

OBSERVATIONS
SUR *MONOBRACHIUM DRACHI* MARCHE-MARCHAD
HYDRAIRE (LIMNOMEDUSAE)
A MÉDUSE NON PÉLAGIQUE
COMMENSAL D'UN LAMELLIBRANCHE
DE LA CÔTE OCCIDENTALE D'AFRIQUE (1)

par

Igor Marche-Marchad

Département de Biologie marine de l'I.F.A.N. (Dakar) et Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins
(Muséum National d'Histoire Naturelle).

Résumé

Le genre *Monobrachium* est un Hydroïde commensal de certains petits Lamellibranches. Trois espèces sont connues aujourd'hui : *M. parasitum* Mereschkowsky 1877, *M. drachi* Marche-Marchad 1963 et *M. antarctica* Robins 1972. Sa large distribution géographique va de l'Arctique à l'Antarctique et il est aussi connu de la Californie et de la côte Ouest de l'Afrique (Sénégal).

M. drachi, commensal du Lamellibranche vivipare *Cuna gambiensis* Nicklès, est caractérisé par la présence d'un hydrorhize sans zoïdes défensifs et qui couvre d'un coussinet régulier toute la surface de la coquille. Le tentacule de l'hydranthe présente un axe endodermique. Le médusoïde possède quatre canaux radiaires bien développés, le long desquels se trouvent quatre gonades, un canal circulaire vestigial et quatre tentacules rudimentaires courts. Le manubrium est très petit et fermé. L'étude *in vivo* montre que le médusoïde est libéré et présente une courte vie benthique pendant laquelle sont expulsés les produits génitaux au travers de l'ouverture du vélum.

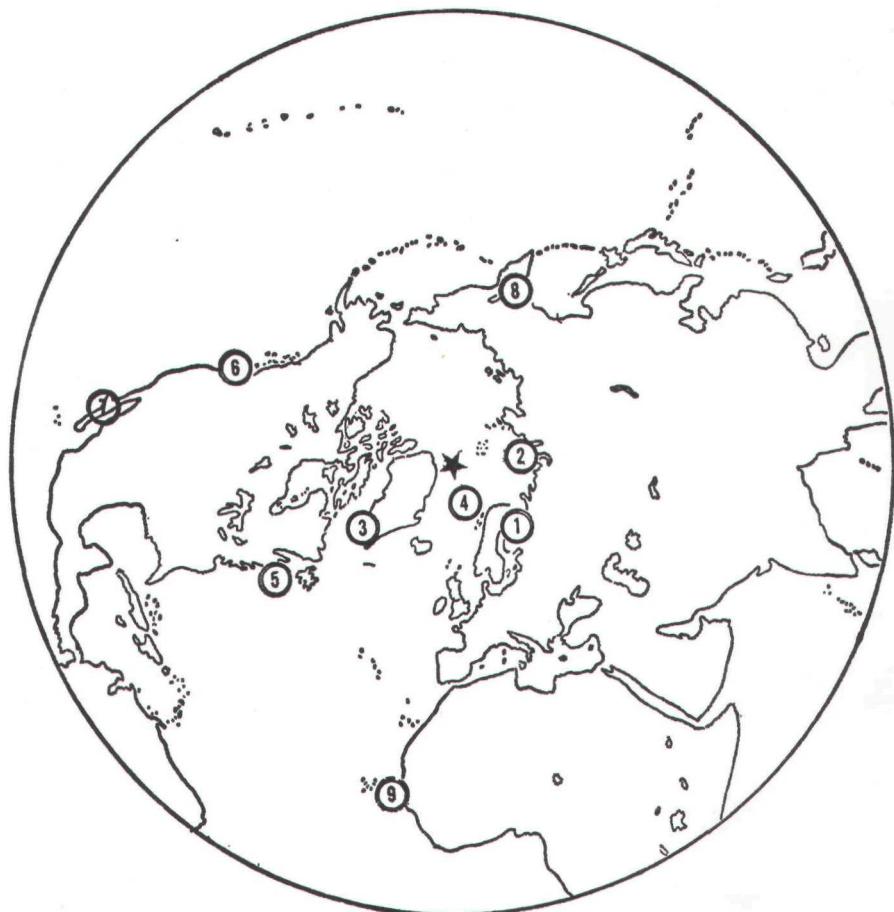
La fécondation est externe. Le nombre des œufs est voisin de 100 et leur diamètre atteint environ 100 μ . L'étude *in vivo* montre une étroite adaptation de *M. drachi* à l'écologie et l'éthologie de son hôte, *Cuna gambiensis*.

Le genre *Monobrachium* a été créé en 1877 par M.C. Mereschkowsky pour un Hydraire à polype muni d'un seul tentacule trouvé dans la Mer Blanche sur *Tellina solidula* et nommé *M. parasitum* Mereschkowsky. L'espèce fut par la suite signalée sur divers autres Lamellibranches des mers froides d'Asie et d'Europe, notamment au Groenland, ainsi que sur les côtes Est et Ouest de l'Amérique du Nord, d'abord aux hautes latitudes, puis en Californie (C. Hand, 1957).

(1) Le présent article a été écrit en 1964 mais sa publication fut retardée pour diverses raisons matérielles. Des modifications d'ordre mineur ont été apportées au texte original afin de tenir compte de la découverte de *Monobrachium antarctica* Robins, 1973.

Un exemplaire a été également observé sur un Foraminifère arénacé du genre *Haplophragmoides*.

En 1959 (1), nous avons dragué un *Monobrachium* dans la baie de Gorée (Sénégal) par $14^{\circ} 40'N$, qui représentait à la fois la première localité africaine et la station la plus méridionale du genre.



CARTE 1

Distribution de *Monobrachium parasitum* Mereschkowsky et de
M. drachi Marche-Marchad.

M. parasitum.

1 : Mer Blanche ; 2 : Mer de Kara (Nouvelle Zembla) ; 3 : Sud-Ouest du Groenland ;
4 : Spitzbergen ; 5 : Gaspé (côte Est du Canada) ; 6 : Colombie Britannique ;
7 : Californie ; 8 : Mer d'Okhotsk.

