

LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE D'*ABYLOPSIS TETRAGONA* OTTO 1823 (SIPHONOPHORE, CALYCOPHORE, ABYLIDAE).

par

Claude Carré

Station zoologique, Villefranche-sur-Mer, Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

Les différents stades du développement larvaire d'*Abylopsis tetragona*, inconnus jusqu'ici, sont décrits.

Au cours de la différenciation de la cloche natatoire larvaire, il apparaît un nodule médusaire, structure typique du bourgeonnement médusaire des polypes d'hydroïdes.

En outre, ce développement présente certaines particularités remarquables :

a) la formation d'une bractée larvaire caduque, jamais signalée chez les représentants des autres familles de Calycophores ;

b) la cloche natatoire larvaire qui est permanente et qui devient la cloche antérieure de l'adulte.

Cette étude conduit à des remarques concernant la nature et l'origine de la bractée primaire des Siphonophores et les affinités de la famille des Abylidae avec d'autres familles de Siphonophores Calycophores.

Introduction

Afin de préciser les affinités de la famille des Abylidae avec les autres familles de Calycophores, il était intéressant de tenter l'étude du développement de l'un de ses représentants, pour savoir si, dans cette famille, le nectophore antérieur est le nectophore larvaire persistant (comme chez les Sphaeronectidae par exemple) ou s'il s'agit d'un nectophore d'origine secondaire ayant remplacé le nectophore larvaire caduc (comme chez certains Diphyidae).

Plusieurs tentatives d'élevage des larves d'*Abylopsis tetragona* (Haeckel 1867 ; Lochmann 1914 ; Totton 1950) n'avaient pas été fructueuses.

Depuis plusieurs années, au mois de mai surtout, nous avons pu obtenir quelques développements d'*Abylopsis tetragona* jusqu'à l'apparition du nectophore postérieur, c'est-à-dire au-delà des plus jeunes stades que l'on rencontre fréquemment dans les pêches planctoniques.

Matériel et élevage

Les eudoxies d'*Abylopsis tetragona* sont assez nombreuses au printemps, en mars, avril et surtout mai, dans le plancton des eaux superficielles de la baie de Villefranche.

Elles sont facilement reconnaissables à leur bractée cubique et leurs gonophores de section carrée. Chaque eudoxie bien développée possède un gonophore mûr, un second gonophore en voie de croissance, de même sexe ou de sexe différent et l'ébauche d'un troisième gonophore.

Le manubrium portant les éléments génitaux occupe presque toute la longueur de la cloche du gonophore mûr. Les œufs (une dizaine par gonophore femelle) sont presque tous libérés simultanément, chacun d'eux sortant par une déchirure de la paroi du manubrium.

Le plus tôt possible après leur ponte, les œufs sont isolés dans un cristallisoir rempli d'eau de mer prélevée au large, puis fécondés en dilacérant dans cette eau un gonophore mâle mûr.

Pendant toute la durée du développement, les cristallisoirs d'élevage sont entreposés en chambre fraîche (15°) sur un plateau en mouvement. L'eau de mer est renouvelée tous les jours ou tous les deux jours.

Lorsque les larves sont devenues capables de se nourrir, on ajoute à l'eau des élevages, soit quelques gouttes de cultures d'algues unicellulaires (*Dunaliella*, *Isochrysis*), soit quelques nauplius d'*Artemia*, selon l'âge des larves.

Techniques utilisées

Observations sur le vivant.

Les larves, étant à la fois très mobiles et très fragiles, l'observation prolongée sur le vivant est difficile au microscope. Mais, leur transparence permet d'avoir recours à la microphotographie pour l'étude de leur morphologie.

Techniques histologiques.

Le petit nombre de larves obtenues jusqu'ici n'a pas permis d'entreprendre une étude histologique complète. Cependant, si le mode de formation des ébauches larvaires n'a pu être bien suivi, la structure de quelques stades a pu être précisée par des coupes. Après anesthésie dans une solution de chlorure de magnésium isotonique à l'eau de mer, les larves ont été fixées au Bouin alcoolique, incluses par la méthode de Peterfi (double inclusion à la celloïdine-paraffine) puis débitées en coupes sérieées de 5 μ .

