Les Didemnidae (Prochordata) d'Helgoland

F. LAFARGUE

Laboratoire Arago; Banyuls-sur-Mer, France

ABSTRACT: The Didemnidae (Prochordata) of Helgoland. This paper is part of a systematic reconsideration of the family Didemnidae. Two SCUBA-diving series (October 1970, June 1971) have been carried out at the island of Helgoland (North Sea), in order to recapture *Didemnum helgolandicum* MICHAELSEN, 1921. Two species of Didemnidae have been sampled. They represent a new combination of the four species quoted in the literature to occur near Helgoland. The first of these species, *Didemnum maculosum* (MILNE EDWARDS 1841), is abundant and also present all along the french coasts. *Didemnum helgolandicum* MICHAELSEN, 1921 is synonymus with this species, whereas *D. helgolandicum* sensu CARLISLE, 1954, represents a different species: *Didemnum coriaceum* (VON DRASCHE 1883). Furthermore, it was erroneous to consider *D. maculosum* as synonymous with *D. candidum* SAVIGNY, 1816 which is a distinct species with a different distribution. The description of *Diplosoma migrans* (MENKER & AX 1970) shows that this species is mobil but normally adapted to the benthic mode of life. Up to now it had been confused with *D. listerianum* (MILNE EDWARDS 1841). The mesopsammic species *Arenadiplosoma migrans* differs from the benthic species only by the reduction in size of the zooids (expressing an adaptation to interstitial life). This difference does not seem sufficient to justify a separation at the specific or generic level. The mesopsammic species should be considered as a form derived from the benthic species, and adapted to interstitial life.

INTRODUCTION

Treize plongées ont été effectuées à Helgoland (localité-type) dans le but de retrouver *Didemnum helgolandicum* MICHAELSEN, 1921. La littérature régionale (Helgoland) signale la présence de trois espèces benthiques, *Didemnum candidum* SAVIGNY, 1816, *Didemnum helgolandicum* MICHAELSEN, 1921, *Diplosoma listerianum* (MILNE EDWARDS 1841) et une espèce interstitielle, *Arenadiplosoma migrans* MENKER & AX, 1970. L'étude des récoltes, comparée à celle des types existants, conduit à distinguer et à décrire en détail deux espèces benthiques: *Didemnum maculosum* (MILNE EDWARDS 1841) et *Diplosoma migrans* (MENKER & AX 1970).

RESULTATS ET DISCUSSIONS

Didemnum maculosum

Synonymie restreinte

Leptoclinum maculosum (MILNE EDWARDS 1841), *Didemnum candidum* (HARTMEYER 1906, CARLISLE 1954, LAFARGUE 1968, MEDIONI 1970), *Didemnum helgolandicum* (MICHAELSEN 1921).

Materiel observé

324 colonies récoltées au cours de 10 plongées (octobre 1970 et juin 1971) dans quatre stations différentes à Helgoland entre 4 et 8 m de profondeur.

Station 1. Port Nord-Est devant le Laboratoire: 223 colonies;

Station 2. Avant port, jetée Sud et jetée Ouest: 50 colonies;

Station 3. Extérieur de l'Avant-port, jetée «Blockvorlage»: 50 colonies;

Station 4. Roche de Nathurn: 6 m: 1 colonie développée sur une plaque de matière plastique*.

Description

Les colonies. L'épaisseur varie selon le support, support à surface lisse: colonie mince en épibiose du premier degré (plaque de plastique). Support à surface irrégulière: colonie épaisse en épibiose du 1er du 2ème ou même du 3ème degré (tige de *Delesseria*, haptères de laminaires, pierres).

Fig. 1: *Didemnum maculosum* (MILNE EDWARDS), forme grise sur fronde de *Laminaria hyperborea* (3:1)

* Immersée par le Dr. K. LÜNING du Biologische Anstalt Helgoland qui expérimente sur les Laminaires.

L'étendue varie aussi selon le support. Les colonies sont petites sur les algues ($1\frac{1}{2}$ cm à 3 cm d'envergure), plus grandes sur les roches (2 cm $\times$ 8 cm). Une seule colonie recouvrait la totalité de la surface de la plaque de matière plastique: 8 cm $\times$ 15 cm.

La couleur présente trois variétés principales: beige, grise, violette, plus ou moins foncées avec des intermédiaires entre ces teintes (Fig. 1 et 2). Par exemple, le beige peut être presque blanc, le gris présente des taches violacées, le violet est bleuâtre. La dissection des colonies grises révèle des zones nettement violettes.

Fig. 2: *Didemnum maculosum* (MILNE EDWARDS), forme violette sur haptères de *Laminaria hyperborea* (3:1)

La surface est toujours lisse sans les aspérités signalées en Atlantique pour *D. candidum* (LAFARGUE 1968, p. 392).