M. drachi.

9 : Baie de Gorée (Sénégal).

Monobrachium a été trouvé sur des individus vivants du Lamelibranche *Cuna gambiensis* (Nicklès, 1955), jusqu'à présent unique représentant Ouest-africain d'un genre de Crassatellidae connu dans la région indo-pacifique par plusieurs espèces. Plusieurs dizaines

(1) Marche-Marchad, in D.W. Naumov (1960, p. 506).

d'exemplaires de ce minuscule Mollusque qui dépasse rarement 2,5 mm de long, presque tous porteurs d'une colonie de *Monobrachium*, ont été récoltés à différentes reprises devant l'île de Gorée (Sénégal), par 10 à 18 m de profondeur, sur un fond de sable grossier à *Amphioxus*.

L'étude de cet Hydraise nous avait montré qu'il s'agissait d'une espèce nouvelle, la seconde du genre et que nous avons nommée *Monobrachium drachi* (Marche-Marchad, 1963).

Une troisième espèce *Monobrachium antarctica* (Robins, 1973) a été découverte depuis, à l'extrême Sud de l'hémisphère austral, dans les Orcades du Sud par 60° 43'S, sur divers Lamellibranches (*Mysella*, *Nucula*, etc.).

Diverses descriptions de *Monobrachium parasitum*

Le genre *Monobrachium* a été longtemps considéré comme monotypique, toutes les colonies trouvées jusqu'à présent dans les différentes régions du globe et sur divers hôtes ayant été rapportées à l'espèce décrite par Mereschkowsky. La découverte de deux autres espèces incite à accorder plus d'attention aux divergences notables que l'on constate dans les descriptions de *M. parasitum* données par les auteurs. Les contradictions laissent en effet entrevoir l'existence possible de plus d'une espèce confondues jusqu'à présent sous cette dernière dénomination ; en voici les principales :

1 - le tentacule du polype serait creux d'après Mereschkowsky (1877) et Naumov (1957) et plein selon Wagner (1890) ;

2 - un étranglement serait présent au-dessous de l'hypostome du polype d'après Naumov. Il n'y aurait pas d'étranglement selon Mereschkowsky et selon Fraser (1944). Un des quatre polypes figurés par Hand possède ce rétrécissement ;

3 - Les zoïdes défensifs figurés par Fraser et par Hand, si caractéristiques d'aspect et de situation (probablement les pseudonématophores de Wagner ?) n'ont pas été observés par Naumov ;

4 - les tentacules de la méduse sont creux pour Mereschkowsky et pour Hand. Ils seraient pleins d'après Wagner ;

5 - les statocystes ne paraissent avoir été observés et décrits que par Hand. Toutefois, Naumov admet implicitement leur existence puisque, selon lui, il s'agirait d'un caractère général des Limnoméduses ;

6 - enfin, Naumov comme Mereschkowsky ne met pas en doute le caractère médusoïde, c'est-à-dire sessile, de la génération sexuée. Wagner et Hand soulignent par contre qu'ils ne sont pas certains que les méduses observées par eux à l'intérieur des gonothèques ne sont pas libérées à maturité. Fraser (1944) dit clairement dans sa diagnose de la famille des Monobrachiidae que la génération sexuée est libre ("gonophores producing free medusae").

Compte tenu des caractères morphologiques et biologiques qui séparent la forme de l'Océan Pacifique de celle de l'Arctique-Nord Atlantique, et dont d'ailleurs il ne mentionne qu'une partie, Robins propose que le nom de *M. parasilum* soit réservé à cette dernière.

DESCRIPTION DE *MONOBRACHIUM DRACHI* (MARCHE-MARCHAD)

A) Disposition de la colonie

L'hydrorhize recouvre les deux valves de la coquille formant sur la surface dorsale de celle-ci, c'est-à-dire dans la région de la charnière, un coussinet relativement épais de coenosarque, qui supporte la colonie proprement dite, formée de polypes et de gonophores (1) en nombre indéterminé. Ces derniers s'insèrent directement sur le coussinet par l'intermédiaire d'un court pédoncule. Les colonies que nous avons observées étaient toujours unisexuées.

En règle générale, les gonophores sont situés à l'intérieur de la colonie et les polypes à la périphérie, leur unique tentacule étant dirigé vers l'extérieur par rapport à la bouche. Dans les colonies particulièrement âgées et fournies, les zoïdes peuvent déborder assez largement la région dorsale, le long du bord des valves.

Un des faits les plus remarquables de la morphologie de *Monobrachium drachi* est la disposition des stolons qui recouvrent entièrement les deux valves de la coquille. Ces stolons forment un réseau d'une surprenante régularité coïncidant exactement avec la double sculpture concentrique et radiale du test du Mollusque-hôte. Aux intervalles des 26 côtes radiales correspond un faisceau de stolons disposés en éventail ; ceux-ci sont réunis par d'autres stolons nettement plus minces qui parcourent les sillons formés par l'intervalle des côtes concentriques. Ces sillons transversaux s'interrompent chaque fois que les sillons concentriques s'atténuent ou disparaissent par suite d'une variation accidentelle de la sculpture. Le réseau est absolument invisible sur une coquille qui n'a pas subi une décalcification totale préalable, ce qui se produit par exemple lors de la fixation histologique de la colonie par le Bouin acétique mais, après cette opération, il apparaît avec la plus grande netteté.

L'ensemble de l'hydrorhize y compris les « mailles » du réseau, c'est-à-dire l'intervalle entre les stolons, est revêtu d'un mince péri-sarque qui entoure la base des hydranthes et forme la paroi des gonothèques renfermant les méduses. La surface de ce péri-sarque de texture feutrée supporte toutes sortes de débris de nature biogène, tels que frustules de Diatomées, spicules d'Eponges, etc. Le nombre de gonophores peut atteindre 12 chez quelques colonies particulièrement développées, ce qui contraste avec *M. parasitum* où on n'en a jamais signalé plus de 4.

