

---

LA PHYLOGENESE DES SIPHONOPHORES  
SIPHONANTHES,

par Eugène LELOUP (Bruxelles).

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

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

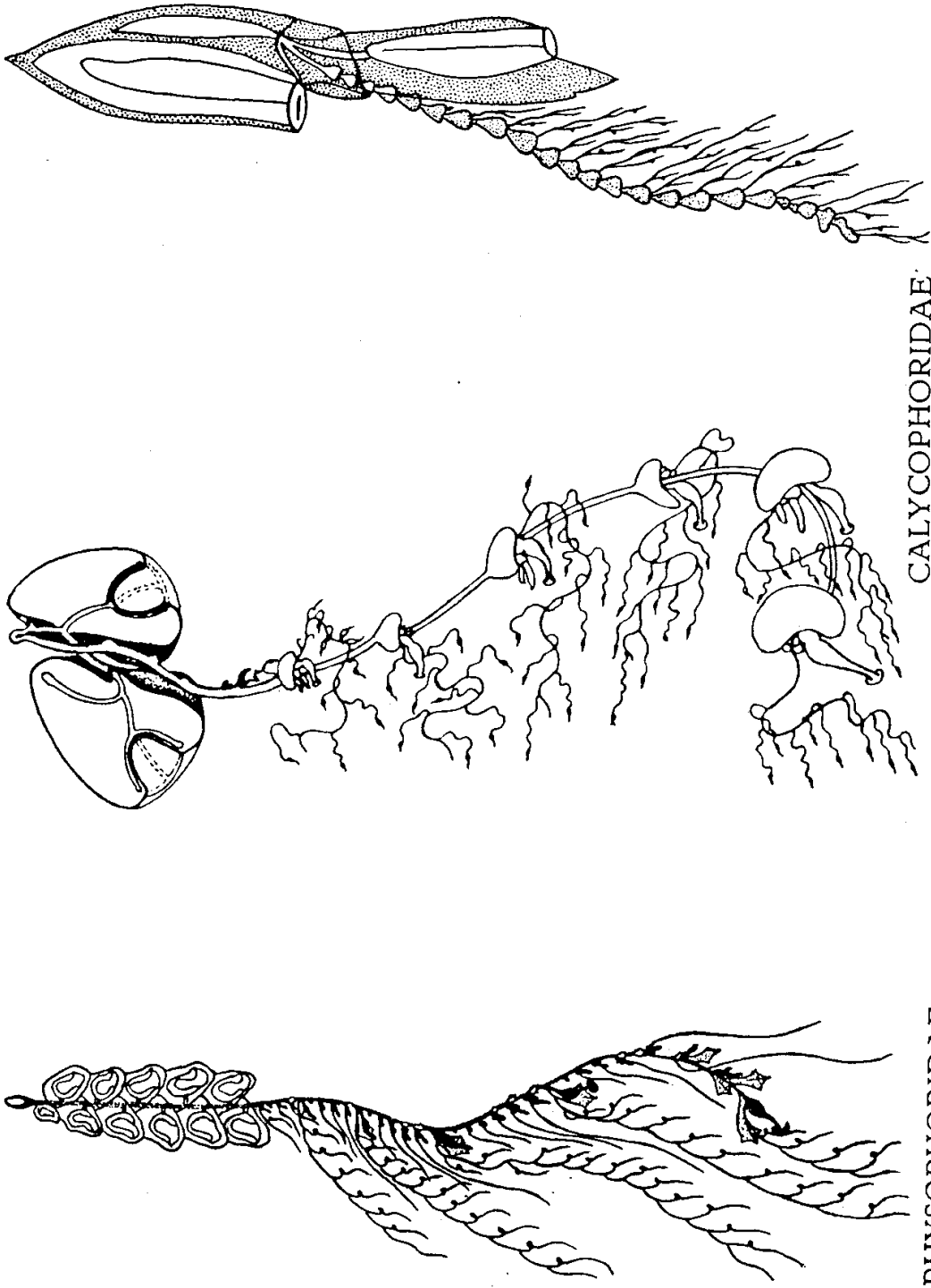
Chez les *Calycophoridae*, l'hydrosome ne forme pas de flotteur apical. Son évolution aboutit à deux genres de structures. D'une part, chez les *Prayomorphae*, la partie supérieure de l'hydrosome bifurque en un pseudonectosome et un siphosome. D'autre part, chez les *Diphyomorphae*, le bourgeonnement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

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

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

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

## SIPHONOPHORA SIPHONANTHAE



PHYSOPHORIDAE

CALYCOPHORIDAE

PRAYOMORPHAE

DIPHYOMORPHAE

Fig. 1 — Colonies adultes de Siphonophores Siphonanthes.