Les coupes ont été colorées suivant la triple coloration : trioxy-hématéine ferrique, phloxine, vert lumière.

DESCRIPTION DES STADES DE DÉVELOPPEMENT

Oeuf.

L'oeuf d'*Abylopsis tetragona* est relativement volumineux (environ 500 μ de diamètre), transparent et légèrement coloré en orangé. Il montre une couche corticale mince de cytoplasme granuleux, entourant une zone centrale d'aspect vacuolaire, réticulé, riche en vitellus. Le noyau, à gros nucléole, est généralement excentrique.

Segmentation de l'oeuf. Gastrulation.

La segmentation de l'oeuf débute peu de temps après la fécondation. Elle est totale, presque égale, de type radiaire sauf exception et aboutit au bout de quelques heures à la formation d'une morula pleine, sphérique (500 μ de diamètre environ) constituée par une masse compacte de cellules identiques (Pl. I, 1).

La gastrulation se fait par délamination secondaire.

Planula.

Au terme de ce réarrangement cellulaire, la larve a perdu sa forme sphérique, devenant ovoïde et s'est transformée en une jeune planula (Pl. I, 2). En coupe, on observe une assise périphérique de cellules aplaties, ciliées, riches en granules phloxinophiles, constituant l'ectoderme. Cet ectoderme entoure un massif de grandes cellules très vacuolisées, à réserves vitellines, constituant l'endoderme primaire destiné à disparaître.

Ce stade est de courte durée et, très vite, la larve devient pyriforme. On distingue alors un pôle antérieur et, sur une des faces de la planula, une plus grande opacité du matériel cellulaire qui présente une teinte orangée. C'est la face ventrale où se sont différenciées deux couches de cellules hautes :

— une assise ectodermique externe, riche en granules apicaux phloxinophiles, dérivée de l'ectoderme planulaire ;

— une assise endodermique (ou endoderme secondaire) sous-jacente, qui semble avoir pris naissance à partir de l'endoderme primaire.

Calyconula.

C'est dans la zone ventrale de la planula, âgée de deux jours environ (Pl. I, 3 et 4) que commencent à bourgeonner les premières ébauches de la larve calyconula.

a) Jeune calyconula (Pl. I, 5 et 6).

Sur la paroi médio-ventrale, apparaît une boursouflure qui évolue en une bractée discoïdale superficielle transparente. Sous ce disque et antérieurement, se développe une hernie sphérique qui sera l'ébauche du premier nectophore ou nectophore larvaire.

L'examen histologique (Fig. 1) nous a permis de préciser la structure de ces deux ébauches, à laquelle participent les deux feuilletts ectodermique et endodermique.

L'ébauche du nectophore est constituée par un nodule médusaire dérivé de l'ectoderme périphérique. Ce nodule est une sphère creuse à paroi monostratifiée, dont la cavité est à l'origine de la cavité sous-

