

**ÉTUDE HISTOLOGIQUE
DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE
DE QUELQUES HYDROMÉDUSES DE ROSCOFF :
PHIALIDIUM HEMISPHAERICUM (L.),
OBELIA SP. PÉRON ET LESUEUR, *SARSIA EXIMIA* (ALLMAN),
PODOCORYNE CARNEA (SARS), *GONIONEMUS VERTENS*
AGASSIZ.**

par

France Bodo et Jean Bouillon

Station biologique de Roscoff
et Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Libre de Bruxelles.

Résumé

Nous avons étudié le développement embryonnaire de cinq Hydroméduses appartenant à quatre groupes différents (Leptoméduses, Anthoméduses Filifères et Capitées, Limnoméduses).

Les œufs sont pondus et fécondés dans le milieu externe, la division est totale, radiaire et subégale et produit un embryon du type blastula (coeloblastula ou steroblastula).

La structure didermique est acquise après une gastrulation qui est différente selon les groupes, il s'agit d'une migration unipolaire, d'une délamination ou d'un réarrangement cellulaire par infiltration.

La planula se différencie ensuite selon diverses modalités, mais correspond toujours au schéma classique connu : nous avons comparé la structure histologique de ces planulas en nous intéressant particulièrement aux cellules glandulaires et à la cnidogenèse.

I. - INTRODUCTION.

Les premières constatations faites sur le développement des Cœlentérés datent de plus d'un siècle et l'observation de cycles biologiques, jusque-là demeurés inconnus, a conduit au début du 19^e siècle à la découverte de l'alternance des générations polype et méduse (Lovén 1835).

Parmi les travaux effectués depuis sur la reproduction sexuée des Hydrozoaires, ceux concernant les Hydroméduses restent peu nombreux et très épars.

Les toutes premières observations à ce sujet remontent à Dujardin (1845) qui a élevé des *Cladonema* dont les œufs se sont développés

jusqu'à formation d'un polype. L'étude de cette même espèce est reprise par Krohn (1853), qui observe l'évolution des œufs en une planula ciliée nageant librement, puis se fixant pour former un polype.

Des observations similaires sont rapportées par Gosse (1853) pour *Turris neglecta* (*Turritopsis*) ; par Gegenbaur (1854) pour *Lizzia kollikeria* (= *Kollikerina*) et *Oceania armata* ; par Wright (1858) à propos de *Thaumantias inconspicua* (= *Phialidium hemisphaericum* ?) et *Zogodactyla vitrina* (*Aequora* ?). A. Agassiz (1865) et Allman (1871) nous apportent des indications analogues sur les espèces *Tima formosa*, *Mileceratum campanule* et *Tiaropsis*. Plus tard encore (1882), De Varenne, dans sa thèse, décrit le développement de *Podocoryne carnea* ; et Hamann (1882), à propos de la segmentation de *Tiara pileata*, décrit la formation d'une blastula : « *Blastosphaera* ».

Jusque-là, aucune précision n'est donnée sur la façon dont se forme la planula dont la structure didermique est tout de même mentionnée. C'est Claus (1882) qui, reprenant l'étude de *Aequorea* après Hacker (1852), apporte des précisions en montrant comment un « bouchon » de cellules prend naissance en un pôle de la blastula et comment celui-ci finit par combler la cavité du blastocôle, constituant ainsi l'ébauche endodermique. C'est cet auteur encore qui, le premier, remarque l'origine endodermique des nématoblastes et leur migration ultérieure vers la couche externe.

C'est à Kowalesky (1874) que l'on doit, à propos d'*Obelia*, la découverte du phénomène de migration cellulaire que Dawyoff a nommé plus tard « migration unipolaire ». Kowalesky n'ayant pu lui-même interpréter comme de vraies cellules les « globules graisseux » qu'il voyait sécrétés par le blastoderme, avait néanmoins posé très clairement le problème de l'origine de l'endoblaste. Merejlovsky, en 1882, approfondit les observations faites par son prédécesseur chez cette même espèce et comprend alors parfaitement comment se fait cette gastrulation qu'il décrit avec précision.

A la même époque, paraissent les travaux de Metschnikoff qui restent les plus importants dans ce domaine. Son très beau traité sur l'embryologie des Hydroméduses (1886) demeure aujourd'hui une œuvre de base pour toute étude relative à ce sujet : outre la description du cycle d'une vingtaine d'espèces, il expose de solides considérations générales.

Divers travaux parus au début de notre siècle s'attachent alors plus particulièrement à la structure des larves. On connaît ainsi le cycle des Limnoméduses *Craspedacusta* (Payne 1926) et *Gonianemus* (Perkins 1926).

Kühn (1910), dans son important article sur le développement des Hydrozoaires et Dawyoff (1928), dans son traité d'embryologie comparée, regroupent toutes les connaissances acquises sur l'embryologie de ces Invertébrés. Il en ressort que, chez les Hydroméduses, la segmentation mène à une larve creuse ciliée et formée d'une seule couche de cellules : la coeloblastula ; la gastrulation s'effectue le plus typiquement par migration de cellules dans la cavité blastocôlienne et la larve pleine, didermique, obtenue se différencie alors en planula (on connaît peu d'exceptions).

Depuis, les travaux sur ce sujet sont rares, on possède quelques études monographiques parmi lesquelles celle de *Limnocnida tanganycae* (Bouillon 1957) et divers articles sur telle ou telle espèce ne comportant que peu ou pas d'étude histologique : ainsi ceux de Aurich et Werner (1954, 1955) sur les actinules d'*Hybocodon prolifer*, *Ectopleura dumortieri* et de *Margelopsis haeckeli*, ceux de Naumov (1957) sur *Stauropora*, de Kakynuma (1957) à propos de *Cladonema*, ceux, enfin, de Bénard-Boirard (1962), de Nagao Zen (1963) et de Brinkmann (1964), concernant respectivement les espèces *Podocoryne carnea*, *Polyorchis karaftoensis*, *Staurocladia portmani*.

En 1961, Lacassagne fait l'étude histologique de la planula de *Phialidium hemisphaericum*, en même temps que celle des larves d'une quinzaine d'autres espèces appartenant aux Calyptoblastiques à gonophores (*Amphisbetia*, *Dynamena*, *Diphasia*, etc.).

Nous n'avons relaté ici que les travaux concernant les Hydroméduses, ceux qui concernent les formes à gonophores sont plus nombreux : avec celui de Lacassagne, le plus récent travail à ce sujet est celui de G. Van de Vyver (1967) qui traite du groupe des Athécates à gonophores et que nous retenons pour solide référence.

Nous nous sommes attachés à l'étude histologique du développement des Hydroméduses. Nous présenterons ici le résultat de nos observations sur cinq espèces récoltées à Roscoff et appartenant aux grands groupes des Thécates : *Obelia* sp., *Phialidium hemisphaericum*, des Athécates Capités : *Sarsia eximia* et Filifères : *Podocoryne carnea*, ainsi qu'aux Limnopolypes : *Gonianemus vertens*. Certaines d'entre elles ont déjà fait l'objet de travaux anciens qu'il était intéressant de compléter. Seule, *Sarsia eximia* n'a jamais été étudiée.

II. - MATÉRIEL ET MÉTHODE.

1^o Récolte du matériel.

La récolte des Hydroméduses pélagiques se fait selon les méthodes classiques de pêches planctoniques, en différentes stations des environs de Roscoff : l'espèce *Phialidium haemisphericum* est présente pendant l'été et surtout en automne, les *Obelia* sont particulièrement abondantes en mai et en août, les *Sarsia eximia* sont abondantes en juillet (Bodo 1965). Les méduses de *Podocoryne carnea* sont facilement obtenues à partir des polypes qui vivent sur les coquilles des *Nassa reticulata* vivantes. Enfin, les méduses de *Gonianemus vertens* qui ont une écologie toute particulière, sont récoltées à marée basse en une station bien précise des environs de Roscoff (voir ci-après le chapitre sur *Gonianemus*).

2^o Elevage.

Les méduses sont maintenues en élevage dans de grandes coupelles de verre contenant de l'eau filtrée renouvelée au moins deux

fois par jour (nous avons employé ici un filtre millipore de 0,8 μ). Les individus mûrs, mâles et femelles, sont mis en présence dans les récipients, les œufs y sont pondus et fécondés ; dès que la segmentation est amorcée, les embryons sont isolés et fixés aux différents stades de leur développement en vue de l'étude histologique. La température est maintenue la plus voisine possible de celle du milieu marin à l'époque correspondante : elle varie autour de 15°, il faut compter environ cinq jours entre le début de la segmentation de l'œuf et l'édification du polype ; chez *Gonionemus* cependant, le développement est plus long et demande au moins une semaine jusqu'à la formation d'un polype.

3^e Techniques.

Le fixateur employé est le liquide de Bouin aqueux à 4 °C environ. Les inclusions sont faites à la paraffine (54-56 °C) selon les méthodes classiques. Pour les pièces très petites (en particulier les larves de *Gonionemus*) nous avons employé la double inclusion celloïdine-(Reichert, type OmE). La coloration la plus couramment employée est le trichromique de Prenant où l'éosine est remplacée par la phloxine. En outre, la coloration de Gabe (fuchsine paraldéhyde, hématoxéine, picro-indigo-carmine), ainsi que celle du bleu alcian à pH 0,3 (après oxydation et surcoloration à l'hémalun et phloxine) donnent de très bonnes préparations pour l'étude topographique.

Les divers tests histochimiques effectués sont résumés ci-dessous : recherches des polysaccharides par le test de Hotschkiss Mac Manus (P.A.S.) d'après Lison ;

mise en évidence du glycogène par le test de Hotschkiss Mac Manus suivi du contrôle par blocage au dimédon (Lison) ;

recherche des mucopolysaccharides acides : par le bleu Alcian à pH 3 (sans oxydation) d'après Mowry et par le mucicarmine ;

mise en évidence des groupements sulfatés par la métachromasie au bleu de Toluidine (pH 4) d'après Lison ;

test de l'ARN par la pyronine selon Brachet (Pearse) ;

mise en évidence des protéines par la benzidine tétrazotée (Pearse).

III. - ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *PHIALIDIUM HEMISPHAERICUM* (L.), LEPTOMÉDUSE CAMPANULARIIDÉE.

Les méduses du genre *Phialidium* récoltées à Roscoff, correspondent à l'espèce *Phialidium hemisphaericum* mentionnée par Russell (1956) dans la Manche. Or, les seules études faites sur le développement embryonnaire des méduses de ce genre ont été faites sur du matériel de Méditerranée, d'abord par Metschnikoff (1886) qui étudie à Naples deux espèces du genre (alors sous le nom de *Clytia*), *Clytia flavidulum* et *Clytia viridicans* ; puis par Lacassagne (1961) à Villefranche-sur-Mer.

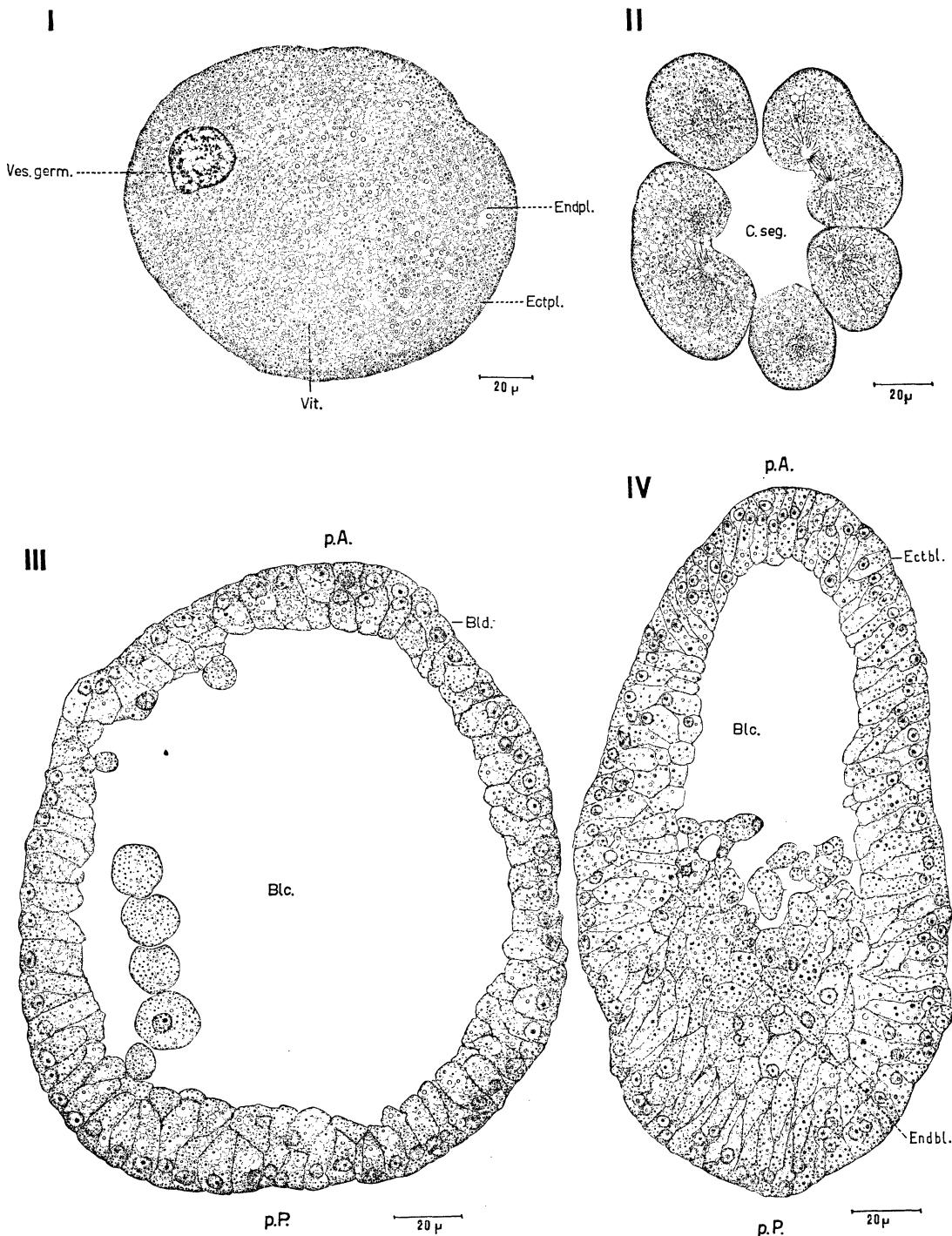


FIG. 1
Phialidium hemisphaericum.

