
H.W. FRICKE et R. PLANTE

Contribution à l'étude des Cténophores
Platycténides de Madagascar :

Ctenoplana (*Diploctena* n. s. gen.) *neritica* n. sp. et

Coeloplana (*Benthoplana* n. s. gen.) *meteoris* (Thiel 1968).

Extrait des

CAHIERS DE BIOLOGIE MARINE

Tome XII — 1971 — pp. 57-75

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DES CTÉNOPHORES PLATYCTÉNIDES DE MADAGASCAR :
CTENOPLANA (*DIPLOCTENA* N.S. GEN.)
NERITICA N.SP. ET *COELOPLANA* (*BENTHOPLANA* N.S. GEN.)
METEORIS (THIEL 1968).

par

H.W. Fricke

Max-Planck Institut, Dep. Lorenz. 8131
Seewiesen (Obb), Allemagne.

et

R. Plante

Centre ORSTOM, B.P. 68, Nosy-Bé, Madagascar.

Résumé

Les auteurs discutent la position systématique de deux espèces de Ctenophores Platycténides récoltés en plongée, au voisinage de Nosy-Bé (Madagascar). Quelques caractères importants de leurs comportements sont décrits.

Introduction

Les animaux décrits dans ce travail ont été trouvés pendant des observations en plongées au voisinage de Nosy-Bé (côte NW de Madagascar) de juin à septembre 1969.

Comme tous les Platycténides, ils sont difficiles à conserver et leurs caractères s'estompent vite. Nous avons donc effectué nos principales observations sur plusieurs animaux vivants dans leur milieu naturel et en aquarium. Pour la même raison (mauvaise conservation) nous ne pouvions comparer nos animaux avec le matériel original des autres espèces décrites et nous avons utilisé, pour ces comparaisons, les ouvrages que nous avons pu nous procurer : Abbott (1902), Dawydoff (1933, 1936, 1938 a et b, Gnanamuthu et Nair (1948), Hyman (1940), Korotneff (1886), Marcus (1957), Komai (1920), Mortensen (1927), Pople (1960), Tanaka (1932), Thiel (1968).

Nous tenons à remercier MM. P. Laboute et M. Hentschel pour leur précieuse collaboration dans la collecte des animaux et le Dr Thiel pour ses conseils et le prêt de documents. L'un d'entre nous (H.W Fricke) n'a pu travailler à Madagascar que grâce au Professeur Lorenz et à l'ORSTOM. Sa mission était effectuée grâce à une bourse du Max Planck Institut für Verhaltenphysiologie. Nous remercions également MM. les Professeurs Drach, Pères, Ulrich et Kümmel d'avoir bien voulu relire notre manuscrit.

BENTHOPLANA n. s-gen.*Diagnose*

Cténophore Platycténide du genre *Coeloplana*.

Corps campanuliforme pourvu de deux expansions portant les gaines tentaculaires. Pharynx externe cilié, aplati et prolongé dans les expansions tentaculifères jusqu'à l'ouverture des gaines tentaculaires qui est ainsi marginale. Organe aboral petit pourvu de quatre champs polaires ciliés. Papilles aborales rétractiles, digitiformes, ramifiées, variables en taille et en nombre. Bifurcation du canal adradial distal au-delà de la séparation des deux canaux paratentaculaires. Testicules piriformes, en nombre variable, situés en position aborale sur le bord du pharynx externe et s'ouvrant sur ce bord par des spermiductes individuels. Larve cydippide. Incubation interne.

Le nom *Benthoplana* fait allusion à l'habitat benthique de ce sous-genre.

ESPÈCE TYPE : B. METEORIS (Thiel 1968)

La description de Thiel est faite d'après un individu qui n'a pas été conservé. Les cinq individus, fixés au Halmi, que nous avons déposés au Museum d'Histoire Naturelle à Paris constituent donc les néotypes de l'espèce.

Observations sur *Coeloplana (Benthoplana) meteoris* (Thiel).

Cette espèce a été trouvée et décrite par Thiel (1968) à partir d'un spécimen récolté sur la Côte des Somalis.

Nous avons observé et récolté, en 3 stations autour de Nosy-Bé (Fig. 1), plusieurs individus appartenant à l'espèce de Thiel.

L'excellente description de Thiel a été faite à partir d'un seul animal immature. Comme les nôtres étaient mûrs, porteurs de larves, et comme nos observations sur le terrain furent nombreuses, nous donnons ci-après quelques précisions supplémentaires sur cette espèce.

I. — DONNÉES ÉCOLOGIQUES**1° Habitat.**

Les caractères des trois principales stations où ont été faites les récoltes sont résumés dans le tableau I.

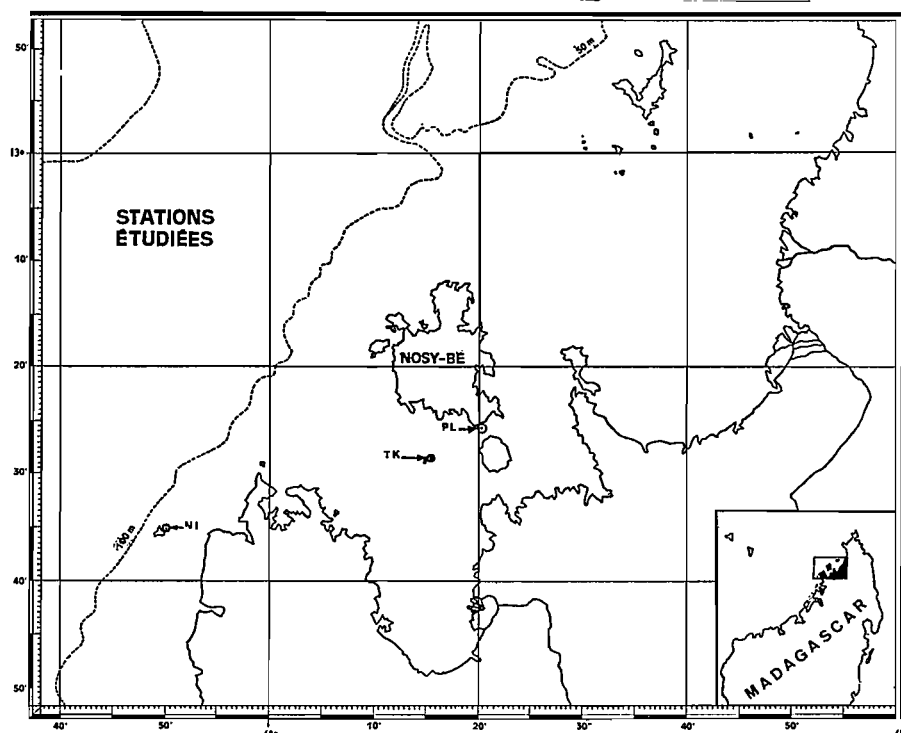


FIG. 1
Position des stations.

B. meteoris vit sur des sables grossiers infralittoraux qui s'apparentent aux « Sables et Gravieres sous l'influence des courants de fond » (Pères et Picard, 1959).

