

Chaetognathes
Abyssaux
Systématique
Éthologie
Biogéographie
Chaetognaths
Abyssal
Systematic
Ethology
Biogeography

Quatre nouveaux Chaetognathes atlantiques abyssaux (genre *Heterokrohnia*): description, remarques éthologiques et biogéographiques

Jean-Paul CASANOVA

Laboratoire de Biologie animale (Plancton), Université de Provence, 13331 Marseille Cedex 3, France.

Reçu le 14/10/85, révisé le 22/5/86, accepté le 23/5/86.

RÉSUMÉ

Des récoltes de plancton à proximité du fond (près de 4 000 m) sur une station de l'Atlantique nord-africain ont ramené quatre espèces nouvelles du genre *Heterokrohnia*, qui se révèlent ainsi être benthoplanctoniques abyssales. Elles font l'objet d'une description détaillée, notamment de l'appareil génital, qui, archaïque, est tout à fait original au sein du phylum des Chaetognathes. Les observations sur le régime alimentaire de ces *Heterokrohnia* montrent que, si leur armature céphalique leur permet de capturer des proies à l'instar des autres genres de Chaetognathes, elles peuvent aussi être limivores, comme l'indique l'examen du contenu de leur tube digestif; cet opportunisme est peut-être dû à la rareté des proies dans leur habitat. Enfin, l'étude morphologique de deux de ces espèces montre que, d'une part, la variété spécifique est plus grande à proximité du fond que dans les couches d'eau sus-jacentes, où s'observent des formes ubiquistes; d'autre part, cette variété est peut-être plus grande dans les régions tropicales que dans l'Antarctique.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 4, 469-477.

ABSTRACT

Four new abyssal Atlantic Chaetognaths (genus *Heterokrohnia*): description and ethological and biogeographical discussions

In plankton sampled from near the bottom (about 4 000 m) in the North-African Atlantic, and consequently defined as abyssal benthoplanctonic, four new species of *Heterokrohnia*, were found. A detailed description is given, with special focus on the genital apparatus which is primitive and most unusual for Chaetognatha. With regard to the diet of these *Heterokrohnia*, it was observed that while they are endowed with a head armature allowing them to prey like the other genera of Chaetognatha, they are also sediment-feeders as shown by the content of their digestive tract. This duality is perhaps caused by the scarcity of preys in their habitat. Lastly, a morphological study of two of these species shows that specific diversity is greater near the bottom than in overlaying waters where ubiquitous forms are observed, and that this diversity may be greater in tropical than antarctic regions.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 4, 469-477.

INTRODUCTION

Quatre nouvelles espèces du genre *Heterokrohnia* figurent dans les prélèvements à différents niveaux dans les 1 000 premiers mètres au-dessus du fond (0-20, 20-100, 100-500, 500-1 000 m) sur la station 9541 du N.O. « Discovery » au large du Cap Blanc de Mauritanie

(20°N-21°W, 17-23 avril 1977), où des pêches verticales ont été effectuées entre 4 000 m et la surface avec des filets RMT1 et RMT8. On trouvera de plus amples informations sur ces récoltes dans le travail de Angel et Baker (1982) et l'inventaire des prélèvements en annexe.

Le genre *Heterokrohnia* est habituellement caractérisé par la présence de muscles transversaux latéro-ventraux dans la partie antérieure du tronc et de la queue, d'une paire de nageoires latérales et de deux rangées de dents. Le nombre et la forme de celles-ci sont spécifiques, et suffisent à identifier les espèces. En fait, il se distingue de tous les autres genres de Chaetognathes par son appareil génital primitif, caractérisé par la présence d'une glande annexe débouchant à la base des ovaires, qui communique avec les testicules (Casanova, 1985); j'en détaillerai l'anatomie après la description des espèces, afin d'éviter des répétitions. Pour les mêmes raisons, je dirai ici que les quatre nouvelles espèces ont en commun l'absence d'yeux, de collerette et de diverticules intestinaux, la présence de glandes céphaliques apicales et que le segment caudal des jeunes spécimens est plus court que celui des plus âgés, contrairement à ce que l'on note chez la plupart des Chaetognathes; en aucun cas la couronne ciliaire n'a pu être observée.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Heterokrohnia murina n.sp. (fig. 1)

Nombre de spécimens examinés : 9.

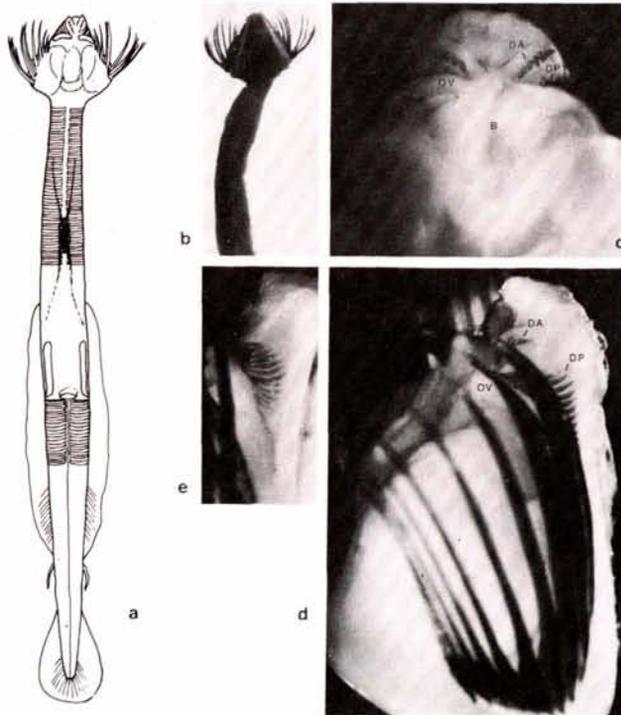


Figure 1
Heterokrohnia murina. a : vue ventrale; b : vue dorsale de la partie antérieure du corps; c : vue ventrale de la partie antérieure de la tête; d : vue latérale de la tête; e : dents postérieures et organe vestibulaire gauches. En c et d, la bouche est obturée par du sédiment. B=bouche, DA=dents antérieures; DP=dents postérieures, OV=organes vestibulaires.

