que j'ai draguée à Florö, il y a plusieurs rangées transversales successives de zoécies, disposées parallèlement côté à côté à travers la fronde (pl. VI, fig. 6). »

Ce texte pose exactement le problème, que Norman déclare d'ailleurs résolu. Il y revient (p. 117) à propos de sa variété 4 de *Electra pilosa* Linné qui est la variété *reaumuriana* Moll 1803 (pl. IV, fig. 6, A-E), et qu'il identifie sans réserve à *Electra verticillata* Lamouroux. Pour lui comme pour Smitt (1867) et pour Paul Fischer (1870), celle-ci ne serait que l'une des nombreuses formes de croissance distinguées chez *E. pilosa* et dénommées comme variétés ou même comme espèces par Ellis et Solander (1786), Moll (1803), Thompson (1830), Smitt (1867), Hincks (1880), Norman (1894), etc... Marcus (1926) et Borg (1930) ont émis plus récemment des opinions analogues. Ce dernier auteur écrit (p. 63), à propos de *Membranipora* (*Electra*) *pilosa* :

« ... la *f. verticillata* Ellis et Solander 1786, p. 15, entoure les rameaux cylindriques de diverses Algues et s'élève aussi ça et là en pousses dressées, surtout aux extrémités de ces rameaux. Chez cette forme l'épine chitineuse située à l'extrémité proximale de l'aréa est très longue. Il n'est pas rare de trouver ces trois formes réunies dans une seule et même colonie. »

Les trois formes dont parle ici Borg sont les formes *typica*, *dentata* et *verticillata*, qu'il met ainsi exactement sur le même plan. Jullien et Calvet (1903) citent, sans explication, *E. verticillata* dans une liste synonymique banale de *E. pilosa*. Guérin-Ganivet (1911, p. 2) fait mention de *Membranipora pilosa*, *f. verticillata* dans une liste d'échantillons récoltés par les frères Crouan en rade de Brest. Harmer (1926, p. 206), plus réservé, dit simplement que *verticillata* est ordinairement considérée comme variété de *E. pilosa*. Gautier (1958, p. 50) fait aussi mention de la forme *verticillata* de *E. pilosa*.

Depuis près d'un siècle qu'ont été émises les premières de ces critiques à l'égard de l'espèce de Lamouroux, nous n'avons trouvé aucun autre auteur qui en parlât, sinon Busk (1878), Carus (1893), Barroso (1912 et 1921), de Beauchamp (1923), Canu et Bassler (1925), et l'un de nous (Prenant, 1939). Aucun de ces auteurs n'a d'ailleurs approfondi la question systématique qui pouvait se poser. Busk s'est borné à citer *E. verticillata* dans une liste des *Electra* connues; Carus à reproduire, dans sa Faune de Méditerranée, les indications de ses devanciers; Risso (1826) et Richiardi; Canu et Bassler l'ont figurée correctement sans discussion; de Beauchamp et Prenant semblent avoir fondé leurs dénominations sur l'aspect zoarial éminemment caractéristique de l'espèce de Lamouroux, et avoir ainsi établi sa présence respectivement à l'île de Ré et en baie de Douarnenez; Barroso enfin, après l'avoir signalée en 1912 (p. 21) dans la région de Santander, sous le nom de *E. pilosa*, forme *verticillata*, la retrouve en 1921 à Castellón et la considère cette fois expressément comme espèce auto-nome, mais sans préciser ses motifs.

Le problème d'*Electra verticillata* nous paraissant moins clairement résolu que ne l'admettait Norman, nous avons cherché à y

apporter un peu de la « lumière supplémentaire » dont cet auteur sentait le besoin. Nous avons utilisé surtout des échantillons récoltés tout exprès en baie de Douarnenez et examinés en grande partie sur le vivant, mais aussi quelques spécimens d'autres provenances.

Des deux stations que nous connaissions il y a vingt ans, l'une (plage du Ris près Douarnenez) était assez pauvre. C'est l'autre, moins éloignée d'ailleurs de Roscoff, que nous avons recherchée et retrouvée sans peine. Il s'agit de la plage de Kercaniou, située à 5 km environ à l'est de Morgat, non loin du débouché de la rivière de Laber, entre l'ilot de ce nom et la pointe de Tréhoul (ne pas confondre avec la plage proche de Douarnenez).

Les cotes les plus élevées indiquées par les cartes marines pour cette plage sableuse sont 2,5 et 3,6 m, et les hautes mers atteignent partout la falaise abrupte, qui présente les peuplements bionomiques et la zonation habituels sur des côtes de ce type. C'est au pied des rochers à *Fucus serratus* Linné que commencent à apparaître les *Electra*. On les retrouve à de plus bas niveaux, au moins jusqu'à celui des premières Laminaires, au voisinage immédiat des pointements rocheux et de banquettes parallèles qui émergent du sable. Au contact de ces roches, le sable se creuse de cuvettes plus ou moins profondes, déterminées par les tourbillons, et les cuvettes sont l'habitat de l'*Electra*, implantée de façon à peu près exclusive sur l'Algue *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss = *Gracilaria confervoides* (Linné) Gréville, qui porte fréquemment en outre un *Cladophora* sp. D'autres Algues, parmi lesquelles des *Rhodymenia*, *Phyllophora*, etc..., poussent avec les *Gracilaria*, mais peu de leurs espèces sont aptes à porter aussi (exceptionnellement d'ailleurs) des *Electra* bien développées.

En somme, les colonies du Bryozoaire sont ici typiquement implantées sur les *Gracilaria*, elles-mêmes fixées à la roche et ensablées souvent sur plusieurs centimètres. On verra plus loin que les colonies émettent au voisinage de leur base des stolons richement ramifiés, formant dans le sable un lacis dense qui atteint souvent un ou deux centimètres d'épaisseur et vient parfois au contact de la roche. Ce feutrage peut être assez serré pour retenir le sable dans ses mailles et se détacher sans dislocation quand on arrache les touffes mixtes de *Gracilaria* et d'*Electra*.

Il est banal (notamment en baie de Douarnenez) que les tourbillons créés par les roches creusent des cuvettes sableuses, et aussi que le sable qui garnit le fond et les parois de ces cuvettes soit plus meuble que sur le reste de la plage. Mais la présence des *Electra* est bien plus exceptionnelle, et la liaison de leur feutrage stolonial avec le sable qu'il emprisonne mène à donner quelques indications granulométriques sur le sable des cuvettes à *Electra*.

Les tamisages ont été effectués à sec sur une colonne de 22 tamis Tripette et Renaud, à mailles échelonnées sensiblement suivant une série AFNOR, les ouvertures de mailles variant donc en principe selon le rapport 1,26. Les résultats relatifs aux sables de quatre cuvettes à *Electra*, sont indiqués dans le graphique de la figure 1, où sont portés en abscisses les logarithmes des ouvertures de mailles. Pour l'une des cuvettes seulement on a figuré l'histogramme des pourcen-

tages en masses. Pour chacune des quatre cuvettes on a tracé, en outre :

1° la courbe cumulative classique, où les pourcentages sont portés en ordonnées arithmétiques ;

2° la courbe bilogarithmique de fréquence en nombre de grains, calculée suivant la méthode décrite par l'un de nous (Prenant 1958) ;

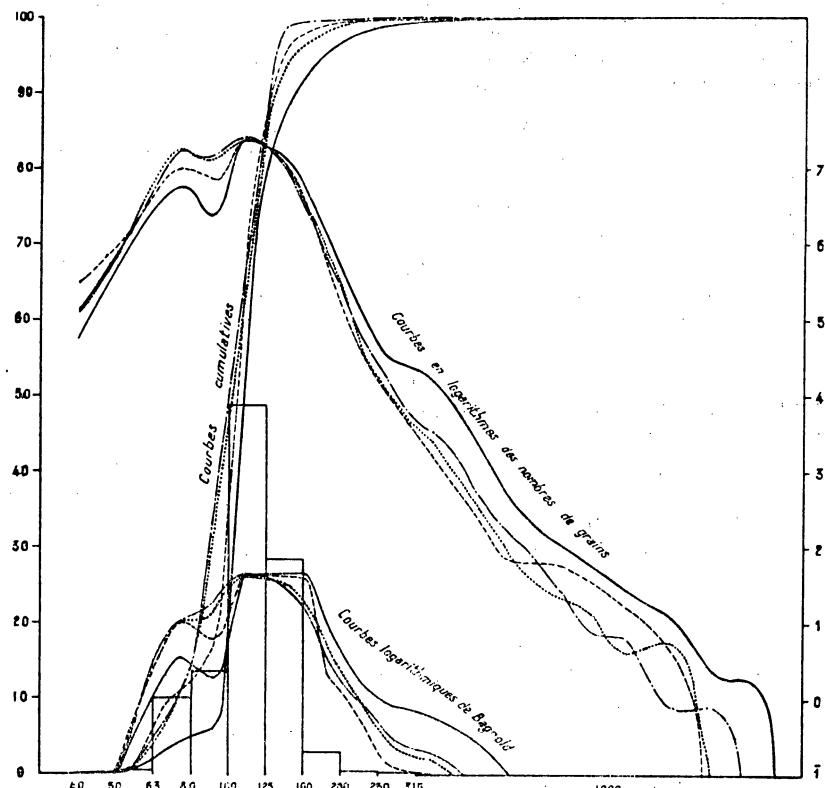


FIG. 1. — Graphiques granulométriques des sables de quatre cuvettes à *Electra* de la plage de Kercaniou (voir p. 123). L'histogramme (en pourcentages pondéraux) correspond à une cuvette visitée en 1958, à l'extrême ouest de la plage (courbes correspondantes en traits et points). Pour les autres cuvettes, visitées en 1959 et plus proches du milieu de la plage on n'a pas tracé les histogrammes. Les figures des trois courbes se correspondent pour chaque cuvette : pointillé et trait plein pour deux cuvettes situées au milieu de la plage, vers le niveau des premières Laminaires ; ponctué pour une cuvette intermédiaire entre ces dernières cuvettes et la précédente, au pied d'une pointe rocheuse à *Fucus serratus*. En abscisses logarithmiques les ouvertures de mailles en  $\mu$ . En ordonnées arithmétiques (à gauche) les pourcentages. Ordonnées logarithmiques à droite.

3° la courbe bilogarithmique de fréquence en masse, établie suivant Bagnold (*The Physics of the blown sand and desert dunes*. London, 1941, p. 113).

Dans ces deux derniers types de courbes il apparaît constamment un maximum très net dans l'intervalle 100 à 125  $\mu$  ; mais à l'élément sableux ainsi caractérisé s'en ajoute évidemment un autre plus fin

encore, à maximum compris entre 63 et 80  $\mu$ . L'ordonnée de ce maximum est plus faible. Le tout est remarquablement fin et très bien trié. Les éléments grossiers sont rares, et au-dessus de 160  $\mu$  ils ne représentent suivant les cas, en masse, que 2 à 10 pour 100 du total.

Des sables de structure granulométrique très analogue, à maximum de mêmes abscisses, caractérisent toute la plage de Kercaniou et même les autres plages de la baie de Douarnenez. Ils sont cependant souvent plus grossiers, et, notamment, ont souvent une fraction plus importante comprise entre 125 et 160  $\mu$ . Mais il semble que la finesse plus grande des sables à *Electra* est liée moins à la présence des *Electra* qu'aux cuvettes et aux phénomènes de turbulence qui les caractérisent, et qu'elle se retrouve tout aussi bien en l'absence d'*Electra* dans des cuvettes analogues.

Nos visites récentes au biotope en question datent de la fin septembre 1958 et du milieu d'août 1959. Dans cet intervalle d'un an étaient survenues quelques modifications. Les stations vues en 1958, toutes situées vers l'extrême ouest de la plage, et alors riches en *Gracilaria* et en *Electra*, étaient très appauvries en 1959 et les cuvettes correspondantes étaient ensablées pour une large part. Mais, allant plus à l'est, jusqu'à l'importante pointe qui marque à peu près le milieu de la plage, nous avons trouvé de nombreuses cuvettes peuplées de *Gracilaria* et de touffes luxuriantes d'*Electra*. Quelques *Gracilaria* vivaient en outre dans les ruisselets de décharge des cuvettes, mais ne portaient pas d'*Electra*.

Les traits les plus notables de ce biotope sont donc les suivants : touffes et gazons de *Gracilaria verrucosa* développés dans des cuvettes sablo-rocheuses, sur une plage moyennement exposée à sable pur, gris, très fin et très bien trié. D'après nos souvenirs le biotope à *Electra* de la plage du Ris était bien plus restreint, mais avait les mêmes caractères généraux. Les deux plages ont d'ailleurs une situation à peu près symétrique dans la baie de Douarnenez, dont les sables montrent tous un type analogue, avec quelques nuances seulement dans la granulométrie, la faune et les divers caractères écologiques.

La plage de Ré, appelée « Le Bois », où de Beauchamp (1923) a trouvé *Electra verticillata*, est définie par lui comme faite de sable pur et battu, moins fortement battu cependant qu'à la plage voisine de la Conche. Sa carte donne à la plage du Bois une orientation vers le large, un peu fuyante pourtant, assez analogue à celle de notre station. On lit (p. 485) : « Mentionnons la présence du Bryozoaire *Electra verticillata* (Sol.) sur ces Gigartines de cuvettes sableuses. » D'après le contexte il s'agirait de *Gigartina acicularis* (Wulf.), en gazons qui paraissent émerger du sable. Mais plus loin, repartant apparemment de ce même biotope, l'auteur indique que les gazons de *Gracilaria* en sont une bonne caractéristique, et nous ne savons plus bien s'il s'agit réellement de Gigartines ou de Gracilières.

La ressemblance est frappante, en tous cas, entre ces trois biotopes atlantiques. Pour caractéristiques de la plage ambiante, de Beauchamp donne l'Annélide *Johnstonia clymenoïdes* Quatrefages, l'Oursin *Echinocardium cordatum* (Penn.), l'Amphipode *Haustorius arenarius* (Slabber) et le Pagure *Diogenes depurator* (Roux) ; sans

doute faut-il lire *Diogenes pugilator* (Roux). Or ces quatre espèces sont très répandues en baie de Douarnenez, nos deux plages comprises, avec des *Balanoglosses*, des *Donax*, *Astropecten irregularis* (Linck), *Ophiocentrus brachiatus* (Montagu), etc... Comme faune concomitante, notons d'innombrables *Rissoa* (Gastéropodes Prosobranches) et *Ammothea longipes* Hodge (Pycnogonides) qui peuplent les touffes d'*Electra*. Il existe certainement d'autres stations sur les côtes atlantiques françaises. La récolte des frères Crouan, signalée par Guérin-Ganivet (1911), provient de la rade de Brest.

M. Magne a bien voulu nous communiquer et nous autoriser à photographier (pl. I, fig. 7) une page d'un herbier, composé en 1826 par le colonel Dudresnay, où figurent deux magnifiques échantillons de « l'Electre verticillée ». Mais la mention d'origine « Finistère », est vague et ne permet pas de dire si la station de Dudresnay doit s'ajouter à celles des frères Crouan et aux nôtres (1).

