

# ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT DE *NANOMIA BIJUGA* (CHIAJE, 1841), SIPHONOPHORE PHYSONECTE, AGALMIDAE.

par

Danièle Carré

C.N.R.S., Station zoologique, 06 - Villefranche-sur-Mer.

## Résumé

L'étude histologique des premiers stades du développement du Siphonophore *Nanomia bijuga* montre que la segmentation aboutit à une sterroblastula qui se transforme en gastrula par délamination primaire. La gastrula évolue en une planula dont les cellules ectodermiques du pôle antérieur s'invaginent pour former l'ectoderme interne du pneumatophore. La différenciation de ce dernier est décrite.

L'auteur étudie aussi les diverses catégories de cellules glandulaires du gastrozoïde primaire et le développement des gonophores chez de jeunes colonies.

Enfin quelques expériences sont relatées montrant les possibilités de régulation chez les larves.

## Introduction

Metchnikoff a donné une excellente description morphologique du développement du Siphonophore Physonecte *Nanomia bijuga* (Chiaje, 1841), depuis la planula jusqu'au stade siphonula.

Nous avons tenté de compléter ce travail au moyen de diverses techniques histologiques, en nous attachant plus particulièrement à la segmentation de l'œuf, au processus de la gastrulation et à la différenciation du pneumatophore.

## Matériel et élevage.

Les colonies de *Nanomia bijuga* ont été récoltées au printemps, entre 0 et 10 m de profondeur, à l'aide de sacs en plastique. Elles ont été maintenues en chambre fraîche (14°), dans de l'eau de mer fréquemment renouvelée et nourries avec des Artémies jusqu'à maturité des gonophores mâles et femelles.

Les œufs, puis les larves, ont été recueillis dans des cristallisoirs et placés en chambre fraîche sur le plateau d'une berceuse.

### Techniques utilisées.

Nous avons obtenu de précieux renseignements par l'observation du matériel vivant au microscope et par la coloration « *in toto* » des premiers stades de la segmentation et des planulas (Bouin aqueux - alcool à 70° - glycéralun de Mayer - alcool chlorhydrique à 0,5 p. 100).

Après fixation, puis inclusion dans la paraffine, les différents stades larvaires ont été débités en coupes séries de 5 µ d'épaisseur et colorés.

Colorations histologiques : trichromique de Prenant ; fuchsine paraldéhyde de Gabe ; glycéralun de Mayer et picro-indigo-carmin ; Feulgen.

Colorations histo-chimiques : Hotchkiss - Mac Manus (PAS) ; bleu alcian non oxydé à PH 3 ; mucicarmin ; réaction d'Unna Brachet.

### L'œuf.

Les organes reproducteurs des Siphonophores Physonectes sont généralement des médusoïdes pourvus d'une ombrelle, d'un velum, de quatre canaux radiaires et d'un manubrium imperforé, au sein duquel se développent les produits génitaux. Ce type de gonophage est celui de la plupart des Agalmidae existant à Villefranche-sur-Mer (*Cordagalma cordiformis*, *Agalma elegans*, par exemple). Par contre, les organes reproducteurs mâles et femelles de *Nanomia bijuga* sont, aux divers stades de leur développement, beaucoup plus simples et caractérisés par l'absence d'ombrelle. Cette observation est en accord avec la description des gonophores d'*Halistemma pictum* (= *Nanomia bijuga* selon la synonymie admise par Totton en 1965) donnée par Metchnikoff (1870). Cet auteur précise : « Il m'est impossible d'indiquer une formation qui soit équivalente des organes génitaux classiques des Physonectes mais, néanmoins, il est évident que les gonophores d'*Halistemma pictum* correspondent aux bourgeons génitaux femelles des méduses sexuées des autres Agalinidae ».

Nous avons tenté de suivre, au moyen de coupes histologiques, la différenciation des organes génitaux femelles chez de jeunes colonies.

Les organes reproducteurs mâles et femelles sont groupés en deux bouquets distincts et juxtaposés à la base de chaque dactylozoïde (Pl. I, 1). Dans les cormidies mûres, le blastostyle femelle porte des gonophores à divers stades de développement et c'est seulement chez les jeunes cormidies en cours de différenciation que nous avons pu observer les premières étapes de la différenciation de la grappe des gonophores femelles. Le blastostyle est d'abord un bourgeon didermique très court, inséré près de la base du dactylozoïde. Il présente, dans sa partie distale aveugle, une vingtaine d'oocytes de petite taille, au cytoplasme homogène, logés entre l'ectoderme et l'endoderme (1). Ces oocytes se développent à des vitesses très variables

---

(1) Il nous est encore impossible de préciser l'origine des cellules sexuelles, mais nous espérons pouvoir aborder ce problème dans un travail ultérieur.

et font peu à peu saillie à l'extérieur (Pl. I, 3 et Fig. 1, A, B, C). Ils déforment la région distale du blastostyle dont l'ectoderme s'amenuise tandis que l'endoderme s'insinue entre les cellules reproductrices.

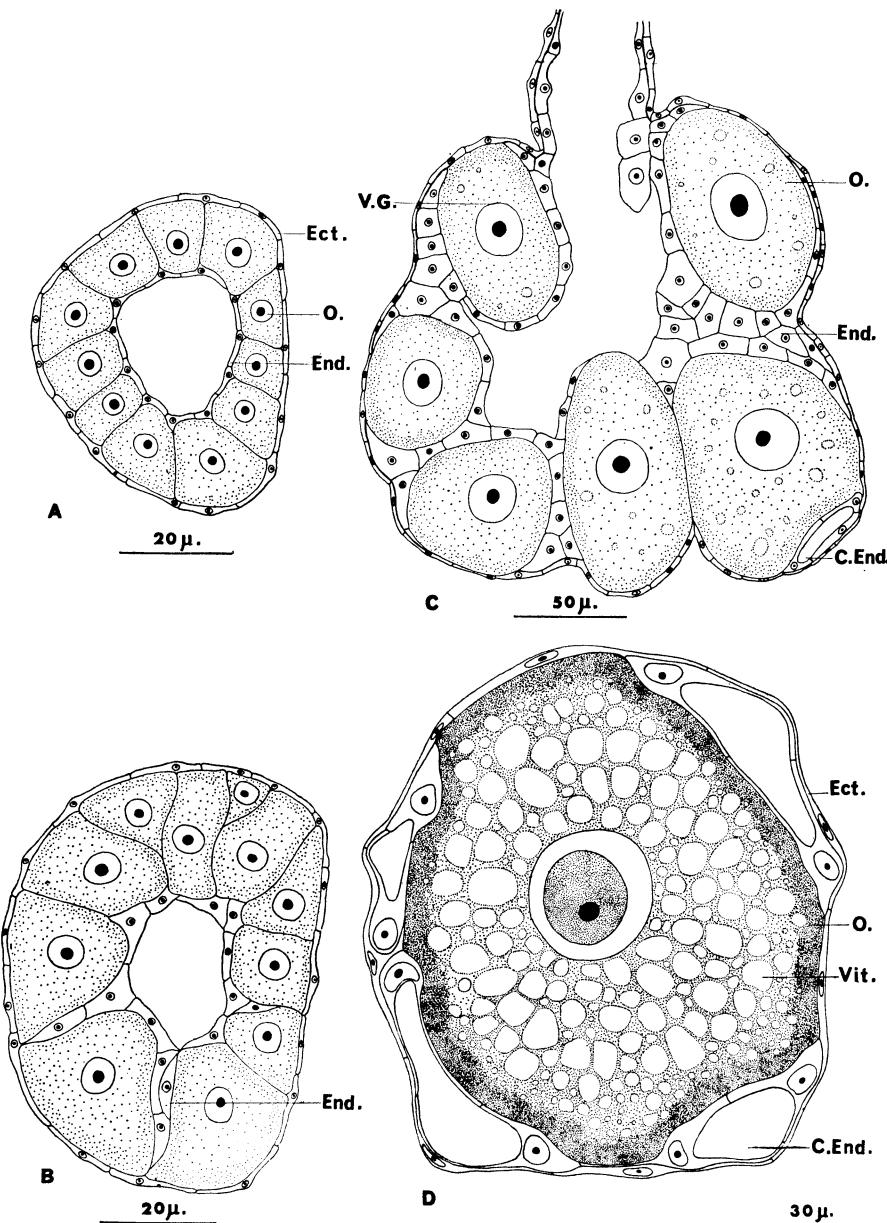


FIG. 1

Différenciation des gonophores femelles de *Nanomia bijuga*.

A, B : coupes transversales de la région apicale de jeunes blastostyles, présentant des oocytes pressés les uns contre les autres (1), puis séparés par des cellules endodermiques (2). C : coupe longitudinale d'un blastostyle femelle dont les oocytes commencent à faire saillie à l'extérieur. D : coupe d'un oocyte quelques heures avant la ponte.

(Voir p. 341 la liste des abréviations utilisées.)

