

CHAPITRE XXV

SIPHONOPHORES

par

G. TRÉGOUBOFF

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Les Siphonophores sont des Cœlentérés marins holoplanctoniques, considérés actuellement comme proches des Hydriaires Gymnblastiques. Quelques-unes de leurs formes méditerranéennes ont été décrites, pour la première fois et d'une manière reconnaissable, par FORSKAL dans son travail posthume, publié en 1775. Elles ont été réétudiées ensuite, avec plus de précision, également en provenance de la Baie de Villefranche et de la Mer de Nice, par VOGT en 1854.

La majorité des Siphonophores sont extrêmement fragiles et ne peuvent être récoltés intacts et en parfait état qu'avec beaucoup de précaution et, de préférence, en voisinage immédiat de certains Laboratoires maritimes, parmi lesquels celui de Villefranche-sur-Mer, localité justement réputée, depuis VOGT, pour la facilité qu'elle présente pour la capture de ces Cœlentérés infiniment délicats. Leur préparation et la conservation exigent également le recours aux ressources d'un Laboratoire bien outillé.

De nombreuses formes exotiques, de haute mer ou bathypélagiques, ont été décrites depuis VOGT d'après les échantillons récoltés au cours de diverses expéditions océanographiques. Malheureusement les Siphonophores, d'une fragilité extrême et qui se dissoient au moindre choc, se présentent, le plus souvent, dans les pêches planctoniques sous forme d'éléments isolés, détachés des colonies et plus ou moins « roulés » dans les filets. En outre, comme ils sont généralement fixés sans anesthésie préalable, pourtant absolument indispensable, ils sont plus ou moins fortement contractés et altérés. Leur reconnaissance, ainsi que la reconstitution des colonies, sont ainsi malaisées, sont susceptibles de provoquer des confusions et donnent lieu à des descriptions pour le moins incomplètes et souvent erronées ou contradictoires.

On doit reconnaître cependant qu'à la suite des recherches de divers auteurs, échelonnées sur 175 années depuis leurs premières descriptions dues à FORSKAL, la morphologie et le développement de nombreuses formes sont connus actuellement d'une manière satisfaisante.

Il n'en était pas de même, jusqu'à ces derniers temps, de l'origine des Siphonophores et des affinités entre leurs divers ordres. En ce qui concerne la première, diverses théories ont été émises à ce sujet. L'une, polypomorphe, faisait dériver les Siphonophores des Hydriaires ; l'autre, médusomorphe, des Méduses proliférantes, et même d'une combinaison d'un polype et d'une méduse pour les « Siphonophores » classés dans l'ordre des Chondrophorides. Ces théories viennent d'être résumées et longuement discutées par

LELOUP dans son excellente mise au point de la question des Siphonophores, parue en 1954, qui rend inutile leur exposé plus détaillé dans le cadre de ce Manuel.

En ce qui concerne les affinités de divers ordres des Siphonophores, GARSTANG a émis récemment (1946) l'opinion que la classe des Siphonophores, telle qu'elle est présentée dans les Traités classiques de Zoologie descriptive, n'est pas homogène et que les Siphonophores Disconanthes ou Chondrophorides, représentés dans la Méditerranée par 2 genres, *Vevelia* et *Porpita*, s'éloignent singulièrement des Siphonophores Siphonantes et semblent être plus proches des Hydriaires Gymnoblastiques. La théorie de GARSTANG, admise par LELOUP (1954), a été développée, indépendamment de ce dernier auteur, par TOTTON (1954), qui arrive à la conclusion que les Chondrophorides doivent être rapprochés des Hydriaires Gymnoblastiques *Tubulariidae* et en particulier des Margellopsidés.

Grâce à l'obligeance de l'auteur, nous avons pu prendre connaissance du travail, en cours d'impression de PICARD (1955), qui semble résoudre définitivement la question de la vraie nature des Velelles méditerranéennes. Les Velelles n'ont rien à voir avec les Siphonophores vrais, mais sont des Hydriaires coloniaux planctoniques, ayant produit, par suite de leur adaptation à la vie pélagique, par la transformation de la partie aborale de leur polype initial, un flotteur, ou mieux, un substratum flottant émergé, sur la face inférieure immergée duquel se développent les nombreux polypes, semblables, par leur organisation et la structure, à ceux du genre *Zanclea* et ayant le cnidome identique à celui de ces derniers. En conséquence, les Velelles (et probablement les Porpites, dont l'étude est en cours), doivent être placées, comme nous l'avons déjà indiqué dans le chapitre consacré aux Anthoméduses, dans la famille des *Pteronematidae* (= *Zancleidae*) et elles n'ont ainsi aucun rapport avec les *Tubulariidae Margellopsidae*, comme le présumait TOTTON.

Toutefois, la description des Pseudo-Siphonophores Chondrophorides, seuls Hydriaires pélagiques méditerranéens connus actuellement, sera faite dans ce chapitre, avant celle des vrais Siphonophores Siphonantes, lesquels se trouvent ainsi être réduits aux 3 ordres classiques suivants : les Cystonectes, les Physonectes ou Physophorides et les Calycophores ou Calycophorides.

PSEUDO-SIPHONOPHORES CHONDROPHORIDES

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

L'incorporation parmi les Siphonophores vrais de 2 genres des Hydriaires pélagiques méditerranéens *Vevelia* et *Porpita*, qui se sont adaptés à la vie pélagique d'une manière si particulière, était justifiée principalement par l'existence chez eux d'un appareil statique de nature cartilagineuse, flottant à l'état d'émission à la surface de la mer. Le flotteur des Velelles (Pl. 74, fig. 1) a la forme d'un disque elliptique, surmonté d'une voile triangulaire, posée perpendiculairement et en diagonale sur la surface du disque. Chez les Porpites le disque est circulaire, légèrement bombé au centre, sans voile. Les flotteurs montrent la structure cloisonnée et sont constituées par des chambres concentriques, sécrétées successivement par la partie aborale du polype initial, qui s'est étalée et continue de s'élargir au fur et à mesure de la croissance. Comme le fait remarquer PICARD, ce processus de cloisonnement est tout à fait comparable à celui de la formation des feuillets successifs, sécrétés par le périsarque de la partie aborale de la plupart des polypes *Pteronematidae*, chez lesquels la base du polype initial de la colonie présente le cloisonnement semblable, et se fait également en largeur.

Le tissu enveloppant le flotteur est parcouru par un système compliqué de canaux endodermiques, ainsi que par des tubes chitineux aéritifères, la respiration des Velelles et des Porpites étant devenue aérienne par suite de l'émergence normale de leurs flotteurs à la surface de la mer (Pl. 74, fig. 2, tr.).

Le flotteur des Velelles adultes n'a plus son pore apical ouvert, qui existait chez les stades jeunes; il est percé à sa surface supérieure d'une douzaine de petits orifices appelés les stigma(st), disposés par paires des 2 côtés de la voile. Le pore apical ne semble pas exister dans les flotteurs des Porpites, et ses nombreux stigma sont disposés sans ordre sur sa surface supérieure.

La surface inférieure immergée du flotteur sert de substratum flottant à toute une colonie de polypes. Au centre du disque fait saillie la partie orale du polype initial, désignée par les auteurs sous le nom de « l'unique gastrozoïde » de la colonie (pi). Autour de lui sont disposés, chez les Velelles, plusieurs ellipses de polypes, semblables par leur organisation à ceux du genre *Zanclea* (Pl. 74, fig. 3). Ils ont une bouche fonctionnelle, la surface de leur corps est parsemée de boutons nématocystiques sessiles, et ils portent sur leurs pédoncules les bourgeons médusoïdes aux divers stades du développement. A la périphérie du flotteur sont insérés « les tentacules ou les dactylozoïdes », simples, filiformes, qui sont, en réalité, des polypes machozoïdes (mach), contenant dans leur ectoderme 2 bandes longitudinales de nématocystes sténotèles. L'étude du cnidome des Velelles adultes a permis à PICARD de constater sa ressemblance frappante avec celui des *Pteronematidae*.

Chez les Porpites le polype initial de la colonie est entouré de plusieurs cercles concentriques de polypes, et leurs machozoïdes sont ramifiés avec des capitulations pédonculées, bourrées de boutons nématocystiques.

REPRODUCTION SEXUÉE

La modalité de la reproduction sexuée des Velelles et des Porpites fournit un élément de plus en faveur de leur nature hydroïde. En effet, les bourgeons médusoïdes des polypes (Pl. 74, fig. 4) se détachent d'eux sous forme de petites Anthoméduses encore immatures, décrites sous le nom de *Chrysomitra* par GEGENBAUR pour celles des Velelles, et de *Discomitra* par HAECKEL pour les Porpites. PICARD (1955) a donné une bonne et exacte figure de la Chrysomitre (Pl. 74, fig. 5); quant aux Discomitres on n'a, pour le moment, que les images insuffisantes de HARTLAUB et de DELSMANN (Pl. 74, fig. 9, 10).

Les Chrysomitres sont de petites Anthoméduses, pourvues d'un manubrium avec la bouche close. Sur le bord ombrelinaire sont insérés 4 tentacules, qui peuvent être tous abortifs, réduits aux épaississements basaux; mais généralement 1 ou 2 parmi eux sont plus ou moins développés et se terminent par des têtes arrondies, à l'intérieur desquelles PICARD a découvert les nématocystes eurytèles macrobasiques (Pl. 74, fig. 6), dont les foyers cnidogènes existent dans les bulbes tentaculaires. Les nématocystes des Chrysomitres, par leur emplacement, la forme et la structure, sont semblables à ceux qui existent dans l'intérieur des capsules de 2 tentacules opposés de jeunes méduses de *Zanclea*. Pour compléter la ressemblance, sur l'exombrelle des Chrysomitres on constate la présence de 4 poches ectodermiques contenant de nématocystes sténotèles, disposition qu'on retrouve également chez les méduses de *Zanclea*.

Le cnidome complet des Velelles, y compris celui de leurs Chrysomitres, se compose ainsi des nématocystes sténotèles atriches allongés et des nématocystes eurytèles macro-

basiques ; il est, en conséquence, bien différent de celui des Siphonophores vrais, lequel pourrait être dérivé, à la rigueur, du cnidome des *Tubulariidae*.

Le long des 4 canaux radiaires et du canal circulaire sont groupées en amas les Zooxanthelles, considérées par HOVASSE comme des Dinoflagellés aberrants et décrites par lui sous le nom de *Zooxanthella (Endodinium) chattoni*. Elles existent également dans le tissu du corps des Velelles adultes.

Les Chrysomites monoïques, encore immatures, après leur mise en liberté, tombent généralement au fond de la mer. C'est dans la zone qu'on croit être abyssale qu'elles mûrissent leurs produits génitaux et les émettent dans la mer.

DÉVELOPPEMENT

On ne connaît pas actuellement ni les processus de la fécondation, ni le début du développement de l'œuf des Velelles. Les larves les plus jeunes, désignées sous le nom de conaria, ont été décrites, celles des Velelles par WOLTERECK (1905) du plancton de profondeur de Villefranche-sur-Mer, et celles des Porpites, bien plus tard, par DELSMANN (1925).

La larve conaria de la Velle (Pl. 74, fig. 7) est globuleuse et montre, dans son intérieur un grand sac gastrique d'origine endodermique, coloré en rouge vif. WOLTERECK avait distingué chez les conaria plus âgées 2 parties, l'inférieure et la supérieure. La partie inférieure était, d'après lui, le gastrozoïde primaire, pourvu d'une bouche, et la partie supérieure, avec l'ébauche de 2 tentacules larvaires, courts et pleins, était une méduse, l'ébauche du futur flotteur. Suivant l'interprétation de WOLTERECK, la larve conaria était un organisme particulier, résultant de la fusion d'un polype et d'une méduse. La théorie de WOLTERECK a été abandonnée, et les auteurs récents, tels que GARSTANG, LELOUP et TOTTON ont homologué le stade conaria des Velelles avec les larves actinules des *Tubulariidae*.

Les stades ultérieurs du développement des conaria, désignés sous le nom de ratarula et rataria, fréquents dans le plancton de surface en hiver, ont été étudiés à Villefranche-sur-Mer par LELOUP. D'après cet auteur, leur développement consisterait en l'individualisation dans la cavité gastrique des canaux radiaires, en le remplacement de 2 « tentacules » larvaires primitifs par des ébauches des « tentacules » définitifs, c'est-à-dire des machozoïdes, qui se développent en premier lieu, en la diminution progressive du sac gastrique qui prend la forme d'un polype, en même temps que sa partie basale s'aplatit, s'élargit et se transforme en un substratum flottant (flotteur) encore simple, non cloisonné, mais déjà pourvu d'une petite voile bilobée avec un pore apical ouvert et 2 stigma (Pl. 74, fig. 8). Les stades ultérieurs du développement des rataria ressemblent aux petites Velelles. La voile a pris sa forme définitive, le pore apical a disparu, et les 12 stigma se sont creusés à la surface du disque.

Le développement des Porpites, d'après DELSMANN, est assez semblable à celui des Velelles ; toutefois leur larve, qui succède au stade de conaria, appelée disconula, suit une évolution différente de celle de ratarula, puisque, dès le début, elle commence à prendre l'apparence d'une jeune Porpite.

PHYSIOLOGIE

MOTILITÉ. — S'il est indéniable que les jeunes stades des Velelles-ratarula et rataria peuvent vivre à l'état d'immersion, monter vers la surface et s'immerger à volonté, il ne semble pas, par contre, que les Velelles adultes aient la même possibilité. Leur

flotteur doit se trouver en état d'émersion constante, et, en conséquence, les Velelles sont les jouets des vents et des courants, flottent passivement au gré de ces derniers et sont souvent rejetées sur les rivages en quantités considérables. Les Velelles périssent également en pleine mer quand elles sont renversées et que leurs flotteurs sont immergés, car elles sont incapables de reprendre d'elles-mêmes leur position normale.

RESPIRATION. — Par suite de leur mode de vie à l'état d'émersion à la surface de la mer les Velelles et les Porpites présentent une adaptation particulière pour la respiration, qui est devenue chez elles aérienne. Du fond des chambres de leurs flotteurs partent les minuscules tubes, qui se ramifient, chez les Velelles, jusqu'aux parois de divers polypes de la colonie. Ces tubes, tapissés intérieurement de chitine, sont articulés et fonctionnent comme les trachées des Insectes, en assurant ainsi, le flotteur étant en dehors de l'eau, la respiration aérienne. On a calculé que chez les Velelles tous les éléments de la colonie se contractent 2 fois par minute; l'air est chassé des trachées, sort des chambres du flotteur par les stigma, et il est renouvelé ainsi continuellement.

ÉCOLOGIE. BIOLOGIE

Les Velelles et les Porpites vivent normalement en haute mer, où les premières peuvent constituer des bancs immenses, s'étendant sur des dizaines de kilomètres carrés. Les Velelles adultes sont poussées par les vents du Sud vers les côtes métropolitaines en avril, surtout en mai, et parfois en juin. Elles reparaisseont ensuite à nouveau, en petite quantité et de taille moindre, en août-septembre et sont généralement accompagnées à ce moment de petites Porpites, ne dépassant pas 3 cm de diamètre. Les conaria des Velelles se rencontrent parfois dans le plancton de surface à Villefranche-sur-Mer en octobre, après les fortes tempêtes de l'équinoxe d'automne, où ils sont amenés à la suite de la montée à la surface des couches profondes. Les ratarula et les rataria font leur apparition à la surface généralement en février-avril.

Les Velelles servent de nourriture aux divers Mollusques. Les Janthines, soutenues à la surface de la mer par leurs flotteurs-oothèques, accompagnent généralement les bancs de Velelles, dont elles se nourrissent. Près des côtes africaines on capture souvent le Mollusque Nudibranche *Glaucus*, et près des côtes métropolitaines on observe en mai la curieuse remontée à la surface d'un autre Nudibranche, *Fiona marina*, qui, comme *Glaucus*, « nettoie » les Velelles et attache ensuite sa ponte à leurs flotteurs dénudés. Pendant le reste de l'année *Fiona marina* est benthique et vit dans les prairies des Posidonies par 15-20 mètres de profondeur.

Les Velelles sont consommées également par les Sélaciens *Squatina squatina* L., appelés vulgairement les Anges. Ces Sélaciens sont abondants, encore actuellement, dans la Baie de Nice, à laquelle ils ont donné son nom, où ils vivent par 100 mètres de profondeur environ. Il nous a été donné d'observer, bien souvent qu'au moment de l'arrivée massive des Velelles près des côtes au mois de mai, les nombreuses Squatines montent à la surface et « happent » les Velelles en grande quantité.

CLASSIFICATION

Les 2 formes méditerranéennes des Chondrophorides, décrites plus haut, sont classées en 2 familles, comprenant chacune 1 genre avec l'unique espèce.

Fam. des VELELLIDAE (Brandt).

g. *Velella* (Lamarck), espèce *velella* Linné.

Fam. des PORPITIDAE BRANDT.

g. *Porpita* Lamarck, espèce *porpita* Linné (= *umbella* Müller).

On doit remarquer cependant que par suite du rattachement des « Chondrophorides » aux Hydriaires Gymnoblastiques et de leur incorporation dans la famille des *Pteronematidae* les noms de 2 familles doivent disparaître.

INDICATIONS PRATIQUES

Il est préférable d'anesthésier les Velleles et les Porrites au Chlorure de Magnésium avant la fixation. On obtient ainsi leurs machozoïdes parfaitement étendus et on facilite en même temps le détachement des bourgeons médusoïdes de leurs polypes.

Ouvrage à consulter

1955. PICARD, J. — Les Hydroïdes *Pteronematidae*, origine des « Siphonophores » *Chondrophoridae*. — *Bull. Inst. Océanogr.*, n. 1059.

Explications des planches

Planche 74. PSEUDO-SIPHONOPHORES CHONDROPHORIDES

Fig. 1. *Velella velella* (Linné), *in vivo*, d'après Steuer; fig. 2. Schéma d'une Vellelle, d'après Schneider (fl-compartiments du substratum flottant (flotteur); gon-gonozoïdes-polypes avec boutons nématocystiques sessiles; mach-machoziodes=tentacules=dactylozoïdes *auct.*; pi-partie orale du polype initial de la colonie=gastrozoïde *auct.*; st-stigma; tr-tubes aéifères trachéiformes; v-voile); fig. 3. Polype (=gonozoïde) de la Vellelle avec boutons nématocystiques sessiles et les ébauches des bourgeons médusoïdes, d'après Picard; fig. 4. Bourgeon médusoïde de la Vellelle, venant de se détacher, d'après Vogt; fig. 5. Chrysomitre de la Vellelle, d'après Picard; fig. 6. Nématocyste eurytèle macrobasique des tentacules de *Chryzomitra*, d'après Picard; fig. 7. Stade *conaria* de la Vellelle, d'après Woltereck; fig. 8. *Conaria* de la Vellelle, plus âgée, avec les ébauches du « flotteur » et des premiers « tentacules » (= machozoïdes), d'après Woltereck; fig. 9. Bourgeon médusoïde, venant de se détacher de la Porrite, d'après Vanhoffen; fig. 10. Discomitre de *Porpita*, d'après Delsmann.

SIPHONOPHORES VRAIS OU SIPHONANTES

Les Siphonophores Siphonantes présentent une très grande diversité au point de vue morphologique. Il est nécessaire de décrire, en conséquence, les représentants de leurs 3 ordres, en commençant par celui des Physonectes, le plus complexe et possédant tous les éléments constitutifs d'une colonie typique de Siphonophores.

ORDRE DES PHYSONECTES OU DES PHYSOPHORIDES

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

Un Siphonophage Physonecte se présente sous l'aspect d'une colonie polymorphe en forme d'une guirlande (Pl. 75, fig. 1), constituée par une tige creuse, appelée le stolon (st), dont une extrémité, considérée comme antérieure, est dilatée et porte le nom de pneumatophore (pn). Le stolon est revêtu extérieurement par l'épiderme et intérieurement par l'endoderme cilié. Entre ces 2 feuillets existe une lame anhiste de mésoglée, contenant un manchon musculaire, dont les contractions provoquent générale-

ment la torsion du stolon en spirale plus ou moins serrée. Sur un côté du stolon, et sur toute sa longueur, considéré comme ventral, existe un sillon ou une gouttière, dit générateur, sur lequel naissent, par bourgeonnement, dans des endroits déterminés, les divers éléments constitutifs de la colonie.

PNEUMATOPHORE. — Le mode de formation et la structure du pneumatophore montrent qu'il n'était, au début, qu'un bourgeon médusoïde, ayant évolué dans un but particulier (Pl. 75, fig. 2). Son pôle antérieur est percé généralement par un pore (p), correspondant à l'orifice ombrellaire, non ouvert en permanence; son intérieur est rempli de gaz (r), sécrété par l'épithélium, qui tapisse sa partie basale (ectsc). Le pneumatophore est ainsi un réservoir de gaz et joue le rôle d'un appareil statique qui facilite le maintien de la colonie en équilibre dans la mer. Les parois du pneumatophore sont traversées par les canaux radiaires et circulaire, disposés comme chez une Hydro-méduse.

NECTOSOME ET CLOCHES NATATOIRES. — La partie plus ou moins longue du stolon, adjacente au pneumatophore, porte le nom de nectosome (Pl. 75, fig. 1, N). En dessous du pneumatophore existe une zone de bourgeonnement (Pl. 75, fig. 1, zbn), sur laquelle naissent les cloches natatoires, médusoïdes, les plus jeunes étant situées le plus près du pneumatophore (cln). Les cloches natatoires (Pl. 75, fig. 3) ont la conformation de petites Anthoméduses, comprimées latéralement, et elles sont attachées au stolon par des pédicules creux (ped), partant de leurs pôles aboraux. Elles n'ont pas de manubrium, de tentacules marginaux, ni d'organes sensoriels, et leurs parois sont traversées par 4 canaux radiaires (cnr) et le canal circulaire marginal (cnc) et contiennent des fibres musculaires (fm). Les contractions de ces dernières, ainsi que du velum (vel), plus ou moins synchroniques, font progresser la colonie et facilitent son maintien en état de flottabilité dans la mer. Le nombre et la disposition des cloches natatoires sur le nectosome varient suivant les familles des Physonectes; elles sont disposées sur ce dernier en 2 ou plusieurs séries longitudinales, soit droites, soit plus ou moins spiralées.

