

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *PODOCORYNE CARNEA* (SARS) DE ROSCOFF

PODOCORYNE CARNEA (SARS) FORMA *EXIGUA* (HAECKEL).

par

Josette Bénard-Boirard

Station Biologique de Roscoff.

Résumé

Les *Podocoryne carnea* de Roscoff appartiennent à la forme *exigua*, dont les méduses sont sexuellement mûres au moment de leur libération. La segmentation peut se présenter sous le mode radiaire classique, mais peut aussi être oblique. Les processus de la gastrulation sont intermédiaires entre ceux des Hydraires à œufs pélagiques et ceux qui s'observent chez *Hydractinia echinata*. La larve reste au stade parenchymula jusqu'à sa fixation.

Podocoryne carnea est une des espèces d'Hydraires les plus fréquemment étudiées. On ne connaît cependant de son développement que ce qu'en a dit de Varenne, il y a quatre-vingts ans. Son travail, antérieur aux publications fondamentales de Claus et de Metchnikoff, ne décrit la segmentation que de façon très sommaire et ne donne aucune information utilisable sur les processus de la gastrulation ou sur la structure de la larve. Il n'était donc pas inutile de reprendre complètement l'étude de la partie du cycle des *Podocoryne* allant de la ponte à la fixation de la larve. Tel est l'objet de ce travail.

LES *PODOCORYNE* DE ROSCOFF

Les recherches de de Varenne ont été faites à Roscoff comme les nôtres et très certainement sur la même espèce, que de Varenne a nommée *P. carnea* (Sars), détermination confirmée par Bedot (1911) et par Billard (1912) et, dans une certaine mesure, par Hartlaub (1917). Les *Podocoryne* de Roscoff posent cependant un problème

taxonomique, leurs méduses présentant des différences frappantes avec celles du type de M. Sars (1846).

Dans la forme étudiée par l'auteur scandinave, les méduses, libérées au stade à quatre tentacules en acquièrent bientôt quatre autres, sans montrer encore de trace de produits sexuels. La description de Sars est reprise par Hincks (1868), puis par Allman (1871), qui figure à nouveau les méduses à huit tentacules, en précisant qu'il n'a pas vu de produits sexuels. Il signale cependant que Krohn (1851) travaillant à Naples avait observé des méduses mûres, bien qu'encore attachées à leur blastostyle.

En 1875, Grobben étudie les *P. carnea* de Naples. Il signale que les méduses sont libérées au stade à quatre tentacules, sans préciser qu'elles possèdent à ce moment des éléments sexuels bien développés. Sur deux de ses figures, dont l'une représente un bourgeon médusaire et l'autre une méduse, les œufs sont cependant bien visibles dans le manubrium.

En 1879, Haeckel dans son "System der Medusen" redécrit sous le nom de *Dismorphosa carnea*, la *Podocoryne carnea* de M. Sars, Hincks et Allman. Il signale que la maturité sexuelle est atteinte au stade à huit tentacules et remarque que la forme méditerranéenne en est peut-être spécifiquement distincte, en raison de sa maturité sexuelle précoce ; elle devrait, d'après lui, être nommée dans ce cas *Dismorphosa conchicola* (Philippi 1842) ; affirmant par ailleurs que la méduse de M. Sars, qui n'atteint sa maturité sexuelle qu'après avoir formé huit tentacules, est distincte de la méduse de Grobben qui est mûre alors qu'elle n'en possède que quatre, il désigne cette dernière sous le nom de *Cytaeis exigua*.

De Varenne, étudiant en 1882 la reproduction des *Podocoryne* de Roscoff, cite longuement Grobben et figure, comme lui, une méduse à quatre tentacules, mûre au moment de sa libération. Il déclare, il est vrai, que si « elle n'a encore que quatre tentacules, plus tard, il s'en développera quatre autres, entre les premiers ». Malgré la netteté de cette affirmation, il est fort peu probable que de Varenne ait jamais vu de méduses à huit tentacules. Il n'a pas réussi à conserver plus de quelques heures celles qu'il a obtenue en élevage et ne semble pas avoir pratiqué de pêches planctoniques. Si l'on en croit Hartlaub (1917), il n'aurait d'ailleurs trouvé dans le plancton de Roscoff que des méduses à quatre tentacules, comme à Concarneau, à Naples ou à Trieste. Il est très probable qu'en parlant de méduses à huit tentacules, de Varenne ne fait que reproduire les indications données par Allman, qu'il cite constamment tout au long de son mémoire.

En 1904, enfin, Chas. W. Hargitt, travaillant à Naples, sur des *Podocoryne* certainement identiques à celles qu'avait étudiées Grobben, s'étonne que des colonies répondant aux descriptions de Sars, libèrent des méduses ne possédant que quatre tentacules et sexuellement mûres. Il considère que ces *Podocoryne* appartiennent à une espèce distincte, pour laquelle il propose de reprendre le vieux nom de Philippi, *P. conchicola*. Malheureusement, la diagnose de Philippi peut aussi bien s'appliquer à *Hydractinia echinata* qu'à *Podocoryne carnea*, comme l'avait déjà remarqué Allman et, force est donc, si l'on veut distinguer, dans la nomenclature, la forme de Sars de celle de Grobben, de retenir la désignation spécifique pro-

posée par Haeckel pour cette dernière, soit *Podocoryne exigua* (Haeckel 1879).

C'est sous ce nom que devraient être désignées, si l'on adopte les conclusions de Hargitt, les *Podocoryne* de Roscoff, qui sont certainement identiques à celles qu'ont eues entre leurs mains Grobben, Hargitt et, naturellement, de Varenne lui-même.

Il n'est cependant pas certain que les deux formes qu'il est nécessaire de distinguer, aient réellement valeur spécifique. Il peut arriver, en effet, que des *Podocoryne* du plancton de Plymouth n'aient que quatre tentacules et, inversement, qu'à Roscoff, des individus se libèrent en possédant l'ébauche de quatre tentacules interradiaux, qui n'auraient pas le temps de se libérer avant la mort de la méduse, ce qui conduirait à penser que la différence existant entre notre méduse et celle de Sars est plutôt d'ordre subsppécifique, comme l'est, en sens inverse, celle qu'a reconnue Mayer (1910) entre les *Podocoryne* américaines et les *Podocoryne* européennes. Chez ses *P. carnea* var. *americana*, la méduse est libérée au stade à huit tentacules et en acquiert au moins huit autres avant la maturité sexuelle. Pour ne pas préjuger des conclusions de recherches plus approfondies, nous adopterons une nomenclature « neutre » et ferons des *Podocoryne* de Roscoff des *P. carnea* forma *exigua*, les *Podocoryne* de Sars devenant *P. carnea* forma *typica* et celles de Mayer, *P. carnea* forma *americana*.

HABITAT

Dans la région de Roscoff, *Podocoryne exigua* forme des colonies sur les coquilles de *Nassarius reticulatus* L. vivants.

Ces Nasses vivent dans le sable au pied des rochers ; elles s'y enfouissent à marée basse et se déplacent en surface dès que la mer revient. Elles sont à peu près au niveau des basses mers de moyenne eau et ne peuvent être récoltées que si la marée est de moins de 23.

Dans le port de Roscoff, les coquilles de Nasses vivantes sont recouvertes, soit de colonies de *Podocoryne* (40 p. 100 des cas), soit de colonies d'un autre Hydraire gymnoblastique, *Perigonimus repens* (55 p. 100), 5 p. 100 des coquilles sont nues. Lorsque les coquilles de Nasses abritent *Eupagurus bernhardus*, ce sont alors des colonies d'*Hydractinia echinata*, qui se développent à leur surface. Sur les coquilles inhabitées, il n'y a jamais aucun Hydraire.

