

Réexamen de quelques Psolidae (Holothurioidea, Echinodermata) antarctiques et subantarctiques

Description de deux nouvelles espèces du genre *Psolus*

par René-Pierre CARRIOL et Jean-Pierre FÉRAL

Abstract. — The reexamination of Psolids from material of antarctic and subantarctic cruises of the "Marion-Dufresne" confirms the validity of *Psolus dubiosus* Ludwig & Heding (partim) and of *P. ehipiffier* W. Thomson (partim) and permits the creation of a new species *P. paradubiosus*. Part of the historical material ("Challenger" expedition), first referred to *P. ehipiffier*, is transferred to *P. paradubiosus* n. sp. A second new species, *P. cherbonnieri* is created from specimens previously named *P. dubiosus*.

R.-P. CARRIOL et J.-P. FÉRAL, *Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Parmi les espèces de Psolidae de l'océan Antarctique, les mâles de *Psolus ehipiffier* W. Thomson, 1876, ont une morphologie qui ne permet pas de les différencier de *Psolus dubiosus* Ludwig & Heding, 1935. La création de cette dernière espèce repose sur la découverte de son mode d'incubation intragonadique. L'incubation chez *P. ehipiffier* est externe : elle se déroule dans le marsupium dorsal des femelles.

La récolte de ces deux espèces à une même station au cours de la campagne MD03 du « Marion-Dufresne » a réactualisé le problème de l'identification des mâles et des immatures. Dans une étude préliminaire (CARRIOL, 1984), ces deux espèces ont été considérées comme « dualspecies » (voir pour définition BERNARDI, 1980). La vaste répartition géographique de *P. dubiosus* — de la terre Adélie (CHERBONNIER, 1974) aux îles Kerguelen (GUILLE, 1977b) — nous a incités à réexaminer les spécimens antarctiques existant dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle et à les comparer en particulier à du nouveau matériel (spécimens de la campagne du « Challenger » ; spécimens recueillis lors de la campagne MD04). Des différences portant sur les spicules, précisées grâce au microscope électronique à balayage, sont alors apparues. La mise au point tentée pour redéfinir *P. ehipiffier* et *P. dubiosus* nous a conduits à créer deux nouvelles espèces.

Les coordonnées des stations de récolte sont indiquées pour la campagne du « Challenger » dans THÉEL (1885-1886), pour la campagne de la « Valdivia » dans LUDWIG & HEDING (1935), pour les XII^e et XV^e expéditions antarctiques françaises en terre Adélie dans

ARNAUD (1972), pour la campagne d'océanographie biologique MD03/Ichtyo dans HUREAU (1976), pour les prospections bionomiques du plateau continental des îles Kerguelen, golfe du Morbihan et golfe des Baleiniers dans GUILLE & SOYER (1976), pour la campagne MD04/Benthos dans GUILLE (1977a).

DONNÉES SYSTÉMATIQUES

Ordre DENDROCHIROTIDA Grube, 1840
(restriction PAWSON & FELL, 1965)

Famille PSOLIDAE Perrier, 1902

DIAGNOSE : Corps aplati avec une sole ventrale bien définie, dos couvert de plaques imbriquées.

Genre **PSOLUS** Oken, 1815

DIAGNOSE : 10 tentacules, ni papilles ni podia dorsaux.

Psolus cherbonnieri n. sp.

(Pl. I : I, pl. III : M-O)

Psolus dubiosus ; CHERBONNIER, 1974 : 608.

DIAGNOSE : Tégument dorsal dépourvu de petites corbeilles ; tégument ventral avec de nombreuses grandes plaques noduleuses, perforées et présentant des anastomoses.