A maturité, les œufs sont entièrement dégagés du blastostyle auquel ils ne restent reliés que par de très courts pédoncules didermiques (Pl. I, 4, 5 et Fig. 1, D). On observe alors, sous la fine couche d'ectoderme qui enveloppe chaque œuf, des canaux endodermiques, au trajet sinueux, formant deux larges boucles réunies au niveau du pédoncule de l'œuf.

Les divers stades de la différenciation des gonophores femelles de *Nanomia bijuga* ne montrent jamais la formation d'un nodule médusaire et nous pensons que ces organes, apparemment dépourvus d'ectoderme interne, sont proches des gonophores styloïdes de certains Hydriaires. Leurs canaux, qui représentent l'unique formation endodermique, semblent être une particularité originale.

Au moment de la ponte, l'œuf mesure 180  $\mu$  de diamètre. Le cytoplasme a perdu sa structure homogène : à la périphérie on observe une zone finement granuleuse, tandis que la région située autour de la vésicule germinative est maintenant envahie par de grandes vacuoles renfermant de grosses gouttes de vitellus. Nous avons effectué diverses colorations histochimiques sur des œufs mûrs, sans parvenir à caractériser les réserves de façon nette. Cela semble lié à la faible densité de ces réserves.

En élevage, tous les gonophores femelles mûrs, portés par un même individu, se détachent simultanément en fin de journée ; une dizaine de minutes plus tard, leurs enveloppes se déchirent et les œufs sont libérés dans l'eau de mer. Toutefois, chez les colonies en excellent état, les œufs sont lâchés directement dans l'eau et ce fait représente, sans doute, le processus de ponte normal.

#### SEGMENTATION ET GASTRULATION.

La fécondation se produit dans l'eau de mer, après l'émission des globules polaires.

Metchnikoff ne donne aucun détail sur les premiers stades de développement de l'œuf de *Nanomia bijuga*, mentionnant simplement que tout se déroule comme pour les autres Siphonophores.

La segmentation débute une dizaine de minutes après la fécondation. Le premier plan de clivage est méridien et divise l'œuf en deux blastomères égaux. Le second, perpendiculaire au premier, est quelquefois méridien, le plus souvent équatorial. Le troisième plan de clivage est toujours perpendiculaire aux précédents et donne naissance à deux quartettes de blastomères identiques et sensiblement superposés (Pl. I, 2).

Le stade à 16 blastomères est formé par deux assises superposées de huit cellules. Tous les blastomères sont externes ; ils s'affrontent de façon plus ou moins régulière dans la partie centrale de la larve sans laisser entre eux de cavité (Fig. 2). Chaque blastomère a une structure hétérogène. Il présente une calotte superficielle très colorable, finement granuleuse, contenant le noyau et une région interne formée par les réserves vitellines incluses dans des vacuoles.

Le passage au stade à 32 blastomères se fait par une série de divisions plus ou moins synchrones mais s'effectuant toutes suivant des plans radiaires (Pl. I, 6). La larve obtenue est une sphère pleine dont toutes les cellules sont identiques par leur position et par leur constitution. Chaque blastomère présente la structure hétérogène définie pour les cellules du stade à 16 blastomères. Un tel stade nous semble être une sterroblastula (suivant les définitions données par Dawyoff en 1928).

Au-delà du stade 32, nous avons observé, sur des coupes histologiques, quelques divisions suivant des plans tangentiels ou parfois obliques par rapport à la surface de la larve (Pl. I, 7). Ces divisions,

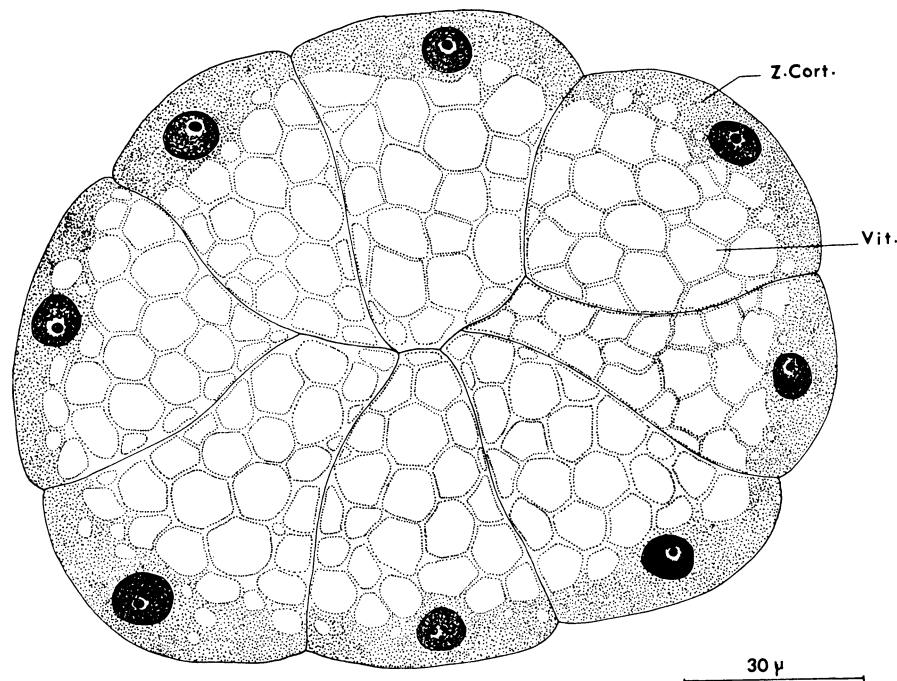


FIG. 2  
Coupe d'un embryon au stade à 16 blastomères.

plus abondantes à l'un des pôles, isolent des cellules périphériques plates, de petite taille, au cytoplasme granuleux et des cellules internes très grandes, vacuolisées, dont le noyau est excentrique. Nous pensons pouvoir qualifier ce processus, de gastrulation par délamination primaire (toujours suivant les définitions données par Dawyoff).

Les traités de Zoologie et d'Embryologie abordant le développement des Siphonophores, indiquent l'existence d'une morula vraie et d'une gastrulation par délamination secondaire. Toutefois, il convient de noter que ces conclusions ne se retrouvent pas toujours de façon aussi formelle dans les travaux originaux. Fewkes (1885), dans son travail détaillé sur le développement d'*Agalma elegans*, mentionne qu'il ne peut pas préciser l'origine des cellules ectodermiques ciliées de la « morula ». Woltereck (1905) écrit : « Lorsque l'œuf contient

environ quarante blastomères, la formation de l'endoderme commence et se produit par une délamination typique ; à la périphérie se forment des fuseaux disposés radiairement et, par une série de divisions inégales, la lamelle ectoplasmique de chaque blastomère est séparée de la masse endoplasmique ». Ces observations sont semblables aux nôtres. Lockmann (1914), dans l'étude du développement de *Sulculeolaria quadrivalvis*, dit : « L'œuf fécondé se divise par segmentation totale, selon les lois habituelles imprécises jusqu'au stade dit morula ».

Malgré le peu d'opacité des larves de Siphonophores, il est souvent difficile de distinguer les membranes des blastomères des plans d'affrontement des vésicules vitellines. Cela est peut-être à l'origine d'incertitudes ou d'erreurs d'observation et nous pensons qu'une étude histologique des premiers stades de développement d'autres espèces est souhaitable, afin d'établir avec certitude les modalités de la gastrulation.

#### LA GASTRULA (Pl. I, 7, 8).

Le stade gastrula est marqué par un changement dans la forme de la larve qui devient légèrement allongée.

Les cellules externes se divisent activement. Elles diminuent progressivement de taille et s'organisent en un épithélium cilié régulier, l'ectoderme.