A Saint-Michel-en-Grève, près de 95 p. 100 des Nasses vivantes portent des colonies de *Podocoryne*. On en trouve aussi sur beaucoup de coquilles habitées par des *Diogenes pugilator*. En revanche, les *Perigonimus* y sont rares : une seule colonie a été observée en 1952-1953 et, en 1960, la fréquence des coquilles porteuses de *Perigonimus* n'atteignait pas 3 p. 100.

Un relevé fait à Morgat a montré, comme dans le port de Roscoff, la présence de colonies de *Podocoryne* et de *Perigonimus*. En outre, plusieurs Nasses avaient des *Podocoryne* sur leur coquille et des *Perigonimus* sur leur opercule.

En hiver, les colonies sont localisées dans le creux du siphon des coquilles-supports et ne forment pas de méduses. Les premiers polypes à nombre réduit de tentacules et sur lesquels se forment les bourgeons médusaires apparaissent vers la fin mars. Les toutes premières méduses sont libérées à la mi-avril. Les colonies donnent des méduses tout l'été et même jusqu'à la fin d'octobre.

ÉLEVAGE

On peut élever les *Podocoryne* en conservant les colonies sur les Nasses vivantes. Mais les Nasses sont des animaux qui rejettent beaucoup de mucus et salissent rapidement l'eau où elles vivent. Il pourrait être avantageux d'essayer de les éliminer. En grattant les colonies de *Podocoryne*, on peut les élever seules, mais cet isolement n'est profitable que si les colonies sont denses : autrement, les polypes séparés les uns des autres au cours de l'opération n'apportent pas assez de nourriture aux bourgeons médusaires qui avortent.

Il existe enfin une solution intermédiaire qui a donné les résultats les plus constants : casser les coquilles et en retirer les parties molles de la Nasse. Les colonies restent sur leur substrat naturel et l'eau qui les entoure, renouvelée une fois par jour, est constamment claire.

Les méduses libérées sont recueillies tous les matins et placées dans de petits cristallisoirs, à bord incliné de préférence, car la ponte se faisant fréquemment sur le pourtour du cristallisoir, le repérage des œufs serait difficile dans un récipient à bord vertical. Il faut vérifier chaque jour que le nombre de méduses mâles reste suffisant pour permettre une bonne fécondation : il suffit d'ailleurs d'une ou deux méduses mâles pour une dizaine de méduses femelles. Les œufs sont récoltés tous les matins et mis dans des cristallisoirs de même type que les précédents.

Une difficulté s'est présentée à ce stade. De nombreux œufs bien qu'apparaissant normaux et dans de bonnes conditions de fécondation ne se développaient pas. M. Teissier nous a alors conseillé d'utiliser pour l'élevage des œufs, non pas l'eau de mer distribuée par les canalisations du laboratoire, mais de l'eau prise directement à la mer. Cette simple modification s'est montrée très efficace. Du jour au lendemain, la presque totalité des œufs a eu un développement normal. Ce fait s'explique peut-être par une grande sensibilité des spermatozoïdes aux sels métalliques contenus dans l'eau des canalisations.

La segmentation et la gastrulation ne peuvent être suivies qu'au microscope. Malheureusement, les œufs s'asphyxient rapidement dans peu d'eau. Il faut donc éviter une observation trop prolongée dans la même goutte d'eau. Les gastrulas et les larves sont plus résistantes et se déplacent assez rapidement. Leur étude se fait entre lame et lamelle, dans un film d'eau ; leur champ de déplacement est ainsi restreint.

TECHNIQUES

1° *L'observation sur le vivant* : elle est facile en raison du peu d'opacité du matériel vitellin et a été utilisée au maximum. Elle nous a permis de suivre la segmentation et la gastrulation et d'étudier la ciliature des larves. Une suspension de nigrosine fait ressortir la présence de mucus autour de l'œuf ou de la larve ; les particules de colorant butent sur le mucus et laissent ainsi une plage claire correspondant à son emplacement. L'encre Parker s'est révélée un matériel de choix pour provoquer la dévagination des nématocytes et leur coloration sur le vivant.

2° *La coloration des coupes après fixation* : Elle est nécessaire pour confirmer les processus intimes de l'embryogenèse. L'examen in toto est en général suffisant, cependant l'étude sur coupe a été utile pour suivre les transformations de la larve.

L'orcéïne acétique nous a donné d'excellents résultats, malgré l'extemporanéité des préparations ainsi obtenues. L'azan, méthode trichromique, a permis de colorer électivement les différents constituants de la parenchymula, en rouge (azocarmin), les nucléoles et la chromatine ; en jaune orange (Orange G), le cytoplasme ; en bleu (bleu de Heidenhain), la mésoglée et les cnidocystes.

LIBÉRATION DES MÉDUSES

Les bourgeons médusaires se forment sur des polypes spéciaux, à nombre réduit de tentacules (4 à 5). Groupés généralement par 5 ou 6, ils n'arrivent pas en même temps à maturité et, d'un même polype, il ne se détache qu'une méduse à la fois.

La libération de la méduse se fait de façon active par contractions répétées de l'ombrelle et peut demander deux heures après la première contraction. Sous ces impulsions répétées, le pédoncule reliant la méduse au polype finit par se rompre. La méduse ainsi libérée, pourvue de 4 tentacules, se laisse tomber soit à la surface de la colonie, soit au fond du cristalliseur où elle reste immobile un certain temps. Les produits génitaux, bien visibles à ce stade, sont disposés en bandelettes longitudinales le long du manubrium, 4 bandelettes interradianales chez le mâle, 4 paires de bandelettes interradianales chez la femelle. Les œufs, en nombre variable (8 à 32) font saillie sous une mince couche de mésoglée et il est généralement facile de voir le noyau très décentré, à l'opposé du point d'attache de l'œuf sur le manubrium. Ceux qui sont aux deux extrémités du manubrium, sont souvent moins développés que les autres et incapables de donner un embryon normal.

PONTE

La ponte commence environ après un jour de vie libre. Elle a lieu à n'importe quelle heure, de jour ou de nuit et s'échelonne sur 2 à 3 jours. Les œufs mûrs tombent isolément dans la cavité sous-ombrellaire par gélification de la mésoglée. Il semble que le contact des œufs sur la paroi interne de l'ombrelle déclenche des contractions de celle-ci qui ont pour effet de rejeter les œufs hors de la cavité sous-ombrellaire. Mais l'œuf n'est pas un excitant spécifique : un grain de sable, un fragment d'éponge introduit dans la cavité déclenchent les contractions de la méduse.

Parfois, l'orifice du velum étant étroit, la ponte est difficile. Nous avons même pu observer le développement d'œufs dans la cavité sous-ombrellaire, les embryons n'en sortirent que lorsqu'ils furent mobiles par eux-mêmes. Peut-être a-t-on ici un phénomène analogue à l'incubation qui se produit régulièrement chez les méduses d'*Hypocodon*. Cette observation montre en tous cas que la fécondation est possible à l'intérieur même de l'ombrelle.

L'œuf, généralement sphérique, a un diamètre qui varie de 90 à 120 μ . Il est entouré d'une enveloppe muqueuse d'épaisseur variable qui disparaîtra plus ou moins précocement au cours du développement. Le noyau, plus réfringent que le reste de l'œuf, est situé excentriquement vers le pôle animal. Le cytoplasme est translucide homogène et est entouré d'une mince membrane lisse.