I - coupe d'un œuf ; II - coupe d'une figure de segmentation de l'œuf ;
III - coupe d'une coeloblastula montrant le début de la migration unipolaire ;
IV - coupe d'un embryon où la gastrulation unipolaire est en cours.

Blc. : blastocoèle ; Bld. : blastoderme ; C. seg. : cavité de segmentation ;
Ectbl. : ectoblaste ; Ectpl. : ectoplasme ; Endbl. : endoblaste ; Endpl. : endoplasme ;
p. A. : pôle antérieur ; p. P. : pôle postérieur ; Ves. germ. : vésicule germinative ;
Vit. : vitellus.

Bien que Russell ramène à la seule espèce *Phialidium hemisphaericum* les deux espèces étudiées par Metschnikoff, nous préférons continuer de les considérer comme deux espèces distinctes et différentes de celles de la Manche. L'état actuel des connaissances à ce sujet, après de nombreuses observations faites à Villefranche par J. Goy et nous-mêmes, montre en effet qu'il existe plusieurs types de méduses que l'on continue à tort de rattacher à une même espèce « *hemisphaericum* ».

Une remise au point systématique, qui dépasse le cadre de cette étude, s'avère nécessaire. Quoiqu'il en soit, pour le développement embryonnaire qui nous intéresse ici, les différences observées ne jouent que sur la taille des embryons. Précisons encore que, vu leur taille, les œufs et embryons de *Phialidium hemisphaericum* de Roscoff correspondent à ceux de l'espèce *Clytia flavidulum* de Metschnikoff.

Nous rappellerons rapidement les premières phases du développement embryonnaire. Les œufs (Fig. 1, I), pondus par centaines dans le milieu extérieur, sont sphériques et transparents ; ils mesurent environ 130 μ de diamètre. La segmentation est totale et subégale et la cavité de segmentation est très tôt visible (Fig. 1, II). Il se forme une larve coeloblastula typique (Fig. 1, III) sphérique, ciliée, nageuse et comportant une seule couche de cellules. L'épithélium de la blastula possède des cellules très hautes où le noyau délimite deux zones cytoplasmiques distinctes : une zone externe étroite, très finement granuleuse et très phloxinophile et une zone interne bourrée d'inclusions vitellines de grosse taille. Une telle structure est semblable à celle de l'œuf et se retrouve dans cet épithélium à tous les stades de la vie larvaire.

La gastrulation se fait par immigration cellulaire unipolaire, au pôle postérieur de la larve (Fig. 1, IV) ; elle conduit à une larve pleine, ovale, à deux feuillets.

La transformation de la gastrula en planula est relativement lente et, s'il faut environ 24 heures pour que s'élabore la première à partir de l'œuf, il faut encore deux ou trois jours pour que la planula soit complètement différenciée.

I^o Description de la planula.

La planula de *Phialidium* a été bien décrite par Lacassagne (1961) et sa structure a été comparée à celle d'autres espèces calyptoblastiques. Nous avons pu ajouter à cette étude histologique quelques précisions, à propos notamment des cellules glandulaires et de la cnidogenèse.

La planula a une forme typique (Fig. 2, I) allongée, avec la région antérieure élargie. Elle mesure environ 200 μ dans sa plus grande longueur et 80 μ dans sa plus grande largeur.

Ectoderme

Les cellules de ce tissu sont très régulièrement juxtaposées et l'aspect du cytoplasme des cellules épithéliales a peu changé depuis le stade blastula. La répartition des différents types cellulaires (cellules glandulaires, nématoblastes, etc.) permet de distinguer trois régions dans l'ectoderme de la planula : celles des pôles et les flancs.

Dans la région du pôle antérieur (Fig. 2, II), l'épithélium ectodermique est très haut et contient surtout des cellules glandulaires spumeuses. Ces cellules particulières apparaissent très tôt dans la larve et correspondent à la spécialisation de cellules ectodermiques normales. Dès le stade gastrula, il est possible de suivre cette différenciation. On voit d'abord apparaître, dans la partie apicale des cellules, une zone de sécrétion qui, en s'étendant, refoule de plus en plus le noyau vers la région basilaire. Au terme de leur différenciation, les cellules sécré-

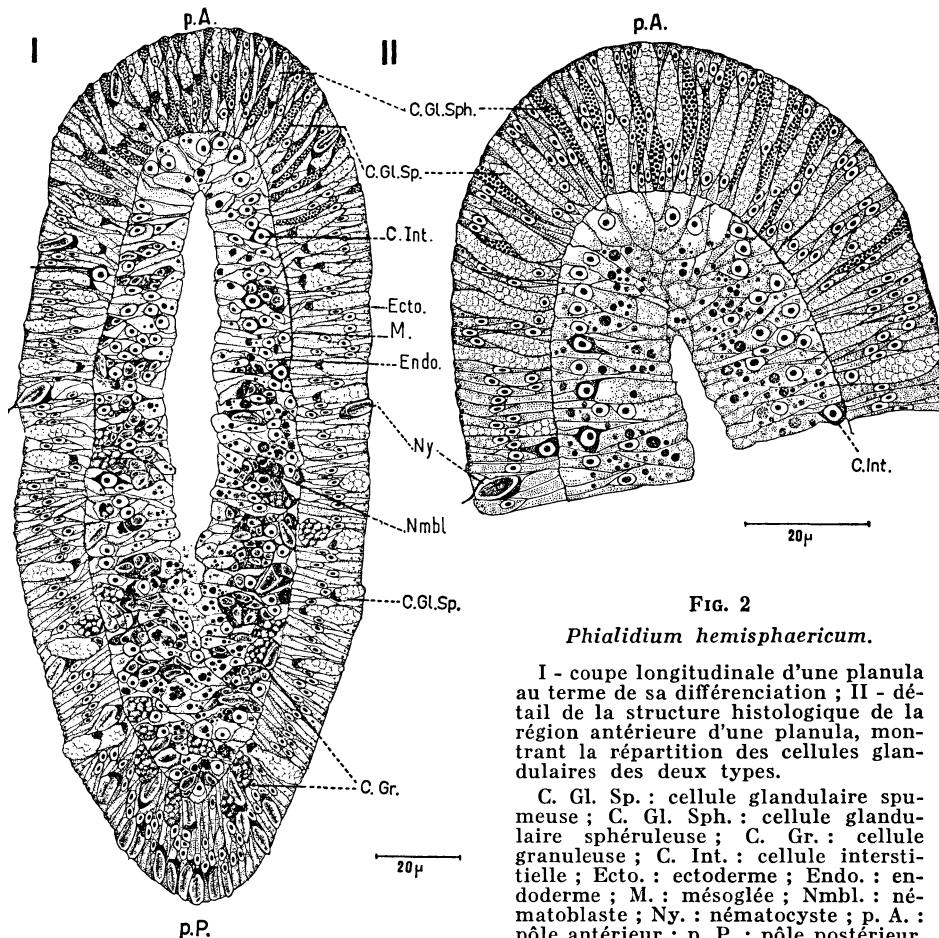


FIG. 2
Phialidium hemisphaericum.

I - coupe longitudinale d'une planula au terme de sa différenciation ; II - détail de la structure histologique de la région antérieure d'une planula, montrant la répartition des cellules glandulaires des deux types.

C. Gl. Sp. : cellule glandulaire spumeuse ; C. Gl. Sph. : cellule glandulaire sphéruleuse ; C. Gr. : cellule granuleuse ; C. Int. : cellule interstitielle ; Ecto. : ectoderme ; Endo. : endoderme ; M. : mésoglée ; Nmbl. : nématoblaste ; Ny. : nématocyste ; p. A. : pôle antérieur ; p. P. : pôle postérieur.

trices ont la forme d'ampoules allongées, leur base est étroite et contient le noyau qui prend un aspect particulier : complètement écrasé sous le feuillet endodermique sous-jacent, il est petit, anguleux et très difficile à différencier lors des colorations à l'hématoxyline.

La région supranucléaire de ces cellules glandulaires contient le produit de sécrétion sous l'aspect d'un matériel finement granuleux écumeux contenu dans de multiples vacuoles irrégulières qui laissent entre elles une trame cytoplasmique lâche peu définie. Ce type de cellules glandulaires a déjà été vu dans la planula de *Phialidium* et

une révision bibliographique nous assure de leur présence dans les planulas de tous les Thécathes et Athécates étudiés jusqu'ici (voir notamment Van de Vyver 1966). Ces cellules glandulaires ectoblastiques sont morphologiquement semblables au type spumeux défini pour l'Hydre d'eau douce par Semal-Van Gansen (1954) et décrit par Bouillon (1957, 1963 et 1966) dans le feuillet endodermique des polypes et méduses des Hydroïdes. Les tests histochimiques soulignent d'ailleurs les affinités existant entre les cellules glandulaires larvaires ectoblastiques et les cellules spumeuses des Hydriaires adultes (Bouillon 1966). Leurs sécrétions sont, en effet, de nature mucopolysaccharide acide comme le démontre leur coloration bleu de Prusse intense avec le bleu Alcian sans oxydation ; ces résultats sont justifiés par la coloration au mucicarmin et la faible réaction après coloration au P.A.S. La présence de groupements sulfatés est démontrée par la métachromasie au bleu de toluidine (pH 4), que confirme aussi la coloration violette avec la fuchsine aldéhyde sans oxydation. Bonner (1965), dans une courte note, décrit l'apparition et l'évolution de ces polysaccharides dans la larve de *Phialidium gregarium*.

Dans la région antérieure de la larve, les cellules spumeuses sont donc particulièrement nombreuses et compriment fortement les cellules banales qui ne se distinguent que difficilement.

Un deuxième type de cellules glandulaires ectodermiques existe aussi, qui se différencie beaucoup plus tardivement. Ce sont des cellules longues et très étroites qui contiennent de nombreux petits grains particulièrement phloxinophiles. Le noyau de ces cellules, très difficilement repérable, garde une position médiane et, de part et d'autre de son emplacement, la sécrétion a le même aspect. Outre qu'elles sont peu nombreuses et uniquement localisées au pôle antérieur, ces cellules glandulaires ont une forme contournée, ce qui explique la difficulté de les voir entières sur les coupes histologiques et le fait que leur présence chez *Phialidium* ait échappé jusqu'ici aux observations. Par leur forme et leur mode sécrétoire, elles s'apparentent aux cellules du type sphéruleux décrit chez les Hydroïdes et les Hydro-méduses (Bouillon 1966) ; parmi celles-ci, c'est avec les cellules sphéruleuses hypostomiales et orales qu'elles présentent le plus d'affinités. Leur sécrétion est de nature mucoprotéïdique. Les cellules sphéruleuses ectodermiques n'existent pas chez les Athécates Filifères (ex. *Hydractinia*, *Podocoryne*).

La région postérieure est caractérisée par sa forme amincie ; les cellules y sont plus comprimées et c'est là que se glisse, entre elles, la majorité des nématoblastes dont l'origine est endodermique. Ils sont surtout nombreux à la périphérie, à leur place normale, mais on en voit aussi contre la mésoglée ou en travers de celle-ci, alors qu'ils sont en train d'émigrer. Aucune cellule glandulaire spumeuse ou sphéruleuse ne se différencie dans cette région qui reste exclusivement nématocystique. C'est encore dans la partie caudale de la planula, tant dans l'ectoderme que dans l'endoderme qu'apparaissent très tardivement des formations granuleuses particulières que nous décrirons ultérieurement à propos de l'endoderme.

Le long des flancs de la larve, l'ectoderme reste d'égale hauteur, les cellules spumeuses et les nématocystes en place s'y dispersent régulièrement ; sur une coupe longitudinale, on peut compter environ

une cellule spumeuse pour une dizaine de cellules banales. Les cellules ectodermiques situées sur la bande médiane ceinturant la larve possèdent dans leur cytoplasme des granules très petits et de répartition très dense qui se colorent intensément au bleu Alcian, après oxydation ; l'existence de tels granules semble en rapport avec la formation du périsarc qui accompagne la métamorphose ultérieure de la larve (voir ci-après).

Situées à la base des cellules endodermiques, entre celles-ci et la mésoglée, on peut observer par endroit de petites cellules arrondies isolées caractérisées par leur énorme noyau rond, ce sont des cellules interstitielles dont nous reparlerons à propos de l'endoderme où elles prennent vraisemblablement naissance et où elles se repèrent plus aisément.

Endoderme

La mise en place de ce tissu correspond à un profond réagencement cellulaire à partir de l'endoblaste de la gastrula. L'histolyse de certaines cellules et leur phagocytose par d'autres éléments ont formé des méats qui, progressivement, donnent naissance à une cavité centrale autour de laquelle les cellules restantes se rangent en une assise régulière qui vient doubler le feuillet externe. Les cellules endodermiques sont grandes, aussi longues mais plus larges que celles de l'ectoderme. Elles s'arrondissent du côté de la cavité centrale de l'embryon où leur extrémité est libre. Leur cytoplasme est clair, surtout dans la région antérieure de l'embryon où la digestion vitelline est précoce. Les noyaux ronds sont nettement plus volumineux que ceux de l'ectoderme. En général, la cavité centrale est bien individualisée et sa plus grande largeur peut atteindre un tiers de la largeur totale de la planula.

C'est dans l'endoblaste que s'individualisent les premiers nématoblastes dès la fin de la gastrulation et avant même que ne s'amorce la mise en place de l'assise endodermique. Ils apparaissent là et là, à tous les niveaux de l'endoblaste, mais au stade planula la majeure partie s'est regroupée dans la région postérieure. Avant d'être au terme de leur différenciation, les nématoblastes quittent l'endoderme et, se glissant à travers les feuillets, prennent leur place définitive entre les cellules ectodermiques. Insistons sur le fait que c'est à Claus à propos d'*Aequora* que l'on doit les premières observations sur l'origine endodermique des nématoblastes et leur migration ultérieure. Chez les larves âgées et tardant à se fixer, les nématoblastes se différencient complètement sans émigrer et encombrent dès lors la cavité centrale où ils se dévaginent. Ce phénomène est fréquent aussi chez *Obelia* et chez *Clava* (Van de Vyver).

Les cellules interstitielles décrites dans l'ectoderme ne manquent pas dans l'endoderme où leur nombre est d'ailleurs plus élevé. Ces cellules spéciales, ne serait-ce que par l'aspect de leur noyau, ne peuvent être confondues avec les très nombreux nématoblastes qui meublent le feuillet.