SIPHOSOME ET CORMIDIES. — A partir de la partie inférieure du nectosome, tout le reste du stolon jusqu'à son extrémité postérieure est désigné sous le nom de siphosome (Pl. 75, fig. 1, S). Au-dessous du nectosome existe, sur le sillon générateur du stolon, une autre zone de bourgeonnement, sur laquelle naissent les divers éléments différenciés de la colonie (zbs). Ces derniers, généralement de 4 types différents, sont groupés en une association appelée la cormidie (c). Par suite de l'allongement constant de la zone de bourgeonnement du siphosome, les cormidies les premières formées, donc les plus âgées, sont refoulées vers l'extrémité postérieure du siphosome, tandis que les ébauches des cormidies les plus jeunes apparaissent tout en haut de la zone de bourgeonnement. L'extrémité terminale du stolon est constituée généralement par le gastrozoïde primaire larvaire, muni de son filament pêcheur, qui peut être soit fonctionnel, soit dégénéré, et parfois fermé (Pl. 75, fig. 4).

La cormidie, morphologiquement typique (Pl. 75, fig. 5), se compose d'un gastrozoïde allongé, creux, d'aspect polypoïde (g), souvent unique par cormidie, qu'on désigne parfois sous le nom de siphon ou de polype nourricier. Le gastrozoïde est attaché au stolon par un pédoncule creux et se trouve ainsi en communication avec le canal de ce dernier (cnst). Son extrémité distale est effilée en une trompe et se termine par la bouche (b), évasée en entonnoir et très contractile, comme l'est d'ailleurs le gastrozoïde entier. La cavité du gastrozoïde, ou l'estomac, tapissée d'endoderme cilié, est différenciée par endroits en 4-16 bandes hépatiques longitudinales, appelées également

bourrelets digestifs (bd), colorées en jaune, brun ou rouge. A la surface externe de la base du gastrozoïde, généralement renflée, existe un bourrelet urticant, avec le foyer cnidogène (fcn), rempli de nématocystes, sur lequel, ou parfois au sommet du pédoncule du gastrozoïde, est inséré le tentacule, dit le filament pêcheur (fp); il se termine en cul-de-sac à son extrémité distale, est creux, et communique avec la cavité du gastrozoïde. Le filament pêcheur, rarement simple, est, le plus souvent, ramifié, et ses branches, appelées tentilles (t), se terminent par des boutons de nématocystes, agencés en bandes ou enfermés dans des corbeilles, dites les cnidosacs (cn), entourées souvent d'un involucre conique (inv). La tentille se termine par une ampoule (amp) et par 1, 2 ou 3 cornes (c) (Pl. 75, fig. 6). Les filaments pêcheurs servent pour capturer et foudroyer les proies; mais comme chaque bouton ayant fonctionné est mis hors d'usage, il est remplacé par un autre, naissant sur une nouvelle tentille, qui se forme à la base du filament pêcheur.

Le deuxième élément de la cormidie porte le nom de dactylozoïde ou de cystozoïde et ressemble, par sa conformation générale, au gastrozoïde (dac). Il peut avoir également à sa base un tentacule, appelé le palpacule (palp); mais ce dernier n'est pas pêcheur, car il est démunie de tentilles et de boutons urticants. L'orifice terminal du dactylozoïde est réduit à un simple pore (p), et il n'existe pas de bourrelets digestifs sur les parois internes de sa cavité. On est enclin à le considérer comme l'organe d'excration; il peut être soit unique, soit en nombre variable dans chaque cormidie.

En haut de la cormidie est situé son troisième élément, d'aspect foliacé, appelé le bouclier ou la bractée (br). Également pédonculée et en communication avec le canal du stolon, la bractée est parcourue par un canal radiaire, simple ou diversement ramifié, et on l'interprète comme étant équivalente, au point de vue morphogénétique, d'un quart de méduse. Parfois absente, la bractée, suivant les formes, peut être soit unique, soit en nombre élevé dans chaque cormidie. Son rôle consiste à contribuer à faciliter la flottaison de la colonie et à protéger en même temps les organes de reproduction sous-jacents, qui représentent le quatrième élément de la cormidie.

Les organes génitaux, mâles et femelles, peuvent être présents dans la même cormidie, qui est ainsi monoïque; mais souvent ils sont dans des cormidies différentes, dioïques; on connaît même quelques cas où toute la colonie est soit mâle, soit femelle. Ils naissent sur des blastostyles sous forme de bourgeons, ayant l'aspect de petites méduses, possédant un velum, un canal circulaire et 4 canaux radiaux, mais dépourvus de tentacules et d'organes sensoriels. Au fond de leurs cavités sous-ombrellaires fait saillie un gros manubrium astome (Pl. 75, fig. 5, g, g), dans l'endoderme duquel se développent les éléments génitaux, qui émigrent ensuite dans la cavité du manubrium. Chaque médusoïde femelle ne produit généralement qu'un seul œuf, lequel sera émis, à la maturité, isolément dans la mer par l'orifice ombrellaire. Les médusoïdes restent ainsi fixés sur les blastostyles, seuls les éléments mâles et femelles sont émis à l'extérieur.

En résumé, les caractères essentiels des *Physonectes* sont les suivants : l'existence chez eux d'un pneumatophore terminal; la présence de nombreuses cloches natatoires sur le nectosome bien développé; la complexité de leurs cormidies et, enfin, leur mode de reproduction sexuée, consistant en émission directe dans la mer de leurs produits génitaux, mûris sur place dans les gonophores sessiles.

Le type morphologique décrit correspond, *grossost modo*, à l'organisation des Siphonophores *Physonectes*. Les diverses modifications concernant le nombre et la disposition des cloches natatoires, la composition et l'emplacement des cormidies sur le

stolon, qui caractérisent les diverses familles de cet ordre, seront décrites dans la partie systématique.

DÉVELOPPEMENT

L'œuf, fécondé dans la mer, après la segmentation égale et totale, évolue en une planule allongée bipolaire, ciliée sur toute sa surface, creuse à l'intérieur, désignée sous le nom de siphonule (Pl. 75, fig. 7). Au stade plus âgé, il se forme au pôle supérieur de la siphonule un bourgeon médusoïde, qui est l'ébauche du futur pneumatophore (epn). Un autre bourgeon se forme latéralement, sur un côté de la siphonule (efp), qui représente l'ébauche du futur filament pêcheur. La siphonule subit ensuite un étranglement circulaire dans sa région moyenne, qui délimite 2 parties : la supérieure et l'inférieure. La première se transformera en un pneumatophore, et la deuxième évolue en gastrozoïde primaire avec son filament pêcheur (Pl. 75, fig. 8). A ce stade la siphonule nage activement, l'ébauche du pneumatophore en avant.

Le développement ultérieur de la siphonule est simple : le bourgeonnement des divers éléments de la future colonie aura lieu sur le côté, considéré comme ventral, entre le pneumatophore et le filament pêcheur. Cette partie du corps de la siphonule s'allonge et montre 2 zones de bourgeonnement, superposées et légèrement espacées entre elles (zbn, zbs) (Pl. 75, fig. 9). Dans la zone supérieure, le futur nectosome, naissent les cloches natatoires et dans la zone inférieure, le siphosome, les cormidies. Le bourgeonnement, accompagné de l'allongement du stolon, a lieu toujours de haut vers le bas, de sorte que les bourgeons les plus inférieurs des 2 zones sont les premiers formés et les plus âgés.

Chez 2 genres de Physonectes *Agalma* et *Halistemma*, la très jeune siphonule présente un aspect particulier par suite de la formation à son pôle aboral, avant la différenciation du pneumatophore, d'un organe particulier en forme de capuchon (Pl. 78, fig. 11, b¹). Il porte le nom de bouclier primaire et peut être, soit unique, soit être accompagné de boucliers secondaires (b²), (fig. 11, 12). On l'interprète comme étant équivalent de la cloche natatoire larvaire des Siphonophores Calycophorides. Il semble que son rôle est de faciliter la flottaison de la larve, encore dépourvue de son pneumatophore, et de la protéger en même temps. Sa durée est éphémère, car il disparaît dès la formation du pneumatophore, la larve reprenant à ce moment l'aspect d'une siphonule typique.

ORDRE DES CYSTONECTES

Les Siphonophores Cystonectes sont caractérisés par l'existence chez eux d'un pneumatophore volumineux, soit simple, soit transformé en un énorme flotteur vésiculeux, cloisonné, de nature non cartilaginoïde, par l'absence des cloches natatoires et par la simplicité relative de leurs cormidies.

On prendra comme type de l'ordre *Physalia physalis* L., forme essentiellement atlantique, ramenée parfois près des côtes métropolitaines méditerranéennes par les vents du Sud au mois de mai. L'organisation d'une Physalie adulte (Pl. 76, fig. 1) est complexe et surtout très confuse ; elle devient, toutefois, compréhensible quand on étudie d'abord son développement, qui est assez bien connu actuellement.

La plus jeune larve connue de la Physalie, appelée cystonule (Pl. 76, fig. 2), est constituée par un pneumatophore antérieur ovoïde (pn), fermé au début, mais qui ne tarde pas de s'ouvrir à l'extérieur par un pore apical (Pl. 76, fig. 3, pa), et d'une

première cormidie postérieure, réduite à un gastrozoïde (g), pourvu de son filament pêcheur larvaire (fpl). Le pneumatophore, dont la partie basale interne est tapissée d'épiderme sécrétant le gaz, s'étend, en grandissant, jusqu'au gastrozoïde primaire et finit par se coucher sur le côté. Sur sa face ventrale immergée se forment, par bourgeonnement, les cormidies secondaires, les plus jeunes naissant le plus près de l'apex du flotteur (Pl. 76, fig. 4, c). Chaque cormidie se compose (Pl. 76, fig. 4, 5) d'un gastrozoïde, d'un dactylozoïde ou cystozoïde astome avec un filament pêcheur simple, sans tentilles, et d'un gonophore ramifié (gon), implanté sur le pédoncule du dactylozoïde. Parallèlement avec la formation des cormidies secondaires l'intérieur du flotteur se divise par des crêtes ou des cloisons (cr) verticales en 6-8 compartiments, lesquels se subdiviseront ultérieurement en nombreux compartiments secondaires.

Le développement ultérieur consiste en la formation sur les pédicules des cormidies secondaires d'autres cormidies, dites tertiaires, et ainsi de suite pour les cormidies de 4^e, 5^e et 6^e ordres. Avec l'âge, l'organisation d'une Physalie adulte devient ainsi de plus en plus touffue et confuse.

En ce qui concerne les organes de reproduction on admet, depuis HAECKEL, qu'ils se forment de la manière suivante. Chaque cormidie, au début de sa formation, bourgeonne 2 gastrozoïdes jumeaux, dont un serait astome, mais pourvu d'un filament pêcheur, et l'autre aurait une bouche fonctionnelle et n'aurait pas de filament pêcheur. C'est le gastrozoïde à bouche close qui bourgeonnerait sur son pédoncule un gonophore ramifié à 5 branches, dont chacune porterait plusieurs petits bastostyles, formant chacun un certain nombre de bourgeons médusoïdes. On suppose, mais cela n'est pas prouvé, que les bourgeons femelles se détacheraient ensuite sous forme de petites Anthoméduses (jamais observées), tandis que les bourgeons mâles restent fixés sur leurs blastostyles et émettent les spermatozoïdes directement dans la mer (1).

A cause de son organisation, rappelant celle des stades larvaires, on considère l'ordre des Cystonectes comme le plus primitif des Siphonophores Siphonantes.

ORDRE DES CALYCOPHORES

Les représentants de l'ordre des Calycophores, qu'on considère actuellement comme étant plus évolués que ceux des Cystonectes et des Physonectes, sont dépourvus de pneumatophores; leurs cloches natatoires, au nombre de 1, 2, ou nombreuses, sont diversement disposées sur le stolon et sont, généralement, soumises à un renouvellement. Leurs cormidies sont plus simples que celles des Physonectes, étant dépourvues de dactylozoïdes; enfin, leur reproduction sexuée se fait, le plus souvent, par l'intermédiaire des complexes cormidiaux, dits eudoxiformes, ou simplement eodoxies, porteurs d'organes génitaux, qui se détachent du stolon en entier, mènent une vie indépendante pendant quelque temps et disséminent, finalement, leurs produits génitaux mûrs dans la mer.

Les Calycophores sont ainsi très polymorphes au point de vue morphologique; on peut les classer, néanmoins, en 3 séries principales.

Sont considérés comme les plus primitifs ceux qui, comme les *Hippopodiidae*, se présentent sous forme de colonies, constituées par un certain nombre de cloches nata-toires, disposées en 2 séries longitudinales et agencées en une sorte de tête globuleuse,

(1) L'interprétation des organes de reproduction de Haeckel est certainement erronée; d'après une communication verbale de Totton les Physalies observées par lui aux Iles Canaries en 1955 se montraient dioïques.

de quelques centimètres de long seulement. Leurs cloches sont soumises à un renouvellement constant, les plus anciennes étant refoulées vers le bas de la colonie et les plus jeunes se trouvant tout près du sommet. Le mode de leur reproduction sexuée est analogue à celui des *Physonectes* et se fait par l'intermédiaire de bourgeons médusoïdes, qui restent attachés au stolon après l'émission dans la mer de leurs produits génitaux mûrs.

Chez les formes de la deuxième série on constate la diminution du nombre de cloches natatoires, se réduisant normalement, dans les colonies adultes, à 2. Parmi elles on peut distinguer 2 cas. Chez les unes les 2 cloches, grandes, globuleuses, à peu près semblables entre elles, sont disposées au sommet de la colonie de manière à être adjacentes, subopposées ou opposées. Dans une colonie adulte toutes les 2 sont néoformées et soumises à un renouvellement continual au fur et à mesure de leur vieillissement. La reproduction sexuée se ferait chez elles par des eudoxies, mais dont le détachement du stolon aurait lieu tardivement, puisqu'on peut observer parfois l'émission dans la mer des produits génitaux mûrs, et notamment des spermatozoïdes, encore pendant que les eudoxies sont sessiles. A cette définition répondent les représentants de la famille des *Prayidae*, qu'on déduit d'ailleurs, phylogénétiquement, des *Hippopodiidae*.

Chez d'autres formes de cette série les 2 cloches natatoires de la colonie, petites, semblables ou non entre elles, sont superposées, soit exactement dans le même axe longitudinal pour les 2 cloches (*Abylinae*), soit subsuperposées, l'inférieure étant en retrait plus ou moins prononcé du côté ventral par rapport à la cloche supérieure (*Diphyinae*, *Abylopsinae*). Les 2 cloches sont néoformées, mais on admet généralement que la cloche supérieure, bourgeonnée en remplacement de la cloche larvaire caduque, devient ensuite permanente; par contre, les cloches inférieures sont soumises à un renouvellement périodique. La reproduction sexuée de ces formes se fait par l'intermédiaire des eudoxies, qui se détachent du stolon encore immatures. De nombreuses formes de cette série, appartenant aux diverses familles, sont devenues monophyides, c'est-à-dire que leur nectosome, dans les colonies adultes, s'est réduit à une seule cloche. Cette dernière est, le plus souvent, néoformée et a remplacé la cloche larvaire caduque. La formation de nouvelles cloches s'est arrêtée ensuite, et il n'y a pas eu, en conséquence, de bourgeonnement des cloches inférieures.

Ces formes monophyides, qu'on pourrait appeler évolutives, représentent une sorte de transition aux formes de la troisième série des Calycophorides, celles qu'on classe dans le sous-ordre des Mononectes, comprenant une seule famille des *Sphaeronectidae*. Chez les représentants de cette famille la colonie adulte ne possède également qu'une seule cloche natatoire, mais elle est d'origine larvaire et est devenue permanente. Il n'existe pas de zone de bourgeonnement nectosomien, et la colonie a la conformation d'un stade larvaire. On considère les Sphaeronectides comme étant néoténiques et les plus évolués de tous les Calycophorides.

A cause de la simplicité de son organisation on prendra comme type des Calycophorides *Sphaeronectes köllikeri* Huxley, commun dans le plancton méditerranéen de surface. La morphologie des autres types des Calycophorides sera décrite, d'une manière détaillée, dans la partie systématique.

MORPHOLOGIE

La cloche natatoire sphéroïdale du *Sphaeronectes* a l'aspect médusoïde (Pl. 76, fig. 9). Sa partie inférieure est tronquée, la surface de la coupe, bordée à la périphérie par un velum, correspondant à l'orifice sous-ombrellaire. Sur le pourtour du bord ombrellaire

de la cloche existe le canal circulaire, duquel partent 4 canaux radiaires, communiquant par un pédicule creux avec la cavité ou le canal du stolon (st). L'extrémité antérieure de ce dernier, renflée et aveugle, placée horizontalement au-dessus de la cavité ombrellaire, appelée parfois le nectosac, porte le nom d'oléocyste (ol) ou de somatocyste. L'oléocyste contient une, ou plusieurs, gouttelettes d'huile, et on l'interprète généralement comme une réserve de matières nutritives. Contrairement à l'opinion de Rose (1931), qui considère que l'oléocyste, rempli, d'après lui, d'un liquide huileux à réaction acide, participe et contribue à certains processus de la digestion et de l'assimilation, la plupart des auteurs admettent que l'oléocyste, à cause de la densité différente de l'huile en comparaison de celle d'eau de mer, peut jouer un rôle statique, analogue, en une certaine mesure, à celui du pneumatophore des Siphonophores Physonectes. Dans la mésoglée de la cloche natatoire est creusée une cavité allongée, se terminant en cul-de-sac, appelée l'hydroecie (hy), au fond de laquelle est inséré le stolon; ce dernier peut soit s'étendre à l'extérieur de la cloche, soit, en se contractant, se retirer entièrement dans l'intérieur de l'hydroecie. La cloche larvaire du Sphéronecte étant permanente, le stolon ne présente aucune trace de la zone de bourgeonnement nectosomien. Immédiatement au-dessous de l'oléocyste existe, en conséquence, seule la zone de bourgeonnement siphosomien (zbs), sur laquelle naissent les cormidies. Elles sont bourgeonnées suivant le même processus que chez les Physonectes, c'est-à-dire que les cormidies les premières formées, donc les plus âgées, sont refoulées vers l'extrémité distale du stolon, lequel s'allonge au fur et à mesure de leur formation. Chaque cormidie provient d'un bourgeon initial, qui s'allonge et évolue en un gastrozoïde. Avant de former sa bouche, il bourgeonne sur sa face supérieure les ébauches de 2 bourgeons secondaires, l'un basilaire et l'autre médian. Le bourgeon basilaire évolue en filament pêcheur, tandis que le médian se divise en 2 bourgeons tertiaires, dont le supérieur formera la bractée et l'inférieur le blastostyle ou le gonophore, tous les 2 médusoïdes, et qui restent en communication avec la cavité du stolon par des pédicules creux. C'est ce complexe cormidial, dit eudoxiforme, ou simplement eudoxie, qui se détache du stolon en entier encore avant la maturité des produits génitaux. L'eudoxie (Pl. 76, fig. 10) a l'aspect d'un petit Calycophage à 2 cloches médusoïdes superposées, dont la supérieure, morphologiquement la bractée (br), pourvue d'un volumineux oléocyste (lo), est creusée d'une hydroecie (hy) pour le logement d'un petit stolon (st), portant un gastrozoïde et un filament pêcheur. La cloche inférieure, ayant la valeur d'un blastostyle (bl), ou gonophore, montre, dans son intérieur, un manubrium, rattaché par un pédicule creux au pédicule du gastrozoïde du stolon. Dans la cavité du manubrium, les sexes étant séparés, se développent soit les spermatozoïdes, soit les nombreux œufs (gon). Les anciens auteurs, ignorant les modalités du cycle évolutif des Calycophorides, avaient interprété ces complexes cormidiaux, flottant dans la mer, comme étant de petits Calycophorides indépendants et leur avaient donné des noms génériques et spécifiques particuliers, tels que *Eodoxia*, *Ersoea*, *Cuboïdes*, *Aglaisma*, *Diplophysa*, *Sphenoides*, dénominations actuellement sans valeur, puisqu'elles ne désignent, en réalité, que les stades sexués de divers Calycophorides.

DÉVELOPPEMENT

L'œuf du Sphéronecte, fécondé dans la mer, évolue en une planule allongée, ciliée, creuse à l'intérieur, qu'on désigne sous le nom de calyconule. Elle ne tarde pas à former latéralement un bourgeon médusoïde, l'ébauche de la cloche natatoire larvaire (Pl. 76,

fig. 11, eeln) et, au-dessous de lui, l'ébauche du filament pêcheur (efp). La partie postérieure de la calyconule se transforme ensuite en gastrozoïde primaire, tandis que sa partie antérieure, ne formant pas de pneumatophore, dégénère. L'organisation de la cloche natatoire se poursuivant, le pédoncule du gastrozoïde primaire, qui s'est allongé pour se mettre en communication avec le pédicule creux, auquel aboutissent les 4 canaux radiaires de la cloche, forme un diverticule en cul de sac, qui deviendra l'oléocyste. Au-dessous de l'oléocyste apparaît, sur le stolon, la zone de bourgeonnement cormidien, qui s'allonge en un stolon creux au fur et à mesure de la formation des cormidiés, les plus âgées devenant les plus éloignées de l'endroit de leur naissance.

Le développement du Sphéronecte, le plus simple, présente chez d'autres Calyco-phorides diverses complications en corrélation avec l'organisation de leurs colonies ; elles seront décrites dans la partie systématique.

PHYSIOLOGIE DES SIPHONOPHORES

MOTILITÉ. — Les Siphonophores Cystonectes, et en particulier les Physaliés, dont le volumineux flotteur des colonies adultes émerge à la surface, flottent passivement dans la mer au gré des vents et des courants et ne semblent pas être capables d'effectuer des mouvements propres, même ceux de plongée en profondeur. Flottent plus ou moins passivement, mais sans être émergées, également les grandes colonies des Physonectes et des Calycophores *Prayidae* et *Sulculeolariinae*, ainsi que les *Hippopodiidae*. Toutefois ils peuvent effectuer également des mouvements propres, plus ou moins lents, en corrélation avec l'organisation et la longueur de leurs colonies. Leurs déplacements sont déterminés par les contractions, plus ou moins synchroniques, de leurs cloches natatoires. Les Physonectes peuvent plonger également en profondeur en contractant leurs pneumatophores et en expulsant à l'extérieur le gaz, dont sont remplis ces derniers. Ils remontent vers la surface dès que les pneumatophores se remplissent de nouveau de gaz.