De son côté P. Fischer (1870) signale *Electra pilosa*, var. *verticillata* Lamouroux dans sa faune des Bryozoaires du département de la Gironde et du sud-ouest de la France, mais n'en indique pas de station bien définie. Il veut y rapporter cependant une indication de Réaumur (1712, *Mémoires Acad. Sciences*, p. 42, pl. V, fig. 10) écrivant à propos de plantes marines de la Rochelle : « Il y naît assez communément une coralline très jolie, travaillée avec un art merveilleux. »

Tout cela est vague, mais quelques points importants ont pu être éclaircis grâce à l'amabilité du Directeur et du personnel scientifique de la Station Biologique d'Arcachon. Dans la collection de cette Station figure un échantillon de notre Bryozoaire, provenant de Biarritz et étiqueté *Electra pilosa*, var. *verticillata*. M. Lubet nous a signalé que des touffes analogues sont rejetées en abondance sur les plages de la côte basque, et notamment sur celle de Hendaye, à la limite nord de laquelle ce Bryozoaire vivrait peut-être en place ; il nous a indiqué, aussi, que sur la côte océanique, non loin d'Arcachon, on trouve parfois des épaves d'*E. verticillata*, provenant sans doute de la côte basque. Enfin, MM. Amanieu et Parriaud nous ont aidés à récolter, dans les localités apparemment les plus favorables du Bassin et des passes des *Gracilaria verrucosa*, dont aucune ne portait trace de l'*Electra*. De cet ensemble de faits, on peut conclure que celle-ci ne se trouve probablement pas en place entre la côte basque et les parages de Ré. Le gisement de Biarritz et d'Hendaye n'est pas très éloigné de ceux indiqués par Barroso (1912) auprès de Santander (Peña Vieja et La Plana). *Electra verticillata* ne doit, d'ailleurs, pas être rare en Méditerranée, où Carus la signale sur les côtes italiennes et où Barroso (1921) l'a trouvée à Castellón ; mais nous ne connaissons pas ici de descriptions précises de ses conditions de gisement. Canu et Bassler l'ont signalée incontestablement sur la côte atlantique marocaine. Il ne nous paraît pas certain (v. p. 122) qu'il faille y rapporter la forme *verticillata* signalée par Gautier en Sicile (1958).

(1) Il n'est pas sans intérêt de noter que, dans l'Introduction rédigée pour cet herbier, Dudresnay signale qu'il a connu Lamouroux à Caen : ceci laisse supposer qu'il était bien renseigné sur ce que Lamouroux venait d'appeler « Electre verticillée ».

Quant aux stations plus septentrionales que le Finistère, elles nous semblent sujettes à caution. La forme que Norman a figurée (pl. VII, fig. 1) et assimilée à *E. verticillata* ne nous semble rien avoir de commun avec celle-ci ; et l'indication de Marcus (1926, baie de Dithmar en Baltique) ne concerne qu'une colonie roulée, non décrite.

D'après l'ensemble de nos informations, le Bryozoaire appelé par Lamouroux *Electra verticillata* ne serait donc bien connu qu'en Méditerranée (côtes italiennes et espagnoles), au Maroc, et en trois régions du littoral européen atlantique (côte atlantique pyrénenne, île de Ré, Finistère), où sa limite de distribution semble proche de Brest. Il est très localisé, mais abondant en chaque station sous une forme zoariale qu'on ne peut confondre avec aucune autre, dans des biotopes dont le type semble bien défini et sur un petit nombre d'espèces d'Algues telles que *Cladostephus verticillatus* Lightfoot (interprétation Norman d'une figure de Lamouroux), *Gigartina acicularis* (Wulf.) (d'après de Beauchamp, bien que cet auteur ait parlé aussi de *Gracilaria*), et enfin à coup sûr (nous devons ces déterminations à l'obligeance de M. Magne) *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss (= *Gr. confervoides* (Linné) Gréville), plus rarement *Plocamium coccineum* (Hudson) Lyngbie, plus rarement encore *Rhodothamniella floridula* (Dillwyn) J. Feldmann (= *Rhodocorton floridulum* Nägeli) et une Entéromorphe qui accompagne les espèces précédentes dans les mêmes cuvettes sablo-rocheuses.

## II. — DESCRIPTION D'ELECTRA VERTICILLATA

### A) La touffe zoariale

La diagnose de *Flustra verticillata* disait simplement (Ellis et Solander 1786, p. 15, n. 7) :

« Adnata, saepe frondescens ; frondibus linearibus subcompressis, basi attenuatis ; cellulis turbinatis ciliatis, seriebus altera super alteram dispositis. »

Gmelin (1789), Bosc (1802), Esper (1816, sous le nom de *Sertularia verticillata*), Lamarck (1816) n'ont ajouté aucune précision. Lamouroux (1816, p. 120, pl. II, fig. 2, a, B ; et 1821, p. 4, pl. IV, fig. a, A) reproduit cette diagnose et les figures d'Ellis et Solander (1821), mais ajoute quelques indications nouvelles, donne des figures nouvelles aussi (1816), et crée pour cette espèce le genre *Electra* dont la diagnose est :

« Polypier rameux, dichotome, comprimé ; cellules campanulées, ciliées et verticillées. »

Les indications nouvelles dans Lamouroux sont les suivantes (mémoire de 1816) :

« Une seule espèce compose ce genre, qui diffère essentiellement des Flustres par la forme des cellules, qui ne sont plus isolées comme

dans le dernier ordre, mais qui communiquent entre elles, de manière que les Polypes semblent avoir une vie commune ; il diffère également par la situation des cellules, qui sont verticillées autour d'un axe fistuleux, ou adhérentes à quelque Thalassiophyte ordinairement cylindrique. Les verticilles sont en général assez rapprochés pour faire paraître les cellules imbriquées. Ces caractères ne pouvant appartenir aux Flustrées, encore moins aux Sertulariées, qui offrent toujours une tige cornée, fistuleuse, remplie d'une substance molle, irritable, qu'on n'observe point dans les Cellariées, constituent un genre particulier bien distinct de tous les autres. La seule espèce qui lui appartienne est très commune dans les mers d'Europe ; sa couleur, lorsque les Polypes jouissent de la vie, est un rouge violet plus ou moins brillant qui se change en blanc terreux par l'exposition à l'air et à la lumière. Les Electres, par leur forme singulière, embellissent les tableaux que les naturalistes composent avec les Polypiers ; c'est encore le seul usage auquel on puisse les employer. »

Le mémoire de 1821 précise : « ce polypier encroûte quelquefois les plantes marines, et alors il prend leur forme. » Il précise aussi que « les verticilles sont presque imbriqués, les uns au-dessus des autres. » Quant aux figures, celles de 1821 correspondent à un nouveau tirage de la planche d'Ellis et Solander. L'une d'elles représente une Algue cylindrique et ramifiée, chaque rameau portant lui-même de nombreux rameaux très courts et simples (ce dernier caractère fait qu'il ne peut s'agir d'une *Gracilaria verrucosa* ; Norman suppose qu'il s'agit d'un *Cladostephus verticillatus*) ; l'Algue porte six colonies d'*Electra*, apparemment indépendantes, dont cinq encroûtent les extrémités de certains rameaux, et la sixième, qui revêt le tronc principal, est seule à émettre des pousses autonomes, au nombre de trois. L'autre figure montre un ensemble plus grossi de 7 verticilles comptant de 5 à 10 zoécies.

Dans le mémoire de 1816 les deux figures sont originales, mais moins intéressantes. L'une représente une portion de rameau d'*Electra*, légèrement grossie ; l'autre, à plus grande échelle, un ensemble de deux verticilles comptant de 8 à 10 zoécies chacun. Aucune Algue n'est apparente.

Par rapport aux échantillons que nous avons entre les mains, il ne fait aucun doute qu'il s'agit de la même forme. Les colonies sur Algues figurées par Ellis et Solander sont simplement bien moins luxuriantes que la plupart des nôtres. Les zoécies grossies ont à peu près la même forme en cornet, la même paroi (gymnocyste) criblée de pores et des épines en même nombre de 5 (Lamouroux en figure parfois 7), identiquement disposées avec la médiane dominante. Les verticilles ont même aspect, bien que Lamouroux figure un arrangement des zoécies moins régulièrement longitudinal et un peu plus quinconcial que nous ne l'observons. La couleur « rouge violet » signalée par cet auteur a sans doute trait à l'Algue-support plus qu'au Bryozoaire lui-même, qui en son ensemble est effectivement « blanc terreux ». Les détails tels que les zoécies « verticillées autour d'un axe fistuleux ou adhérentes » à une Algue ordinairement cylindrique sont directement interprétables en fonction de nos observations.

Certains, donc, que notre Bryozoaire est bien l'*Electra verticillata* de Lamouroux, nous allons en donner une description plus complète, qui manque totalement jusqu'à présent, bien que des exem-

plaires indiscutables (sans indication d'origine) en soient courants dans les collections de préparations commerciales.

Dans nos échantillons (pl. I), un zoarium typique de cette *Electra* est presque toujours lié, on l'a vu, à *Gracilaria verrucosa*. Le thalle de cette Algue, cylindrique et assez pauvrement ramifié, atteint 10 à 20 cm de haut, sous un diamètre qui dépasse rarement 1 mm. Le Bryozoaire l'encroûte tout d'abord et tend à lui former un manchon complet, la colonie s'accroissant selon la longueur de l'Algue. Il arrive que les rameaux de celle-ci soient totalement enveloppés et même dépassés à leur extrémité, sans doute quand leur vitesse de croissance a été inférieure à celle du Bryozoaire ; mais en bien des cas aussi ils restent plus ou moins largement nus, même lorsqu'ils portent une colonie d'*Electra* luxuriante.

Le manchon de zoécies offre très régulièrement, sur l'Algue, la disposition verticillée (pl. I, fig. 2) qui a valu son nom à l'espèce de Lamouroux. Cet aspect résulte de la forme des zoécies, qui sera décrite plus loin, et de leur agencement régulier en séries longitudinales et rangées transversales avec très légère obliquité. Un tel agencement apparaît, on le verra, dès les colonies très jeunes n'ayant pas encore entouré l'Algue et peut se montrer sporadiquement en toute netteté sur des surfaces planes de nature très différente. Sur l'Algue chaque verticille complet compte douze à quinze zoécies presque identiques entre elles, et ne différant que par des caractères mineurs, comme la longueur de certaines épines. Les zoécies sont remarquablement uniformes aussi d'un verticille à l'autre, dans les portions du zoarium qui ne sont, ni trop proches de l'ancestrula, ni trop voisines du bord d'accroissement.

Au simple aspect d'une touffe d'*Electra* bien développée (pl. I, fig. 3) on remarque qu'elle est beaucoup plus densément ramifiée que la *Gracilaria* qui la porte, et que ses rameaux n'ont pas tous même apparence : certains répondent à des encroûtements de l'Algue, et la teinte rouge ou brune de celle-ci transparaît, leur donnant une couleur foncée ; les autres proviennent de pousses libres et autonomes nées sur le zoarium encroûtant et souvent ramifiées elles-mêmes ; ils gardent leur couleur propre beige pâle, avec extrémité de croissance blanche. Le nombre de ces pousses autonomes peut arriver à être très élevé : souvent dix ou vingt fois plus que celui des rameaux encroûtants.

Ici encore on retrouve la disposition des zoécies en verticilles caractéristiques, et chaque rameau d'une pousse autonome a même allure générale qu'une portion de colonie encroûtant un rameau de l'Algue. Les zoécies typiques qui les forment sont identiques. Les rameaux autonomes ont pourtant quelques caractères spéciaux (pl. I, fig. 2). Ils ne sont pas cylindriques, mais aplatis, leurs faces étant formées par deux couches zoéciales adossées. Leur largeur varie au long du rameau lui-même. Laousse débute en effet par une zoécie, saillante en dehors d'un verticille normal ; cette zoécie aussitôt en bourgeonne deux, adossées, et le processus d'élargissement continue jusqu'à donner parfois un véritable ruban, qui peut compter 5, 6, 7 zoécies ou davantage sur chaque face. Au-delà d'une certaine largeur le ruban tend à se lacinier à son extrémité : nous avons compté jusqu'à quatre lanières nées d'une telle division terminale, et noté

qu'en exerçant une traction sur elles on peut souvent isoler les séries zoéciales longitudinales qui leur ont donné naissance, tout en restant contiguës et unies entre elles. Un autre mode fréquent de ramifications est identique à celui qui a créé la pousse elle-même ; l'origine étant une zoécie saillante hors d'un verticille normal et généralement sur son bord. Ici encore une traction exercée sur le rameau peut, en certains cas, détacher de la branche-mère une série longitudinale

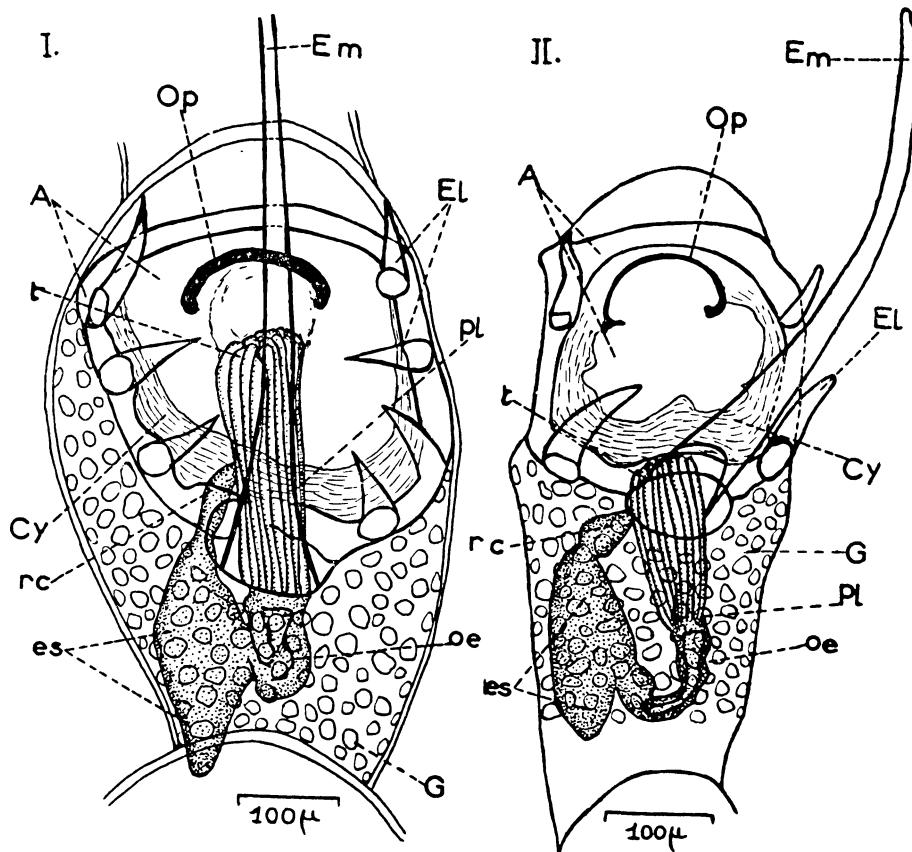


FIG. 2. — Comparaison d'autozoécies d'*E. pilosa* (I) et *E. verticillata* (II).