Heterokrohnia murina. a: ventral view; b: dorsal view of anterior part of body; c: ventral view of anterior part of head; d: lateral view of head; e: left posterior teeth and vestibular organ. in c and d, the mouth is clogged with sediment. B=mouth, DA=anterior teeth, DP=posterior teeth, OV=vestibular organs.

Corps : opaque, en raison de la forte musculature longitudinale.

Longueur totale (LT) : jusqu'à 38,5 mm (nageoire caudale non comprise); c'est la géante du genre.

Segment caudal : 37 à 42% de LT pour LT > 30 mm; 28% pour LT = 13,2 mm.

Tête massive (4,5 x 4 mm pour le plus grand spécimen), prolongée antérieurement par une partie étreécie évoquant un museau de rat (d'où le nom spécifique retenu).

Dents antérieures : de 8 à 11 pour LT > 30 mm, courtes et à base très élargie en forme d'ampoule; cependant, chez le plus grand spécimen, les dents les plus antérieures sont étroites.

Dents postérieures : de 15 à 24 pour les grandes tailles; très longues, fines et recourbées; leur extrémité distale épouse la courbure de la crête vestibulaire.

Organes vestibulaires : en forme de crête transversale très saillante; hérissés de petites papilles.

Crochets : de 12 à 14, toujours disposés en éventail bien ouvert, de couleur brun foncé.

Nageoires latérales : débutent en arrière du ganglion ventral, à une distance comprise entre 1,2 et 1,5 fois la longueur de celui-ci, et se terminent au-delà du milieu du segment caudal; on y observe quelques rayons incomplets, essentiellement dans la partie postérieure.

Nageoire caudale : ovale, engainant l'extrémité distale de la queue, avec quelques rayons incomplets.

Musculature transversale : elle s'étend, d'une part dans la partie antérieure du tronc, de la région du cou au-delà du ganglion ventral, sur une distance égale à la moitié de la longueur de celui-ci, d'autre part sur près du quart antérieur du segment caudal (23%).

Ovaires : jamais de grande taille (max. = 4,6 mm), de même que les ovules (diamètre = 0,1 mm).

Testicules : zone germinale non observée; présence irrégulière de cordons spermatiques, à raison d'un par cavité caudale (spermatophores?).

Vésicules séminales : à mi-longueur du segment caudal; présence d'ouvertures séminales latérales d'où partent de longs prolongements épidermiques transparents, vestiges probables des vésicules. Seul, à ma connaissance, Ritter-Zahony (1911) a décrit des vésicules séminales renflées et pleines, analogues à celles des autres genres, chez *Heterokrohnia mirabilis*; aucun autre auteur ne les décrit ainsi; selon Kapp et Hagen (1985), elles sont ovales chez *H. longidentata* et *H. fragilis*.

Heterokrohnia davidi n.sp. (fig. 2)

dédiée au Dr. P. M. David, I.O.S., Wormley, GB.

Nombre de spécimens : 10.

Corps : opaque.

Longueur totale : jusqu'à 30,6 mm.

Segment caudal : 40,6 à 45,6% de LT pour LT > 21,5 mm; 38,8% pour LT = 10,3 mm.

Tête beaucoup plus large que longue, revêtant un aspect caractéristique chez les individus fixés : les crochets se rabattent dans une concavité de la face ventrale; la

spécificité de ce caractère demande cependant à être vérifiée.

Dents antérieures : de 9 à 12, courtes et coniques.

Dents postérieures : de 11 à 16, un peu plus longues et fines, éloignées des organes vestibulaires.

Organes vestibulaires : crêtes peu élevées, mamelonnées chez les grands spécimens, munies de quelques papilles et terminées latéralement par deux digitations dont l'une est parfois à peine marquée.

Crochets : de 12 à 14, de couleur brun clair.

Nageoires latérales (assez abîmées chez tous les spécimens) : débutent en arrière du ganglion ventral, à une distance égale à environ deux fois sa longueur, et n'atteignent pas les ouvertures séminales; pas de rayons.

Nageoire caudale : ovale et étroite, engainante.

Musculature transversale : dans la région antérieure du tronc jusqu'au-delà du ganglion ventral, à une distance égale aux deux-tiers de sa longueur, et sur un peu moins du cinquième antérieur du segment caudal (18%).

Ovaires : peuvent atteindre la base du ganglion ventral; ovules toujours petits (0,2 mm).

Testicules : zone germinale non observée; éléments spermatiques dispersés dans l'ensemble des cavités caudales, ou groupés en cordons.

Vésicules séminales : chez un spécimen, il apparaît un bourrelet portant les ouvertures séminales prolongées par des lambeaux épidermiques.

