

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT D'*HALISTEMMA RUBRUM* (VOGT, 1852) SIPHONOPHORE PHYSONECTE AGALMIDAE.

par

Danièle Carré

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

Résumé

Metschnikoff (1874) et Woltereck (1905) avaient donné deux descriptions contradictoires de la morphologie du développement du Siphonophore Physonecte *Halistemma rubrum*. L'auteur confirme les observations de Metschnikoff et étudie l'histologie, inconnue jusque-là, des principaux stades larvaires. Il montre que la segmentation n'aboutit pas à la formation d'une morula vraie, contrairement à ce qui est généralement admis chez les Siphonophores, mais à une blastula d'un type spécial qui se transforme en gastrula par délamination primaire. Au stade planula, une invagination ectodermique donne l'ébauche du pneumatophore tandis qu'à côté de cet organe une cloche natatoire se différencie à partir d'un nodule médusaire isolé par délamination de l'ectoderme. L'auteur compare le développement du pneumatophore avec celui du nectophore et conclut que ces deux organes ont des modes de différenciation particuliers qui ne permettent pas de les homologuer.

INTRODUCTION

Le développement d'*Halistemma rubrum* a été étudié pour la première fois par Metschnikoff en 1874. Cet auteur décrit une jeune larve siphonula pourvue d'un pneumatophore, de plusieurs cloches natatoires et ne possédant pas encore de bractées. En 1905, Woltereck reprend cette étude et donne de la siphonula d'*Halistemma rubrum* une description différente. Selon cet auteur, ce ne sont pas des cloches natatoires qui se différencient à côté du pneumatophore, mais une grande bractée larvaire apicale.

Depuis aucun travail n'avait été entrepris sur ce sujet et, devant ces données contradictoires, il nous a semblé intéressant de suivre les principales étapes de ce développement, en nous attachant plus particulièrement à leur aspect histologique négligé jusque-là.

Matériel et élevage

Nous avons récolté en mars, à l'entrée de la rade de Villefranche-sur-Mer, près de la surface, une colonie d'*Halistemma rubrum* mesu-

rant environ un mètre de longueur. Ces grandes colonies, avec des gonophores mûrs, ne se rencontrent que rarement. Le spécimen a été placé dans un bac et nous avons recueilli les gonophores mâles et femelles au fur et à mesure de leur libération.

Les œufs puis les larves ont été élevés en chambre fraîche, sur le plateau d'une berceuse et l'eau des cristallisoirs renouvelée tous les jours.

L'étude morphologique a été faite à partir de spécimens vivants observés au microscope et photographiés. Par ailleurs, après fixation dans du Bouin aqueux ou du liquide de Champy, puis inclusion dans la paraffine, les principaux stades larvaires ont été débités en coupes sériees de 5 μ d'épaisseur et colorés. Les colorations les plus employées ont été : trichromique de Prenant, glychémalun de Mayer et picro-indigo-carmin, Feulgen, Hotchkiss Mac Manus (PAS).

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

A.	: anisorhizes.
Br.	: bractée.
C. O.	: cavité ombrellaire.
C. Pn.	: cavité définitive du pneumatophore.
C. Pr.	: cavité primaire.
Ch.	: chitine.
Cn.	: cnidobande.
Eb. C. Pn.	: ébauche de la cavité définitive du pneumatophore.
Eb. N ₁ .	: ébauche du nectophore larvaire.
Eb. N ₂ .	: ébauche du deuxième nectophore.
Eb. N ₃ .	: ébauche du troisième nectophore.
Eb. Pn.	: ébauche du pneumatophore.
Ect.	: ectoderme.
Ect. A.	: ectoderme aérifère.
End.	: endoderme.
F. T.	: filament terminal.
G. ♀	: gonophore femelle.
G. ♂	: gonophore mâle.
Gr.	: granulations.
L. O.	: lame ombrellaire.
M.	: mésoglée.
N.	: noyau.
N ₁ .	: nectophore larvaire.
N ₂ .	: deuxième nectophore.
N. etc.	: noyau ectodermique.
N. end.	: noyau endodermique.
N. M ₁ .	: nodule médusaire du nectophore larvaire.
N. M ₂ .	: nodule médusaire du deuxième nectophore.
N. M ₃ .	: nodule médusaire du troisième nectophore.
P. N ₁ .	: pédoncule du nectophore larvaire.
Pn.	: pneumatophore.
S.	: sécrétions.
St.	: sténotèle.
Vit.	: vitellus.
Z. cort.	: zone corticale.

L'œuf et la segmentation

Les gonophores femelles d'*Halistemma rubrum* forment une ou deux grappes pédonculées, insérées dans la région moyenne de chaque cormidie (Pl. I, 1). Chaque gonophore est constitué par une petite méduse dont le manubrium, dépourvu de bouche, renferme un œuf unique, volumineux (600 μ de diamètre), qui occupe toute la cavité sous-ombrellaire. La maturation de l'œuf se produit avant la ponte et les

globules polaires apparaissent en position à peu près constante près du pôle distal. Puis, le médusoïde femelle se détache du stolon et se maintient en pleine eau pendant quelques heures, grâce aux battements des cils de l'ectoderme ombrellaire, jusqu'à ce que le manubrium se déchire, libérant l'œuf dans l'eau de mer. Au moment de la ponte, l'œuf est entouré d'une membrane extrêmement fine, dont nous ne

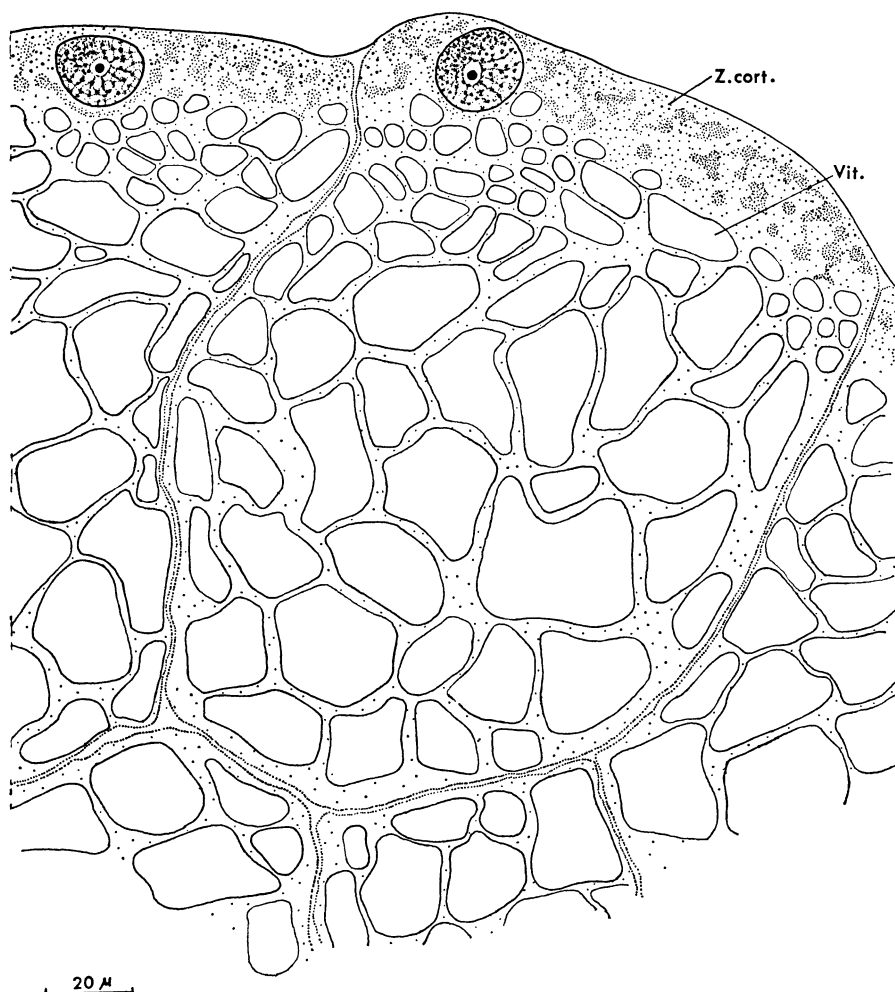


FIG. 1
Segmentation d'*Halistemma rubrum*.

Figure montrant la dualité de structure d'un blastomère au stade sterroblastula.

pouvons pas préciser la nature, et qui fait défaut à l'emplacement des globules polaires. Il présente une zone corticale granuleuse et une région interne dont la trame contient les vésicules vitellines.

Aussitôt après la ponte, des spermatozoïdes se rassemblent autour de l'œuf, surtout à l'endroit où ont été émis les globules polaires et il est vraisemblable que la fécondation se produit dans cette zone.

