

LES BRYOZOAIRES  
DES PEUPLEMENTS SCIAPHILES DE MÉDITERRANÉE :  
LE GENRE *CRASSIMARGINATELLA* CANU  
(CHILOSTOMES ANASCA).

par

J.G. Harmelin

Station Marine d'Endoume, Marseille.

Résumé

Trois espèces de *Crassimarginatella* sont présentes en Méditerranée : *C. maderensis* (Waters, 1898), *C. crassimarginata* (Hincks, 1880) et *C. solidula* (Hincks, 1860). La découverte d'aviculaires vicariants chez cette dernière espèce entraîne son expulsion du genre *Alderina*. L'étude du développement autozoïdal a permis de préciser l'organisation de structures telles que ovicelles et organes de communication. Les ovicelles sont, en fait, de type entozoïdal proéminent et non pas hyperstomiales, ce qui exclut l'appartenance de ce genre à la famille des Calloporidae. Les organes de communication ont pour élément de base une plaque uniporeuse. Ils semblent appartenir à un type particulier de diételle dont la forme la plus primitive est rencontrée chez *C. maderensis* et la plus élaborée chez *C. solidula*. Une analyse biométrique d'échantillons méditerranéens et de spécimens en provenance d'autres zones géographiques a été faite. Les caractéristiques écologiques de ces trois espèces, sciaphilie plus ou moins accentuée et tolérance nulle à grande pour la proximité d'un substrat sédimentaire, en déterminent la distribution dans l'étage circalittoral.

Le genre *Crassimarginatella* Canu 1900 est essentiellement un genre tropical qui, en zone tempérée, est surtout connu par son espèce-type, *C. crassimarginata* (Hincks, 1880), décrite de Madère et qui n'est pas rare en Méditerranée. Une deuxième espèce, *C. maderensis* (Waters, 1898), bien rarement signalée et figurée, est présente dans la même aire géographique. Le transfert, proposé ici, de *Alderina solidula* (Hincks, 1860) dans le genre *Crassimarginatella* amène à trois le nombre de ses représentants méditerranéens et repousse jusqu'aux côtes d'Irlande les limites septentrionales du genre.

Waters (1924), puis Harmer (1926) ont établi la synonymie de *Crassimarginatella* avec les genres *Gramella* Canu 1917 et *Oochilina* Norman 1903, qui possèdent la même espèce-type. Hastings (1945) a montré la grande probabilité de son identité avec *Pyrulella* Harmer 1926, ainsi qu'avec *Valdemunitella* Canu 1900, ce qui avait déjà été pressenti par Harmer (1926). Le premier de ces genres pourrait différer par une présence constante d'épines et par un gymnocyste plus développé, tandis que le second se distinguerait par des aviculaires spatulés et par une frontale ovicellienne non lisse, différences qui ne

peuvent être, selon Hastings, d'ordre générique. Par contre, Brown (1952) conserve le genre *Valdemunitella*, qu'il justifie par la présence de deux fenêtres piriformes sur la frontale ovicellienne. Les trois espèces méditerranéennes sont intéressantes à examiner à ce point de vue. En effet, *C. maderensis* pourrait être rangée dans le genre *Pyrurella*, tandis que *C. solidula* pourrait correspondre à une *Valdemunitella*. Toutefois, leur analyse détaillée confirme les vues de Hastings sur leur mise en synonymie avec *Crassimarginatella*.

Toutes les définitions de ce genre (Harmer, 1926; Hastings, 1945; Silén, 1942; Cheetham et Sandberg, 1964; Prenant et Bobin, 1966; Cook, 1968 a) mentionnent des ovicelles hyperstomiales. L'étude de l'ontogenèse de cette structure chez les trois espèces traitées ici vient à l'encontre de cette opinion. L'analyse du développement et de l'organisation des organes de communication s'est aussi révélée nécessaire en raison de leur apparente disparité chez ces trois espèces.

## DÉVELOPPEMENT DE L'OVICELLE

Le développement de l'ovicelle peut s'observer aisément sur les marges de croissance des colonies et se déroule selon le même processus chez les trois espèces. Il est particulièrement spectaculaire, même dans les tout premiers stades, chez *C. maderensis* qui servira ainsi de modèle. Seules les parties calcaires seront décrites ici, l'étude ayant été faite sur des spécimens traités à l'eau de Javel. Ainsi le repli oocial est figuré incomplet, la couche interne, membraneuse, de l'ectooécium (*sensu* Silén, 1945) étant détruite par ce traitement.

Sept phases dans le développement ont été choisies pour la facilité de l'exposé.

### Phase 1

Le gymnocyte proximal, les parois basale et latérales sont édifiés, les deux paires de septules latérales sont visibles, mais le termen n'est pas entièrement formé; des échancrures dans les parois verticales indiquent l'emplacement des futures épines. La paroi transversale (distale) se forme légèrement en deçà de l'extrémité du bourgeon (Fig. 1 a). Une étroite marge calcifiée, légèrement plus large à ses deux extrémités supérieures, borde ainsi distalement la cloison transversale qui est une paroi « intérieure » (Silén, 1944; Banta, 1969) calcifiée à partir d'une bordure supérieure qui deviendra le termen distal et à partir de la paroi basale. Ce cloisonnement n'est pas complet et une échancrure arrondie médiane marque la place de la future plaque uniporeuse.

FIG. 1

a-g, chronologie de la formation de l'ovicelle chez *C. maderensis*; h-j, trois stades successifs de l'enrobement distal de l'ovicelle de *C. solidula*; k, enrobement distal par une zoécie abortive chez *C. solidula*.

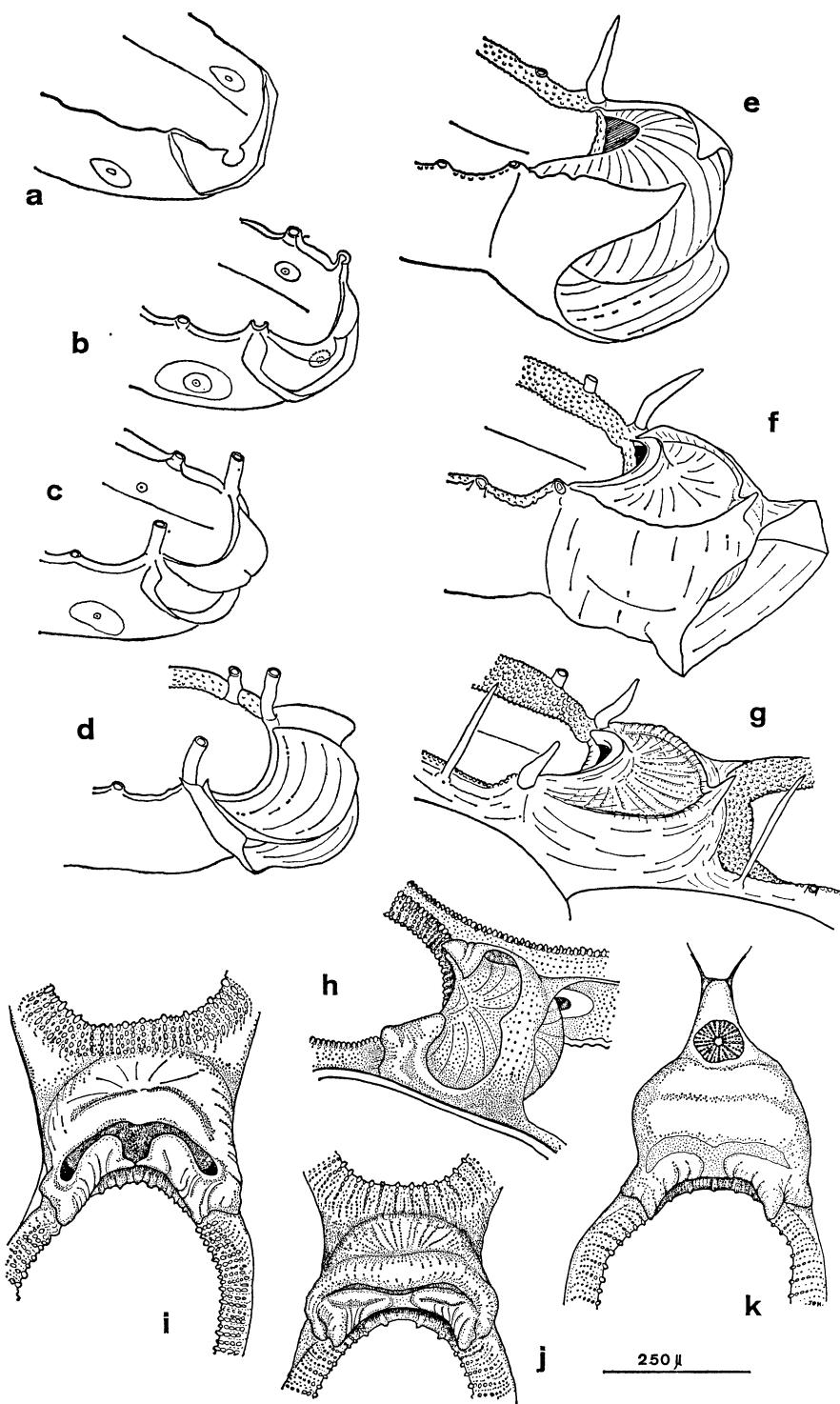


FIG. 1

### Phase 2

Le termen est maintenant délimité, son rebord est simple et recourbé vers le plan de l'aréa; l'emplacement des épines y est marqué par de petites fenêtres arrondies et, seuls, les orifices de la paire la plus distale sont incomplètement refermés. La cloison transversale est terminée et son rebord supérieur (termen) forme un arc de cercle dans un plan oblique à 45° vers la région distale. Ce termen distal porte deux petits lobes contigus (Fig. 1 b) qui sont les ébauches de l'ovicelle, semblables à ceux décrits par Silén (1945 a) pour *Callopora dumerili*. A ce stade, la plaque poreuse est formée et on peut noter un accroissement de la largeur du rebord latéro-basal.