Quant aux petits Calycophores *Diphyidae* et *Abylidiae*, leur progression est très rapide et se fait souvent par des bonds saccadés, à la manière des Doliolides. Elle est due à la contraction de leurs cloches natatoires, soit des 2 à la fois, soit d'une seule, inférieure chez les Abylopsines. La rapidité des déplacements est facilitée par la conformation de leurs cloches supérieures, soit coniques, lisses, soit, le plus souvent, pyramidales avec l'apex pointu.

NUTRITION. — La nourriture des Siphonophores consiste en divers éléments planctoniques, ainsi qu'en alevins et même, parfois, en Poissons de petite taille, qu'ils capturent à l'aide de leurs filaments pêcheurs, souvent très longs, dont les tentilles pendent dans la mer comme des hameçons des lignes flottantes. Ils accrochent les proies passant à leur portée, les foudroient par la décharge de leurs nématocystes et les ramènent vers la bouche des gastrozoïdes, à l'intérieur desquels a lieu la digestion. On admet que l'excration se fait par l'intermédiaire des dactylozoïdes.

ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE

Les Siphonophores Calycophores de petite taille, tels que *Sphaeronectes*, *Muggiaeae*, *Lensia*, *Diphyidae* et *Abylopsinae*, ainsi que leurs eudoxies, de même que *Hippopodius*, sont très communs dans le plancton de surface côtier pendant toute l'année. D'autres formes du même ordre, comme *Voglia* de la famille des *Hippopodiidae*, *Bassia* et *Ennea-*

gonum, appartenant à la sous-famille des *Abylopsinae*, sont bathypélagiques et ne se rencontrent à la surface qu'accidentellement, après un fort mistral ou les tempêtes des équinoxes. Les jeunes colonies des Calycophores *Prayidae* et des Physonectes ne se montrent à la surface que pendant la saison froide, d'octobre en avril. Ils habitent, de préférence, la haute mer et sont amenés près des côtes métropolitaines, souvent en quantités considérables, par les vents du Sud. C'est ainsi qu'on peut observer aux mois de mai et de juin, flottant à la surface, les colonies de *Forskalia*, longues de près de 10 mètres et celles d'*Apolemia uvaria*, dépassant 10-20 mètres en état d'extension. Ces 2 dernières formes apparaissent, parfois, en plein été, en août et septembre, amenées également par les vents du Sud; toutefois, pendant la saison estivale elles sont moins nombreuses et leurs colonies sont de taille plus petite.

Il n'est pas sans intérêt de signaler que malgré le caractère extrêmement urticant des Siphonophores, un Poisson de la famille des *Scombridae*, *Tetragonurus cuvieri* Risso, se nourrit de Forskalies et, en les suivant, s'approche des côtes. Il est ainsi souvent capturé en avril et en mai par les pêcheurs et vendu par eux au marché parmi les Mulets. Sa chair est fortement toxique pour l'homme et son ingestion provoque chez lui des troubles gastriques et même des empoisonnements, parfois graves.

PARASITES DES SIPHONOPHORES

Les parasites des Siphonophores, comme d'ailleurs ceux de tous les autres animaux pélagiques, sont généralement imparfaitement connus par suite de l'impossibilité de conserver en captivité les hôtes le temps nécessaire pour l'étude du cycle évolutif complet de leurs parasites. C'est ainsi qu'un certain nombre de parasites des Siphonophores ont été décrits par divers auteurs parfois sans base suffisante pour pouvoir leur assigner une place taxonomique précise.

ROSE a signalé l'existence de Ciliés Apostomes, non nommés par lui, à l'intérieur des gouttelettes d'huile des olécystes de divers Calycophorides, tels que *Abylopsis*, *Sulculeolaria*, etc. Il n'a pas pu suivre le reste de leur cycle évolutif, qui doit se passer chez des hôtes intermédiaires, autres que les Siphonophores. D'après les observations, encore inédites de CACHON, ces Ciliés sont parasités, à leur tour, par un Protiste, voisin d'*Amoeobrya*.

Dans la cavité gastro-vasculaire des mêmes Calycophores on trouve souvent un Flagellé, décrit par POCHE sous le nom de *Trypanophis*. Il a été réétudié par DUBOSCQ et ROSE, par ROSE seul ensuite, mais une partie de son cycle évolutif reste inconnu.

Un Protiste parasite, désigné sous le nom de *Diplomorpha paradoxa* ROSE et Cachon, vit à l'état végétatif (trophonte), fixé sur l'ectoderme de divers Calycophores et Physonectes. Son cycle évolutif a été élucidé par CACHON (1953). Pour pouvoir effectuer sa sporogénèse, *Diplomorpha* doit être avalée par un gastrozoïde d'une Forskalie ou d'un *Abylopsis*. Ses zoospores flagellées du type syndinien permettent de rapprocher *Diplomorpha* d'*Actinodinium apsteini*, Dinoflagellé aberrant, décrit par CHATTON et HOVASSE comme parasite des Copépodes du genre *Acartia*.

Quelques Invertébrés ont été signalés également chez les Siphonophores. Ainsi, à l'intérieur des cloches natatoires de *Hippopodius* on trouve souvent les cercaires et les métacercaires ocellées, *Cercaria setifera* Monticelli, du Trématode *Lepocreadium album* Stossich; les stades larvaires d'*Alciopina parasitica*, Annelide pélagique, commune à l'état adulte chez les Cténophores Tentaculifères, tels que *Hormiphora*, se rencontrent également assez souvent chez les divers Siphonophores.

CLASSIFICATION

La systématique des Siphonophores n'est pas tout à fait au point actuellement, du moins en ce qui concerne certains genres et espèces. Dans bien des cas il est difficile de formuler exactement leurs diagnoses à cause des descriptions souvent contradictoires de divers auteurs successifs, ayant étudié les mêmes formes, le désaccord provenant, d'après nous, des causes, indiquées au commencement du chapitre. Une autre difficulté, parfois inextricable, surgit souvent quand il s'agit d'établir la synonymie d'une espèce d'après les travaux des anciens auteurs, remontant au début du XIX^e siècle, qui contiennent des descriptions très sommaires et pour le moins imprécises.

Dans la partie systématique qui suit seront rappelés ou donnés les caractères généraux des familles de divers ordres des Siphonophores, avec simple indication des genres et des espèces méditerranéens. Leurs caractères précis seront indiqués dans les tableaux dichotomiques à la fin du chapitre.

SIPHONOPHORES SIPHONANTES

ORDRE DES CYSTONECTES

Les Cystonectes, dont les caractères essentiels sont : l'existence chez eux d'un pneumatophage soit renflé, simple, soit transformé en un flotteur vésiculé, cloisonné, non cartilaginoïde; l'absence des cloches natatoires et la simplicité de leurs cormidies, sont représentés dans la Méditerranée par 2 formes, appartenant à 2 familles.

Fam. des RHIZOPHYSIDAE Brandt. A cette famille appartient le genre :

g. *Rhizophysa* Peron et Lesueur, l'espèce *filiformis* Forskal (Pl. 76, fig. 6, 7, 8). Les colonies de *Rh. filiformis*, de petite taille, sont caractérisées par la présence d'un pneumatophage (pn) renflé, non cloisonné, surmontant le stolon allongé grêle, sur lequel sont disposées, largement espacées entre elles, les cormidies. Ces dernières sont constituées uniquement par un gastrozoïde (g), accompagné de son filament pêcheur (fp) ramifié. La zone de bourgeonnement des cormidies (zbs) est située immédiatement au-dessous du pneumatophage, presque sur son pédicule. Les tentilles (Pl. 76, fig. 7) du filament pêcheur se terminent par une grosse capitulation nématocystique, entourée de 3 bras ou ramifications, également avec des bourgeons nématocystiques. A peu près au milieu de l'espace entre 2 cormidies voisines sont situés les blastostyles ou les gonophores (gon), dont les extrémités distales, renflées et astomes, sont surmontées d'une agglomération de nématocystes, tandis que les bourgeons médusoïdes, les mâles au-dessous des femelles, sont implantés à leurs bases (Pl. 76, fig. 8). Le développement de cette forme, vivant en profondeur, est inconnu.

Fam. des PHYSALIIDAE Brandt. Cette famille est représentée dans la Méditerranée par le genre :

g. *Physalia* (Linné), dont l'espèce *physalis* Linné (Pl. 76, fig. 1-5), forme essentiellement atlantique, mais qui est assez fréquente près des côtes métropolitaines en mai-juin, a été décrite comme type de l'ordre des Cystonectes.

ORDRE DES PHYSONECTES OU PHYSOPHORES

Les Siphonophores Physonectes sont caractérisés par l'existence chez eux d'un pneumatophage, petit et non renflé, percé généralement d'un pore apical, parfois absent, plus rarement latéral basal; par la présence d'un nectosome, inexistant seulement

dans une seule famille, constitué par de nombreuses cloches natatoires, disposées en deux, ou plusieurs, séries longitudinales, droites ou plus ou moins fortement spiralées; leur siphosome peut être soit en forme de tige, de longueur variable, parfois très grande, chez les formes appartenant à la tribu des Macrostèles, soit être réduit ou transformé en un plateau vésiculeux chez celles de la tribu des Brachystèles. Leurs cormidies, verticillées sur le stolon chez une seule famille, sont généralement polymorphes et complexes, avec de nombreuses bractées, de forme diverse. Les filaments pêcheurs, rarement simples, sont généralement ramifiés et leurs tentilles sont de conformation diverse. La reproduction se fait par l'intermédiaire de bourgeons médusoïdes sessiles, implantés sur les bastostyles ou les gonophores, souvent réunis en grappes; les produits génitaux, mûris sur place, sont émis directement dans la mer. Les colonies entières peuvent être monoïques ou dioïques, mais souvent la séparation des sexes se fait seulement dans les cormidies, qui peuvent être ainsi soit mâles, soit femelles.

Les Physonectes sont représentés dans la Méditerranée par 5 familles, réparties entre 2 tribus.

1. Tribu des Brachystèles. Le siphosome n'a pas la forme d'une tige.

Fam. des *ATHORYBIIDAE* Huxley est représentée dans la Méditerranée par 1 seul genre :

g. *Athorybia* Eschscholtz avec l'espèce *rosacea* (Forskal) (Pl. 77, fig. 1). C'est une forme de haute mer, très rare près des côtes métropolitaines, dont un exemplaire, le plus complet de tous ceux connus jusqu'à présent d'après TOTTEN (1954), qui l'avait étudié, a été capturé à Villefranche, à la surface, en mai 1950. Les stades jeunes d'*Athorybia* sont constitués par un pneumatophore ovoïde, relié par un pédoncule au gastrozoïde primaire, dont la partie ventrale est couverte de bractées lamelleuses, et qui porte 3-4 gastrozoïdes secondaires. Il existe une couronne de bractées, attachées au pédoncule du pneumatophore, au-dessus de laquelle se trouve une autre couronne de 6 dactylozoïdes larges, pourvus de palpacles simples. Aux stades plus âgés, apparaissent d'autres gastrozoïdes, situés en haut, du côté droit. Après leur apparition, *Athorybia* bascule sur le côté droit de telle sorte que l'apex de son pneumatophore est presque recouvert par son pédoncule. Les gonophores pédonculés naissent de 2 côtés, à droite et à gauche, et sont accompagnés de 5-6 dactylozoïdes latéraux. Par son organisation *Athorybia* présente la conformation d'une larve néoténique et se rapproche ainsi d'un côté des *Cystonectes Physalies*, et de l'autre de *Physophora*, un autre Siphonophore Physonecte Brachystèle, en rappelant en même temps la larve de *Nanomia bijuga*, qui est, lui, un Physonecte Macrostèle.

Fam. des *PHYSOPHORIDAE* Eschscholtz. Un seul genre de cette famille est connu dans la Méditerranée :

g. *Physophora* Forskal et son unique espèce *hydrostatica* Forskal (Pl. 77, fig. 2-5). La colonie est de petite taille, de 10 à 15 cm de long. Son pneumatophore est très apparent, sans pore apical, mais, d'après LELoup, avec un orifice excréteur latéral basal, muni d'un sphincter. Le nectosome se compose de nombreuses cloches natatoires (Pl. 77, fig. 4), disposées en 2 séries longitudinales. Le siphosome, raccourci en un plateau vésiculeux au-dessous du nectosome, est bordé à la périphérie par 2 cercles de dactylozoïdes, colorés en rose ou rouge-orange, les extérieurs étant plus longs que les intérieurs. Dans la partie centrale du plateau siphosomien sont situés, en cercles concentriques, les gastrozoïdes, dont les filaments pêcheurs sont ramifiés. Les extrémités des tentilles sont enveloppées d'un involucrle, entourant les boutons némato-

cystiques (Pl. 77, fig. 3). Entre les gastrozoïdes et les dactylozoïdes périphériques sont implantés, en cercles concentriques ou spiralés, les gonophores bifurqués, les gonozoïdes femelles se trouvant au-dessus des mâles. Les divers éléments de la colonie, et notamment les filaments pêcheurs, peuvent se rétracter entièrement sous la protection des dactylozoïdes périphériques.

II. Tribu des Macrostèles. Siphosome en forme de tige allongée.

Fam. des FORSKALIIDAE Haeckel. Les représentants de cette famille, considérée comme la moins évoluée, parmi les Physonectes Macrostèles, constituent de grandes colonies, pouvant atteindre et dépasser largement 10, parfois même 20 mètres, en état d'extension. Leur nectosome est fortement développé, les cloches natatoires sont disposées en plusieurs, jusqu'à 12, séries longitudinales, plus ou moins spiralées. Le pneumatophore, peu apparent, est sans pore apical. Les cormidies, très complexes et polymorphes, sont dissemblables; elles sont portées par de longs pédoncules et protégées par de nombreuses bractées foliacées. Les filaments pêcheurs sont ramifiés, et leurs tentilles ne sont pas enveloppées d'un involucre. La reproduction sexuée se fait par l'intermédiaire de bourgeons sessiles, situés sur les gonophores pédonculés.

1 seul genre de cette famille se rencontre dans la Méditerranée, dont on a décrit 3 espèces, mal définies à l'heure actuelle.

g. *Forskalia* Kölliker, avec les espèces : *contorta* Milne Edwards (Pl. 79, fig. 7-9); *edwardsi* Köllik. (Pl. 79, fig. 10-12), qui est, peut-être, synonyme de *contorta*; *formosa* Kef. et Ehl. (= *leuckarti* Bedot?).

Fam. des AGALMIDAE Brandt. Les colonies des Agalmides sont de longueur moyenne, ne dépassant pas 1 mètre en état d'extension. Leurs cloches natatoires (Pl. 78, fig. 1-4, 8, 9; Pl. 79, fig. 1, 2), de forme polyédrique, sont disposées en 2 séries longitudinales droites. Leurs cormidies, non pédonculées, sont complexes, polymorphes, pourvues de nombreuses bractées, et ne sont jamais verticillées sur le stolon. Les filaments pêcheurs sont ramifiés; les tentilles se prolongent au-dessus des renflements nématocystiques terminaux par 1, 2 ou 3 filaments fins, courts, enveloppés ou non d'un involucre (Pl. 77, fig. 8; Pl. 78, fig. 7; Pl. 79, fig. 5). La reproduction sexuée se fait par l'intermédiaire de bourgeons médusoïdes sessiles. Le développement larvaire chez un genre (*Agalma*) comporte les stades initiaux avec boucliers (Pl. 78, fig. 11, 12). La famille est représentée dans la Méditerranée par 3 genres et 5 espèces, mais la synonymie de certaines formes est confuse et très embrouillée. Les caractères spécifiques distinctifs sont assez subtils et ont trait principalement à la forme des cloches natatoires, à celle des bractées et de leurs canaux, ainsi qu'à la conformation des tentilles.

g. *Halistemma* (Delle Chiaje), dont l'espèce *rubra* Vogt (Pl. 77, fig. 6-8; Pl. 78, fig. 1, 2), est caractérisée par la présence du pore apical du pneumatophore et par ses tentilles unicorner, non enveloppées d'un involucre.

g. *Nanomia* (Agassiz), l'espèce *bijuga* (Delle Chiaje) (Pl. 78, fig. 3-7; Pl. 75, fig. 7, 8), caractérisée par les tentilles de ses filaments pêcheurs tricornes, entourées d'un involucre.

g. *Agalma* Eschscholtz, avec 2 espèces : *elegans* Sars (Pl. 78, fig. 9-12); *okeni* Esch. (Pl. 79, fig. 1-5).

Par leur conformation, les 2 espèces de ce genre ressemblent au genre *Halistemma*, mais s'en distinguent par la structure de leurs cloches natatoires et par leurs tentilles bicornes ou tricornes, enveloppées d'un involucre. La discrimination des 2 espèces

méditerranéennes est assez délicate et exige l'étude des cloches natatoires et des bractées à l'aide de colorants appropriés.

Fam. des **APOLEMIIDAE** Brandt. Elle est représentée en Méditerranée par un seul genre :

g. *Apolemia* Huxley et son espèce *uvaria* Lamarck (Pl. 79, fig. 6). *Apolemia* est le plus grand Siphonophore méditerranéen, car la longueur de ses colonies en extension oscille entre 10 et 20 mètres. On la reconnaît facilement à cause de la couleur blanchâtre de ses cormidies, ayant l'apparence de tampons de laine (« lana », des pêcheurs italiens). Le pneumatophore est peu apparent; les cloches natatoires, insérées sur le nectosome en 2 séries longitudinales, portent, implantés sur leurs pédicules, de longs dactylozoïdes étroits, ayant l'aspect de palpacules, fait unique chez les Siphonophores Physonectes. Les cormidies sont disposées sur le stolon en verticilles, espacées entre elles par de grands espaces internodaux nus. Elles apparaissent comme de véritables complexes, car elles sont constituées par 3-4, ou plus, gastrozoïdes, 20-40, ou plus, dactylozoïdes, 20-40 bractées et de nombreux filaments pêcheurs. Ces derniers sont simples, sans tentilles, les nématocystes étant enfouis dans l'épaisseur de leurs parois. Les colonies sont dioïques, toutes les cormidies de la colonie étant du même sexe. Les blastostyles, portant les bourgeons médusoïdes sessiles, sont groupés en faisceaux.

ORDRE DES CALYCOPHORES OU DES CALYCOPHORIDES

Les caractères essentiels des représentants de cet ordre, l'absence des pneumatophores, la présence des oléocystes, le nombre de cloches natatoires généralement réduit à une ou deux dans la colonie adulte, exceptionnellement plus élevé dans une famille, le mode de leur reproduction sexuée qui se fait, le plus souvent, par l'intermédiaire des eudoxies, ont été déjà indiqués dans la partie descriptive. D'après le nombre de cloches on divise les Calycophores en 2 sous-ordres : les Polynectes et les Mononectes.

Sous-ordre des Polynectes :

4 familles de ce sous-ordre sont représentées dans la Méditerranée.

Fam. des **HIPPOPODIIDAE** Kölliker. Les colonies des Hippopodiides ont une apparence particulière (Pl. 80, fig. 1); elles sont globuleuses, de 4 à 5 ctm de long, et sont constituées par de nombreuses cloches natatoires, arrondies et lisses, ou anguleuses, pentagonales, avec des protubérances, disposées en 2 séries longitudinales. Les cloches sont soumises à un renouvellement continu, les nouvelles se formant, par bourgeonnement, sur un petit nectosome accessoire, simple diverticule du stolon (Pl. 80, fig. 2, zbn). Les cloches les premières formées sont refoulées ensuite vers le bas de la colonie et deviennent caduques au fur et à mesure de leur vieillissement. Le stolon, court et tordu spiralement, peut se retirer entièrement entre les cloches dans une hydroecie primitive, longue et ouverte. Les cormidies dioïques sont sans boucliers; les gonophores, simples, sont disposés en grappes. La reproduction sexuée se fait, contrairement à ce qui a lieu chez les autres Calycophorides, par l'intermédiaire de bourgeons médusoïdes sessiles, émettant directement dans la mer leurs produits génitaux, mûris sur place. Les œufs évoluent en larves (Pl. 80, fig. 15, 6), présentant une certaine ressemblance avec celles des Cystonectes.

La famille est représentée dans la Méditerranée par 2 genres.

g. *Hippopodius* (Qu. et G.) Kölliker, avec l'unique espèce *hippopodus* Forskal (Pl. 80, fig. 1-6), chez laquelle les cloches sont arrondies et lisses, sans pointe apicale.

g. *Vogtia* Kölliker, dont on a décrit 4 espèces : *glabra* Bigelow (Pl. 80, fig. 7); *spinosa* Kölliker; *pentacantha* Kölliker; *serrata* Moser.

Les espèces de *Vogtia* sont bathypélagiques, très rares à la surface; leur développement est inconnu, à l'exception d'une post-larve de *V. glabra*, trouvée par nous à Villefranche et décrite par TOTTON (1954) (Pl. 80, fig. 8). Les diagnoses des 3 autres espèces doivent être précisées. Actuellement les caractères spécifiques distinctifs sont basés sur la forme plus ou moins anguleuse, avec pointe apicale, de leurs cloches, qui peuvent avoir des proéminences ou tubercules sur les faces ou sur les angles, ces derniers pouvant être finement dentelés chez *V. serrata*.

