

Deux Chaetognathes benthiques nouveaux du genre *Spadella* des parages de Gibraltar Remarques phylogénétiques

par Jean-Paul CASANOVA

Résumé. — Deux nouvelles espèces de Chaetognathes du genre *Spadella* sont décrites des parages de Gibraltar ; dépourvues d'organes adhésifs digitiformes, elles se rangent dans le groupe « *cephaloptera* ». L'une de ces espèces, *S. birostrata* n. sp., est inféodée aux eaux méditerranéennes : mer d'Alboran et ouest du détroit de Gibraltar, où l'influence du courant méditerranéen profond est maximale ; l'autre, *S. equidentata* n. sp., paraît au contraire liée aux eaux atlantiques. Leur capture, entre 150 et 555 m de profondeur, montre que le genre *Spadella* n'est pas exclusivement néritique comme on le pensait jusqu'à présent. Le phylum des Chaetognathes présente donc des adaptations écologiques très diversifiées comme l'indique le rappel des récentes observations : découverte de cinq espèces et d'un genre nouveaux benthoplanctoniques dans l'Atlantique orientale et, pour la seule Méditerranée occidentale et les parages de Gibraltar, d'une *Spadella* vivant dans une grotte sous-marine obscure, des deux espèces faisant l'objet de cette étude et d'une espèce draguée dans la plaine abyssale. Cette dernière, *Archeterokrohnia palpifera* Casanova, 1986c, est munie d'une paire de palpes encadrant la bouche, caractère original pour un Chaetognathe, mais typique des Gymnosomes, nouvel argument en faveur de l'hypothèse d'une parenté phylogénétique entre les Chaetognathes et les Mollusques. Les grandes lignes évolutives au sein du phylum des Chaetognathes sont largement discutées.

Abstract. — *Two new benthic Chaetognaths of the genus Spadella from the vicinity of Gibraltar. Phylogenetic remarks.* — Two new Chaetognath species of the genus *Spadella* collected in the vicinity of Gibraltar are described. Neither species has digitate adhesive organs and must be classed in the « *cephaloptera* » group. One of these species, *S. birostrata* n. sp., occurs in the Mediterranean, i.e. the Alboran Sea, and West of the Gibraltar Strait, where the influence of the deep Mediterranean outflow is strong, while the other, *S. equidentata* n. sp., seems to live in the purely Atlantic waters. The fact that both are caught between depths of 150 and 555 m dispels the widely-accepted notion that the genus *Spadella* is strictly neritic. Thus the phylum of Chaetognaths shows a great ecological adaptivity as indicated by a number of recent findings on this subject : discovery in the Eastern Atlantic of five new benthoplanktonic species and one new genus, and, in the Western Mediterranean and the vicinity of Gibraltar, of a *Spadella* living in a dark submarine cave, of the two *Spadella* described herein and of one species dredged up from the abyssal plain. This latter species, *Archeterokrohnia palpifera* Casanova, 1986c, has a pair of palps flanking the mouth ; these appendages, which are unusual in a Chaetognath but typical in Gymnosomes, constitute a new argument in favor of the theory of a phylogenetic relationship between Chaetognaths and Molluscs. The main points concerning evolution in the phylum of Chaetognaths are discussed.

J.-P. CASANOVA, Laboratoire de Biologie animale (Plancton), Université de Provence, 3, place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France.

Les deux nouvelles espèces décrites ici ont été découvertes dans les prélèvements du N.O. « Cryos » lors de la campagne BALGIM¹ (25 mai-22 juin 1984) destinée à étudier la faune benthique de part et d'autre de Gibraltar. Sept d'entre eux seulement ont ramené des *Spadella* : un (sur 33) effectué avec la drague à roches et six (sur 43) avec la drague épibenthique Waren, qui se révèle ainsi être l'engin le plus adéquat pour la récolte de ces organismes. Les profondeurs échantillonnées à l'aide de ces engins se situent entre 115 et 1917 m et les stations positives entre 150 et 555 m (tabl. I).

TABLEAU I. — Inventaire des *Spadella* trouvées dans les dragages de la campagne BALGIM (mai-juin 1984).

ENGIN ET STATION	DATE	PROFONDEUR (en m)	LAT. N. LONG. O	NATURE DU FOND	SURFACE (en m ²)	ESPÈCES (nbre spéc.)
DW 20*	31.05	452	36°35'9 7°24'5	Débris coq.	278	<i>S. equidentata</i> (1)
DW 43	2.06	150	35°54'1 6°14'5	Sable coq.	333	<i>S. birostrata</i> (1)
DW 120	13.06	425	35°51'2 5°10'4	Débris coq. de Foram.	278	« (1)
DW 128	14.06	480	35°35'3 3°45'1	«	278	« (7)
DR 133	15.06	195	35°25'8 4°17'4	Débris coq.	162	« (1)
DW 134	15.06	205	35°25'8 4°17'0	«	278	« (4)
DW 146*	16.06	555	35°56'5 3°08'6	Débris coq. de Foram.	278	« (10)

DR = drague à roches ; DW = drague épibenthique Waren. Les localités-types sont indiquées par un astérisque.

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Spadella birostrata n. sp.

(Fig. 1 a et b, 2 a-c)

L'holotype et les paratypes sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) sous les n^{os} UB 574 et UB 574 bis.

Elle est présente dans six chalutages situés, l'un au débouché du détroit dans l'océan, au nord-ouest du cap Spartel, et les autres en mer d'Alboran, sur des fonds compris entre 150 et 555 m, à raison de vingt-quatre exemplaires.

1. Conduite pour le CNRS (PIROCÉAN), sous la direction de P. BOUCHET. Le matériel a été trié par le Centre national de Tri d'Océanographie biologique (CENTOB), à Brest.

Le corps, large chez les grands spécimens, a une longueur totale comprise entre 3,2 et 7,6 mm ; le segment caudal représente 47,3 à 53,1 % de LT (\bar{m} = 51,2 %).

La tête est munie de 8 à 11 crochets légèrement recourbés, lisses et de couleur ambrée. Il y a deux rangées de dents situées à l'extrémité de deux grosses protubérances constituant une sorte de mufle bifide (d'où le nom spécifique choisi). Les dents antérieures sont au nombre de 2 à 8 (5 à 8 chez les grands spécimens dont $LT > 7$ mm); elles sont fines, très longues et recourbées ; leur taille augmente régulièrement d'arrière en avant, la première du côté interne étant la plus longue. Les dents postérieures, au nombre de 1 à 6 (4 à 6 chez les grands spécimens), sont situées très près des précédentes, au point qu'il est parfois malaisé de distinguer les deux rangées ; elles sont de même forme que les dents postérieures, mais plus petites. Les organes vestibulaires se présentent comme deux mamelons encadrant la bouche ; ils sont hérissés de très courtes dents, régulièrement réparties, le plus souvent réunies par paires, qui garnissent aussi le mufle, juste après les dents postérieures. Les yeux, arrondis, sont situés au niveau de l'insertion des premiers crochets ; la tache pigmentaire est formée de trois branches. La couronne ciliaire, visible chez un seul des spécimens, est située sur la face dorsale du cou ; elle est ovale, avec une petite digitation antérieure s'avancant entre les deux lames basales des crochets.