Les spicules. Répartis de façon très dense dans les colonies fixées sur la roche, de façon moins dense dans les colonies fixées sur les algues, ils forment des mâcles étoilées à nombreux sommets plus ou moins déchiquetés. Le nombre de sommets pour chaque spicule est généralement supérieur à 15 dans le secteur hémisphérique observable. Quelques spicules de petite taille sont formés d'aiguilles (Fig. 3 A a). La plupart ont des rayons en forme de lamelles larges (Fig. 3 A). Il peut arriver que

quelques spicules présentent un mélange de deux types de rayons: aiguilles et lamelles (Fig. 3 A b). La présence de spicules formés d'aiguilles fines n'est pas caractéristique de l'espèce. Ils se rencontrent en petit nombre chez la plupart des espèces de Didemnidae. Leur taille varie de 15 à 40 μm , moyenne 25–30 μm .

Les zoïdes. Régulièrement espacés les uns des autres et disposés sur une seule couche, ils mesurent de 1 à 1,5 mm de long (Tableau 1). Le thorax est deux fois plus grand que l'abdomen. La longueur des zoïdes peut varier d'un tiers selon la saison. Ainsi, en automne les zoïdes sont plus petits que ceux récoltés au début de l'été quelque soit le support considéré algue ou roche (Fig. 3 C, E, F).

Le siphon buccal a 6 lobes, comme chez toutes les espèces de Didemnidae qu'il m'a été donné d'observer jusqu'ici. La couronne tentaculaire présente 16 tentacules de 3 ordres régulièrement alternés (Fig. 3 B).

Les 2 tentacules «directeurs», celui placé devant l'endostyle d'une part, devant le ganglion nerveux d'autre part, sont nettement plus développés que les autres. Le gradient de croissance est dorsoventral. Cette disposition est analogue à celle que j'ai observée chez toutes les autres espèces de la famille qu'il m'a été donné d'observer.

Tableau 1

La taille (μm) des zoïdes de *Didemnum maculosum* (MILNE EDWARDS)

Date	Substrat	Taille	Thorax	Pédoncule oesophago- rectal	Abdomen
22. 10. 1970	algue	1200	600 $\times$ 300	300	300
22. 10. 1970	roche	1000	550 $\times$ 300	150	300
22. 6. 1971	algue	1650	900 $\times$ 400	250	500
22. 6. 1971	roche	1500	850 $\times$ 350	150	500

La branchie présente 4 rangs de stigmates séparés par une lame et une languette de Lister (située du côté dorsal, légèrement décalée sur la gauche de la branchie). Cette disposition est conforme à celle de toutes les espèces du genre ou même de la famille (Fig. 3 C et E).

Le nombre de stigmates est de 6 ou 7 pour le premier rang, 6 ou 7 pour le deuxième, 5 ou 6 pour le troisième, 4 ou 5 pour le quatrième. Au sein d'une même colonie, la taille du zoïde peut varier mais le nombre de stigmates reste constant. Il n'est pas toujours symétrique. Un côté présente souvent un stigmate de plus à l'un ou l'autre rang (souvent le côté gauche). Le siphon cloacal forme une ouverture simple; dépourvue de languette, largement échancrée lorsque le thorax est bien épanoui. La paroi péribranchiale est alors peu développée, elle recouvre seulement la moitié de la lère et de la 4ème rangée de stigmates et le (ou les deux) dernier stigmate de chaque rang situé près de l'endostyle.

Les organes thoraciques latéraux (O.T.L.) sont bien développés la plupart du temps. Ils se situent de part et d'autre de l'endostyle, entre le 3ème et le 4ème rang de stigmates. Ils sont aliformes, allongés verticalement et leur taille atteint généralement

celle d'un stigmate (Fig. 3 C, E, F). Il peut arriver qu'ils soient plus petits qu'un stigmate

Ils adhèrent fortement à la tunique et sont arrachés facilement si on extrait le zoïde sans précaution de la tunique commune. Pour enlever la fine couche de tunique qui reste accolée au zoïde après son extraction il faut procéder avec beaucoup de délicatesse. La plupart des auteurs négligent ces organes, ils passent inaperçus alors qu'ils constituent un des éléments les plus importants de diagnose.

Le pédoncule oesophago-rectal a une longueur variable, elle varie du simple au double (150 à 300 μm).

L'appendice fixateur peut dépasser la longueur de l'abdomen. Il est très difficile de l'extraire sans le rompre. Il s'insère à la base du pédoncule oesophago-rectal qui se trouve au contact de l'abdomen (Fig. 3 D). Il s'étend sur le côté droit de l'anse intestinale du côté des prolongements ectodermiques, côté opposé à celui des gonades (Fig. 3 C).

L'abdomen (Fig. 3 C, E) présente souvent des bourgeons blastogénétiques et des prolongements ectodermiques, sur la face droite entre le rectum et l'estomac. Caractère général de la famille. Sur le dessin 3 C on peut noter la présence des O.T.L. sur le bourgeon thoracique.

Le tube digestif décrit une double courbure: la première au niveau du post-estomac, la seconde souvent très prononcée au niveau de l'intestin terminal (Fig. 3 C).

