

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique | Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

BULLETIN

MEDEDELINGEN

Tome XLI, n° 4

Deel XLI, n° 4

Bruxelles, juin 1965.

Brussel, juni 1965

LA PHYLOGENESE DES SIPHONOPHORES  
SIPHONANTHES,

par Eugène LELOUP (Bruxelles).

Schématiquement (fig. 1), un siphonophore siphonante se présente sous la forme d'un tube (tige, stolon) plus ou moins allongé, divisé en deux zones qui s'accroissent du bas vers le haut et qui produisent : a) des formations médusoïdes (cloches natatoires) = nectosome et b) des groupes (appelés cormidies composés d'organes polypoïdes défenseurs, mangeurs et reproducteurs = siphosome).

Chez les *Physophoridae*, la tige unique (hydrosome) est plus ou moins dilatée à une extrémité (supérieure) en une vésicule (flotteur) contenant du gaz. Le nectosome se superpose au siphosome.

Chez les *Calycophoridae*, l'hydrosome ne forme pas de flotteur apical. Son évolution aboutit à deux genres de structures. D'une part, chez les *Prayomorphae*, la partie supérieure de l'hydrosome bifurque en un pseudonectosome et un siphosome. D'autre part, chez les *Diphyomorphae*, le bourgeonnement des éléments du nectosome s'effectue au-dessus du siphosome.

Seules, les données de l'embryologie et de l'anatomie comparée permettent d'estimer les relations phylogénétiques. Le rapprochement entre les stades jeunes fait comprendre les transformations qui ont amené les *Physophorides* et les *Calycophorides* à rendre leurs mouvements de plus en plus indépendants.

La comparaison des premiers stades démontre que les deux groupes se différencient très tôt.

Le développement de l'œuf fécondé est identique jusqu'au stade *Planula*, bipolaire, nageant avec le pôle aboral vers l'avant (fig. 2 A).

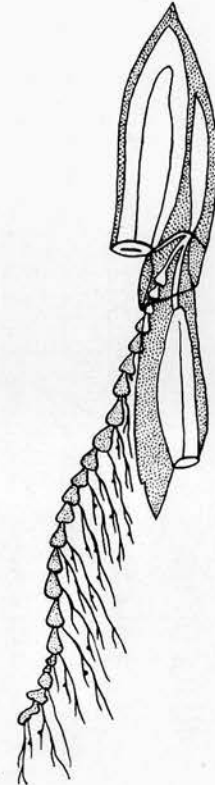
SIPHONOPHORA SIPHONANTHAE



PHYSOPHORIDAE



CALYCOPHORIDAE



DIPHYOMORPHAE

PRAYOMORPHAE

Fig. 1 — Colonies adultes de Siphonophores Siphonanthes.