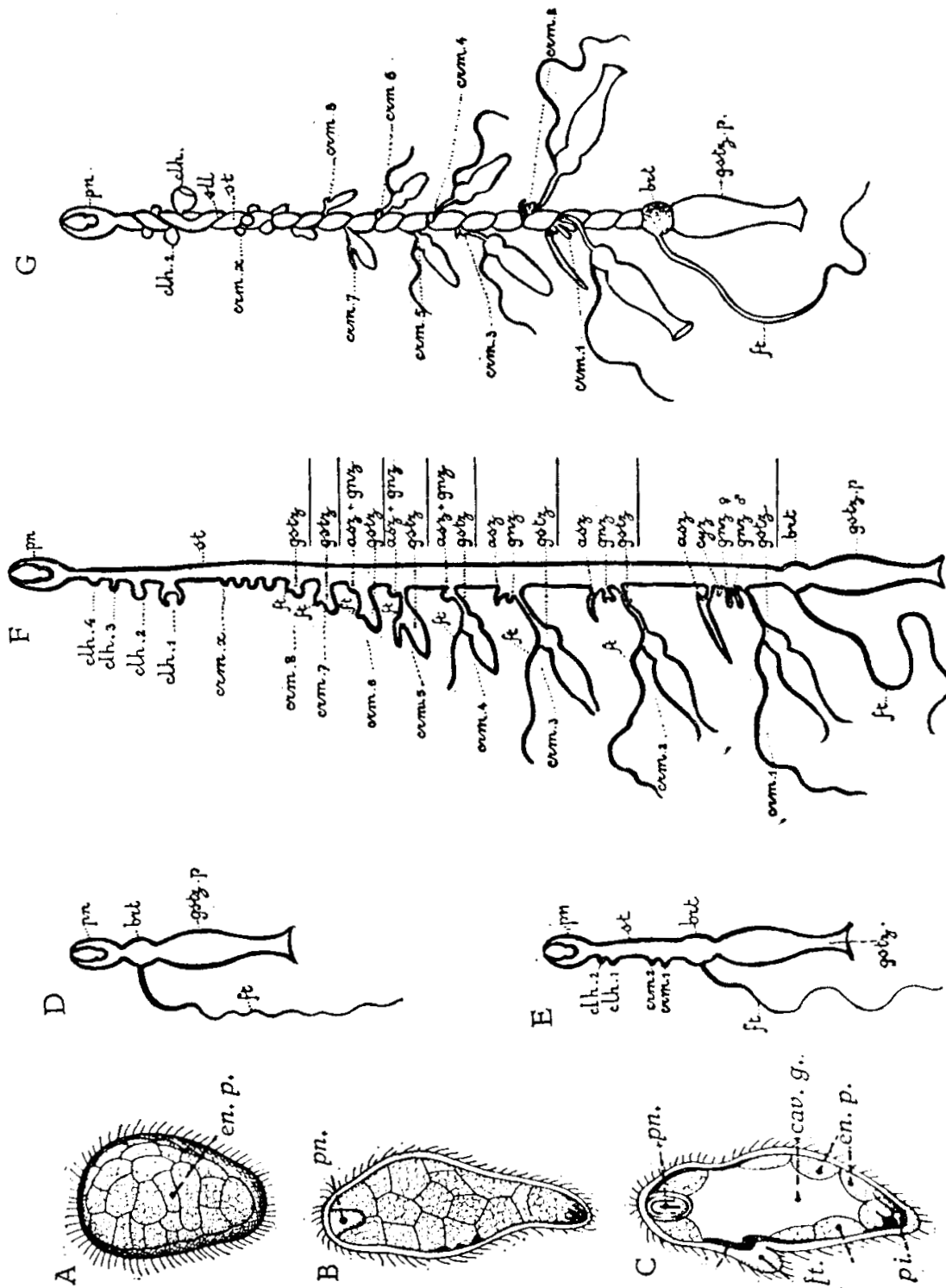


Fig. 2 — Développement schématique d'un Physophoridae.  
 A = *Plamula* — B, C = formation du pneumatophore, du filament pêcheur et de la cavité endodermique — D = *Siphonula*  
 E, F, G = colonies adultes. (D'après Y. DELAGE et E. HEROUARD, 1901.)

