

**VARIATION DE LA SPICULATION
AU COURS DE LA CROISSANCE
CHEZ *NEOPENTADACTYLA MIXTA* (ÖSTERGREN) 1898.
(HOLOTHURIOIDEA, PHYLLOPHORIDAE)**

par

Jean-Pierre Féral

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins
55, rue de Buffon, 75005 Paris

Résumé

Le squelette d'un spécimen juvénile de *Neopentadactyla mixta* (stade 18 tentacules), récolté à Roscoff, présente des caractères intermédiaires entre celui d'individus plus jeunes et celui d'adultes. Cet exemplaire est complètement décrit ; certaines particularités du squelette de très jeunes individus et d'adultes de cette espèce sont soulignées.

La mise en évidence de la variation de certains types de spicules au cours de la croissance remet en question le choix des critères taxonomiques et leur hiérarchisation.

Introduction

A la suite des travaux de Cherbonnier (1951 et 1953), la faune des Echinodermes de Roscoff (Bretagne-Nord) et des Holothuries, en particulier, est bien connue. Elle a été complétée par les additions récentes de Cabioch (1965) et de Gentil et Mora-Bermudez (1976). Pourtant, un Phyllophoridae de petite taille, récolté en dragage dans la baie de Morlaix, s'est révélé difficilement identifiable. La morphologie de sa couronne calcaire péripharyngienne (critère taxonomique principal chez cette famille) permettait de ranger ce spécimen dans le genre monospécifique *Neopentadactyla mixta* (Östergren). Les spicules tégumentaires les plus caractéristiques de cette espèce sont des tourelles à quatre piliers ; or, celles de notre exemplaire sont, dans leur grande majorité, totalement différentes : elles n'ont que deux piliers terminés par de longues cornes.

Du fait de l'existence d'un unique spécimen dont un seul caractère variait, il n'était pas possible de conclure à une espèce nouvelle. De plus, la petite taille de l'individu étudié, le nombre de ses tenta-

cules, sa gonade très peu développée, indiquaient que j'avais à faire à un juvénile. La comparaison de ses spicules avec ceux des préparations d'individus, soit encore plus petits, soit, au contraire, adultes de *Neopentadactyla mixta*, conservés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, m'a permis de montrer qu'il s'agissait bien de cette espèce, malgré une spiculation apparaissant comme atypique.

Alors que les spicules tégumentaires sont un des critères taxonomiques les plus importants chez les Holothuries, la modification de leur forme au cours de la croissance, chez certaines d'entre elles, sinon chez toutes, soulignent l'importance du choix de ces critères et de leur hiérarchisation.

NEOPENTADACTYLA MIXTA (Östergren) (Fig. 1 et 2)

Synonymie

Voir Heding et Panning (1954, p. 186).

Origine

Baie de Morlaix (Cochons Noirs), dragage, C. Rodriguez-Babio coll., juillet 1978, 30-40 m de fond, gravier vaseux.

Le spécimen étudié était accompagné de deux fragments (couronnes tentaculaires) de *Neopentadactyla mixta*.

Description

A. Morphologie externe

Le spécimen est peu contracté. Son corps, légèrement fusiforme, mesure 2,5 cm de long sur 0,4 à 0,6 cm de large. Les téguments sont blancs, mous, râpeux, minces avec, par endroits, des zones transparentes. Les podia, au nombre de 26 à 39, sont disposés en zig-zag sur les radius, avec un maximum du côté ventral, au milieu du corps. Ils sont assez courts, subcylindriques, et terminés par une large ventouse.

La bouche et l'anus sont terminaux. Il n'y a ni papilles, ni dents anales. On compte 18 tentacules brun clair, dendriformes, inégaux en taille. Il est difficile d'apprécier leur position les uns par rapport aux autres.

B. Anatomie interne

Le *tube digestif* forme une grande boucle et mesure environ trois fois la longueur du corps ; il se termine par un cloaque étroit aux parois assez minces.

Les *poumons* se présentent sous forme de deux sacs arborescents peu ramifiés, blanchâtres, qui remontent jusqu'à l'extrémité du corps.

La *gonade* est très petite, blanche, divisée en deux touffes de filaments courts et épais ; elle est située au tiers antérieur de l'animal, de chaque côté du mésentère dorsal.