(1) Nous utilisons le terme de gonophore dans l'acception très générale d'individu porteur de gonades.

B) Observations anatomiques et histologiques

L'étude histologique sommaire, que nous avons effectuée, d'une douzaine de colonies de *Monobrachium drachi* confirme d'une façon générale les observations anciennes de Wagner sur *M. parasitum*.

a) Cnidome.

Le cnidome est constitué d'une seule catégorie de cnidocystes appartenant au type eurytèle hétérotriche microbasique.

b) Hydrorhize.

Nous avons vu que l'hydrorhize se composait d'un coussinet de coenosarque situé dans la région de la charnière de la coquille du Mollusque-hôte et d'un réseau dense de stolons couvrant entièrement les deux valves de la coquille. Le coussinet qui supporte la touffe des gonozoïdes et des gastrozoïdes est creusé de tubes réguliers disposés dans le sens radial de la coquille, leur diamètre diminuant du centre de la colonie vers la périphérie. Ces tubes sont formés d'un épithélium ayant la structure typique de l'endoderme des Hydriaires. Les stolons périphériques sont les prolongements de ces tubes et leur paroi interne a la même structure histologique. Les cavités gastriques des zoïdes communiquent largement avec la lumière des stolons au niveau du coussinet sur lequel les zoïdes viennent s'insérer. Entre cet endoderme et l'ectoderme on aperçoit des cellules d'aspect indifférencié et, surtout, de très nombreux cnidocystes à différents stades de développement, ce qui a été déjà observé par Wagner chez *M. parasitum*. Dans les jeunes colonies de *M. drachi*, ces stades juvéniles des cnidoblastes sont nettement plus nombreux à la périphérie du coussinet de coenosarque, ce qui est en accord avec le fait que la croissance de la jeune colonie s'effectue par la périphérie.

c) Gonophore et méduse.

Nous avons vu que, dans le genre *Monobrachium*, le gonophore est directement attaché sur l'hydrorhize par un court pédoncule. Le gonophore de *M. drachi* est nettement plus allongé que celui de *M. parasitum*, sa longueur atteignant trois fois sa largeur. Le gonophore femelle mesure 900 à 1 200 μ de long sur 300 à 400 μ de large, le gonophore mâle étant sensiblement plus petit. Examiné *in vivo*, le gonophore laisse voir par transparence une méduse de même forme, allongée et ornée de quatre bandes longitudinales de couleur marron auxquelles correspond un sillon, chez la méduse femelle. Chez celle-ci, à maturité, on aperçoit entre les bandes marron de très nombreux ovocytes de couleur blanche, étroitement serrés les uns contre les autres et qui donnent aux gonophores l'aspect d'un minuscule épi de maïs. Une coupe transversale des gonophores femelles montre qu'ils sont formés de quatre massifs allongés le long de la face interne des

quatre canaux radiaires, sans aucune trace de subdivision en deux lobes, tout au moins chez la femelle, alors que c'est le cas chez *M. parasitum*. Chaque gonade se compose de deux à quatre files longitudinales d'ovocytes étroitement accolés qui apparaissent sur une coupe transversale de la méduse sous l'aspect d'un massif cellulaire arrondi, appliqué contre la face interne d'un canal radiaire. Comme chez *M. parasitum*, ces canaux sont bien développés et l'épithélium de la face interne — celle qui supporte la gonade — est nettement épaissi. Quand les ovocytes grandissent, les gonades finissent par remplir presque entièrement la chambre sous-ombrelleaire, à l'exception de la partie aborale qui reste vide. Les coupes longitudinales y révèlent la présence d'un minuscule manubrium plein. Le canal circulaire est vestigial et les statocystes n'ont pas été observés. Le vélum petit à ouverture étroite, est entouré de quatre tentacules pleins en forme de moignons arrondis (16 chez *M. parasitum*).

d) Polype.

En ce qui concerne le polype, nous avons examiné avec une attention toute particulière la structure des tentacules, ceux de *M. parasitum* ayant donné lieu, comme nous l'avons déjà dit, à des observations apparemment contradictoires. L'examen histologique ayant porté sur une dizaine de colonies, c'est donc 100 à 150 polypes et autant de tentacules diversément orientés qui ont été coupés en série.

Dans tous les cas, nous avons constaté l'existence, dans le tentacule, d'un axe endodermique *plein*, d'aspect peu différent de celui qui a été décrit par Wagner. Il est constitué par un petit nombre de files longitudinales de grandes cellules aplatis de type chordal, aux contours sinués et au cytoplasme rejeté à la périphérie, probablement par une grosse vacuole. L'« axe protoplasmique » central décrit et figuré par Wagner est peu visible mais le protoplasme semble toujours abondant vers l'extrémité du tentacule. La cavité gastrique fait une légère hernie vers la base de ce dernier et s'y termine en cul-de-sac. Les cellules épithéliales qui tapissent la cavité gastrique, granuleuses et remplies d'inclusions, se continuent par les grandes cellules de l'axe endodermique tentaculaire. Cette continuité entre l'endoderme de la cavité gastrale et celui du tentacule est importante à noter du point de vue systématique. Elle caractériserait, selon Naumov, ceux des Limnomedusae dont les tentacules sont pleins (par exemple, *Gonionemus*). Il existe dans la partie moyenne du polype une épaisse lame de mésoglée qui s'insinue entre la base des cellules ectodermiques formant des crêtes et des boursouflures. Contrairement à ce qui existe chez *M. parasitum*, les prolongements de la mésoglée vers l'endoderme sont pratiquement inexistant. La mésoglée s'amincit à mesure qu'elle approche de l'hypostome.