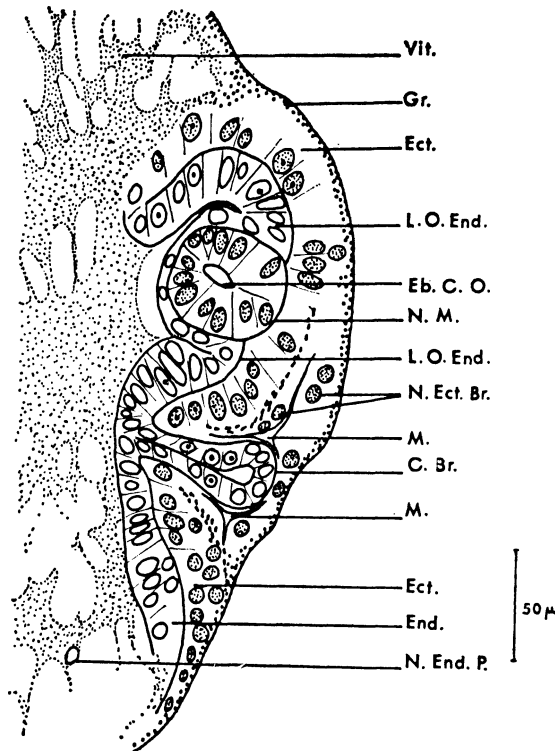


FIG. 1

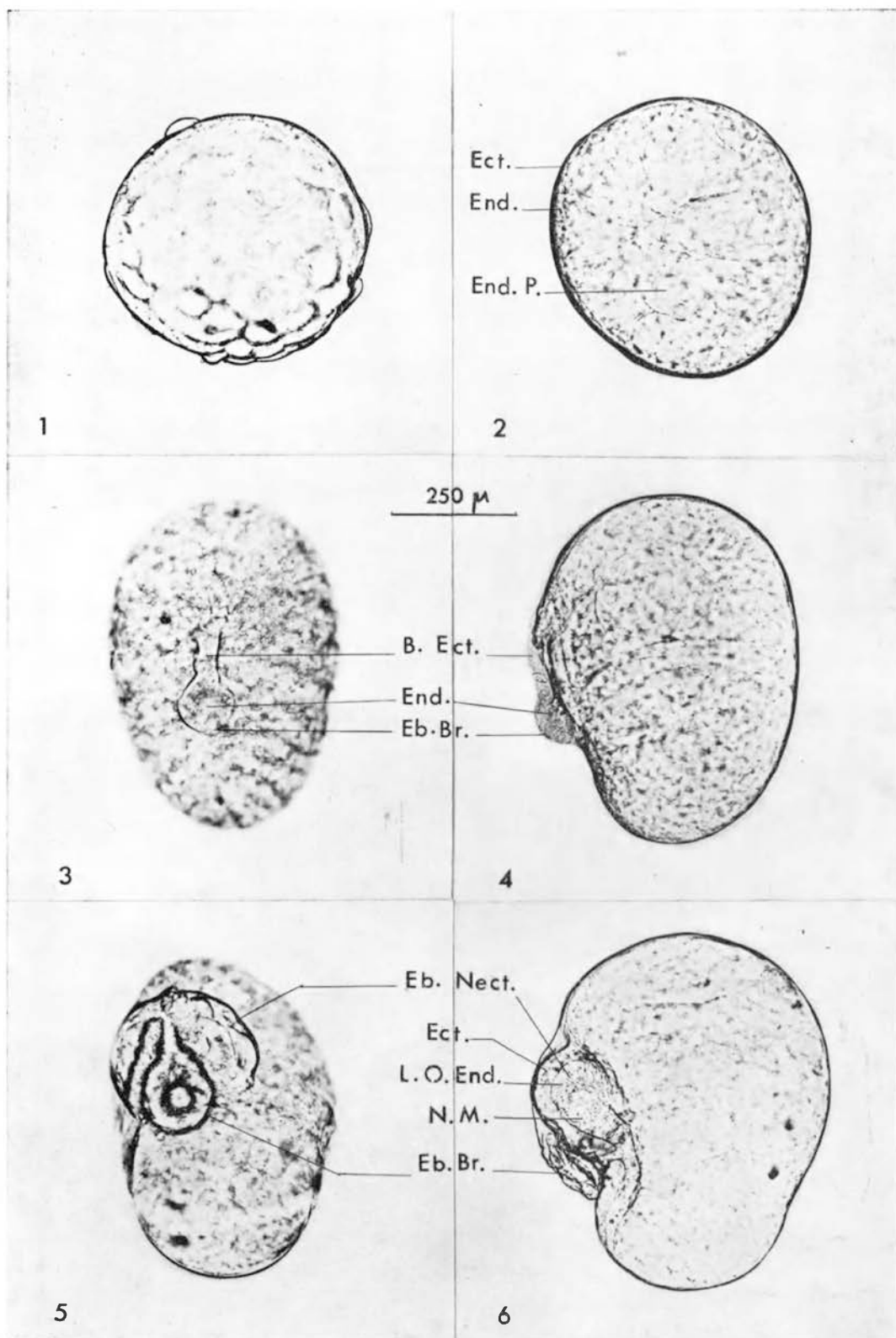
Portion d'une coupe sagittale dans une calyconula âgée de deux jours et demi, montrant la structure des ébauches du nectophore et de la bractée larvaires.