En résumé, nos voyons que les nématoblastes sont visibles dès le stade gastrula et que, chronologiquement, ils se différencient et commencent à émigrer bien avant que n'y apparaissent les cellules intersti-

tielles. Ces dernières ne peuvent être à l'origine des nématoblastes qui se différencient donc bien à partir de cellules endoblastiques banales. L'abondance et la précocité de différenciation des cellules interstitielles dans le feuillet endoblastique, leur apparition plus tardive et leur dissémination dans l'ectoderme, ajoutées au fait qu'à mesure que la larve vieillit, les cellules interstitielles endodermiques diminuent en nombre et vont même jusqu'à disparaître alors que le nombre de ces éléments s'accroît en proportion dans l'ectoderme, sont autant d'arguments en faveur de l'origine endodermique du stock originel de cellules interstitielles chez *Phialidium* et de leur migration ultérieure vers l'ectoderme.

Il est facile de mettre en évidence l'extrême contractilité des planulas. Des fibres épithéliomusculaires ont d'ailleurs été observées par divers auteurs, à la fois dans les cellules endodermiques et les cellules ectodermiques, doublant ainsi la lame mésogléenne des deux côtés. En ce qui concerne notre matériel, nous n'avons observé de telles fibres que du côté de l'endoderme où, apparemment, elles se différencient en premier lieu.

C'est dans la partie caudale de la larve âgée d'au moins quatre jours et cela dans les deux feuillets, que nous observons des cellules dont le cytoplasme contient de gros grains de taille irrégulière, phloxinophiles, généralement plus colorables par les techniques couramment employées et ne répondant que très faiblement aux tests histochimiques appliqués. Ces « grains » correspondent vraisemblablement à des déchets provenant de la digestion du vitellus de la larve ; nous les qualifierons de « grains d'excrétion » en attendant de pouvoir préciser leur origine et leur devenir. Précisons qu'il n'existe de tels grains que dans certaines planulas âgées et que nous ne les retrouvons pas dans les larves d'*Obelia*. Les cellules contenant de tels grains présentent par contre de grandes similitudes avec les cellules granuleuses décrites chez de nombreux Thécates et quelques Athécates adultes.

Mésoglée

Cette structure se distingue elle aussi très tôt, son apparition et celle des nématoblastes sont simultanées et sont les premières différenciations de la jeune planula. La mésoglée se présente toujours sous forme d'une mince lamelle continue, régulière, accolée à la base des cellules ectodermiques ; très colorable au vert lumière, elle marque nettement la séparation entre les feuillets fondamentaux.

2^e Fixation de la planula.

Après une première période de nage libre très active, en pleine eau, la larve ralentit ses mouvements et rampe sur les parois des récipients d'élevage. Elle s'arrête pendant de longues périodes jusqu'à ce qu'elle s'immobilise définitivement, collant au substrat par son pôle antérieur. La larve est recouverte d'un film muqueux provenant des sécrétions spumeuses ; ces sécrétions plus denses à l'extrémité antérieure permettent une forte adhérence au substrat et sont renforcées dans cette région par les sécrétions sphéruleuses. A ce stade,

toutes les cellules glandulaires ectodermiques sont vidées de leurs produits.

Une fois fixée, la planula subit un complet écrasement et prend la forme d'une lentille circulaire aplatie contre le substrat. Une épaisse enveloppe très colorable recouvre cette lentille et constitue le périsarc du futur polype. (Le polype de *Phialidium hemisphaericum* est connu communément sous le nom de *Clytia johnstoni*).

En coupe, on peut suivre le remaniement histologique correspondant à cette métamorphose. Malgré l'aplatissement antéro-postérieur de la planula, on retrouve sa structure didermique ; seuls, certains éléments cellulaires ont subi quelques déplacements : les nématocystes, en particulier, sont refoulés à la périphérie de la lentille. Une poussée endodermique perpendiculaire au plan du substrat provoque au centre de la lentille un soulèvement du feuillet externe et l'accroissement simultané des deux feuillets œuvre ainsi à l'édification d'une petite colonne parfaitement didermique qui est le futur hydrocaule. L'hydroïde est ici une « néoformation » (Dawyoff) de la planula. Ce mode de formation est différent de ce que l'on peut observer dans les autres groupes d'Hydroïdes et, en particulier, chez les Capités où la planula fixée simule rapidement et directement le jeune polype. Notons que d'une façon générale, les planulas de *Phialidium hemisphaericum* se sont toujours rapidement fixées dans nos élevages au quatrième ou cinquième jour. Les anomalies de forme ou de développement chez les larves de cette espèce sont restées tout à fait exceptionnelles, ce qui n'est pas le cas chez *Obelia*.

IV. - ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *OBELIA* SP. PÉRON ET LESUEUR, LEPTOMÉDUSE CAMPANULARIIDÉE.

Le développement de cette méduse a été étudié au siècle dernier par Kowalesky (1874) ; il s'agissait de l'espèce connue alors sous le nom de *Eucope polystyla* Gegenbaur. Les observations ont été reprises par Merejkovsky un peu plus tard (1883), mais cet auteur n'a plus précisé de quelle espèce il s'agissait : on sait seulement que les *Obelia* dont il a suivi le développement provenaient de Naples.

On sait la difficulté, voire l'impossibilité de détermination spécifique des méduses issues des différentes espèces de polypes du genre *Obelia*. Russell (1956) a pu reconnaître parmi les méduses de la Manche, deux types de méduses : « *Obelia nigra* » qui correspondrait au polype *O. longissima*, et « *Obelia lucifera* » qui correspondrait aux deux espèces polypes *O. dichotoma* et *O. geniculata*.

A la lumière de ces observations et des données recueillies à Roscoff sur la période de reproduction des diverses espèces d'Hydroïdes du genre *Obelia*, il nous est possible d'accepter la majeure partie des méduses récoltées en été comme appartenant à l'espèce *Obelia longissima* alors que celles du printemps seraient issues des polypes d'*Obelia geniculata*.

Le développement embryonnaire est identique dans les deux cas, les œufs et embryons sont cependant plus petits chez *O. geniculata* (= *O. lucifera*).

Nous ne reviendrons pas sur le début du développement, il est strictement identique à celui de *Phialidium hemisphaericum* (Fig. 3). Les processus de différenciation de la gastrula sont également identiques, nous donnerons seulement la description de la planula complète, en la comparant à celle de *Phialidium*.

I^o Description de la planula.

La planula est très allongée, le pôle postérieur effilé par rapport à l'autre plus globuleux. Elle mesure environ 300 μ de long pour une largeur maximale de 90 μ . Elle nage d'une manière active et particulièrement rapide, en pleine eau et souvent très près de la surface. Bien qu'elle nage plus vite et plus activement que la planula de *Phialidium*, il est difficile, dans les conditions d'élevage, de conclure à un type de comportement pélagique des planulas. Il est évident que, vue l'écologie des Hydroméduses-mères, les larves d'*Obelia* et de *Phialidium* nées en pleine mer, nageuses, capables de faibles déplacements et non pigmentées peuvent être cataloguées comme parfaitement planctoniques.

Ectoderme

Le feuillet ectodermique est haut et régulier, les cellules y sont étroitement juxtaposées et les noyaux s'alignent en position médiane.

Les deux types de sécrétion glandulaire, déjà décrits au chapitre précédent, s'élaborent, ici aussi, aux dépens de cellules banales. Les sécrétions spumeuses apparaissent les premières : produites dans la région apicale de quelques cellules, la sécrétion refoule le noyau à l'autre extrémité, il prend alors un aspect particulier, petit, déformé, anguleux, il est en outre très difficilement différenciable lors des colorations. La sécrétion est contenue dans les larges mailles du réseau cytoplasmique et les tests histochimiques traduisent, exactement comme chez *Phialidium*, leur nature mucopolysaccharide acide sulfatée.

Les cellules spumeuses sont réparties dans l'ectoderme de la même façon que dans la planula de *Phialidium* : elles forment cependant un bouton antérieur bien marqué qui rappelle celui décrit chez *Hydractinia* par Van de Vyver. Les cellules spumeuses sont également exclues du pôle postérieur, ainsi que nous l'avons dit pour *Phialidium*.

On le sait, les cellules sphéruleuses apparaissent plus tardivement que les cellules spumeuses. Les cellules sphéruleuses sont ici facilement repérables et particulièrement phloxinophiles. Dans la plupart des cas, la sécrétion, contenue sous forme de nombreux sphérolites, ne donne pas l'aspect finement granuleux trouvé dans la larve de *Phialidium* et cela n'est dû, à notre avis, qu'au fait qu'elles ne sont jamais aussi fortement comprimées par les autres cellules, banales et spumeuses. La nature chimique de ces sécrétions est la même chez *Obelia* et chez *Phialidium* : il s'agit bien de mucoprotéines ; ce qui permet de les appartenir, à première vue, aux cellules sphéruleuses hypostomiales décrites dans les polypes et les méduses (Bouillon 1966) avec lesquelles elles présentent par ailleurs de grandes affinités morphologiques.

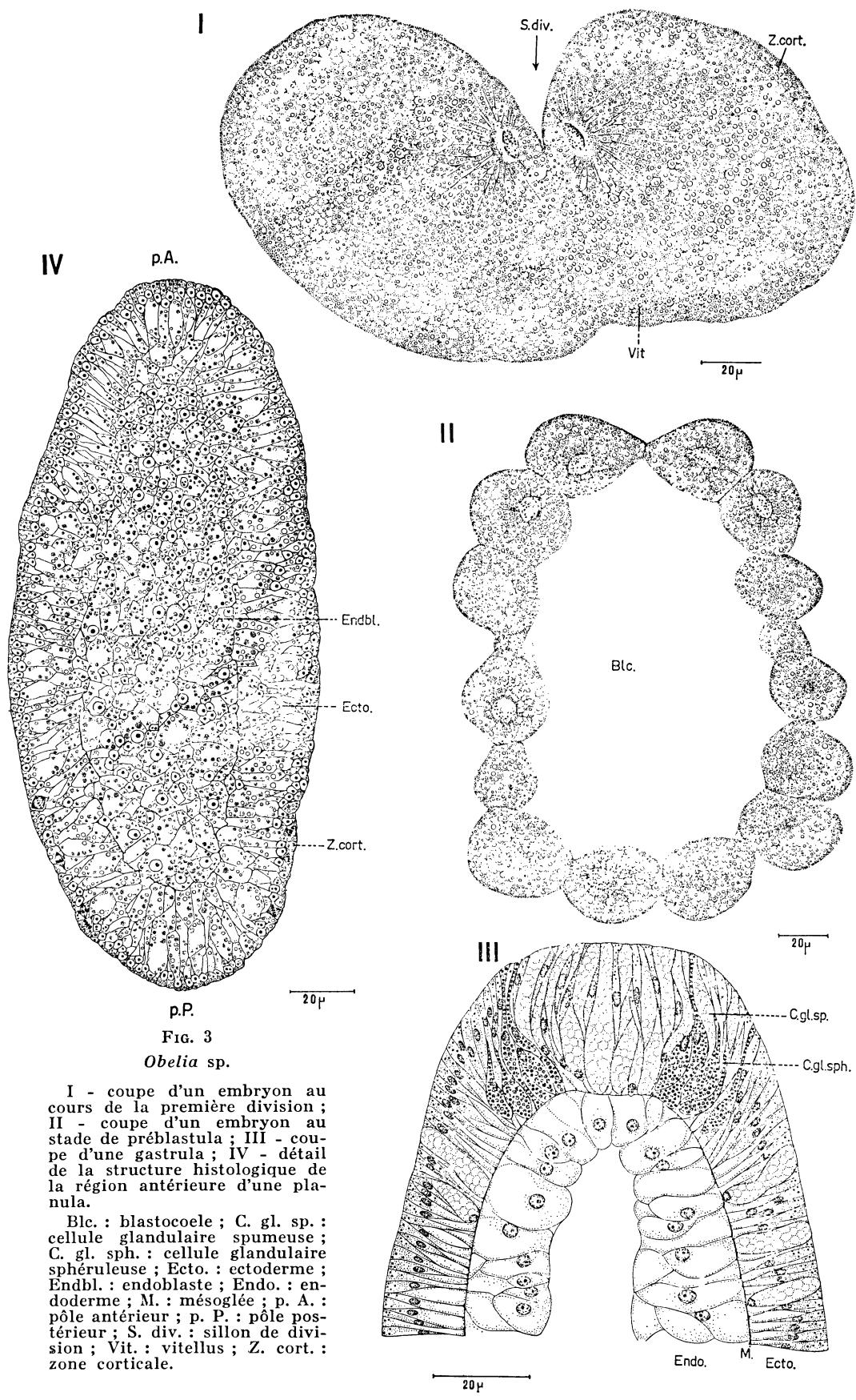


FIG. 3
Obelia sp.

A l'inverse des cellules glandulaires spumeuses et à la différence des cellules sphéruleuses de la planula de *Phialidium*, les cellules sphéruleuses d'*Obelia* sont très renflées à leur base (Fig. 3, IV) et présentent la forme d'un vase à encolure longue, étroite et contournée. Elles se groupent d'abord autour du bouton antérieur muqueux qu'elles entourent à la façon des goussettes externes d'un bulbe d'ail. Outre cette formation antérieure, les cellules sphéruleuses se répartissent sur tout le corps de la larve, à l'exception du pôle postérieur. Cette répartition est caractéristique de la planula d'*Obelia* qui peut ainsi, à coup sûr, être distinguée de celle de *Phialidium*. C'est là la seule différence importante entre les structures histologiques de ces deux planulas qui correspondent à deux genres d'une même famille.

La répartition des nématoblastes dans l'ensemble du feuillet ectodermique est la même que celle décrite pour *Phialidium* ; elle est, comme nous le verrons d'ailleurs, très générale parmi les larves des Thécates et des Athécates.

Nous ne retrouvons pas, chez les planulas d'*Obelia*, l'importante condensation de granules ectoplasmiques de la région médiane, pas plus que les grains de sécrétion qui, dans la larve âgée de *Phialidium*, apparaissent en divers points des deux feuillets.

Les cellules interstitielles sont beaucoup plus facilement décelables chez *Obelia* et moins rares. On les observe, en premier lieu, dans l'endoderme et la discussion menée à leur sujet à propos du genre *Phialidium* est également valable ici : il est certain qu'elles ne sont pas à l'origine des nématoblastes larvaires.