Fam. des PRAYIDAE Kölliker. Les colonies des représentants de cette famille peuvent dépasser 1 m en extension. Leur nectosome est constitué par 2 cloches globuleuses, volumineuses, à peu près de la même grandeur et semblables entre elles, lesquelles sont adjacentes, sub-opposées ou opposées. Elles sont, toutes les 2, morphogénétiquement, inférieures, car elles sont néoformées et remplacent, à tour de rôle, la première cloche larvaire, morphologiquement supérieure, caduque et dont il ne subsiste que son oléocyste. Les cloches sont soumises à un renouvellement continual pendant la durée de la vie du Siphonophore, mais ce dernier se fait de manière qu'il n'existe jamais dans la colonie plus de 2 cloches à la fois. La première cloche de remplacement se forme, par bourgeonnement, au-dessous de l'oléocyste de la cloche larvaire, en avant de la zone de bourgeonnement des cormidies, sur le pédoncule allongé du gastrozoïde primaire. Le pédoncule de la cloche néoformée s'allonge et à sa base naît la deuxième cloche natatoire, laquelle prendra ainsi, au début, la place supérieure par rapport à la première cloche néoformée. La cloche larvaire tombe à ce moment, en laissant subsister son oléocyste, et la colonie aura ainsi 2 cloches sub-opposées néoformées, la cloche supérieure étant la deuxième cloche néoformée, plus jeune, et l'inférieure, la première néoformée, plus âgée. Le renouvellement des cloches se poursuit ensuite de la même manière pour toutes les autres cloches, qui se formeront au fur et à mesure du vieillissement et de l'usure des anciennes. Les canaux des cloches nataires (Pl. 81, fig. 2, 5) peuvent avoir un trajet simple ou faire des circonvolutions compliquées, suivant les genres et les espèces. Les cloches sont creusées d'une gouttière ouverte, représentant l'hydroecie, dans laquelle peut se contracter en entier le stolon de petites colonies (Pl. 81, fig. 1). Les cormidies (Pl. 81, fig. 3), assez rapprochées les unes des autres sur le stolon, paraissent globuleuses par suite de l'existence chez elles des bractées renflées en forme de casque, pourvues d'un oléocyste, désignées sous le nom de phyllocystes, ainsi que des cloches médusoïdes particulières, dont le rôle consiste à faciliter la flottaison de la colonie.

Les colonies sont hermaphrodites et, d'après la conception classique, leur reproduction sexuée se ferait par l'intermédiaire des eudoxies; toutefois la libération de ces dernières doit se faire tardivement, étant donné que chez la forme la plus commune de cette famille, *Rosacea cymbiformis*, il n'est pas rare d'observer l'émission des spermatozoïdes mûrs directement dans la mer, le gonozoïde mâle restant encore attaché au stolon.

D'après TOTTON (1954), qui a fait un essai de révision de la systématique de cette famille, dont la synonymie est particulièrement embrouillée, il existerait dans la Méditerranée 6 espèces, appartenant aux 4 genres. Parmi elles une forme, décrite par C. VOGT à Villefranche sous le nom de *Praya diphyes*, est mal définie et son nom générique exact n'est pas encore établi avec certitude. 2 autres genres, *Amphicaryon* et *Necto-*

pyramis, ce dernier monophyide évolutif, n'ont été signalés qu'exceptionnellement dans des pêches profondes, au-delà de 500 m, du « Thor ». On n'aura guère l'occasion de les rencontrer dans le plancton ordinaire, et ils ne présentent d'intérêt que pour les spécialistes. Nous ne retiendrons, en conséquence, dans cette famille, encore mal définie, que 2 genres.

g. *Rosacea* (Qu. et G.) Bigelow, avec 2 espèces : *cymbiformis* (Delle Chiaje) (Pl. 81, fig. 1-5), la plus commune; *plicata* (Qu. et G.) (Pl. 81, fig. 6).

g. *Lilyopsis* Chun, l'espèce *rosea* Chun (Pl. 81, fig. 6), rare à la surface.

Fam. des DIPHYIDAE Eschscholtz. Les colonies des Diphyides sont de taille diverse; le plus souvent elles sont petites, de 2-3 ctm de long seulement, et chez un seul genre, *Sulculeolaria*, elles peuvent atteindre, en extension, 1 mètre. Elles sont constituées, normalement, par 1 cloche natatoire supérieure et 1 inférieure, semblables ou non entre elles, et plus ou moins exactement superposées. La valeur morphogénétique des cloches de la colonie varie suivant les formes. La cloche supérieure est, parfois, d'origine larvaire et peut devenir permanente; mais, le plus souvent, elle est caduque et elle est remplacée par une cloche néoformée, laquelle, généralement, devient ensuite permanente. Certaines formes de cette famille se contentent de cette substitution de la cloche larvaire; leur activité de bourgeonnement nectosomien s'arrête, et elles deviennent, pour le restant de leur vie, monophydes évolutives (Pl. 83, fig. 1, 4). Mais dans la majorité des cas, après le remplacement de la cloche larvaire supérieure, d'autres cloches se forment par bourgeonnement; elles deviennent inférieures et sont remplacées au fur et à mesure du vieillissement des cloches précédemment formées. Pourvues ou non d'oléocystes, elles naissent, à tour de rôle, sur la base du pédoncule de la cloche inférieure précédente, et la cadence de leur formation est subordonnée, généralement, à la présence simultanée seulement de 2 cloches dans la colonie adulte. La zone de bourgeonnement siphosomien est localisée dans la partie supérieure du stolon. Les cormidies sont simples, sans dactylozoïdes, eudoxiformes, la reproduction sexuée, à l'exception d'une seule sous-famille, se faisant par l'intermédiaire des eodoxies, libérables à l'état encore immature.

D'après la forme et l'agencement des cloches nataires, la famille des DIPHYIDAE est divisée en 3 sous-familles, dont 2 sont largement représentées dans la Méditerranée.

Sous-famille des *Sulculeolariinae*. Les colonies des représentants de cette sous-famille sont exceptionnellement grandes, puisqu'elles peuvent dépasser 1 mètre de long en état d'extension. Normalement, la colonie se compose de 2 cloches superposées, une supérieure conique, avec une hydroecie réduite ou nulle, et une inférieure, dépourvue souvent d'oléocyste, à peu près semblable à la cloche supérieure, toutes les 2 néoformées, en suivant le processus indiqué plus haut (Pl. 76, fig. 11, 12, 13). Toutefois, on capture parfois des colonies, chez lesquelles existent, à la fois, 1, 2 ou même 3, cloches nataires inférieures néoformées; elles ont dû se former prématûrement et à une cadence très rapide, avant la chute des cloches formées précédemment. Les colonies sont dioïques, mais le mode de leur reproduction sexuée est encore mal défini et se ferait, d'après certains auteurs, par l'intermédiaire de bourgeons médusoïdes sessiles; toutefois cette interprétation doit être confirmée par de nouvelles recherches.

La sous-famille est représentée dans la Méditerranée par 1 seul genre.
g. *Sulculeolaria* Blainville (= *Galeolaria*, = *Galette* Stechow). Les caractères des espèces sont assez difficiles à formuler, la discrimination spécifique étant basée principalement sur la présence ou l'absence des dents, ainsi que sur la forme de la lamelle

postérieure de la cloche inférieure, qui peut être soit bilobée, soit entière. 3 espèces seraient présentes, d'après TOTTON, dans la Méditerranée : *quadrivalvis* Blainville (= *quadridentata* Qu. et G.) (Pl. 81, fig. 10, 11; pl. 76, fig. 11-13); *biloba* (Sars) (= *Galletta australis* auct, Bigelow et Sears) (Pl. 81, fig. 7-9); *turgida* (Gegenbaur) (Pl. 82, fig. 1, 2).

Sous-famille des *Diphyinae*. A cette sous-famille appartiennent les Calycophorides les plus communs dans le plancton méditerranéen de surface, dont les colonies ne dépassent guère 2-3 ctm de long. Leurs déplacements sont très rapides grâce à la contraction de leurs 2 cloches natatoires, assez grandes et à peu près de la même taille. Les cloches supérieures sont pyramidales, avec l'apex pointu, leur section transversale est, le plus souvent, pentagonale, parfois polygonale, plus rarement quadrangulaire; l'hydroécie est ventrale, réduite. Une longue épine dorsale et les dents marginales peuvent être présents ou non. La superposition des 2 cloches n'est pas rigoureusement exacte, la cloche inférieure étant légèrement excentrique et déportée du côté ventral par rapport à la cloche supérieure. On admet généralement, que la cloche supérieure de la colonie adulte est néoformée et devient permanente après avoir remplacé la cloche larvaire caduque, tandis que les cloches inférieures sont soumises à un renouvellement périodique. Quelques formes de cette sous-famille sont monophyides, évolutives, telles que *Eudoxoides* et *Muggiaeae*. La reproduction sexuée se fait par l'intermédiaire des eudoxies.

5 genres de cette sous-famille sont représentés dans la Méditerranée.

g. *Lensia* Totton. Colonies à 2 cloches, la section transversale de la cloche supérieure pentagonale ou polygonale chez une espèce. 5 espèces sont connues, dont 1, atlantique, est accidentelle : *conoidea* Kef. et Ehlers (Pl. 82, fig. 3, 4, 5); *fowleri* Bigelow (Pl. 82, fig. 6); *subtilis* Chun (Pl. 82, fig. 7); *subtiloides* Lens et Van Rim (Pl. 82, fig. 8), semble être accidentelle (forme atlantique); *multicristata* Moser (Pl. 82, fig. 9, 10), section de la cloche supérieure polygonale.

g. *Eudoxoides* Huxley. Il semble établi maintenant que le genre *Eudoxoides* est une forme monophyde évolutive, réduite, à l'état adulte, à une seule cloche néoformée, ayant la section transversale pentagonale. Elle est facilement reconnaissable à cause de sa forte torsion spiralée. 1 seule espèce :

spiralis Bigelow (Pl. 83, fig. 9, 10).

g. *Diphyes* Cuvier. Colonie à 2 cloches, la cloche supérieure avec une épine dorsale longue et avec des dents marginales; sa section transversale est pentagonale. 1 seule espèce est commune dans la Méditerranée.

dispar Cham. et Eysenhard (Pl. 83, fig. 8).

g. *Muggiaeae* (Busch). C'est la forme monophyde, évolutive, la plus commune des Diphyines. La section transversale de la cloche est pentagonale. 2 espèces de ce genre sont connues dans la Méditerranée, dont une, de provenance atlantique, est rare dans le plancton de surface :

kochi (Will) (Pl. 83, fig. 1, 2, 3), très commune;

atlantica Cunningham (Pl. 83, fig. 4), rare et accidentelle, en faible profondeur.

g. *Chelophyes* Totton. Colonie à 2 cloches, la section de la cloche supérieure est quadrangulaire, ce qui la rend ainsi facilement reconnaissable. C'est la forme Diphyide la plus commune dans le plancton de surface pendant toute l'année. L'unique espèce méditerranéenne est :

appendiculata Eschscholtz (= *Diphyes sieboldi* Kölliker) (Pl. 83, fig. 5, 6, 7).

Sous-famille des *Cuniphyinae*, représentée par le genre *Cuniphyes*, avec son espèce *multidentata*, est bathypélagique. Sa présence dans la Méditerranée est douteuse et ne peut être qu'accidentelle dans la mer d'Alboran.

Famille des **ABYLIDAE** Agassiz. A cette famille appartiennent également les petites formes à 2 cloches natatoires, dont certaines sont devenues monophyides. D'après la forme des cloches et leur superposition dans la colonie, la famille est divisée en 2 sous-familles : *Abylinae* et *Abylopsinae*.

Sous-famille des *Abylinae* est caractérisée par la non-réduction de la cloche supérieure, qui reste pyramidale, comme chez les Diphyides, et par la superposition, dans le même axe longitudinal, des 2 cloches de la colonie. On range dans cette sous-famille *Ceratocymba sagittata* Qu. et G., forme bathypélagique, capturée une seule fois dans la Méditerranée par « Thor ». En conséquence, on ne tiendra pas compte de cette sous-famille dans les tableaux dichotomiques. Par contre, la sous-famille des *Abylopsinae* est bien représentée dans la Méditerranée.

Sous-famille des *Abylopsinae*. Les formes, rangées dans cette sous-famille, constituent de petites colonies à 2 cloches, à l'exception d'un seul genre monophyide (*Enneagonum*). Elles sont caractérisées par la réduction de leurs cloches supérieures, lesquelles, d'après TOTTON, seraient d'origine larvaire, devenues permanentes ; elles sont plus petites et d'une autre forme que les cloches inférieures, bien développées, seules motrices de la colonie, ayant une hydroécie latérale complexe. Les 2 cloches ne sont pas superposées d'une manière rigoureusement exacte, comme chez les Abylines, la cloche inférieure étant légèrement déportée du côté ventral par rapport à la cloche supérieure, de forme cubique. Les bractées de leurs eudoxies sont également cubiques et contiennent des oléocystes globuleux, sans ou avec des prolongements verticaux. La sous-famille est représentée dans la Méditerranée par 3 genres, dont un assez rare.

g. *Abylopsis* Chun, avec l'espèce *tetragona* Otto (Pl. 84, fig. 1-3), est aussi commun que *Chelophyes appendiculata* dans le plancton de surface pendant toute l'année. L'oléocyste est globuleux, avec 1 prolongement vertical ascendant.

g. *Bassia* (Agassiz), l'espèce *bassensis* Qu. et G. (Pl. 84, fig. 7, 8), est une forme de profondeur. L'oléocyste est sphéroïdal, sans prolongement vertical ascendant.

g. *Enneagonum* Qu. et G., avec l'espèce *hyalinum* Qu. et G. (Pl. 84, fig. 9) est la forme monophyde de la sous-famille, facilement reconnaissable à cause de la forme pyramidale, avec 9 angles, de sa cloche. Il est plus abondant près de la Péninsule Ibérique qu'en voisinage des côtes métropolitaines.

SOUS-ORDRE DES MONONECTES

Le sous-ordre des Mononectes est réduit à une seule famille, celle des **SPHAERONECTIDAE** Huxley, représentée dans la Méditerranée par 2 genres. Les Mononectes sont facilement reconnaissables par leur conformation du type nettement larvaire, comme Sphaeronecte, étudié dans la partie descriptive.

g. *Sphaeronectes* Huxley, l'espèce *köllikeri* Huxley (Pl. 76, fig. 9, 10).

g. *Monophyes* Claus, espèce *irregularis* Claus (Pl. 83, fig. 11), plus rare que Sphaeronecte, semble être plus primitif que ce dernier à cause de son hydroécie en forme de rainure étroite, plus ou moins verticale le long de la paroi de la cloche. Il est, néanmoins, très voisin du Sphaeronecte, et certains auteurs le mettent en synonymie avec ce dernier.

Les abréviations suivantes seront utilisées dans les tableaux dichotomiques : AC-assez commun; AR-assez rare; C-commun; CC-très commun; esp-espèce; g-genre; L-longueur de la colonie; Méd-Méditerranée; R-rare; RR-très rare.

Clef pour ordres, sous-ordres et familles	Familles et leurs diagnoses	Genres et leurs caractères	Espèces méditerranéennes
1 L'appareil statique de la colonie est un substratum flottant cloisonné de nature cartilaginoïde 2	Pseudo-Siphonophores DISCONANTHES ou CHONDROPHORIDES.		
— Appareil statique de la colonie non cartilaginoïde . . . 3	Siphonophores vrais ou SIPHONANTES.		
2 Substratum flottant ellipsoïdal avec crête (voile).	Fam. des <i>VELELLIDAE</i> g. <i>VELELLA</i> Lamarck. Brandt. Substratum flottant cartilaginoïde en forme de disque ellipsoïdal, constitué par des chambres concentriques, surmonté d'une voile triangulaire, posée perpendiculairement et obliquement sur la surface du disque. Pas de pore apical chez adulte. 12 stigma, disposés par paires à la surface du disque des 2 côtés de la voile. Au centre de la face immergée du substratum est situé le polype initial de la colonie, entouré de plusieurs ellipses de blastostyles, ayant la bouche fonctionnelle et produisant sur leurs pédicules des bourgeons médusoïdes. Machozoïdes (tentacules) périphériques simples, avec bandes nématocystiques dans les parois. Respiration aérienne, tubes trachéiformes ramifiés. Stades sexués: Anthoméduses Chrysomitres, se détachant immatures des blastostyles. Zooxanthelles symbiotes dans tous les éléments de la colonie. 1 g. Méd.	Caractères de la fam. 1 esp. Méd.	velella (Linné). L. 5-7 cm. CC., de haute mer. Près des côtes en Mai-Juin, en quantité moindre en Août-Septembre. Ratarula, Rataria en surface en Février-Mars. Conaria à la surface parfois en Octobre après tempêtes de l'équinoxe d'automne. (Pl. 74, fig. 1-8).
— Substratum flottant discoïdal, lenticulaire, sans voile.	Fam. des <i>PORPITIDAE</i> g. <i>PORPITA</i> Lamarck. Brandt. Substratum flottant en forme de disque lenticulaire cloisonné de nature cartilaginoïde, sans pore apical, avec	Caractères de la fam. 1 esp. Méd.	porpita Linné (= <i>umbella</i> Müller). AR. Vit en haute mer; près des côtes en Août-Septembre. (Pl. 74, fig. 9, 10).

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

3 L'appareil statique au sommet de la colonie est un pneumatophore. 4

— Pas de pneumatophore au sommet de la colonie. 10

4 Pneumatophore soit renflé, simple, soit vésiculeux, cloisonné, un vrai flotteur. Pas de nectosome; siphosome soit allongé, soit se développant sur la face ventrale immergée du flotteur.

a/ pneumatophore renflé, simple. Siphosome en forme de tige grêle.

Familles et leurs diagnoses

nombreux stigma, disposés sans ordre à sa surface. Au centre de la face inférieure immergée se trouve le polype initial de la colonie, entouré de plusieurs cercles de blastostyles, formant, par bourgeonnement, sur leurs pédicules les bourgeons médusoïdes, évoluant après leur mise en liberté en Anthoméduses unisexuées *Discomitra*. Machozoïdes périphériques sont ramifiés avec capitulations claviformes et boutons nématocystiques pédonculés. La respiration est aérienne, tubes trachéiformes courts, non ramifiés.

1 g. Méd.

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

Ordre des CYSTONECTES

Fam. des

RHIZOPHYSIDAE

Brandt.

Colonie petite, en forme de tige grêle. Pore apical du pneumatophore présent. Zone de bourgeonnement des cormidies immédiatement au-dessous du pneumatophore. Cormidies, réduites à 1 gastrozoïde avec filament pêcheur, espacées sur le stolon. Tentilles avec capitulations nématocystiques, entourées de 3 bras courts, également avec boutons nématocystiques. A

g. *RHIZOPHYSA* Peron et *filiformis* Forsk. RR.,

forme de prof. Caractères de la fam. 1 esp. Méd.

(Pl. 76, fig. 6-8).

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

	Familles et leurs diagnoses	Genres et leurs caractères	Espèces méditerranéennes
	mini-distance entre les cormidiés sont situés les gonophores avec tête renflée, ayant à leurs bases les bourgeons médusoïdes, les mâles au-dessous des femelles. 1 g. Méd.		
b/ pneumatophore transformé en énorme flotteur vésiculeux, cloisonné. Siphosome non indépendant, cormidiés naissant sur la face ventrale immergée du flotteur.	Fam. des <i>PHYSALIIDAE</i> Brandt. Énorme flotteur vésiculeux, cloisonné, avec pore apical, couché à la surface de la mer sur le côté ventral. A l'extrême postérieure persiste le gastrozoïde primaire avec son long filament pêcheur simple. Cormidiés des 2 ^e -6 ^e ordres se développent sur la face ventrale immergée du flotteur, les plus jeunes près de l'apex. La cormidie se compose d'un gastrozoïde avec bouche, sans filament pêcheur, et d'un cystozoïde astome avec filament pêcheur simple; sur le pédoncule du cystozoïde se développent les gonophores, portant les bourgeons médusoïdes, les mâles en bas, sessiles, émettant directement les spermatozoïdes dans la mer, les femelles en haut; on suppose que ces derniers se détailleraient sous forme d'Anthoméduses. 1 g. Méd.	g. <i>PHYSALIA</i> (Linné). Caractères de la fam. 1 esp. Méd.	physicalis (Linné). AR. Forme atlantique, près des côtes métropolitaines en Mai-Juin. (Pl. 76, fig. 1, 5).
- Pneumatophore petit avec ou sans pore apical. Nectosome exceptionnellement absent généralement présent et bien développé. Siphosome soit rudimentaire, soit raccourci, ou allongé en forme de tige. 5	Ordre des PHYSONECTES ou des PHYSOPHORES Eschsch. Tribu des BRACHYSTÈLES .		
5 Nectosome absent; siphosome rudimentaire.	Fam. des <i>ATHORYBIIDAE</i> Huxley.	g. <i>ATHORYBIA</i> Esch. Caractères de la fam. 1 esp. Méd.	rosacea Forskål. RR. près des côtes, forme de haute mer. (Pl. 77, fig. 1).

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

Colonne adulte, à conformatio-
n larvaire, se compose du
pneumatophore ovoïde, relié
par un pédoncule au gastro-
zoïde primaire, accompagné
de 3-4 gastrozoïdes secon-
daires. Couronne de brac-
tées sur le pédoncule du
pneumatophore, au-dessus de
laquelle il y a une couronne
de 6 larges dactylozoïdes avec
palpacles simples. Gono-
phores pédiculés avec 5-6
dactylozoïdes latéraux, nais-
sant des 2 côtés, à droite et à
gauche.
1 g. Méd.

- Nectosome pré-
sent; siphosome
soit raccourci,
soit en forme
de tige 6

6 Siphosome réduit
à un plateau vé-
siculeux.

Fam. des
PHYSOPHORIDAE
Eschscholtz.

Pneumatophore très appa-
rent, sans pore apical, mais
avec orifice basal excréteur
néoformé. Nectosome bien
développé, cloches natatoires
disposées en 2 séries longitu-
dinale. Siphosome en forme
de plateau vésiculeux, bordé
à la périphérie de 2 cercles de
grands dactylozoïdes, colorés
en rose-orange. Au centre du
plateau siphosomien sont si-
tués en cercles les gastrozoïdes
avec leurs filaments pêcheurs,
dont les tentilles se terminent
par des cnidosacs, entourés
d'un involucre. Entre gas-
trozoïdes et dactylozoïdes
sont implantés en cercles ou
en spirales les gonophores bi-
furqués, femelles au-dessus
des mâles.

1 g. Méd.

- Siphosome en
forme de tige,
souvent de lon-
gueur considéra-
ble 7

g. *PHYSOPHORA* Forsk.
Caractères de la fam.
1 esp. Méd.

hydrostatica Forsk.
L. du nectosome 10-
15 cm. CC. à la sur-
face pendant saison
froide et surtout au
printemps. Stades
larvaires à partir d'
Octobre. (Pl. 77, fig.
2-5).

