

SUR LE GENRE *LILYOPSIS* CHUN 1885,
AVEC UNE REDESCRIPTION
DE L'ESPÈCE *LILYOPSIS ROSEA* CHUN 1885
(SIPHONOPHORE, PRAYINAE)
ET UNE DESCRIPTION DE SA PHASE CALYCONULA.

par

Claude Carré,

Faculté des Sciences de Paris, Station zoologique, 06 - Villefranche-sur-Mer.

Résumé

L'observation de plusieurs spécimens de Siphonophores du genre *Lilyopsis* et leur maintien en élevage qui a permis de suivre le renouvellement des nectophores, amènent l'auteur à penser que les différentes espèces du genre *Lilyopsis* décrites jusque-là, appartiennent à une seule espèce, *Lilyopsis rosea* Chun, dont il précise les caractères morphologiques et dont il décrit la phase calyconula. L'auteur montre que, pendant une grande partie de son cycle, la colonie possède deux nectophores différents dont l'un serait le nectophore larvaire, puis qu'après la chute de ce dernier, elle a deux nectophores identiques.

Introduction

Chun (1891) définit le genre *Lilyopsis* créé en 1885, de la façon suivante : « sous le nom *Lilyopsis*, je réunissais ces Diphyidae, attribués auparavant à *Praya*, caractérisés par l'absence de crêtes aiguës sur les cloches natatoires et les bractées arrondies et par la présence de cloches natatoires spéciales et de grappes de gonophores mûrissant sur la tige ».

Plusieurs espèces du genre *Lilyopsis* Chun ont été décrites de façon généralement insuffisante. Metschnikoff (1870) figure chez « *Praya medusa* » (= *Lilyopsis medusa*) des nectophores à somatocyste simple et attribue à ces nectophores « un appareil vasculaire présentant les mêmes caractères que toutes les autres espèces du genre *Praya* », c'est-à-dire des canaux latéraux sinueux.

Fewkes (1883) cite l'espèce *Praya gracilis* (= *Lilyopsis gracilis*) sans donner de détails. Il a figuré cette espèce en 1880, avec des nectophores aux canaux latéraux non sinueux ; le somatocyste de l'un des nectophores est simple et celui de l'autre nectophore n'est pas représenté.

Chun (1885) observe, chez les nectophores de *Lilyopsis rosea*, des canaux latéraux sinueux, caractère illustré par Bedot (1895) qui figure en outre des somatocystes simples.

Moser (1917) attribue à *Lilyopsis diphyes* deux nectophores à somatocyste bifide et à canaux latéraux droits, non sinueux.

Totton (1965), devant l'insuffisance des descriptions données pour ces diverses espèces, n'en retient que deux, *L. rosea* Chun et *L. gracilis* Fewkes, se distinguant uniquement par les canaux latéraux de leurs deux nectophores, sinueux chez la première, droits chez la seconde.

Une dizaine de colonies du genre *Lilyopsis* ont été récoltées ces dernières années, dans la baie de Villefranche-sur-Mer et parfois maintenues en élevage.

Ces colonies sont différentes de celles des espèces décrites par Metschnikoff, Fewkes, Bedot, Moser. Par contre, leurs eudoxies sont identiques à celles décrites par Chun chez *Lilyopsis rosea*. Bien que cet auteur n'étudie pas en détail le nectosome (il ne précise pas, en particulier, la forme des somatocystes), nous pensons pouvoir nommer *Lilyopsis rosea* Chun l'espèce rencontrée à Villefranche-sur-Mer. Nous redécrivons ici ses caractères morphologiques qui méritaient d'être précisés.

En outre, un stade larvaire « calyconula » de Prayinae, non encore décrit ni signalé, a été récolté dans une pêche horizontale faite à 150 m de profondeur, en mai 1967, à l'entrée de la rade de Villefranche-sur-Mer. Nous pensons pouvoir attribuer ce stade à l'espèce *Lilyopsis rosea* Chun.

DESCRIPTION DE *LILYOPSIS ROSEA* CHUN

La plupart des colonies récoltées mesurent de 5 à 10 cm de long et possèdent de 10 à 20 cormidies, pourvues de cloches cormidiennes.

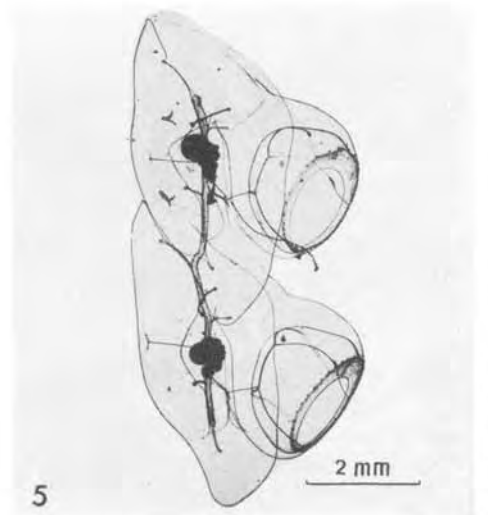
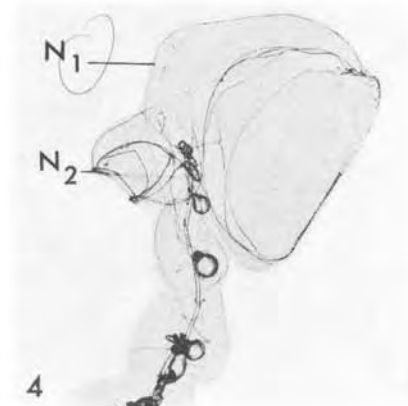
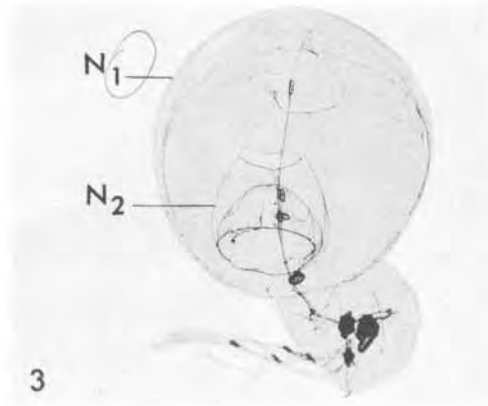
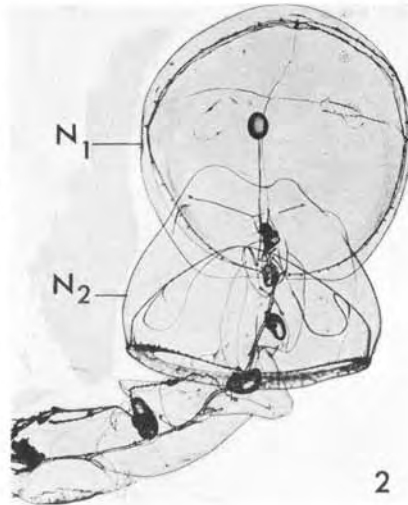
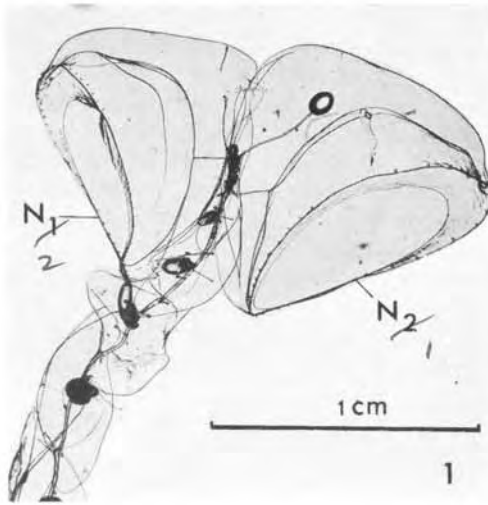
Le nectosome se compose de deux grands nectophores globuleux, juxtaposés et opposés, mais différents : l'un N_1 , à canaux latéraux droits et à somatocyste simple, l'autre N_2 , à canaux latéraux sinueux et à somatocyste bifide (Fig. 1). Si l'on maintient en élevage ces colonies à deux types de nectophores, le nectophore de type N_1 tombe au bout d'un certain temps et, à sa place, se développe un nectophore de type N_2 (Pl. I, 1 à 4). On a ainsi une colonie avec deux nectophores de type N_2 , à peu près identique à celle décrite par Chun (mise à part la forme du somatocyste qui n'est pas mentionnée explicitement par cet auteur).

PLANCHE I

1. Colonie avec deux nectophores de type différent (vue latérale); 2. colonie avec deux nectophores de type différent (vue apicale); 3. colonie avec deux nectophores de type différent, le nectophore de type adulte étant en voie de développement; 4. colonie avec deux nectophores de même type, dont l'un en voie de développement; 5. siphosome (partie distale) avec cormidies mâles et femelles en vue latérale; 6. calyconula en vue latérale.

N_1 : nectophore N_1 ou de type larvaire; N_2 : nectophore N_2 ou de type adulte.

2, X



A. Les nectophores (Fig. 1).

Les deux nectophores, très transparents, sont à peu près de même taille (7 à 8 mm de haut et 10 mm de diamètre). Ils ont une forme semblable, subsphérique avec un apex un peu conique. La mésoglée est peu épaisse, sauf à l'apex où elle atteint le tiers de la hauteur totale, et molle, ce qui rend les nectophores fragiles.

