

EL. 155

SIBL. MALAC.

BIBL. MALAC.

159
155

VOLUME JUBILAIRE

VICTOR VAN STRAELEN

DIRECTEUR

DE L'INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES
DE BELGIQUE

1925 - 1954

TOME II.

EXTRAIT

A PROPOS DES SIPHONOPHORES

PAR

EUGÈNE LELOUP

BRUXELLES

MCMLIV

25.VI.1954

[Handwritten signature]

A PROPOS
DES
SIPHONOPHORES

PAR

EUGÈNE LELOUP

A PROPOS DES SIPHONOPHORES

INTRODUCTION

La question des Siphonophores a, de tout temps, préoccupé les savants les plus qualifiés. Diverses conceptions ont été émises et de nombreuses idées échangées; mais aucune hypothèse n'a rallié l'unité de vue au sujet du groupe qui serait le plus primitif, de sorte que l'origine et la phylogénèse des Siphonophores restent très controversées.

D'une part, l'absence de documents paléontologiques — les Siphonophores n'ayant laissé aucune trace fossile — constitue une lacune des plus regrettables pour établir d'une manière indubitable l'origine du groupe. D'autre part, comme ces animaux pélagiques, extrêmement délicats et vulnérables, sont généralement recueillis à l'état fragmentaire ou mutilés et qu'ils sont en outre des plus difficiles à fixer et à conserver, les faits relatifs à leur constitution et à leur évolution s'avèrent peu nombreux et insuffisants pour établir une lignée parfaitement ordonnée. Toutefois, si l'on admet avec J. HADZI (1918) que « alle rezente Organisation ist ein Produkt der Geschichte », on peut, par la pensée, combler les lacunes et concevoir l'origine ainsi que l'évolution suivie par les Siphonophores pour arriver à la différenciation des groupes actuels. En partant du postulat ci-dessus et en s'appuyant sur les données de l'embryologie et de l'anatomie comparée mises en valeur par l'éthologie, on peut remonter à la formation du groupe et établir les embranchements qui permettront de dresser un arbre généalogique assez complet.

L'étude de l'embryologie et de l'anatomie comparée permet de rapprocher les stades jeunes des groupes qui, au cours des temps, ont évolué dans des directions diverses, tandis que l'observation du comportement des Siphonophores en vie ⁽¹⁾ fait comprendre les changements provoqués chez ces organismes par un

(¹) W. JACOBS (1938) a publié quelques remarques à ce sujet. De mon côté, j'ai réalisé, en 1934, certaines observations « in vivo » au Laboratoire maritime de Villefranche-sur-Mer (France), grâce à un subside qui me fut octroyé par la Commission du Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique.

facteur que je crois prédominant et qui est une tendance progressive vers une libération de plus en plus active par rapport au milieu ambiant. La phylogénie du groupe se base sur les traces que laissent, dans les différents représentants, les modalités employées par l'individu Siphonophore pour se libérer d'une vie sessile d'abord, pour se dégager d'une vie flottante passive ensuite. Dans les relations généalogiques des Siphonophores on constate une série de phénomènes qui, graduellement, amènent les organismes à vivre avec leurs propres réactions et qui rendent leurs mouvements indépendants du milieu ambiant.

I. — CONCEPTIONS DE L'ORGANISME SIPHONOPHORE.

Le Siphonophore est-il un individu ou une colonie ?

La plupart des auteurs le considèrent comme une colonie polymorphe formée par bourgeonnement.

Deux théories principales s'affrontent :

D'une part, certains auteurs font dériver le Siphonophore d'une méduse transformée, en état de donner naissance, par bourgeonnement sur l'ombrelle ou sur le manubrium, à de nouvelles méduses ou à des polypes. Cette théorie médusomorphe est préconisée notamment par F. W. EYSENHARDT (1821), Fr. ESCHSCHOLTZ (1829), J. H. HUXLEY (1852, 1859), P. E. MÜLLER (1871), E. METSCHNIKOFF (1871, 1874), W. FEWKES (1880), F. M. BALFOUR (1885), E. HAECKEL (1869-1888), B. HATSCHKE (1889), V. FRANZ (1924), F. MOSER (1925), G. BOHN (1934), R. LEGENDRE (1940).

D'autre part, des auteurs pensent que l'origine d'une telle colonie se trouve dans une colonie flottante composée d'hydropolypes qui se modifient par la subdivision du travail et qui possèdent la faculté de produire des méduses. Cette théorie hydro- ou polypomorphe a été défendue notamment par LESUEUR (1813), H. MILNE-EDWARDS (1840), C. VOGT (1848, 1854), R. LEUCKART (1851, 1854), A. KÖLLIKER (1853), C. GEGENBAUR (1854), C. CLAUS (1878, 1885), A. AGASSIZ (1865), C. CHUN (1882, 1897), E. KORSCHOLT et K. HEIDER (1890), O. HAMANN (1892), K. SCHNEIDER (1896), J. HADZI (1918), H. C. DELSMAN (1923), E. LELOUP (1929).

En résumé, tous les partisans des théories polypo- ou médusomorphes basent leur raisonnement sur l'étude du Siphonophore adulte. Cependant, Ed. PERRIER (1881), Ed. PERRIER et Ch. GRAVIER (1902), A. LAMEERE (1902, 1929) et E. WOLTERECK (1904, 1905) cherchent à expliquer l'origine des Siphonophores en considérant des stades larvaires. A. LAMEERE et E. WOLTERECK estiment que le Siphonophore est le résultat de l'union par le pôle aboral d'un individu méduse et d'un individu polype (théorie méduso-polypomorphe). Ed. PERRIER

(1881), Ed. PERRIER et Ch. GRAVIER (1902) pensent que le Siphonophore est un produit de la tachygenèse : son corps ramifié provient d'une forme simple, fixée, qui a bourgeonné latéralement toutes sortes d'hydroméduses. Pour ces derniers auteurs, le développement des Siphonophores montre des larves d'hydres bourgeonnant des méduses avant d'avoir atteint la forme de polype.

A. — THÉORIE MÉDUSOMORPHE.

T. H. HUXLEY (1852) considère le Siphonophore comme une méduse dont les organes se sont multipliés, dissociés et répartis sur l'individu en s'adaptant à des fonctions diverses (= théorie polyorganique). Il faut tenir compte de ce que T. H. HUXLEY considérait les polypes et les méduses comme les organes de l'individu que constitue une colonie d'hydroïdes.

Les autres auteurs mentionnent le Siphonophore comme une colonie d'individus provenant du bourgeonnement d'une méduse dont le manubrium allongé devient la tige.

Selon F. W. EYSENHARDT (1821), le flotteur d'un Siphonophore est constitué par l'ombrelle retournée d'une méduse. Le flotteur de la Physalie provient de la soudure de l'ombrelle de plusieurs méduses.

Fr. ESCHSCHOLTZ (1829) range les Siphonophores parmi les « medusenartigen Strahlthiere ».

Selon E. et L. METSCHNIKOFF (1870, 1871), P. E. MÜLLER (1871), W. FEWKES (1880), E. HAECKEL (1888) et B. HATSCHEK (1889), le Siphonophore provient d'une méduse à manubrium très long et bourgeonnant des individus polymorphiques comme *Sarsia siphonophora* ou *Lizzia*.

Pour E. METSCHNIKOFF (1874), le flotteur est le produit du retroussement de l'ombrelle et le stolon représente le manubrium. Les gastérozoïdes dérivent du manubrium, les filaments pêcheurs des tentacules marginaux, les cloches et les bractées de l'ombrelle : ce sont des produits de la multiplication des organes de la méduse initiale qui se sont dispersés et distribués sur la tige. Par contre, les méduses fertiles des cormidies sont bourgeonnées par la méduse initiale dont elles ont la valeur.

E. HAECKEL (1888) a donné la théorie du médusome. Le Siphonophore est un organisme colonial composé d'individus de trois générations au moins. La siphonula est une méduse subdivisée. Le flotteur dérive de l'invagination glandulaire de l'exombrelle au pôle apical, le gastérozoïde représente un manubrium extraombrellaire et le filament pêcheur, l'unique tentacule marginal déplacé. Le manubrium de cette siphonula, individu primaire, bourgeonne et donne des individus de deuxième génération, les cormidies avec leurs bractées, leurs gastérozoïdes et leurs dactylozoïdes. Les méduses fertiles seraient des individus de troisième génération. Les cloches natatoires dérivent de l'ombrelle disloquée et dispersée de la siphonula initiale,

B. HATSCHEK (1889) complète la théorie de E. HÆCKEL. Les cloches natatoires représentent des formations médusaires stériles, dépourvues de manubrium et ayant la valeur de la siphonula initiale.

F. MOSER (1925 *a*) a résumé, comme suit, ses conceptions sur la théorie de l' « Ursiphonophor ». Les Siphonophores évoluent dans le sens de la génération alternante et de la formation en colonie. Leurs organes sont sur le point de devenir des individus. Les Siphonophores sont des méduses (hétéroméduses) à symétrie bilatérale, avec un manubrium (tronc) d'origine exombrellaire (aboral). Sur le tronc bourgeonnent des gastérozoïdes secondaires avec leur tentacule basal et leurs cloches génitales médusiformes (Protoméduses) ainsi que d'autres formations, boucliers, palpons, etc. Les cloches génitales se détachent du tronc, soit isolément, soit, comme eudoxies, avec d'autres appendices, avant que les organes génitaux n'arrivent à maturité. La fécondation des produits sexuels donne des hétéroméduses.

En 1934, G. BOHN signale que, chez les Siphonophores, « les méduses bourgeonnent des polypes et forment même des colonies fort complexes ».

D. DAMAS (1936), décrivant une méduse aberrante, considère que l'origine des Chondrophorides « doit être recherchée parmi les Anthoméduses (méduses de Gymnoblásticas, suivant la terminologie ancienne) ».

POUR R. LEGENDRE (1940), « les Siphonophores sont des colonies flottantes d'Hydroméduses composées de zooïdes polymorphes ».

B. — THÉORIES POLYPOMORPHES.

H. MILNE-EDWARDS (1840) signale, à propos des Physophores, qu'il a « la conviction que ce ne sont pas des animaux simples, mais des agrégations d'un grand nombre d'individus naissant par bourgeons et vivant réunis entre eux à la manière des polypes composés ».

POUR R. LEUCKART (1851, 1854), C. VOGT (1847, 1854) et A. AGASSIZ (1865), les Siphonophores sont des colonies de polypes, très polymorphes, détachées du fond et devenues planctoniques.

Selon E. KORSCHOLT et K. HEIDER (1890), une larve d'hydroïde a pu se fixer à la surface de l'eau, grâce à la tension superficielle, et donner une colonie suspendue à cette surface.

Ed. PERRIER (1881), Ed. PERRIER et Ch. GRAVIER (1902) signalent que les Physalies sont des colonies flottantes de Polypes-Hydraires.

C. CIUN (1897) se base sur les polypes errants tels que *Nemopsis gibbesi* Mac GRADY, ainsi que sur les graptolithes, qui, selon les découvertes de la paléontologie, présentent parfois un flotteur central. Il se demande s'il ne faut pas faire descendre les Siphonophores des colonies d'hydroïdes pélagiques.

A. GOETTE (1907) fait dériver les Siphonophores des hydroïdes pélagiques.

J. HADZI (1918) pense que les Siphonophores proviennent d'hydroïdes benthoniques gymnoblastiques à larves temporairement vagabondes (actinules), que seul, l'individu de transition est polypoïde et que tous les individus secondaires sont médusoïdes.

H. C. DELSMAN (1923) considère la Porpите adulte comme un polype suspendu à la surface de l'eau avec la tête vers le bas et qui, à l'intérieur de son cercle tentaculaire autour de l'orifice buccal, porte un grand nombre de polypes filles producteurs de méduses.

C. — THÉORIES MÉDUSO-POLYPOMORPHES.

A. — Selon Ed. PERRIER (1881) et Ed. PERRIER et Ch. GRAVIER (1902), une colonie sessile de polypes hydriques a pu se transformer en colonies flottantes par l'apparition précoce d'un appareil gazogène chez des planulas d'hydropolypes emportées vers la haute mer. Des planulas flottantes se sont maintenues à la surface de la mer en adaptant une partie de leur organisme à conserver dans leurs tissus une certaine quantité de gaz. De telles planulas ont transmis cette propriété à leur descendance, mais elles ont évolué dans deux voies différentes. D'une part, l'appareil gazogène ou aérifère a pu acquérir un volume suffisant pour assurer la flottaison de la colonie (Physalies, Porpites, Vélelles). D'autre part, il s'est mal formé, et comme le développement tend à s'accélérer de plus en plus, les individus locomoteurs se sont ébauchés directement sur la planula. Toutefois, sous l'influence d'une cause quelconque (nourriture abondante, par exemple), les bourgeons se développent au détriment du corps nourricier et le bourgeon le plus jeune, par accélération embryogénique, deviendra un individu parfait avant celui qui l'a produit. Pour ces auteurs, un Siphonophore dépourvu de cloches natatoires s'est constitué de la façon suivante : une planula issue de l'œuf se transforme en polype hydrique qui, très tôt, devient apte à bourgeonner des méduses; ces méduses à développement hâtif perdent leur pouvoir reproducteur et deviennent des individus locomoteurs, des cloches natatoires, capables de remorquer la colonie. Un instant ralenti, le développement du polype reprend ensuite son rythme ordinaire et l'hydropolype primitif donne naissance à une colonie pélagique qui bourgeonne des groupes d'individus, simples ou transformés, polypomorphes, nourriciers et pêcheurs (gastérozoïdes) ou protecteurs (palpons, bractées) ou reproducteurs (gonozoïdes).

B. — A. LAMEERE (1902, 1929) ramène l'organisation des Siphonophores à celle de la siphonula : « La siphonula est morphologiquement une association de trois individus d'une colonie d'hydroïdes : un polype, un filament pêcheur et une méduse; mais physiologiquement, le Siphonophore est une méduse. »

R. WOLTERECK (1904, 1905) se base sur l'étude de la larve *Conaria* des Chondrophorides, dont il reconnaît la nature narcoméduse. Il considère le Siphonophore comme une planula produisant deux individus unis par leurs pôles

aboraux, un polypomorphe, le polype primaire et un médusomorphe, méduse terminale. Pour cet auteur, l'œuf a donné naissance à un zoïde primaire (planula) qui deviendra le polype primaire et donnera naissance à un stolon aboral qui se différenciera en un organe terminal et en une zone circumpolaire de prolifération bourgeonnant des zoïdes secondaires, tertiaires.

Pour W. GARSTANG (1946), les Siphonophores représentent des communautés bourgeonnantes de Gymnoblastiques-Hydroméduses.

D. — THÉORIE PERSONNELLE.

Dans un travail de 1929, j'ai insisté sur la comparaison des stades larvaires *Ratarula* des Chondrophorides et *Siphonula* des autres Physophorides ainsi qu'*Actinula* des hydrotypes tubulariides. A cette époque, où je n'ai pas eu connaissance du travail de J. HADZI (1918), j'ai conclu, comme cet auteur, que les Siphonophores physophorides représentent des colonies d'hydrotypes gymnoblastiques voisins des Tubulariides, dont les larves polypoïdes se sont adaptées à la vie pélagique.

Dans le présent essai, je montrerai les raisons pour lesquelles une théorie s'étayant sur des faits embryologiques, anatomiques et éthologiques et ralliant les opinions d'Ed. PERRIER (1881), C. CLAUS (1885), E. KORSCHULT et K. HEIDER (1890), C. CHUN (1897), Ed. PERRIER et Ch. GRAVIER (1902), J. HADZI (1918) et H. C. DELSMAN (1923) a mes préférences.

Avant de passer à l'interprétation théorique, il y a lieu de résumer les faits généraux connus actuellement et relatifs aux modes de développement chez les différents groupes des Siphonophores.

1. DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DES PHYSOPHORIDES.

Rappelons succinctement les différents stades que les Physophorides présentent au cours de leur évolution ontogénétique.

Immédiatement, on constate qu'il existe deux modes de développement selon que les larves possèdent un ou deux centres de prolifération.

A. — Les Siphonophores caractérisés par une zone de bourgeonnement possèdent une structure primitive bien que déjà très évoluée : ce sont les Chondrophorides et les Cystonectides.

a) *Chondrophoridæ*.

A l'heure actuelle, on ignore encore les phénomènes de maturation et de fécondation des produits génitaux ainsi que les premiers stades bathypélagiques embryonnaires.

a¹) *Velellidæ*.

La plus jeune larve de Vélelle connue est la *Conaria* (E. LELOUP, 1929).

Sphérique, à symétrie octoradiaire, transparente, elle comprend trois parties superposées (fig. 1 A). La partie supérieure contient l'ébauche monothalame du flotteur entourée de deux crêtes endodermiques, l'une externe, verticale, ébauche de la collerette, et l'autre interne, horizontale, ébauche du limbe. La partie inférieure, vésiculaire, deviendra le gastérozoïde primaire. Sous le pneumatophore, une région moyenne, caractérisée par une épaisse prolifération centripète d'ectoderme nématoblastique, constitue le cône. Cette larve est normalement bathypélagique.

La formation active du gaz provoque le gonflement du pneumatocyste au stade *Ratarula* (fig. 1 B). La larve devient bipolaire, ovoïde, à symétrie bilatérale secondaire, avec un pôle apical et un pôle inférieur. Le flotteur simple, incomplet, devient globuleux, ovalaire; il commence à s'étaler horizontalement. Le limbe se précise. Sa poussée rejette la collerette vers l'extérieur, et sous cette faible saillie les premiers tentacules apparaissent. C. CHUN (1888) a observé de « jeunes Rataires » avec un pneumatophore simple et quatre tentacules, soit disposés « einseitig bilateral », soit présentant un gros tentacule central entouré de trois petits. Cette larve commence à être entraînée vers la surface.

La larve continue à s'allonger sur un plan horizontal; elle devient elliptique au stade *Rataria*. Le flotteur s'accroît de plus en plus (fig. 1 C); la première chambre acquiert un plancher et une seconde chambre se forme. Une crête apicale, membraneuse, limbaire, début de la voile, commence à se montrer; elle est bilobée par le pore apical qui se ferme par fusionnement des tissus environnants. La couronne sous-limbaire s'accroît. Le nombre des tentacules augmente; toutefois, peu nombreux, ils restent disposés en un seul cycle. Les canaux endodermiques de la collerette, du limbe et du cône se multiplient progressivement. La larve continue son mouvement d'ascension.

Les jeunes *Veleva* (fig. 1 D) arrivent à la surface. A cause de l'inégalité d'accroissement de leurs diverses parties, leur forme devient parallélogrammique. Une crête cartilagineuse interne pousse et réduit progressivement la crête limbaire, qui n'est plus interrompue par le pore apical. La voile se précise; elle se place en diagonale et subit sa torsion en S. Le pneumatophore se complique, le nombre des chambres augmente, les orifices externes secondaires et les stigmas apparaissent, les tubes aérifères se forment. La masse cnidoblastique interne devient la masse centrale. A mesure que l'organisme s'accroît, toutes les parties du système gastrovasculaire se compliquent intensivement. La couronne sous-limbaire s'étale horizontalement sous le flotteur; elle se limite extérieurement à la couronne des tentacules périphériques et intérieurement à la base du gastérozoïde central. Les tentacules pêcheurs et défenseurs sont sur deux, puis sur plusieurs rangées. Entre ces tentacules et le gastérozoïde prennent naissance des blastozoïdes mangeurs et reproducteurs. Ils montrent une partie distale, étroite, richement garnie de batteries urticantes, pourvue d'une bouche terminale, et une partie proximale, renflée, où s'insèrent les grappes de gonophores. Ceux-ci se

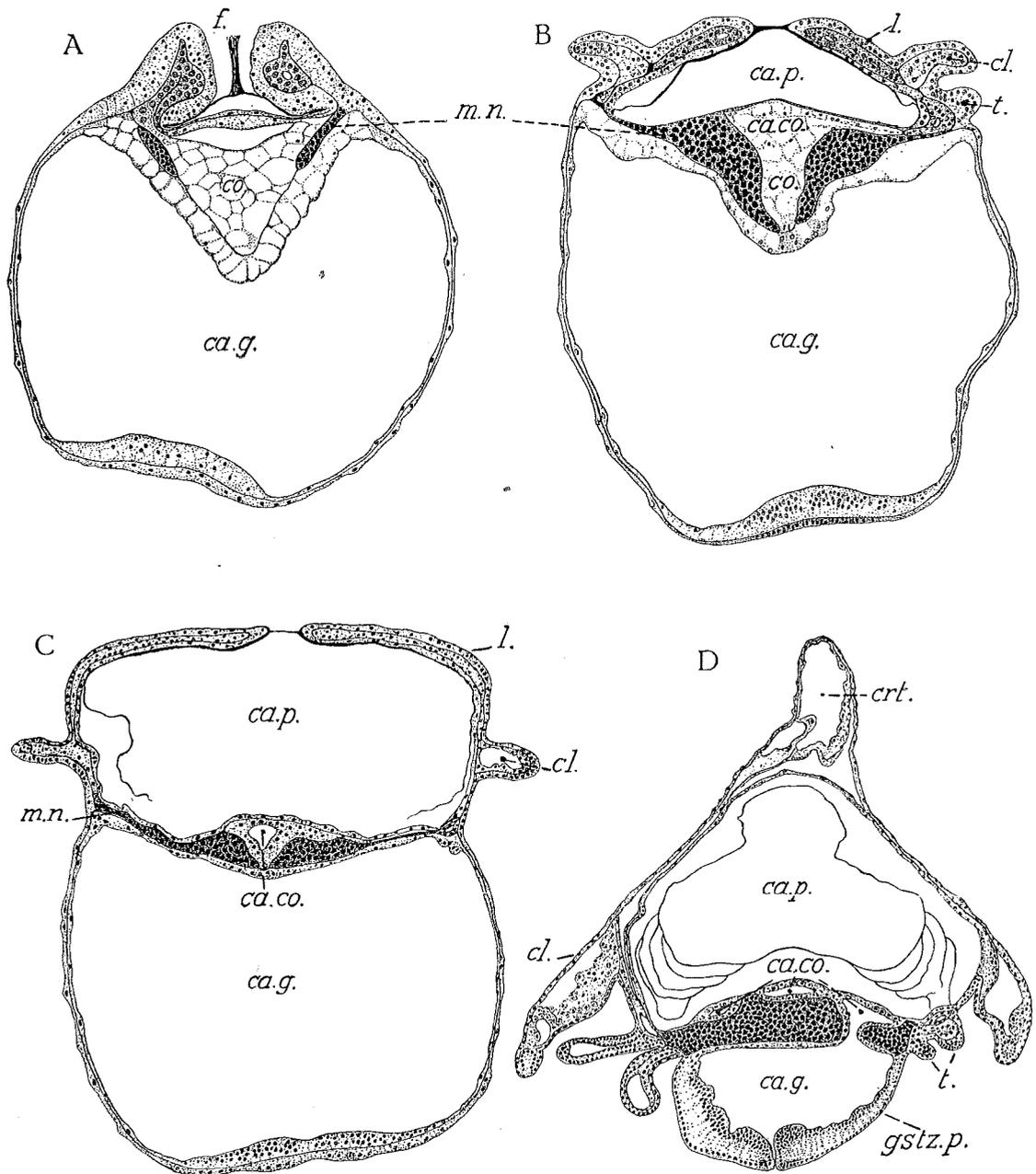


FIG. 1. — Stades de développement d'un *Chondrophoridae*.