Endoderme

Il nous paraît inutile de nous étendre à nouveau sur la description d'un tissu dont l'agencement est identique à celui décrit pour l'endoderme de la larve de *Phialidium*. Il faut seulement remarquer que ce tissu est, chez *Obelia*, beaucoup plus clair et mieux ordonné, du fait, entre autre, de la taille plus grande des cellules. La digestion vitelline, amorcée dans la région antérieure, laisse aux cellules sous-jacentes au « bouton » glandulaire un cytoplasme très clair, exempt de vitellus. Les noyaux sont ronds et trois fois plus volumineux que ceux de l'ectoderme ; ils possèdent un très beau nucléole. La région postérieure est toujours plus encombrée, mais la cavité centrale y est cependant bien individualisée, au moins dans les deux tiers antérieurs de la planula. Nématoblastes et cellules interstitielles occupent l'endoblaste de la même façon que dans la planula de *Phialidium* déjà décrite.

Mésoglée

Elle apparaît dès la gastrula et reste bien définie (cf. *Phialidium*).

2^o Fixation de la larve.

La planula, au moment où elle va se fixer, perd sa ciliature et se vide totalement de toutes ses sécrétions ectodermiques spumeuses

et sphéruleuses. Elle subit un fort écrasement antéro-postérieur comme la planula de *Phialidium*. On observe rapidement, autour de la lentille formée par l'aplatissement de la larve, une couche de périsarc très nette qui semble issue de l'amputation des sécrétions apicales ectoplasmiques de l'ensemble des cellules. On retrouve en coupe une structure didermique parfaite.

Ici, comme chez *Phialidium*, la poussée vers l'extérieur du tissu endodermique, suivie de l'accroissement de l'ectoderme, provoque la montée de l'hydrocaule d'où se différencie le premier polype.

La fixation dans nos élevages des planulas d'*Obelia* a toujours été difficile à obtenir, parfois en cinq jours, parfois en trois semaines, mais le plus souvent elle n'a pas eu lieu. Que cela soit la cause ou la conséquence de cette non fixation, la plupart des planulas non fixées ont présenté des anomalies de forme : très souvent contournées ou multilobées, elles gardaient cependant une structure didermique normale. C'est dans ces planulas âgées ne se fixant pas et qui finissent par dégénérer, que l'on trouve, obstruant la cavité centrale, un très grand nombre de nématocystes fonctionnels dont certains sont même dévaginés ; Van de Vyver a décrit des cas semblables chez *Clava squamata*.

V. - ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *SARSIA EXIMIA* (ALLMAN), ANTHOMÉDUSE CORYNIDÉE.

On ne possède aucun document sur l'histologie du développement de *Sarsia eximia*. Parmi les Capités Corynidés, seule une récente étude de *Coryne muscoidea* (Van de Vyver 1967) peut nous servir de référence.

I° Oeuf et segmentation.

L'oeuf, comme celui des autres Hydroméduses, est sphérique et transparent ; sa structure montre une zone corticale bien différenciée, formée de fins granules très phloxinophiles et une région interne bourrée de réserves vitellines sous forme de gouttelettes espacées de taille très irrégulière (Fig. 4, I).

La segmentation est totale, égale et régulière au moins jusqu'à la 5° division, comme chez la plupart des espèces connues. Puis les blastomères se déplacent les uns par rapport aux autres, la cavité de segmentation s'affirme (Fig. 4, II et III) et il se forme une coeloblastula typique, sphérique, creuse, ciliée et composée d'une seule assise de cellules (Fig. 4, IV). L'embryon ne reste que peu de temps au stade blastula et, très rapidement, commence la gastrulation, en même temps que la larve commence à nager. Ainsi, il est très rare d'obtenir des préparations montrant des blastules parfaites, le plus souvent le blastoderme a déjà commencé à se dédoubler.

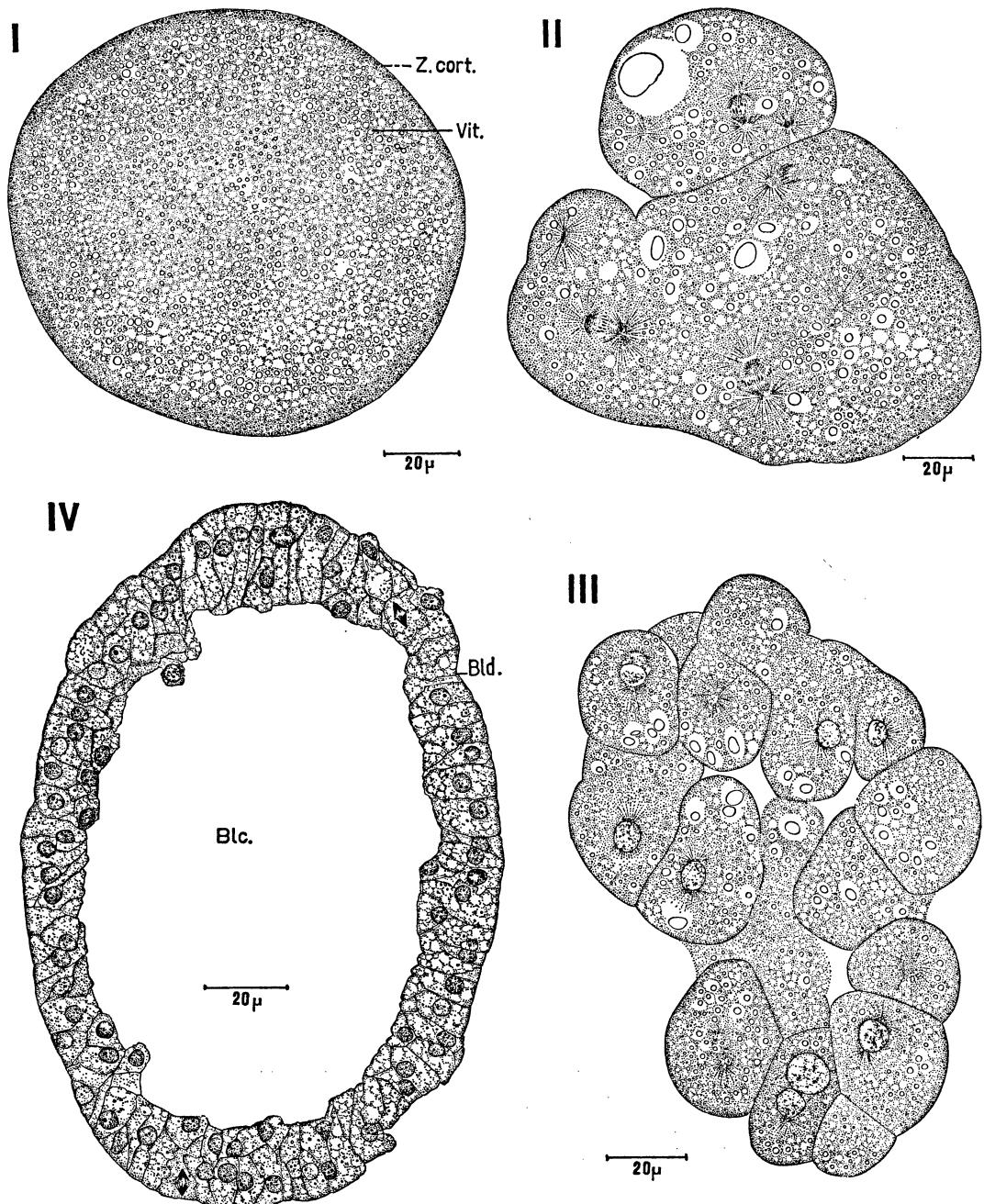
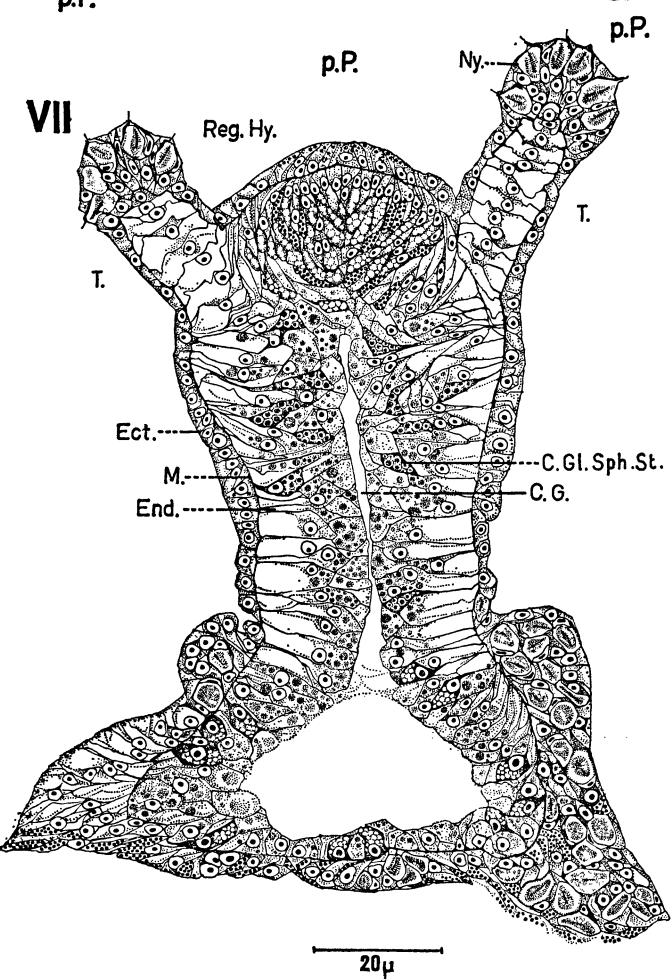
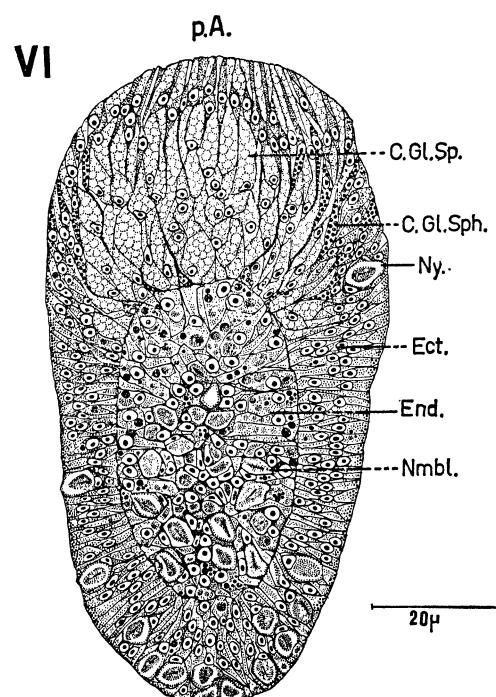
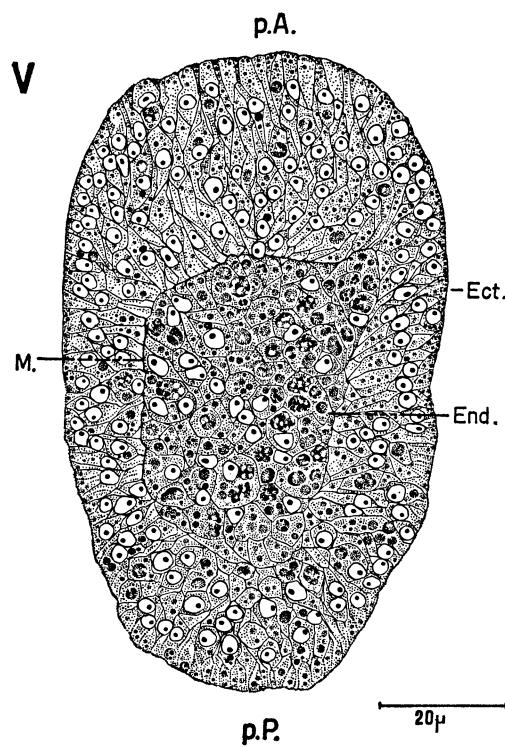


FIG. 4
Sarsia eximia.

I - coupe d'un œuf ; II - coupe d'un embryon au stade 4 ; III - coupe d'un embryon avant la formation de la blastula ; IV - coupe d'une coeloblastula où la gastrulation a commencé ; V - coupe d'une très jeune planula avant sa différenciation ; VI - coupe longitudinale d'une planula au terme de sa différenciation ; VII - coupe longitudinale d'un très jeune polype avant l'ouverture de la bouche.

Blc. : blastocoèle ; Bld. : blastoderme ; C. G. : cavité gastrique ; C. Gl. Sp. : cellule glandulaire spumeuse ; C. Gl. Sph. : cellule glandulaire sphéruleuse ; C. Gl. Sph. St. : cellule glandulaire stomacale ; Ect. : ectoderme ; End. : endoblaste ; M. : mésoglée ; Nmbl. : nématoblaste ; Ny. : nématoxyte ; p. A. : pôle antérieur ; p. P. : pôle postérieur ; Reg. Hy. : région hypostomiale ; T. : tentacule ; Vit. : vitellus ; Z. cort. : zone corticale.



2^o Gastrulation.

Les divisions cellulaires, toujours très actives dans le blastoderme, prennent ici plusieurs directions : le fuseau n'est plus seulement tangentiel mais on remarque de nombreuses mitoses où il prend des directions radiale ou oblique. Les divisions cellulaires ainsi orientées provoquent, en même temps qu'un accroissement de la surface du blastoderme, un épaissement de celui-ci vers l'intérieur. La couche blastodermique initiale reste à l'état d'épithélium cylindrique régulier : ses cellules sont hautes et toutes de même largeur, leurs noyaux arrondis sont bien alignés. Cette assise demeure, jusque dans la planula, un ectoderme bien ordonné.

Les premières cellules « gastrulées » forment d'abord une assise monocellulaire, plaquée contre l'ectoderme ; elles sont petites et comme écrasées contre la base des cellules ectodermiques. Exceptionnellement, quelques-unes se comportent librement dans la cavité centrale.

L'activité mitotique continue et le refoulement des cellules vers l'intérieur s'intensifie ; on assiste à l'augmentation du nombre des rangées de cellules qui tapissent le blastocôle et celui-ci, de plus en plus réduit, finit par se combler. La larve est devenue une gastrula pleine.

Le phénomène de gastrulation s'étend ici à toutes les régions du blastoderme ; il ne s'agit plus d'une simple migration mais d'un mode mixte, tenant à la fois d'une migration multipolaire et d'une délamination de l'ectoderme. Nous retrouvons ici le processus baptisé « délamination mixte » par Dawydoff et que Van de Vyver a retrouvé chez les *Coryne*.