La collerette est bien développée au niveau du cou et se prolonge jusqu'aux vésicules séminales ; elle est garnie de boutons sensoriels. Le tube digestif n'a pas de diverticules intestinaux.

Les nageoires latérales débutent à hauteur des orifices génitaux femelles, soit un peu en avant du septum transversal, et s'arrêtent au niveau du début des vésicules séminales ; la nageoire caudale, qui débute à la partie postérieure de ces dernières, a la forme d'une spatule. Toutes les nageoires sont garnies de rayons.

Les muscles longitudinaux sont épais et les champs latéraux étroits. La musculature transversale latéro-ventrale du corps s'étend sur la presque totalité du tronc. Le ganglion nerveux ventral représente environ 25 % de la longueur du tronc et en occupe approximativement le milieu.

A maturité, les ovaires peuvent atteindre 60 % de la longueur du tronc. Ils contiennent jusqu'à 8 ovules, de forme polyédrique en raison de leur tassement, et de grande taille (0,33 mm dans leur plus grande longueur) ; les orifices génitaux femelles sont peu saillants. Les deux réceptacles séminaux sont reliés par un canal transversal, déjà mentionné par CONANT (1895) chez *S. schizoptera* et par MAWSON (1944) chez *S. sheardi* et *S. johnstoni*, et qui est homologue de la glande annexe que j'ai décrite dans les genres *Heterokrohnia* (1985) et *Archeterokrohnia* (1986a). Dans les cavités caudales, les spermatocytes sont toujours disposés le long d'une bande perpendiculaire au septum caudal, d'épaisseur régulière et s'étendant du septum transversal à l'extrémité de la queue ; cette disposition originale (fig. 2 b) s'observe également chez l'autre *Spadella* de ces récoltes et chez *Spadella ledoyeri* (CASANOVA, 1986d). Les testicules sont situés à proximité du septum transversal, au-dessus de cette bande.

Les vésicules séminales sont petites (0,25 mm environ) et ovales ; débutant aux 7/10^e antérieurs du segment caudal, elles touchent à la fois les nageoires latérales et caudale.

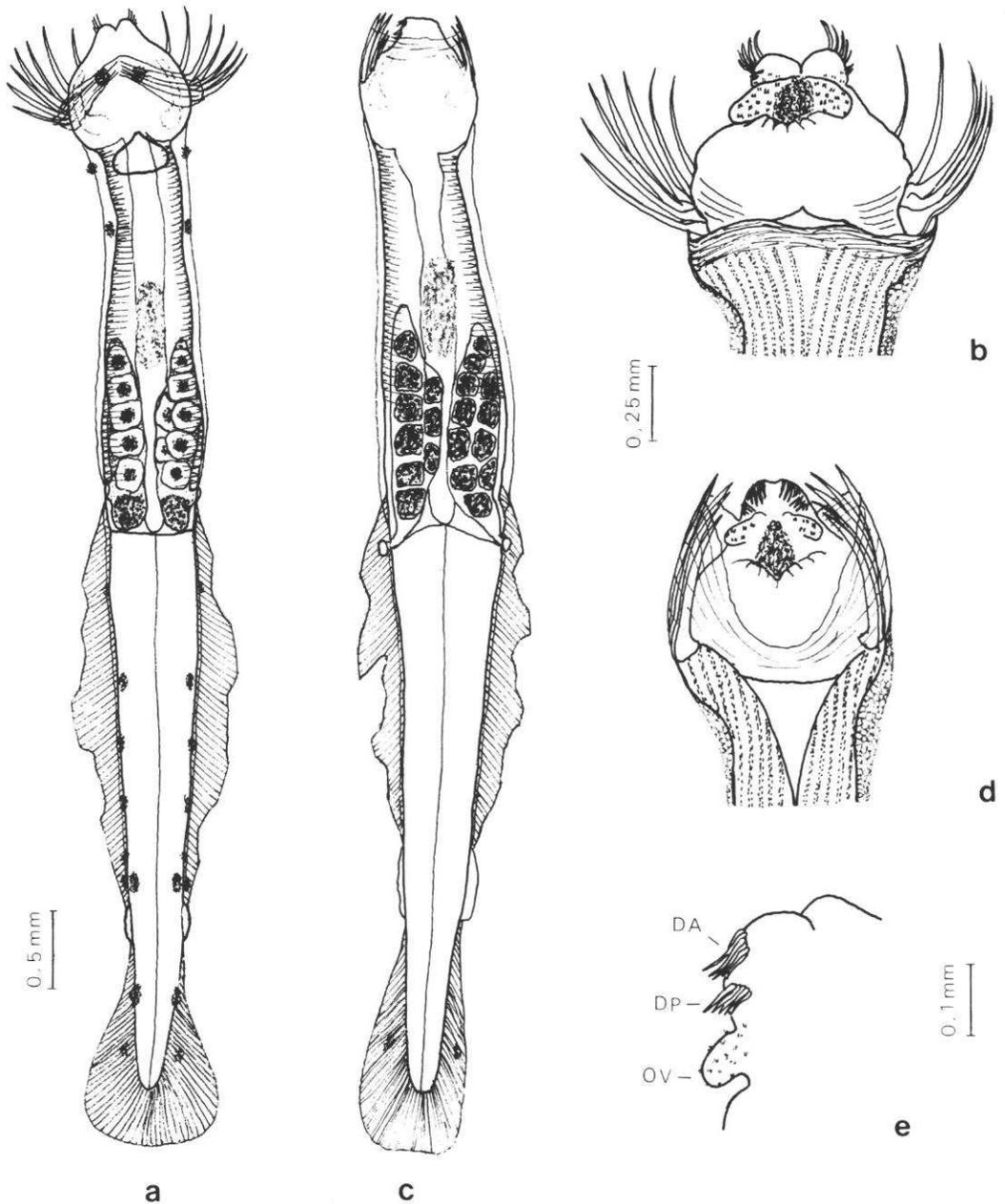


FIG. 1. — *Spadella birostrata* n. sp. (a et b) et *Spadella equidentata* n. sp. (c-e) : a et c, vues dorsales; b et d, vues ventrales de la tête; e, dents en vue dorso-latérale. DA et DP : dents antérieures et postérieures, OV : organes vestibulaires.

