

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE
DE DEUX SIPHONOPHORES :
LENSIA CONOIDEA (CALYCOPHORE)
ET *FORSKALIA EDWARDSI* (PHYSONECTE).

par

Danièle Carré

Laboratoire de Zoologie, Paris et Station zoologique, Villefranche-sur-mer.
Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

Les développements larvaires du Siphonophore Calycophore *Lensia conoidea* et du Siphonophore Physonecte, *Forskalia edwardsi* ont été obtenus par élevage. Ils sont décrits d'après les observations faites sur le vivant et d'après des coupes histologiques.

Ces deux développements sont semblables jusqu'au stade planula dont la face ventrale bourgeonne les différentes ébauches larvaires.

Chez *Lensia conoidea*, ce bourgeonnement aboutit à une calyconula typique par différenciation d'une cloche natatoire larvaire caduque.

Chez *Forskalia edwardsi*, la suite du développement est caractérisée par la formation d'un pneumatophore et de bractées larvaires.

La cloche natatoire de *Lensia conoidea* et le pneumatophore de *Forskalia edwardsi* apparaissent dans la même région antéro-ventrale de la planula mais leurs modes de formation diffèrent dès le début. La cloche natatoire se développe à partir d'un nodule médusaire, tandis que le pneumatophore a pour origine une invagination précoce de quelques cellules ectodermiques.

Cette étude a permis de discuter les interprétations données jusqu'ici, concernant le mode de formation, la structure des différents organes larvaires des Siphonophores et les homologies possibles entre ces organes.

INTRODUCTION.

Nous avons étudié, par élevage, les développements larvaires d'un Siphonophore Calycophore, *Lensia conoidea* (Kefferstein et Ehlers, 1860) et d'un Siphonophore Physonecte, *Forskalia edwardsi* Kölliker, 1853.

Les larves ont été fixées aux différents stades de leur développement afin de nous permettre de compléter par une étude histologique les observations morphologiques faites sur le vivant.

Il nous a semblé que la connaissance du mode de formation des différentes structures des Siphonophores, entre autres du pneumatophore, des bractées et des cloches natatoires, pourrait aider à la compréhension de la colonie adulte et de la phylogénèse des Siphonophores.

Récolte du matériel et élevage.

Au printemps, avec un maximum au mois de mars, les échantillons de plancton pêchés dans la rade de Villefranche-sur-Mer, contiennent des eudoxies matures de *Lensia conoidea*. Les eudoxies mâles et femelles ont été isolées dans des cristallisoirs d'eau de mer puisée au large. Les œufs, sitôt pondus (moins d'un jour après la pêche en général) ont été placés dans de l'eau de mer propre et fécondés en dilacérant un gonophore mâle mûr.

Pendant toute la durée du développement, les cristallisoirs ont été maintenus en chambre fraîche (13° C) sur le plateau d'une berceuse. L'eau en a été renouvelée tous les jours et des algues unicellulaires (*Dunaliella*, *Isochrysis*), puis des nauplius d'*Artemia*, ont servi de nourriture aux larves.

Les spécimens de *Forskalia edwardsi* ont été récoltés pendant le mois d'avril, en surface ou à de faibles profondeurs. Ils ont pu être maintenus en bon état en chambre fraîche (14° C) jusqu'à libération des œufs et des spermatozoïdes.

L'élevage des planulas, puis des larves de *Forskalia edwardsi* a été en tous points identique à celui décrit pour *Lensia conoidea*.

Techniques utilisées.

Observations sur le vivant.

Les différents stades de la segmentation et du développement larvaire ont été suivis au microscope. Cette observation a été facilitée par le peu d'opacité du matériel.

Techniques histologiques.

Les différents stades larvaires, fixés après une anesthésie dans du chlorure de magnésium isotonique à l'eau de mer, ont subi la double inclusion celloïdine-paraffine, puis ont été débités en coupes séries de 5 μ d'épaisseur.

Les colorations histologiques les plus employées ont été : trioxy-hématéine - phloxine - vert lumière, fuchsine paraldéhyde de Gabe, Azan, trichromique de Masson.

DÉVELOPPEMENT DE *LENSIA CONOIDEA*.

L'œuf et la segmentation.

L'eudoxie de *Lensia conoidea* est relativement grande (7 mm) et ne porte qu'un seul gonophore bien développé, soit mâle, soit femelle (Fig. 1, 1). Les œufs, au nombre de 8 à 10, sont libérés simultanément. Ils sont transparents, volumineux (500 à 550 μ de diamètre) et se maintiennent en pleine eau. En coupe, ils présentent une zone corticale mince, riche en granules phloxinophiles, entourant la masse des granules vitellins inclus dans de petites vacuoles. Le noyau est généralement rejeté à la périphérie.

Le temps qui sépare la fécondation de l'œuf du début de sa segmentation, semble pouvoir varier de quelques heures à 12 heures pour une température de l'eau de 13° C.

La première segmentation débute à l'un des pôles et progresse vers le pôle opposé divisant l'œuf en deux parties réunies seulement par un très fin pont de cytoplasme (Fig. 1, 2). Puis les deux blastomères, de taille sensiblement égale, se rapprochent et s'accolent avant l'apparition du second sillon de segmentation. Celui-ci s'ébauche au même pôle que le premier et, chez la plupart des œufs observés, dans un plan qui n'est pas tout à fait perpendiculaire au premier plan de clivage.

Trente minutes après le début de la segmentation, on observe, suivant un plan perpendiculaire aux précédents, la troisième division qui conduit à deux quartettes de blastomères sensiblement superposés.

Les divisions se poursuivent, toujours à un rythme rapide, mais, à partir du stade à 16 blastomères, il devient difficile de les suivre dans le détail.

Cette segmentation totale et égale conduit, un jour après la fécondation, à une morula vraie de 550 μ de diamètre, légèrement ovoïde, d'aspect bosselé.

La gastrula.

La gastrulation s'effectue par délamination secondaire. Au terme de ce réarrangement cellulaire, la morula s'est transformée en une gastrula chez laquelle on distingue des cellules périphériques de petite taille, aplaties, riches en granules phloxinophiles, constituant l'ectoderme et, au centre, un massif de grandes cellules bourrées de vitellus, possédant de très gros noyaux. Cette masse centrale est l'endoderme provisoire ou primaire.

La planula.

A la fin de la gastrulation, la larve est devenue nettement bipolaire ; elle a acquis une ciliature externe uniforme.

Cette larve, âgée de 2 jours, qui nage activement, est une planula.

a) La jeune planula.

La jeune planula, de 800 μ de longueur, est transparente. L'endoderme primaire y est bien représenté. Ses noyaux sont arrondis, très rarement pycnotiques et souvent groupés par deux ou par quatre.

Ce stade est de courte durée et, au bout de deux à trois heures, apparaît l'endoderme définitif qui se dépose contre la face interne de l'ectoderme sous forme de petits îlots de quelques cellules. Dans la région qui deviendra la région ventrale de la calyconula, les formations d'endoderme définitif sont plus importantes et constituent une calotte tapissant tout l'ectoderme (Fig. 1, 3).

L'observation de groupes de noyaux endodermiques primaires et la grande ressemblance qui existe entre ces noyaux et ceux de l'endoderme définitif, nous conduisent à penser, comme Dawydoff (1928) que l'endoderme définitif dérive de l'endoderme provisoire ou d'ébauches contenues dans ce dernier.

b) Transformation de la planula.

Sur le vivant, on observe au microscope, du côté ventral, une opacité de plus en plus marquée du matériel cellulaire. Dans cette zone, les cellules endodermiques s'individualisent nettement et s'organisent en une lame monostратifiée qui double l'ectoderme. C'est dans la région antérieure de cette zone que s'ébauche la cloche natatoire larvaire sous forme d'une légère boursouffure qui refoule l'endoderme.