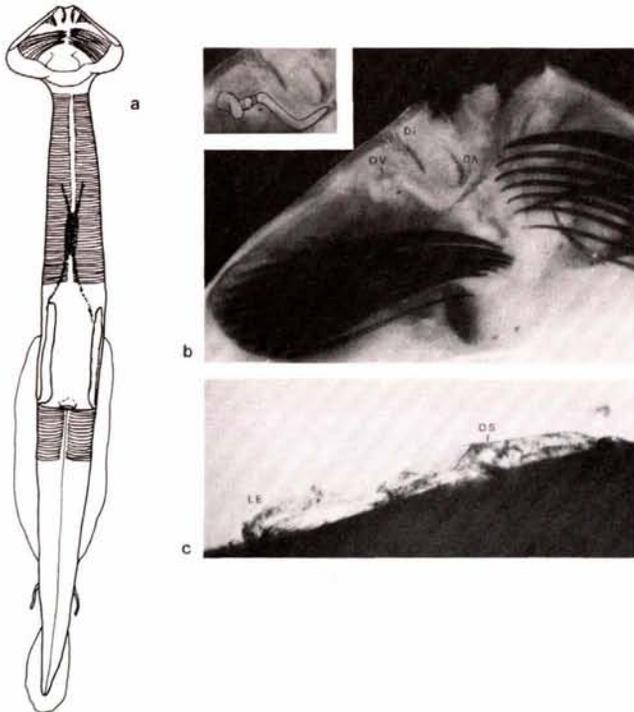


Figure 2

Heterokrohnia davidi. a : vue ventrale; b : vue ventrale de la partie antérieure de la tête montrant les crochets, les dents antérieures (DA) et postérieures (DP) et l'organe vestibulaire (OV) droit, dont le contour est tracé en encart; c : vésicule séminale (LE=lambeau épidermique, OS=ouverture séminale).

Heterokrohnia davidi. a : ventral view; b : ventral view of anterior part of head showing hooks, anterior (DA) and posterior teeth (DP) and the right vestibular organ (OV), which is outlined in inset; c : seminal vesicle (LE=epidermic shred, OS=seminal aperture).

Heterokrohnia heterodonta n.sp. (fig. 3)

Nombre de spécimens : 2.

Corps : opaque et trapu.

Longueur totale : 13 et 20 mm.

Segment caudal : 34,6 et 42,5%.

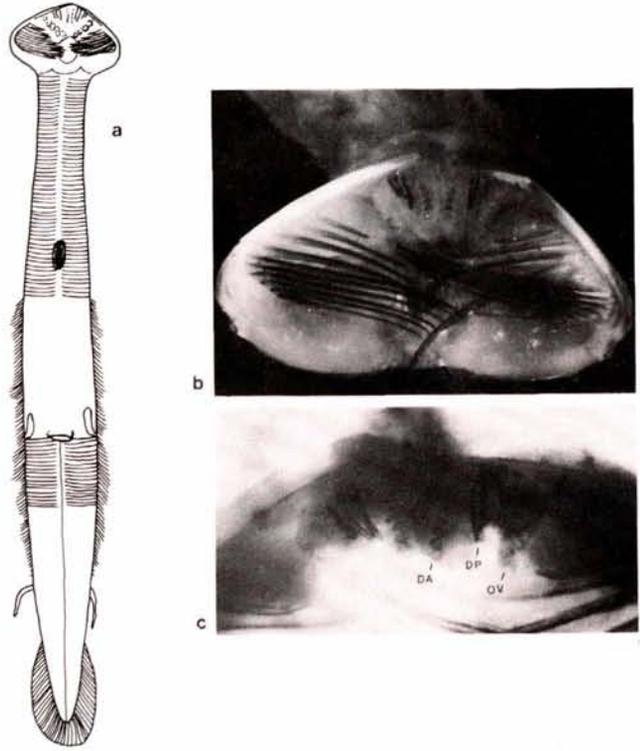


Figure 3

Heterokrohnia heterodonta. a : vue ventrale; b : vue ventrale de la tête; c : vue antérieure de la tête montrant les organes vestibulaires (OV) mamelonnés. Noter la différence de forme et de taille entre les dents antérieures (DA) et postérieures (DP).

Heterokrohnia heterodonta. a : ventral view; b : ventral view of head; c : anterior view of head showing the molar-shaped vestibular organs (OV). Notice the difference in shape and size of anterior (DA) and posterior teeth (DP).

Tête : séparée du corps par un cou moins marqué que chez les espèces précédentes.

Dents antérieures : 4-5 et 6-7, très petites et en forme d'écaille, de couleur ambre clair comme les dents postérieures, mais d'aspect très différent (d'où le nom spécifique retenu).

Dents postérieures : 6-6 et 6-5, très longues et recourbées, ressemblant à celles d'*Heterokrohnia longidentata*.

Organes vestibulaires : 2 paires chez le spécimen le plus petit; hérissés de courtes papilles, la paire antérieure, la plus développée, portant déjà 3 petits mamelons; chez le grand spécimen, ne s'observe que la paire antérieure formée d'une succession de processus molari-formes (4 à 5) hérissés de fortes denticulations irrégulières.

Crochets : 13-13 et 11-10, de couleur brun clair, légèrement transparents.

Nageoires latérales : débutent en arrière du ganglion ventral, à une distance égale à sa longueur, et atteignent le milieu du segment caudal; couvertes de nombreux rayons serrés chez le grand spécimen uniquement.

Nageoire caudale : ovale, engainante; rayons présents seulement chez le grand spécimen.

Musculature transversale : du cou jusqu'au début des nageoires dans le tronc et dans le quart antérieur du segment caudal.

Ovaires : relativement développés (2 mm) chez le petit spécimen, à peine visibles chez le grand.

Testicules : emplis de spermatogonies groupées en amas.

Vésicules séminales : seuls sont visibles les deux prolongements épidermiques chez le petit spécimen.

***Heterokrohnia curvichaeta* n.sp. (fig. 4)**

Nombre de spécimens : 2.

Corps : très mince et opaque.