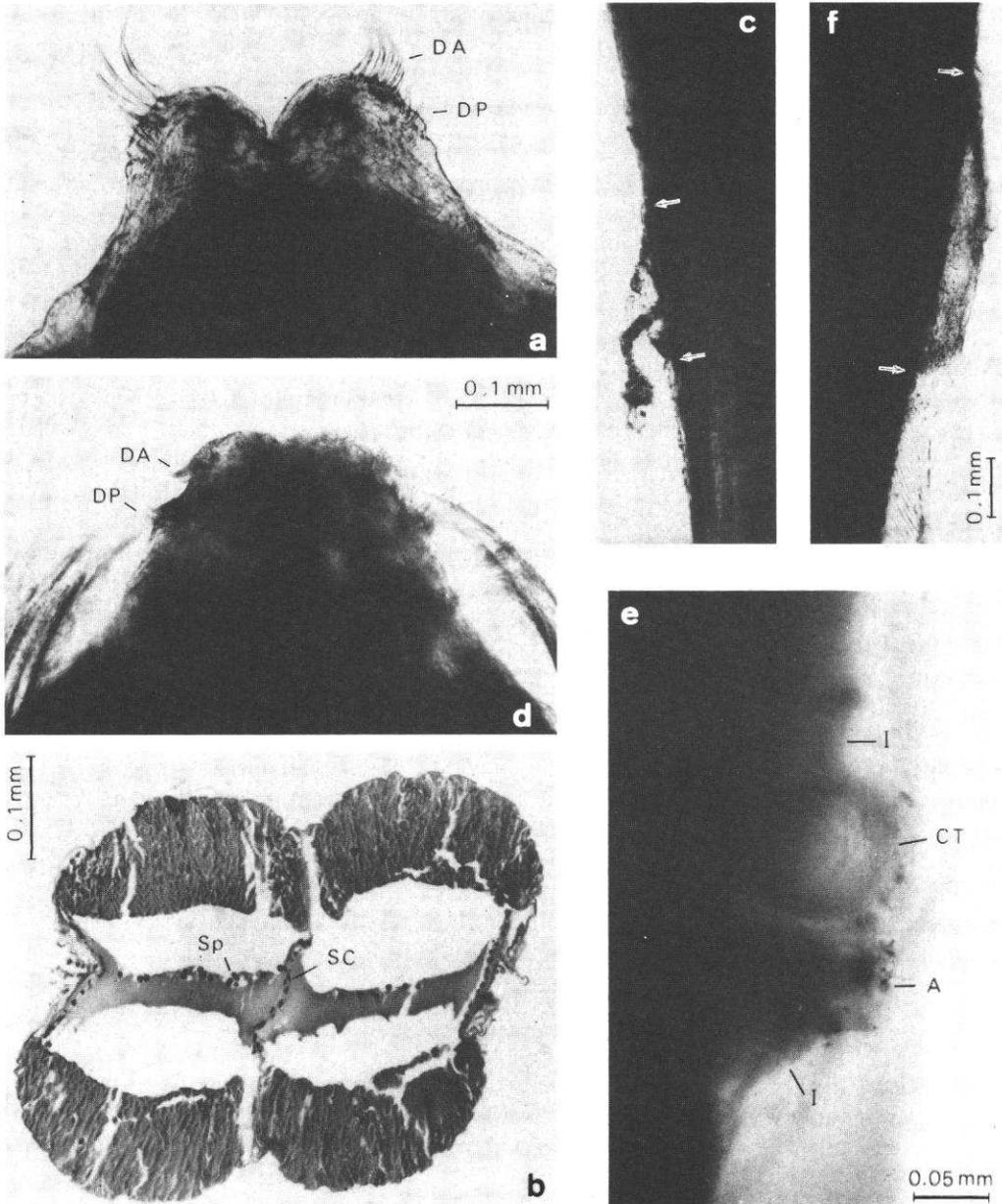


FIG. 2. — *Spadella birostrata* n. sp. (a-c) et *Spadella equidentata* n. sp. (d-f) : a et d, vues dorsales de la partie antérieure de la tête ; b, coupe transversale du segment caudal ; c et f, vues dorsales d'une vésicule séminale (les flèches en indiquent les limites) ; e, région anale en vue latérale droite. A : anus, CT : canal transversal, DA et DP : dents antérieures et postérieures, I : intestin, SC : septum caudal, Sp : spermatocytes.

Spadella equidentata n. sp.

(Fig. 1 c-e, 2 d-f)

Holotype déposé au MNHN (Paris) sous le n° UB 573.

Bien que trouvée à un seul exemplaire, elle est assez différente des autres espèces du genre pour pouvoir être décrite sans ambiguïté. Elle provient d'un chalutage situé dans le golfe de Cadix, au sud des côtes portugaises, sur des fonds de 452 m.

Le corps mesure 7,2 mm et le segment caudal représente 51,4 % de LT.

La tête porte 8/8 crochets semblables à ceux de l'espèce précédente et deux séries parallèles et bien distinctes de dents presque droites, plus courtes et plus fortes que chez *S. birostrata* : 6/6 dents antérieures et 4/5 dents postérieures, presque aussi longues que les premières et d'égale épaisseur, ce qui est unique dans le genre et justifie le nom spécifique. Les organes vestibulaires sont en forme de crête perpendiculaire à l'axe du corps et hérissés d'épines courtes et aiguës. On ne distingue pas de trace d'yeux, même après coloration au bleu de méthylène, ni de couronne ciliaire ; l'absence des premiers reste à confirmer et la forme de la seconde à rechercher ultérieurement.

La collerette et le tube digestif se présentent comme chez l'espèce précédente. Les nageoires latérales débutent en avant des orifices génitaux femelles, ceux-ci s'ouvrant au niveau du septum transversal ; la nageoire caudale est plus engainante en raison de la position plus antérieure des vésicules séminales sur le segment caudal.

Les muscles longitudinaux sont plus épais et les champs latéraux plus étroits. La musculature transversale n'occupe que la partie antérieure du tronc (65 %) et se termine au-delà du ganglion ventral, à une distance égale à la moitié de sa longueur. Le ganglion ventral représente 26 % de la longueur du tronc.

Le spécimen est mûr. Les ovaires occupent 60 % de la longueur du tronc et l'un d'eux contient 11 gros ovules. Le canal transversal (diamètre = 0,1 mm) reliant les deux réceptacles séminaux paraît vide (fig. 2 e). La zone germinale des testicules n'est pas visible, mais les spermatoctytes sont disposés dans les cavités caudales de la même manière que chez *S. birostrata*. Les vésicules séminales sont plus longues (0,5 mm), délimitées par trois côtés rectilignes et situées plus en avant (elles débutent aux 5,5/10° antérieurs du segment caudal) ; elles touchent à la fois les nageoires latérales et caudale.

COMPARAISONS AVEC LES ESPÈCES VOISINES

Les espèces du genre *Spadella* se répartissent en deux groupes : groupe « *cephaloptera* » dont les espèces sont dépourvues d'organes adhésifs digitiformes sur les bords latéro-ventraux du segment caudal et groupe « *schizoptera* » dont les espèces en sont munies (TOKIOKA et PATHANSALI, 1964 ; ALVARIÑO, 1981a).