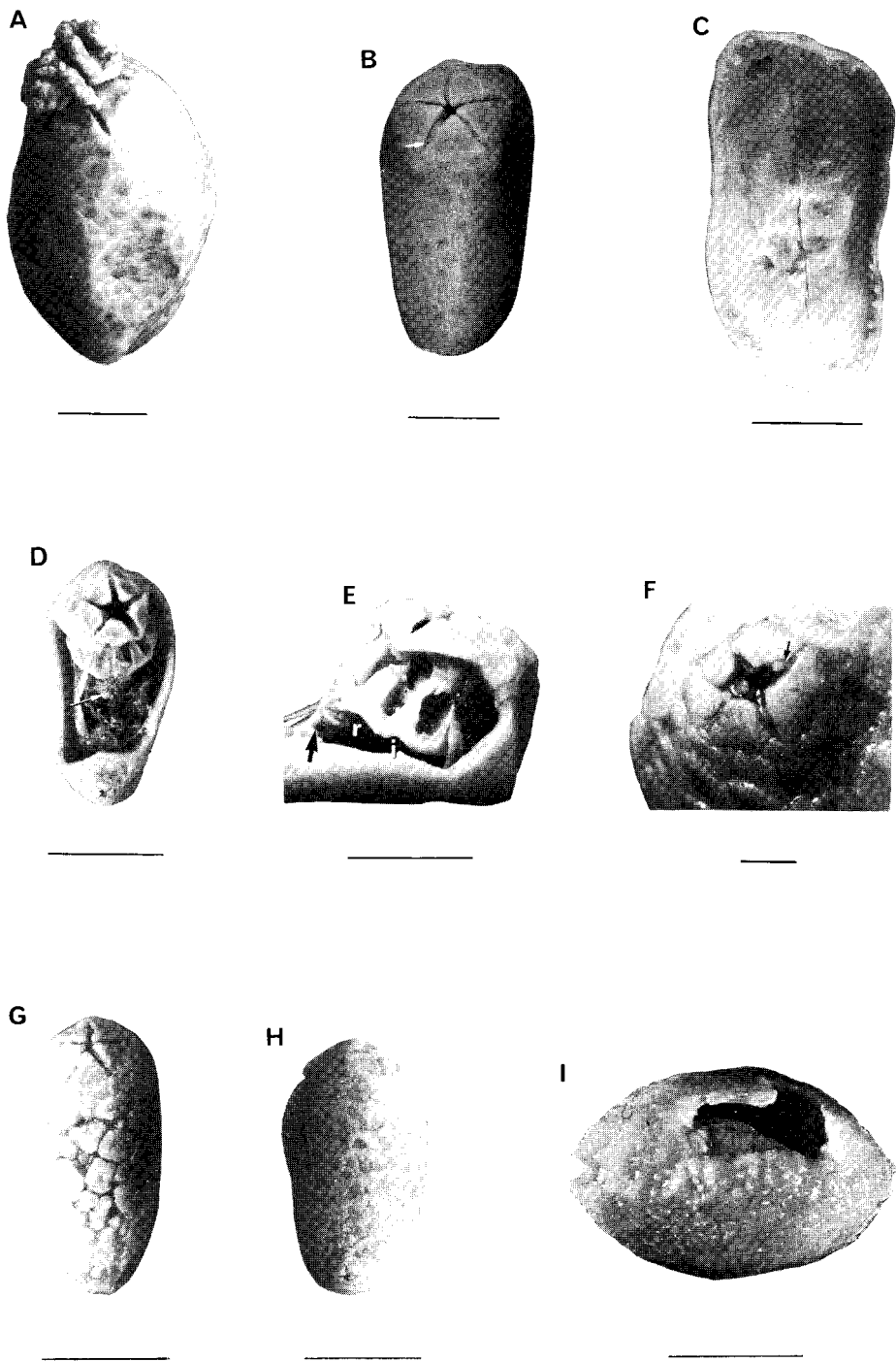
MATÉRIEL EXAMINÉ¹ : XII^e et XV^e expéditions antarctiques françaises en terre Adélie : st. TA-D57, 1 spécimen, EcHh 231 ; st. TA-D59, holotype (immature), EcHh 233.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie externe (pl. I : I)

La couleur en alcool est beige clair. La sole elliptique a 9 mm de plus grand diamètre. La bouche est obturée par cinq valves triangulaires. L'anus possède également cinq valves

1. Pour le matériel examiné sont indiqués : la campagne, la station, le nombre de spécimens, le code du muséum où il est conservé ; ainsi, les chiffres précédés du code EcHh correspondent au Muséum national d'Histoire naturelle (Ec. : Échinoderme, H : Holothurie, h : collection en alcool).



Pl. I. — *Psolus paradubiosus* : A, holotype, femelle face dorsale ; B, paratype mâle face dorsale (flèche = podia) ; C, autre paratype mâle face ventrale. *Psolus dubiosus* (holotype) : D, face dorsale (flèche = filament gonadique contenant un embryon) ; E, couronne calcaire (r = radiale, i = interradiale) et gonade (flèche = filament gonadique contenant un embryon) ; F, région anale (flèche = podia). *Psolus ephippifer* (syntypes) : G, femelle face dorsale ; H, mâle face dorsale. *Psolus cherbonnieri* (holotype) : I, immature face dorsale.
 (A, B, C, D et H : échelles = 10 mm, E, G et I : échelles = 5 mm ; F : échelle = 1 mm.)

qui recouvrent chacune une pièce calcaire effilée plus petite. Des podia sont présents entre les valves orales, entre les valves anales, sur le pourtour de la sole (deux rangées) et sur l'extrémité antérieure du radius médio-ventral.

Morphologie du squelette

La couronne calcaire simple est formée de dix pièces de même taille. Les cinq radiales sont encochées peu profondément du côté antérieur.

Spicules : le tégument dorsal est soutenu uniquement par des plaques granuleuses formées de couches treillisées anastomosées (1-1,5 mm) ; le tégument ventral renferme des corbeilles noduleuses de 100 à 170 μm de diamètre (pl. III : N) et d'abondantes grandes plaques réticulées (jusqu'à 350 μm de diamètre) aux nodules largement anastomosés (pl. III : M et O) ; les tentacules contiennent des plaques courbes, lisses et perforées.

Psolus dubiosus Ludwig & Heding, 1935

(Pl. I : D-F ; pl. II : B, E et H ; pl. III : A-D)

Psolus dubiosus Ludwig & Heding, 1935 : 157-158, fig. 20-22, en partie ; CARRIOL, 1984 : 214, en partie.

Non *Psolus dubiosus* Ludwig & Heding, 1935

Psolus dubiosus ; CHERBONNIER, 1974 : 608 ; CARRIOL, 1984 : 214, en partie.