Longueur totale : 8,2 et 10,8 mm.

Segment caudal : 44 et 43% de LT.

Tête : petite, en forme de poire, caractéristique.

Dents antérieures : 4, longues, fortes et presque contiguës.

Dents postérieures : 2, courtes, fines et espacées l'une de l'autre.

Organes vestibulaires : à peine marqués, légèrement mamelonnés.

Crochets : très caractéristiques car peu nombreux, 6, et fortement recourbés (d'où le nom spécifique choisi); couleur ambrée.

Nageoires latérales : abîmées chez les 2 spécimens; débutent en arrière du ganglion ventral, à une distance

égale à sa longueur; extrémité postérieure non repérable; pas de rayons.

Nageoire caudale très abîmée.

Musculature transversale : occupe la partie antérieure du tronc jusqu'à mi-hauteur du ganglion ventral et une faible portion (15%) de la région antérieure du segment caudal; beaucoup plus fine que chez les autres espèces.

Ovaires : bien développés chez l'un des spécimens, ils font saillie latéralement et compriment l'intestin; ovules très petits.

Testicules : spermatogonies réparties dans la totalité des cavités caudales.

Vésicules séminales : les prolongements épidermiques ne sont visibles que chez l'un des spécimens.

On n'observe pas de collerette, mais sur le ganglion ventral du grand spécimen, deux grosses cellules épidermiques pourraient être les restes d'une collerette semblable alors à celle, très fragile, de *Pterosagitta draco*, et donc susceptible d'être arrachée lors des récoltes.

Le tableau suivant (tab.) résume les principales caractéristiques des neuf espèces d'*Heterokrohnia* actuellement connues, d'après les données des différents auteurs, à l'exception de celles de Tchindonova (1955) pour *H. mirabilis* car le spécimen qu'elle décrit relève peut-être d'une autre espèce.

Particularités de l'appareil génital

Je rappellerai brièvement l'anatomie de l'appareil génital, d'après mes observations (1985) sur *Heterokrohnia murina* et *H. davidi* (fig. 5).

Comme chez tous les Chaetognathes, il comprend :

- deux ovaires situés dans la partie postérieure du tronc, de part et d'autre de l'intestin, longés du côté externe par des réceptacles séminaux qui s'ouvrent latéralement par les orifices génitaux ♀,

- deux testicules occupant les deux cavités coelomiques caudales, s'ouvrant à l'extérieur par l'intermédiaire des vésicules séminales latérales.

Mais il comporte en outre une « glande annexe », à fonction très certainement sécrétoire, qui ceinture ventralement l'intestin en avant de l'anus et débouche à la base des ovaires du côté interne; de là, un canal commun à la glande et à l'ovaire va s'ouvrir dorsalement dans la cavité coelomique caudale correspondante; une lame tissulaire (ou un canal?), ceinturant dorsalement l'intestin, relie les deux points de communication entre les canaux précités et les cavités coelomiques caudales. L'ensemble constitue donc une sorte de « collier génital péri-intestinal » qui met en relation les ovaires et les testicules.

Cette organisation a été également observée chez *Heterokrohnia heterodonta*. Chez *H. curvichaeta*, dont un seul spécimen est en parfait état, je n'ai pu voir que les canaux reliant les ovaires aux cavités coelomiques caudales; la glande annexe est peut-être vide et difficilement observable, abîmée ou en voie de régression; la dernière hypothèse ne serait pas surprenante, car *H. curvichaeta* diffère beaucoup des autres espèces du genre (crochets peu nombreux et très recourbés, musculature transversale du tronc moins développée); si elle

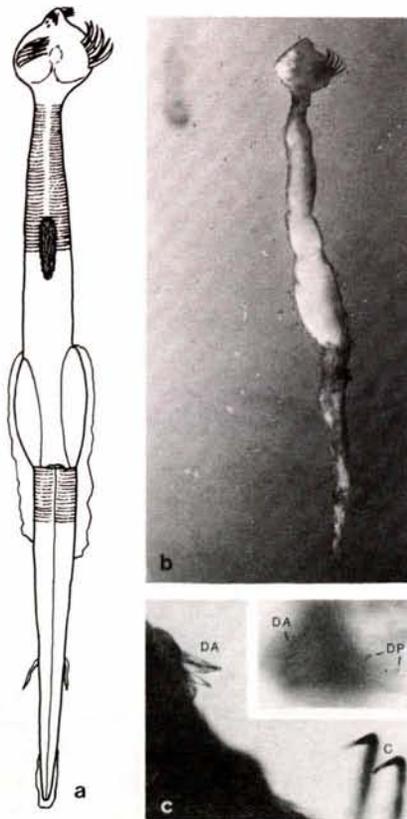


Figure 4
Heterokrohnia curvichaeta. a et b : vue ventrale; c : dents antérieures (DA) et postérieures (DP), noter la courbure des crochets (C).
Heterokrohnia curvichaeta. a and b : ventral view; c : anterior (DA) and posterior teeth (DP), notice the curved hooks (C).