Récemment, SALVINI-PLAWEN (1986) a proposé l'éclatement du genre *Spadella* en trois nouveaux genres, recouvrant les trois groupes créés par ALVARIÑO (1981b) laquelle modifiait ainsi son point de vue après avoir adopté celui de TOKIOKA et PATHANSALI (*op. cit.*) : *Spadella* s. str. pour les espèces du groupe « *cephaloptera* », *Gephyrospadella* pour celles du groupe « *schizoptera* » possédant une seule paire de nageoires latérales, et *Paraspadella* pour celles de

ce même groupe en possédant deux paires. Plutôt que l'éclatement du genre sur ces seuls critères, il semble préférable, en l'état des connaissances, de s'en tenir à des groupes morphologiques comme il en existe dans le genre *Sagitta* (FURNESTIN, 1957; ALVARIÑO, 1963), chez lequel ces groupes peuvent coïncider aussi avec les affinités écologiques des espèces (FURNESTIN, *op. cit.*), et le genre *Eukrohnia* (CASANOVA, 1986e); c'est du reste à cette position que s'est rallié TOKIOKA (1979) abandonnant les neuf nouveaux genres qu'il avait institués auparavant (1965) au sein du genre *Sagitta*. La proposition de SALVINI-PLAWEN devrait être reprise (c'est également l'idée de R. BIERI, communication personnelle), mais sur d'autres bases. En effet, les espèces du groupe « *schizoptera* » munies de deux paires de nageoires (*S. schizoptera*, *S. sheardi* et *S. johnstoni*) et celles du groupe « *cephaloptera* » munies de deux rangées de dents (*S. ledoyeri*, *S. birostrata* et *S. equidentata*) ont un canal transversal reliant les deux réceptacles séminaux, qui n'existe pas chez *S. cephaloptera*. Or, curieusement, aucun autre auteur que CONANT (1895) et MAWSON (1944) ayant jusqu'à présent décrit ou étudié des Spadelles ne fait allusion à cette particularité anatomique. Est-elle caractéristique des six espèces précitées ou bien existe-t-elle aussi chez d'autres espèces de leurs groupes respectifs? La révision du genre *Spadella* ne pourra être utilement envisagée que lorsque ces précisions anatomiques seront connues.

Les deux nouvelles espèces décrites ici se placent dans le groupe « *cephaloptera* »; je ne les comparerai donc qu'aux cinq autres espèces qui le constituent, à savoir *Spadella cephaloptera*, *S. angulata*, *S. bradshawi*, *S. gaetanoi* et *S. ledoyeri*, en portant sur le tableau II leurs principales caractéristiques.

Spadella birostrata et *S. equidentata* vivent à des profondeurs comprises entre 150 et 555 m, largement supérieures à celles assignées au genre; les treize espèces de Spadelles reconnues jusqu'à présent sont néritiques, leur habitat ne dépassant pas 150 m de profondeur et la majorité d'entre elles vivant à moins de 50 m. Selon ces nouvelles observations, le genre ne peut être tenu pour strictement littoral et il n'est pas impossible que des Spadelles vivent à des profondeurs encore plus grandes. Cela permet de discuter de l'existence en Méditerranée de deux espèces profondes capturées dans des dragages, décrites par DONCASTER (1903) : *Spadella musculosa* entre 100 et 1 100 m et *S. profunda* à 1 000 et 1 100 m. La première a été mise en synonymie avec *S. cephaloptera* et la deuxième tenue pour une *Sagitta* récoltée lors de la remontée de la drague (RITTER-ZAHONY, 1913); mais, comme le souligne GHIRARDELLI (1952), la grande longueur du segment caudal de la seconde (50 % de LT) ferait davantage penser à *Pterosagitta draco* (Krohn, 1853), éventualité que DONCASTER lui-même avait cependant éliminée. TOKIOKA (1939, 1965) est le seul auteur à ne pas écarter a priori la validité de ces deux espèces. Je partage son avis en raison, d'une part, de l'argument écologique avancé plus haut et, d'autre part, du fait que *Spadella musculosa* (7 mm) ne peut avoir été confondue avec *S. cephaloptera*, nettement plus petite (5,5 mm au maximum en Méditerranée) et vivant dans les herbiers de Posidonies, donc à des profondeurs moindres.

Si *Spadella musculosa* et *S. profunda* sont des espèces valables, leur redescription s'imposera à partir de récoltes ultérieures car leur diagnose sommaire ne peut être complétée, les exemplaires de DONCASTER n'ayant pas été conservés (GHIRARDELLI, *op. cit.*). Elles ne correspondent, en tout cas, ni à *S. birostrata* ni à *S. equidentata*; en effet :

— *S. musculosa* aurait des crochets très recourbés et légèrement serrulés ainsi que des diverticules intestinaux, ce qui la différencie sans aucun doute possible des deux nouvelles

TABLEAU II. — Principaux caractères de diagnose des espèces du genre *Spadella* du groupe « *cephaloptera* ». Les caractères distinctifs les plus nets sont indiqués par un astérisque.

ESPÈCES CARACTÈRES	<i>S. cephaloptera</i> Busch, 1851	<i>S. angulata</i> Tokioka, 1951	<i>S. bradshawi</i> Bieri, 1974a	<i>S. gaetanoi</i> Alvariño, 1978	<i>S. ledoyeri</i> Casanova, 1986d	<i>S. birostrata</i> n. sp.	<i>S. equidentata</i> n. sp.
Longueur maximale	5,5 (Médit.) à 9,5 mm	5,8 mm	6,5 mm	3 mm	6,6 mm	7,6 mm	7,2 mm
Pourcentage du segment caudal	50-54	48,6-57,9	53-54	53-55	50-53,4	47,3-53,1	51,4
Diverticules intestinaux	+	+	0	0	0	0	0
Dents antérieures	2-5	3-4	3-6	4-5	3-5	5-8 (très longues et recourbées)*	6/6
Dents postérieures	0 ou 4 (courtes et fortes)	0	0	0 ou 4-5 (courtes et fines)	3	4-6	4/5
Crochets	7-11	8-9	7-12	8-10	10-11	8-11	8/8
Canal transversal reliant les réceptacles séminaux	0	?	?	?	+	+	+
Longueur du ganglion ventral par rapport à celle du tronc	1/3	1/3	1/3	1/2	1/3	1/4	1/4
Nageoires latérales	de la partie postérieure du tronc aux vésicules séminales	de la partie postérieure du tronc aux vésicules séminales	de la partie postérieure du tronc à l'avant des vésicules séminales	de la partie postérieure du tronc aux vésicules séminales	très courtes : du septum caudal au milieu du segment caudal*	de l'orifice génital ♀ aux vésicules séminales	de la partie postérieure du tronc aux vésicules séminales
Vésicules séminales	touchent les nageoires latérales et caudale	touchent les nageoires latérales et caudale	touchent la nageoire caudale	touchent les nageoires latérales et caudale	bien séparées à la fois des nageoires latérales et caudale*	touchent les nageoires latérales et caudale	touchent les nageoires latérales et caudale
Étendue des muscles transversaux dans le tronc	≈ 100 %	≈ 100 %	?	?	≈ 100 %	≈ 100 %	65 % *

espèces à crochets lisses et dépourvues de diverticules intestinaux ; ses dents antérieures (4 à 5) seraient très longues, comme celles de *Sagitta hexaptera* d'Orbigny, 1843 ;

— *S. profunda* aurait deux rangées de dents « recourbées l'une dans l'autre », les dents postérieures, aussi nombreuses que les antérieures (7-9 contre environ 8), très longues et très recourbées ; des crochets rectilignes sur leur plus grande longueur mais fortement recourbés à leur extrémité. On ne peut, d'emblée, la confondre avec *S. equidentata*, dont les dents, presque droites, sont en deux rangées bien séparées. C'est de *S. birostrata* qu'elle se rapprocherait le plus ; celle-ci présente cependant un nombre de dents postérieures inférieur à celui des dents antérieures, ces dernières particulièrement longues, caractère que DONCASTER ne signale pas, non plus que l'existence d'un mufle bipartite.