A : Aréa et cadre - Cy : cryptocyste - Em : épine médiane (en I, elle serait trois fois plus longue) - EL : épines latérales - es : caecum gastrique et pylore - G : gymnocyste perforé - oe : oesophage et cardia - Op : opercule - pl : polypide - rc : rectum et anus - t : tentacules.

et déceler, beaucoup plus bas, la véritable zoécie originelle. Que ce soit dans les encroûtements de l'Algue ou dans les rameaux autonomes, les zoécies typiques ont toutes (fig. 2, II ; fig. 3, IV ; et pl. 1, fig. 1) la forme générale d'un cornet tronqué obliquement, la troncature correspondant à l'aréa et les parois du cornet à la face basale et au gymnocyste. Celui-ci, en effet, s'étend très largement de la face frontale aux faces latérales (qui sont à peine jointives d'une zoécie à l'autre), et sur les côtés de l'aréa dont il atteint presque l'extrémité distale. Le gymnocyste présente de nombreux pores, sauf dans sa

partie proximale, qui est lisse sur une grande étendue. Cette portion proximale imperforée est toujours bien visible, les zoécies se recouvrant à peine d'un verticille à l'autre. Assez mince et peu calcifié, le gymnocyste est relativement transparent, ce qui facilite l'étude de la structure zoéciale interne et des parois latérales, et permet de voir que deux zoécies successives sont toujours séparées par une cloison convexe du côté distal.

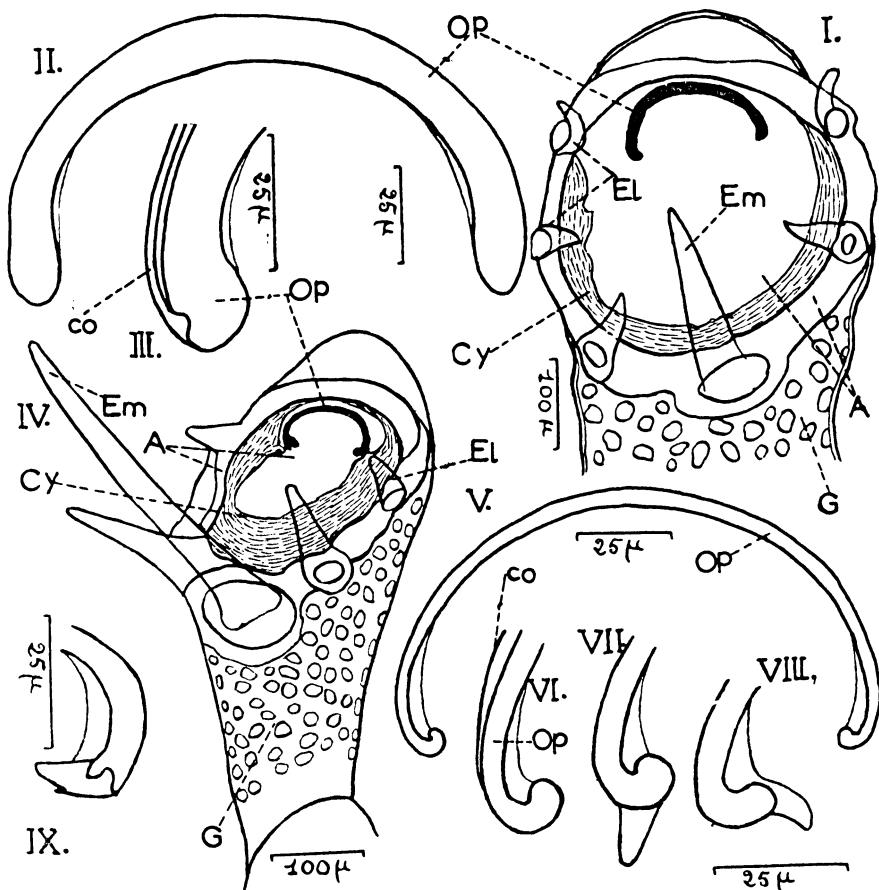


FIG. 3. — Comparaison d'autozoécies d'*E. pilosa* (I à III) et *E. verticillata* (IV à IX).  
 I : zoécie d'*E. pilosa* - II : l'opercule - III : charnière operculaire grossie -  
 IV : zoécie d'*E. verticillata* vue de profil - V : l'opercule - VI à IX : divers aspects  
 de la charnière operculaire grossie (en VI, cas le plus général).  
 A : aréa et cadre - co : cadre operculaire - Cy : cryptocyste - Em : épine médiane -  
 El : épines latérales - G. Gymnocyste perforé - Op : opercule.

Un peu plus long que large, le contour de l'aréa est de forme légèrement variable : tantôt elliptique, tantôt presque rectangulaire à angles arrondis. Situé dans la région distale de l'aréa, l'orifice reste pourtant en général à quelque distance de son bord. Le sclérite marginal de l'opercule, mince, présente à l'articulation un renflement très net, recourbé vers le plan médian et souvent développé de ce côté

en une pointe. Le cryptocyste, large au bord proximal, s'étend en croissant sur les bords latéraux, au point d'atteindre le niveau de la charnière operculaire, et va parfois jusqu'à contourner l'orifice distalement.

En certains cas, il réduit même l'opésie à un cercle dont la charnière operculaire forme un diamètre. Une telle extension du cryptocyste n'a pas encore été signalée, semble-t-il, dans la famille des *Electrinidae*.

L'aréa est entourée d'un cadre épais, saillant et souvent brunâtre qui, sauf très rares exceptions, porte cinq épines. L'épine impaire située au bord proximal, se développe la première et reste la plus grande et la plus forte ; elle peut atteindre la longueur de la zoécie. Les autres sont nettement disposées en deux paires dont le développement est successif, la plus proximale étant en avance sur la distale. Les épines sont creuses, et presque totalement « chitineuses », c'est-à-dire qu'elles ne sont calcifiées qu'à la base : ceci est facilement mis en évidence par la coloration élective que le bleu de méthylène ou le bleu de toluidine donnent à leur longue portion terminale ; mais la paire d'épines distales se colore moins intensément. En vue frontale de la zoécie la cavité basilaire de chaque épine s'aperçoit par transparence avec l'aspect d'un très large pore au-dessous du cadre de l'aréa, qui dessine à ce niveau comme un feston.

Le polypide possède 9 à 13 tentacules, avec moyenne et maximum de fréquence très nets pour 11. Il est petit et, en position de rétraction, son estomac, à caecum relativement court, est situé à côté de la gaine tentaculaire, l'œsophage très long et recourbé formant dans cette position le fond de l'anse digestive. La longueur du polypide ne dépasse pas alors la moitié de la longueur zoéciale et l'extrémité des tentacules affleure le bord du gymnocyste, tandis que l'anse œsophagienne dépasse à peine la portion poreuse de celui-ci. Dimensions principales approximatives :

Longueur zoéciale : 560  $\mu$  ;

Largeur zoéciale : 200  $\mu$  ;

Longueur de l'aréa : 225  $\mu$  ;

Largeur de l'aréa : 190  $\mu$  ;

Largeur de l'opercule : 125  $\mu$  ;

Longueur du gymnocyste jusqu'à l'aréa : 330  $\mu$  ;

Diamètre d'un pore : 20 à 22  $\mu$  ;

Longueur du polypide rétracté (tentacules compris) : 275  $\mu$  ;

Longueur des tentacules : 175  $\mu$ .

Dans toute l'étendue des colonies examinées à la fin d'août 1959, nous avons trouvé de multiples zoécies, même parmi les plus jeunes, présentant dans leur cavité cystidienne de très nombreux et très petits îlots de spermatogénèse, bien visibles notamment au niveau de l'aréa, comme un piqueté qui l'obscurcit et la boursoufle. Beaucoup de zoécies montrent aussi des spermatozoïdes mobiles, pour la plupart groupés en faisceaux provisoires, semblables à ceux que Calvet (1896) a signalés le premier chez *Electra pilosa*.

Les zoécies où l'ovaire est mûr sont beaucoup plus rares, et certaines contiennent des œufs petits et incolores, qui ressemblent assez à ceux d'*Electra pilosa* pour suggérer qu'ils aboutiront à des

Cyphonautes. On trouve parfois œufs et faisceaux de spermatozoïdes dans les mêmes zoécies, qui sont donc certainement hermaphrodites, la maturité ovarienne étant cependant bien plus tardive que le début de la maturité testiculaire.

Beaucoup d'autozoécies renferment aussi des corps bruns, ovoïdes et résistants, qui ne semblent provenir ici que de l'estomac et surtout de son caecum. Quand le polypide est en activité l'estomac est de couleur corail très pâle. Il passe à l'orangé au début de la dégénérescence polypidienne, puis au brun vert au stade ultime où le corps brun s'est isolé. Les corps bruns peuvent être, soit expulsés, soit retenus dans les cystides, où l'on en observe parfois deux.

L'ancestrula et les premières zoécies qui en sont issues (fig. 7, II ; et fig. 8, II) diffèrent quelque peu des autozoécies typiques précédemment décrites. Arrondie à sa base, l'ancestrula est plus courte qu'elles (300 à 400  $\mu$ ), quoiqu'aussi large. Son aréa, presque arrondie, mesure 150 à 200  $\mu$  de diamètre. L'opercule a mêmes caractères que dans les zoécies normales, mais ne dépasse pas 100  $\mu$  de large. Le gymnocySTE est moins long et n'a pas la forme en cornet typique. Il présente de nombreux pores, qui envahissent souvent toute sa surface, et sont nettement plus petits que dans les zoécies définitives. On compte en général 7 épines, plus rarement 6.

Les zoécies immédiatement bourgeonnées par l'ancestrula ont souvent à peu près même forme et mêmes dimensions. Parfois cependant leur gymnocySTE, plus long, prend déjà l'aspect d'un cornet, typique de *E. verticillata*. Cette forme, en tous cas, est réalisée dès la rangée suivante (2<sup>e</sup> génération zoéciale), où se marque l'alignement caractéristique transversal ou légèrement oblique. Mais le fait essentiel concerne le nombre d'épines : seule l'ancestrula a plus de 5 épines ; le nombre 5 est fixé dès la génération zoéciale suivante et se maintient ensuite dans toute la touffe à de très rares exceptions près.

### B) Le système stolonial.

La touffe, que nous avons décrite jusqu'ici, est en son ensemble connue depuis Ellis et Solander, puis Lamouroux. Mais nous avons trouvé régulièrement à sa base un système stolonial important, jusqu'ici inaperçu ou négligé (fig. 4, 5, 6 et pl. 1, fig. 3 et 7). Il comprend des séries linéaires, ramifiées et enchevêtrées, parfois peut-être anastomosées, d'articles très inégaux dans leur forme et leur structure. Le feutrage correspondant se développe dans la couche sableuse où il s'insinue et dont il retient les grains dans ses mailles : on a vu déjà qu'il peut se détacher comme un revêtement cohérent, épais parfois d'un ou deux centimètres.

Chaque article, séparé du précédent par une cloison régulière (parfois peut-être incomplète), doit être considéré comme une coenozoécie. Dans les stolons bien développés, les articles terminaux sont souvent très grands (600 à 1 000  $\mu$ ) et sans différenciations visibles. Leur ectocyste très mince, souple et élastique, non calcifié et dépourvu de pores, ressemble, en plus délicat, à celui d'un Cténostome tel que *Bowerbankia* ou même *Vesicularia*. On n'y voit pas trace de polypide, et ils semblent réduits, à l'intérieur de l'ectocyste, à des sacs épider-

miques et à des travées de mésenchyme qui ont les relations habituelles des funicules avec des septules ménagés dans les cloisons transversales.

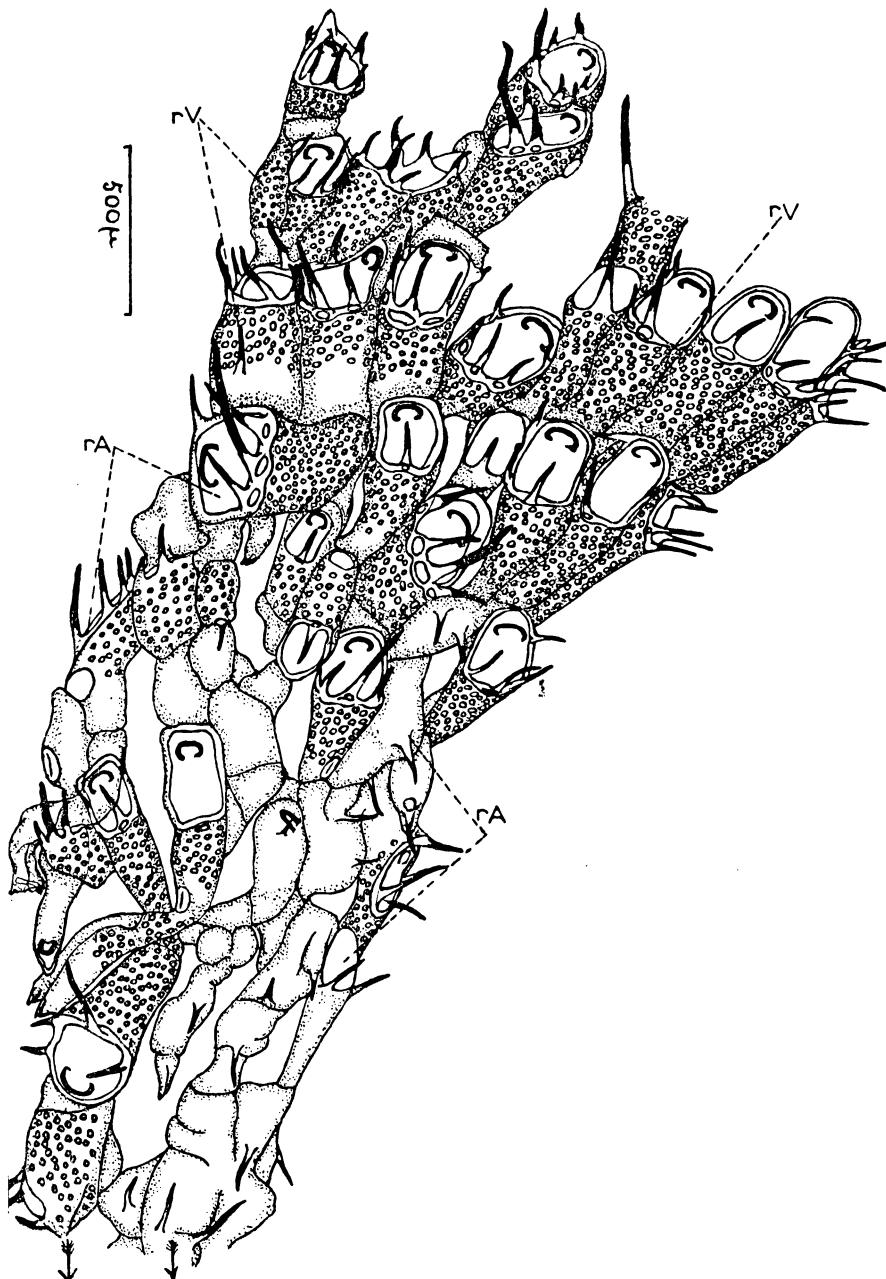


FIG. 4. — Base d'un ensemble colonial d'*Electra verticillata*. L'encroûtement a été décollé de la *Gracilaria* et déroulé pour le monter dans un plan. Région verticillée encore normale (rV) qui se continuera vers le haut. Région plus inférieure de zoécies anarchiques correspondant à la zone de colonisation par les stolons (rA). Remarquer les diverses altérations zoéciales de cette dernière, dans la forme, la disposition et l'orientation, et les structures abortives plus ou moins poussées.

