

Les genres *Archidistoma* et *Clavelina* (Ascidiacea, Clavelinidae) dans le canal du Mozambique

Claude MONNIOT

Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, CNRS D 0699,
Muséum national d'Histoire naturelle,
55 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

MOTS CLÉS

Ascidiés,
Clavelinidae,
systématique,
Madagascar,
Mozambique.

RÉSUMÉ

Sur les neuf espèces présentes dans cette zone, deux du genre *Archidistoma* et sept du genre *Clavelina*, six se rencontrent à la fois sur la côte nord-est du Mozambique et sur la côte nord-ouest de Madagascar. Une seule espèce de *Clavelina* était connue dans cette zone. Trois espèces sont nouvelles, les autres ont été décrites d'Australie, de Nouvelle-Calédonie et du Pacifique occidental.

KEY WORDS

Ascidians,
Clavelinidae,
systematics,
Madagascar,
Mozambique.

ABSTRACT

Among nine Clavelinidae species collected in the Mozambique Channel, two belong to the genus *Archidistoma* and seven to the genus *Clavelina*. Six of them are common to north-eastern Mozambique and north-western Madagascar. Only one *Clavelina* was recorded in this area. Two *Clavelina* and one *Archidistoma* are new species. The others have been described from the western Pacific, Australia and New Caledonia.

INTRODUCTION

Les ascidies de la côte orientale de l'Afrique n'ont fait l'objet que d'un nombre très restreint de publications déjà anciennes (fin du XIX^e et premier quart du XX^e siècle). Presque toutes les espèces citées de cette région ont été récoltées soit dans la zone des marées, soit à partir de navires à des profondeurs supérieures à 20 ou 30 m (Hartmeyer 1913 ; Michaelsen 1919, 1920). Or, la diversité des ascidies en zone tropicale est maximale entre 3 et 30 m, profondeur accessible en plongée seulement. Le matériel étudié dans ce travail provient de deux régions situées de part et d'autre du canal du Mozambique : Madagascar et Mozambique de 0 à 40 m.

À Madagascar, les récoltes ont été effectuées au nord-ouest de l'île dans la région de Nosy-Be (13°24'S - 48°17'E) par Pierre Laboute (ORS-TOM).

Au Mozambique, j'ai participé à la mission « Auracea 1995 », organisée par l'association Ardoukoba et Daniel Jouvence avec le soutien du Ministère de la Coopération et de Marins sans Frontières. Cette campagne de plongée s'est déroulée en novembre 1996 au nord-est du Mozambique, à partir de l'île d'Ibo, archipel de Quirimba (12°21'S - 40°40'E).

Je tiens à remercier particulièrement Alain Couté, responsable de la mission « Auracea 1996 », Claude Rives et Pierre Laboute qui m'ont permis d'utiliser leurs photographies, ainsi que tous les participants à la mission.

Les espèces des genres *Archidistoma* et *Clavelina* sont parmi les plus spectaculaires des ascidies. Elles se présentent le plus souvent sous la forme de bouquets brillamment colorés, formés de zoïdes à thorax élargis montés sur des pédoncules isolés ou en grappes. Les genres *Archidistoma* et *Clavelina* présentent le même aspect, de grandes analogies structurales et se rencontrent souvent ensemble dans les mêmes milieux.

Récemment Kott (1990) a remanié profondément le genre *Clavelina* en répartissant les espèces en deux genres, *Pycnoclavella* et *Clavelina*, eux-mêmes placés dans deux familles distinctes : les Pycnoclavellidae pour le genre *Pycnoclavella* et ses synonymes *Archidistoma* et

Archiascidia ; les Clavelinidae pour le reste du genre *Clavelina*. La division en deux familles se fonde principalement sur la structure des papilles adhésives des larves. Dans un travail précédent (F. Monniot & C. Monniot 1996), nous estimions cette division injustifiée. Nous conservons donc ici les genres *Archidistoma*, caractérisé par trois rangées de stigmates et *Clavelina*, qui en comporte au moins quatre.

Neuf espèces sont présentes dans cette zone dont trois sont nouvelles pour la science. Seule, une espèce de *Clavelina* et une d'*Archidistoma* avaient été signalées dans cette zone géographique.

Genre *Archidistoma* Garstang, 1891

Les caractères qui permettent de distinguer les espèces d'*Archidistoma* sont peu nombreux. Le thorax a toujours une forme globuleuse avec le premier et le dernier rang de stigmates rebroussés vers l'avant et vers l'arrière au niveau du raphé. La musculature, souvent décrite en détail sur des échantillons contractés, nous semble toujours du même type. Le thorax étant sphérique avec le siphon buccal en position polaire, la musculature se dispose selon les méridiens. Autour des siphons buccaux et cloacaux, il y a quelques fibres circulaires. Les fibres longitudinales ne s'organisent en rubans qu'à une certaine distance de la marge des siphons. Le nombre de rubans musculaires n'est pas fixe et peut varier du simple au double dans une même colonie, certains se divisant ou échangeant des fibres. Sur des spécimens parfaitement étalés, nous n'avons pas vu de fibres croisant l'axe entre les siphons. Les rubans latéro-dorsaux sont formés d'un mélange de fibres longitudinales provenant des deux siphons ; ce n'est que dans la partie tout à fait dorsale, postérieurement au siphon cloacal, que les rubans méridiens proviennent exclusivement des fibres du siphon cloacal. Si la contraction, presque toujours présente chez les exemplaires examinés, est limitée à la région thoracique, la sphère est aplatie, les siphons rapprochés et des rubans musculaires semblent provenir de la région dorsale. Si la contraction est plus brutale, le thorax, en pénétrant dans le pédoncule, prend un aspect cylindrique, les muscles situés ventralement paraissent croiser l'endostyle.

L'estomac et les gonades sont toujours situés à la base de l'abdomen. L'incubation des larves s'effectue dans l'oviducte, à un niveau variable selon les espèces, ou même dans la cavité branchiale (*A. aggregatum*). La taille des larves dépend beaucoup de leur stade de maturité. Enfin, la coloration des *Archidistoma* est très variable. Le nombre de stigmates par rang semble l'un des caractères les plus discriminants.

Archidistoma diminutum (Kott, 1957)
sensu lato

Synonymie et répartition : Cf. *Pycnoclavella diminuta* – Kott 1990 : 73, fig. 24, pl. 6 a-f.

DESCRIPTION

Au Mozambique, cette espèce a été trouvée à la fois sur les coraux morts du récif externe, sur la falaise au sud de l'île de Matemo et sur des roches situées dans les chenaux entre les herbiers. C'est une petite espèce, d'environ 1 cm, avec un thorax élargi, de 3 ou 4 mm de diamètre, coloré en rouge vermillon, jaune soufre ou bleu translucide. Elle a également été récoltée à Madagascar dans la région de Nosy-Be.

De nombreux exemplaires de petits *Archidistoma* ont été décrits d'Australie, de Nouvelle-Calédonie, des Philippines et des îles Palau. Kott (1990) les rassemble tous sous le nom de *Pycnoclavella diminuta* (Kott, 1957) en considérant que l'espèce présente une très grande variabilité de coloration (six types de coloration sont figurés pl. 6 a-f) ainsi que dans le nombre et la disposition des muscles thoraciques. F. Monniot (1988) a décrit deux espèces d'*Archidistoma* de Nouvelle-Calédonie qui diffèrent essentiellement par le nombre, la taille et la position des larves dans l'oviducte. L'une des espèces, *A. rubripunctum*, a un type de coloration différent des exemplaires australiens figurés dans Monniot *et al.* (1991 : 55, 159), mais les caractères morphologiques correspondent parfaitement à la description de Kott (1990) et cette espèce est un synonyme de *A. diminutum* avec un petit nombre de larves, de une à trois, de très grande taille (2,5 mm), incubées dans la partie postérieure de l'oviducte. L'autre espèce, *A. richeri*, possède un plus grand nombre de larves, jusqu'à

sept, de petite taille (moins de 1 mm) et incubées dans la partie moyenne de l'abdomen. *A. richeri* présente une coloration violacée translucide (Monniot *et al.* 1991 : 157) qui ressemble aux colorations figurées par Kott (1990 : pl. 6, figs b, e). Tous les autres caractères, concernant la branchie, le tube digestif et les gonades ne présentent pas de différences significatives dans l'ensemble des descriptions.

Les exemplaires du Mozambique présentent plusieurs colorations dont l'une correspond exactement à celle de *A. richeri*. Mais au Mozambique, les exemplaires montrent une variabilité importante du nombre et de la position des larves. Les zoïdes possèdent de deux à une dizaine de larves incubées dans la partie postérieure de l'abdomen, et ceci sans relation avec le type de coloration. Au contraire, les larves sont toujours de petite taille, la plus développée ne dépassant pas le millimètre. Les exemplaires du Mozambique sont morphologiquement intermédiaires entre *A. diminutum* et *A. richeri*. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous suivons l'opinion de Kott qui considère que les trois espèces sont synonymes. L'autre espèce de *Pycnoclavella* décrite par Kott (1990), *P. tabella*, possède trois rangs de stigmates et un testicule bilobé.