Le nectosac un peu surbaissé (5 mm de haut) occupe la plus grande partie des nectophores et possède une grande ouverture ombrel-

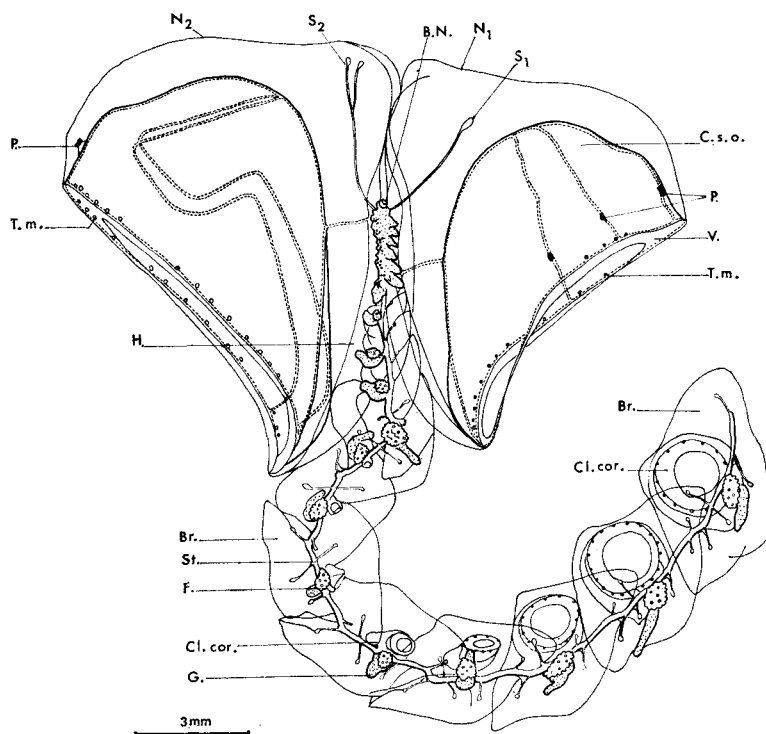


FIG. 1

Lilyopsis rosea Chun.

Colonie avec deux nectophores de type différent.

Br. : bractée ; B.N. : bourgeon de nectophore ; C.s.o. : cavité sous-ombrelle ; Cl.cor. : cloche cormidienne ; F. : filament pêcheur ; G. : gastrozoïde ; H. : hydroécie ; N₁ : nectophore N₁ ou de type larvaire ; N₂ : nectophore N₂ ou de type adulte ; P. : lamelle pigmentaire ; S₁ : somatocyste de N₁ ; S₂ : somatocyste de N₂ ; St. : stolon ; T.m. : tentacule marginal ; V. : velum.

laire (8 mm de diamètre), située dans un plan oblique par rapport au stolon.

La face ventrale des nectophores est creusée en une gouttière très évasée formant l'hydroécie. Vers le milieu de cette face ventrale, se trouve le pédicule qui rattache la cloche au stolon. Dans ce pédicule, passe le canal pédiculaire qui se dirige perpendiculairement au stolon vers la sous-ombrelle, où il donne naissance aux deux canaux

radiaires sagittaux, le canal ventral assez court et le canal dorsal long, remontant jusqu'à l'apex avant de rejoindre le canal marginal. Les deux canaux latéraux aboutissent dans le canal dorsal en deux points très rapprochés situés à l'apex du nectosac. Le bord ombrellaire porte une couronne de petits tentacules piriformes et de très petites taches pigmentaires rouges situées près de chaque tentacule.

Tous les caractères précédents sont communs aux deux types de nectophores de la colonie. Mais les deux nectophores N_1 et N_2 ont aussi des caractères différents que nous allons préciser.

— 1) *Nectophore* N_1 (Pl. II, 2, 4).

Le somatocyste est simple, constitué par un pédoncule fin, recourbé et très allongé (3 mm de long) avec une extrémité renflée ovoïde. Il est d'abord adjacent à l'hydroécie puis s'en éloigne, pour se terminer au-dessous de l'apex, au milieu de la mésoglée. Les canaux latéraux ne sont pas sinueux : ils s'insèrent perpendiculairement sur le canal dorsal à l'apex du nectosac et rejoignent directement le canal marginal. Une lamelle de pigment rouge orangé est insérée le long de la partie subterminale du canal dorsal et de chacun des deux canaux latéraux et s'enfoncent dans la mésoglée, perpendiculairement à la sous-ombrelle.

— 2) *Nectophore* N_2 (Pl. II, 1, 3).

Le somatocyste est bifide : il débute par un pédoncule fin, rectiligne, de 2 mm environ de longueur, qui se divise ensuite en deux branches de 1 mm de long, faisant entre elles un angle de 120° et se terminant par un petit renflement sous la surface exombrellaire. Les deux canaux latéraux sont sinueux : ils s'insèrent sur le canal dorsal en faisant avec lui un angle de 45° et rejoignent ventrolatéralement le bord ombrellaire après un trajet avec circonvolutions en S. Il existe une lamelle de pigment rouge sur le canal dorsal comme dans le nectophore N_1 , mais pas sur les canaux latéraux.

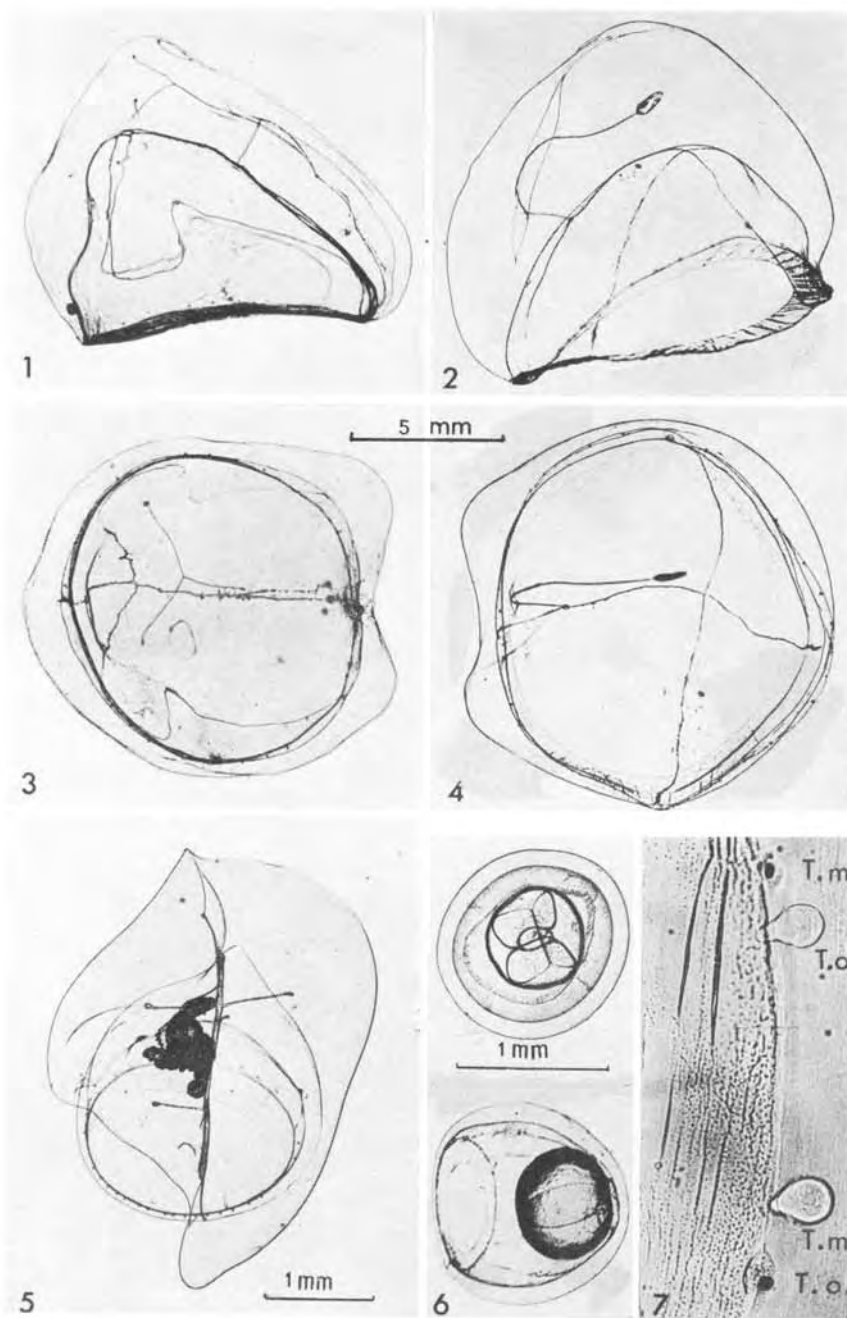
B. Le siphosome (Fig. 1 ; Pl. I, 5).

Le stolon mesure 5 à 10 cm de long. A son extrémité proximale, il porte des ébauches de nectophores de remplacement. Un peu en arrière se trouve la zone de bourgeonnement des cormidies où débute le siphosome. Les cormidies, au nombre de 10 à 20 dans les spécimens récoltés, sont de plus en plus différenciées vers l'extrémité distale du stolon et correspondent aux descriptions de Chun et de Totton (1966) qui méritent d'être précisées.

La cormidie, très transparente, comprend en plus des constituants habituels (bractée, gastrozoïde et son filament pêcheur, gonophores mâles ou femelles), une cloche cormidienne, asexuée, qui sert à la locomotion.

a) *Bractée ou bouclier* (Fig. 2 ; Pl. II, 5).

La morphologie de la bractée peut varier légèrement le long du stolon. Elle a la forme d'un coussinet assez épais, concave en dessous,