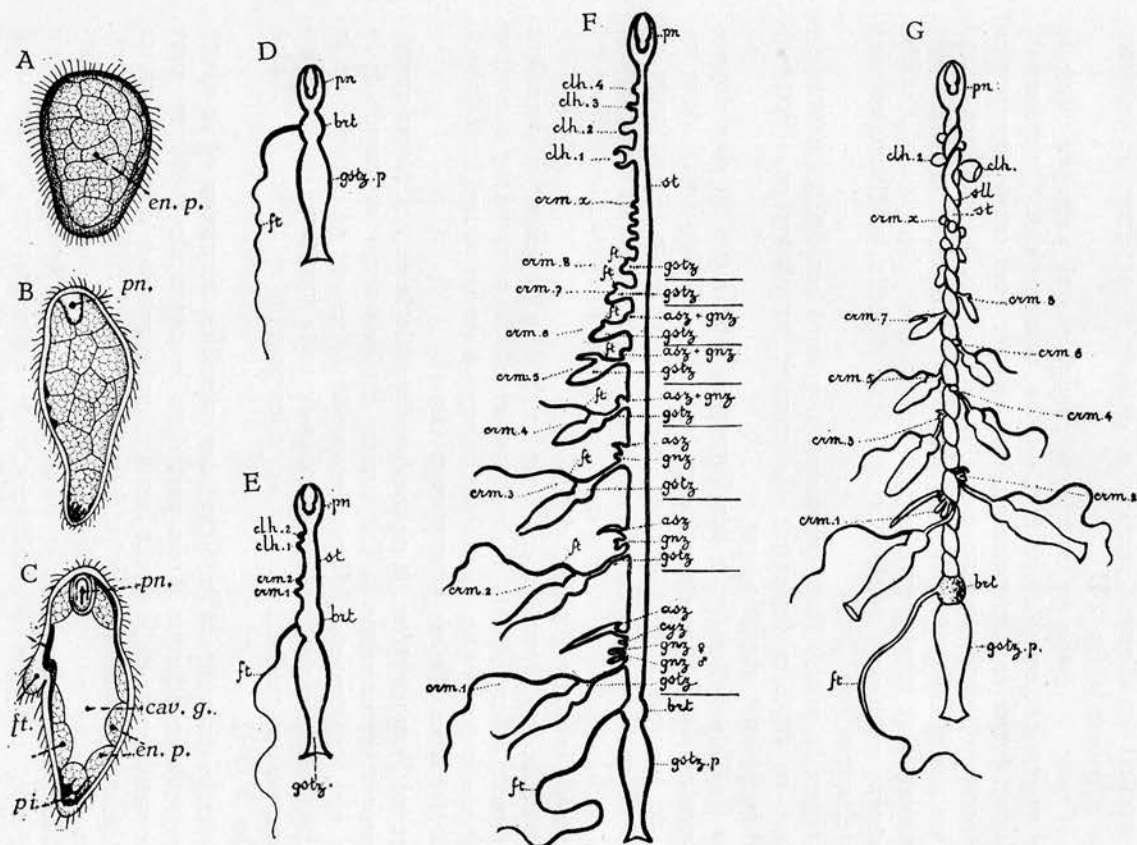


Fig. 2 — Développement schématique d'un *Physophoridae*.  
 A = *Planula* — B, C = formation du pneumatophore, du filament pêcheur et de la cavité endodermique — D = *Siphonula*  
 E, F, G = colonies adultes. (D'après Y. DELAGE et E. HEROUARD, 1901.)

Chez les *Physophoridae*, une cavité se forme dans un nodule ectodermique aboral; le flotteur apparaît (supérieur) et la planula s'allonge avec son grand axe vertical (fig. 2 B). Un étranglement annulaire sépare le flotteur de la région orale (fig. 2 C); celle-ci se perfore à son extrémité libre, acquiert un filament pêcheur et devient le gastérozoïde primaire (= larve *Siphonula*, fig. 2 D).

Par la suite, la région du flotteur ne change pas ou varie peu. Mais la région moyenne étranglée s'allonge en une tige verticale (hydrosome). Elle se transforme en une région génératrice avec deux zones superposées et indépendantes de bourgeonnement (fig. 2 E, F) : la supérieure donne naissance aux cloches natatoires (nectosome) et l'inférieure, aux cormidies (siphosome) avec les éléments les plus anciens situés dans le bas. Parfois, l'hydrosome subit une torsion ce qui rend difficile la distinction des divers éléments (fig. 2 G).

Au repos, la colonie flotte passivement; grâce à ses cloches natatoires, elle peut se déplacer lentement. Le sommet morphologique (flotteur) répond au sommet physiologique.

Chez les *Calycophoridae*, le développement diffère très tôt pour donner une larve bipolaire avec étranglement annulaire (*Calyconula*), dont les zones de bourgeonnement évoluent différemment. La région orale se transforme en siphosome. La région aborale ne forme pas de flotteur; une cloche médusaire (larvaire) apparaît au-dessus du tentacule pêcheur du gastérozoïde primaire (fig. 3 B, 4 B).