Clef pour ordres, sous-ordres et familles	Familles et leurs diagnoses	Genres et leurs caractères	Espèces méditerranéennes
7 Cormidies non verticillées sur le stolon 8			
— cormidies sur le stolon en verti- cilles espacées... 9			
8 Cloches natato- ires sur nectosome en plusieurs séries longitudinales, plus ou moins spirales.	<p>Fam. des <i>FORSKALIIDAE</i> g. <i>FORSKALIA</i> Köllicker. Haeckel.</p> <p>Colonies soit petites, soit de très grandes dimensions. Pneumatophore peu appa- rent, sans pore apical. Necto- some très volumineux, clo- ches natatoires disposées en plusieurs (jusqu'à 12) séries longitudinales spiralées. Cor- midies non verticillées, com- plexes et dissemblables, por- tées par de longs pédoncules, ainsi que les gonophores. Filaments pêcheurs ramifiés, avec tentilles sans involucres. Nombreuses bractées folia- cées dans chaque cormidie. 1 g. Méd.</p>	<p>Caractères de la fam.</p> <p>3 esp. en Méd., mais les carac- tères spécifiques de 2 sont mal définis.</p>	<p>contorta Milne Ed- wards. CC. à la sur- face pendant saison froide. En Avril-Mai, venant du large, grandes colonies, dé- passant 10 m. Pneu- matophore incolore. Cloches natatoires, a- vec tache jaune-sou- fre caractéristique sur bord interne du canal droit radiaire supérieur, disposées en une douzaine de séries longitudinales spiralées. Stolon a- platî en rûban, spi- ralé, de couleur rose- violacé. Gastrozoï- des avec longs pédi- cules, colorés à l'in- térior en rouge, ain- si que boutons urti- cants. 25-30 bractées par cormidie, folia- cées, minces, cour- bées, ponctuées de rouge. (Pl. 79, fig. 7- 9).</p> <p>edwardsi Köllicker. AC. en surface en hiver. Colonies pe- tites; pneumatophore coloré en rouge-jau- ne. Cloches natato- ires cunéiformes, dis- posées en 8-9 séries légèrement spiralées, marquées de jaune à l'orifice ombrellaire (possible synonyme de <i>contorta</i>). (Pl. 79, fig. 10-12).</p> <p>formosa Kef. et Eh- lers. AC. à la surface pendant saison froi- de. Colonie petite, de</p>

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

- Cloches natatoires sur nectosome en 2 séries longitudinales droites.

Fam. des *AGALMIDAE* g. *HALISTEMMA* (Delle Chiaje). Brandt.

Colonies ne dépassant pas 1 m. en extension. Pneumophore peu apparent. Cloches veloppées dans un involucre. natatoires fermes, polyédriques, disposées sur nectosome en 2 séries nettement droites.

Cormidies polymorphes complexes. Filaments pêcheurs ramifiés, tentilles unicernes, bicornes ou tricornes, enveloppées ou non dans un involucre. Gonophores médusoides sessiles.

3 g. Méd.

Caractères de la fam. Pneu-

Tentilles unicernes, non entrophore peu apparent. Cloches veloppées dans un involucre. natatoires fermes, polyédriques, disposées sur nectosome en 2 séries nettement droites.

g. *NANOMIA* Agassiz. Caractères de la fam. Tentilles unicernes, non entrophore peu apparent. Cloches veloppées dans un involucre. 1 esp. Méd.

20-25 cm. de longueur, faiblement spiralée. Cloches natatoires bilobées dans la partie supérieure à la suite d'une incision. Gastrozoïdes avec pédoncules courts.

rubra Vogt. CC. à la surface pendant la saison froide. Colonies de couleur souvent rosée. Dactylozoïdes disposés irrégulièrement entre les cormidiades. Tentilles colorées en rouge vif. (Pl. 77, fig. 6-8, Pl. 78, fig. 1-2).

bijuga (Delle Chiaje). CC. à la surface pendant la saison froide. Cloches natatoires sphéroïdales, avec cavité ombrellaire dilatée. Dactylozoïdes disposés régulièrement entre 2 gastrozoïdes contigus. Tentilles de couleur rouge-brique. (Pl. 78, fig. 3-7, Pl. 75, fig. 7, 8).

g. *ACALMA* Eschsch.

Aspect des colonies semblable à celui de *Halistemma*. Les différences portent sur la structure des cloches natatoires et celle des tentilles, qui sont bicornes ou tricornes, enveloppées dans un involucre. Leurs siphonules jeunes sont avec boucliers.

2 esp. Méd.

La distinction de ces 2 esp. est assez difficile et exige l'étude, à l'aide des colorants, de la structure des cloches natatoires et des bractées.

elegans Sars. AC. à la surface pendant la saison froide. Stolon svelte, dépassant, en extension, 1 m. Cloches natatoires plutôt arrondies, cavité ombrellaire triangulaire. Bractées triangulaires, amincies à l'extrémité, bord distal très dentelé. Tentilles de couleur rouge-brique, tricornes. (Pl. 78, fig. 9-12).

okeni Eschscholtz. AR. à la surface en hiver et au printemps. Pneumophore non pigmenté. Cloches natatoires

Clef pour ordres sous-ordres et familles	Familles et leurs diagnoses	Genres et leurs caractères	Espèces méditerranéennes
9 Cormidies très complexes, verticillées sur stolon, avec grands espaces internodaux. Filaments pêcheurs simples, sans tentilles.	Fam. des <i>APOLEMIIDAE</i> g. <i>APOLEMIA</i> (Huxley). Brandt. Colonies adultes de très grandes dimensions. Cloches nata-toires sur nectosome en 2 séries longitudinales, sur leurs pédoncules sont insérés de nombreux dactylozoïdes allongés et étroits, ressemblant aux palpacules. Cormidies espacées sur le stolon, avec de grands espaces internodaux entre elles, verticillées. Cormidies sont de véritables complexes, chacune avec 3-4, ou plus, gastrozoïdes, 2 à 40 bractées, 20-40 dactylozoïdes et de nombreux filaments pêcheurs simples, sans tentilles. Les cormidies sont uni-sexuées, comme toute la colonie. Les blastostyles, avec bourgeons médusoïdes, sont sessiles et groupés en faisceaux. 1 g. Méd.	Caractères de la fam 1 esp. Méd.	prismatiques, raides, avec 2 cornes latérales dans la cavité ombrellaire, très serrées sur le nectosome. Cormidies avec 9 gastrozoïdes, de nombreux dactylozoïdes et bractées en forme de boucliers. Tentilles bicornes ou tricornes, de couleur rouge-brique (Pl. 79, fig. 1-5).
10 Pas de pneumatophore terminal de la colonie. Oléocystes présents. Colonies généralement petites, constituées par 1, 2, ou plusieurs cloches nata-toires, diversement agencées..	11	Ordre des CALYCOPHORES ou des CALYCOPHORIDES .	<i>uvaria</i> Lamarck. C. en hiver à la surface, à faible profondeur. Le plus grand Siphonophore de la Méd., colonies atteignant de 10 à 20 m de long. Facilement reconnaissable à cause de la coloration blanchâtre de ses cormidies, dont seuls les cnidoblastes sont colorés en rouge. Crétions blanches sur les cloches et les divers éléments des cormidies. (Pl. 79, fig. 6).
11 Nombreuses cloches nata-toires, disposées en 2 séries, soumises	s/ordre des POLYNECTES Fam. des <i>HIPPOPODIIDAE</i> Kölliker.	g. <i>HIPPOPODIUS</i> (Qu. et G.) <i>hippopus</i> Forskål. L. 5-7 cm. CC. à la Kölliker. Caractères de la fam. Cloches surface durant toute	

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

à un renouvellement, constituant une sorte de tête globuleuse. Reproduction par bourgeons médu-soïdes sessiles, pas d'eodoxies.

Familles et leurs diagnoses

Cloches natatoires arrondies, lisses, ou pentagonales, avec tubercules, parfois coniques, finement dentelées aux angles, soumises à un renouvellement constant, naissant sur nectosome accessoire rudimentaire du stolon; les cloches les plus anciennes sont refoulées vers le bas de la colonie, où elles deviennent caduques. Hydroecie longue, ouverte, simple, dans laquelle le stolon, tordu spiralement, peut se retirer complètement. Cormidies de couleur blanchâtre, sans boucliers ni cloches spéciales, sont unisexuées, portent des gonophores simples, en grappes. Pas d'eodoxies.

2 g. Méd.

Genres et leurs caractères

natatoires arrondies, en fer année. Caractères du à cheval, normalement avec 4 bosses dorsales, plus ou moins prononcées, et 2 proéminences basales.

1 esp. Méd.

g. VOGTIA Kölliker.

Caractères de la fam. Cloches natatoires avec apex en pointe, arrondies chez une espèce, anguleuses ou pentagonales, avec 2 cornes antérieures latérales, chez les autres. Développement peu connu. 4 esp. Méd., toutes de profondeur. Diagnoses de 2 espèces au moins, *spinosa* et *penhacantha*, sont insuffisantes.

Espèces méditerranéennes

g. A à l'intérieur des cloches on trouve souvent *Cercaria setifera* Monticelli. (Pl. 80, fig. 1-6).

glabra Bigelow. RR., forme de profondeur, accidentelle en surface. Post-larve connue de Villefranche, décrite par Totton (1954). (Pl. 80, fig. 7, 8).

spinosa Kölliker. RR., forme de profondeur. Cloches natatoires anguleuses, prismatiques; faces et angles avec proéminences coniques gélatineuses.

pentacantha Kölliker. RR., forme de profondeur. Proéminences coniques gélatineuses seulement aux angles et non sur les faces.

serrata Moser. RR., bathypélagique. Cloches natatoires coniques, sans proéminences, avec angles finement dentelés.

— Les cloches natatoires ne sont pas nombreuses 12

12 Cloches natatoires grandes, globuleuses, adjacentes, subopposées ou opposées. 13

— Cloches natatoires non globuleuses et non opposées 14

13 2 grandes cloches natatoires néoformées, soumises à un renouvellement (cloche larvaire caduque).

Fam. des *PRAYIDAE* Kölliker.

2 cloches natatoires de la colonie, qui peut dépasser 1 m. en extension, sont néoformées, en remplacement de la cloche larvaire, qui est

g. *ROSACEA* (Qu. et G.) Bigelow.

Caractères de la fam. Canaux radiaires à trajet simple, canaux latéraux sinueux.

2 esp. Méd., souvent confondues et difficiles à distinguer

cymbiformis (Dene Chaje). CC., stades jeunes fréquents à la surface en hiver, grandes colonies en Avril-Mai. Caractère distinctif, d'après Bi-

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

caduque, naissant, par bourgeonnement, sur le pédiocule de la cloche précédente. Le renouvellement se fait de manière que la colonie adulte soit toujours pourvue de 2 cloches, parmi lesquelles la cloche supérieure est, morphogénétiquement, plus jeune. Canaux radiaires des cloches à trajet soit normal, simple, soit sinueux, avec circonvolutions compliquées. Hydroecie longue, à ouverture simple, dans laquelle peut se contracter partiellement le stolon. Les cormidies ont l'aspect globuleux à cause de l'existence des bractées renflées, en forme de casque, et d'une cloche médusoïde spéciale, avec un oléocyste, ayant pour fonction de contribuer à faciliter la flottaison de la colonie. Les cormidies sont unisexuées, mais la colonie est hermaphrodite. La reproduction sexuée se ferait par eudoxies; toutefois, si c'est exact, elles doivent se détailler tardivement, parce qu'on trouve souvent des gonophores, avec des produits génitaux mûrs, sessiles sur le stolon. Les eudoxies sont certaines, par contre, chez 2 g. très rares et de profondeur, *Amphicaryon* (diphyide) et *Nectopyramis* (monophyide), dont on ne tiendra pas compte dans ce Manuel. La systématique de la famille n'est pas au point. D'après Totton, il y aurait dans Méd. 4 g. et 6 espèces. Nous n'en traiterons que 2, dont un très commun, g. *Rosacea*.

sans étude, à l'aide de colo-
rants, des cloches et de la rainure de l'hydroecie
structure des eudoxies.

gelow et Sears : la
rainure de l'hydroecie
et la branche descendante de l'oléocyste se prolongent
au-delà du plafond de la cavité ombrel-
laire et descendant droit jusqu'à la base
de la cloche (Pl. 81,
fig. 1-4).

plicata Quoy et Gaimard. AR., à la surface en hiver, souvent confondue avec *cymbiformis*. Son caractère distinctif serait que la rainure profonde et étroite de l'hydroecie et la branche descendante de l'oléocyste s'arrêtent au-dessus du plafond de la cavité ombrelaire et ne descendent pas jusqu'à sa base. (Pl. 81, fig. 5).

g. *LILYOPSIS* Chun.
Caractères de la fam. Cloches
natatoires grandes, de forme
conique, égales et opposées
l'une à l'autre. Orifices des
cavités ombrellaires dirigés
latéralement. Oléocystes pré-
sents dans les cloches, dont
les canaux latéraux sont
sinueux.
1 esp. Méd.

rosea Chun. R. Ca-
ractères du g. (Pl. 81,
fig. 6).

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

— 1 seule cloche na-
tatoire, d'origine
larvaire, est per-
manente chez la
colonie adulte.. 16

15 Les 2 cloches de la
colonie à peu près
de même grande-
ur, antérieure
conique ou pyra-
midale, acuminée
à l'apex. Excep-
tionnellement la
colonie adulte
peut être mono-
phyde, évolu-
tive.

Fam. des *DIPHYIDAE*
Eschscholtz.

Colonies de taille diverse,
généralement petites, cons-
tituées normalement par une
cloche supérieure conique,
lisse, ou pyramidale, acumi-
née à l'apex, au-dessous de
laquelle se trouve une cloche
inférieure, à peu près de la
même grandeur, légèrement
déviée du côté ventral par
rapport à l'axe longitudinal
de la cloche supérieure. La
cloche larvaire étant géné-
ralement caduque, la cloche
supérieure définitive de la
colonie est une cloche néo-
formée, qui devient perma-
nente. Cloches inférieures
sont, par contre, renouve-
lables au fur et à mesure de
leur vieillissement. Parfois le
bourgeonnement des cloches
inférieures est trop rapide,
de sorte que 2 ou 3 nouvelles
cloches inférieures sont atta-
chées, à la fois, au stolon.
Par contre, dans quelques cas
la colonie, diphyde à l'état
jeune, après avoir remplacé
sa cloche larvaire caduque,
ne bourgeonne pas de clo-
ches inférieures et devient
ainsi monophyde à l'état
adulte. Cormidies simples,
sans dactylozoïdes; bractées
sont, parfois, en forme de
casques. Reproduction sexuée
par intermédiaire d'eudoxies;
dans une sous-famille elle
est mal définie et semble se
faire par des gonozoïdes mé-
dusoïdes sessiles. La famille
est subdivisée en 3 sous-
familles, dont une est repré-
sentée dans Méd. par une
forme bathypélagique acci-
dentelle.

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

s/fam. des SULCULEOLARINAE. (== *GALEOLARIA*, == *GALETTA*)
Colonies de taille assez grande, stolon dépassant, en extension, 1 m. Normalement avec 2 grandes cloches, à peu près semblables comme dimensions. Cloche supérieure néoformée, permanente, est conique, lisse, avec apex arrondi; cloches inférieures renouvelables (parfois 2-3 cloches inférieures néoformées sont présentes en même temps). Cloche supérieure sans ou avec prolongements aliformes basaux, sans hydroecie; cloche inférieure, également sans ou avec prolongements basaux aliformes, avec hydroecie en forme de gouttière, son oléocyste est absent. Cormidies avec bractées en forme de casques. Les colonies semblent être dioïques. Reproduction sexuée mal définie : par eodoxies, par bourgeons sessiles, ou mixte : femelles sessiles, mâles se détachant en entier.
1 g. Méd.

g. *SULCULEOLARIA*: Blainville *quadrivalvis* (Blainville) = *quadridentata* Quoy et Gaimard. AC. à la surface en hiver. Cloche supérieure pentagonale, pourtour oral dentelé (2-4 petites dents); cloche inférieure avec constriction circulaire médiane, 2 dents latérales larges et 2 dents dorsales quadrangulaires. D'après les auteurs, gonophores mâles, colorés en rouge, se détacheraient du stolon; gonophores femelles resteraient sessiles et émettraient les œufs individuellement (Pl. 81, fig. 10, 11; Pl. 76, fig. 11-13).

biloba (Sars) (= *Galella australis* Qu. et G.). R. Lamelle orale de la cloche inférieure bilobée. Oléocyste de la cloche supérieure ovalaire. (Pl. 81, fig. 7-9).

turgida Gegenbaur. R., forme abondante surtout en Adriatique. Lamelle orale de la cloche inférieure arrondie, entière, non bilobée. (Pl. 82, fig. 1, 2).

s/fam. des DIPHYINAE.
Colonies de petite taille, de 2-3 cm de long. Généralement 2 cloches natatoires, une supérieure, néoformée, ayant remplacé la cloche larvaire caduque, définitive, et une cloche inférieure, soumise à un renouvellement périodique. Cloche supérieure pyramidale, sa section transversale est pentagonale, polygonale ou quadrangulaire; apex pointu, hydroecie réduite,

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

ventrale. Une longue épine dorsale et dents marginales présentes ou non. Exceptionnellement, colonie adulte devient monophyide (g. MUGGIAEA) par suite de non bourgeonnement des cloches inférieures après le remplacement de la cloche larvaire supérieure caduque.

a/section transversale de la cloche supérieure pentagonale ou polygonale.
5 g. Méd.

g. *LENSIA* Totton.
Colonie avec 2 cloches. Section transversale de la cloche supérieure pentagonale. Ouverture orale sans dents longues; aile basale divisée en cornes extérieures; hydroecie peu profonde; pas de connections entre canaux radiaires; oléocyste généralement petit, pédonculé. Cloche inférieure, petite et fragile, n'est pas connue chez toutes les espèces.

5 esp. Méd., dont 1, atlantique, semble accidentelle.

conoidea Kef. et Ehlers. (= *truncata* Sars). CC. à la surface durant toute année. Angle dorso-basal de la cloche supérieure assez prononcé; bord latéro-basal de l'hydroecie seulement légèrement oblique par rapport à l'axe longitudinal de la cloche. 5 crêtes se rejoignent à l'apex pointu. Oléocyste fusiforme, avec pédicule très court, s'étendant à peu près à la moitié de la cavité ombrelinaire de la cloche. Cloche inférieure pentagonale, une crête dorsale, 2 latérales et 2 ventrales. (Pl. 82, fig. 3, 4, 5).

fowleri Bigelow. AC. en hiver, à la surface. Ressemble à *conoidea*. Cloche supérieure avec 5 crêtes. Oléocyste, pour ainsi dire, sans pédoncule, globuleux, placé transversalement et au-dessous de l'orifice ombrelinaire de la cloche. (Pl. 82, fig. 6).
subtilis (Chun). C. à la surface en hiver. Cloche supérieure avec 5 crêtes et apex arrondi. Oléocyste globuleux, porté par un pédicule filiforme,

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

plus long que la partie terminale globuleuse. Son eudoxie-
Eudoxia elongata (Will). (Pl. 82, fig. 7).
subtiloides Lens et Van Rim. RR. Forme essentiellement atlantique, paraît accidentelle en Méd. Apex de la cloche supérieure pointu, auquel aboutissent 5 crêtes. Son angle dorso-basal n'est pas prononcé; le bord latéro-dorsal de l'hydroecie est fortement oblique par rapport à l'axe longitudinal de la cloche. Olécyste court, globuleux. (Pl. 82, fig. 8).
multicristata Moser. AR., en hiver, à la surface. Cloche supérieure avec apex pointu et 7-20 crêtes longitudinales. Olécyste, presque filiforme, contre la paroi de la cavité de la cloche, sans ou avec pédicule extrêmement court. (Pl. 82, fig. 9, 10).

g. EUDOXOIDES Huxley.
Colonne serait monophyide, facilement reconnaissable à cause de la torsion spiralée très forte de sa cloche. Elle est pyramidale, sa section transversale pentagonale. Épine dorsale longue. Aile dorsale de la cloche divisée, ses angles extérieurs se prolongent en lamelles lancettiformes. Bord marginal sans dents proéminentes.
1 esp. Méd.

g. DIPHYES Cuvier.
Colonne petite avec 2 cloches. Cloche supérieure avec apex acuminé, sa section trans-

dispar Cham. et Eysenhard. AR. en hiver, en surface, plus fréquent près des cô-

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

versale est pentagonale; épine dorsale longue. Aile basale divisée ou non, angles extérieurs non prononcés. Ouverture de la cavité sous-ombrelle avec des dents sur son pourtour (1 espèce du g. est monophyide). 1 esp. Méd., la plus commune.

g. **MUGGIAEA** (Busch). Espèces du g. sont monophydes à l'état adulte, le bourgeonnement des cloches nouvelles s'arrêtant après le remplacement de la cloche larvaire caduque. Section de la cloche néoformée pentagonale. Une longue épine dorsale, pas de dents orales. Aile basale divisée, ses angles extérieurs non prononcés. Hydroecie latérale, profonde. 2 esp. Méd., dont 1 surtout près des côtes africaines.

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

- Les 2 cloches de la colonie, nettement, ou non, superposées, sont dissemblables, la supérieure plus petite et d'une autre forme que l'inférieure.

Fam. des *ABYLIDAE* Agassiz.

Famille divisée en 2 s/fam. : *ABYLINEAE* et *ABYLOPSINAES*.

A la première, caractérisée par la non-réduction de la cloche supérieure, qui reste grande, pyramidale, appartient la forme atlantique *Ceratocymba sagittata*, pêchée tout à fait exceptionnellement par « Thor » en Méd., dont on ne tiendra pas compte. Par contre, la deuxième est bien représentée en Méd.

s/fam. des *ABYLOPSINAES*. g. *ABYLOPSIS* Chun. Colonies petites, généralement diphyides, 2 cloches superposées non exactement dans le même axe longitudinal; un g. (*ENNEAGONUM*) est monophyide. Les 2 cloches sont dissemblables, la supérieure d'origine larvaire, devenue permanente, est plus petite et d'une autre forme que l'inférieure. Oléocystes globuleux, avec ou sans diverticules. Bractées des eudoxies cubiques.