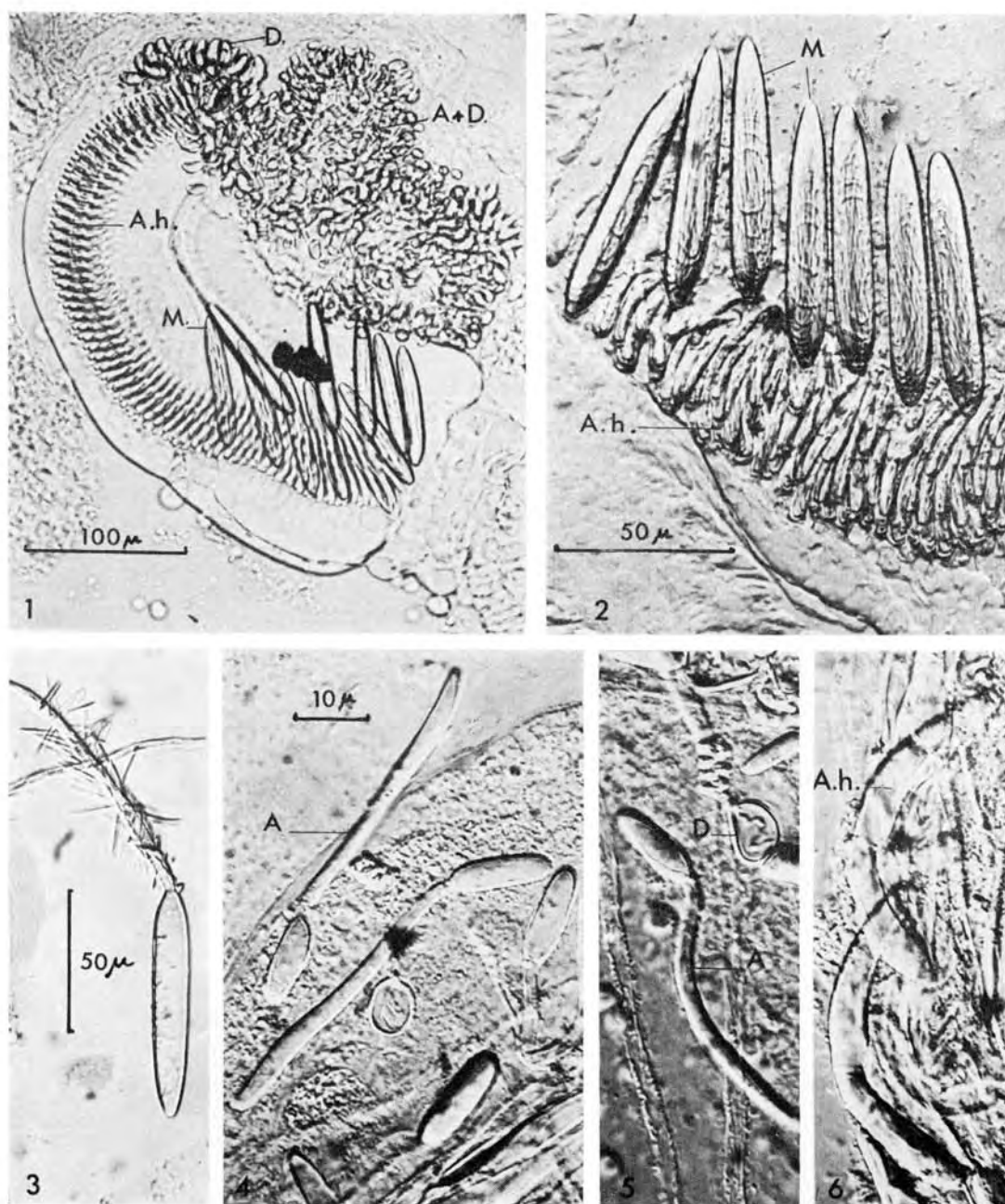


CLAUDE CARRÉ

PLANCHE II

1. Nectophore N_2 ou de type adulte : vue latérale ; 2. nectophore N_1 ou de type larvaire : vue latérale ; 3. nectophore N_2 ou de type adulte : vue apicale ; 4. nectophore N_1 ou de type larvaire : vue apicale ; 5. cormidie femelle détachée du stolon : vue dorsale ; 6. gonophores femelles ; 7. bord ombrelle avec tentacules rudimentaires et taches pigmentaires.

T.m. : tentacule marginal ; T.o. : tache pigmentaire marginale.



CLAUDE CARRÉ

PLANCHE III
Tentille et cnidome.

1. Tentille légèrement aplatie en vue latérale ; 2. détail d'un bouton urticant montrant des nématocystes Mastigophores (M) et Anisorhizes (A.h.) ; 3. Mastigophore dévaginé ; 4. Anacrophores dévaginés (A) ; 5. Anacrophore (A) et Desmonème (D) dévaginés ; 6. Anisorhizes (A.h.) dévaginés.
A : Anacrophore ; A.h. : Anisorhizes homotriches ; D : Desmonème ; M : Mastigophore microbasique.

aux contours irréguliers, le bord droit étant arrondi et le bord gauche échancré. La partie proximale est élargie, la partie distale tronquée à gauche et terminée à droite en un éperon où s'articule la partie proximale de la bractée suivante.

Le stolon suit ventralement un sillon longitudinal médian, le gastrozoïde et les gonophores étant situés dans une gouttière ou hydroécie creusée à gauche, perpendiculairement à ce sillon médian.

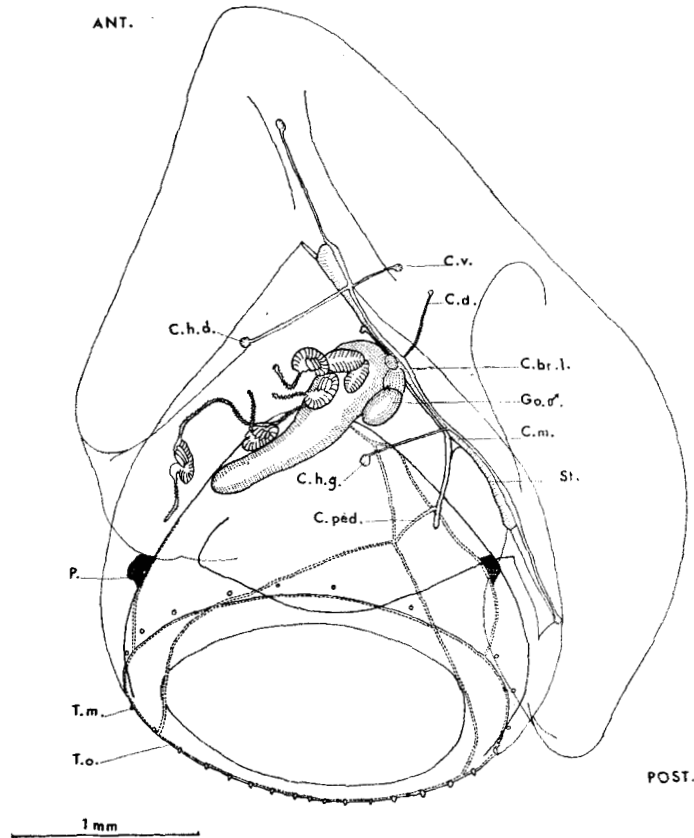


FIG. 2
Lilyopsis rosea Chun.

Cormidie mâle détachée du stolon.

C.br.l. : canal bractéal longitudinal ; C.d. : canal dorsal ; C.h.d. : canal hydroécial droit ; C.h.g. : canal hydroécial gauche ; C.m. : canal du manteau ; C.péd. : canal pédiculaire ; C.v. : canal ventral ; Go.♂ : gonophore mâle ; P. : lamelle pigmentaire ; St. : stolon ; T.m. : tentacule marginal ; T.o. : tache pigmentaire marginale.

La bractée présente un canal longitudinal accolé au stolon de la colonie dans sa partie moyenne et dont les parties terminales (= spur canal de Totton 1965, non Totton 1966) longent le sillon de la bractée, indépendamment du stolon.

Le canal longitudinal se ramifie en quatre branches ; l'une des branches, très fine, appelée canal dorsal, prend naissance vers le milieu du canal longitudinal au niveau du pédoncule du gastrozoïde

et elle rejoint la surface supérieure de la bractée, au fond d'une petite cupule ; les trois autres branches sont adjacentes à la face inférieure de la bractée et renflées à leur extrémité. Ce sont : les canaux hydroéciaux gauche (ou antérieur) et droit (ou postérieur), perpendiculaires au canal longitudinal et bordant les parois de l'hydroécie, et le canal ventral opposé au canal hydroécial gauche.

b) *Cloche cormidienne* (Fig. 2 ; Pl. II, 5).

La cloche cormidienne se développe après le gastrozoïde et la bractée et elle prend naissance près de la base du gastrozoïde. Elle est arrondie à sa base et conique dans sa partie supérieure qui présente deux crêtes : une crête latérale logée dans le sillon hydroécial de la bractée près du gastrozoïde et une crête sagittale, située dans le sillon médian de la bractée. Ces deux crêtes fusionnent antérieurement pour former un éperon aplati.

Le canal pédiculaire situé postérieurement à l'apex de la cavité ombrellaire, donne naissance à trois canaux radiaires, deux canaux latéro-postérieurs et un canal antérieur, qui se divise lui-même en deux canaux latéro-antérieurs. Ceux-ci portent à leur partie subterminale une plaque pigmentée rouge orangé, disposée dans la mésoglée, perpendiculairement à la sous-ombrelle.

En outre, la cloche cormidienne possède, prolongeant le canal pédiculaire, un canal du manteau (= mantle canal) inséré sur une partie de la crête sagittale et soudé au stolon, sauf à ses deux extrémités.

Enfin, le bord ombrellaire de la cloche cormidienne porte 25 à 30 petits tentacules piriformes disposés plus ou moins régulièrement, ainsi que des taches pigmentaires, insérées sur de petits épaississements ovalaires, alternant avec les tentacules (Pl. II, 7).

c) *Gonophores* (Pl. II, 6).

Les cormidies mâles et femelles alternent plus ou moins régulièrement le long du stolon et, dans chaque cormidie, trois ou quatre gonophores inégalement développés sont groupés en bouquet, à la base du gastrozoïde. Ce sont de petites méduses dont le manubrium, fusiforme chez les mâles, sphérique chez les femelles, porte les éléments génitaux. En élevage, les cormidies se détachent avant d'avoir émis leurs produits génitaux. Ensuite, elles libèrent les gonophores qui émettent les gamètes. En mer, on récolte des cormidies mûres, isolées ou par groupe de deux ou trois.

d) *Filament pêcheur et cnidome* (Pl. III).

Le gastrozoïde, inséré sur le stolon au niveau du milieu de la bractée, porte à sa base un filament pêcheur, armé de nombreuses tentilles. Celles-ci ont la structure classique des tentilles de Siphonophores Calycophores, avec pédoncule, bouton urticant et bandelette urticante terminale.

On y rencontre les quatre catégories de nématocystes typiques de la plupart des Calycophores (Weill, 1934) : Anacrophores, Desmonèmes, Anisorhizes, Mastigophores microbasiques.

Les Anisorhizes, très nombreux, sont alignés sur sept rangées parallèles tout le long du bouton urticant, formant la cnidobande. Les Mastigophores microbasiques, au nombre de 7 à 10, sont disposés en deux rangées au centre de la cnidobande qui est repliée sur elle-même. Des Desmonèmes, également en petit nombre, sont disposés en couronne à la partie distale du bouton urticant. La bandelette urticante terminale est garnie d'Anacrophores et de Desmonèmes.

1°) Anacrophores (Pl. III, 4).