Psolus dubiosus (non Ekman) ; GUILLE, 1977b : 255.

DIAGNOSE : Absence de petites corbeilles dans le tégument dorsal ; corbeilles noduleuses du tégument ventral à fond plat perforé, bord relevé et mailles épaisses ; femelles incubantes intragonadiques.

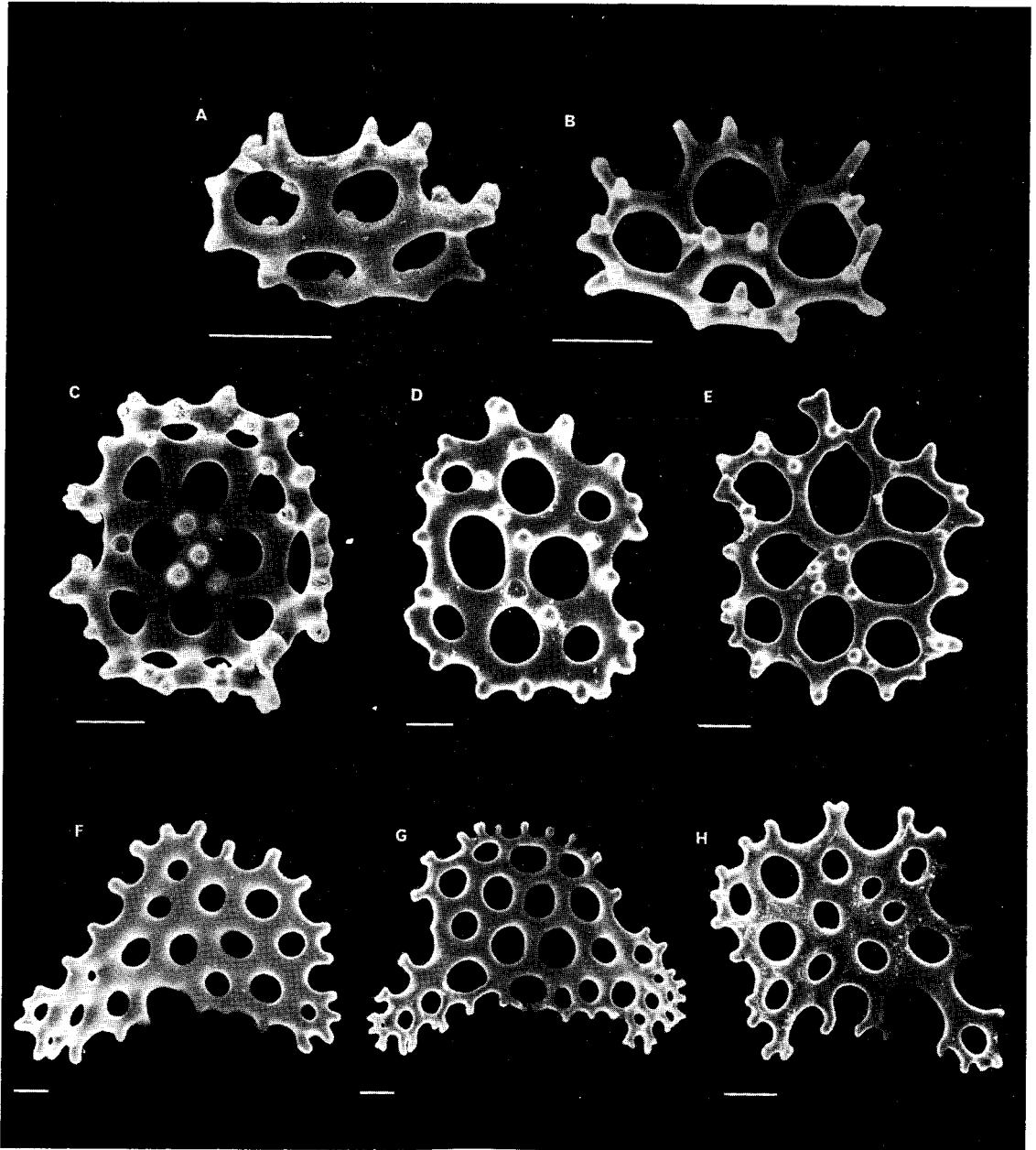
MATÉRIEL EXAMINÉ : Campagne de la « Valdivia » (1898), st. 127, holotype, Zoologisk Museum, Copenhague. Le paratype désigné par LUDWIG & HEDING appartient désormais à *P. paradubiosus* n. sp.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : A l'est de l'île Bouvet par 567 m de profondeur.

Psolus ehipiffier W. Thomson, 1876

(Pl. I : G et H ; pl. II : D et G ; pl. III : E-L)

Psolus ehipiffier W. Thomson, 1876 : 61-62, fig. 2-3 p. 60 ; BELL, 1882 : 644 ; W. THOMSON, 1885 : 383-384, fig. 139-140 ; LAMPERT, 1885 : 122-123 ; THÉEL, 1885-1886 : 90-92, 129-130 et 246, pl. VI fig. 3 et pl. XV fig. 7 ; STUDER, 1889 : 163 ; LUDWIG, 1892 : 350, pl. XVI fig. 7 ; LUDWIG, 1894 : 136 ; LUDWIG, 1897 : 217 ; LUDWIG, 1898 : 52 ; LUDWIG, 1904 : 689 ; VANEY, 1925 : 255 sqq. ; BARANOVA & BELYAEV, 1968 ; PAWSON, 1969, carte 5 ; PAWSON, 1971 : 288 ; ARNAUD, 1974 : 584 ; CARRIOL, 1984 : 214.