Au niveau de l'hypostome, nous avons retrouvé les cellules endodermiques longues et étroites à noyau basai et à protoplasme chromophile, finement granuleux, décrites et figurées par Wagner ; ces cellules ne laissent à l'intérieur de l'hypostome qu'une lumière très étroite, en forme de fente quadrangulaire (Planche I, 2). Enfin, les cellules ectodermiques sont un peu plus hautes au sommet de l'hypo-

stome formant un épaississement bourré de cnidocystes. Cette structure a déjà été remarquée chez *M. parasitum* par Naumov qui l'a rapprochée de ce qui existe chez les polypes d'autres Limnoméduses tels que *Craspedacusta* et *Lar.*

C) Observations biologiques

Maintenue pendant plusieurs jours en aquarium, l'association *Monobrachium*-Lamellibranche a fait dès 1960 l'objet d'observations intéressantes la morphologie et la biologie de l'Hydraire ainsi que les rapports des deux organismes associés. Le comportement de la génération sexuée, qui présente en l'occurrence un intérêt particulier, a été suivi aussi complètement que le permettait à l'époque l'imperfection de nos instruments optiques et des installations.

a) Eclosion et comportement de la méduse de *M. drachi*.

Les premières éclosions de méduses que nous avons observées, un mâle et deux femelles, se produisirent dans un microaquarium, le 8 février vers 8 heures. La température de l'eau était de 22 °C. Le comportement des méduses, au moment de l'éclosion et pendant l'émission des gamètes qui a suivi presque aussitôt, a été observé à la loupe binoculaire. L'abandon de la gonothèque s'est effectué par une fente latérale dont l'emplacement ne paraît pas prédéterminé. Le corps de la méduse se faufile par l'ouverture, à l'aide de mouvements alternatifs de contraction et d'elongation et tombe sur le fond sans que le moindre mouvement de nage ait été esquissé.

Les méduses des deux sexes apparaissent comme de petits organismes vermiformes, extrêmement contractiles, ornés de quatre bandes longitudinales de couleur marron qui correspondent à l'emplacement des canaux radiaires. Le vélum, très étroit, demeure fermé un certain temps si bien qu'un violent brassage des produits génitaux se produit dans la cavité sous-ombrelle au cours des contractions de la méduse ; le mouvement des ovules est particulièrement bien visible grâce à leur grande taille.

Ces méduses sont capables de faibles déplacements, probablement juste suffisants pour les amener à proximité de celles du sexe opposé. Il semble qu'une petite papille située au centre de l'exombrelle, bien apparente sur une méduse vivante mais invisible après fixation histologique, agisse à la façon d'une ventouse et lui facilite le mouvement. Ces papilles jouent, en tout cas, un rôle certain au moment des émissions des gamètes. Celles-ci ont été observées le 8 février presque simultanément chez les méduses des deux sexes et une heure environ après leur éclosion, sans qu'il ait été possible de voir laquelle a précédé l'autre.

Au terme d'une série de contractions particulièrement vives, au cours desquelles la silhouette de la méduse ne cesse de changer, celle-ci se fixe par le centre de son exombrelle, à l'aide de sa papille adhésive, à la paroi du récipient et expulse rapidement une première portion de ses ovules. Bien qu'éjectés un par un à travers un vélum

très étroit qui les déforme momentanément au passage, les ovules pondus se retrouvent plongés dans une gelée absolument transparente qui a pour effet visible de maintenir la cohésion de la ponte et d'assurer son adhérence au substrat. La deuxième portion des ovules ne tarde pas à être émise de la même façon que la première ; les contractions de la méduse commencent alors à faiblir et à s'espacer puis elle meurt 2 à 3 heures après. Le nombre des ovules d'une ponte varie entre 90 et 140, chiffres extrêmes observés jusqu'à présent (une demi-douzaine de pontes comptées sur la vingtaine que nous avons observées).

Les œufs sont parfaitement sphériques, d'un blanc opaque, et mesurent entre 100 et 104 μ . Cette opacité des œufs chez les Hydriaires est due, d'après Naumov, à une surcharge en vitellus et serait le signe d'un développement non pélagique, ce qui est bien le cas ici. La fécondation a été observée presque aussitôt après la ponte, lors de l'élosion des premières méduses observées, et la segmentation des œufs suivie très superficiellement.

b) Commensalisme.

Les relations de commensalisme entre *Cuna* et *Monobrachium drachi* ainsi que les conséquences biologiques (alimentation, etc.) qui en découlent pour ce dernier, ont également donné lieu à quelques observations intéressantes. Wagner, qui avait observé l'enfouissement des *Tellina calcarea* dépourvues de colonies de *Monobrachium*, avait supposé que l'enfoncement concomitant de l'Hydraire rendait le tentacule inutilisable pour son possesseur. Il avait en conséquence émis l'hypothèse que le tentacule pouvait s'allonger considérablement au-dessus de la surface des sédiments et, prenant l'apparence d'un petit ver, servait à attirer à portée des siphons de l'hôte les proies dont celui-ci se nourrissait. « De la sorte », concluait Wagner, « la Telline, recouverte de *Monobrachium* trouverait plus facilement sa nourriture et nous aurions là un cas de symbiose ». En émettant cette curieuse hypothèse, l'auteur méconnaissait évidemment le régime des Tellines qui ne sont pas des macrophages mais des « deposit-feeders ». Quant au régime alimentaire de l'Hydraire, Wagner avait admis, moins audacieusement, que celui-ci se nourrissait des excréments du Bivalve.

C. Hand qui, lui non plus, n'avait pu observer de colonie vivante de *Monobrachium*, a supposé que l'Hydraire « pêchait » dans le courant inhalant produit par le Mollusque-hôte. Il avait remarqué qu'à l'exception de *Macoma calcarea* (= *Tellina calcarea*) tous les Bivalves porteurs de colonies étaient, soit dépourvus de siphons, soit munis de siphons très courts, ce qui implique une position très superficielle du Mollusque, à peine enfoncé dans les sédiments. Selon cet auteur, l'existence de l'Hydraire devait être conditionnée par cette situation du Bivalve-hôte car il lui paraissait peu probable que le premier puisse survivre si l'autre s'enfouissait profondément. Sans que l'idée soit nettement exprimée, il semble que C. Hand ait conclu que l'Hydraire devait se trouver obligatoirement *au-dessus* de la surface des sédiments, ce qui est évidemment le cas général pour l'immense majorité des Hydriaires coloniaux.