Coupes transversales de *Veella spirans* FORSKAL, 1775.

A : Stade *Conaria*. — B : Stade *Ratarula*. — C : Stade *Rataria*. — D : Jeune *Veella*.

ca.co. = cavité du cône. — ca.g. = cavité gastrovasculaire. — ca.p. = cavité du pneumatophore. — cl. = collerette. — co. = cône. — crt. = crête du pneumatophore. — f. = flotteur ou pneumatophore. — gstz.p. = gastérozoïde primaire. — l. = limbe. — m.n. = masse nématoblastique. — t. = tentacule.

détachent immatures, deviennent libres et constituent de petites méduses unisexuées : les *Chrysomitra*.

a²) *Porpitiidæ*.

Au début, les Porpites présentent les mêmes stades de développement que les Véléelles. Les études de H. C. DELSMAN (1923) ont montré que les Porpites passent également par le stade *Conaria* (fig. 10). Mais, à partir de ce moment, les embryons de *Porpita* et de *Velella* évoluent différemment. (E. LELOUP, 1931.)

La *Conaria* de Porpite se transforme en larve *Disconula*. A sa partie supérieure, la disconule possède un limbe circulaire légèrement bombé et limité à sa périphérie par une collerette. La face inférieure porte les appendices : un gastérozoïde primaire central et un cercle de huit tentacules périphériques. Le flotteur chitineux se compose de deux chambres; la chambre centrale débouche à l'extérieur par le pore apical ouvert et la seconde chambre présente huit prolongements pourvus chacun d'un pore secondaire, un stigma. Ce flotteur repose sur une masse cnidoblastique compacte. Dans tous ces organes, la disconule a acquis les caractères de la Porpite adulte. A partir de ce moment, la disconule s'agrandit, sans modification autre que la multiplication de ces organes, pour devenir la *Porpita* adulte, à flotteur circulaire, sans crête, avec un pore apical constamment ouvert.

La *Disconula* peut aisément être comparée à une *Ratarula* de Véléelle, si l'on tient compte de ce que certains de ses organes sont plus évolués. L'organisation interne de la *Ratarula* diffère en deux points : le flotteur ne possède que la chambre centrale et les tentacules sont moins développés.

b) *Cystonectidæ*.

On connaît peu de faits relatifs au développement des Cystonectides bathypélagiques, *Rhizophyziidæ* et *Epibuliidæ*. Par contre, le volumineux Siphonophore, *Physalia*, organisme de surface, a été bien étudié (Th. HUXLEY, 1859, Yo K. OKADA, 1932) et il permettra d'interpréter aisément ce qui doit se passer chez les deux autres familles. On présume que la Physalie mène une vie bathypélagique pendant les premiers stades de son existence, car la planula n'a pas encore été rencontrée. Le stade le plus simple est la larve *Cystonula* (fig. 2 A). Elle consiste en un vaste flotteur ovoïde, perforé, supérieur, situé à une extrémité d'un gastérozoïde (inférieur) dont l'autre extrémité est pourvue d'un orifice. Séparé du flotteur, par une portion rétrécie, ce gastérozoïde offre un renflement aboral où s'insère un tentacule, le filament pêcheur.

Alors que le gastérozoïde pousse lentement, le flotteur se développe de façon exagérée (fig. 2 B, 2 C, 2 D). Son axe longitudinal exécute un mouvement de renversement : au lieu de rester vertical, il s'incline progressivement pour arriver à une position horizontale. Dans cette position, le flotteur porte, à une extrémité, le gastérozoïde primaire, qui semble un court appendice et, à l'autre extrémité,

il montre le pore apical qui disparaît par fusionnement des tissus environnants (fig. 2D). Dans ce cas, le sommet morphologique ne répond plus au sommet physiologique : ces sommets se trouvent sur deux axes perpendiculaires.

Morphologiquement, au-dessus du gastérozoïde primaire, physiologiquement, au-dessous du pneumatophore, il se forme des groupes successifs de cormidies. Chaque cormidie se compose d'un long pédoncule terminé par un cystozoïde astome et muni d'un filament pêcheur. Un gastérozoïde pourvu d'un orifice buccal s'insère sur le pédoncule au-dessus du filament pêcheur; il porte à sa base un gonozoïde ramifié. Les blastostyles produisent des bourgeons médusoïdes qui, croit-on, se détachent à maturité, du moins chez les femelles.

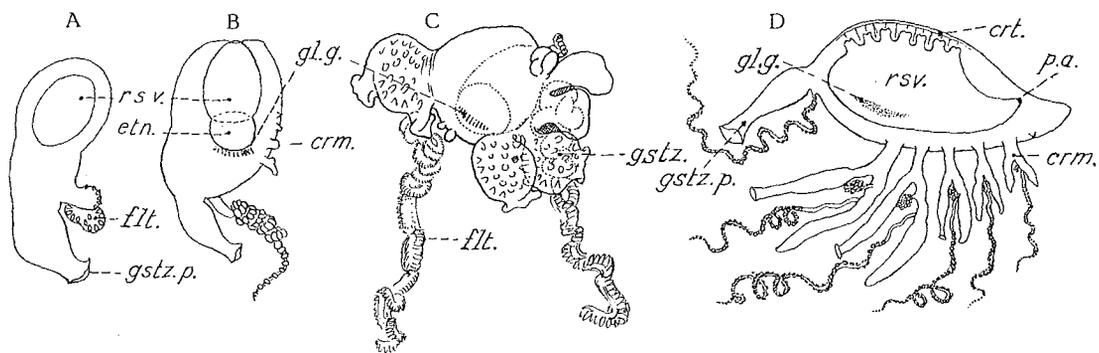


FIG. 2. — Développement des *Cystonectidæ* Physaliides
(d'après Y. DELAGE et E. HÉROUARD, 1901 et YOK. OKADA, 1932).

Larves de *Physalia*.

A : Stade *Cystonula*. — B : Début de la formation des bourgeons cormidiens. — C : Pendant le développement des bourgeons cormidiens. — D : Au moment de la formation de la crête dorsale.
crm. = cormidies. — cyz. = cystozoïde. — etn. = entonnoir. — flt. = filament pêcheur. — gl.g. = glande gazogène. — gstz. = gastérozoïde. — gstz.p. = gastérozoïde primaire. — p.a. = pore apical. — rsv. = réservoir.

On voit que l'allongement anormal du flotteur amène chez *Physalia* un bouleversement dans l'orientation du Siphonophore et dans les relations de ses différentes parties.

Mais il est aisé de supposer que le flotteur reste normal lorsque son pore apical se ferme. Dans ce cas, la portion rétrécie de la *Cystonula*, celle qui se trouve sous le pneumatophore, va s'allonger considérablement (fig. 3). Elle devient le foyer de formation des appendices cormidiens très simples, gastérozoïdes munis de leur filament pêcheur. Sur le siphosome, entre chaque gastérozoïde secondaire, se forment les gonozoïdes ramifiés dont les blastostyles libres, astomes, supportent basalement les bourgeons sexuels.

Un tel allongement réalisé selon la verticale aboutit à la formation soit d'une *Rhizophysiidæ* si le siphosome reste étendu avec ses éléments cormidiens séparés, soit d'une *Epibuliidæ* si le siphosome reste court, vésiculeux, avec les cormidies insérées en hélice.

B. — Chez les *Physonectidæ*, il existe deux centres de prolifération. Leur développement embryologique a été bien suivi (E. METSCHNIKOFF, 1874).

a) L'œuf volumineux, riche en deutoplasme, est fécondé après sa mise en liberté. Il subit une segmentation totale et égale : il se transforme en une morula pleine. Par délamination secondaire, cette morula acquiert une assise de petites cellules périphériques, ectoderme, et une masse interne de grandes cellules char-

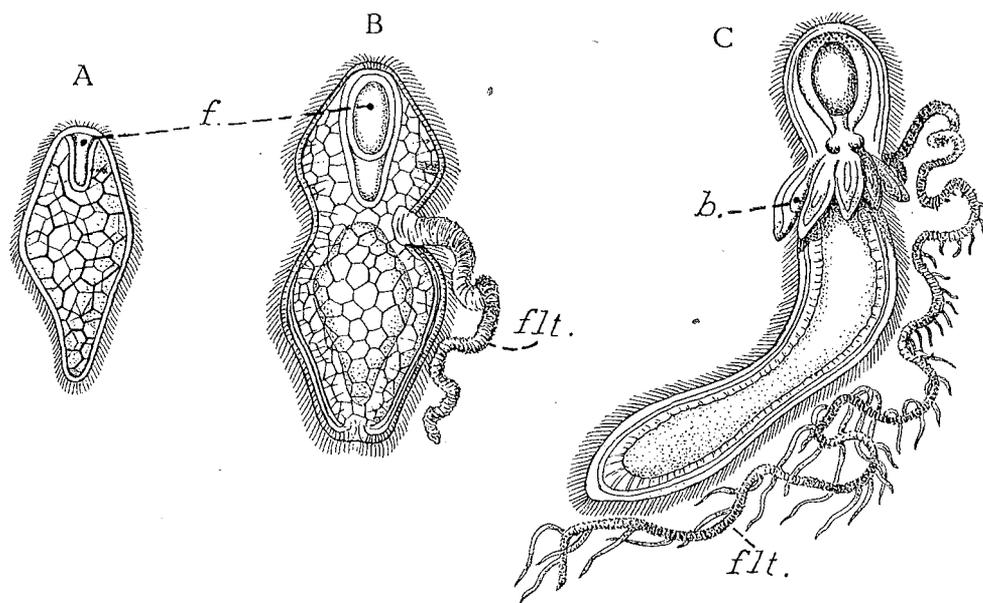


FIG. 3. — Formes larvaires de *Cystonectidæ* Épipuliides, *Cystalia monogastrica* (d'après E. HÆCKEL, 1888).

A : Planula avec flotteur (f.). — B : Stade *Cystonula*, avec filament pêcheur (flt.). — C : Larve plus âgée avec prolifération de bourgeons (b) de tentacules.

gées de deutoplasme, endoderme primitif. Cet endoderme primitif produit une couche continue et périphérique de cellules plates, endoderme définitif. Les cellules ectodermiques se garnissent de cils vibratiles. Cette larve planula libre (fig. 4 A) s'allonge et devient bipolaire, ovulaire ou piriforme. Les réserves nutritives servent à l'accroissement de la larve; l'endoderme primitif disparaît et une cavité centrale se constitue, la cavité gastrovasculaire, bientôt uniformément tapissée d'endoderme définitif.

Cette planula, semblable à celles des autres hydrozoaires, ne se fixera pas.

A l'un des pôles de la larve, l'ectoderme s'épaissit pour former un nodule qui se creuse d'une cavité et se transforme pour devenir le flotteur de l'organisme (fig. 4 B). Sous ce flotteur, un étranglement annulaire, transversal, sépare deux parties de valeur inégale : une région aborale supérieure qui passe entièrement dans le pneumatophore et une région orale inférieure dont l'extrémité fortement

pigmentée se perfore et qui devient le gastérozoïde primaire. Au niveau de la partie étranglée de la larve, ce gastérozoïde est pourvu d'un bourrelet d'ectoderme épaissi, riche en nématocystes. A cet endroit, la paroi du corps s'évagine en un bourgeon digitiforme qui s'allonge considérablement et qui devient le filament pêcheur, caduque (fig. 4 C).

C'est la larve *siphonula* (fig. 4 D).

Dans la suite du développement, la région du flotteur ne varie pas chez la majorité des Siphonophores; cependant, chez *Physophora hydrostatica* (E. LELOUP,, 1941) le pore apical se ferme et il se forme un pore externe secondaire et latéral.

Le filament pêcheur du gastérozoïde primaire dégénère parfois. La zone moyenne étranglée intermédiaire entre le flotteur et le gastérozoïde subit un grand changement; elle devient une zone génératrice. Elle s'allonge considérablement et se transforme en une sorte de stolon qui va bourgeonner tous les membres de la colonie. Du côté où le filament pêcheur s'est développé se forment tous les bourgeons des cloches natatoires et des cormidies.

On trouve deux centres distincts de bourgeonnement. L'un supérieur, immédiatement sous-jacent au pneumatophore, donne naissance aux cloches natatoires (nectosome), par un processus identique à celui qui aboutit à la formation des méduses chez les colonies d'hydropolypes. L'autre, inférieur, produit les cormidies (siphosome). Chaque cormidie provient d'un bourgeon unique. Ce bourgeon unique primaire s'allonge et devient le siphon ou gastérozoïde. Avant sa perforation terminale, ce gastérozoïde montre deux bourgeons secondaires superposés : l'un médian, futur filament pêcheur, et l'autre, basilaire. Ce dernier se divise en deux bourgeons tertiaires : un supérieur qui produit la bractée et un inférieur qui devient le blastostyle, porteur de la grappe des gonozoïdes fertiles, médusi-formes et proliférant dans leur manubrium la masse des produits génitaux.

Le processus de bourgeonnement se fait du haut vers le bas, les bourgeons les plus anciens étant les plus inférieurs; il est indépendant dans les deux régions génératrices.

Le stolon subit une torsion. Dans la région du nectosome, elle s'effectue dans un sens, et dans le siphosome, dans le sens opposé; de sorte que, lors d'un raccourcissement du stolon, tous les appendices semblent disposés en hélice et orientés dans toutes les directions.

Jusqu'au stade *siphonula*, la larve recouverte de cils vibratiles nage avec le pneumatophore tourné vers l'avant.

Mais à mesure que le pneumatophore se développe et que le stolon se forme et se différencie progressivement, l'embryon se redresse de 90°. Au lieu de se mouvoir horizontalement, il se place verticalement : sa partie antérieure avec le pneumatophore devient supérieure; le gastérozoïde, au lieu d'être postérieur, devient inférieur. L'ectoderme perd son revêtement ciliaire et la colonie, soute-

nue par son pneumatophore, flotte passivement avec son grand axe vertical. Le flotteur joue le rôle d'un parachute qui retarde la descente de la larve et qui lui donne sa position verticale dans l'eau.

Lorsque les contractions des cloches natatoires sont assez puissantes pour faire progresser la colonie, celle-ci avance avec son grand axe plus ou moins horizontal et son flotteur dirigé vers l'avant.

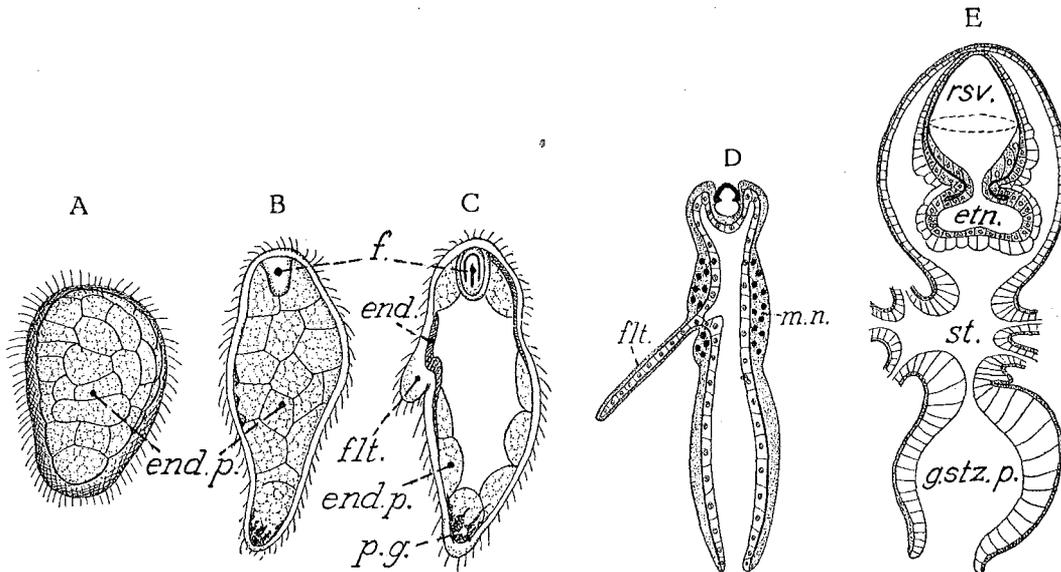


FIG. 4. — Développement des *Physophoridae*.

A-C : *Halistemma pictum*, METSCHNIKOFF, 1871 (d'après E. METSCHNIKOFF, 1874).

E : *Agalma* (d'après R. WOLTERECK, 1905).

A : Jeune planula avec le pôle aboral tourné vers le bas. — B : Larve avec début du pneumatophore. — C : Larve avec formation du filament pêcheur. — D : *Siphonula* schématique, type morphologique. — E : Larve plus âgée avec prolifération du stolon.

end. = endoderme définitif. — end.p. = endoderme primitif. — etn. = entonnoir. — f. = flotteur. — flt. = filament pêcheur. — gstz.p. = gastérozoïde primaire. — m.n. = masse nématoblastique. — pg. = zone pigmentée. — rsv. = réservoir. — st. = stolon.

Chez les *Physonectidae*, le sommet physiologique répond au sommet morphologique.

b) Toutefois, ce type de développement peut subir quelques modifications. L'organisme embryonnaire forme un appareil apical, larvaire, caduque, destiné à soutenir la colonie au sein des eaux jusqu'à ce que le pneumatophore soit suffisamment développé; par exemple chez *Agalma sarsi* KÖLLIKER, 1853.

Au pôle aboral de la planula apparaît un repli circulaire de l'ectoderme. Ce repli s'accroît de façon continue et la mésogée y prolifère, de sorte que l'ensemble forme une espèce de capuchon coiffant le pôle aboral. La cavité gastrovasculaire y envoie un diverticule endodermique, simple ou bifurqué, le somatocyste. Cet organe apical, non seulement protège la larve, mais, en diminuant le poids spécifique de cette larve, contribue à sa flottaison (fig. 5 A).

De plus, des boucliers secondaires et provisoires apparaissent également; ils proviennent d'une prolifération hâtive du siphosome (fig. 5 B).

Mais lorsque le pneumatophore atteint une taille suffisante, l'organe apical et les boucliers secondaires dégèrent et disparaissent.

C. — En résumé, si l'on compare le développement des Physophorides dépourvus de nectosome au cours de toute leur existence, Cystonectides et Chondrophorides, avec celui des Physophorides pourvus d'un nectosome et d'un siphosome, Physonectides, on constate que tous ces Siphonophores passent dès le début de leur ontogénèse par un même stade, *Siphonula*.

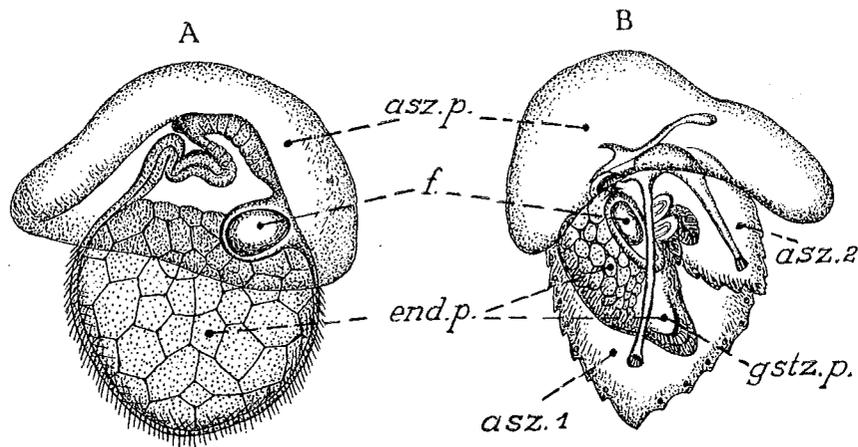


FIG. 5. — Deux stades de développement d'*Agalma sarsi* KÖLLIKER, 1853 (d'après E. METSCHNIKOFF, 1874).

A : Larve avec l'organe apical (bouclier primaire) et le pneumatophore. — B : Larve plus avancée avec deux boucliers secondaires.

asz. = boucliers secondaires numérotés selon leur ordre d'apparition. — asz.p. = bouclier primaire. — end.p. = endoderme primaire. — f. = flotteur. — gstz.p. = gastérozoïde primaire.

En effet, chez les Cystonectides, les premiers stades de développement de la Physalie, *Cystonula*, se comparent aisément à la siphonula. D'autre part, E. HAECKEL (1888) a décrit et figuré, à propos de *Cystalia monogastrica*, des formes larvaires d'Épibuliides qui répondent à la siphonula (fig. 3).