Abréviations utilisées dans les légendes des figures et des planches.

B. Ect. : bourrelet ectodermique. Br. : bractée. C. Br. : canal de la bractée. C. P. : canal pédiculaire. C. R. : canal radiaire. Eb. Br. : ébauche de la bractée. Eb. C. G. : ébauche de la cavité gastrique. Eb. C. S.O. : ébauche de la cavité sous-ombrellaire. Eb. F. : ébauche du filament pêcheur. Eb. G. P. : ébauche du gastrozoïde primaire. Eb. Nect. : ébauche du nectophore. Eb. O. : ébauche de l'ostium. Ect. : ectoderme. End. : endoderme. End. P. : endoderme primaire. F. : filament pêcheur. G. P. : gastrozoïde primaire. Gr. : granules apicaux ectodermiques phloxinophiles. L.O. End. : lame ombrellaire. M. : mésoglée. Nect. : nectophore. N. Ect. Br. : noyaux ectodermiques de la bractée. N. End. P. : noyau de l'endoderme primaire. N.M. : nodule médusaire. O. : ostium. S. : somatocyste. S.O. : sous-ombrella. T. : tentille. V. : vélum. Vit. : vitellus.

ombrellaire de la future cloche natatoire. Les cellules endodermiques s'insinuent entre l'ectoderme périphérique et le nodule, en une double lame qui donnera naissance aux canaux radiaires.

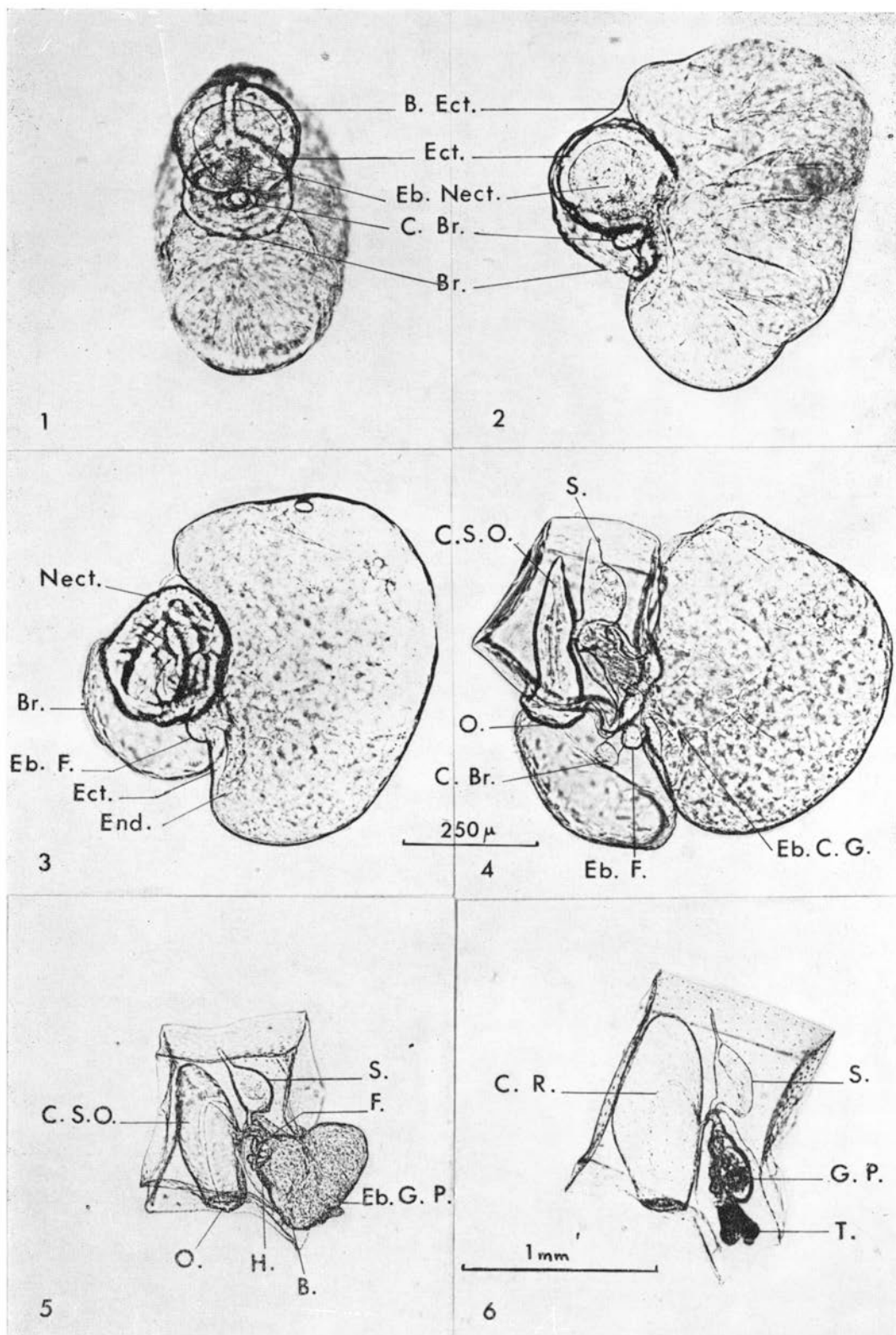
L'ébauche de la bractée se présente comme un disque d'ectoderme à gros noyaux rares, soudé en arrière du nodule médusaire et recouvrant partiellement l'ectoderme externe du nectophore. Elle est pourvue d'un axe creux provenant d'une évagination digitiforme de