Les colonies de Nosy-Be sont dépourvues de larves.

Archidistoma dublum n.sp.
(Figs 1, 4A, B)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Mozambique.** Falaise au sud de l'île de Matemo, 20 m. Syntypes : MNHN A3 Arc.A 14.

DESCRIPTION

Cette espèce, de très grande taille pour le genre, possède un thorax sphérique de plus d'un centimètre de diamètre sur un pédoncule de 2 à 4 cm de long. Le siphon buccal circulaire est en position apicale alors que le siphon cloacal, légèrement décalé sur le côté, a parfois une ouverture transversale. La coloration est verdâtre avec des amas de pigment blanc opaque sur le thorax. Il y a une tache transversale blanche entre les siphons et une bande blanche correspondant à l'endostyle (Fig. 4A). La tunique du thorax est fine et trans-

parente, celle de l'abdomen est dure, un peu opaque et possède des amas de pigment. Elle peut être couverte d'épibiontes. Après la fixation, l'ensemble du corps prend une coloration brune, particulièrement sur l'abdomen qui devient totalement opaque.

La musculature est formée d'une vingtaine de rubans longitudinaux sur le thorax (Fig. 1B, C) qui se réunissent en deux rubans forts et se terminent en bas de l'abdomen par deux petits massifs d'ancrage dans la tunique. Il y a seize tentacules de trois ordres, tous implantés en arrière d'un bourrelet circulaire, les plus grands étant les plus postérieurs. Les tentacules sont

longs et coniques. Le bourrelet péricoronal est formé de deux lames, la plus postérieure plus épaisse. Il forme un cercle parfait. Le ganglion nerveux est superficiel et la glande neurale interne est petite et sphérique. Le tubercule vibratile est formé d'une urne creusée dans le bourrelet péricoronal et s'ouvrant vers l'avant par un orifice rond.

La branchie a trois rangées de stigmates (Fig. 1A, C). Les deux rangs antérieurs se rebroussement dorsalement et remontent le long du raphé. Le rang postérieur se courbe vers l'arrière de chaque côté de l'entrée de l'œsophage. Les trois rangs sont séparés par deux sinus transverses élevés et sur-

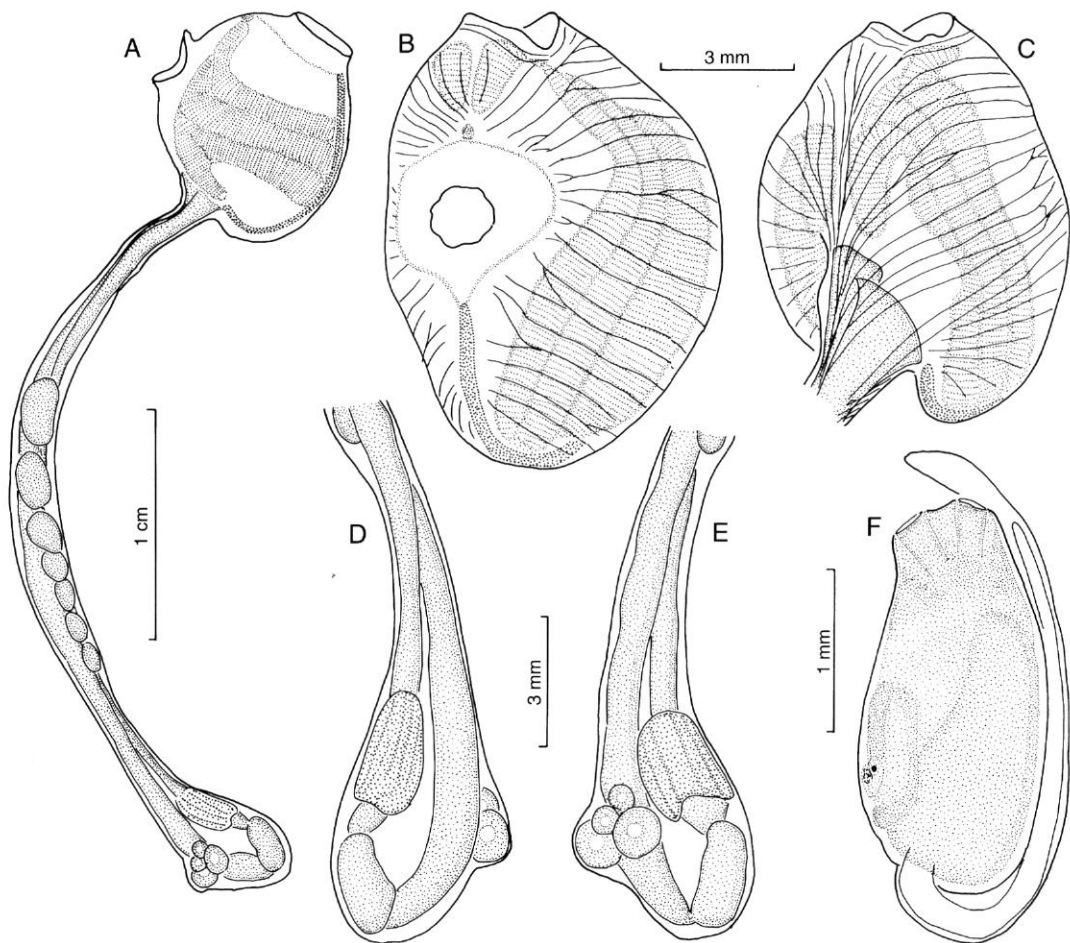


FIG. 1. — *Archidistoma dublum* n.sp. : A, zoïde ; B, C, thorax vu des faces dorsale et ventrale ; D, E, faces droite et gauche de l'extrémité de l'abdomen ; F, larve.

montés d'un bourrelet arrondi. Le raphé est formé de cinq languettes, dont deux bien développées, correspondant aux sinus transverses, une petite antérieure et deux postérieures. Les stigmates sont longs et nombreux. On en compte sur le premier rang une centaine en position longitudinale et une trentaine en position transverse le long du raphé.

La partie postérieure de l'abdomen est emballée dans un tissu opaque rendant difficile l'observation de l'estomac et des gonades. L'estomac, situé dans la partie tout à fait postérieure du corps, est un peu élargi, aplati sur l'intestin avec des sillons longitudinaux (Fig. 1D, E). Sur coupe, sa paroi forme des ondulations qui peuvent être dues à la contraction. L'intestin est marqué par une constriction tout à fait postérieure. L'anus simple s'ouvre au fond de la cavité cloacale. Seuls quelques exemplaires avaient un ovaire développé avec quelques œufs saillants formant hernie. Les larves, jusqu'à sept, sont incubées dans la partie moyenne de l'oviducte.

Les larves, même si leur branchie n'est pas totalement développée (Fig. 1F), sont allongées et mesurent jusqu'à 2,5 mm de long. Elles possèdent deux papilles de fixation en forme de tube, un ocelle et un otolithe. L'otolithe paraît petit, compte-tenu de la taille de la larve, mais son diamètre de 0,03 mm est comparable à celui d'autres espèces de la famille.

Une colonie de cette espèce, trouvée par Pierre Laboute sur la pente est de l'île Juan de Nova (îles Eparses 17°02'S - 43°42'E) par 26 m de profondeur, est immature. Elle possède des zoïdes contractés de 2,5 cm de long. La pigmentation est très foncée, presque noire (Fig. 4B). Le thorax est un peu translucide. Il n'y a pas de tache blanche entre les siphons et l'endostyle est souligné par une ligne noire. Les autres caractères de la branchie et de l'abdomen correspondent à ceux des exemplaires d'Ibo.

REMARQUES

Les caractères qui séparent *A. dublum* de *A. diminutum* sont essentiellement liés à la taille des zoïdes qui est pratiquement double chez *A. dublum*, d'où le nom de l'espèce : 5 cm de longueur totale au lieu de 2, thorax de 1 cm de diamètre au lieu de 0,5. Le nombre de stigmates

par rang est nettement supérieur à une centaine au lieu de quarante à soixante, avec trente stigmates dans la partie dorsale rebroussée du premier rang au lieu de vingt. Chez *A. dublum*, le deuxième rang de stigmates est aussi recourbé vers l'avant. Les larves sont grandes (jusqu'à 2,5 mm de long) et incubées dans la partie moyenne de l'abdomen.

Vasseur (1969) décrit une autre espèce d'*Archidistoma* du port de Tuléar : l'espèce européenne *A. aggregatum* Garstang, 1881. D'après la description, il ne peut s'agir de l'une des espèces décrites de l'hémisphère Sud. « Les zoïdes soit sont presque entièrement libres soit unis entre eux par leur tunique en petits bouquets de plusieurs individus. » Il n'y a pas d'élargissement du thorax et le nombre de stigmates par rang est faible (dix par demi-rang). Les deux siphons s'ouvrent au même niveau avec un siphon cloacal en tube. L'anus est situé entre le premier et le deuxième rang de stigmates et les larves sont incubées dans le thorax. Comme le fait remarquer Vasseur, les zoïdes ressemblent à ceux du genre *Eudistoma*.