REMARQUES BIOGÉOGRAPHIQUES

Les deux espèces ont une répartition différente (fig. 3). *Spadella birostrata*, la plus abondante, vit en mer d'Alboran où elle semble bien représentée, puisque présente dans cinq chalutages sur une dizaine effectués entre 195 et 555 m, profondeurs entre lesquelles ont été capturés vingt-trois spécimens ; son niveau bathymétrique préférentiel se situerait aux alentours de 500 m : sept spécimens proviennent de la station DW 128 à 480 m et dix de la station DW 146 à 555 m.

Bien que trouvée sur une station à l'ouest de Gibraltar (DW 43), par 35°54'1 N-6°14'5 O, donc dans le proche océan, il ne semble pas possible actuellement de la considérer comme atlanto-méditerranéenne. En effet, cette station est située dans l'étroit chenal limité par les isobathes de 200 m longeant les côtes nord et sud du détroit (fig. 3). Or, on sait que dans le

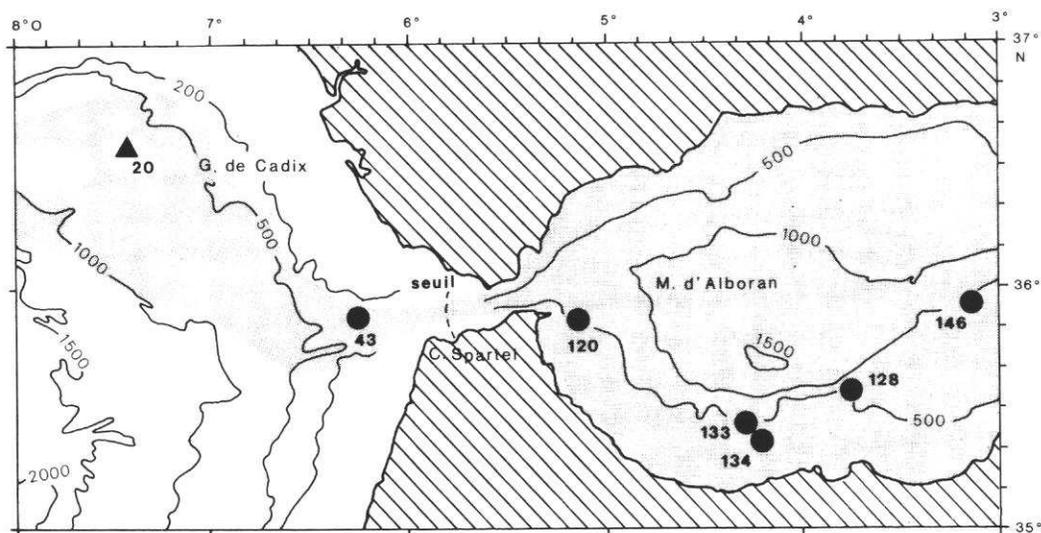


FIG. 3. — Répartition de *Spadella birostrata* (cercles) et *S. equidentata* (triangle) dans les dragages effectués lors de la campagne BALGIM. Les eaux méditerranéennes circulant sur le fond sont représentées en grisé (carte d'après les documents BALGIM).

détroit de Gibraltar circulent deux courants opposés : un courant superficiel d'eau atlantique légère (salinité $< 36\text{‰}$) qui pénètre en Méditerranée et un courant compensateur profond d'eau méditerranéenne salée ($S \geq 38\text{‰}$) qui en sort en s'écoulant sur le fond. Le spécimen capturé sur la station DW 43 vivait donc sur des fonds balayés en permanence par ces eaux, qui constituent une veine importante dans le golfe de Cadix (GALLEGO et SECO SERRANO, 1962). Il sera intéressant de voir si des espèces benthiques méditerranéennes d'autres groupes zoologiques récoltés lors de la campagne BALGIM ont la même distribution que *Spadella birostrata*, et si, comme le laisse deviner cette distribution, la faune du talus de la partie nord-orientale du golfe de Cadix a un caractère méditerranéen. Cela ne viendrait d'ailleurs que confirmer les observations antérieures comme celles de PÉRÈS (1962), qui parle du « cachet méditerranéen » de la faune benthique circalittorale de toute l'aire maritime ibéro-marocaine, ou celles de MAURIN (1968) sur les Merlus du talus du plateau continental au sud de Cadix, dont les caractères morphométriques (moyenne vertébrale et longueur des nageoires pectorales) sont intermédiaires entre ceux des populations méditerranéennes et atlantiques.

Les remarques concernant *S. equidentata*, obtenue à un seul exemplaire, sont plus nuancées. Il s'agit vraisemblablement d'une espèce atlantique, rare ou ici à la limite de son aire de répartition, car contrariée par l'influence des eaux méditerranéennes.

REMARQUES ÉCOLOGIQUES

Les Chaetognathes étaient tout récemment encore tenus pour essentiellement pélagiques, le seul genre *Spadella* étant connu comme benthique et néritique. En fait, le phylum présente des adaptations écologiques plus diversifiées et il s'avère capable d'occuper la plupart des biotopes marins ; en effet :

— il existe une grande diversité d'espèces abyssales benthoplanctoniques dans l'Atlantique oriental, où j'ai décrit un nouveau genre, *Archeterokrohnia*, et quatre nouvelles espèces d'*Heterokrohnia* (1986a et b) sur une seule station ;

— des dragages, effectués tant dans la plaine abyssale méditerranéenne du bassin algéro-provençal (campagne BIOMÈDE I) qu'à des profondeurs moyennes de part et d'autre du détroit de Gibraltar (présentes récoltes), révèlent la présence d'une nouvelle *Archeterokrohnia* (CASANOVA, 1986c) et des deux *Spadella* décrites ici, vivant sur le fond ou à proximité immédiate de celui-ci ;

— dans une grotte sous-marine obscure de la région de Marseille vit une espèce de *Spadella* qui, semble-t-il, lui est inféodée (CASANOVA, 1986d).

En Méditerranée plus particulièrement, on admettait jusqu'à présent l'existence d'un seul Chaetognathe benthique, *Spadella cephaloptera*. La recherche de ces organismes dans des biotopes où leur présence était insoupçonnée m'a permis de décrire trois autres espèces benthiques : *Archeterokrohnia palpifera*, forme archaïque profonde dont les palpes encadrant la bouche (fig. 4 a-c) ont très probablement une grande importance phylogénétique comme on le verra plus loin, *Spadella ledoyeri*, dont les courtes nageoires latérales (fig. 4 d et e), caractère original dans le genre, représentent peut-être une adaptation à son habitat cavernicole où les perturbations hydrologiques sont atténuées ou nulles, et *Spadella birostrata* n. sp.