Sur matériel fixé, le noyau n'a pu être coloré ni par le carmin acétique, ni par la méthode de Feulgen. Au contraire, cytoplasme et nucléole se colorent intensément par la coloration de Feulgen.

FÉCONDATION

Bien que, au moins dans nos élevages, la ponte s'échelonne tout au long de la journée, le développement des œufs commence toujours au début de la matinée. L'heure des premières divisions est déterminée à une époque donnée, mais varie au cours de la période de reproduction et même d'une année à l'autre. Le tableau ci-dessous donne la chronologie des principaux stades du développement pour les mois de juillet et de septembre des années 1952 et 1953.

	Juillet 1952	Septembre 1952	Juillet 1953	Septembre 1953
Stade 2 ..	8 h 15 - 9 h 15	9 h 15 - 10 h 15	6 h 45 - 7 h 45	9 h - 10 h
Stade 4 ..	9 h - 10 h	9 h 45 - 10 h 45	7 h - 8 h	9 h - 10 h 30
Stade 8 ..	9 h 30 - 10 h 30	10 h 30 - 11 h 30	8 h - 9 h	10 h 30 - 11 h 30
Stade 16 .	10 h 15 - 11 h 15	11 h 45 - 12 h 45	9 h - 10 h	11 h 30 - 12 h 30
Stade 32 .	11 h 30 - 13 h	13 h - 14 h	9 h 45 - 10 h 45	12 h 15 - 13 h 15
Gastrulation ...	18 h	22 h	15 h 30	18 h 19 h
Parenchymula ..	8 h	14 h	8 h	14 h
(lendemain)				

Le développement débute plus tôt en juillet qu'en septembre et a été plus précoce en 1952 qu'en 1953.

Des régularités analogues sont bien connues depuis Metchnikoff pour beaucoup d'espèces d'Hydrires, mais, en général, elles s'observent dans des espèces où l'heure de la ponte est elle-même déterminée et où celle-ci est synchrone de l'émission des spermatozoïdes. Pour les *Podocoryne*, nous avons vérifié, en dilacérant des bandelettes génitales mâles dans un cristalliseur renfermant des œufs pondus depuis plusieurs heures, que la segmentation commençait normalement une demi-heure après cette opération. Il est donc vraisemblable que, dans cette espèce, le rythme journalier du développement est imputable à la périodicité de l'émission des spermatozoïdes. Il ne semble pas que la lumière intervienne directement dans ce phénomène, puisque des œufs soumis à un éclairage constant ou, au contraire, laissés à l'obscurité complète, se développent exactement comme les témoins soumis à l'alternance normale du jour et de la nuit. Les différences observées d'une semaine à l'autre et d'une année à l'autre pourraient peut-être, en revanche, s'expliquer par l'inégalité des températures correspondant aux quatre séries de développement.

L'œuf fécondé expulse deux globules polaires inégaux, bien visibles, en raison de leur grande réfringence. La ponte a donc lieu au stade d'ovocyte de premier ordre.

SEGMENTATION

La segmentation est totale et égale, mais peut se faire suivant deux modalités différentes : un type radiaire et un type « oblique » que nous préciserons (Fig. 1, 2, 3).

Stade 2 : Assez brusquement apparaît au pôle animal une légère dépression située dans un plan méridien qui est le premier plan de segmentation. A partir de cette dépression, un sillon méridien se creuse rapidement mais s'arrête environ aux 2/3 de l'œuf. Pendant ce temps, le pôle végétatif se déprime quelque peu : ainsi se forment le « stade en cœur » caractéristique des hydrires, puis deux blastomères ovoïdes, unis au pôle végétatif par un étroit pont cytoplasmique qui se résorbe assez vite.

Cette première division ne dure que quelques minutes et est suivie d'une période de repos apparent d'une vingtaine de minutes, au cours de laquelle les noyaux redeviennent visibles *in vivo*.

La coloration à l'orcéïne acétique permet de suivre la division du noyau. Elle précède nettement la formation des blastomères et rien ne la signale extérieurement. Les deux noyaux sont déjà formés au pôle animal lorsqu'apparaît le premier sillon de segmentation et il en est ainsi à chaque division.

Stade 4

1^{er} cas. Près de la moitié des œufs suivent une segmentation radiaire. Le deuxième plan de segmentation est perpendiculaire au

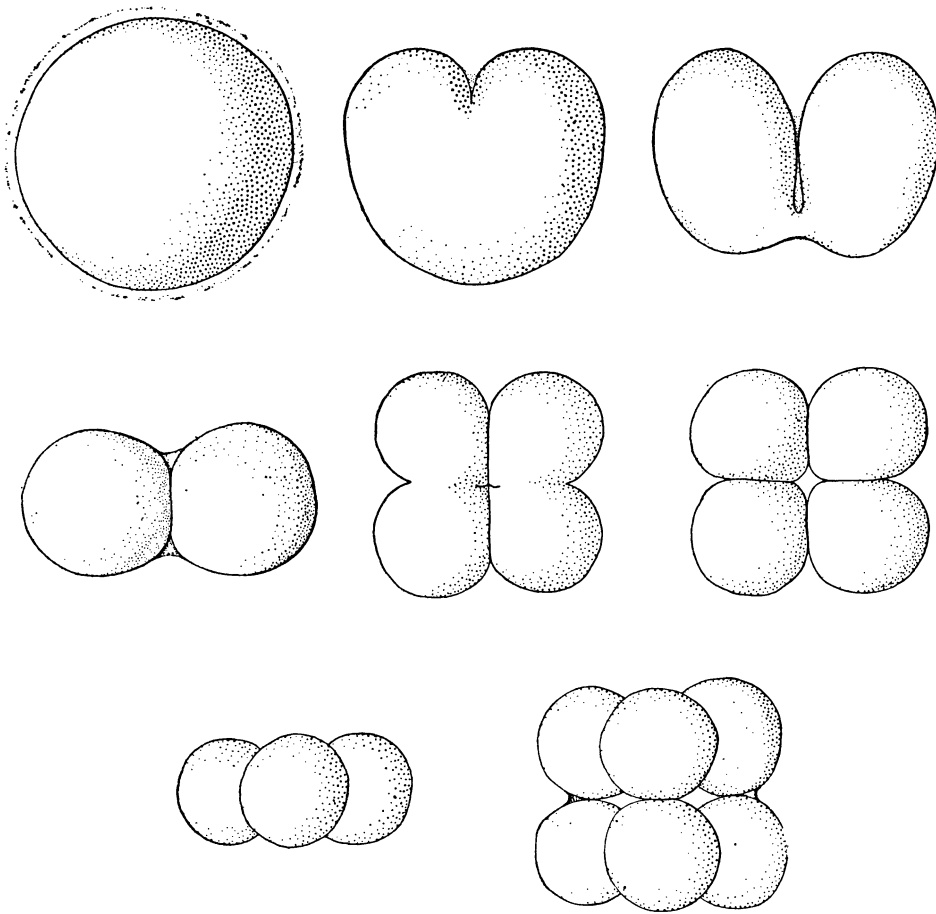


FIG. 1. — Début de segmentation selon le type « radiaire ».

premier et équatorial. Les 4 blastomères qui se forment sont identiques entre eux et disposés dans un plan. Mais lors de mouvements secondaires, deux blastomères situés en diagonale se rapprochent, leurs faces en regard s'accolent, écartant les 2 autres blastomères l'un de l'autre.