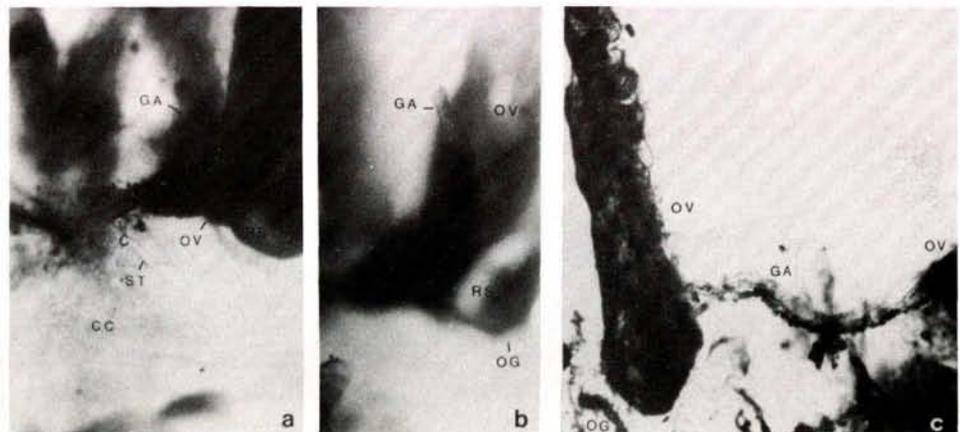
Tableau

Principaux caractères de diagnose des espèces du genre *Heterokrohnia*.Principal diagnostic features of the species of the genus *Heterokrohnia*.

	<i>H. mirabilis</i> Ritter- Zahony, 1911	<i>H. involu- crum</i> Dawson, 1968	<i>H. bathybia</i> Marumo et Kitou, 1966	<i>H. fragilis</i> Kapp et Hagen, 1985	<i>H. longi- dentata</i> Kapp et Hagen, 1985	<i>H. murina</i> n.sp.	<i>H. davidi</i> n. sp.	<i>H. hetero- donta</i> n.sp.	<i>H. curvi- chaeta</i> n.sp.
Longueur maximale	33 mm	15,7 mm	14,6 mm	8,7 mm	12,2 mm	38,5 mm	30,6 mm	20 mm	10,8 mm
Pourcentage du segment caudal	32,3-39,5%	31,6-38,9%	34-39%	34-38%	36-41%	37-42%	40,6-45,6%	34,6-42,5%	43-44%
Début des nageoires latérales	à la partie postérieure du ganglion ventral (GV)	en arrière du GV, à une distance égale à la moitié de la longueur du GV	à une distance du GV égale à la longueur du GV	à la partie postérieure du GV	à une distance du GV égale à plus de la longueur du GV	à une distance du GV égale à 1,2-1,5 fois la longueur du GV	à une distance du GV égale à 2 fois la longueur du GV	à une distance du GV égale à la longueur du GV	à une distance du GV égale à la longueur du GV
Dents antérieures (nombre maximum et forme)	15 courtes et aplaties	14 courtes et aplaties	7 courtes et fortes	5 petites	absentes, remplacées par des protubérances (5 au max.)	11 courtes et souvent élargies à la base	12 courtes et coniques	7 très petites et en forme d'écaillés	4 longues et fortes
Dents postérieures (nombre maximum et forme)	33 très longues et coniques	25 longues et fines	7 courtes et fortes	1 ou 0	5 très longues	24 très longues, fines et recourbées	16 longues et fines	6 très longues, irrégulières et recourbées	2 très petites, à peine visibles
Crochets (nombre maximum et forme)	12 légèrement recourbés	11 légèrement recourbés	12 recourbés	12 extrémité terminée en griffe	13 légèrement recourbés	14 recourbés	14 recourbés	13 recourbés	6 fortement recourbés
Organes vestibulaires	épais et lisses; avec des petites papilles chez les jeunes spécimens	?	fortement mamelonnés et hérissés de grandes papilles	hérissés de papilles	2 paires, hérissés de papilles	crêtes très saillantes, hérissées de papilles	crêtes peu saillantes, mamelonnées, munies de 2 digitations latérales	2 paires chez le petit spéc.; 1 chez le grand, formés de processus molariformes	petits et légèrement mamelonnés
Colle-rette	absente	sur tout le corps	dans la région du cou	absente	absente	absente	absente	absente	absente?

Figure 5

Appareil génital d'*Heterokrohnia murina* (a,b) et *H. davidi* (c). a : ovaire en relation avec la cavité coelomique caudale; b et c : glande annexe (entière en c) débouchant à la base de l'ovaire. C = canal commun, CC = cavité coelomique caudale, GA = glande annexe, OG = orifice génital ♀, OV = ovaire, RS = réceptacle séminal, ST = septum transversal.



Genitals of *Heterokrohnia murina* (a,b) and *H. davidi* (c). a: ovary connected to the caudal coelomic cavity; b and c: annex gland (entire in c) emptying into the base of the ovary. C = common duct, CC = caudal coelomic cavity, GA = annex gland, OG = genital opening ♀, OV = ovary, RS = seminal pouch, ST = transverse septum.

se vérifiait, il faudrait peut-être alors élever cette espèce au rang générique.

Il y a tout lieu de croire, mais cela reste à démontrer, que cette organisation anatomique de l'appareil génital se retrouve chez toutes les espèces du genre, qui constituerait ainsi une sous-classe particulière, celle des *Syngonata* (communication entre les gonades), par opposition aux *Chorismogonata* (pas de communication entre les gonades) regroupant tous les autres genres de la classe des Chaetognathes (Casanova, 1985).