Le *complexe bucco-pharyngien* et la *musculature* : le *pharynx* est musculeux. Les *muscles rétracteurs*, de couleur blanche, sont assez forts. Ils s'attachent entre le tiers et la moitié de la longueur du corps à des *bandes musculaires longitudinales* simples.

Le *canal hydrophore*, à parcours rectiligne (2 mm) dans le mésentère dorsal, remonte jusqu'au niveau de la couronne calcaire et se termine par un *madréporite* légèrement calcifié (Fig. 1, b).

La *vésicule de Poli*, unique, est petite (3,5 mm), renflée en sphère à son extrémité.

C. Squelette

La *couronne calcaire péripharyngienne* (Fig. 1, a) est peu calcifiée, haute (4 mm) et formée de 10 pièces divisées en 8 à 12 articles. Les cinq pièces radiales sont fourchues et forment deux longs prolongements très fins. Les cinq pièces interradiales, plus étroites, ont leurs extrémités postérieures bifides. Les pièces radiales et interradiales ne sont pas soudées entre elles.

Les *spicules* sont très nombreux dans le tégument, sur toute la surface du corps, dans les *podia* et l'*introvert*. Ceux des tentacules sont moins abondants.

a. Tégument : les spicules du tégument ont la forme de tourelles qui sont de deux types différents. Les tourelles les plus nombreuses et les plus caractéristiques sont à deux piliers, à disque basai irrégulier, parfois sub-circulaire, percé de 8 à 16 trous dont un central plus grand que les autres. Chaque pilier est terminé par une grande corne lisse (Fig. 1, c et d), simple ou bifide (Fig. 1, e). D'autres tourelles possèdent quatre piliers terminés par des pointes courtes (Fig. 1, f et g). Par ailleurs, on trouve aussi des tourelles à quatre piliers et à base ellipsoïdale (Fig. 1, h) et des tourelles atrophiquées à disque basai très irrégulier.

b. Les *podia* sont renforcés par des tourelles à deux piliers prolongés par des cornes (Fig. 1, i et j). Ces spicules mesurent 50 à 80 μm de hauteur. Les *podia* sont terminés par un grand disque à trous inégaux.

c. Tentacules : les spicules sont ici moins abondants que dans le reste du corps. Ils se présentent sous forme de bâtonnets de deux types. Ils peuvent être droits ou légèrement incurvés, minces, s'élargissant et s'aplatissant plus ou moins aux deux extrémités perforées ou non (Fig. 1, n). D'autres sont plus grands, aplatis sur toute la longueur et percés de trous inégaux (Fig. 1, m). On rencontre également des bâtonnets en formation (Fig. 1, o), quelques petites tourelles (30 à 40 μm) à deux piliers (Fig. 1, p) et quelques plaques perforées à la base des tentacules (Fig. 1, q).

d. Introvert : des tourelles à deux piliers (Fig. 1, 1), semblables à celles des tentacules, y sont très nombreuses, accompagnées de corpuscules crépus (Fig. 1, k).