### Phase 3

Le termen se replie vers l'intérieur et des dépôts de cryptocyste commencent à l'épaissir. La première paire d'épines distales s'érige sous forme de tubes creux. Le termen transversal s'épaissit et les deux lobes précédents sont maintenant unis en une lame concave en croissant (Fig. 1 c). La bordure latéro-basale continue de s'élargir.

### Phase 4

Le cryptocyste s'épaissit et, dans la région proximale, commence à former une lame horizontale. L'ébauche de l'ovicelle prend maintenant la forme d'une cuillère arrondie (Fig. 1 d). La bordure latéro-basale s'est beaucoup accrue et encadre l'ébauche ovicellaire.

### Phase 5

La partie horizontale du cryptocyste prend de l'importance et la partie verticale s'arrondit par adjonction de granules de calcification. L'ébauche ovicellaire, par accélération de la croissance distale et latérale, atteint le stade subsphérique (Fig. 1 e) avec une échancrure frontale qui s'amenuise peu à peu. Dans le même temps, l'encadrement latéro-basal, qui représente en fait les parois du zoïde sus-jacent, commence à envelopper latéralement l'ovicelle au moyen de deux ailerons.

### Phase 6

L'épaississement du cryptocyste s'est accentué et, proximalement, l'angle formé par ses parties plongeante et horizontale est comblé par la calcification. Le bord supérieur de l'orifice ovicellien est formé et déjà épais ; il est légèrement surélevé par rapport à la frontale ovicellienne. Seule la partie supérieure, relativement plane, de celle-ci et la partie basale de l'ovicelle restent libres. Le reste de l'ovicelle

est enveloppé par les deux ailerons qui se sont élargis en s'accolant à ses flancs. Ces deux ailerons, en se rejoignant sur la ligne médiane, forment un petit umbo pointu (Fig. 1 f). La croissance de cette enveloppe se poursuit distalement par les parois latérales et basale du zoïde sus-jacent (zoïde-fils).

### Phase 7

C'est le stade final (Fig. 1 g). Il y a accroissement général de la calcification. La paroi de l'ovicelle et son enveloppe distale sont intimement soudées. L'umbo médian s'est accru. Le cryptocyste du zoïde-fils s'est déposé sur l'ovicelle.

Il y a ainsi, au cours du développement de l'ovicelle, un enrobement de celle-ci par le gymnocyste de la future zoécie distale. Il ne s'agit donc pas d'une calcification secondaire. Chez *C. maderensis*, cette enveloppe est partielle mais, chez *C. solidula* et *C. crassimarginata*, elle est beaucoup plus complète et il ne persiste généralement plus qu'une étroite fente transversale ou deux petites fenêtres latérales comme lacunes dans cette couverture. Le développement de *C. solidula* (Fig. 1 h-k) montre clairement l'origine de la dépression transversale et la structure hétérogène de la paroi ovicellienne. Chez *C. crassimarginata*, l'enrobement peut être total et l'ovicelle apparaît alors lisse. Le terme d'hyperstomial ne peut donc s'appliquer à ce type d'ovicelles qui pourraient plutôt être considérées comme des entozoïdales proéminentes. La même structure se rencontre, ainsi que cela sera exposé dans un prochain travail, chez les Cribrilinidae *Cribriaria* et *Figularia*. Ce type d'ovicelles n'est pas fondamentalement différent de celui de *Callopore* et le repli oocial s'y forme de la même manière mais, alors que chez *Callopore* il constitue la paroi externe de l'ovicelle, ici il n'en est que la partie la plus interne, la paroi externe étant fournie par le zoïde distal.

Dans une récente étude, Woollacott et Zimmer (1972) analysent la structure de l'ovicelle de *Bugula neritina* et arrivent à un plan d'organisation identique à celui établi par Calvet (1900) pour *Bugula sabatieri*, mais bien différent de ce qui est observé ici. Ces deux auteurs démontrent que la double paroi calcifiée de l'ovicelle de cette espèce (repli oocial) est formée par un kénozoïde émis par le zoïde distal et en communication avec celui-ci par un pore, tandis que le zoïde « maternel » n'intervient que par l'émission de la vésicule interne. La structure des oovicelles dites « hyperstomiales » est donc fort diverse, ce que ne laisse pas supposer la simple apparence externe.

Il est rarement fait mention dans la littérature d'ovicelles entozoïdales chez les *Crassimarginatella*. Seuls, à ma connaissance, Canu et Bassler (1928) en signalent de telles chez *C. tuberosa* (Canu et Bassler, 1928) qu'ils placent dans le genre *Aplousina* et, pour cette même espèce, Cheetham et Sandberg (1964), bien que ne leur déniant pas le caractère d'hyperstomiales, signalent leur similarité avec les oovicelles, entozoïdales, de *Aplousina* « filum ». Plusieurs espèces de *Crassimarginatella* sont caractérisées, d'une façon constante ou sporadique, par des oovicelles vestigiales (Hastings, 1945, 1964). Cette tendance ne peut qu'être accentuée par ce type de structure.

## LES ORGANES DE COMMUNICATION

Malgré leur aspect assez différent, les organes de communication de ces trois espèces appartiennent au même type de structure dont l'élément essentiel est une plaque uniporeuse. S'ils apparaissent relativement simples chez *C. maderensis*, par contre, chez *C. crassimarginata* et encore plus chez *C. solidula*, la calcification très accentuée des cystides en complique l'apparence.

Le nombre et la position de ces organes dépendent du type de croissance zoariale. Ainsi, chez *C. solidula*, dans les portions de la colonie où l'expansion est distale, les zoïdes sont alignés longitudinalement et sont de type rhomboïdal (Lagaaïj, 1952, p. 47). Leur agencement en quinconce se fait ainsi par une alternance latérale des séries adjacentes. Dans ce cas, chaque zoïde possède dans sa moitié distale un pore distal et deux latéraux ; il reçoit les apports d'une diételle proximale et de deux latéro-proximales (Fig. 2 i, zoïde I). Dans les zones en expansion latérale (élargissement de la colonie), l'agencement quinconciel se réalise par une alternance distale des zoïdes et un alignement latéral de ceux-ci, qui sont alors de type hexagonal (Fig. 2 i, zoïde II). Ces zoïdes portent deux pores latéro-distaux et un ou deux latéraux. Ils sont ouverts à deux pores latéro-proximaux adjacents et, parfois, à un latéral.

### Formation des pores

1° *C. solidula*. Les observations ont été faites sur des colonies traitées à l'eau de Javel et sur des zoaria vivants, établis sur des vitres (st. 72.34, Grand-Conglué, — 62 m.).

Dans un premier stade, l'ébauche du cystide que le bourgeon édifie dans la moitié distale consiste en un tracé de calcification périphérique très légèrement épaisse en bourrelet (Fig. 2 a). Ce bourrelet est bordé intérieurement par une marge étroite de paroi basale qui se calcifie de façon centripète. A ce stade, le gymnocySTE proximal est à moitié formé et les pores latéraux sont en cours d'élaboration, en même temps que s'élèvent les parois latérales. Dans un deuxième temps, l'extrémité distale du bourrelet basal s'élève et s'épaissit, formant un rebord. Les deux ébauches des parois latérales pro-

FIG. 2

a-e, chronologie du développement d'une diételle latérale et de la diételle distale chez *C. solidula* ; f, *C. solidula* : coupe de la diételle distale, en plan la plaque poreuse (p.p.), les traits pleins indiquent les parois du zoïde distal (z.d.) ; g, vue schématique de la moitié distale d'un zoïde de *C. solidula*, montrant la chambre « entonnoir » de la diételle distale et les deux diételles latérales ; h, bourgeonnement d'un zoïde intercalaire chez *C. solidula* ; i, fragment d'une colonie de *C. solidula* montrant la répartition des diételles, leur polarité, les types zoïdaux (I, II) selon le mode de croissance zoariale ; j, diételle latéro-distale de *C. crassimarginata* ; k, *C. maderensis* : moitié distale d'un zoïde montrant les 6 épines orales, la « diételle » distale et une latérale.