Nos observations sur *Cuna gambiensis* (Marche-Marchad, 1963), Bivalve également dépourvu de siphons, ont montré que, si celui-ci ne s'enfonce jamais bien profondément dans les sédiments, il peut occuper une position indifférente par rapport à leur surface. Il peut être entièrement enfoui et invisible, comme il peut montrer l'une ou l'autre de ses faces antérieure, dorsale, etc. Il en est de même de l'Hydraire qui peut être soit recouvert de sable, position la plus fréquente lorsque la colonie est bien vivace, soit découvert entièrement ou en partie. Non seulement l'Hydraire ne paraît pas souffrir de son séjour dans les sédiments, mais il semble bien que ceux-ci constituent sa « zone alimentaire » normale.

Monobrachium drachi est, à son échelle, un macrophage tout à fait typique, sa nourriture consistant essentiellement (1) en animalcules vivant dans le sable, tels que : Crustacés, Nématodes, Polychètes, etc. La voracité d'un polype est assez remarquable : un Nématode aussi long que lui est ingéré en moins d'une demi-heure, tandis qu'un Polychète de près d'un centimètre, placé au contact de la colonie, est maîtrisé en quelques secondes, après de violents soubresauts. Dans ce dernier cas où la proie est par trop volumineuse, plusieurs polypes prennent part au repas, appliquant leurs bouches contre le tégument de la victime qui est vidée en un temps plus ou moins long.

Notons que la capture spontanée des proies n'a jamais été observée en surface, mais les polypes d'une colonie venant à être extraite du sable avaient été vus continuant le repas commencé. C'est ainsi que nous avons observé des polypes presque sphériques, doubles de leur volume normal et dont la cavité gastrique contenait une masse indistincte qu'un appendice articulé dépassant de la bouche faisait reconnaître pour un Crustacé.

Cuna gambiensis est un microphage filtrant appartenant au sous-groupe « A » de Turpaeva (1953) dont les représentants se nourrissent de particules en suspension dans la couche d'eau immédiatement en contact avec le fond. En conséquence, Bivalve et Hydraire appartiennent à deux niches bien séparées si bien qu'il ne semble exister entre eux aucune concurrence d'ordre alimentaire. Ce fait n'est pas sans importance car, étant donné la petitesse du Bivalve et le volume relativement considérable de la colonie qu'il supporte, si celle-ci « pêchait » dans le courant inhalant, il paraît vraisemblable que la quantité de nourriture ainsi interceptée aurait fini par affecter sérieusement la vie de l'hôte.

Notons en passant que cette neutralité quant aux rapports trophiques n'est pas la règle dans les associations similaires. Dans la station à *Cuna gambiensis*, nous avons trouvé un autre Bivalve, *Aloidis sulcata*, dont les individus servent presque toujours de support à une petite colonie de l'Hydraire *Clava cornucopiae* (Clavidae) (2) ; celle-ci est située tout entière à la partie postérieure de

(1) Certaines observations encore incomplètes laissent supposer qu'il pourrait se nourrir également de « pseudofèces », déchets enrobés de mucus et rejetés par la cavité palléale de *Cuna*. Rappelons que Wagner avait pensé que *M. parasitum* consommait les excréments de l'hôte.

(2) Ce serait la première fois que cette espèce est observée sur la côte occidentale d'Afrique.

la coquille qui forme une sorte de bec autour des siphons. Ces derniers, très courts (ce Mollusque est également un microphage filtrant du sous-groupe A) sont surplombés par les polypes de l'Hydraire qui « pêche » manifestement dans le courant inhalant produit par le Mollusque. Il y a donc ici un détournement effectif de nourriture au bénéfice de l'Hydraire, mais qui doit être sans conséquence pour l'hôte étant donné la disproportion de taille entre celui-ci et la colonie de *Clava*.

La « raison sociale » de l'association *Cuna-Monobrachium* est probablement du type classique, les profits paraissant mutuels. L'Hydraire bénéficie, grâce au Bivalve qui est très actif et se déplace fréquemment, d'une mobilité appréciable, avantage certain pour les organismes sessiles de petite taille car le faible volume d'eau ou de sédiments exploré est alors compensé par la fréquence des déplacements. Quant au Bivalve, on peut admettre qu'il est au moins partiellement protégé contre les petits prédateurs endopsammiques, tels que les *Natica*, par les cnidocystes de l'Hydraire. Ce fait est attesté non seulement par la vive réaction de fuite de grosses Natices telles que *Natica fulminea* ou *N. collaris*, mises en contact avec une colonie de *Monobrachium*, mais aussi par le décompte des valves perforées recueillies dans la station à *Cuna*. Celui-ci montre que les individus de cette espèce (colonisés dans une proportion voisine de 100 p. 100), sans être absolument à l'abri des prédateurs, sont attaqués trois fois moins que les autres Bivalves de taille comparable.

DISCUSSION

La morphologie des générations sexuée et asexuée de *M. drachi*, comparée à celle des polypes et méduses typiques, apparaît comme d'une très grande simplicité de structure et cette simplicité semble en accord avec la spécialisation très poussée et l'écologie particulière de *M. drachi*. Ainsi, les structures les plus simples dériveraient des structures plus complexes par oligomérisation (Dogiel).

a) Le type morphologique « polype » caractérisé par un appareil de capture et de défense composé de tentacules périibucaux plus ou moins nombreux est, sans aucun doute, une structure heureuse qui a « réussi » sur le plan du progrès évolutif, puisqu'elle est largement représentée, à peine légèrement modifiée parfois, dans tout un immense phylum. Mais ce type d'appareil caractérise des sestonophages, c'est-à-dire des organismes fixés dont les tentacules étalés en couronne et baignant en pleine eau attendent passivement les proies ou les particules alimentaires que leur apportent les courants.