CLAUDE CARRÉ

PLANCHE I

1 - Stade morula. 2 - Planula. 3 - Vue ventrale de la planula au début du bourgeonnement, âgée de deux jours. 4 - Vue latérale gauche de la larve précédente. 5 - Vue ventrale de la jeune calyconula âgée de deux jours et demi. 6 - Vue latérale gauche de la larve précédente.



CLAUDE CARRÉ

PLANCHE II

1 - Vue ventrale de la calyconula âgée de trois jours. 2 - Vue latérale gauche de la larve précédente. 3 - Vue latérale gauche de la calyconula âgée de quatre jours. 4 - Vue latérale gauche de la calyconula âgée de cinq jours. 5 - Vue latérale gauche du jeune *Abylopsis* ayant perdu sa bractée, âgé de sept jours. 6 - Vue latérale gauche du jeune *Abylopsis*, à une seule cloche, âgé de vingt-et-un jours.

l'endoderme secondaire. La paroi interne de la bractée est marquée par une zone d'aspect granuleux où elle se décollera de l'ectoderme sous-jacent. Entre les deux feuillets de la bractée, se sont déposées les premières formations de mésoglée.

b) *Croissance de la calyconula* (Fig. 2).

Entre le 2^e et le 5^e jour, la bractée s'accroît rapidement, passant de 0,10 à 0,42 mm de large, grâce à un développement considérable