3 g. Méd., dont 1 très commun.

dant seulement à une petite née. Caractères du g. distance au-dessus de la base. Oléocyste droit en Aile basale divisée, les angles ligne médiane. Son extérieurs peu prononcés. Bord marginal sans dents proéminentes.

1 esp. Méd.

fig. 5-7).

tetragona Otto. CC. à la surface pendant toute année. Caractères du g. Son eudoxie connue sous le nom de *Aglaisma cuboides* (Leuckart) Chun. (Pl. 84, fig. 1-3). *eschscholtzi* Qu. et G. R., forme de profondeur. Cloche supérieure ressemble, par sa conformation, à celle de *tetragona*, en diffère surtout par la disposition des canaux de l'ombrelle. La cloche inférieure est plus petite que celle de *tetragona*. Ses dents — 1 dorsale, 2 latérales et 2 ventrales sur la paroi dorsale de l'hydroecie sont plus symétriques que chez *tetragona* (Pl. 84, fig. 4-6).

g. *BASSIA* (Agassiz).

Colonie avec 2 cloches, la supérieure ressemble à celle d'*Abylopsis*, mais son oléo-

bassensis Qu. et G.

R., forme de profondeur. Caractères du g. Eudoxie décrite

Clef pour ordres,
sous-ordres et familles

Familles et leurs diagnoses

Genres et leurs caractères

Espèces
méditerranéennes

16 Colonie adulte,
d'aspect larvaire,
réduite à 1 seule
cloche larvaire
permanente, sans
zone de bourgeon-
nement necto-
somien sur le sto-
lon.

Sous-ordre des Mononectes

Fam. des

SPHAERONECTIDAE

Huxley.

Colonies monophyides, néoténiques, de très petite taille, réduites à 1 seule cloche larvaire permanente. Eodoxies à 2 cloches, la supérieure équivalente de la bractée, et l'inférieure du gonophore.

2 g. Méd., dont 1, *Monophyes*, serait, peut-être, synonyme de *Sphaeronectes*. La synonymie des espèces de cette famille est également très embrouillée.

cyste globuleux est sans diverticule. Cloche inférieure sans crête dorsale; son hydroecie est peu développée, tubulaire et close en haut sur 2/3 de sa longueur. L'eudoxie avec bractée cubique est du type de *Sphenoïdes*.

1 esp. Méd.

g. ENNEAGONUM Quoy et G. Gaimard. AR. près des côtes métropolitaines, plus commun dans les parages des Baléares. à sa forme pyramidale avec 9 angles. Oléocyste globuleux ou piriforme est axial; hydroecie large; cavité de la cloche excentrique. 1 esp. Méd.

g. SPAERONECTES Huxley. köllikeri Huxley (= Cloche sphéroïdale, orifice gracilis). C. à la surface ombrellaire avec velum. 1 face en hiver et en canal circulaire, 4 canaux radiaires. Hydroecie profonde, oblique, s'étendant au-dessus de la cavité ombrelle. Oléocyste horizontal, avec extrémité recourbée vers le haut.

1 esp. Méd.

g. MONOPHYES Claus. irregularis Claus. Cloche conique, arrondie au sommet, non acuminée. Hydroecie en forme de rainure étroite, le long de la paroi de la cloche, plus ou moins verticale. Oléocyste, renflé à l'extrémité, situé sur le côté dans la partie supérieure de la cloche. La valeur de ce g., qui semble être plus primitif que *Sphaeronectes*, est discutée, certains auteurs (Totton) le considérant comme synonyme de ce dernier.

1 esp. Méd.

INDICATIONS PRATIQUES

PÊCHE. — Seuls les petits Calycophorides *Diphyidae* et *Abylopsidae* peuvent être capturés, sans trop de dommages, avec des filets planctoniques; et encore, on constate souvent que les cloches des colonies se sont dissociées au cours de la pêche. Quant aux grands Calycophorides, tels que *Sulculeolariinae* et *Prayidae*, ainsi qu'aux Physonectes, pour les avoir intacts, on doit les faire rentrer directement dans des bocaux de dimensions appropriées, en évitant de les heurter contre le rebord de ces derniers, car le moindre choc provoque le détachement des cloches natatoires. La capture doit se faire sous l'eau, et en aucun cas les Siphonophores ne doivent être exposés à l'air; dans le cas contraire, ils « explosent » littéralement et se désagrègent entièrement.

PRÉPARATION. — Tous les Siphonophores étant extrêmement contractiles, leur préparation exige l'anesthésie préalable. On obtient les meilleurs résultats en utilisant la solution isotonique dans l'eau douce du Chlorure de Magnésium (à 7 %, la salinité de la mer étant de 38 % environ), que nous étions le premier à préconiser et qui est employée par nous à Villefranche pour tous les animaux marins, des Protistes aux Poissons inclus. Les Cystonectes Physaliés, les Calycophorides *Diphyidae*, *Abylopsinae* et les *Polyphyidae Hippopodius*, s'anesthésient parfaitement dans ce liquide. La durée de l'anesthésie, de 30 minutes à 2 heures environ, varie suivant les dimensions des Siphonophores, et elle est généralement plus longue pendant la saison froide qu'en été. On les fixe ensuite dans le Formol à 5 % neutre, additionné de quelques gouttes de Flemming afin de raffermir les pédicules des cloches natatoires, et on les conserve soit dans le Formol à 5 % propre, soit dans l'alcool à 70°. Dans ce dernier cas la déshydratation doit être progressive et très lente afin d'éviter que les cloches natatoires ne se rident pas et ne se remplissent pas de bulles d'air.

Le même procédé peut être employé, avec succès, pour la préparation de *Physophora hydrostatica*; toutefois, quelques précautions sont à prendre avec elle. En premier lieu, on doit attacher son pneumatophore avec un fil de soie encore pendant qu'elle est dans l'eau de mer et la maintenir ensuite en suspension dans le bocal contenant la solution du Chlorure de Magnésium jusqu'à son anesthésie complète, qui demande environ 2 heures. L'anesthésique sera remplacé progressivement par le Formol à 5 %, seul ou additionné de Flemming. Il faut éviter de procéder à l'anesthésie et à la fixation des Physophores quand elles sont couchées à plat dans les cristallisoirs, car, dans ce cas, les cloches natatoires et les dactylozoïdes s'aplatissent facilement et les Siphonophores restent déformés.

En ce qui concerne tous les autres Siphonophores Physonectes, ainsi que les Calycophorides *Sulculeolariinae* et les *Prayidae*, leur préparation est difficile et ne réussit pas toujours, même quand on en a une grande habitude. Comme règle générale, on ne doit chercher à préparer les colonies trop grandes, dépassant 50 cm de long. Ensuite, les Siphonophores qu'on désire préparer doivent être absolument en parfait état, sans aucune lésion. Il faut les traiter aussi rapidement que possible après leur capture, car les Siphonophores, gardés à l'étroit dans un récipient pendant 2 ou 3 heures, sont déjà altérés, ne supportent pas l'anesthésie, et perdent leurs cloches natatoires dès le début des manipulations qu'on leur fait subir. Enfin, il est important de ne pas exposer les Siphonophores à l'air, toutes les manipulations devant se faire sous l'eau dans de longues cuvettes de dimensions appropriées. Suivant la taille, l'anesthésie au Chlorure de Magnésium demande de 1 à 5 heures, au maximum. Avant la fixation par le Formol à 5 %, additionné de Flemming, on attache le Siphonophore par son pneumatophore

avec un fil de soie, et on l'introduit soit directement dans le bocal de collections, soit, de préférence, dans un tube en verre, dont on bouchera plus tard l'orifice par un tampon de coton. La conservation peut se faire soit dans le Formol à 5 %, soit dans l'alcool à 70° après une déshydratation lente, d'environ 8 jours; la déshydratation plus rapide provoque inévitablement la formation de bulles d'air dans les cloches natatoires, qu'il est impossible d'éliminer par la suite.

On peut essayer de fixer les Halistemes et les Agalmes sans anesthésie préalable. Le procédé suivant nous a donné, quelquefois, des résultats assez satisfaisants. Après avoir attaché les Siphonophores par leur pneumatophore avec un fil de soie, on les introduit, sous l'eau, dans un grand tube de verre, qu'on bouche avec un tampon de coton bien tassé, et on place l'extrémité bouchée du tube, sous l'angle de 30° environ, dans le Formol neutre à 6-8 %. Le Formol pénètre, par capillarité, à travers le coton, dans le tube et fixe, au bout d'une heure environ, le Siphonophage en assez bon état d'extension. La conservation et le montage se font de la même manière, comme il a été indiqué plus haut.

Les procédés de préparation des Siphonophores, exposés plus haut, ont été élaborés par nous à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, et nous ont donné, toujours, avec un peu de pratique, des résultats satisfaisants. Parmi les diverses techniques, proposées par les anciens auteurs, seule, la méthode de BEDOT (1896) peut être retenue, malgré certains inconvénients. Elle consiste à plonger les Siphonophores, tels que *Forskalia* ou *Halistemma*, sans les exposer à l'air, dans une quantité d'eau de mer aussi réduite que possible, et attendre qu'ils s'étendent parfaitement; à ce moment on verse sur eux, brusquement, la solution de sulfate de cuivre dans l'eau distillée à 15-20 %, dont la quantité doit être 10 fois plus grande que celle d'eau de mer. Au bout de 5-10 minutes on ajoute quelques gouttes d'acide nitrique ou acétique, afin d'éviter la formation d'un précipité. La fixation demande de 4 à 6 heures. On peut conserver ensuite les Siphonophores soit dans le Formol à 5 %, soit dans l'alcool à 90°, avec le passage par les alcools plus faibles pendant au moins 15 jours. Le procédé de BEDOT présente, toutefois, 2 inconvénients. Tout d'abord toutes les cloches natatoires restent rarement sur le nectosome au moment de la fixation par le sulfate de cuivre; ensuite, le Siphonophage, fixé par ce procédé, devient opaque et prend une teinte verdâtre assez déplaisante, due à l'imprégnation des éléments de la colonie par le sulfate de cuivre.

Ouvrages à consulter

1937. BIGELOW, H.-B. et M. SEARS. — *Siphonophora*. — Report Danish Oceanogr. Exped. 1908-1910 to the Mediterranean and Adjacent Seas., Biology, T. 2, H. 2.
1946. GARSTANG, W. — The Morphology and Relation of the *Siphonophora*. Quart. Journ. Micr. Sc., London, Vol. 87, № 2.
1935. LEOUP, E. — Les Siphonophores de la Rade de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes, France). — Bull. Mus. R. Hist. Belgique, T. 11, № 31.
1954. LEOUP, E. — A propos des Siphonophores. — Vol. Jubil. Victor Van Straelen, T. II.
1925. MOSER, F. — Die Siphonophoren des deutschen Süd-Polar Expedition 1901-1903. — Ergebn. Deutsch. Süd-Polar. Exped. Zool., T. 9.
1954. TOTTEN, A.-K. — *Siphonophora* of the Indian Ocean together with Systematic and Biological Notes on related Specimens from other Oceans. — Discovery Reports, Vol. 27.

Explications des planches

Planche 75. SIPHONOPHORES SIPHONANTHES. CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Fig. 1. Schéma de la partie supérieure d'une jeune colonie d'un Siphonophore Physonecte, d'après Totton (pn-pneumatophore; st-stolon; N-nectosome; zbn-zone de bourgeonnement de nectosome; zbs-zone de bourgeonnement du siphosome; S-siphosome; fp-filament pêcheur; t-tentille; c, c....-cormidies; g♂-gonophores mâles; g♀-gonophores femelles; br-bractée); fig. 2. Schéma de la structure d'un pneumatophore de Siphonophore Physonecte, d'après Schneider (p-pore apical; r-réservoir de gaz; ectsc-ectoderme sécrétant le gaz; o-origine d'accès aux chambres radiaires; cl-cloison des chambres radiaires; st-stolon; mes-mésoglée; ectex-ectoderme exombrellaire; ects-ectoderme sous-ombrellaire; endex-endoderme exombrellaire; ends-endoderme sous-ombrellaire; cut-cuticule); fig. 3. Coupe schématique d'une cloche natatoire d'un Siphonophore Physonecte, d'après Schneider, in Delage (ped-pedicule creux de la cloche; cnr-canal radiaire; cnc-canal circulaire; fm-fibres musculaires; vel-velum); fig. 4. Cormidie terminale d'une colonie d'un Siphonophore Physonecte, d'après Totton (st-stolon; lbr-lamelle de la bractée; br-bractée; t-tentille; fpl-filament pêcheur larvaire; g¹-gastrozoïde primaire larvaire; g²-gastrozoïde secondaire; pal-palpacule); fig. 5. Schéma d'une cormidie théorique d'un Siphonophore Physonecte, d'après Schneider, in Delage (st-stolon; cnst-canal du stolon; fp-filament pêcheur; t-tentille; g-gastrozoïde; fcn-foyer cnidogène; bd-bourrelet digestif ou hépatique du gastrozoïde; b-bouche; br-bractée; dac-dactylozoïde; palp-palpacule; g♀-gonophage femelle; g♂-gonophage mâle); fig. 6. Extrémité d'une tentille, d'après Haeckel, in Delage (c-corne; amp-ampoule; inv-involucré; cn-cnidosac ou capsule urticante; t-tentille); fig. 7. Très jeune larve siphonule de *Nanomia bijuga* (Delle Chiaje), d'après Metschnikoff (epn-ébauche du pneumatophore; efp-ébauche du filament pêcheur); fig. 8. Larve siphonule plus âgée de *Nanomia bijuga* (Delle Chiaje), d'après Metschnikoff (pn-pneumatophore; fp-filament pêcheur; cn-cnidosacs de la future tentille); fig. 9. Schéma de la formation d'une jeune colonie de Siphonophore Physonecte, inspiré de Delage (pn-pneumatophore; zbn-zone de bourgeonnement du nectosome; zbs-zone de bourgeonnement du siphosome; bu-bourrelet urticant; fp-filament pêcheur; g¹-gastrozoïde primaire larvaire).

Planche 76. SIPHONOPHORES CYSTONECTES. DÉVELOPPEMENT DES CALYCOPHORES

Fig. 1. *Physalia physalis* (Linné). Colonie adulte, d'après Agassiz, in Vanhöffen; fig. 2-5. Stades larvaires de *Physalia physalis* (L.): fig. 2. La très jeune larve cystonule, d'après Huxley, in Vanhöffen (fl-flotteur; efp-ébauche du filament pêcheur; g¹-gastrozoïde primaire larvaire); fig. 3. Schéma d'une larve plus âgée (fl-flotteur; g¹-gastrozoïde primaire larvaire; fpl-filament pêcheur larvaire; zbc-zone de bourgeonnement des cormidies); fig. 4. Schéma d'une larve encore plus âgée, montrant le pore apical du flotteur (pa) et la composition des cormidies secondaires avec les ébauches des gonophores; fig. 5. Schéma d'une très jeune colonie, montrant le commencement du cloisonnement de la crête du flotteur (cr), l'épithélium sécrétant le gaz (ecs), les cormidies du premier et du deuxième ordre (cr¹, cr²) et les jeunes gonophores (gon); fig. 6. Schéma de la colonie d'une Rhizophyside, d'après Delage (pa-pore apical du pneumatophore; pn-pneumatophore; zbs-zone de bourgeonnement du siphosome; fp-filament pêcheur; g-gastrozoïde; gon-gonophage); fig. 7. *Rhizophysa filiformis* Forskal; tentille contractée, d'après Bigelow; fig. 8. *Rhizophysa filiformis* Forsk. gonozoïde, d'après Chun, in Delage; fig. 9. *Sphaeronectes köllikeri* Huxley; adulte, d'après Chun (ol-oléocyste; clnl-cloche natatoire larvaire permanente; hy-hydroecie; zbc-zone de bourgeonnement des cormidies; st-stolon; c-cormidie); fig. 10. *Sphaeronectes köllikeri* Huxley. Eudoxie (= *Diplophysa köllikeri* Haeckel), Orig.; fig. 11. *Sulculeolaria quadrivalvis* (Blainville). Larve calyconule avec les ébauches de la cloche natatoire larvaire (eclnl) et du filament pêcheur (efp), d'après Metschnikoff; fig. 12. Larve calyconule plus âgée du même Siphonophore, montrant en plus de la jeune cloche natatoire larvaire (clnl), les ébauches du filament pêcheur, de l'oléocyste et le creusement de la cavité gastrique du futur gastrozoïde primaire, d'après Metschnikoff; fig. 13. La même larve au stade plus avancé, montrant la formation de la cloche natatoire secondaire (cln²), qui remplacera la cloche natatoire primaire larvaire caduque, le gastrozoïde primaire (g¹) avec son filament pêcheur (fp), et les tentilles (t) avec les cnidosacs (cn), ainsi que la bractée (br), d'après Metschnikoff.

Planche 77. SIPHONOPHORES PHYSONECTES

Fig. 1. *Athorybia rosacea* (Forskål), vue par le haut, fig. de S. Baur, d'après l'exemplaire de Villefranche-sur-Mer, in Totton; fig. 2. *Physophora hydrostatica* Forskål; adulte, d'après Sars, in Vanhöffen; fig. 3. Tentille avec son cnidome de *Ph. hydrostatica* Forsk., d'après Vogt; fig. 4. Cloche natatoire de *Ph. hydrostatica* Forsk., d'après Sars; fig. 5. Très jeune colonie de *Ph. hydrostatica* Forsk., montrant le pneumatophore, les dactylo-

zoïdes périphériques, le gastrozoïde et son filament pêcheur, d'après Vogt; fig. 6. *Halistemma rubrum* Vogt; adulte. Orig., d'après un exemplaire fixé de la collection de Villefranche-sur-Mer; fig. 7. Bractée de *H. rubra* Vogt avec son bourrelet nématocystique (bn), d'après Totton; fig. 8. Tentille unicorn, sans involucr, de *H. rubra* Vogt, d'après Vogt.

Planche 78. SIPHONOPHORES PHYSONECTES

Fig. 1. *Halistemma rubra* Vogt. Cloche natatoire, vue par la face inférieure, d'après Totton (crl-canal radiaire latéral; crd-canal radiaire dorsal; crv-canal radiaire ventral); fig. 2. La même cloche, vue de côté, d'après Totton (crl-canal radiaire latéral; cl-corne latérale); fig. 3-7. *Nanomia bijuga* (Delle Chiaje); fig. 3. Cloche natatoire, vue par l'intérieur, d'après Totton; fig. 4. Cormidie isolée, d'après Bigelow (st-stolon; g-gastrozoïde; fp-filament pêcheur; t-tentille; br¹, br², br³-bractées); fig. 5. Gonophores mâles (g♂), gonophores femelles (g♀), cystozoïdes (ey) et palpacules (pa), d'après Bigelow; fig. 6. Bractée isolée, d'après Bigelow; fig. 7. Tentille unicorn dans l'involucr, d'après Bigelow; fig. 8-12. *Agalma elegans* Sars; fig. 8. Cloche natatoire, vue par la face externe, d'après Totton; fig. 9. La même cloche, vue de côté, d'après Totton; fig. 10. Bractée isolée, d'après Bigelow; fig. 11-12. Larves à 2 stades différents, montrant la formation des boucliers, d'après Metschnikoff (pn-pneumatophore; g-gastrozoïde; cn-cnidosacs; fp-filament pêcheur; b¹, b²-boucliers primaires et secondaires).

Planche 79. SIPHONOPHORES PHYSONECTES

Fig. 1-5. *Agalma okeni* Eschscholtz; fig. 1. Cloche natatoire jeune, à 1 seul angle, d'après Totton; fig. 2. Cloche natatoire adulte, d'après Bigelow; fig. 3. Bractée adulte, d'après Totton; fig. 4. Cormidie isolée, dont les bractées ont été enlevées, mais subsistent leurs lamelles sur le stolon, montrant le gastrozoïde, le filament pêcheur, les cystozoïdes, les palpacules et les gonophores, d'après Bigelow; fig. 5. Tentille bicorne avec ampoule et involucr, d'après Bigelow; fig. 6. *Apolemia uvaria* Lamarck. Partie antérieure d'une jeune colonie, montrant les dactylozoïdes, implantés sur le nectosome, et les cormidies verticillées. Orig., d'après un exemplaire fixé, conservé dans la collection de la Station de Villefranche-sur-Mer; fig. 7-9. *Forskalia contorta* Milne Edwards; fig. 7. Partie antérieure d'une jeune colonie, montrant les cormidies longuement pédiculées. Orig., d'après un exemplaire fixé, conservé dans les collections de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer; fig. 8. Cloche natatoire, d'après Vogt; fig. 9. Tentille, d'après Vogt; fig. 10-12. *Forskalia edwardsi* Kölliker; fig. 10. Bractée du stolon, d'après Totton; fig. 11-12. Bractées à la base du gastrozoïde (à la base de son pédicule), d'après Totton.

Planche 80. SIPHONOPHORES CALYCOPHORES POLYNECTES POLYPHYIDES

Fig. 1-6. *Hippopodius hippopus* Forskål; fig. 1. Schéma de la disposition des cloches natatoires dans une colonie, d'après Chun (cln¹⁻¹⁰-cloches natatoires; ol¹⁻⁵-oléocystes des cloches; st-stolon); fig. 2. Extrémité supérieure de la colonie (cloches natatoires enlevées), montrant l'emplacement de 2 zones de bourgeonnement, celle des cloches sur un nectosome accessoire rudimentaire et celle des cormidies, d'après Richter (st-stolon; g-gastrozoïde; g♀-gonophore femelle; zbc-zone de bourgeonnement des cormidies; zbn-zone de bourgeonnement des cloches natatoires, cln¹⁻⁷ cloches natatoires; ol¹⁻⁵-oléocystes); fig. 3. Cloche natatoire, vue ventralement, d'après Bigelow et Sears; fig. 4. Cloche natatoire, vue dorsalement, d'après Bigelow et Sears; fig. 5. Très jeune larve, d'après Metschnikoff; fig. 6. Larve plus âgée, d'après Chun (st-stolon; fp-filament pêcheur; t-tentille; g¹-gastrozoïde primaire; hy-hydroecie; cln¹-cloche natatoire primaire larvaire; ol-oléocyste; cln²-cloche natatoire secondaire); fig. 7. *Vogtia glabra* Bigelow. Cloche natatoire, vue dorsalement, d'après Bigelow et Sears; fig. 8. Post-larve, en provenance de Villefranche-sur-mer, d'après Totton (clnl-cloche natatoire larvaire; cln¹⁻²⁻³-cloches natatoires nouvelles; oll-oléocyste de la cloche natatoire larvaire; olcln-oléocystes des cloches natatoires; g¹⁻²⁻³⁻⁴-gastrozoïdes; cped-canal pédiculaire des cloches natatoires).