Une diminution du nombre des tentacules, lorsqu'elle est importante, paraît être avant tout en relation avec un changement plus ou moins radical des rapports trophiques avec le milieu. Cette diminution s'observe le plus souvent chez des Hydriaires commensaux mais uniquement chez ceux qui, manifestement, ont cessé d'être sestonophages ou, de façon plus générale, ont cessé d'attendre passivement leur

nourriture (1). En effet, le polype de *Clytia bakeri*, commensal d'un *Donax* et d'un *Olivella californiens* (Dales, 1957), a conservé intégralement la structure typique des Hydriaires thécophores y compris la couronne de tentacules, mais probablement aussi leur mode d'alimentation. Par contre, chez les polypes de *Proboscidactyla sabellarum* (Limnomedusae) qui se nourrissent des débris alimentaires qu'ils recueillent sur la couronne de palpes du Polychète-hôte, le nombre de tentacules diminue jusqu'à deux.

Monobrachium drachi, qui se nourrit d'animalcules capturés dans le sable, n'en possède plus qu'un. Les observations *in vivo* sur le comportement de cette espèce montrent d'ailleurs que la forme très allongée du polype et du tentacule, leur grande mobilité dans tous les sens, leur possibilité d'extension, constituent autant d'avantages pour une existence en grande partie endopsammique. Cette forme leur permet de se faufiler plus aisément entre les grains de sable, leur facilitant une recherche plus active des proies ; nous sommes loin de l'attente passive de la nourriture, telle qu'elle existe chez les Hydriaires sestonophages, et des structures liées à cette biologie.

b) La génération sexuée de *M. drachi* ne présente pas moins d'intérêt que la génération polypoïde. C'est la seconde espèce de Limnoméduse à phase sexuée benthique connue, la première étant *Armohydra janowiczi* Swedmark et Teissier dont Lacassagne vient d'élucider le cycle (2). La présence de canaux radiaires, un manubrium rudimentaire à orifice buccal fermé, l'absence d'organes sensoriels, montrent qu'il s'agit d'un eumédusoïde *libre*. Ses caractères et son aspect général sont voisins de ceux de la génération sexuée de *M. parasitum* telle qu'elle a été décrite et figurée par Mereschkowsky, Wagner ainsi que Naumov, mais à cela près que cette dernière est fixée. Les structures du tentacule du polype, forme de la gonade, etc. peuvent être considérés comme spécifiques. Par ailleurs, l'eumédusoïde libre de *M. drachi* revêt un certain nombre de caractères qui lui confèrent un aspect dont la signification éthologique et biologique mérite d'être brièvement analysée.

Son organisation fonctionnelle qui lui donne un aspect précaire et fragile paraît au premier abord assez ambiguë et mal adaptée : l'eumédusoïde ne possède ni l'avantage essentiel d'une méduse, ses possibilités de dissémination ni celui attaché à une existence sessile, à savoir une place assurée et une fixation en un milieu meuble assez mouvant. En fait, sa taille, son aspect vermiforme accentué par son mode de progression fait d'une succession de contractions et d'élon-

(1) D'assez nombreux Hydriaires, principalement parmi les Athécates à couronne de tentacules typique, sont plutôt des macrophages que des sestonophages. Néanmoins, ils continuent à attendre passivement les proies que le hasard met en contact avec leur appareil de capture. Certains d'entre eux sont d'ailleurs commensaux de Mollusques ou de Crustacés, au sens étymologique du mot, partageant avec eux la même nourriture.

(2) Lacassagne, M. — Le cycle d'*Armorhydra janowiczi* Sw. et T. (communication au 2^e Congrès international de méiobenthologie, York, 1973).

N.B. : Le comportement du médusoïde de *M. drachi* rappelle, dans une certaine mesure, celui de *Sertularia operculata* L., observé par Teissier (1922). Là aussi, la vie libre est très brève, n'excédant pas une dizaine de minutes. Après deux ou trois minutes de nage, les œufs sont libérés dans la cavité sous-ombrelleaire puis expulsés un par un à travers l'orifice vénère. Il s'agit évidemment d'un phénomène de convergence fonctionnelle.

gations, l'existence au sommet de l'ombrelle d'une aire adhésive, sa ponte enrobée et fixée au substrat sont autant de caractères qui ne sont pas sans évoquer un organisme de type interstitiel, dont les Cnidaires offrent d'ailleurs plusieurs exemples.

Un examen plus attentif des conditions de la vie, qui est très courte, de cette méduse benthique, montre que sa structure fonctionnelle est le résultat d'une double adaptation : d'une part à des conditions écologiques spéciales et exceptionnelles, mais non uniques chez les Hydriaires et, d'autre part, très précise, à l'éthologie de l'hôte.

Il n'y a pas lieu d'insister sur l'adaptation aux conditions écologiques dont le sens est assez évident. On conçoit, en effet, qu'une génération sexuée pélagique soit peu compatible avec une existence mésopsammique, tandis qu'au contraire une méduse démersale et vermiforme constitue une bonne adaptation à un tel mode de vie.