De plus, les Chondrophorides passent par le stade *Ratarula*. En 1888, C. CHUN signale avec raison que ce stade provient d'une siphonula bilatérale; ces deux stades larvaires peuvent être homologués dans toutes leurs parties constitutives. Seulement, la *Ratarula*, au lieu de s'allonger verticalement, s'étale dans le sens horizontal : sa partie moyenne, celle qui donne naissance au stolon chez les autres Physophorides, subit un accroissement dans le plan horizontal. Le bourrelet de nématocystes prolifère vers l'intérieur, où il constitue un organe

particulier aux Chondrophorides, la masse cnidoblastique interne. La complication du système gastrovasculaire dérive de la faculté, pour un organisme qui atteint une taille relativement grande, de subdiviser son organisation interne afin d'assurer la nutrition de toutes les parties de son corps.

2. DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DES CALYCOPHORIDES.

Dépourvus de flotteur, les Calycophorides paraissent se former d'une façon différente de celle des Physophorides. Cependant, on peut très bien homologuer les diverses structures des représentants de ces deux groupes.

Le développement de l'œuf fécondé des Calycophorides est identique à celui des Physophorides jusqu'à la larve *Planula* (fig. 6 A). A partir de ce stade le processus diffère et amène la formation d'une larve spéciale, *Calyconula*. (L. LOCHMANN, 1914, C. CHUN, 1897, F. S. RUSSELL, 1938).

Comme la siphonula, la calyconula, bipolaire, montre un étranglement annulaire. Cette annélation oblique sépare deux régions distinctes qui vont subir des destinées diverses.

A la partie basale, on voit apparaître le gastérozoïde primaire pourvu de son tentacule pêcheur rétractile (fig. 6 B, 6 C, 7 B, 7 C). Ce gastérozoïde suit le même processus que celui des Physophorides. Mais la particularité essentielle de la calyconula réside dans le fait que sa partie apicale s'atrophie et disparaît sans former de flotteur (fig. 7 C). La masse antérieure des cellules endodermiques primitives dégénère sans laisser de traces. Compensant l'absence d'un flotteur, un nodule médusaire apparaît au-dessus du tentacule pêcheur du gastérozoïde primaire. Ce nodule se transforme en une méduse modifiée, la cloche larvaire, dépourvue de manubrium et de tentacules, présentant une vaste cavité subombrelle, un orifice très large, un velum, un canal circulaire où aboutissent quatre canaux radiaires qui, au sommet de la subombrelle, s'unissent dans un canal pédonculaire. Ce canal pédonculaire se jette dans la partie supérieure de la cavité gastrovasculaire du gastérozoïde primaire. Bientôt, la partie antérieure de la paroi du canal pédonculaire donne naissance à un diverticule endodermique qui se termine en cul-de-sac et se dirige vers le pôle apical de la larve, ébauche du somatocyste de la cloche larvaire.

A partir du stade calyconula, on doit considérer deux modes de développement qui dérivent l'un de l'autre. Il faut distinguer l'embryogénie des calycophorides à cloches arrondies et à vie active lente (*Prayomorphæ*) et celle des calycophorides à cloches prismatiques et à vie active rapide (*Diphyimorphæ*).

a) Développement des *Prayomorphæ*.

La cloche larvaire primaire grossit et forme une masse arrondie, gélatineuse, véritable appareil hydrostatique qui aide à la suspension de l'organisme dans le milieu ambiant (fig. 6 E, 6 F). Par suite de la résorption de la partie apicale de la

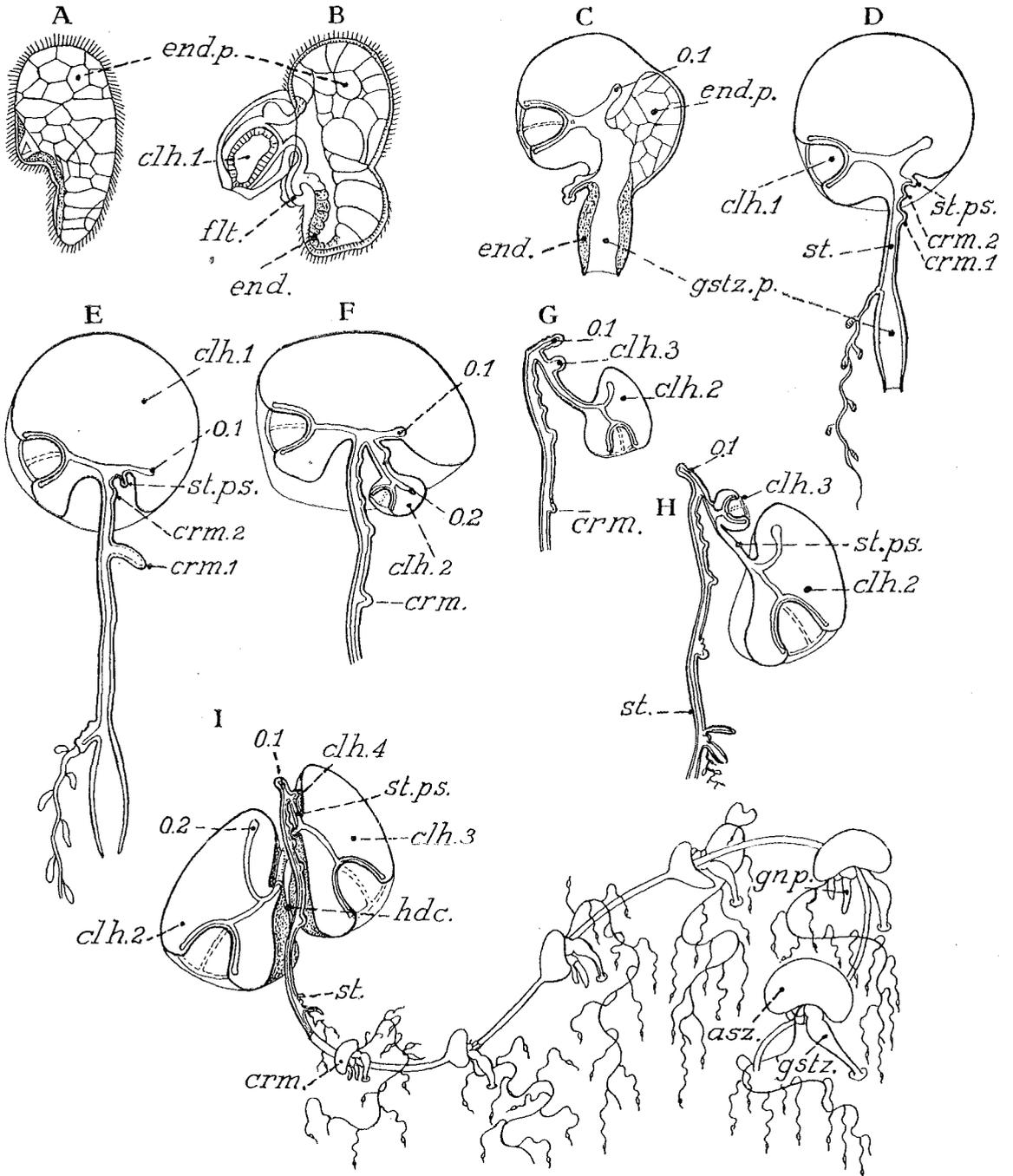


FIG. 6.

masse endodermique primitive, le somatocyste ⁽²⁾, d'abord plus ou moins parallèle à l'axe longitudinal de la larve, se place perpendiculairement à celui-ci et prolonge l'axe de la subombrelle de la cloche (fig. 6 F). La région située sous la cloche larvaire commence à bourgeonner.

Les cormidies prennent naissance dans un centre de prolifération situé un peu au-dessous de l'endroit où le pédoncule de la cloche s'insère sur le gastérozoïde (fig. 6 E). Elles se forment du côté opposé à l'insertion de la cloche larvaire, du côté dorsal; elles se succèdent de bas en haut, la plus jeune étant la plus élevée.

Les cormidies se libèrent (*Eudoxia*). Chez certaines espèces, elles se détachent avec des gonozoïdes généralement immatures; elles mènent une vie libre et leurs gonocytes mûrissent. Ces eudoxies assurent une dissémination plus vaste des produits sexuels. Généralement, leurs boucliers se dilatent, et leur canal endodermique formant un diverticule simple ou ramifié, muni d'une grosse goutte d'huile, phyllocyste, ils assument les fonctions d'un flotteur. Parfois les cormidies comprennent un gonophore stérile, transformé en cloche natatoire, la cloche cormidienne, qui, non seulement, contribue aux mouvements de la colonie entière, mais qui, aussi, sert à la locomotion de l'eudoxie lors de sa libération (*Ersæa*).

Du côté dorsal également, au-dessus du point de bourgeonnement des cormidies et au niveau où la cavité gastrovasculaire se bifurque dans le pédoncule de la cloche et dans le somatocyste, un bourgeon se développe (fig. 6 E, 6 F);

(²) Selon les auteurs classiques, le somatocyste ou oléocyste de la cloche des Calyphorides remplace le pneumatophore des autres siphonophores comme organe de flottaison. Mais M. ROSE (1931) a démontré que le somatocyste ne joue aucun rôle hydrostatique. Cet organe contient « un liquide physiologique spécial, une véritable sécrétion au pH toujours nettement acide et qui servirait à la digestion des proies ingérées ». De plus (M. ROSE, 1937), l'oléocyste de certains siphonophores diphyides présente souvent « des gouttes d'un liquide huileux qui possède de grandes analogies avec l'« huile des Copépodes » dont il paraît dériver » et qui héberge des infusoires ciliés.

LÉGENDE DE LA FIGURE 6.

Type morphologique des *Calyphoridæ* Prayomorphes.

Stades successifs de développement (d'après Y. DELAGE et E. HÉROUARD, 1901).

A : Embryon formant la cloche natatoire primaire. — B : Formation de la cavité endodermique. — C : Formation du gastérozoïde primaire. — D : Formation du stolon, des bourgeons cormidiens et stolon du nectosome. — E : Accroissement du stolon et des bourgeons. — F : Formation de la deuxième cloche natatoire représentant la première cloche natatoire permanente. — G : Colonie après la chute de la cloche natatoire primaire. — H : Formation de la troisième cloche natatoire représentant la deuxième cloche natatoire permanente. — I : Colonie développée.
asz. = bouclier. — olh. = cloches natatoires numérotées selon leur ordre d'apparition. — crm. = cormidies numérotées selon leur ordre d'apparition. — end. = endoderme définitif. — end.p. = endoderme primitif. — gnp. = gonophore. — gstz. = gastérozoïde. — gstz.p. = gastérozoïde primaire. — hdc. = hydrœcium. — o. = oléocystes numérotés selon leur ordre d'apparition. — st.ps. = stolon du pseudonectosome.

il produit la deuxième cloche de l'organisme, la première cloche définitive. Le pédoncule de cette cloche s'allonge. Mais, à ce moment, la zone de formation des nectophores ne peut s'accroître vers la partie supérieure de la larve. En effet, la mésoglée ombrellaire de la cloche larvaire constitue une masse amorphe, immuable, et le pédoncule de la première cloche définitive pousse du haut vers le bas. La deuxième cloche définitive prend naissance à la base du pédoncule de la première (fig. 6 G), son pédoncule repousse vers le bas celui de la première et ainsi, chaque nouvelle cloche refoule le pédoncule de la cloche précédente.

De cette façon, il se forme une tige plus ou moins longue qui porte à son extrémité distale la première cloche définitive et, latéralement, des cloches identiques constituées successivement, opposées ou subopposées, la plus jeune étant la plus élevée (pseudonectosome) (fig. 6 I).

Lorsque les battements des cloches natatoires définitives deviennent aptes à assurer la progression de la colonie, la cloche larvaire primaire se détache. Son somatocyste subsiste au niveau du siphosome : il représente le sommet morphologique et joue le rôle de sommet physiologique (fig. 6 G, H, I).

Chez certaines espèces, à mesure qu'une cloche nouvellement formée acquiert une certaine importance, la cloche adulte la plus ancienne tombe, et ainsi, chez un siphonophore Prayomorphe adulte, le nombre normal des cloches reste à peu près uniforme.

D'autre part, la tige du pseudonectosome s'enroule en hélice autour de la tige du siphosome qui représente l'axe longitudinal de la colonie. Cette dernière, par ses contractions, déprime la mésoglée de la cloche natatoire. La mésoglée, en s'accroissant, forme deux expansions aliformes qui entourent le stolon en mouvement constant; ainsi se constitue une gouttière, l'hydroécium, qui intéresse toute la hauteur de la cloche et qui abrite le stolon (fig. 6 I).

Chez la siphonula, la cavité gastrovasculaire se poursuit directement du siphosome dans le nectosome, suivant un même axe. Chez la calyconula, cet axe se brise au niveau du somatocyste, vestige de la cloche larvaire; il se poursuit en sens inverse dans la cavité gastrovasculaire du nectosome.

b) Développement des *Diphyomorphæ*.

Le développement des Diphyomorphes est identique à celui des Prayomorphes jusqu'à la formation de la larve bipolaire, *Calyconula* (fig. 7 A, 7 B).

Chez les Diphyomorphes, la cloche primaire prend une grande extension. La croissance se fait si rapidement que le reste semble un appendice dorsal de la cloche. Progressivement, son pédoncule d'attache se dégage du reste de la larve. Il se forme bientôt un organisme larvaire dont les deux parties parallèles sont reliées par un pédoncule transversal, médian (fig. 7 C). La cloche primaire est pourvue d'un vélum assez puissant ainsi que d'un oléocyste assez volumineux, oblique par rapport à l'axe longitudinal et inséré à la naissance du pédoncule, au-dessus du point où les quatre canaux gastrovasculaires radiaires s'unissent.

Le pédoncule se rattache au corps embryonnaire, dont les deux extrémités subissent une destinée différente. La partie orale se transforme en gastérozoïde primaire avec un filament pêcheur. A la partie aborale, la masse endodermique reste indifférente et elle disparaît progressivement sans donner naissance à un flotteur.

Le pédoncule qui relie le corps embryonnaire et la cloche larvaire constitue un prolongement latéral du gastérozoïde primaire. Les divers centres de formation des parties du siphonophore adulte se trouvent condensés à ce niveau.

A la paroi supérieure apparaît un bourgeon arrondi, ébauche de la seconde cloche natatoire, et du côté inférieur se forme la zone de bourgeonnement des cormidies. Cette dernière partie s'allonge vers le bas et devient le stolon.

A ce stade larvaire il n'existe qu'une cloche larvaire (fig. 7 D). Celle-ci s'est parfaitement développée en une cloche natatoire conique, puissante, capable d'entraîner le gastérozoïde primaire et le stolon en pleine évolution. Insensiblement, le gastérozoïde se place à la suite du stolon, qui s'allonge selon le grand axe de l'oléocyste apical de la cloche natatoire. Au contact du stolon, la moitié inférieure de la paroi de cette cloche se creuse en une gouttière, l'hydrœcium.

Cette larve nageant librement réalise un ensemble qui offre peu de résistance à sa progression vers l'avant. A ce stade, le sommet de la cloche larvaire avec l'oléocyste apical représente le sommet physiologique, le sommet morphologique étant situé immédiatement au-dessus de l'ébauche de la seconde cloche natatoire.

La première cloche natatoire, cloche primaire larvaire, ne subit plus de changement. Par contre, le bourgeon de la seconde cloche natatoire se développe avec rapidité (fig. 7 D, 7 E); il produit une ombrelle élevée, un système gastrovasculaire simple, un hydrœcium creusé dans la partie latérale de la face inférieure et un oléocyste latéral parallèle au grand axe de la cloche. Cette seconde cloche présente bientôt tous les caractères de la première cloche définitive hétéromorphe, la cloche antérieure (ou supérieure) du siphonophore adulte.

On a maintenant un stade larvaire à deux cloches (fig. 7 E) comprenant, d'une part, la cloche larvaire arrondie, conique, avec un hydrœcium latéral et un somatocyste apical, et, d'autre part, la cloche supérieure définitive de la colonie, allongée, cylindrique ou prismatique, avec un hydrœcium latéral-inférieur, un somatocyste parallèle au nectosac et prolongeant apicalement le stolon. Ces deux cloches sont réunies par un pédoncule qui provient de l'allongement de la partie du stolon comprise, au stade à une cloche larvaire, entre la base de l'oléocyste de la première cloche natatoire et le bourgeon de la seconde cloche.

A ce stade, le pédoncule se trouve plus ou moins perpendiculairement entre la base de l'oléocyste de la première cloche et la base de celui de la seconde. Bientôt, du côté de la première cloche, un peu latéralement, on remarque un bourgeon, ébauche de la troisième cloche natatoire, la seconde cloche hétéromorphe, la première cloche postérieure (ou inférieure) définitive du siphonophore adulte.

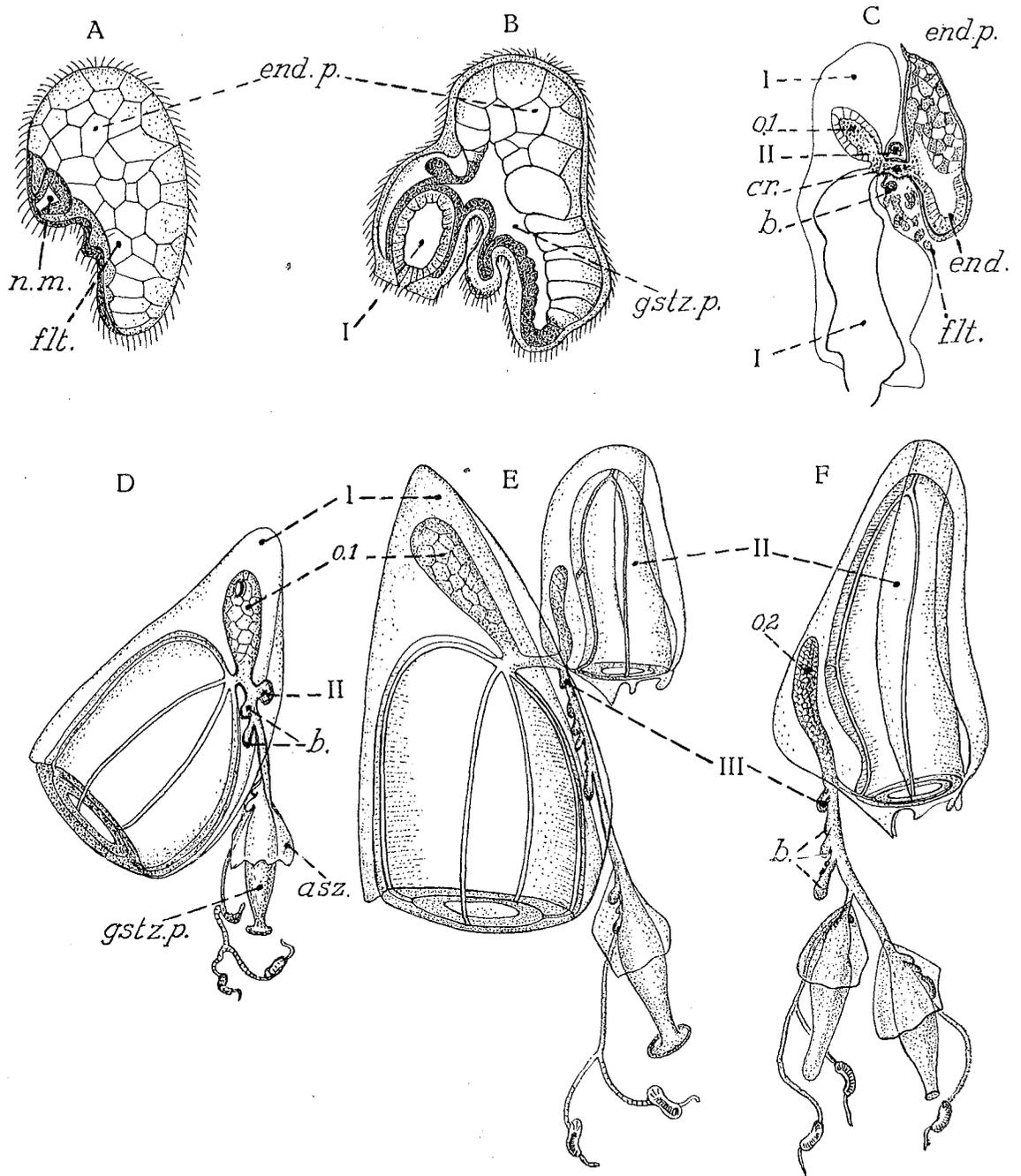


FIG. 7.

La seconde cloche natatoire, cloche supérieure définitive, s'accroît. A un certain moment, la cloche larvaire se détache. La rupture se fait au-dessus du point de réunion du stolon, de l'oléocyste et du canal pédonculaire de la seconde cloche natatoire, de sorte que le jeune nectophore supérieur entraîne avec lui le stolon (fig. 7F). Ce nectophore devient le seul appareil locomoteur de la colonie; sa forme et sa structure permettent à la colonie des déplacements plus rapides que ceux réalisés avec la cloche larvaire massive. Cette dernière, isolée, se meurt encore pendant quelque temps, puis finit par périr.

La troisième cloche natatoire, première cloche postérieure définitive, se constitue avec ou sans oléocyste. Douée de contractions plus ou moins importantes, elle aide au déplacement de la colonie.

Ensuite, à la base du pédoncule de la première cloche inférieure, prend naissance la seconde cloche inférieure. De même, à la base de la deuxième cloche inférieure se formera la troisième. Ainsi, chaque cloche inférieure s'ébauche à la base de la cloche précédente en la refoulant, de sorte que chaque colonie de *Diphyomorphæ* ne comprend habituellement qu'une seule cloche postérieure et une seule cloche antérieure qui semblent subsister pendant toute la durée de la colonie ⁽³⁾.