On les trouve, sur ces fonds, dans différents types de substrats (sable, Holothuries, Foraminifères, Algues) sans aucune spécialisation

TABLEAU I

Stations	Profondeur en m	Type de sédiment	Courant en cm/sec	Turbidité de l'eau	Température min. et max.	Salinité
Passé Lokobé (P.L.) 13°25'30" S G = 48°19'10" E	15-20	Sable roux organogène calcaire	0-100	moyenne à forte	26-30°	33.35 p. 1000
Tany-Kely (T.K.) 13°24'40" S G = 48°14'05" E	15-23	Sable calcaire fin	0-20	faible à moyenne	26-30°	33.35 p. 1000
Nosy-Iranja (N.I.) 13°35'15" S G = 47°48'50" E	17	Sable calcaire fin	0-60	faible à moyenne	26-29°	34.34 p. 1000

de l'hôte. Nous avons observé que beaucoup d'espèces qui vivent sur ces fonds sont des « suspension-feeders », se tenant dans une zone de courants vifs, par exemple des Phoronidiens, des Pennatulaires, des Alcyonaires, des Polychètes, des Ophiures, des Gorgonocéphalides, des Stomatopodes, des Heterocongeridae, etc.).

2° Densité de population et distribution des tailles.

Les densités maximales observées ont été : 64 ind./m² à Tany-Kely, 30 ind./m² dans la Passe de Lokobé, 6 ind./m² à Nosy-Iranja.

La longueur des tentacules limite la densité maximale. Pendant la phase de capture de la nourriture, la longueur des tentacules actifs

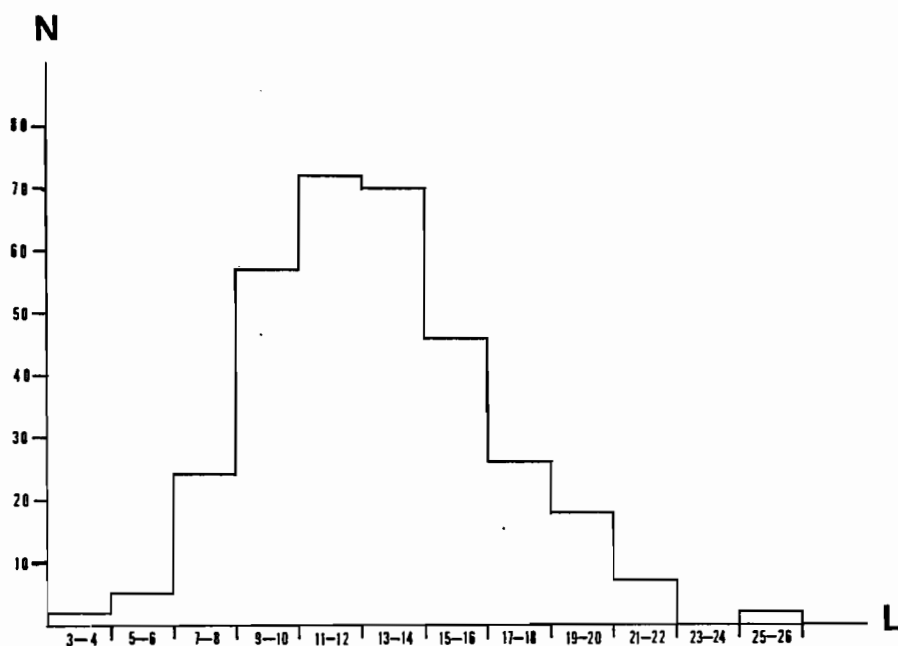


FIG. 2

Répartition des tailles dans une population de *Coeloplana meteoris*.

L : longueur en mm, mesurée entre les ouvertures tentaculaires ; N : nombre d'individus dans chaque classe de taille.

est d'environ 60 cm et ils entrent en contact quand les animaux sont trop rapprochés.

La mensuration des individus dans des conditions artificielles ou après fixation n'a pas de signification, du fait de la variabilité des dimensions du corps. Par conséquent, pour obtenir une idée générale de la taille des animaux, nous avons mesuré 329 animaux en phase rampante dans leur habitat (Fig. 2). Les résultats montrent une distribution de tailles normale typique. Les tailles s'étalent de 3 à 26 mm avec un maximum entre 11 et 14 mm.

II. — MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

a) **Forme et coloration.**

La forme de nos animaux ne présente pas de particularité nouvelle par rapport à la description de Thiel. Tous les individus récoltés ont, en phase rampante, le même aspect, assez anormal chez les Coeloplanides, relativement bombé avec les cornes tentaculaires dressées à 45° par rapport au plan horizontal. A partir de cette forme générale, l'animal peut prendre différents aspects :

— aplati en phase de reptation, sans que le pharynx externe montre de contours définis ;

— plus ou moins arrondi en phase de repos, le pharynx externe reposant sur le substrat en une sole presque circulaire ;

— en forme de cloche en phase flottante, les deux lobes pharyngiens se refermant l'un sur l'autre ;

— en extension complète, position que l'animal prend quand il flotte juste sous la surface de l'eau. Ce phénomène est très exceptionnel et ne se produit pas dans la nature.

La coloration, au lieu de se réduire à des ponctuations rouges, se manifeste, sur la face aborale, de la façon suivante.

1. La réticulation jaunâtre, déjà observée par Thiel et qui correspond au réseau gastrovasculaire immédiatement sousjacent à la face aborale, existe dans les animaux que nous avons récoltés, mais s'étend jusque dans les tentacules.

2° Une réticulation rougeâtre plus ou moins discontinue se résoud en ponctuation sur les gaines tentaculaires et, d'autre part, se resserre en un lacis dense en deux zones latérales ; celles-ci sont situées symétriquement par rapport à l'axe tentaculaire et approximativement au tiers proximal d'une ligne perpendiculaire à cet axe.

3° Des amas pigmentaires rouges et jaunes enveloppent les ampoules testiculaires marginales.

4° Une bande pigmentaire rouge plus ou moins diffuse souligne le bord du pharynx.

La coloration d'ensemble varie en densité et en tonalité selon le sédiment où vivent les animaux : elle va du rose pâle et jaunâtre au brun et blanc grisâtre. Les différences de coloration entre nos animaux et l'espèce décrite par Thiel ne nous paraissent pas suffisantes pour justifier la création d'une variété nouvelle.

b) **Système gastrovasculaire.**

Nous pouvons ajouter quelques remarques aux observations de Thiel.

Le système aboral se termine par un système de canaux périphériques reliant entre elles les ampoules testiculaires. Les particules entraînées par la circulation mettent en évidence la forme des canaux gastrovasculaires et le sens de la circulation dans ces canaux. Les canaux excréteurs du système gastrovasculaire s'ouvrent à la face aborale de part et d'autre de l'organe apical dans le plan tentaculaire

(Fig. 3). Ils sont le siège de mouvements périodiques de contraction dont certains expulsent du liquide par les pores excréteurs.

c) Papilles aborales.

De même que chez *Vallicula multiformis* (Rankin, 1956), le nombre et la forme des papilles varie considérablement selon l'état physiologique des animaux. Cependant, elles sont en nombre bien plus important que ne l'a observé Thiel : elles sont disposées en quatre rangs principaux de chaque côté du corps (2 rangs paratentaculaires, 2 rangs parastomacaux) portant chacun 5 à 10 papilles. A l'exception des papilles centrales, qui sont beaucoup plus grandes (Planche I, 2), ces papilles sont difficiles à percevoir, de sorte que cette différence numérique entre les anneaux décrits par Thiel et les nôtres nous paraît sans valeur systématique. Ces papilles sont souvent ramifiées, surtout dans la partie centrale du corps où elles ont jusqu'à trois branches. Les expansions des canaux gastrovasculaires qui corres-

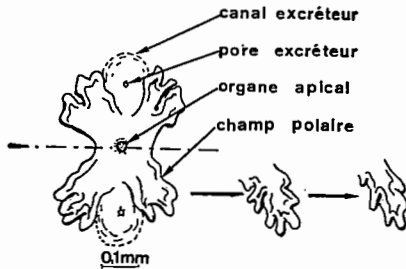


FIG. 3
Organe apical de *Coeloplana meteoris*.

pondent aux papilles sont le siège de mouvements tourbillonnaires dus à l'endothélium cilié ; ces mouvements sont bien connus chez les Platycténides.

d) Organe apical.