Capsule cylindrique mesurant $15 \times 15 \mu$; tube dévaginé long de 45μ , en massue, légèrement renflé à la partie distale, un peu arqué.

2°) Desmonèmes (Pl. III, 5).

Capsule piriforme mesurant $15 \times 9 \mu$ chez les plus gros situés dans le bouton urticant et $9 \times 5 \mu$ chez les plus petits de la bandelette terminale.

3°) Anisorhizes (Pl. III, 6).

Capsule longuement piriforme amincie au sommet et légèrement arquée, mesurant $30 \times 5 \mu$; hampe élargie à sa base.

4°) Mastigophores microbasiques (Pl. III, 3).

Capsule fusiforme, presque cylindrique, sauf aux extrémités qui vont en s'amincissant, un peu plus étroite à la base qu'au sommet ; elle mesure $80 \times 13 \mu$; corps axial n'atteignant pas le fond de la capsule ; hampe dévaginée un peu moins longue que la capsule ($75 \times 5 \mu$), armée sur toute sa longueur de nombreuses épines de 15μ de long ; tube terminal long de 3μ de diamètre et portant de petites épines.

N.B. — Nous avons trouvé sur les cormidies de *Lilyopsis rosea* de jeunes Amphipodes Hypérides de la famille des Pronoidae, appartenant peut-être au genre *Eupronoe* (d'après Philippe Laval que nous remercions).

DESCRIPTION DE LA PHASE CALYCONULA DE LILYOPSIS ROSEA

(Fig. 3, A et B ; Pl. I, 6).

Le spécimen est de type morphologique larvaire. Il se compose d'une unique cloche natatoire, d'un gastrozoïde primaire avec son filament pêcheur et d'une ébauche de stolon commençant à bourgeonner.

Le nectophore, de grande taille (3,5 mm de hauteur, 4,2 mm de diamètre), est à peu près hémisphérique.

La sous-ombrelle, large et basse avec une grande ouverture sous-ombrellaire, est recouverte d'un dôme épais de mésoglée (moitié de la hauteur du nectophore).

L'hydroécie, située ventralement dans le plan sagittal, est en

forme de cône horizontal aplati latéralement et assez peu profond ; elle s'ouvre largement sur le bord ventral, au niveau de la région moyenne du nectophore. Cette ouverture est légèrement dissymétrique, l'aile droite étant plus développée que l'aile gauche.

Le *somatocyste*, peu développé, est constitué par un pédoncule (1/3 mm de long) longeant le fond de l'hydroécie et par une partie distale fusiforme (1/3 mm de long) s'enfonçant dans la mésoglée, dans le prolongement de l'axe de l'hydroécie. Ce somatocyste semble lésé à son extrémité et il est possible que sa taille normale soit plus grande.

Les quatre canaux radiaires ne sont pas concourants, caractère exceptionnel pour les nectophores de Siphonophores. Le canal pédiculaire, très distinct, qui rejoint le nectosac ventralement aux deux tiers de sa hauteur à partir de la base, ne donne naissance qu'à deux des

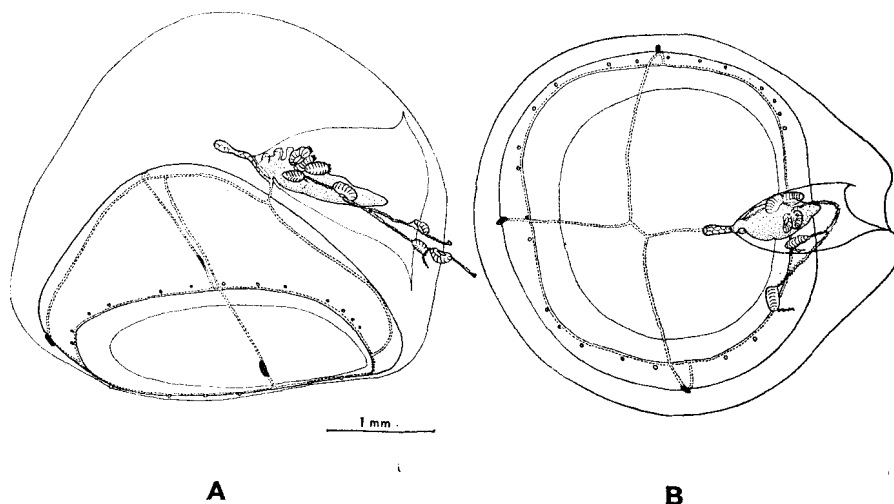


FIG. 3

Phase larvaire « calyconula » de *Lityopsis rosea* Chun.

A : vue latérale ; B : vue apicale.

canaux radiaires : le canal ventral court et le canal dorsal plus long, passant par l'apex du nectosac, avant d'atteindre le canal marginal. Les deux canaux latéraux aboutissent perpendiculairement au canal dorsal en deux points assez rapprochés, situés à l'apex du nectosac, l'insertion du canal latéral gauche étant la plus dorsale. Ces canaux latéraux rejoignent directement, sans sinuosités, le canal marginal sur le bord ombrellaire.

Une lamelle de pigment rouge orangé est insérée le long de la partie subterminale de chacun des canaux latéraux et du canal dorsal. Ces taches s'enfoncent dans la mésoglée, perpendiculairement à la sous-ombrelle.

Le bord ombrellaire porte une couronne de très petits tentacules piriformes rudimentaires et de taches pigmentaires également minuscules, caractères rares chez un Siphonophore.

Le stolon, encore très court, s'insère au fond de l'hydroécie où il se retire complètement. Il porte un bourgeon de nectophore, une ébauche de cormidie et un gastrozoïde primaire bien développé, avec son filament pêcheur armé de nombreuses tentilles.

DISCUSSION

Le nectophore de la calyconula décrite, présente la morphologie générale des deux types de nectophore de la colonie de *Lilyopsis rosea*, et possède, comme eux, de petits tentacules et des taches pigmentaires sur le bord ombrellaire.

D'autre part, chez cette calyconula, le somatocyste est simple, les canaux latéraux ne sont pas sinueux et ils aboutissent à l'apex du nectosac ; ces canaux latéraux et le canal dorsal portent une plaque de pigment rouge à leur partie subterminale. Tous ces caractères se retrouvent chez le nectophore N_1 des colonies adultes habituellement récoltées de *Lilyopsis rosea*.

Bien que des différences existent entre le nectophore N_1 et le nectophore de la calyconula, concernant la forme et la taille du somatocyste et de l'hydroécie — différences liées à l'âge, selon nous —, nous pensons que le nectophore N_1 n'est autre que le nectophore de la calyconula ayant grandi et persisté pendant une grande partie de la vie de la colonie. A côté de ce nectophore que nous qualifierons de nectophore de « type larvaire », se développe un nectophore N_2 aux canaux latéraux sinueux, à somatocyste bifide que nous appellerons nectophore de « type adulte ». Dans nos pêches, nous avons toujours rencontré des colonies possédant simultanément les deux types de nectophores ; quelques-unes moins âgées, avec un stolon court, avaient le nectophore de type N_2 de plus petite taille que le nectophore de type N_1 (Pl. I, 3). Si l'on maintient ces colonies à deux types de nectophores en élevage, le nectophore de type N_1 tombe au bout d'un certain temps et, à sa place, se développe un nectophore de type N_2 . On a ainsi une colonie avec deux nectophores identiques de type N_2 (Pl. I, 4). Ces nectophores sont eux-mêmes caducs et nous avons pu suivre leur remplacement, par le bourgeonnement de nectophores toujours de même type N_2 .

Nous avons ainsi retrouvé chez une même colonie, les quatre caractères spécifiques considérés pour la diagnose des différentes espèces des auteurs, à savoir : somatocyste simple ; somatocyste bifide ; canaux latéraux droits ; canaux latéraux sinueux. Mais nous n'avons jamais observé, chez un même nectophore, l'association somatocyste simple, canaux latéraux sinueux (Metschnikoff, 1870 ; Bedot, 1895) ou l'association somatocyste bifide, canaux latéraux droits (Moser, 1917).

Nous pensons cependant que les descriptions de ces auteurs se rapportent aussi à l'espèce *Lilyopsis rosea*. Les contradictions qu'on y relève peuvent s'expliquer par l'observation de colonies incomplètes ou en mauvais état (étant donné leur extrême fragilité) et par l'existence de deux types de nectophores chez la colonie pendant la plus grande partie de son cycle.

Diagnose

Cette étude nous conduit à la diagnose suivante : Siphonophore Prayinae, à deux nectophores opposés mesurant jusqu'à 1 cm de hauteur, avec un nectosac très développé. Nectophores généralement différents : l'un, d'origine larvaire, à somatocyste simple et canaux latéraux droits ; l'autre, de type adulte, à somatocyste bifide et canaux latéraux sinueux. Ces deux nectophores peuvent être remplacés par des nectophores du second type. Cormidies avec cloche nataoire cormidienne et gonophores de petite taille, bractée avec canal dorsal inséré au milieu du canal longitudinal et canal ventral opposé au canal hydroécial gauche. Présence de tentacules rudimentaires et de taches pigmentaires sur le bord ombrellaire des nectophores et des cloches cormidiennes et de plaquettes pigmentaires sur certains de leurs canaux radiaires.

Conclusion

Cette étude précise les caractères morphologiques de *Lilyopsis rosea* Chun et décrit sa phase calyconula encore inconnue.

Les colonies maintenues en élevage ont montré un renouvellement continu de leurs nectophores. Elles possèdent d'abord deux nectophores de types différents N_1 et N_2 puis, après la chute du nectophore N_1 , deux nectophores de même type N_2 .

La connaissance de la calyconula permet d'interpréter le nectophore N_1 comme le nectophore d'origine larvaire ou primaire, persistant pendant une grande partie du cycle de la colonie.

Cette étude nous amène aussi à ne retenir qu'une seule espèce, *Lilyopsis rosea* Chun, parmi toutes les espèces attribuées jusqu'ici au genre *Lilyopsis*.

Summary

On the genus *Lilyopsis* Chun 1885, with a redescription of the species *Lilyopsis rosea* Chun 1885 (Siphonophora, Prayinae) and a description of its calyconula phase.