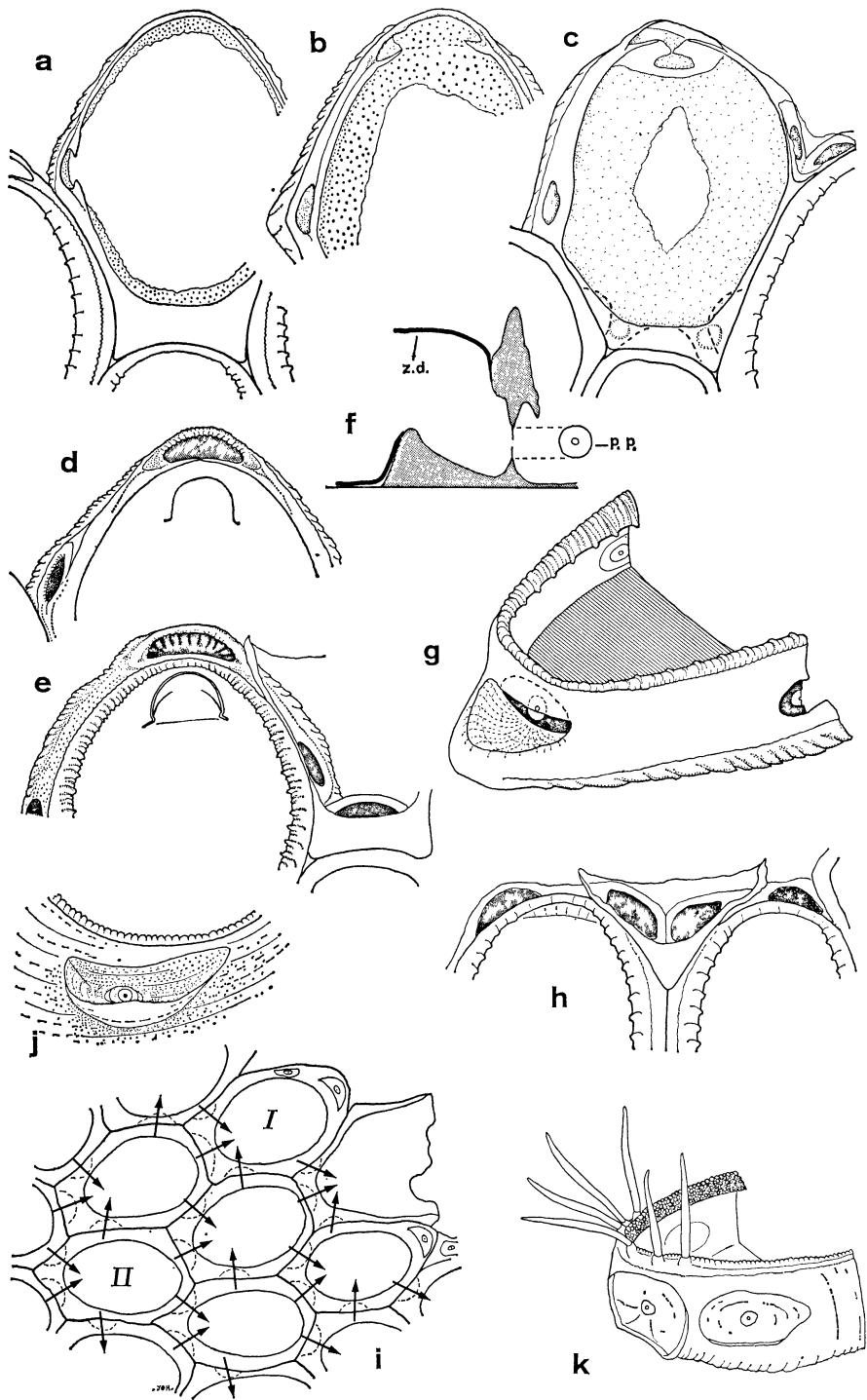


FIG. 2

gressent en direction distale par les flancs internes du bourrelet basal et, lorsqu'elles atteignent le début de ce rebord distal, s'infléchissent orthogonalement en émettant deux ailerons qui convergent l'un vers l'autre (Fig. 2 b). Simultanément, à partir du flanc interne de ces ailerons et à partir d'une ligne transversale sur la paroi basale, s'édifie une paroi « intérieure » (Silén, 1944 ; Banta, 1969), ou paroi transversale du zoïde (Fig. 2 c). Cette paroi laisse un espace médian non calcifié qui, après la jonction des ailerons, se referme en une fenêtre arrondie qui se calcifiera ensuite légèrement en laissant un petit pore central, formant ainsi la plaque poreuse. La bordure supérieure constituée par les ailerons soudés est donc un prolongement des parois latérales et représente l'extrémité du termen, auquel s'adjoindront ultérieurement des dépôts de cryptocyste (Fig. 2 d-e). L'évolution du rebord basal distal se traduit par une élévation et un épaissement avec comblement partiel de la chambre ainsi délimitée ; il forme alors, avec le cadre zoocial, une sorte d'entonnoir (Fig. 2 g) aboutissant au pore de communication.

Le développement des organes latéraux (Fig. 2 a-d) est similaire. Leur construction se fait aussi à partir de deux ailerons de la paroi latérale qui forment un pont coupant l'angle formé par le rebord basal. Une paroi intérieure, porteuse de la plaque poreuse, s'édifie de la manière précédemment décrite. Le stade final montre un « entonnoir » généralement moins développé que distalement. Dans le cas des zoïdes de type hexagonal, les deux organes de communication latéro-distaux sont d'égale importance (Fig. 2 h).

**2° *C. maderensis*.** Malgré des différences morphologiques notables, le processus est identique chez cette espèce. On peut ainsi comparer les stades équivalents chez *C. maderensis* (Fig. 1 a et Fig. 2 k) et chez *C. solidula* (Fig. 2 c, g). Dans les deux cas, il y a formation de la paroi transversale en deçà de l'extrémité distale du bourgeon et après qu'une calcification basale ait marqué les limites de celui-ci. Chez *C. maderensis*, le rebord distal ainsi formé se réduit à une étroite marge qui est l'homologue de l'« entonnoir » de *C. solidula*.

**3° *C. crassimarginata*.** La structure des organes de communication est intermédiaire, avec un rebord basal plus ou moins prononcé, formant une sorte de poche.

### Discussion

Une première question se pose à propos de ces organes : s'agit-il de septules ou de diételles ? Il est fait mention dans la littérature (Norman, 1903 ; Hastings, 1945 ; etc.) de septules pour les *Crassimarginatella* et de diételles pour « *Alderina* » *solidula*. Cependant leur morphologie, leur développement et le mode de bourgeonnement zoïdal démontrent que le plan d'organisation de ces structures est le même chez les trois espèces considérées ici et ne peut être celui de septules classiques. L'utilisation d'un seul terme nomenclatural, diételle, pour tout organe de communication qui n'est pas une simple septule est difficile si on n'accepte pas une définition très large de cette appellation. Celle de Banta (1969), « An especially large and complex type

of septula found in some cheilostomes », peut s'appliquer à *C. solidula* qui présente la structure la plus évoluée. Ce terme sera utilisé aussi, avec quelques réticences, pour *C. maderensis*.

Les travaux de Silén (1944) ont montré que, chez *Callopora*, l'extrémité du bourgeon se calcifie d'abord en édifiant une paroi distale (paroi externe de la diételle), à partir du sommet de laquelle une paroi « intérieure » est émise obliquement vers la paroi basale. Cette paroi intérieure porte les pores et représente la paroi transversale du zoïde, tandis que la diételle ainsi formée est, selon Silén, la partie la plus proximale du zoïde-fils. Chez *Fenestrulina*, la diételle se forme (Gordon, 1971) par une dichotomisation des parois latérales, ses parois interne et externe se construisant à peu près simultanément. Selon Gordon, la paroi interne de la diételle est, en fait, la paroi externe du zoïde, tandis que la diételle serait un hétérozoïde distinct, émettant ultérieurement par bourgeonnement un zoïde-fils. Chez *C. solidula*, nous avons vu que les parois de la chambre « entonnoir » sont édifiées avant le cloisonnement transversal du zoïde, mais ne participent pas à celui-ci comme chez *Callopora*. La cloison transversale est ici le fait, dès l'origine, d'une bordure supérieure de paroi « extérieure » (prolongement des parois latérales) et d'une paroi « intérieure » édifiée en diaphragme entre cette bordure et la paroi basale. Ce type de diételle semble, en fait, très proche de celui de *Fenestrulina*, ainsi que le mode de bourgeonnement qui en découle. Chez ces deux genres, le bourgeonnement ne débute, ainsi que l'a noté Gordon, qu'après le complet développement de la diételle et il se traduit par une expansion de la paroi membraneuse de la chambre. Il est possible qu'ici aussi les diételles puissent être considérées comme des hétérozoïdes autonomes, d'autant plus qu'il y a identité morphologique et fonctionnelle des organes latéraux et distaux.

On peut se demander si le zoïde-fils est issu du bourgeonnement d'une seule, ou de plusieurs diételles. Ainsi, quand un zoïde intercalaire, de type hexagonal, se forme, les deux diételles des zoïdes proximaux qu'il inclut sont jointives et d'égale importance (Fig. 2 h). Gordon a noté, dans ce cas, la convergence d'un seul bourgeon vers la diételle adjacente. Il n'est cependant pas impossible que ce zoïde-fils soit engendré par la fusion de deux bourgeons émis simultanément par ces diételles voisines. De telles fusions de bourgeons existent chez *Beania discodermae* (cf. Silén, 1944), ou dans le cas de « reparative budding » (Banta, 1969). De toute façon, si on considère ces organes distaux ou latéraux comme des individualités pourvues du pouvoir de bourgeonnement, ce qui semble peu douteux, et si un seul bourgeon se développe, les parois membraneuses des autres diételles vont se dissoudre à son contact et il y aura mise en commun du matériel germinatif, ce qui équivaut à une fusion de bourgeons. Chez *Crassimarginatella*, il y a accumulation dans les diételles, avant le bourgeonnement, de granules réfringents (lobules lipidiques ?, Lutaud, 1961, p. 223) passés à travers le pore et alignés, dans les zoïdes, selon deux bandes latérales.

Il peut arriver que l'espace disponible pour le zoïde-fils soit trop large, ou trop étroit, pour son développement normal. Il se produit alors un comblement de l'espace, grâce à une ou plusieurs zoécies abortives qui rétablissent la régularité de l'agencement. Parfois, il y

a seulement formation d'un autozoïde muni d'un gymnocyste proximal particulièrement étiré. D'une façon générale, et ceci est particulièrement net chez *C. maderensis*, le gymnocyste proximal est le régulateur de l'agencement zoïdal, d'où la variabilité importante de ses mensurations.

### ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Les énoncés descriptifs des trois espèces *C. maderensis*, *C. crassimarginata*, *C. solidula*, seront accompagnés de données statistiques concernant les dimensions linéaires suivantes : A.L. et A.l. = longueur et largeur des autozoïdes ; Op.L. et Op.l. = longueur et largeur de l'opésie ; Ov.L. et Ov.l. = longueur et largeur de l'ovicelle ; Av.L. et Av.l. = longueur et largeur de l'aviculaire ; Md.L. et Md. I. = longueur et largeur de la mandibule avicularienne ; G.A.L. = longueur du gymnocyste proximal des autozoïdes ; G.Av.L. = longueur du gymnocyste proximal des aviculaires.

Ces dimensions seront fournies en  $\mu$  et les différentes données numériques seront exposées selon l'ordre suivant :

(50) . 150 . 100-200 . 10,5

pour lequel (50) représente le nombre de données, 150 la moyenne, 100-200 les valeurs extrêmes, 10,5 le coefficient de variation :

$$(=\frac{\text{écart type}}{\text{moyenne}} \times 100)$$

L'intérêt de la connaissance de ces données pour l'étude taxonomique des Bryozaires a été démontré par Cheetham (1966).

L'examen de ces caractères biométriques entraîne quelques remarques :

— ils doivent être utilisés en tant que critère taxonomique avec la plus grande prudence. En effet, ainsi que l'indiquent les valeurs du coefficient de variation, certaines mensurations varient fortement à l'intérieur d'une même espèce et même au sein d'une seule colonie. De plus, l'action de certains facteurs physiques du milieu (température moyenne, principalement) fait que des stocks d'origine géographique distincte présentent des moyennes notablement différentes pour toutes les mensurations (cf. *C. crassimarginata*) ;

— si, pour les différentes espèces ou lots géographiques, on compare les valeurs du coefficient de variation à l'intérieur de chacune des dimensions, on voit que ces dernières possèdent une variabilité dont l'étendue (valeurs du Cv) leur est propre, car relativement constante quelle que soit l'espèce. Ainsi, les dimensions qui varient le moins sont la largeur des autozoïdes et celle des ovicelles ( $6,4 < Cv < 8,9$ ) ; par contre, les différentes parties des aviculaires présentent toujours une forte variabilité (Cv généralement compris entre 10 et 20). Ceci est sans doute valable pour toutes les formes appartenant à ce type zoarial.

**CRASSIMARGINATELLA MADERENSIS** (Waters, 1898)

Fig. 1 a-g; Fig. 2 k; Fig. 3 h; Fig. 4 a.

*Membranipora maderensis* Waters, 1898, p. 677, pl. 48, fig. 19.

*Hincksina maderensis* (Waters), Norman, 1909, p. 286.

*Pyrulella maderensis* (Waters), Harmer, 1926, p. 226.

*Crassimarginatella maderensis* (Waters), Hastings, 1945, p. 71; Prenant et Bobin, 1966, p. 251, fig. 84 I-III; Cook, 1968 a, p. 150.

*Grammella crassimarginata* (Hincks), Gautier, 1956, p. 192 (*pars*), fig. 5-6 (non 3-4 et 7-11).

*Crassimarginatella crassimarginata* (Hincks), Gautier, 1961, p. 46 (*pars*).

*Callopora lineata* (L.), Harmelin, 1968, p. 1188; Harmelin, 1969, p. 798.

? *Alderina imbellis* (Hincks), Canu et Bassler, 1930, p. 17, pl. I, fig. 9.

**Matériel étudié**

Les colonies examinées proviennent de 42 prélèvements, dont 39 ont été effectués entre Marseille et La Ciotat et 3 autour de l'île de Port-Cros, à des profondeurs comprises entre 5 et 75 m.

**Description**

*C. maderensis* forme de petites colonies hirsutes (Fig. 4 a) et encroûtantes. Les zoïdes sont disposés en quinconce. Le gymnocyte proximal est convexe et relativement étendu; il occupe en moyenne 1/5 de la longueur totale des autozoïdes. L'aréa est entourée d'une couronne d'épines comprenant 6 épines orales, rectilignes et divergentes, et 5 à 8 épines latérales et proximales, courbées au-dessus de l'aréa. L'opésie est ovale; elle est délimitée par un cryptocyste finement granuleux, formant une bordure dont la pente augmente distalement, tandis que sa largeur décroît. Chez les zoécies jeunes, le cryptocyste forme, dans la moitié proximale, une doublure interne du termen dominant une lame subhorizontale. L'ovicelle est proéminente, arrondie, plus large que longue. Sa frontale est ornée d'une crête en arc de cercle réunissant les deux côtés de l'orifice ovicellien; cette crête est souvent munie d'un umbo médian pointu (Fig. 1 g); elle représente, ainsi que l'atteste la formation de l'ovicelle, la limite de la couverture gymnocytielle distale. L'orifice ovicellien est clos par l'opercule; il est flanqué d'une paire d'épines orales épaisses et échancre profondément la frontale de l'ovicelle. Les aviculaires sont très rares et certaines colonies semblent ne pas en posséder. Ils sont toujours situés à proximité des marges de croissance, ce qui laisse supposer qu'il y a une transformation ultérieure en autozoïde. Leur longueur totale est supérieure à celle des autozoïdes et leur gymnocyte est aussi plus long. La mandibule est arrondie (Fig. 3 h); elle s'articule à mi-hauteur de l'aréa sur deux condyles courts et recourbés en crocs. Le rostre forme une bordure verticale denticulée. Un cryptocyste épais, comparable à celui des autozoïdes, s'étend proximalement aux condyles articulaires; sur sa bordure proximale sont insérées quatre petites épines recourbées. Il y a parfois des zoécies abortives dans les espaces intersériaux. Les organes de communication (Fig. 2 k) se composent d'une « diételle » distale et de deux latérales.

### Données numériques

*Origine des données* : CR. 6 (grotte de Moyade, — 23 m), 68.36 (Grand-Congloué, — 60 m), EG. 4 (grotte de Riou S, — 25 m), 68.11 (Impériaux, — 63 m).

|   |   |
|---|---|
| A.L. = (75) 512. 370-740. 13,6          | Al. = (75) 323. 280-395. 8,8                |
| Op. L. = (75) 301. 245-380. 9,5         | Op. l. = (75) 209. 170-285. 8,9             |
| Ov. L. = (50) 228. 185-270. 7,8         | Ov. l. = (50) 279. 235-330. 7,9             |
| Av. L. = (15) 623. 530-835. 11,5        | Av. l. = (15) 335. 270-480. 16,4            |
| Md. L. = (15) 230. 185-260. 8,5         | Md. l. = (15) 239. 200-280. 8,9             |
| G.A.L. = (30) 123. 35-270. 40,8         | G. Av. L. = (13) 153. 85-300. 39,9          |
| Nb. Epines Orales = (46) 6,15. 5-7. 8,4 | Nb. Epines Latérales = (45) 6,51. 5-8. 12,9 |

### Discussion systématique

*C. maderensis* est une des trois espèces pour lesquelles Harmer (1926) avait créé le genre *Pyrulella*. Hastings (1945) a montré que la présence constante d'épines ne justifiait pas cette distinction. Le développement de l'ovicelle et la structure des organes de communication confirment ce point de vue. Le caractère sporadique des aviculaires, ainsi que l'aspect général des colonies et même des zoïdes peuvent entraîner une certaine confusion dans la détermination du genre. J'avais ainsi identifié cette espèce par erreur avec *Calloporella lineata* dans le matériel des grottes sous-marines. Cook (1968 a) signale la même méprise pour une *Membranipora lineata* envoyée par Heller à Norman. La photographie du petit fragment de colonie identifié par Canu et Bassler (1930, pl. I, fig. 9) dans le matériel de Tunisie comme *Alderina imbellis* semble bien représenter *C. maderensis*, mais aucun détail morphologique n'est donné dans le texte. Silén (1942, p. 26, fig. 21-24) a décrit du Japon une *Pyrulella*, *P. boninensis*, qui paraît extrêmement proche de cette espèce : même extension du gymnocyste, ovicelles semblables avec la même crête à umbo médian, aviculaires identiques, munis aussi d'un rostre à bordure denticulée et de quelques épines autour du cryptocyste.

### Distribution écologique

*C. maderensis* est une espèce sciaphile fréquente sur les fonds rocheux de Provence. A la limite de sa tolérance aux niveaux lumineux élevés, on la rencontre en sous-strate dans les faciès à *Eunicella cavolini* et *Parazoanthus axinellae* des peuplements précoralligènes. Elle est beaucoup plus fréquente lorsque la lumière est plus faible. Elle est ainsi constamment présente dans les différents faciès du peuplement des grottes semi-obscurées, soit dans les grottes elles-mêmes, soit sur les falaises sous-marines, en sous-strate des grandes Gorgones *Paramuricea chamaeleon*, ou encore dans les cavités des blocs de concrétionnement coralligène. Elle est très fréquemment associée au *Corallium rubrum*, dont elle encroûte les bases. On la rencontre aussi sur les parties mortes des grands Bryozoaires, *Turbicellepora avicularis* ou *Myriapora truncata*, sur les axes morts des Gorgones, sur les bases du Madréporaire *Hoplangia*, et sur des Eponges. Elle a été récoltée aussi sur la face inférieure de la grosse Algue verte sphérique *Codium bursa* et sur les rhizomes de *Posidonia oceanica* (à Port-Cros), lorsque le feuillage de celle-ci est assez dense et la profondeur assez grande pour autoriser la prolifération en sous-strate d'une épibiose nettement sciaphile. On la rencontre aussi, bien que moins régulièrement, à proximité du sédiment, sur divers substrats tels que débris organogènes accumulés au pied des massifs rocheux ou faces inférieures de galets ou de poteries, à des profondeurs parfois très faibles. Elle est, par contre, absente de ce type de substrat lorsque la profondeur dépasse une soixantaine de mètres, limitée peut-être en cela par l'emprise trop grande de la fraction vaseuse du sédiment ou par le trop

grand éloignement de l'environnement coralligène. Elle ne supporte pas non plus une trop grande diminution de la lumière et, ainsi, est absente des zones obscures des grottes.