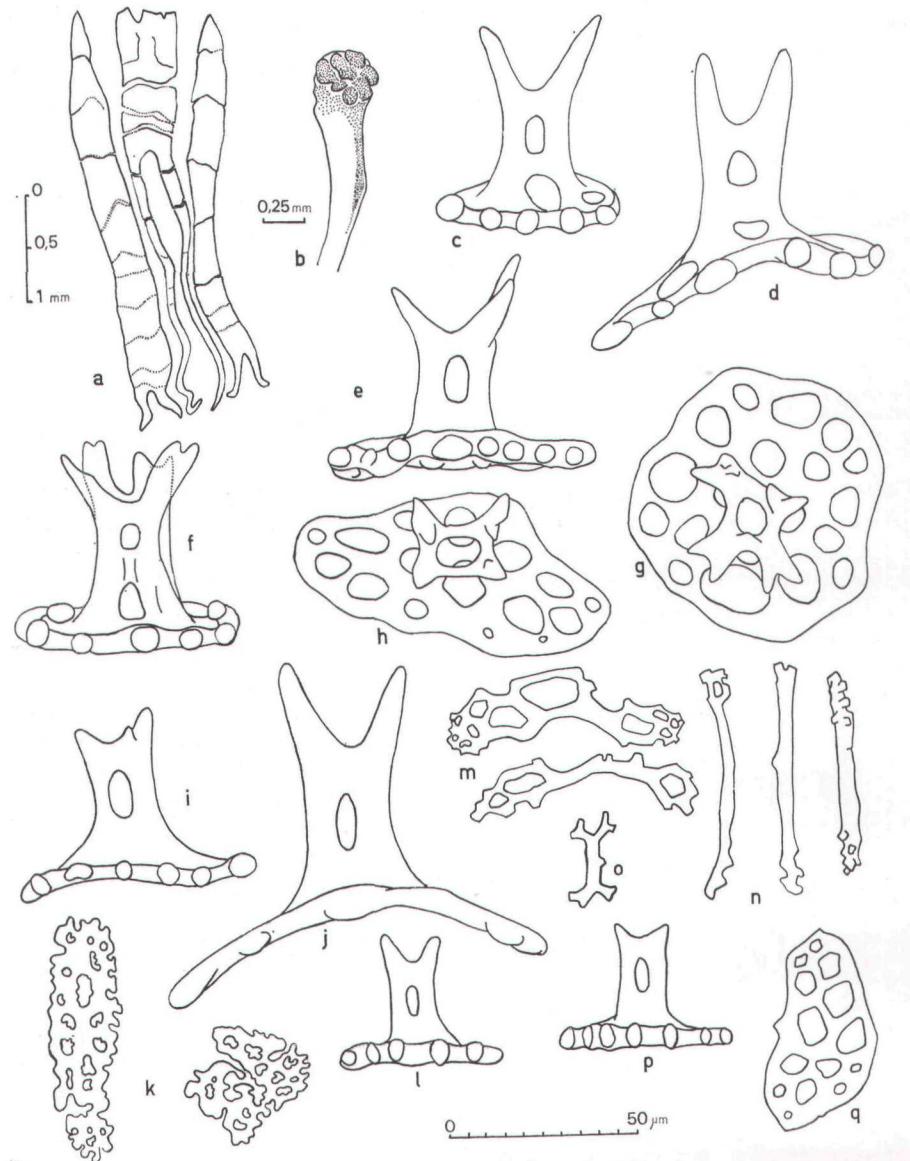


FIG. 1
Neopentadactyla mixta, stade 18 tentacules.

a : couronne calcaire ; b : madréporite ; c, d, e : tourelles à deux piliers du tégument ; f, g : tourelles à quatre piliers du tégument ; h : tourelle à disque basai ellipsoïde du tégument ; i, j : tourelles à deux piliers des podia ; k : corps crépus ; l : tourelle de l'introvert ; m, n, o : bâtonnets des tentacules ; p : tourelle des tentacules ; q : plaque perforée des tentacules.

Toutes les figures, sauf a et b, sont à la même échelle.