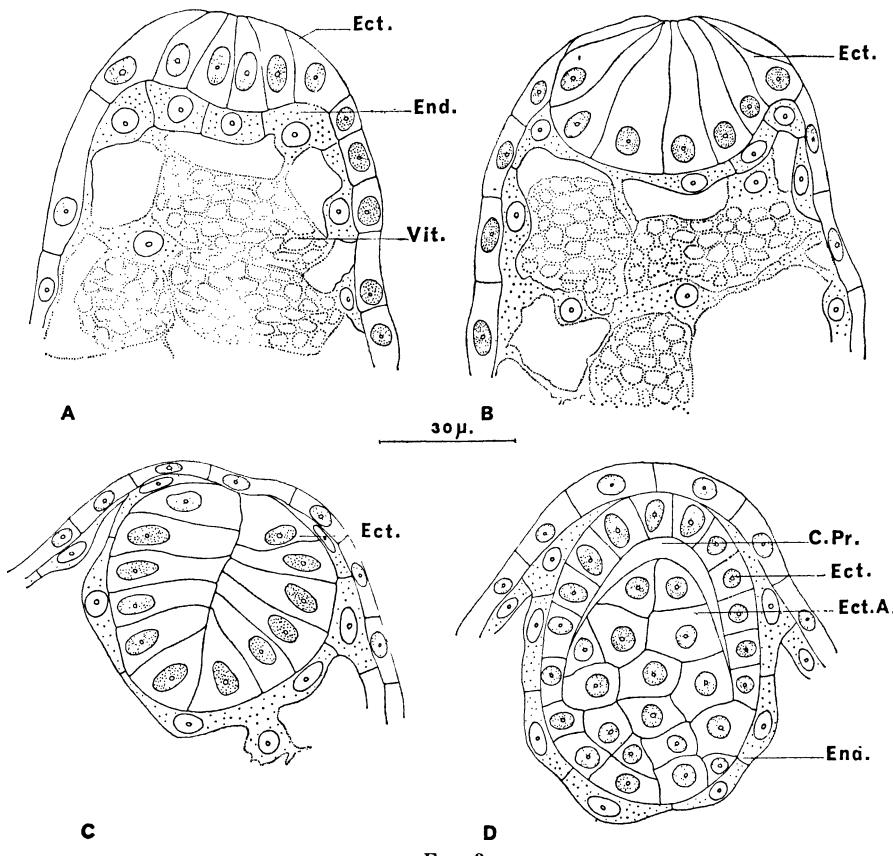
Les cellules internes forment l'endoderme. Chez la gastrula, tous les noyaux endodermiques sont situés à la périphérie, contre l'ectoderme. Par la suite, lors du passage au stade planula, certains restent en place et d'autres se retrouvent dans la partie centrale de la larve (Pl. I, 8). Les premiers sont entourés de cytoplasme granuleux. Ils sont surtout localisés au pôle antérieur et sur la face ventrale où ils se divisent, formant peu à peu dans ces régions un revêtement régulier d'endoderme définitif doublant l'ectoderme. Les noyaux endodermiques qui pénètrent à l'intérieur de la larve se divisent aussi mais nous n'avons pas pu suivre un partage concomitant du vitellus qui, au-delà du stade morula, ne semble plus concerné par les mitoses. Ces noyaux ne paraissent jamais dégénérants et nous pensons qu'ils participent tous, à un stade plus ou moins précoce, à la formation de l'endoderme définitif.

Ces observations nous conduisent à discuter les notions d'endoderme primaire et secondaire. Dawyoff (1928) définit l'endoderme primaire comme une masse cellulaire riche en granulations vitellines, destinée à disparaître pour être remplacée par l'endoderme définitif dont les ébauches sont incluses parmi les éléments du provisoire. Woltereck (1905), après avoir décrit la formation de l'endoderme primaire par délamination, écrit que ce processus est suivi immédiatement par la formation de l'endoderme secondaire qui apparaît entre l'ectoderme et l'endoderme primaire. Il affirme que cet endoderme définitif tire son origine de la partie basale des cellules ectodermiques, laissant sous-entendre, de ce fait, le caractère provisoire de

l'endoderme primaire. Ces dénominations d'endoderme primaire et secondaire qui impliquent une idée de succession sont peut-être à abandonner. Nous pensons que l'endoderme définitif n'est autre que l'endoderme primaire dont les noyaux se multiplient et s'agencent de façon régulière à la périphérie de la larve, tandis que la masse du vitellus régresse au fur et à mesure de l'utilisation des réserves.

### LA PLANULA (Pl. II, 1, 2, 3).

Au stade planula, atteint environ un jour et demi après la ponte, la larve mesure 325  $\mu$ . Elle nage grâce aux battements des cils régulièrement répartis sur toute la surface de l'ectoderme. Les cellules ectodermiques sont petites, plates. Des cellules endodermiques forment une assise presque continue sur la face ventrale et au pôle antérieur. L'intérieur de la larve, occupé par le vitellus réparti dans des vacuoles,



Différenciation du pneumatophore de *Nanomia bijuga*.

A, B, C : invagination de l'ectoderme du pôle antérieur de la planula (coupe longitudinale). D : formation de l'ectoderme aéritifère (coupe longitudinale).

présente quelques gros noyaux endodermiques. A ce stade, on note l'apparition d'une coloration orangée au pôle postérieur, tandis qu'au pôle antérieur cinq à six cellules ectodermiques deviennent très hautes. Par une série de divisions suivant des plans perpendiculaires à la surface de la larve, elles s'organisent en une petite coupe de plus en plus refermée qui s'invagine peu à peu en repoussant l'endoderme. Cette formation est la première ébauche du pneumatophore (Pl. III, 1, 2, 3 ; Fig. 3, A, B).

Chez la larve âgée de deux jours et demi, l'invagination de l'ectoderme apical est terminée. Le pneumatophore est alors constitué par un massif interne de cellules ectodermiques régulièrement agencées autour d'une cavité primaire quasi virtuelle (Fig. 3, C). Cette ébauche est doublée par l'endoderme, tandis que l'ectoderme s'est refermé au-dessus de la zone d'invagination. C'est à ce stade que commence, dans la région moyenne de la face ventrale, le bourgeonnement du premier filament pêcheur larvaire.

Au cours des vingt-quatre heures suivantes, l'ébauche du pneumatophore, toujours incluse dans la planula, s'allonge. Dans la partie basale du nodule d'ectoderme interne, quelques cellules se divisent. Elles sont à l'origine d'un petit massif qui s'insinue dans la cavité primaire du pneumatophore et qui représente l'ectoderme aérifère (Pl. III, 4 ; Fig. 3, D). Au sein de ce tissu, chez la larve âgée de cinq jours, on observe la formation d'une cavité allongée contenant du gaz et qui est la cavité définitive du pneumatophore (Pl. I, 4 ; Pl. III, 5).

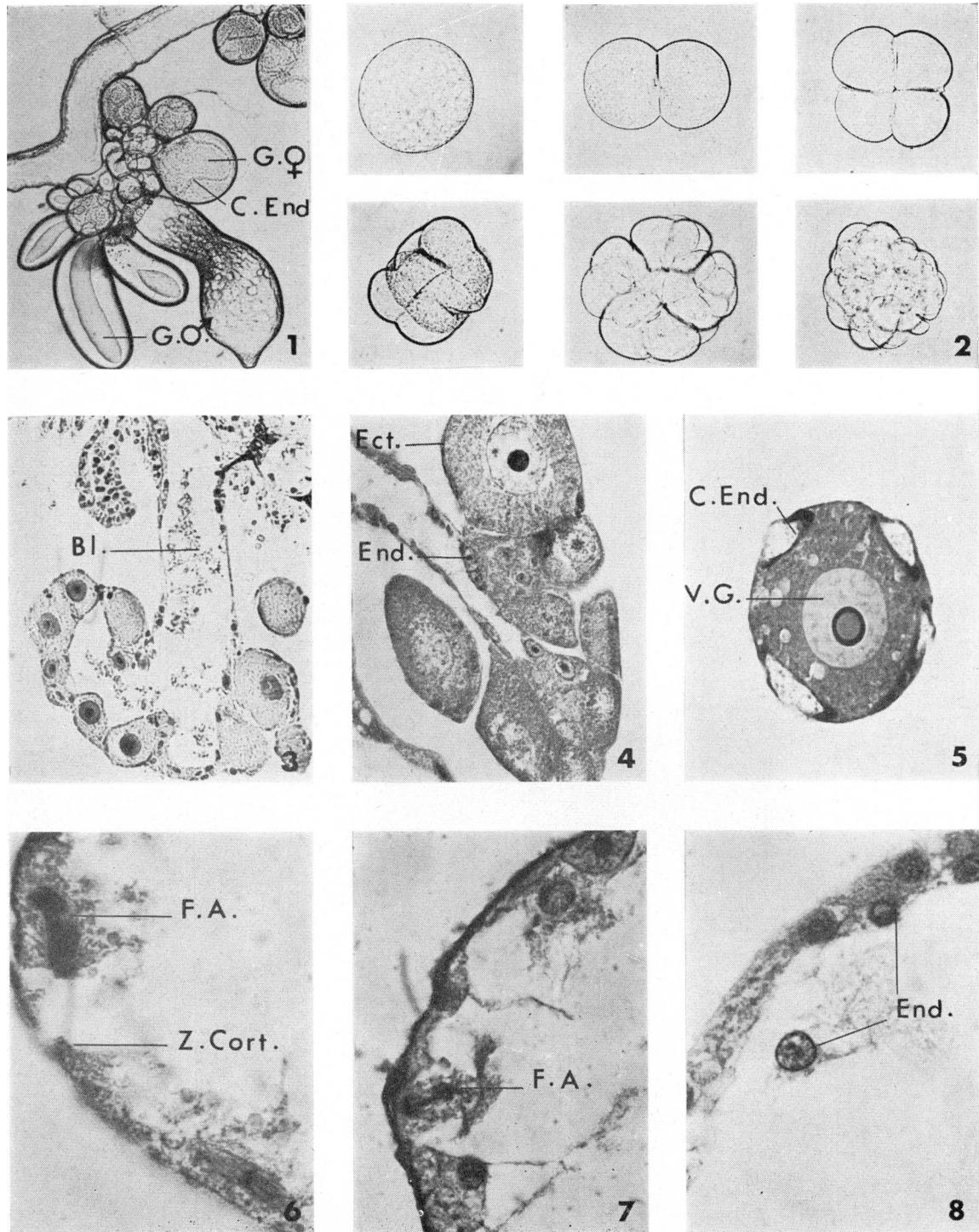
A ce stade, la larve mesure 550  $\mu$  de longueur. Elle présente un étranglement annulaire au niveau de la zone de bourgeonnement du premier filament pêcheur larvaire et prend le nom de siphonula.