Entre les coenozoécies de ce type et les autozoécies normales de la touffe on trouve au long des stolons toutes sortes d'intermédiaires, dans un ordre qui paraît quelconque et avec une fréquente disso-

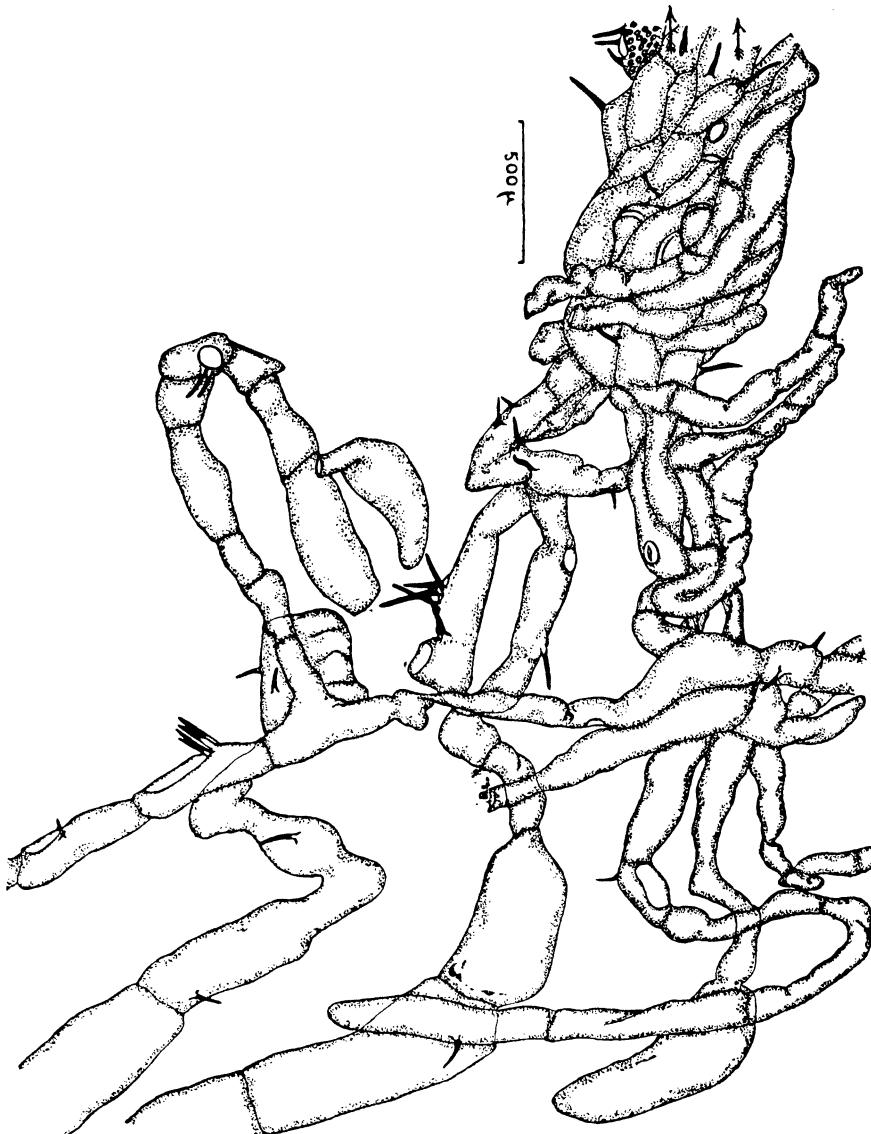


FIG. 5. — Région d'enracinement stolonial du même ensemble colonial (voir fig. 4). Les flèches indiquent les zones de raccord des deux figures. Les stolons n'adhèrent pas à l'Algue à ce niveau et ils se mêlent au fond sableux.

ciation des caractères morphologiques. L'ensemble donne une impression chaotique, qui se marque dès la partie encroûtante, vers la base de la touffe, au voisinage de son implantation dans le sable. Dans cette région (fig. 4 rA), les autozoécies qui adhèrent à l'Algue

sont petites, tortueuses, parfois inversées et se recouvrent souvent l'une l'autre. Elles n'ont donc en rien la disposition verticillée. Parmi elles certaines font saillie hors du plan zoarial, de la même façon que le font, plus distalement, les zoécies initiales des pousses de la touffe. Il arrive aussi que les autozoécies de cette zone commencent à être morphologiquement incomplètes, leur dégénérescence se marquant ici surtout dans le nombre des épines, qui peuvent même manquer totalement.

On assiste, plus bas, à la dissociation des séries zoéciales (fig. 5), qui commencent à former des stolons d'abord jointifs et souvent tressés en hélice, puis divergents et de plus en plus irréguliers. Les réductions morphologiques et les variations de taille qui frappent les zoécies sont dès lors très diverses et indépendantes. Elles atteignent : la forme et les dimensions de l'aréa, qui peut aller jusqu'à disparaître ; l'épaisseur et la différenciation de son cadre ; l'existence de l'orifice et de l'opercule, et par conséquent du polypide ; la calcification du gymnocyste, qui peut s'effacer totalement, en même temps que les pores se réduisent en nombre, en netteté ou en dimensions, et sont enfin totalement absents ; le nombre et la position des épines qui, malgré leur situation aberrante, sont toujours bien mises en évidence de façon élective par le bleu de toluidine ; enfin les dimensions de la zoécie, qui peuvent varier, de celles données plus haut à celles des plus petites autozoécies de la colonie.

Insistons sur l'irrégularité extraordinaire de ces variations (fig. 4, 5, 6). Il est fréquent de voir des zoécies plus ou moins dégénérées, de tailles très variées, se succéder sans ordre. Les épines peuvent manquer ou être implantées là et là, en nombre divers, sur le gymnocyste, alors qu'il n'existe ni aréa ni cadre, ou bien que les vestiges de ceux-ci en sont très éloignés ; mais il arrive aussi que sur le bord d'une aréa rudimentaire et sans cadre s'est développé, à même le gymnocyste, un groupe de quelques épines. On trouve parfois, à quelque distance l'un de l'autre, le reste de l'opercule et celui de l'aréa. Les variations de la calcification du gymnocyste et de la différenciation des pores sont largement indépendantes de tout cela. De place en place se montrent sur le trajet du stolon, sans cause apparente, des autozoécies sensiblement normales. Les ramifications, enfin, peuvent naître sur des zoécies stoloniales de tous les types ; elles sont perpendiculaires à l'axe du stolon, et latérales quand la zoécie-mère a un plan de symétrie marqué par une aréa. Leur chute laisse une cicatrice circulaire obturée par une cloison portant elle-même une cupule centrale, circulaire ou allongée, le tout rappelant l'insertion des rhizoïdes chez les *Scrupocellaria* par exemple.

Tous ces caractères aberrants semblent se combiner au hasard, d'où résulte la complexité structurale extrême du feutrage stolonial, complexité telle qu'on ne peut en décrire tous les détails concrets et qu'il suffit d'en figurer quelques cas (fig. 6.). Mais que le stolon rencontre en s'accroissant une surface unie comme celle d'un fragment de coquille ou d'une petite Algue appropriée telle qu'une *Rhodothamniella*, il y adhère et y développe un minime encroûtement ; les zoécies y reprennent aussitôt la structure autozoéciale normale et l'alignement transversal régulier qui, dans les touffes d'*Electra*, est un élément fondamental de la structure verticillée (pl. 1, fig. 4). La

colonie elle-même peut redonner, sur les bords, des stolons à l'intérieur de la couche de sable, et n'être ainsi qu'un aspect épisodique de la croissance de l'*Electra*. Mais dans le cas fréquent où le support est une *Gracilaria* qui s'élève au-dessus du sable, le processus peut donner naissance à une nouvelle touffe.

On voit combien il est difficile, ici, d'assigner des limites au zoarium. D'une part le lacs indéchiffrable des stolons ne permet pas

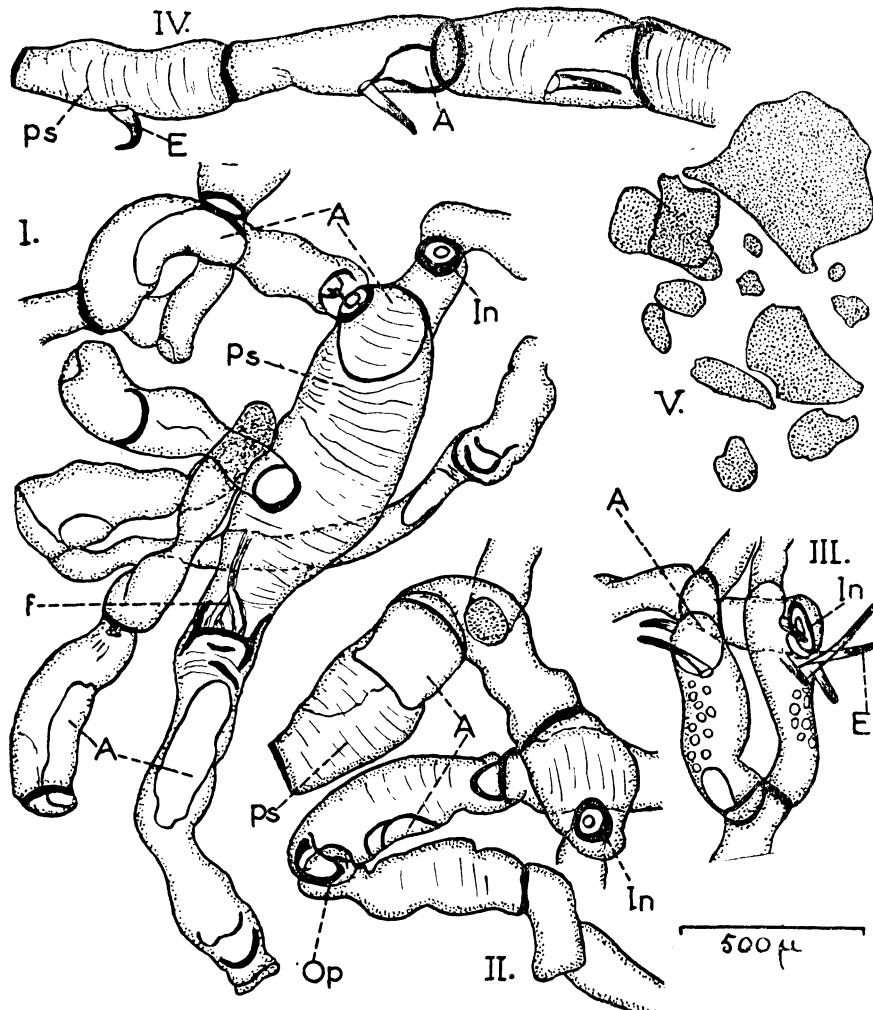


FIG. 6. — Fragments du réseau stolonial basal débarrassés du sable. I, II : détails de stolons du feutrage inclus dans le sable - III, IV : détails de stolons plus superficiels proches des colonies qui en dérivent - V : grains de sable liés au réseau stolonial : quelques calibres fréquents représentés à la même échelle que le reste de la figure.

(On retrouve en III et IV quelques caractères d'autozoécies (épines, pores).

En I et II les unités stoloniales sont encore plus aberrantes).

A : aréa plus ou moins altérée - E : épines - f : rameaux funiculaires aboutissant à des plaques de communication - In : aire d'insertion de stolons faisant cicatrice lors de leur chute - Op : opercule (les autres traits noirs épais soulignent des épaissements divers de la paroi, dont les limites des articles) - ps : plis superficiels de la paroi.

de déceler dans un biotope l'autonomie des colonies. D'autre part, dans la complexité d'une touffe, il est malaisé de distinguer les jeunes colonies issues d'ancestrules qui pourraient s'y être établies et même celles qui proviennent de bourgeonnements stoloniaux différents. Ainsi se trouve posé, sans être résolu, le problème de la conservation et de la propagation de cette *Electra*.

Il est probable que chaque touffe est annuelle, par caducité, soit de la touffe elle-même, soit des portions hautes de la *Gracilaria* qui la porte. Faute d'observations régulières faites au long de l'année, il n'est pas sûr que toutes les touffes d'une même cuvette disparaissent à la fois, mais il est certain que le feutrage stolonial, beaucoup plus résistant, pourrait en ce cas reconstituer les parties du Bryozoaire qui émergent du sable.

Au point de vue de la reproduction sexuée, nous avons peu de données, n'ayant observé que des œufs d'une part et des ancestrules d'autre part, les uns et les autres aux mois d'août et septembre. Malgré de patientes recherches, nous n'avons vu ni larves à maturité, ni larves fixées en cours de métamorphose. Ainsi se pose la question de l'origine des ancestrules, que leurs caractères morphologiques, on le verra (p. 143), définissent comme celles d'*E. verticillata*. Les analogies des œufs avec ceux d'*Electra pilosa* portant à admettre qu'ils se développent en Cyphonautes : et si les Cyphonautes sont pélagiques comme ceux d'*Electra pilosa* on s'explique mal qu'après dispersion ils puissent fournir des ancestrules aussi nombreuses dans un biotope restreint et isolé : parfois même aussi nombreuses sur un seul brin de *Gracilaria*.

Ces questions ne pourront être éclaircies que par des observations échelonnées de saison en saison. Leur formulation implique d'ailleurs qu'*Electra verticillata* est spécifiquement distincte d'*Electra pilosa*, ce que nous allons montrer.

### III. — CARACTÈRES SPÉCIFIQUES D'*ELECTRA VERTICILLATA*

En décrivant l'espèce, Ellis et Solander se sont référés à la structure verticillée de la colonie. Lamouroux a fait de même, et a tiré de cette structure jusqu'au caractère de son genre *Electra*. Mais on a compris depuis lors que chez les Bryozoaires les caractères du port zoarial ne suffisent à définir ni les genres ni même les espèces. A partir de Smitt (1867), les auteurs ont donc profondément modifié la définition du genre *Electra* et ont mis souvent *E. verticillata* en synonymie de *E. pilosa* (Linné). Pour discuter cette opinion nous allons examiner et comparer successivement les caractères zoariaux et zoéciaux (cystidiens et polypidiens) des deux espèces en cause.

#### A) Caractères zoariaux

On sait qu'*Electra pilosa* est une espèce très polymorphe, au zoarium tantôt encroûtant (et alors compact ou formant des séries

linéaires diversement disposées), taniot dressé (et rappelant plus ou moins le port, soit des *Carbasea*, soit des *Flustra*, soit des *Cellaria*, soit des *Gemellaria*, soit des *Eucratea*, etc.). D'où les nombreuses formes zoariales distinguées par divers auteurs et dont la liste la plus récente a été donnée par Norman (1894). C'est à l'une de ces formes (*reamuriana* Moll 1803), caractérisée aussi d'ailleurs par des particularités zoéciales, que Norman identifie l'espèce de Lamouroux.

Les échantillons que nous rapportons à *E. verticillata* Lamouroux, et qui sont entièrement conformes à la diagnose de cet auteur, offrent bien normalement et dans les portions les plus apparentes des touffes de rameaux dressés à zoécies verticillées, mais présentent aussi un large polymorphisme. Chaque touffe émet des stolons linéaires ramifiés, à différenciations zoéciales dégénérées, qui se développent abondamment dans le sable, et que nous n'avons jamais observés dans aucune des colonies d'*Electra pilosa* où nous les avons recherchés. Ces stolons peuvent en outre fournir occasionnellement, en surface du sable, des lames peu étendues, à structure zoariale analogue à celle des *Carbasea*, c'est-à-dire formées d'une seule couche de zoécies normales peu adhérentes au substrat. Rencontrant une coquille, les stolons peuvent aussi l'encroûter de zoécies normales ; ce sont des encroûtements du même genre qui revêtent tout d'abord les Algues (*Gracilaria* notamment) portant les colonies.