Cette deuxième division, rapide, dure 1 à 2 minutes ; la migration des blastomères ne demande pas plus de 5 minutes.

2° cas. Un peu plus de la moitié des œufs ont au contraire une segmentation de type « oblique ».

Les deux blastomères s'allongent légèrement suivant des plans perpendiculaires et donnent chacun un stade en cœur. Le stade 4 prend ainsi l'aspect de deux stades en cœur encastrés l'un dans l'autre. Bientôt, chaque couple de nouveaux blastomères se sépare par résorption du pont cytoplasmique qui les unissait. Les 4 blastomères sont disposés en croix dans deux plans superposés.

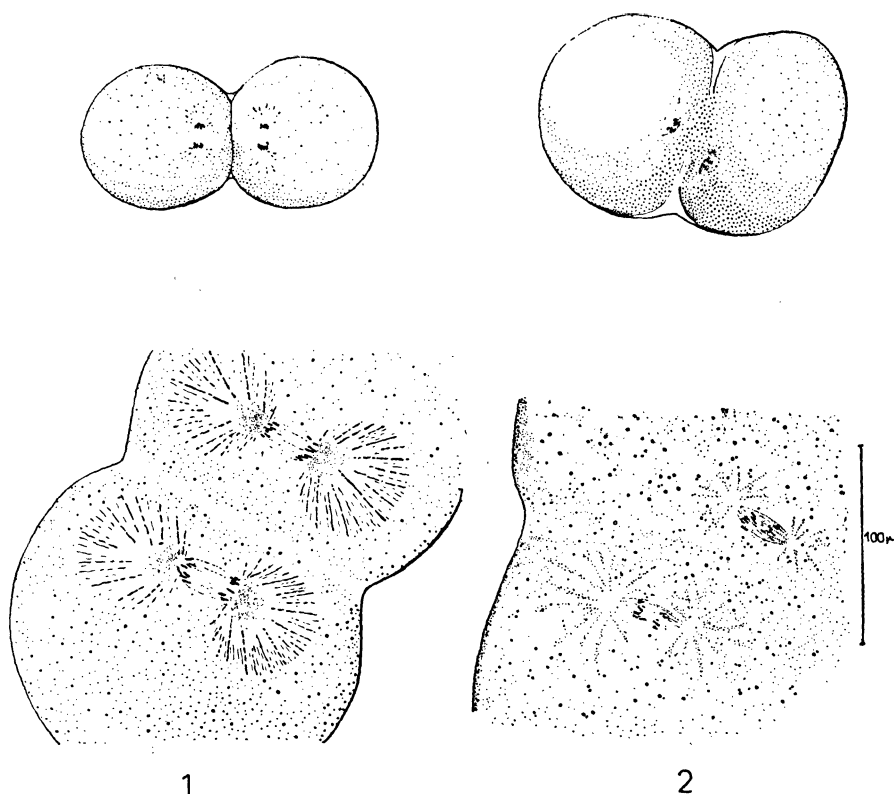


FIG. 2. — Détail de la deuxième division.
1, type « radiaire ». - 2, type « oblique ».

Ces deux modes de segmentation diffèrent assez profondément. Pour le premier cas, les deux fuseaux achromatiques sont parallèles alors qu'ils sont perpendiculaires entre eux dans le deuxième type de segmentation.

Ils sont tous deux suivis d'une période de repos d'environ 1/2 heure.

Stade 8

1^{er} cas. Les embryons qui ont eu une deuxième division radiaire continuent à se diviser suivant ce type. Le 3^e plan de segmentation, perpendiculaire aux deux autres, est méridien. Il se forme 8 blastomères égaux disposés en deux quartettes superposés. Les mouvements secondaires se font à peu près en même temps dans chaque quartette et ceux-ci sont souvent disposés perpendiculairement l'un à l'autre. Les blastomères laissent entre eux un espace, début de la cavité de segmentation.

2^e cas. Si la deuxième division était « oblique », la troisième l'est également. Les différents fuseaux de division sont perpendicu-

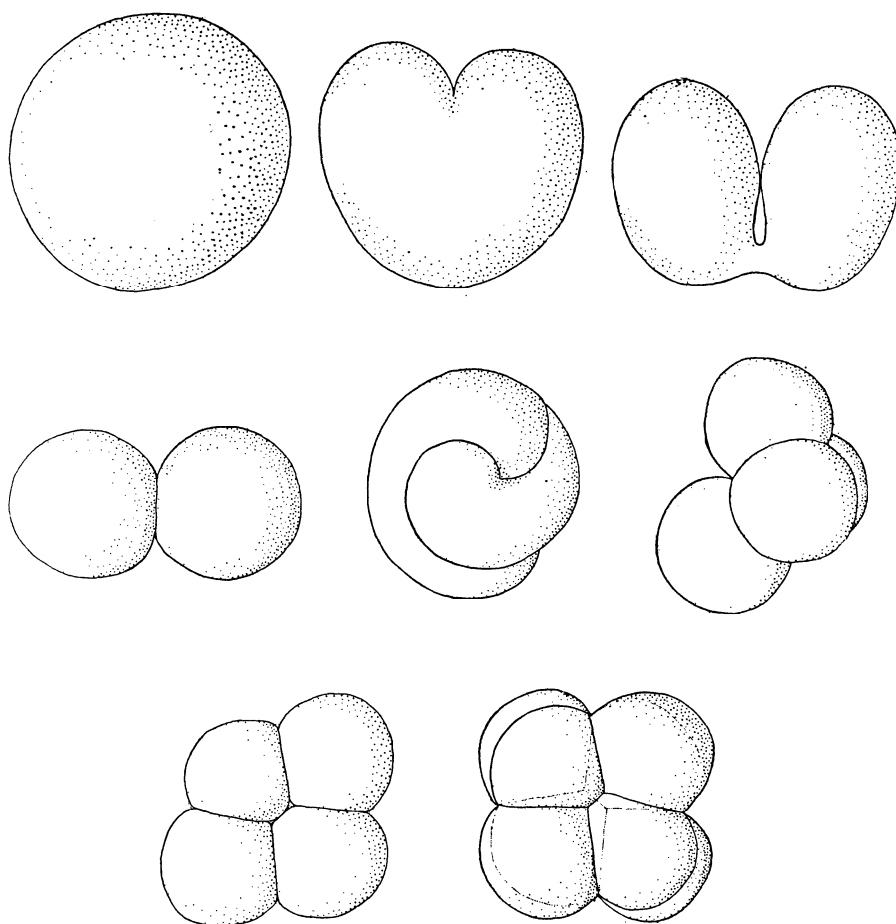


FIG. 3. — Début de segmentation selon le type « oblique ».

lares deux à deux. On obtient cependant comme dans le cas précédent 2 quartettes superposés.

La troisième division peut ainsi se faire aussi suivant deux modalités mais le stade 8 est très généralement formé de 2 quartettes orientés à 90° . La cavité de segmentation commence à apparaître et les noyaux ne sont plus visibles sur le vivant. La période de repos qui suit dure près d'une heure.

Stade 16

La quatrième division est beaucoup plus délicate à suivre. Toutefois, il est encore possible de décrire deux processus principaux.

1^{er} cas. Chaque quartette se divise selon son plan équatorial. Le stade 16 est alors formé de 4 quartettes superposés.

2^e cas. Les divisions se font selon deux plans inclinés à 45° sur l'axe de l'œuf. Chaque quartette donne 8 blastomères situés dans un

même plan. Rapidement des migrations secondaires organisent l'embryon, lui donnant une allure sphérique.