Planche 81. SIPHONOPHORES CALYCOPHORES

Fig. 1-4. *Rosacea cymbiformis* (Delle Chiaje); fig. 1. Jeune colonie contractée, d'après Chun; fig. 2. 2 cloches définitives d'une colonie contractée, d'après Chun; fig. 3. Cormidie adulte, d'après Bigelow (br-bractée; cbr-canal de la bractée; st-stolon; hy-hydroecie; fp-filament pêcheur; t-tentille; g-gastrozoïde; g♀-gonophore femelle; cped-canal pédiculaire); fig. 4. Gonophore mâle sessile, d'après Bigelow; fig. 5. *Rosacea plicata* (Qu. et G.). Cloche natatoire, d'après Bigelow; fig. 6. *Lilyopsis rosea* Chun. Colonie adulte, d'après Bedot; fig. 7-9. *Sulculeolaria biloba* (Sars); fig. 7. Cloche natatoire supérieure, d'après Totton (crl-canal radiaire, latéral; crd-canal radiaire dorsal; ol-oléocyste; cped-canal pédiculaire); fig. 8. Cloche inférieure, d'après Totton; fig. 9.

Vue dorsale de la plaque buccale de la cloche, d'après Totton; fig. 10. *Sulculeolaria quadrivalvis* (Blainville). Vue latérale de la cloche natatoire supérieure, d'après Totton (dd-dents dorsales); fig. 11. Partie dorsale de la cloche natatoire antérieure, d'après Totton (dd-dents dorsales).

Planche 82. SIPHONOPHORES CALYCOPHORES

Fig. 1-2. *Sulculeolaria turgida* Gegenbaur; fig. 1. Cloche postérieure, vue ventralement, d'après Totton; fig. 2. Cloche postérieure, vue latéralement, d'après Totton; fig. 3-5. *Lensia conoidea*, Keferstein et Ehlers; fig. 3. Cloche supérieure, vue latéralement, d'après Bigelow; fig. 4. Cloche postérieure, vue latérale, d'après Bigelow; fig. 5. Eudoxie, d'après Moser; fig. 6. *Lensia fowleri* Bigelow. Cloche supérieure, vue latéralement, d'après Bigelow; fig. 7. *Lensia subtilis* Chun. Cloche supérieure, vue latérale, d'après Totton; fig. 8. *Lensia subtiloides* Lens et Van Rim. Cloche supérieure, vue latérale, d'après Bigelow; fig. 9-10. *Lensia multicristata* Moser; fig. 9. Cloche supérieure, vue latérale, d'après Bigelow; fig. 10. Vue apicale de la cloche supérieure, d'après Bigelow; fig. 11. Schéma des contours des parties basales des cloches supérieures de 4 espèces du genre *Lensia*, d'après Bigelow.

Planche 83. SIPHONOPHORES CALYCOPHORES

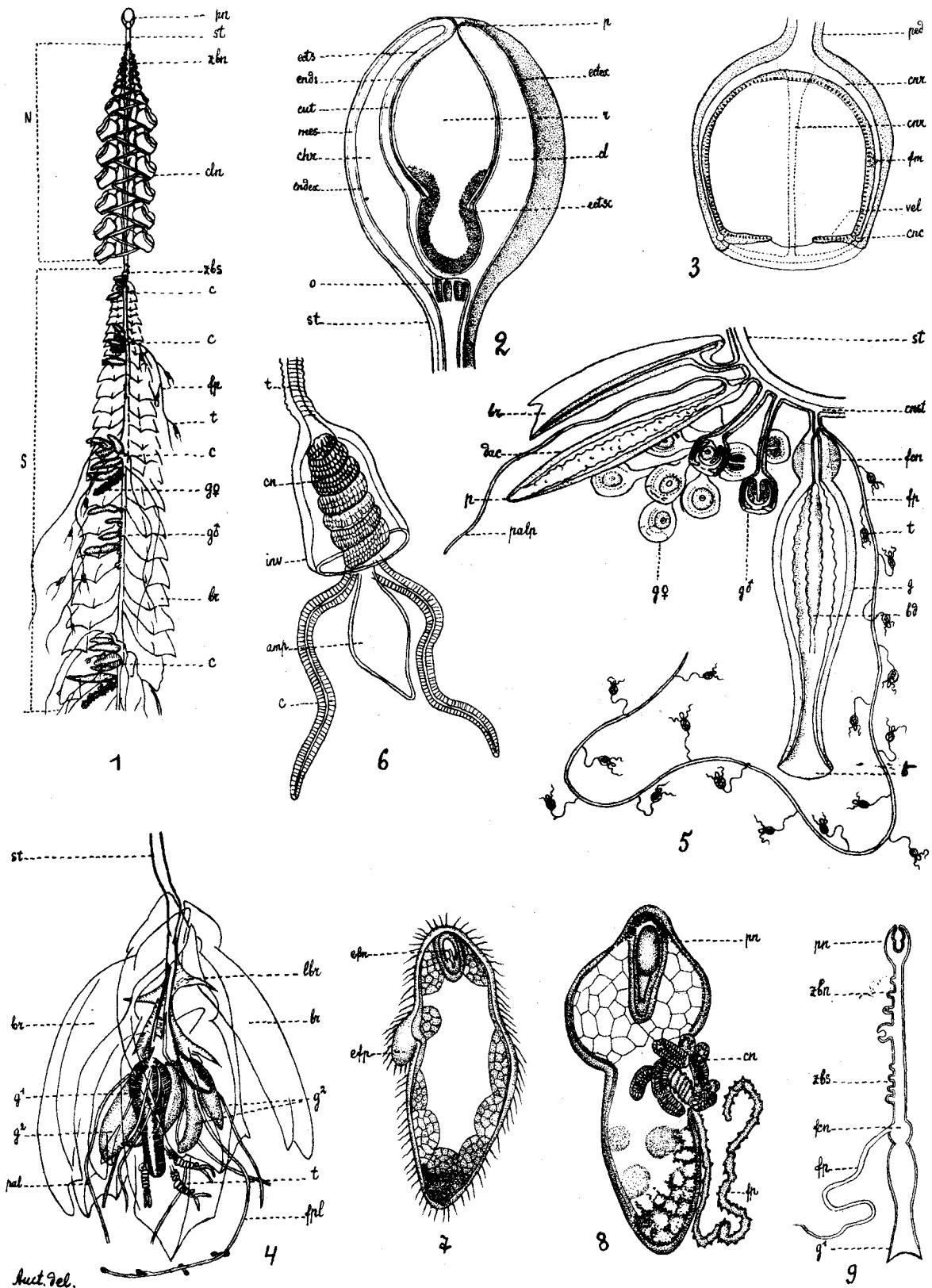
Fig. 1-3. *Muggiae kochi* (Will); fig. 1. forme adulte, monophyde, d'après Moser (clnd-cloche natatoire secondaire, définitive; ol-oléocyste; hy-hydroecie; st-stolon); fig. 2. Stade jeune, ayant encore sa cloche natatoire larvaire (clnl), mais montrant déjà sa nouvelle cloche natatoire qui deviendra définitive (clnd), ainsi que le stolon (st) avec l'ébauche du filament pêcheur, logé dans l'intérieur de l'hydroecie (hy); fig. 3. Eudoxic, *Eudoxia* (= *Cucullus eschscholtzi*), d'après Chun; fig. 4. *Muggiae atlantica* Cunningham. Forme adulte, monophyde, d'après Moser (ol-oléocyste; st-stolon; hy-hydroecie); fig. 5. *Chelophys appendiculata* Eschscholtz. Colonie adulte, d'après photo de Bigelow; fig. 6. Cormidie isolée de *Ch. appendiculata* Esch., d'après Moser (ped-pedicule de la cormidie; br-bractée; ol-oléocyste; g-gastrozoïde; g♀-gonophore femelle); fig. 7. Eudoxic (= *Cucullus campanula* Haeckel) de *Ch. appendiculata* Esch.; fig. 8. *Diphyes dispar* Cham. et Eys. Forme adulte, d'après Moser; fig. 9-10. *Eudoxoides spiralis* Bigelow; fig. 9. Cloche unique de la forme adulte monophyde, d'après Bigelow; fig. 10. Eudoxic (*Eudoxia spiralis*), d'après Bigelow; fig. 11. *Monophys irregularis* Claus, d'après Chun (clnl-cloche natatoire larvaire permanente; ol-oléocyste; hy-hydroecie; st-stolon).

Planche 84. SIPHONOPHORES CALYCOPHORES ABYLOPSINES

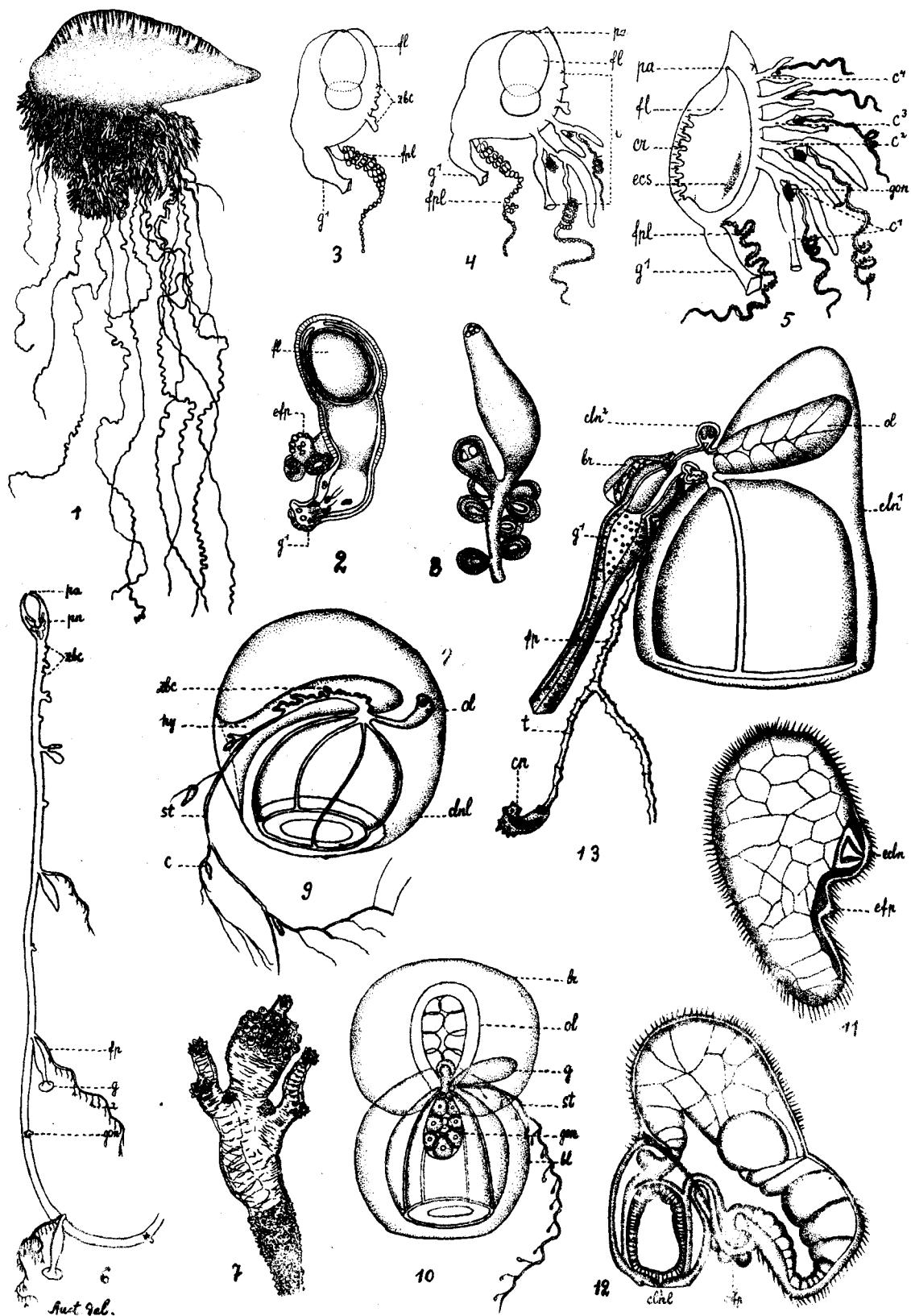
Fig. 1-3. *Abylopsis tetragona* Otto; fig. 1. Figure topographique de la colonie, stolon enlevé, d'après Totton; fig. 2. Cloche natatoire supérieure, vue latérale, d'après Bigelow; fig. 3. Cloche natatoire inférieure, vue latéralement, d'après Bigelow; fig. 4-6. *Abylopsis eschscholtzi* (Huxley); fig. 4. Cloche supérieure, vue latérale, d'après Bigelow; fig. 5. Cloche inférieure, vue latérale, d'après Bigelow; fig. 6. Cormidie eudoxiforme isolée, d'après Bigelow; fig. 7. *Bassia bassensis* (Qu. et G.). Jeune colonie, d'après Moser; fig. 8. Cloche supérieure de *B. bassensis* (Qu. et G.), vue latéralement, d'après Bigelow; fig. 9. *Enneagonum hyalinum* Qu. et G. Colonie monophyde, d'après Bigelow.

MANUEL DE PLANCTONIOLOGIE

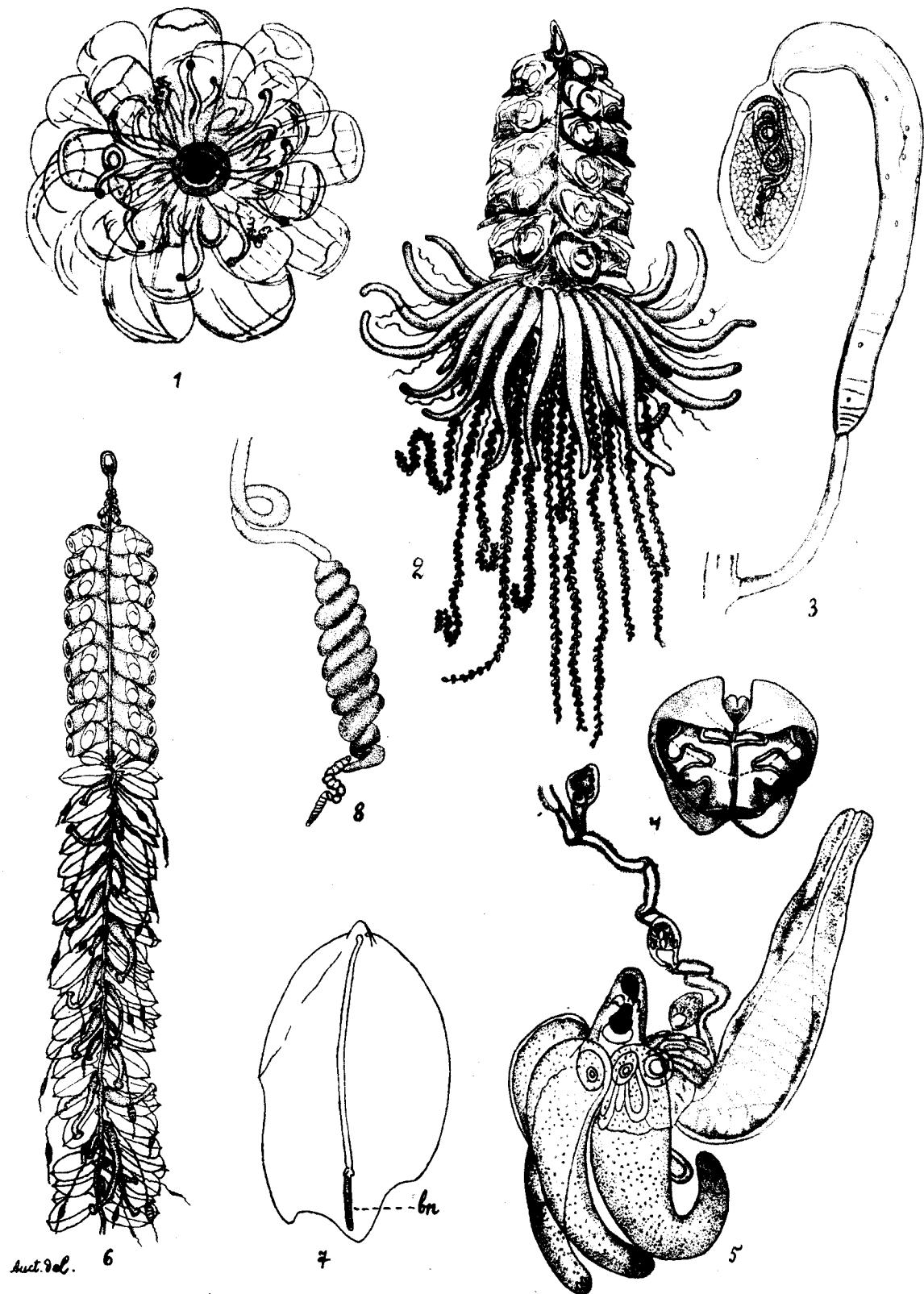
Planche 75

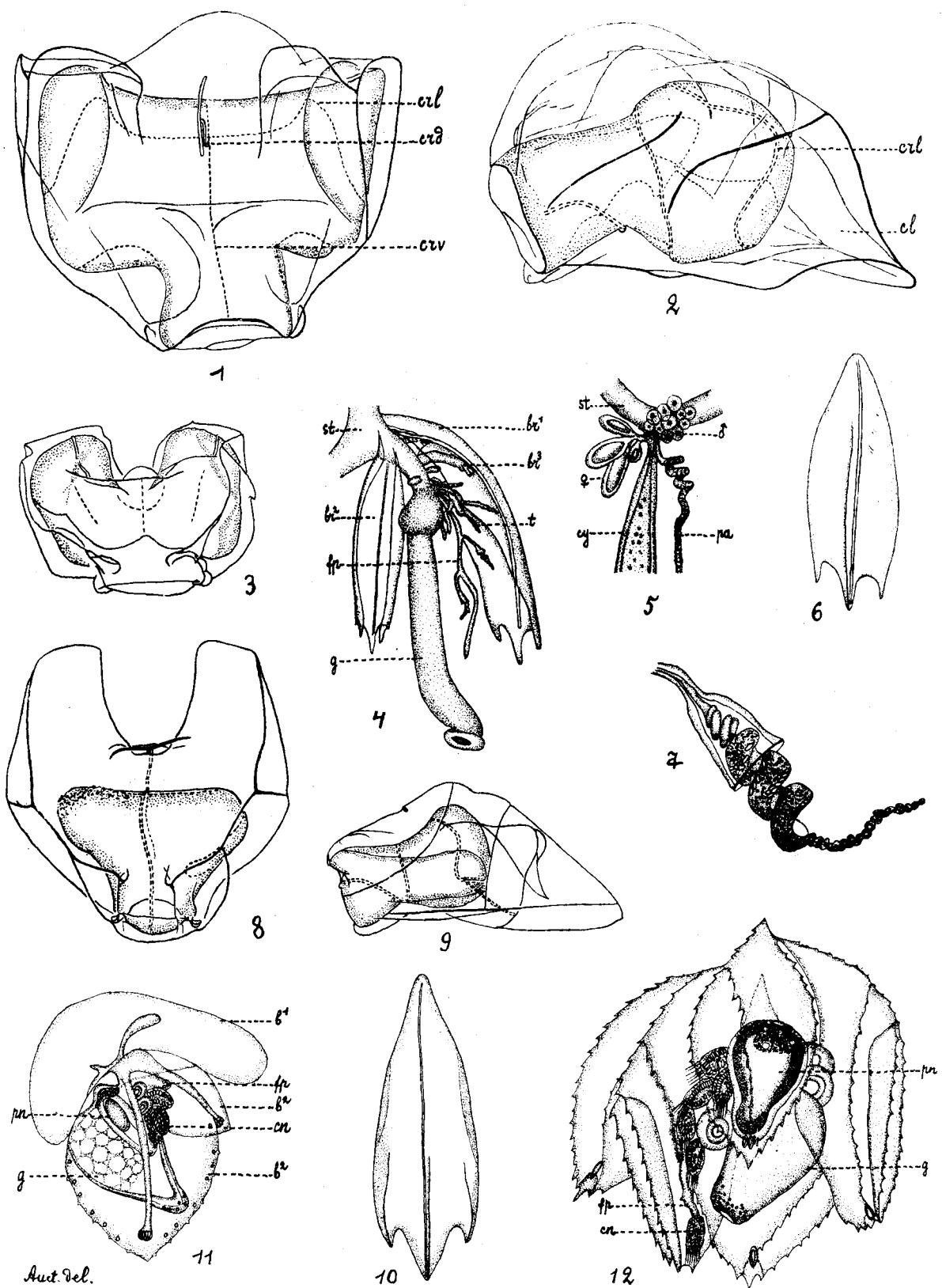


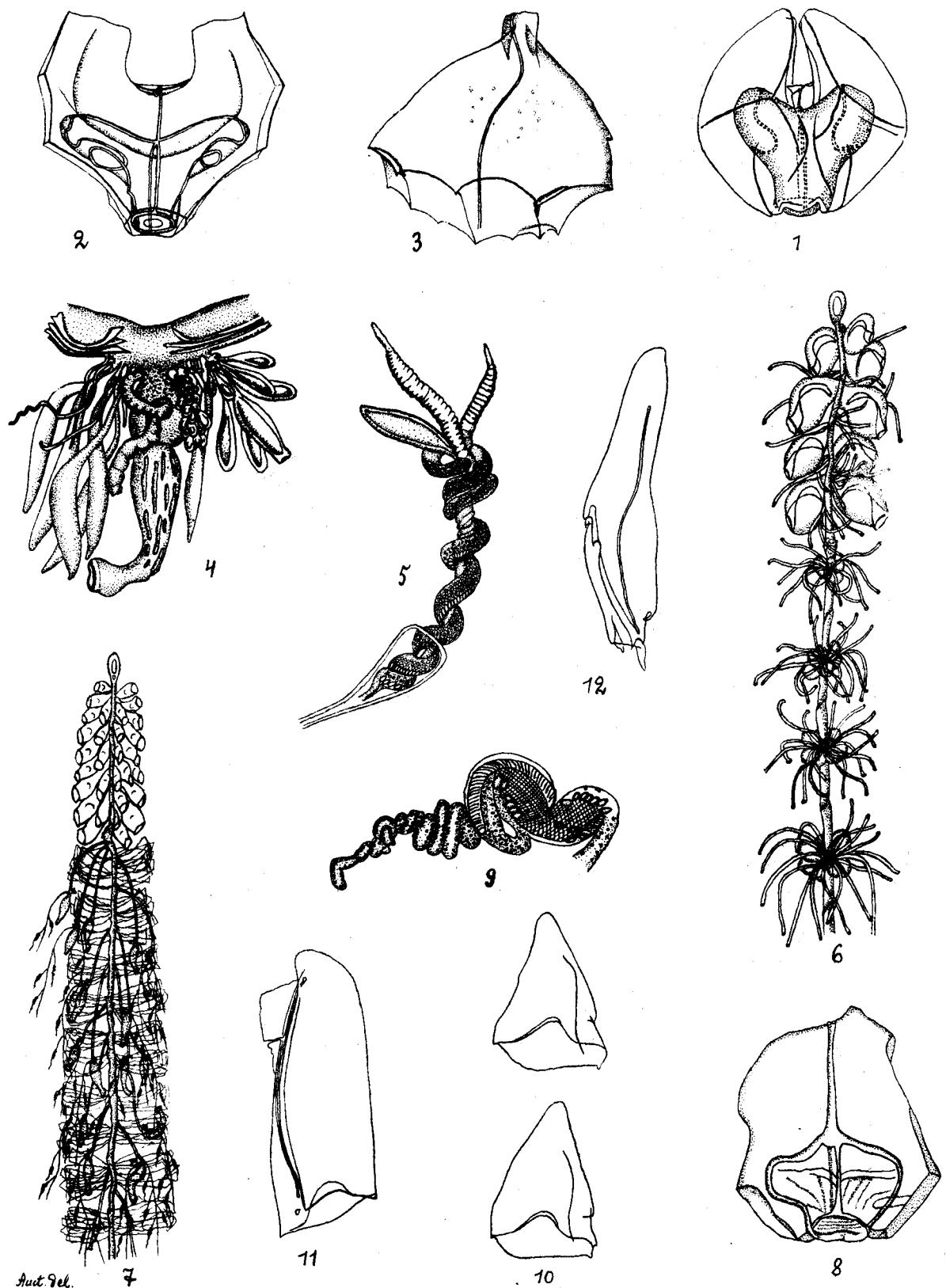
CHAPITRE XXV. Siphonophores Siphonantes. Caractères généraux.