Genre *Clavelina* Savigny, 1816 *Clavelina arafurensis* Tokioka, 1952 (Fig. 2)

Clavelina (*Synclavella*) *arafurensis* Tokioka, 1952 : 97, fig. 5 (Papouasie Nouvelle-Guinée, Melville Bay) ; 1967 : 106, fig. 30 (îles Palau). – Nishikawa 1984 : 116 (île de Chuuk, Truk).

Clavelina arafurensis Kott 1990 : 38, fig. 7, pl. 1e, f (West Australia, Philippines) – F. Monniot & C. Monniot 1996 : XXX, fig. 30B (îles Palau).

DESCRIPTION

Cette espèce a été trouvée sur le récif externe et sur la falaise située au sud de l'île de Matemo, de 10 à 20 m de profondeur. Vivante, elle a un aspect caractéristique avec quatre à dix zoïdes dont les thorax émergent d'un pédoncule contenant les abdomens. La coloration est variable avec, en général, une tache jaune de part et d'autre du ganglion nerveux. Les abdomens des zoïdes sont disposés parallèlement dans des

cylindres de tunique plus dure. Par contraction, les thorax se rétractent complètement dans la partie dure de la tunique, et les colonies prennent l'aspect caractéristique figuré par Tokioka (1967, fig. 30).

La musculature (Fig. 2B) est formée d'une majorité de rubans d'origine dorsale qui se rassemblent de chaque côté de l'endostyle pour former deux muscles abdominaux faibles, dont le trajet sur l'abdomen est difficile à suivre. L'aspect de la musculature est intermédiaire entre ceux des figures de Tokioka (1967) et de Kott (1990).

Il y a seize tentacules de trois ordres en trois cercles concentriques. Ils sont reliés par une crête mince qui décrit des ondulations prononcées au niveau des plus grands. Le bourrelet péricoronal est formé d'une seule lame élevée. Il n'y a pas d'indentation dorsale. Le tubercule vibratile, en urne, s'ouvre par un pore rond dirigé vers l'avant. On compte entre dix et seize rangées complètes de stigmates. Antérieurement, le premier rang se divise en deux près de l'endostyle et du raphé ;

une rangée supplémentaire de stigmates dorsaux presque transverses remonte jusqu'au contact du ganglion nerveux. Du fait de cette disposition, le bourrelet péricoronal est circulaire, dorsalement et ventralement proche de la branchie et éloigné de celle-ci de la hauteur de deux rangs de stigmates sur les faces latérales. Le raphé est formé de grandes papilles triangulaires. Il y a une trentaine de stigmates par demi-rang. Dans toute la branchie, et surtout près du raphé et de l'endostyle, de petits stigmates supplémentaires apparaissent.

L'abdomen est long (trois à quatre fois la longueur du thorax) ; l'estomac est situé à deux fois sa hauteur de la base de la boucle intestinale (Fig. 2A). Il présente quatre plis nets. Il y a un post-estomac gonflé situé dans la branche descendante du tube digestif puis, au fond de la boucle, un rétrécissement marqué (Fig. 2C). L'anus bilobé s'ouvre au fond de la cavité cloacale à une rangée de stigmates en avant de l'entrée de l'œsophage. L'ovaire est situé sur la face droite de

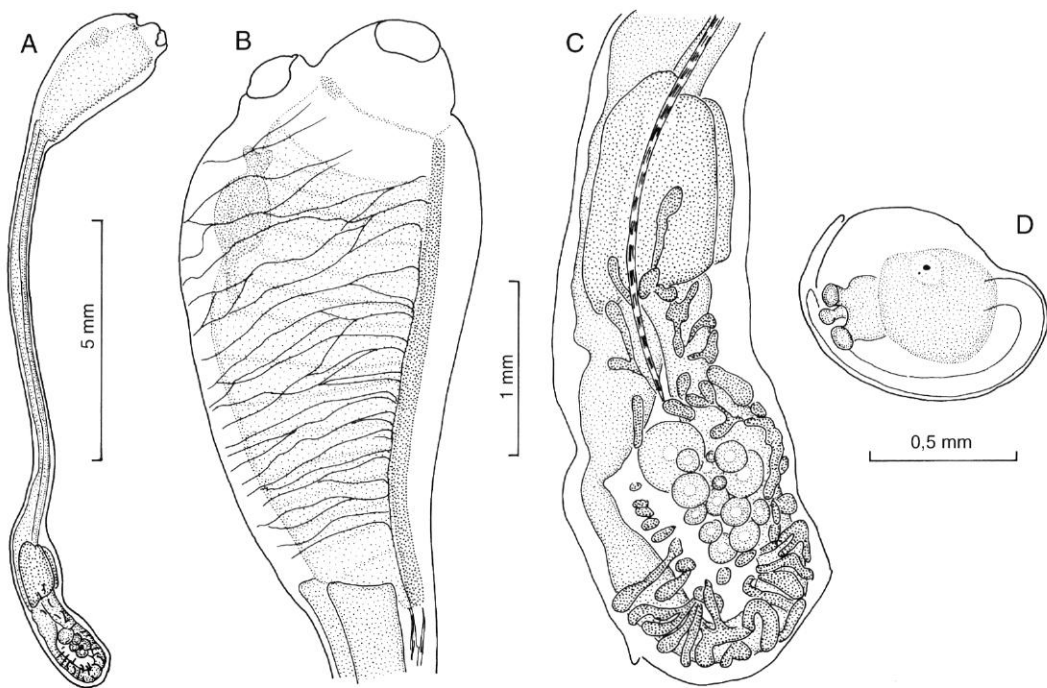


FIG. 2. — *Clavelina arafurensis* Tokioka, 1952 : A, zoïde ; B, thorax avec larve en cours de métamorphose ; C, partie postérieure de l'abdomen ; D, larve.

la boucle intestinale. Il contient de nombreux œufs. Les testicules s'étalent sur la boucle jusque sur l'estomac. Les acini sont allongés et, dans la partie postérieure, se disposent perpendiculairement à l'intestin.

Les larves (une ou deux) sont incubées dans la partie supérieure de la cavité cloacale. Elles sont petites (0,75 mm), et portent trois papilles en triangle sur un bouton saillant. Il y a un ocelle net et un très petit otolithe (Fig. 2D). La branchie n'est pas développée au moment de la métamorphose qui peut d'ailleurs débuter dans le zoïde mère.

***Clavelina auracea* n.sp.**
(Figs 3, 4C, D)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Syntypes : MNHN A3 Cla 96.

DESCRIPTION

Cette espèce a été trouvée sur la pente externe du récif entre 10 et 20 m de profondeur et sur le tombant au sud de l'île de Matemo. Elle vit sous les surplombs et sur les faces verticales des blocs, parfois sur les surfaces directement exposées à la