Chez beaucoup de Platycténides, l'organe apical est parfaitement visible à tout moment ; chez *B. meteoris* il est exceptionnellement réduit, sans reste des bandes ciliées et n'est visible que dans les phases d'extension complète de l'animal. Les quatre champs polaires, déjà devinés par Thiel, affectent des formes extrêmement variables d'un moment à l'autre, se divisant en digitations rétractiles (Fig. 3). La région apicale est sujette à des contractions qui produisent l'invagination des champs polaires.

e) Appareil tentaculaire.

Les gaines tentaculaires sont grêles et se terminent en forme de massue dans la partie proximale (« Keulenförmig ») (Thiel 1968). Les tentacules sont blanchâtres et pectinés (Planche I, 2). En phase d'extension, ils atteignent au moins 60 à 70 cm. Observés sur des coupes histologiques, les tentacules et les filaments sont constitués par des faisceaux de fibres musculaires lisses longitudinales, entourés de colloplastes. Les tentacules sortent au voisinage de l'extrémité des cornes tentaculaires, en position orale. Les bords du pharynx externe, qui constituent les cornes tentaculaires, peuvent se replier en un sillon

fonctionnel sans signification morphologique qui enferme les tentacules et les particules nutritives. Celles-ci sont transportées vers le pharynx par des mouvements ciliaires, en suivant un autre sillon fonctionnel formé par la face orale.

f) Gonades et larves.

Nos animaux ont été récoltés au milieu de l'hiver austral. Nous n'avons pas trouvé d'ovaires mûrs mais des testicules pleinement développés, ainsi que des larves cydippides enfermées dans des membranes.

Les testicules sont des ampoules piriformes dont la partie externe est pigmentée, situées à la bordure du pharynx externe et s'ouvrant très près de cette bordure sur la face aborale (Planche I, 3). Ils sont

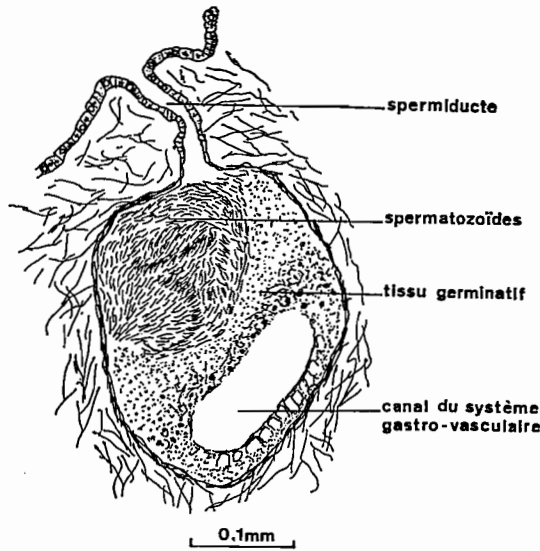


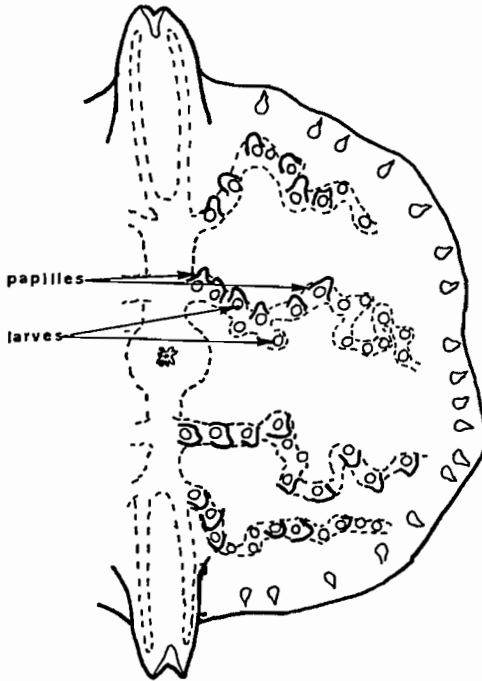
FIG. 4

Schéma d'une coupe dans une ampoule testiculaire de *Coeloplana meteoris*.

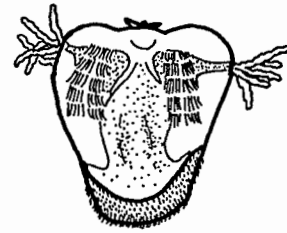
reliés les uns aux autres par un canal du système gastro-vasculaire. Ces amas, disséqués et écrasés sur une lame, se révèlent pleins de spermatozoïdes vivants. Les coupes colorées montrent tous les stades de spermatogenèse et les spermiductes (Fig. 4). Cette disposition des testicules n'est connue chez aucun des genres de Platycténides décrits jusqu'à présent.

Les larves que nous avons pu observer très souvent, restent dans le corps de la mère jusqu'à la ponte. Nous n'avons vu que des larves cydippides déjà bien développées, mais toutes au même stade ; elles se trouvent dans les canaux méridiens et, plus spécialement, sous les papilles aborales. Celles-ci sont particulièrement développées près des bases tentaculaires, de sorte que les larves paraissent particulièrement abondantes à cet emplacement. Leur position dans les canaux méridiens est une indication de la présence probable, dans ces canaux, des gonades femelles, ce qui est une disposition classique chez les

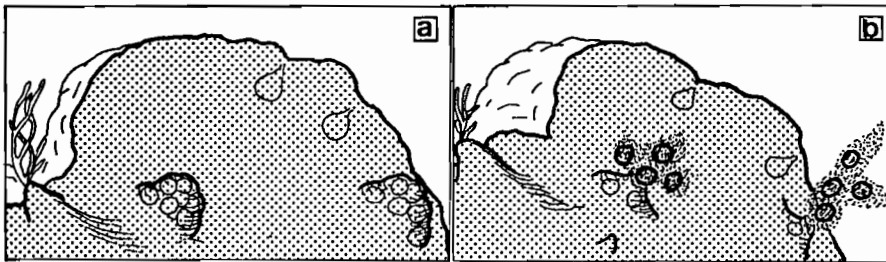
Platycténides. Pendant nos observations *in vitro* sur des animaux blent en amas sous des papilles dorsales et sortent par déchirement vivants, l'éclairage par les épilampes et l'élévation de température



position des larves dans les canaux gastrovasculaires chez un individu de grande taille



larve cydippide peu après l'expulsion



expulsion des larves

FIG. 5

Les larves chez *Coeloplana meteoris*.

provoquaient fréquemment l'expulsion de larves. Celles-ci se rassemblent sous le tegument qui couvre la papille (Fig. 5). Les larves, au moment de l'expulsion, sont au stade cydippide (Fig. 5). Le pharynx est déjà assez fortement dévaginé et l'ouverture des gaines tentaculaires est nette-

ment en position aborale. Les larves sont émises au milieu d'un amas de mucus qui se dissout ensuite dans l'eau de mer.

III. COMPORTEMENT

Nous regroupons dans ce paragraphe des observations effectuées, d'une part, en plongée dans les biotopes où vivent les animaux et, d'autre part, au laboratoire.