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

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

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

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

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

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

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

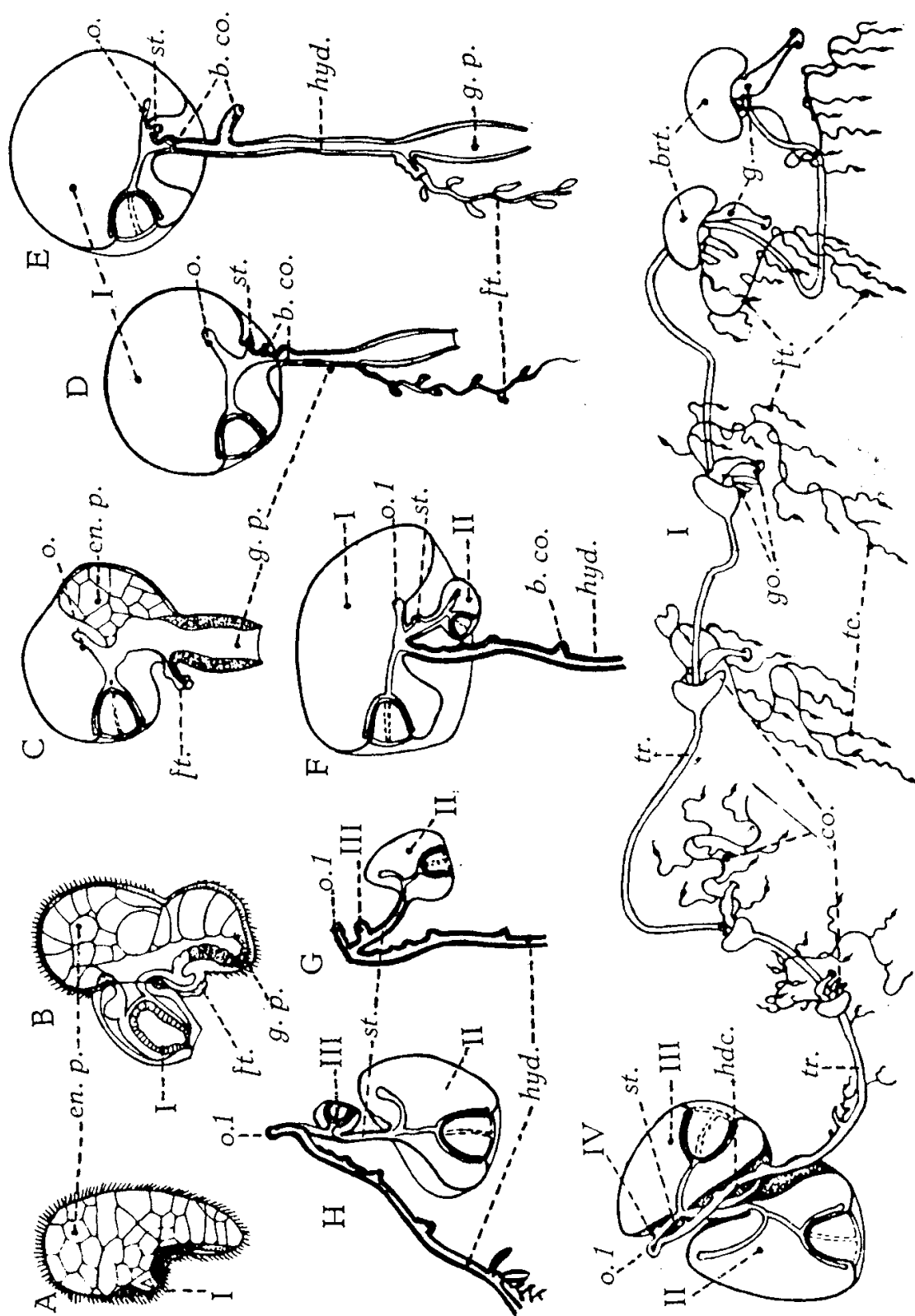


Fig. 3 — Développement des Calyphoridae Prayomorphae.

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

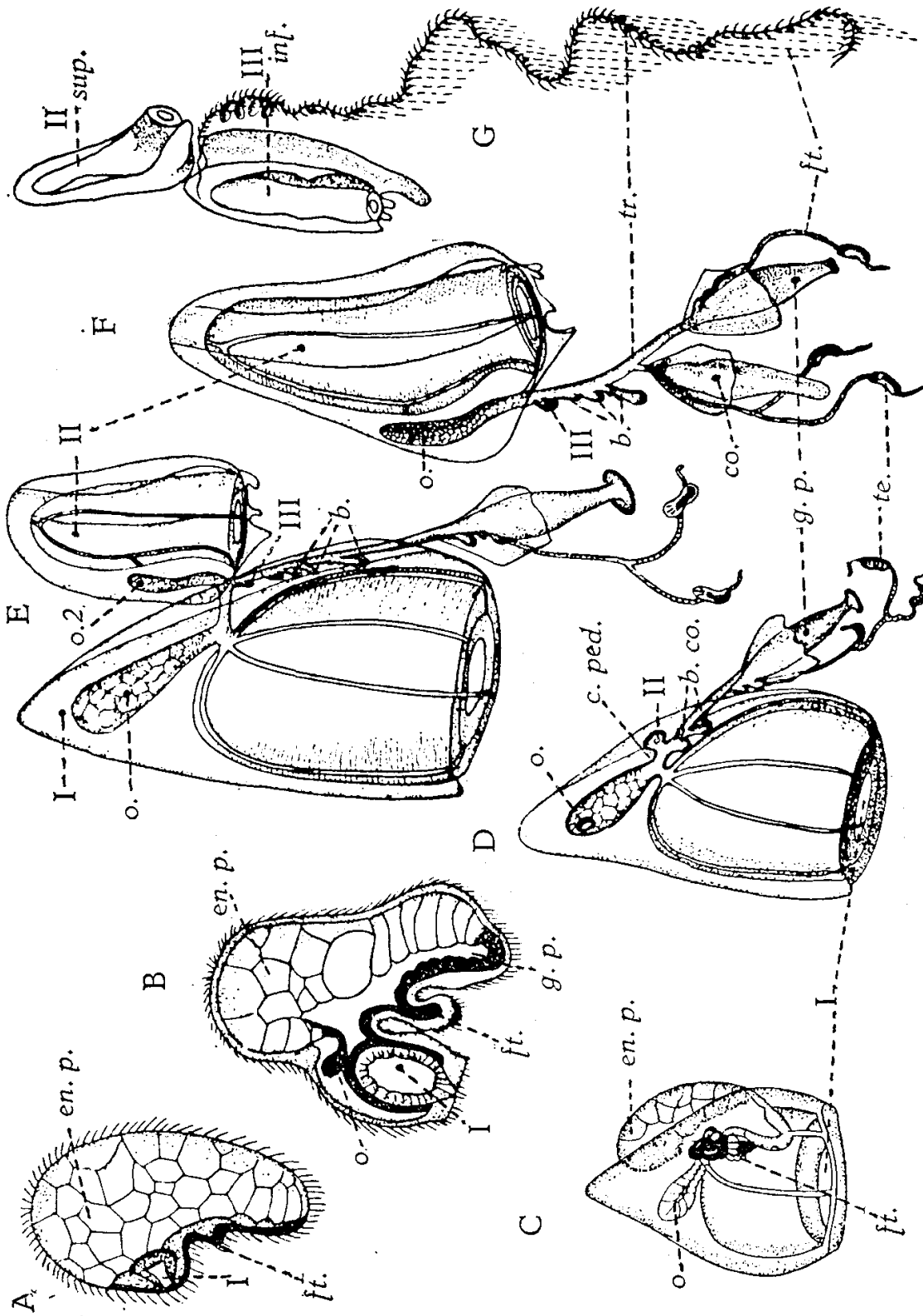


Fig. 4 — Développement des Calyphoridae Diphyomorphae.

*Sulculeolaria quadrivalvis* BLAINVILLE, 1834.