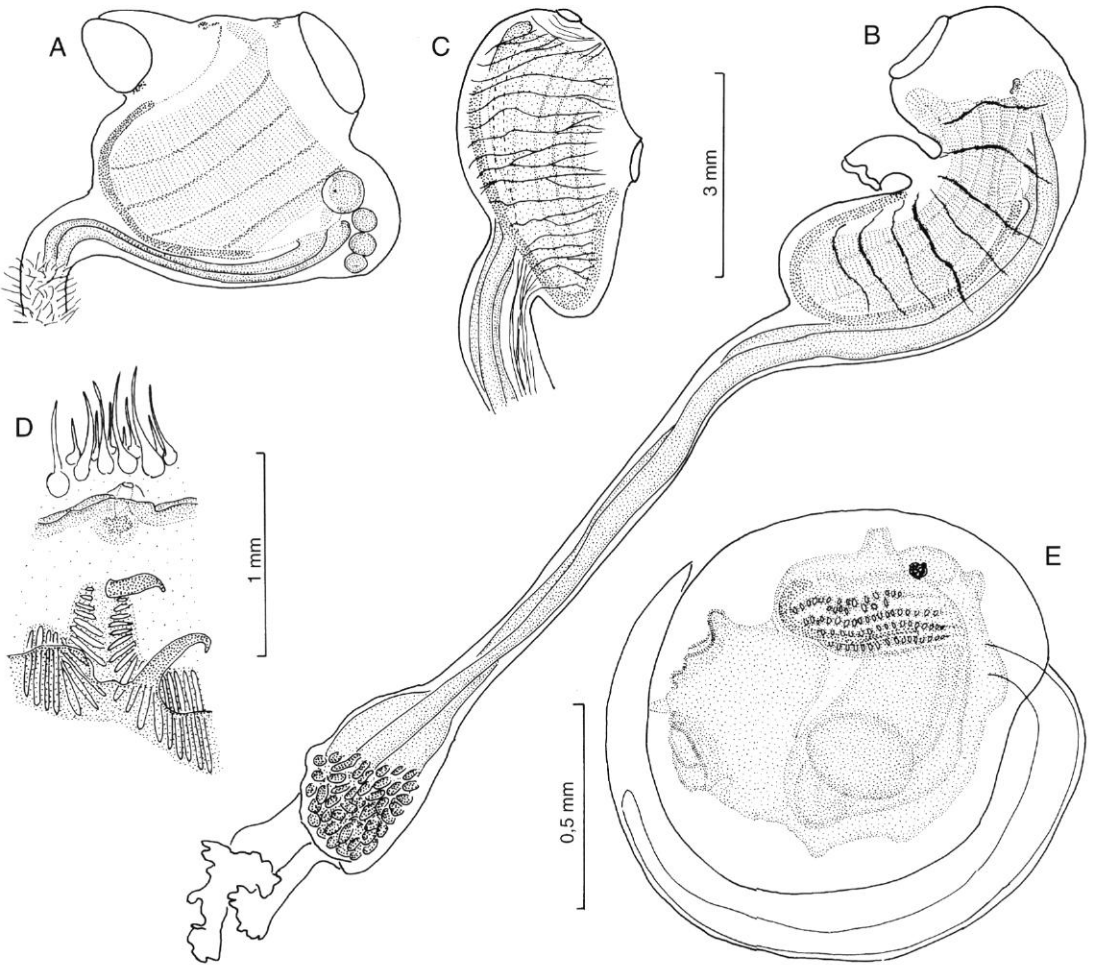


FIG. 3. — *Clavelina auracea* n.sp. : **A**, thorax en extension (d'après une photographie sous-marine) ; **B**, exemplaire entier ; **C**, thorax d'un autre individu ; **D**, région neurale ; **E**, larve.

lumière. C'est une espèce solitaire qui, comme *C. meridionalis*, peut se présenter sous forme d'individus rapprochés mais sans connection entre les spécimens.

Les individus mesurent de 2 à 5 cm de longueur totale (Fig. 4C). Ils sont formés d'un thorax sphérique, d'un peu moins de 1 cm de diamètre, et d'un pédoncule de longueur variable (1 à 4 cm). À la base, le pédoncule s'élargit en ampoule de fixation sans formation de rhizoïdes. Le siphon cloacal est situé à l'opposé du point d'insertion du pédoncule. Le siphon buccal est situé près du pédoncule. Il est dissymétrique (Fig. 4D) et forme un tube tronqué plus long dorsalement que ventralement, ce qui met le plan d'ouverture perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur de la branchie. Chez les individus que nous avons observés *in situ*, le pédoncule se courbe à angle droit de manière à ce que le plan d'ouverture du siphon buccal soit parallèle à l'axe du pédoncule, les individus semblant faire face au courant.

La paroi du thorax est totalement transparente et incolore, à tel point que l'on peut distinguer les stigmates sur une photographie (Fig. 3A). Le thorax est marqué par quatre cercles de pigment orange qui soulignent les quatre sinus transverses et un demi-cercle correspondant à l'endostyle. L'œsophage et la boucle intestinale (à l'exception du rectum) sont aussi colorés en orange. Il y a trois taches de pigment sur le ganglion nerveux et à la base de chaque siphon. Les œufs sont incubés dans un renflement de la cavité cloacale situé en arrière du siphon cloacal. Les œufs sont rouges, les larves au fur et à mesure de leur maturation deviennent jaune orangé. Chez un spécimen photographié (Fig. 4D), les œufs étaient enrobés dans une masse blanc rosâtre. Il est probable que cette masse soit formée de spermatozoïdes. Si c'est le cas, il ne pourrait s'agir que de spermatozoïdes provenant du même individu que les œufs. Il y a également trois taches de pigment sur le ganglion nerveux et à la base de chaque siphon. La tunique du pédoncule est opaque, assez rigide et souvent totalement recouverte d'épibiontes. La base du pédoncule peut porter des épibiontes rigides (bryozoaires, algues calcaires encroûtantes) alors que la partie distale est le plus souvent recouverte d'algues filamen-

teuses. La longueur du pédoncule est variable. Il n'a pas été possible de mettre en évidence, chez les plus grands spécimens, des anneaux de tunique plus ancienne correspondant aux régénérations successives du thorax. Il est probable que les plus longs spécimens aient subi plus de régénérations que les exemplaires à pédoncules courts.

La musculature est constituée de fibres circulaires autour des siphons. Pour le siphon buccal, la musculature ne dépasse pas le bourrelet péricoronal. La musculature longitudinale, formée d'un nombre très variable de rubans (Fig. 3B, C), se prolonge jusqu'à l'extrémité postérieure du corps sans former de massif d'ancrage. Il y a une quarantaine de tentacules de quatre ordres disposés en cercles concentriques. Les tentacules sont serrés, longs et fins et s'insèrent sur des ampoules saillantes. Le bourrelet péricoronal est formé de deux crêtes charnues élevées, il forme un cercle sans indentation dorsale. Le tubercule vibratile (Fig. 3D) est un simple trou s'ouvrant au sommet d'un mamelon creusé d'une urne profonde.

La branchie a cinq rangs de stigmates, le premier et le dernier se recourbant dorsalement. Les stigmates sont nombreux ; au premier rang, on en compte au moins 120 plus une dizaine dans la partie recourbée. Le raphé est formé de cinq languettes : une petite située au sommet du rebroussement du premier rang de stigmates et quatre grandes correspondant aux sinus transverses. Il n'y a pas de languette au niveau du rebroussement du dernier rang de stigmates. L'endostyle est très long et recourbé car il existe un grand espace imperforé en avant et en arrière de la branchie.

L'entrée de l'œsophage est située près du siphon cloacal et le rectum s'ouvre entre le quatrième et le cinquième rang de stigmates (Fig. 3B). Ainsi, l'œsophage et le rectum suivent l'endostyle presque sur la moitié de sa longueur avant de s'enfoncer dans le pédoncule. L'estomac est situé dans l'ampoule terminale du pédoncule, il est entièrement enfoui par les testicules et de nombreuses cellules pigmentaires. Sur coupe, il semble être quadrangulaire. Les œufs sont peu nombreux. Sous la boucle intestinale, on trouve une masse spongieuse irrégulière ne formant pas de stolons.

Les larves sont incubées dans la cavité cloacale (Fig. 3A, E). Les plus âgées mesurent 1 mm de