La gastrula est ovoïde, très globuleuse et nage en pleine eau grâce aux longs flagelles de l'épithélium ectodermique. Le feuillet ectodermique s'épaissit peu à peu par allongement en hauteur des cellules. Les noyaux y sont gros et toujours très ronds, ils ne possèdent qu'un nucléole. Dans ce tissu, quelques mitoses tangentielles se produisent encore, accroissant la surface. Le feuillet endodermique est formé par l'ensemble très dense et désordonné des cellules de tailles différentes produites par le blastoderme lors de la gastrulation ; elles sont de tailles diverses, petites dans l'ensemble et de contour polygonal, leur noyau, très gros, est particulièrement riche en chromatine, leur cytoplasme est gorgé de réserve.

La larve pleine (Fig. 4, V) va peu à peu s'organiser en une planula aux deux feuillets bien définis.

3^o Description de la planula (Fig. 4, VI).

C'est une planula typique, ovoïde et très élargie dans la région antérieure, plus trapue que la larve de Leptoméduses ; elle mesure environ 180 μ de long et 90 μ de large. Elle est caractérisée par l'épaissement particulier de l'ectoderme dans la région antérieure où il mesure alors plus des 2/5 de la longueur totale de la larve.

Ectoderme

C'est dans ce feuillet que vont s'effectuer les transformations les plus spectaculaires. Les cellules ectodermiques bien alignées et très allongées forment un tissu qui, sur les flancs et dans la partie postérieure, prend le même aspect que celui de toutes les planulas décrites, quoi qu'il soit relativement plus épais que dans les larves des autres groupes. Dans la région antérieure, au contraire, le feuillet ectodermique prend une structure qui semble typique des larves de Capités. On assiste d'abord à une sorte de dédoublement de l'assise ectodermique de la gastrula dans la région antérieure : les cellules s'allongent et s'épaissent et, finalement, se décalent sur plusieurs rangs à partir de la couche initiale qui reste la plus externe. Ces cellules, très comprimées au niveau de la couche externe, sont renflées en leur milieu et prennent ainsi une forme de fuseau ; ce sont ces cellules ectodermiques que l'on pourrait appeler « intérieures » qui deviennent cellules sécrétrices. Elles forment un bouton très large qui donne à la région antérieure un aspect particulièrement boursouflé (la comparaison avec l'enflure provoquée par un abcès donne l'image exacte d'une telle formation). Le noyau de ces cellules glandulaires est refoulé à une extrémité, du côté interne de la larve ; il prend un aspect particulier, écrasé, petit, anguleux et très difficile à différencier lors des colorations à l'hématoxyline ; le cytoplasme change d'aspect et la cellule contient bientôt une sécrétion muqueuse. Cette sécrétion, par son aspect et ses réactions aux différents tests, peut être apparentée aux cellules glandulaires du type spumeux que nous venons de décrire chez *Phialidium* et *Obelia* et que Bouillon a décrites dans le feuillet endodermique des polypes et des méduses des Hydroïdes (voir chapitre sur *Phialidium*). Cilons en particulier pour mémoire leur intense coloration bleue avec le bleu Alcian sans oxydation et leur faible réaction au P.A.S., qui prouvent la nature muco-polysaccharide acide de ces sécrétions et aussi la métachromasie au bleu de toluidine, confirmée par la coloration violette de la fuchsine aldéhyde sans oxydation, qui démontre la présence de groupements sulfatés.

Les cellules à mucus n'existent que dans la région antérieure de la planula. Elles sont seulement décalées par rapport aux cellules banales et gardent une extrémité en contact avec l'extérieur où s'écoule le mucus ; il ne s'agit alors que d'un fin canal dont l'observation est rendue difficile.

Le bouton de cellule glandulaire décrit chez *Sarsia eximia* est différent de celui observé chez *Obelia* ou chez *Hydractinia* (Van de Vyver 1964) où les cellules spumeuses restent alignées sur un rang et ne provoquent pas d'hypertrophie aussi marquée de l'ectoderme antérieur. Par contre, chez les Capités, *Coryne muscoides* (Van de Vyver) et chez *Dipurena ophiogaster* que nous avons pu observer récemment, les cellules muqueuses sont disposées de la même façon que chez *Sarsia eximia*.

Les nématoblastes, très gros et de type desmonème sont, au terme de leur différenciation, répartis sur les flancs et dans la région postérieure de l'embryon. Le gradient de répartition des nématocystes est le même dans les planulas de toutes les espèces connues : très serrés au pôle postérieur, ils sont de plus en plus clairsemés vers l'avant et,

ici, totalement absents de la région antérieure qui est exclusivement glandulaire.

L'apparition des sécrétions spumeuses correspond à la première différenciation de la jeune larve ; le second type de sécrétion n'apparaît qu'après plusieurs jours ; il s'agit de sécrétions qui sont exactement du type sphéruleux déjà décrit. Il semble que, chez *Sarsia*, ce soient toutes les cellules ectodermiques banales du pôle antérieur qui se différencient finalement en cellules glandulaires sphéruleuses, après la formation du bouton muqueux que nous venons de décrire.

Les cellules glandulaires chez *Sarsia eximia* sont uniquement localisées au pôle antérieur, elles sont étroitement intriquées : les cellules muqueuses, très renflées, compriment les sphéruleuses qui sont au contraire très allongées, contournées et difficilement repérables.

Endoderme

Ce tissu est très lent à s'organiser et reste encombré de réserve jusqu'au moment même de la fixation de la larve. Dans la jeune larve (préplanula), les nématoblastes se différencient très tôt, en même temps que les sécrétions glandulaires spumeuses ectodermiques ; ils sont très gros et occupent la plus grande partie de la région centrale de l'embryon. Très lentement, les cellules endoblastiques banales se rangent contre le feuillet externe. La digestion du vitellus suit le gradient antéro-postérieur observé dans toutes les espèces. Sous le bouton glandulaire, l'endoderme est bien distinct, les cellules sont bien rangées et les noyaux, ronds et de grosse taille, sont alignés ; dans les autres régions, l'endoblaste, truffé de nématoblastes, reste très désordonné et la cavité centrale (formée plus ou moins tôt selon les espèces) n'est vraiment visible chez *Sarsia* que lorsque la larve est fixée et qu'elle commence à former un polype.

Il faut insister sur le fait que, ni dans l'endoderme, ni dans l'ectoderme, nous n'observons de cellules interstitielles : un argument supplémentaire pour affirmer que c'est bien à partir de cellules banales que se différencient les nématoblastes larvaires (voir *Phialidium*).

Mésoglée

Cette formation apparaît en même temps que les premières sécrétions ectodermiques ; elle est toujours très nette, relativement plus épaisse que dans les larves de Leptoméduses. Elle est très colorable au vert lumière.

4^e Fixation de la planula.

La larve de *Sarsia*, nageuse depuis le stade blastula, ralentit ses mouvements vers le 4^e ou le 5^e jour, elle rampe et, après de longs temps d'arrêt, finit par se fixer. Elle adhère au substrat par son pôle antérieur, fortement collé grâce à l'abondance de ses sécrétions. Une fois fixée, la planula de *Sarsia* subit très peu de déformations ; on observe seulement un léger élargissement de la partie antérieure qui correspond alors à la base du polype (Fig. 4, VII). C'est à ce moment seulement que la cavité centrale (désormais cavité gastrale) est com-

plièrement dégagée et que le feuillet endodermique est vraiment mis en place.

Avant que ne se forment les premiers tentacules et que ne s'ouvre la bouche on peut déjà mettre en évidence dans la partie supérieure (qui correspond à la région postérieure de la planula et qui sera la région hypostomiale du polype) les premières sécrétions spumeuses endodermiques.

VI. - ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE PODOCORYNE CARNEA SARS, ANTHOMÉDUSE HYDRACTINIIDÉE.

Le développement de *Podocoryne* a été étudié récemment par Bénard-Boirard (1962), sur un matériel provenant aussi de Roscoff : il s'agit, d'après cet auteur, de la variété « *exigua* » (Haeckel) de l'espèce « *carnea* ».

Nous ajouterons quelques données à propos de la segmentation et de la gastrulation et préciserons la structure histologique de la planula.

1^o Segmentation.

Elle est totale et égale, au moins pour les premières divisions ; elle se fait sur le mode radiaire et nous n'observons jamais de mode « oblique » comme il a été décrit ; tout au plus s'agit-il alors du glissement des blastomères les uns par rapport aux autres, phénomène observé au cours de la segmentation de la plupart des espèces et qu'il semble abusif de considérer comme une segmentation oblique.

Dès la première division, les blastomères se disjoignent et se serrent autour de la cavité de segmentation, formant bientôt une blastula typique. D'abord sphérique, la blastula s'allonge et s'aplatis avant même que ne commence la gastrulation.

2^o Gastrulation.

Elle s'effectue ici par migration parfaitement unipolaire : l'apport de cellules vers l'intérieur de l'embryon commence à l'extrémité postérieure et ne se fait que là. On n'observe de migration de cellules en aucun autre point. Enfin, il faut remarquer que, même au début du phénomène, les cellules qui ont émigré ne se comportent jamais librement dans la cavité comme chez *Obelia* et *Phialidium*. Bénard-Boirard a mentionné des cas de gastrulation simultanée aux deux pôles de l'embryon : nous n'avons jamais enregistré de telles anomalies. Le seul cas particulier qui se soit présenté était celui d'une larve en forme de Y dont la région antérieure était bifide : la gastrulation s'y

effectuait normalement au pôle postérieur. Très souvent, aux extrémités de la blastula, les parois se trouvent rapprochées au point que la cavité n'y est plus visible et que ces régions apparaissent comme si elles étaient pleines : c'est ce qui donne, en coupe, de faux aspects de début de gastrulation ; c'est vraisemblablement ce qui a été décrit par Bénard-Boirard comme mode de gastrulation « par épaississement ». Les cas où ces épaississements affectent les deux pôles à la fois peuvent ainsi laisser croire à une « double gastrulation ».

Après la gastrulation, la larve est pleine, didermique et allongée ; elle a bien la forme bacillaire décrite par Bénard-Boirard. La différenciation en planula demande deux ou trois jours alors que la gastrulation a lieu moins de 24 heures après la fécondation.

3^e Description de la planula.

Elle a une forme caractéristique en virgule, très amincie et effilée au pôle postérieur. Son activité est très réduite par rapport aux stades précédents et elle rampe plutôt qu'elle ne nage contre les parois des récipients. Les deux feuillets sont bien organisés, mais la cavité centrale, plus ou moins marquée dans la plupart des planulas des différentes espèces étudiées, reste ici réduite à un sillon et, en coupe, les couches endodermiques des deux flancs apparaissent contigües.

Ectoderme

Les cellules ectodermiques ont changé d'aspect depuis le stade blastula, elles se sont étirées dans le sens du grand axe de la larve et sont 2 à 3 fois plus longues que larges. La digestion vitelline laisse un cytoplasme clair et homogène. L'assise ectodermique se présente comme un épithélium très régulier, les cellules et leurs noyaux y sont parfaitement alignés.

C'est dans l'ectoderme que quelques cellules banales se différencient en cellules sécrétrices ; leur noyau est refoulé vers la base à mesure que la sécrétion devient plus abondante ; à la fin, les cellules glandulaires apparaissent comme des loupes bourrées de mucus. Le résultat des tests histochimiques est le même que pour les autres sécrétions muqueuses décrites pour les espèces précédentes. (En particulier, la coloration bleu de Prusse au bleu Alcian non oxydé). Il s'agit là encore de mucopolysaccharides acides à groupements sulfatés. De telles sécrétions, par leur aspect et leur nature chimique, sont homologuées au type spumeux déjà décrit (Semal-van Gansen) et retrouvé dans l'ectoderme des polypes et méduses par Bouillon (1966).

Il est important de noter que la planula de *Podocoryne* ne possède qu'un type de cellules glandulaires : le type spumeux et que les sécrétions sphéruleuses ne sont décrites que dans les larves des Calyptoblastiques et des Capités.

Les nématoblastes, qui sont d'origine endodermique, prennent leur place définitive entre les cellules ectodermiques ; ils sont petits et leur répartition est l'inverse de celle des cellules glandulaires : très serrés dans la région postérieure, ils sont rares dans les autres régions.

Endoderme

L'organisation de ce tissu se fait de la même façon que chez les autres espèces (qu'il s'agisse de formes à gonophores ou à méduses libres) : c'est un profond réagencement cellulaire par histolyse et phagocytose de cellules. Les cellules qui subsistent s'alignent en une assise qui vient doubler le feuillet ectodermique. Le vitellus est encore abondant et la digestion se fait lentement selon un gradient antéro-postérieur. La région postérieure reste ainsi encombrée pendant plus longtemps que le reste de la larve, les cellules dans cette région ont un cytoplasme très chargé où les résidus de l'histolyse et de la phagocytose viennent s'ajouter aux réserves initiales.

Très tôt, alors que la partie centrale de l'endoderme n'est encore qu'une agglomération de cellules non organisées, se fait la différenciation des nématoblastes. Ils apparaissent dans toutes les régions de l'endoblaste et émigrent plus tard à travers la mésoglée vers la périphérie.

Nous n'observons que très peu de cellules interstitielles dans la larve de *Podocoryne* et seulement dans l'endoderme. C'est aussi, comme l'a décrit Van de Vyver, le cas de *Clava* et *Hydractinia*.

Mésoglée

Elle se différencie en même temps que les nématoblastes et reste sous forme d'une mince lamelle continue très colorable au vert lumière qui marque avec netteté la séparation entre les deux feuillets initiaux.

4^o Fixation de la planula.

Elle a été décrite par Bénard-Boirard. Dans nos élevages, cette fixation a rarement été obtenue et, le plus souvent, les larves sont restées pendant plusieurs semaines sans se métamorphoser : l'observation de telles planulas montre des cellules spumeuses hypertrophiées.

VII. - ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *GONIONEMUS VERTENS* AGASSIZ, LIMNOMÉDUSE OLINDIIDÉE.

Déjà en 1895, Murbach observait le développement de l'œuf de *Gonionemus* et la formation d'un petit polype démontrant ainsi l'existence, chez cette espèce, d'une alternance de générations.

Perkins, en 1926, a repris l'étude de ce cycle : ses descriptions sont plus détaillées et apportent des précisions dignes d'intérêt sans toutefois ajouter beaucoup au fond des connaissances déjà acquises par Murbach.

L'étude histologique demeure insuffisante et notamment en ce qui concerne le point capital de la formation de l'endoderme ; il nous a paru intéressant de reprendre cette étude afin d'éclaircir certains points.

1^o Remarques sur la récolte des *Gonianemus*.