Les gonades sont à gauche. Le testicule est toujours simple et sphérique. Le spermiducte décrit le plus souvent 8 à 9 tours de spire (5-11). L'ovaire est conforme au type de la famille. Les ovocytes sont disposés sur une ou deux files selon le stade de maturation. La file d'abord simple dans la région proximale, devient double dans la région distale où les ovocytes sont disposés en quinconce (Fig. 3 E, F, G, H, I).

Le processus de dégénérescence de l'appareil reproducteur mâle se caractérise par un élargissement des derniers tours du spermiducte, une sinuosité exagérée, l'effacement des premiers tours et la diminution de volume du testicule (Fig. 3 H, I). Ce phénomène s'observe chez toutes les espèces de la famille.

Les larves. Petites, atteignent 450 μm de long sur 250 μm de large (Fig. 4 A, F). L'oozoïde ne présente à la dissection que 3 rangs de stigmates. Il en est de même à un stade ultérieur de la métamorphose lorsque la larve est déjà fixée dans la tunique et que la queue a disparu (Fig. 4 B, C, D). La vésicule sensorielle présente un ocelle et un otolithe qui sont dégradés à la métamorphose (Fig. 4 B, C).

L'anse intestinale décrit une simple courbure, le rectum étant étroitement plaqué sur la gauche de l'estomac. Lors de la métamorphose, les différentes parties du tube digestif se distinguent nettement (Fig. 4 B, C). Les organes thoraciques latéraux sont déjà présents au stade larvaire sous la forme de deux ébauches grossières de part et d'autre du thorax et à sa partie inférieure. Ces ébauches peuvent être prises pour du vitellus péribranchial (voir LAFARGUE 1968, p. 388 et p. 390 à propos de *D. candidum* et *D. helgolandicum*) à moins d'avoir la chance d'en suivre l'évolution au cours de la métamorphose. D'abord de grande taille (Fig. 4) ces organes diminuent de volume et occupent leur place définitive lors de la formation du quatrième rang de stigmates.

Il y a 4 à 6 paires de prolongements ectodermiques bien individualisés (leur nombre peut être aussi impair) de part et d'autre de 2 ventouses.

Fig. 3: *Didemnum maculosum* (MILNE EDWARDS), Helgoland. A spicules; B couronne tentaculaire; C zoïde non mûr (tube digestif en évidence); D emplacement de l'appendice fixateur; E zoïde mûr vue latérale; F zoïde mûr vue ventrale, ovocytes à un stade ultérieur de maturité; G abdomen montrant les gonades (poche ectodermique contenant l'ovaire); H spermiducte en voie de dégénérescence; I stade ultérieur de dégénérescence du spermiducte (Méditerranée, canyon de la Cassidaïne, 250 m)

Fig. 4: *Didemnum maculosum* (MILNE EDWARDS), Helgoland. A larve; B oozoïde extrait de la tunique, en début de métamorphose, face latérale; C vue dorsale d'un autre oozoïde; D métamorphose larvaire (queue disparue) face dorsale; E face ventrale; F larve, stade optimal de développement (queue déroulée)

On observe sur le côté gauche à la base de l'endostyle un diverticule indifférencié plus volumineux qu'un prolongement ectodermique. Il n'est plus visible au début de la métamorphose. Donne-t-il naissance à un prolongement ectodermique?

Reproduction

Maturité sexuelle: gonades et larves en octobre, gonades en juin. L'espèce est légèrement protandrique. Sur les algues on rencontre de petites colonies immatures.

Ecologie

Localisée dans certains biotopes obscurs à l'intérieur des ports, sur le littoral. L'examen de blocs de bétons présentant toutes les orientations a permis de mettre en évidence la préférence de l'espèce pour les parois surplombantes (maximum de densité: 10 colonies au m²).

Le substrat est variable: roches, pierres ou algues (*Laminaires*: haptères et frondes, *Delesseria*).

Répartition

Kattegat, Mer du Nord, Manche, Atlantique, Méditerranée, Adriatique (observations personnelles). Les données de la littérature sont inutilisables du fait de la confusion de cette espèce avec *Didemnum candidum*.

Discussion

La taxonomie de cette espèce est une question particulièrement complexe. Trois espèces voisines, confondues depuis longtemps peuvent être distinguées actuellement: *Didemnum candidum* SAVIGNY 1816, localité-type: Mer Rouge; *Didemnum maculosum* (MILNE EDWARDS 1841), localité-type: Manche; *Didemnum coriaceum* (VON DRASCHE 1883), localité-type: Adriatique.

CARLISLE (1954) étudia un important matériel, en provenance de ces diverses localité-types et de Plymouth. Dans un précédent travail (1968) j'avais adopté ses conclusions. A savoir que *D. maculosum* comprend un mélange de deux espèces:

(1) *D. candidum* avec lequel une partie du matériel *D. maculosum* est mis en synonymie. Caractères essentiels de diagnose: Organes thoraciques latéraux verticaux entre le 3ème et 4ème rang de stigmata; larve à 2 ventouses.