The observation of several specimens of Siphonophores of the genus *Lilyopsis*, and their breeding in the laboratory, which enabled the renewal of nectophores to be studied, led the author to think that the different species of the genus *Lilyopsis*, previously described, belong to a single species, *Lilyopsis rosea* Chun, whose morphological characters are given, and of which he described the calyconula phase.

The author shows that during a great part of its cycle, the colony has two different nectophores, one of them being the larval nectophore; after the fall of this latter, it has two identical nectophores.

Zusammenfassung

Über die Gattung *Lilyopsis* Chun 1885, mit einer neuen Beschreibung der Art *Lilyopsis rosea* Chun 1885 (Siphonophoren, Prayinae) und einer Beschreibung seiner calyconula-Phase.

Die Beobachtung mehrerer Exemplare von Siphonophoren der Gattung *Lilyopsis* und die Züchtung in Laboratorium, welche erlaubte die Erneuerung der Nektophoren zu beobachten, lässt den Autor annehmen, dass die verschiedenen Arten

der bis heute beschriebenen Gattung *Lilyopsis* ein und derselben Art angehören, nämlich *Lilyopsis rosea* Chun, dessen morphologischen Charakter er bestimmt und von welcher er das calyconula Stadium beschreibt.

Der Autor zeigt dass während eine grossen Zeitspanne des Cyclus die Kolonie zwei verschiedene Nektophoren besitzt, deren eine die larvale Nektophore wäre, dann, nach dem Abfall der letzteren, die Kolonie zwei identische Nektophoren besitzt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CHUN, C., 1885. — Ueber die cyclische Entwicklung der Siphonophoren. *2.S.B. preuss. Akad. Wiss. for 1885*, pp. 511-529, 1 pl.
- FEWKES, J.W., 1880. — Contributions to a knowledge of the tubular jelly fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 6, pp. 127-146, 3 pls.
- FEWKES, J.W., 1883. — The Siphonophores. *Amer. nat.*, 17, pp. 833-845, 6 figs.
- GRAEFFE, E., 1860. — Beobachtungen über Radiaten und Wurmer. *Denkschr. Schweiz. naturf. Ges.*, 17, pp. 1-59, 10 pls.
- METSCHNIKOFF, E., 1870. — Contributions à la connaissance de Siphonophores et de Méduses (en russe). *Mém. Soc. Amis Sc. nat. Moscou*, 8, pp. 295-370, 6 pls.
- MOSER, F., 1917. — Die Siphonophoren der Adria und ihre Beziehungen zu denen des Weltmeeres. *S.B. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Klasse, Abt. 1*, 126 : 9, pp. 703-763, 3 pls, 1 fig.
- MOSER, F., 1924. — Die Larvalen Verhältnisse der Siphonophoren in neuer Beleuchtung. *Zoologica. Stuttgart*, 28 : I (73), pp. 1-52, 5 pls, 35 figs.
- TOTTON, A.K., 1965. — A synopsis of the Siphonophora. *Trustees of the Brit. Museum (Nat. Hist.)*, London, 230 p., 153 figs, 40 pls.
- TOTTON, A.K., 1966. — The eudoxid phase of *Lilyopsis rosea* Chun (Siphonophora Prayidae). *Ann. Mag. Nat. Hist. London*, 9, pp. 9-10, 3 figs.
- WEILL, R., 1934. — Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. 1. - Recherches sur les nématocystes (morphologie, physiologie, développement). 2. - Valeur taxonomique du cnidome. *Trav. St. zool. Wimereux*, 10/11, pp. 1-701.

ON THE GENUS *LILYOPSIS* CHUN, 1885,
WITH A DESCRIPTION OF THE SPECIES *LILYOPSIS ROSEA* CHUN, 1885
(SIPHONOPHORA, PRAYINAE)
AND A DESCRIPTION OF ITS CALYCONULA PHASE.

Claude Carré

Cahiers de Biologie Marine **10**, 71-81; 1969

Summary

Observations on several specimens of siphonophore of the genus *Lilyopsis* and their maintenance in culture, which has allowed us to follow the renewal of nectophores, has led the author to think that the different species of the genus *Lilyopsis* described previously, appear to be a single species, *Lilyopsis rosea* Chun, of which the precise morphological characters and a description of the calyconula stage are given. The author shows that, during a large part of its cycle, the colony possesses two different nectophores, of which one is the larval one, then after the release of the latter, there are two identical nectophores.

Introduction

Chun (1891) defined the genus *Lilyopsis* created in 1885, in the following fashion “under the name *Lilyopsis*, I reunite those Diphyidae, previously attributed to *Praya*, characterised by the absence of sharp ridges on the nectophores and the rounded bracts and by the presence of a special swimming bell and by racemes of gonophores ripening on the stem”.

Several species of the genus *Lilyopsis* Chun have been described in a generally insufficient manner. Metschnikoff (1870) figure as “*Praya medusa*” (= *Lilyopsis medusa*) some nectophores with a simple somatocyst and attributed to these nectophores “a vascular apparatus showing the same characters as all the other species of the genus *Praya*”, that is some sinuous lateral canals.

Fewkes (1883) cites the species *Praya gracilis* (= *Lilyopsis gracilis*) without giving any details. He had figured this species in 1880, with nectophores with non-sinuous canals; the somatocyst of one of the nectophore is simple and that of the other nectophore is not shown.

Chun (1885) observed, in the nectophores of *Lilyopsis rosea*, some sinuous lateral canals, characteristically illustrated by Bedot (1895), who figured in addition some simple somatocysts.

Moser (1917) attributed to *Lilyopsis diphyes* two nectophores with bifid somatocysts and with straight, non-sinuous lateral canals.

Totton (1965), due to the insufficiencies of the descriptions given by these various species, retained only two, *L. rosea* Chun and *L. gracilis* Fewkes, distinguished uniquely by the lateral canals of their two nectophores, sinuous in the first, straight in the second.

A dozen colonies of *Lilyopsis* have been collected in recent years, in the bay of Villefranche-sur-Mer and sometimes maintained in culture.

These colonies are different from those of the species described by Metschnikoff, Fewkes, Bedot and Moser. In contrast, their eudoxids are identical to those described by Chun for *Lilyopsis rosea*. Although this author did not study in detail the nectosome (he did not exactly determine, in particular, the shape of the somatocyst), we think we are able to nominate the species *Lilyopsis rosea* Chun as the

species encountered at Villefranche-sur-Mer. We redescribe here some morphological characters which merit being given greater precision.

In addition, a larval “calyconula” stage of a prayinae, not previously described or known, has been collected in a horizontal net made at a depth of 150 m, in May 1967, at the entrance to the Rade of Villefranche-sur-Mer. We think we are able to attribute this stage to the species *Lilyopsis rosea* Chun.

Description of *Lilyopsis rosea* Chun

The majority of the colonies collected measured from 5 to 10 cm in length and possessed 10 to 20 cormidia, provided with cormidial bells.

The nectosome is made up of two large, globular nectophores, juxtaposed and opposed, but different: one N_1 , with straight lateral canals and a simple somatocyst, the other N_2 , with sinuous lateral canals and a bifid somatocyst (Fig. 1). If one maintains in culture some colonies with the two types of nectophore, the N_1 type nectophore falls, after a certain time, and in its place is developed a N_2 type nectophore (Pl. I, 1-4). One then has a colony of two nectophores of N_2 type, almost identical to those described by Chun (apart from the shape of the somatocyst which is not mentioned explicitly by that author).

The nectophores (Fig. 1)

The two, very transparent, nectophores are approximately the same size (7-8 mm in height and 10 mm in diameter). They have a similar shape, subspherical with a slightly conical apex. The mesogloea is quite thin, save for the apex where it occupies a third of the total height, and flabby, thus rendering the nectophores fragile.

The nectosac, a little flattened, (5 mm in height) occupies the great majority of the nectophore and has a large umbrella opening (8 mm in diameter), situated on an oblique plane in relation to the stolon.

The ventral face of the nectophores is hollowed into a very wide gutter forming the hydroecium. Towards the middle of this ventral face, one finds the pedicle that attaches the nectophores to the stolon. Through this pedicle passes the pedicular canal which is directed perpendicular to the stolon toward the subumbrella, where it gives rise to two sagittal radial canals; the quite short ventral canal and the long dorsal canal, rising as far as the apex before joining the marginal canal. The two lateral canals arise from the dorsal canal at two, closely associated, points situated at the apex of the nectosac. The border of the subumbrella bears a corona of small pyriform tentacles and very small, red-pigmented spots situated close to each tentacle.

All the preceding characters are common to the two types of nectophore of the colony. But the two nectophores N_1 and N_2 also have some different characters, which we will describe.

- 1) Nectophore N_1 (Pl. II, 2, 4)

The somatocyst is simple, constituted by a fine peduncle, recurved and very elongate (3 mm) with an inflated, ovoid extremity. It is on the side adjacent to the hydroecium, then it penetrates into the middle of the mesogloea and ends below the apex. The lateral canals are not sinuous; they are inserted perpendicularly onto the dorsal canal at the apex of the nectosac and directly join the marginal canal. A lamella of orange-red pigment is inserted along the subterminal part of the dorsal canal and in each of the two lateral canals and penetrates into the mesogloea, perpendicular to the subumbrella.