Ces méduses ont une écologie très particulière ; elles vivent dans la zone des Laminaires, aux thalles desquelles elles restent de longs moments fixées par leurs tentacules adhésifs spéciaux. C'est au cours des grandes marées basses de vive-eau qu'il est possible de les récolter pendant les mois d'été. Il est vraisemblable que leurs sites sont très localisés sur les côtes de France ; dans la région de Roscoff, elles n'ont encore été repérées qu'en une station bien précise de l'Île Callot (Baie de Morlaix). Nous devons à G. Teissier cette très précieuse indication du lieu de récolte. Les méduses sont facilement gardées en élevage pendant des semaines, nourries avec des larves d'Artémies ou des fragments de Moules.

2^o Œuf et segmentation.

Perkins a bien décrit l'émission des produits sexuels par les méduses mûres. Il est connu que cette émission est conditionnée par la lumière : elle a lieu après la tombée du jour. Brooks (1891) l'avait déjà noté et les expériences de Perkins à ce sujet sont très intéressantes : elles montrent, en particulier, que si l'obscurité détermine la ponte, une période d'éclairage préalable est cependant obligatoire ; plus celle-ci est longue, plus l'émission sera rapidement déterminée par le passage à l'obscurité. Nous-mêmes avons pu obtenir expérimentalement la ponte en plein après-midi après avoir soumis les méduses à quelques heures d'obscurité. D'autre part, des méduses ayant commencé à pondre le soir, ont brusquement cessé sous l'influence d'un éclairage artificiel.

Les œufs sont très nombreux et très petits, ils mesurent environ 90 μ de diamètre (70 μ d'après Perkins et 80 μ d'après Murbach). Ils sont très opaques comparés à ceux des espèces planctoniques, mais Perkins les dit « suffisamment transparents pour qu'on puisse y observer des changements internes ». Par les différents caractères décrits, l'œuf de *Gonianemus vertens* peut être comparé à celui de *Cladonema radiatum*, Anthoméduse qui vit dans les mêmes conditions ; à ce propos, il faut dès maintenant mentionner la convergence qui existe dans les deux espèces systématiquement différentes : convergence qui se retrouve à la fois dans l'écologie, dans la morphologie et dans les aspects du développement embryonnaire.

L'œuf de *Gonianemus* est particulièrement riche en réserves, sous forme de gouttelettes de toutes tailles et réparties de façon éparses dans l'œuf ; à la différence des œufs des autres espèces étudiées, on ne distingue pas dans l'œuf de *Gonianemus* de zone corticale particulière. Le noyau, très gros, a une position tout à fait périphérique avant la fécondation et devient central dans l'œuf qui va

se diviser. On observe autour de l'œuf une gangue muqueuse et, dès qu'il est pondu, il se colle au substrat sans toutefois y adhérer fortement comme celui de *Cladonema radiatum*. La gangue muqueuse a été observée par nos prédecesseurs, mais il reste quelques imprécisions quant au moment où la larve se libère de cette gangue. Nous reviendrons plus tard sur ce point.

D'après ce que décrit Murbach, une heure et demie environ après la ponte et la fécondation, s'annonce la division ; en fait, elle s'amorce beaucoup plus tôt, mais le phénomène est très lent et c'est une ou deux heures plus tard que l'on peut voir un stade 2 parfait. La segmentation est égale, totale et régulière au moins pour les premiers stades. Nous repréciserons avec Perkins qu'il s'agit d'un type de division classique et fréquent chez les Hydrozoaires et que Metschnikoff (1886) avait qualifié de « durchschniedende Furchung » ; nous l'avons observé pour chacune des espèces étudiées.

Les divisions sont très lentes et se poursuivent à des intervalles de cinquante minutes environ, comme l'ont vu aussi Perkins et Murbach. Dès le stade 16, les cellules commencent à se déformer et à s'allonger en forme de cône très étiré. Elles se rangent alors en disposition rayonnante autour d'un point central, de telle sorte qu'elles forment une larve sphérique montrant bien, en coupe, une structure monostratifiée. Les cellules de cette assise blastodermique ont toutes la même forme et sont très pointues vers la région centrale de l'embryon. Leur longueur est au moins cinq fois supérieure à leur largeur, leur noyau est très gros et rond, situé à la périphérie et ne possède le plus souvent qu'un nucléole. Il faut insister sur le fait de l'abondance particulière des réserves vitellines qui occupent toutes les cellules de la larve : sous forme de gouttelettes sphériques, elles encombrent le cytoplasme et leur taille décroît en même temps que la largeur de la cellule. Les inclusions les plus grosses sont situées près du noyau et sont aussi volumineuses que lui.

Toutes les inclusions vitellines présentent au test du P.A.S. une très vive coloration rouge qui traduit l'existence de polysaccharides neutres ; cette réaction n'a plus lieu après le blocage au dimédon, ce qui indique qu'il ne s'agit pas de glycogène. La coloration en bleu au test du bleu Alcian sans oxydation indique, elle, la présence de mucopolysaccharides acides ; enfin, la réaction positive au test de la benzidine tétrazotée signale la présence de protéines (un ou plusieurs parmi les six acides aminés suivants : lysine, tryptophane, tyrosine, histidine, cystéine, arginine).

On observe le plus souvent, contiguë au noyau, une énorme vacuole qui contient une gouttelette moins colorable que les autres : cette vacuole avec son enclave particulière équivaut vraisemblablement à un stade de digestion d'une gouttelette vitelline ; ainsi les plus grosses enclaves qui sont les plus proches du noyau sont aussi les premières digérées.

Le jeune embryon, tel que nous venons de le décrire, a une structure évidemment particulière ; bien que sphérique et plein, il n'est pas permis, du fait de sa monodermie et de son organisation rayonnée, de l'homologuer au schéma classique de la morula. Cependant, si ce type d'embryon correspond en théorie à une blastula, il s'agit là d'une blastula spéciale où la cavité de segmentation est réduite

à néant du fait de la forme même des cellules (Fig. 5, I). Une telle blastula est bien différente de celles du type « coeloblastula » décrites pour les autres espèces. Elle correspond au type « sterroblastula » de Dawydoff : c'est-à-dire une blastula « où les éléments cellulaires tous de même taille, disposés radiairement, sont si volumineux qu'ils s'étendent jusqu'à se toucher au centre de la figure ». L'absence de blastocoèle, dans un tel embryon, est très importante et, comme nous le verrons, le mode de gastrulation en dépendra largement. Les auteurs précédents emploient bien le terme de blastula. Murbach mentionne seulement l'étroitesse de la cavité centrale et Perkins, lui, décrit une « blastula creuse formée d'une seule couche de cellules épaisses entourant une cavité de segmentation étroite ». Chez *Craspedacusta*, Payne décrit aussi une blastula qui ressemble beaucoup à celle de *Gonio nemus*, toutefois ses dessins montrent une cavité centrale assez bien individualisée.

Jusqu'à ce stade, la larve adhère au substrat par sa gangue muqueuse ; elle s'en libère rapidement sous forme de sphère ciliée, nageuse. D'après Perkins, la blastula acquiert des cils et se meut à l'intérieur de la membrane ovulaire (egg-membrane) qui correspond à la gangue observée ; pour cet auteur, la formation de l'endoderme a lieu lorsque la larve est encore dans sa membrane et c'est au stade planula seulement qu'elle s'en échappe, ciliée et nageuse. Pour Murbach, c'est la blastula (sterroblastula) ciliée qui se libère et se transforme en planula allongée, alors que la formation de l'endoderme ne se fait que lorsque la larve se fixe définitivement. Qu'il s'agisse de la libération de la larve hors de sa gangue ou du moment de la formation de l'endoderme, nos observations personnelles ne correspondent pas à celles de Perkins et ce sont celles de Murbach qui s'avèrent être les plus proches de la vérité.

3^e Formation de l'endoderme.

Perkins a décrit à ce sujet une gastrulation par délamination : l'endoderme se formant à partir de la partie interne des blastomères (celle qui est située vers le centre de l'embryon et contient la majorité du vitellus). Cependant, un processus de délamination coeloblastique vrai, comme c'est le cas chez les Géryonidées, implique (outre l'existence d'une cavité coeloblastique vaste) des divisions cellulaires que nous n'observons jamais ici : d'une part en effet, s'il est facile de voir des figures de mitoses lors des premières divisions de l'œuf et, beaucoup plus tard, quand la planula s'allonge, on n'en observe aucune pendant toute la phase de mise en place de l'endoblaste. D'autre part, s'il s'agissait simplement d'une amputation de la région interne de chaque cellule, ce que semble décrire Perkins, l'unité formée serait sans noyau ; notons d'ailleurs à ce sujet que les dessins de Perkins ne montrent de noyaux dans aucun des tissus de la larve.

Nous voyons donc, en résumé, que la délamination ne peut en aucune façon nous donner une explication satisfaisante du procédé de gastrulation chez *Gonio nemus*. Quant au terme de « multipolar budding » introduit antérieurement par Murbach, il nous apporte peu de précision, car l'auteur ne donne aucun détail sur ce qu'il entend par ce terme. Cette notion de bourgeonnement multipolaire nous rapproche

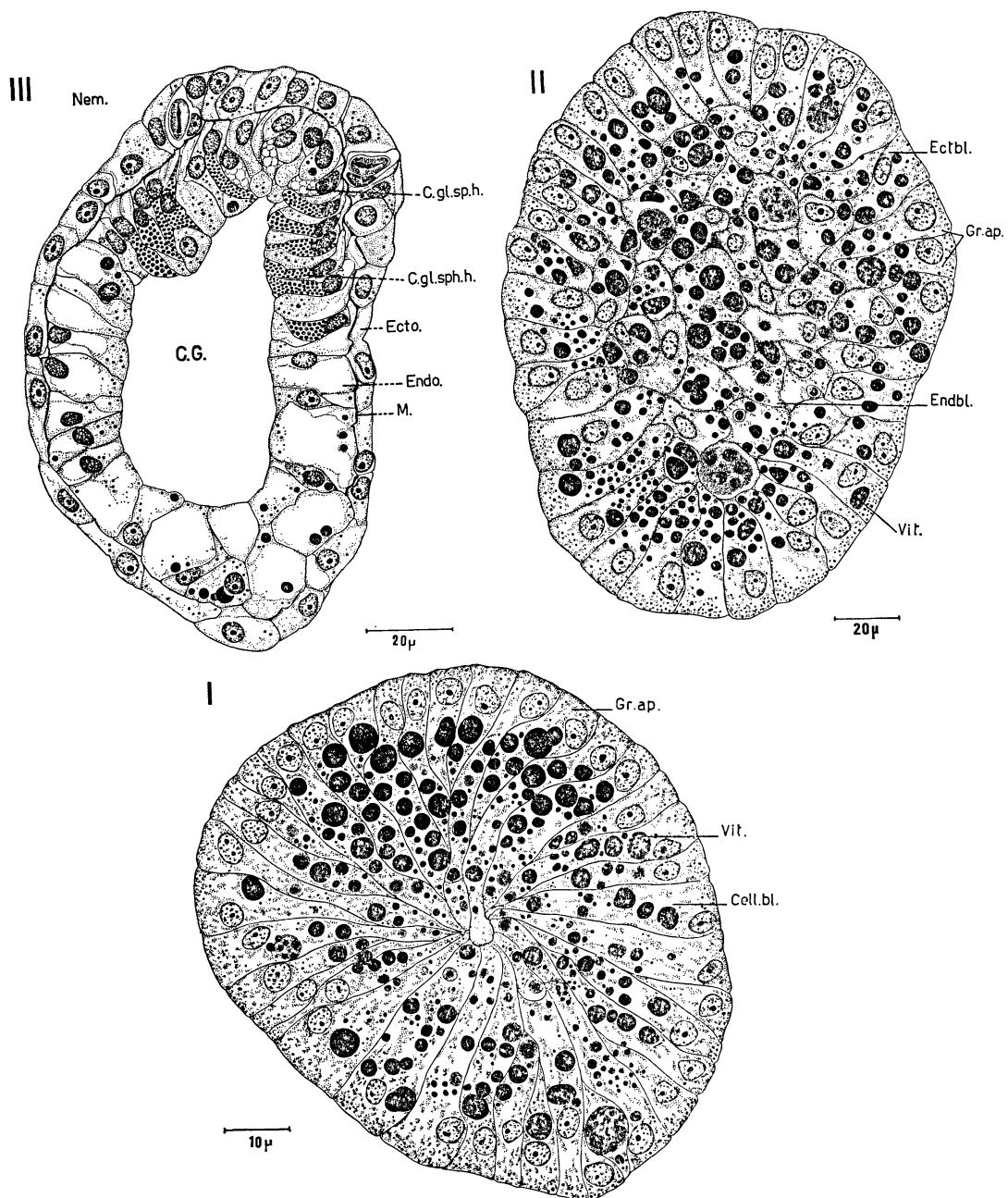


FIG. 5
Gonionemus vertens.

I - coupe d'une stereoblastula ; II - coupe d'une jeune planula ; III - coupe longitudinale d'un jeune polype avant la poussée des premiers tentacules.

C. G. : cavité gastrique ; C. gl. sph. : cellule glandulaire spumeuse hypostomiale ; C. gl. sph. h. : cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale ; Cell. bl. : cellule blastodermique ; Ectbl. : ectoblaste ; Ecto. : ectoderme ; Endbl. : endoblaste ; Endo. : endoderme ; Gr. ap. : granulations apicales ; M. : mésoglée ; Nem. : nématoblaste ; Vit. : vitellus.

plutôt de l'idée de migration multipolaire que de celle de délamination, mais ne peut pas non plus nous satisfaire, car du fait de l'absence ou de l'extrême réduction de la cavité dans la blastula, la gastrulation par migration typique est rendue mécaniquement impossible et les mécanismes de cette migration, tels qu'ils sont décrits chez les Hydro-méduses (Metschnikoff, Dawydoff), ne peuvent traduire le phénomène très particulier observé ici.

4^o Description de la gastrulation.