Il convient de noter le petit nombre de larves obtenues à partir de la fécondation de nombreux œufs d'*Halistemma rubrum*. Seuls, quelques-uns des œufs fécondés dans les minutes suivant leur libération du manubrium, ont évolué normalement. Les autres sont restés non segmentés ou ont amorcé un début de segmentation, chaque division étant suivie d'une dissociation des deux blastomères formés. Il semble que les œufs d'*Halistemma rubrum* soient très fragiles et il est possible que l'existence d'une fine membrane autour de l'œuf représente un obstacle à la fécondation comme cela a déjà été signalé chez *Hippopodius hippopus* (Metschnikoff, 1874).

La segmentation débute une dizaine de minutes après la fécondation. Le premier plan de clivage, méridien, apparaît au pôle de maturation ; il divise l'œuf en deux blastomères égaux réunis seulement par un fin pédoncule cytoplasmique. Puis, ces deux blastomères se rapprochent et s'accolent avant que ne s'ébauche le second plan de clivage en position équatoriale. La troisième division s'effectue suivant un plan perpendiculaire aux précédents et conduit à deux quartettes de blastomères identiques.

Le stade à 16 blastomères est formé par deux assises sensiblement superposées de huit cellules et le passage au stade à 32 blastomères se fait par une série de mitoses plus ou moins synchrones dont tous les fuseaux sont parallèles à la surface de la larve. Des coupes histologiques effectuées dans un tel stade montrent que l'embryon est formé par une seule assise de blastomères tous identiques mais possédant une structure très hétérogène. La région corticale des cellules, où se trouve le noyau, est granuleuse, très colorable, tandis que le pôle interne de structure vacuolaire renferme le vitellus (Fig. 1). Cette larve ne nous semble pas correspondre à la définition d'une morula vraie et nous la qualifions de sterroblastula, comme nous avons déjà désigné ce même stade chez *Nanomia bijuga* (Carré D., 1969). Jusqu'à cette étape, la segmentation peut être qualifiée de totale et égale. Dans la suite du développement, seul le cytoplasme situé à la périphérie de la larve se divise en même temps que les noyaux tandis que la masse cytoplasmique interne qui renferme les réserves vitellines, ne semble plus concernée par les mitoses. Ceci aboutit à la formation d'une assise périphérique distincte de la masse du vitellus et au stade sterroblastula succède un stade pérblastula (Fig. 2).

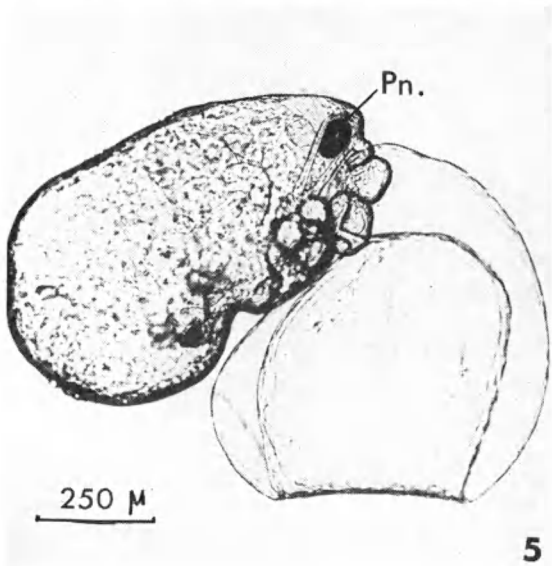
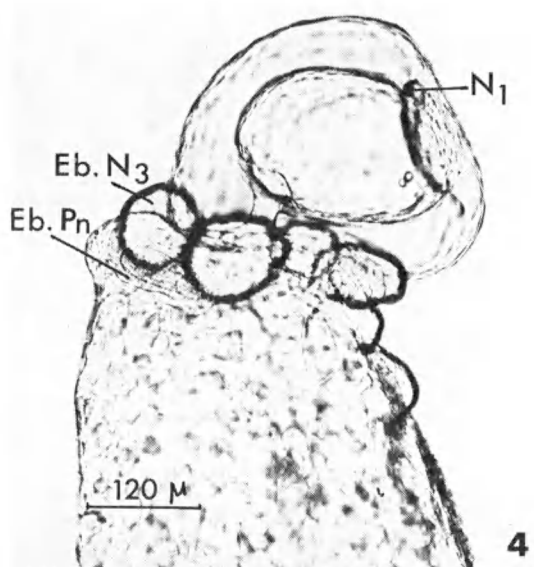
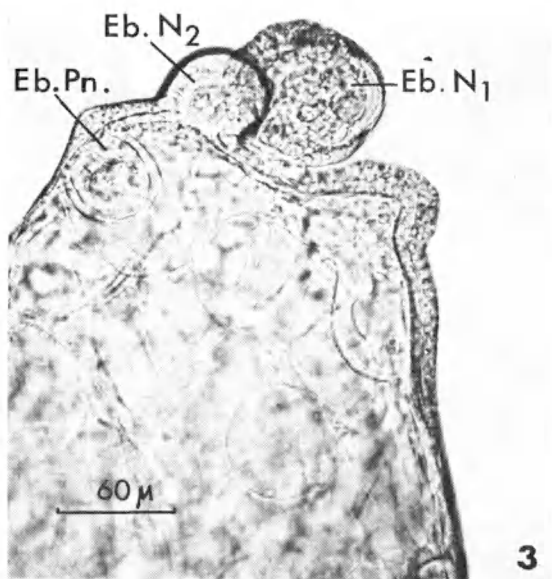
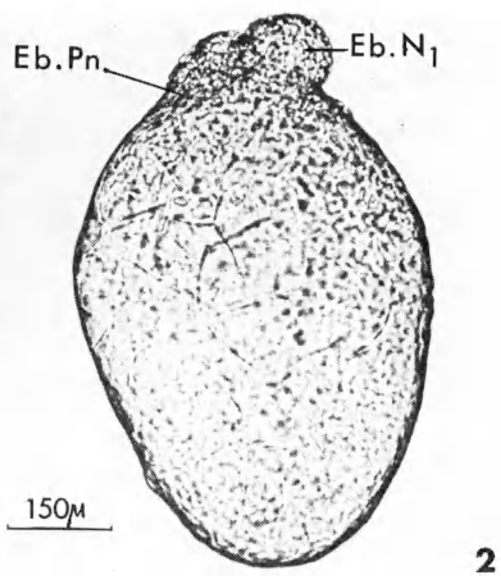
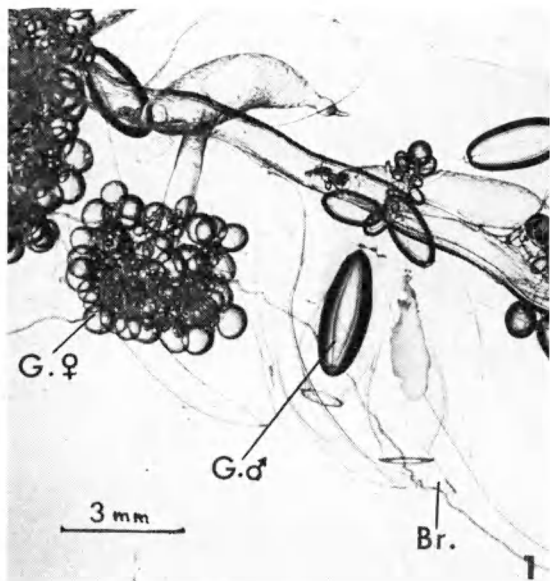
La gastrula