Dans un zoarium bien développé la disposition verticillée n'en est pas moins prépondérante. Norman a tenté de l'interpréter par une simple influence de forme du support, disant :

« Les ramules verticillés de l'Algue ont apparemment provoqué un arrangement verticillé comparable des zoécies du Bryozoaire. »

Il n'a fait là que commenter une figure de Lamouroux, et il n'est pas certain que l'Algue-support soit bien *Cladostephus verticillatus* (Lightfoot) Lyngbie, comme il le suppose (1). Mais en tous cas nos échantillons étaient portés le plus souvent par *Gracilaria verrucosa*, Algue très peu ramifiée (pl. 1, fig. 6) ou plus rarement par *Plocamium coccineum*, dont la ramifications n'a rien de verticillé (pl. 1, fig. 8). On peut admettre, dans le cas de la *Gracilaria*, que la forme cylindrique de ses rameaux favoriserait le développement d'une verticillation dans un Bryozoaire encroûtant. Mais l'interprétation ne convient plus au cas du *Plocamium*, dont les rameaux sont aplatis et étalés de façon prépondérante dans un plan. D'autre part, dans les rameaux autonomes des touffes, où la disposition verticillée est remarquable, les zoécies n'ont aucun contact avec l'Algue-support, quelle qu'elle soit.

(1) Les ressemblances sont assez vagues entre l'Algue figurée par Lamouroux et l'authentique *Cladostephus verticillatus*. En tous cas, nous disposons depuis peu de nombreux échantillons de celui-ci, récoltés en fin janvier 1960 par M. Henri Coëff sur les rochers de l'île Laber, à l'extrême ouest de la même plage de Kercaniou, et obligamment déterminés par M. Feldmann. Ces exemplaires portent d'abondants encroûtements d'*Electra pilosa*, pour la plupart en manchons superposés, émettant de ci de là des lames libres et quelques branches à zoécies adossées. La morphologie des colonies n'est influencée en rien par les rameaux verticillés de l'Algue, et les zoécies restent typiques d'*E. pilosa*. Il n'existe pas, non plus, de réseau stolonial basilaire. De tels échantillons peuvent faire comprendre la méprise des auteurs qui n'ont pas pu y comparer la vraie *E. verticillata*, mais ils sont la preuve décisive que celle-ci est totalement distincte.

Il n'en est pas moins vrai que le substrat influe certainement sur la croissance de la colonie, puisque, dès le contact du sable, celle-ci se résout en stolons à morphologie zoéciale dégénérée et que ces stolons, rencontrant des supports appropriés, donnent à nouveau des lames continues d'autozoécies typiques, tandis que la disposition verticillée débute presque toujours sur une Algue convenable. La spécificité de celle-ci semble d'ailleurs assez stricte pour l'établissement des colonies et pour leur croissance : bien qu'ayant examiné minutieusement de nombreuses espèces d'Algues provenant des mêmes cuvettes, nous n'avons trouvé d'ancestrules que sur la *Gracilaria*, sur le *Plocamium* et sur une *Enteromorpha* sp. ; sur la *Gracilaria* seule nous avons vu de très jeunes colonies en voie de développement. Il se peut qu'il y ait là une action de surface ou une action chimique très particulière, éventuellement morphogène ; rappelons que Rullier (1955) a observé sur des *Gracilaria confervoides* provenant de Saint Aygulf, des tubes de *Mercierella enigmatica* Fauvel profondément déformés, et a émis l'hypothèse d'une influence de l'Algue sur ce phénomène.

Ce qui nous semble le plus constant dans la structure zoariale d'*Electra verticillata* (mis à part le système stolonial) n'est pas à proprement parler la disposition zoéciale verticillée, puisque celle-ci manque quand la colonie s'étale sur une surface non cylindrique. Ce sont deux conditions plus générales, qu'elle exprime dans les cas typiques : le bourgeonnement linéaire des séries zoéciales, tel que chaque zoécie donne en principe un seul bourgeon distal, sauf, naturellement, dans les colonies très jeunes ; et l'alignement transversal des zoécies latéralement contigüës.

Le bourgeonnement linéaire des séries zoéciales est mis en évidence par la superposition exacte des zoécies, d'un verticille au suivant, une disposition alternante étant exceptionnelle. Les séries en question ne sont pas indépendantes, puisque leurs zoécies entrent en rapports par des septules latéraux, mais leurs limites sont fortement marquées par des sillons, et les cloisons latérales qui portent les septules sont peu étendues entre la face basale et les gymnocystes. Enfin, on l'a vu, il est relativement aisément d'isoler sur de grandes étendues les séries longitudinales, par traction sur un de leurs éléments. On peut assimiler d'ailleurs à cette dilacération artificielle la lacération spontanée qui divise parfois les pousses à leur extrémité, et surtout la dislocation du zoarium à sa base en cordons stoloniaux unisériés.

Quoique d'importance morphologique probablement moindre, l'alignement transversal est très frappant aussi, même dans les colonies étalées sur des surfaces non cylindriques. Il résulte à la fois du bourgeonnement unisérié, de la croissance également rapide des séries zoéciales et peut-être d'une régulation. Nous savons qu'il s'établit de façon très précoce, dès la première ou la deuxième génération de zoécies qui suit l'ancestrule. A partir de là il se maintient régulièrement.

Dans le cas général, *Electra pilosa* est bien différente. Les zoécies y ont souvent une disposition quinconciiale, d'où résulte un alignement oblique très net. Ceci n'est pas lié à un bourgeonnement ances-

trulaire foncièrement différent (fig. 7, III) : ici, comme chez *E. verticillata* l'ancestrule donne deux ou trois bourgeons (1) ; ici aussi peut s'esquisser vers la deuxième génération zoéciale un alignement trans-

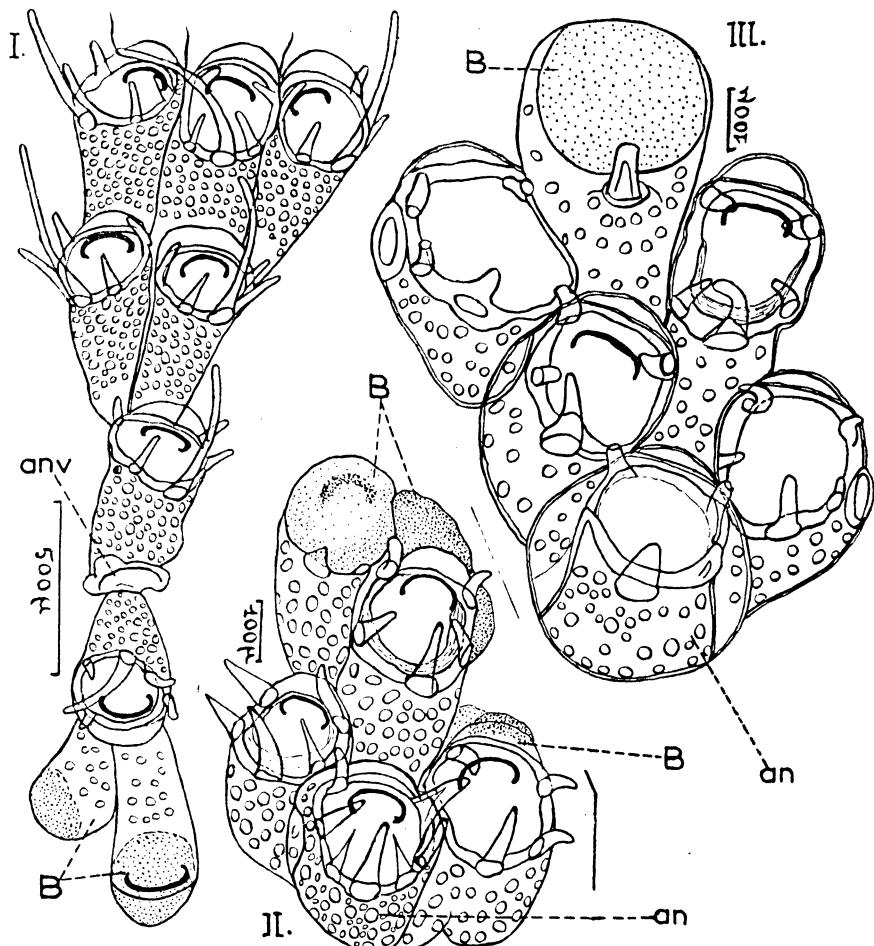


FIG. 7. — Jeunes colonies issues d'ancestrules - I, II : *E. verticillata* - III : *E. pilosa*.

(En I, il s'agit de la base de la petite colonie dont le sommet est photographié pl. 1, fig. 5).

an : ancestrule - anv : vestiges de l'ancestrule - B : bourgeons zoéciaux à divers stades.

versal. Mais cet alignement est fugace car le bourgeonnement en série linéaire est souvent troublé par des bourgeonnements doubles, ori-

(1) Waters (1924) a décrit avec soin l'ancestrule de *Electra pilosa* et son bourgeonnement, mais il a attiré l'attention surtout sur le cas d'une « variété » méditerranéenne, vivant sur les feuilles de Posidonies, où l'ancestrule ne produit jamais qu'une zoécie distale et une zoécie latérale gauche. Selon lui, d'ailleurs, cette « variété » est peut-être une espèce distincte (p. 596), et son identité avec *Electra posidoniae* Gautier nous paraît certaine. En ce cas, le bourgeonnement ancestrulaire de cette espèce différerait plus de celui d'*Electra pilosa* que n'en diffère celui d'*E. verticillata*.

gine de la disposition quinconciale sur des plages plus ou moins étendues. Le détail de ces processus est très varié et lié à la diversité des formes de croissance reconnues dans l'espèce. Mais dans aucun échantillon que nous ayons rencontré nous n'avons pu isoler à la pince des séries linéaires de zoécies comme chez *E. verticillata*, ni vu se former aux dépens du zoarium des cordons stoloniaux, même rudimentaires.

Ces différences très nettes ne donnent pas encore la certitude qu'il s'agit de deux espèces distinctes, étant donnés le polymorphisme des deux types, et aussi le pouvoir morphogène imputable peut-être à *Gracilaria*. Il faut donc s'adresser aux caractères de la zoécie et aux particularités anatomiques du polypide.

### B) Caractères zoéciaux

La comparaison des caractères zoéciaux a été obtenue, en ce qui concerne *Electra pilosa*, par l'examen de colonies variées, développées sur des pierres, des coquilles et diverses Algues, parmi lesquelles *Rhodymenia palmata* (Linné) Agardh, *Furcellaria fastigiata* (Linné) Lamouroux, *Chondrus crispus* (Linné) Lyngbie, *Phyllophora* sp., *Fucus serratus* Linné, et des *Cystoseira*. Pour *Electra verticillata* il ne s'agira que des autozoécies normales, puisque *E. pilosa* n'en possède pratiquement pas d'autres.

Chez *E. verticillata* la forme de ces autozoécies (fig. 2 et 3) est toujours en cornet tronqué obliquement, du fait que le gymnocySTE est long et très en saillie sur le support, et que l'aréa forme la troncature. Chez *E. pilosa* le gymnocySTE est plus court et plus plat, et l'aréa est presque dans le plan de la frontale. Ces différences sont sensibles dès les colonies très jeunes. Pour une même longueur zoéciale de 560  $\mu$ , on a par exemple, pour l'aréa, 385  $\mu$  chez *E. pilosa*, et 225  $\mu$  chez *E. verticillata*, ce qui laisse pour le gymnocySTE (mesuré entre son extrémité proximale et celle de l'aréa) 175  $\mu$  chez *E. pilosa* et 335  $\mu$  chez *E. verticillata*. Le rapport de la longueur de l'aréa à celle du gymnocySTE ainsi mesuré est 0,67 environ chez *E. verticillata* et peut s'élever à 2,2 chez *E. pilosa*.

Le gymnocySTE est bien moins épais, moins calcifié et plus transparent chez *E. verticillata* que chez *E. pilosa*. Ses pores sont plus petits (20  $\mu$  environ au lieu de 24) et plus nombreux à surface égale. Contrairement au cas d'*E. pilosa* ils sont loin d'occuper tout le gymnocySTE, qui en est exempt dans une portion proximale assez étendue. Leur nombre total, peu variable, est voisin de 60 ou 70, alors que chez *E. pilosa* il atteint rarement 60 et peut tomber très au-dessous de 40, qui est le nombre le plus fréquent.

La forme générale de l'aréa de *E. verticillata* est elliptique ou rectangulaire à angles arrondis mais toujours un peu plus longue que large (rapport 1,2 environ), tandis que chez *E. pilosa* elle est plus variable : soit plus allongée, soit souvent presque circulaire. En mesure absolue elle est bien plus large (souvent deux fois plus) chez *E. pilosa* que chez *E. verticillata*. Le cadre de l'aréa, épais dans les deux cas, semble plus fort chez *E. pilosa*.

Les épines fournissent de bons caractères distinctifs. Chez *E.*

*verticillata* il en existe constamment cinq, dont l'impaire proximale est la plus précoce et la plus longue, et les autres forment deux paires, la plus distale étant plus courte et d'apparition plus tardive. Chez *E. pilosa* le nombre est très variable, d'une colonie à l'autre et même à l'intérieur d'une colonie. Il peut descendre à 5, qui ont alors même position que chez *E. verticillata* ; mais à celles-là s'ajoutent généralement d'autres épines latérales, dont le nombre peut être différent d'un côté à l'autre. Il peut arriver aussi que le nombre soit inférieur à cinq. Les dimensions relatives des épines sont variables et l'épine proximale elle-même peut se réduire à un tubercule ou au contraire atteindre une longueur (par exemple deux fois la longueur zoéciale, ou même davantage) que l'on ne voit pas chez *E. verticillata*. La structure enfin des épines est beaucoup plus constante chez *E. verticillata*, notamment en ce qui concerne le développement de la partie « chitineuse » colorable au bleu de toluidine.

Un des meilleurs caractères est offert par l'opercule et son sclérite marginal. L'opercule a sensiblement même largeur dans les deux cas (125  $\mu$  environ). Sa hauteur est un peu plus faible, et le sclérite est nettement plus mince chez *E. verticillata* que chez *E. pilosa*. Mais surtout le sclérite diffère par sa forme au voisinage de l'articulation (fig. 3, III, et VI à IX). Chez *E. pilosa* le sclérite s'y termine par un renflement simple et à peine marqué ; chez *E. verticillata* le renflement homologue est mieux défini, presque sphérique, reporté par un coude vers le plan médian, et parfois prolongé de ce côté par une sorte de bec. Cette différence, tout à fait constante, a une grande importance étant donnée la valeur généralement attribuée à l'opercule dans la spécification des Chilostomes.

La recherche de caractères différentiels nous a amenés à constater, contrairement aux données classiques, chez ces *Electrinidae*, l'existence d'un cryptocyste bien développé quoique délicat et très transparent (fig. 2 et 3, Cy). Chez *E. pilosa* il est relativement étroit au bord proximal de l'aréa, mais garde la même largeur le long des bords latéraux, où il s'arrête brusquement au-dessous du niveau de la charnière operculaire. Chez *E. verticillata* il a une forme générale en croissant et se montre nettement plus développé ; nous ne reviendrons pas sur sa description (voir p. 132). Ces caractères distinctifs se montrent dès l'ancestrule (fig. 8).