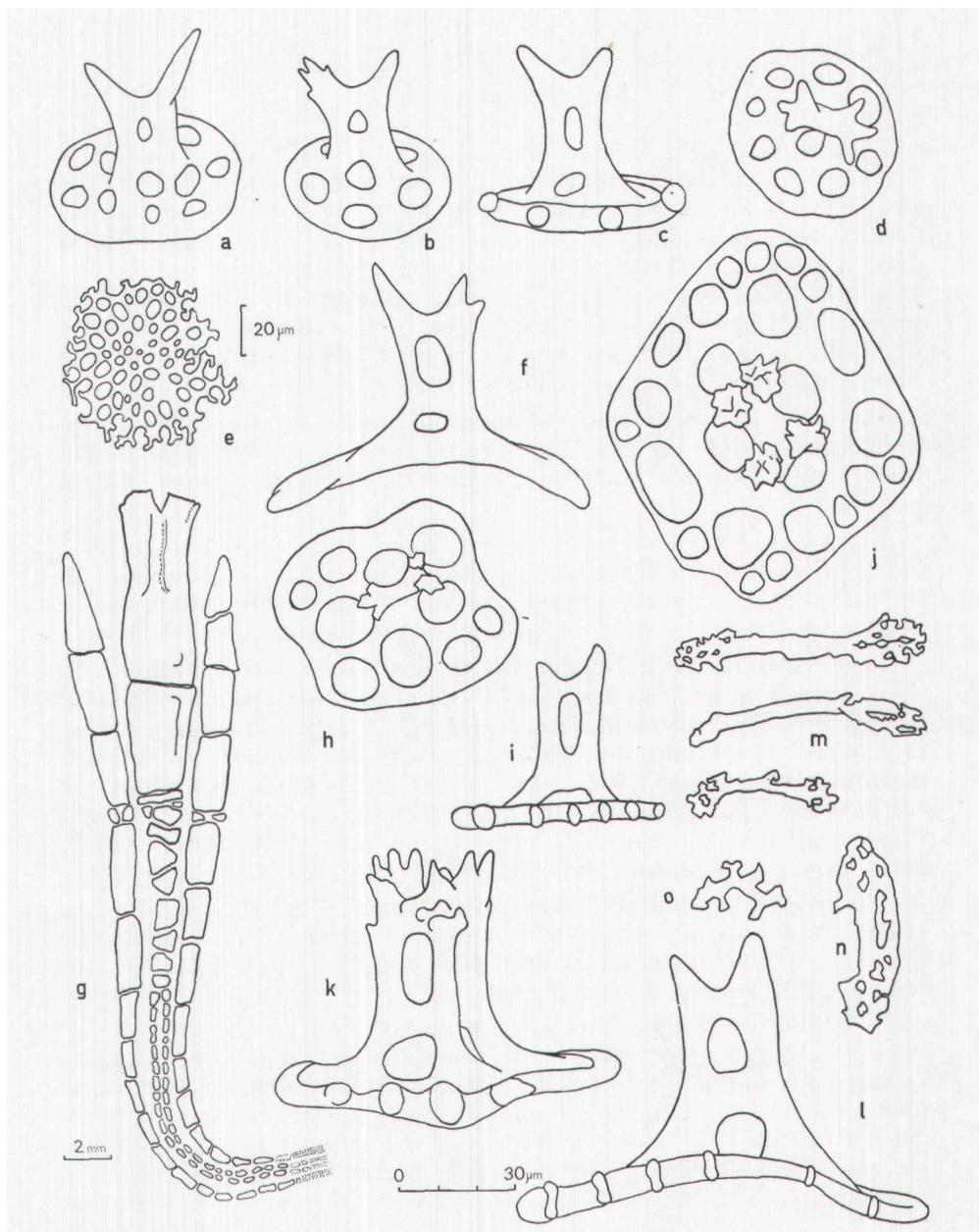


FIG. 2
Neopentadactyla mixta, stade 15 tentacules.

a, b, c, d : tourelles à deux piliers du tégument ; e : disque terminal d'un podia ;
f : tourelle d'un podia.

Neopentadactyla mixta, stade adulte.

g : couronne calcaire ; h, i : tourelles à deux piliers de l'introvert ; j, k : tourelles à quatre piliers du tégument ; l : tourelle à deux piliers du tégument anal ; m, n, o : bâtonnets des tentacules.

Toutes les figures, sauf e et g, sont à la même échelle.

Discussion et conclusion

La morphologie externe du spécimen étudié, forme du corps, couronne tentaculaire, répartition des podia et sa couronne calcaire péripharyngienne, très caractéristique, m'amène à le classer dans la famille des Phyllophoridae, au sens d'Östergren (1907), sous-famille des Semperillinae (Heding et Panning, 1954) et dans le genre *Neopentadactyla* (Deichmann, 1944). Ce genre, actuellement monospécifique, est représenté par *N. mixta* (Östergren), espèce signalée dans l'Atlantique, du golfe de Gascogne à la Norvège et, notamment, des côtes de Bretagne-Nord par Cabioch (1965 et 1968).

Si la couronne calcaire péripharyngienne du spécimen correspond à celle de *N. mixta*, il n'en est pas de même de la grande majorité des spicules qui sont des tourelles à quatre et non deux piliers (Fig. 2, j et k).

D'autres genres de cette même sous-famille possèdent, comme l'exemplaire étudié, des tourelles à deux piliers ; mais, d'une part, leur couronne calcaire péripharyngienne est d'une forme différente et, d'autre part, ces genres n'ont jamais été signalés des mers d'Europe.