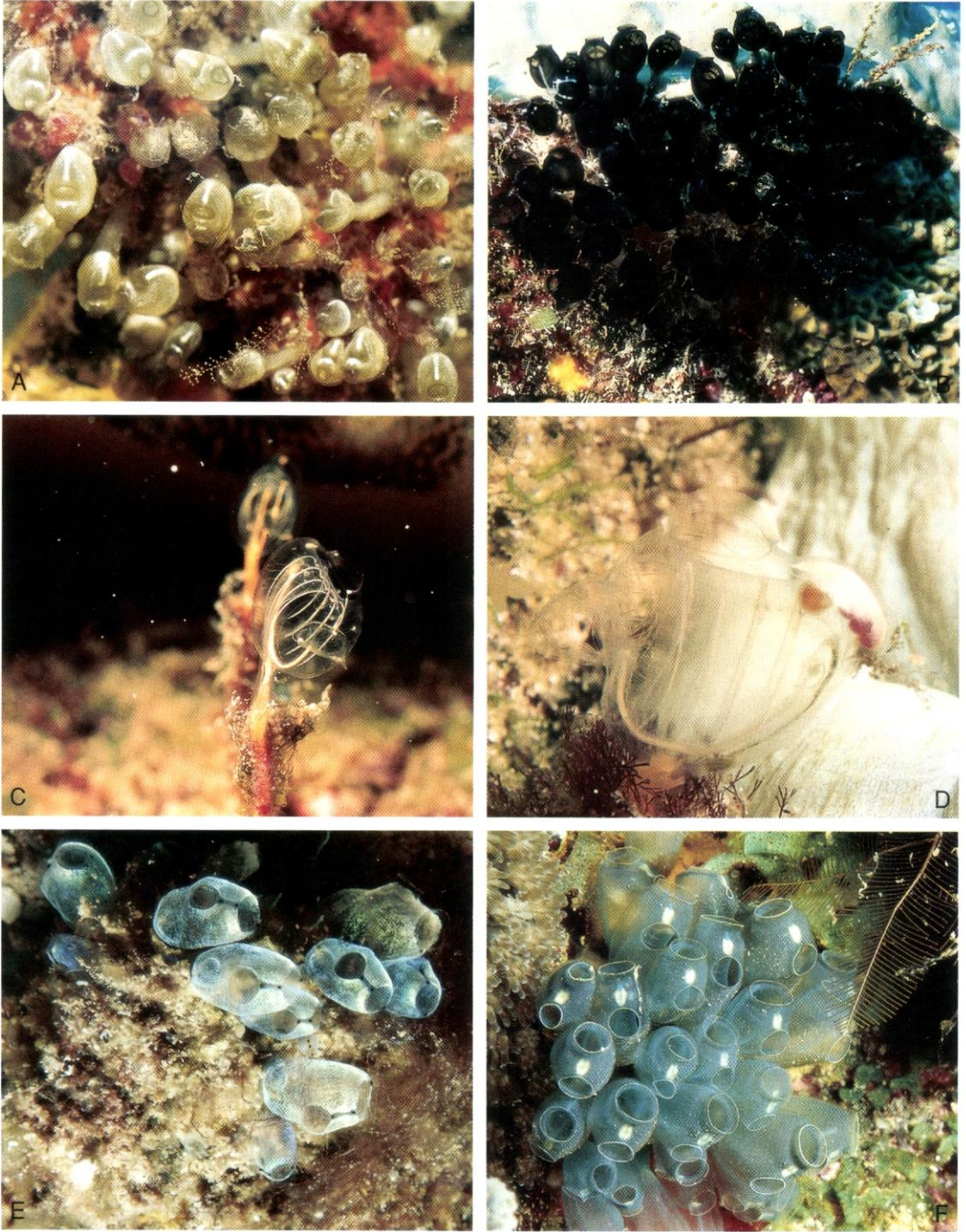


FIG. 4. — A-B : *Archidistoma dublum* n.sp. A, colonie-type du Mozambique (cliché C. Monniot) ; B, colonie de Juan de Fuca (cliché P. Laboute). C-D : *Clavelina auracea* n.sp. C, deux spécimens (cliché C. Rives-Ardoukoba) ; D spécimen incubateur (cliché A. Couté). E : *Clavelina brevis* n.sp. (cliché P. Laboute). F : *Clavelina fecunda* (Sluiter, 1904) (cliché P. Laboute).

diamètre. Les deux papilles adhésives se présentent comme de vastes dépressions irrégulières ne contenant pas un massif cellulaire central. Entre les deux papilles adhésives se trouve une petite papille qui atteint la paroi externe de la larve. Ces papilles adhésives ne possèdent pas de tube invaginé comme c'est le cas pour certaines espèces d'*Archidistoma* et de *Clavelina* que Kott (1990) rassemble dans le genre *Pycnoclavella*. Elles correspondent à une structure intermédiaire entre les « *tubular invaginated papillae* » et les « *scyphate papillae with an axial vesicle* » de Cloney (1979). La larve présente cinq rangées de stigmates ; la deuxième rangée, moins développée que les autres, semble formée par la migration d'un certain nombre de perforations apparues au sein de la première rangée vers l'espace plus développé entre les rangées un et trois.

REMARQUES

Cette espèce ressemble beaucoup à *Clavelina detorta* (Sluiter 1904). Ces espèces ont en commun la forme du thorax et le déplacement du pédoncule vers le siphon buccal. Elles diffèrent par le nombre de rangs de stigmates (six, déjà présentes chez la larve) et la structure des trois ventouses de type « *tubular invaginated papillae* » chez *C. detorta*. Cette dernière est une espèce coloniale alors que *C. auracea* a toujours été trouvée sous forme d'individus isolés. Le nom de l'espèce fait référence à la fois à la couleur et au nom de la campagne au cours de laquelle l'espèce a été récoltée.

Clavelina brevis n.sp. (Figs 4E, 5)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Cette espèce a été récoltée à plusieurs reprises à Madagascar, dans le lagon et sur le banc de Sakatia. Syntypes : MHNN A3 Cla 73.

DESCRIPTION

Chez cette espèce, les différents zoïdes, séparés dès leur base, sont reliés entre eux par un réseau de tubes épais contenant des vésicules irrégulières et des bourgeons allongés qui commencent à sécréter leur tunique. Le pédoncule qui contient l'abdomen est plus court que le thorax (ce qui justifie le nom de l'espèce). Vivants, les zoïdes

sont translucides, colorés en vert ou en bleu (Fig. 4E). Une partie de la couleur bleue de la colonie provient vraisemblablement de la décomposition de la lumière. Chaque zoïde possède trois points bleu-mauve très foncés, persistant dans le fixateur, situés de part et d'autre du siphon buccal et de l'espace intersiphonal. Lorsqu'une pigmentation du manteau apparaît, la zone du ganglion nerveux reste claire (Fig. 4E). L'endostyle et le bourrelet péricoronal sont soulignés par une ligne de pigment clair.

La musculature est surtout composée de fibres obliques (Fig. 5A, C, D), la plupart prenant naissance près de l'endostyle. Les fibres se réunissent en un nombre variable de rubans musculaires qui peuvent se diviser ou s'anastomoser. Ils ne se prolongent pas par un ruban musculaire visible sur l'abdomen.

Les tentacules, peu nombreux (douze), sont disposés en trois ordres sur une crête charnue qui forme des ondulations chez les exemplaires contractés. Les plus grands tentacules sont disposés un peu en retrait. Le bourrelet péricoronal est formé de deux bourrelets charnus proches l'un de l'autre. Le tubercule vibratile est une fente verticale. Le raphé a des languettes fines et pointues.

La branchie a de quatorze à seize rangées complètes de stigmates, la première et la dernière montrant des signes de dédoublement à partir de la face dorsale. Les stigmates sont nombreux, réguliers.

L'abdomen est plus court que le thorax, même quand celui-ci est contracté (Fig. 5A, C). L'estomac globuleux, montrant un sillon ventral net, est situé dans la partie antérieure de l'abdomen. Il n'y a pas de post-estomac net, l'intestin toujours distendu s'ouvre par un anus bilobé à deux rangées de stigmates en avant de l'entrée de l'œsophage.

L'ovaire est saillant, situé sous l'estomac, les lobes testiculaires sont allongés et couvrent l'intestin. L'oviducte se termine au niveau de l'anus et les larves sont incubées partiellement dans l'oviducte dilaté puis dans la cavité cloacale. Les larves possèdent deux organes sensoriels et trois papilles adhésives disposées en triangle. D'abord sphériques (550 µm de diamètre), elles prennent une forme allongée dans la cavité cloacale (au moins 750 µm).

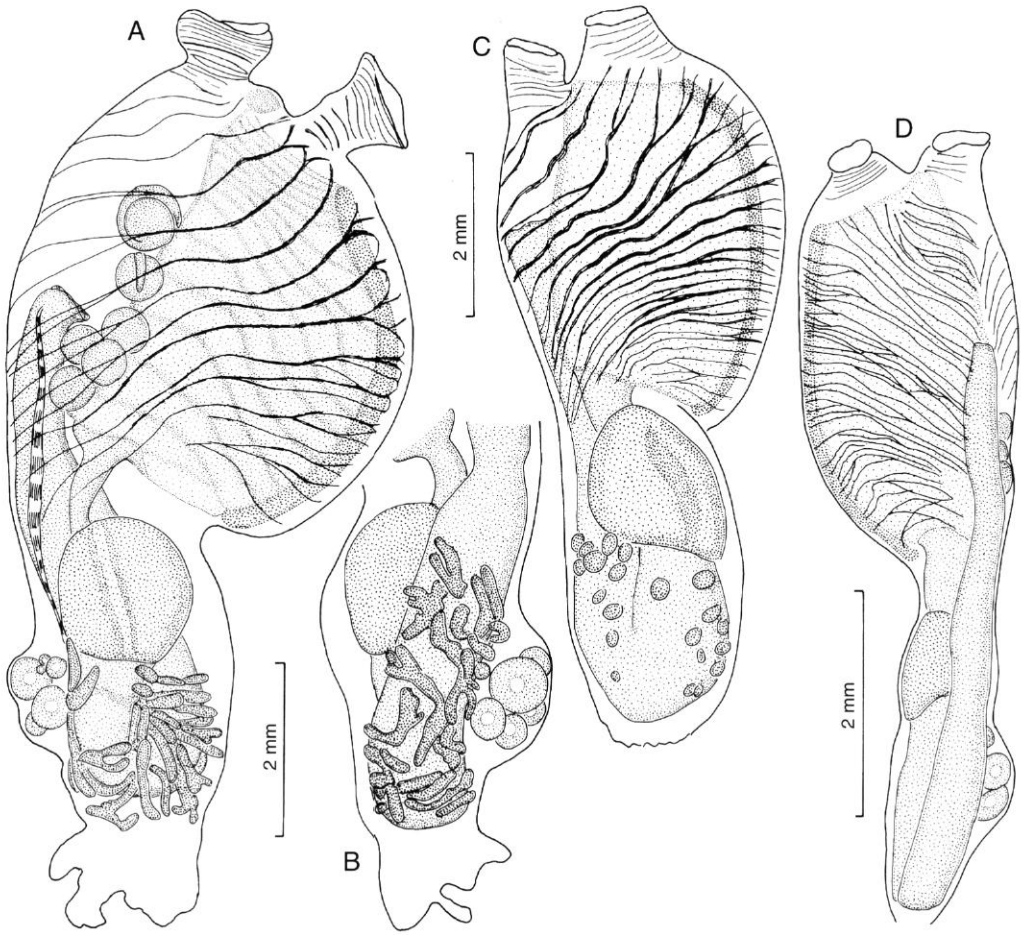


FIG. 5. — *Clavelina breve* n.sp. : A, zoïde ; B, autre face de l'abdomen ; C, D, zoïdes de deux autres colonies.