A, B = *Calyconula* : ébauche de cloche, de filament et de gastérozoïde primaire — C = disparition de la partie aborale de la planula, cloche I larvaire (I), début 1<sup>re</sup> cloche adulte, cl. ant. (II) — E = I + II + début 2<sup>e</sup> cl. adulte, 1<sup>re</sup> cl. post. (III) — F = perte cl. larvaire I; 1<sup>re</sup> cl. adulte définitive II, sup. — G = colonie adulte avec II et III. (D'après C. Vogt, 1854; E. Leloup, 1954).

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

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

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

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

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

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

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

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

Chez la *Calyconula* des *Prayomorphae*, cet axe se brise au niveau du somatocyste persistant de la cloche larvaire (fig. 5 B1). Car la cloche

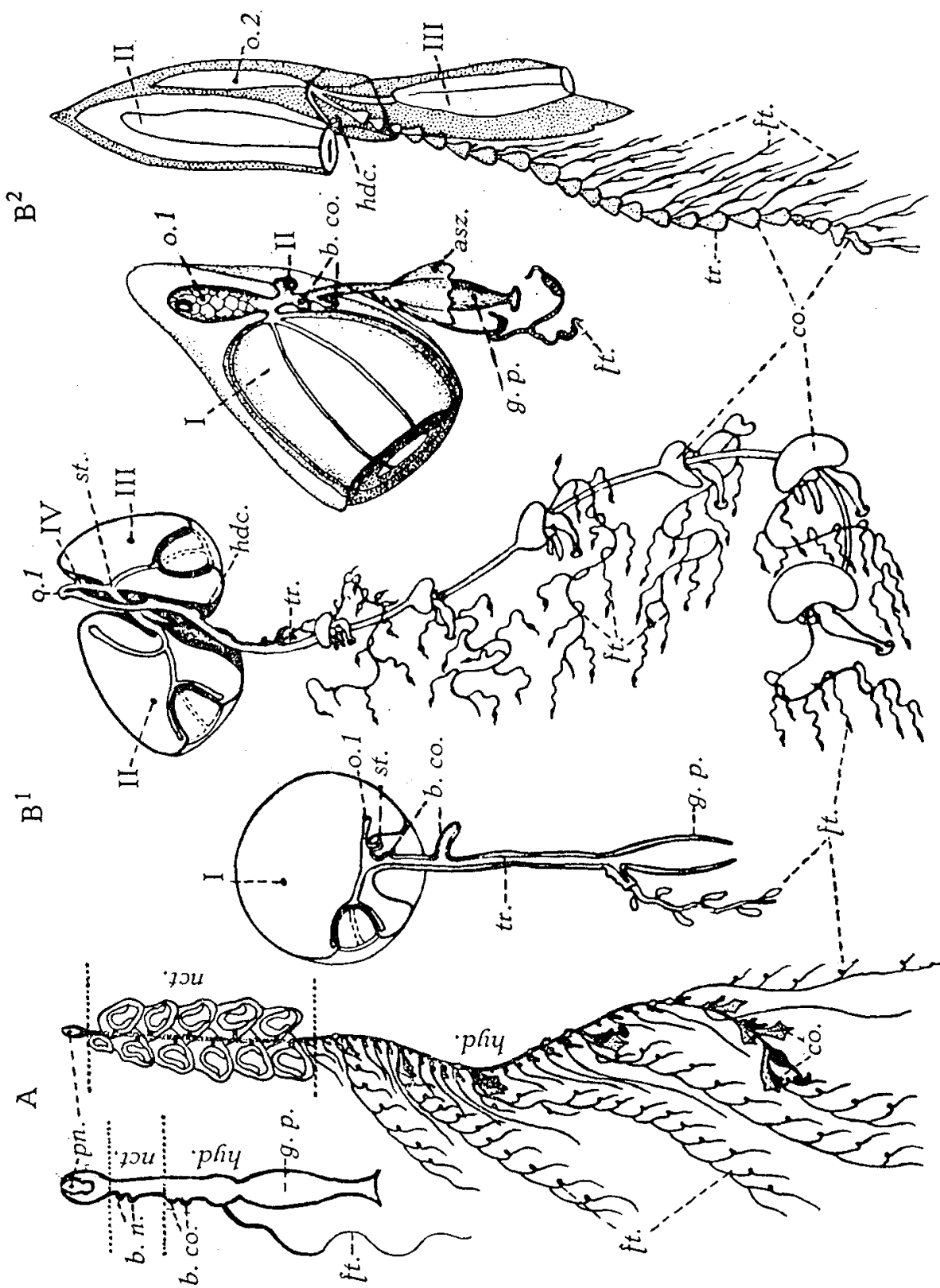


Fig. 5 — Stades larvaires et adultes des Siphonophores.  
Physophorides (A) et Calycophorides : Prayomorphes (B¹) et Diphyomorphes (B²).



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

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

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

#### ABREVIATIONS UTILISEES DANS LES FIGURES.

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

#### RÉSUMÉ.

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

Leloup, E. 1965

*La phylogenese des siphonophores siphonanthes.*  
Phylogeny of siphonanth siphonophores.

*Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* **41** (4), 1-9.

Schematically (fig. 1), a siphonanth siphonophore has the form of a tube, more or less elongated, divided into two zones which increase from base toward the top and which produce : a) some medusoid formations (swimming bells) = nectosome and b) some groups (called cormidia composed of defensive polypoid organs, stomachs and reproducers = siphosome).

In the Physophoridae, the unique stem (hydrosome) is more or less dilated at one extremity (superior) into a vesicle (float) containing some gas. The nectosome is superimposed on the siphosome.

In the Calyphoridae, the hydrosome does not form an apical float. Its evolution results in two types of structures. On the one hand, in the *Prayomorphae*, the superior part of the hydrosome bifurcates into a pseudonectosome and a siphosome. On the other hand, in the *Diphyomorphae*, the budding of the elements of the nectosome is effected above those of the siphosome.