Le genre *Neopentadactyla* (Deichmann 1944) a été distingué du genre *Pseudocucumis* Ludwig (1875). Ce dernier était alors représenté sur les côtes françaises par deux espèces, *P. mixta* Östergren (1898) et *P. marioni* (Marenzeller, 1877). *P. marioni*, devenue *Neocucumis marioni* (Deichmann, 1944), était considéré comme endémique de Méditerranée par Koehler (1921 et 1927) et par Mortensen (1927). Elle a toutefois été récoltée depuis, par 560 m de profondeur, au large de la Bretagne (Cherbonnier, 1969).

Cette espèce est parfaitement distincte de *Neopentadactyla mixta* et de l'exemplaire décrit ici par sa couronne calcaire péripharyngienne et même par ses spicules en tourelles à deux piliers de taille plus réduite, sans cornes, et plus épais.

Dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris existent des préparations de spicules d'un exemplaire de petite taille, à 15 tentacules, identifié comme *Pseudocucumis mixta* par Cherbonnier. Ce spécimen a été récolté par Cabioch à Roscoff (chenal des Duons) en 1963, dans du maërl, par 16 m de profondeur. Toutes ses tourelles possèdent deux piliers à grandes cornes, identiques à celle de l'échantillon à 18 tentacules, aussi bien dans le tégument (Fig. 2, a à d) que dans les podia (Fig. 2, f), qui se terminent par un disque calcaire (Fig. 2, e). Les autres exemplaires du Muséum sont de grande taille (8 à 12 cm), à 20 tentacules buccaux répartis en deux cercles (15/5) et à tourelles de type quatre piliers (Fig. 2, j et k). Cependant, une étude plus précise des spicules de la région anale (Fig. 2, 1) et de l'introvert (Fig. 2, h et i) permet également de découvrir l'existence de quelques tourelles à deux piliers, en tous points semblables à celles de notre spécimen.

La couronne calcaire péripharyngienne, complètement calcifiée (Fig. 2, g) et les bâtonnets des tentacules formés (Fig. 2, m et n) ou en voie de formation (Fig. 2, o) sont également identiques.

L'exemplaire étudié possède une spiculation intermédiaire entre celle de la forme juvénile récoltée par Cabioch et celle des autres échantillons conservés au Muséum ; il n'a que 18 tentacules buccaux, sa gonade n'est que très peu développée et la formule de ses tourelles est constituée d'un mélange des types à deux et quatre piliers. Cela me conduit à penser qu'il y aurait remplacement progressif des tourelles du premier type par des tourelles du second au cours de la croissance.

TABLEAU 1

Récapitulation de l'évolution de la forme des spicules au cours de la croissance de *Neopentadactyla mixta*.

	Stade 15 tentacules	Stade 18 tentacules	Stade 20 tentacules
Tégument	Tourelles à deux piliers et à grandes cornes uniquement (Fig. 2, a à d).	Tourelles à deux piliers et à grandes cornes (Fig. 1, c à e). Quelques tourelles à quatre piliers (Fig. 1, f à h).	Tourelles à quatre piliers (Fig. 2, j et k). Quelques tourelles à deux piliers dans la région anale (Fig. 2, l) et dans l'introvert (Fig. 2, h et i).
Podia	Tourelles à deux piliers et à grandes cornes (Fig. 2, f). Disque terminal (Fig. 1, e).	Tourelles à deux piliers et à grandes cornes (Fig. 1, i et j). Disque terminal.	Tourelles à quatre piliers. Disque terminal.
Tentacules		Bâtonnets à extrémités aplatis et perforées (Fig. 1, n). Bâtonnets complètement aplatis (Fig. 1, m). Bâtonnets en formation (Fig. 1, o). Quelques tourelles à deux piliers (Fig. 1, p). Plaques perforées (Fig. 1, q).	Bâtonnets à extrémités aplatis et perforées (Fig. 2, m). Bâtonnets complètement aplatis (Fig. 2, n). Bâtonnets en formation (Fig. 1, o). Tourelles (?) Plaques perforées.
Introvert		Tourelles à deux piliers et à petites cornes (Fig. 1, l). Corps crépus (Fig. 1, k).	Tourelles à quatre piliers. Tourelles à deux piliers et à petites cornes (Fig. 2, h et i). Corps crépus.