#### LA SIPHONULA (Pl. II, 4, 5, 6).

L'évolution de la jeune siphonula en une colonie, pourvue d'un pneumatophore fonctionnel, de cloches natatoires, de bractées et d'organes digestifs, se réalise en quelques jours. Nous décrivons la formation ou l'achèvement de ces différentes structures.

##### I<sup>o</sup> Le pneumatophore.

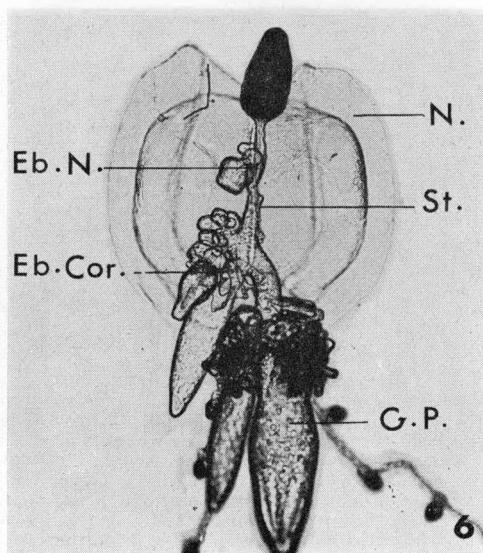
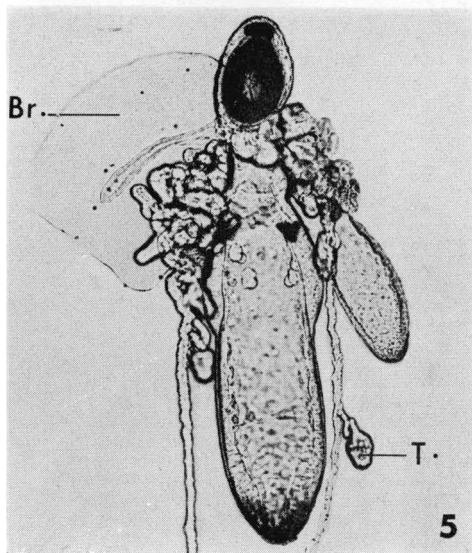
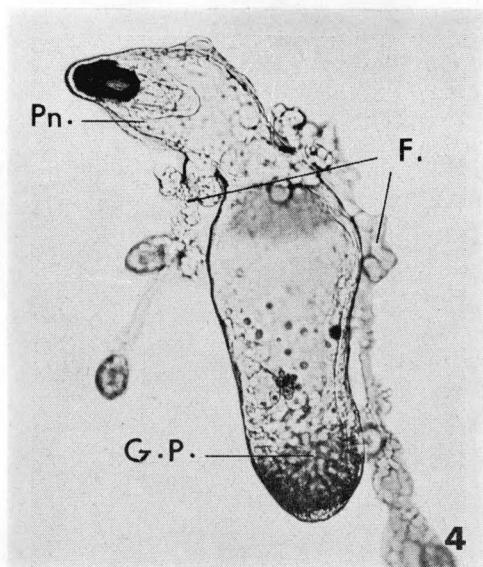
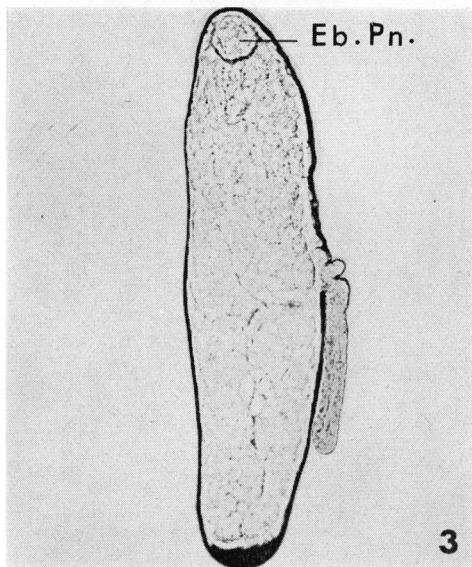
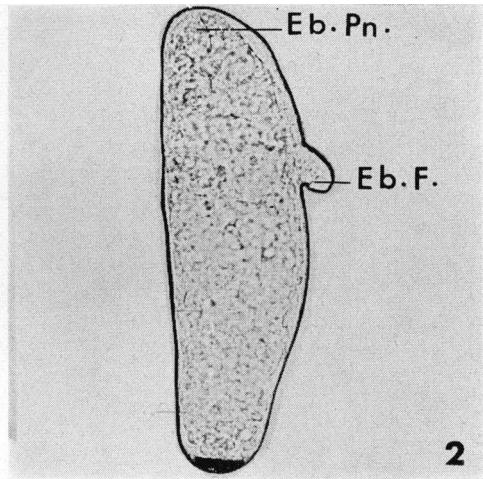
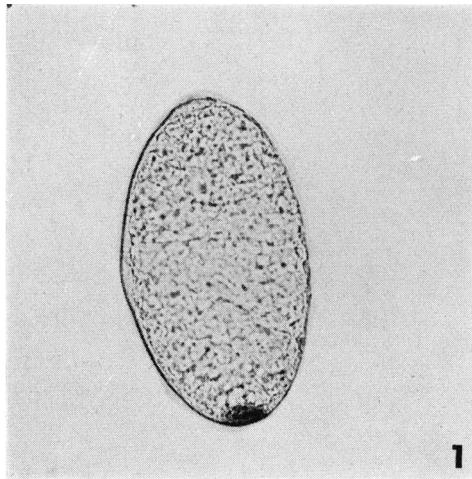
Le pneumatophore qui, chez la planula, n'était qu'une petite ébauche incluse dans le corps embryonnaire, forme, chez la siphonula, toute la partie antérieure de la larve (Pl. II, 4, 5). Il est caractérisé par la présence de la cavité définitive remplie de gaz qui devient de plus en plus vaste et apicale. Autour de cette cavité, l'assise périphérique du nodule d'ectoderme interne forme un revêtement monostratifié et secrète une mince couche de chitine (Fig. 4). Cette assise est interrompue dans la région où a pris naissance l'ectoderme aérifère qui constitue, à ce stade, un petit massif de grosses cellules, au cytoplasme granuleux et très colorable, localisé à la base du pneu-



DANIÈLE CARRÉ

PLANCHE I

1 : grappes de gonophores mâles et femelles à la base d'un dactylozoïde.  
 2 : segmentation de l'œuf.  
 3 : coupe longitudinale d'un jeune blastostyle femelle bien différencié.  
 4 : coupe longitudinale d'un blastostyle femelle bien différencié.  
 5 : coupe dans un oocyte au début de la formation des vésicules vitellines.  
 6 : passage du stade 16 au stade à 32 blastomères par des divisions synchrones dont les fuseaux sont parallèles à la surface de la larve.  
 7 : gastrulation - coupe montrant un fuseau achromatique perpendiculaire à la surface de la larve.  
 8 : coupe dans une très jeune planula montrant des noyaux endodermiques situés contre l'ectoderme et un autre situé au sein du vitellus.



matophore. Au sein de ce tissu aérisé, chez la larve âgée d'une semaine, apparaissent de petites cavités qui ne contiennent pas de gaz mais des granulations présentant une grande affinité tinctoriale et