REMARQUES D'ORDRE ÉTHOLOGIQUE

Habitat

On connaît actuellement cinq espèces du genre *Heterokrohnia*: une ubiquiste, deux de l'Antarctique, une de l'Arctique et une du Pacifique. Or, sur la seule station de l'Atlantique nord-africain dont cette note fait l'objet, les prélèvements effectués dans les 1000 m au-dessus du fond renferment au moins cinq espèces du genre : les quatre décrites plus haut et *Heterokrohnia mirabilis*, soit un total de 46 spécimens, parmi lesquels 22, très jeunes ou abîmés, n'ont pu être déterminés. Ils se répartissent ainsi : 3 entre 500 et 1000 m, 12 entre 100 et 500 m et 31 dans les 100 premiers mètres au-dessus du fond où s'observent tous les grands spécimens. Il s'agit donc d'organismes benthoplanctoniques et non planctoniques comme l'admettent la plupart des auteurs; seul Dawson (1968), selon ses observations sur *H. mirabilis* dans l'Arctique, émet l'hypothèse qu'elle avait été capturée sur le fond ou à proximité. Il apparaît que les *Heterokrohnia* ne sont pas rares : on peut en obtenir en nombre en prospectant près du fond, dans la zone abyssale essentiellement. Cela expliquerait que ce genre ait longtemps été tenu pour monospécifique. En effet, après la description d'*H. mirabilis* en 1911, ce

n'est qu'entre 1966 et 1985 que quatre autres espèces ont été décrites, et la découverte de quatre nouvelles espèces sur cette seule station laisse présager que leur nombre augmentera encore avec la multiplication des récoltes abyssales à proximité du fond.

Comportement nutritionnel

D'après mes observations, il y a adaptation du régime alimentaire au milieu abyssal chez les *Heterokrohnia*. Les Chaetognathes sont connus comme prédateurs d'organismes planctoniques; or, en dépit de crochets aussi forts et développés que chez les autres Chaetognathes, les *Heterokrohnia* ne semblent pas pratiquer couramment ce mode de nutrition; je n'ai vu que quelques spécimens consommant une proie (radiolaire?); chez tous les autres, la cavité buccale (fig. 6a) et la totalité du tube digestif sont emplis d'une substance amorphe et blanchâtre. L'analyse de cette substance, prélevée dans l'intestin d'*H. murina*, par spectrométrie de rayons X avec un appareil de type Ortec couplé au Microscope Électronique à Balayage de type Jeol JSM 35, a montré la dominance de trois éléments : aluminium, calcium et fer, dont les proportions entre eux sont respectivement 50, 32 et 18%. Or, dans les milieux estuariens et océaniques (Barbaroux, 1980; Fröhlich, 1977), l'interface eau-sédiment peut recevoir des dépôts d'hydroxydes d'aluminium et de fer, sous forme de composés amorphes; ceux-ci sont coagulés sur tout support minéral cristallisé, ici des carbonates de calcium. Ces composés amorphes inorganiques sont généralement associés à une phase colloïdale organique. Cet ensemble (colloïdes inorganiques, organiques et support minéral) est le siège d'une intense activité microbiologique. En effet, dans la pellicule superficielle du sédiment, aux profondeurs de 4000 m, les études montrent des effectifs bactériens de l'ordre de 10^6 cellules/ml de sédiment, représentant 10^{-6} g de matière organique, quantités qui pourraient contribuer pour une grande part aux besoins nutritionnels d'organismes de divers types léchant ou absorbant



Figure 6
Face ventrale de la tête d'*Heterokrohnia murina* (a) et *Archeterokrohnia rubra* (b) montrant le bouchon de sédiment obturant la bouche (B).
Ventral view of head of *Heterokrohnia murina* (a) and *Archeterokrohnia rubra* (b) showing sediment clogging their mouths (B).

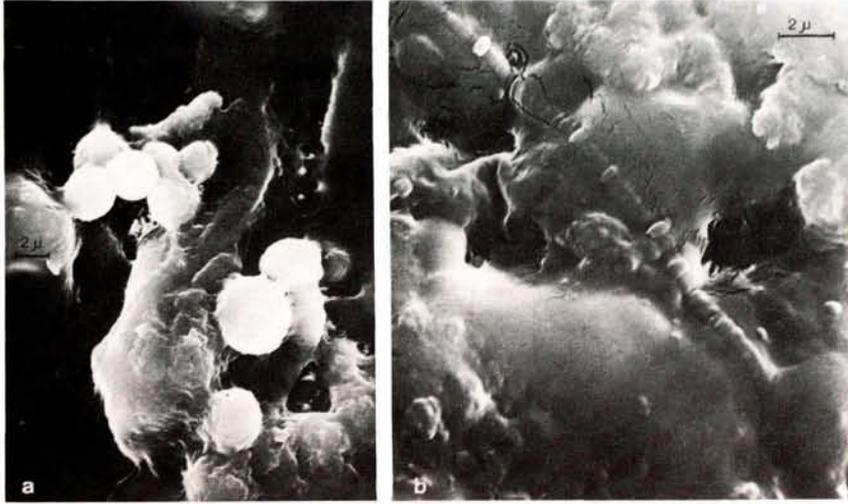


Figure 7

Photographies au M.É.B. a : sphères de carbonate de calcium dans le contenu intestinal d'*Heterokrohnia davidi*; b : bactéries filamenteuses dans le bouchon buccal d'*H. murina* (deux sphères de carbonate de calcium engluées dans le sédiment sont visibles à gauche de la photographie).

S.E.M. photographies. a: spheres of calcium carbonate in the intestinal content of *Heterokrohnia davidi*; b: filamentous *Bacteria* in the sediment clogging the mouth of *H. murina* (two spheres of calcium carbonate are visible on the left of the photography).

cette pellicule superficielle (Bianchi, comm. pers.); ces bactéries ont par ailleurs un rôle dans la transformation de la matière organique ingérée par les limivores (Deming, 1981). Des examens au M.É.B. de la substance emplissant le tube digestif des *Heterokrohnia* ont complété les analyses; les résultats parlent dans le même sens : dans le contenu intestinal d'*H. davidi* s'observent de nombreuses petites sphères de carbonate de calcium (fig. 7a), qui ressemblent à celles trouvées dans le sédiment des mares continentales et qui seraient peut-être des bioformations (Castanier, comm. pers.), et dans le bouchon buccal d'*H. murina* sont engluées des bactéries filamenteuses (fig. 7b).