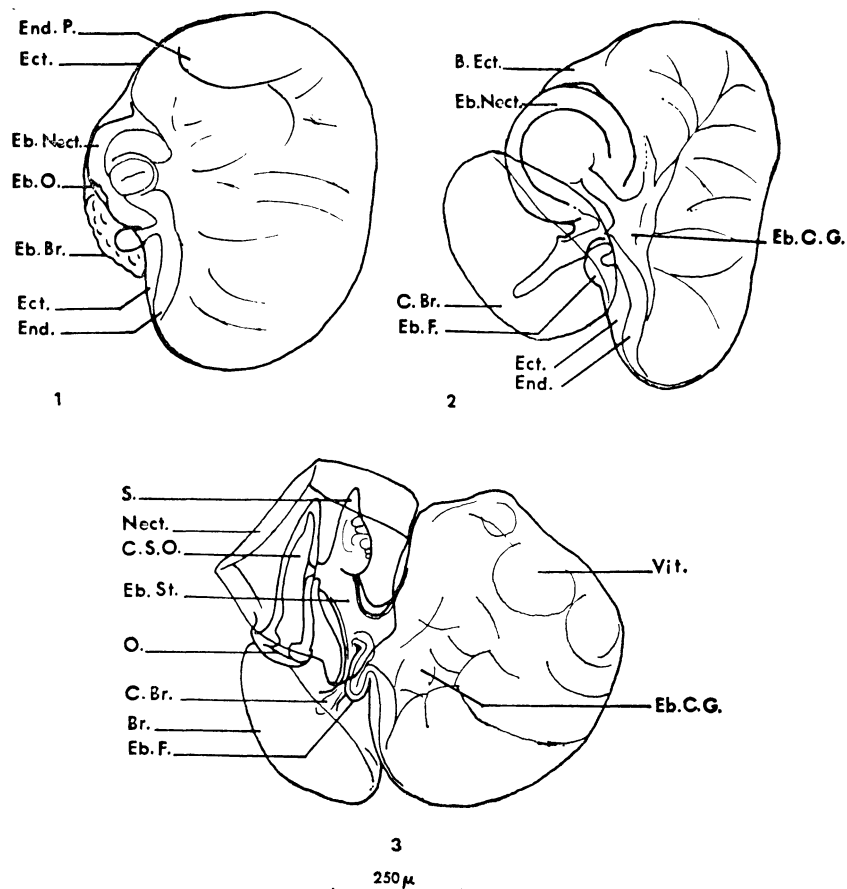


FIG. 2

- 1 - Dessin de la calyconula âgée de deux jours et demi, en vue latérale gauche.
 2 - Dessin de la calyconula âgée de trois jours et demi, en vue latérale gauche.
 3 - Dessin de la calyconula âgée de cinq jours, en vue latérale gauche.

de la mésoglée entre l'ectoderme de plus en plus étiré et l'axe endodermique. Le 4^e jour environ, la bractée est bien individualisée, isolée du reste de la larve par décollement de son ectoderme, sauf au niveau de son pédoncule d'attache contenant l'axe endodermique.

En même temps et surtout à partir du 3^e jour, l'ébauche du nectophore croît beaucoup, en perdant peu à peu sa forme arrondie (Pl. II, 3).

Vers le 5^e jour, le nectophore a une forme cubique et commence à acquérir ses caractères définitifs, qui sont spécifiques de la cloche antérieure d'*Abylopsis tetragona* (Fig. 2, 3), ce qui montre l'origine larvaire de celle-ci. La cavité ombrellaire est bien constituée avec ses canaux radiaires. Cependant, l'ostium n'est pas encore ouvert et l'ombrelle ne se contracte pas. Le somatocyste ovale, avec son petit diverticule apical, est bien net.

En communication avec les autres cavités endodermiques, une cavité gastrique s'est ébauchée aux dépens des réserves vitellines, dans la région postéro-ventrale du corps embryonnaire dont la taille régresse.

Un peu en arrière du pédoncule de la bractée, une protubérance formée par évagination du double feuillet ecto-endodermique, sera à l'origine du filament pêcheur.

A ce stade, la larve, entièrement ciliée, nage avec le nectophore en dessous et en avant du corps embryonnaire, la bractée sur le côté ventral, à droite et un peu en arrière de celui-ci. Les jours suivants, le nectophore continue à croître rapidement, surtout grâce au développement de la mésoglée. La bractée, qui a terminé sa croissance, est rejetée vers l'arrière et tombe vers le 6^e jour. Deux bourrelets se développent sur le côté de l'exombrelle, postérieurement (Pl. II, 5), entourant peu à peu le corps embryonnaire et délimitant ainsi une hydroécie.

La cavité ombrellaire s'est ouverte avec formation d'un velum et elle est devenue pulsatile.

Le gastrozoïde primaire se différencie peu à peu à partir des derniers vestiges du corps embryonnaire dont les réserves ont disparu. Il est constitué par un ectoderme mince et un endoderme formé dans la région buccale de cellules glandulaires hautes. Le gastrozoïde est maintenant totalement logé dans l'hydroécie qui s'est considérablement approfondie. A sa base, le filament pêcheur s'allonge et porte plusieurs mamelons qui donneront des boutons urticants.