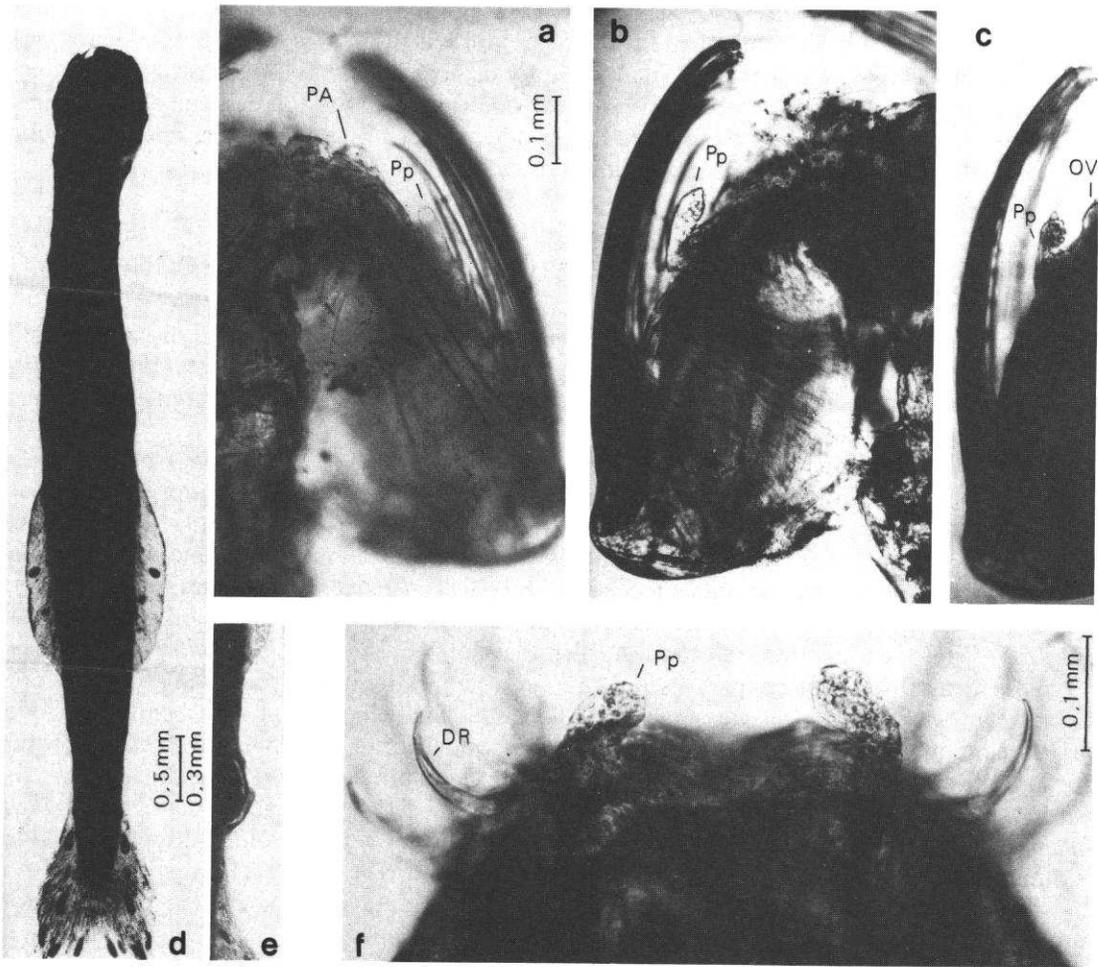


FIG. 4. — *Archeterokrohnia palpifera* (a-c) : différents aspects du palpe droit en vues dorsale (a) et ventrales (b et c); *Spadella ledoyeri* (d et e) : vues dorsales d'un spécimen (d) et d'une vésicule séminale (e) montrant la réduction des nageoires latérales (noter, en e, que la nageoire latérale se termine bien avant la vésicule séminale, caractère unique dans le genre); Gymnosome inédit (f) : vue ventrale des palpes à la partie antérieure du proboscis. DR : dents radulaires latérales, OV : organe vestibulaire, PA : plaques antérieures, Pp : palpes.

Seuls deux auteurs ont eu la prescience de l'existence possible de formes benthiques profondes : DAWSON (1968), avançant qu'*Heterokrohnia mirabilis* Ritter-Zahony, 1911 vit peut-être sur le fond ou à proximité immédiate de celui-ci, et BIERI (1974b), qui tient *Krohnittella tokiokai* pour très probablement benthique en raison de la capture du seul spécimen connu lors d'un dragage à 2090 m de profondeur au large de la Californie, et des conditions de récolte (longueur de câble filée par rapport à la distance du fond) de l'autre espèce du genre, *K. boureei* (décrite par GERMAIN et JOUBIN, 1912, des parages de Madère, cette espèce n'a plus été retrouvée depuis). Ces hypothèses se sont vérifiées puisque de nombreuses

espèces du talus continental et de la plaine abyssale sont maintenant décrites; on peut supposer que leur nombre augmentera avec la multiplication des prospections dans ces domaines. Si la biologie des espèces planctoniques et benthiques néritiques est bien connue, certains aspects de celle des espèces benthoplanctoniques profondes ou cavernicoles restent à découvrir ou à approfondir (modalités de la reproduction et physiologie de la nutrition, dont un rapide examen m'a laissé entrevoir quelques particularités).

NOUVELLES RÉFLEXIONS SUR LA PHYLOGÉNIE DES CHAETOGNATHES

Il me paraît utile de revenir sur la phylogénie des Chaetognathes dont j'ai discuté en 1985 et 1986 car ce thème a été abordé, à propos des Spadelles, par SALVINI-PLAWEN (1986) et aussi parce que des arguments nouveaux sont venus étayer mon hypothèse sur la parenté phylétique entre les Chaetognathes et les Mollusques.

A l'inverse de tous les spécialistes des Chaetognathes, SALVINI-PLAWEN considère la présence des muscles transversaux comme un caractère d'évolution. Son opinion, entachée par une connaissance imparfaite de l'écologie du groupe, repose sur les faits suivants : la musculature transversale des Chaetognathes serait intra-cœlomique, donc d'apparition secondaire, et ne peut être comparée à celle des espèces benthiques (Polychètes, par exemple), chez lesquelles elle est extra-cœlomique. Elle représenterait donc une adaptation à la nage des ancêtres des Chaetognathes; si elle est bien développée chez les *Heterokrohnia*, formes « typiquement littorales néritiques » selon l'auteur, cela montre que cette musculature servirait davantage à la nage qu'à la vie sur le fond. Chez les Spadellidae, qui sont benthiques, elle serait une réminiscence d'un habitat ancestral pélagique littoral. Et, reprenant la classification de TOKIOKA (1965), l'auteur considère l'ordre des Phragmophores (*Bathyspadella*, *Heterokrohnia*, *Eukrohnia*, *Spadella*)¹ comme plus évolué que celui des Aphaerogrammophores (*Pterosagitta*, *Krohnitta* et *Sagitta*)¹, et au sein du premier le genre *Spadella* le plus évolué car adapté à la vie benthique.