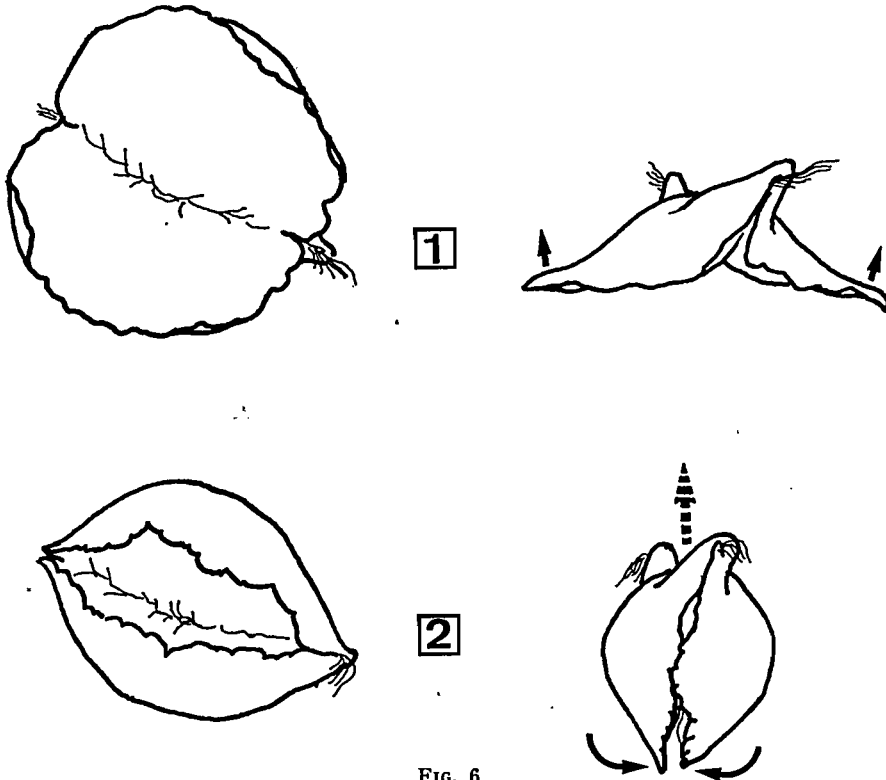


FIG. 6

Coeloplana meteoris

Mouvements natatoires en vue orale et latérale.
La flèche en tirets indique le sens du déplacement de l'animal.

a) Locomotion.

Le mode de locomotion le plus fréquent est la *reptation sur le substrat*. Cette reptation, comme le remarque Thiel, est produite par le battement ciliaire de l'épithélium pharyngien. Le film de mucus que laisse le passage de l'animal dans un aquarium n'a pas été observé dans la nature, jusqu'à présent. Peut-être s'agit-il d'une réaction de l'animal à des conditions anormales d'environnement.

La *natation active* ne s'observe que rarement, particulièrement quand le fond est perturbé et l'eau agitée. Les lobes pharyngiens battent symétriquement, d'un mouvement relativement lent vers le haut puis accéléré vers le bas (Fig. 6), stabilisant ainsi la nage de

l'animal et fonctionnant comme des nageoires latérales. Plutôt que d'une nage par réaction (« Rückstösschwim »), il s'agit d'une nage battue. Cette nage permet aux *Benthoplana* de changer rapidement d'emplacement.

b) Alimentation. Mouvements tentaculaires.

Pendant la journée, les tentacules sont peu ou pas évaginés (5 à 10 cm au maximum). Durant la nuit, par contre, ils sont déployés et atteignent 60 cm au moins. Cette activité nocturne, observée dans l'aquarium, se retrouve chez une autre espèce de *Coeloplana* non encore décrite, observée par l'un de nous dans les récifs coralliens d'Eilat (Israël). L'émission des tentacules se produit aussi en cas de turbulence au voisinage de l'animal. Cette expulsion est lente et l'extension des tentacules se fait passivement par entraînement dans le courant. Au contraire, la rétraction est rapide et due aux fibres musculaires longitudinales. Le transport jusqu'au pharynx des

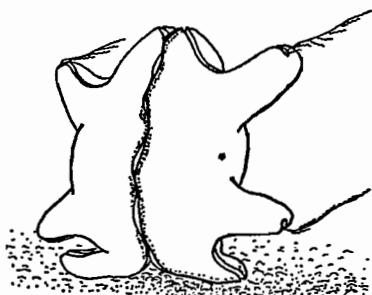


FIG. 7
Représentation schématique du
« comportement d'affrontement ».

particules capturées par les tentacules est dû à des mouvements ciliaires, comme l'a observé Thiel. Ce comportement est celui d'un animal filtreur de courant (« current-feeder ») passif.

c) Contractions du corps.

Les *Benthoplana* observés en aquarium montrent fréquemment des contractions localisées : à l'organe apical (cf. II, d) ; à l'emplacement des taches pigmentaires latérales (cf. II, a) ; aux papilles aborales ; aux bords du pharynx externe et, plus spécialement, au voisinage des spermiductes.

Ces dernières contractions jouent probablement un rôle dans l'expulsion des spermatozoïdes. Quant à celles des trois catégories précédentes, elles ont pour effet d'accélérer la circulation dans le système gastrovasculaire.

d) Comportement d'affrontement.

Nous avons observé une fois sur le fond et une fois dans l'aquarium, deux animaux entrant et restant en contact par les faces internes du pharynx (Fig. 7). Dans les deux cas, les « partenaires » étaient de taille différente. La position périphérique des testicules

suggère qu'il s'agit d'une copulation, mais nos observations sont trop rares pour nous permettre de l'affirmer définitivement.

e) **Mimétisme.**

Selon les stations de récoltes, nos animaux montrent des changements d'intensité de la coloration qui coïncident avec des changements dans la couleur des sédiments et rendent, dans les différents cas, les animaux difficiles à voir. Par exemple, sur les sables roux de la passe de Lokobé, les *Benthoplana* sont rougeâtres et, sur les sables coralliens purs de Nosy-Iranja, ils sont blanchâtres et presque complètement transparents.

IV. POSITION SYSTÉMATIQUE

a) **Résumé des nouveaux caractères.**

Mode de vie libre sur fonds de sables soumis à des courants de fond.

Coloration variable autour de quelques types, selon la nature du sédiment.

Chez les animaux sexuellement mûrs, un canal périphérique joignant les ampoules testiculaires.

Canaux excréteurs joignant l'infundibulum aux pores excréteurs, de part et d'autre de l'organe aboral.

Forme ramifiée et nombre (jusqu'à 10 par rang, le nombre croissant avec l'âge) des papilles aborales, disposées sur les canaux adradiaux.

Organe aboral comprenant quatre champs polaires.

Longueur des tentacules (60-70 cm).

Ouverture des gaines tentaculaires marginale et non absolument orale.

Ampoules testiculaires en position périphérique.

Incubation des larves dans les canaux adradiaux.

Description de quelques aspects de comportement.

b) **Discussion.**

Comme le fait remarquer Thiel, les caractères de *Benthoplana meteoris* sont intermédiaires entre ceux de *Coeloplana* et de *Vallicula*. Ils sont, de plus, proches de ceux de *Ctenoplana (Diploctena) neritica*.

Thiel lui-même pensait que sa nouvelle espèce pouvait appartenir à un nouveau genre, mais, faute d'un nombre suffisant de spécimens, la classait dans le genre *Coeloplana*, en se fondant sur les caractères communs suivants : similitude du système gastrovasculaire ; absence de sillon pharyngien ; absence de chambres sphériques.