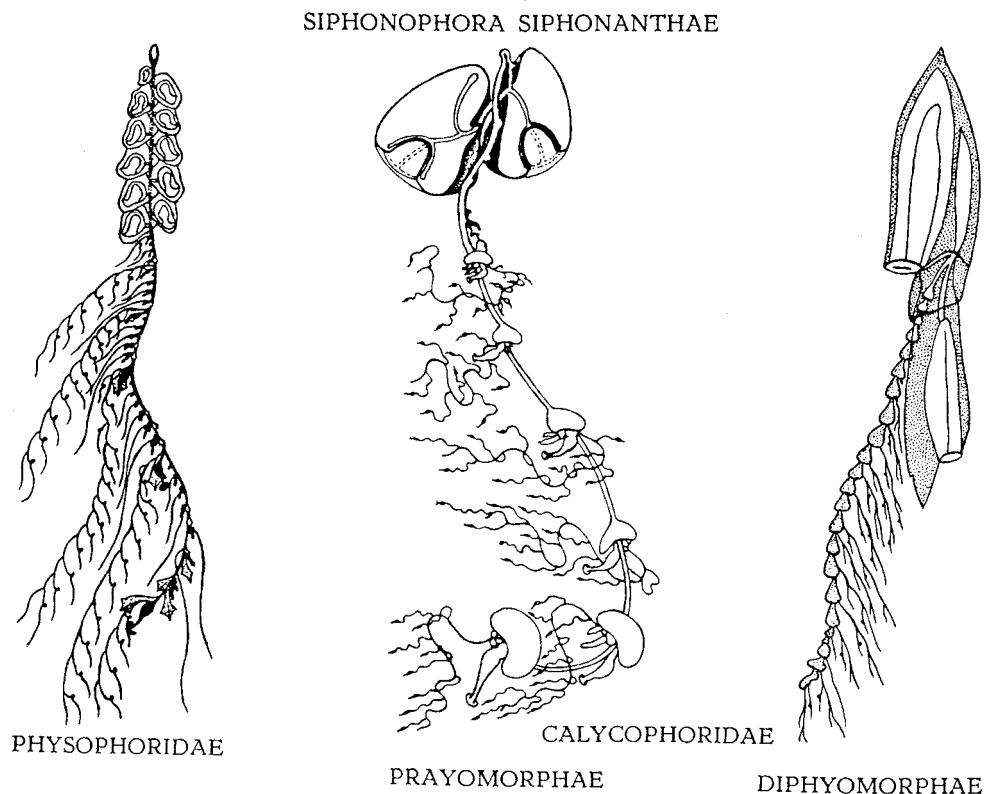


Fig. 1 - Adult colonies of Siphonanth Siphonophores

Individually, they, allowing for the embryology and comparative anatomy, permit the estimation of the phylogenetic relations. The comparison of the young stages allows an understanding of the transformations which have lead to the Physophorids and the Calyphorids to render their change more and more independently.

The development of the fertilised egg is identical as far as the *Planula* stage, bipolar, swimming with the aboral pole toward the front (fig. 2 A).

In the *Physophoridae*, a cavity is formed in the aboral ectodermal nodule; the float appears (superior) and the planula elongates with its great axis vertical (fig. 2 B). An annular constriction separates the float from the oral region (fig. 2 C); the latter being perforated at its free extremity, acquires a tentacle and becomes the primary gastrozoid (= *Siphonula* larva, fig. 2 D).

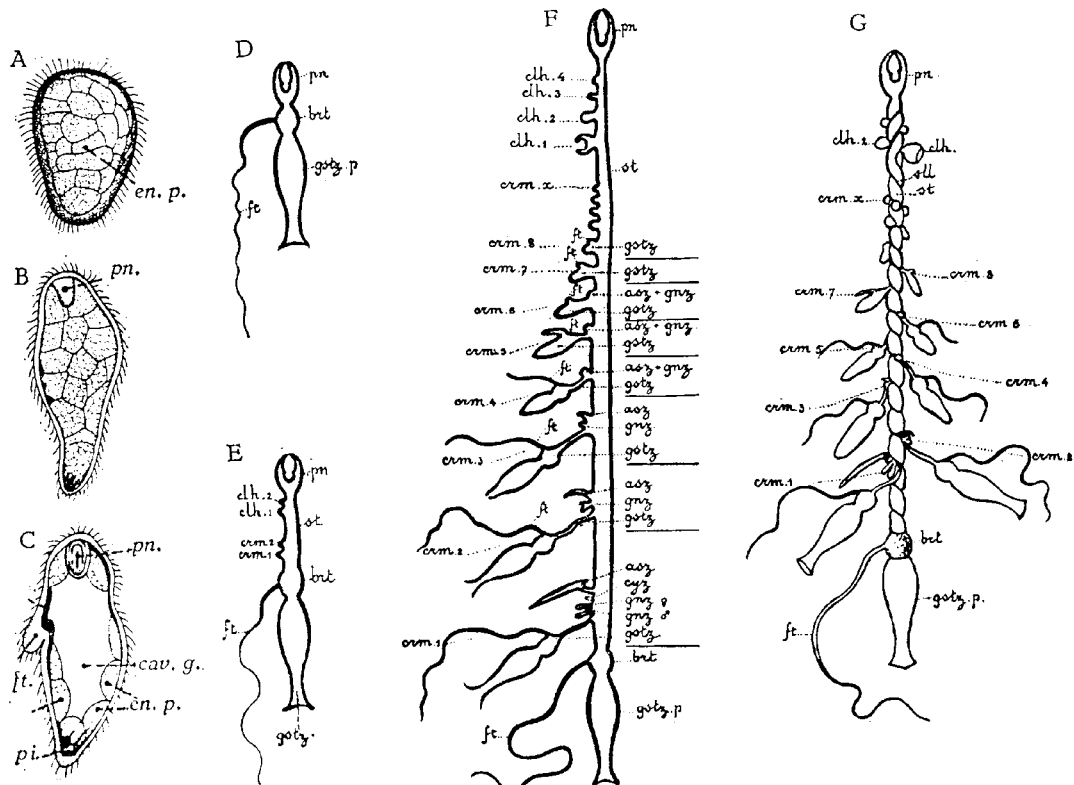


Fig. 2 -Schematic development of a Physophoridae.