L'écologie des Chaetognathes montre sans aucun doute possible que la présence des muscles transversaux n'a aucun rapport avec l'adaptation à la nage :

— chez les Biphragmophores, le genre *Archeterokrohnia* a les muscles transversaux du tronc plus développés que le genre *Heterokrohnia* (sur plus de 80 % de sa longueur contre 60 % au maximum); or sur la même station de l'Atlantique oriental, *A. rubra* vit uniquement dans les 100 premiers mètres au-dessus du fond, tandis que quelques spécimens d'*Heterokrohnia* peuvent être encore capturés entre 500 et 1 000 m au-dessus du fond; et en Méditerranée, où de nombreux prélèvements profonds de plancton ont été effectués, c'est dans un dragage qu'*Archeterokrohnia palpifera* vient d'être découverte;

— chez les Monophragmophores, le genre benthique *Spadella* a des muscles transversaux plus développés (sur plus de la moitié ou la totalité du tronc) et plus épais que le genre pélagique *Eukrohnia* (sur environ un tiers du tronc), dont les fibres musculaires, à peine distinctes, semblent en voie de régression.

1. Parmi les nombreux genres cités par SALVINI-PLAWEN, seuls ont été retenus ceux classiquement reconnus par la grande majorité des spécialistes du groupe.

L'évolution des muscles transversaux des Chaetognathes montre bien, au contraire, que leur présence est un caractère ancestral et que leur régression évolutive va de pair avec la simplification de l'appareil génital. En effet, les Biphragmophores (genres *Archeterokrohnia* et *Heterokrohnia*), qui ont la musculature transversale la plus développée puisque présente à la fois dans le tronc et le segment caudal, ont un appareil génital complexe : communication entre les gonades mâles et femelles et présence d'une glande annexe reliant les réceptacles séminaux des deux ovaires. Chez les Monophragmophores (genres *Spadella*, *Bathyspadella* et *Eukrohnia*), où les muscles transversaux n'existent plus que dans le tronc, les gonades sont séparées et la glande annexe ne subsiste que chez quelques espèces de Spadelles (où elle n'a peut-être plus de fonction sécrétoire puisque, selon CONANT (1895), ce canal serait rempli de spermatozoïdes comme les réceptacles séminaux). Enfin, chez les Aphragmophores (tous les autres genres connus), qui sont dépourvus de muscles transversaux, la glande annexe a disparu chez toutes les espèces. On notera ici que la conservation de cette glande par quelques Spadelles dont certaines sont néritiques, qu'elle soit encore fonctionnelle ou non, est une preuve supplémentaire et convaincante du caractère archaïque de la complexité de l'appareil génital, qui ne peut être considérée comme une adaptation à la vie en profondeur des Biphragmophores (CASANOVA, 1986a).

Il semble encore trop tôt pour avoir une vue exacte et synthétique de l'évolution du phylum et des relations entre les différents genres. Il faudra pour cela, d'une part, réexaminer des genres bien connus dont l'anatomie a été négligée (cas des *Spadella*) ou d'autres moins connus (*Bathyspadella*, par exemple); d'autre part, attendre la découverte d'autres espèces benthiques ou benthoplanctoniques profondes dont beaucoup ont conservé des caractères ancestraux. Néanmoins, on peut affirmer dès à présent que les *Archeterokrohnia* et les *Heterokrohnia* sont bien des formes ancestrales, à partir desquelles s'est effectuée la diversification du phylum.

La découverte d'*Archeterokrohnia palpifera* appuie précisément cette idée. En effet, comme son nom l'indique, elle possède une paire de palpe encadrant la bouche, caractère morphologique exceptionnel au sein du phylum, ce qui me conduit à revenir sur l'hypothèse que j'avais formulée après avoir décrit la tête d'un Mollusque Gymnosome inédit (1986a), proche du genre *Cephalobrachia*¹, à savoir que les Chaetognathes pourraient avoir dérivé des Gymnosomes ou d'un ancêtre commun.

Je rappellerai brièvement que les principales similitudes relevées sont d'ordre à la fois anatomique, puisque les organes génitaux des genres les plus archaïques (*Archeterokrohnia* et *Heterokrohnia*) communiquent, évoquant une glande hermaphrodite en cours de séparation, et morphologique, puisque tous les organes de la tête d'un Chaetognathe existent ou sont préfigurés chez ce Gymnosome.

L'une des similitudes les plus troublantes concerne la dent médiane impaire découverte chez une jeune *Heterokrohnia murina* Casanova, 1986b², vestige probable des dents radulaires médianes impaires du Gymnosome, alors que les Chaetognathes n'ont au maximum que deux

1. Cette identification m'a été suggérée par M. Serge DALLOT (Station zoologique, Villefranche s/Mer), que je remercie ici; mais l'examen d'un spécimen de *C. macrochaeta* m'incite à penser que ce Gymnosome inédit relèverait plutôt d'un genre différent, ressemblant davantage à un Chaetognathe que le genre *Cephalobrachia*.

2. Une dent médiane a été trouvée également chez une jeune *H. davidi* Casanova, 1986b lors d'observations (non publiées) faites conjointement avec K. CHIDGEY (I.O.S., Wormley, G.-B.) sur les collections du « Discovery ».

rangées de dents et une de papilles vestibulaires qui pourraient correspondre aux trois rangées de dents radulaires latérales du Gymnosome inédit. Or, celui-ci possède également à l'extrémité du proboscis, près des dents radulaires distales, une paire de petits palpes (fig. 4 f) comparables à ceux qui s'observent chez *Archeterokrohnna palpifera* (fig. 4 a-c), dont l'armature céphalique, outre les crochets, est constituée, d'avant en arrière : d'une paire de plaques arrondies remplaçant les dents antérieures, de 5 à 6 dents postérieures très courtes, d'organes vestibulaires et d'une paire de palpes recourbés vers la bouche.

Ainsi, tous les appendices céphaliques de la tête du Gymnosome se retrouvent chez les Chaetognathes : chez toutes les espèces pour les crochets, presque toutes pour les dents radulaires latérales, deux pour les dents radulaires médianes (*Heterokrohnna murina* et *H. davidi*) et une seulement pour les palpes (*Archeterokrohnna palpifera*) et les tentacules (*Spadella cephaloptera*). Or, l'existence des palpes et des tentacules ne peut être regardée comme un phénomène de convergence avec les Gymnosomes, ces appendices n'ayant, semble-t-il, aucune valeur adaptative chez les Chaetognathes puisque présents, les uns ou les autres, chez une espèce seulement. Il faut plutôt y voir des vestiges hérités d'un lointain ancêtre, hypothèse appuyée par la remarque suivante, à savoir que les quatre espèces précitées possèdent la musculature transversale archaïque.