Pl. II. — A, C et F : *Psolus ephipiffer* ; D et G : *Psolus dubiosus* ; B, E et H : *Psolus paradubiosus*.
A et B : corbeilles dorsales ; C, D et E : corbeilles ventrales ; F, G et H : spicules des tentacules.
(Échelles = 25 μ m.) Microscope électronique à balayage : CAMECA MEB 07 du Laboratoire d'Évolution des
Êtres Organisés, 105, bd Raspail, Université Paris-VI.

Non *Psolus ephippifer* W. Thomson, 1876

Psolus ephippifer ; THÉEL, 1885-1886 : 90-92, 129-130 et 246, pl. VI fig. 3 et pl. XV fig. 7, en partie.

DIAGNOSE : De petites corbeilles dans le tégument dorsal ; des corbeilles noduleuses caractéristiques dans le tégument ventral, à fond perforé légèrement convexe et bord relevé également perforé ; femelles « incubantes externes » à la face dorsale différenciée en marsupium.

MATÉRIEL EXAMINÉ : Campagne du « Challenger » (1876) (British Museum, Londres) : st. 150, 2 spécimens, 1886 : 10 : 2 : 105 ; st. 151, 5 syntypes, 1886 : 10 : 2 : 106 ; st. non précisée, Kerguelen (Passe royale), 1 spécimen, 1886 : 10 : 2 : 103. — Campagne MD03 du « Marion-Dufresne » (18 mars-24 avril 1974) : st. 8/25, 6 spécimens, EcHh 2060 et 2061 ; st. 24/61, 3 spécimens, EcHh 2657. — Campagne MD04 du « Marion-Dufresne » (14 février-23 mars 1975) : st. C24 DR58, 3 spécimens, EcHh 3523.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Autour des îles Heard et Kerguelen (S, SSW, Passe Royale) entre 37 et 278 m.

***Psolus paradubiosus* n. sp.**

(Pl. I : A-C ; pl. II : B, E et H ; pl. IV : A-L)

Psolus ephippifer ; THÉEL, 1885-1886 : 90-92, 129-130 et 246, pl. VI fig. 3 et pl. XV fig. 7, en partie.

Psolus dubiosus Ludwig & Heding, 1935 : 157-158, fig. 20-22, en partie ; CARRIOL, 1984 : 214, en partie.

Psolus dubiosus (non Ekman) ; GUILLE, 1977b : 255.

DIAGNOSE : Présence de petites corbeilles dans le tégument dorsal ; corbeilles noduleuses du tégument ventral à fond plat perforé, bord relevé et mailles fines ; femelles non incubantes.

MATÉRIEL EXAMINÉ : Campagne MD03 du « Marion-Dufresne » : st. 24/61, 24 spécimens, EcHh 2062 à 2066 ; st. 25/62, 42 spécimens, EcHh 2068 à 2074 ; st. 31/74, 1 spécimen, EcHh 2067. — Campagne MD04 du « Marion-Dufresne » : st. B16 DC38, 2 spécimens, EcHh 3501 ; st. C23 DC56, 1 spécimen, EcHh 3502 ; st. C24 DR58, Holotype (1 femelle), EcHh 3503 ; Paratypes : 9 femelles, EcHh 3504 et 12 mâles, EcHh 3505 ; st. C25 DC59, 23 spécimens, EcHh 3506 ; st. C26 CB60, 4 spécimens, EcHh 3507 ; st. C26 CP61, 8 spécimens, EcHh 3508 et 3509 ; st. D36 DC90, 1 spécimen, EcHh 3510 ; st. D37 DC91, 9 spécimens, EcHh 3511 ; st. E46 DC107, 1 spécimen, EcHh 3512 ; st. E47 DC108, 8 spécimens, EcHh 3513 ; st. E48 CP109, 4 spécimens, EcHh 3514 ; st. F53 DC122, 1 spécimen, EcHh 3515 ; st. F54 BB126, 1 spécimen, EcHh 3516 ; st. G64 DC154, 9 spécimens, EcHh 3517 ; st. G65 DC155, 1 spécimen, EcHh 3518 ; st. G67 CP161, 1 spécimen, EcHh 3519 ; st. G69 CP165, 1 spécimen, EcHh 3520 ; st. G76 CP182, 2 spécimens, EcHh 3521 ; st. H91 DC221, 1 spécimen, EcHh 3522 ; st. non précisée, 2 spécimens, EcHh 125. — Prospections bionomiques du plateau continental des îles Kerguelen, golfe du Morbihan et golfe des Baleiniers : st. CHA/KER1, 9 spécimens, EcHh 232. — Campagne du « Challenger » (1876) [spécimens étiquetés *P. ephippifer*] : st. non précisée, île Marion, 2 spécimens, EcHh 442 ; st. non précisée, île Marion, 8 spécimens, 1886 : 10 : 2 : 104 (British Museum) ; st. 145, île Marion, 8 spécimens, 1886 : 10 : 2 : 102 (British Museum). — Campagne de la « Valdivia » (1898) : st. 127, spécimen désigné comme paratype de *P. dubiosus* par LUDWIG & HEDING, Zoologisk Museum, Copenhague.