A = Planula - B, C = formation of pneumatophore, of tentacle and of endodermal cavity -  
D = Siphonula - E, F, G = adult colonies (after Y. Delage and E. Herouard, 1901)

Subsequently, the region of the float does not change or varies little. But the middle region narrows into a vertical stem (hydrosome). It is transformed into a generative region with two superimposed zones and budding independently (fig. 2 E, F); the superior gives rise to the swimming bells (nectosome) and the inferior, to cormidia (siphosome) with the oldest elements situated at the base. Sometimes, the hydrosome undergoes a torsion which makes it difficult to distinguish the various elements.

At rest, the colony floats passively; thanks to the swimming bells it can displace itself slowly. The morphological summit (float) corresponds to the physiological summit.

In the Calycophoridae, the development differs very early and gives rise to a bipolar larva with annular constriction (*Calyconula*), in which the zones of budding have evolved differently. The oral region transforms itself into the siphosome. The aboral region does not form a float; a medusoid bell (larval) appears above the tentacle of the primary gastrozoid (fig. 3 B, 4 B).

Beginning from the Calyconula, two modes of development evolve to give rise to some colonies with a slow life style (*Prayomorphae*) with identical rounded bells (fig. 3) and some colonies with a rapid live style (*Diphyomorphae*) with two prismatic bells (fig. 4).

In the *Prayomorphae*, the larval bell, dilated into a rounded mass, supports vertically the Calyconula. Prolongation of the peduncle of the bell, its somatocyst elongates perpendicular to the summit of the stem (fig. 3 C). Slightly below this insertion, the cormidia are budded and give rise to the siphosome; they can be set free (= Eudoxids, fig. 3 D-I).

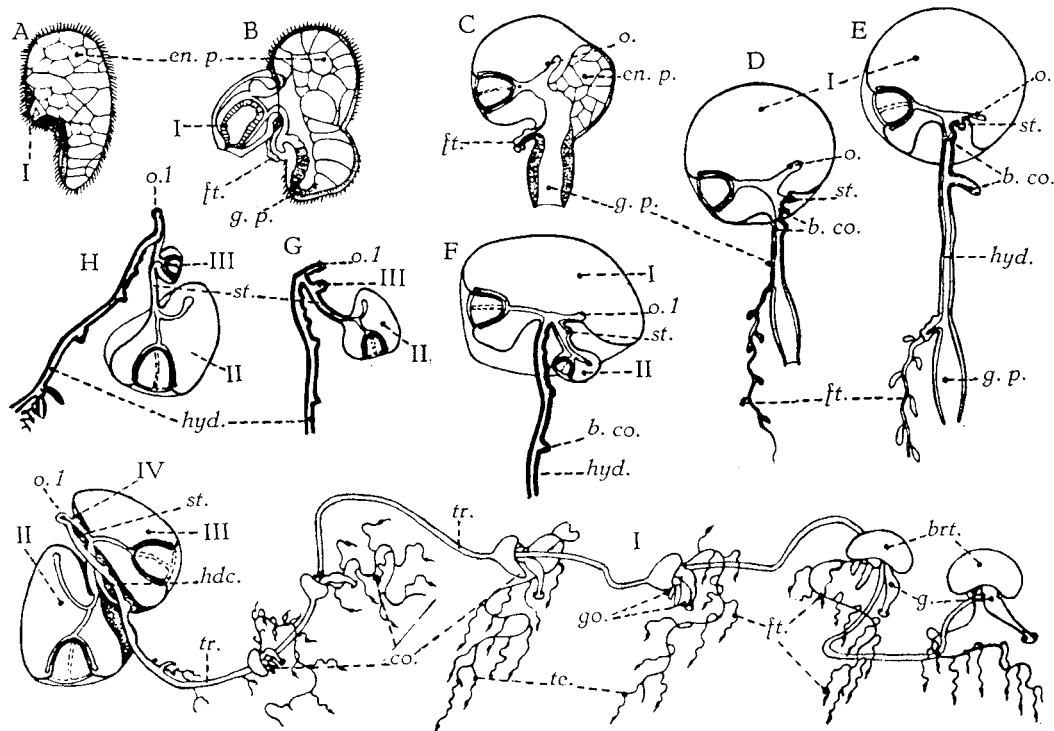


Fig. 3 - Development of Prayomorph Calycophorids

A = Planula - B, C = Calyconula: I + primary gastrozoid - D, E = hydrosome, stolon of pseudonectosome  
F, G, H = disappearance of I, appearance of II, III - I = adult colony. (after Y. Delage and E. Herouard, 1901)

Above the point of formation of the cormidia, at a level where the gastrovascular cavity bifurcates with one part into the peduncle and the other into the somatocyst of the larval bell, a bud is developed into a second nectophore (1st definitive nectophore) (fig. 3 D-F). At this time, the zone of formation of the bells is only slightly enlarged toward the superior part of the larva. In effect, the mesogloal mass of the larval bell prevents the peduncle of the 2nd bell from elongating upwards; it increases in size towards the base (fig. 3 G, H). Soon, the larval bell is detached (fig. 3 G). Its somatocyst remains above the vertical siphosome and of the peduncle of the 2nd bell (fig. 3 G, H); it represents the morphological summit which corresponds to the physiological summit.