A partir de la *Calyconule*, deux modes de développement se déroulent pour aboutir à des colonies à vie active lente (*Prayomorphae*) à cloches arrondies, identiques (fig. 3) et à des colonies à vie active rapide (*Diphyomorphae*) à deux cloches prismatiques (fig. 4).

Chez les *Prayomorphae*, la cloche larvaire, dilatée en une masse arrondie, soutient verticalement la *Calyconule*. Prolongeant le pédoncule de la cloche, son somatocyste s'allonge perpendiculairement au sommet de la tige (fig. 3 C). Légèrement en dessous de cette insertion, les cormidies bourgeonnent et couvrent le siphosome; elles peuvent se libérer (= Eudoxies, fig. 3 D-I).

Au-dessus du point de formation des cormidies, au niveau où la cavité gastrovasculaire bifurque d'une part dans le pédoncule et d'autre part dans le somatocyste de la cloche larvaire, un bourgeon se développe en un deuxième nectophore (1<sup>re</sup> cloche définitive) (fig. 3 D-F). A ce moment, la zone de formation des cloches ne peut s'accroître vers la partie supérieure de la larve. En effet, la masse mésogléique de la cloche larvaire empêche le pédoncule de la 2<sup>e</sup> cloche de s'allonger vers le dessus; il pousse du haut vers le bas (fig. 3 G, H). Bientôt, la cloche larvaire se détache (fig. 3 G). Son somatocyste subsiste au-dessus du siphosome vertical et du pédoncule de la 2<sup>e</sup> cloche (fig. 3 G, H); il représente le sommet morphologique qui répond au sommet physiologique.

Un 3<sup>e</sup> nectophore (2<sup>e</sup> définitif) naît sur la base du pédoncule prolongé du second. Chaque cloche nouvelle suit le même processus de formation;