DESCRIPTION

Morphologie externe

Les spécimens de la série-type mesurent entre 22 et 37 mm de l'extrémité antérieure de la sole à son extrémité postérieure.

Leur couleur en alcool est blanc-gris à blanc crème.

La bouche est close par cinq larges plaques triangulaires. L'anus est fermé par cinq pièces triangulaires plus petites qui en recouvrent cinq autres en forme de pointes.

Il existe des podia entre les plaques orales et entre les plaques anales. Un rang externe de petits podia et un rang interne de gros podia bordent la sole ventrale. Quelques podia sont parfois présents aux extrémités du radius médio-ventral.

Anatomie

Les bandes musculaires longitudinales sont simples et les muscles rétracteurs du pharynx sont libres.

L'appareil digestif commence par deux poches musculuses (bulbe pharyngien et estomac ?) ; il se poursuit par un intestin antérieur circonvoqué et un intestin postérieur droit qui débouche dans un cloaque à paroi mince. De celui-ci partent deux organes respiratoires ramifiés qui remontent jusqu'au niveau de la couronne calcaire et qui sont en contact intime avec le système hémal du tube digestif.

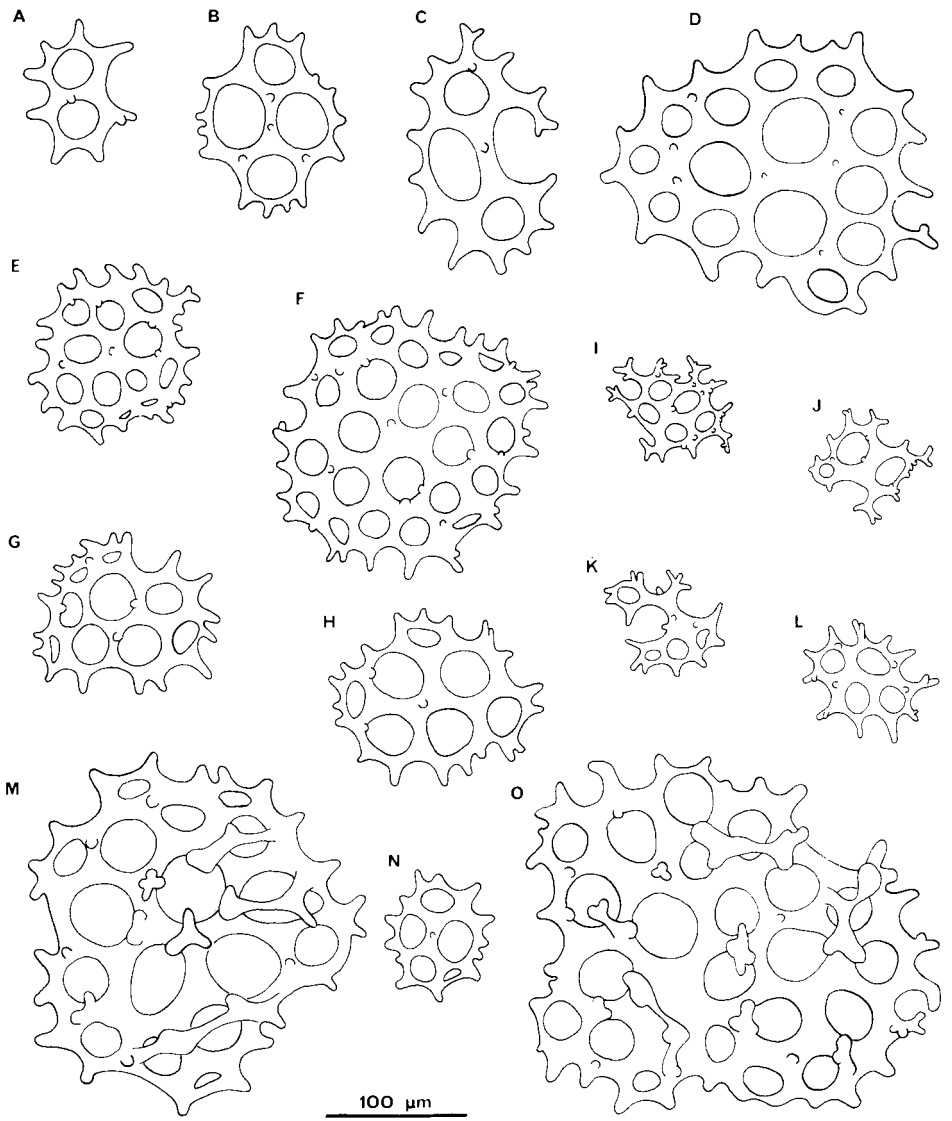
La gonade est formée de deux touffes de filaments non ramifiés. Aucun indice d'incubation, en particulier intragonadique, n'a été décelé.