L'adaptation au cycle vital du Bivalve hôte est plus intéressante à examiner. Elle va dans le même sens, d'ailleurs, que l'adaptation à la vie mésopsammique, à savoir la suppression de la phase pélagique. *Cuna gambiensis*, hôte de *M. drachi*, est un Bivalve incubant (observation originale), donnant naissance à de jeunes larves dépourvues de vélum, qui mènent d'emblée, dès leur naissance, une existence endop-sammique, probablement à l'endroit même où elles ont été expulsées de la cavité palléale maternelle. Or, nous avons constaté dans l'évolution des produits sexuels des deux organismes associés, un net synchronisme qui se termine, d'une part par la naissance des jeunes *Cuna* et, de l'autre, par l'éclosion des méduses, celle-ci suivie presque immédiatement, comme on sait, par l'émission des gamètes. La fécondation a été obtenue *in vitro* mais le développement n'a pas été suivi au-delà des premiers stades de la segmentation. Toutefois, il est permis de penser que la fixation des planulas de *M. drachi* a lieu sur leurs contemporains et voisins, les jeunes *Cuna*, de façon précoce. Les planulas trouveraient donc immédiatement dans les générations successives de ce Bivalve une population d'hôtes à coloniser théoriquement illimitée et cela sans phase planctonique préalable. Or, on connaît les graves inconvénients d'une vie pélagique : aléas de la nourriture, rencontre des conditions physiques défavorables, attaques des ennemis, recherche hasardeuse d'un substrat adéquat qui est, dans ce cas précis, un hôpital probablement spécifique et peu répandu. On comprend, dès lors, que la disparition d'un stade planctonique — ou plutôt son remplacement par un organisme démersal à faible rayon de déplacement — puisse constituer une acquisition bénéfique dans l'évolution d'une espèce « non-conquérante ». De plus, la vie apparemment très courte de la méduse, l'expulsion des gamètes survenant très vite après l'éclosion, la brève fixation précédant la ponte, l'enrobage des œufs dans une substance visqueuse et adhésive, tout semble contribuer à empêcher les gamètes de s'évader de la station privilégiée.

Monobrachium drachi n'a jamais été trouvé autrement qu'associé à *Cuna gambiensis* et, inversement, le pourcentage des Mollusques colonisés atteint près de 100 p. 100. Cette spécificité statistique, jointe à l'adaptation éthologique très précise des deux espèces, la forme étonnamment élaborée et « ajustée » de l'hydrorhize, permettent de considérer cette association comme une zoocénose au sens étroit du terme.

Si la nature pélagique des méduses observées par les auteurs américains se confirmait, ce serait, avec le médusoïde décrit par Mereschkowsky et par Naumov, trois types différents de génération sexuée qui existeraient chez le genre *Monobrachium*. Notons en faveur de cette hypothèse, qu'en ce qui concerne la méduse figurée par Hand (1957, fig. 2), les tentacules assez longs, un large vélum et des statocystes lui confèrent un aspect indéniablement pélagique, même si le manubrium fermé est le signe d'une vie brève. Bien que l'auteur ne donne pas de mensurations, la forme arrondie de la gonothèque figurée (1957, fig. 1), très différente de celle en épi de maïs de *M. drachi*, laisse également prévoir une méduse de silhouette classique et, en tout cas, nullement vermiciforme.

Les observations de Robins montrent, chez *M. antarctica*, un médusoïde d'une organisation plus rudimentaire que celle de *M. parasitum* Mereschk. (absence de vélum, de manubrium, etc.). Mais l'auteur suggère néanmoins la possibilité d'une existence transitoire de ces structures, leur régression pouvant être due au développement excessif des gonades. Il pense aussi que, chez cette espèce, la fécondation pourrait être interne et que les planulas, se développant à l'intérieur du médusoïde, elles ne seraient libérées que lorsque les conditions ambiantes deviendraient favorables.

Il est peut-être intéressant de faire remarquer que la génération sexuée est libre (*M. drachi*) ou présumée telle, d'après la structure de la méduse (forme californienne, etc.) chez les formes vivant dans des eaux plus tempérées. Chez les formes soumises aux conditions sévères des mers sub-polaires, les méduses ne sont pas libérées et une partie de leur développement s'effectue ou pourrait s'effectuer dans le corps maternel.

Toutes les différences morphologiques, biologiques, cycliques et écologiques posent, non seulement la question du nombre d'espèces auxquelles elles correspondent, mais aussi celle d'une redéfinition du genre *Monobrachium*.

Summary

The genus *Monobrachium* is a commensal Hydrozoan of some minute Lamellibranchs. Three species are known (*M. parasitum* Mereschkowsky 1877, *M. drachi* Marche-Marchad 1963 and *M. antarctica* Robins 1972) in this genus of wide distribution from Arctica to Antarctica and even in California and west coast of Africa (Sénégal).

M. drachi, commensal of the viviparous *Cuna gambiensis* Nicklès is characterized by the presence of an hydrorhize without defensive zooids which covers as a regular net, all the surface of the shell. The hydranthe tentacle has a ectodermal axis. The medusoid has four well developed radial canals along which spread four gonads, a vestigial circular canal and four rudimentary short tentacles. The manubrium is very small and closed. The study *in vivo* shows that the medusoid is liberated and has a very short benthic life during which the genital products are expelled through the velar aperture.

The fecundation is external; the number of eggs approaches 140 and their diameter, 100 μ . The study *in vivo* reveals a strict adaptation of *M. drachi* to the ecology and ethology of his host *Cuna gambiensis*.

Резюме

Род *Monobrachium* является комменсалом некоторых двухстворчатых моллюсков малых размеров. В данное время этот род известен тремя видами (*M. parasitum* Mereschkowsky 1877, *M. drachi* Marche-Marchad 1963, *M. antarctica* Robins 1972) и имеет широкое распределение, идущее от Арктики до Антарктики, включая Калифорнию и берег западной Африки (Сенегал). *M. drachi* комменсал *Cuna gambiensis* Nicklès, характеризуется наличием гидроризы без защитительных зондов, и покрывающей регулярной сетью всю поверхность раковины моллюска. Щупальце гидранта снабжено энтодермальной осью. Медузоид имеет четыре хорошо развитых радиальных каналов, вдоль которых протягиваются гонады, вестигиальный кольцевой канал и четыреrudиментарных, коротких, щупальцев. Хоботок сплошной и не имеет ротового отверстия.

— Наблюдения *in vivo* показали, что медузоид освобождается и имеет очень краткое бентическое существование, во время которого половые продукты выбрасываются через парусовое отверстие. Оплодотворение внешнее. Количество яиц достигает 140-а, величиной в 100 μ .