(2) *D. helgolandicum* MICHAELSEN, 1921 comprenant l'autre partie du matériel *D. maculosum*. Caractères essentiels de diagnose: Organes thoraciques latéraux horizontaux au bas du 4ème rang de stigmata; larve à 3 ventouses.

Ces deux espèces ont un aspect extérieur identique en Manche et en Atlantique. En Méditerranée, Adriatique et Mer Rouge elles se distinguent aisément par la disposition des zoïdes qui forme chez la plupart des colonies de *D. helgolandicum* des dessins polygonaux plus ou moins apparents selon le biotope d'origine. Or l'inconvénient de cette taxonomie se révèle au fur et à mesure que le champ géographique des récoltes personnelles en plongées s'étend. A Helgoland je ne trouve pas *D. helgolandicum*, en Atlantique je le trouve rarement; en Méditerranée, il est abondant dans de nombreux

biotopes, plus abondant en Adriatique et encore plus en Mer Rouge. D'autre part en Mer Rouge, je ne trouve pas de *Didemnum candidum*, alors que je le rencontre en Mer du Nord, Manche, Atlantique, Méditerranée et Adriatique.

Pour comprendre ces contradictions, il m'a fallu (1) reconsidérer les espèces récoltées personnellement au voisinage des localités-types correspondantes: *Didemnum helgolandicum* MICHAELSEN, 1921, Mer du Nord (Helgoland); *Didemnum maculosum* (MILNE EDWARDS 1841), Manche (Roscoff) et Atlantique (Glénan); *Didemnum coriaceum* (VON DRASCHE 1883), Adriatique (Rovinj); *Didemnum candidum* SAVIGNY, 1816, Mer Rouge (Eilat); (2) examiner les paratypes et autres échantillons de collection: British Museum: *Didemnum candidum*, de Mer Rouge. Museum de Copenhague: *Didemnum helgolandicum*, paratypes de Hirtshals (déterminés par MICHAELSEN) et Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Station biologique de Roscoff: *Didemnum maculosum*, de la Manche.

Didemnum candidum a une larve à 3 ventouses (et non 2) comme le montrait déjà l'examen de la littérature indo-pacifique. Cette question sera traitée en détail dans un autre travail concernant l'étude de cette espèce récoltée en Mer Rouge. CARLISLE a travaillé sur les collections du British Museum qui contiennent un mélange d'espèces. Quand il signale la présence de 2 ventouses chez la larve, il s'agit, vraisemblablement, d'une autre espèce orangée (décolorée en collection) que j'ai observée et récoltée en Mer Rouge, dans un des biotopes de *D. candidum*.

Didemnum helgolandicum est à placer en synonymie avec *Didemnum maculosum* selon la loi d'antériorité. MICHAELSEN se pose la question lors de sa description originale. Je n'ai trouvé aucune différence entre les échantillons que j'ai récoltés à Helgoland, ceux que j'ai récoltés sur les côtes françaises et les paratypes de MICHAELSEN. Ces paratypes proviennent d'une des localité-types située au large de Hirtshals dans les eaux danoises du Kattegat. Il s'agit de 3 petites colonies récoltées en 1902, contractées et mal conservées. Leur aspect extérieur est identique à celui de *D. maculosum*. Les zoïdes ne sont pas mûrs ou sont en fin de spermatogenèse. Les organes thoraciques latéraux sont évidemment invisibles, aussi bien chez les jeunes bourgeons thoraciques que chez les zoïdes adultes. Toutefois, il y a de rares larves âgées, pour la plupart au début de la métamorphose. Chez 3 d'entr'elles, j'ai pu mettre en évidence la présence de 2 ventouses (et non de 3). L'examen des collections de la Manche, Atlantique et Méditerranée est décevant. Mal conservées, elles contiennent souvent un mélange d'espèces impossibles à déterminer. L'examen des collections personnelles n'est pas achevé, il est probable que je serai amenée plus tard à faire d'autres synonymies, étant donné l'étendue du polymorphisme.

Didemnum coriaceum sera décrit dans un autre travail concernant la localité-type correspondante, prospectée par VON DRASCHE: Rovinj (Yougoslavie). Cette espèce est largement répandue, donc très polymorphe. Je suis obligée de la mentionner ici, car c'est le *D. helgolandicum* sensu CARLISLE. Les caractères mentionnés plus haut à propos de l'analyse de cette espèce: organes thoraciques latéraux horizontaux, au bas du 4ème rang de stigmates, larve à 3 ventouses sont bien ceux du *D. coriaceum* que j'ai récolté en abondance à Rovinj. C'est une correspondance personnelle avec ROWE qui a travaillé au British Museum et examiné la plupart des collections qui m'a mise sur cette voie.