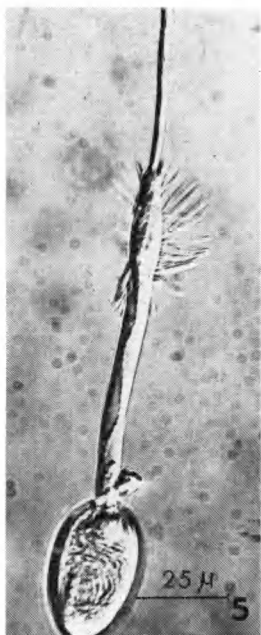
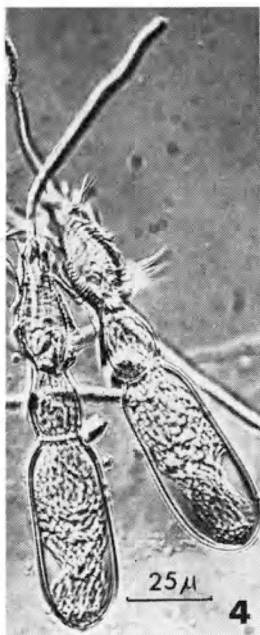
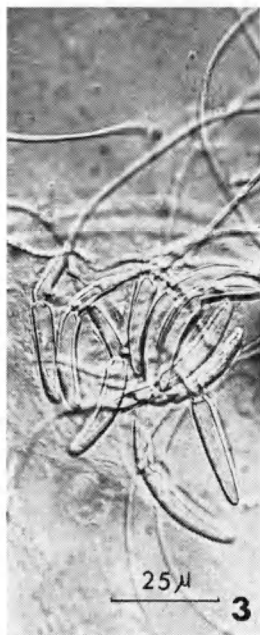
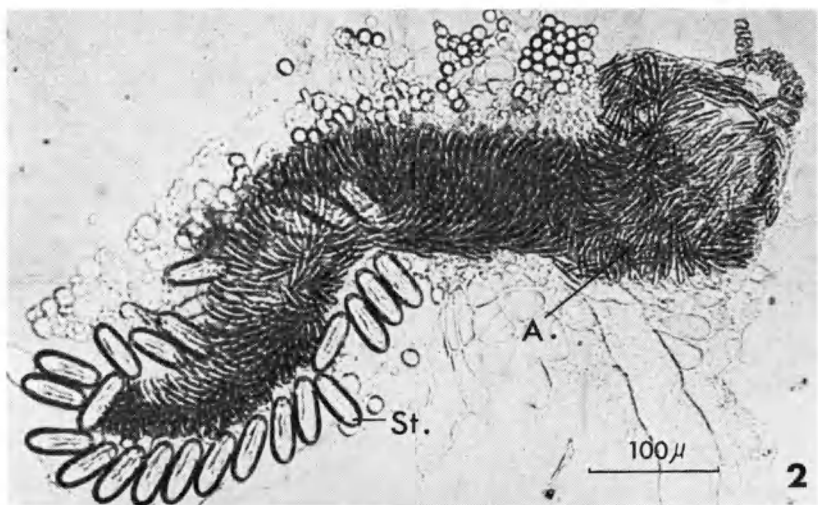
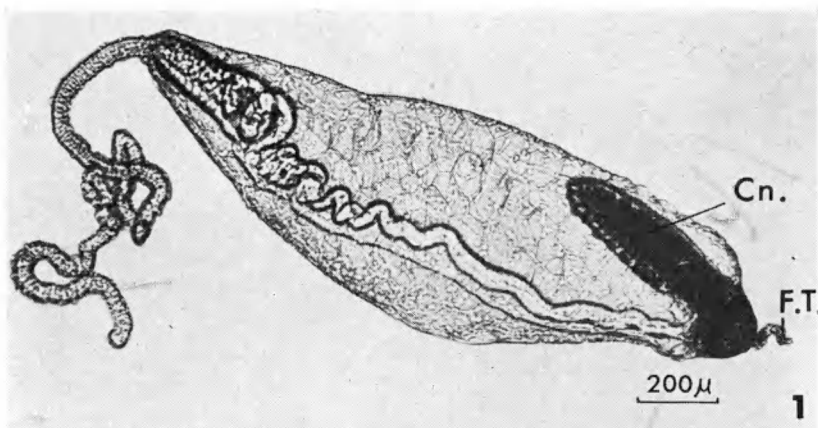
La gastrulation est un phénomène peu apparent qui peut débiter au stade à 32 blastomères mais qui, le plus souvent, se produit chez la pérblastula. Nous avons pu suivre ce processus sur des coupes histologiques. Certains noyaux de l'embryon se divisent suivant des plans perpendiculaires ou obliques par rapport à la surface de la

PLANCHE I

Développement d'*Halistemma rubrum*.

1 - Portion de stolon avec gonophores ; 2 - planula âgée de deux jours et demi ; 3 - planula âgée de trois jours ; 4 - jeune siphonula âgée de six jours ; 5 - siphonula âgée d'une semaine ; 6 - jeune colonie.





DANIÉLE CARRÉ

PLANCHE II

Cnidome larvaire d'*Halistemma rubrum*.

1 - Tentille larvaire ; 2 - cnidobande d'une tentille larvaire ; 3 - anisorhizes d'une tentille larvaire ; 4 - sténotèles d'une tentille larvaire ; 5 - eurytèle d'une bractée larvaire.

larve. Ainsi se différencie une assise superficielle, qui forme l'ectoderme, et l'ébauche du feuillet endodermique représenté, à ce stade, par les noyaux situés sous le feuillet ectodermique, à la périphérie du vitellus (Fig. 2).

Nous pensons que ce mode de formation de l'endoderme peut être qualifié, suivant les définitions données par Dawydoff, de gastrulation par délamination primaire.

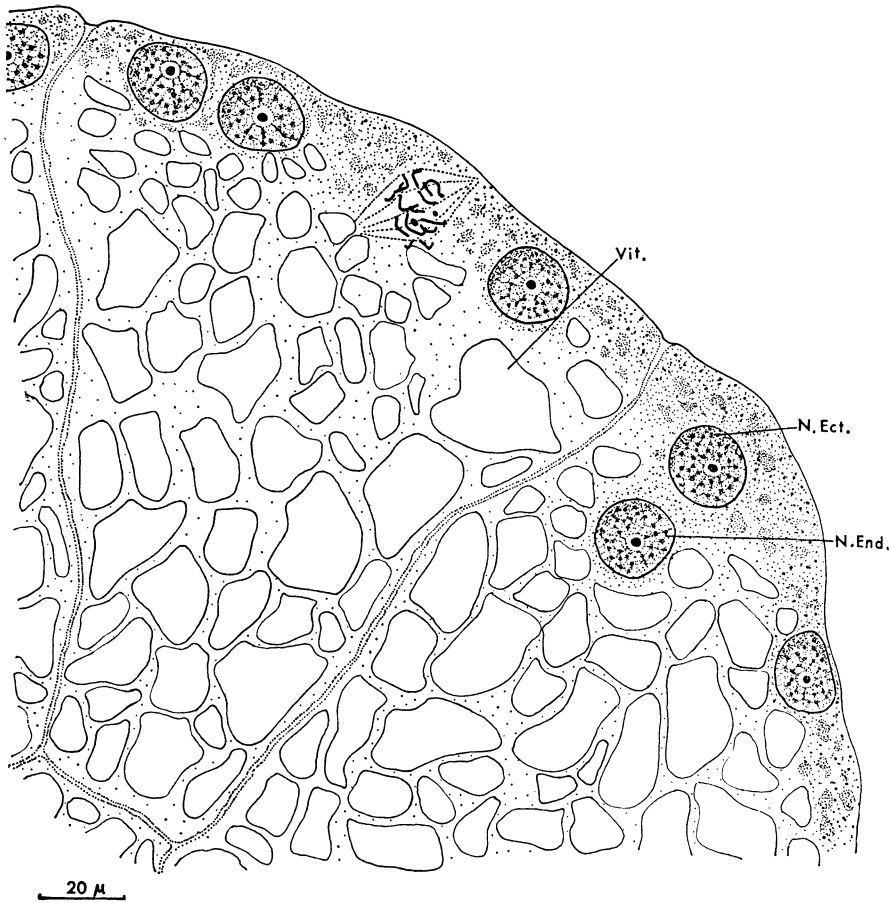


FIG. 2
Gastrulation au stade pérblastula.

La planula

Le stade gastrula est très fugitif et, un jour après la ponte, les cristallisoirs contiennent de petites planulas ovoïdes de 750μ de longueur qui nagent en tournant sur elles-mêmes.

1° La jeune planula.

Au pôle apical de l'embryon, les cellules ectoblastiques se divisent et forment un feuillet épais, monostratifié, sans différenciations

cytologiques notables. Dans cette région, les noyaux endoblastiques, isolés lors de la gastrulation, restent, pour la plupart, contre la face interne de l'ectoderme où ils se multiplient et donnent un revêtement continu de grosses cellules cubiques.

Dans la région moyenne et au pôle postérieur de la larve, l'ectoderme est constitué par de grandes cellules plates, se divisant peu, contre lesquelles on observe, de place en place, de gros noyaux endodermiques.