Замечена узкая адаптация жизненного цикла *M. drachi* к экологии и этиологии его хозяина, *Cuna gambiensis*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CAMPBELL, H.D., 1967. — *Monobrachium parasitum*, a one Tentacled Hydroid, collected at Vancouver Island. *Pacif. Sri.* XXI (3), p. 431.
- DALES, H.P., 1957. — Commensalism. Mem. Geol. Soc. America v 67, pp. 391-412, 9 fig., 1 pi.
- FRASER, C.M., 1918. — *Monobrachium parasitum* and other west coast hydroids. *Trans. Roy. Soc. Canada* (3), 12, pp. 131-138, 2 pi.
- FRASER, C.M., 1944. — Hydroids of the Atlantic coast of North America. 451 pp., 94 pi., Union Toronto Press.
- HAND, c., 1957. — The systematic affinities and hosts of the one tentacled, commensal hydroid *Monobrachium* with new distributional record. *J. Washington Acad. Sci.*, 47 (3), pp. 84-88, 2 fig.
- LACASSAGNE, M., 1973. — Biologie des Hydrozoaires mésopsammiques. Comm. 2^e Congrès intern. Meiobenthologie York.
- MARCHE-MARCHAD, I., 1963. — Un nouvel hydraire à méduse non pélagique *Monobrachium drachi* n. sp. *C.R. Acad. Se. Paris*, 257, pp. 1347-1349, 1 fig.
- MERESCHKOWSKY, c., 1877. — On a new genus of hydroids from the White Sea with a short description of other new hydroids. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 20, pp. 220-229, 2 pi.
- NAUMOV, D., 1957. — Structure et position systématique de *Monobrachium parasitum* Mereschk (Hydrozoa) (en russe). *C.R. Acad. Se. U.R.S.S.*, 113 (5), pp. 1168-1170.
- NICKLÈS, M., 1955. — Scaphopodes et Lamellibranches récoltés dans l'Ouest-africain. « Atlantide » Rep. 3, pp. 93-237, 9 pi.
- ROBINS, M.W., 1972. — A new commensal Hydroid *Monobrachium antarctica*. *Brit. antarct. Sun. Bull. G.B.* (1972), 28, pp. 75-81, 1 pi.
- TEISSIER, G., 1922. — Observation des médusoïdes libres et des planulas de *Sertularia operculata* L. *Bull. Soc. zool. France*, 47, pp. 357-361, fig. 1-8.
- WAGNER, J., 1890. — Recherches sur l'organisation de *Monobrachium parasiticum* (*sic!*) Merejk. *Arch. Biol.*, 10, pp. 273-309.

Monobrachium drachi

PLANCHE I

1 et 3 : Deux coupes transversales de tentacules d'hydranthes montrant les cellules endodermiques de type chordal remplissant l'axe du tentacle. On aperçoit, hachurant la mésoglée, de fines stries qui représentent les fibrilles des cellules épithélio-musculaires ectodermiques formant la musculature longitudinale de l'hydranthe.
Gross. X 50

2 : Coupe transversale de la partie inférieure d'un tentacle d'hydranthe. La lumière que l'on aperçoit au centre correspond à la légère hernie que forme la cavité gastrique à la base du tentacle. Cette hernie est bien visible sur les deux hydrantes de la figure 11, coupés longitudinalement.
Gross. X 50

4 : Coupe transversale d'un hydranthe passant par la cavité gastrique au niveau des cellules endodermiques phagocytaires. Certaines d'entre elles contiennent des vacuoles à contenu granuleux représentant des particules alimentaires ingérées. Les cellules glandulaires sont ici difficiles à distinguer des cellules phagocytaires.
Gross. X 50

5 : Coupe transversale d'un médusoïde femelle. Noter l'indivision de la gonade en lobes.
Gross. X 16

6 : Coupe longitudinale à travers la région hypostomiale d'un hydranthe. On aperçoit, sous l'ectoderme épaisse à l'extrémité, de longues cellules endodermiques étroites, de teinte foncée, sécrétrices d'enzymes.
Gross. X 30

PLANCHE II

7 : Coupe transversale d'un médusoïde mâle. Remarquer les quatre canaux radiaires. La gonade, ici, semble être irrégulièrement subdivisée en lobes (comparer avec le médusoïde femelle, figure 5).
Gross. X 20

8 : Coupe transversale de l'hypostome au niveau des cellules enzymatiques de l'ectoderme. Celui-ci forme quatre plis très symétriques, marqués à l'extérieur par quatre sillons superficiels creusés dans l'ectoderme.
Gross. X 50

9 : Médusoïde femelle de *M. drachi* libéré, en rétraction. On aperçoit, en bas de la figure, les derniers œufs qu'il vient d'expulser.

10 : Deux colonies de *M. drachi*, *in vivo*.
Gross. X 8

11 : Coupe d'un fragment de la colonie aux individus diversement orientés. A gauche, un hydranthe, sectionné dans le plan longitudinal, dessine un Y dont le jambage de gauche est le tentacle et le jambage de droite l'hypostome. Les deux se continuent par la colonne gastrique qui vient s'insérer après un net rétrécissement sur l'hydrorhize dont on aperçoit un des stolons creux, à droite.
Au milieu et en haut, section frontale d'un hydranthe passant à la fois par la cavité gastrique et le milieu du tentacle. On remarquera que leurs endodermes respectifs sont en continuité.
Dans le coin, en haut à droite, un médusoïde femelle.

Gross. X 16

12 : Coupe longitudinale d'un médusoïde mâle (encore fixé à la colonie). Remarquer la petite taille du tentacle visible à l'extrémité orale du médusoïde, c'est-à-dire au bas de la figure.

Le plan de coupe passe en dehors du manubrium qui devrait se trouver en haut dans la cavité subombrellaire.
Gross. X 16

Le matériel a été fixé au Bouin acétique et coloré à l'azan (à l'exception des préparations 6 et 7, colorées au trichrome de Masson).

Les microphotos ont été exécutées par Mme Cl. Lévi et Mlle F. Darigal, collaboratrices techniques, auxquelles nous adressons nos vifs remerciements.