Les *Heterokrohnia* seraient donc opportunistes, se comportant tantôt comme des carnivores, à l'instar des autres Chaetognathes, tantôt, en raison de la rareté des proies au niveau de leur habitat, comme des limivores, avalant la pellicule superficielle des sédiments pour en prélever la matière organique qui y adhère (détrit, bactéries). La morphologie de la tête semble adaptée à cette stratégie : elle conserve, certes, l'armature caractéristique complète des Chaetognathes (crochets préhenseurs et dents) mais, chez certaines espèces, la tête est en outre très large, aplatie, et les organes vestibulaires, plus développés que dans les autres genres, sont en forme de crête pouvant jouer le rôle de « soc » écrémant le sédiment et le canalisant vers la bouche lorsque l'animal se déplace sur le substrat; par ailleurs, la bouche et la région péri-buccale sont garnies de très nombreuses papilles sécrétant un abondant mucus favorisant cette ingestion. Ces adaptations s'observent aussi chez un genre voisin, *Archeterokrohnia* (fig. 6b), décrit des mêmes prélèvements (Casanova, 1986).

De telles modifications du régime alimentaire s'accompagnant de modifications morphologiques et même physiologiques ont été décrites chez de nombreux organismes benthiques : bivalves, ascidies, holothuries, astéries, etc. (in: Gaill, Van Praët, 1985); on a par ailleurs

montré (Carey, 1972; Khripounoff, 1979) que chez les astéries, le nombre des carnivores diminue avec la profondeur, tandis que s'accroît celui des opportunistes (omnivores et éventuellement limivores) dans la plaine abyssale. Si ces premières observations sur les *Heterokrohnia* se confirmaient, ces Chaetognathes offriraient un très large éventail de comportement alimentaire, en rapport peut-être avec leur habitat benthoplanctonique abyssal.

REMARQUES D'ORDRE BIOGÉOGRAPHIQUE

La morphologie de deux de ces espèces nouvelles apporte des informations intéressantes sur la variation géographique chez ces Chaetognathes.

— *Heterokrohnia murina* n.sp. : dans le prélèvement effectué le 20 avril 1977, entre 20 et 100 m au-dessus du fond, il y a 5 spécimens dont les caractères méristiques sont voisins; dans celui effectué le 18 avril, entre 0 et 20 m du fond, il n'y a qu'un seul spécimen, heureusement de taille comparable aux autres, et dont les caractéristiques sont nettement différentes :

date	sonde (en m)	LT	% SC	D. postérieures
20/IV/77	3 870-3 740	30,5-38,5	37-39	15/15-18/19
18/IV/77	4 020-3 945	32,5	42	23/24

Comme on le voit, les différences concernent le pourcentage du segment caudal et le nombre de dents, qui sont des caractères spécifiques. Ceci permet d'envisager l'hypothèse suivante : dans la zone prospectée, le relief sous-marin est probablement accidenté comme l'indiquent les valeurs de la sonde et les deux prélèvements n'ont pas été faits exactement au même endroit; l'échantillonnage a porté sur deux populations très voisines mais qui ont certainement peu de contacts; vivant à proximité du fond, dans des cuvettes séparées

par des crêtes, par exemple, elles sont relativement isolées les unes des autres.

— *Heterokrohnia heterodonta* n.sp. : elle est très proche de *H. longidentata*, récemment décrite de l'Antarctique (Kapp, Hagen, 1985), qui présente des dents postérieures analogues, mais dont les dents antérieures ont disparu et sont remplacées par de petites protubérances. Il ne fait aucun doute que ces deux espèces sont très proches l'une de l'autre et il serait intéressant de savoir comment se fait le passage de l'une à l'autre entre la zone antarctique et le nord-ouest africain : le passage se fait-il brusquement ou insensiblement par une série d'intermédiaires? Quoi qu'il en soit, comme dans l'exemple précité, mais à plus vaste échelle, l'isolement géographique a séparé jusqu'à l'identité spécifique des populations certainement issues d'une espèce commune. La seule espèce actuellement tenue pour ubiquiste, *Heterokrohnia mirabilis*, est aussi celle qui possède apparemment le moins d'attaches avec le fond puisque parfois capturée loin du domaine benthique (David, 1958; Bieri, 1959; Pierrot-Bults, 1982).

La variété spécifique de la faune profonde benthoplanctonique a déjà été signalée pour les copépodes (Grice, Hulsemann, 1970; Grice, 1972) et les ostracodes (25 espèces nouvelles dans ces mêmes récoltes, selon Angel, Baker, 1982). La variété près du fond est-elle en outre plus grande dans les zones tropicales que dans

l'Antarctique, comme cela se produit dans le domaine superficiel? Je rappelle à ce propos que 5 *Heterokrohnia* au moins figurent sur la station du « Discovery » dans l'Atlantique africain contre 3 seulement pour toutes les stations effectuées jusqu'à présent le long du continent antarctique. Le problème de cette différence de diversité spécifique reste posé car les seules comparaisons qui ont été faites entre régions océaniques concernent la biomasse benthoplanctonique (Wishner, 1980).

Les holotypes de chacune des espèces sont déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) : *Heterokrohnia murina* (n° AW 677), *Heterokrohnia davidi* (n° AW 678), *Heterokrohnia heterodonta* (n° AW 679) et *Heterokrohnia curvichaeta* (n° AW 680).