### Distribution géographique

Madère, Méditerranée occidentale et orientale, Adriatique.

### CRASSIMARGINATELLA CRASSIMARGINATA (Hincks, 1880)

Fig. 2 j; Fig. 3 e, f, g, i.

*Membranipora crassimarginata* Hincks, 1880, p. 71, pl. 9, fig. 1-1 a.

*Oochilina crassimarginata* (Hincks), Norman, 1903, p. 595.

*Grammella crassimarginata* (Hincks), Canu, 1917, p. 24, pl. 2, fig.; Gautier, 1956, p. 192 (pars), fig. 7-11 (non 3-6).

*Crassimarginatella crassimarginata* (Hincks), Canu, 1900, p. 369, fig. 11; Norman, 1909, p. 287; Osburn, 1940, p. 363; Hastings, 1945, p. 73, fig. 1 A; Gautier, 1961, p. 46 (pars); Cook, 1968 a, p. 149; Cook, 1968 b, p. 148; Prenant et Bobin, 1966, p. 249, fig. 83; Harmelin, 1969, p. 798.

### Matériel étudié

- Méditerranée : Marseille, 12 stations comprises entre — 6 et — 60 m (67.1, 68.36, 68.57, 68.58, 68.59, 68.48, 68.42 B, 68.49, 68.51, 68.53, 68.60, 68.41 A).
- Açores : Campagnes Biaçores 1971 du « Jean Charcot ».  
St. 106, 105 m, 39°32'N, 31°14'W.  
St. 107, 140-150 m, 39°33'N, 31°15,5'W.  
St. 208, 155-290 m, 37°16'N, 25°47'W.
- Madère : Spécimen British Museum (Natural History) n° 1967.7.11.2, coll. Kirkpatrick, Cap Garajan, Madère.
- Canaries : Spécimen B.M. (N.H.) n° 1967.7.11.3, Ténériffe.

### Description

La forte calcification des parois zoïdales donne un aspect caractéristique aux colonies. Celles-ci sont encroûtantes et peu étendues, avec une, ou plus rarement deux, couches de zoïdes. Les zoïdes sont grossièrement hexagonaux ou pentagonaux, avec des angles arrondis. Les sillons interzoïdaux sont fortement marqués. Les parois verticales sont hautes et le volume zoïdal est ainsi assez grand. La paroi basale n'est pas toujours entièrement calcifiée. Quelques rares zoécies jeunes portent deux ou, plus rarement encore, trois petites épines orales très distales. L'opercule est à sclérite périphérique. L'opésie est ovalaire (Fig. 3 i); elle est bordée par un cryptocyste épais à bord denticulé, orné de granules alignés transversalement. Il est arrondi et présente à peu près la même largeur sur tout le pourtour, sauf dans la région orale où il s'amenuise, puis devient vertical. Le gymnocyste est peu étendu frontalement et forme dans la région proximale une zone triangulaire ou trapézoïdale bombée qui comble les espaces intersériaux. Les aviculaires vicariants sont généralement abondants (un pour six autozoïdes en moyenne dans trois prélevements). Leur taille est légèrement inférieure à celle des autozoïdes. Leur gymnocyste a une extension le plus souvent comparable à celui des autozoïdes ; il présente parfois un allongement particulier quand les séries adjacentes sont trop resserrées.

Leur cryptocyste est épais et forme une bordure qui se continue, dans la moitié distale, en dessous du rebord du cadre mandibulaire (Fig. 3 e). La mandibule est en ogive large avec une dent distale (Fig. 3 g) dont le logement marque fortement le rostre. L'ovicelle est proéminente, avec des contours arrondis ; de type cléithral, elle est enveloppée entièrement par le gymnocyste de l'autozoïde distal, ou par celui d'un aviculaire ou d'une zoécie abortive. Sa surface est le plus souvent lisse et, seule, une légère ligne cicatricielle transversale est alors visible, avec parfois une petite fenêtre à chaque extrémité. Plus rarement, la jonction des deux ailerons et de la lame frontale de l'enveloppe distale n'est pas complète et il persiste une lacune ayant la forme d'une fourche très obtuse et arquée, plus ou moins comblée par la calcification secondaire. Des zoécies abortives (Fig. 3 e) sont insérées ça et là, parfois associées à deux ou trois pour rétablir l'agencement normal des zoïdes ; elles sont de taille réduite, de forme irrégulière, et présentent le plus souvent un cryptocyste en arène. Il y a une diételle distale et deux (parfois quatre) latérales, ou deux diételles latéro-distales et deux latérales, selon le type d'agencement zoïdal. Les zoïdes présentent souvent des phénomènes de régénération, une nouvelle bordure cryptocystielle venant s'ajouter à l'ancienne. Un aviculaire peut se créer après une ou deux régénérations d'un autozoïde. L'ancestrule (Açores, st. 107) possède une opésie ovale, un cryptocyste très étroit, un gymnocyste réduit et 13 épines.

### Données numériques

*Origine des données :* Les spécimens de Méditerranée ont été comparés à ceux provenant de l'Atlantique tempéré chaud.

I : B.M. (N.H.) n° 1967.7.11.2 (Madère) ; B.M. (N.H.) n° 1967.7.11.3 (Canaries).

II : Marseille. St. 68.49 (grotte Trémies, — 6 m), St. 68.36 (Grand-Conglué, — 60 m), St. 67.11 (grotte Moyade, — 23 m).

| I                                | II                               |
|----------------------------------|----------------------------------|
| A.L. = (30). 515. 430-640. 10,1  | A.L. = (70). 592. 445-730. 10,7  |
| A.l. = (30). 348. 310-420. 7,5   | A.l. = (70). 422. 360-490. 7,4   |
| Op.L. = (30). 359. 270-470. 12,2 | Op.L. = (70). 428. 345-515. 9,3  |
| Op.l. = (30). 230. 185-295. 15,5 | Op.l. = (70). 270. 220-320. 9,2  |
| Ov.L. = (25). 213. 175-245. 7,7  | Ov.L. = (56). 244. 185-310. 10,2 |
| Ov.l. = (25). 250. 220-285. 6,4  | Ov.l. = (56). 307. 260-360. 7,1  |
| Av.L. = (15). 494. 370-615. 15,3 | Av.L. = (67). 521. 360-650. 14,1 |
| Av.l. = (14). 312. 245-380. 14,2 | Av.l. = (67). 352. 245-665. 18,4 |
| Md.L. = (15). 226. 180-260. 13,3 | Md.L. = (67). 241. 135-360. 15,7 |
| Md.l. = (14). 243. 170-310. 17,7 | Md.l. = (67). 259. 185-405. 17,9 |

### Discussion systématique

La détermination de cette espèce présente peu d'ambiguïté, si on considère, ainsi que l'a montré Hastings, son aviculaire dont l'axe calcaire d'articulation de la mandibule forme une barre très épaisse et

FIG. 3

a-d, aviculaires de *C. solidula*, forme méditerranéenne, a représente le type le plus courant ; e-g, aviculaire et mandibule de la forme méditerranéenne de *C. crassimarginata* (noter les deux zoécies abortives au sommet de l'aviculaire) ; f, aviculaire de la forme atlantique, à mandibule arrondie, de *C. crassimarginata* ; h, aviculaire de *C. maderensis* ; i, fragment de colonie de *C. crassimarginata* (noter les deux oïcilles et les diételles visibles sur la marge de croissance).