Tableau 2
Le «complexe» *Didemnum maculosum*, *D. coriaceum* et *D. candidum*

<i>Didemnum</i>	<i>D. maculosum</i> (MILNE EDWARDS 1841)	<i>D. coriaceum</i> (VON DRASCHE 1883)	<i>D. candidum</i> SAVIGNY, 1816
Organes thoraciques latéraux	verticaux entre le 3e et le 4e rang de stigmates	horizontaux au bas du 4e rang de stigmates	verticaux entre le 3e et le 4e rang de stigmates
Larves	2 ventouses	3 ventouses	3 ventouses
Synonymie restreinte	<i>D. helgolandicum</i> (MICHAELSEN 1921) <i>D. candidum</i> (CARLISLE 1954, LAFARGUE 1968)	<i>D. helgolandicum</i> (CARLISLE 1954, LAFARGUE 1968)	<i>D. candidum</i> (ELREDGE 1967)
Répartition observée à partir de récoltes personnelles effectuées en plongées de 1964 à 1971. Le chiffre entre parenthèses indique le nombre de plongées. Les localités types sont marquées d'une astérisque	Mer du Nord : Helgoland (13) * Manche : Roscoff (30) Atlantique : Glénan (190) Méditerranée : Banyuls (267) : Marseille (7) Adriatique : Port-Cros (33) : Rovinj (20)	<i>Atlantique: assez rare</i> Glénan: 5 % <i>D. coriaceum</i> et 95 % <i>D. maculosum</i> Méditerranée: Banyuls très abondant 80 % <i>D. coriaceum</i> et 20 % <i>D. maculosum</i> * Adriatique: Rovinj exubérant Mer Rouge: Eilat dominant par rapport au <i>D. candidum</i>	* Mer Rouge: Eilat (32) Océan Indien et Océan Pacifique, vraisemblablement d'après les données de la littérature

Enfin HARTMEYER (1906) avait recensé à Helgoland *Didemnum candidum* SAVIGNY, 1816, en signalant qu'il ressemblait au *D. granulatum* (VON DRASCHE 1883). J'ai récolté cette dernière espèce à Rovinj (Adriatique) et à Port-Cros (Méditerranée). Il s'agit d'une espèce différente que je décrirai en détail ultérieurement.

En résumé, *Didemnum helgolandicum* MICHAELSEN, 1921 n'est pas une bonne espèce. CARLISLE (1954) désigne sous ce taxon une espèce différente: *Didemnum coriaceum* (VON DRASCHE 1883). *D. helgolandicum* est en réalité synonyme de *D. maculosum* (MILNE EDWARDS 1841). Cette espèce à vaste répartition (Kattegat, Mer du Nord, Manche, Atlantique, Méditerranée, Adriatique) a été mise à tort en synonymie par les auteurs anciens avec *Didemnum candidum* SAVIGNY, 1816 qui est une espèce différente. Le Tableau 2 rassemble les principaux éléments concernant cette discussion.

Diplosoma migrans

Synonymie restreinte

Diplosoma gelatinosum (HARTMEYER 1906, MICHAELSEN 1921). *Arenadiplosoma migrans* (MENKER & AX 1970).

Matériau observé

Une plaque de matière plastique de 15 cm × 8 cm entièrement recouverte par un ensemble de colonies et prélevée* en octobre 1970 sur la roche de «Nathurn» à 6 m de profondeur.

Description

Les colonies. La couleur des colonies est beige jaunâtre uniforme, assez proche de celle de *Didemnum labillei*, en plus pâle. L'étendue des colonies est variable; quelques millimètres à plusieurs centimètres. Elles se détachent très facilement du support et présentent en aquarium un aspect bombé tout à fait caractéristique (boules semi-flottantes). Les colonies possèdent une tendance plus ou moins forte à se diviser et à se déplacer. Quelques colonies se déplacent moins vite que d'autres; certaines colonies se divisent moins vite que d'autres.

La tunique présente de nombreux processus d'ancrage, amiboïdes, très développés qui permettent à l'animal de prendre appui sur le fond du récipient qui le contient et de se déplacer à raison de deux centimètres en 48 heures, environ. Ces processus amiboïdes sont caractéristiques de l'espèce (Fig. 6). Cependant, ils existent également chez le *Diplosoma* sp. interstitiel décrit par MONNIOT (1962), chez *Diplosoma listerianum*, selon les observations de CARLISLE (1961), et selon mes observations personnelles quand l'animal est maintenu en aquarium dans de mauvaises conditions de vie. Ils contiennent un vaisseau ectodermique dont l'extrémité est élargie en ampoule

* Ce prélèvement a été effectué par le Dr. K. LÜNING.

pyriforme et fortement pigmentée. Les processus d'ancrage espacés, sont répartis sur l'ensemble de la surface de la colonie et ne se limitent pas à la zone périphérique.

Hormis la présence de ces processus d'ancrage, la surface de la tunique est lisse.

L'épaisseur de la colonie varie selon son degré d'extension. Lorsqu'elle est étendue et plaquée au support, l'épaisseur ne dépasse pas 1 à 2 mm. Quand la colonie est ramassée sur elle-même jusqu'à former une boule, l'épaisseur est de 6 à 10 mm ou davantage. Les zoïdes sont disposés sans ordre en une seule couche. La tunique commune est très mince.