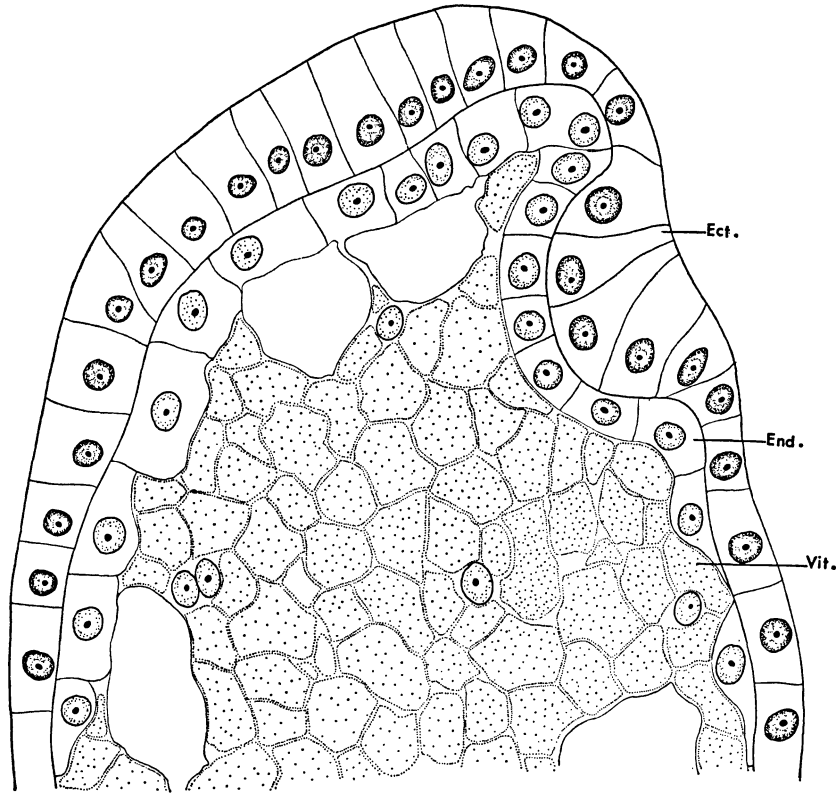


FIG. 3

Différenciation du pneumatophore d'*Halistemma rubrum*.

Invagination de l'ectoderme au pôle antérieur de la planula (coupe longitudinale).

L'intérieur de la planula, occupé par des réserves vitellines encore importantes, présente quelques noyaux endodermiques. Ces noyaux, qui ont émigré après la gastrulation entre les vésicules du vitellus, ne paraissent jamais pycnotiques ; ils peuvent se multiplier et il est fréquent d'observer des groupes de trois ou quatre noyaux accolés. Nous pensons que ce sont des éléments de réserve qui participent, à un stade plus ou moins précoce, à la formation du revêtement endodermique de l'embryon.

2° La planula âgée de 2 jours 1/2.

A ce stade, une coloration orangée apparaît sur la face ventrale tandis qu'au pôle apical se différencient les ébauches du pneumatophore et du premier nectophore (Pl. I, 2).

Pneumatophore.

Dans la région dorso-apicale, quelques cellules se divisent suivant des plans perpendiculaires à la surface de la larve et s'organisent

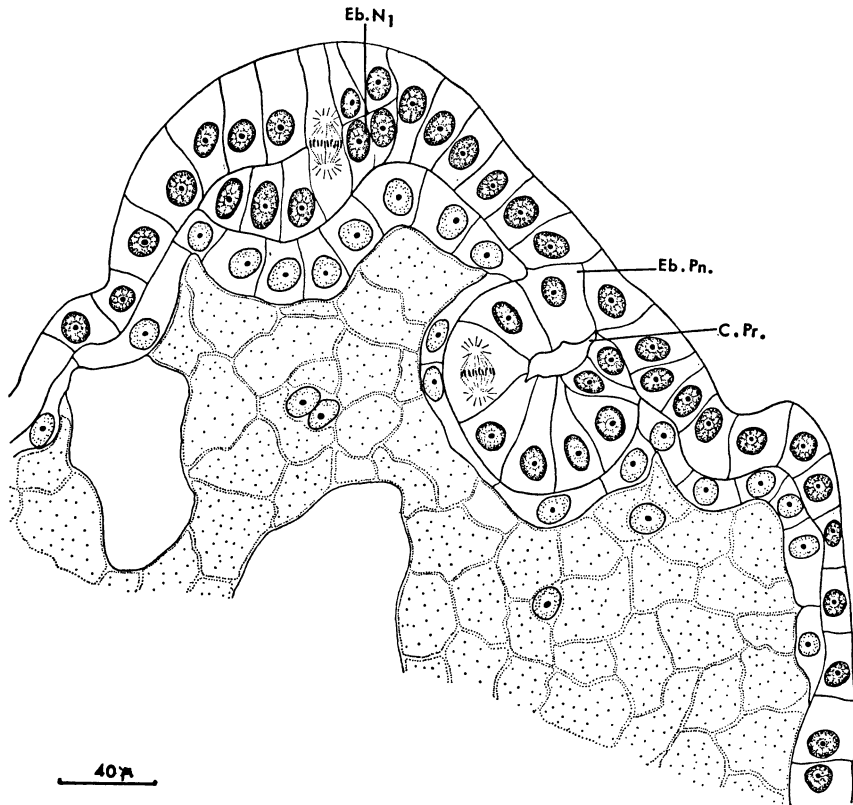


FIG. 4

Différenciation du pneumatophore et du nectophore larvaire d'*Halistemma rubrum*.

Délamination ectodermique isolant l'ébauche du premier nectophore et formation de la cavité primaire du pneumatophore (coupe longitudinale).

en un petit nodule qui est l'ébauche du pneumatophore (Fig. 3). Peu à peu, cette ébauche s'allonge et s'invagine à l'intérieur du corps embryonnaire grâce à des divisions tangentielles de ses cellules qui sont agencées régulièrement autour d'une cavité très étroite : la cavité primaire du pneumatophore (Fig. 4 et 5). Puis, tandis que l'ectoderme se reforme au-dessus de la zone d'invagination, deux à trois cellules du nodule prolifèrent et forment un petit massif qui envahit toute la cavité primaire. L'ébauche ectodermique du pneumatophore est alors constituée par une assise périphérique de structure épithéliale

et par un massif interne qui représente l'ectoderme aérifère ; entre ces deux formations une fine couche de chitine est sécrétée (Fig. 6).

Nectophore larvaire.

En même temps que la différenciation du pneumatophore on observe, dans l'ectoderme devenu très épais de la région ventro-apicale, quelques cellules qui se divisent suivant des plans tangentiels

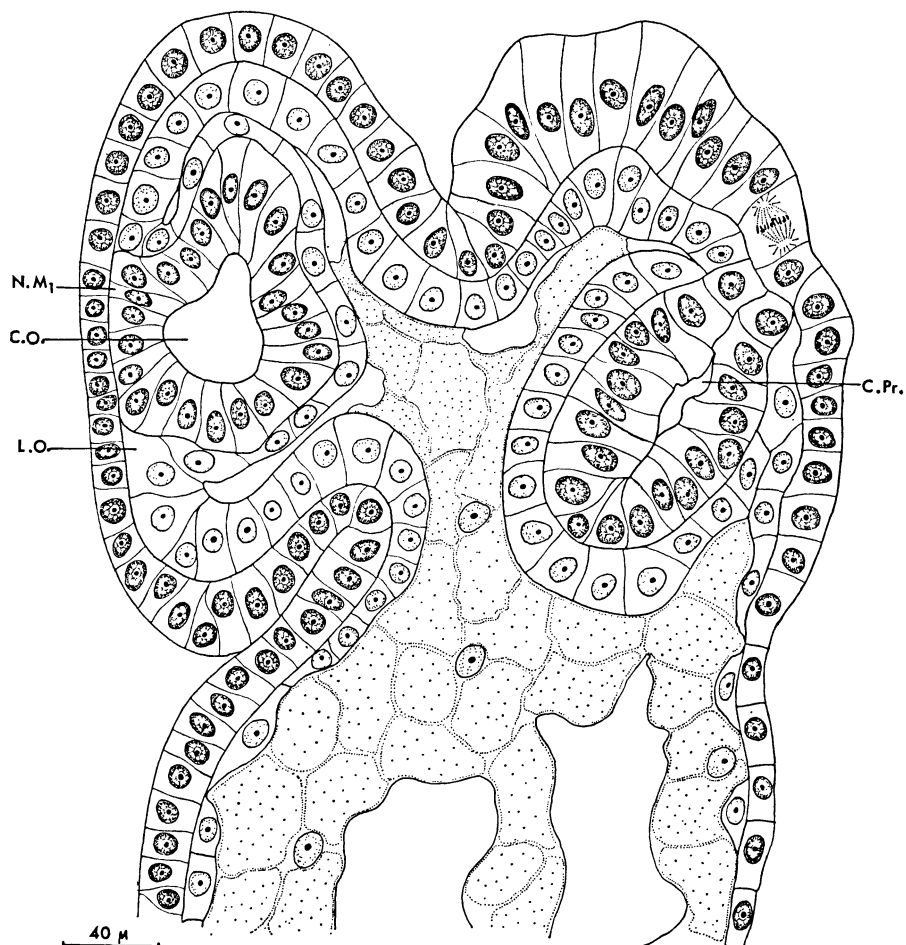


FIG. 5

Différenciation du pneumatophore et du nectophore larvaire
d'*Halistemma rubrum*.

Région antérieure d'une jeune siphonula (coupe longitudinale).