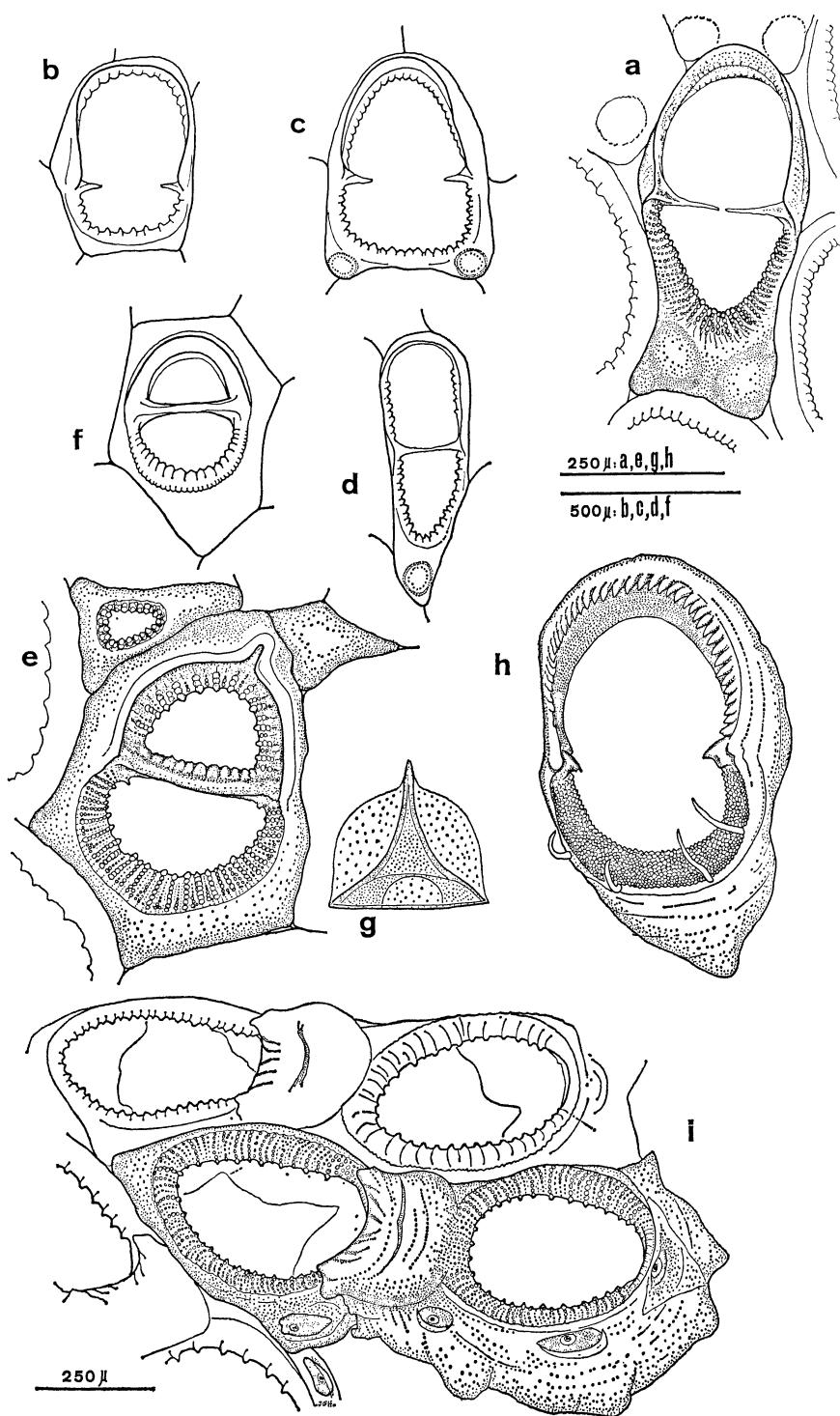


FIG. 3

ne semble pas se retrouver chez d'autres espèces. La forme la plus proche est *C. solidula*, dont les deux condyles peuvent parfois se rejoindre mais sans constituer un axe aussi épais (Fig. 3 d).

Les descriptions de Hincks (1880 a), de Cook (1968 a) indiquent des ovicelles à frontale lisse, tandis que Waters (1898) note, pour des spécimens de Naples, des ovicelles munies d'une dépression linéaire transversale, surmontée le plus souvent par une ride. Hastings (1945) analyse ce fait et signale aussi des stades plus ou moins avancés de la calcification de l'« ectooecium » (= enveloppe distale) chez les spécimens de Madère. Ceci est aussi visible sur les colonies de Marseille ; par contre, la lacune transversale n'est jamais accompagnée d'une ride parallèle. Il est d'ailleurs vraisemblable que les spécimens examinés par Waters étaient en fait des *C. solidula* (cf. ci-dessous).

La principale différence existant entre les spécimens méditerranéens et ceux de l'Atlantique réside dans la forme de la mandibule avicularienne et de son rostre. Les figures de Hincks (1880 a), de Hastings (1945), de Prenant et Bobin (1966) montrent des aviculaires à mandibule arrondie chez la forme atlantique ; j'ai pu vérifier ce caractère chez des spécimens en provenance des Canaries, de Madère et des Açores (Fig. 3 f). Par contre, les aviculaires de la forme provençale présentent toujours une mandibule munie d'une pointe apicale.

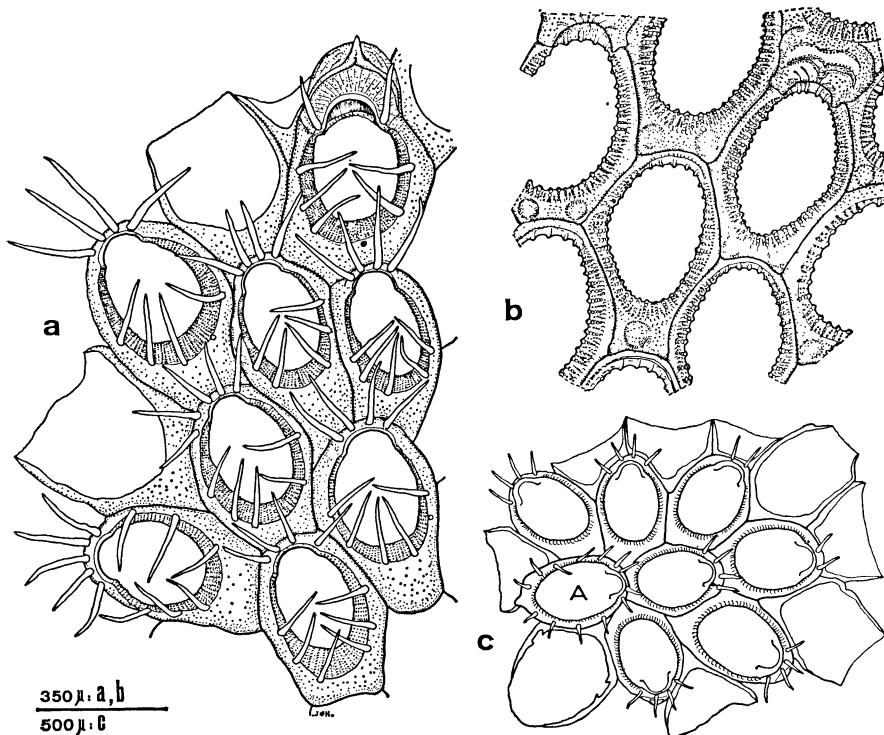


FIG. 4

a, portion de colonie de *C. maderensis*, avec une zoécie ovicellée ; b, portion de colonie de *C. solidula*, forme méditerranéenne (st. 71.29), avec une zoécie ovicellée ; c, jeune colonie de *C. solidula* (Marseille, st. 71.34), montrant l'ances-trule, A, avec 13 épines.

Il ne s'agit pas là, à mon sens, d'une différence spécifique et il serait intéressant d'en suivre l'évolution entre ces deux zones géographiques. Autre différence intéressante : les diverses dimensions linéaires des spécimens marseillais sont de 5 à 23 p. 100 supérieures à celles des spécimens de la zone Canaries-Madère.

#### Distribution écologique

Plus encore que les deux autres espèces, *C. crassimarginata* présente une sciaphilie marquée. C'est un hôte des grottes semi-obscurées où on la rencontre dans les faciès à *Corallium rubrum*, à *Madracis pharensis*, encroûtant les bases de ces organismes. Elle est aussi fréquente en obscurité quasi totale (Harmelin, 1969), dans les boyaux terminaux des grottes. Elle ne semble pas supporter la proximité du sédiment et est absente des enclaves sciaphiles (concrétions, petites épaves) reposant sur celui-ci. Aux Açores, elle a été récoltée à une profondeur plus grande qu'en Méditerranée, sur des agrégats de coquilles, dans un sable grossier parcouru, sans doute, par un courant important.

#### Distribution géographique

Madère (Hincks, Norman), Canaries (Cook), Açores, Bermudes (Osburn), Porto Rico (Osburn), Méditerranée.

### CRASSIMARGINATELLA SOLIDULA (Hincks, 1860)

Fig. 1 h-k ; Fig. 2 a-i ; Fig. 3 a-d ; Fig. 4 b, c.

*Membranipora solidula* Hincks, 1860, p. 75 ; Hincks, 1880, p. 158, pl. 20, fig. 78.

*Alderina solidula*, Norman, 1903, p. 596, pl. 13, fig. 8 ; Hastings, 1945, p. 70 ; Barroso, 1948, p. 515, fig. 4 ; Lagaaij, 1952, p. 24, pl. 1, fig. 6 ; Prenant et Bobin, 1966, p. 212, fig. 66 I-II ; Eggleston, 1969, p. 65.

*Grammella crassimarginata*, Gautier, 1956, p. 192 (*pars*), fig. 3-4 (non 5-11).

*Crassimarginatella crassimarginata*, Gautier, 1961, p. 46 (*pars*).

? *Membranipora crassimarginata*, Waters, 1898, p. 685, pl. 47, fig. 4.

#### Matériel étudié

- Mer d'Irlande : Antrim, spécimen B.M. (N.H.) n° 11.10.1.559, coll. Hincks.
- Manche : 30 milles devant Roscoff, — 90 m, six colonies sur coquilles (fournies par L. Cabioch).
- Atlantique : Banc de la Chapelle, spécimen B.M. (N.H.) n° 1965.8.20.14 ; Banc de la Chapelle, 48°01,3'N, 7°51,5'W, — 190 m, station 259, campagne Biaçores 1971 du « Jean Charcot », deux colonies ovicellées sur coquilles.
- Méditerranée : Marseille, 11 stations (71.38, 69.1, 69.4, 72.33, 70.1, 72.34, 70.31, 68.33, 71.43, 68.15, St. SME. 214) ; Port-Cros, 2 stations (72.29, 72.27).