Les rapports et les différences de la spiculation des trois stades de développement de *Neopentadactyla mixta* envisagés dans ce travail sont résumés dans le tableau 1.

Cherbonnier (1947), à propos d'individus adultes d'une même

population d'*Aslia* (1) (*Cucumaria lefevrei* (Barrois)), souligne l'importance de certaines variations morphologiques mais conclut cependant à la validité taxonomique du critère de la forme des spicules en raison de sa stabilité. Si le changement de spiculation au cours de la croissance des Holothuries n'a pas fait l'objet de travaux approfondis, il est pourtant possible d'admettre son existence à la suite des observations de certains auteurs. Norman (1905) a remarqué l'évolution, en fonction de la taille, du nombre de perforations des spicules en bouton et de leurs nodosités chez *Cucumaria montagui* (actuellement *Pawsonia* (1) *saxicola* (Brady et Robertson)). L'examen des dessins de spicules de cet auteur laisse toutefois supposer qu'il y a eu mélange de plusieurs espèces, en particulier avec *Aslia* (1) *lefevrei*. Il semble bien, en revanche, que, chez le genre *Leptosynapta*, les premiers spicules qui apparaissent dans les téguments sont en forme de roue (Müller, 1849; Rünnström, 1927) puis sont ensuite remplacés par les spicules en ancre typiques du genre. Clark (1910), en étudiant le développement de *Chirodota rotifera*, montre que les spicules en roue de la larve de cette Holothurie Apode ressemblaient à ceux trouvés dans les téguments d'adultes du genre *Trochoderma*. Chandrasekhara-Rao (1973) a mis en évidence l'évolution des spicules tégumentaires de *Patinapta ooplax*.

En l'état actuel de nos connaissances, il n'est possible que de faire l'hypothèse d'une évolution de la forme des spicules au cours de la croissance chez *Neopentadactyla mixta*. Un échantillonnage plus large des classes de taille devrait être fait et complété par une étude de la formation et de l'évolution des spicules au cours du développement. Cependant, l'existence d'une forme juvénile de *N. mixta*, bien distincte de la forme adulte par sa spiculation, montre l'importance du choix des critères taxonomiques aux niveaux générique et spécifique. Ces critères, chez les Holothuries, ne peuvent être limités aux différents types de spicules. La nécessité de la prise en considération du critère de la taille est soulignée par mes observations chez *N. mixta*. Il n'apparaît pourtant qu'exceptionnellement dans la littérature. Il est probable que la taxonomie des Holothuries, et sans doute d'autres groupes, pourrait être bouleversée par la multiplication des critères employés. Il faudrait ainsi ajouter systématiquement à l'étude de la morphologie externe et de celle du squelette, l'étude de l'anatomie interne et, comme cela a déjà été tenté, celle de critères biochimiques (isoenzymes, saponines, stérols, phosphagènes).

Je remercie le Professeur G. Cherbonnier et A. Guille pour les conseils qu'ils m'ont prodigués au cours de cette étude.

Summary

The skeleton of a young specimen of *Neopentadactyla mixta* (stage 18 tentacles), collected in Roscoff area, presents intermediary characteristics between younger individuals and adults. This specimen is completely described. Some peculiarities of very young exemplars and adults skeleton of the species are pointed out.

The variation of some types of spicules during the growth brings up the question of the choice among taxonomic criterions and their hierarchical gradation.

(1) Voir Rowe, 1970.

Zusammenfassung

Die Kalkkörper einer jungen *Neopentadactyla mixta* (Stadium 18 Fühlern), in der Roscoff's Gegend gefangen, zeigen den Unterschied zwischen jüngeren Exemplaren und Erwachsenen. Dieses Spezimen ist vollständig beschrieben. Einige Eigenheiten des Geripps von sehr jungen Exemplaren und von Erwachsenen dieser Art sind betont worden.