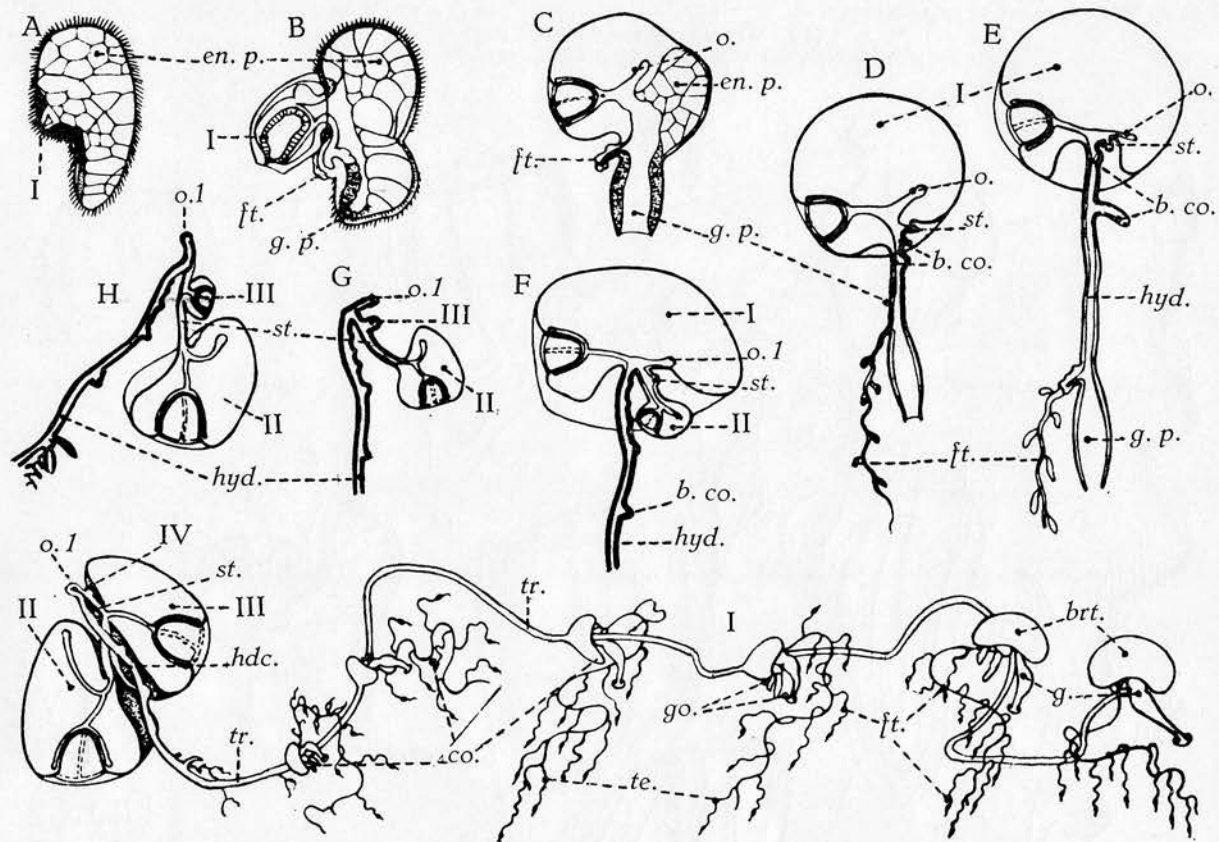


Fig. 3 — Développement des Calyphoridae Prayomorphae.  
 A = Planula — B, C = Calyconula : I + gastérozoïde primaire — D, E = hydrosome, stolon du pseudonectosome  
 F, G, H = disparition de I, apparition de II, III — I = colonie adulte. (D'après Y. DELAGE et E. HEROUARD, 1901.)