### Description

Les colonies sont encroûtantes avec une seule couche de zoïdes ; ceux-ci présentent un contour rhomboïdal, hexagonal, ou mixte. Le gymnocyste proximal est moyennement développé, triangulaire ou trapézoïdal ; il présente un ou deux nodules arrondis, parfois très proéminents. Le gymnocyste est peu étendu latéralement. Les zoïdes jeunes portent deux ou quatre courtes épines orales tubulaires. L'opésie est ovale. Le cryptocyste forme une bordure arrondie d'une largeur modérée et constante ; il est orné de granules agencés en lignes transverses et son rebord interne est denticulé. L'opercule a un sclérite arqué, médian (Fig. 2 e). L'ovicelle est proéminente, plus large que haute, et de type cléithral. L'enveloppe distale est incomplète et laisse une fenêtre transversale arquée (Fig. 1 j) dont le côté proximal peut s'ouvrir sur le bord supérieur de l'orifice (Fig. 1 k), lorsque la calcification est peu accentuée. Cette fenêtre est surmontée, du côté distal, par une crête transversale ; ce renflement pourrait correspondre aux nodules proximaux du zoïde distal. L'enveloppe de l'ovicelle peut être le fait d'un aviculaire ou d'une zoécie abortive (Fig. 1 k). Les aviculaires sont rares et peuvent manquer complètement (régions septentrionales). Ils sont toujours situés à proximité des marges de croissance, plus longs que les autozoïdes et leur gymnocyste est légèrement plus développé. La mandibule est de grande taille, son extrémité est arrondie ; elle s'articule assez proximalement sur deux condyles en pointe aiguë, généralement longs et pouvant même s'unir pour former une barre transversale continue, plus mince cependant que chez *C. crassimarginata* (Fig. 3 d). Le rostre est bordé intérieurement, dans un plan inférieur, par une bande de cryptocyste plongeant. Le cryptocyste proximal aux condyles est semblable à celui des autozoïdes. L'allure générale de ces aviculaires évoque ceux de *Membranipora valdemunita* Hincks qui ont incité Canu (1900) à créer le genre *Valdenunitella*, considéré (Hastings, 1945) comme synonyme de *Crassimarginatella*. Des zoécies abortives apparaissent fréquemment dans les espaces intersériaux. Il y a deux pores latéraux et un pore distal ou deux latéro-distaux (Fig. 2, g, i). L'ancestrule est petite (Fig. 4 c), avec un gymnocyste peu ou pas développé frontalement, un cryptocyste étroit, et 11 à 13 épines, dont 4 orales.

### Données numériques

Les deux lots biogéographiques ont été séparés.

I : Zone sub-boréale. Origine des données : mer d'Irlande (B.M. [N.H.] n° 11.10.1.559); Manche (Roscoff, — 90 m); Atlantique N, banc de la Chapelle (B.M. [N.H.] n° 1965.8.20.14).

II : Méditerranée occidentale. Origine des données : St. 72.29 (Port-Cros, — 5 m); SME St 214 (Marseille, — 80 m); St. 70.1 (Marseille, — 60 m).

|                | I                        | II   |
|----------------|--------------------------|--|
| A.L. = (35).   | <b>537.</b> 420-670. 9,9 | A.L. = (70). <b>545.</b> 420-700. <b>10,9</b>  |
| A.l. = (35).   | <b>364.</b> 280-410. 8,2 | A.l. = (70). <b>385.</b> 310-490. 8,7          |
| Op.L. = (35).  | <b>371.</b> 310-430. 7,9 | Op.L. = (70). <b>395.</b> 270-490. <b>11,2</b> |
| Op.l. = (35).  | <b>271.</b> 200-310. 7,9 | Op.l. = (70). <b>265.</b> 210-360. 9,5         |
| Ov.L. = (30).  | <b>232.</b> 200-260. 7,3 | Ov.L. = (68). <b>230.</b> 185-280. 8,7         |
| Ov.l. = (30).  | <b>295.</b> 270-370. 8,7 | Ov.l. = (67). <b>298.</b> 260-345. 7,9         |
|                |                          | Av.L. = (28). <b>632.</b> 540-785. 8,4         |
|                |                          | Av.l. = (28). <b>353.</b> 245-495. <b>15,8</b> |
|                |                          | Md.L. = (28). <b>308.</b> 235-370. <b>11,4</b> |
|                |                          | Md.l. = (28). <b>262.</b> 220-320. <b>10,2</b> |
| Méditerranée : | Ancestrule               | L. = (7). <b>360.</b> 320-420                  |
|                | id.                      | l. = (7). <b>254.</b> 235-270                  |
| Anc.           | Opésie                   | L. = (6). <b>272.</b> 245-320                  |
|                | id.                      | l. = (6). <b>190.</b> 185-205                  |

### Discussion systématique

L'identification générique des spécimens méditerranéens ne pose pas de problème quand les aviculaires vicariants sont présents. Pour ce qui est de l'espèce, si on fait abstraction des aviculaires, rares de toute façon, il n'y a, entre les spécimens méditerranéens et les colonies typiques de « *Alderina solidula* » originaires de la zone boréale, aucune différence morphologique. De plus, les données micrométriques sont très comparables, en particulier pour les ovicelles. Les seules différences, très légères, que l'on peut noter sur les colonies méditerranéennes sont les opésies moins arrondies, les nodules proximaux parfois moins proéminents et les épines orales plus rarement présentes. Cette absence d'aviculaires sur les colonies vivant en eau relativement froide est intéressante. Il serait bon de connaître la limite géographique correspondant à l'apparition de ces structures et de suivre, dans les différentes parties de la Méditerranée, la variation de leur fréquence en fonction de facteurs tels que température, oxygène dissous, hydrodynamisme.

La première signalisation méditerranéenne de cette espèce est de Barroso (1948) à Majorque, mais sans notation d'aviculaires. Une équivoque existe quant aux *Membranipora crassimarginata* signalées par Waters (1898) à Naples et Capri. En effet, cet auteur signale des ovicelles identiques à celles de *M. solidula*, avec dépression et crête transversales ; de plus, l'aviculaire qu'il figure est beaucoup plus proche de ceux de *C. solidula* par la position et la taille des condyles et par la forme de la mandibule. La confusion entre ces deux espèces est aisée, du moins si on ne considère pas l'aviculaire d'une façon précise et si on ne tient pas compte des nodules proximaux. Ces nodules avaient d'ailleurs été signalés par Gautier (1956, 1961) comme pouvant exister chez *C. crassimarginata*, mais il s'agissait bien, dans ce cas, de *C. solidula*, ainsi que j'ai pu le vérifier sur un spécimen de sa collection (SME. St. 214) et comme le montre la forme de l'aviculaire figuré par cet auteur (1956, fig. 4). On peut signaler que l'on a beaucoup plus de chances de récolter, avec des méthodes classiques, indirectes, de prélèvement, cette espèce qui colonise fréquemment de petits substrats libres sur le sédiment, que *C. crassimarginata* qui ne vit que sur la roche en place et le plus souvent sur les parois des grottes.

### Distribution écologique

Les caractéristiques des 13 stations provençales de récolte dont j'ai pu disposer pour cette espèce indiquent assez clairement deux traits marquants de son écologie : sciaphilie accentuée et besoin d'un environnement sédimentaire immédiat. Ces caractères sont confirmés par les récoltes faites en Manche et en Atlantique, et par les indications des auteurs.

#### Sciaphilie

Les récoltes s'échelonnent entre — 5 et — 80 m, mais les trois stations les moins profondes (5, 25, 35 m) sont des enclaves qui ne

reçoivent qu'une infime fraction de la lumière ambiante. Ainsi, la station 72.29 (— 5 m, Port-Cros) représente les faces inférieures de galets de schiste insérés dans les rhizomes d'un herbier de Posidonies au feuillage extrêmement dense ; la station 71.38 (— 25 m, Grand-Conglué) est l'intérieur d'une bouteille noire cassée ; la station 72.27 (— 35 m, Port-Cros) consiste en faces internes de valves mortes du grand Lamellibranche *Pinna nobilis*. Même plus profondément, elle se rencontre généralement sur les faces inférieures des substrats.

### Proximité du sédiment

*C. solidula* n'a été récoltée que deux fois sur treize sur la roche en place. Il s'agissait, dans les deux cas, d'un bas de falaise (Impériaux, — 65 et — 75 m), dans un faciès à *Paramuricea* dont l'épibiose en sous-strate est assez notablement imprégnée de sédiment. Dans tous les autres cas, *C. solidula* recouvrait des substrats en liaison directe avec un fond de sable (Détritique côtier). Ces substrats sont inorganiques : galets, poteries, vitres, ou organogènes : fragments de concrétionnement, vieilles coquilles, grands Bryozoaires morts. Il faut noter que cette espèce n'a jamais été trouvée sur les substrats récoltés à plus de 100 m de profondeur, sans doute en raison du trop grand envasement.

### Distribution géographique

Mer d'Irlande (Antrim, Ile de Man) ; Manche (Guernesey, Hastings, Roscoff) ; Atlantique (banc de la Chapelle) ; Méditerranée (? Naples, Mallorca, Marseille, Port-Cros).

Il m'est agréable de remercier ici M. le Professeur L. Silén qui a bien voulu lire ce manuscrit, et le Dr P.L. Cook pour le prêt qu'elle me fit des spécimens des collections du British Museum (Natural History).