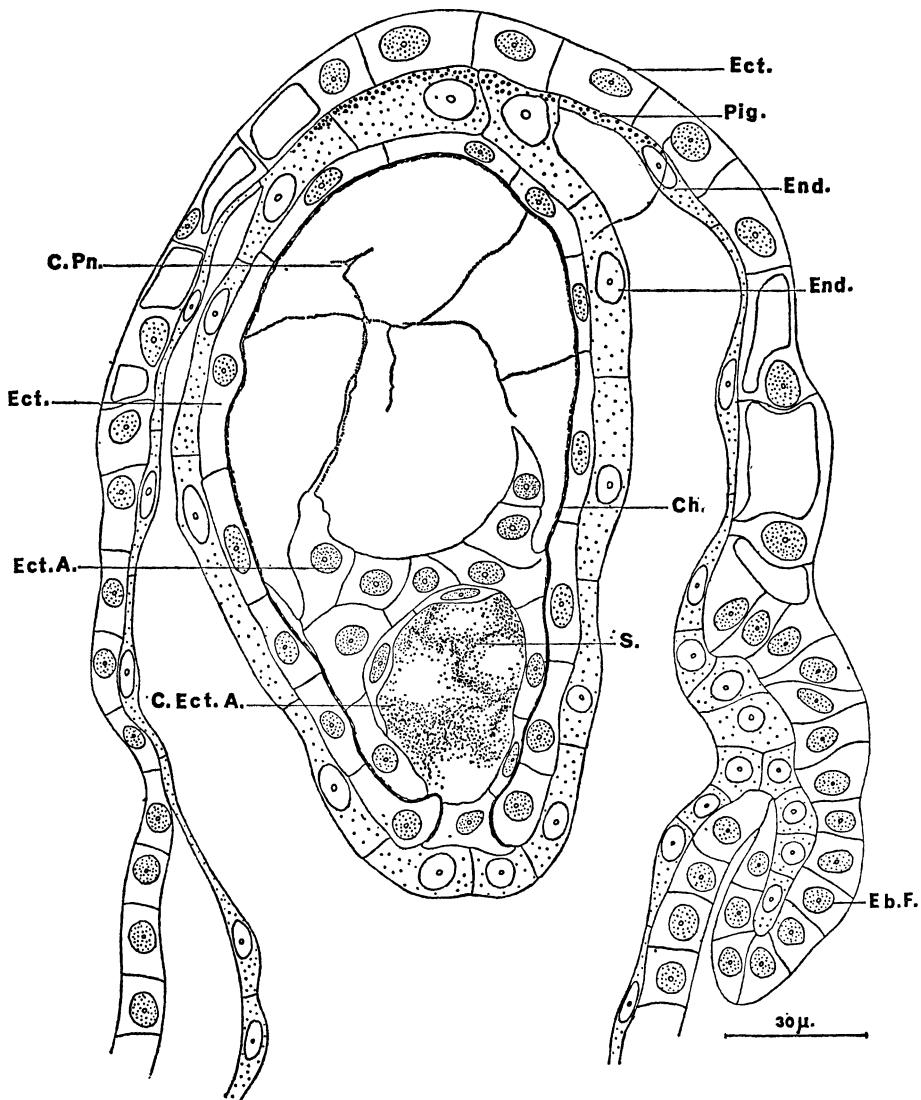


FIG. 4  
Différenciation du pneumatophore de *Nanomia bijuga*.

Pneumatophore d'une siphonula âgée d'une semaine montrant la formation de la cavité définitive et l'apparition d'une cavité dans la région basale du massif d'ectoderme aérisé (coupe longitudinale).

PLANCHE II  
Développement de *Nanomia bijuga*.

1 : planula âgée d'un jour et demi. 2 : planula âgée de 2 jours. 3 : planula âgée de 2 jours et demi. 4 : siphonula âgée d'une semaine. 5 : siphonula âgée d'une vingtaine de jours. 6 : jeune colonie.

ressemblant à des sécrétions (Pl. III, 6). Ces cavités se développent peu à peu, confluent et forment à la base du flotteur des très jeunes colonies, une vaste poche séparée de l'endoderme par une assise de cellules d'ectoderme aérifère (Fig. 4, 5, 6). Chun (1897) décrit des formations semblables chez *Physophora hydrostatica*; il les interprète non comme des cavités, mais comme de grandes cellules ramifiées.

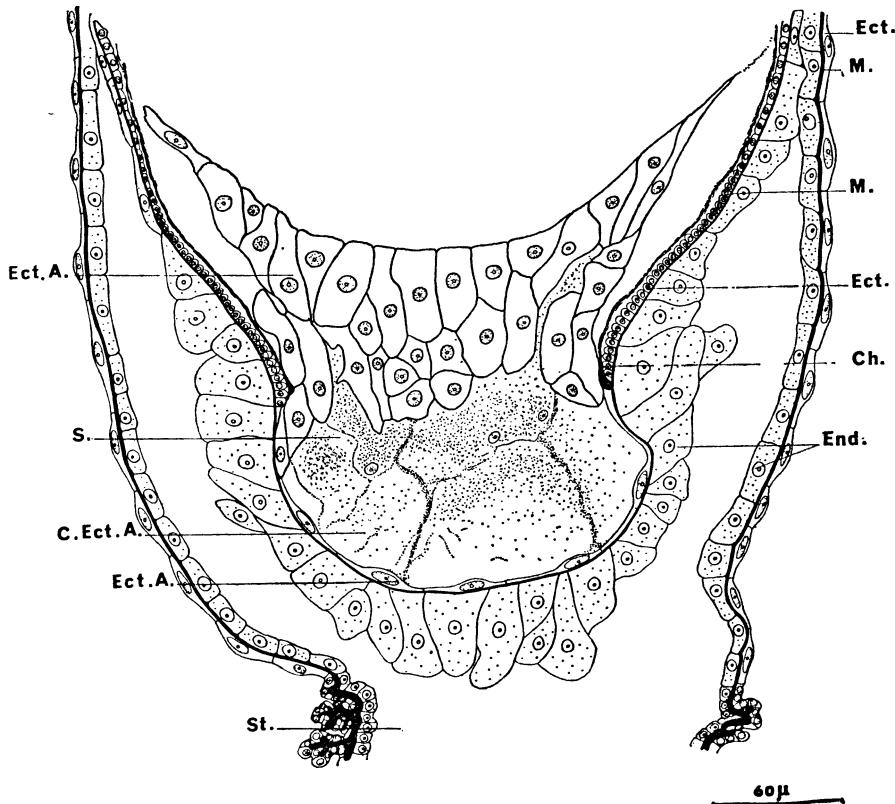


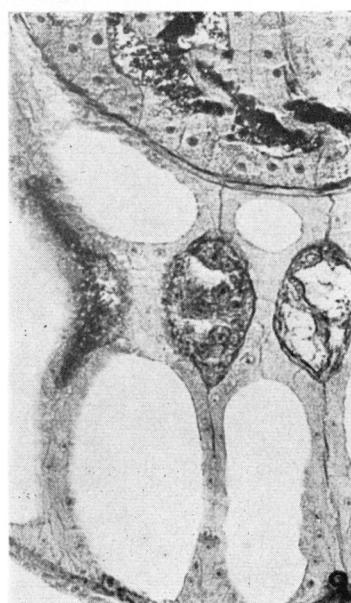
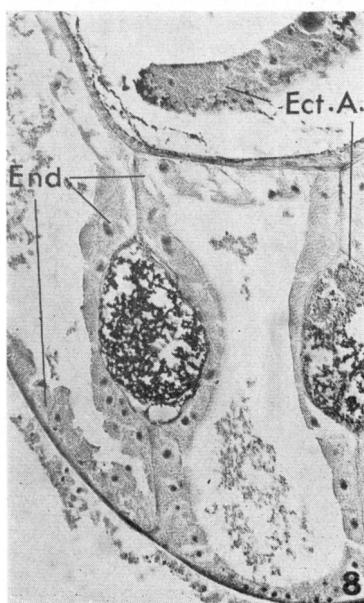
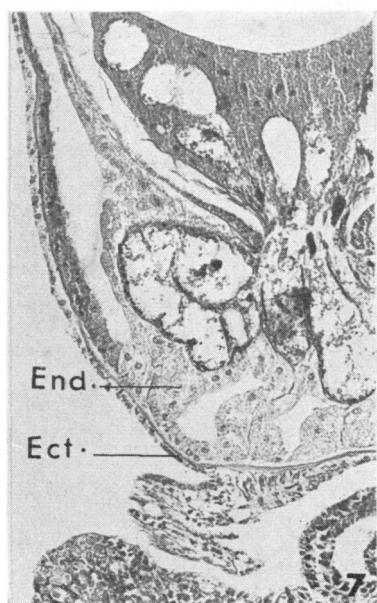
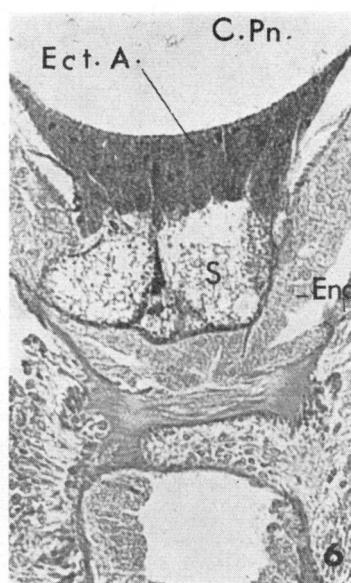
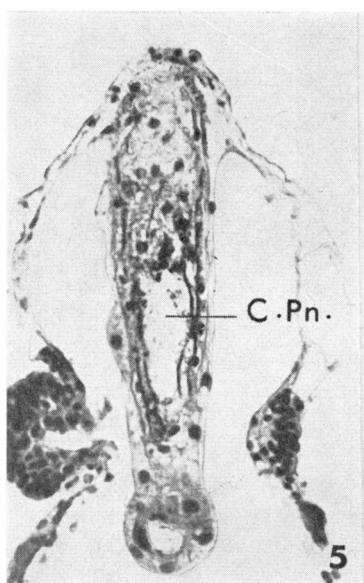
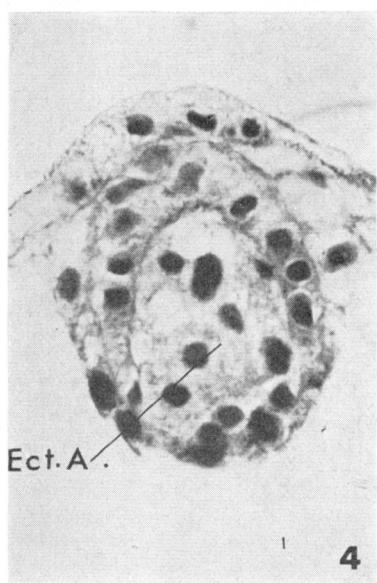
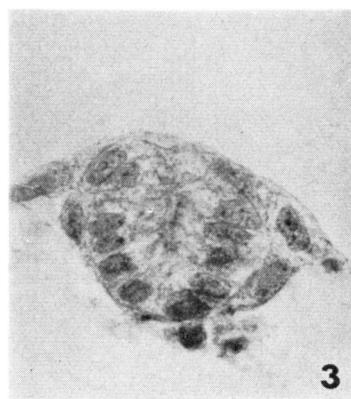
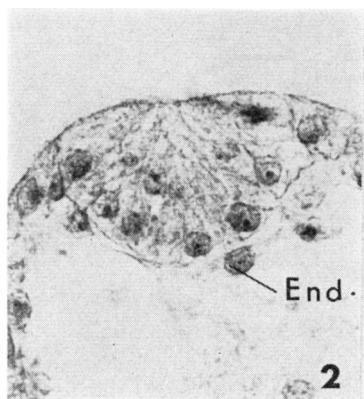
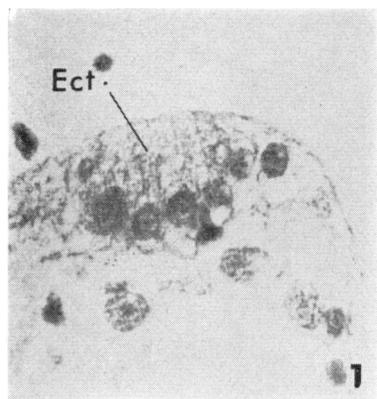
FIG. 5  
Différenciation du pneumatophore de *Nanomia bijuga*.