Il n'y a pas de spicules, conformément au caractère du genre.

Les zoïdes. Les zoïdes mesurent 1 mm de long, environ. Ainsi, dans la Figure (5 A), le zoïde mesure 1040 μm (thorax 540 μm , pédoncule oesophago-rectal 100 μm , abdomen 400 μm). Le thorax est un peu plus grand que l'abdomen, le pédoncule oesophago-rectal est court.

Le siphon buccal a 6 lobes. La couronne tentaculaire est conforme au schéma général de la famille (Fig. 5 B). Il y a 16 tentacules de 3 ordres, régulièrement alternés. Le gradient de croissance dorsoventral est peu marqué. Les deux tentacules «directeurs» (le tentacule placé juste au-dessus du ganglion nerveux et le tentacule placé juste au-dessus de l'endostyle) sont nettement plus longs que les autres. Ils constituent un axe de symétrie bilatérale. Les 14 autres tentacules (7 grands, 7 petits) sont disposés de part et d'autre de cet axe en alternance régulière de taille. La branchie présente quatre rangs de stigmates séparés par une lame étroite et une languette de Lister (située sur le côté dorsal et légèrement décalée sur la gauche de la branchie).

Le nombre de stigmates est de sept ou huit pour le premier rang, six ou sept pour le second et le troisième, cinq ou six pour le quatrième. Le siphon cloacal forme une large ouverture sans languette.

Il n'y a pas d'organes thoraciques latéraux, conformément aux caractères du genre.

L'appendice fixateur peut dépasser la longueur de l'abdomen. Il n'est pas visible sans coloration. Il se rompt facilement. Il s'insère à la base du thorax juste sous l'endostyle (Fig. 5 A).

L'abdomen (Fig. 5 D) présente souvent des bourgeons blastogénétiques et des prolongements ectodermiques, conformément aux autres espèces de la famille.

Le tube digestif décrit une simple courbure au niveau de l'intestin moyen et à un moindre degré au niveau du post-estomac (Fig. 5 E). Il présente deux éléments caractéristiques. D'abord une paire de glandes volumineuses de part et d'autre du post-estomac et dont le rôle est inconnu. Ces glandes sont placées à proximité des testicules; souvent plus grosses que ces derniers, elles peuvent prêter à confusion. MENKER & AX (1970, p. 327, Fig. 3) ont pris ces glandes pour des testicules (19)*. Les Figures 5 C et D montrent bien les positions relatives de ces différents organes: glandes «pyloriques» et testicules. La vésicule pylorique se situe sous les testicules, elle est telle que FOUQUE (1953) l'a décrite chez *Diplosoma listerianum*. Ensuite, la position de l'anse digestive (et des gonades par le fait) qui se trouve à droite par rapport au thorax est caractéristique de l'espèce. Chez *Diplosoma listerianum* elle se trouve à gauche. Chez

* L'examen des lames histologiques prêtées par les auteurs, confirme ce fait.

Fig. 5: *Diplosoma migrans* (MENKER & Ax), Helgoland. A zoïde; B couronne tentaculaire; C organes abdominaux en vue latérale (gl. pyl.: glandes pyloriques, v. p.: vésicule pylo-rique, t: testicule); D autre zoïde, vue profil; E tube digetif; F larve

Diplosoma migrans, l'estomac, puis l'œsophage, sont nettement séparés du rectum; le seul point de contact entre le rectum et l'œsophage se situe au niveau de la forte torsion du pédoncule œsophago-rectal, qui ramène l'abdomen sous la partie droite de la branchie. Chez *Diplosoma listerianum*, le rectum est étroitement plaqué le long de la paroi gauche de l'estomac puis de l'œsophage.

Les gonades sont à droite. Le testicule est toujours divisé en deux lobes, situés près des glandes «pyloriques». Le spermiducte est droit. L'ovaire est conforme au type de la famille et situé près du rectum.

Les larves (Fig. 5 F), assez grandes, atteignent 600 μm de long sur 450 μm de large. L'oozoïde présente 4 rangs de stigmates. La vésicule sensorielle contient un ocelle et un otolithe. L'anse intestinale est déportée sur le côté droit de la branchie, l'estomac étant à la partie supérieure de la masse abdominale, l'intestin terminal à la partie inférieure. Il y a un blastozoïde placé dans un plan perpendiculaire à celui de l'oozoïde. Sa masse abdominale est également déportée sur le côté droit de la branchie.

Il y a deux paires de prolongements ectodermiques de part et d'autre de trois ventouses.

Fig. 6: *Diplosoma migrans* (MENKER & Ax), colonie avec processus amiboïdes (10:1)

Reproduction

L'espèce est légèrement protandrique comme toutes celles de la famille. La plupart des colonies récoltées en octobre, contenaient des zoïdes mûrs et des larves.