Cependant, les divisions peuvent être beaucoup moins bien définies, les fuseaux étant inclinés anarchiquement par rapport à l'ancien axe de l'œuf.

Cette quatrième division dure une dizaine de minutes et est suivie d'une période de repos d'environ une heure.

Fin de la segmentation

A partir du stade 16, la segmentation devient de plus en plus anarchique, les divisions ne sont plus simultanées (Fig. 4).

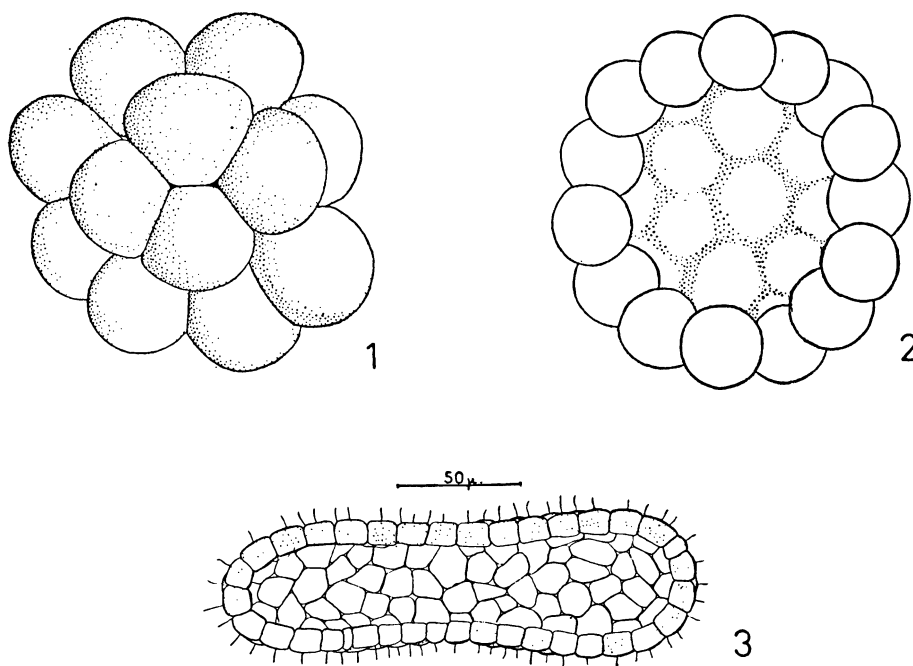


FIG. 4. — Fin de la segmentation.

1, stade 16 vu par dessus. - 2, stade 32 en coupe optique. - 3, coeloblastula.

Le stade 32 correspond à une coeloblastula sphérique. Ensuite, se produit l'allongement de l'embryon. Un des côtés de la coeloblastula s'aplatit alors que la partie opposée s'allonge en pointe. Au bout d'une heure environ, l'extrémité aplatie s'arrondit à son tour. Par suite de nouvelles divisions qui se poursuivent activement sur la surface, la coeloblastula grandit et peut atteindre 300 μ de long sur 50 de large. Elle est composée alors d'environ 200 cellules.

Les cils apparaissent pendant la période d'allongement et la coeloblastula, immobile dans les conditions normales, se met à nager sous l'influence d'un éclairage violent.

Quelques expériences simples de coloration locale au rouge neutre nous ont permis de faire quelques constatations intéressantes. Si on colore un des deux blastomères au stade 2, l'embryon reste coloré par moitié jusqu'à la gastrulation et même la formation de la parenchymula. On voit ainsi nettement que l'allongement de la coeloblastula se fait suivant l'axe animal végétatif de l'œuf. Si c'est le pôle végétatif qui est coloré au stade 2, la coeloblastula, puis la parenchymula se déplace, la moitié colorée vers l'avant. Donc la partie antérieure de l'embryon correspond, au pôle végétatif de l'œuf, sa partie postérieure au pôle animal, résultat semblable à celui qui a été observé chez d'autres Hydraires (Teissier 1931).

GASTRULATION

La gastrulation (Fig. 5) aboutit à une larve dont l'endoderme reste indifférencié, la parenchymula.

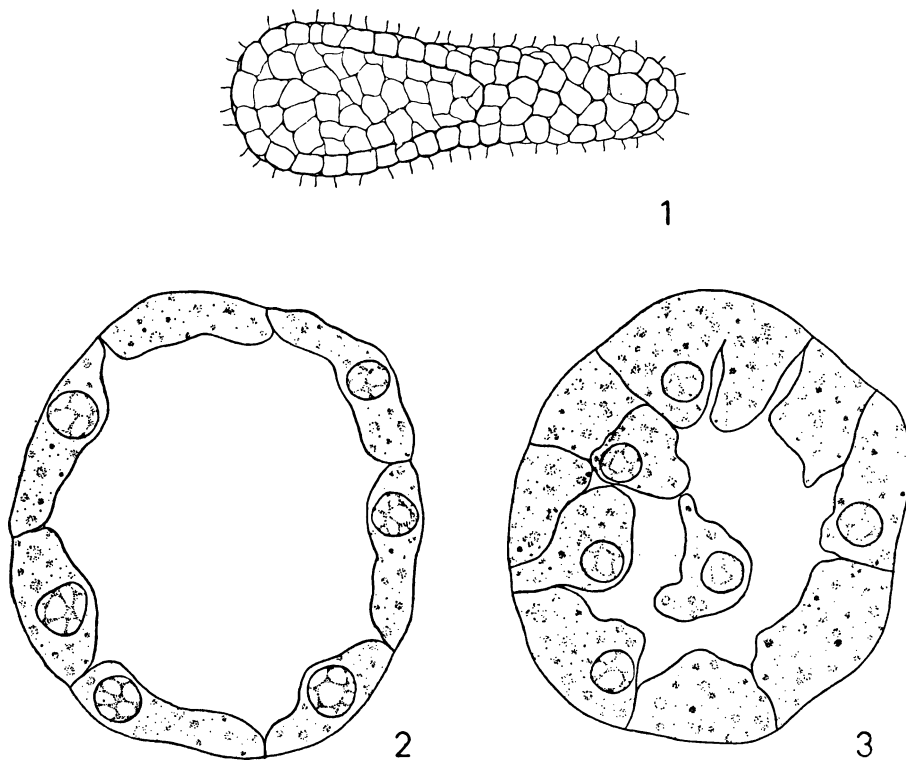


FIG. 5. — Gastrulation.

1, gastrula *in vivo*. - 2, coupe de la partie antérieure d'une gastrula.
3, coupe d'une région gastrulante.

La coeloblastula allongée reste au repos ou nage quelques heures avant que ne commence la gastrulation. Celle-ci peut débuter de deux façons (Fig. 6) :

1^{er} cas. Certains embryons ont une gastrulation par *migration unipolaire* typique. A la partie postérieure de la prégastrula, des cellules quittent la couche cellulaire et tombent dans la cavité blastocoelienne. Les futures cellules ectodermiques qui restent en surface continuent à se diviser.

Vers la fin de la gastrulation, l'extrémité antérieure de la gastrula s'enfle et tend à prendre une forme sphérique ce qui est dû sans doute à deux phénomènes différents. D'une part, la partie déjà gastrulée diminue de diamètre, d'autre part le massif endodermique repousse devant lui le liquide blastocoelien, provoquant une surpression momentanée.

Lorsque le massif endodermique emplit toute la cavité blastocoelienne, la gastrulation est achevée. Pendant les 15 heures que dure la gastrulation, la larve ne cesse pas de nager.