Partie basale du pneumatophore d'une siphonula âgée de 10 jours. On note un épaississement du feuillet endodermique doublant l'ectoderme interne et l'accroissement de la cavité apparue dans l'ectoderme aérifère (coupe longitudinale).

Chez *Nanomia bijuga*, nous n'avons jamais observé de structures nous permettant de retenir cette interprétation. En même temps qu'apparaissent ces cavités, les cellules du feuillet endodermique doublant les formations d'ectoderme interne, deviennent très hautes (Fig. 5).

PLANCHE III  
Différenciation du pneumatophore.

1, 2, 3 : invagination de l'ectoderme du pôle antérieur de la planula. 4 : formation de l'ectoderme aérifère. 5 : pneumatophore d'une siphonula âgée de cinq jours. 6 : région basale du pneumatophore d'une siphonula âgée d'une vingtaine de jours (coupe axiale). 7 : région basale du pneumatophore d'une jeune colonie (coupe axiale). 8 : région basale du pneumatophore d'une jeune colonie (coupe sagittale). 9 : région basale d'un pneumatophore adulte (coupe parasagittale).





DANIELLE CARRÉ

PLANCHE IV

Zone de transition entre les régions hypostomiale et gastrique du gastrozoïde  
(coupe longitudinale).

Puis, ce feuillet se plisse suivant huit génératrices et forme huit cloisons longitudinales qui s'étendent de l'apex du pneumatophore jusqu'à sa base et relient le feuillet endodermique enveloppant l'ectoderme interne au feuillet d'endoderme accolé contre l'ectoderme externe du pneumatophore (Pl. III, 7 ; Fig. 7, A). Elles délimitent

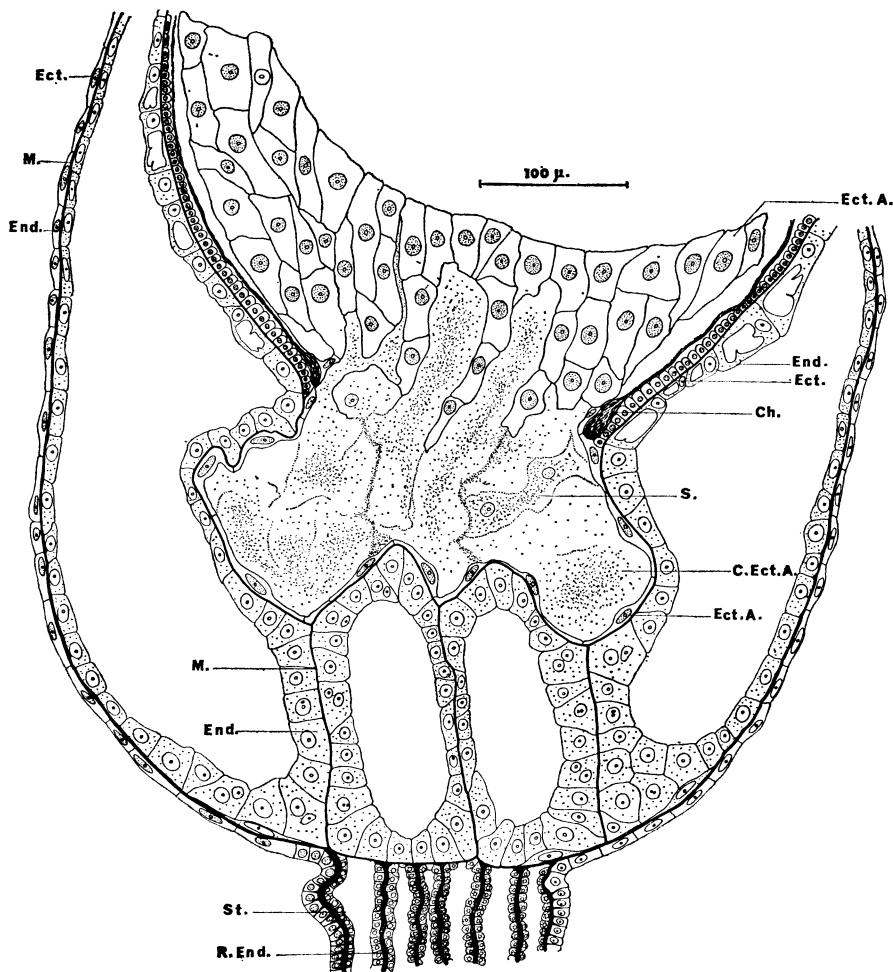


FIG. 6  
Différenciation du pneumatophore de *Nanomia bijuga*.

Partie basale du pneumatophore d'une siphonula âgée. On note les cloisons endodermiques au sein desquelles commencent à s'insinuer les cavités de l'ectoderme aérifère (coupe parasagittale).

ainsi huit cavités longitudinales, en communication avec la cavité gastro-vasculaire de la colonie (Fig. 6 ; Fig. 7, B).

Chez la colonie adulte, les cavités apparues dans le tissu aérifère émettent, en face de chaque cloison endodermique, un prolongement qui s'insinue entre les deux feuillets de la cloison (Pl. III, 7, 8 ; Fig. 6 ; Fig. 7, A). Puis, ces prolongements deviennent sphériques

tandis qu'à leur niveau les travées endodermiques se soudent (Pl. III, 9 ; Fig. 7, B).

Au terme de son développement, le pneumatophore de *Nanomia bijuga* présente ainsi trois types de cavités : la grande cavité apicale contenant du gaz et qui communique directement avec l'extérieur par un pore de néoformation ; les cavités closes du tissu aérisé qui contiennent des grains de sécrétion et qui se prolongent dans les cloisons endodermiques ; les cavités endodermiques qui sont en relation avec la cavité gastro-vasculaire de la colonie.

Les différenciations morphologiques du pneumatophore qui ont été décrites, sont accompagnées de différenciations cytologiques. Les cellules de l'ectoderme externe, banales chez le jeune pneumatophore, présentent, dans leur région superficielle, chez le pneumatophore adulte, une dizaine de grains de sécrétion relativement gros. Bien que leur morphologie soit très différente, elles évoquent des cellules sphéruleuses gastriques. Par ailleurs, nous avons souvent observé, dans ces cellules ectodermiques, de petits corps en forme de virgule dont nous ne pouvons donner aucune interprétation. Les cellules endodermiques présentent aussi une particularité originale : leur cytoplasme, envahi par des granules peu colorables, possède très souvent deux noyaux. Cette particularité ne paraît pas liée à une caryocinèse incomplète, ni à une fusion entre éléments voisins, mais semble résulter d'une division directe des noyaux après division des nucléoles. En effet, on n'observe jamais de figures de division dans l'endoderme du pneumatophore adulte mais, par contre, il est fréquent de noter la présence de deux nucléoles dans les noyaux des cellules uninucléées. Chun (1897) a signalé l'existence de cellules plurinucléées dans divers organes de Siphonophores et les interprète comme le résultat de divisions nucléaires directes, non suivies de cloisonnement. Pérez (1929) décrit des cellules à noyaux multiples dans le spadice des gonophores de la Physalie ; il relie cette particularité morphologique à une activité physiologique intense. Il semble que la même interprétation puisse être avancée pour les cellules des cloisons endodermiques du pneumatophore de *Nanomia bijuga*. Seules, ces cellules sont en relation directe avec la cavité gastro-vasculaire de la colonie et c'est par leur intermédiaire que sont transmis les métabolites aux cellules de l'ectoderme aérisé.