à la surface de la larve. Cette délamination isole une petite lame ectodermique recouverte par l'ectoderme général, qui est l'ébauche du premier nectophore (Fig. 4). Peu à peu, cette ébauche fait saillie à l'extérieur tandis que les cellules de la lame ectodermique se multiplient et s'organisent en un nodule médusaire typique au sein duquel

apparaît la cavité sous-ombrelle (Pl. I, 3 et Fig. 7) (1). Ce nodule médusaire ne conserve qu'une petite zone de contact avec l'ectoderme de la planula ; ailleurs, il est enveloppé par l'endoderme qui forme la lame ombrelle.

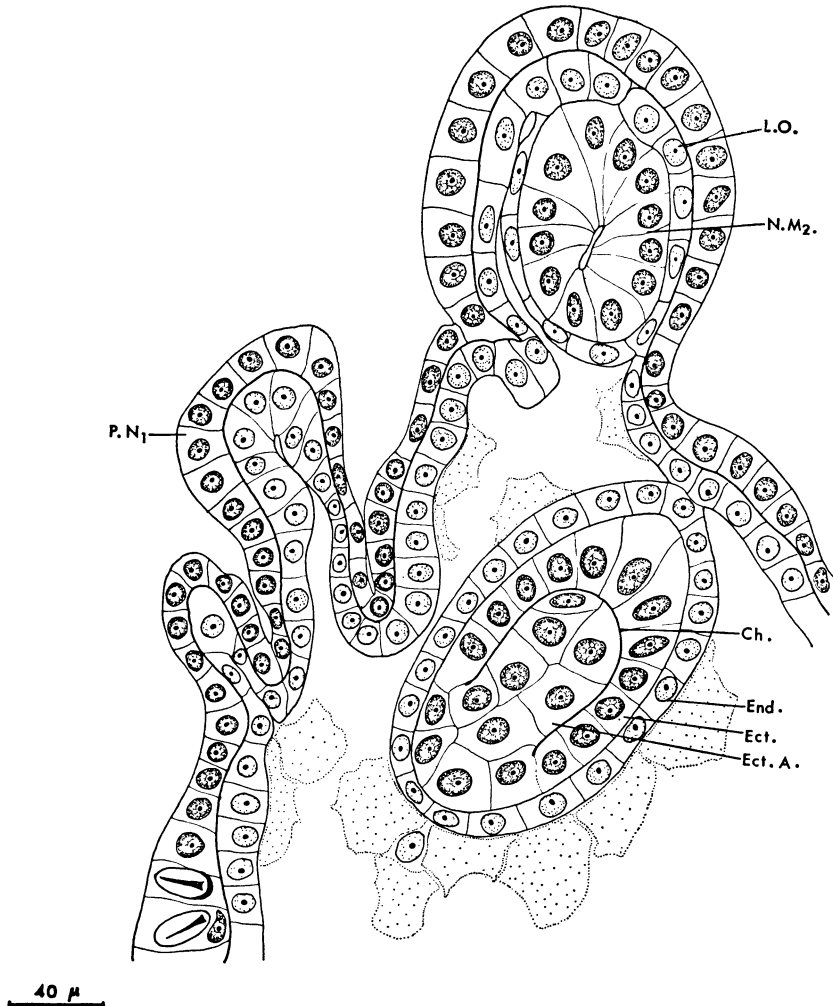


FIG. 6

Différenciation du pneumatophore et des nectophores
d'*Halistemma rubrum*.

Formation du tissu aérifère.

L'embryon obtenu trois jours après la fécondation mesure 800 μ de longueur ; il est caractérisé par la présence des deux ébauches que nous venons de décrire. Au cours des journées suivantes, le

(1) Les premiers stades de la différenciation des trois premiers nectophores bourgeonnant sur la siphonula s'étant avérés les mêmes, nous avons illustré le développement de la cloche natatoire larvaire par des figures concernant le premier, le deuxième, ou le troisième nectophore.

pneumatophore devient fonctionnel tandis que de nouveaux nectophores bourgeonnent et que la région postérieure du corps embryonnaire se différencie en un gastrozoïde. La larve prend alors le nom de siphonula et nous décrivons l'achèvement de ses principales structures.

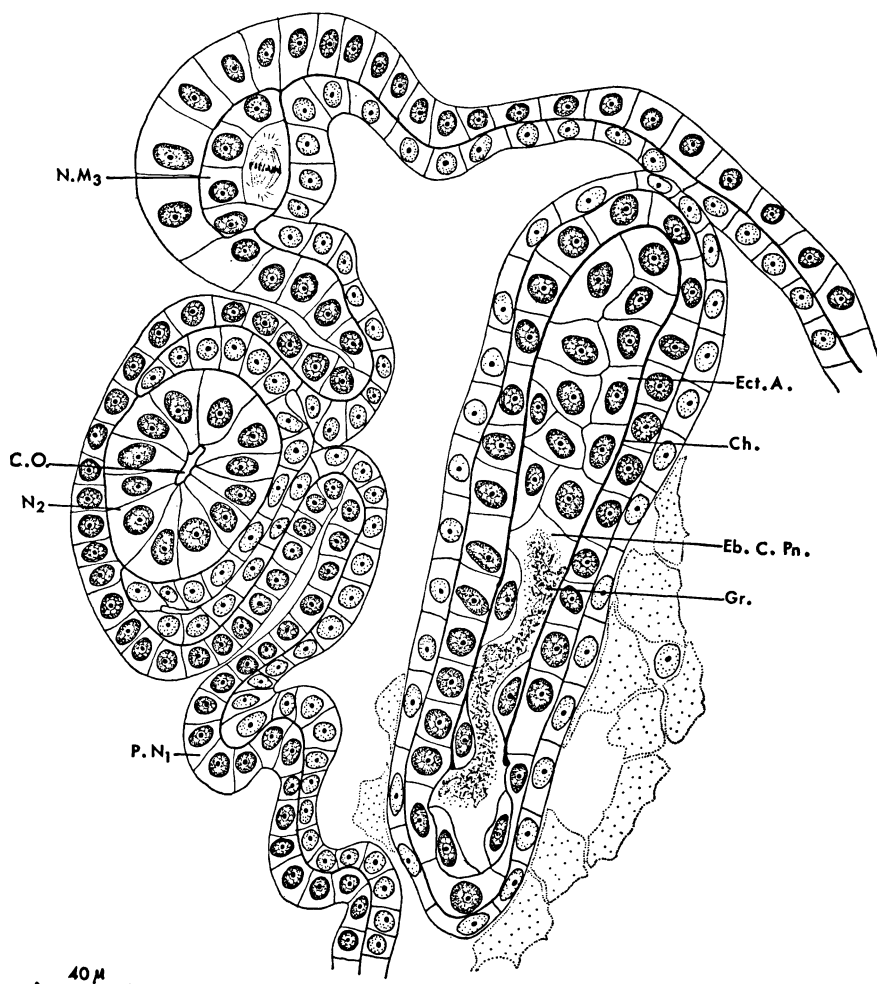


FIG. 7

Différenciation du pneumatophore et des nectophores
d'*Halistemma rubrum*.

Formation du nodule médusaire du troisième nectophore larvaire et apparition de la cavité définitive du pneumatophore.

La siphonula

Le pneumatophore.

Au sein du tissu aérifère, apparaît, chez la larve âgée de cinq jours, une cavité d'abord étroite et sinueuse, qui se régularise peu à peu pour occuper toute la partie apicale du flotteur (Fig. 7). C'est la cavité définitive du pneumatophore. Sa formation est accompagnée de

la régression du tissu aérifère dont les cellules ne semblent plus se diviser. Six jours après la fécondation, le pneumatophore se présente comme un nodule ectodermique très allongé, doublé par l'endoderme et situé obliquement par rapport à l'axe de l'embryon (Pl. I, 4). Il est encore inclus dans le corps embryonnaire. Puis, du gaz commence à être sécrété et le flotteur fait saillie à l'extérieur et devient l'apex de la larve (Pl. I, 5, 6). Autour de lui, l'ectoderme et l'endoderme du corps embryonnaire forment une double enveloppe séparée de