Des larves de *Lensia conoidea* ont été fixées aux différents stades du développement du nectophore larvaire et ont fait l'objet d'une étude histologique qui nous a permis de suivre de façon plus détaillée le mode de formation et l'évolution du nodule médusaire.

A l'origine, un petit nombre de cellules ectodermiques, une dizaine au maximum, entrent en division (Fig. 2, 1). Elles forment un massif de cellules agencées de façon désordonnée avec toutefois une plus grande densité de noyaux dans la région profonde de l'ébauche qui ne fait pas saillie à l'extérieur mais repousse l'endoderme secondaire.

Au cours des heures suivantes, les cellules situées en profondeur continuent à se diviser tandis que celles restées en surface ne pré-

FIG. 1
Développement de *Lensia conoidea*.

1 : eudoxie femelle ; 2 : premiers stades de la segmentation ; 3 : planula âgée de deux jours en vue latérale droite ; 4 : planula âgée de deux jours, en vue latérale droite, avec un nodule médusaire différencié ; 5 : calyconula âgée de deux jours et demi, en vue latérale droite ; 6 : calyconula âgée de trois jours, en vue latérale droite.

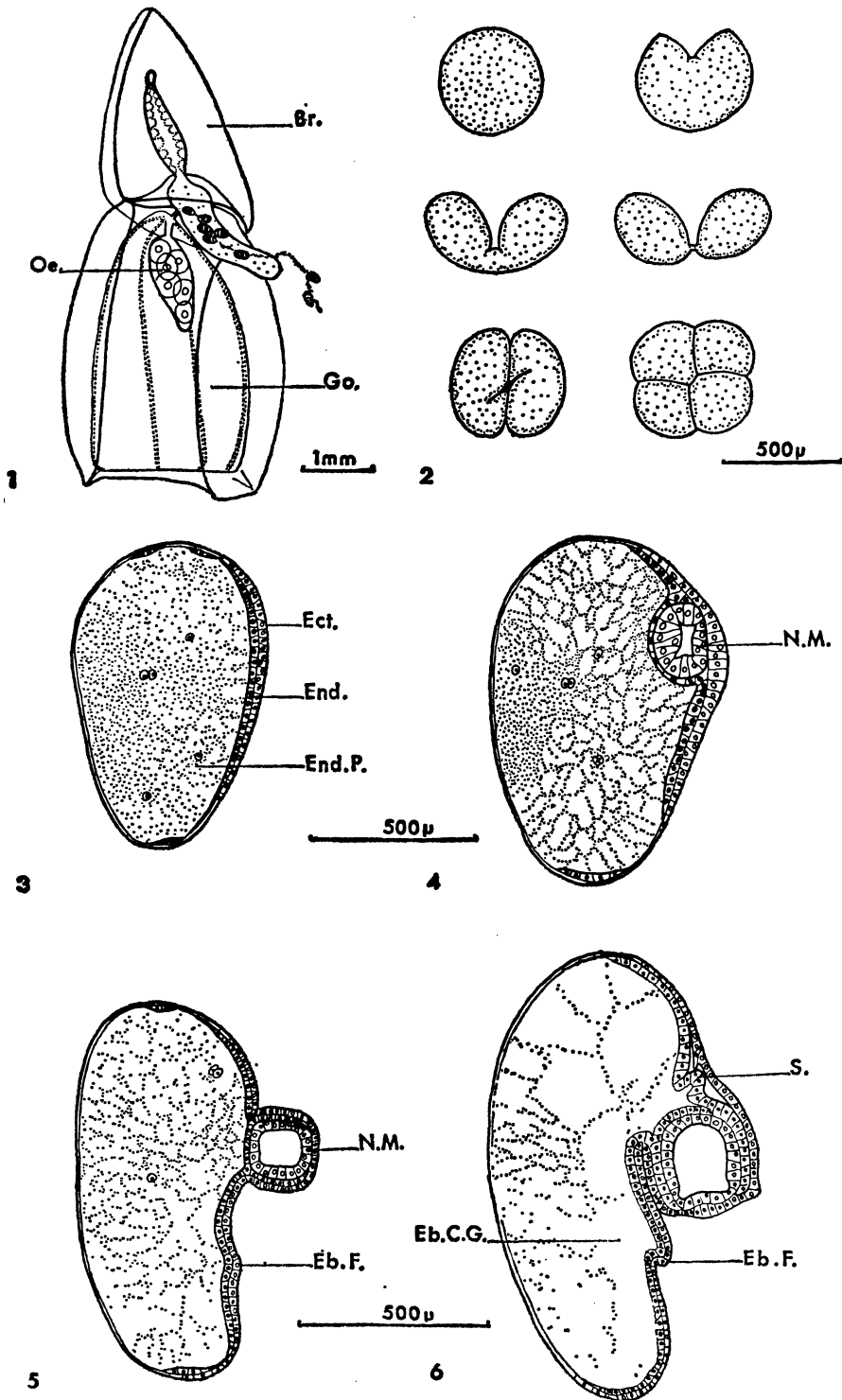


FIG. 1

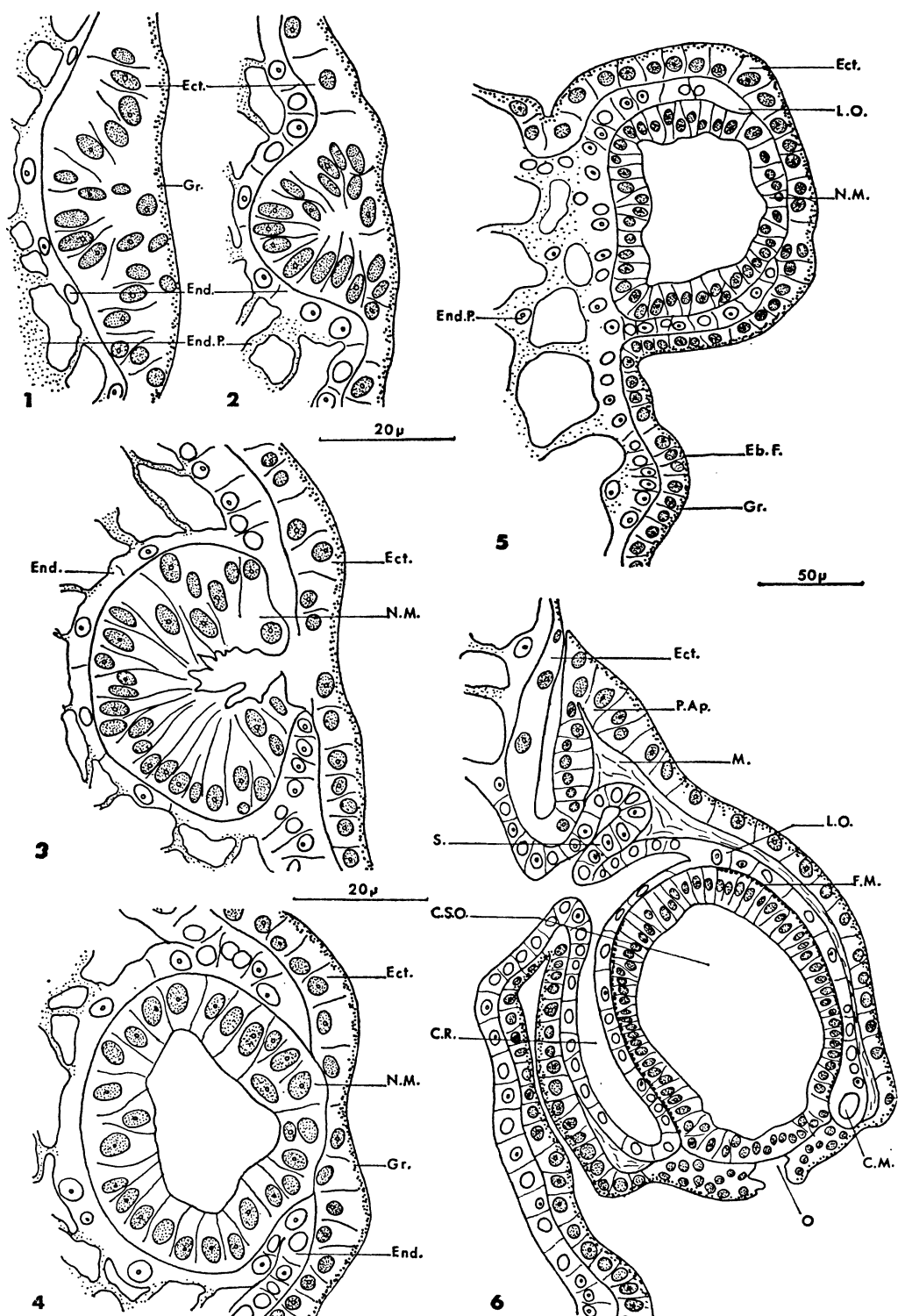


FIG. 2

sentent qu'exceptionnellement des figures de division. Ainsi, il se différencie :

— une assise superficielle semblable à l'ectoderme ventral de la planula (Fig. 2, 2) ;

— un massif cellulaire plein, hémisphérique, en continuité avec l'assise précédente, formé de cellules hautes et doublé, vers l'intérieur, d'une assise d'endoderme secondaire.

Dans la suite du développement (Fig. 2, 3), la continuité qui existait entre l'assise superficielle et le massif sous-jacent, disparaît. En résumé, à ce niveau, l'ectoderme a proliféré pour former un massif cellulaire interne ou nodule médusaire.

Une fois isolé de l'ectoderme, le nodule médusaire subit une double évolution : d'hémisphérique il devient sphérique et il se creuse d'une cavité (Fig. 2, 4). Ces deux transformations s'effectuent grâce à des divisions tangentielles des cellules et s'accompagnent d'une croissance importante du nodule qui commence à faire saillie à l'extérieur en repoussant l'ectoderme (Fig. 1, 4).

La larve, maintenant âgée de 2 jours et demi, est une jeune calyconula.

La calyconula.

Pendant les quatre à cinq jours suivants, la jeune calyconula se transforme en une larve calyconula typique. Cette évolution est caractérisée par la croissance considérable de la cloche natatoire et par la différenciation du gastrozoïde primaire et de son filament pêcheur.

a) Transformation de la jeune calyconula.

Cette larve (Fig. 1, 5 ; Pl. I, 1), mesurant 1 mm, se déplace sans cesse en tournant sur elle-même grâce aux battements des cils ectodermiques.