Pendant, *Benthoplana meteoris* et *Vallicula multiformis* possèdent en commun des caractères importants : ouverture marginale des gaines tentaculaires ; forme du corps ; forme ramifiée des papilles aborales.

Nous verrons que *Ctenoplana (Diploctena) neritica* possède égale-

ment ces caractères. De plus, cette espèce se rapproche de *B. meteoris* par la position marginale des testicules et l'organe aboral.

Les caractères originaux énumérés par Thiel (1968, p. 12, tab. 2) et complétés par ceux que nous avons observés (testicules, organe aboral, papilles, habitat) nous amènent à considérer *Coeloplana meteoris* comme le type d'un sous-genre nouveau de *Coeloplana* : le sous-genre *Benthoplana*.

Le principal argument de Thiel pour placer l'espèce *meteoris* dans le genre *Coeloplana* est la structure du système gastrovasculaire. Mais l'organisation typique des *Coeloplana* correspond au groupe II de Thiel (départ des canaux adradiaux distaux après la ramification des canaux paratentaculaires). Sur ce point, les observations de l'un de nous sur trois espèces nouvelles non encore décrites de *Coeloplana* confirment l'opinion de Dawydoff (1933). *Coeloplana mesnili* et *C. perrieri* que Thiel place dans son groupe I (départ des canaux adradiaux distaux avant la séparation des canaux tentaculaires) sont des formes exceptionnelles parmi les *Coeloplana* et la seule présence de ces deux espèces de *Coeloplana* dans ce groupe n'est pas un argument suffisant pour placer *C. meteoris* dans le même genre.

L'absence de sillon pharyngien, de chambres sphériques, la position des gonades et la différence de structure du système gastrovasculaire (*Vallicula*), groupe III de Thiel, nous amènent à considérer *Benthoplana* comme plus proche de *Coeloplana* que de *Vallicula* et à lui attribuer la valeur de sous-genre de *Coeloplana*.

CTENOPLANA (DIPLOCTENA) NERITICA spec. nov.

Diagnose du sous-genre Diploctena s. gen. nov.

Cténophore Platycténide du genre *Ctenoplana*.

Corps en forme de demi-lune en position pélagique. Ouverture des gaines tentaculaires à la bordure séparant le pharynx de la face aborale. Organe aboral très grand, cilié, formé de quatre champs polaires digités. Système gastrovasculaire comprenant essentiellement, dans chaque moitié de l'animal, un canal radial qui commence juste au-dessus de l'estomac et d'où partent deux paires de canaux adradiaux, la proximale reliée aux papilles dorsales primaires, la distale aux papilles secondaires et à des poches gastrovasculaires situées en arrière des cténidies.

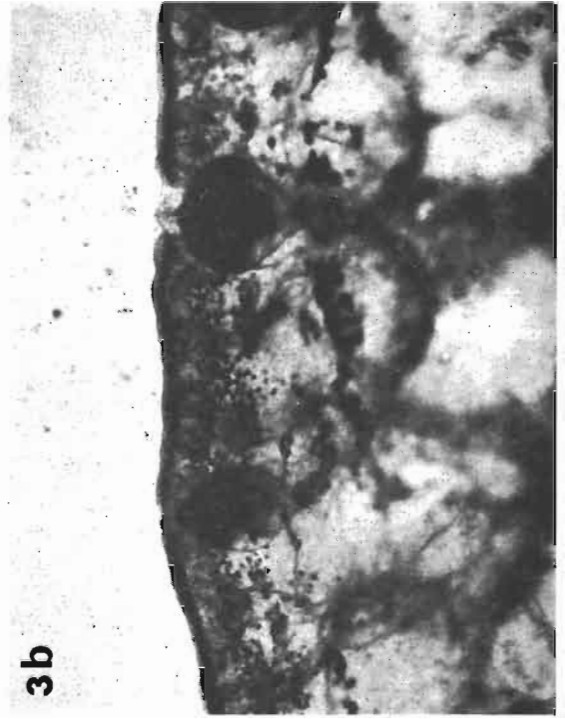
Papilles dorsales comprenant deux paires de papilles primaires branchues et digitées (correspondant aux canaux adradiaux proximaux) et quatre paires de papilles secondaires correspondant aux canaux adradiaux distaux.

Ovaires en nombre variable et situés dans les canaux méridiens.

Testicules en nombre variable en position marginale et aborale au bord du pharynx externe.

Larves incubées dans les canaux méridiens jusqu'au stade cydippide.

Le nom *Diploctena* fait allusion au caractère jumelé des cténidies.

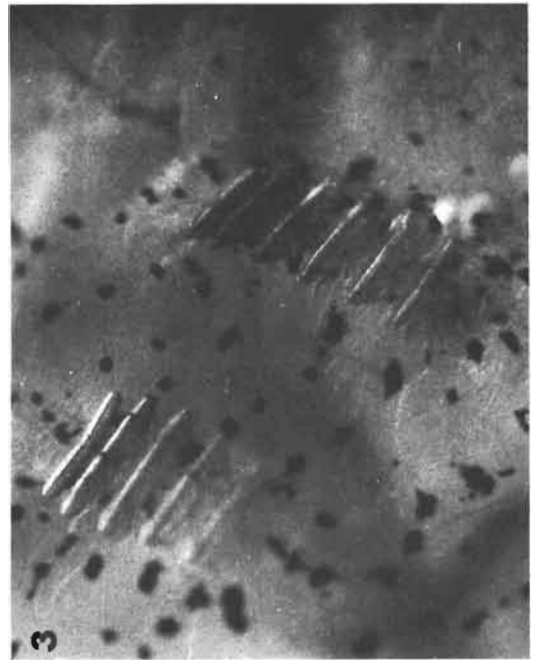
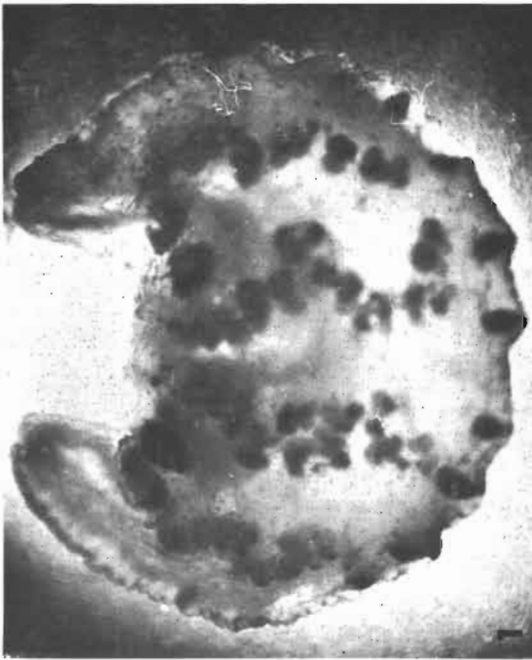
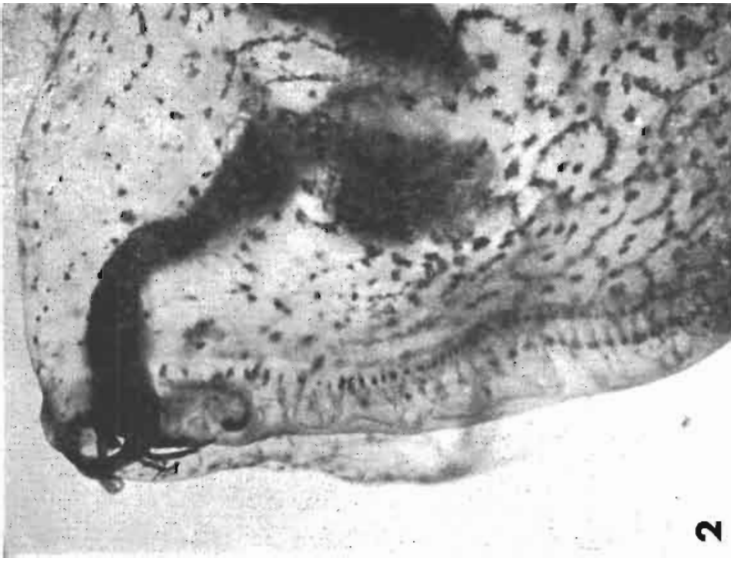


H.W. FRICKE et R. PLANTE

PLANCHE I

Coeloplana (Benthoplana) meteoris.