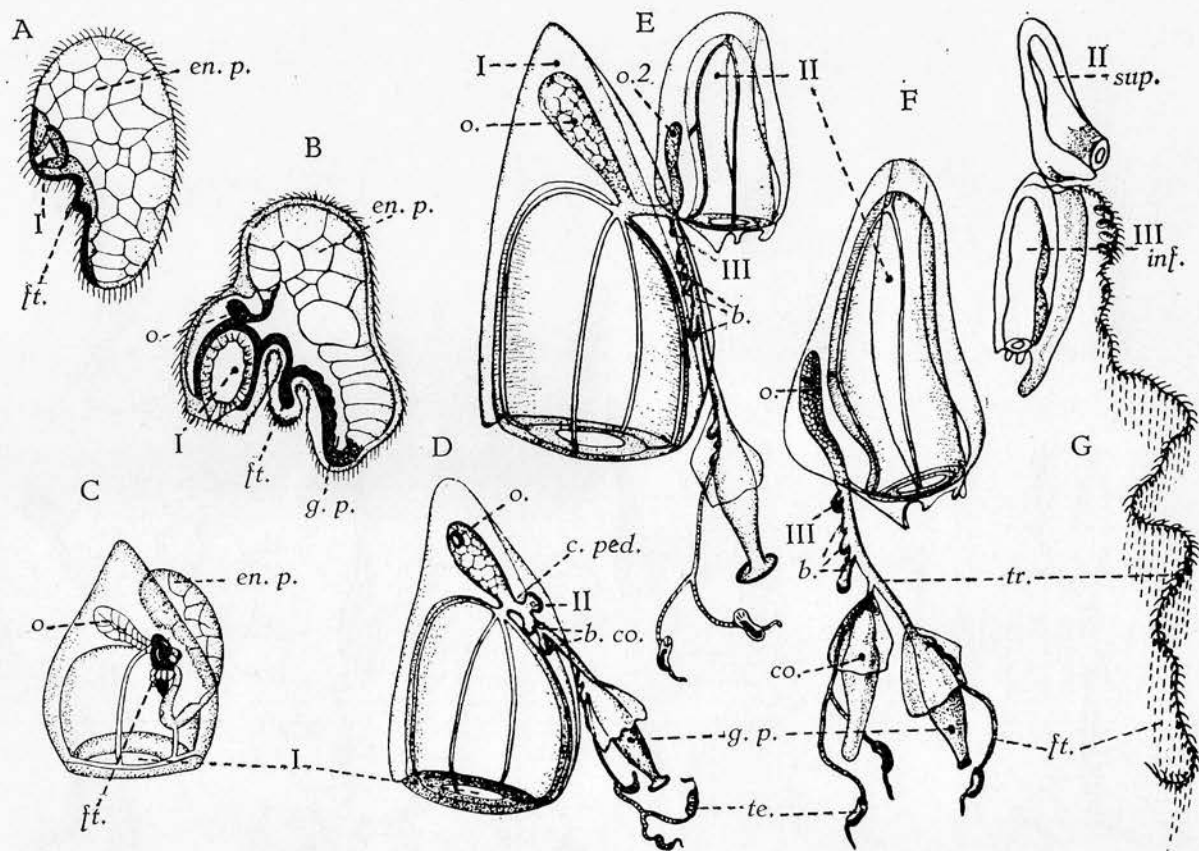


Fig. 4 — Développement des *Calyconulidae* *Diphyomorphae*.

*Sulculeolaria quadrivalvis* BLAINVILLE, 1834.

A, B = *Calyconula* : ébauche de cloche, de filament et de gastérozoïde primaire — C = disparition de la partie aborale de la planula, cloche I larvaire — D = cloche primaire larvaire (I), début 1<sup>re</sup> cloche adulte, cl. ant. (II) — E = I + II + début 2<sup>e</sup> cl. adulte, 1<sup>re</sup> cl. post. (III) — F = perte cl. larvaire I; 1 cl. adulte définitive II, sup. — G = colonie adulte avec II et III.

(D'après C. VOGT, 1854; E. LELOUP, 1954).



ainsi, se constitue une tige (pseudonectosome) portant à son extrémité distale, la 1<sup>re</sup> cloche définitive et latéralement, les autres cloches définitives (2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup>, ..... ) identiques. Celles-ci, généralement arrondies, restent fixées en plus ou moins grand nombre (*Hippopodius*) ou réduites à deux (*Prayidae* = fig.3 I). Les colonies deviennent de plus en plus actives.

Chez les *Diphyomorphae*, la cloche primaire de la Calyconule prend rapidement une grande importance (fig. 4 A, B). A ce stade (fig. 4 C), la larve comprend deux parties parallèles : a) le corps embryonnaire dont l'extrémité aborale dégénère et dont l'orale se transforme en gastérozoïde primaire (fig. 4 D) et b) la cloche larvaire conique qui, puissante, entraîne l'ensemble. Ces deux parties sont reliées par un pédoncule transversal où se rencontrent les divers centres de bourgeonnement (fig. 4 D, E) : sur sa partie supérieure, s'ébauche le 2<sup>e</sup> nectophore (1<sup>re</sup> cloche définitive) et sur le pédoncule inférieur, bourgeonnent les cormidies. Le gastérozoïde primaire s'allonge vers le bas, entraîne la zone des cormidies et devient le stolon (siphosome) qui prolonge le somatocyste de la cloche larvaire (fig. 4 D, E).

Le 2<sup>e</sup> nectophore (1<sup>er</sup> définitif) croît rapidement; hétéromorphe, supérieur, il est cylindrique ou prismatique. Les deux cloches sont unies par un canal qui relie la base du somatocyste de la 1<sup>re</sup> cloche à celle de la 2<sup>e</sup> (fig. 4 E).

A ce stade, à une cloche larvaire et à une cloche définitive, le sommet de la cloche larvaire avec son somatocyste apical représente le sommet physiologique, le sommet morphologique se situant au-dessus de l'ébauche du 2<sup>e</sup> nectophore.