Bien que l'abondance extrême du vitellus et la faible définition des limites cellulaires rendent l'observation de ce phénomène très délicate, l'observation d'un très grand nombre d'échantillons nous a permis de suivre sa lente progression et de voir qu'il s'agit en définitive d'un réarrangement du tissu blastodermique par infiltration lente des cellules. D'abord quelques cellules du blastoderme, dont le noyau s'est déjà déplacé vers le milieu du cytoplasme, quittent lentement l'épithélium et s'enfoncent en se faufilant entre les autres. Au début, elles ne sont encore que décalées par rapport à celles qui restent sur la couche externe et la structure didermique n'est pas réalisée. Cette infiltration de cellules n'est pas toujours nettement observable et, dans l'ensemble, il s'agit d'un phénomène très confus où les mouvements cellulaires sont rendus d'autant plus difficiles que la larve est très dense et que les cellules sont littéralement bourrées de vitellus. Nous l'avons vu, la région centrale de cette sterroblastula ne ménage aucun espace blastocoelien et les cellules qui constituent désormais l'endoblaste n'y trouvent leur place qu'aux dépens du raccourcissement et de l'élargissement de celles de l'ectoblaste, restées sur la couche externe et devenues moins nombreuses.

Nous voyons donc bien maintenant que la structure didermique de la gastrula de *Gonionemus* est le résultat de déplacements et de réarrangements cellulaires au cours desquels les éléments blastodermiques ne présentent aucune trace de division. Une fois réunies au centre de l'embryon, les cellules sont toutes très comprimées, elles sont de formes irrégulières, leur noyau est déformé et souvent peu distinct ; les inclusions vitellines de toutes tailles et toujours très abondantes donnent à ce tissu un aspect désordonné. La structure didermique est à ce moment parfaitement établi mais les limites entre les deux feuillets resteront encore longtemps mal définies.

5^o Organisation ultérieure : formation de la planula.

Après le stade sterroblastula, la larve, d'abord sphérique, s'est allongée pendant toute la durée de la mise en place de l'endoblaste, elle est alors ovale et piriforme et nage très activement (Fig. 5, II), de telle façon que le pôle antérieur est le plus large. Elle nage ainsi pendant un à trois jours, puis elle ralentit ses mouvements et rampe sur le fond des récipients d'élevage ; elle perd sa ciliature et finit par se fixer. Elle adhère au substrat apparemment sans orientation particulière et s'y déforme en un petit dôme de contour irrégulier. Très souvent avant de se fixer, elle s'est déjà raccourcie et arrondie.

Ectoderme

L'assise ectodermique garde toute sa régularité ; les cellules sont hautes, cylindriques et bien alignées ; les noyaux occupent une position distale. La digestion du vitellus, déjà avancée, a laissé de larges zones de cytoplasme clair qui contrastent avec les énormes gouttelettes de réserves encore intactes.

C'est dans ce feuillet ectodermique que se différencie le cnidome. Perkins (1902) n'a absolument pas fait allusion à ce cnidome alors que Murbach (1895) avait noté la formation des organes urticants dans l'ectoderme. Les nématoblastes se forment, en effet, à partir de cellules banales de l'ectoderme : ils sont très gros et du type eurytèle (Weill 1934). L'origine ectodermique du cnidome doit être retenu comme un fait intéressant qui, dans l'état actuel de nos connaissances, ne se retrouve que chez l'Hydre d'eau douce (Brien) et chez les Tubulaires (Van de Vyver). Cependant, d'après Nagao Zen 1966, la cnidogenèse serait endodermique chez les Tubulaires qu'il a étudiées : *T. radiata* et *T. venusta*.

Endoderme

L'organisation du tissu endoblastique ne s'achève qu'après la fixation de la larve ; Murbach avait vu juste dans une certaine mesure car, si la mise en place de l'endoderme se fait très tôt dans la blastula, son organisation est très tardive et n'est vraiment réalisée que dans le jeune polype. Ainsi, nous devons attirer l'attention sur le fait que si la larve nageuse piriforme qui correspond à la majeure partie du cycle mérite bien, par sa morphologie et son comportement, le nom de planula, ce n'est que lorsqu'elle est fixée qu'elle en acquiert la valeur histologique. Cela nous montre qu'il est imprudent de chercher à faire un parallèle trop strict entre un cycle de caractère bien particulier et l'ensemble des autres cycles connus chez les Antho- et les Leptoméduses, trop rapidement pris pour types. C'est pourquoi nos observations, qui ne s'accordent bien avec aucune de celles des auteurs précédents, en divergent surtout pour des questions d'interprétation et de nomenclature. Perkins et Murbach, n'ayant pas observé les mécanismes internes du développement embryonnaire, n'ont pu comprendre la valeur histologique exacte des différents stades.

Les larves des Antho- et des Leptoméduses que nous venons de décrire possèdent toutes au moins un type de cellules glandulaires, différenciées à partir de cellules banales ectodermiques. Nous n'observons aucune structure glandulaire de ce genre dans la larve de *Gonio nemus*. Les seules sécrétions élaborées dans la larve seraient représentées par les nombreux granules apicaux observés dans chaque cellule.

6° *Edification du polype.*

En résumé, c'est donc seulement à partir du moment où elle a cherché à se fixer, que la larve a la valeur histologique d'une planula. A partir de sa fixation, l'évolution est relativement rapide : il faut moins de 24 heures pour que le corps du jeune polype soit formé.

On observe quelques mitoses dans le tissu ectodermique dont

résultent l'accroissement de la surface de ce tissu et la montée du polype (Fig. 5, III). En conséquence, les cellules de la région médiane et basale se trouvent étirées dans le sens de cette poussée (verticale et vers le haut). Les cellules ectodermiques deviennent très minces et les noyaux comprimés deviennent ovales. Dans la région hypostomiale (qui correspond à la région postérieure effilée de la larve nageuse) le tissu de l'ectoderme est au contraire assez haut, les cellules sont plus serrées. Tous les nématoblastes y sont rassemblés, on n'en trouve aucun au-delà de cette région.

L'accroissement du tissu ectodermique augmente la surface et le volume de l'embryon et permet au tissu endodermique de prendre sa place autour d'une cavité centrale qui devient cavité gastrale. Le tissu endodermique, où tout le vitellus est désormais digéré, montre de grandes cellules claires, larges et arrondies. Leur noyau est plus petit que ceux de l'ectoderme et reste difficile à différencier lors des colorations à l'hématoxyline. Dans la région hypostomiale, les cellules endodermiques sont hautes et serrées ; dans beaucoup d'entre elles, on peut mettre en évidence des grains de sécrétion dont il est difficile d'identifier la nature.

Le jeune polype acquiert ses deux premiers tentacules : ils naissent simultanément de part et d'autre de l'hypostome. Après plusieurs semaines, naissent deux autres tentacules, au même niveau que les précédents et à angle droit. Ces quatre tentacules entourent ainsi la bouche qui s'ouvre tardivement. On n'en observe jamais davantage chez *Gonionemus*.

7^e Autre aspect du développement de *Gonionemus*

Le développement que nous venons de décrire se présente comme le cycle de reproduction normale de l'espèce étudiée ; il demande environ 7 jours depuis la ponte jusqu'au polype. Il arrive que toutes les larves d'une même série se fixent normalement et se transforment en polypes, mais souvent ce n'est le cas que pour une partie d'entre elles et dans bien des cas, aucune ne suit ce processus. Le développement de cette Limnoméduse peut en effet revêtir un autre aspect : les planulas qui ne se fixent pas, s'allongent très fortement et adhèrent au substrat sur toute leur longueur ; elles deviennent jusqu'à dix fois plus longues que larges. De telles larves subissent les mêmes différenciations histologiques que les autres : tous les nématoblastes se rassemblent dans la région la plus effilée (postérieure) où les cellules sont hautes et étroites ; ailleurs, l'ectoderme est, au contraire, aminci. Le tissu endodermique reste partout très clair après la digestion vitelline, les cellules sont grandes et leur contour facilement discernable. Après quelques jours, on voit aussi se différencier des sécrétions glandulaires endodermiques, difficiles à définir et qui, après les premiers tests classiques effectués, s'apparentent plutôt aux cellules glandulaires spumeuses. L'étirement de ces larves est tel que les parois endodermiques sont presqu'en contact, supprimant la cavité centrale. Nous ignorons si ces larves s'alimentent et nous ne les avons jamais vues se transformer ; il est cependant permis de penser qu'elles correspondent à des formes de résistance capables de redonner des polypes, ce que l'on connaît déjà chez *Limnocnida* (Bouillon 1957).

Enfin, en plus de la reproduction sexuée que nous venons de décrire, il existe chez *Gonionemus*, une propagation par bourgeonnement de frustules à partir du polype ; ce processus, dont nous avons pu observer le début, sort du cadre de l'étude embryologique proposée ici et a déjà fait l'objet de l'important travail de H. Joseph (1925) sur la morphologie et la croissance du polype de *Gonionemus (Hale-remita)*.

8^e Conclusion.

Avant d'aborder la conclusion générale qui reprendra la comparaison entre les cinq espèces étudiées, nous aborderons quelques conclusions propres au développement des Limnoméduses. Les Limnoméduses sont rares par rapport à l'ensemble des Hydrozoaires et, parmi elles, peu ont encore été étudiées. On n'a, à propos de leur développement embryonnaire, que quelques données sur *Craspedacusta*, *Limnocnida* et *Gonionemus*. Cependant, il est déjà facile de voir les particularités du cycle de ces méduses qui ont aussi, le plus souvent, un mode écologique spécial.

Chez ces méduses, si le cycle de reproduction sexuée est également doublé d'une propagation par frustule, il présente lui-même une adaptation aux conditions externes puisque les planulas sont capables de prendre une forme d'attente dans laquelle elles restent très longtemps sans se transformer en polypes.

De nombreux caractères du développement embryonnaire sont à retenir : d'abord la structure très dense de la blastula et l'abondance de vitellus qu'elle possède. Chez *Craspedacusta*, on remarque (d'après Payne) qu'il existe aussi une très forte densité de gouttelettes vitellines.

Chez *Limnocnida*, les auteurs Beadle et Thomas (d'après Bouillon) ont décrit une morula qui se transforme ensuite en larve nageuse. Il n'est pas impossible que cette morula soit en fait une blastula (sterroblastula) comme celle de *Gonionemus*, car l'aspect extérieur est le même et, sans le secours des coupes histologiques, il n'est guère possible de faire la distinction.

Un point important à retenir au sujet du développement de *Gonionemus* : la structure de la planula et celle du jeune polype, qui sont d'ailleurs tout à fait comparables à ceux de *Limnocnida* (Bouillon). Pour *Craspedacusta*, cependant, nous ne possédons que les dessins de Payne, trop simplifiés pour que l'on puisse faire une comparaison fine.

Dans l'embryogenèse de *Gonionemus*, la cnidogenèse particulière uniquement ectodermique et très tardive, doit être sérieusement retenue ; elle se retrouve dans le développement de *Limnocnida* et chez l'Hydre d'eau douce ainsi que, peut-être, chez certaines Tubulaires. Cela, comme nous le verrons dans les conclusions générales, oppose ces espèces aux Thécates et aux Athécates (Tubulaires exceptées). De plus, chez *Limnocnida* comme chez *Gonionemus*, l'embryon est caractérisé par l'absence de cellules glandulaires ectodermiques spécialisées et de cellules interstitielles, ainsi que par l'aspect vacuolisé et peu dense des cellules du jeune polype. Le développement de ces Limno-

méduses est ainsi comparable à celui des Hydres d'eau douce ; le groupe des Limnoméduses contient d'ailleurs de nombreuses formes dulcicoles ou d'eau saumâtre et des espèces à polypes isolés ou bourgeonnant de petites colonies qui ne sont pas sans rappeler l'Hydre (*Calpasoma* de *Craspedacusta*, *Limnocnida*, etc.). Ainsi, nous aurions tendance à rattacher les Hydres aux Limnoméduses (déjà : Bouillon 1967). Cette position a l'avantage, au moins, d'intégrer l'Hydre dans un grand groupe d'Hydraires actuellement défini.

VIII. - CONCLUSION GÉNÉRALE.

Au terme de cet exposé, nous reprendrons la comparaison du développement des cinq espèces étudiées et les replacerons dans le contexte général des Hydrozoaires, compte tenu des connaissances actuelles sur l'embryologie de ce groupe (à ce propos, nous nous référerons surtout aux travaux de Metschnikoff 1886, de Lacassagne 1961 et de Van de Vyver 1966, ainsi qu'à nos propres observations sur diverses autres espèces telles que *Cladonema radiatum*, *Laodicea undulata*, *Liriope tetrphylla*, etc.).

Une des étapes les plus importantes du développement embryonnaire est le stade blastula, représenté, généralement, par une coeloblastula typique. Ce sont les genres *Phialidium* et *Obelia* qui offrent les plus beaux exemples de telles coeloblastulas, transparentes, sphériques, creuses, ciliées et capables de déplacements relativement rapides.

L'absence de stade morula, remplacé par la larve creuse qu'est la coeloblastula, caractérise le développement embryonnaire des Hydroméduses métagénétiques et, plus exactement, de celles dont les œufs sont pondus directement dans le milieu externe. En effet, *Turritopsis nutricula*, dont les embryons restent sur le manubrium et ne se libèrent qu'au stade planula, est, parmi les Hydroméduses, la seule connue jusqu'à présent qui possède un stade morula. C'est du moins ce qui ressort des travaux de Brooks et Rittenhouse (1907) dont l'étude déjà ancienne n'a pas été reprise. Dans l'état actuel des connaissances, une seule exception existe parmi les espèces qui pondent librement leurs œufs : c'est *Stenstrupia nutans* dont les œufs se fixent et se développent rapidement en un polype, sans passer par le stade coeloblastula libre. (L'étude histologique approfondie reste toutefois à faire.)

Les coeloblastulas sont d'autant plus belles que les méduses ont un comportement plus pélagique : celles d'*Obelia* et de *Phialidium* ainsi que de *Laodicea* sont particulièrement caractéristiques et différentes de celles de *Cladonema* ou de *Gonianemus* dont l'écologie n'est pas la même et dont les blastulas sont, au contraire, opaques et caractérisées par la réduction de la cavité centrale (sterroblastulas).

Le stade blastula se retrouve cependant chez *Eleutheria*, méduse très particulière qui incube ses œufs, ainsi que chez diverses formes à gonophores appartenant aux Capités, comme *Coryne muscoides*

(Van de Vyver 1966) et chez l'Hydre d'eau douce (Brien 1965). De telles blastulas non ciliées, ne sont jamais libres.

Un deuxième point important est le mode de gastrulation par immigration unipolaire qui semble n'appartenir qu'aux Thécates et aux Athécates Filifères (*Phialidium*, *Obelia*, *Laodicea*, *Podocoryne*). Chez les Capités, une délamination s'ajoute à la migration multipolaire ; chez les Trachyméduses, il s'agit d'une délamination coeloblastique typique et, chez les Limnoméduses, d'un réarrangement cellulaire complexe.