De nouveaux arguments viennent maintenant s'ajouter à ceux, déjà nombreux, ayant permis la formulation de l'hypothèse de la parenté phylogénétique entre les Chaetognathes et les Mollusques. Outre l'argument morphologique qui vient d'être développé, on peut citer en effet :

— la séparation de l'ovotestis en testicule et ovaire chez deux espèces de Mollusques Hétérobranchés (parmi lesquels se rangent les Gymnosomes), phénomène unique au sein de ce groupe (HASZPRUNAR, 1985), aboutissant à une simplification de l'appareil génital (disparition du pénis, oviducte s'ouvrant à l'extérieur indépendamment de l'orifice génital et réceptacle séminal isolé) pouvant préfigurer celui des *Archeterokrohnna* et *Heterokrohnna* ;

— le type particulier du spermatozoïde des Chaetognathes, filiforme et dont l'ultrastructure se rapproche de celle trouvée chez beaucoup d'Arthropodes et de Gastéropodes, et qui n'a aucune relation avec celui de la lignée deutérostomienne (VAN DEURS, 1972) ;

— la morphologie du système nerveux et la structure du ganglion cérébroïde en particulier, qui s'apparentent davantage à ce qui s'observe chez les Protostomiens, Mollusques et Arthropodes, que chez les Deutérostomiens (REHKÄMPER et WELSCH, 1985).

Les similitudes relevées entre Chaetognathes et Mollusques semblent à présent trop nombreuses pour n'être que de simples convergences, mais il faudra pousser plus avant les investigations pour le prouver.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALVARIÑO, A., 1963. — Quetognatos epiplanctonicos del mar de Cortes. *Revta. Soc. mex. Hist. nat.*, **24** : 97-203.
- 1978. — *Spadella gaetanoi*, a new benthic Chaetognath from Hawaii. *Proc. biol. Soc. Wash.*, **91** (3) : 650-657.

- 1981a. — *Spadella legazpichessi*, a new benthic Chaetognath from Enewetak, Marshall Islands. *Ibid.*, **94** (1) : 107-121.
- 1981b. — Los quetognatos benticos, estudios y distribucion. *Mem VIII^e Latino-american Congress of Zoology*, Mérida (Vénézuéla, nov. 1980), **2** : 1109-1128.
- BIERI, R., 1974a. — A new species of *Spadella* (Chaetognatha) from California. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **21** (3/4) : 281-286.
- 1974b. — First record of the Chaetognath genus *Krohmittella* in the Pacific and description of a new species. *Wasmann J. Biol.*, **32** (2) : 297-301.
- BUSCH, W., 1851. — Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. Chaetognatha. Berlin, **4** : 93-100.
- CASANOVA, J.-P., 1985. — Description de l'appareil génital primitif du genre *Heterokrohnia* et nouvelle classification des Chaetognathes. *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, **301**, III (8) : 397-402.
- 1986a. — *Archeterokrohnia rubra* n. gen., n. sp., nouveau Chaetognathe abyssal de l'Atlantique nord-africain : description et position systématique, hypothèse phylogénétique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **8**, section A, (1) : 185-194.
- 1986b. — Quatre nouveaux Chaetognathes atlantiques abyssaux (genre *Heterokrohnia*) : description, remarques éthologiques et biogéographiques. *Oceanol. Acta*, **9** (4) : 469-477.
- 1986c. — Découverte en Méditerranée d'un Chaetognathe nouveau du genre archaïque profond *Archeterokrohnia* : description et signification biogéographique. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **30** (2), P-III 4 : 196.
- 1986d. — *Spadella ledoyeri*, Chaetognathe nouveau de la grotte sous-marine obscure des Trémies (calanques de Cassis). *Ibid.*, p-III 5 : 196.
- 1986e. — Deux nouvelles espèces d'*Eukrohnia* (Chaetognathes) de l'Atlantique sud-tropical africain. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **8**, section A, (4) : 819-833.
- CONANT, F. S., 1895. — Description of two new Chaetognaths (*Spadella schizoptera* and *Sagitta hispida*). *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 6, **16** : 288-292.
- DAWSON, J. K., 1968. — Chaetognaths from the Arctic Basin, including the description of a new species of *Heterokrohnia*. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, **67** : 112-124.
- DEURS, B. VAN, 1972. — On the ultrastructure of the mature spermatozoon of a Chaetognath, *Spadella cephaloptera*. *Acta Zool.*, **53** : 93-104.
- DONCASTER, L., 1903, in S. LO BIANCO, 1903. — Le pesche abissali eseguite da F. A. Krupp col yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. *Mitt. zool. stn Neapel*, **16** : 266-268.
- FURNESTIN, M.-L., 1957. — Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **21** (1-2) : 1-356.
- GALLEGO, J., et E. SECO SERRANO, 1962. — La vena septentrional de agua de procedencia mediterránea en el golfo de Cadiz. *Revta geofis.*, **21** (81) : 39-58.
- GERMAIN, L., et L. JOUBIN, 1912. — Note sur quelques Chétognathes nouveaux des croisières de S.A.S. le Prince de Monaco. *Bull. Inst. Océanogr., Monaco*, **228** : 1-14.
- GHIRARDELLI, E., 1952. — Osservazioni biologiche e sistematiche sui Chetognati del golfo di Napoli. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **23** : 296-312.
- HASZPRUNAR, G., 1985. — The Heterobranchia, a new concept of the phylogeny of the higher Gastropoda. *Sonderdr. z. f. zool. Systematik Evolutionsforschung*, **23** (1) : 15-37.
- MAURIN, C., 1968. — Écologie ichthyologique des fonds chalutables atlantiques (de la baie ibéro-marocaine à la Mauritanie) et de la Méditerranée occidentale. *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **32** (1) : 1-147.
- MAWSON, P. M., 1944. — Some species of the Chaetognath genus *Spadella* from New South Wales. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, **68** (2) : 327-333.

- PÉRÈS, J.-M., 1962. — Campagne de la Calypso en mer d'Alboran et dans la baie ibéro-marocaine (1958) : contribution à l'étude des peuplements benthiques du golfe ibéro-marocain. *Annl's Inst. Océanogr., Monaco*, **41** : 3-30
- REHKÄMPER, G., et U. WELSCH, 1985. — On the fine structure of the cerebral ganglion of *Sagitta* (Chaetognatha). *Zoomorphology*, **105** : 83-89.
- RITTER-ZAHONY, R. VON, 1913. — Revision der Chätognathen. *Dt. Südpol.-Exped.*, **13** (Zool. V) : 1-71.
- SALVINI-PLAWEN, L. VON, 1986. — Systematic notes on *Spadella* and on the Chaetognatha in general. *Sonderdr. Z. f. zool. Systematik Evolutionsforschung*, **24** (2) : 122-128.
- TOKIOKA, T., 1939. — Three new Chaetognaths from Japanese waters. *Mem. imp. mar. Biol.*, **7** (1) : 129-140.
- 1951. — Pelagic Tunicates and Chaetognaths collected during the cruises to the New Yamato Bank in the Sea of Japan. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **2** (1).
- 1965. — The taxonomical outline of Chaetognatha. *Ibid.*, **12** (5) : 335-357.
- 1979. — Neritic and oceanic plankton. In : S. VAN DER SPOEL and A. C. PIERROT-BULTS edit., *Zoogeography and diversity in Plankton*. Bunge sc. Publ. Utrecht : 126-143.
- TOKIOKA, T., et D. PATHANSALI, 1964. — *Spadella cephaloptera* forma *angulata* raised to the rank of species. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **12** (2) : 145-148, 1 pl.