La cloche larvaire se détache. La seule cloche fonctionnelle qui subsiste (fig. 4 F) est le 2<sup>e</sup> nectophore où le stolon avec cormidies prolonge l'axe du 2<sup>e</sup> somatocyste à la base duquel bourgeonne le 3<sup>e</sup> nectophore. Ce dernier (2<sup>e</sup> définitif) inférieur, hétéromorphe se place en arrière du 1<sup>er</sup> définitif. D'autres cloches peuvent se former à la base du pédoncule de la précédente, toutefois en nombre limité. Généralement, une colonie n'en porte simultanément que deux bien formées; elles abritent le stolon plus ou moins réduit (fig. 4 G).

La zone de bourgeonnement des nectophores étant condensée, il ne se forme pas de pseudonectosome comme chez les *Prayomorphae*.

Très rapides, les colonies *Diphyomorphes* se déplacent horizontalement avec l'apex de la 1<sup>re</sup> cloche définitive en avant (cloche supérieure ou antérieure) et la 2<sup>e</sup> en arrière (cloche inférieure ou postérieure). Le sommet de la cloche supérieure représente le sommet physiologique et la partie apicale du stolon, le sommet morphologique.

En résumé, chez les colonies des Siphonophores Siphonantes, la cavité gastrovasculaire de la *Siphonula* des *Physophoridae* se poursuit du siphosome dans le nectosome suivant un axe rectiligne (fig. 5 A).

Chez la *Calyconula* des *Prayomorphae*, cet axe se brise au niveau du somatocyste persistant de la cloche larvaire (fig. 5 B1). Car la cloche larvaire, organe massif, naît avant l'apparition des zones prolifères. A la