⁽³⁾ Toutefois, chez certaines colonies (*Sulculeolaria quadrivalvis*, voir E. LELOUP, 1935), deux, trois et même quatre cloches postérieures adultes adhèrent encore au tronc commun. D'autre part, il est généralement admis que, seules, les cloches postérieures se remplacent. Mais C. CHUN (1885) signale que « die beiden Schwimmglocken der Diphyiden unterliegen einem beständigen Ersatz durch Reserveschwimmglocken von gleicher Gestalt ». De plus, C. CHUN (1885), chez *Galetta turgida* (GEGENBAUR, 1854), et L. LOCHMANN, 1914, chez *Lensia subtilis* (C. CHUN, 1886), ont signalé qu'une cloche postérieure pourvue d'un tronc très court présentait une cloche de remplacement facilement identifiable comme cloche supérieure. Cependant, les données des auteurs sont trop brèves pour établir un fait aussi important.

LÉGENDE DE LA FIGURE 7.

Développement des *Calycophoridae* diphyomorphes.
Sulculeolaria quadrivalvis BLAINVILLE, 1834.

A, B : d'après E. METSCHNIKOFF, 1874. — C-F : d'après L. LOCHMANN, 1914.
A : Larve *Calycconula* très jeune avec les ébauches de la cloche natatoire (n.m.) et du filament pêcheur (ft.). — B : Larve plus avancée. — C : Coupe longitudinale d'une larve montrant la séparation du corps de la *Calycconula* et de la cloche fermée, ainsi que la disparition de la partie aborale de la planula. — D : Stade à une cloche larvaire primaire (I) avec début de la première cloche adulte définitive (II), cloche antérieure. — E : Stade à deux cloches (I et II) avec début de la seconde cloche adulte, première cloche postérieure (III). — F : Stade à une cloche adulte définitive. asz. = bouclier. — b. = bourgeons des cormidies. — c.r. = canal de réunion entre le corps de la larve et la première cloche natatoire. — crm. = cormidie. — end. = endoderme définitif. — end.p. = endoderme primitif. — ft. = filament pêcheur. — gsz.p. = gastérozoïde primaire. — n.m. = nodule médusaire. — o. = oléocystes numérotés selon leur ordre d'apparition.

I, II, III = cloches natatoires numérotées selon leur ordre d'apparition.

En conséquence, la zone de bourgeonnement des cloches natatoires, c'est-à-dire du nectosome, s'est condensée en une partie très limitée du stolon. Cette régression progressive de la faculté génératrice du nectosome se fait même au point que, chez certaines espèces, il n'y a même plus formation de cloche postérieure. Seule la cloche antérieure persiste et assure le déplacement de la colonie (monophyisme).

Chez les *Diphyomorphæ*, le sommet physiologique est représenté par le sommet de la cloche supérieure; le sommet morphologique se situe à la partie apicale du stolon au point de jonction de l'oléocyste de la cloche supérieure et des canaux pédonculaires des cloches supérieure et inférieure.

c) Comparaison des *Calyconula* de *Prayomorphæ* et de *Diphyomorphæ*.

L'étude des deux modalités du développement de la larve *Calyconula* démontre que, chez les Calycophorides, la partie apicale de la planula dégénère. Avec elle, le lieu de l'ébauche du pneumatophore disparaît; il ne peut donc être question d'homologuer le pneumatophore des Physophorides à une structure quelconque des Calycophorides et notamment à la cloche supérieure définitive, comme F. MOSER (1925) le prétend.

La cloche larvaire des Prayomorphes s'homologue à la cloche larvaire des Diphyomorphes. Dans les deux cas, elles prennent naissance aux mêmes endroits chez la larve planula.

La première cloche adulte des Prayomorphes s'homologue à la cloche antérieure définitive des Diphyomorphes. Elles se forment du côté opposé à celui de la cloche larvaire. Chez les Prayomorphes cette cloche est caduque, tandis que chez les Diphyomorphes elle persiste.

Les cloches de remplacement des Prayomorphes, celles qui succèdent à la première cloche adulte, s'homologuent aux cloches de remplacement ou cloches postérieures des Diphyomorphes. Toutefois, il faut remarquer que, chez les Prayomorphes, le pédoncule de la première cloche définitive, prolongé par les pédoncules des cloches natatoires qui se forment successivement, constitue le pseudonectosome. Par contre, chez les Diphyomorphes, les cloches postérieures se détachent rapidement et la zone des cloches de remplacement reste condensée.

3. COMPARAISON ENTRE LES LARVES SIPHONULA ET CALYCONULA.

Le siphosome se comporte exactement de la même façon chez la siphonula et chez la calyconula. Mais, à mesure que les siphonophores deviennent plus actifs, on constate que les cormidies se détachent plus nombreuses. Avant même que leurs produits sexuels arrivent à maturité, elles abandonnent la colonie mère pour vivre indépendantes (eudoxies). Par conséquent, lorsque le siphosome produit de nouvelles cormidies à son extrémité proximale, il en perd à son extrémité

distale, ce qui a pour résultat, non seulement de multiplier les chances de dissémination de l'espèce, mais aussi d'alléger la colonie et d'accroître ses possibilités de vitesse. La production d'eudoxies augmente proportionnellement à l'abandon progressif de la vie passive.

Le pneumatophore ne se forme pas chez la calyconula, à cause de la dégénérescence de l'extrémité aborale de la planula.

La production du nectosome, active chez la siphonula, ralentit chez la calyconula. Chez les calycophorides, leurs éléments prennent aussi naissance successivement de haut en bas; mais un organe massif, la cloche larvaire, est né avant l'apparition des zones de bourgeonnement. Dès le début de l'ontogénèse, il a empêché le nectosome de proliférer dans le prolongement du siphosome, de sorte que le centre générateur a été refoulé latéralement. La zone de prolifération du nectosome s'est cantonnée à la base du somatocyste de la cloche larvaire (fig. 6, 7). Le pédoncule de la cloche suivante, première cloche définitive, est un bourgeon de la tige. Il s'allonge et, rencontrant la cloche larvaire, il ne peut que s'accroître latéralement et dans un sens opposé au grand axe de la colonie; ainsi s'explique la ligne brisée que présentent entre eux l'axe du siphosome et l'axe du nectosome chez les colonies calycophorides.

Le pédoncule de la première cloche définitive prend une importance capitale et constitue le début du pseudonectosome chez les Prayomorphes, siphonophores à mouvements ralentis. Par contre, chez les Diphyomorphes, à mouvements rapides, la production des nectophores se fait selon un rythme de moins en moins accéléré: un nectophore remplace le précédent, qui se détache, et leur nombre reste relativement très limité. Aussi, chez les Diphyomorphes, il ne se forme pas de pseudonectosome; la région de formation des nectophores demeure concentrée sous le somatocyste de la cloche antérieure, et ce sur une zone de plus en plus restreinte.

Comme R. WOLTERECK (1905) et F. MOSER (1925) l'ont soutenu, le bouclier apical de certains Physophorides est l'équivalent de la cloche larvaire des Calycophorides; il en représente l'ébauche.

C. CHUN a tenté, à plusieurs reprises, de démontrer que la cloche primaire des Calycophorides est l'homologue du pneumatophore des Physophorides. Cette homologie s'avère inexacte. Il s'agit d'une analogie; car, la cloche primaire des Calycophorides et le pneumatophore, tout en remplissant la même fonction d'appareil hydrostatique, sont issus de régions embryonnaires différentes.

En résumé, l'embryologie comparée des Siphonophores nous apprend qu'une forme caractéristique de leur phylogénèse est représentée dans leur développement ontogénitique par le stade *siphonula*.

Les différences qui interviennent dans la suite par la transformation de la *siphonula* aboutissent à la diversité des formes adultes: ce sont des modalités secondaires acquises par les Siphonophores, au cours de leur évolution, à mesure

qu'ils se libèrent progressivement, d'abord, de la vie pélagique passive, ensuite, de la vie active lente.

L'adaptation des Siphonophores à la vie pélagique active rapide a amené la cassure de l'axe gastrovasculaire entre les deux zones de formation, siphonosome et nectosome, la disparition de la zone de production du pneumatophore, l'apparition, la transformation et la migration de l'hydrœcium, la concentration du nectosome, la diminution du nombre et le rapetissement des nectophores, le déplacement des cloches postérieures d'abord opposées puis glissant derrière les cloches antérieures, la formation des eudoxies et l'apparition d'une structure prismatique.

II. — ORIGINE DES SIPHONOPHORES.

A. — CONCEPTIONS DES AUTEURS.

Les diverses conceptions de l'organisme siphonophore exposées précédemment reposent surtout sur les hypothèses relatives à l'origine de ce groupe pélagique, origine qui a fait le sujet de nombreuses controverses entre les spécialistes.

Les uns pensent que les Siphonophores descendent de formes méduses, les autres croient qu'ils dérivent de formes hydro-polypes.

a) Parmi les partisans de l'origine médusaire, E. HAECKEL (1888) rattache les Chondrophorides aux Trachyméduses, et les Cystonectides, Physophorides, Calycophorides aux Anthoméduses Codonides.

R. WOLTERECK (1905) croit possible que tous les Siphonophores proviennent de larves « Bipolaria ». Ces « Bipolaria », relativement semblables aux Narco-méduses actuelles, sont les larves pélagiques de polypes ancestraux, véritables sacs dont la paroi se compose de deux couches simples, différenciés en deux pôles, le pôle oral et le pôle aboral (disque de fixation). Chez les Siphonophores, la partie aborale se transforme en stolon prolifère pourvu d'un organe terminal particulier, ou natatoire, médusoïde, très développé chez les Chondrophorides et en dessous duquel prennent naissance les blastostyles. Des Chondrophorides, R. WOLTERECK fait dériver les Calycophorides, dépourvus d'organes terminaux avec un stolon recourbé et une méduse secondaire placée latéralement. Par contre, chez les Physophorides, le zoïde primaire perd sa structure médusoïde, le zoïde secondaire se transforme en un parachute simple à l'abri duquel se formera le troisième zoïde, le pneumatocyste.

H. C. DELSMAN (1923) fait dériver les Disconectes des Anthoméduses.

F. MOSER (1925 a) a résumé de cette façon l'idée directrice de ses travaux.

Le Siphonophore primitif était une forme larvaire semblable aux Monophyides les plus primitifs, mais plus petite et plus simple : une petite cloche à symétrie radiaire, simple, née d'un bourgeon médusaire, portait, au pôle aboral,

une cormidie simple, composée d'un gastérozoïde avec un tentacule basal et un organe génital et appendue sur une petite tige courte exombrellaire, = *Protomonophyes* de C. CHUN. D'autre part, l'auteur mentionne que le Siphonophore primitif apparaît comme une méduse primitive dont on peut faire dériver tous les cnidaires, que les Hétéroméduses sont les formes les plus primitives qui, par régression de la cloche et du tentacule basal, donnent les polypes et que la vie libre, pélagique est primitive (4).

b) Les défenseurs de l'origine polype sont les plus nombreux.

Déjà, en 1865, A. AGASSIZ écrivait : « I have already hinted at the similarity of the embryonic *Nanomia*, ..., when it consists of only the large Polyp and the float, with the early stages of the fixed Hydrarium of *Melicertum*; where we have at first a single Polyp, from which are developed, by budding, the branches and the other kinds of individuals of the community; supposing this community, instead of fixing itself, as it does, to remain movable, the base of the stem to expand into a float and become separated from the main cavity, we should have a Siphonophore ».

En 1884, C. CLAUS fait provenir le Siphonophore d'une forme larvaire semblable à une larve planula d'*Hydractinia* ou de *Podocoryna*, hydropolypes coloniaux qui possèdent déjà le polymorphisme.

En 1892, O. HAMANN fait dériver les Siphonophores d'hydropolypes Tæniolates qui présentent des sillons endodermiques longitudinaux dans la paroi gastrovasculaire des hydranthes.

Pour cet auteur, la forme de transition des hydropolypes est semblable à l'hydre actuelle. Cette forme se développe, d'une part, vers les Intæniolates (*Hydrinæ*, *Campanularinæ*, *Sertularinæ*) et, d'autre part, vers des polypes à sillons endodermiques longitudinaux « von Tæniolaten, welche Medusen gebildet hatten, zweigten sich die Siphonophoren ab ».

En 1902, A. LAMEERE formule une supposition rationnelle qui s'applique parfaitement à l'origine des Calycophorides : « Supposons que la méduse apparaisse de bonne heure, non pas sur le polype, mais encore plus tôt, directement

(4) Je ne puis admettre que le mode de vie primitif des coelentérés ait été pélagique. D'ailleurs, E. KORSCHOLT et H. HEIDER (1893), Ed. PERRIER (1881), Ed. PERRIER et Ch. GRAVIER (1902) sont arrivés à la même conclusion pour toutes les formes primitives d'animaux ramifiés.

En effet, le protoplasme étant plus lourd que le milieu liquide ambiant, la vie a dû se développer sur le fond des mers. Tous les organismes qui abandonnent le fond et qui vivent dans le plancton présentent des adaptations spéciales allégeant leur poids spécifique comme l'extension de leur surface horizontale, la production de gouttelettes d'huile, de graisse, de mésogée abondante, la formation d'organes particuliers, flotteurs, vessies natatoires, etc. (MURRAY, J. et HJORT, J., 1912; HESSE, R., 1924). Je considère, comme prototypes des Coelentérés hydrozoaires, des hydropolypes simples, sessiles, fixés sur le fond; de tels hydropolypes ont acquis la faculté de bourgeonner, de former des colonies; les formes méduses en dérivent.

sur la planula avant que celle-ci soit fixée pour se changer en polype; les battements de la méduse entraîneront la larve, l'empêcheront de devenir sédentaire, le cormus naissant restera pélagique, et nous aurons un Siphonophore. » Cette hypothèse suffit à l'auteur, qui considère les Calycophorides comme les Siphonophores les plus primitifs; mais elle n'explique pas l'origine des Physophorides, qui forment le groupe le moins évolué.

Pour A. GOETTE (1907), les Siphonophores dérivent directement d'hydropolypes pélagiques, tels que *Margelopsis* et *Pelagohydra*, pourvus d'un hydranthe principal et de méduses reproductrices.

A propos de l'hydranthe pélagique *Margelopsis stylostoma* décrit par C. HARTLAUB (1904) et « which is apparently detached from *Tiarella singularis* F. E. SCHULZE », A. G. MAYER (1910) mentionne que « it is apparent that the Siphonophorae may have been derived from hydroid forms having a similar life-history ».

Selon J. HADZI (1918), les Siphonophores dériveraient d'espèces semblables à *Margelopsis*. L'actinula, forme polypoïde et planctonique, se transforme en un hydrosome qui bourgeonne des méduses se modifiant et restant en partie sessiles; primitivement, les gonoméduses se détachent, ensuite elles grandissent et deviennent sessiles. La siphonula est un polype et le bouclier primaire, un organe larvaire.

Pour J. HADZI (1918), les Siphonophores dérivent d'hydropolypes gymnoblastiques vivant isolés et enfoncés dans un sol peu consistant : le mode de vie solitaire et le prolongement de la vie planctonique de la larve (*Actinula*) expliquent le passage au mode de vie pélagique. L'auteur a essayé de démontrer, en partant des formes adultes, que les Chondrophorides proviennent de Tubulariides solitaires (*Corymorpha*) et les Siphonanthes, de colonies simples de Tubulariides (*Myriothela*). Chez les Chondrophorides, la partie nataoire représente la partie basale caulinnaire de l'hydropolype de *Corymorpha*; le gastérozoïde, l'hyposiome; la zone de prolifération interne, la chambre intertentaculaire. Chez les Siphonanthes, l'extrémité distale se rapporte à l'hydrorhize à peine (ou non) formée de la colonie d'hydroïdes; la partie moyenne, à l'hydrocaule où les polypes secondaires bourgeonnent; la partie principale, à l'hydranthe avec le polype primaire.

L'hydrorhize du polype devient un organe primitivement statique, un parachute. Sur l'hydrocaule, il y a formation de méduses reproductrices et de polypes secondaires (hydrosome). Chez les Siphonophores, la méduse joue un rôle primordial. En effet, une partie des méduses porteuses des éléments reproducteurs se spécialisent dans la fonction locomotrice; elles finissent par éliminer le mode primitif de la flottaison passive dû au bouclier de la larve; ainsi se forme une zone de locomotion, le nectosome. Cette forme subsiste comme telle chez les Calycophorides; mais, chez les Physophorides, il s'y ajoute une pneuméduse, c'est-à-dire une méduse qui s'enfonce, secondairement, à l'extrémité distale de

l'hydrosome. En dessous du nectosome se différencie le siphosome, région comprenant des organes polypomorphes et médusomorphes rapprochés en différents groupes, les cormidies. L'individu terminal, le polype primaire avec sa couronne tentaculaire réduite se maintient.

POUR A. LAMEERE (1929), « les Siphonophores descendent d'Hydroïdes gymnoblastiques; ils proviennent vraisemblablement de Capités du groupe des Corynides », « dont la colonie n'était formée que d'un très petit nombre de polypes, mais dans laquelle apparaissaient précocement des méduses ».

En 1929, me basant sur l'étude de la larve actinula, j'ai émis l'idée que les Physophorides (Chondrophorides + Cystonectides + Physonectides) dérivent d'hydropolypes proches des Tubulariides actuels. De plus, constatant que chez les Calycophorides, les produits sexuels naissent dans le manubrium de leurs méduses, j'ai conclu, sans autre précision, que les Calycophorides proviennent d'hydropolypes gymnoblastiques. Cette seconde hypothèse laisse supposer une origine diphylétique du groupe; elle n'est pas à retenir, car, comme il a été vu précédemment, les Calycophorides se rattachent aux Physonectides primitifs.

POUR R. WEILL (1934), les Siphonophores de la section Calycophorides-Physophorides se rattachent aux hydrozoaires gymnoblastiques capitata vrais, c'est-à-dire avec les tentacules capités pourvus de cnidoblastes desmonèmes.

Décrivant un individu immature d'une méduse cladonémide aberrante, *Oonantes hanseni*, D. DAMAS (1936) signale une subdivision spéciale des cavités gastrovasculaires, subdivision qui, dans sa forme générale, rappelle celle observée chez *Veleva* (E. LELOUP, 1929) et chez *Porpita* (E. LELOUP, 1931.) Ce fait morphologique lui fait rechercher l'origine des Chondrophorides parmi les Anthoméduses; cependant, l'auteur stipule qu'*Oonantes hanseni* ne représente pas une forme de passage entre ces deux groupes. Or, dans la nature, les conditions d'existence régissent les formes d'organisation; dans le cas d'*Oonantes* et des Chondrophorides, il s'agit d'un phénomène de convergence produit chez des organismes coelentérés qui mènent le même genre de vie flottante.

W. GARSTANG (1946) croit que les disconanthes ont des relations très étroites avec des Tubulariides et spécialement *Corymorpha*, à cause de sa larve actinula, de la structure aborale de son large polype axial, de sa cavité gastrovasculaire aborale ramifiée et de son réseau aboral de tentacules. Pour cet auteur, les planulas des siphonanthes actuels se développent, généralement une par gonophore, à partir d'œufs bourrés de réserves. Très tôt elles se mettent à proliférer, de sorte que les caractères de l'Actinuloïde primitive peuvent être supprimés ou retardés.

Les siphonanthes se rattachent aux Corynoïdes. La structure de *Pelagohydra* et de *Myriotheta* suggère la possibilité d'une origine commune par l'intermédiaire de certains types de Gymnoblastiques qui ont donné naissance aux deux lignées de Siphonophores.

B. — SIPHONOPHORES ET HYDROPOLYPES TUBULARIIDES.

En observant les faits, on peut, dans l'état actuel de nos connaissances, émettre l'opinion que les Siphonophores dérivent d'hydropolypes gymnoblastiques de la famille des Tubulariides, sans pouvoir en préciser ni l'espèce ni le genre. L'identité de leurs hydroméduses et les analogies de leur cnidome parlent déjà en faveur du rapprochement de ces deux groupes.

Il semble certain que le passage de la vie benthonique fixée à la vie nageuse planctonique a pu s'effectuer seulement pendant la période larvaire.

Les Siphonophores dérivent d'une forme polypoïde ancienne, actinula tachygénique, dont le type vivant actuel est représenté par les actinules de *Tubularia*. Pour étayer cette hypothèse, il convient de se baser, d'une part, sur la comparaison des stades larvaires des Siphonophores et des Hydropolypes tubulariides et, d'autre part, sur l'examen des formes adultes d'hydropolypes tubulariides pélagiques connues actuellement.

C. — ACTINULA ET SIPHONULA.

Comparons, en premier lieu, la larve caractéristique des Siphonophores (*Siphonula*) avec le stade larvaire libre, temporaire (*Actinula*) de Tubulariides sessiles à l'état adulte, tels que *Tubularia larynx* ELLIS et SOLANDER, 1786.

1. LA LARVE ACTINULA ET SES TRANSFORMATIONS.

Dans la cavité sous-ombrelle du bourgeon médusaire fixé de *Tubularia*, l'œuf se transforme en planula. Avant d'être libérée, cette planule acquiert un aspect ovoïde, forme des tentacules et se transforme en une larve polypoïde, la larve *Actinula*, qui ressemble à un hydranthe adulte de Tubulaires.

Cette actinule, libre, nage au moyen de ses cils ou se déplace sur le fond avec l'hydrostome dirigé vers le bas; dans ce dernier cas, certains tentacules proximaux fonctionnent comme des pattes et les autres se tiennent relevés.

Bientôt, l'actinule se fixe par le pôle aboral, son tronc s'allonge, elle forme des racines, origine de l'hydrorhize, et ainsi devient directement un hydropolype.

Considérons une actinule au moment où elle se déplace sur le fond de la mer et examinons comparativement sa structure avec celle de l'hydropolype adulte.

La figure 8 A montre une coupe longitudinale schématisée d'une actinule de *Tubularia larynx* ELLIS et SOLANDER, 1786, peu après son éclosion. Cette forme

larvaire présente déjà les caractéristiques de l'hydropolype (fig. 8 B). Elle se subdivise en trois régions principales :

A. — Sa partie aborale cylindrique, limitée inférieurement par la couronne des tentacules aboraux, offre une couche ectodermique différenciée et deux couches endodermiques.

a) D'une part, l'ectoderme prismatique simple qui coiffe la partie aborale bombée forme une zone circulaire limitée par un sillon annulaire peu profond. Ces cellules très élevées ont acquis une fonction glandulaire; à leur surface, elles produisent une mince couche de substance chitineuse.