1. Un spécimen en position normale sur le fond, tentacules invaginés.
 2. Tentacules en cours d'évagination, entraînés par le courant, la nuit.
- 3 a et 3 b. Macrophotographies de la bordure du pharynx externe, montrant les ampoules testiculaires (a et b), les ramifications terminales du système gastro-vasculaire oral (a) et l'ouverture d'une ampoule testiculaire.



H.W. FRICKE et R. PLANTE

PLANCHE II

Ctenoplana (Diploctena) neritica

1. Vue d'ensemble latérale d'un spécimen après fixation au Halmi. La fixation exagère la courbure des cornes tentaculaires (la photo 5 montre leur position normale) mais met en évidence les cténidies et les larves dans les canaux méridiens.
2. Vue latérale de la moitié d'un spécimen montrant l'ouverture des gaines tentaculaires. Les tentacules sont en fin d'invagination. On distingue par transparence les gaines tentaculaires, l'infundibulum et les canaux radiaux.
3. Une paire de cténidies en activité.
4. Bord du pharynx externe en vue orale. L'éclairage par transparence met en évidence les ramifications terminales des canaux gastrovasculaires et les ampoules testiculaires.

ESPÈCE TYPE : *D. NERITICA**Diagnose de l'espèce D. neritica.*

Coloration du corps ; chromatophores jaunes soulignant le système gastrovasculaire et quelques chromatophores rougeâtres dispersés à la surface du corps.

Cténidies pourvues cinq à six rangs de cils.

Tentacules blanchâtres, pectinés, dépassant 10 cm.

Taille des individus de 3 à 15 mm.

Le nom d'espèce fait allusion à l'habitat de l'espèce (pélagique, dans des eaux peu profondes).

Syntypes : 5 individus de 2 à 15 mm déposés au Museum National d'Histoire Naturelle à Paris.

Observations sur *Ctenoplana (Diploctena) neritica* sp. nov.

I. MILIEU

Nous avons trouvé la plupart de nos individus à Tany-Kely (carte I, station T.K.) et un spécimen dans la Passe de Lokobé (Fig. 1, station PL.). Ils flottent le plus souvent à des immersions de 2 à 15 m, au-dessus de fonds de sables dont la profondeur varie entre 10 et 25 m. Quelques individus ont été observés flottant juste sous la surface. Nous ne les avons jamais trouvés sur le fond.

Ce mode de vie correspond bien aux observations de Dawydoff sur le genre *Ctenoplana* (1933).

II. MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

a) Taille et coloration.

La taille des animaux (distance entre les orifices tentaculaires) varie entre 2 et 15 mm.

En position natatoire, la forme de l'animal est celle d'une demi-lune (Planche II, 1), dont les pointes sont occupées par les ouvertures tentaculaires. Chez l'adulte, les bras tentaculaires ne sont que peu apparents. Les cténidies sont placées par paires sur quatre proéminences saillantes sur le reste du corps.

En aquarium, l'animal prend une position rampante, très proche de celle que Dawydoff a observée sur ses propres *Ctenoplana*. En cette position, les cténidies sont immobiles, cessent d'être saillantes et parfois s'invaginent dans des poches ectodermiques qui peuvent se fermer complètement. L'animal en position rampante est complètement étalé sur le fond et peut s'y déplacer.

La coloration comprend, en plus de chromatophores jaunes qui soulignent les canaux gastrovasculaires, des chromatophores rouges qui se condensent vers le bord du pharynx externe pour former une ligne plus ou moins définie. Le pharynx externe est incolore mais la paroi de l'estomac porte des ponctuations jaunes. Les ampoules testiculaires sont couvertes d'une couche dense de chromatophores jaunes.

b) Système gastrovasculaire.

La transparence des animaux permet d'observer facilement le système gastrovasculaire. La position des principaux canaux, schématisée sur la figure 8, se rapproche de celle de *C. maculomarginata* (Komai, in Thiel 1968) mais diffère beaucoup de celle que décrit Dawydoff (1933). Les canaux adradiaux proximaux sont nettement pairs et non pas fusionnés. Les canaux adradiaux existent et se séparent des canaux paratentaculaires après la bifurcation de ceux-ci.

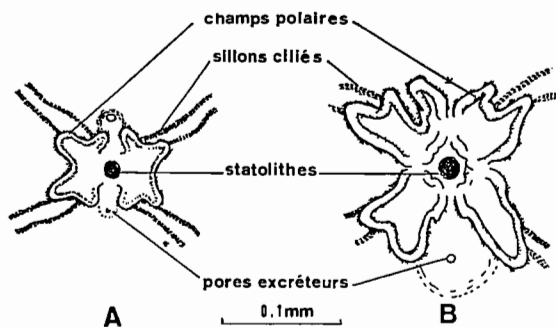


FIG. 8
Organe apical de *Ctenoplana neritica*.

A : chez un individu de petite taille (0,4 cm); B : chez un individu de grande taille (2 cm).

Les canaux méridiens qui proviennent des canaux adradiaux distaux se dilatent derrière les cténidies en activité (Fig. 9), qui sont le siège de mouvements tourbillonnaires d'autant plus accentués que les mouvements des cténidies sont plus rapides. La figure 10 montre la façon dont les systèmes aboral et oral se relie à la partie périphérique.

Les *papilles aborales* sont au nombre de quatre chez les jeunes individus : ce sont les *papilles primaires* situées sur les canaux adradiaux proximaux (Fig. 9). A ce stade, elles sont simples. Quand l'animal croît, quatre nouvelles paires de *papilles secondaires* simples apparaissent au-dessus des cténidies pendant que les papilles primaires acquièrent deux ou trois ramifications.

L'*organe aboral* comprend quatre champs dont les digitations revêtent des formes variables selon les individus. En particulier, ces quatre digitations sont simples chez les jeunes et se multiplient chez l'adulte (Fig. 8). Cet organe est du type à « symétrie biradiaire » de Dawydoff (1933).

Les tentacules, blancs, pectinés, dont la longueur dépasse 15 cm, sortent des gaines tentaculaires qui, vues de profil, possèdent une double courbure (Planche II, 1). La base tentaculaire possède deux lobes symétriques par rapport au plan tentaculaire et dont l'ensemble affecte la forme d'un croissant.