Remerciements

Je remercie le Dr. Martin V. Angel (Institute of Oceanographic Sciences, Wormley, Godalming, Surrey, G.-B.) de m'avoir confié l'étude de ce matériel. Mes remerciements vont aussi aux Drs. L. Barbaroux (Laboratoire de Stratigraphie et de Paléocéologie), A. Bianchi et S. Castanier (Laboratoire de Microbiologie marine, C.N.R.S., E.R. 223) de l'Université de Provence, pour l'aide qu'ils m'ont apportée dans l'interprétation des observations faites sur les sédiments.

RÉFÉRENCES

- Angel M.V., Baker A. de C., 1982. Vertical distribution of the standing crop of plankton and micronekton at three stations in the Northeast Atlantic, *Biol. Oceanogr.*, 2, 1, 1-30.
- Barbaroux L., 1980. Évolution des propriétés physiques et chimiques des sédiments dans le passage continent-océan. L'effet estuarien (estuaire de la Loire et ses parages), *Thèse Univ. Nantes*, 387 p., réédition 1982.
- Bieri R., 1959. The distribution of the planktonic Chaetognatha in the Pacific and their relationship to the water masses, *Limnol. Oceanogr.*, 4, 1, 1-28.
- Carey A.G., 1972. Food sources of sublittoral, bathyal and abyssal Asteroids in the Northeast Pacific Ocean, *Ophelia*, 10, 35-47.
- Casanova J.-P., 1985. Description de l'appareil génital primitif du genre *Heterokrohnia* et nouvelle classification des Chaetognathes, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 4^e ser., 8, A1, 185-194.
- Casanova J.-P., 1986. *Archeterokrohnia rubra* n. gen. n. sp., nouveau Chaetognathe abyssal de l'Atlantique nord-africain : description et position systématique, hypothèse phylogénétique, *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris*, 4^e ser., 8, A1, 185-194.
- David P.M., 1958. The distribution of the Chaetognatha of the Southern Ocean, *Discov. Rep.*, 29, 199-228.
- Dawson J.K., 1968. Chaetognaths from the Arctic Basin, including the description of a new species of *Heterokrohnia*, *Bull. South Calif. Acad. Sci.*, 67, 112-124.
- Deming J.W., 1981. Ecology of barophilic deep sea bacteria, *Ph. D. Thesis, Univ. Maryland*.
- Fröhlich F., 1977. Les composés silicoferriques amorphes des sédiments pélagiques néogènes et quaternaires de l'océan Indien austral, *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7, 19, 5, 1013-1019.
- Gaill F., Van Praët M., 1985. Aspects de la nutrition du macrobenthos, *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, édité par L. Laubier et C. Monniot, IFREMER, 209-231.
- Grice G.D., 1972. The existence of a bottom-living Calanoid Copepod fauna in deep water with descriptions of five new species, *Crustaceana*, 23, 219-242.
- Grice G.D., Hulsemann K., 1970. New species of bottom-living Calanoid Copepods collected in deep water by the DSRV "Alvin", *Bull. Mus. Compar. Zool.*, 139, 185-227.
- Kapp H., Hagen W., 1985. Two new species of *Heterokrohnia* (Chaetognatha) from Antarctic waters, *Polar Biol.*, 4, 53-59.
- Khripounoff A.S., 1979. Relations trophiques dans l'écosystème benthique abyssal atlantique : descriptions et bilan énergétique, *Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI*.
- Marumo R., Kitou M., 1966. A new species of *Heterokrohnia* (Chaetognatha) from the Western North Pacific, *La Mer*, 4, 3, 178-183.
- Pierrot-Bults A.C., 1982. Vertical distribution of Chaetognatha in the central Northwest Atlantic near Bermuda, *Biol. Oceanogr.*, 2, 1, 31-61.
- Ritter-Zahony R. von, 1911. Revision der Chaetognathen, *Dtsch. Südpolar-Exped.*, 13, 1-71.
- Tchindonova Y.G., 1955. Chaetognatha of the Kurile-Kamchatka Trench, *Tr. Inst. Okeanol. Akad. Nauk SSSR*, 12, 298-310.
- Wishner K.F., 1980. The biomass of the deep-sea benthopelagic plankton, *Deep-Sea Res.*, 27 A, 203-216.

Annexe

Inventaire des espèces du genre *Heterokrohnia* trouvées dans les prélèvements de la station 9541 du « Discovery » (avril 1977).*Inventory of species of Heterokrohnia found in samples from station 9541 of "Discovery" (April 1977).*

Prélèvement	Profondeur (en m)	Date	Engin	Espèces (nombre de spécimens)
18	4020-3945 (3790) (0-20 m du fond)	18-IV	RMT 1	<i>H. curvichaeta</i> (1) <i>H. sp.</i> (11)
			RMT 8	<i>H. murina</i> (1) <i>H. davidi</i> (2)
19	4040-3970 (0-20 m du fond)	18-IV	RMT 8	<i>H. murina</i> (1) <i>H. heterodonta</i> (1)
22	3870-3740 (20-100 m du fond)	20-IV	RMT 1	<i>H. murina</i> (1) <i>H. davidi</i> (2) <i>H. heterodonta</i> (1) <i>H. mirabilis</i> (1)
			RMT 8	<i>H. murina</i> (5) <i>H. davidi</i> (4)
24	3940-3570 (100-500 m du fond)	21-IV	RMT 1	<i>H. murina</i> (1) <i>H. curvichaeta</i> (1) <i>H. sp.</i> (10)
25	3520-3020 (500-1000 m du fond)	21-IV	RMT 1	<i>H. davidi</i> (1) <i>H. sp.</i> (1)
			RMT 8	<i>H. davidi</i> (1)