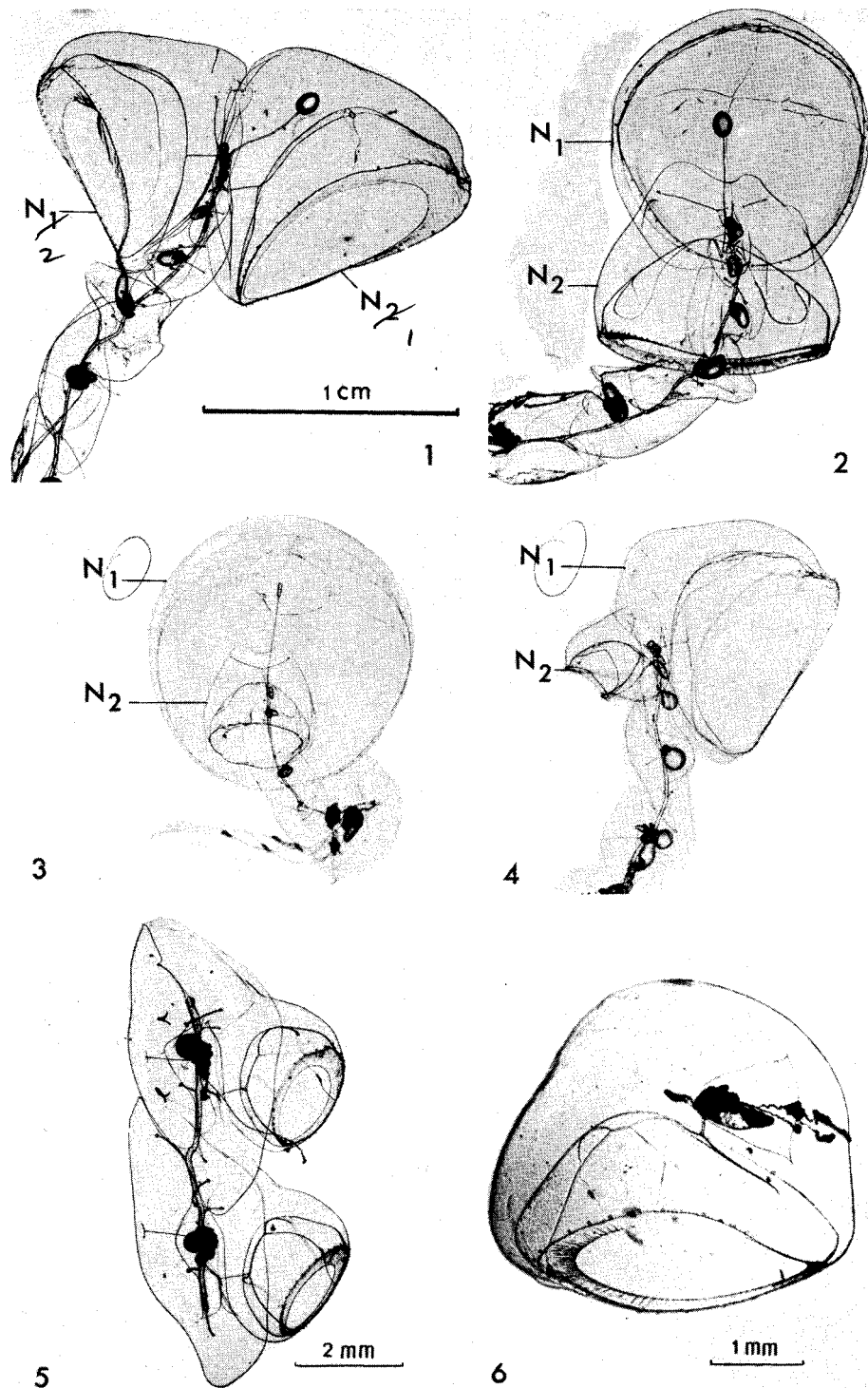


Plate 1.

1. Colony with two nectophores of different type (lateral view); 2. Colony with two nectophores of different type (apical view); 3. Colony with two nectophores of different type, the adult type nectophore in the course of development; 4. Colony with two nectophores of the same type, of which one is at a stage in development; 5. Siphosome (distal part) with male and female cormidia in lateral view; 6. Lateral view of calyconula.

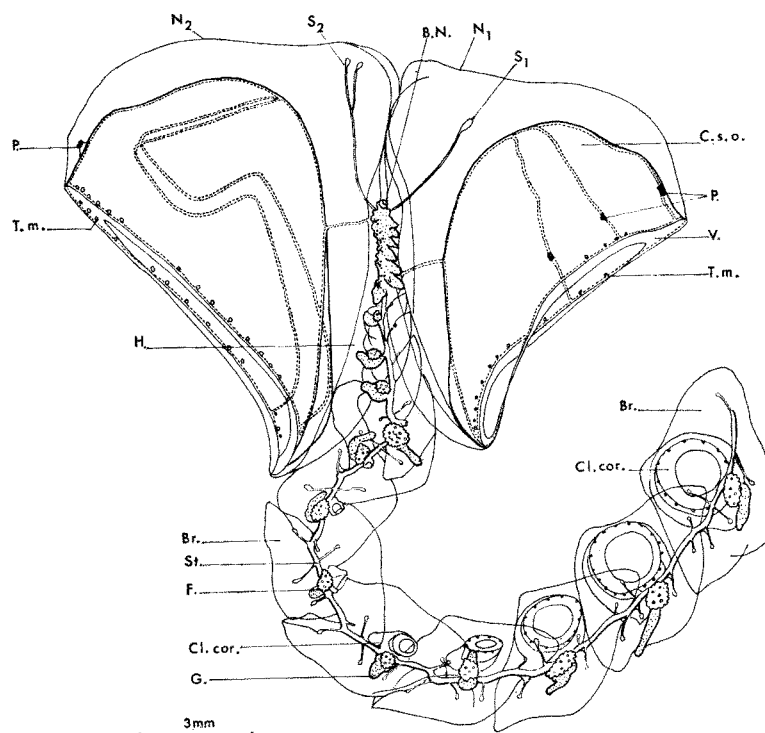


Fig. 1.
Lilyopsis rosea Chun
Colony with two nectophores of different type.

- 2) Nectophore N_2 (Pl. II, 1,3).

The somatocyst is bifid; it starts as a fine, rectilinear peduncle, of about 2 mm in length, which then divides into two branches of 1 mm length, with an angle of 120° between them and ending in small swellings under the surface of the exumbrella. The two lateral canals are sinuous; they are inserted onto the dorsal canal at an angle of 45° and join the ventro-lateral border of the umbrella after S-shaped convolutions. There is a red-pigmented lamella on the dorsal canal as in the N_1 nectophore, but not on the lateral canals.

B. The siphosome (Fig. 1; Pl. I, 5)

The stolon measures 5-10 mm in length. At its proximal end, it bears the buds of replacement nectophores. A little to the rear is found the zone of budding of the cormidia where the siphosome starts. The cormidia, 10-20 in number in the specimens collected, are more and more differentiated toward the distal end of the stolon and correspond with the descriptions of Chun and Totton (1966), which deserve being exactly described.

The very transparent cormidia comprise, besides the normal constituents (bract, gastrozoid and its tentacle, male and female gonophores), an asexual cormidial bell, which serves for locomotion.

a) *Bract* (Fig. 2; Pl. II, 5).

The morphology of the bract can vary slightly along the length of the stolon. It has the shape of a quite flattened cushion, concave below, with irregular contours, the right border being rounded and the left border notched. The proximal part is enlarged,

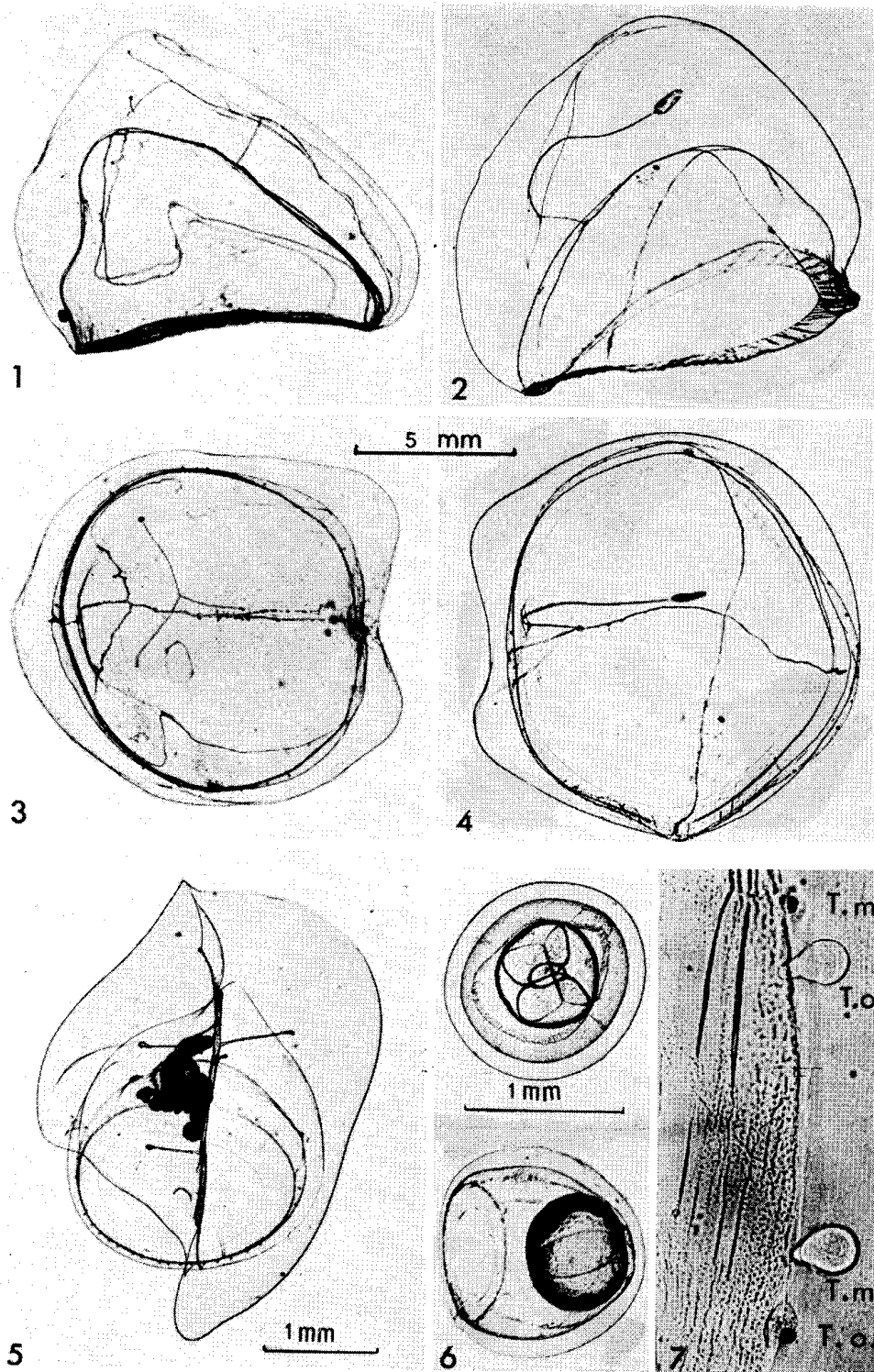


Plate II

1. Nectophore N₂ or adult type: lateral view; 2. Nectophore N₁ or larval type: lateral view; 3. Nectophore N₂ or adult type: apical view; 4. Nectophore N₁ or larval type: apical view; 5. Female cormidium detached from the stolon; 6. Female gonophores; 7. Umbrella border with tentacular rudiments and pigment spots.