REMARQUES

Cette espèce est caractérisée par sa musculature et par un tube digestif court sans aucune dilatation. Aucune espèce ne présente tous ces caractères à la fois. *C. nigra* Kott, 1990 possède un abdomen long et un post-estomac marqué, *C. moluccensis* (Sluiter, 1904) semble assez proche de *C. breve* mais les zoïdes sont disposés par groupes et il existe un pré-estomac très marqué ; enfin, *C. cylindrica* (Quoy et Gaimard, 1834) forme des colonies sur un axe, avec un étranglement net entre l'axe et les zoïdes.

Clavelina flava F. Monniot, 1988

Clavelina flava F. Monniot, 1988 : 203, fig. 3B-H (Nouvelle-Calédonie). – Monniot *et al.* 1991 : photographies p. 41, 160.

REMARQUES

Cette espèce a été trouvée à plusieurs reprises dans la région d'Ibo sur le récif externe, par 10 à 15 m de profondeur, ainsi qu'à Madagascar. Son aspect de petites boules pédonculées sur une base commune est très caractéristique. Cette espèce se rapproche beaucoup de *C. arafurensis* mais s'en

distingue par de nombreux détails. La colonie de *C. flava* n'est pas aussi régulière que celle de *C. arafurensis*, les zoïdes ne sont pas bien alignés mais sortent sans ordre de la partie commune de la tunique. La musculature est du même type chez les deux espèces, mais celle de *C. flava* se prolonge nettement jusqu'au bas de l'abdomen. *C. flava* possède un siphon buccal asymétrique, dix à douze rangs de stigmates, au lieu de dix à seize chez *C. arafurensis*, un estomac situé tout à fait au fond de la boucle intestinale, une gonade avec peu d'ovocytes. L'espèce incube ses larves dans l'oviducte à la base de la cavité cloacale.

Clavelina fecunda (Sluiter, 1904)
(Figs 4F, 6)

Podoclavella fecunda Sluiter, 1904 : 7, pl. 3, figs 23, 24 (Indonésie).

Clavelina fecunda – Tokioka 1967 : 101, fig. 34 (îles Palau). – F. Monniot 1988 : 203 (Nouvelle-Calédonie). – Kott 1990 : 47, fig. 12 (nord de l'Australie, de Rottneest Island (W.A.) à Heron Island (Q.), Philippines).

? *Clavelina* sp. F. Monniot & C. Monniot, 1996 : 212, fig. 37D-E, pl. 6F (îles Palau).

DISTRIBUTION. — **Mozambique.** Ibo : falaise au sud de l'île de Matemo à partir de 15 m de profondeur.

Madagascar. Nosy-Be : banc de Sakatia 20 m.

DESCRIPTION

Les zoïdes sont isolés dès la base et reliés entre eux par de gros cordons de tunique envahis par des prolongements sanguins. La plupart des zoïdes mesurent entre 1,5 et 2 cm de long. Certains spécimens recouverts par des colonies de Didemnidae peuvent atteindre jusqu'à 4 cm. Les Didemnidae recouvrent toute la surface de la tunique à l'exception des siphons. Cet allongement exceptionnel est peut être dû à une croissance rapide de *Clavelina* en réaction à la croissance de la colonie de Didemnidae. Dans ces zoïdes, c'est surtout le pédoncule œsophago-rectal qui s'allonge (Fig. 6A, C).

À l'état vivant, l'espèce est d'un beau bleu avec une collerette jaune vif entourant le siphon buccal, sauf au-dessus du ganglion nerveux. Chez les

exemplaires de Madagascar, les deux siphons présentent un liseré jaune autour des deux siphons et une tache jaune sur le ganglion nerveux (Fig. 4F). Le pigment est situé dans le manteau. Après la fixation, le pigment jaune disparaît et le bleu s'estompe sans former d'amas. La tunique est fine et transparente sur le thorax, plus dure sur l'abdomen. Il n'y a pas d'épibiontes sur les zoïdes, à l'exception des grandes colonies de Didemnidae. Le réseau de cordons de tunique est recouvert par des épibiontes divers.

La musculature (Fig. 6A) est, sur le thorax, formée essentiellement par de fins rubans longitudinaux plus ou moins anastomosés par des échanges de fibres. Dans la région des siphons, les rubans disparaissent, laissant place à un réseau de fibres allant vers les deux siphons et la partie antérieure de la région ventrale. Les muscles se prolongent sur tout l'abdomen et les faisceaux droit et gauche se réunissent sur la face ventrale gauche en un massif d'ancrage dans la tunique. Chez les exemplaires de Madagascar (Fig. 6G), les muscles les plus ventraux forment des arceaux.

Les tentacules sont implantés sur une crête saillante. Les huit plus grands (quatre de premier ordre et quatre de deuxième ordre) sont implantés nettement en retrait des huit petits et sont reliés à la crête tentaculaire par des lignes de cellules saillantes. Le bourrelet péricoronal a deux lames saillantes, la postérieure étant plus développée. Il n'y a pas d'indentation dorsale et le tubercule vibratile saillant a une fente antéro-postérieure.

La branchie est cylindro-conique. Chez les exemplaires de taille moyenne, on compte environ vingt-deux rangs complets de stigmates (jusqu'à trente-cinq chez les exemplaires allongés), avec deux rangs incomplets dorsaux près du tubercule vibratile, et au moins un rang ventral postérieur. Le raphé est formé de languettes transverses bien développées en continuité avec les crêtes des sinus transverses. Il n'y a pas de papilles sur les sinus transverses les plus postérieurs. Les exemplaires de Madagascar possèdent au plus dix-sept rangs de stigmates complets, auxquels s'ajoutent les rangs incomplets antérieurs et postérieurs.

Chez les exemplaires ne présentant pas un allongement particulier, l'estomac est situé au début

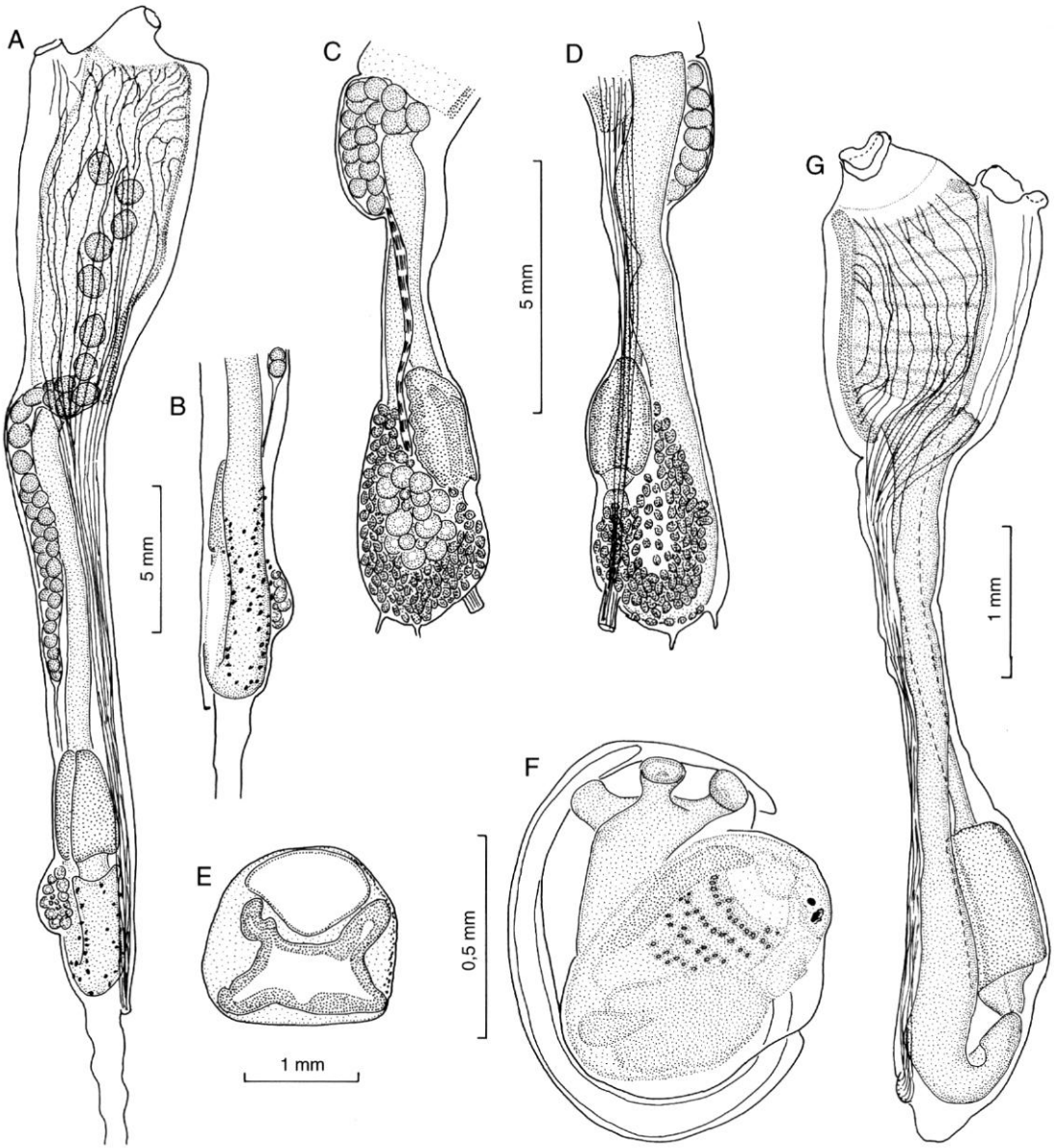


FIG. 6. — *Clavelina fecunda* (Sluiter, 1904) : A-F, exemplaire du Mozambique, A, zoïde très allongé ; B, autre face de l'abdomen ; C, D, les deux faces de l'abdomen de zoïdes de taille normale ; E, coupe de l'abdomen au niveau de l'estomac ; F, larve. G, exemplaire