Jeune *Abylopsis* à une cloche natatoire (Pl. II, 6).

Au cours des derniers stades du développement larvaire, l'ectoderme de la région basale du gastrozoïde s'épaissit en un bourrelet urticant tandis que le filament pêcheur, armé de nombreuses tentilles, devient fonctionnel.

L'extrémité buccale s'est ouverte, mettant en communication la grande cavité gastrique totalement dépourvue de cellules vitellines, avec l'extérieur.

On a alors, au bout de trois semaines environ, un jeune *Abylopsis tetragona* typique, tel qu'on le rencontre fréquemment dans les pêches planctoniques, composé du nectophore antérieur et du gastrozoïde primaire avec son filament pêcheur.

Plus tard, un bourgeon du nectophore se différencie à la partie proximale du pédoncule reliant le gastrozoïde à la cloche natatoire et une ou deux cormidies apparaissent à la partie distale de ce même pédoncule qui va constituer le stolon.

Lorsque la cloche antérieure mesure environ 3,5 mm, le bourgeon du nectophore croît rapidement et donne une cloche postérieure qui, en quelques jours, peut atteindre 10 mm de long, tandis que la cloche antérieure ne subit guère de changement.

Pendant la phase suivante, le stolon s'allonge beaucoup en différenciant de nombreuses cormidies et la croissance de la cloche postérieure se poursuit lentement jusqu'à une taille maximum d'environ 18 mm.

Conclusion

L'étude morphologique du développement d'*Abylopsis tetragona* amène aux conclusions suivantes :

1) la segmentation est totale et égale ; la gastrulation se fait par délamination secondaire et aboutit à une larve ciliée nageuse, la planula ;

2) la planula bourgeonne sur une face latérale deux organes larvaires, une cloche natatoire et une bractée et se transforme ainsi en une larve calyconula ;

3) au cours de la différenciation de la cloche natatoire larvaire, il apparaît un nodule médusaire comme lors du bourgeonnement médusaire des colonies d'Hydrides ;

4) la cloche natatoire larvaire est permanente et devient la cloche antérieure de l'adulte ;

5) la bractée larvaire d'*Abylopsis tetragona* est un organe caduc. Sa structure didermique est très semblable à celle du bouclier primaire qui bourgeonne sur le côté ventral de la planula d'*Agalma elegans* ;

6) le jeune *Abylopsis* à une seule cloche natatoire et un gastrozoïde primaire bien différencié, est obtenu au bout de trois semaines environ en élevage à 15°.

Discussion

L'origine larvaire du nectophore antérieur d'*Abylopsis tetragona*, qui avait été pressentie ou admise par certains auteurs (Moser 1925, Leloup 1954, Totton 1954) et contestée par d'autres (Lochmann 1914), est un fait maintenant établi. Il met en évidence certaines affinités évolutives entre le genre *Abylopsis* — et sans doute les Abylidae — et les Sphaeronectidae dont le nectophore définitif a aussi une origine larvaire. Par contre, les Abylidae montrent des divergences assez nettes avec des Siphonophores pourtant proches morphologiquement, par exemple les Diphyidae tels que *Chelophyes*. Chez ces derniers, le nectophore antérieur est un nectophore de néoformation, le nectophore larvaire étant caduc.

La présence, chez un Calycophore, d'une bractée larvaire considérée jusque-là comme l'apanage des Physonectes, est un fait important, susceptible d'aider à la compréhension de l'origine et de la nature encore controversées des bractées.

Garstang (1946) fait renaître l'hypothèse de Schneider (1896) selon laquelle au cours de la phylogenèse « the independant primary bract of the Physophore already verging on disappearance, had become secondarily fused with the nectocalyx in the calycophores », le canal de la bractée devenant le somatocyste de la cloche larvaire. Pour cet auteur, le phylocyste de la bractée larvaire des Phynosectes et le somatocyste de la cloche larvaire des Calycophores, prennent naissance dans des régions identiques de la planula. Mais ce fait, de même que la figure de Metschnikoff (1874, Pl. VII, 16) représentant une larve calyconula où la partie contenant le somatocyste semble incomplètement soudée au nectophore, sont à notre avis très insuffisants pour appuyer l'hypothèse précédente.