Le petit nodule médusaire de 0,1 mm, chez la larve âgée de 2 jours et demi, double rapidement de taille. Il est formé de cellules agencées en une assise bien individualisée et fait nettement saillie à l'extérieur (Fig. 2, 5). Il ne conserve qu'une petite zone de contact avec l'ectoderme superficiel, celle où se percera l'ostium. Ailleurs, il est entouré par la lame ombrellaire formée par l'endoderme secondaire.

Au-dessous de l'ébauche du nectophore, le filament pêcheur commence à bourgeonner sous forme d'une évagination de l'ectoderme doublé de l'endoderme définitif (Fig. 1, 5 ; Pl. I, 1).

On note, à ce stade, une nette régression des réserves de l'endo-

FIG. 2

Développement de *Lensia conoidea*.

1, 2, 3, 4 : formation d'un nodule médusaire chez une planula âgée de deux jours ; 5 : ébauche du nectophore larvaire d'une calyconula âgée de deux jours et demi ; 6 : nectophore larvaire d'une calyconula âgée de trois jours.

derme provisoire, mais sans que l'on puisse encore distinguer une cavité gastrique.

Au cours des heures suivantes, la cloche natatoire continue à grandir. La région supérieure de la future ombrelle croît plus rapidement que la région inférieure. Cela entraîne un changement dans l'orientation de la cloche dont l'axe devient parallèle à celui de l'ancienne planula (Pl. I, 2). A l'endroit où s'ouvrira l'ostium, l'ectoderme, formé de nombreuses petites cellules, paraît pluristratifié. Il est toujours cilié et riche en granules phloxinophiles. La lame ombrellaire forme une assise continue autour du nodule médusaire dans lequel se différencient des fibres musculaires circulaires (Fig. 2, 6).

Au niveau de l'insertion de la cloche sur le corps embryonnaire, bourgeonne un diverticule endodermique, le somatocyste (Pl. I, 2) dont la cavité est encore virtuelle.

L'endoderme primaire est de plus en plus réduit et une cavité gastrique nette apparaît dans la région ventrale (Fig. 1, 6) de la calyconula âgée de 3 jours.

Chez la larve âgée de 3 jours et demi environ (Pl. I, 3), les canaux radiaires sont bien visibles et on observe une modification importante, le percement de la cloche natatoire (Fig. 2, 6). La calyconula continue à se déplacer en tournant sur elle-même, grâce à sa ciliature ectodermique et, de temps à autre, la nage s'effectue maintenant par des contractions brusques de la cloche.

Au cours de la différenciation du nectophore larvaire, les réserves vitellines ont été peu à peu utilisées. Chez la calyconula âgée de 4 jours, il ne reste que quelques granules vitellins épars dans les derniers vestiges de l'endoderme provisoire. Alors s'ébauche la différenciation de la région moyenne et postérieure du corps embryonnaire en un gastrozoïde primaire qui devient fonctionnel quelques jours plus tard.