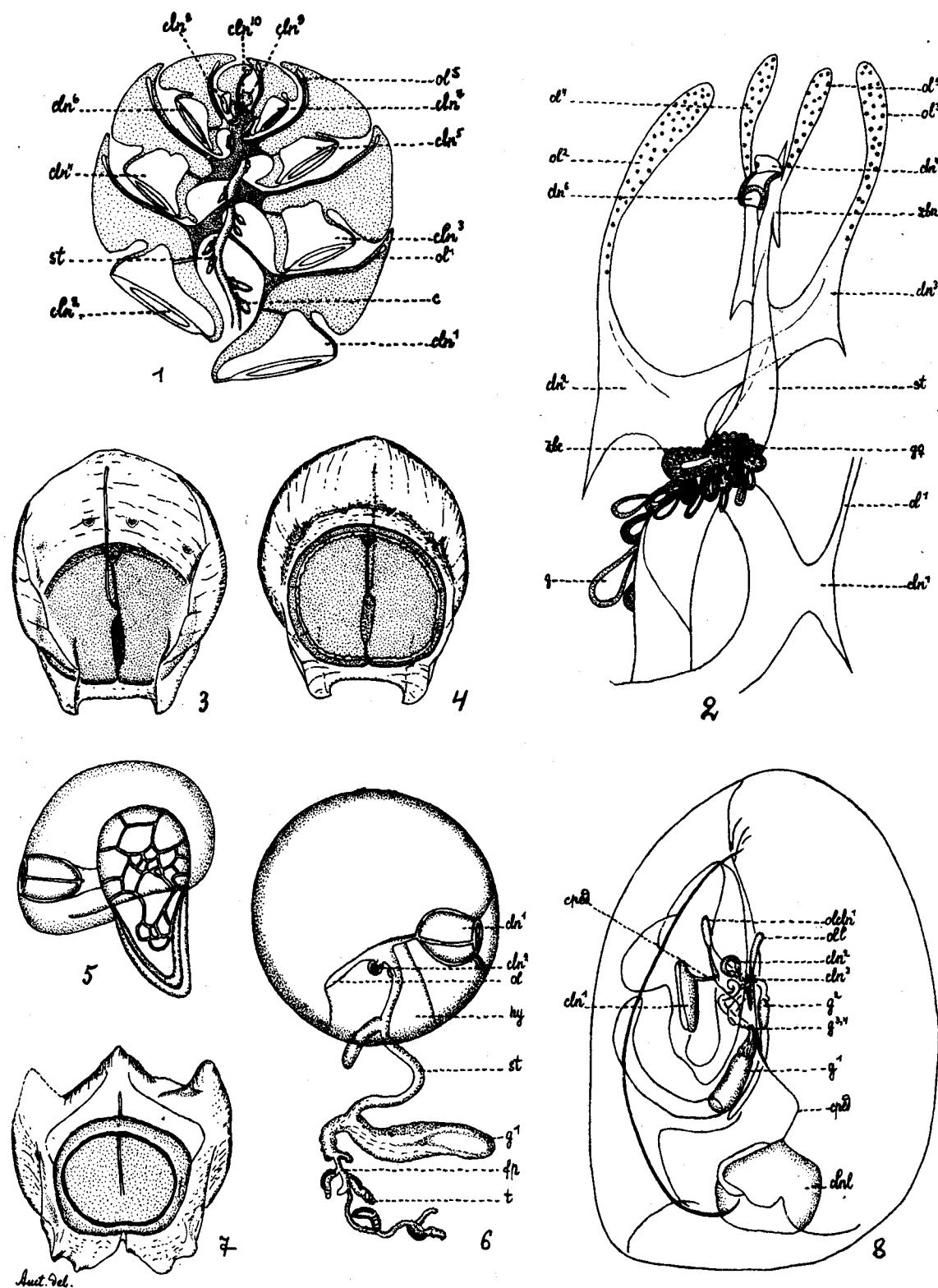
CHAPITRE XXV. Siphonophores Cystonectes. Développement des Calycophores.

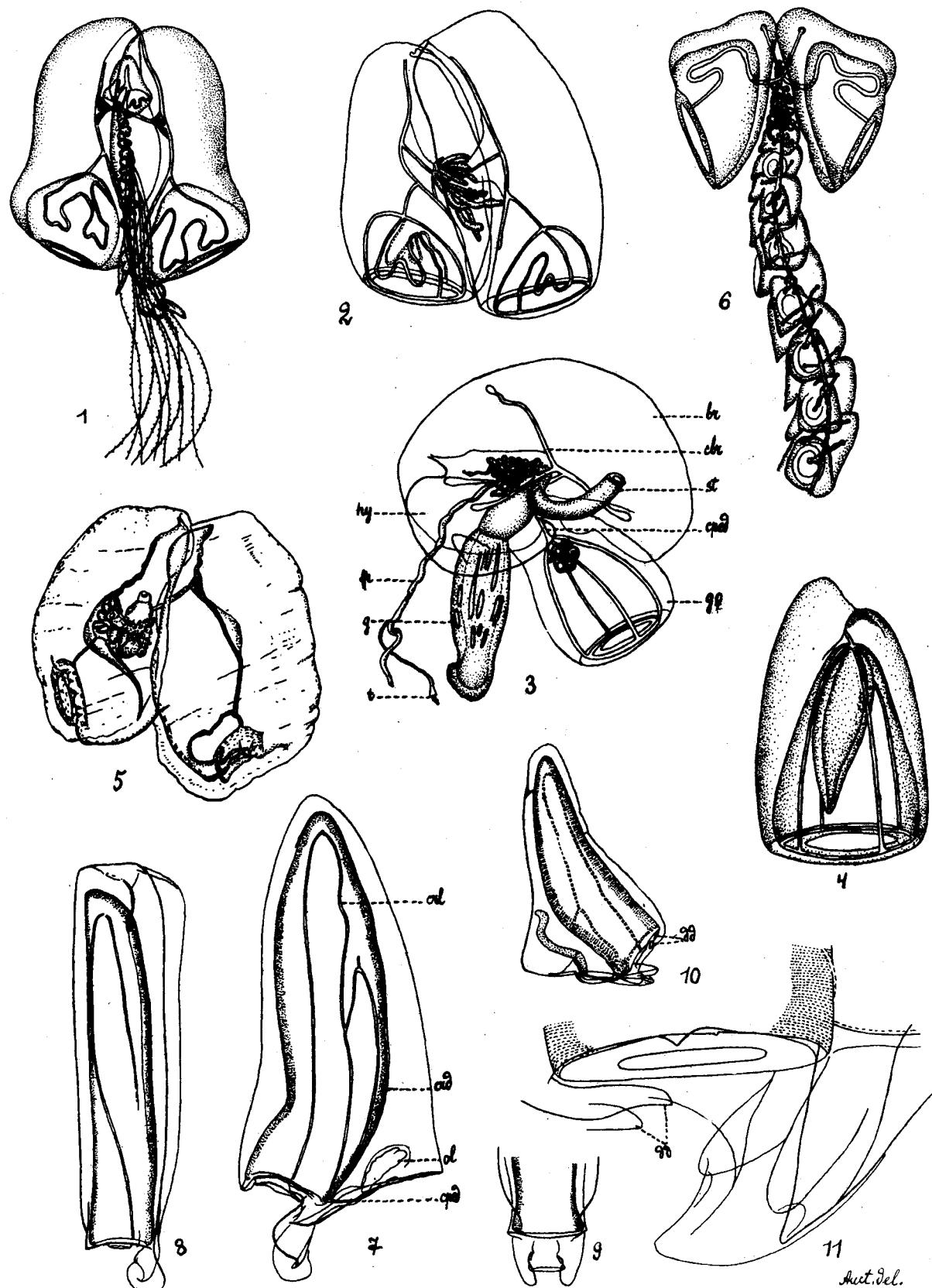




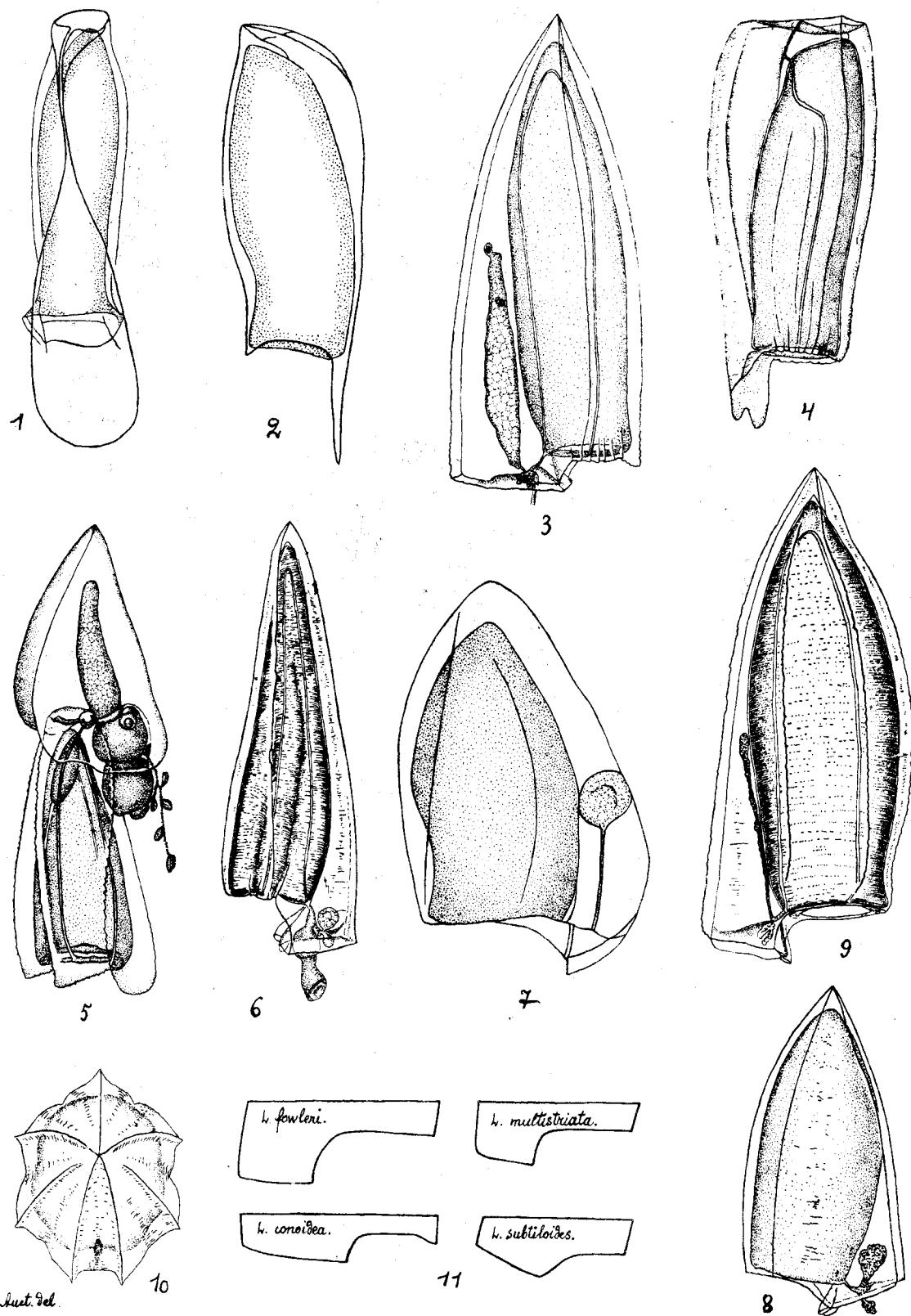


Auct. del.



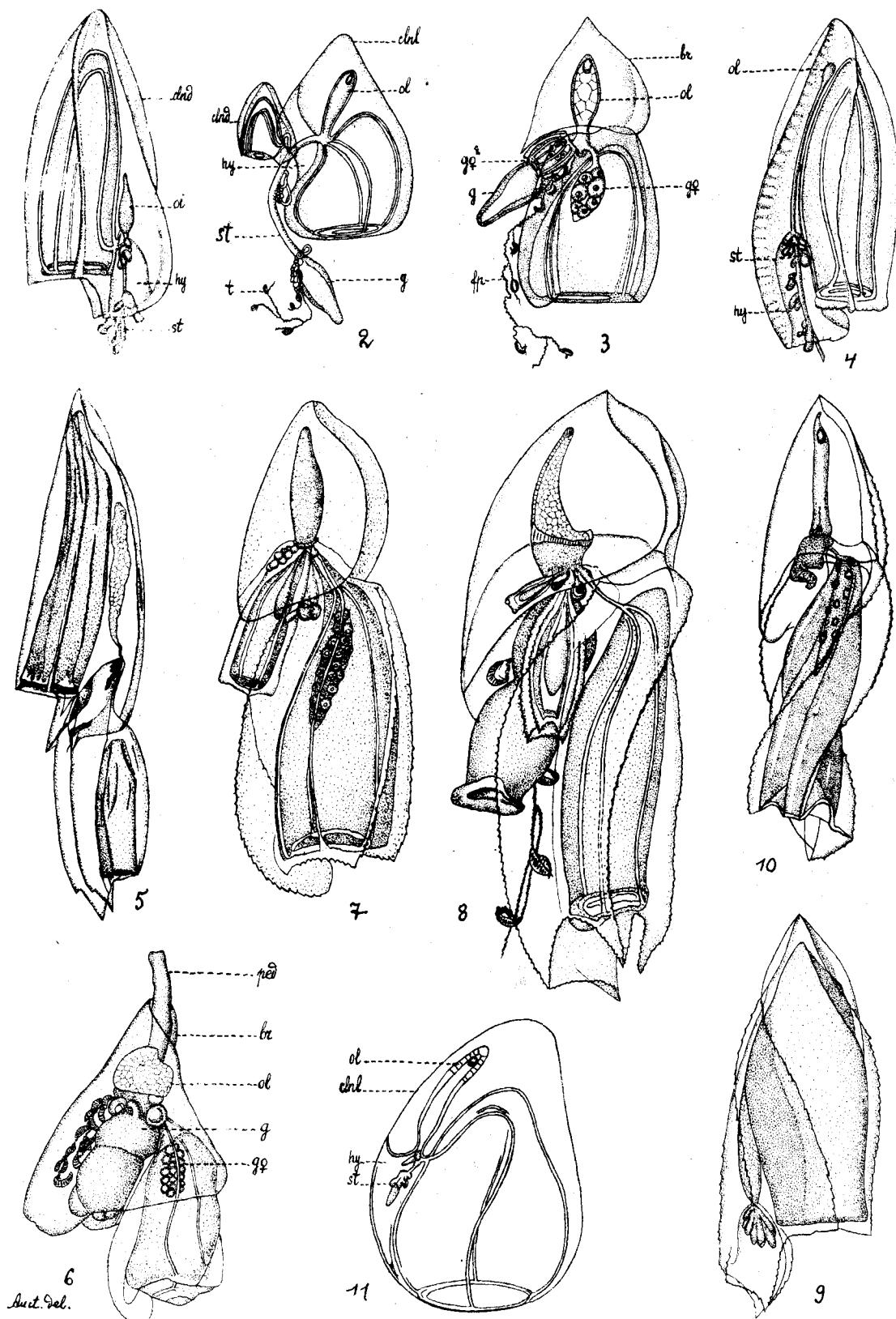


CHAPITRE XXV. Siphonophores Calycophores.

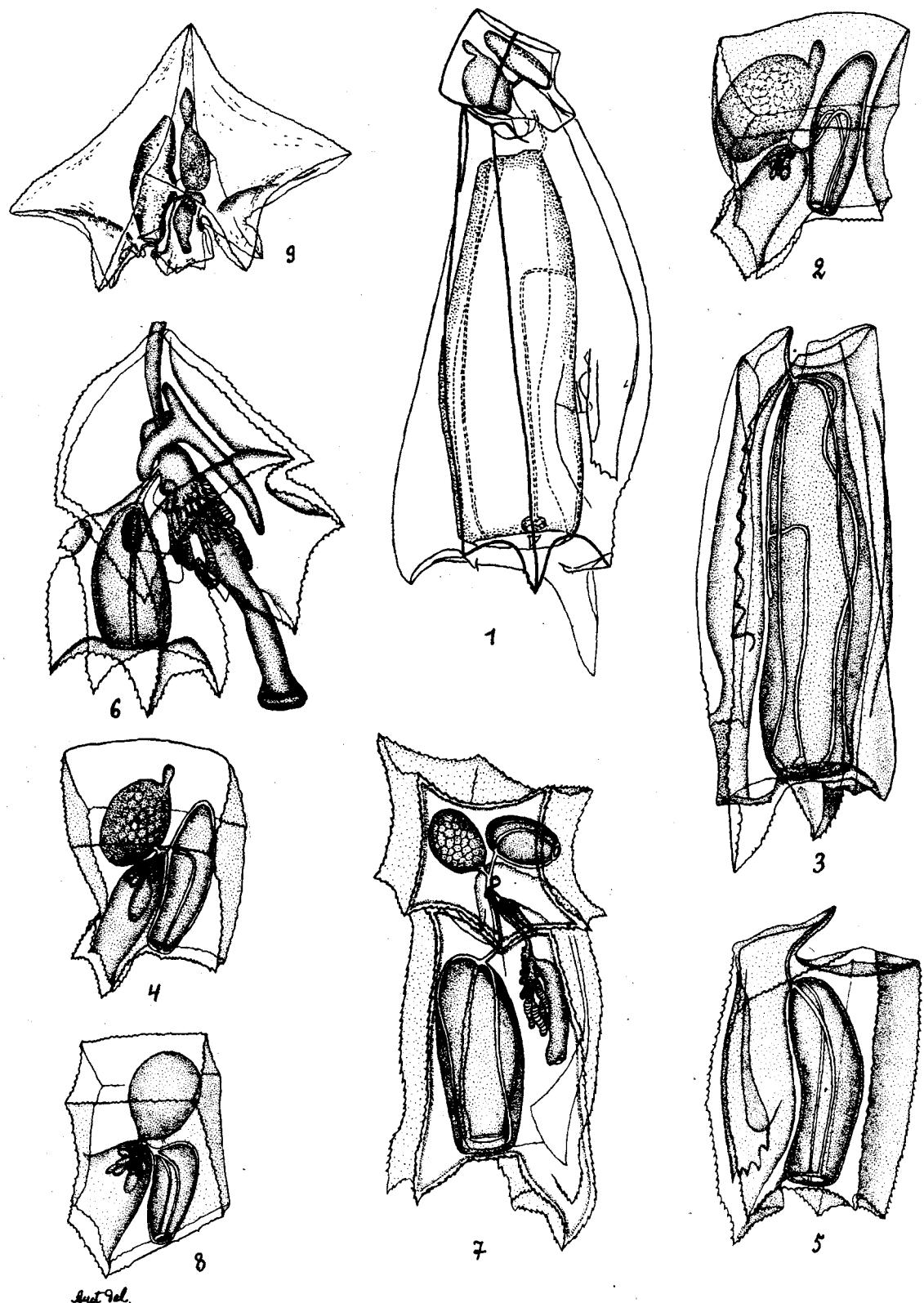


MANUEL DE PLANCTONOLOGIE

Planche 83



CHAPITRE XXV. Siphonophores Calycophores.

*duct 9d.*