de la moitié postérieure de l'abdomen (Fig. 6C, D). Il est allongé avec quatre bourrelets bien saillants mais non marqués par des lignes pigmentaires. En général, il se dispose comme une selle au-dessus de l'intestin (fig. 6E). L'anus un

peu festonné s'ouvre au fond de la cavité cloacale à environ deux à trois rangs de stigmates au-dessus de l'entrée de l'œsophage. L'ovaire (Fig. 6A, C) fait hernie sur la face droite du tube digestif et contient de nombreux œufs.

Les vésicules testiculaires recouvrent les deux faces de l'intestin presque jusqu'à la partie antérieure de l'estomac. Les larves commencent leur développement dans l'oviducte. À la base de la cavité cloacale, l'oviducte se courbe à angle droit pour aller s'ouvrir du côté ventral (Fig. 6A, C). Les larves terminent leur maturation dans la hauteur de la cavité cloacale droite, et commencent parfois leur métamorphose avant d'être pondues. Les larves mesurent 800 à 900 µm (Fig. 6F) avec trois papilles adhésives disposées en triangle dans une partie amincie de la larve. Dans la branchie larvaire, les stigmates se percent d'une manière irrégulière sur quatre bandes de chaque côté.

REMARQUES

Au Mozambique, cette espèce semble atteindre des tailles plus importantes que celles relevées par les précédents auteurs : 1 cm pour Kott (1990) et de 1,2 à 1,8 cm pour Tokioka (1967), mais ces auteurs n'ont eu à leur disposition que des exemplaires très contractés. Tokioka figure un estomac court et lisse dans un abdomen très court. Kott décrit un court estomac à quatre plis. Probablement à cause d'une taille plus importante, le nombre de rangs de stigmates est plus important chez nos spécimens (jusqu'à trente-cinq) contre seize à vingt pour Kott et vingt pour Tokioka. Kott figure des larves avec deux rangs de stigmates bien marqués au lieu de quatre zones de perforations mal rangées.

Des colonies de *Clavelina* sp. présentant une coloration bleue avec des cercles jaunes autour des siphons ont été décrites des îles Palau (Monniot & Monniot 1996). Ces spécimens ressemblent beaucoup à *C. fecunda* mais ne possèdent aucune larve en incubation alors que presque tous les spécimens de cette espèce possèdent un nombre considérable de larves.

Clavelina meridionalis (Herdman, 1891) (Fig. 7A-D)

Podoclavella meridionalis Herdman, 1891 : 603 ; 1899 : 4, pl. Cla. 2, figs 1-4 (Australie).

Clavelina meridionalis – Kott 1990 : 48, fig. 13, pl. 3b-d (Australie). – Monniot & Monniot 1996 : 205, fig. 35A-D, pl. 6C (Indonésie).

DESCRIPTION

C. meridionalis vit à Ibo, dispersée sur le récif externe entre 5 et 20 m de profondeur. Les individus sont isolés ou par petits groupes sans connexions vasculaires, dans des anfractuosités du récif. Les plus grands spécimens mesurent 8 cm de long. Cette espèce, contrairement aux autres *Clavelina*, est le plus souvent recouverte d'épibiontes, parfois même sur le thorax. Le siphon cloacal est terminal et le siphon buccal rejeté sur le côté ventral. Les deux siphons sont noirs ou pourpre très foncé avec de part et d'autre deux taches claires. La coloration est localisée dans la tunique, ce qui la rend opaque. Après fixation, elle disparaît et la tunique devient transparente. Le manteau apparaît alors pigmenté en brun clair ou en pourpre. Un seul exemplaire de 10 cm a été trouvé à Madagascar sur un fond sédimentaire, fixé directement dans le sédiment par une touffe de rhizoïdes de 1 cm de long. Ce spécimen est très peu pigmenté et ne présente pas de taches nettes sur les siphons ; sa coloration est ocre translucide avec un semis de taches blanchâtres. Quelle que soit la taille des spécimens, le corps lui-même n'occupe que les cinq derniers centimètres (deux pour le thorax et trois pour l'abdomen). Postérieurement se trouve un pied, parcouru par un stolon, de plusieurs centimètres de tunique opaque correspondant au pédoncule du ou des zoïdes précédents.

La musculature du thorax est constituée en majorité de fibres transverses prenant naissance entre les siphons et tout le long de l'endostyle (Fig. 7A). Les rubans sont parallèles et adoptent une position oblique. Il y a quelques rubans fins provenant du siphon cloacal, qui s'étendent jusqu'au fond de la branchie sans s'anastomoser. La musculature circulaire des siphons est faible. Celle du siphon buccal se rassemble dorsalement pour former un gros ruban musculaire qui soutient le raphé.

On compte une vingtaine de tentacules de trois ou quatre ordres assez régulièrement répartis. Tous sont insérés en retrait de la crête tentaculaire et sont raccordés à celle-ci par deux longues files de cellules colorables (Fig. 7C). Le bourrelet péricoronal est formé de deux lames égales. Le tubercule vibratile est ovale, allongé antéro-postérieurement. Le raphé est formé de languettes pointues correspondant aux sinus transverses. Le

sinus sous-raphéen est très gros et est longé par un fort ruban musculaire. La branchie est formée d'une trentaine de rangs

complets de stigmates auxquels il faut ajouter deux rangées supplémentaires incomplètes antérieures et une rangée postérieure. Les stigmates

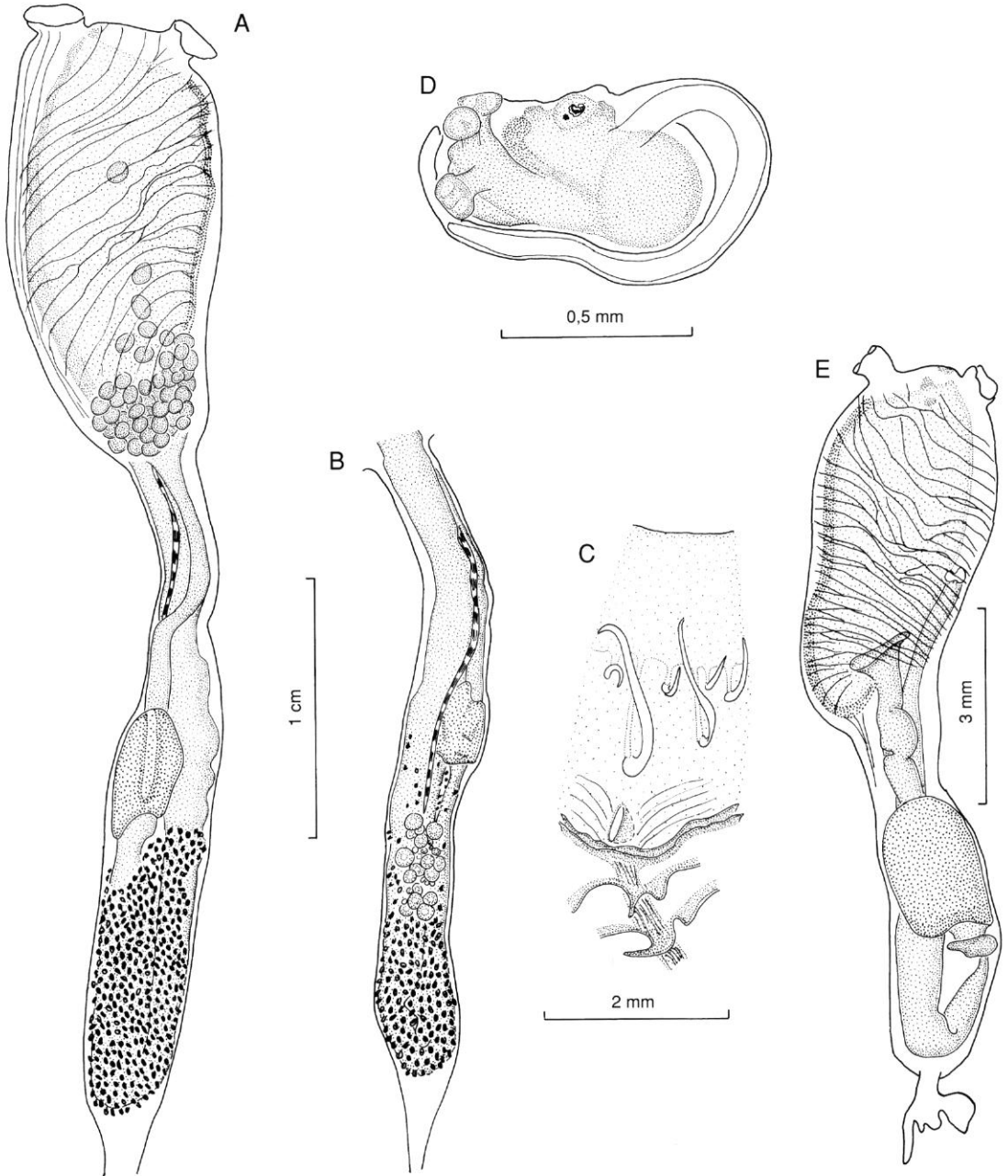


FIG. 7. — A-D : *Clavelina meridionalis* (Herdman, 1899), A, B, thorax et abdomen ; C, région neurale ; D, larve. E : *Clavelina moluccensis* (Sluiter, 1904), zoïde.