Die Veränderung von gewissen Kalkkörper-Typen während des Wachsens stellt die Wahl der taxonomischen Kriterien und ihre Rangordnungen in Frage.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CABIOCH, L., 1965. — Notes sur la faune marine benthique de Roscoff. Echinodermes. *Cah. Biol. Mar.*, 6, pp. 265-268.
- CABIOCH, L., 1968. — Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. Mar.*, 9, pp. 488-720.
- CHANDRASEKHAHA-RAO, G., 1973. — Occurrence of some juvenile stages referable to the apodous holothurian *Patinapta ooplax* (Marenzeller) in the intertidal sands of Andaman Islands. *Proc. Indian Acad. Sc.*, 77, (B), pp. 225-233.
- CHERBONNIER, G., 1947. — Etude de la couronne calcaire péripharyngienne, des différents organes et de la spiculation chez une Holothurie Dendrochirote : *Cucumaria lefevrei* Barrois. *Bull. Lab. Dinard*, 29, pp. 13-23.
- CHERBONNIER, G., 1951. — Inventaire de la faune marine de Roscoff. Echinodermes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, suppl. 4, pp. 1-15.
- CHERBONNIER, G., 1953. — Recherches sur les Synaptes (Holothuries, Apodes) de Roscoff. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90, pp. 164-185.
- CHERBONNIER, G., 1969. — Echinodermes récoltés par la « Thalassa » au large des côtes de Bretagne et du golfe de Gascogne (3-12 août 1967). *Bull. Mus. hist. nat. Paris*, 2^e sér., 41 (1), pp. 343-361.
- CLARK, H.L., 1910. — The development of an apodous holothurian (*Chirodota rotifera*). *J. exp. Zool.*, 9, pp. 497-516.
- DEICHMANN, E., 1944. — *Urodermas bifurcatum*, a new holothurian from South-Africa, with a revision of the genus *Urodermas* Selenka. *Ann. Mag. nat. hist.* (sér. 11), pp. 731-737.
- GENTIL, F. et MORA-BERMUDEZ, J., 1976. — Nouvelles espèces pour l'inventaire de la faune de Roscoff : Annélides Polychètes, Crustacés (Cumacés et Amphipodes) Echinodermes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, suppl. 23, pp. 5-8.
- HEDING, S.G. et PANNING, A., 1954. — Phyllophoridae, eine Bearbeitung der polytentaculaten Dendrochirotiden Holothurien des zoologisches Museums in Kopenhagen. *Spolia Zool. Mus. Hauniensis*, 13, 209, pp. 102 pl.
- KOEHLER, R., 1921. — Echinodermes. Faune de France, p. 169.
- KOEHLER, R., 1927. — Les Echinodermes des mers d'Europe. T. 2, Echinides, Crinoïdes et Holothurides, Doin, éd. Paris, pp. 196-197.
- LUDWIG, H., 1875. — Beiträge zur Kenntnis der Holothurien. *Arb. Zool. Zool. Inst.*, Würzburg, 3, pp. 72-120.
- MARENZELLER, E. von, 1877. — Beiträge zur Holothurienfauna des Mittelmeeres. *Verhand. Zool. Bot. Gesel.*, 27, pp. 117-122.
- MORTENSEN, TH., 1927. — Handbook of the Echinoderms of the British Isles. V. Sea-Cucumbers or Holothurians, Oxford University press, pp. 409-410.
- MÜLLER, J., 1849. — Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Abh. berliner Akad. Wissensch. Berlin.
- NORMAN, C.A.M., 1905. — On *Cucumaria montagui* Fleming. *Ann. Mag. nat. hist.* (sér. 7), 16, pp. 352-359.
- OSTERGREN, H., 1898. — Zur Anatomie der Dendrochirotiden, nebst Beschreibungen neuer Arten. *Zool. Anz.*, 21 (552), pp. 135.
- OSTERGREN, H., 1907. — Zur Phylogenie und Systematik der Seewalzen. *Naturvet. Student Sällsk.*, Uppsala, *Almqvist et Wiksell, pp. 191-215.
- ROWE, F.W.E., 1970. — A note on the british species of cucumarians, involving the erection of two new nominal genera. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 (3), pp. 683-687.
- RÜNNSTRÖM, s., 1927. — Über die Entwicklung von *Levtosunanta inhaerens* (O. F. Müller). *Bergens Mus. Arbok*, 1 (1), op. 1-80.