Morphologie du squelette

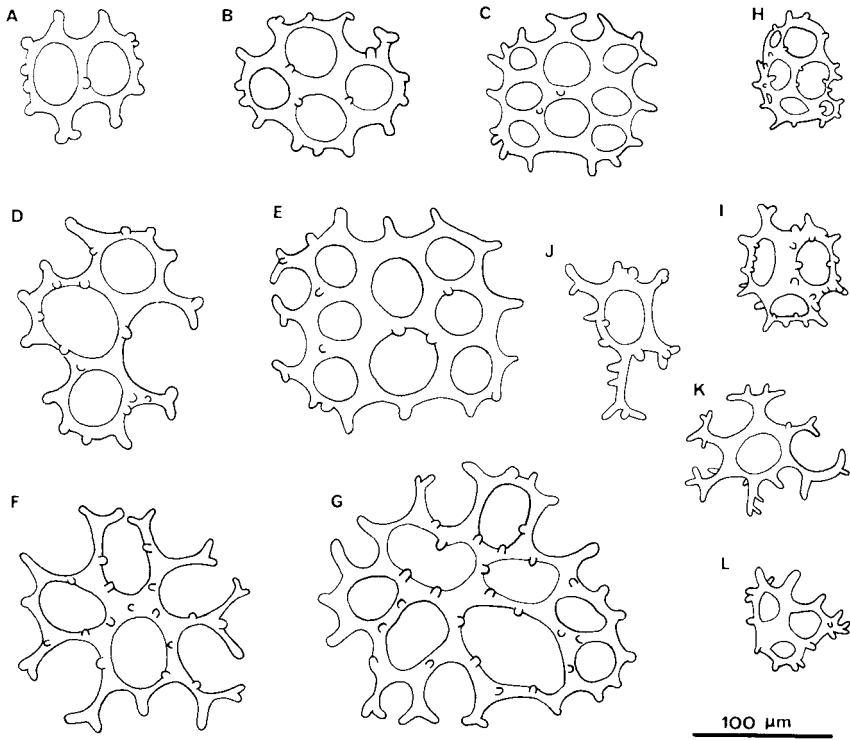
La couronne calcaire simple possède dix pièces, cinq radiales à encoche antérieure peu profonde et cinq interradianales de tailles équivalentes.

Spicules : le tégument dorsal renferme d'une part des plaques — pouvant atteindre 2 à 3 mm de diamètre — granuleuses ou lisses constituées de plusieurs couches réticulées anastomosées et, d'autre part, de très petites corbeilles de 50 à 100 μm de diamètre (pl. II : B et pl. IV : H à L) à nodules plus ou moins développés ; le tégument ventral possède des corbeilles noduleuses perforées à mailles fines, fond plat et bords peu relevés, pouvant atteindre 250 μm de diamètre (pl. II : E, et pl. IV : A à G) ; les tentacules ont des plaques perforées, lisses, généralement arquées, dont la taille diminue plus on s'éloigne de la base du tentacule, et qui mesurent entre 200 et 800 μm de longueur (pl. II : H) ; les spicules des podia sont de forme semblable à ceux des tentacules ; la ventouse est soutenue par une plaque ronde et perforée pouvant atteindre 500 μm de diamètre ; la gonade et le tube digestif sont dépourvus de spicules.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : A l'est de l'île Bouvet, dans la région des îles Crozet, de l'île Marion, tout autour des îles Kerguelen comme dans le golfe du Morbihan ou au niveau de la Passe Royale ; entre 89 et 567 m.



Pl. III. — *Psolus dubiosus* : A-D, corbeilles ventrales. *Psolus ephipiffer* : E-H, corbeilles ventrales ; I-L, corbeilles dorsales. *Psolus cherbonnieri* : M et O, plaques ventrales ; N, corbeille ventrale.



Pl. IV. — Spicules de *P. paradubiosus* : A-G, corbeilles ventrales ; H-L, corbeilles dorsales.

DISCUSSION

La distinction entre *Psolus ehipiffer* et *P. dubiosus* n'était fondée en fait que sur un mode d'incubation différent des femelles. *P. paradubiosus* est morphologiquement et anatomiquement semblable aux espèces précédentes (cf. tabl. I), mais les femelles ne présentent aucun indice d'incubation. Ceci correspond à la restriction que THÉEL (1885-1886) a faite sur les spécimens de l'île Marion, récoltés par le « Challenger », qu'il supposa appartenir à une autre espèce que *P. ehipiffer*, à laquelle pourtant il intégra ce matériel. Par ailleurs, le réexamen des spicules des téguments révèle des différences qui permettent d'identifier les représentants de ces trois espèces quel que soit leur sexe ou la période de leur cycle reproducteur. Ainsi, la présence de petites corbeilles dorsales (pl. II : A-B) sépare *P. ehipiffer* et *P. paradubiosus* de *P. dubiosus* qui n'en possède pas. *P. ehipiffer* se distingue de *P. paradubiosus* par l'existence dans sa sole ventrale d'un type de spicule en forme de corbeille à fond perforé légèrement convexe et bord relevé perforé (pl. II : C, pl. III : E et G). Les corbeilles ventrales de *P. paradubiosus*, pour leur part, sont proches de celles de *P. dubio-*

sus puisqu'elles n'en diffèrent généralement que par la finesse des mailles. La variabilité de l'épaisseur de ces mailles révélée par l'étude de l'ensemble du matériel à notre disposition montre les limites de ce caractère de reconnaissance et l'importance primordiale de celui concernant la présence ou l'absence de corbeilles dorsales. Les spicules des tentacules quant à eux ne montrent aucun caractère spécifique (pl. II : F-H).