Les gaines tentaculaires s'ouvrent en position marginale, aux angles supérieurs des plis formés par le pharynx externe. L'orifice est coiffé d'un capuchon formé par la face aborale et qui prolonge la bordure pharyngienne ; celle-ci se reconnaît grâce à l'épithélium cilié et aux ramifications du système gastrovasculaire oral. En suivant

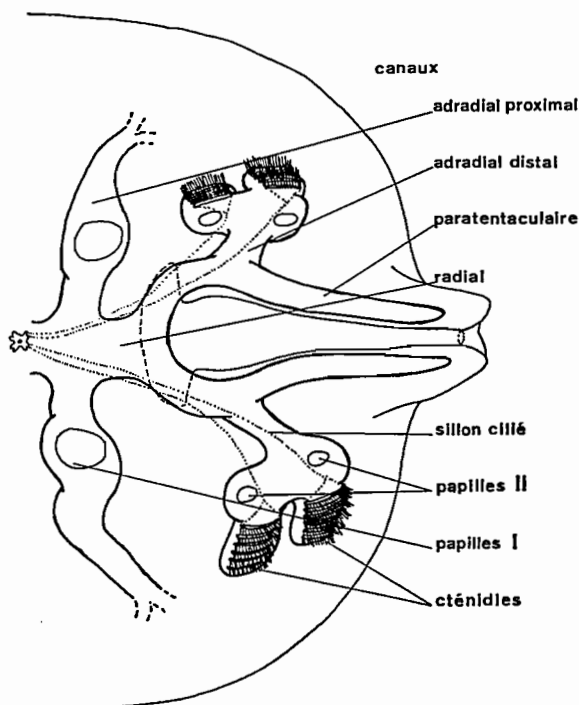


FIG. 9
Ctenoplana neritica

Schéma des principaux canaux gastrovasculaires et de leurs relations (vue aborale simplifiée).

l'évolution de l'ouverture tentaculaire à partir des jeunes jusqu'aux adultes, on constate que cette ouverture reste aborale en position exactement marginale.

Les *cténidies* ou palettes natatoires, sont groupées par paire, les quatre paires formant, pendant la natation, des saillies nettement individualisées autour du corps. Elles portent chacune cinq ou six rangs de soies.

Les *gonades* sont reliées au système gastrovasculaire (Fig. 10 et 11). Les testicules se présentent sous l'aspect d'ampoule piriforme de 0,5 à 1 mm de long situés en position aborale au bord du pharynx externe ; leur liaison avec le système gastrovasculaire ne fonctionne

pas comme spermiducte, celui-ci étant constitué par un canalicule qui rejoint la bordure du pharynx (Fig. 10). Les ampoules testiculaires, entourées d'une couche abondante de chromatophores, varient en nombre de un à dix de chaque côté du pharynx, mais ce nombre n'est pas en relation avec la maturité sexuelle ; un frottis, effectué à partir d'un testicule d'un individu qui n'en possédait que deux de

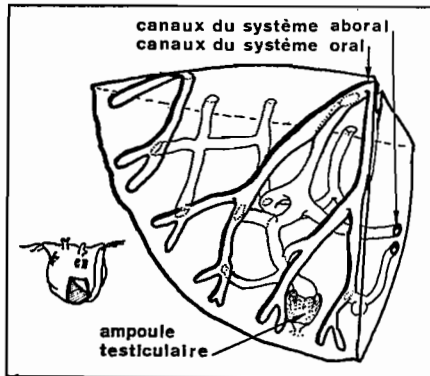


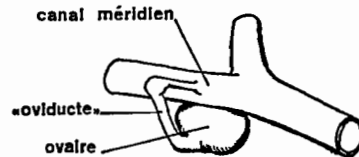
Fig. 10

Schéma des relations entre les systèmes gastrovasculaires oral et aboral dans un fragment de la bordure du pharynx externe chez *Ctenoplana neritica*.

chaque côté, s'est révélé plein de spermatozoïdes parfaitement formés et actifs. Les ovaires sont des masses arrondies blanchâtres, situées sous les canaux méridiens et connectées à ceux-ci par des canalicules (Fig. 11). Nous ne savons pas si ceux-ci sont des oviductes, ni si les

Fig. 11

Position des ovaires sous les canaux méridiens chez *Ctenoplana neritica*.



œufs sont émis dans le système gastrovasculaire avant la fécondation. Celle-ci est vraisemblablement interne car nous avons pu observer des larves à tous les stades de développement dans les canaux méridiens (Planche I, 4).

III. COMPORTEMENT

a) Locomotion.

Les animaux flottent dans la mer, les cténidies en mouvement. Très souvent, les tentacules sont étendus et offrent ainsi plus de surface portante à l'action du courant. Dans l'aquarium, nous avons également vu les *C. neritica* flotter et aussi effectuer une nage typique qui se rapproche du « Rückstoschwimmung » de Thiel (1968) (Fig. 6). En phase de repos sur un substrat, phase que nous n'avons observée qu'en aquarium, les animaux peuvent se déplacer dans n'importe quelle direction en étendant le bord du pharynx externe en un mouvement « amiboïde ». Toujours en aquarium, nous avons observé des mouvements rapides de descente et d'ascension. Nous ne savons pas par quel processus l'animal peut effectuer ces mouvements, ni si ce comportement a une signification dans la nature ou s'il s'agit

d'un artefact dû à l'élevage. Il nous semble que les animaux pourraient, par ce genre de mouvement, ajuster la profondeur à laquelle ils flottent dans les meilleures conditions, ou annuler une dérive trop importante en cas d'écoulement stratifié à vitesses différentes.

b) **Mouvements tentaculaires et nutrition.**

Comme chez *C. meteoris* que nous avons vu plus haut, les tentacules sont émis passivement dans l'eau et se rétractent rapidement, en glissant dans le pli du pharynx externe, dont l'épithélium cilié capture les particules alimentaires récoltées par les colloblastes. Les mouvements ciliaires du pharynx externe amènent alors les particules à l'ouverture du pharynx interne.

IV. POSITION SYSTÉMATIQUE

a) **Résumé des caractères observés.**

Corps en forme de demi-lune, en position pélagique ;
 huit cténidies rétractiles regroupées en 4 paires dépendant chacune d'un canal adradial distal ;
 six papilles aborales de chaque côté du corps de l'adulte (deux primaires et quatre secondaires) ;
 ouvertures tentaculaires en position marginale ;
 organe aboral comprenant quatre champs polaires connectés aux cténidies par des sillons ciliés ;
 ovaires disséminés le long des canaux méridiens ;
 testicules ampulliformes situés sur le bord du pharynx externe. et non connectés entre eux par un canal périphérique ;
 larves incubées dans les canaux méridiens jusqu'au stade cydippide.

b) **Discussion.**

Dawydoff (1936) sépare le sous-genre *Planoctena* de *Ctenoplana*, en se fondant essentiellement sur les caractères suivants : gaines tentaculaires très nettement détachées et orientées verticalement chez *Planoctena*, et courtes obliques chez *Ctenoplana* ; organe aboral pourvu de quatre champs polaires chez *Planoctena* (ce qui donne l'impression d'une symétrie biradiaire) et de deux champs symétriques chez *Ctenoplana* (symétrie bilatérale).

Notre espèce diffère de ces schémas par la position de l'ouverture tentaculaire (exactement marginale) et par l'absence de « cheminées » ou gaines tentaculaires externes individualisées. La symétrie biradiaire de l'organe aboral se rapproche de celle du sous-genre *Planoctena*.

Nous devons ajouter un caractère original important et particulier à notre espèce, relatif à la structure du système gastrovasculaire. Dawydoff (1933) ramène les systèmes de toutes les espèces qu'il a observées à un seul type (Fig. 12), avec fusion des canaux adradiaux proximaux en une paire de « canaux stomacaux ». La structure de *Ctenoplana maculomarginata*, décrite par Komai et à laquelle se réfère Thiel (1968) dans son groupe III ne correspond pas au type

de Dawydoff, mais se rapproche de ce qui est connu dans le genre *Coeloplana*. Chez notre espèce, les canaux adradiaux proximaux ont un caractère pair bien marqué. L'originalité principale de cet animal réside dans le fait que les canaux adradiaux distaux, qui se détachent des canaux paratentaculaires après la séparation de ceux-ci en deux, correspondent chacun à une paire de cténidies.