Liste des abréviations utilisées dans les légendes des planches et des figures

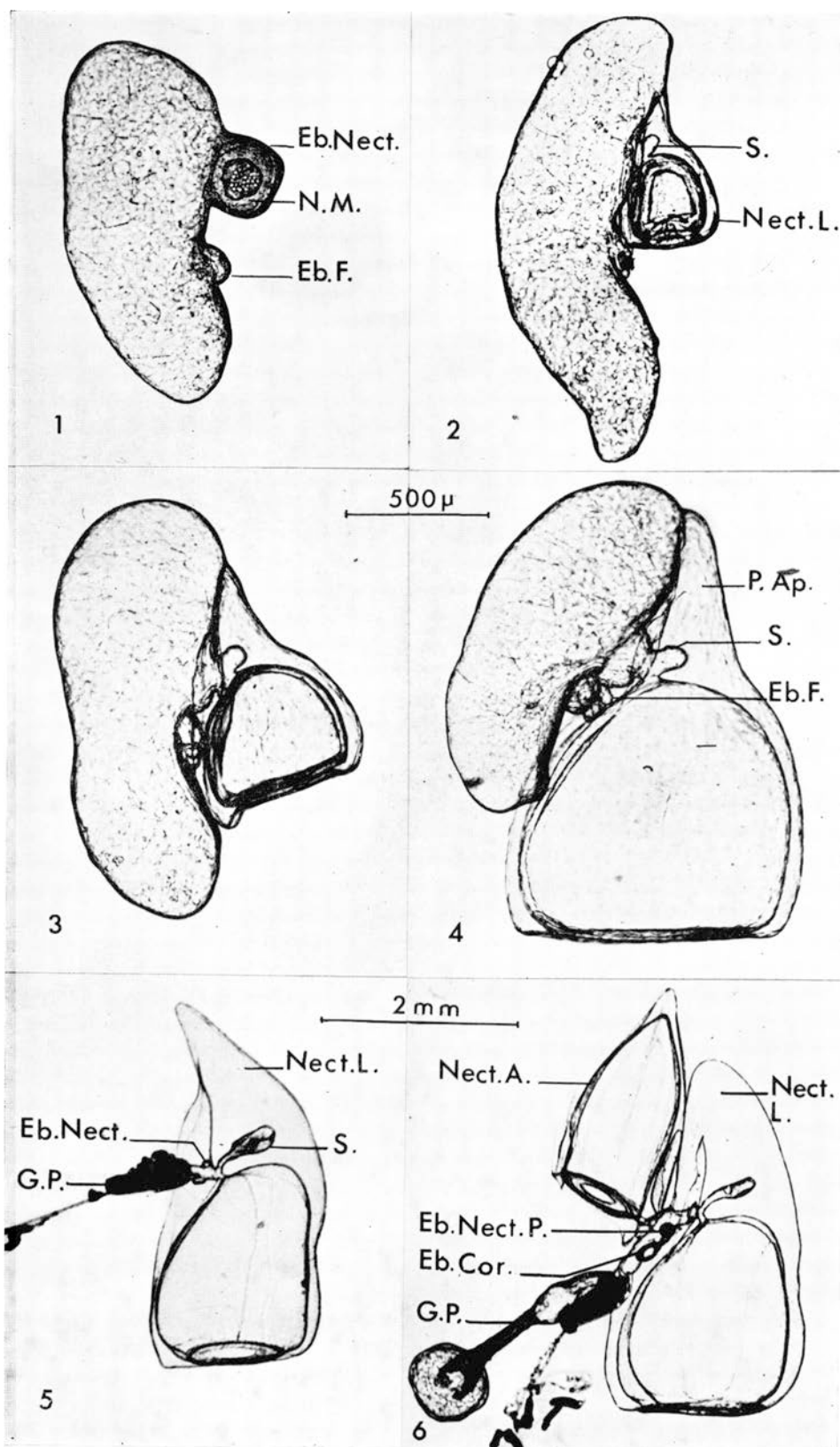
B.U. : bourrelet urticant ; Br. : bractée ; C.Br. : canal de la bractée ; C.G. : cavité gastrique ; C.M. : canal marginal ; C.Pn. : cavité définitive du pneumatophore ; C.Pr. : cavité primaire du pneumatophore ; C.R. : canal radiaire ; C.S.O. : cavité sous-ombrellaire ; Ch. : chitine ; Eb.Br. : ébauche des bractées ; Eb.C.G. : ébauche de la cavité gastrique ; Eb.Cor. : ébauche de la première cormidie ; Eb.F. : ébauche du filament pêcheur ; Eb. Nect. : ébauche du nectophore larvaire ; Eb.Nect.A. : ébauche du nectophore antérieur ; Eb.Nect. P. : ébauche du nectophore postérieur ; Eb.Pn. : ébauche du pneumatophore ; Ect. : ectoderme ; Ect.A. : ectoderme aérifère ; End. : endoderme secondaire ; End.P. : endoderme primaire ; F. : filament pêcheur ; F.M. : fibres musculaires ; G.P. : gastrozoïde primaire ; Gl.Sp.H. : cellules glandulaires spumeuses hypostomiales ; Gl.Sph.G. : cellules glandulaires sphéruleuses gastriques ; Gl.Sph.H. : cellules glandulaires sphéruleuses hypostomiales ; Go. : gonophore ; Gr. : granules ectodermiques phloxinophiles ; L.O. : lame ombrellaire ; M. : mésogée ; Nect.A. : nectophore antérieur ; Nect.L. : nectophore larvaire ; Ném. : nématocyste ; N.M. : nodule médusaire ; O. : ostium ; Oe. : œuf ; P.Ap. : processus apical ; Pn. : pneumatophore ; Pig. : pigment ; S. : somatocyste ; T. : tentille.

PLANCHE I

Lensia conoidea.

Vue latérale droite d'une calyconula :

1 : âgée de deux jours et demi ; 2 : âgée de trois jours ; 3 : âgée de trois jours et demi ; 4 : âgée de quatre jours ; 5 : âgée de dix jours ; 6 : âgée de trois semaines.



Toute la paroi du gastrozoïde est didermique (Fig. 3), ses deux feuillets étant séparés par une mince couche de mésoglée. Les structures de l'ectoderme et de l'endoderme sont variables suivant la région considérée.

Dans la région buccale, l'ectoderme est peu épais, cilié ; l'endoderme, fortement cilié, est formé de cellules hautes parmi lesquelles on distingue des cellules spumeuses hypostomiales, des cellules sphéruleuses hypostomiales et des cellules sphéruleuses gastriques.

Dans la région moyenne du gastrozoïde, l'ectoderme reste mince sur la face dorsale, mais, ventralement, sous la zone d'insertion du

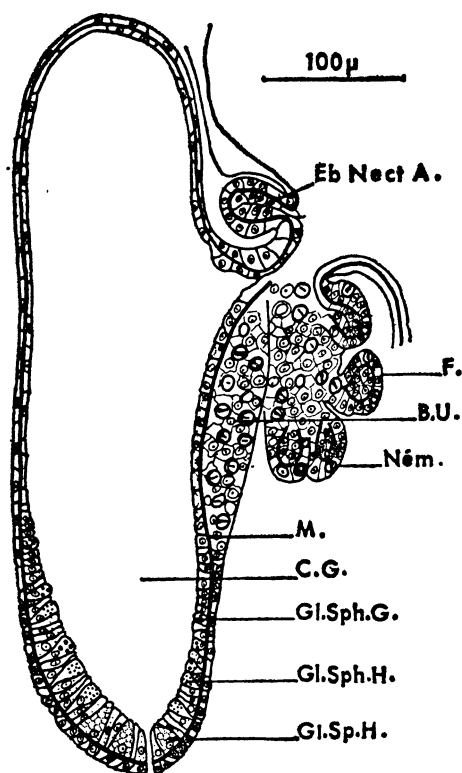


FIG. 3

Coupe longitudinale dans le gastrozoïde primaire d'une calyconula de *Lensia conoidea* âgée de six jours.

nectophore, il forme un bourrelet très épais au sein duquel, à partir du cinquième jour, se différencient les premiers nématocystes. Cette région du bourrelet urticant est doublée d'un endoderme mince, très vacuolisé.

Dans la région aborale du gastrozoïde, l'ectoderme et l'endoderme sont réduits à deux minces assises cellulaires.

A la fin de sa différenciation, le gastrozoïde mesure 0,9 mm de longueur. Il se présente comme un petit diverticule de la cloche nataoire qui s'est considérablement développée et mesure 3,5 mm

de hauteur (Pl. I, 5). Le somatocyste a envahi le processus apical du nectophore. Il est creusé d'une cavité en relation avec la cavité gastro-vasculaire (Fig. 2, 5).

A la base du gastrozoïde, le filament pêcheur s'est allongé et a bourgeonné des tentilles.

b) *Chute du nectophore larvaire.*

Le nectophore larvaire est réuni au gastrozoïde par un petit axe didermique creux, première ébauche du stolon (Pl. I, 5). C'est sur cet axe que se développent les cloches natatoires adultes successives et les cormidies.

La première de ces ébauches est un petit bourgeon qui apparaît chez la calyconula âgée d'une dizaine de jours (Pl. I, 5).

Ce bourgeon est à l'origine du nectophore antérieur. Son développement est d'abord lent, puis très rapide. Chez la larve âgée de 21 jours on observe un nectophore antérieur de 2,2 mm, situé en position supérieure par rapport à la cloche natatoire larvaire et pourvu d'un somatocyste digitiforme (Pl. I, 6).

Nous n'avons pas pu poursuivre les élevages de *Lensia conoidea* au-delà de ce stade. Toutefois, nous avons trouvé, dans le plancton, des larves plus âgées possédant un nectophore antérieur plus grand que la cloche larvaire. Cette dernière est caduque et est remplacée, chez les larves arrivées au terme de leur développement, par le deuxième nectophore adulte qui est dépourvu de somatocyste et se forme en position inférieure par rapport au premier. En même temps, le stolon, dans sa région distale, bourgeonne des cormidies et on observe, à ce stade, deux gastrozoïdes bien développés.