A 3rd nectophore (2nd definitive) is born on the base of the extended peduncle of the second. Each new bell follows the same process of formation; also, it constitutes a stem (pseudonectosome) bearing at its distal extremity, the 1st definitive nectophore and laterally, the other identical definitive nectophores (2nd, 3rd, ....). The latter, generally rounded, remain fixed at a more or less large number (*Hippopodius*) or reduced to two (*Prayidae* = fig. 3 I). The colonies become more and more active.

In the *Diphyomorphae*, the primary bell of the Calyconula rapidly takes on a great importance (fig. 4 A, B). At this stage (fig. 4 C), the larva consists of two parallel parts: A) the embryonic body in which the aboral end degenerates and in which the oral end is transformed into a primary gastrozoid (fig. 4 D) and B) the conical larval nectophore which, powerfully, carries along the ensemble. These two parts are joined by a transverse peduncle where the various centres of budding are situated (fig. 4 D, E): on the superior part, the bud of the 2nd nectophore (1st definitive nectophore) and on the inferior peduncle are budded the cormidia. The primary gastrozoid elongates towards the base, carrying along the zone of cormidia and becoming the stolon (siphosome) which prolongs the somatocyst of the larval bell (fig. 4 D, E).

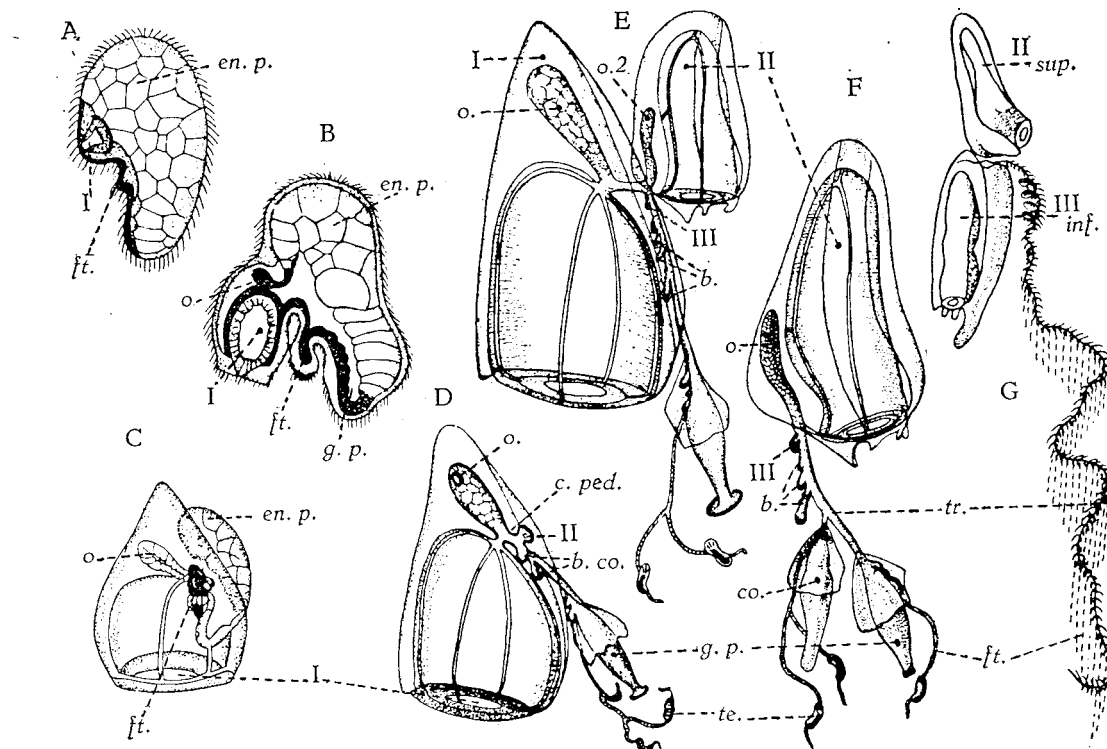


Fig. 4 - Development of Diphyomorph Calyphorid.  
*Sulculeolaria quadrivalvis* Blainville, 1834

A, B = Calyconula: buds of bell, tentacle and primary gastrozoid - C = disappearance of the aboral part of the planula, larval bell I  
D = Primary larval bell (I), bud of first adult bell, anterior bell (II) - E I + II + bud of second adult bell, first posterior bell (III)  
F = loss of larval bell I: 1 adult definitive bell II, superior - G - adult colony with II and III  
(After C. Vogt, 1854; E. Leloup, 1954).

The 2nd nectophore (1st definitive nectophore) grows rapidly; heteromorph, superior, it is cylindrical and prismatic. The two bells are united by a canal which joins the base of the somatocyst of the 1st bell to that of the 2nd (fig. 4 E).

At this stage, with a larval bell and a definitive nectophore, the summit of the larval bell with its apical somatocyst represents the physiological summit, the morphological summit is situated above the bud of the 2nd nectophore.

The larval bell is detached. The single functional nectophore which remains (fig. 4 F) is the 2nd nectophore where the stolon with cormidia prolongs the axis of the 2nd somatocyst at the base of which buds off the 3rd nectophore. The latter (2nd definitive nectophore) inferior, heteromorph is placed behind the first definitive nectophore. Some other bells can be formed at the base of the peduncle of the preceding, often in a limited number. Generally, a colony only carries simultaneously two well formed ones; they shelter the more or less reduced stolon (fig. 4 G).