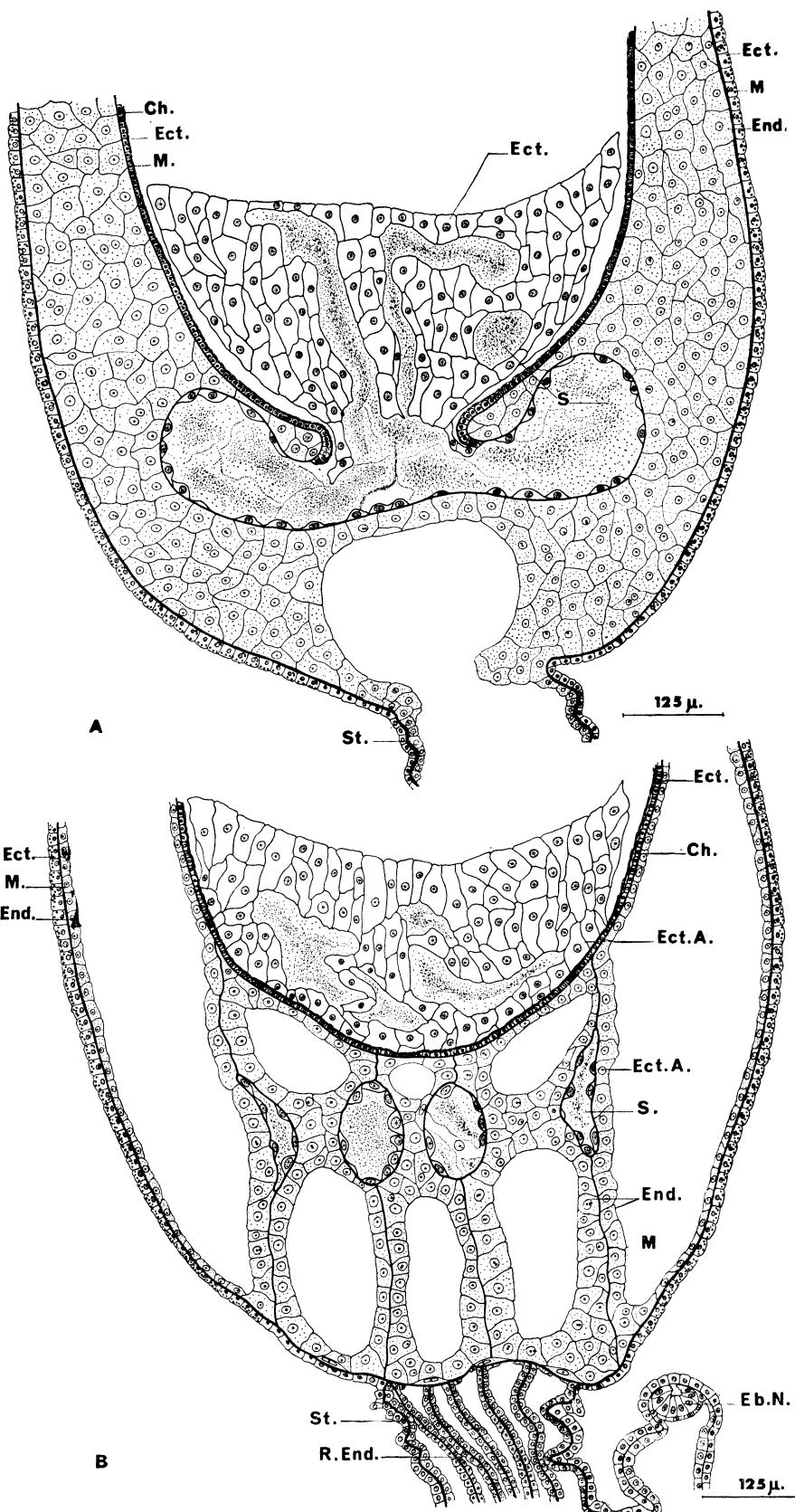
## 2<sup>o</sup> Le gastrozoïde primaire et ses filaments pêcheurs.

Au stade siphonula, le vitellus est presque totalement digéré et, à sa place, se développe une vaste cavité gastro-vasculaire autour de laquelle les régions moyenne et postérieure du corps embryonnaire se différencient en un gastrozoïde primaire.

FIG. 7

Partie basale du pneumatophore d'une colonie de *Nanomia bijuga*.

A : coupe axiale passant par deux cloisons endodermiques et par deux protubérances de l'ectoderme aérisé. B : coupe parasagittale montrant la structure des cloisons endodermiques et la position des prolongements de l'ectoderme aérisé au sein de ces cloisons.



Au pôle postérieur de la larve, dans la région où se percera la bouche du gastrozoïde, les cellules endodermiques deviennent hautes, ciliées ; dans leur partie basale, apparaissent des fibres musculaires circulaires qui s'appuient contre la mésoglée (Pl. IV). Les premières cellules glandulaires différenciées sont des cellules spumeuses hypostomiales, suivant la terminologie définie par Semal - Van Gansen (1954). Ces cellules ont la forme d'une massue et présentent un gros noyau dans leur région basale étroite (Pl. IV). Le cytoplasme du pôle apical contient de grandes vacuoles qui sont pressées les unes contre les autres et limitées par une trame finement granuleuse. Le contenu de ces vacuoles est clair et homogène. Il est coloré en bleu turquoise par le bleu alcian non oxydé à pH 3 et présente, après coloration au mucicarmine et après le P.A.S., des réactions positives qui indiquerait la présence de mucopolysaccharides dans les sécrétions de ces cellules. Lors de la capture d'une proie, tout le contenu des vacuoles s'écoule dans la cavité gastrovasculaire et forme une nappe de mucus. La cellule est alors réduite à sa partie basale renfermant le noyau mais il suffit de quelques heures pour qu'elle reprenne son aspect normal.

Après les cellules spumeuses, des cellules sphéruleuses se différencient dans la région hypostomiale. Elles sont beaucoup plus étroites que les précédentes (Pl. IV). Leur noyau, petit, médian, pourvu d'un gros nucléole, partage la cellule en deux régions. Dans la région basale, le cytoplasme est clair, très finement granuleux, peu colorable. Par contre, au pôle apical, le cytoplasme est envahi par de petites vacuoles très nombreuses, serrées les unes contre les autres, renfermant des grains de sécrétion. Ces cellules sphéruleuses orales ne sont jamais vidées de leur contenu. Elles synthétisent leurs sécrétats au fur et à mesure de leur utilisation et sont donc de type mérocrine.

La région moyenne du gastrozoïde est caractérisée par la présence de cellules sphéruleuses gastriques. Ces cellules, de taille relativement grande, sont en forme de cône ou de massue, suivant la position qu'elles occupent et les pressions qu'elles supportent (Pl. IV). Elles possèdent une région basilaire assez réduite, au cytoplasme dense entourant le noyau. Puis la cellule s'élargit et présente de très gros grains de sécrétion sphériques. Ces cellules gastriques se vident complètement de leur contenu au cours de la digestion et se colorent de façon variable suivant le stade d'élaboration de leurs sécrétats.

Il convient de noter que la localisation dans les régions hypostomiale ou moyenne de chacun de ces types de cellules glandulaires n'est pas rigoureuse. Il existe une large zone de transition où ces trois catégories de cellules coexistent (Pl. IV).

Dans la portion basale du gastrozoïde, l'endoderme est dépourvu d'éléments glandulaires. Il est formé de grandes cellules ciliées assez plates. Certaines font légèrement saillie dans la cavité gastrique et présentent une grande vacuole pouvant renfermer des nématocystes déchargés et des déchets.

L'ectoderme du gastrozoïde forme un mince feuillet cilié sans différenciations apparentes.

A la base du gastrozoïde primaire se sont développés deux filaments pêcheurs larvaires qui s'étendent dans des directions opposées

(Pl. II, 4, 5). Sur chacun de ces filaments bourgeonnent cinq à six tentilles peu différenciées, typiques des larves de *Physonectes* et différentes des tentilles adultes définitives.

### 3<sup>e</sup> Bourgeonnement des nectophores et des cormidies.

La zone d'étranglement qui, chez la jeune siphonula, sépare le pneumatophore du gastrozoïde primaire, s'allonge dans la suite du développement et forme un tube creux, le stolon (Pl. II, 5, 6). Sur ce petit axe, bourgeonne, au-dessus du gastrozoïde primaire, une bractée qui recouvre la première cormidie (Pl. II, 5). Puis, dans la région proximale du stolon, apparaissent des ébauches de cloches natatoires dont le développement a pu être suivi sur des larves et de jeunes colonies recueillies dans des échantillons de plancton. Il se forme d'abord une petite excroissance ecto-endodermique au sommet de laquelle s'isole, aux dépens de l'ectoderme, un petit nodule médusaire typique (Fig. 7, B) qui évolue en un nectophore fonctionnel (Pl. II, 6).