TABLEAU I. — Caractères retenus pour l'identification des quatre espèces étudiées. (Les observations sont des auteurs, sauf celles en caractères italiques qui reviennent à THÉEL (1885-1886) pour *P. ehipiffer*, à LUDWIG & HEDING (1935) pour *P. dubiosus*.)

CARACTÈRES	<i>P. ehipiffer</i>	<i>P. dubiosus</i>	<i>P. paradubiosus</i>	<i>P. cherbonnieri</i>
Mode d'incubation	<i>externe (marsupium dorsal)</i>	<i>interne (intragonadique)</i>	aucun indice d'incubation	pas d'observation possible
Plaques dorsales	<i>lisses ou granuleuses</i>	<i>lisses ou granuleuses</i>	<i>lisses ou granuleuses</i>	<i>granuleuses</i>
Plaques anales triangulaires	même observation que pour <i>P. paradubiosus</i>	même observation que pour <i>P. paradubiosus</i>	recouvrant 5 pièces en forme de pointe	même observation que pour <i>P. paradubiosus</i>
Corbeilles dorsales	présentes	absentes	présentes	absentes
Spicules ventraux caractéristiques	<i>corbeilles noduleuses à fond perforé légèrement convexe et bord relevé perforé</i>	<i>corbeilles noduleuses à fond plat perforé, bord peu relevé et mailles-épaisses</i>	<i>corbeilles noduleuses à fond plat perforé, bord peu relevé et mailles fines</i>	<i>grandes plaques noduleuses treillisées pourvues d'anastomoses</i>
Spicules des tentacules	même observation que pour <i>P. dubiosus</i>	<i>plaques lisses et recourbées</i> de tailles diverses	même observation que pour <i>P. dubiosus</i>	même observation que pour <i>P. dubiosus</i>
Spicules de la gonade	absents	<i>absents</i>	absents	absents
Podia	même observation que pour <i>P. dubiosus</i>	<i>présents entre les valves orales comme entre les valves anales</i>	même observation que pour <i>P. dubiosus</i>	même observation que pour <i>P. dubiosus</i>
	<i>quelques-uns sur les extrémités du radius médio-ventral</i>	même observation que pour <i>P. ehipiffer</i>	même observation que pour <i>P. ehipiffer</i>	même observation que pour <i>P. ehipiffer</i>
	même observation que pour <i>P. dubiosus</i>	<i>plus grands sur la rangée interne que sur la rangée externe</i>	même observation que pour <i>P. dubiosus</i>	même observation que pour <i>P. dubiosus</i>

Nous avons regroupé dans l'espèce *Psolus cherbonnieri* les spécimens en provenance de terre Adélie (CHERBONNIER, 1974). Ils sont morphologiquement semblables aux espèces précédentes et, comme *P. dubiosus*, ne possèdent pas de corbeilles dorsales (cf. tabl. I), mais ils présentent dans leur sole ventrale de grandes plaques perforées porteuses d'anastomoses (pl. III : M et O). Ces spicules caractéristiques justifient cependant la création de *P. cher-*

ce matériel, même si la rareté du matériel (2 spécimens) et son état (1 immature et 1 éviscéré) ne nous permettent pas d'établir une définition complète de ce taxon.

Les résultats de cette étude changent les données biogéographiques concernant les espèces de *Psolus* déjà connues. *P. dubiosus* est cantonné dans sa localité-type (île Bouvet, Antarctique sud). *P. ephipiffer* ne semble peupler que le plateau Kerguelen-Heard, extrémité nord de la dorsale du Gaussberg.