Dans les deux cas les ancestrules ont à peu près même forme et mêmes dimensions (300 à 350  $\mu$  de long et de large), bien plus petites que celles des zoécies normales (fig. 7 et 8). Il en est de même de leurs aréas (200  $\mu$  environ). Les pores du gymnocyste sont plus petits que dans les zoécies normales. Ils sont plus petits et plus nombreux aussi chez *E. verticillata* que chez *E. pilosa* : ainsi, sur diverses ancestrules, nous avons compté pour la surface entière du gymnocyste 50 à 60 pores chez *E. verticillata*, 25 à 40 chez *E. pilosa*. Les parois de l'ancestrule sont plus épaisses chez *E. pilosa* que chez *E. verticillata*.

Mais la différence la plus nette entre les ancestrules réside dans les épines qui, assez paradoxalement, sont plus nombreuses ici chez *E. verticillata* que chez *E. pilosa*. Dans l'ancestrule de cette dernière, en effet, nous avons trouvé constamment cinq épines assez courtes, disposées comme celles d'une zoécie normale qui en a ce nombre. Dans l'ancestrule de *E. verticillata* nous avons toujours trouvé 7, ou

rarement 6 épines, plus élancées et plus pointues que dans celle de *E. pilosa* ; parmi elles 5 correspondent par leurs emplacements à la disposition normale ; l'épine ou les deux épines supplémentaires sont très fines et situées de part et d'autre de l'épine principale médiane. Le nombre normal s'établit immédiatement après l'ancestrule.

Rappelons ici, en renvoyant pour la description à la page 133 que chez *E. verticillata* de nombreuses zoécies sont réduites à des degrés divers, dans les stolons notamment, et forment souvent des coenozoécies de la structure la plus simple. *E. pilosa* ne fournit normalement pas de stolons. Cependant Marcus (1926, p. 46), élevant des fragments de colonies de cette espèce, détachés du substrat, a obtenu des formations évidemment analogues, peu développées d'ailleurs (v. note p. 145).

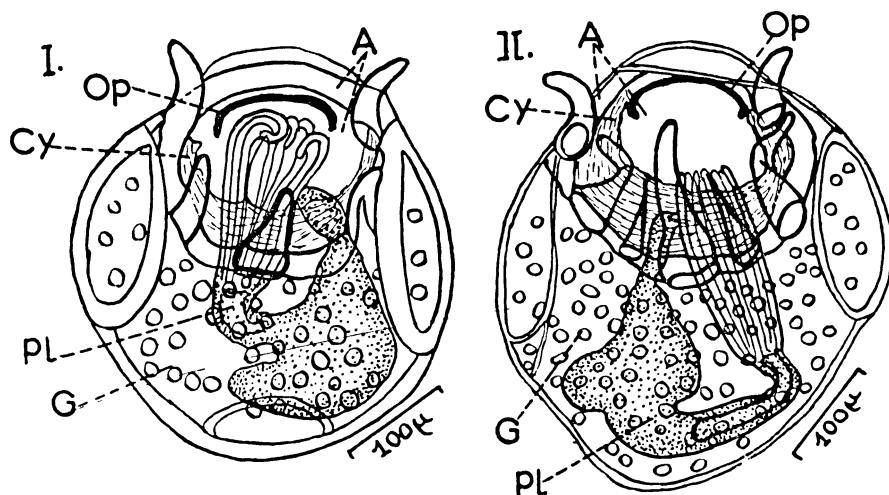


FIG. 8. — Détail des ancestrules de *E. pilosa* (I) et *E. verticillata* (II).  
Comparer le nombre d'épines, la distribution des pores de gymnocyste, l'épaisseur des parois, la forme et la disposition des polypides, le tracé des cryptocystes.  
A : aréa et cadre - Cy : cryptocyste - G : gymnocyste perforé - Op : opercule - pl : polypide.

Le polypide de *E. verticillata* porte 9 à 13 tentacules assez courts (175  $\mu$  environ), le nombre moyen, largement prédominant, étant 11, mais 12 étant aussi un nombre fréquent. Chez *E. pilosa* on compte 12 à 15 tentacules plus fins et plus longs (250  $\mu$  environ) ; la moyenne est 13. Ces nombres sont reconnaissables dès les ancestrules. Le polypide en rétraction est aussi bien plus long chez *E. pilosa* (420  $\mu$  environ) que chez *E. verticillata* (275  $\mu$ ).

Une autre différence très nette se marque dans son anatomie et son mode de rétraction (fig. 2). Chez *E. verticillata*, où l'œsophage est long et le cæcum court, l'estomac est situé, en position de rétraction, à la hauteur de la première moitié des tentacules, et le cæcum atteint tout au plus le niveau de l'anse œsophagiennne, qui représente alors la région du polypide la plus proximale ; l'extrémité des tentacules affleure à peine le bord proximal de l'aréa, et l'anse œsophagiennne dépasse de peu la portion poreuse du gymnocyste, de sorte

que le polypide est presque entièrement caché par cette dernière. Chez *E. pilosa*, au contraire, l'œsophage reste dans le prolongement des tentacules sans s'incurver et le caecum est long ; l'œsophage ne peut se recourber en anse, et la partie supérieure de l'estomac reste au-dessous du niveau de la bouche. C'est le caecum qui forme la portion inférieure du polypide et il atteint le fond de la zoécie, tandis que l'extrémité des longs tentacules traverse l'aréa jusqu'à l'orifice et parfois se pelotonne même sous l'opercule. En somme, dans la rétraction, le polypide de *E. verticillata* se reploie tandis que celui de *E. pilosa* ne subit qu'un déplacement d'ensemble sans se replier, si ce n'est au niveau de la jonction entre œsophage et cardia. Cette différence est liée à l'anatomie du polypide et non à la longueur du cystide. Chez *E. verticillata* d'ailleurs le polypide rétracté est loin d'occuper tout l'emplacement disponible, alors que chez *E. pilosa* il l'occupe tout entier. Des différences analogues se marquent dans les ancestrules (fig. 8), avec quelques modifications dues au manque de place.

Parmi les caractères distinctifs précédents, deux nous semblent décisifs, car ils sont d'une parfaite netteté et ne peuvent être rapportés à une action du milieu : celui tiré du sclérite operculaire, et celui fourni par l'anatomie et le mode de rétraction du polypide. A eux seuls ils suffiraient à définir deux espèces. Mais d'autres sont à retenir aussi : le nombre des tentacules ; le nombre d'épines dans la zoécie normale et dans l'ancestrule ; l'extension et la forme du cryptocyste ; l'épaisseur du gymnocyste et le nombre de ses pores ; la forme des zoécies normales et l'étendue relative du gymnocyste et de l'aréa.

Nous mettons à part l'existence remarquable, chez *E. verticillata*, des stolons faits d'autozoécies réduites ou de coenozoécies, et aussi la disposition verticillée des autozoécies normales, qui a servi initialement à définir l'espèce. C'est qu'il s'agit là de faits de croissance zoariale qui, nous l'avons montré, varient d'une région à l'autre dans une même colonie et dépendent dans une large mesure du substrat local. En ce sens les auteurs récents ont eu raison de critiquer la définition purement zoariale de Lamouroux. Mais il reste que chez *E. pilosa* normal (1) on cherche vainement des stolons comparables au réseau basilaire d'*E. verticillata*, et aussi qu'on trouve tout au plus des apparences précaires et restreintes de verticillation, assimilées à tort par ces mêmes auteurs à la structure typique d'*E. verticillata*.

Il est intéressant, à cet égard, de relire dans Norman (1894, p. 117), la description donnée d'*E. pilosa* (Linné). var. *reumuriana* Moll, que l'auteur, dans ce même texte, identifie à l'espèce de Lamouroux.

(1) Marcus (1926, p. 46), élevant des colonies d'*E. pilosa* détachées de leur substrat, a obtenu le développement de zoécies allongées en longs boyaux qui peuvent se cloisonner transversalement et montrent tous les états intermédiaires entre autozoécies et coenozoécies. Ces boyaux, qui sont doués de géotropisme et, plus encore, de stéréotropisme positifs, peuvent se fixer à des supports solides et y reconstituer des autozoécies normales et complètes. On ne peut donc douter qu'ils aient les propriétés essentielles du réseau stolonial d'*E. verticillata* et qu'ils lui correspondent morphologiquement ; mais il s'agit là de formations artificiellement provoquées, qui de plus restent très peu étendues et qui n'ont jamais été signalées dans les colonies naturelles.

« Zoécies bien plus délicates de structure que dans la variété précédente (il s'agit de la var. *typica* Norman = var. *loeflingiana* Moll), à moitié dressées, de sorte que dans la plupart des cas la croûte ponctuée (gymnocyte) peut être vue non seulement sur la portion proximale, mais sur les côtés au niveau de l'aréa. Le plus souvent quatre épines latérales, mais parfois six ou huit ; épine postérieure de longueur modérée, égale à peu près à la longueur de deux zoécies. Les zoécies sont disposées plus irrégulièrement que dans aucune autre variété. Souvent une série est développée au bout d'une autre, et ça et là à l'extrémité des branches elles prennent un arrangement verticillé, mais cet arrangement verticillé est rare et je le regarde comme purement accidentel dans mes spécimens. Mais la tendance des zoécies à se dresser, et par suite leur forme, et les quatre épines latérales indiquent clairement qu'il s'agit de la forme décrite par Lamouroux. J'ai une grande quantité de cette variété revêtant de toutes parts des masses d'une petite algue rameuse arrondie haute d'environ 3 pouces et demi. »

A notre avis cette description ne peut s'appliquer à un spécimen typique d'*Electra verticillata*, pour plusieurs raisons. Tout d'abord cette espèce n'a pas six ou huit épines latérales, et son épine médiane ne semble pas atteindre la longueur de deux zoécies. Mais surtout si on l'a vue, on ne peut en écrire que ses zoécies sont disposées plus irrégulièrement que dans aucune autre variété ; ni que l'arrangement verticillé y est rare et accidentel. Il nous paraît donc nécessaire d'admettre que les spécimens de Norman appartenaient à une variété d'*E. pilosa*, mais n'étaient en rien représentatifs de l'espèce de Lamouroux.

Ainsi la disposition verticillée régulière, dont nous avons montré les rapports avec le mode de bourgeonnement et qui se manifeste non seulement au contact de la *Gracilaria*, mais aussi dans les pousses autonomes, nous semble caractéristique d'*E. verticillata*, aussi bien qu'en est caractéristique le développement du feutrage des stolons, encore que l'une et l'autre de ces structures zoariales soient soumises à l'influence des conditions de milieu et notamment de substrat.

On ne peut enfin passer sous silence, comme caractère biologique, la remarquable distribution d'*E. verticillata*, localisée en peu de stations et sur certaines Algues bien définies, parmi lesquelles, en premier lieu, *Gracilaria verrucosa*. Cette distribution s'oppose à la large répartition d'*E. pilosa*, sur toutes nos côtes et sur des substrats très divers. On peut noter à ce sujet que sur les *Gracilaria verrucosa* de Roscoff, où *Electra verticillata* est jusqu'ici inconnue, nous avons trouvé, comme Bryozoaires, plusieurs espèces de Cyclostomes, *Bowerbankia imbricata* (Adams) et *B. gracillima* (Hincks), *Amathia lendigera* (Linné), *Scrupocellaria reptans* (Linné), *Hippothoa hyalina* (Linné), mais pas une seule colonie de *E. pilosa*, qui abonde à peu de distance. Nous n'avons rencontré, non plus, ni colonie ni même anestrules d'*E. pilosa* sur les *Gracilaria* de notre station à *E. verticillata*, alors qu'il y en avait sur les *Rhodymenia* et *Phyllophora* du voisinage. Les exigences écologiques des deux espèces semblent donc fournir aussi un caractère distinctif.

En conclusion, l'espèce de Lamouroux, méconnue depuis près de cent ans, est très voisine d'*Electra pilosa* (Linné), mais en est bien distincte, et doit rester le type du genre *Electra*. Le polymorphisme

très étendu d'*E. pilosa* permet de penser qu'*E. verticillata* en est issue par une spécialisation morphologique en rapport avec sa biologie très particulière, de même que semble en être issue d'autre part *E. posidoniae* Gautier, localisée sur les feuilles de Posidonies méditerranéennes.

#### IV. — EXPÉRIENCES CONCERNANT L'INFLUENCE DU SUBSTRAT SUR *E. VERTICILLATA*

Nos observations sur le polymorphisme zoécial d'*E. verticillata*, et notamment sur les différences de structure zoéiale entre les touffes verticillées, le système stolonial enfoui dans le sable et les portions du zoarium qui encroûtent divers supports, nous ont incités à étudier expérimentalement l'influence du substrat sur la croissance et la différenciation des zoécies. Nos essais, réalisés à la Station Biologique de Roscoff, se divisent en deux séries principales.

Dans l'une, des pousses verticillées autonomes ont été détachées et implantées par l'une ou l'autre de leurs extrémités dans le sable provenant du biotope à *Electra* lui-même, ce sable ayant été préalablement ébouillanté pour éliminer toute intervention de débris stoloniaux ; ou bien elles ont été placées et maintenues ou contact de substrats solides divers (feuilles de *Zostères*, papier Joseph, coton de verre, coton hydrophile, etc.). Tous les résultats ont été négatifs : au bout d'un mois les fragments restaient bien vivants et pouvaient s'être légèrement accrus, mais n'avaient pas fourni de stolons ni d'adhérences même à leur extrémité d'accroissement.

Dans l'autre série des fragments du réseau stolonial, mesurant quelques millimètres, en continuité ou non avec des fragments encroûtants de la colonie, ont été débarrassés de l'excès de sable et implantés sur divers substrats : *Gracilaria verrucosa*, soigneusement vérifiées indemnes de colonies d'*Electra*; *Rhodymenia palmata*; *Fucus serratus*; *Electra pilosa* sur *Fucus serratus* ou sur *Rhodymenia palmata*; *Flustrella hispida* sur *Fucus serratus*; valves de *Cardium*, de *Tapes* et de *Pecten*; carapace de Crabe, coton de verre, etc... La fixation de l'implant a été réalisée à l'aide d'un fil de rayonne, par couture ou par ligature : la ligature semble préférable quand le support est une Algue et surtout une *Rhodymenia*, les piqûres d'aiguilles provoquant souvent en ce cas des nécroses circulaires qui éliminent l'implant. On a dû arrêter les essais au bout d'un mois au plus (20 août - 20 septembre) alors que certains d'entre eux avaient déjà bien réussi, les premiers faits positifs ayant été notés au bout d'une dizaine de jours, c'est-à-dire le 30 août. On peut classer les résultats en fonction des substrats.

##### A) Substrats : *Fucus serratus*, *Rhodymenia palmata*, *Flustrella hispida*.

Sur ces trois types de supports nous avons obtenu un certain nombre de fixations de bourgeons stoloniaux : plusieurs ne se sont

pas développés davantage, mais quelques-uns ont donné de petites colonies comptant de 2 à 13 autozoécies de type normal. Nous ne décrirons en détail que l'un des essais.