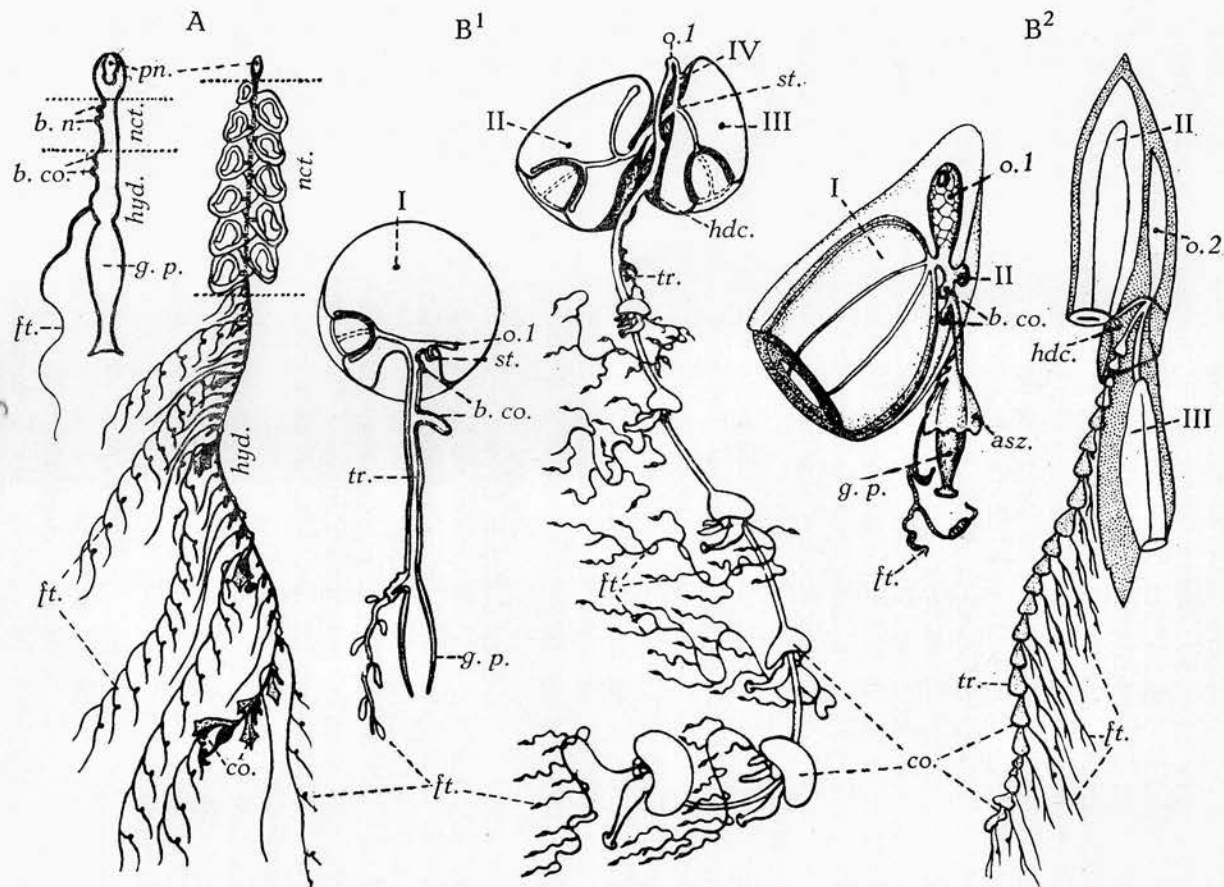


Fig. 5 — Stades larvaires et adultes des Siphonophores.  
Physophorides (A) et Calycophorides : Prayomorphes (B1) et Diphymorphes (B2).



base de son somatocyste bourgeonne, sur la tige, le pédoncule de la 1<sup>re</sup> cloche définitive. En s'allongeant, il bute contre la cloche larvaire et ne peut grandir que vers le bas. L'effet dynamique de la cloche larvaire explique la ligne brisée que forment l'axe du siphosome et l'axe du nectosome (pseudonectosome) chez les colonies Prayomorphes.

Chez les *Calyconula* des *Diphyomorphae* (fig. 5 B2), le pseudonectosome ne se forme pas. Empêchée de prolonger le dessus du siphosome, la zone de bourgeonnement des cloches définitives se cantonne au-dessus du siphosome, à la base du somatocyste de la cloche larvaire d'abord et de la cloche supérieure ensuite. Elle représente, en réduction, un nectosome condensé de Physophorides.

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

#### ABREVIATIONS UTILISEES DANS LES FIGURES.

asz. = bourgeons de boucliers — b. = bourgeon — b.1 = premier bourgeon de la cormidie — b. co. = bourgeon de cormidie — b. n. = bourgeon de cloche nataoire — b. + go. = bourgeon commun pour la bractée et gonophore de la cormidie — brt. = bourrelet urticant — cav. g. = cavité gastrovasculaire — cv. g. = cavité endodermique — clh. 1, 2, 3 = cloches nataoires numérotées suivant leur ordre d'apparition — c. j. 1 = vestige du canal de jonction vers la cloche larvaire I — co. = cormidie — c. ped. = canal pédonculaire — en. = endoderme — en. p. = endoderme primaire — ft. = filament pêcheur — g. gastérozoïde — gnz. = bourgeons de gonozoïdes — g. p. = gastérozoïde primaire — gsz. = bourgeons de gastérozoïdes — hdc. = hydroecium — hyd. = hydrosome — inf. = cloche inférieure, postérieure — n. = nectophore, cloche nataoire — nct. = nectosome — o. = oléocyste — o. l. = oléocyste de la première cloche nataoire — pi. = zone pigmentée — pn. = pneumatophore, flotteur — sill. = sillon ventral du stolon — st. = stolon du pseudonectosome — sup. = cloche supérieure, antérieure — t. = tentacule — te. = tentille — tr. = tronc — I, II, III = cloches nataoires numérotées selon leur ordre d'apparition.

#### RÉSUMÉ.

Essai d'explication de l'évolution phylogénétique chez les Siphonophores Siphonanthes Physophorides et Calyphorides.