On a alors un stade polygastrique typique, avec ses deux cloches natatoires et un stolon qui continuera à s'allonger par acquisition de nouvelles cormidies.

Conclusions.

L'observation du développement de *Lensia conoidea* et l'étude histologique des différents stades larvaires nous amènent aux conclusions suivantes :

1. la segmentation de l'œuf totale et égale, conduit à une morula vraie ;
2. la gastrulation s'effectue par délamination morulaire ;
3. la gastrula se transforme en une planula en subissant deux différenciations :
 - l'apparition de cils ectodermiques qui lui permettent de nager,
 - la formation des premières cellules de l'endoderme définitif ;
4. l'endoderme secondaire forme une calotte continue sur une face de la planula. Dans cette zone, l'ectoderme prolifère et isole un petit nodule médusaire. La larve prend alors le nom de calyconula ;

5. au cours du développement de la calyconula on observe :
 - la croissance de la cloche natatoire qui acquiert quatre canaux radiaires, un canal marginal, un somatocyste creux endodermique et qui se perce d'un ostium ;
 - une régression de l'endoderme primaire qui se creuse d'une cavité gastrique et la différenciation des régions moyenne et postérieure de la planula en un gastrozoïde primaire ;
6. le court stolon réunissant la cloche natatoire larvaire au gastrozoïde bourgeonne le nectophore antérieur et des cormidies ;
7. lorsque le nouveau nectophore est bien développé, la cloche natatoire larvaire tombe et un second nectophore apparaît en position inférieure par rapport au premier.

DÉVELOPPEMENT DE FORSKALIA EDWARDSI.

L'œuf et la segmentation.

Forskalia edwardsi est un Physonecte dont le stolon peut atteindre 2 à 3 m de longueur. On le rencontre parfois, pendant le mois d'avril, dans les eaux superficielles de la rade de Villefranche-sur-Mer.

Les éléments reproducteurs sont groupés en gonodendrons qui sont formés par l'association, sur un même pédoncule, de 3 à 4 palpons, d'une grappe dense de gonophores femelles et, distalement, d'une dizaine de gonophores mâles.

Chaque gonophore femelle est sphérique, de 420 μ de diamètre. Il est formé par une petite méduse dont toute la cavité sous-ombrelle est occupée par un œuf unique, volumineux, de 370 μ de diamètre, qui s'est développé au sein du manubrium. Au moment de la ponte, l'œuf traverse l'ostium et est libéré dans l'eau de mer.

Les gonophores mâles sont opaques, allongés, de 3 mm de longueur.

Les œufs mis en élevage ont été recueillis le matin, sitôt après leur ponte. La segmentation a débuté 8 à 10 heures plus tard.

Le premier plan de clivage partage l'œuf en 2 blastomères restant unis par un pédoncule cytoplasmique. Puis les 2 blastomères se rapprochent avant que ne s'ébauche le deuxième plan de clivage qui apparaît au même pôle que le premier, trente minutes après le début de la segmentation. La troisième division est équatoriale.

Les divisions sont régulières jusqu'au stade 16. Ensuite, le synchronisme des mitoses disparaît, ce qui entraîne une disposition anarchique des blastomères. Ceux-ci, 12 heures après la ponte, constituent un massif cellulaire plein, d'aspect bosselé : une morula vraie. Dès ce stade, la larve a perdu sa forme sphérique, elle est ovoïde, de 400 μ de longueur.

La gastrula.

La gastrulation s'effectue par délamination morulaire. Au cours de ce réarrangement cellulaire, se constituent une assise périphérique monostratifiée et un massif interne. L'assise périphérique est formée de petites cellules plates possédant quelques granules phloxinophiles. Elle forme l'ectoderme de la gastrula. Le massif interne est composé de grandes cellules bourrées de vitellus et à gros noyaux. Ce sont les cellules de l'endoderme primaire.

Le stade gastrula est très fugitif. 24 heures après la ponte, les cristallisoirs contiennent de petites planulas de 500 μ de longueur, dont les cellules ectodermiques sont ciliées.

La planula.

a) *La jeune planula.*

La jeune planula âgée d'un jour nage en tournant sur elle-même grâce aux battements des cils ectodermiques. Sur la face interne de l'ectoderme, commence à apparaître l'endoderme définitif sous forme de quelques cellules localisées dans une même région de la larve, celle qui deviendra la face ventrale (Pl. II, 1).

Pendant les 2 jours suivants, d'autres cellules endodermiques se différencient et constituent peu à peu une assise continue sur toute la face ventrale.

b) *Transformation de la planula.*

C'est dans l'ectoderme ventral, doublé de l'endoderme secondaire, que s'observent, chez la planula âgée de 4 jours, les premières ébauches (Pl. II, 2). Dans la région antéro-ventrale, 5 à 6 cellules s'organisent en une coupe repoussant l'endoderme qui s'amincit (Fig. 4, 1). Ce petit nodule ne présente pas de cellules de recouvrement. Il paraît formé par l'ectoderme superficiel dont les noyaux, à cet endroit, semblent avoir émigré au pôle distal des cellules devenues plus hautes et agencées en éventail. Cette ébauche est la première étape de la formation du pneumatophore. Au même stade, sur la face ventrale, dans la région moyenne de la planula, l'ectoderme, toujours doublé de l'endoderme définitif, commence à s'évaginer en donnant l'ébauche des bractées larvaires. Plus postérieurement, apparaît une autre évagination ecto-endodermique qui correspond au bourgeon du filament pêcheur. Dans l'endoderme de cette ébauche, s'observe la différenciation des premiers nématoblastes fortement colorables par le vert lumière.

Chez la larve âgée de 5 jours, l'ébauche du pneumatophore s'est enfoncée, repoussant de plus en plus l'endoderme secondaire (Fig. 4, 2). Elle se présente alors comme une sphère d'une dizaine de cellules et garde une petite zone de contact avec l'extérieur. Tout autour de cette zone, elle est recouverte par l'ectoderme ventral tandis que, du côté interne, une mince assise d'endoderme l'enveloppe. Au-dessous du pneumatophore, l'évagination des bractées larvaires et celle du filament