Un fragment stolonial est lié le 20 août (fig. 9, I, II) sur une petite colonie de *Flustrella hispida* (Fabricius) portée par un stipe de

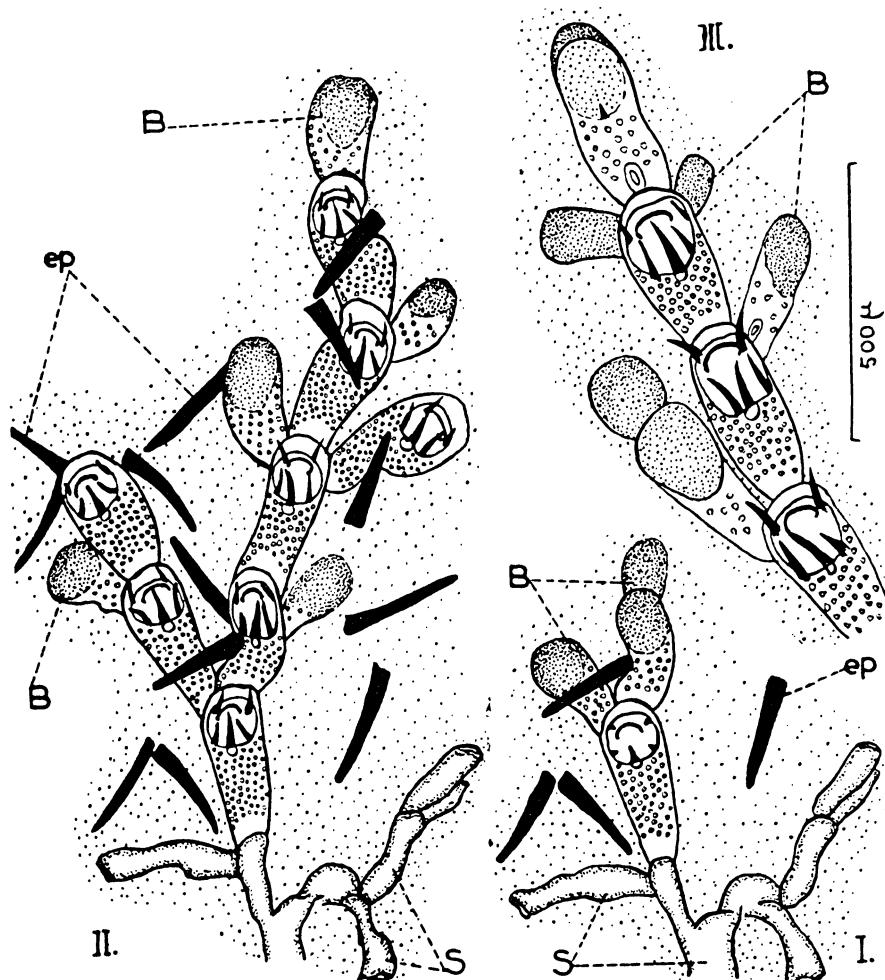


FIG. 9. — Colonies d'*E. verticillata* obtenues expérimentalement à partir de stolons implantés.

I, II : deux stades de la même colonie poussée sur *Flustrella hispida*, elle-même sur *Fucus serratus*, après 10 jours (I) et 29 jours (II). III : colonie poussée sur *Rhodymenia palmata* nue après 11 jours. (La surface des supports est schématisée par des points ; de plus, les grosses épines de *Flustrella* sont indiquées en noir). B : bourgeons zoéciaux à divers stades - ep : épines de *Flustrella* - S : implant de stolons.

*Fucus serratus*, non loin d'une autre colonie de *Flustrella*. Le 30 août une adhérence du stolon s'est développée sur chacune des deux colonies. La plus importante montre une coenozoécie adhérente, qui a émis un bourgeon stolonial dressé ; sur la coenozoécie s'insère aussi

une autozoécie latéro-distale, avec son épine médiane bien développée et ses quatre autres épines esquissées. Cette autozoécie a formé elle-même distalement deux bourgeons, dont un légèrement latéral. Ils sont encore en voie de croissance, et assez distants pour encadrer une épine de la *Flustrella*, ce qui détermine une encoche dans le contour de l'un d'eux. Le lendemain, ce dernier a émis lui-même un bourgeon distal.

Le 6 septembre la même colonie compte cinq autozoécies normales et quatre bourgeons en croissance, tous les bourgeons du 1<sup>er</sup> septembre ayant donné des autozoécies. Le rameau stolonial a émis un bourgeon qui a formé une adhérence nouvelle. Les zoécies montrent avec les épines de *Flustrella* les rapports déjà décrits, et gardent exactement les caractères propres à *E. verticillata*.

Le 10 septembre l'allure de la colonie est la même, mais on compte huit autozoécies normales et six bourgeons à divers états évolutifs. L'implant initial s'étant détaché, on peut découvrir deux adhérences nouvelles sur l'autre colonie de *Flustrella*. Le 14 septembre, il y a peu de changements, mais les polypides sont très actifs ; ils possèdent 12 tentacules. La fig. 9, II représente la colonie sacrifiée le 18 septembre.

Des résultats très analogues ont été obtenus par implantation directe sur *Fucus serratus* (fig. 10, I) et sur *Rhodymenia palmata* (fig. 9, III). Dans ces deux cas il s'agit d'Algues qui sont dans la nature des supports privilégiés d'*Electra pilosa*, et pourtant aucune modification zoéciale n'est à noter dans l'*Electra* implantée. La ramification du zoarium est sensiblement la même que sur *Flustrella hispida*, mais les encoches que déterminaient parfois les épines de celle-ci font évidemment défaut.

#### B) Substrat : *Gracilaria verrucosa*.

Huit implants stoloniaux sont liés le 21 août sur des thalles de *Gracilaria* : quatre d'entre eux donnent des résultats positifs ; deux fournissent dès le 30 août un article adhérent à l'Algue ; sur l'un se dessine déjà une aréa.

Le 14 septembre il s'est fait plusieurs petites colonies analogues à celles décrites sur *Fucus* ou *Rhodymenia*. Dans l'une, la zoécier-mère a émis une branche étalée en colonie fixée, et d'autre part une autozoécie dont l'extrémité, non adhérente et redressée, a donné un court stolon libre formé de coenozoécies. Le même implant a fourni, sur le fil de rayonne, une colonie linéaire à autozoécies particulièrement allongées, formant de temps à autre des bifurcations qui se fixent sur la *Gracilaria*.

Mais une des colonies est tout spécialement développée, au point que ses rameaux sont assez largement contigus (fig. 10, II) : il en résulte six rangées transversales de trois zoécies chacune environ. Le tout a une origine double, aux dépens de deux points différents du même implant. La série issue de l'un d'eux est presque aussitôt bifurquée, le rameau le plus important comptant neuf autozoécies

complètes et quatre bourgeons en croissance, l'autre donnant une série presque linéaire de deux autozoécies et de deux bourgeons. A cela s'ajoute la série, presque linéaire aussi, formée à partir d'un autre point du même implant. Des rameaux s'accroissent étroitement entre eux, sans qu'intervienne leur parenté d'origine, et entre des

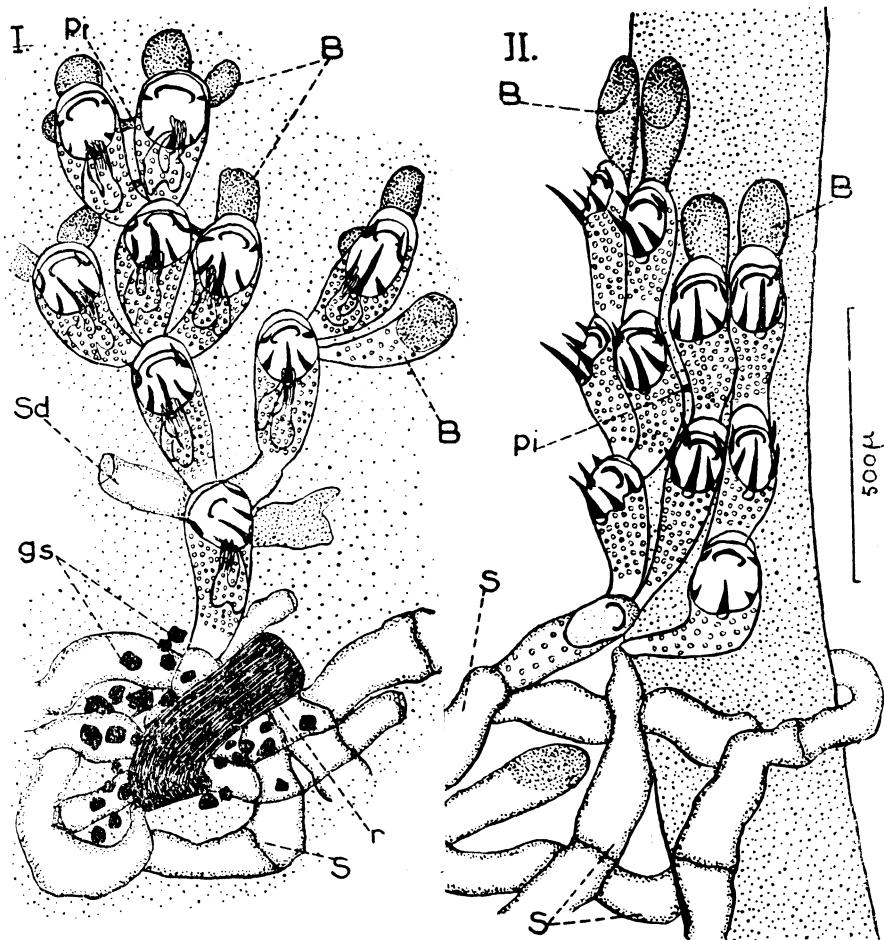


FIG. 10. — Colonies d'*E. verticillata* obtenues expérimentalement à partir de stolons implantés sur *Fucus serratus* nu (I, après 29 jours) et *Gracilaria verrucosa* nue (II, après 28 jours).

(La surface des Algues est schématisée par des points ; en I, les polypides ont été indiqués ; on remarquera en II que les verticilles peuvent être constitués par des bourgeonnements stoloniaux distincts).

B : bourgeons zoéciaux à divers stades - gs : grains de sable - pi : ponts interzoéciaux - r : nœud de rayonne - S : implants de stolons - Sd : article de stolon dressé.

autozoécies non contigües, mais voisines, on peut voir s'établir des ponts interzoéciaux.

Sur *Gracilaria* la première croissance est tout-à-fait comparable à ce qu'elle est sur *Fucus* ou sur *Rhodymenia*, mais peut-être est-elle

plus luxuriante. De plus la surface cylindrique de la *Gracilaria* est limitée, et de ce fait tendent à se créer par rapprochement des colonies complexes formant un revêtement de plus en plus continu.

C) Substrat : *Electra pilosa*.

Quatre implants stoloniaux sont fixés le 20 août sur des colonies de *E. pilosa* portées par *Rhodymenia palmata*. Le 30 août ces implants

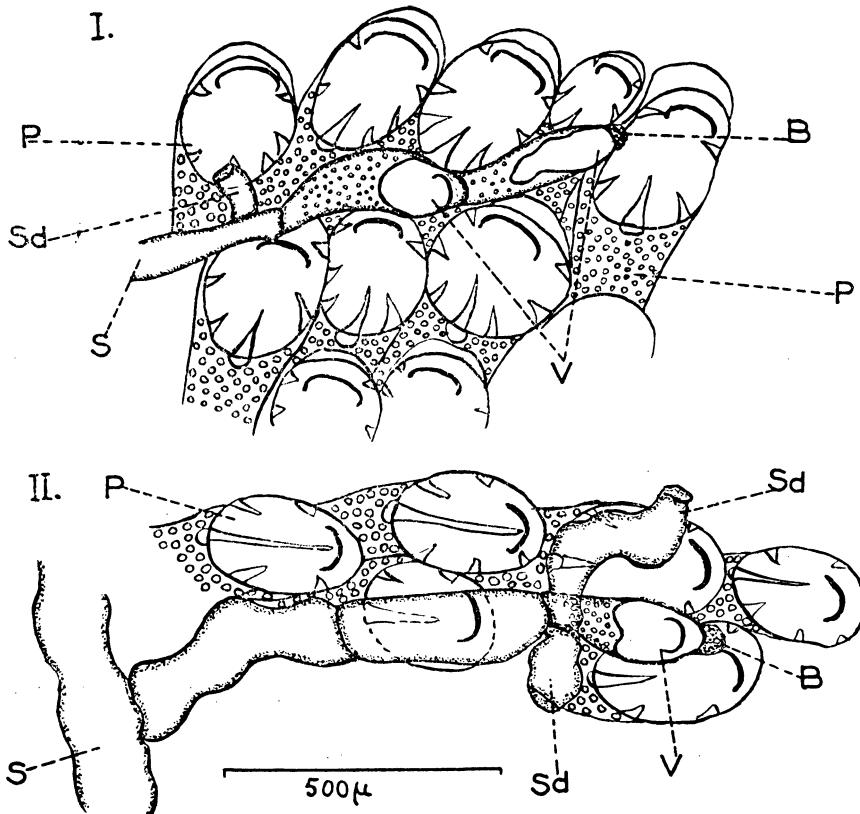


FIG. 11. — Colonies abortives d'*E. verticillata* obtenues expérimentalement à partir de stolons implantés sur *E. pilosa*, elle-même sur *Rhodymenia palmata* (I, après 17 jours) et sur *Fucus serratus* (II, après 7 jours).

B : bourgeons zoéciaux abortifs - P : zoécie d'*E. pilosa* - S : stolons implantés - Sd : articles de stolons dressés - V : zoécies incomplètes d'*E. verticillata* (les polypides, non figurés, y existent cependant).

ont bourgeonné, mais ne semblent pas avoir adhéré au support. Le 6 septembre la pièce est sacrifiée et conservée, l'Algue commençant à se nécroser et deux implants s'étant déjà détachés. A un examen ultérieur (fig. 11, I), on constate qu'un stolon assez long et articulé a adhéré vers son extrémité à la frontale de la colonie d'*E. pilosa*. Il donne là une coenozoécie redressée, et d'autre part une petite autozoécie adhérente, arquée, pourvue d'une aréa et d'un opercule,

mais sans épines ; cette minime autozoécie (dont l'aréa est deux à trois fois plus petite que celle des zoécies d'*E. pilosa* sous-jacentes) a formé distalement une zoécie de même taille et incomplète, sans opercule, mais pourvue d'une aréa mal constituée et d'un rudiment de polypide visible par transparence.

Dans une autre expérience cinq implants stoloniaux sont fixés le 31 août sur des colonies de *E. pilosa* portées par *Rhodymenia palmata* ou *Fucus serratus*. L'un d'entre eux finit par donner des adhérences de stolons qui prennent une allure abortive. Deux autres fournissent des résultats plus positifs. L'un d'eux a formé le 6 septembre un stolon qui longe la frontale d'*E. pilosa*. Le 10 septembre (fig. 11, II) ce stolon compte deux coenozoécies, et à son extrémité se sont développés deux petits stolons libres, dressés, et une petite autozoécie adhérente, portant un bourgeon distal. Cette autozoécie unique a mêmes dimensions que celle décrite plus haut ; elle est aussi bien plus petite que les coenozoécies stoloniales qui la précèdent et n'a pas d'épines. Le 14 et le 18 septembre il n'y a pas de changement et le bourgeon n'a pas évolué. Dans l'autre cas positif, les résultats sont à peu près identiques, avec cette aggravation que le bourgeon distal à la petite autozoécie est encore plus abortif et en forme de stolon.

Les trois cas positifs sont donc concordants. *E. verticillata* peut se fixer sur *E. pilosa*, mais celle-ci semble exercer une action inhibitrice sur son établissement. Dans tous ces cas, en effet, on a noté : que le rameau précédent la fixation est particulièrement long et articulé, comme s'il adhérait difficilement ; que l'autozoécie formée lors de la fixation est unique et petite ; que les bourgeons ont tendance à se redresser aussitôt en stolons. Enfin dans le meilleur des exemples la zoécie bourgeonnée distalement ne parvient pas à réaliser une structure complète.