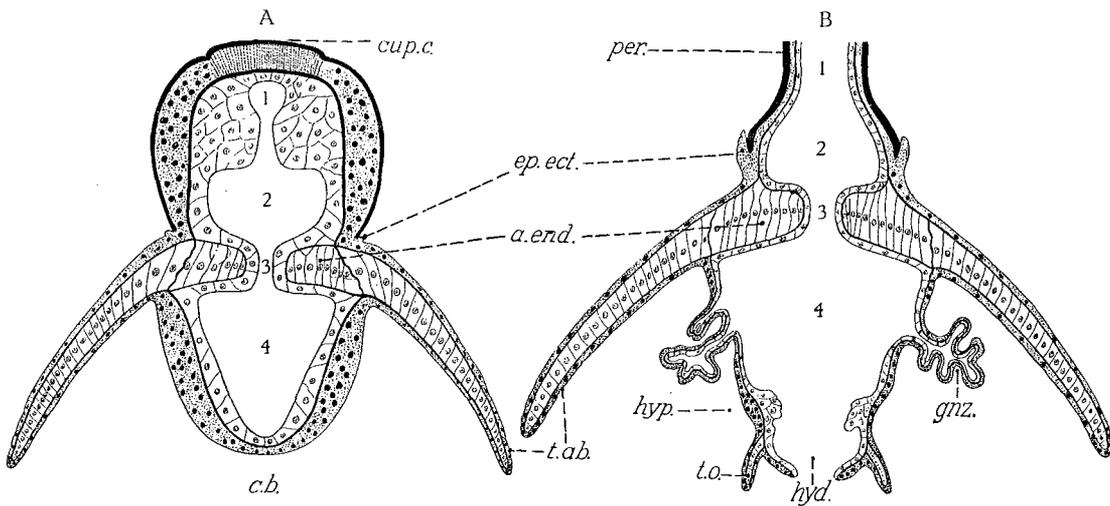


FIG. 8. — Coupes longitudinales semi-schématiques de l'hydropolype *Tubularia larynx* ELL. et SOL., 1786.

A : Actinule. — B : Extrémité distale d'un jeune hydranthe.

1, 2, 3, 4 : Subdivisions de la cavité gastrovasculaire.

a.end. = anneau endodermique. — c.b. = cône buccal. — cup.c. = cupule chitineuse. — ep.ect. = épaissement ectodermique. — gnz. = gonozoïde. — hyd. = hydrostome. — hyp. = hypostome. — per. = périsarc. — t.ab. = tentacule aboral. — t.o. = tentacule oral.

Sur le corps de la partie aborale, l'ectoderme se différencie en deux couronnes superposées. Dans la couronne supérieure, l'ectoderme est stratifié; les cellules basales produisent de nombreux nématocystes et les cellules périphériques sécrètent une lamelle chitineuse. La couronne inférieure, épithélium cubique simple, ne renferme que des cellules sécrétrices de chitine. Elle est limitée inférieurement par une gorge où vient s'arrêter la couche chitineuse. Ce sillon, bordé en dessous par un bourrelet d'ectoderme épais, entoure la base des tentacules.

Chez la tubulaire adulte, la plage glandulaire apicale se retrouve dans l'épaulement basal creusé en disque concave et constituant l'organe adhésif de l'hydro-

polype primaire. Le manchon chitineux de l'actinule s'allonge avec la partie aborale, qui subit une extension considérable et qui se ramifie pour former la colonie : il forme la couche périsarcique. La prolifération cnidoblastique apicale s'est répartie dans toute la couche coenosarcique de la colonie. De même que chez l'actinule, le périsarc s'arrête, à la base des tentacules aboraux des hydranthes, dans un sillon annulaire limité par un bourrelet d'ectoderme épaissi.

b) D'autre part, la couche endodermique délimite deux cavités superposées, dilatées en ampoules. La vésicule inférieure, la plus importante, est reliée à la vésicule supérieure par une cavité pédonculaire cylindrique, étroite.

Chez la tubulaire adulte, la cavité gastrovasculaire proximale se retrouve sous la couronne des tentacules aboraux, tandis que le pédoncule de réunion et l'ampoule distale considérablement allongés deviennent la cavité gastrovasculaire d'abord de l'hydropolype primaire, ensuite de la colonie.

B. — Chez l'actinule, la région apicale surmonte une partie moyenne, courte, cylindrique. Celle-ci supporte les tentacules aboraux pleins, longs. L'endoderme des tentacules se prolonge dans la couche gastrovasculaire par une sorte de bourrelet endodermique circulaire qui rétrécit la cavité en un canal, l'anneau endodermique. Au niveau des tentacules, l'ectoderme stratifié, nu, produit des réserves de nématoblastes. Ces éléments émigrent vers leur lieu de fonctionnement sur les tentacules.

Chez la tubulaire adulte, cette région moyenne se retrouve inchangée.

C. — La partie inférieure de l'actinule représente le cône buccal. Sa cavité gastrique est large, uniforme; la zone nématoblastique de la région moyenne déborde largement sur cette région. A son extrémité, l'hypostome se creuse et des tentacules oraux courts, pleins, prennent naissance.

Chez la tubulaire adulte, la forme de ce cône buccal se retrouve inchangée. Mais, au niveau des tentacules aboraux, la paroi du cône buccal de l'actinule va bourgeonner des blastostyles producteurs des sporasacs.

2. COMPARAISON DES LARVES *ACTINULA* ET *SIPHONULA*.

La larve *Siphonula* (fig. 4 D-4 E) représente le degré de développement le plus primitif qui existe chez les Siphonophores. Ses diverses parties répondent exactement à celles qui constituent une larve *Actinula* (fig. 8 A).

a) La région supérieure de la siphonula est caractérisée par le flotteur. Ce flotteur se forme par invagination apicale simple. Dans son cas le plus simple, ce flotteur se compose de deux régions bien distinctes : un cône renversé, inférieur, tapissé d'ectoderme stratifié nu; l'entonnoir est surmonté d'une cavité ovoïde, le réservoir, dont l'ectoderme simple sécrète une couche chitineuse, paroi

du pneumatocyste. Ce pneumatocyste affecte la forme d'une cloche pourvue ou non d'un pore apical, son bord s'arrête au niveau d'un bourrelet annulaire d'ectoderme épaissi situé à la limite du réservoir et de l'entonnoir.

On conçoit aisément que, chez une actinule, toute la partie apicale puisse s'invaginer vers la région moyenne de la cavité gastrovasculaire de la larve. Dans ce cas, la zone glandulaire apicale devient le plancher d'une cavité interne tapissée d'ectoderme. Ce plancher est limité par un sillon qui répond à la gorge circulaire apicale de l'actinula; il ne produit plus de chitine chez les Physophorides autres que les Chondrophorides. Ce plancher se déprime et son invagination forme l'entonnoir. Le manchon chitineux qui entoure la région apicale cylindrique de l'actinule a basculé vers l'intérieur : c'est le pneumatocyste limitant le réservoir. Sa partie inférieure, limitée par un bourrelet d'ectoderme épaissi situé à la base des tentacules aboraux de l'actinula, se retrouve autour de l'orifice d'invagination du pneumatocyste, le pore apical. Les cavités endodermiques de l'actinula se confondent en une seule chez la siphonula, celle qui précède et entoure l'invagination du flotteur; elle reste simple ou bien elle se complique si les organismes atteignent une certaine taille.

Le début de ce phénomène d'invagination intéressant la partie apicale de la larve se remarque, actuellement, chez les larves planula de l'hydropolype *Eutima mira* (fig. 12) et de l'Anthoméduse *Turritopsis nutricula* Mc GRADY. Toutefois, au cours du développement des Physophorides actuels, on ne retrouve plus avec netteté cette formation primitive. Au lieu d'un enfoncement de la partie apicale chez la planula, il se produit une prolifération intense de l'ectoderme primitif, ce qui amène la formation d'un bouton d'ectoderme secondaire. Ce bouton donne l'ébauche du flotteur; il va se creuser d'une cavité qui, parfois, perce la couche d'ectoderme primitif et débouche à l'extérieur (fig. 9, 10).

b) La partie inférieure de la siphonula comprend le gastérozoiide primaire pourvu de son tentacule pêcheur et de son bourrelet nématoblastique.

Il est aisé d'homologuer cette partie de la siphonula à l'extrémité distale du cône buccal chez l'actinula et de l'hypostome chez la tubulaire. Le filament pêcheur de la siphonula constitue un vestige des tentacules oraux de l'actinula et son bourrelet nématoblastique répond à la portion inférieure de la zone nématoblastique qui recouvre le cône buccal chez l'actinula.

c) L'étranglement annulaire, immédiatement sous-jacent au flotteur (fig. 4D) chez la siphonula, représente non seulement la région moyenne de l'actinula, mais aussi la zone de prolifération des blastostyles qui, chez la tubulaire adulte, se manifeste sur l'hypostome en dessous des tentacules aboraux.

D'une part, chez la siphonula des Physophorides, les tentacules aboraux ont disparu, mais ils apparaissent encore chez la ratarula des Chondrophorides (fig. 1 B). La région moyenne où ils se forment chez l'actinula devient le nectosome chez les Physophorides.

D'autre part, la zone de bourgeonnement des blastostyles chez l'actinula s'homologue à la zone de prolifération des blastozoïdes chez la ratarula et à celle des cormidies comptant les éléments reproducteurs chez la siphonula. La zone nématoblastique du cône buccal chez l'actinula reste diffuse chez la tubulaire adulte et chez la siphonula, tandis que, chez la ratarula, elle prolifère activement vers l'intérieur dans la masse endodermique interne, où elle forme la masse nématoblastique.

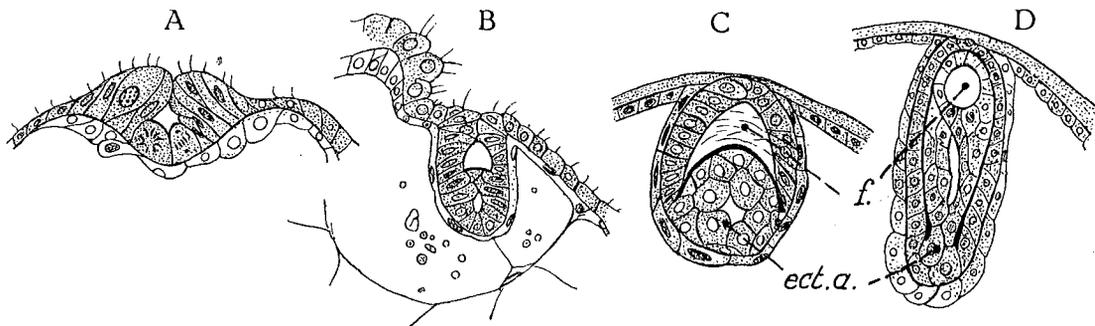


FIG. 9. — Stades successifs du développement du pneumatophore chez *Agalma elegans* (SARS, 1846) (d'après R. WOLTERECK, 1905).
ect.a. = ectoderme aérifère. — f. = flotteur.

En résumé, chez la larve actinula des hydrotypes tubulariides, l'accroissement se fait aux dépens de la partie aborale, les régions moyennes et la partie buccale restent inchangées, tandis que la région sous-jacente à la couronne des tentacules aborales devient le siège d'une prolifération active. Par contre, chez les siphonophores, la région orale reste inchangée et la région aborale se transforme en flotteur, tandis que l'accroissement se fait par prolifération de la partie moyenne.

D. — TUBULARIIDES PÉLAGIQUES.

A l'appui de cette hypothèse, on peut encore invoquer les faits constatés chez des formes adultes pélagiques de cette même famille des Tubulariides. On sait que certaines espèces (*Margelopsis*, *Pelagohydra*, *Climacocodon*) atteignent la maturité en menant une vie libre. Elles se sont libérées de la vie sessile primitive (tout au moins pendant une longue période de leur existence; car il n'existe pas d'observations chronologiques permettant d'affirmer avec certitude que ces organismes ne présentent pas un stade hydrotype fixé).

De tels hydrotypes représentent des actinulas tachygéniques dont le cycle évolutif peut se concevoir comme suit : les actinules nées dans le manubrium des

méduses libres se libèrent et deviennent des hydrotypes. Au début de leur existence, ceux-ci doivent probablement se fixer et mener une vie sessile, car aucune observation précise ne prouve que les hydrotypes trouvés flottants ne subissent pas une période de fixation au début de leur ontogénèse. Ils se détachent de leur support, soit normalement, soit accidentellement, après de fortes agitations de

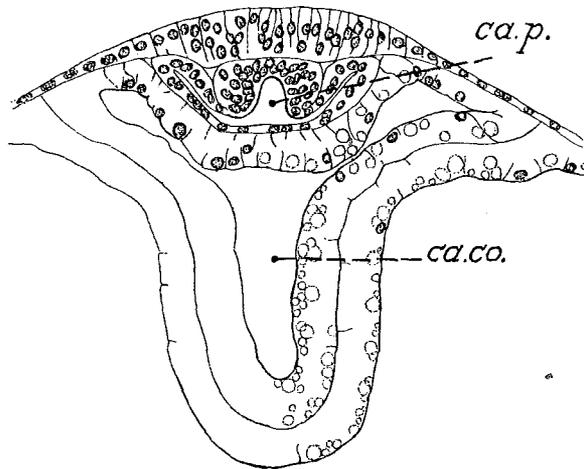


FIG. 10. — Coupe longitudinale, médiane, dans une *Conaria* de *Porpita* (d'après H. C. DELSMAN, 1923), partie aborale. Début de la formation du pneumatophore, ébauche ectodermique. ca.co. = cavité du cône. — ca.p. = cavité du pneumatophore.

l'eau; ils appartiennent dès lors à la catégorie des organismes planctoniques. Ils produisent asexuellement des bourgeons médusaires qui se transforment en méduses libres. Sur leur manubrium les méduses donnent sexuellement naissance à des planules qui se développent en actinules. Les hydrotypes libres nagent avec l'orifice buccal dirigé vers le bas; ils progressent grâce à des mouvements de flexion ou d'élévation et d'abaissement de leurs tentacules aborales.

Chez ces espèces, la flottaison est assurée de deux façons différentes.

D'une part, chez *Pelagohydra* (fig. 11 A), les tissus de la partie aborale de l'hydranthe se développent très fortement et se compliquent; la partie supérieure gonfle et devient ce que A. DENDY (1903) appelle le flotteur. Ce véritable ballon hydrostatique porte les tentacules aborales dispersés et mélangés aux gonozoïdes : il permet à l'animal de se maintenir à la surface.

D'autre part, chez *Margelopsis* (fig. 11 B) et chez *Climacocodon* (fig. 11 C), l'hydranthe a augmenté légèrement de taille; cependant il a peu modifié sa forme générale. Les gonozoïdes apparaissent entre les deux cercles de tentacules. Chez *Margelopsis*, la partie aborale se creuse en capsule.

E. — ORIGINE DU FLOTTEUR.

En tout premier lieu, il ne peut être question de l'hypothèse de F. MosER (1925).

D'après cet auteur, pour qui la forme méduse est primitive et la vie fixée secondaire, on doit se demander comment une hétéroméduse libre a pu se trans-

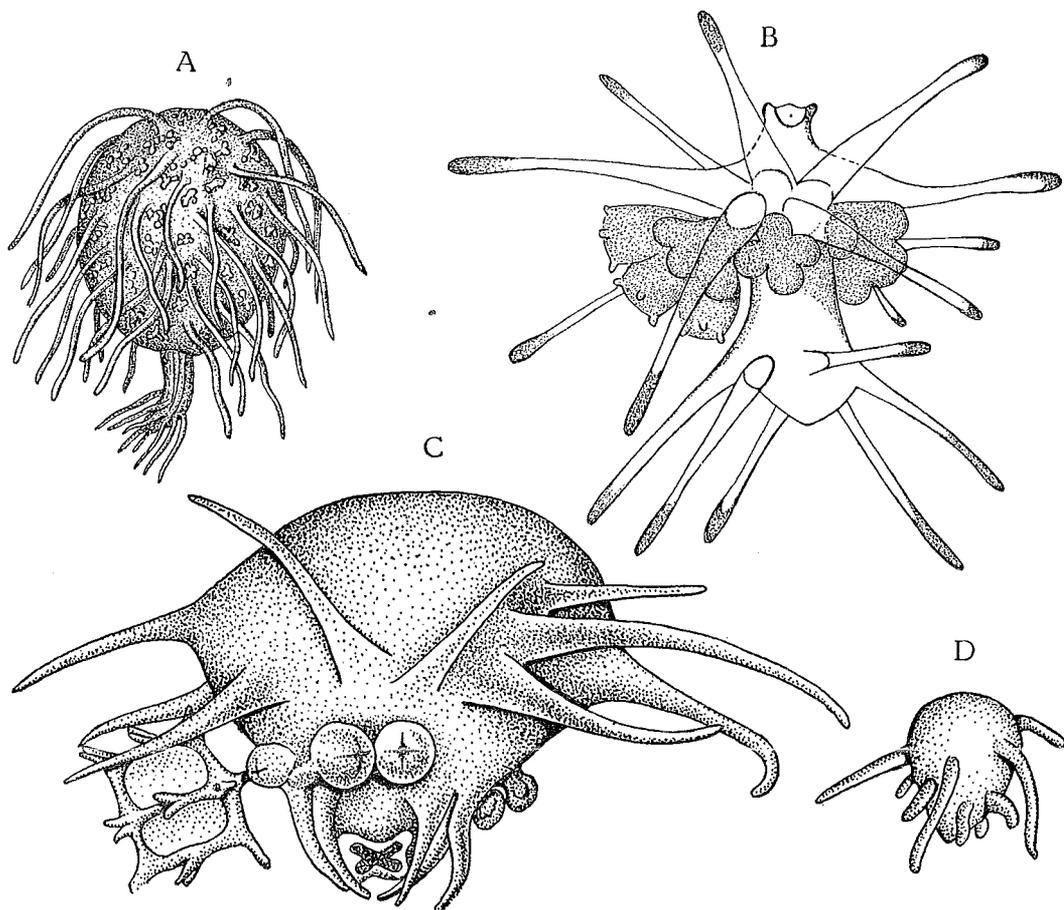


FIG. 11. — Tubulariides pélagiques.

- A : Hydroplute nageant de *Pelagohydra mirabilis* DENDY, 1903 (d'après A. DENDY, 1903).
 B : Hydroplute nageant de *Margelopsis haeckeli* HARTLAUB, 1897 (d'après C. HARTLAUB, 1897).
 C : Hydroplute pélagique de *Climacocodon ikarii* UCHIDA, 1924 (d'après T. UCHIDA, 1924).
 D : Hydroplute pélagique de Friday Harbor (d'après M. L. FRASER, 1939).

former en une colonie d'hydropolypes sessiles. Au début du développement ontogénétique, la planula se fixe par sa plaque ciliée aborale avant même l'apparition d'un organe apical. De cette plaque aborale sort la plaque basale ou disque de fixation de l'hétéropolype se transformant en l'hydrorhize, homologue de la

cloche du Siphonophore. Or, il me semble indubitable que la vie pélagique est secondaire et dérive de la vie fixée primitive.

En réalité, la difficulté consiste à concevoir la façon dont un polype sessile ou une petite colonie d'hydroïde a pu se rendre libre et s'adapter à la vie pélagique flottante. La question revient à expliquer l'origine de l'appareil hydrostatique du flotteur. Il faut d'abord considérer que le flotteur primitif était inerte et que les flotteurs capables de contraction ont acquis ce caractère secondairement : en effet, cette dernière forme de flotteurs se rencontre surtout chez des organismes de grande taille (Vélelles, Auronectides, Physophorides), où des couches musculaires importantes se développent.

Plusieurs hypothèses ont été envisagées. Pour les partisans de la théorie médusomorphe, le flotteur ne serait qu'une méduse, une cloche natatoire modifiée où l'eau est remplacée par de l'air ou du gaz.

R. WOLTERECK (1904), tout en considérant le pneumatophore comme l'homologue d'une méduse, pose l'hypothèse que pneumatophore et méduse peuvent provenir d'un organe particulier dont il explique comme suit l'évolution : le disque de fixation d'un « Ur-Radiaten » polymorphe (colonial) prend la forme d'une bouteille chez la larve pélagique. Cette vésicule aborale exécute des contractions qui, non seulement mettent la larve en mouvement, mais qui peuvent également entraîner la nourriture à l'intérieur de la vésicule (et, plus tard, en rejeter les produits génitaux). Lorsque la larve ne se fixe pas, comme chez les Siphonophores, certains organes, vésiculeux, terminaux, exclusivement locomoteurs et stériles, peuvent subsister (pneumatophore, cloches natatoires), tandis que d'autres (limités plus tard sur des parties secondaires de la colonie) se réservent les cellules reproductrices.

En 1905, le même auteur précise que, du disque de fixation de l'actinula, on peut faire dériver la poche aérifère de *Verella*, et ce par l'intermédiaire de l'organe de fixation de la planula d'*Eutima*.

R. WOLTERECK fait une différence entre le flotteur à air (Luftflasche) des Chondrophorides et le flotteur à gaz (Gasflache) des autres Siphonophores.

A mon avis, seule la conception de E. KORSCHULT et K. HEIDER (1890) mérite de retenir l'attention.

A la surface des eaux, le film superficiel sert de support mécanique à de nombreux organismes (neuston) et les deux faces de ce film peuvent convenir à cet effet. Sous la face inférieure, les êtres de l'infraneuston peuvent ramper soit occasionnellement, soit pendant toute leur vie. D'après E. KORSCHULT et K. HEIDER, une planula d'hydropolype a pu, grâce à la tension superficielle, se fixer à la surface de l'eau par sa plaque aborale élargie et devenir un animal infraneustique. Ce disque basal, aplati, se déprime en une concavité naviculaire; cet état existe normalement chez *Margelopsis* et, de plus, selon E. KORSCHULT et K. HEIDER, chez les planulas de différents cnidaires, la plage apicale glandulaire qui deviendra le disque de fixation présente une dépression concave plus ou moins profonde.