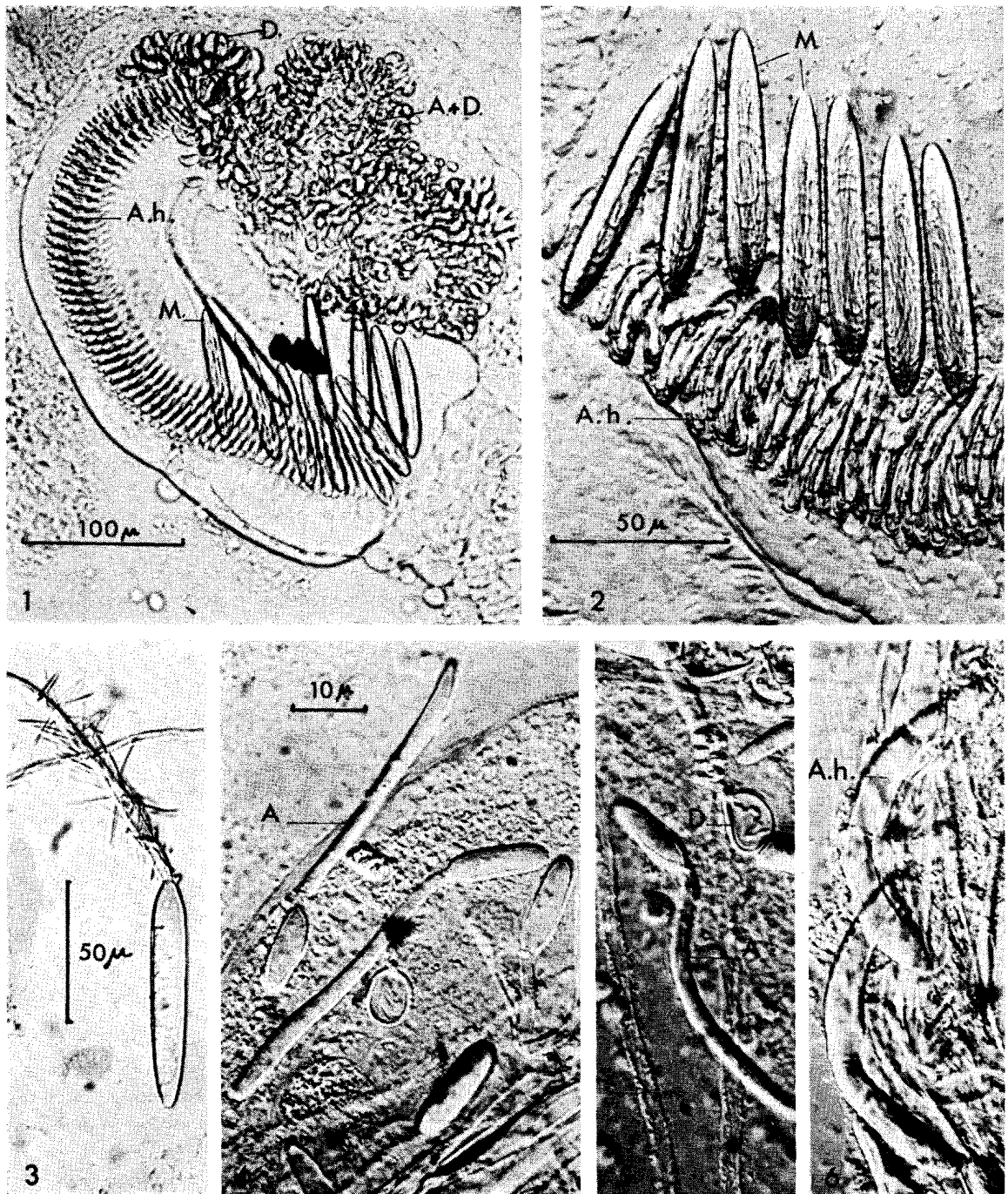


PLATE III.

Plate III.

Tentilla and cnidome.

1. Slightly flattened tentillum in lateral view; 2. Detail of cnidoband showing some nematocysts Mastigophores (M) and Anisorhizas (A.h.); 3. Evaginated mastigophore; 4. Evaginated anisorhizas; 5. Evaginated anacrophore (A) and desmonemes (D); 6. Evaginated anisorhizas (A.h.).

the distal part truncated to the left and terminated to the right by a spur where it articulates with the proximal part of the following bract.

The stolon follows ventrally a longitudinal median groove, the gastrozoid and the gonophores are situated in a gutter or hydroecial hollow to the left, perpendicular to this median groove.

The bract has a longitudinal canal joined to the stolon of the colony in its middle part and whose terminal parts (= spur canal of Totton, 1965, non Totton, 1966) run along the bracteal groove, independent of the stolon.

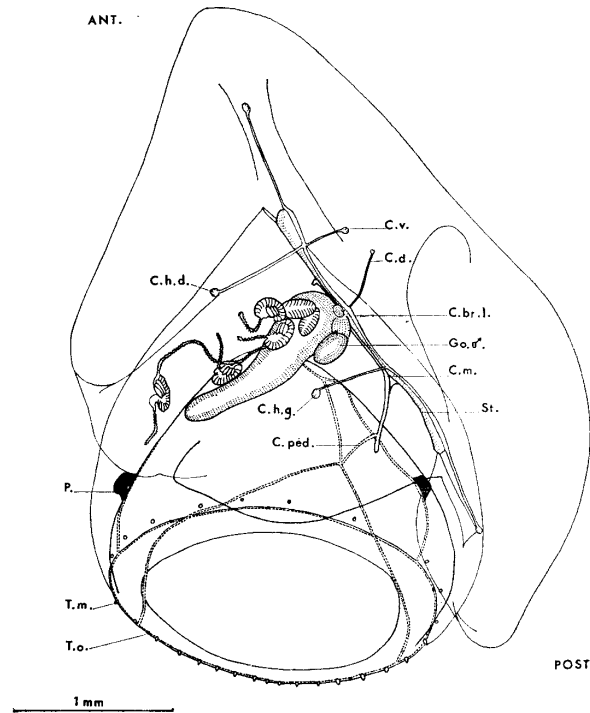


Fig. 2

Lilyopsis rosea Chun

Male cormidium detached from stolon.

C.br.l.: longitudinal bracteal canal; C.d.: dorsal canal; C.h.d.: right hydroecial canal; C.h.g.: left hydroecial canal; C.m.: mantle canal; C.péd.: pedicular canal; C.v.: ventral canal; Go.♂: male gonophore; P.: pigmented lamella; T.m.: marginal tentacle; T.o.: marginal pigmented spot.

The longitudinal canal is ramified into four branches: one of these branches, very fine, is called the dorsal canal, arises towards the middle of the longitudinal canal on a level with the peduncle of the gastrozoid and stretches up to the superior surface of the eudoxid bract, ending at the base of a small cupule; the three other branches are adjacent to the inferior face of the bract and are swollen at their ends. These are: the hydroecial canals, left (or anterior) and right (or posterior), perpendicular to the longitudinal canal and bordering the walls of the hydroecium, and the ventral canal opposite to the left hydroecial canal.

b) *Cormidial bell* (Fig. 2; Pl. II, 5)

The cormidial bell is developed after the gastrozoid and the bract and it appears close to the base of the gastrozoid. It is rounded at its base and conical in its upper part which shows two ridges: a lateral ridge lodged in the hydroecial groove of the

eudoxid bract close to the gastrozoid and a sagittal ridge, situated in the median groove of the bract. These two ridges fuse anteriorly to form a flattened spur.

The pedicular canal is situated posteriorly at the apex of the umbrella cavity, and gives rise to three radial canals, two latero-posterior and an anterior canal, which then divides into two latero-anterior canals. These have in their sub-terminal regions an orange-red pigmented platelet, arranged in the mesogloea, perpendicular to the subumbrella.

In addition, the cormidial bell possesses, prolonging the pedicular canal, a mantle canal inserted on one part of the sagittal ridge and united with the stolon, except at its two extremities.

Finally, the umbrella border of the cormidial cell bears 25-30 small pyriform tentacles more or less regularly arranged, as well as some pigment spots, inserted on small oval thickenings, alternating with the tentacles. (Pl. II, 7).

c) *Gonophores* (Pl. II, 6).

The male and female cormidia alternate more or less regularly along the stolon and, in each cormidium, three or four, unequally developed gonophores are grouped into a bouquet, at the base of the gastrozoid. They bear some small medusoids whose manubria, fusiform in the males, spherical in the females, carry the genital elements. In culture, these cormidia are detached before having emitted their sexual products. Later the gonophores are liberated and the gametes emitted. In the sea, one collects some ripe cormidia, isolated or in groups of two to three.

d) *Tentacle and cnidome* (Pl. III).

The gastrozoid, inserted onto the stolon in the middle of the bract, bears at its base a tentacle, armed with numerous tentilla. They have the classical structure of tentilla of calycophoran siphonophores, with a peduncle, cnidoband and stinging terminal filament.

One encounters there the four categories of nematocysts typical, for the most part, of calycophores (Weill, 1934): anacrophores, desmonemes, anisorhizas, microbasic mastigophores.

The very numerous anisorhizas are aligned into seven parallel rows along all the length of the "boutant urticant", forming the cnidoband. The microbasic mastigophores, 7 to 10 in number, are arranged in two rows in the centre of the cnidoband which is folded back on itself. Some desmonemes, equally few in number, are arranged in a corona at the distal end of the cnidoband. The terminal filament is garnished with anacrophores and desmonemes.

1) *Anacrophores* (Pl. III, 4)

Cylindrical capsule measuring $15 \times 15 \mu\text{m}$; long evaginated tube of $45 \mu\text{m}$ length, slightly inflated in the distal part, slightly arched.