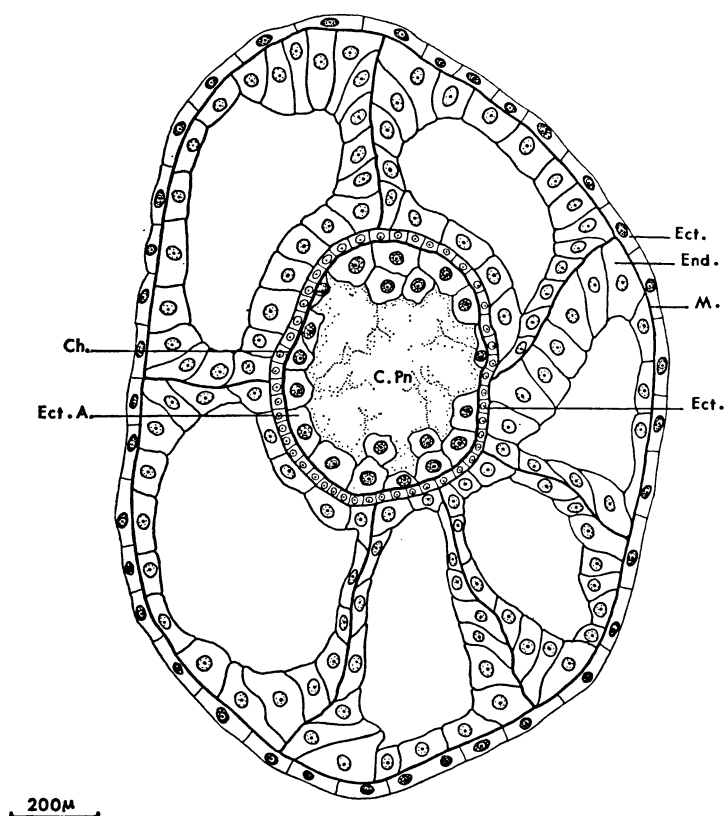


FIG. 8

Pneumatophore d'une jeune colonie d'*Halistemma rubrum*.

Coupe longitudinale.

l'endoderme entourant le nodule ectodermique par une cavité en relation avec la cavité gastrovasculaire de la colonie (Fig. 8). A ce stade, l'ectoderme aérifère est concentré au quart inférieur du pneumatophore où il forme un anneau de grosses cellules au cytoplasme granuleux et présentant une forte affinité tinctoriale. Il a disparu dans la partie apicale du flotteur et est réduit à un fin revêtement dans sa région basale.

La différenciation du pneumatophore s'achève par la formation de septums endodermiques longitudinaux ; ces septums, au nombre de six chez les jeunes colonies dont nous avons étudié l'histologie,

réunissent entre elles les deux enveloppes endodermiques du pneumatophore. Elles sont comparables aux cloisons entourant le pharynx des polypes d'Alcyonaires (Fig. 9).

Les nectophores.

Chez la jeune siphonula, tandis que l'ébauche de la première cloche se transforme en un petit nectophore bien différencié, on observe, entre cette cloche et le pneumatophore, le bourgeonnement du deuxième puis du troisième nectophore, suivant un processus identique à celui que nous venons de décrire (Pl. I, 3, 4).

La première cloche natatoire devient fonctionnelle chez la larve âgée d'une semaine et sa morphologie est différente de celle des nectophores adultes d'*Halistemma rubrum* (Pl. I, 5). Les quatre canaux sont droits, non sinueux, l'ex-ombrelle ne présente ni crêtes, ni ailes et la gouttière hydroéciale est très peu profonde. Ces caractères permettent de qualifier le premier nectophore de larvaire et il est vraisemblable qu'il s'agit d'un organe caduc car nous ne l'avons jamais retrouvé chez les post-larves et les jeunes colonies récoltées dans le plancton (Pl. I, 6). Par contre, les nectophores suivants présentent très tôt les caractères typiques des nectophores adultes (Totton, 1965).

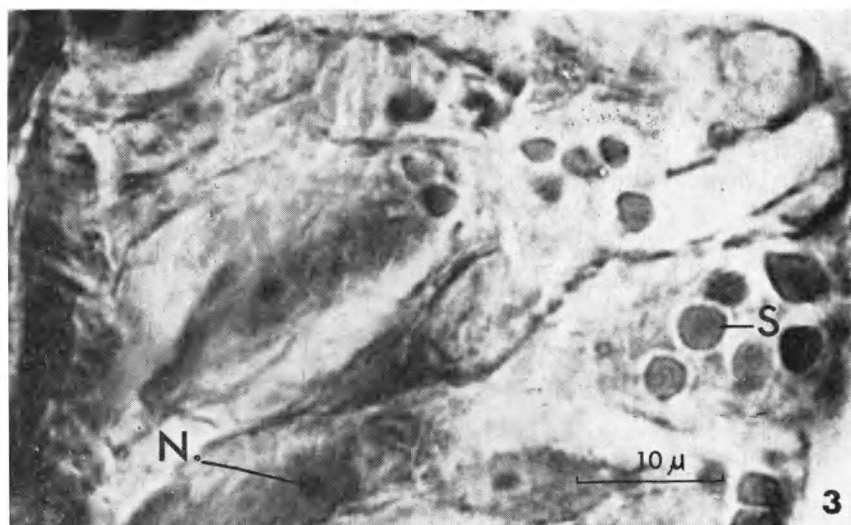
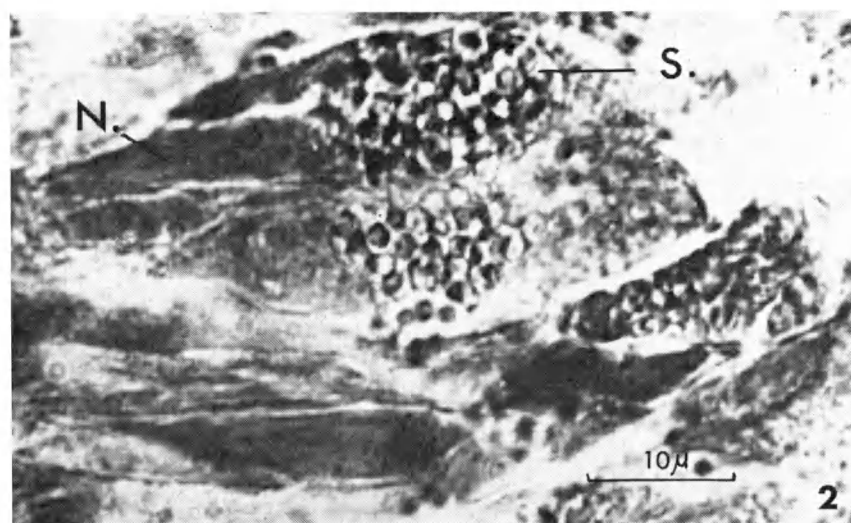
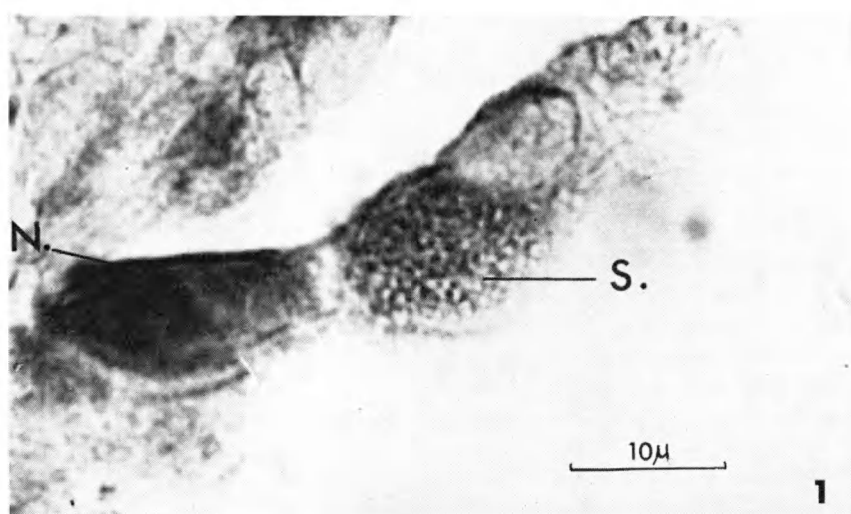
Chez la siphonula âgée, la zone de bourgeonnement des nectophores s'allonge en un axe creux, première ébauche du stolon de la colonie qui présente, sur une seule génératrice, des nectophores à divers stades de développement. Puis, cet axe subit une torsion qui conduit à la répartition des cloches natatoires sur deux génératrices opposées.

Le gastrozoïde primaire.

Au cours de la différenciation du pneumatophore et des cloches natatoires, les réserves vitellines ont été utilisées et, à leur place, une cavité gastro-vasculaire est apparue. Cette cavité, chez la larve âgée de dix jours, occupe toute la région moyenne et postérieure du corps embryonnaire dont les parois se différencient en un gastrozoïde primaire tandis que la bouche se perce au pôle postérieur de la larve.

Les cellules de l'ectoderme du gastrozoïde sont petites, toutes identiques, sauf dans la région buccale où se différencient quelques éléments glandulaires de type spumeux et sphéruleux, caractérisés par leur forme aplatie. Le pôle externe des cellules spumeuses, peu nombreuses, est formé d'une trame très fine qui enserme quelques grandes vacuoles dont le contenu est clair et homogène. Les cellules sphéruleuses présentent dans leur région externe six à huit grains de sécrétion. Lors du contact avec une proie, les secrétats de ces cellules s'étalent sur la surface externe de la région buccale.