La structure des planulas correspond, dans tous les cas (exception faite des Limnoméduses) au schéma général commun à toutes les planulas des Hydrozoaires. L'existence, chez *Phialidium*, *Obelia* et *Sarsia*, de deux types de cellules glandulaires ectodermiques, mérite d'être retenue et semble propre à l'ensemble des Thécates ainsi qu'aux Capités de la super-famille des Corynoides ; cette caractéristique les oppose aux Athécates Capités de la super-famille des Tubulariidées dont la larve spécialisée (actinula) est dépourvue de ces éléments glandulaires ectodermiques, aux Athécates Filifères dont la planula ne possède dans l'ectoderme que des sécrétions spumeuses et, enfin, aux Limnoméduses et Limnopolypes (*Hydra* compris) dont les planulas ne montrent aucune trace de cellules glandulaires spécialisées.

L'origine endoblastique des cellules interstitielles et du cnidome, telle qu'on l'observe chez la plupart des types décrits, est peut-être le trait le plus important du développement embryonnaire de ces Hydrozoaires. Un tel fait permet d'opposer les Thécates et la plupart des Athécates aux Limnoméduses et Limnopolypes où la différenciation de ces éléments est tardive et exclusivement ectoblastique. Soulignons toutefois que si, pour Nagao Zen, l'apparition des cellules interstitielles et la cnidogenèse larvaire s'effectuent dans l'endoderme chez les Tubulariidées étudiées par lui (*Tubularia radiata* et *venusta*), elle a lieu, d'après Van de Vyver, dans l'ectoderme chez d'autres Tubulariidées telles *Tubularia ceratogynae* et *indivisa*, *Parypha larynx* et *crocea*, *Arum cocksii*. Enfin, l'existence de cellules interstitielles dans les feuillets embryonnaires chez *Phialidium* et *Obelia* permet de différencier les Thécates, les Athécates Tubulariidés et Filifères et les Limnoméduses-Limnopolypes du groupe des Capités Corynidés où on ne les trouve jamais. Ces faits viennent encore étayer l'argumentation qui s'oppose à ce que ces cellules interstitielles soient à l'origine de la cnidogenèse larvaire ; en effet, chez les Capités où les cellules interstitielles n'existent pas, la cnidogenèse se produit pourtant très tôt dans la larve tout comme chez les autres groupes.

L'origine des nématoblastes et des cellules interstitielles, tantôt dans le feuillet endodermique, tantôt dans le feuillet ectoblastique des larves d'Hydriaires, pose de nombreux problèmes, parmi lesquels celui de savoir auquel des deux feuillets rattacher ces éléments.

Pour les organismes adultes, les cellules interstitielles et les nématoblastes qui en dérivent très souvent sont principalement localisés dans le feuillet ectodermique, à l'exception de quelques espèces où la cnidogenèse s'effectue au sein de l'endoderme (p. ex. : les méduses de *Cladonema* et de *Rathkeia*). Toutefois, même dans de tels cas, les auteurs s'accordent pour reconnaître l'origine ectodermique des futurs éléments urticants. Quelle peut être, dès lors, la signification de

l'origine endoblastique de ces deux types d'éléments embryonnaires dans la majorité des larves d'Hydriaires ?

On pourrait concevoir que, dans les larves, cellules interstitielles et nématoblastes se différencient d'une façon préférentielle au sein du feuillet endodermique pour des raisons stériques et de nutrition ou encore que les deux feuillets de la planula ne sont pas exclusivement et définitivement orientés histologiquement lors de la gastrulation, c'est-à-dire que des éléments ectoblastiques sont entremêlés avec les cellules endoblastiques au sein du feuillet interne.

Cette interpénétration pourrait se produire lors des phénomènes de gastrulation : des éléments à valeur d'ectoblaste étant entraînés soit par migration (p. ex. : migration multipolaire qui s'ajoute au phénomène de délamination ou de migration unipolaire), soit par l'emboîtement des gradients ecto-endodermiques, visible chez certains Hydriaires (voir Brien 1965).

Le problème reste posé, mais rappelons toutefois que même chez les Hydriaires adultes, le feuillet endodermique est, dans certaines circonstances, capable de reformer des cellules interstitielles et des nématoblastes (Diehl et Bouillon 1966).

Nous attirerons enfin l'attention sur la métamorphose que subit la larve après la fixation. Chez les Campanulariides, le polype est bien une néoformation de la planula qui s'aplatit en une lentille d'où naît l'hydrocaule ; chez d'autres Thécates et chez les Athécates, ainsi que chez les Limnoméduses, le passage de la planula au stade polype est plus direct.

Enfin, parmi les points communs aux espèces étudiées (à l'exception encore de *Gonionemus*), rappelons la polarité de la larve où le sens de la locomotion est défini dès la blastula, la gastrulation qui débute précisément au pôle postérieur, la fixation qui se fait par le pôle antérieur où les sécrétions sont plus abondantes, enfin, les gradients de répartition des cellules glandulaires et des nématoblastes qui sont opposés entre eux mais communs à la plupart des espèces. Chez *Gonionemus*, la blastula reste difficilement orientable et la fixation de la larve semble beaucoup moins stricte.

TABLEAU DE COMPARAISON DES TAILLES DES EMBRYONS
(VALEURS MOYENNES MESURÉES EN μ).

	Phialidium	Obelia	Sarsia	Podocoryne	Gonio-nemus
<i>Planula</i> :					
Longueur maximale	210	300	190	150	90
Largeur maximale	85	90	95	35	60
Epaisseur de l'ectoderme :					
— au pôle antérieur .	30	30	70	10	14
— normale	18	17	20	7	14
<i>Cœloblastula</i> (diamètre) ..	165	185	140	80	80
<i>Œuf</i> (diamètre)	130	170	130	90	90

Une partie du travail (récoltes, élevages, fixations) a été faite à la Station de Biologie marine de Roscoff (Finistère Nord), l'histologie a été effectuée au laboratoire du Professeur J. Bouillon à l'Université Libre de Bruxelles.

Que M. le Professeur Teissier veuille bien trouver ici l'expression de notre vive reconnaissance, pour l'intérêt qu'il n'a cessé de témoigner pour notre travail.

Que Mmes Cardon et Doizé, dessinatrices, soient particulièrement remerciées pour l'aide qu'elles nous ont apportée.

Zusammenfassung

Wir haben die Embryonalentwicklung von fünf Hydromedusen untersucht, die in vier verschiedene Gruppen einzuteilen sind.

Die Eier werden ins freie Wasser abgelegt und dort befruchtet; die Furchung ist total radiair und subäqual und der Embryo entspricht dem Blastulatyp (Coeloblastula oder Sterroblastula).

Die zweikeimblättrige Struktur wird über eine je nach der Gruppe unterschiedliche Gastrulation erreicht. Es handelt sich um eine Polarzelleinwanderung, oder um eine multipolare Delamination, oder um eine Infiltration. Die Planula-Larve differenziert sich dann in verschiedener Weise entspricht aber immer dem üblichen Klassischen Schema.

Wir haben die histologische Struktur dieser Planulae verglichen, unter besonderer Berücksichtigung der Drüsenzellen und der Entstehung der Nesselzellen (Cnidogenese).

Summary

The development of five Hydromedusae belonging to four different groups was studied.

The eggs are laid and fecundated in the free water. They divide following the total radiair and subregular pattern, giving rise to blastula (coeloblastula or sterroblastula).

The didermic structure is accomplished after gastrulation which is either the unipolar migration, the delamination or the cellular rearrangement by infiltration. The differentiation of the planula is variable following always the well-known general pattern. The histology of the planulae is discussed, giving particular attention to the cnidogenesis and the structure of the gland cells.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ, A., 1884. — Selection embryological monographs.
- ALLMAN, G.J., 1871. — A monograph of the Gymnoblastic of Tubularian Hydroids. *Ray. Soc.*, 1, pp. 1-149.
- AURICH, H., 1957. — Verbreitung der Medusen und Actinulae von *Ectopleura dumortieri* und *Hybocodon prolifer* in der Südlichen Nordsee. *Helgoland Wiss. Meeres*, 6, pp. 207-227.
- BÉNARD-BOIRARD, J., 1962. — Développement embryonnaire de *Podocoryne carnea* (Sars) de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 3, pp. 135-155.
- BODO, F., RAZOULS, C. et THIRIOT, A., 1965. — Variations saisonnières du Zooplancton de la région de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 6, pp. 219-254.
- BONNER, J., 1955. — Note concerning the distribution of polysaccharids in the early development of the Hydromedusa *Phialidium gregaricum*. *Biol. Bull.*, 108, 1, pp. 18-20.
- BOUILLON, J., 1957. — Etude monographique du genre *Limnocnida* (Limnoméduse). *Ann. Soc. Roy. zool. Belgique*, 87, pp. 250-500.
- BOUILLON, J., 1963. — Cellules glandulaires des Hydroïdes et Hydroméduses. Leur structure et la nature de leurs sécrétions. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 157-205.
- BOUILLON, J., 1966. — Introduction to the Coelenterata in "Chemical Zoology" in M. Florkin et B. Scheer édit. Acad. press (sous presse).
- M. Florkin et B. Scheer édit. Acad. press (sous presse).
- BRIEN, P., 1965. — L'embryogenèse et la sénescence de l'Hydre d'eau douce. *Mém. Acad. Roy. Belgique*, 36, 1, pp. 1-113.

- BROOKS, W.K. et RITTENHOUSE, S., 1907. — On *Turritopsis nutricula* (Mc Crady). *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, 33, pp. 429-460.
- BUCHERT, A., 1959. — *Craspedacusta sowerbyi*, Lank., eine Süsswasser Meduse und ihre beiden Polyp-Typen in Ungarischen Fauna. *Ablatt. Közlem.*, pp. 29-55.
- CLAUS, C., 1882. — Die Entwicklung des Aequoriden Eies. *Zool. Anz.*, 5, pp. 284-288.
- DAWYDOFF, C., 1928. — Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés. Masson édit.
- DIEHL, F.A. et BOUILLOU, J., 1966. — Observations sur les potentialités morphogénétiques des tissus irradiés de *Cordylophora caspia* (Pallas). *Bull. Sc. Acad. Roy. Belgique*, 52, 1, pp. 138-146.
- DUJARDIN, F., 1845. — Mémoires sur le développement des Méduses et des Polypes d'Hydriaires. *Ann. Sc. nat.*, 3, 4, pp. 257-281.
- GERD, W., 1892. — Zur Frage über die Keimblätterbildung beider Hydromedusen. *Zool. Anz. Jahr.*, 5, pp. 312-319.
- HACKER, V., 1882. — Zur Frage der Furchung des Eies von *Aequorea forskalea*. *Arch. für Mikr. und Anat.*, 40, pp. 243-263.
- HAMANN, O., 1883. — Beitrag zur Kenntnis der Medusen : Zur Ontogenie von *Tiara pileata*. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, 38, pp. 419-428.
- KAKYUMA, Y. et HIRAI, E., 1957. — Developmental cycle of *Cladonema*. *Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi, Tokku Univ.*, 10, 2, pp. 55-57.
- KRAMP, P.I., 1961. — Synopsis of Medusae of the world. *J. Mar. Biol. Ass., UK*, 40.
- KOWALESKY, A., 1874. — Untersuchung über die Entwicklung der Coelenteraten. *Göttingen Nachrichten*, pp. 154-158.
- KUHN, A., 1913. — Entwicklungsgeschichte und Verwandschaftsbeziehungen der Hydrozoen. *Ergebn. Fortschr. Zool.*, 4, pp. 1-284.
- LACASSAGNE, M., 1961. — Histologie comparée des planulas de quelques Hydriaires. *Diplôme d'études supérieures. Paris*.
- MEREJKOWSKY, C., 1878. — Remarks on the reproduction of *Obelia flabellatum*. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 1, pp. 250-256.
- MEREJKOWSKY, C., 1883. — Histoire du développement de la méduse *Obelia*. *Bull. Soc. Zool. France*, 8, pp. 98-129.
- METSCHNIKOFF, E., 1881. — Vergleiche embryologische Studien : III. Über die Gastrula einiger Metazoen. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, 37, pp. 286-311.
- METSCHNIKOFF, E., 1886. — Embryologische Studien an Medusen. Wien.
- MURBACH, L., 1895. — Preliminary note on the life history of *Gonionemus*. *J. Morph.*, 11, pp. 495-498.
- NAGAO ZEN, 1963. — The early development of the Anthomedusa *Polyorchis kara-futoensis*. *Annot. zool. Japon.*, 37, 4, pp. 187-193.
- NAGAO ZEN, 1965. — Studies on the development of *Tubularia radiata* and *Tubularia venusta* (Hydrozoa). *Publ. Akkeshi Mar. Stat.*, 15, pp. 9-35.
- NAUMOV, D., 1950. — Quelques données sur les cycles de reproduction de vie des méduses métagénétiques (en russe).
- PAYNE, F., 1926. — Life History of *Craspedacusta ryderi*. *Biol. Bull. Woods Hole*, 50, pp. 433-443.
- PERKINS, H.F., 1902. — The development of *Gonionemus murbachi*. *Proc. Acad. Sc. Philadelphia*, 54, pp. 750-790.
- PFLUGFELDER, O., 1962. — Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere. Jena, 346 p.
- ROOSEN-RUNGE, E.C., 1962. — On the biology of sexual reproduction of *Hydromedusae* genus *Phialidium* Leuckart. *Pac. Sc.*, 14, pp. 15-24.
- RUSSELL, F.S., 1953. — The medusae of the British Isles. Cambridge. 530 p.
- SACHWAKTIN, A.A., 1956. — Vergleichende Embryologie der Niederen Wirbellosen. Berlin, 400 p.
- SEMAL-VAN GANSEN, P., 1954. — Etude d'une espèce *Hydra attenuata* Pallas. L'histophysiologie de l'endoderme de l'Hydre d'eau douce. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 85, pp. 187-278.
- TEISSIER, G., 1931. — Etude du développement embryonnaire de quelques Hydriaires. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 14, pp. 1-60.
- VAN DE VYVER, G., 1964. — Etude histologique du développement embryonnaire d'*Hydractinia echinata*. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 298-310.
- VAN DE VYVER, G., 1966. — Etude du développement embryonnaire des Cnidaires Athécates à gonophores. *Thèse*, Université Libre de Bruxelles (sous presse).
- WARENNE DE, A., 1882. — Recherches sur la reproduction des polypes d'Hydriaires. *Arch. Zool. exp. gén.*, 10, pp. 611-714.
- WEILL, R., 1934. — Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 10, pp. 1-347.