#### D) Substrats inertes

Parmi les essais sur coquilles, un seul (sur valve de *Cardium edule*) a donné quelques résultats, peu concluants d'ailleurs. Un stolon s'est fixé d'abord sur le fil de rayonne, où s'est formée une autozoécie ; puis celle-ci a émis un nouveau stolon qui a adhéré à la cassure de la coquille, où s'est faite une autre autozoécie. De telles observations sont à rapprocher de celles (voir plus haut) concernant l'implantation sur le fil dans certaines expériences relatives à *Gracilaria*.

En conclusion de ces divers essais :

1° Nous n'avons eu que des résultats négatifs dans les expériences tentées à partir de fragments de la touffe, mais les fragments stoloniaux ont réussi, en bien des cas, à peupler des substrats solides qui leur étaient offerts : ceci confirme les observations faites sur le réseau stolonial naturel.

2° L'implantation exige dans tous les cas un bourgeonnement préalable ; c'est un bourgeon assez jeune qui se fixe au nouveau substrat, et les zoécies qui se développent sur celui-ci en y adhérant sont des autozoécies avec tous les caractères d'*E. verticillata*, quelle que soit la nature du substrat.

3° Sur les colonies d'*E. pilosa* l'implantation semble rapidement abortive : elle ne nous a pas donné plus d'une autozoécie, petite, bien que de forme normale (sauf parfois l'absence d'épines). *E. pilosa* joue donc probablement un rôle inhibiteur sur sa congénère.

4° Sur les colonies de *Flustrella hispida*, aussi bien que sur les Algues *Fucus serratus* et *Rhodymenia palmata*, l'implantation fournit en quelques jours de petites colonies ramifiées, dont le mode de croissance est sensiblement identique dans ces divers cas, et diffère beaucoup de celui des colonies normalement issues d'ancestrules.

5° Sur *Gracilaria verrucosa* la première croissance est de même type, mais peut être plus luxuriante, et tend à donner des colonies complexes en revêtements plus ou moins continus.

6° Les caractères essentiels des autozoécies ne sont pas influencés par le support, à l'exception de quelques déformations mécaniques par exemple sur fils de rayonne, ou au contact des épines de *Flustrella*).

7° Ces essais semblent bien confirmer que les colonies naturelles d'*E. verticillata* sont pour la plupart complexes et issues de bourgeonnements stoloniaux multiples plus que de développement ancestrulaire. C'est probablement ainsi que doit être interprétée, en particulier, la colonie dont les figures 4 et 5 représentent des fragments. D'autre part l'action morphogène exercée par le substrat solide éventuel favorise la formation d'autozoécies normales ; on peut supposer que dans les pousses libres émises par les colonies le substrat solide est représenté, à titre réciproque, par les deux couches zoéciales adossées.

## V. — CONCLUSIONS

1° Loin d'être une simple forme zoariale contingente d'*E. pilosa*, *E. verticillata* en est bien distincte spécifiquement, comme le montrent des différences assez minimes, mais très constantes, dans les caractères zoéciaux et polypidiens.

2° L'opinion contraire, qui a longtemps prévalu, est dûe pour une large part à ce que les auteurs ont confondu des types zoariaux aberrants d'*E. pilosa* avec le zoarium d'*E. verticillata*. Mais la touffe de cette dernière est bien plus régulièrement verticillée ; elle présente de plus à sa base, dans le sable, un réseau stolonial très développé, inconnu jusqu'ici, qui manque à *E. pilosa*, bien que Marcus ait obtenu expérimentalement, dans cette espèce, le rudiment d'un tel réseau (v. p. 144).

3° Chez *E. verticillata* le réseau est fait de zoécies très variées, à tous les degrés de réduction morphologique compris entre autozoécies et coenozoécies typiques. Ses fragments peuvent avoir une croissance autonome, et les bourgeons qu'ils émettent sont capables de coloniser des supports très divers, dans la nature comme au laboratoire.

4° Nous avons obtenu ainsi l'installation expérimentale d'*E. verticillata* sur le Bryozoaire *Flustrella hispida*, aussi bien que sur les Algues *Fucus serratus* et *Rhodymenia palmata*, qui sont des supports normaux d'*E. pilosa*. Cette installation n'amène aucune déviation des caractères de l'espèce vers ceux d'*E. pilosa*, et les jeunes colonies obtenues sont faites entièrement d'autozoécies typiques de *E. verticillata*.

5° Dans les mêmes conditions, *E. verticillata* s'établit aussi sur *Gracilaria verrucosa*, à n'importe quel niveau de la ramifications, en donnant les mêmes aspects initiaux avec plus de luxuriance. La forme cylindrique de l'Algue et la croissance plus rapide du Bryozoaire favorisent la confluence des colonies et l'organisation de verticilles à partir de peuplements d'origines différentes. La ramifications initiale des jeunes colonies ainsi obtenues est autre que dans les jeunes colonies issues d'ancestrules. Il semble bien que les volumineuses touffes naturelles sont complexes et sont formées bien moins à partir d'ancestrules que par une colonisation secondaire des *Gracilaria* (ou éventuellement d'autres Algues comme *Plocamium*) aux dépens du réseau stolonial.

6° Nous avons obtenu aussi, en trois cas, l'établissement d'*E. verticillata* sur *E. pilosa*; mais cette fixation, plus précaire, ne nous a jamais donné qu'une autozoécie minime, qui semble incapable de fournir une colonie fixée de façon durable : on peut admettre que le support exerce une action inhibitrice qui a un certain caractère spécifique.

7° La croissance d'*E. verticillata* nous semble caractérisée essentiellement par la formation de séries linéaires, parfois ramifiées, qui sur les supports solides peuvent s'accrocher latéralement, entrer en rapports entre elles par des septules, et acquérir dès lors une vitesse de croissance identique, même quand ces séries dérivent de bourgeons stoloniaux différents. De là vient la disposition verticillée des touffes naturelles normales, aussi bien qu'en découle l'alignement transversal des zoécies dans les colonies étalées sur un support solide plan.

8° Le réseau stolonial, diffus dans le sable du biotope sur des surfaces qui peuvent atteindre des décimètres carrés et peut-être des mètres carrés, est si complexe que, de ce point de vue aussi, l'individualité des colonies n'est nullement assurée. Bien plus résistant que les touffes, ce réseau est apte à les reconstituer après leur dégénérescence, soit sur les mêmes plants de *Gracilaria*, soit sur d'autres. Il rend compte de la stabilité des stations à *Electra verticillata*, en certains points des côtes, aux limites de la roche et de plages sableuses. Le développement de colonies par larves et ancestrules semble être de portée bien plus restreinte.

9° Tout ce qui précède confirme la conclusion tirée déjà des caractères morphologiques zoéciaux : *E. verticillata* est une espèce bien distincte d'*E. pilosa*, quoique voisine d'elle. Sa bionomie est très spéciale, car elle vit en des stations peu nombreuses et précises, liées à quelques Algues définies et au sable fin nécessaire au réseau stolonial. Etant une espèce autonome, *E. verticillata* (Ell. et Sol.) doit rester le type du genre *Electra* Lamouroux.

## Summary

Anatomical and biological monography of *Electra verticillata* (Bryozoa) whose authors found and abundant station in Douarnenez Bay. This species has been described 200 years ago and wrongly generally considered as a simple form of growth taken by *Electra pilosa* under the influence of a support-alga. The A.A. prove through the study of the zoocial characters and through experiences that *E. verticillata* is a quite distinct species and they describe round it a wide stolonial network which establishes itself in the sands and whose development is necessary to the realisation of formerly known tufts.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARROIS, J., 1877. — Mémoire sur l'embryologie des Bryozoaires. *Thèse Doctorat, Paris*, et *Trav. Inst. Zool. Lille*, I, 305 p., 16 pl.
- BARROSO, M. GERONIMO, 1912. — Bryozoos de la Estacion de Biología Marítima de Santander. *Trabajos Museo Ciencias Naturales*, nº 5, Madrid, pp. 1-63, 24 fig.
- BARROSO, M. GERONIMO, 1921. — Notas sobre algunas especies de Bryozoos de España (especies del Golfo de Valencia). *Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid*, vol. del 50 Aniv., pp. 68-78.
- BEAUCHAMP, P. MARAIS DE, 1923. — Etude de Bionomie intercotidale. Les îles de Ré et d'Yeu. *Arch. Zool. Expér. Génér.*, LXI, pp. 455-520, pl. XVII-XXIV.
- BORG, F., 1930. — Moostierchen oder Bryozoen (Ectoprocten). In : Fr. Dahl, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meersteile, pp. 25-142.
- BOSC, L.-A.-G., 1802. — Histoire Naturelle des Vers, III, Edit. 1, *Paris*.
- BUSK, G., 1884. — The Cheilostomata. *Rep. Zool. Challenger Exped.*, X, Pt. 30, *Edinburgh*.
- CALVET, L., 1896. — Contribution à l'histoire Naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Thèse Paris*, et *Travaux Inst. Zool. Univ. Montpellier*, n.s., mém. 8, 488 p., 13 pl.
- CANU, F. et BASSLER, R.-S., 1925. — Les Bryozoaires du Maroc et de Mauritanie. *Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc*, nº 10, 79 p., 9 pl.
- CARUS, J.-v., 1893. — Prodromus faunae mediterraneae. Vol. II. Part. I, Bryozoa, pp. 1-54.
- ELLIS, J. et SOLANDER, D., 1786. — The natural history of many curious and uncommon Zoophytes collected from various parts of the globe by the late John Ellis, systematically arranged and described by the late D. Solander. *London*, 1786, 206 p., LXIII fig.
- ESPER, E.-J.-C., 1788-1790. — Die Pflanzentiere in Abbildungen nach der Natur, I. *Nürnberg*. (Les parties 5 et 6, où se trouvent les Bryozoaires, sont de 1790.)
- FISCHER, P., 1870. — Bryozoaires, Echinodermes et Foraminifères de la Gironde. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, XXVII, p. 15.
- GAUTIER, Y., 1954. — Sur l'*Electra pilosa* des feuilles de Posidonies. *Vie et Milieu*, V, fasc. 1, pp. 66-70.
- GAUTIER, Y., 1958. — Bryozoaires marins actuels de Sicile. *Atti. Soc. Peloritana Scienza Fis. Matem. e Natur.*, IV, fasc. 2, pp. 46-68.
- GMELIN, J.-F., 1789. — *Systema Naturae* (Linné), 13<sup>e</sup> édition, cura Joh-Frid. Gmelin. Vol. I, part. 6, *Stockholm. Zoophyta*, pp. 3753-3871.
- GUÉRIN-GANIVET, G., 1911. — Contribution à l'étude des Bryozoaires des côtes armoricaines. I. Bryozoaires provenant de la rade de Brest et recueillis par les frères Crouan. *Trav. Scient. Labor. Zool. Physiol. Marit. Concarneau*, III, fasc. 5, 7 p., 3 fig.
- HARMER, S., 1926. — The Polyzoa of the Siboga Exped. Pt. 2. Cheilostomata Anasca. *Siboga Exped.*, XXVIII B, *Leyden*, pp. 181-501, pl. XIII-XXXIV.
- HINCKS, TH., 1880. — A history of the British Marine Polyzoa. 2 vol. Vol. I, texte, CXLI et 601 p. Vol. II, atlas, pl. I-LXXXIII. *London*.
- JULIEN, J. et CALVET, L., 1903. — Bryozoaires provenant des campagnes de l'Hironnelle (1886-1888). *Résult. Camp. Scient. Albert 1<sup>er</sup>*, fasc. 23, pp. 1-188, pl. I-XVIII, *Monaco*.

- LAMARCK, J.-B. DE, 1816. — Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, t. II, *Paris*.
- LAMOUROUX, J.-V., 1816. — Histoire naturelle des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés Zoophytes, *Caen LXXXIV*, et 560 p., 19 pl.
- LAMOUROUX, J.-V., 1821. — Exposition méthodique des genres de l'ordre des polypiers, avec leur description et celle des principales espèces, figurées dans 84 planches, les 63 premières appartenant à l'Histoire Naturelle des Zoophytes d'Ellis et Solander. *Paris*. 115 p., 84 pl.
- MARCUS, E., 1926. — Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. *Zool. Jahrb., System*, LII, pp. 1-102, pl. I-II, 46 fig.
- MOLL, J.-P.-C., 1803. — Eschara, ex Zoophytorum ordine genus.
- NORMAN, A.-M., 1894. — A month on the Trondhjem Fiord. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (6), XIII, pp. 112-133., pl. VI, VII.
- PRENANT, M., 1939. — Etudes de bionomie intercotidale. La baie de Douarnenez et ses abords. *Bull. Biol. France Belgique*, LXXXIII, pp. 451-476, 2 fig.
- PRENANT, M., 1958. — Ecologie des sables intercotidaux et traduction approximative des données granulométriques en nombre de grains. *C.R. Acad. Sc. CCXLVI*, pp. 1582-1585.
- RISSE, G., 1826. — Histoire naturelle des principales productions méridionales de l'Europe. 4 vol., *Paris*, 1826.
- RULLIER, F., 1955. — Quelques stations nouvelles de *Mercierella enigmatica* Fauvel sur le littoral méditerranéen, aux environs de Marseille et sur la côte italienne. *Vie et Milieu*, VI, fasc. 1, pp. 75-82, 11 fig.
- SMITT, F.-A., 1867. — Bryozoa marina in regionibus arcticis et borealibus viventia recensuit F.-A. Smitt. *Oefvers. K. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm*, XXIV, n° 6 et n° 7, pp. 443-487.
- THOMPSON, J.-V., 1830. — Zoological researches and illustrations. V. On Polyzoa. *Cork*, 1830.
- WATERS, A.-W., 1924. — The ancestrula of *Membranipora pilosa*, L., and of other Cheiostomatus Bryozoa. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (9), XIV, pp. 594-612, pl. XVIII, XIX.

### EXPLICATION DE LA PLANCHE I

#### *Electra verticillata*

(Les échelles ont été données pour 2 figures seulement, à titre d'indications ; les photos 1 et 5 ont été faites d'après des montages, les autres, sauf 7, d'après du matériel vivant.)

- 1) Un vrticille très grossi d'une petite colonie détachée de *Gracilaria*.
- 2) Une portion de colonie entourant une branche de *Gracilaria*. Sur la gauche se détachent deux rameaux autonomes.
- 3) Vue d'ensemble d'une touffe un peu réduite par rapport à la grandeur nature. La touffe est faite en majorité de rameaux autonomes. Quelques pousses, plus sombres, ont des *Gracilaria* pour support. Remarquer à la base l'enracinement de stolons, arrachés du sable.
- 4) Zone des stolons basaux au niveau du sable. A gauche quelques zoécies développées en lame à la surface du sable. En bas des stolons dont deux rameaux, collés à une coquille ont produit une petite colonie étalée. Dans les deux cas se retrouve l'alignement transversal normal.
- 5) Extrémité de croissance (voir bourgeons terminaux) d'une jeune colonie détachée d'une *Gracilaria* et issue d'une ancestrule.
- 6) Une *Gracilaria* colonisée par *Electra verticillata*. On distingue plusieurs rameaux autonomes, courts ou longs, et indépendants de l'algue.
- 7) Photographie de l'*E. verticillata* sèche de l'herbier Dudresnay (1826). Dans la touffe de gauche, on voit le paquet de stolons basaux mêlés de sable.
- 8) Colonies développées sur *Plocanum*. Rameaux adhérents et autonomes.