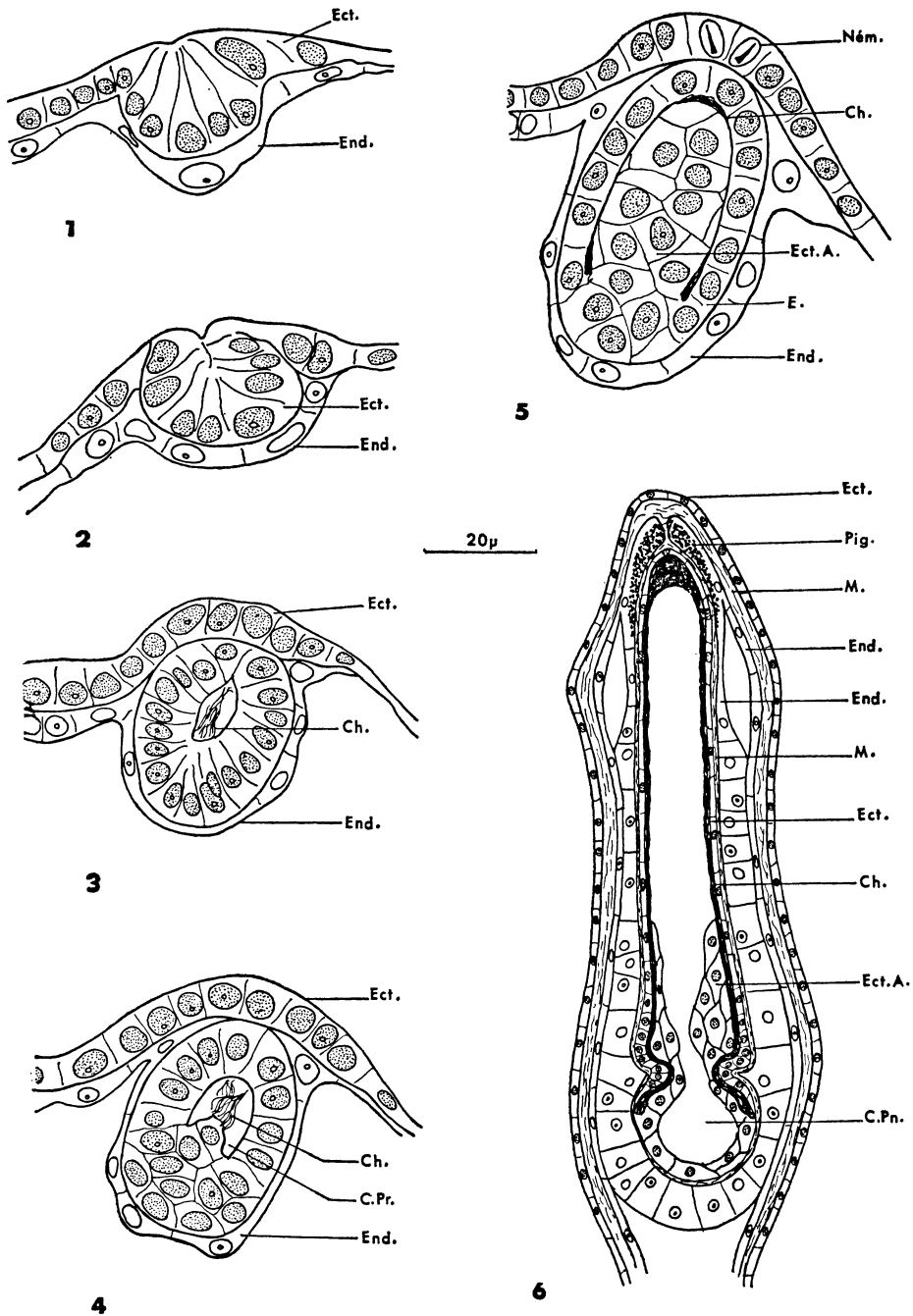


FIG. 4

Développement de *Forskalia edwardsi*.

1, 2, 3 : premiers stades de la différenciation du pneumatophore ; 4 : ébauche du pneumatophore d'une larve âgée de six jours ; 5 : ébauche du pneumatophore d'une larve âgée de sept jours ; 6 : ébauche du pneumatophore d'une siphonula âgée de quatorze jours.

pêcheur se poursuivent. On note, à ce stade, une nette régression de l'endoderme primaire et l'apparition d'une cavité gastrique située ventralement.

Au cours des 24 heures suivantes, le pneumatophore fait légèrement saillie à l'extérieur en repoussant l'ectoderme ventral qui le recouvre maintenant entièrement (Pl. II, 3). La cavité primaire se creuse au sein des cellules du nodule ectodermique agencées en une assise monostratifiée (Fig. 4, 3). On note, à ce stade, les premiers dépôts de chitine, sous forme de fibres enchevêtrées, dans la cavité primaire. Puis, une à deux cellules de la région basale du pneumatophore se divisent et sont à l'origine d'un petit massif cellulaire (Fig. 4, 4). Chez cette larve âgée de 6 jours (Pl. II, 3), les bractées, au nombre de trois, se présentent encore comme de simples replis externes de la paroi ventrale de la planula. Elles sont dépourvues de mésoglée et montrent, dans leur région distale, des nématoblastes en formation dans l'endoderme. Au-dessous des bractées, l'ébauche du filament pêcheur a perdu sa forme sphérique et présente plusieurs digitations dans lesquelles s'observent aussi de gros nématoblastes. Au pôle postérieur de la planula, on trouve encore des cellules urticantes localisées dans l'ectoderme qui est formé de cellules hautes. Dans cette région, l'endoderme est très épais.

Agée de 7 jours, la planula mesure encore 560 μ de longueur et elle diffère de celle décrite au stade précédent. Seule, l'ébauche du pneumatophore a évolué (Fig. 4, 5). Les cellules du petit massif basal ont proliféré, envahissant peu à peu toute la cavité primaire. Les dépôts de chitine, refoulés par cette poussée, sont agencés en une couche fine, continue, en forme de calotte, qui sépare, dans le nodule, une assise périphérique et un ectoderme aérifère.

Au cours des heures suivantes, la larve grandit et sa longueur atteint rapidement 600 μ . L'ébauche du pneumatophore fait de plus en plus saillie à l'extérieur, repoussant l'ectoderme superficiel et entraînant l'endoderme secondaire (Pl. II, 4). Cette larve, obtenue 8 jours après la fécondation des œufs, prend le nom de siphonula.

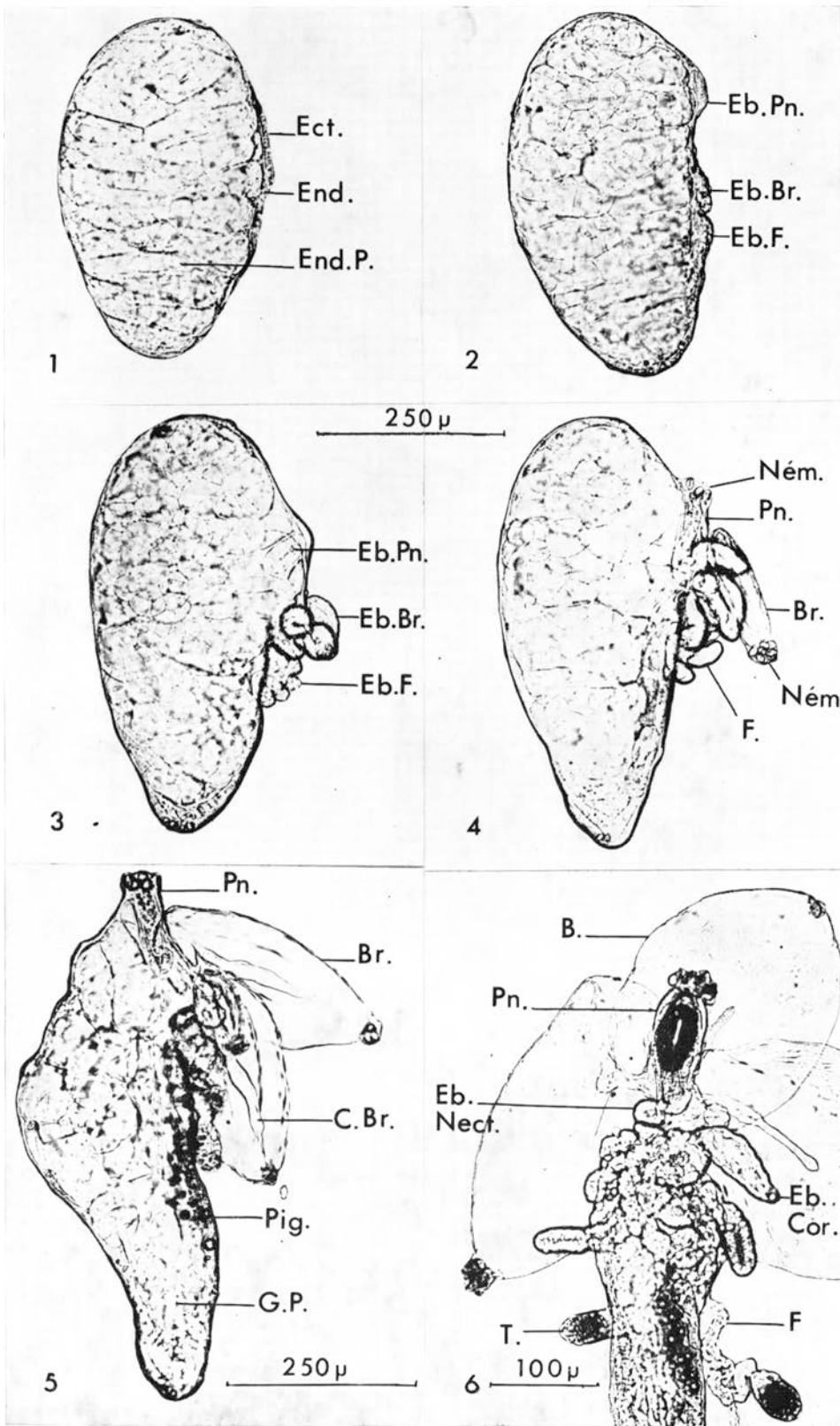
La siphonula.