sont nombreux, allongés et très régulièrement disposés. Dans la partie antérieure, la branche n'est liée au manteau que par un petit nombre de trabécules. Ceux-ci deviennent de plus en plus nombreux postérieurement, sauf dans la partie postérieure droite où les larves sont incubées en dehors de l'oviducte.

L'estomac (Fig. 7A, B), situé au milieu de l'abdomen, est ovale, peu allongé, et marqué par un sillon très net sur la face ventrale. Sur les autres faces on trouve quelques irrégularités qui peuvent être dues à la contraction. Il n'y a pas de post-estomac net. L'anus, à bord un peu lobé, s'ouvre trois rangées de stigmates au-dessus de l'entrée de l'œsophage.

L'ovaire est situé sur la face gauche, nettement après l'estomac. Les lobes testiculaires entourent tout le fond de la boucle intestinale. Les larves sont incubées en grand nombre dans le fond de la cavité branchiale droite. Elles possèdent trois papilles adhésives disposées en triangle, deux organes sensoriels ; l'otolithe présente un contour irrégulier. Les plus âgées sont les plus allongées et mesurent 720 µm.

REMARQUES

Monniot & Monniot (1996) discutent la validité de cette espèce à propos d'une population indonésienne. Au Mozambique et à Madagascar, les populations semblent un peu différentes des exemplaires australiens décrits par Kott (1990) et des exemplaires indonésiens. Mais tous les caractères (coloration, taches pigmentaires, taille des zoïdes et des larves, disposition des muscles) ne sont pas suffisamment tranchés pour justifier des coupures génériques. On ignore tout, dans une région donnée, de l'influence du milieu sur la taille et la pigmentation. Le grand exemplaire clair de Madagascar a été trouvé sur un fond sédimentaire gris, alors que ceux provenant de fonds rocheux (Kott 1990 ; Monniot & Monniot 1996, et ceux du Mozambique) sont plus vivement et diversement colorés.

Clavelina moluccensis (Sluiter, 1904) (Fig. 7E)

Clavelina moluccensis – Kott 1990 : 51, fig. 15, pl. 3e-h et synonymie.

? *Clavelina enormis* – Hartmeyer 1905 : 394, figs A-C (Mauritius et Zanzibar) ; 1912 : 292, pl. 54, fig. 1 (île de Diego Garcia). – Michaelsen 1919 : 71 (Mozambique). – Millar 1956 : 920, fig. 7 (Mozambique : Inhaca) ; 1975 : 214, fig. 8 (Mauritius). – Monniot & Monniot 1976 : 358 (Mozambique : Inhaca).

DESCRIPTION

Cette espèce présente une livrée caractéristique. La coloration est toujours à base de bleu et présente au moins trois points foncés sur une ligne perpendiculaire à l'axe des siphons. La pigmentation est répartie sur le manteau et sur les sinus branchiaux. Chez certains exemplaires d'Ibo, les sinus transverses avaient une coloration foncée.

L'anatomie (Fig. 7E) est, elle aussi, bien définie avec une musculature surtout d'origine dorsale qui ne se prolonge pas nettement dans l'abdomen, un abdomen court, un estomac lisse non muni de côtes, la présence d'un pré-estomac (parfois peu net, marqué uniquement par un sillon) et un anus s'ouvrant vers le milieu de la cavité cloacale.

Cette espèce, décrite d'Indonésie, est connue des Philippines, de Singapour et de tout le pourtour de l'Australie. Elle a été également récoltée à Zanzibar par M. D. Richmond.

REMARQUES

La seule espèce de *Clavelina* qui était connue de la côte africaine de l'océan Indien a toujours été citée sous le nom de *C. gigantea* (Herdman, 1880). La localité-type de cette espèce est Simon's Bay près du cap de Bonne-Espérance. La description de Herdman s'appuie sur quatre zoïdes à demi inclus dans une tunique dure, deux zoïdes étant d'ailleurs soudés sur toute leur longueur. Toutes les autres descriptions font état de zoïdes isolés jusqu'à la base. Il ne s'agit vraisemblablement pas de la même espèce.

Les descriptions de *C. enormis* publiées par Hartmeyer, Michaelsen et Millar correspondent par bien des points à *C. moluccensis* : nombre de rangs de stigmates, musculature surtout transversale et anus débouchant un peu en avant de l'entrée de l'œsophage. L'absence de détails concernant les critères actuellement utilisés pour l'identification des *Clavelina*, en particulier la coloration à l'état vivant, ne permet pas d'identifier formellement *C. enormis* non Herdman.

RÉFÉRENCES

- Cloney R. A. 1979. — Larval adhesive organs and metamorphosis in ascidians. II. The mechanism of eversion of the papillae of *Distaplia occidentalis*. *Cell and Tissue Research* 200: 453-473.
- Hartmeyer R. 1905. — Ascidiens von Mauritius. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* Suppl. 8: 383-400.
- 1912. — Die Ascidiens der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Deutschen Tiefsee-Expedition* 7: 223-392.
- 1912. — Tunicata. in *Zoologische und anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika* Jena: 125-144.
- Herdman W. A. 1891. — A revised classification of the tunicata with definitions of the orders, suborders, families, subfamilies, and genera, and analytical keys to the species. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 23: 558-652.
- 1899. — Descriptive catalogue of the tunicata in the Australian Museum Sydney N. S. W., *Australian Museum Sydney Catalogue* 17: 1-139.
- Kott P. 1957. — The ascidians of Australia. II. Aplousobranchia Lahille: Clavelinidae Forbes et Hanley and Polyclinidae Verrill. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 8 (1): 64-110.
- 1990. — The Australian ascidiacea. Part. 2, Aplousobranchia (1). *Memoirs of the Queensland Museum* 29 (1): 1-266.
- Michaelsen W. 1919. — Die Krikobranchien Ascidiens des Westlichen Indischen Ozeans: Claveliniden und Synoiciden. *Mitteilungen des naturhistorischen Museum in Hamburg* 34: 74-98.
- 1920. — Die Krikobranchien Ascidiens des Westlichen Indischen Ozeans: Didemniden. *Mitteilungen des naturhistorischen Museum in Hamburg* 37: 1-74.
- Millar R. H. 1956. — Ascidians from Mozambique, East Africa. *Annals and Magazine of Natural History* (12) 9: 913-932.
- Monniot C. & Monniot F. 1976. — Ascidiens de la côte du Mozambique. *Revue de Zoologie Africaine* 90 (2) : 357-392.
- Monniot C., Monniot F. & Laboute P. 1991. — *Coral reef ascidians of New Caledonia*. Collection Faune tropicale, éditions de l'ORSTOM, Paris, 30, 247 p.
- Monniot F. 1988. — Ascidiens de Nouvelle-Calédonie. V. Polycitoridae du lagon. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, A 10 (2) : 197-235.
- Monniot F. & Monniot C. 1996. — New collections of Ascidiens from the western Pacific and southern Asia. *Micronesica* 29 (2): 133-279.
- Nishikawa T. 1984. — Ascidians from the Truk Island, Ponape Island and Majuro Atoll (Tunicata - Ascidiacea). *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology* 27: 107-140.
- Sluiter C. P. 1904. — Die Tunicaten der Siboga-Expedition. Pt. I. Die socialen und holosomen Ascidiens. *Siboga-Expedition* 56A: 1-139.
- Tokioka T. 1952. — Ascidians collected by Messrs. Renzi Wada with Seiza Wada from the pearl-oyster bed in the Arafura Sea in 1940. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 2 (2): 91-142.
- 1967. — Pacific tunicata of the United States National Museum. *United States National Museum Bulletin* 251: 1-242.
- Vasseur P. 1969. — Deuxième contribution à l'étude des ascidiens de Madagascar, région de Tuléar. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 2, 40 (5) : 912-923.

*Soumis pour publication le 20 juin 1996 ;
accepté le 23 septembre 1996*