2) *Desmonemes* ((Pl. III, 5)

Pyriform capsule measuring $15 \times 9 \mu\text{m}$ for the larger ones situated in the cnidoband and $9 \times 5 \mu\text{m}$ for the smaller ones in the terminal filament.

3) *Anisorhizas* (Pl. III, 6).

Long, pyriform capsule narrowing at the summit and slightly arched, measuring $30 \times 5 \mu\text{m}$; hampe enlarged at its base.

4) *Microbasic mastigophores* (Pl. III, 3).

Fusiform capsule, almost cylindrical, save at its extremities where they are thinner, a little narrower at the base than at the apex; they measure $80 \times 13 \mu\text{m}$: axial body reaching into the depth of the capsule; evaginated hampe slightly less in length than the capsule ($75 \times 5 \mu\text{m}$), armed along its entire length with numerous spines, $15 \mu\text{m}$ in length; terminal tube long, $3 \mu\text{m}$ in diameter, and bearing small spines.

N.B. We have found on the cormidia of *Lilyopsis rosea* some young hyperiid amphipods of the family Pronoidae, belonging perhaps to the genus *Eupronoe* (after Philippe Laval whom we thank).

DESCRIPTION OF THE CALYCONULA PHASE OF *LILYOPSIS ROSEA*

(Fig. 3 A and B; Pl. I, 6)

The specimen is of the larval morphological type. It is comprised of a single nectophore, a primary gastrozoid with its tentacle and the outline of the stolon which has begun budding.

The *nectophore*, of large size (3.5 mm in height, 4.2 mm in diameter) is almost hemispherical.

The *subumbrella*, large with base having a large subumbrella opening, is covered in a thick layer of mesogloea (half the height of the nectophore).

The *hydroecium*, situated ventrally in the sagittal plane, is in the form of a horizontal cone, flattened laterally, and quite deep, it opens largely on the ventral border, at the level of the mid-region of the nectophore. Its opening is slightly asymmetric, the right wing being more developed than the left one.

The *somatocyst*, little developed, is made up of a peduncle (1/3 mm long) running along the depth of the hydroecium and a distal, fusiform part (1/3 mm long) penetrating into the mesogloea, in the prolongation of the axis of the hydroecium. This somatocyst seems damaged at its extremity and it is possible that its normal shape is larger.

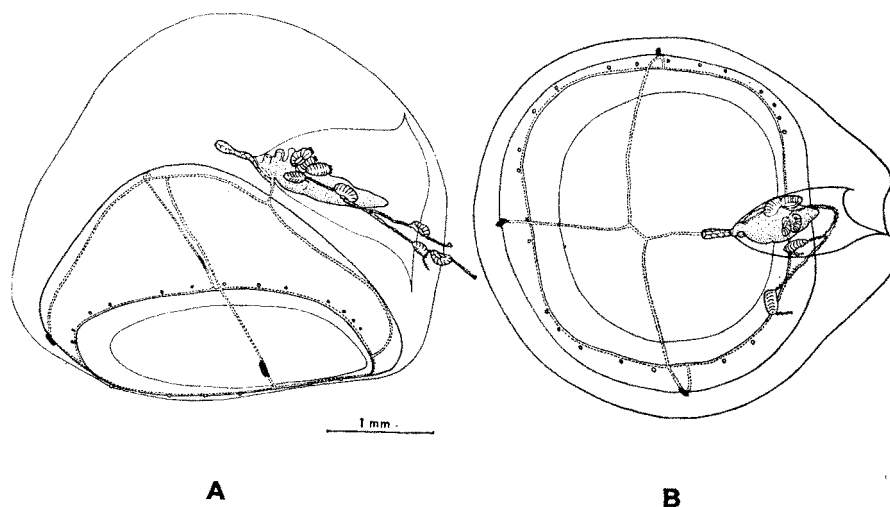


Fig. 3.

Larval "calyconula" phase of *Lilyopsis rosea* Chun

A: lateral view; B: apical view.

The *four radial canals* are not concurrent, an exceptional character for the nectophores of siphonophores. The very distinct pedicular canal, which joins the nectosac ventrally at about two thirds the height from its base, only gives rise to two radial canals; the short ventral canal and the longer dorsal canal, passing over the apex of the nectosac, before joining the marginal canal. The two lateral canals branch perpendicularly from the dorsal canal at two, closely associated, points, situated at the apex of the nectosac, the insertion of the left lateral canal being the more dorsal.

These lateral canals directly join, without bends, the marginal canal on the border of the subumbrella.

An orange-red pigmented lamella is inserted along the subterminal part of each lateral canal and on the dorsal canal. These spots stretch into the mesogloea, perpendicular to the subumbrella.

The border of the subumbrella bears a corona of very small, rudimentary, pyriform tentacles and some pigmented patches equally minute, a rare character in siphonophores.

The stolon, always very short, is inserted into the depth of the hydroecium where it is retained completely. It bears a bud of a nectophore, a bud of a cormidium and a well-developed primary gastrozoid. With its tentacle armed with numerous tentilla.

DISCUSSION

The nectophore of the calyconula described, shows the general morphology of the two types of nectophore of the colony of *Lilyopsis rosea*, and possesses, like them, some small tentacles and pigment spots on the border of the umbrella.

On the other hand, in this calyconula, the somatocyst is simple, the lateral canals are not sinuous and they terminate at the apex of the nectosac; these lateral canals and the dorsal canal bear a platelet of red pigment on their subterminal parts. All these characters are found in the N_1 nectophore adult colonies customarily found in *Lilyopsis rosea*.

Although these differences existing between the N_1 and the nectophore of the calyconula, concerning the shape and size of the somatocyst and hydroecium – differences tied to age, in our opinion –, we think that the N_1 nectophore is nothing other than the nectophore of the calyconula having enlarged and persisted during a large part of the life of the colony. By the side of this nectophore which we have identified as a ‘larval type’ nectophore, is developed a N_2 nectophore with sinuous lateral canals, with a bifid somatocyst which we call the nectophore of the ‘adult type’. In our samples, we have always found colonies simultaneously possessing the two types of nectophore; some of the younger ones, with a short stolon, have the N_2 nectophore of much smaller size than the N_1 one (Pl. I, 3). If one maintains these colonies with the two types of nectophores in culture, the N_1 type nectophore falls off after a certain time and, in its place, is developed a N_2 type nectophore. One has, then, a colony with two identical N_2 type nectophores (Pl. I, 4) These nectophore are themselves caducous and we have been able to follow their replacement by the budding of nectophores always of the N_2 type.

We have found in the same colony, the four specific characters considered for the diagnosis of the different species of some authors, namely: simple somatocyst, bifid somatocyst; straight lateral canals; sinuous lateral canals. But we have never observed, in the same nectophore, the association of simple somatocyst, sinuous lateral canals (Metschnikoff, 1870; Bedot, 1895) or the association bifid somatocyst, straight lateral canals (Moser, 1917).

We think, meanwhile, that the descriptions of these authors apply also to the species *Lilyopsis rosea*. The contradictions that have been revealed can be explained by observations of incomplete colonies or in a poor state (given their extreme fragility) and by the existence of two types of nectophore in the colony during the largest part of the life cycle.

Diagnosis

This study leads us to the following diagnosis: Prayine siphonophore, with two opposed nectophores measuring up to 1 cm in height, with a very well developed nectosac. Nectophores generally different: the one, of larval origin, with a simple somatocyst and straight lateral canals; the other, of adult type, with a bifid somatocyst and sinuous lateral canals. These two nectophores can be replaced by some nectophores of the second type. Cormidia with a cormidial swimming bell and gonophores of small size, bract with dorsal canal inserted in the middle of the longitudinal canal and ventral canal opposed to left hydroecial canal. Presence of rudimentary tentacles and pigment spots on the border of the umbrella of nectophores and the cormidial bells and some platelets of pigmentation in certain of their radial canals.

Conclusions

This study details the morphological characters of *Lilyopsis rosea* Chun and describes the previously unknown calyconula stage.

The colonies maintained in culture have shown a continuous renewal of their nectophores. They possess, at first, two nectophores of different types, N₁ and N₂, then, after the detachment of the N₁ nectophore, two nectophores of the same N₂ type.

Knowledge of the calyconula allows the interpretation of the N₁ nectophore as the original larval or primary one, persisting throughout the greater part of the cycle of the colony.

This study leads us also to retain only one species, *Lilyopsis rosea* Chun, amongst all the species attributed so far to the genus *Lilyopsis*.

BIBLIOGRAPHY

- Chun, C. 1885. Ueber die cyclische Entwicklung der Siphonophoren. 2. *S.B. preuss. Akad. Wiss. for 1885* pp. 511-529, 1 pl.
- Fewkes, J.W. 1880. Contribution to the knowledge of the tubular jelly fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, pp. 127-146, 3 pls.
- Fewkes, 1883. The Siphonophores. *Amer. Nat.* **17**, 833-845, 6 figs..
- Graeffe, E. 1860. Beobachtungen über Radiaten und Wurmer. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.* **17**, 1-59, 10 pls.
- Metschnikoff, E. 1870. Contributions to the knowledge of Siphonophores and Medusae (in Russian). *Mem. Soc. Amis Sci. nat. Moscou* **8**, 295-370, 6 pls..
- Moser, F. 1917. Die Siphonophoren der Adria und ihre Beziehungen zu denen des Weltmeeres. *S.B. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Klasse, Abt.* **1, 126: 9**, 703-763, 3pls., 1 fig..
- Moser, F. 1924. Die Larvalen Verhältnisse der Siphonophoren in neuer Beleuchtung. *Zoologica, Stuttgart* **28: I (73)**, 1-52, 5 pls., 25 figs..
- Totton, A.K. 1965. A synopsis of the Siphonophora. *Trustees of the Brit. Museum (Nat. Hist.)*, London. 230 pp., 153 figs., 40 pls..
- Totton, A.K. 1966. The eudoxid stage of *Lilyopsis rosea* Chun (Siphonophora, Prayidae). *Ann. Mag. Nat. Hist. London* **9**, 9-10, 3 figs.
- Weill, R. 1934. Contribution à l'étude des Cnidaires et de leur nématocystes. 1. – Recherches sur les nématocystes (morphologies, physiologie, développement). 2. – Valeur taxonomique de cnidome. *Trav. St. zool. Wimeraux* **10/11**, 701 pp.