Finalement, la paroi déprimée s'invagine entièrement et forme le pneumatophore. La partie inférieure de l'ectoderme invaginé se transforme en un tissu caractérisé par une structure fortement granuleuse du protoplasme. Suivant W. JACOBS (1938), chez les siphonules et les colonies adultes de *Stephanomia*, ces cellules ectodermiques sécrètent de minuscules vésicules gazeuses qui sont expulsées comme par explosion. Rapidement ces bulles grossissent, se fraient un chemin entre les cellules qui adhèrent peu entre elles et montent dans la cavité du flotteur qu'elles finissent par dilater.

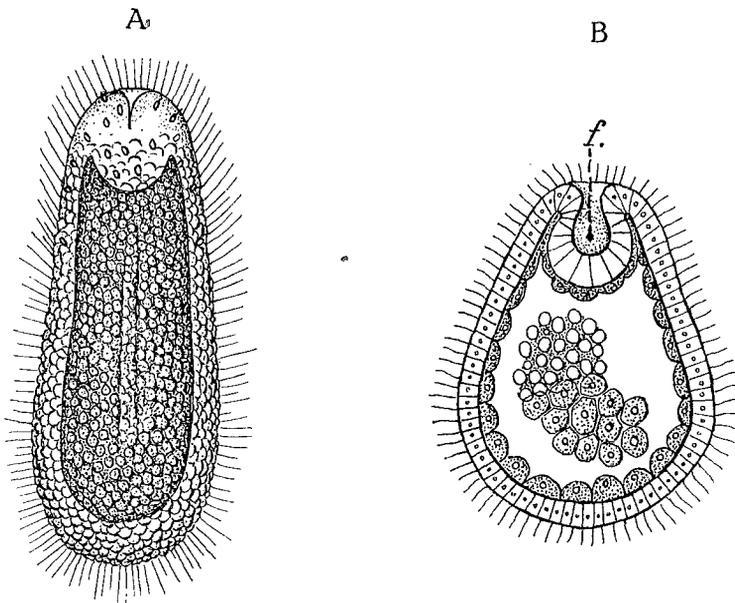


FIG. 12. — Deux planulas d'*Eutima mira* Mc GRADY, 1875
(d'après W. T. BROOKS, 1886) avec le pôle aboral vers le haut (f. = flotteur).

A : Vue entière. — B : Coupe optique.

Après avoir développé son appareil hydrostatique, le Siphonophore peut soit se dégager de la surface, descendre vers les profondeurs et devenir un organisme nectique, pélagique (Calycophorides, Physophorides) ou bathypélagique (Rhizophyze), soit, si le flotteur acquiert un volume suffisant, crever la surface de l'eau et passer sa vie adulte parmi le plancton (Physalies, Chondrophorides).

W. K. BROOKS (1886) a mentionné et figuré une invagination vésiculaire aborale chez les larves nageuses planulas de la Leptoméduse *Eutima mira* Mc GRADY (fig. 12) et de l'Anthoméduse *Turritopsis nutricula* Mc GRADY. L'auteur considère cette invagination comme une glande ectodermique qui sert à fixer la planula sur un support.

De son côté, E. W. Mc BRIDE (1914) soutient l'hypothèse de E. KORSCHULT et K. HEIDER. Il écrit : « That this is a possible and even probable contingency will be selfevident to any one who has watched young starfish walking upside

down on the surface film, like flies on the ceiling of a room, or who has seen some members of a swarm of Ascidian tadpoles thus fix themselves to the film. The surface film, although able to sustain the weight of a larva, would soon bend under the growing weight of the hydroid colony which developed from it, and this would lead to a cupping of the base. If we suppose this base to secrete mucus and to entangle bubbles of air, the elements of a float would thus be presented ».

J. HADZI (1918) pense que le flotteur à air des Chondrophorides ne constitue pas un dérivé de méduse (aéroméduse) comme le flotteur à gaz et les cloches natatoires des Siphonanthes. Le flotteur à air constitue une différenciation de l'extrémité aborale du polype; il est l'homologue de l'organe de flottaison chez *Pelagohydra* ou du disque concave et glandulaire de fixation chez l'actinula; son revêtement chitineux interne rappelle plutôt un ectoderme caulinaire qu'une subombrelle.

A l'appui des observations de E. W. Mc BRIDE, H. C. DELSMAN (1923) a observé des larves planulas de Scyphoméduses appendues à la surface de l'eau par leur partie aborale.

En résumé, le pneumatophore des Siphonophores physophorides se creuse par invagination de l'extrémité aborale chez une larve actinuloïde (actinulas larvaires d'hydropolypes tubulariides sessiles, actinulas tachygéniques ou tubulariides pélagiques comme *Margelopsis*). Au lieu de se développer en surface ramifiée pour former l'hydrorhize des hydropolypes sessiles, la paroi aborale prolifère vers l'intérieur de l'organisme pélagique.

III. — PHYLOGÉNÈSE DES SIPHONOPHORES.

L'embryologie et l'anatomie comparée des Siphonophores forcent à admettre quatre subdivisions parmi ces organismes si polymorphes : les Chondrophorides, les Cystonectides, les Physonectides et les Calycophorides. Au point de vue morphologique, les représentants des trois premiers groupes possèdent un flotteur et peuvent être caractérisés par le nom de Physophorides sans que, pour cette raison, il doive être fait état de relations directes entre les trois subdivisions.

Ces quatre grands sous-groupes ont été depuis longtemps reconnus par les auteurs. Cependant, même dans l'état présent de nos connaissances, il s'avère impossible de retracer avec certitude leur évolution en se basant sur des observations d'embryologie, d'anatomie comparée et d'éthologie réalisées sur du matériel vivant. En effet, à l'heure actuelle, les formes intermédiaires font totalement défaut et l'on ne connaît aucune forme réellement primitive. Comme F. MOSER (1925) le mentionne à juste titre, « Keine absolut, nur relativ primitive Formen sind erhalten. Übergangsglieder zwischen den grösseren Gruppen fehlen, denne was wandlungsfähig war, ist in der Wandlung aufgegangen ».

Aussi, faute d'observations paléontologiques, on est obligé de rechercher les rapports phylogénétiques des quatre sous-groupes dans le seul domaine de l'embryologie où les phénomènes sont très condensés ainsi que dans les relations morphologiques et éthologiques fournies par les organismes récents eux-mêmes.

L'hypothèse d'une forme commune, larve actinuloïde, chez laquelle, primitivement, le flotteur et le tronc avaient chacun la même importance, mais qui, par la suite, ont évolué dans deux sens opposés, c'est-à-dire vers la prédominance du siphosome chez les Physophorides et vers celle du nectosome chez les Calycophorides, est logique et objective. Car tous les Siphonophores peuvent se ramener à une forme initiale, dérivée d'une larve actinuloïde, la *siphonula*.

Cette dernière se rencontre dans sa forme caractéristique chez les Physonectides; par conséquent, il est incontestable que les Physonectides ont fait leur apparition avant les Calycophorides, dont la larve *calyconula*, plus évoluée, peut être dérivée de la larve *siphonula*.

D'autre part, il a été établi précédemment que la larve *Ratarula* des Chondrophorides et la larve *Cystonula* des Cystonectides se rattachent aisément à la larve *siphonula*; cependant, ces deux formes larvaires ne peuvent provenir l'une de l'autre. Par conséquent, il faudra considérer séparément les Chondrophorides, les Cystonectides, les Physonectides et leurs dérivés les Calycophorides.

Certains auteurs, C. CLAUS (1885), Y. DELAGE et F. HÉROUARD (1901), n'ont établi aucune relation entre les quatre sous-groupes.

Par contre, différents auteurs ont exposé des théories phylogénétiques qui tendent à établir le diphylétisme des Siphonophores.

E. HAECKEL (1888), J. HADZI (1918) et W. GARSTANG (1946) séparent les Siphonanthes (Cystonectides + Physonectides + Calycophorides) des Discosanthes (Chondrophorides). Les premiers, issus d'une planula par bourgeonnement unilatéral (ventral), sont à symétrie bilatérale, et les derniers, dérivés d'une larve actinuloïde (Conaria), présentent une symétrie radiaire.

C. CHUN (1897), F. MOSER (1925), A. LAMEERE (1929) et E. LELOUP (1929) opposent les Calycophorides dépourvus de flotteur aux trois autres sous-groupes pourvus de flotteur; C. CHUN (1897) sépare les Chondrophorides de l'ensemble Cystonectides + Physonectides, et F. MOSER (1925) divise les Physonectides de l'ensemble Cystonectides + Chondrophorides, de même que A. LAMEERE (1929), pour qui les Chondrophorides représentent le dernier terme de la longue évolution des Siphonophores.

De son côté, R. WEILL (1934), en se basant sur l'étude du cnidome, hésite entre deux alternatives : 1) « tenir compte uniquement de la présence ou de l'absence d'une seule catégorie de nématocystes ». Dans ce cas, on peut isoler les Calycophorides des trois autres sous-ordres; 2) « tenir compte de la valence du cnidome et de la présence ou de l'absence de trois catégories ». L'auteur adopte cette dernière manière de voir. Il admet une limite nette entre les Siphonophores qui possèdent un tétracnidome (Calycophorides + Physonectides) et ceux qui

présentent un bicnidome (Cystonectides + Chondrophorides), parce que, au point de vue cnidome, cette conception fait « appel à des caractères plus nombreux et plus importants ».

L'ensemble des constatations de R. WEILL confirme notre hypothèse. En effet, bien que les quatre sous-groupes dérivent tous d'un même type larvaire ancestral, la *siphonula*, on ne peut rattacher les Chondrophorides + Cystonectides actuels aux Physonectides-Calycophorides actuels.

Dans un arbre phylétique, Chondrophorides et Cystonectides, sans cloche natatoire, constituent des branches latérales de la partie inférieure du tronc siphonophore. Ils en sont séparés, à l'heure actuelle, par la disparition des formes primitives intermédiaires; toutefois, leur mode de développement ontogénétique rappelle leurs attaches anciennes. Leurs relations doivent être recherchées très tôt dans le temps.

Au sujet des Physonectides-Calycophorides, certains auteurs [A. LAMEERE (1929), F. MOSER (1925)] croient que les Calycophorides sont primitifs, tandis que d'autres [E. KORSCHOLT et K. HEIDER (1890), A. K. TOTTON (1932)] pensent que les Calycophorides descendent des Physophorides; cette dernière conception a mes préférences. Pour E. KORSCHOLT et K. HEIDER (1890), le flotteur est un organe primitif de locomotion graduellement remplacé par un tronc natatoire secondaire; les Physophorides sont les plus anciens et les Calycophorides en dérivent par perte du flotteur et par limitation et différenciation plus accentuées des cloches natatoires. Ce ne sont pas les formes les plus longues ni celles possédant le plus d'organes qui se montrent les plus complexes; au contraire, les grandes formes offrent des structures simples et répétées dont on peut aisément faire dériver les formes petites, mais à structures compliquées.

La presque totalité des auteurs (sauf notamment E. KORSCHOLT et K. HEIDER, A. K. TOTTON) admettent que les organismes les plus primitifs ne possèdent qu'une cloche et, comme mode primitif de développement, ils donnent celui du Calycophoride, *Muggiæa kochi* (WILL.).

Or, au cours des tendances évolutives du groupe, on remarque soit que le monophyisme est dû à la tachygénie, soit qu'il constitue un stade très évolué des Siphonophores qui tendent à acquérir une vitesse supérieure en réduisant le nombre de leurs organes.

A. — PHYLOGÉNÈSE DES PHYSOPHORIDES.

Sous le nom de *Physophoræ* ESCHSCHOLTZ, 1829, on comprend, avec C. CHUN (1897) et les divers auteurs, tous les Siphonophores pourvus de flotteur et chez lesquels le sommet physiologique répond au sommet morphologique, tout au moins pendant leur jeune âge.

Ces Siphonophores appartiennent à des formes différentes qui peuvent être classées en trois groupes : Chondrophorides; Cystonectides, Physonectides. Les

animaux adultes de ces trois groupes sont bien distincts. Mais, au cours de leur développement ontogénétique, ils offrent une identité telle qu'on ne puisse songer à les séparer. De plus, R. WEILL (1934) mentionne : « Il peut être intéressant de constater que par la possession des Sténostèles les Cystonectides-Chondrophorides ressemblent plus aux Physophorides qu'aux Calycophorides, ce qui pourrait être considéré, en langage transformiste, comme l'indice d'une parenté plus proche ».

Les Chondrophorides et Cystonectides ne montrent qu'une zone de prolifération : le siphosome seul existe. De plus, comme R. WEILL (1934) le signale, « les batteries urticantes (Cystonectides et Chondrophorides) ressemblent beaucoup plus au type banal que présentent si fréquemment, dans tous les groupes, les tentacules des cnidaires ». On doit considérer Chondrophorides et Cystonectides comme comprenant des Siphonophores très anciens et très primitifs, bien qu'il ne semble pas y avoir un lien de parenté directe entre ces deux groupes.

L'étude de l'ontogénèse prouve que la larve des Chondrophorides, la *Ratarula*, possède une organisation plus ancestrale que la larve siphonula des Cystonectides. La *Ratarula* présente un mélange de caractères primitifs et de caractères plus évolués par rapport à la larve actinula de certains hydrozoaires actuels.

Un ancêtre lointain des Physophorides, qui ressemblait à une actinula libre et ayant acquis un flotteur par invagination de son extrémité aborale, a dû évoluer dans deux directions. Un groupe conservant ses tentacules aboraux a effectué son allongement sur le plan horizontal et acquis une masse interne de tissu vacuoleux (masse centrale) qui, par la légèreté de son poids spécifique, participe à la flottaison de l'organisme, *Ratarula* (*Chondrophoridæ*); les adultes vivent à la surface des océans.

Un autre groupe a perdu ses tentacules aboraux, il s'est allongé dans le sens vertical, *Siphonula*; les adultes ont colonisé les mers jusque dans leurs grandes profondeurs.

Les *Chondrophoridæ*, anectes, allongés dans le plan horizontal, ont un pneumatophore important, à paroi complète, polythalamé et perforé, du moins au début de leur développement. Le siphosome, court, comprend un gastérozoïde central, à cavité gastrovasculaire compliquée, entouré des polypes reproducteurs porteurs de gonophores médusiformes chargés de produits génitaux qui se détachent pour mener une vie libre, indépendante (Chrysomitres). Les tentacules aboraux en forme de dactylozoïdes se trouvent reportés à la périphérie.

Bathypélagiques pendant leurs premiers stades ontogénétiques, les Chondrophorides deviennent planctoniques lorsque leur flotteur suffisamment volumineux parvient à percer la couche superficielle de l'eau et à dépasser la surface de la mer; alors ils flottent passivement. Cependant, leur poids spécifique peut varier; des contractions dans les muscles du flotteur expulsent du gaz et la colonie

plus lourde descend jusqu'à ce que la nouvelle quantité de gaz sécrétée redevienne suffisante pour ramener le poids spécifique de la colonie au-dessous de celui de l'eau; alors le Chondrophoride remonte à la surface.

Les Chondrophorides se divisent en :

Porpitidæ, aplatis, arrondis avec pore apical permanent, avec tentacules claviformes pourvus de boutons urticants pédonculés, et

Velellidæ, elliptiques, avec une voile verticale recouvrant secondairement le pore apical, avec tentacules filiformes simples.

J'ai signalé plus haut que les Siphonophores dérivant de la siphonula s'allongent verticalement.

Une zone moyenne de prolifération fournit des ensembles d'appendices, polymorphes, accompagnant les organes reproducteurs, les cormidies (*Cystonectidæ*) qui restent constamment fixées à la tige du siphosome.

Les *Cystonectidæ*, anectes, ont un flotteur monothalame, à structure radiaire avec un pore apical permanent; un tronc tubuliforme plus ou moins étendu et des cormidies très simples sans boucliers. Ils flottent passivement.

Les *Cystonectides* comprennent des formes à pneumatophore microthalame, bathypélagiques :

Rhizophysidæ, à cormidies étagées le long du siphosome très allongé et conduisant aux

Epibuliidæ, à siphosome raccourci vésiculeux, avec une rangée de palpons sous le pneumatophore protégeant les cormidies disposées en spirale.

Chez les *Cystonectides* dépourvus de boucliers et de cloches natatoires, le flotteur supporte, seul, la colonie. Ils peuvent exécuter des mouvements limités de descente et de montée à cause de contractions musculaires qui provoquent soit un changement dans le volume du flotteur, soit une diminution ou une dilatation du tronc.

Les *Physaliidæ* ont subi, secondairement, un allongement horizontal; leur grand axe devient horizontal et le sommet physiologique, perpendiculaire du sommet morphologique. Les adultes présentent un pneumatophore macrothalame, vésiculaire, fermé, très volumineux, qui se trouve passivement et constamment au-dessus de l'eau; un siphosome vésiculeux, allongé horizontalement sous le pneumatophore et portant à sa face inférieure les cormidies disposées en séries longitudinales.

Chez certaines siphonula, il se forme une seconde région de bourgeonnement où s'élaborent des méduses modifiées, des cloches natatoires (nectosome).

Le nectosome et le siphosome, dont les éléments se forment du haut vers le bas, peuvent se placer de deux manières : a) le flotteur persiste; le nectosome se forme, au-dessus du siphosome et dans son prolongement, il supporte le flotteur

apical; Siphonophores à natation lente, plus ou moins passive (*Physonectidæ*); b) le flotteur ne se forme pas; nectosome et siphosome partent d'un même point mais se dirigent dans un sens opposé; les cormidies se détachent et vivent librement (eudoxies); Siphonophores à natation de plus en plus rapide (*Calyconula*).

Les *Physonectidæ* (ou *Amphinectidæ*, selon W. GARSTANG, 1946) ont un flotteur monothalame plus ou moins important, un siphosome et un nectosome bien développés, des cormidies plus ou moins compliquées avec bouclier. Ils se dégagent de la vie passive et deviennent progressivement des animaux nageurs.

Parmi les *Physonectidæ*, les mouvements s'effectuent de plusieurs manières. Ainsi, d'une part, chez *Stephanomia*, le flotteur pourvu d'un pore apical porte seul l'organisme; la colonie a peu de boucliers, peu de cloches natatoires. Les descentes et les montées lui sont possibles pour plusieurs causes : a) les muscles puissants de la paroi du pneumatophore et du siphosome se contractent ou se relâchent, augmentant ou diminuant le poids spécifique de la colonie; b) le gaz s'échappe du flotteur, la colonie alourdie tombe; la glande gazogène sécrète de nouvelles bulles gazeuses, le pneumatocyste se remplit et la colonie remonte; c) les cloches natatoires, par leur immobilité ou leurs contractions, permettent à la colonie de stationner ou de se déplacer.

D'autre part, chez *Agalma* et *Forskalia*, le flotteur dépourvu de pore distal supporte seulement la partie supérieure du tronc avec les jeunes cloches natatoires, tandis que les nombreux boucliers mésogléiques soutiennent le reste de la colonie. Dans leurs cas, les déplacements des colonies se font par natation active, due aux actions combinées des nectophores.

Comme formes primitives de ces *Physonectidæ*, je considère les Siphonophores qui se déplacent peu activement. Ils présentent un flotteur petit, peu important, imperforé; un nectosome allongé, pourvu de nombreuses cloches natatoires puissantes et de longueur au moins égale à celle du siphosome; un siphosome allongé produisant sans cesse des cormidies bien développées avec boucliers (*Siphonectes*).

Les *Forskaliidæ* sont les plus primitifs avec leurs cloches natatoires disposées en séries nombreuses, longitudinales et leurs cormidies compliquées, pédonculées, de structure multiforme, à tentacules ramifiés.

Les autres *Siphonectes* qui en dérivent ne présentent plus que deux rangées alternes de nectophores.

Les *Apolemiidæ* ont des cormidies de structure uniforme, non pédonculées, séparées par des internœuds nus, pourvues de nombreux gastérozoïdes et dactylozoïdes, des tentacules non ramifiés.

Les *Agalmidæ* possèdent des cormidies compliquées, de structure multiforme, avec des tentacules ramifiés.

Chez d'autres espèces, le siphosome se raccourcit tout en s'étalant en forme de vésicule. Les éléments nombreux et divers sont disposés en verticilles horizon-

taux, très rapprochés. Le nectosome présente toujours des cloches natatoires importantes, bisériées. Le flotteur acquiert plus d'importance (Cryptosiphonectes).

Parmi ceux-ci, à la base du nectosome :

les *Nectaliidæ* offrent un cercle de boucliers plus gros, plus rigides et

les *Physophoridæ* possèdent un ou deux cercles de grands dactylozoïdes plus épais.

Physophora présente au flotteur un pore latéral, d'origine secondaire.

Mais, chez certaines espèces, le nectosome et le siphosome se réduisent considérablement; elles retournent à une vie passive. L'importance des cloches natatoires s'atténue à mesure que la valeur du pneumatophore augmente. Le flotteur devient très gros, vésiculeux. Le siphosome est très court, vésiculeux, à cormidies très nombreuses (Asiphonectes).

Chez les *Anthophysidæ*, au lieu de cloches natatoires, on remarque plusieurs cercles de boucliers (ou bractées) plus épais, coriaces, qui exécutent de véritables mouvements de rame (= cloches natatoires profondément modifiées). Chez *Anthophysa*, le pneumatophore est piriforme, hémisphérique, de grosseur moyenne; chez *Athorybia*, où C. CHUN a reconnu la présence de cloches rudimentaires, le flotteur forme une grosse vésicule.

Chez les *Rhodaliidæ*, une rangée de nectophores surmonte un stolon bulbeux. Le flotteur, très gros, vésiculeux, possède un prolongement latéral, l'aurophore, qui est probablement en corrélation avec la pression énorme que doivent supporter ces organismes bathypélagiques.

Calyconula (voir ci-après).