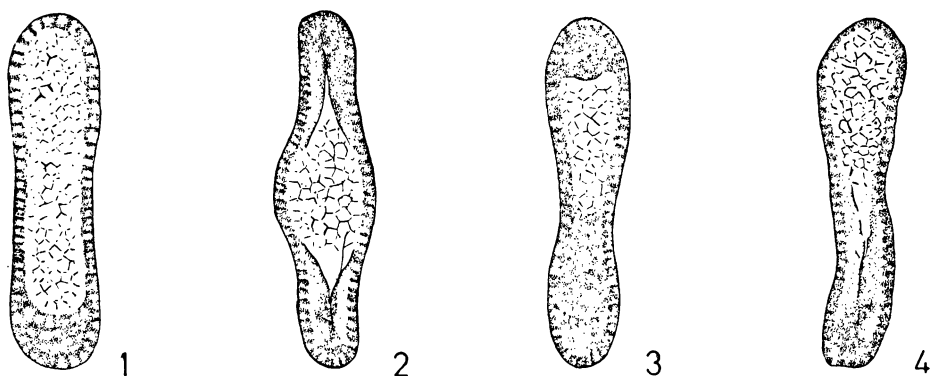


FIG. 6. — Divers types de gastrulation.

1, gastrulation par migration unipolaire. - 2, gastrulation aux deux extrémités. 3, gastrulation dissymétrique aux deux extrémités. - 4, début de gastrulation par épaississement.

2^e cas. Chez d'autres embryons, la gastrulation s'indique par un *épaississement* de la paroi postérieure de la coeloblastula. Les cellules du 1/3 postérieur de la gastrula s'allongent, puis se divisent en deux cellules de taille inégale : une, à peu près égale à la cellule mère reste en surface et devient ainsi une cellule ectodermique, l'autre, plus petite, tombe dans la cavité blastocoelienne où elle participera à l'édification du massif endodermique. Il semble d'ailleurs que des cellules situées assez avant sur la coeloblastula puissent donner des cellules endodermiques. On aurait ainsi un type de gastrulation assez semblable à celui d'*H. echinata*. La parenchymula ainsi formée possède un ectoderme à cellules plus hautes que la larve obtenue par immigration unipolaire.

A ces deux modes de gastrulation se superpose une anomalie assez fréquente : la gastrulation débute et se poursuit régulièrement aux deux extrémités de l'embryon. La gastrula se renfle alors en son milieu avant de devenir parenchymula.

Mais, quelle que soit la façon dont s'effectue la gastrulation, elle aboutit à une parenchymula de forme bacillaire qui vient nager près de la surface de l'eau.

Enfin, nous n'avons pu observer aucune relation entre un mode de segmentation donné et un mode de gastrulation.

ÉTUDE DE LA PARENCHYMULA

La jeune larve, ciliée, ressemble souvent à un bâtonnet arrondi aux extrémités, de 200 à 350 μ de long sur une cinquantaine de μ de large (Fig. 7). Mais des anomalies de forme dues à des perturbations thermiques ou mécaniques se produisent fréquemment. La larve nage sans arrêt et ne semble pas manifester de tropisme particulier.

La jeune parenchymula a une organisation très simple : l'ectoderme formé de cellules cylindriques hautes et pourvues de cils entoure l'endoderme, massif compact de cellules plus petites. A ce stade, nous n'avons pu mettre en évidence ni mésoglée, ni cnidocystes.

La jeune larve nage ainsi une dizaine d'heures au cours desquelles elle prend son organisation définitive.

La larve âgée a une structure plus complexe que la jeune larve :

1. - *Ectoderme*. Il s'épaissit dans la région antérieure et des cnidocystes apparaissent entre les cellules ectodermiques.

Sur une coupe, on constate que les cellules ectodermiques se sont divisées activement. Il y en a maintenant une trentaine par coupe transversale. Les noyaux, situés à la base des cellules, vers l'endoderme, sont devenus plus petits que ceux des cellules endodermiques et se sont allongés suivant l'axe de la cellule.

Au moment de la fixation, de nouvelles divisions se produisent dans l'ectoderme antérieur dont les cellules se répartissent en deux ou trois couches.

2. - *Mésoglée*. La mésoglée, incolore sur le vivant, prend une teinte bleue par coloration à l'azocarmin. Elle est peu épaisse, mais continue dans toute la larve.

3. - *Endoderme*. Dans la partie antérieure de la larve, l'endoderme reste assez dense ; les cellules sont presque totalement jointives. Par contre, dans la partie postérieure, l'endoderme a un aspect plus lâche. Les cellules éparses restent attachées les unes aux autres par des trabécules cytoplasmiques ; leur cytoplasme, vidé des réserves vitellines, est très réduit par rapport au noyau.

4. - *Cnidocystes*. Les cnidocystes sont de petite taille, la capsule mesure 3 à 4 μ de long sur 1 μ de large. Leur étude détaillée est, pour cette raison, difficile.

L'observation des cnidocystes a été faite au microscope à contraste de phase sur le vivant après dévagination ; elle a été complétée par l'étude des coupes colorées à l'azocarmin.

La capsule, piriforme, a sa partie amincie dirigée vers l'extérieur. Le flagelle, de plus de 30 μ de long, présente une hampe renflée à la base et armée de spirales d'épines.

Les cnidocystes se forment dans l'endoderme. Certaines cellules endodermiques dont le noyau devient homogène contiennent dans leur