La jeune siphonula évolue en quelques jours en une larve siphonula achevée, apte à bourgeonner des cormidies et des cloches nata-toires. Cette évolution, très rapide, est caractérisée par l'achèvement du pneumatophore, la croissance des ébauches des bractées larvaires et la différenciation du corps embryonnaire en un gastrozoïde primaire pourvu d'un filament pêcheur.

PLANCHE II *Forskalia edwardsi*.

Vue latérale droite d'une planula :

1 : âgée de deux jours ; 2 : âgée de quatre jours ; 3 : âgée de six jours ; 4 : âgée de huit jours ; 5 : vue d'une siphonula âgée de neuf jours et demi ; 6 : vue de la région antérieure d'une siphonula âgée de quatorze jours.



a) *Achèvement du pneumatophore.*

Chez la siphonula, le pneumatophore n'est plus inclus dans la larve, mais fait saillie à l'extérieur. D'abord ventral, il devient apical du fait de la régression du pôle antérieur de l'ancienne planula (Pl. II, 5). Il mesure 160 μ chez la siphonula âgée de 14 jours (Pl. II, 6 ; Fig. 4, 6) et est limité, extérieurement, par l'ectoderme général qui a formé peu à peu une enveloppe en doigt de gant autour de l'ébauche du pneumatophore. L'endoderme ventral de la planula a suivi, à ce niveau, la même évolution que le feuillet ectodermique et constitue la deuxième assise du pneumatophore. Cette assise est accolée à une autre lame d'endoderme définitif, celle qui, depuis le début de sa formation, enveloppe le nodule d'ectoderme interne. Ce nodule est toujours différencié en deux zones, séparées par la calotte de chitine. La zone interne, ou ectoderme aérifère, est formée par une quinzaine de grandes cellules polygonales, granuleuses, qui possèdent de gros noyaux présentant un ou, plus souvent, deux nucléoles. C'est au sein de ces cellules que se forme la cavité définitive du pneumatophore. Il apparaît d'abord des méats entre les cellules qui ne se divisent plus, tandis que le pneumatophore continue à croître. Ces méats confluent et bientôt les cellules de l'ectoderme aérifère sont groupées en un petit amas à la base du flotteur, tandis que tout le reste de la cavité limitée par l'assise de chitine est rempli de gaz.

b) *Développement des bractées.*

Chez la siphonula, les bractées perdent leur aspect digitiforme et deviennent de grandes expansions foliacées (Pl. II, 5 et 6). Au terme de leur croissance, les bractées larvaires mesurent 400 à 500 μ de longueur. Elles possèdent un ectoderme très mince, séparé du canal endodermique par une épaisse couche de mésoglee. Ce sont des formations caduques ; après leur chute, les bractées définitives de la colonie apparaissent.

c) *Différenciation du gastrozoïde primaire et de son filament pêcheur.*

Le pôle antérieur du corps embryonnaire régresse peu à peu tandis que la région moyenne et le pôle postérieur se différencient en un gastrozoïde primaire (Pl. II, 5). En coupe histologique, on observe dans l'endoderme des cellules spumeuses hypostomiales et des cellules sphéruleuses. Dans la région ventrale du gastrozoïde, sous la zone de bourgeonnement des bractées, l'ectoderme présente une pigmentation rouge et des granules réfringents.

L'ébauche du filament pêcheur se développe en même temps que le gastrozoïde primaire. Elle s'allonge en une formation ecto-endodermique très contractile sur laquelle apparaissent de petits mamelons qui sont à l'origine des tentilles (Pl. IV, 6). Celles-ci sont formées par un pédoncule terminé par une tête urticante.

d) *Formation de la première cormidie.*

Elle apparaît au-dessous de la zone d'insertion des bractées larvaires, aux dépens d'un bourgeon formé par évagination de la paroi.

Ce bourgeon donne d'abord naissance à un gastrozoïde et à son filament pêcheur (Pl. II, 6).

e) *Bourgeonnement des cloches natatoires.*

Chez la siphonula âgée, la région de la larve située sous le pneumatophore s'allonge peu à peu en un axe creux, didermique, qui est le stolon de la jeune colonie. Le long de ce stolon et sur une seule génératrice, apparaissent les ébauches des cloches natatoires (Pl. II, 6).

Les élevages de *Forskalia edwardsi* nous ont permis d'obtenir de jeunes colonies possédant seulement des ébauches de cloches natatoires, mais nous avons rencontré, dans les échantillons de plancton du mois de juin, des exemplaires plus âgés, présentant une ou deux petites cloches bien différenciées.

Conclusions.

L'étude du développement de *Forskalia edwardsi* nous amène aux conclusions suivantes :

- 1) la segmentation de l'œuf, totale, égale, conduit à une morula vraie ;
- 2) la gastrulation s'effectue par délamination morulaire ;
- 3) la gastrula se transforme en planula, en subissant deux transformations :
 - l'apparition d'une ciliature ectodermique,
 - la formation des premières cellules de l'endoderme secondaire ;
- 4) sur la face ventrale et antérieurement, un nodule ectodermique interne, première ébauche du pneumatophore, s'isole. Au-dessous de cette ébauche commencent à bourgeonner les bractées larvaires et le filament pêcheur. La larve porte alors le nom de siphonula ;
- 5) le développement de la siphonula se caractérise par :
 - la croissance du pneumatophore qui s'extériorise et devient apical ;
 - le développement des ébauches des bractées larvaires ;
 - la différenciation des régions moyenne et postérieure du corps embryonnaire en un gastrozoïde primaire et le bourgeonnement de tentilles sur le filament pêcheur ;
- 6) chez la siphonula arrivée au terme de sa croissance, les bractées larvaires tombent, la région de la larve située sous le pneumatophore s'allonge en un axe creux : le stolon, sur lequel apparaissent les ébauches des premières cloches natatoires et des premières cormidies ;
- 7) le nectophore se développe et devient fonctionnel. A ce stade le développement larvaire de *Forskalia edwardsi* est achevé : on a alors une jeune colonie qui continuera à s'allonger en bourgeonnant de nouvelles cloches natatoires et de nouvelles cormidies.

DISCUSSION.

Jusqu'au stade planula, les développements de *Lensia conoidea* et de *Forskalia edwardsi* présentent les mêmes modalités, que Dawydoff (1928) a étendues à l'ensemble des Siphonophores.

Après ce stade, la différenciation conduit, chez *Lensia conoidea*, à une larve calyconula possédant une cloche natatoire larvaire et, chez *Forskalia edwardsi*, à une siphonula pourvue d'un pneumatophore et de bractées larvaires.

Plusieurs auteurs, notamment Chun et Woltereck, ont tenté d'établir une homologie entre la cloche natatoire larvaire des Calycophores et le pneumatophore des Physonectes.