B. — PHYLOGÉNÈSE DES CALYCOPHORIDES.

1. CONCEPTIONS DES AUTEURS.

Le groupe des *Calycophoridæ* LEUCKART, 1854, est considéré par la majorité des auteurs comme constitué par des formes monophyides, diphyides et polyphyides, selon que les colonies présentent normalement une cloche adulte non remplacée, deux ou plusieurs cloches adultes constamment renouvelées. Ces auteurs avaient établi les familles *Monophyidæ*, *Diphyidæ* ou *Polyphyidæ* (R. LEGENDRE, 1940).

Deux tendances ont divisé ces auteurs; les uns croient que les Monophyides sont primitifs et que, par complication progressive, ils ont donné naissance à tout le groupe, tandis que d'autres pensent, au contraire, que les Polyphyides constituent la souche des Calycophorides.

Parmi les partisans de la première hypothèse, C. CHUN (1897) et F. MOSER (1925) estiment que les Polyphyides dérivent des Diphyides, qui, eux-mêmes, proviennent des Monophyides.

C. CHUN (1897), parmi les Diphyides, reconnaît les *Oppositæ* (Prayomorphes) avec des cloches natatoires opposées, arrondies, lisses, et les *Superpositæ* (Diphyomorphes) avec des cloches superposées, pyramidales, à angles vifs; il considère *Clausophyes* comme une forme intermédiaire.

F. MOSER (1925) divise les Calycophorides en *Mononecta* pourvus d'une seule cloche supérieure et en *Polynecta* comprenant, en plus, des cloches inférieures en nombres divers. Les Mononectes ne renferment qu'une famille, les *Monophyidæ*. Les Polynectes, outre les familles *Polyphyidæ-Stephanophyidæ*, comprennent les *Diphyidæ* et les *Dimophyidæ* (famille artificielle renfermant les Diphyides à cloche postérieure plus ou moins dégénérée). Pour cet auteur, les Monophyides, Siphonophores les plus anciens, ont engendré les Galéolariides, qui forment la souche des Diphyides; ceux-ci ont donné naissance aux Prayides, qui se poursuivent par les Polyphyides et enfin par les Physophorides.

Par contre, A. LAMEERE (1929) mentionne que « le type fondamental que nous avons décrit, celui des *Monophyides*, ne paraît pas absolument primitif », et « chez les *Monophyides*... il n'y a plus que la cloche dorsale qui se trouve en tête de la colonie; les cloches ventrales manquent, et nous pouvons croire qu'elles ont disparu ». Toutefois, l'auteur considère les Polyphyides comme des formes supérieures, « car leurs cormidies ne se détachent plus sous la forme d'eudoxies et leurs méduses sont transformées en sporosacs ».

D'autre part, Y. DELAGE et E. HÉROUARD (1901) ont dressé une classification en parlant des Polyphyides. Ils empruntent leur description du type des Calycophorides « aux formes à cloches multiples (*Polyphyina*), bien que ces formes ne soient ni les plus nombreuses ni les plus parfaites, parce qu'elles sont les plus simples, celles dont les autres dérivent aisément ».

Par contre, K. SCHNEIDER (1898) propose de distinguer seulement deux familles. Il ne mentionne pas les Monophyides; il classe les *Sphæronectes* dans la famille de *Prayidæ* et les *Muggia* dans celle des *Diphyidæ*.

De son côté, A. K. TOTTON (1932) se refuse à reconnaître que les *Monophyidæ* CHUN ou les *Sphæronectidæ* BIGELOW forment un seul groupe naturel homogène et primitif, car leurs espèces ne se rapprochent que par la possession d'une cloche unique : « There is evidence that such a condition has been brought about along several converging lines of evolution ». L'auteur formule l'hypothèse que les Physophorides à cloches nombreuses, à pulsations rapides ont donné des formes semblables aux Prayides à nombre de cloches réduit. Ces Prayomorphes ont fourni des formes semblables aux Galéolariides et aux Diphyides, où les deux cloches sont placées l'une derrière l'autre et renforcent les effets de leurs pulsations en les conjuguant, ainsi qu'aux Diphyides, capables d'abriter leur tronc contracté et d'augmenter leur rapidité pour échapper à leurs ennemis.

2. CONCEPTION PERSONNELLE.

Sous le nom de *Calycophoræ* LEUCKART, 1854, je comprends toutes les formes dépourvues de flotteur et chez lesquelles le nectosome et le siphosome, partant d'un point commun, se développent selon deux directions opposées.

On peut les faire dériver d'un ancêtre commun à celui des Physonectides et voisin de la larve *Siphonula*. Seulement, chez les Calycophorides, la première cloche formée acquiert très rapidement une puissance suffisante pour entraîner la colonie dans une progression de plus en plus accélérée.

Les Calycophorides les plus primitifs sont indubitablement ceux qui possèdent des éléments nombreux mais de structure simple, les *Hippopodiidæ*. En effet, chez les Siphonophores où les éléments adultes restent en nombre restreint, l'organisation très compliquée prouve un stade d'évolution avancé.

L'éthologie éclaire toute la phylogénèse du groupe et démontre son évolution : les Siphonophores se débarrassent de la vie active lente (Prayomorphes) pour passer à la vie active rapide (Diphyomorphes) avec des retours vers la vie passive (Sphæronectides).

Les colonies tendent à devenir petites et cette réduction intéresse les deux zones de prolifération. D'une part, sur le nectosome, les colonies adultes ne montrent plus que des cloches définitives en nombre de plus en plus limité : d'abord nombreuses, elles se réduisent à deux pour en arriver au monophyisme. Les cloches adultes tombent, des cloches jeunes les remplacent, mais de telle manière qu'il n'y a plus que deux cloches adultes en même temps. Parfois même il ne se forme qu'une seule cloche adulte définitive, sans cloche de remplacement; parfois ce monophyisme a une origine tachygénétique.

D'autre part, sur le siphosome, les cormidies se détachent de la colonie avant la maturité des éléments sexuels et mènent une vie libre (eudoxies). Ce morcellement allège la colonie et lui permet une vitesse plus grande. Ainsi apparaît la génération alternante.

Sans aucun doute, le remplacement régulier des cloches adultes par des cloches de réserve se trouve en relation avec la sessilité des cormidies. Chez les colonies où le tronc est long et porte des cormidies nombreuses (Hippopodiides), les cloches natatoires de réserve sont nombreuses et expulsent les anciennes. Par contre, chez les Siphonophores où le tronc est raccourci par une libération accélérée des eudoxies, les cloches de réserve deviennent très peu nombreuses et même disparaissent complètement (Monophyides).

De plus, la forme des cloches natatoires change, d'abord arrondie, chez les Siphonophores à mouvements lourds (Hippopodiides, Prayides); elles deviennent prismatiques, effilées chez les colonies aux mouvements rapides comme la flèche (Diphyides).

En outre, les positions respectives des cloches natatoires se modifient et le changement de la disposition des cloches, qui, primitivement opposées (Prayides), reculent de plus en plus (Diphyides) pour se situer l'une derrière l'autre (Abylines), favorise considérablement les facultés de déplacement.

Synchroniquement, avec cette tendance vers un accroissement constant de la rapidité, se réalise une protection de plus en plus efficace des parties essentielles du tronc, c'est-à-dire des zones génératrices et du siphosome et du nectosome. A mesure que les Calycophorides acquièrent une vitesse de plus en plus grande, l'hydrocécium se déplace et se transforme dans les cloches antérieures. D'abord latéral, véritable gouttière, il occupe toute la hauteur de la cloche (Hippopodiides, Prayides) chez les Calycophorides à mouvements lents et à cloches opposées. Plus les cloches se superposent, plus l'hydrocécium diminue en hauteur. Par la soudure de ses deux ailes, il devient une cavité latérale, parallèle au nectosac, surmontée par le somatocyste et dont l'orifice se trouve sur le même plan postérieur que celui du nectosac (Diphyides). Chez les formes nettement superposées (Geratocymbines, Abylines), l'hydrocécium se creuse au centre de la face postérieure; il rejette de part et d'autre le nectosac et le somatocyste. Dans les cloches postérieures l'hydrocécium persiste dans son état primitif de gouttière, mais les ailes latérales se compliquent.

Tous les Calycophorides nagent d'une façon active à cause des contractions ordonnées de leurs cloches natatoires. Dans la nature, ils avancent assez rapidement (Hippopodiides, Prayides) ou très rapidement (Diphyides). Leur nectosome est plus léger que l'eau, car leurs nectophores mésogléliques détachés montent à la surface. Mais dans le siphosome, il existe des organes plus lourds que l'eau (palpons, filaments pêcheurs, cloches génitales) et des organes moins lourds (boucliers mésogléliques). Dans son ensemble, la colonie possède un poids spécifique moins élevé que celui de l'eau; elle le fait varier en contractant son tronc.

A l'état tranquille, les Polyphiides ou les Prayides flottent, le nectosome normalement au-dessus. Les Diphyides présentent au-dessus, soit la cloche supérieure (*Chelophyes appendiculata*), soit la cloche inférieure (*Sulculeolaria quadri-valvis*), selon que cette cloche est la plus importante, donc la plus légère.

Les formes à cloches natatoires nombreuses, d'égale importance, subopposées sur deux rangs, soumises à une rénovation continue et dont le sommet physiologique répond au sommet morphologique, sont les plus primitives.

Les *Polyphyidæ* montrent des cloches natatoires adultes nombreuses, arrondies et lisses (*Hippopodius*) ou pentagonales et avec tubercules (*Vogtia*), avec un hydrocécium long, ouvert, simple; pas d'eudoxies; cormidies sans boucliers, ni cloches spéciales avec gonophores simples et en grappes.

Les *Desmophyidæ*, à cloches supérieures disposées sur deux rangées verticales, à cormidies avec cloches natatoires et boucliers spéciaux ont une position systématique mal définie.

Les *Stephanophyidæ* montrent quatre cloches adultes fixées le long d'une hélice à tours très serrés.

Ces Polyphyides à mouvements assez rapides se poursuivent par les *Prayidæ* avec seulement deux cloches natatoires adultes, lisses, équivalentes, subopposées, caduques, arrondies, à canaux gastrovasculaires plus ou moins complexes; avec un hydroécium long, à ouverture simple, avec des cormidies se détachant, eudoxies, établissant la génération alternante.

Ces Prayides ont conduit, d'une part, à des formes néoténiques monophyides ou à des formes dégénérées diphyides et monophyides et, d'autre part, à des formes de plus en plus rapides dont les deux cloches tendent à se superposer.

Chez les *Sphæronectidæ*, la cloche larvaire se maintient. Il n'y a pas de nectosome, donc pas de cloches de remplacement; le siphosome produit de nombreuses eudoxies. La cloche natatoire, lisse, est en forme de casque ou d'hémisphère, et le bouclier, arrondi, lisse. Somatocyste et phyllocyste sont simples. Ils comprennent deux genres : *Monophyes* et *Sphæronectes*. Le genre *Monophyes* est plus primitif; l'hydroécium se constitue d'une gouttière ouverte, simple, limitée par deux saillies aliformes et parallèles, tandis que, dans le genre *Sphæronectes*, il forme un cœcum creusé dans la mésoglée.

Les Prayides en dégénérescence comprennent des Diphyides (*Amphicaryon*, *Mitrophyes*), et le monophyide (*Nectopyramis*) :

Les *Amphicaryonidæ*, diphyides à cloche supérieure arrondie, à cloche inférieure transformée en pseudo-bouclier, à subombrelle close, à hydroécium rudimentaire, sans cloche de remplacement;

Les *Mitrophyidæ*, diphyides à cloche supérieure cylindrique, à cloche inférieure petite, en forme de bouclier, sans subombrelle ni hydroécium, avec vaisseaux gastrovasculaires rudimentaires, sans cloche de remplacement;

Les *Nectopyramidæ*, monophyides, avec des cloches pyramidales à crêtes arrondies ou cylindriques; à somatocyste et phyllocyste très ramifiés; à bouclier lisse, arrondi, à hydroécium large.

D'autre part, les Prayides à cloches opposées ont conduit à des Siphonophores dont les deux cloches adultes, partiellement opposées et partiellement superposées, possèdent chacune un somatocyste. Chez ces colonies, le sommet morphologique ne répond plus au sommet physiologique, ces sommets se trouvant sur deux axes parallèles.

Chez les *Clausophyidæ*, les deux cloches natatoires sont coniques plus ou moins identiques; dans la cloche supérieure, l'hydroécium s'avance jusqu'au milieu de la longueur; dans la cloche inférieure, il est long et ouvert. Eudoxies ?

Le genre *Clausophyes* semble avoir donné le genre *Conophyes* monophyide néoténique (?) à hydroécium capsuliforme.

Ces Clausophyides se poursuivent par des Siphonophores chez lesquels les deux cloches adultes, de structure différente, se superposent de plus en plus, les *Diphyidæ*. La cloche antérieure (supérieure) persiste toute la vie; son hydroécium

se raccourcit et finit par disparaître; l'autre, la postérieure (inférieure), se remplace, son hydrœcium long et ouvert se complique. A mesure que les cloches se superposent, l'hydrœcium ouvert de la cloche antérieure se déplace : de dorsal, il devient postérieur; surmonté du somatocyste, il finit par se situer dans le plan de l'orifice buccal et il se transforme en une cupule, plus profonde, creusée parallèlement au nectosac. Les colonies donnent naissance à des eudoxies. La cloche antérieure est l'organe propulseur le plus important.

Les cloches natatoires des Diphyides ont gardé leurs contours arrondis, lisses, coniques (*Galettinæ*), ou elles ont acquis des contours anguleux et sont devenues pyramidales (*Chuniphyinæ*, *Diphyinæ*).

Chez les *Galettinæ*, à cloches arrondies, le somatocyste de la cloche postérieure fait défaut.

Chez le genre *Dimophyes*, qui semble primitif, la cloche antérieure, petite, à sommet effilé mais arrondi, possède un hydrœcium en forme de cornet renversé. La cloche postérieure, petite, dégénérée, cylindrique, présente un hydrœcium faible en forme de gouttière. Les cloches de remplacement sont rares. Les eudoxies ont un bouclier en forme de casque prolongé inférieurement par une expansion aliforme.

Les genres *Galetta*, sans dents buccales, et *Sulculeolaria*, avec dents buccales, semblent assez évolués : en effet, l'hydrœcium de la cloche supérieure est insignifiant ou nul.

Chez les Diphyides à cloches pyramidales, les ailes latérales de l'hydrœcium de la cloche antérieure se poursuivent par une plaque buccale, celles de la cloche postérieure se compliquent. Les plus primitifs possèdent un somatocyste aux deux cloches.

Chez les *Chuniphyinæ*, l'hydrœcium de la cloche antérieure atteint, latéralement, le milieu de la cloche. La cloche antérieure a quatre crêtes supérieures et huit inférieures; la cloche postérieure a trois crêtes supérieures et six inférieures.

Les autres Diphyides ont la cloche postérieure dépourvue de somatocyste.

Les cloches antérieures des *Diphyinæ* présentent quatre ou cinq crêtes.

Les cloches à quatre crêtes se trouvent chez le genre *Chelophyes*, où la cloche antérieure, à sommet pointu, montre un hydrœcium court et étroit. Eudoxies petites, simples.

Parmi les cloches pentagonales, on trouve :

le genre *Lensia* avec cloche antérieure à hydrœcium très peu profond; avec cloche postérieure tronquée antérieurement et plus fragile; avec eudoxies sans cloche particulière pourvues d'un bouclier à bord postérieur lisse, large, arrondi, et de gonophores tronqués antérieurement;

le genre *Eudoxoides* avec cloche antérieure à sommet pointu, à hydrœcium peu profond, tronqué au sommet; avec bouclier asymétrique en forme de casque et gonophores allongés, à quatre côtés (*E. spiralis* est monophyide);

le genre *Diphyes* à sommet pointu, à hydrœcium allongé, profond; avec eudoxies grandes, bien développées, avec ou sans cloche natatoire spéciale (*D. chamissonis* est monophyide).

Les Diphyides à cloche antérieure pentagonale évoluent vers le monophyisme.

Le genre *Muggiæa*, proche du genre précédent, montre un hydrœcium court, des eudoxies à boucliers coniques et à cloches génitales quadrangulaires.

Parmi les autres Diphyides, formes monophyides, certains présentent le somatocyste au-dessus du nectosac, caractère très primitif qui se rencontre chez les Sphæronectides et chez les cloches larvaires des Diphyides.

Le genre *Heteropyramis* a un hydrœcium ouvert tout le long de la cloche avec taches pigmentaires, un somatocyste renflé, des boucliers en forme de pyramide pentagonale avec taches pigmentaires et des cloches génitales en forme de dés.

Le genre *Thallasophyes* a un hydrœcium ouvert jusqu'au milieu de la cloche et un somatocyste vésiculeux.

D'autres formes monophyides ont leur somatocyste rejeté latéralement.

Le genre *Crystallophyes* a un hydrœcium aussi long que la cloche et un somatocyste cylindrique renflé au milieu.

Certains Diphyides, les *Abylinæ*, montrent une réduction progressive de la cloche antérieure et un accroissement correspondant de la cloche postérieure pyramidale. La cloche antérieure manifeste une tendance à se développer asymétriquement et à augmenter ou diminuer le nombre des facettes. La cloche postérieure, typiquement diphyide, comprend généralement cinq crêtes. L'hydrœcium, profond, de la cloche antérieure se place au centre de la face postérieure : le somatocyste et le nectosac sont rejetés de part et d'autre. L'hydrœcium, très développé, de la cloche postérieure se complique de plus en plus. Le sommet physiologique se trouve superposé au sommet morphologique et sur le même axe que celui-ci.

Chez *Ceratocymba*, l'axe longitudinal des deux cloches se trouve sur une même ligne. La cloche antérieure reste pyramidale, très effilée, peu différente, avec un somatocyste ovoïde. Les eudoxies montrent un bouclier prismatique, aplati et des cloches génitales asymétriques.

Les espèces, classées récemment par M. SEARS (1953) dans le genre *Ceratocymba*, constituent les éléments d'une série illustrant le raccourcissement progressif de la cloche antérieure; elles marquent la transition d'une espèce (*sagittata*) possédant un prolongement apical bien développé vers une espèce (*leuckarti*) qui en est dépourvue.

Chez les autres *Abylinæ*, la cloche antérieure devient prismatique et très petite. La cloche postérieure, asymétrique, présente un hydrœcium très compliqué; elle constitue l'organe de propulsion le plus important.

Un genre *Abyla* possède les axes longitudinaux des deux cloches situés sur une même ligne. Le somatocyste de la cloche antérieure est sphérique, sans prolongement apical; l'hydroécium ne se prolonge pas. Les eudoxies ont un bouclier prismatique aplati et des cloches génitales asymétriques.

Par contre, chez deux autres genres, *Abylopsis* et *Bassia*, les axes longitudinaux des deux cloches forment un angle. Ils montrent une cloche antérieure à hydroécium prolongé par une aile postérieure et leurs eudoxies ont des boucliers en forme de dés et des cloches génitales polygonales, plus ou moins symétriques.

Le genre *Abylopsis* a un somatocyste arrondi avec un petit prolongement apical. Une réduction de la cloche postérieure se manifeste chez *A. eschscholtzi*.

Le genre *Bassia* a un somatocyste arrondi sans prolongement apical.

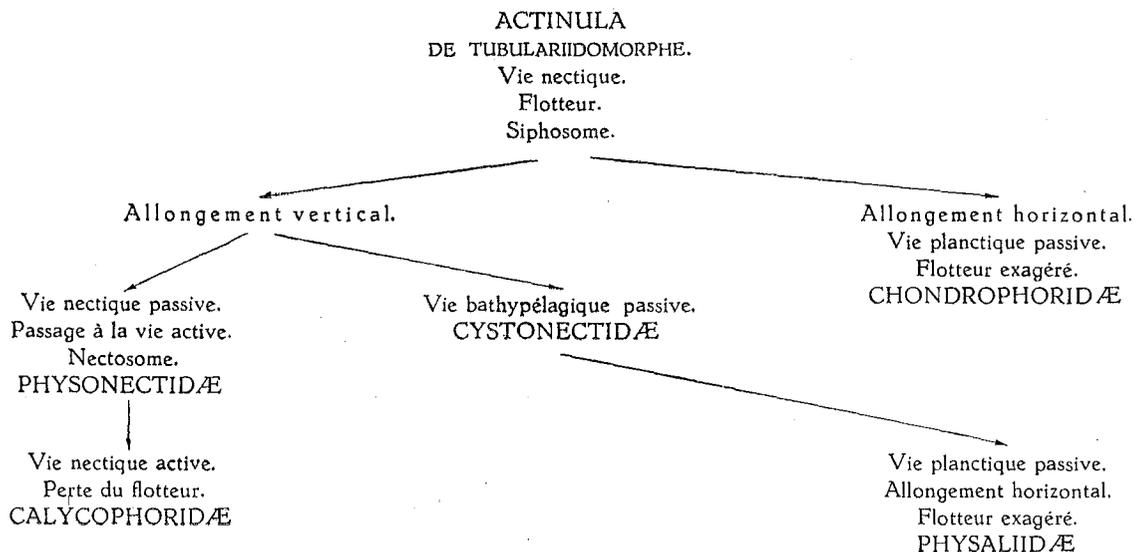
Les Abylines à cloche antérieure et boucliers prismatiques, à cloche postérieure réduite, ont donné un genre monophyide, le genre *Enneagonum*. Il possède une cloche antérieure pyramidale, à quatre côtés dans la partie supérieure et à quatre faces triangulaires dans la moitié inférieure. L'hydroécium postérieur, central et profond, est surmonté du somatocyste.