Ecologie

Une plaque de matière plastique, déposée sur le fond rocheux de Nathurn, au nord de l'île et à 6 m de profondeur, entièrement recouverte par l'espèce, laisse supposer son existence dans les parages. Dix plongées effectuées un peu partout dans la zone infralittorale ne m'ont pas permis de la retrouver.

L'espèce est signalée en Mer du Nord, uniquement (Helgoland).

Discussion

HARTMEYER (1906) signale que le *Diplosoma listerianum* d'Helgoland se déplace. Sa description reste trop vague pour affirmer qu'il s'agit de la même espèce, mais c'est vraisemblable. Il en est de même pour la description de cette espèce par MICHAELSEN (1921). Comme il signale sa présence dans le plancton, l'identité ne fait plus de doute.

MENKER & AX (1970) décrivent en détail un Didemnidae interstitiel appartenant à un nouveau genre: *Arenadiplosoma migrans*; les caractères du genre sont basés sur la structure particulière de la tunique, qui présente des prolongements amiboïdes, organes de la mobilité. Ces organes, la réduction de taille des zoïdes et des colonies, ainsi que l'absence de pigmentation traduisent une adaptation à la vie interstitielle (MONNIOT 1965). L'examen du matériel type (colonies et lames histologiques prouve qu'il s'agit bien d'une espèce voisine de *Diplosoma listerianum*, identique à celle du benthos et que je rapporte au genre *Diplosoma*.

Deux dragages effectués en juin 1971 dans le sable à *Amphioxus* de la localité-type ne m'ont malheureusement pas permis de la retrouver.

La description de l'espèce mésopsammique, donnée par MENKER & AX, correspond à celle de l'espèce benthique étudiée ici, hormis la réduction de taille et trois autres points que ne sont pas plus significatifs.

Ces différences sont les suivantes: absence d'appendice fixateur, couronne tentaculaire à 18 tentacules, testicules situés de part et d'autre du post-estomac.

(1) L'absence d'appendice fixateur n'est pas certaine. D'une part les dessins de MENKER & AX sont trop schématiques, et, d'autre part, je me suis trouvée dans l'impossibilité de me prononcer au sujet du matériel type que j'ai examiné, trop contracté et mal conservé. Les jeunes zoïdes présentaient une protubérance sous-endostyloïde pouvant être un appendice fixateur au début de sa formation. Chez l'adulte, la région sous-endostyloïde était trop abîmée par les manipulations effectuées pour dégager la tunique, qui adhère étroitement à son niveau (et au niveau du pédoncule œsophago-rectal) pour pouvoir conclure objectivement. Il en est de même au sujet des dessins du *Diplosoma* interstitiel de Banyuls (MONNIOT 1962, p. 303, Fig. 27) dans lesquels la région sous-endostyloïde est cachée.

(2) La structure de la couronne tentaculaire est aberrante chez *Arenadiplosoma migrans*. Le dessin de la Figure 4 D est trop schématique: il n'y a pas d'orientation possible en l'absence d'indication de l'emplacement de l'endostyle et du complexe neural (ganglion nerveux, glande hyponeurale). L'absence évidente de symétrie bilatérale dans la répartition des tentacules, et l'absence de tentacules directeurs sont tout à fait anormales.

(3) La position des testicules de part et d'autre du post-estomac est également aberrante (Fig. 3) (19). Cette position correspond exactement à celle de deux glandes dont la signification est inconnue. FOUQUE qui les a examinées ne peut se prononcer à leur sujet. Ces glandes sont plus développées chez cette espèce que chez les autres espèces du genre. La confusion est évidente. Les testicules, s'ils étaient figurés dans les dessins de MENKER & AX, devraient se situer dans le fond de l'anse intestinale entre l'intestin moyen et l'ovaire, d'une part, entre les glandes «pyloriques» et le rectum d'autre part.

Enfin *Diplosoma listerianum* MILNE EDWARDS, 1841, diffère de cette espèce par l'absence de prolongements amiboïdes à la surface de la tunique dans les conditions normales de vie, par la présence de glandes «pyloriques» beaucoup plus petites, et par la position du tube digestif et des gonades situées à gauche de la branchie.

CONCLUSION

Deux séries de récoltes effectuées en plongées à Helgoland, localité-type de la mer du Nord, m'ont permis de retrouver et de redécrire en détail deux espèces benthiques de Didemnidae. Mes résultats systématiques sont différents de ceux des auteurs précédents.

La première espèce: *Didemnum maculosum* est abondante. Rien ne permet de la distinguer de celle des côtes françaises de la Manche, décrite par MILNE EDWARDS (1841). Il faut donc abandonner le taxon de *Didemnum helgolandicum* proposé par MICHAELSEN (1921) et qui tombe en synonymie avec le précédent. D'autre part, c'est à tort que HARTMEYER (1906) l'identifie au *Didemnum candidum* SAVIGNY, 1816, qui s'en distingue par le nombre de ventouses chez la larve.