### Summary

Three species of *Crassimarginatella* : *C. maderensis* (Waters, 1898), *C. crassimarginata* (Hincks, 1880) and *C. solidula* (Hincks, 1860), occur in the Western Mediterranean. The finding of vicarious avicularia in this last species justifies its exclusion from the genus *Alderina* and its new generic attribution. The different stages of autozooidal development are followed out in these three species. Oocia formation reveals a prominent entozoidal structure, instead of an hyperstomial one, as traditionally described. The communication organs present uniporous pore plates. They seem to belong to a particular type of dietella, very primitive and simple in *C. maderensis*, while in *C. solidula*, the heavier calcification brings about a closer pore chamber-like structure. Comparative measurements of specimens from Mediterranean and from other geographical areas are given. Ecological needs and distribution of the species are discussed.

### Zusammenfassung

Drei Arten von *Crassimarginatella* wurden bisher im westlichen Mittelmeer aufgefunden : *C. maderensis* (Waters, 1898), *C. crassimarginata* (Hincks, 1880) und *C. solidula* (Hincks, 1860). Die Entdeckung von Vicariierenden Avicularien bei *C. solidula* machte den Ausschluss dieser Art aus der Gattung *Alderina* und ihre Überführung in die Gattung *Crassimarginatella* erforderlich. Bei den drei Arten

wurde die Entwicklung der Autozoide verfolgt. Bei der Bildung der Ooecien wurde eine hervortretende entozoidale Struktur beobachtet und nicht eine hyperstomiale wie herkömmlicherweise beschrieben. Die Verbindungsorgane, die einporige Porenplatten aufweisen, scheinen zu einem besonderen Typ von Dietellen zu gehören. Bei *C. maderensis* sind sie sehr ursprünglich und einfach während bei *C. solidula* die stärkere Verkalkung eine dichtere porenkammerartige Struktur entstehen lässt. Vergleichende Messungen wurden an Material aus dem Mittelmeer und aus anderen Gebieten durchgeführt. Die ökologischen Bedürfnisse und die Verbreitung der untersuchten Arten wird besprochen.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BANTA, W.C., 1969. — The body wall of Cheilostome Bryozoa. II - Interzoidal communication organs. *J. Morphol., U.S.A.*, 129, 2, pp. 149-170.
- BARROSO, M.G., 1948. — Adiciones a la fauna briozoologica de Mallorca. *Bol. Real Soc. Esp. Hist. nat.*, 46, pp. 509-524.
- BOARDMAN, R. et CHEETHAM, A.H., 1969. — Skeletal growth, intra-colony variation and evolution in Bryozoa: a review. *J. Paleont.*, 43, 2, pp. 205-233.
- BROWN, D.A., 1952. — The tertiary Cheilostomata Polyzoa of New Zealand. *Brit. Mus. (nat. Hist.)*, London, 406 pp., 296 fig.
- CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins (Thèse). *Trav. Inst. zool. Univ. Montpellier*, mém. 8, 488 pp., 13 pl.
- CANU, F., 1900. — Révision des Bryozoaires du Crétacé figurés par d'Orbigny. Cheilostomata. *Bull. Soc. géol. France* (3), 28, pp. 334-463, pl. 4-7.
- CANU, F., 1917. — Les Bryozoaires fossiles des terrains du Sud-Ouest de la France. X - Burdigalien. *Soc. géol. France* (4), 16, pp. 127-152, pl. 2-3.
- CANU, F. et BASSLER, R.S., 1928. — Fossil and recent Bryozoa of the Gulf of Mexico region. *Proc. U.S. nat. Mus.*, 72, 14, pp. 1-199, pl. 1-34.
- CANU, F. et BASSLER, R.S., 1930. — Bryozoaires marins de Tunisie. *Ann. St. océanogr. Salammbô*, 5, pp. 1-91, pl. 1-13.
- CHEETHAM, A.H., 1966. — Cheilostomatous Polyzoa from the Upper Bracklesham beds (Eocene) of Sussex. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. Bull.*, 13, 1, pp. 1-115.
- CHEETHAM, A.H. et SANDBERG, P.A., 1964. — Quaternary Bryozoa from Louisiana mudlumps. *J. Paleont.*, 38, 6, pp. 1013-1044.
- COOK, P.L., 1968 a. — Polyzoa from West Africa. The Malacostega. Part. 1. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Zool., 16, 3, pp. 113-160.
- COOK, P.L., 1968 b. — Bryozoa (Polyzoa) from the coasts of tropical West Africa. *Atlantide Rep.*, 10, pp. 115-262, pl. 8-11.
- GAUTIER, Y.V., 1956. — Bryozoaires. Résult. scient. Camp. « Calypso », fasc. II, *Ann. Inst. océanogr.*, 32, pp. 189-225.
- GAUTIER, Y.V., 1961. — Recherches écologiques sur les Bryozoaires Chilostomes en Méditerranée occidentale (Thèse). *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 38 (bull. 24), pp. 1-434.
- GORDON, D.P., 1971. — Zooidal budding in the Cheilostomatous Bryozoan *Fenestrulina malusii* var. *thyreophora*. *New Zealand J. mar. Freshw. Res.*, 5, 3-4, pp. 453-460.
- HASTINGS, A.B., 1945. — Notes on Polyzoa (Bryozoa). II. — *Membranipora crassimarginata* autt., with remarks on some genera. *Ann. Mag. nat. Hist.* (11), 12, pp. 69-103.
- HASTINGS, A.B., 1964. — The Cheilostomatous Polyzoa *Neoeuthyris woosteri* (Mac Gillivray) and *Reginella doliaris* (Maplestone). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Zool., 11, 3, pp. 245-262, pl. 1-3.
- HARMELIN, J.G., 1968. — Bryozoaires récoltés au cours de la campagne du « Jean Charcot » en Méditerranée orientale (août-septembre 1967). I. - Dragages. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* (2), 40, 6, pp. 1179-1208.
- HARMELIN, J.G., 1969. — Bryozoaires des grottes sous-marines obscures de la région marseillaise, faunistique et écologie. *Téthys*, 1, 3, pp. 793-806.
- HARMER, S.F., 1926. — The Polyzoa of the Siboga Expedition. Part II. - Cheilostomata Anasca. *Siboga Exped.*, 28 b, pp. 181-501, pl. 13-34.
- HINCKS, T., 1880 a. — Contributions towards a general history of the marine Polyzoa. *Ann. Mag. nat. Hist.* (5), 6, pp. 69-92, pl. 9-11.
- HINCKS, T., 1880 b. — A history of the British marine Polyzoa. I, pp. I-CXLI and 1-601 ; II, pl. 1-83. London.

- LAGAAIJ, R., 1952. — The Pliocene Bryozoa of the Low Countries and their bearing on the marine stratigraphy of the North Sea region. *Medel. geol. Stichtingen C.V.*, 5, pp. 1-233, pl. 1-26.
- LEVINSEN, G.M.R., 1909. — Morphological and systematical studies on the Cheilostomatous Bryozoa. vii + 431 pp., 27 pls. Copenhagen.
- LUTAUD, G., 1961. — Contribution à l'étude du bourgeonnement et de la croissance des colonies chez *Membranipora membranacea* (Linné), Bryozoaire Chilostome. *Ann. Soc. Roy. zool. Belgique*, 91, 2, pp. 157-300, pl. 1-8.
- NORMAN, A.M., 1903. — Notes on the Natural History of East Finmark. *Ann. Mag. nat. Hist.* (7), 11, pp. 567-598, pl. 13.
- NORMAN, A.M., 1909. — The Polyzoa of Madeira and neighbouring islands. *J. Linn. Soc. Zool.*, 30, pp. 275-314, pl. 53-42.
- OSBURN, R.C., 1940. — Bryozoa of Porto Rico with a summary of the West Indian Bryozoan fauna. *Sci. Surv. Porto Rico, Virgin Isl.*, 16, 3, pp. 321-486, pl. 1-9.
- PRENTANT, M. et BOBIN, G., 1966. — Bryozoaires. II. - Chilostomes Anasca. *Faune de France*, 68, 647 pp., 210 fig.
- RYLAND, J.S., 1968. — Terminological problems in Bryozoa. *Atti Soc. It. Sc. nat. e Museo civ. St. nat. Milano*, 108, pp. 225-236.
- RYLAND, J.S., 1970. — Bryozoans. 175 pp. Hutchinson Univ. Libr., London.
- SILÉN, L., 1942. — Cheilostomata Anasca collected by Prof. Dr. Sixten Bock's Expedition to Japan and the Bonin Islands, 1914. *Ark. f. Zool.*, 33 A, 12, pp. 1-130, pl. 1-9.
- SILÉN, L., 1944. — On the formation of the interzooidal communications of the Bryozoa. *Zool. Bidr. Uppsala*, 22, pp. 433-488, pl. 1.
- SILÉN, L., 1945. — The main features of the development of the ovum, embryo and ooecium in the oociferous Bryozoa Gymnolaemata. *Ark. f. Zool.*, 35 A, 17, pp. 1-34.
- WATERS, A.W., 1887. — On Tertiary Chilostomatous Bryozoa from New Zealand. *Quart. J. geol. Soc.*, 43, pp. 40-72, pl. 6-8.
- WATERS, A.W., 1898. — Observations on Membraniporidae. *J. Linn. Soc. Zool.*, 34, pp. 654-693, pl. 47-49.
- WATERS, A.W., 1924. — The ancestrula of *Membranipora pilosa* L. and of other Cheilostomatous Bryozoa. *Ann. Mag. nat. Hist.* (9), 14, pp. 594-612, pl. 18-19.
- WOOLLACOTT, R.M. et ZIMMER, R.L., 1972. — Origin and structure of the brood chamber in *Bugula neritina* (Bryozoa). *Mar. Biol.*, 16, 2, pp. 165-170.