The zone of budding of the nectophores being condensed, it does not form a pseudonectosome as in the Prayomorphs.

Very rapidly, the Diphyomorph colonies are displaced horizontally with the apex of the 1st definitive nectophore in front (superior or anterior bell) and the 2nd to the rear (inferior or posterior bell). The summit of the superior bell represents the physiological summit and the apical part of the stolon, the morphological summit.

In summing up, in the colonies of Siphonanth siphonophore, the gastrovascular cavity of the *Siphonula* of the *Physophoridae* proceeds from the siphosome into the nectosome following a rectilinear axis (fig. 5 A).

In the *Calyconula* of the *Prayomorphae*, this axis is broken at the level of the persistent somatocyst of the larval bell (fig. 5 B1). Because, the larval bell, a massive organ, is born before the appearance of the proliferation zones. At the base of its somatocyst bud, on the stem, the peduncle of the 1st definitive nectophore. While elongating, it strikes against the larval bell and only can increase in size basally. The dynamic effect of the larval bell explains the broken line which forms the axis of the siphosome and the axis of the nectosome (pseudonectosome) in the Prayomorph colonies.

In the *Calyconula* of the *Diphyomorphae* (fig 5 B2), the pseudonectosome is not formed. Prevented from elongating above the siphosome, the budding zone of the definitive nectophores divides above the siphosome, at the base of the somatocyst of the larval bell firstly and of the superior bell later. It represents, in reduction, a condensed nectosome of the Physophorids.

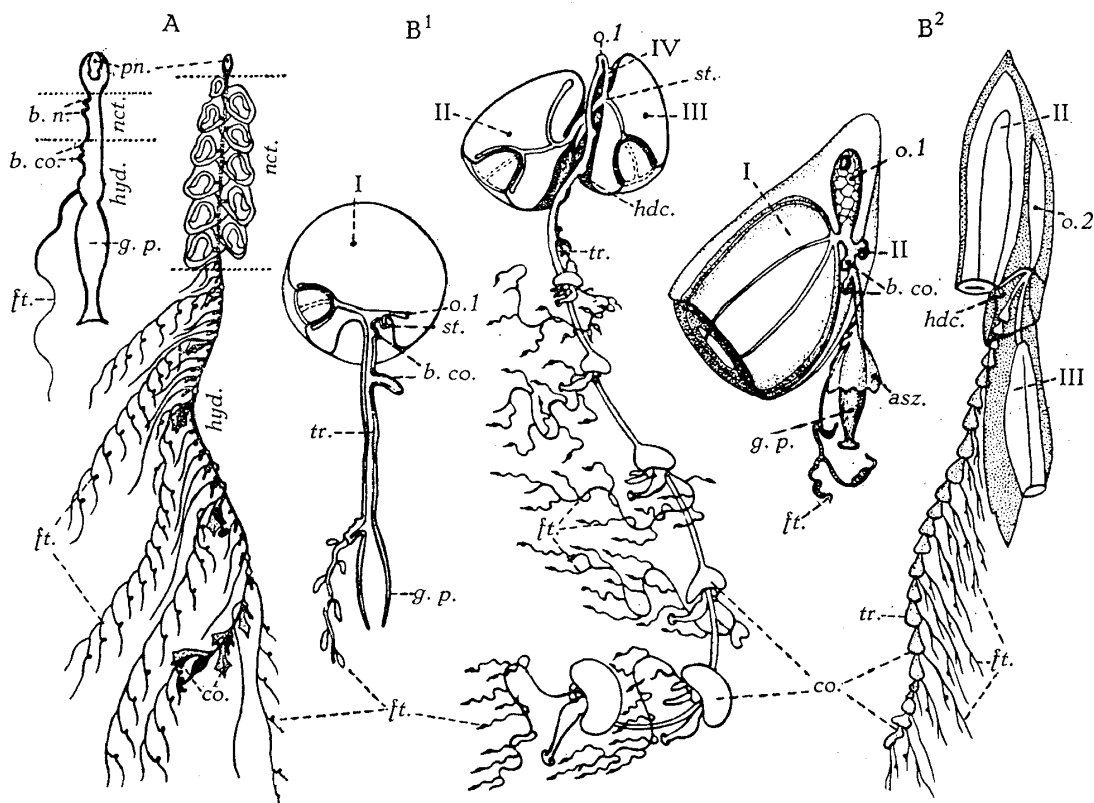


Fig. 5 - Larval and adult stages of Siphonophores.  
Physophorids (A) and Calyphorids: Prayomorphs (B1) and Diphyomorphs (B2).

Abbreviations used in the figures.

asz. - buds of bracts; b. = bud; b.1 = 1st cormidial bud; b.co. = cormidial bud; b.n. = bud of swimming bell; b. + go. = common bud for the bract and gonophore of the cormidium; brt. = cnidoband; cav.g. = gastrovascular cavity; clh 1, 2, 3 = swimming bells numbered in their order of appearance; c.j. 1 = vestige of canal at junction towards larval bell I; co. = cormidium; c.ped. = pedicular canal; en. = endoderm; en.p. = primary endoderm; ft. = tentacle; g. = gastrozoid; gnz. = buds of gonozooids; g.p. = primary gastrozoid; gstz. = buds of gastrozooids; hdc. = hydroecium; hyd. = hydrosome; inf. = inferior, posterior bell; n. bell, swimming bell; nect. = nectosome; o. = oleocyst; o.l. = oleocyst of the primary swimming bell; pi. = pigment zone; pn. = pneumatophore, float; sll. = ventral groove on stolon; st. = stolon of pseudonectosome; sup. = superior, anterior bell; t. = tentacle; te. = tentillum; tr. = stem. I, II, III = swimming bell numbered according to their order of appearance.