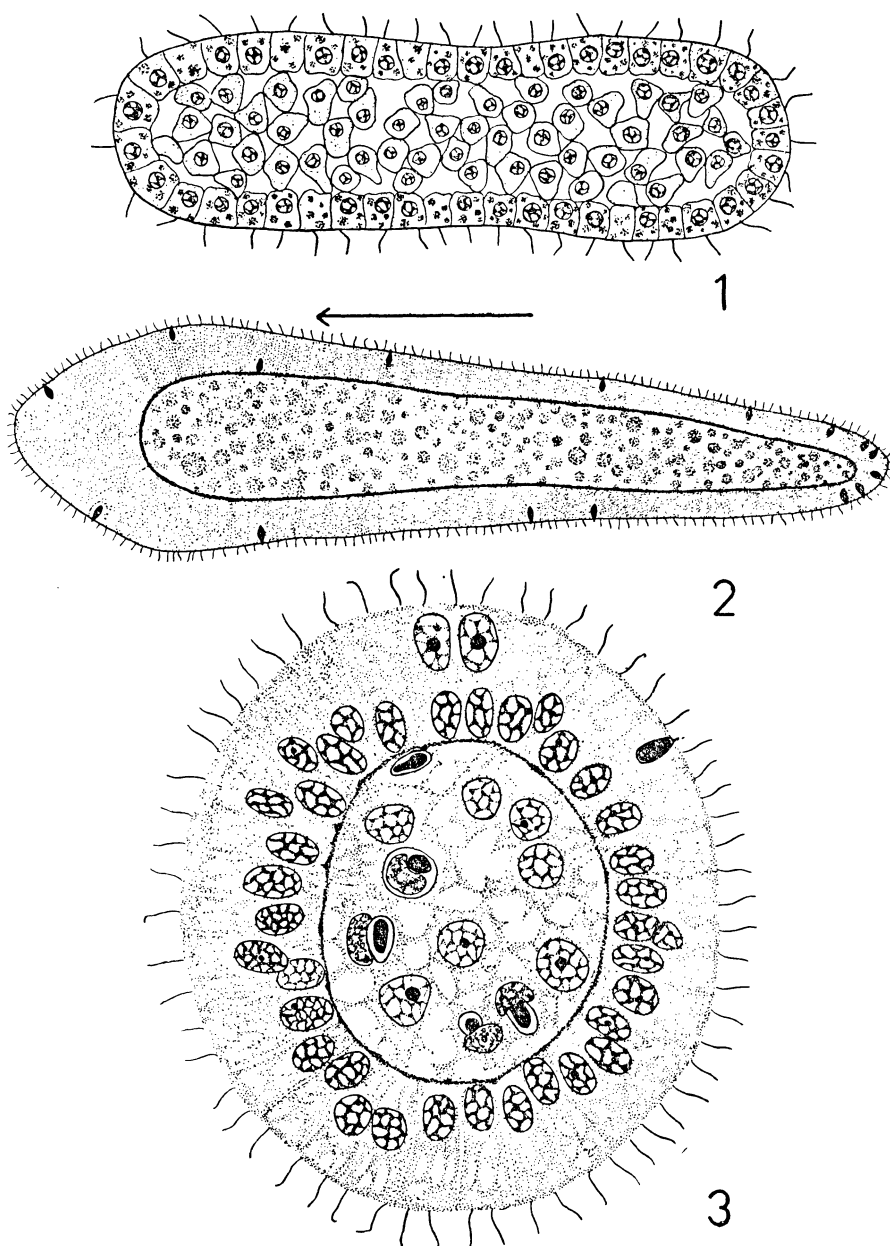


FIG. 7. — Parenchymula.

1, jeune parenchymula. - 2, parenchymula *in vivo*. - 3, coupe de parenchymula (azocarmin).

cytoplasme un corpuscule coloré en bleu par l'azocarmin. Ce corpuscule, première différenciation de la capsule, s'allonge et devient réfrin-

gent. Le noyau de la cellule reste moulé sur ce corpuscule, puis diminue de taille et disparaît. Le cnidocyte est alors formé et commence sa migration vers l'ectoderme. Parvenu au bord de l'endoderme, il se couche le long de la mésoglée et passe ainsi dans l'ectoderme où il reprend une direction radiale jusqu'à la limite externe de la larve. Il est alors prêt à fonctionner.

Les cnidocytes forment un groupe de 5 à 6 éléments à l'extrémité postérieure de la parenchymula ; vers l'avant, par contre, ils restent isolés.

En résumé, on peut distinguer dans la parenchymula :

- 1° Une région antérieure à ectoderme épais, endoderme dense, et cnidocytes isolés.
- 2° Une région postérieure à ectoderme plus mince, à endoderme lâche et à cnidocytes groupés.

FIXATION DE LA PARENCHYMULA

La parenchymula telle qu'elle vient d'être décrite nage continuellement pendant un ou deux jours dans tout le volume d'eau qui lui est

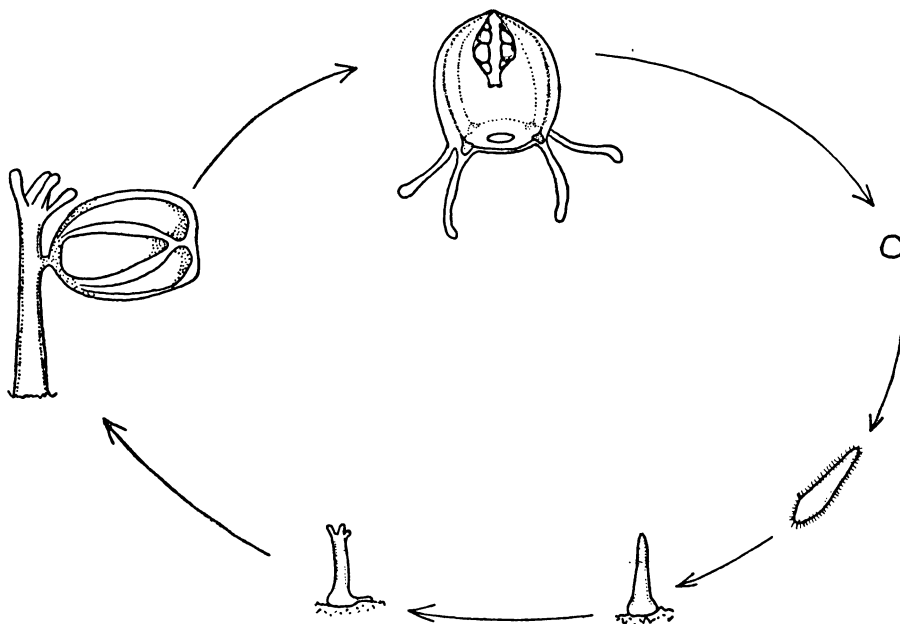


FIG. 8. — Schéma du cycle de reproduction.

offert. Puis elle se rapproche du fond ou des bords : la période de fixation commence. La larve bascule sur l'avant et s'oriente perpendiculairement à la surface de fixation. Au bout de plusieurs heures l'avant s'aplatit en une sole élargie tandis que l'arrière s'effile peu à peu.

La larve choisit comme support de fixation le verre même, s'il n'est pas trop propre, du mucus de *Nassarius reticulatus* ou des fragments d'algues.

Souvent ce début de fixation est sans suite, la larve reprenant sa vie nageuse entrecoupée de nouveaux essais de fixation.

Cependant nous avons pu obtenir des fixations définitives de parenchymula en les élevant dans des cristallisoirs de 12 cm, donc dans un grand excès d'eau, et en les laissant pratiquement à l'abandon une dizaine de jours.

La partie orale du polype se forme à partir de l'extrémité postérieure de la parenchymula cependant que la base émet un stolon qui court le long du support. La partie orale du polype correspond donc au pôle animal de l'œuf, résultat en concordance avec ceux de G. Teissier sur *Dynamena pumila* et *Hydractinia echinata*. En une dizaine de jours, un deuxième polype apparaît sur le stolon qui continue de croître en se ramifiant.

Dans un élevage, nous avons même pu suivre l'apparition des bourgeons médusaires, leur développement et la libération des méduses quatre semaines environ après la formation des parenchymulas. Nous avons ainsi bouclé le cycle de développement de *Podocoryne carnea* forma *exigua* depuis la ponte des méduses jusqu'à la libération des méduses sexuées de la génération suivante (fig. 8).

CONCLUSIONS

En plaçant l'espèce dont nous venons d'étudier le développement dans le genre *Podocoryne*, nous nous sommes conformés à une tradition que suivent encore certains systématiciens tels que Russel. Mais, d'autres qui, par principe, ne tiennent pas compte dans la définition des genres, de la structure des individus reproducteurs, les placent dans le genre *Hydractinia* qui renferme beaucoup d'espèces à gonophores régressés, dont *H. echinata* est la mieux connue.

Dans le grand genre ainsi défini, *H. carnea* constitue une forme de transition entre les espèces possédant une méduse à longue vie pélagique et celles dont le gonophore a perdu l'essentiel de ses structures médusaires : *H. carnea* forma *americana* grandit et accroît notablement le nombre de ses tentacules au cours de sa vie pélagique ; *H. carnea* forma *typica* a une croissance moins importante et, très probablement, une vie plus brève ; *H. carnea* forma *exigua*, notre espèce, ne doit pas vivre à l'état de méduse plus de un ou deux jours. *H. epiconcha*, étudiée par Yoshida, peut pondre avant même la libération de la méduse ou immédiatement après celle-ci. Viennent ensuite les espèces dont les gonophores inégalement régressés restent toujours sessiles.