P. paradubiosus a une aire de répartition apparaissant beaucoup plus vaste, allant de l'île Bouvet aux îles Kerguelen.

P. cherbonnieri est le seul *Psolus* étudié ici qui soit réellement antarctique.

Remerciements

Nous remercions A. GUILLE, responsable du programme « macrobenthos » de la Mission de Recherche des Terres Australes et Antarctiques Françaises, qui nous a confié la plus grande partie du matériel de cette étude, ainsi que A. M. CLARK (British Museum, Natural History, Londres) et J. MADSEN (Zoologisk Museum, Copenhague) auprès de qui nous avons obtenu le matériel-type et le matériel historique. Nous exprimons notre reconnaissance à G. CHERBONNIER qui nous a fait profiter de ses conseils et a accepté de relire le manuscrit. Nous remercions également O. DELAUNAY pour le tri du matériel, ainsi que H. MARTIN pour les prises de vue et A. FOUBERT pour le développement et le tirage des photographies.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERNARDI, P. M., 1972. — Invertébrés marins des XII^e et XV^e expéditions antarctiques françaises en terre Adélie. 1. Introduction et remarques sur les conditions de prélèvement. *Téthys*, suppl. 4 : 3-8.
- 1974. — Contribution à la bionomie marine benthique des régions antarctiques et subantarctiques. *Téthys*, 6 (3) : 467-653.
- BERNARDI, Z. I., & G. M. BELYAEV, 1968. — Echinodermata. In : *La Vie des animaux*. Zenkovich L. A. (éd.). Izdatel'stvo « Proveshchenic ». Moscova. 2 : 197-297, fig. 122-155, pl. XXI fig. 6 (en russe).
- BRIDGES, F. J., 1882. — Studies in the Holothurioidea. 1. On the genus *Psolus* and the forms allied thereto. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 10 p., 1 pl.
- BERNARDI, G., 1980. — Les Catégories taxonomiques de la systématique évolutive. In : *Les Problèmes de l'espèce dans le règne animal*. Dir. C. Bocquet, J. Genermont et P. Lamotte. *Mém. Soc. zool. Fr.*, 40 : 374-426.
- CHERBONNIER, R.-P., 1984. — Deux espèces jumelles de Psolidae de l'océan Antarctique (Echinodermata, Holothurioidea). *Symbioses*, Orléans, 15 (4) : 214.
- CHERBONNIER, G., 1974. — Invertébrés marins des XII^e et XV^e expéditions antarctiques françaises en terre Adélie. 15. Holothurides. *Téthys*, 5 (4) 1973 (1974) : 601-610, 2 pl.
- GUILLE, A., 1977a. — La Campagne MD04/Benthos du « Marion-Dufresne » (14 février-23 mars 1975) : Bionomie du plateau continental des îles Kerguelen. Stations prospectées et résultats préliminaires. *C.N.F.R.A.*, 42 : 3-40.
- 1977b. — Benthic Bionomy of the Continental Shelf of the Kerguelen Islands : Quantitative data on the Echinoderms of the Morbihan Gulf. In : *Adaptation Within Antarctic Ecosystems : Proceedings of the Third SCAR Symposium on Antarctic Biology* : 253-262, 1 pl., 4 tabl.

- GUILLE, A., & J. SOYER, 1976. — Prospections bionomiques du plateau continental des îles Kerguelen, golfe du Morbihan et golfe des Baleiniers. *C.N.F.R.A.*, **39** : 49-82.
- HUREAU, J. C., 1976. — La Campagne d'océanographie biologique MD03/Ichtyo à bord du « Marion-Dufresne ». Résultats préliminaires et liste des stations. *C.N.F.R.A.*, **39** : 3-26.
- LAMPERT, K., 1885. — Die Seewalzen — Holothurioidea — Eine systematische Monographie mit bestimmung und verbreitung's-Tabellen. Wiesbaden, C. W. Kreidel's Verlag, 310 p., 1 tabl.
- LUDWIG, H., 1889-1892. — Echinodermen in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-reiches, band 2, abth. 3. I. Buch. Die Seewalzen : 1-460, 17 pl., 25 fig., 12 cartes.
- 1894. — Reports on an exploration off the west coasts of Mexico. Central and South America, and off the Galapagos Islands, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission Steamer « Albatross » during 1891. Lieut. Commander Z. L. Tanner, U.S.N. commanding. 12. The Holothurioidea. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, **17** : 1-183, pl. 1-19.
- 1897. — Ein neuer Fall von Brutpflege bei Holothuriern. *Zool. Anz.*, **534** : 217-219.
- 1898. — Holothurien. *Ergebn. Hamburger magalhaens Sammelreise 3* : 1-98, 3 pl.
- 1904. — Brutpflege bei Echinodermen. *Zool. Jber.*, **7** : 683-699.
- LUDWIG, H., & S. HEDING, 1935. — Die Holothurien der deutschen Tiefsee Expedition. I. Fusslose und dendrochirote Formen. 93 p., 2 pl., 65 text. fig.
- PAWSON, D. L., 1969. — Holothuroidea. In : *American Geographical Society, Antarctic Map, Folio Series*, 36-38, folio 11.
- 1971. — Holothuroidea. In : *Marion and Prince Edwards Islands*. E. M. van Zinderen Bakker Sr., J. M. Winterbottom et R. A. Dyer éd. : 288-290, 2 text. fig.
- STUDER, Th., 1889. — Die Forschungsreise S.M.S. Gazelle in den Jahren 1874-1876. III Theil. Zoologie u. Geologie. Berlin : 410, p. I-VI et 1-322, 33 pl.
- THÉEL, H., 1885-1886. — Report on the Holothurioidea. Part II. *Rep. scient. Results Voy. Challenger*, *Zool.*, **4** (39) : 1-290, pl. 1-16.
- THOMSON, W. C., 1876. — Notice of some peculiarities in the mode of propagation of certain Echinoderms of the southern sea. *J. Linn. Soc. (Zoology)*, **13** : 55-79.
- 1885. — Report of the voyage of HMS Challenger Narrative. London. Vol. I : 375-384.
- VANEY, C., 1925. — L'Incubation chez les Holothuries. *Trav. Stn zool. Wimereux*, **9** : 254-274, 17 fig.