Dans l'endoderme du gastrozoïde, on observe des différenciations cytologiques intéressantes. Outre des cellules spumeuses très nombreuses, localisées autour de la bouche et dans la région moyenne et identiques à celles que nous avons décrites chez *Nanomia bijuga*, trois types de cellules sphéruleuses sont observables. A la périphérie de la bouche, ces cellules sont très hautes et très étroites ; leurs excréments forment une masse dense de très petits granules localisés au pôle apical de la cellule (Pl. III, 1). Il convient de noter pour cette catégorie d'éléments glandulaires de type sphéruleux, que leur localisation autour de l'orifice buccal ne permet pas d'établir avec certitude leur



DANIÈLE CARRÉ

PLANCHE III

Cellules sphéruleuses du gastrozoïde d'*Halistemma rubrum*.

1 - Cellule sphéruleuse buccale ; 2 - cellules sphéruleuses hypostomiales ;
3 - cellules sphéruleuses gastriques.

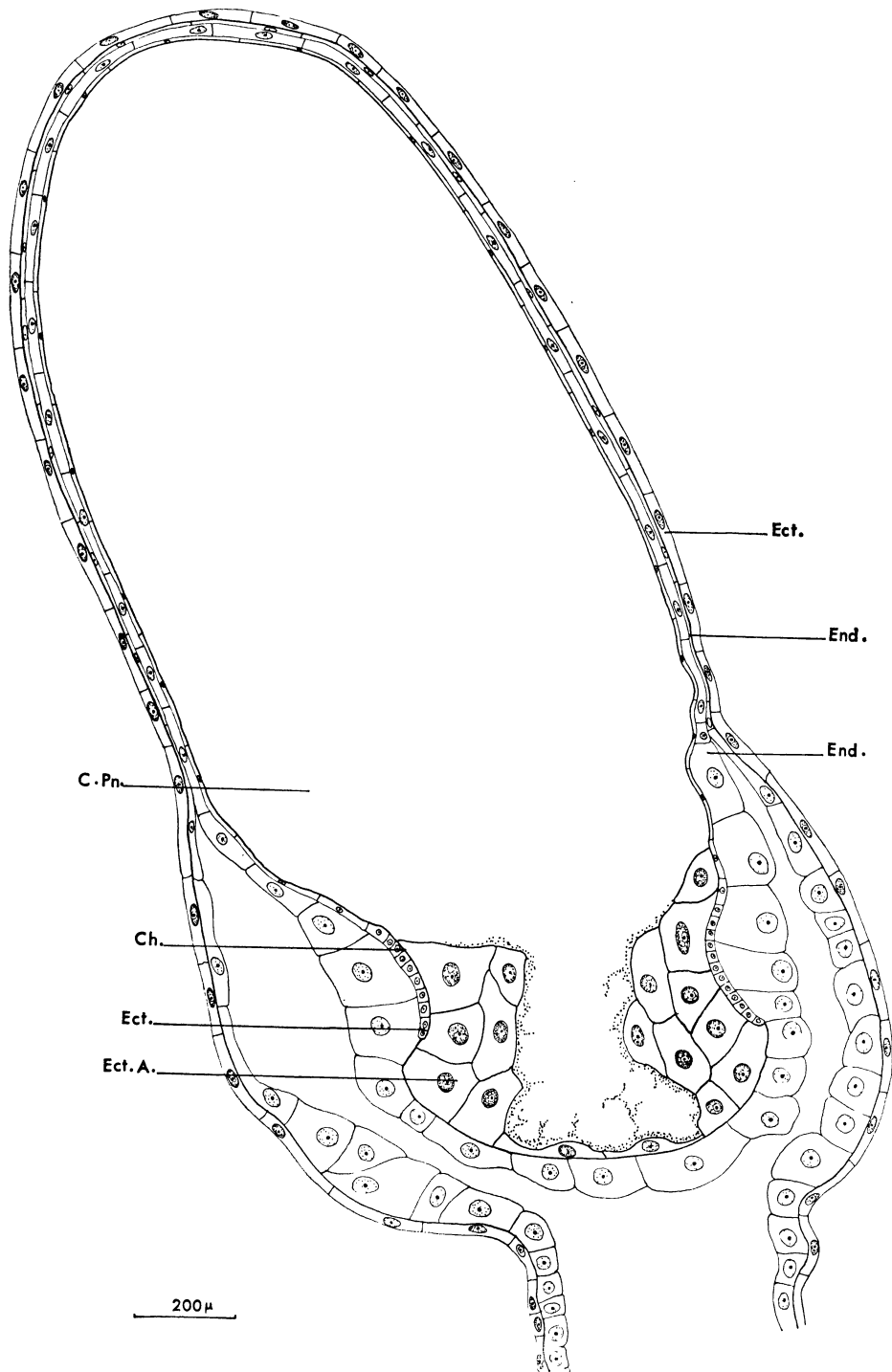


FIG. 9
Pneumatophore d'une jeune colonie d'*Halistemma rubrum*.
Coupe transversale.

appartenance au feuillet endodermique. Le deuxième type de cellules sphéruleuses hypostomiales est représenté par de grandes cellules dont le cytoplasme de la région apicale élargie est envahi de petites vacuoles serrées les unes contre les autres et renfermant des grains de sécrétion (Pl. III, 2). Enfin, dans la région moyenne du gastrozoïde, existe une troisième catégorie de cellules sphéruleuses endodermiques caractérisées par la présence, à leur pôle apical, de quatre à cinq très gros grains de sécrétion (Pl. III, 3).

Les gastrozoïdes des colonies adultes mesurent plus d'un centimètre de longueur. Leur structure se complique par la formation de bourrelets endodermiques longitudinaux (« bourrelets hépatiques » des auteurs) portant les éléments glandulaires.

Le filament pêcheur larvaire.

A la base du gastrozoïde primaire, un bourgeon didermique creux apparu chez la jeune siphonula, se développe en un filament pêcheur très contractile sur lequel se différencient des tentilles larvaires caractéristiques d'*Halistemma rubrum* (Pl. II, 1). Ces tentilles sont constituées par un sac clos, fusiforme, porté par un pédoncule et terminé par un filament. Ce sac, qui est traversé par une bande élastique, contient, dans sa partie distale, une cnidobande. La cnidobande de chaque tentille est formée essentiellement par de nombreuses rangées d'anisorhizes et par deux rangées d'une douzaine de sténotèles (Pl. II, 2).

Caractères de ces deux catégories de nématocystes :

- Anisorhizes : capsule en forme de banane, plus large au sommet, mesurant $26 \times 2 \mu$ (Pl. II, 3) ;
- Sténotèles : capsule subcylindrique mesurant $54 \times 20 \mu$; hampe mesurant $50 \times 14 \mu$, étranglée à mi-longueur et dont la partie distale est armée de stylets et d'épines (Pl. II, 4).

Les bractées.

L'ébauche de la première bractée apparaît, chez la siphonula, sous forme d'une évagination ecto-endodermique. Très vite, cette ébauche se transforme en une lame foliacée dont l'ectoderme, constitué par de grandes cellules plates, est séparé du canal bractéal endodermique par une épaisse couche de mésoglée. Chez les post-larves, plusieurs autres bractées larvaires se développent et recouvrent la première cormidie (Pl. I, 6). L'apex de ces bractées est armé d'une dizaine de nématocystes d'une catégorie particulière non encore signalée chez les Siphonophores Physonectes ; il s'agit d'eurytèles microbasiques que nous avons également observés sur les bractées larvaires d'*Agalma elegans*. Leur capsule est ovoïde mesurant $40 \times 25 \mu$, la hampe longue de 90μ est renflée dans sa partie distale qui porte une armature d'épines (Pl. II, 5).

La jeune colonie

Le petit nombre de larves obtenues par fécondation artificielle et la nécessité de fixer les principaux stades larvaires ne nous ont pas permis de poursuivre cet élevage jusqu'à l'obtention de jeunes colonies.

Le développement post-larvaire a été observé sur des échantillons recueillis dans le plancton. Nous avons ainsi pu suivre le bourgeonnement, au-dessus du gastrozoïde primaire, d'un dactylozoïde puis de nouvelles cormidies tandis que, dans la région proximale du stolon, se poursuivait le développement du nectosome (Pl. I, 6).