Cette fusion incomplète n'a jamais été signalée par ailleurs, au cours du développement embryonnaire d'un Calycophore. Au contraire, l'ébauche du somatocyste constituée par une évagination endodermique du canal pédonculaire de la cloche se montre toujours comme faisant partie intégrante de celle-ci.

Nous ne pensons pas que l'on puisse homologuer la bractée à une cloche natatoire comme l'a écrit Moser (1925), leur mode de formation et leur structure étant différents.

Les caractères particuliers de la calyconula d'*Abylopsis tetragona* (chez laquelle on observe une bractée entre la cloche natatoire et le filament pêcheur) en font une larve d'un type intermédiaire entre la calyconula des Diphyidae typiques (avec cloche natatoire et filament pêcheur mais sans bractée) et la siphonula des Physonectes, tels que *Forskalia*, possédant des bractées larvaires entre le pneumatophore et le filament pêcheur (D. Carré, 1967).

Des données nouvelles et plus précises, sur le développement des différentes espèces de Siphonophores, devraient permettre de mieux comprendre la phylogenèse de ce groupe.

Summary

The different developmental stages of larval *Abylopsis tetragona*, previously unknown, are described.

During the differentiation of the larval nectophore, there appears a "medusal nodule" which is typical during medusal budding of hydroids polyps.

In addition, development in this species shows some notable peculiarities:

a) the formation of a temporary larval bract, never reported in representatives of other families of Calycophores;

b) the larval nectophore persists, and becomes the anterior nectophore of the adult stage.

These observations form the basis of a brief discussion of the nature and origin of the primary bract in Siphonophores, and of the affinities between the Abylidae and some other calycophoran families.

Zusammenfassung

Die verschiedenen, bis jetzt unbekannten Stadien der Entwicklung der Larve von *Abylopsis tetragona* werden beschrieben.

Im Laufe der Differenzierung der Larvenglocke erscheint ein Glockenkern als typische Struktur der Medusenknospung der Hydroidpolypen.

Ausserdem bietet diese Entwicklung gewisse besondere Eigentümlichkeiten :
 a) die Bildung eines temporären larvalen Deckstückes das bei den Repräsentanten der anderen Familien der Calyphoren niemals erwähnt wurde ;
 b) die Larvenglocke ist permanent und wird zur Vorglocke beim Erwasenen.

Dieses Studium führt zu Bemerkungen über die Natur und den Ursprung des primären Deckstückes der Siphonophoren und über die Beziehungen der Familie der Abylidae zu anderen Familien von Calyphoren.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CARRÉ, D., 1967. — Etude du développement de *Lensia conoïdea* (Siphonophore Calyphore) et de *Forskalia edwardsi* (Siphonophore Physonecte). *Cah. Biol. Mar.*, sous presse.
- CHUN, C., 1882. — Über die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. *S.B. preuss. Akad. Wiss.* 1882, 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, XIV + 930 pp., 509 text-figs. *Paris*.
- 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). *Z. wiss. Zool.*, 5, pp. 285-344, 3 pl.
- HAECKEL, E., 1869. — Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Natuurk. Verh. Prov. Utrechtsch Genoots.* i, 6, pp. 1-120, 14 pl.
- LELOUP, E., 1954. — A propos des Siphonophores. *Volume jubilaire Victor Van Straelen*, 2, p. 643. *Bruxelles*.
- LOCHMANN, 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.
- MOSER, F., 1925. — Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar Expedition, 1901-1903. *Dtsch. Südpol. Exped.*, 18 : *Zool.* 9, pp. 1-541, 36 pl., 61 fig.
- RUSSELL, 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*, 227 pp., 40 pl. *London*.
- 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 Abhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. III. *Z. wiss. Zool.*, 82, pp. 611-637, fig. 1-21.