La deuxième espèce: *Diplosoma migrans* (MENKER & AX 1970), plus rare, est très vivace. Elle était confondue jusqu'ici avec *Diplosoma listerianum* (MILNE EDWARDS 1841). Les colonies présentent la propriété de se diviser et de se déplacer activement, grâce à l'émission de prolongements amiboïdes (Fig. 6), exactement comme l'espèce interstitielle décrite par MENKER & AX, qui ont créé pour elle un genre nouveau *Arenadiplosoma*. L'originalité des processus amiboïdes de la tunique ne me paraît pas suffisante pour maintenir ce genre. Ils se forment aussi chez les *Diplosoma* maintenus longtemps en aquarium. L'espèce mésopsammique ne serait donc qu'une forme dérivée du *Diplosoma* benthique. Elle ne s'en distingue que par des caractères d'adaptation à la vie interstitielle: diminution de taille des zoïdes et augmentation de la vitesse de déplacement et de division des colonies.

RESUME

1. Deux séries de plongées à Helgoland, localité-type de la Mer du Nord, ont permis à l'auteur de récolter deux espèces de Didemnidae: *Didemnum maculosum* MILNE EDWARDS, 1841 et *Diplosoma migrans* (MENKER & AX 1970), nouvelle combinaison des quatre espèces signalées dans la littérature concernant cette île.
2. La redescription de la première espèce conduit: (a) à séparer trois espèces confondues jusqu'ici: *Didemnum maculosum* MILNE EDWARDS, 1841, *Didemnum coriaceum* (VON DRASCHE 1883) et *Didemnum candidum* SAVIGNY, 1816; (b) à établir une synonymie nouvelle entre *D. helgolandicum* MICHAELSEN, 1921 et *D. maculosum*.
3. La description d'un *Diplosoma* benthique mobile, permet de penser: (a) que l'espèce mésopsammique: *Arenadiplosoma migrans* MENKER & AX, 1970 n'est qu'une forme dérivée de l'espèce précédente et adaptée à la vie interstitielle; (b) que ce *Diplosoma* benthique, mobile, avait été confondu jusqu'ici avec *Diplosoma listerianum* (MILNE EDWARDS 1841).

Remerciements. Je tiens à remercier Monsieur le Professeur KINNE, Directeur du Biologische Anstalt Helgoland, pour la qualité de son accueil. Que le personnel scientifique et technique trouve ici l'expression de ma gratitude pour l'aide et les conseils apportés qui m'ont aidée à la réalisation de ce travail. Je remercie J. KNUDSEN du Museum de Copenhague d'avoir bien voulu me confier les paratypes de MICHAELSEN. Je remercie également D. MENKER d'avoir bien voulu me confier ses types.

LITTÉRATURE CITEE

- CARLISLE, D. B., 1954. Notes on the Didemnidae. III. — A comparison of *Didemnum maculosum*, *Didemnum candidum*, *Didemnum helgolandicum*, *Trididemnum alleni*. J. mar. biol. Ass. U. K. **33**, 313–324.
- 1961. Locomotory powers of adult ascidians. Proc. Zool. Soc. London **136**, 141–146.
- ELREDGE, L. G., 1967. A taxonomic review of Indo-Pacific didemnid ascidians and descriptions of twenty-three Central Pacific species. Micronesica **2**, 161–261.
- FOUQUE, G., 1953. Contribution à l'étude de la glande pylorique des Ascidiacés. Annls. Inst. océanogr., Monaco **17**, 190–317.
- HARTMEYER, R., 1906. Die Ascidien von Helgoland. Beitr. Meeresfauna Helgoland **15** Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland) **8**, 117–127.
- LAFARGUE, F., 1968. Les peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. II. Les Didemnidae — Systématique — Ecologie. Vie Milieu **19** (2 A), 353–446.
- MEDIONI, A., 1970. Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. Didemnidae (Ascidies composées). Vie Milieu **21** (1 A), 25–48.
- MENKER, D. & AX, P., 1970. Zur Morphologie von *Arenadiplosoma migrans* n. g. n. sp., einer vagilen Ascidien-Kolonie aus dem Mesopsammal der Nordsee (Tunicata, Ascidiacea). Z. Morph. Tiere **66**, 323–336.
- MICHAELSEN, W., 1921. Die Botrylliden und Didemniden der Nordsee und der zur Ostsee führenden Meeresgebiete. Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland) **14**, 97–124.
- MILNE EDWARDS, M., 1841. Observations sur les ascidies composées des côtes de la Manche. Mém. Acad. Sci., Paris **18**, 217–326.
- MONNIOT, F., 1962. Recherches sur les graviers à *Amphioxus* de la région de Banyuls-sur-Mer. Vie Milieu **13**, 231–322.
- 1965. Ascidies interstitielles des côtes d'Europe. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris **35** (A), 1–154.
- SAVIGNY, J. C., 1816. Mémoires sur les animaux sans vertèbres. **2**, 1–239.

Adresse de l'auteur: FRANÇOISE LAFARGUE
Laboratoire Arago
66 Banyuls-sur-Mer
France