Discussion

L'étude de ce développement nous a permis de retrouver les différents stades décrits par Metschnikoff. Il est vraisemblable que la siphonula représentée par Woltereck correspond à une larve aberrante ou à une mauvaise interprétation mais, cette figure ayant été retenue par certains auteurs, il était intéressant de faire une mise au point. Par ailleurs, Metschnikoff, n'ayant pas obtenu de siphonula âgée, n'avait pu apporter aucune précision sur la morphologie et la nature du premier nectophore ni sur la structure des tentilles larvaires. Les observations que nous avons faites nous permettent de considérer la première cloche natatoire comme un organe larvaire caduc (ce qui peut conduire à des comparaisons avec le nectophore larvaire de la plupart des Calycophores) et de décrire les tentilles du filament pêcheur larvaire dont la morphologie particulière rend facile l'identification des larves d'*Halistemma rubrum*.

L'étude histologique des premiers stades nous permet de conclure que la segmentation chez *Halistemma rubrum*, d'abord totale et égale, puis partielle et superficielle, conduit à une larve dont la dualité de structure est évidente et que nous avons qualifiée de « pérblastula ». Chez *Nanomia bijuga* et certaines larves d'*Halistemma rubrum*, la segmentation ne devient partielle et superficielle qu'au moment de la gastrulation, ce qui nous a amené à définir un stade sterroblastula. Nous pensons que le terme de « morula vraie » employé par tous les auteurs ayant traité du développement des Siphonophores ne convient pas pour désigner le stade précédant la gastrulation. La confusion faite par ces auteurs est facilement compréhensible dans la mesure où leurs observations ont porté sur du matériel vivant sans être complétées par une étude histologique. Nous avons suivi de nombreuses segmentations au microscope et constaté que, malgré la transparence des larves de Siphonophores, ce moyen d'investigation est insuffisant.

La gastrulation s'effectue par délamination primaire. Elle débute parfois au stade sterroblastula mais, le plus souvent, ce n'est qu'au stade pérblastula que l'on observe les premières divisions suivant des plans tangentiels à la surface de la larve. A l'issue de la gastrulation, et quel que soit le stade auquel elle commence, on obtient une larve constituée par une assise externe formant l'ectoderme, la masse du vitellus anucléé et quelques gros noyaux, plaqués contre l'ectoderme, qui sont les ébauches du feuillet endodermique. Lors du passage au stade planula, certains noyaux endodermiques restent à l'endroit où ils ont été formés et s'y multiplient, d'autres, entourés d'un peu de cytoplasme, émigrent à l'intérieur du vitellus de façon comparable à la chute des éléments endodermiques à l'intérieur du blastocœle d'une cœloblastula.

Nos observations nous conduisent à penser qu'il ne se forme pas, comme on l'a longtemps cru, un endoderme primaire transitoire contenant les réserves, puis un endoderme définitif (Dawydoff, 1928), mais une seule génération endodermique.

Un autre fait intéressant et particulier à cette espèce est la différenciation simultanée, au stade planula, d'un pneumatophore et d'une cloche natatoire permettant la comparaison du mode de formation de ces deux organes. Metschnikoff, dans son mémoire sur les Siphonophores et les méduses (1870), a entrepris cette comparaison. Il écrit que, pendant longtemps, il ne put déterminer, en étudiant le développement d'*Halistemma rubrum*, s'il avait affaire à un pneumatophore ou à une cloche natatoire. Il propose des figures illustrant parfaitement la ressemblance de ces organes. Dans les deux cas, il note l'existence d'une duplication en forme de bulle des parois du corps à l'intérieur de laquelle apparaît une cavité. Pour Metschnikoff, la concordance de toutes les parties du pneumatophore et de la cloche natatoire est totale et il conclut que ces deux formations sont homologues. La cavité du pneumatophore correspondrait à la cavité sous-ombrellaire du nectophore, l'ectoderme aérifère, au manubrium d'une méduse tandis que les cavités gastro-vasculaires tapissées d'endoderme qui entourent les formations ectodermiques du pneumatophore seraient l'équivalent des canaux d'une cloche natatoire.

Il est difficile de réfuter les conclusions de Metschnikoff en se basant sur la seule morphologie des ébauches du pneumatophore et d'une cloche natatoire. Mais l'histologie a montré que le pneumatophore d'*Halistemma rubrum* se forme à partir de l'invagination de quelques cellules ectodermiques, tandis que la cloche natatoire, qui apparaît au même stade du développement, se différencie à partir d'une lame ombrellaire isolée par délamination de l'ectoderme. Par ailleurs, le bourgeon qui se développe au sein du pneumatophore n'est pas, comme dans le cas d'un manubrium de méduse, une évagination ecto-endodermique, mais une prolifération de cellules ectodermiques formant un massif inorganisé. Enfin, la cavité primaire du pneumatophore pourrait être considérée comme l'homologue de la cavité sous-ombrellaire d'une méduse mais il ne peut pas en être de même pour la cavité définitive remplie de gaz qui apparaît intérieurement par rapport à l'assise de chitine, au sein des cellules de l'ectoderme aérifère.

Il est intéressant de noter que la première cloche natatoire et l'ébauche du pneumatophore ont, chez la jeune siphonula, des positions analogues et que c'est seulement chez la larve âgée que le flotteur devient le sommet morphologique.

Conclusion

Ce travail nous a permis de confirmer et de compléter les résultats de notre étude sur le développement de *Nanomia bijuga*. Nous pensons que nos conclusions concernant les premiers stades de ces deux développements peuvent être étendues à l'ensemble des Siphonophores Physonectes et nous envisageons de poursuivre cette étude sur des représentants des Siphonophores Calycophores.

Zusammenfassung

Beim Studium über die Entwicklung von Siphonophore Physonecte *Halistemma rubrum* (Vogt, 1852) haben wir das von Woltereck (1905) beschriebene Siphonulastadium nicht beobachten können, aber wir bestätigen die ausgezeichnete morphologische Beschreibung der von Metschnikoff (1874) gegebenen Entwicklung.

Das histologische Studium der Hauptstacheligen Larvenstadien zeigt, dass die Segmentierung zu einer Blastula eines besonderen Typus führt, welche sich zu einer Gastrula entwickelt durch primäre Delamination.

Im Planulastadium gibt eine ektodermale Einstülpung die Anlage des Pneumatophorus, während neben diesem Organ sich durch Delamination vom Ektoderm, eine Schwimmglocke differenziert.

Der Autor vergleicht die Entwicklung des Pneumatophorus mit der des Nectophorus und schieft daraus, dass diese beiden Organ verschiedene Differenzierungsmodi haben, welche eine Homologisierung nicht erlauben.

Summary

Metschnikoff (1874) and Woltereck (1905) gave two contradictory descriptions of the morphology of the development of the Siphonophora Physonectae *Halistemma rubrum* (Vogt, 1852). The author confirms the observations of Metschnikoff and studies the histology of the main larval stages. He shows that segmentation does not lead to a morula, contrary to general opinion, but to a blastula of a particular type which changes into a gastrula by a primary delamination. At the planula stage an ectodermal invagination gives the bud of pneumatophore which in the neighbourhood of this organ, a swimming bell develops from a medusal nodule, isolated by delamination of the ectoderm.

The author compares development of the pneumatophore with that of the nectophore and concludes that these two organs have different modes of differentiation which preclude any homology between them.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUILLON, J., 1966. — Cellules glandulaires des Hydroïdes et Hydroméduses. Leur structure et la nature de leurs sécrétions. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 157-205, 8 fig., 18 pl.
- CARRÉ, D., 1969. — Etude histologique du développement de *Nanomia bijuga* (Chiaje, 1841). *Cah. Biol. Mar.*, 10, pp. 325-341, 7 fig., 4 pl.
- DAWYDOFF, C., 1928. — Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés, XIV, 930 pp. 509 fig., 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, pp. 103-193, 57 fig.
- LELOUP, E., 1954. — A propos des Siphonophores. Volume jubilaire Victor Van Straelen, Bruxelles, 2, pp. 643-699, 12 fig.
- METSCHNIKOFF, E., 1870. — Contribution à la connaissance des Siphonophores et des méduses (en russe). *Mem. Soc. Amis Sci. nat. Moscou*, 8, pp. 295-370, 6 pl.
- METSCHNIKOFF, E., 1874. — Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeit. Wiss. Zool.*, 24, pp. 15-83, 10 pl.
- TOTTON, A.K., 1965. — A synopsis of the Siphonophora. London, British Mus. (Natural History), VIII, 230 pp., 153 fig., 40 pl.
- WEILL, R., 1934. — Contribution à l'étude des Cnidaire et de leurs nématocystes. 1. Recherche sur les nématocystes (morphologie, physiologie, développement). 2. Valeur taxonomique du cnidome. *Trav. St. Zool. Wimereux*, 10 (11), pp. 1-701, 432 fig.
- WOLTERECK, R., 1905. — Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks mit einem Abhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. III. *Z. Wiss. Zool.*, 82, pp. 611-637, 21 fig.