Dawydoff, s'appuyant sur l'étude histologique de la formation du flotteur d'*Agalma elegans*, faite par Woltereck (1905), pense que ce flotteur provient d'un nodule médusaire qui se creuse d'une grande cavité — homologue de la cavité sous-ombrellaire des Hydroméduses — au sein de laquelle fait saillie une formation conique qu'il considère comme l'équivalent morphologique d'un manubrium. Ce manubrium envahit peu à peu toute la cavité, puis régresse, la masse centrale de ses cellules se détruisant avec production de gaz.

L'étude du développement de *Forskalia edwardsi* permet de revoir cette interprétation de Dawydoff.

Le terme de nodule médusaire, qui désigne une structure particulière comme celle décrite, par exemple, dans l'étude du développement de la cloche natatoire de *Lensia conoidea* (Fig. 3, 1 et 2), ne convient pas pour désigner la première ébauche du pneumatophore (Fig. 4, 1 et 2). Dans ce cas, en effet, un petit massif de cellules ectodermiques s'isole, mais ce massif est d'abord externe, ne présentant pas de cellules de recouvrement, contrairement à ce qui est observé au cours de la différenciation de la cloche natatoire larvaire de *Lensia conoidea*. D'autre part, de la chitine est secrétée par l'ectoderme du pneumatophore. Or, on sait que chez les Hydraires, les formations chitineuses sont toujours produites par de l'ectoderme externe. Ce fait est un argument en faveur des observations précédentes quant à la nature ectodermique externe de la première ébauche du pneumatophore.

Par ailleurs, au sein de cette ébauche, se développe une cavité et, comme l'indique Dawydoff, « la paroi du fond de cette cavité forme un épaississement conique » qui la remplit peu à peu (Fig. 4, 5). Mais cette formation est uniquement ectodermique, ce qui la différencie du manubrium d'une Hydroméduse.

Par leur origine, par leur structure, la cloche natatoire larvaire des Calycophores et le pneumatophore des Physonectes apparaissent donc comme deux structures particulières entre lesquelles il semble hasardeux d'établir des homologies. Quelques auteurs ont été amenés à la même conclusion mais, selon eux, le nectophore larvaire des

Calycophores et le pneumatophore des Physonectes ne peuvent être homologues car ils apparaissent dans des régions embryonnaires différentes. Après l'étude de *Forskalia edwardsi*, il est difficile de retenir cet argument.

D'autres auteurs, notamment Moser (1925) ont homologué la cloche natatoire larvaire des Calycophores à la bractée des Physonectes car ces deux organes naissent ventralement. L'étude histologique du mode de formation des bractées, très différent de celui d'une cloche natatoire, n'appuie pas cette opinion. D'autre part, la présence d'une bractée larvaire chez le Siphonophore Calycophore *Abylopsis tetragona* dont le développement a été étudié récemment (C. Carré, 1967) fait repartir sur des bases nouvelles la discussion de Moser, et permet aussi de reconsidérer l'hypothèse émise par Garstang (1946), selon laquelle la bractée larvaire des Physonectes, dégénéréscente, aurait été incorporée au nectophore larvaire des Calycophores pour former le processus apical avec son somatocyste.

CONCLUSION.

Cette étude a permis d'observer des différences entre les premiers stades du développement du pneumatophore de *Forskalia edwardsi* et ceux de la cloche natatoire larvaire de *Lensia conoidea*.

Toutefois, les deux ébauches étant constituées par un très petit nombre de cellules, les différences notées sont fines et il serait utile d'entreprendre l'étude histologique du développement d'autres Siphonophores, avant de pouvoir généraliser ces résultats.

Summary

Larvae of the Siphonophore Calycophore *Lensia conoidea* and of the Siphonophore Physonecte, *Forskalia edwardsi* were hatched and reared in the laboratory. Larval development in both species was observed in living specimens, and by studying histological sections.

Development is similar in both organisms until the planula stage. During the latter, different larval buds appear on the ventral surface.

In *Lensia conoidea*, a typical calyconula is finally produced by differentiation of a caducous larval swimming bell, while in *Forskalia edwardsi*, a pneumatophore and larval bracts are formed.

The swimming bell in *Lensia conoidea* and the pneumatophore in *Forskalia edwardsi* appear in the same antero-ventral region of the planula but their modes of formation differ. The swimming bell develops from a medusal nodule; the pneumatophore originates in a precocious invagination of some of ectodermal cells.

Current interpretations of the genesis and structure of larval organs in Siphonophores, and of homologies among these organs, are discussed in the light of this study.

Zusammenfassung

Es ist gelungen die Larven von *Lensia conoidea*, Siphonophoren der Familie Calyctophorae, sowie diejenigen von *Forskalia edwardsi*, Siphonophoren der Familie Physonectae im Laboratorium aufzuzüchten. Die Entwicklung der Larven wird in beiden Arten auf Grund der Lebendbeobachtung und des Studiums histologischer Präparate beschrieben.

Die Embryonalentwicklung der beiden Arten ist dieselbe bis zum Planulastadium; nachher treten ventral verschiedene larvale Knospen auf.

Bei *Lensia conoidea* entwickelt sich eine typische Calyconula durch die Differenzierung einer temporären larvalen Schwimmglocke, während sich bei *Forskalia edwardsi* ein Pneumatophor und larvale Deckblätter bilden.

Die Schwimmglocke von *Lensia conoidea* und der Pneumatophor von *Forskalia edwardsi* bilden sich in derselben anteroventralen Region der Planula, aber die Modalität ihrer Morphogenese ist von Anfang an verschieden. Die Schwimmglocke entwickelt sich aus einem Medusenknoten, während der Pneumatophor aus einer sehr früh gebildeten Invagination einiger ektodermaler Zellen hervorgeht.

Diese Untersuchung führt zur Diskussion der bisherigen Deutungen des Entwicklungsmodus, der Struktur der larvalen Organe der Siphonophoren, sowie der möglichen Homologie dieser Organe.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CARRÉ, C., 1967. — Etude du développement larvaire d'*Abylopsis tetragona* Otto, 1823 (Siphonophore, Calyctophore, Abylidae). *Cah. Biol. Mar.*, VIII, pp. 185-193.
- CHUN, C., 1882. — Über die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. *S.B. preuss. Akad. Wiss.*, pp. 1155-1172, 1 pl.
- CLAUS, C., 1863. — Neue Beobachtungen über Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. *Zeit. wiss. Zool.*, 12, pp. 536-563, 2 pl.
- DAWYDOFF, C., 1928. — Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés. *Paris (Masson)*, 930 p., 509 text-fig.
- FEWKES, W., 1885. — On the development of *Agalma*. Studies from the Newport Marine Laboratory. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 11, pp. 232-275.
- GARSTANG, W., 1946. — The morphology and relations of the Siphonophora. *Quart. J. micr. sci.*, 87 (2), pp. 103-193.
- GEGENBAUR, C., 1853 b. — Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren). *Zeit. Wiss. Zool.*, 5, pp. 285-344, 3 pl.
- LELOUP, E., 1954. — A propos des Siphonophores. *Volume jubilaire Victor van Straelen, Bruxelles*, 2, pp. 643-699.
- LOCKMANN, L., 1914. — Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Zeit. Wiss. Zool.*, 108, pp. 258-289, 1 pl.
- METSCHNIKOFF, E., 1874. — Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeit. Wiss. Zool.*, 24, pp. 15-83, 10 pl.
- RUSSEL, F.S., 1938. — On the development of *Muggiaea atlantica* Cunningham. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 22, pp. 441-446, 6 fig.
- TOTTON, A.K., 1965. — A synopsis of the Siphonophora. *Trustees of the Brit. Museum, London*, 227 pp., 40 pl.
- WOLTERECK, R., 1905. — Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. II. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, pp. 106-122.
- WOLTERECK, R., 1905 a. — Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks mit einem Anhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. III. *Zeit. wiss. Zool.*, 82, pp. 611-637, fig. 1-21.