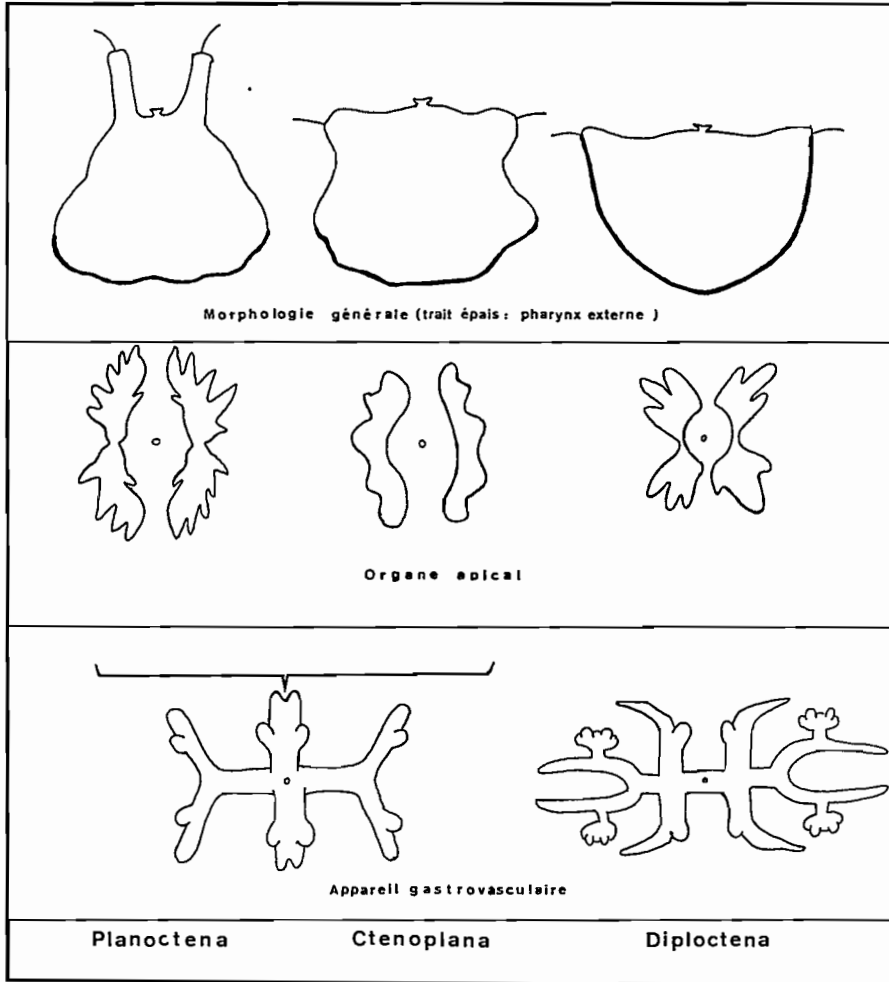


FIG. 12

Schéma des caractères distinctifs des sous-genres de *Ctenoplana* (*Planoctena* et *Ctenoplana*, d'après Dawydoff, 1936).

De plus, notre espèce présente dix papilles dorsales de chaque côté au lieu de quatre chez les *Ctenoplana* typiques.

En suivant la démarche de Dawydoff (1933), nous pensons que ces différences sont assez marquées pour justifier la séparation de cette nouvelle espèce dans un sous-genre nouveau, le sous-genre *Diploctena*.

Remarque.

Il existe des ressemblances frappantes entre les deux sous-genres nouveaux *Diploctena* et *Benthoplana* : similitude de la coloration, de la structure des papilles, de la position des ouvertures tentaculaires, de la structure et de l'emplacement des gonades. Cependant, la présence de cténidies chez *Diploctena neritica* et les différences fondamentales dans le système gastrovasculaire des deux sous-genres ne laissent aucun doute quant à leur appartenance respective aux genres *Coeloplana* et *Ctenoplana*.

Summary

The authors give a discussion of the taxonomic position of two species of Platyctenid Ctenophores, collected near Nosy-Bé (Madagascar). Some important features of their behaviour are described.

Zusammenfassung

Die Autoren diskutieren die systematische Stellung der zwei beim Tauchen in der Umgebung von Nosy-Bé (Madagaskar) gesammelten Arten von Ctenophoren Platyctenidae. Es werden einige wichtige Verhaltensmerkmale beschrieben.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ABBOTT, J.F., 1902. — Preliminary notes on *Coeloplana*. *Annot. Zool. Japon.*, 4, pp. 103-108.
- DAWYDOFF, c., 1933. — Morphologie et biologie des *Ctenoplana*. *Arch. Zool. exp. gén.*, 75, pp. 103-128.
- DAWYDOFF, c., 1936. — Les Ctenoplanidae des eaux de l'Indochine française. Etude systématique. *Bull. biol. France-Belgique*, 70, pp. 456-486.
- DAWYDOFF, c., 1938 a. — Deux Coeloplanides remarquables des eaux indochinoises. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 206, pp. 1143-1145.
- DAWYDOFF, c., 1938 b. — Les Coeloplanides indochinoises. *Arch. Zool. exp. gén.*, 80, pp. 125-162.
- DAWYDOFF, c., 1952. — Contribution à l'étude des Invertébrés de la faune marine benthique de l'Indochine. Suppl. 37, *Bull. biol. France-Belgique*, pp. 1-158.
- DEVANESAN, D.W. et VARADARAJAN, s., 1942. — On three new species of *Coeloplana* found at Krusadai island marine biological Station, Gulf of Manaar. *J. Madras Univ.*, 14, pp. 181-188.
- GNAMAMUTHU, C.P. et NAIR, R.V., 1948. — *Ctenoplana bengalensis* from the Madras plankton. *Proc. Ind. Acad. Sc.*, 27, pp. 153-160.
- HYMAN, L.H., 1940. — The Invertebrates. I, Protozoa through *Ctenophora*. McGraw Hill Book Co Inc., New York and London.
- KOMAI, T., 1920. — Notes on *Coeloplana bocki* n. sp. and its development. *Annot. zool. Japon.*, 9, pp. 575-584.
- KOROTNEFF, A., 1886. — *Ctenoplana kowalewskii*. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, 42, pp. 648-656.
- MARCUS, E., 1956. — *Vallicula multiformis* Rankin 1956 from Brazil. *Bolm. Inst. Oceanogr.*, 7, pp. 87-90.
- MORTENSEN, TH., 1927. — Papers from Dr Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916. 39. Two new Ctenophores. *Vidensk. Medd. dansk. natur. Foren. Kjobenhaven*, 83, pp. 277-288.
- POPLE, W., 1960. — The occurrence of *Coeloplana* in Natal, South Africa. *S. Africa J. Sc.*, 56, pp. 39-42.
- TANAKA, H., 1932. — *Coeloplana echinicola* n. sp. *Mem. Coll. Sc. Tokyo*, ser. B., 7, pp. 247-250.
- UTINOMI, H., 1963. — *Coeloplana komai*, a new creeping ctenophore from Sagami Bay. *Jap. J. Zool.*, 14 (1), pp. 15-19.
- WILLEY, A., 1896. — On *Ctenoplana*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 39, pp. 323-342, 1 planche.