Le rythme journalier du développement observé chez *P. carnea* forma *exigua* se retrouve avec des modalités diverses chez beaucoup d'espèces de Cnidaïres. La segmentation avec ses deux modalités est également d'un type assez répandu : le mode radiaire est classique

et nous avons observé nous-même le mode oblique chez *Clytia johnstoni*. La coeloblastula est normale chez les formes dont les œufs sont pondus par des méduses et elle présente chez *P. carnea* une forme allongée certainement exceptionnelle, mais que l'on retrouve également chez *Rathkea fasciculata*.

La gastrulation semble avoir des caractères plus particuliers. Bien que n'étant pas exclusivement unipolaire, elle s'effectue le plus souvent à partir du pôle végétatif, mais il arrive aussi que dans tout le tiers postérieur de la blastula se produise l'immigration en profondeur de blastomères isolés ou une division tangentielle d'un certain nombre de cellules. Les processus de gastrulation de *P. carnea* forma *exigua* sont des intermédiaires entre ceux qui s'observent chez les œufs pélagiques de la majorité des méduses et ceux qui s'observent dans les œufs d'*H. echinata* pondus isolément par un gonophore sessile.

La larve reste jusqu'à la fixation au stade parenchymula, l'endoderme conservant une structure massive. Il s'agit là d'un fait exceptionnel qui n'a guère été signalé que chez *Rathkea fasciculata*.

Summary

By putting the species whose development in the genus *Podocoryne* we have studied above, we have conformed to a tradition still followed by such systematists as Russel. But others who, on principle, ignore the structure of reproductive individuals in defining genera, put them in the genus *Hydractinia* which includes many species with thrown-back gonophores, of which *H. echinata* is the best-known.

In the large genus thus defined, *H. carnea* constitutes a transitional form between those species having a jellyfish with long pelagic life and those whose gonophore has lost most of its medusal structures: *H. carnea* forma *americana* grows and considerably increases the number of its tentacles in the course of its pelagic life. *H. carnea* forma *typica* has a less important growth and very likely a shorter life. Our species, *H. carnea* forma *exigua*, does not probably live in the medusa state more than a day or two. *H. epiconcha*, studied by Yoshida, can lay eggs even before the release of the medusa or immediately after it. Then come those species whose variously thrown-back gonophores remain always sessile.

The daily rhythm of development observed in *P. carnea* is to be found with diverse variations in many species of Cnidaria. The segmentation with its two modes is also of a fairly wide-spread type: the radiate mode is standard and we ourselves have observed the oblique mode in *Clytia johnstoni*. The coeloblastula is normal in the forms whose eggs are laid by medusas and in *P. carnea* presents an elongated shape which is certainly exceptional but is also found in *Rathkea fasciculata*.

The gastrulation seems to be more peculiar. Although it is not exclusively unipolar, it more often than not originates from the vegetative pole, but it also happens that in the whole posterior third of the blastula occur the inward migration of isolated blastomeres or a tangential cleavage of a number of cells. The processes of gastrulation in *P. carnea* are transitions between those that can be observed in the pelagic eggs of the majority of medusas and those that can be observed in the eggs of *H. echinata* separately laid by a sessile gonophore.

The larva remains until fixation in the parenchymula stage, the endoderm keeping as massive structure. This is an exceptional fact which has been pointed out only in *Rathkea fasciculata*.

Riassunto

L'A. ponendo la specie della quale ha studiato lo sviluppo, nel genere *Podocoryne* si è conformato ad una tradizione che seguocipio, non tengono conto nella definizione dei generi della struttura degli individui riproduttori e li mettono nel

genere *Hydractinia*, che racchiude molte specie dai gonofori ridotti, di cui *H. echinata* è la meglio conosciuta.

Nel grande genere così definito, *H. carnea* costituisce una forma di transizione fra le specie che possiedono una medusa a lunga vita pelagica e quelle il cui gonoforo ha perduto le caratteristiche essenziali della sua struttura di medusa: in *H. carnea* forma *americana* il numero dei tentacoli, nel corso della vita pelagica, cresce ed aumenta sensibilmente. In *H. carnea* forma *typica* si ha una crescita minore e molto probabilmente una vita più breve. *H. carnea* forma *exigua*, di cui l'A. si è occupato, non vivrà forse allo stadio di medusa più di un giorno o due. *H. epiconcha* studiata da Yoshida può emettere le uova anche prima della liberazione della medusa o subito dopo questa. Vengono poi le specie i cui gonofori, regrediti in maniera disuguale, rimangono sempre sessili. Il ritmo giornaliero dello sviluppo osservato nella *P. carnea* si ritrova con diverse modalità in molte specie di Cnidari. La segmentazione con le sue modalità è pure un tipo assai frequente, il modo radiale è classico. L'A. ha osservato il modo obliquo in *Clytia johnstoni*. La celoblastula è normale in quelle forme le cui uova sono emesse dalle meduse, in *P. carnea* presenta una forma allungata certamente eccezionale, ma che si ritrova anche in *Rathkea fasciculata*.

Sembra che la gastrulazione abbia caratteri più particolari. Benché non sia esclusivamente unipolare si effettua il più delle volte sin dal polo vegetativo, ma può succedere che in tutto il terzo posteriore della blastula si produca l'immissione in profondità di blastomeri isolati o una divisione tangenziale di un certo numero di cellule. I processi di gastrulazione di *P. carnea* sono intermedi fra quelli che si osservano nelle uova pelagiche della maggioranza delle meduse e quelli che si osservano nelle uova di *H. echinata* emesse isolatamente da un gonoforo sessile.

La larva rimane allo stadio di parenchimula fino alla fissazione mentre l'entoderma mantiene una struttura massiva. Si tratta di un fatto eccezionale che è stato segnalato solo in *Rathkea fasciculata*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLMANN, G.J., 1871. — A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London. Roy. Soc.
- BUNTING, M., 1894. — On the origin of the sex-cells in *Hydractinia* and *Podocoryne* and the development of *Hydractinia*. - *Journ. Morph.* 9, pp. 203-236.
- GROBBEN, C., 1875. — Über *Podocoryne carnea*. Sars. *Arb. Zool. Inst. Wien.* 2, pp. 1-33.
- HAECKEL, E., 1880. — Das System der Medusen. *Jena*, p. 634.
- HARGITT, CH. W., 1904. — Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples. *Mit. Zool. Station Neapel.* 16, pp. 553-585.
- HARTLAUB, C., 1917. — Nordisches Plankton. L. XII; pp. 213-219.
- HINCKS, TH., 1868. — A history of the British Hydroids Zoophytes. pp. 1-328, London.
- KÜHN, A., 1913. — Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehung der Hydrozoen. *Ergeg. und Fortschr. der Zool.* IV. pp. 1-284.
- MAYER, A.G., 1910. — Medusae of the World. - I Hydromedusae, *Carnegie Inst. Pub. Washington*.
- METSCHNIKOFF, E., 1886. — Embryologische Studien an Medusen, pp. 1-159. Wien.
- SARS, M., 1846. — Fauna littoralis Norvegiae. I. - pp. 1-94. Christiana.
- TEISSIER, G., 1931. — Etude expérimentale du développement de quelques Hydraires. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 10, XXV, pp. 5-59.
- VARENNE, A. DE, 1882. — Recherches sur la reproduction des polypes hydraires. *Arch. Zool. Exp. Gén.* X, pp. 611-710.
- YOSHIDA, M., 1954. — Spawning habit of *Hydractinia epichonca*, a Hydroid. *Journ. Fac. Sc. Tokio.* VII, pp. 67-78.