En même temps que se développent les premières cloches nataires, on observe, sur la partie distale du stolon, le bourgeonnement de nouvelles cormidies repoussant le gastrozoïde primaire. On a alors une jeune colonie (Pl. II, 6).

## EXPÉRIMENTATION.

Nous avons obtenu de nombreuses larves de *Nanomia bijuga*, ce qui nous a permis de tenter quelques expériences classiques depuis les travaux de Teissier (1931).

Nous avons isolé mécaniquement, à l'aide de fils de verre, les blastomères de larves aux stades 2, 4, 8 et 16. Dans tous les cas, nous avons obtenu de petites planulas parfaitement constituées. Dans l'une des expériences faite sur un stade à huit blastomères, nous avons obtenu huit planulas dont sept ont formé l'ébauche du pneumatophore et du premier filament pêcheur larvaire avant de dégénérer, probablement par manque de substances nutritives.

D'autre part, nous avons partagé en deux des gastrulas et de jeunes planulas. Dans tous les cas, il y a eu régulation.

Enfin, nous avons sectionné en deux fragments antérieur et postérieur des larves présentant une ébauche de pneumatophore : les régions antérieures ont évolué en de petites siphonulas sans gastrozoïde qui ont dégénéré, les régions postérieures ont ébauché la différenciation d'un gastrozoïde primaire mais n'ont jamais différencié de pneumatophore. Il apparaît donc que les possibilités de régulation sont totales jusque chez la jeune planula et disparaissent au moment de la formation des premières ébauches.

Nous avons tenté d'effectuer des marques colorées sur des stades à deux blastomères en posant, soit au pôle animal, soit au pôle végétatif, une parcelle de gélose imprégnée de rouge neutre. Dans la majorité des cas, au bout de vingt-quatre heures, le colorant avait

diffusé dans toute la larve. Chez quelques planulas, nous avons observé une coloration plus intense au niveau de l'endoderme du pôle antérieur, mais ce résultat est trop partiel pour nous permettre d'établir l'existence d'une polarité chez les œufs de Siphonophores.

En marge de ces expériences, les observations que nous avons relatées sur la segmentation et le mode de gastrulation établissent que le matériel ectodermique est situé à la périphérie de l'œuf tandis que le matériel endodermique est localisé dans la région profonde.

### CONCLUSIONS.

L'étude histologique du développement de *Nanomia bijuga*, nous amène aux conclusions suivantes :

- 1 - la segmentation de l'œuf, totale et égale, aboutit à une sterroblastula ;
- 2 - la gastrulation s'effectue par délamination primaire ;
- 3 - la gastrula se transforme en planula par la formation d'une assise continue d'endoderme au pôle antérieur et sur la face ventrale de la larve ;
- 4 - l'ectoderme du pôle antérieur s'invagine et isole un petit nodule d'ectoderme interne, ébauche du pneumatophore. La larve prend alors le nom de siphonula ;
- 5 - la transformation de la siphonula en jeune colonie est caractérisée par l'achèvement du pneumatophore qui différencie le tissu aérifère et se creuse de plusieurs cavités ; la différenciation du gastrozoïde primaire qui acquiert les trois types de cellules glandulaires endodermiques définies par Semal - Van Gansen ; le bourgeonnement, entre le pneumatophore et le gastrozoïde primaire, des premiers nectophores et des cormidies.

Ce travail m'a permis de retrouver, dans la formation du pneumatophore, les mêmes étapes que celles décrites chez *Forskalia edwardsi* (Carré D., 1967). Par ailleurs, j'ai été amenée à discuter les notions de morula vraie, de délamination secondaire et d'endoderme primaire, mais je ne puis tirer de cette étude, portant sur une seule espèce, aucune conclusion générale sur les premiers stades du développement des Siphonophores.

### Summary

The histological study of the first developmental stages of the Siphonophora *Nanomia bijuga* shows that the segmentation leads to a sterroblastula which changes into a gastrula, by primary delamination. The gastrula evolves into a planula, the ectodermic cells of the anterior pole of which invaginate, to form the internal ectoderm of the pneumatophore. The differentiation of this pneumatophore is described.

The author studies also the different kinds of glandular cells of the primary gastrozoid and the development of gonophores in young colonies.

Finally, some experiments are described, showing the possibility of regulation in the larvae.

### Zusammenfassung

Das histologische Studium der ersten Entwicklungs Stadien von Siphonophora *Nanomia bijuga* zeigt dass die Segmentierung eine Sterroblastula gibt welche sich durch primäre Delamination in eine Gastrula verwandelt. Diese letztere entwickelt sich zu einer Planula deren ektodermalen zelen des vorteren Poles sich einstülpfen, um das innere Ektoderm des Pneumatophorus zu bilden. Die Differenzierung des Letzteren wird beschrieben.

Der Autor studiert auch die verschiedenen Kategorien der Drüsenzellen des primären Gastrozoids und die Entwicklung der Gonophoren in jungen Kolonien.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUILLOU, J., 1966. — Cellules glandulaires des Hydroïdes et Hydroméduses. Leur structure et la nature de leur sécrétion. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 157-205.
- CARRÉ, C., 1968. — Description d'un Siphonophore Agalmidae, *Cordagalma cordiformis* Totton, 1932. *Beaufortia*, 16, 212, pp. 79-86, 3 pl.
- CARRÉ, D., 1967. — Etude du développement de *Lensia conoidea* (Siphonophore Calycophore) et de *Forskalia edwardsi* (Siphonophore Physonecte). *Cah. Biol. Mar.*, 8, pp. 233-251, 2 pl., 4 fig.
- CHUN, C., 1897. — Die Siphonophoren der Plankton. *Expedition Ergebni. Plankton Exp.* 2 K.b., pp. 1-126, 8 pl.
- CHUN, C., 1897. — Ueber den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. *Verh. deutsch. Zool. Ges.* 7, pp. 48-111, 29 fig.
- DAWYDOFF, C., 1928. — Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés, XIV, 930 p., 509 fig., Paris.
- FEWKES, W., 1885. — On the development of *Agalma*. Studies from the Newport Marine Laboratory. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 11, pp. 232-275.
- LOCKMANN, L., 1914. — Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Zeit. Wiss. Zool.*, 108, pp. 258-289, 1 pl.
- METSCHNIKOFF, E., 1870. — Contribution à la connaissance des Siphonophores et des Méduses. *Mem. Soc. Amis Sci. nat. Moscou*, 8, pp. 295-370, 6 pl. (en russe).
- METSCHNIKOFF, E., 1874. — Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeit. Wiss. Zool.*, 24, pp. 15-83, 10 pl.
- PÉREZ, C., 1929. — Division directe des noyaux dans le spadice des gonophores chez la Physalie. *Arch. Anat. micr.*, 25, pp. 548-554, 6 fig.
- SEMAL - VAN GANSEN, P., 1954. — Etude d'une espèce *Hydra attenuata* Pallas. L'histologie de l'endoderme de l'Hydre d'eau douce. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 85, pp. 187-278.
- TEISSIER, G., 1931. — Etude expérimentale du développement de quelques Hydraires. *Ann. Soc. nat. Zool.* (10), 14, pp. 5-59.
- TOTTON, A.K., 1965. — A synopsis of the Siphonophora. London, British Museum (Natural History), VIII, 230 p., 153 fig., 40 pl.
- WOLTERECK, R., 1905. — Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks mit einem Abhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. III. *Zeit. Wiss. Zool.*, 82, pp. 611-637, 21 fig.

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

Bl. : blastostyle ; Br. : bractée ; C.End. : canal endodermique ; C.Ect.A. : cavité de l'ectoderme aérifère ; C.Pn. : cavité définitive du pneumatophore ; C.Pr. : cavité primaire du pneumatophore ; C.Sp. : cellule glandulaire spumeuse hypostomiale ; C.Sph.H. : cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale ; C.Sph.G. : cellule glandulaire sphéruleuse gastrique ; Ch. : chitine ; Eb.Cor. : ébauches de cormidies ; Eb.F. : ébauche du premier filament pécheur larvaire ; Eb.N. : ébauche d'un nectophore ; Eb.Pn. : ébauche du pneumatophore ; Ect. : ectoderme ; Ect.A. : ectoderme aérifère ; End. : endoderme ; F. : filament pécheur ; F.A. : fuseau achromatique ; F.M. : fibres musculaires ; G.♀ : gonophore femelle ; G.♂ : gonophore mâle ; G.P. : gastrozoïde primaire ; M. : mésoglée ; N. : nectophore ; O. : oocyte ; Pig. : pigment ; Pn. : pneumatophore ; R.End. : repli endodermique ; S. : sécrétions ; St. : stolon ; T. : tentille ; Vit. : vitellus ; V.G. : vésicule germinative ; Z.Cort. : zone corticale.