IV. — RÉSUMÉ.

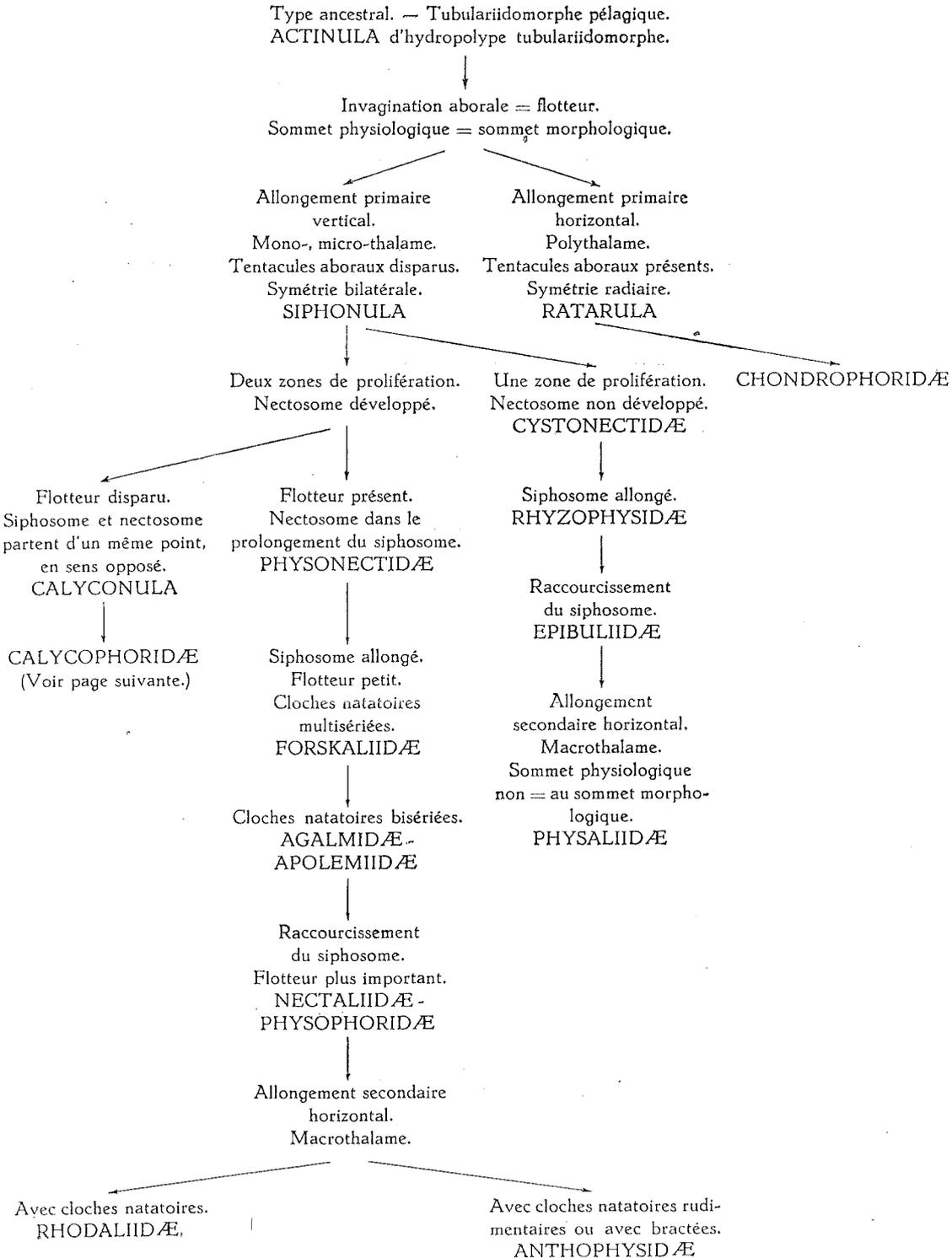
Les Siphonophores dérivent d'hydropolypes gymnoblastiques littoraux qui se rattachent à la famille des *Tubulariidæ*; issus de larves actinuloïdes tachygéniques, ils se sont libérés de la vie benthonique sessile.

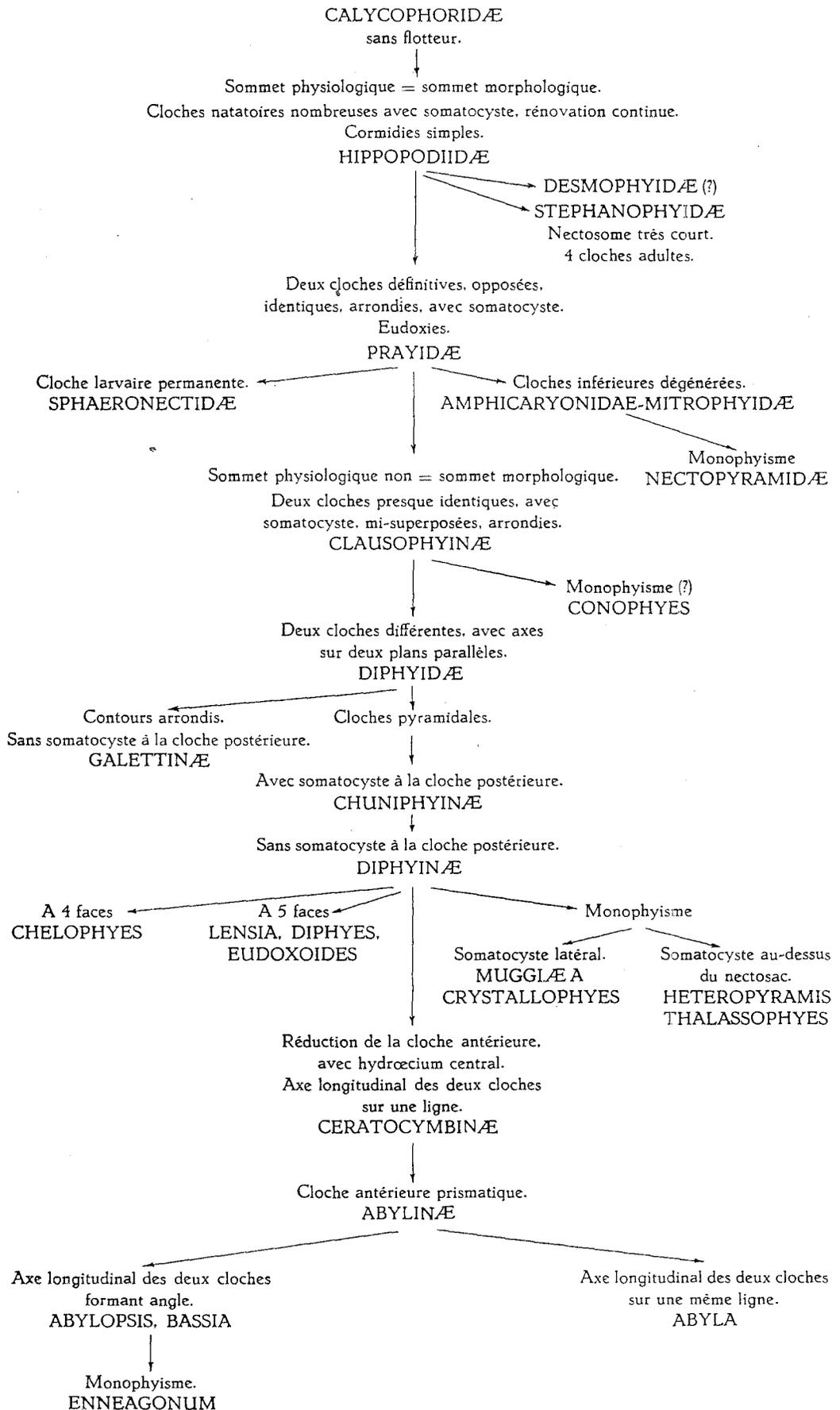
Les Siphonophores montrent l'évolution d'un groupe planctonique qui tend à l'abandon progressif de la vie passive, à l'acquisition d'une vie active et au passage vers une génération alternante.

CLASSIFICATION BASÉE SUR L'ÉTHOLOGIE



PHYLOGENÈSE DES SIPHONOPHORES BASÉE SUR LA MORPHOLOGIE
ET L'EMBRYOLOGIE





INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ, A., 1865, *North American Acalephæ*. (Illust. Cat. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge, 2, pp. 14-334, 360 fig. texte.)
- BALFOUR, F. M., 1885, *Comparative Embryology*. I. (London.)
- BERRILL, N. J., 1930, *On the Occurrence and Habits of the Siphonophore, Stephanomia bijuga* (DELLE CHIAJE). (J. Mar. Biol. Ass. Plymouth, XVI, pp. 753-755, 1 fig. texte.)
- BIGELOW, H. B., 1918, *Some Medusæ and Siphonophoræ from the Western Atlantic*. (Bull. Mus. Comp. Zoöl. Cambridge, Mass., LXII, pp. 363-442, pl. I-VIII.)
- BOHN, G., 1934, *Les Invertébrés (Cœlentérés)*. (Actualités Scientifiques et Industrielles, 133, III, pp. 10-40, fig. 1-26 texte.)
- BROOKS, W. K., 1884, *On the Life History of Eutima, and on radial and bilateral symmetry in Hydroids*. (Zool. Anz., VII, pp. 709-711.)
- 1886, *The Life-History of the Hydromedusæ*. (Mem. Boston Soc. N. H., III, pp. 359-430, pl. 37-44.)
- CHUN, C., 1882, *Über die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren*. (Sitz. König, Preuss. Akad. Wiss. Berlin, Physik. Math. Kl., vol. LII, pp. 1155-1172.)
- 1888, *Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1878-1888 ausgeführte Reise*. (Sitzungb. Akad. Wissens. Berlin, 1888, pp. 1141-1173.)
- 1897, *Die Siphonophoren der Plankton-Expedition*. (Ergeb. d. Plankton-Exp., 2, K. b., pp. 1-126, pl. 1-8.)
- 1897 a, *Ueber den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren*. (Verh. Deutsch. Zool.-Gesel. in Kiel, pp. 48-111, 29 fig.)
- 1898, *Ueber C. Schneiders System der Siphonophoren*. (Zool. Anz., 21, pp. 298-305.)
- CLAUS, C., 1878, *Ueber Halistemma tergestinum n. sp. nebst Bemerkungen über den feinern Bau der Physophoriden*. (Arb. Zool. Inst. Wien, I, pp. 1-56, pl. I-IV.)
- 1885, *Ueber das Verhältnis von Monophyes zu den Diphyiden und über die sog. cyclische Entwicklung der Siphonophoren*. (Zool. Anz., VIII, pp. 443-448.)
- DAMAS, D., 1936, *Une méduse aberrante, Oonautes hansenii n. g., n. sp.* (Mém. Soc. roy. Sc. Liège, 4^e sér., t. 1, pp. 45-62, fig. 1-2.)
- DAWYDOFF, C., 1928, *Traité d'Embryologie des Invertébrés*. (Paris.)
- DELAGE, Y. et HEROUARD, E., 1901, *Les Cœlentérés*. (Traité de Zoologie concrète, t. II, 2, Paris.)
- DELSMAN, H. C., 1923, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Porpita*. (De Treubia, Buitenzorg, III, pp. 243-266, 28 fig. texte.)

- DENDY, A., 1903, *On a free-swimming Hydroid, Pelagohydra mirabilis n. gen. et sp.* (Quart. Journ. micros. Sc., London [N. S.], 46, n° 181, pp. 1-24, pl. 1-2.)
- ESCHSCHOLTZ, F., 1829, *System der Acalephen...* (Berlin, pp. 1-190, 16 pl.)
- EYSENHARDT, F. W., 1821, *Zur Anatomie und Naturgeschichte der Quallen. II : Ueber die Seeblasen.* (Nov. Act. Acad. Caes. Leopold Carol., 10, pp. 410-422, pl. 35.)
- FEWKES, W., 1880, *The Siphonophores. I : The Anatomy and Development Agalma.* (American Naturalist, XIV, pp. 616-630, fig. 1-6.)
- 1885, *On the development of Agalma.* (Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge, 11, pp. 239-275, 4 pl.)
- FRANZ, V., 1924, *Siphonophoren.* (Geschichte der Organismen, Jena, pp. 280-281.)
- FRASER, L. MC, 1939, *A pelagic hydroid from Friday Harbour.* (Trans. R. Soc. Canada, V, vol. XXXIII, pp. 26-28, fig. 1-3.)
- GARSTANG, W., 1946, *The Morphology and Relations of the Siphonophora.* (Quart. J. microsc. Sc., London, N. S., 87, 2, p. 103.)
- GEGENBAUR, C., 1854, *Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren).* (Z. Wiss. Zool. Leipzig, V, pp. 285-344, pl. XVI-XVIII.)
- GOETTE, A., 1907, *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen.* (Z. Wiss. Zool. Leipzig, 87, pp. 291-292.)
- HADZI, J., 1918, *Die Auffassung der Siphonophoren.* (Komp.-anat.-Sammlung der Kgl. Franz-Joseph Univ., Zagreb, 219, pp. 79-105.)
- HAECKEL, E., 1869, *Entwickl. Siphonophoren.* (Utrechter Gesellschaft.)
- 1888, *Report on the Siphonophoræ.* (Rep. Sc. Rec. H.M.S. « Challenger », Zoology, XXVIII, pp. 1-380, pl. 1-50.)
- HAMANN, O., 1892, *Der Organismus der Hydroidpolypen.* (Gen. Zeits. f. Naturw., 15, pp. 473-544, pl. XX-XXV.)
- HARTLAUB, C., 1899, *Zur Kenntniss der Gattungen Margelopsis und Nemopsis.* (Nachricht. Kgl. Ges. d. Wissens. Göttingen, Math.-Phys. Kl., 1899, pp. 219-224, fig. 1-4.)
- HATSCHKE, B., 1889, *Lehrbuch der Zoologie. Eine Morphologische Übersicht des Thierreiches zur Einführung in das Studium.* (Jena Fischer, 1888-1891, 432 p., 405 fig.)
- HESSE, R., 1924, *Tiergeographie auf Oekologischer Grundlage.* (Jena G. Fischer, 1924, 613 p., 135 fig.)
- HUXLEY, T. H., 1859, *The Oceanic Hydrozoa.* (London, Ray Society, pp. 1-141, pl. 1-12.)
- JACOBS, W., 1938, *Fliegen, Schwimmen, Schweben.* (Verständliche Wissenschaft, vol. 36, Berlin.)
- KÖLLIKER, A., 1853, *Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina.* (Leipzig, pp. 1-96, pl. 1-12.)
- KORSCHULT, E. et HEIDER, K., 1890, *Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.* (Jena.)
- LAMEERE, A., 1902, *L'origine des Siphonophores.* (Ann. Soc. roy. Mal. de Belgique, XXXVII, pp. v-xviii.)
- 1929, *Siphonophores.* (Précis de Zoologie, Paris, I, pp. 309-321, fig. 289-299 texte.)
- LEGENDRE, R., 1940, *Invertébrés (Céphalopodes exclus) parasites du germon.* (Ann. Inst. Océan. Monaco, t. XX, n° 4, pp. 142-148, fig. 2-3 texte.)
- LELOUP, E., 1929, *Recherches sur l'anatomie et le développement de Vellella spirans FORSK.* (Arch. de Biologie, XXXIX, 3, pp. 397-478, pl. X-XII, 6 fig. texte.)

- LELOUP, E., 1931, *Les Porpites de l'« Armauer Hansen »*. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. de Belgique, VII, 4, pp. 1-9, 1 pl.)
- 1935, *Les Siphonophores de la rade de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes, France)*. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. de Belgique, XI, 31, pp. 1-12, fig. 1.)
- 1941, *A propos du pneumatophore de Physophora hydrostatica* (FORSK, 1775). (Bull. Mus. roy. Hist. nat. de Belgique, XVII, 31, pp. 1-10, fig. 1-3 texte, 1 pl.)
- 1941 a, *A propos des Siphonophores du genre Anthophysa BRANDT, 1835*. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. de Belgique, XVII, 47, pp. 1-7, fig. 1-2 texte, 1 pl.)
- LESUEUR, 1813, *Mémoire sur quelques nouvelles espèces de mollusques et radiaires*. (Bull. Soc. Philom. Paris, 3, pp. 281-285, 1 pl.)
- LEUCKART, R., 1853, *Die Siphonophoren*. (Giessen, pp. 1-95, pl. 1-3.)
- 1854, *Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza*. (Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 20, vol. 1, pp. 249-377, pl. XI-XIII.)
- LOCHMANN, L., 1914, *Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren*. (Z. wiss. Zool., Leipzig, 108, pp. 258-289, pl. VII, 5 fig. texte.)
- MAC BRIDE, E. W., 1914, *Invertebrata*. (Text-Book of Embryology, London.)
- METSCHNIKOFF, E., 1874, *Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren*. (Z. wiss. Zool., Leipzig, 24, pp. 15-83, pl. II-XII.)
- METSCHNIKOFF, E. et L., 1870-1871, *Matériaux pour l'étude des Siphonophores et des Méduses*. (C. R. Acad. Amis Sc. Moscou, [en russe], Moscou, V.)
- MILNE-EDWARDS, H., 1840, *Observations sur la structure des Acalèphes hydrostatiques*. (C. R. Ac. Sc., Paris, 10, pp. 780-781.)
- MOSER, F., 1925, *Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar Expedition 1904-1903*. (Deutsche Südpolar Expedition, 1901-1903, Berlin, XVII, Zool. IX, pp. 1-604, pl. I-XXXV, 61 fig. texte.)
- 1925 a, *Siphonophora*. (In KÜKENTHAL, W. et KRUMBACH, T., *Handbuch der Zoologie*, Berlin et Leipzig, I, pp. 485-521, fig. 462-511 texte.)
- MÜLLER, P. E., 1871, *Jachttagelser over nogle Siphonophorer*. (Naturhist. Tidsskr., sér. 3, vol. 7, pp. 261-332, 541-547, pl. 11-13.)
- MURRAY, J. et HJORT, J., 1912, *The Depths of the Ocean*. (London.)
- OKADA, YO K., 1932, *Développement postembryonnaire de la Physalie Pacifique*. (Mem. Coll. Sc., Kyoto Imp. Univ., sér. B, VIII, pp. 1-20, pl. I, fig. texte 1-11.)
- PERRIER, Ed., 1881, *Les Colonies animales et la formation des organismes*. (Paris, pp. 1-798, 158 fig. texte, 2 pl.)
- PERRIER, Ed. et GRAVIER, Ch., 1902, *La tachygénèse ou accélération embryogénique*. (Ann. Sc. Nat. Zool., 8 sér., t. 16, pp. 133-369, 119 fig.)
- RICHTER, W., 1907, *Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren*. (Z. wiss. Zool., 86, pp. 557-618, pl. XXVII-XXIX.)
- ROSE, M., 1931, *Contribution à l'étude de la physiologie des Siphonophores*. (C. R. Soc. Biol., 107, pp. 824-825.)
- 1937, *Documents pour servir à l'étude des infusoires ciliés apostomes parasites des Siphonophores et des organismes pélagiques*. (Arch. Zool. Gén. et Exp., Notes et Revue, 78, pp. 184-198, fig. I-XVIII.)
- RUSSELL, F. S., 1938, *On the development of Muggiæa atlantica CUNNINGHAM*. (J. Mar. Biol. Ass. U. K., XXII, pp. 441-446, fig. 1-6.)

- SCHNEIDER, K. C., 1896, *Mitteilungen über Siphonophoren. II : Grundriss der Organisation der Siphonophoren.* (Zool. Jahr. Abt. Anat., 9, pp. 571-664, pl. XXXXIII-XXXV.)
- 1898, *Mitteilungen über Siphonophoren. III.* (Zool. Anz., 21, pp. 51-57, 73-95, 114-133, 153-173, 185-200.)
- SEARS, M., 1953, *A Revision of the Abylinæ.* (Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard, 109, 1, pp. 1-119, fig. 1-29.)
- STECHE, O., 1906, *Die Genitalanlagen der Rhizophysalien.* (Z. wiss. Zool., 86, pp. 134-172, pl. IX-XI.)
- TOTTON, A. K., 1932, *Siphonophora.* (Great Barrier Reef Expedition 1928-1929, Scient. Rep., IV, 10, pp. 317-374, fig. 1-36 texte.)
- UCHIDA, T., 1924, *On a New « Pelagic » Hydroid, Climacocodon ikarii n. gen., n. sp.* (Japanese Journal of Zoology, I, 2, pp. 59-65, fig. 1-7.)
- VOGT, C., 1854, *Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. 1. Sur les Siphonophores de la mer de Nice.* (Mém. Inst. nat. Genev., I, pp. 1-164, 24 pl.)
- WEILL, R., 1934, *Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. I. II.* (Trav. St. zool. Wimereux, X et XI, pp. 1-700, 432 fig. texte.)
- WOLTERECK, R., 1904, *Ueber die Entwicklung der Verella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve (Conaria). I.* (Zool. Jahrb., Suppl. vol. 7, pp. 347-372, pl. XVII-XIX.)
- 1905, *Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. II.* (Verh. Deutsch. Zool.-Ges., pp. 106-122.)
- 1905 a, *Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks mit einem Abhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. III.* (Z. wiss. Zool., 82, pp. 611-637, fig. 1-21 texte.)

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	643
I. — CONCEPTIONS DE L'ORGANISME SIPHONOPHORE	644
A. — Théories médusomorphes	645
B. — Théories polypomorphes	646
C. — Théories méduso-polymorphes	647
D. — Théorie personnelle	648
1. Développement embryonnaire des Physophorides	648
2. Développement embryonnaire des Calycephorides	657
3. Comparaison entre les larves Siphonula et Calyconula	664
II. — ORIGINE DES SIPHONOPHORES	666
A. — Conceptions des auteurs	666
B. — Siphonophores et hydrotypes tubulariides	670
C. — Actinula et Siphonula	670
D. — Tubulariides pélagiques	674
E. — Origine du flotteur	676
III. — PHYLOGÉNÈSE DES SIPHONOPHORES	679
A. — Phylogénèse des Physophorides	681
B. — Phylogénèse des Calycephorides	685
IV. — RÉSUMÉ	692
CLASSIFICATION BASÉE SUR L'ÉTHOLOGIE	692
PHYLOGÉNÈSE BASÉE SUR LA MORPHOLOGIE ET L'EMBRYOLOGIE	693
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	695
