

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE *SPHAERONECTES GRACILIS* (CLAUS, 1873) ET DE *SPHAERONECTES IRREGULARIS* (CLAUS, 1873), SIPHONOPHORES CALYCOPHORES.

par

Danièle Carré

C.N.R.S., Station zoologique - Villefranche-sur-Mer.

Résumé

Les développements larvaires de *Sphaeronectes gracilis* et *Sphaeronectes irregularis*, Siphonophores Calycophores, ont été obtenus par élevage et décrits d'après des observations faites sur le vivant et quelques coupes histologiques. Cette étude a permis d'établir de façon sûre l'origine larvaire du nectophore définitif des *Sphaeronectes* qui avait été pressentie ou admise par plusieurs auteurs.

Introduction

Totton (1965) a pu obtenir quelques stades larvaires de *Sphaeronectes* sp. et ses observations lui ont permis d'appuyer l'opinion de plusieurs auteurs selon laquelle le nectophore larvaire de *Sphaeronectes* n'est pas caduc, mais persiste en donnant le nectophore définitif.

Pour établir avec certitude l'origine du nectophore définitif, il fallait élever les larves jusqu'au stade adulte. Nous l'avons fait pour deux espèces : *Sphaeronectes gracilis* et *Sphaeronectes irregularis*.

Matériel et techniques.

Les eudoxies de *Sphaeronectes* sont facilement reconnaissables à leur bractée et à leur gonophore globuleux. Par contre, leur attribution à une espèce est souvent plus délicate, surtout lorsque la bractée a été lésée (Carré, C. 1968).

Nous avons recueilli dans des pêches effectuées entre 0 et 50 m, dans la rade de Villefranche-sur-Mer, des eudoxies en parfait état et déterminées avec certitude.

Les œufs sitôt pondus, sont isolés dans des cristallisoirs d'eau de mer puisée au large et fécondés en dilacérant un gonophore mâle mûr.

Nous n'avons obtenu qu'un petit nombre de larves et seuls quelques stades ont été l'objet d'une étude histologique. Par contre, tous les stades ont été observés sur le vivant au microscope.

Étude du développement de *Sphaeronectes gracilis*.

Les principales étapes de ce développement jusqu'au stade calyconula, sont très proches de celles que nous avons décrites chez *Lensia conoidea* (Carré, D. 1967).

1. Segmentation de l'œuf.

L'œuf de *Sphaeronectes gracilis* est volumineux (480 μ de diamètre), très transparent et incolore. Il possède une couche corticale mince de cytoplasme granuleux et une zone centrale formée de grandes vacuoles remplies d'un vitellus peu dense (Pl. I, 1).

La segmentation de l'œuf, totale, aboutit au bout de quelques heures à la formation d'une morula vraie, sphérique, formée de grosses cellules toutes identiques, sauf à la périphérie où elles présentent une zone granuleuse externe. La gastrulation s'effectue par délamination morulaire et aboutit à une planula.

2. La planula.

A ce stade, obtenu un jour après la fécondation, la larve est ovoïde. Elle est formée d'une assise ectodermique de cellules ciliées très plates qui entoure la masse des grandes cellules vacuolaires de l'endoderme primaire contenant les réserves vitellines.

Environ un jour et demi après la fécondation, sur une des faces latérales de la larve qui deviendra la face ventrale, se différencie une assise sous-ectodermique représentant la première formation d'endoderme secondaire qui dérive de l'endoderme primaire (Pl. I, 2). La larve, alors âgée de deux jours, mesure 520 μ de longueur. Elle se déplace obliquement en tournant sur elle-même, grâce à sa ciliature.

3. La calyconula.

Dans la région antérieure de la face ventrale s'observe, chez la planula âgée de deux jours, une prolifération de l'ectoderme vers l'intérieur, qui s'isole en un petit nodule médusaire, première ébauche du nectophore.

a) La jeune calyconula (Pl. I, 3).

Le nodule médusaire, ovoïde, est doublé par une lame ombrellaire. Au bout de quelques heures, il s'arrondit légèrement et fait saillie à l'extérieur du corps embryonnaire tandis que la lame ombrellaire

PLANCHE I

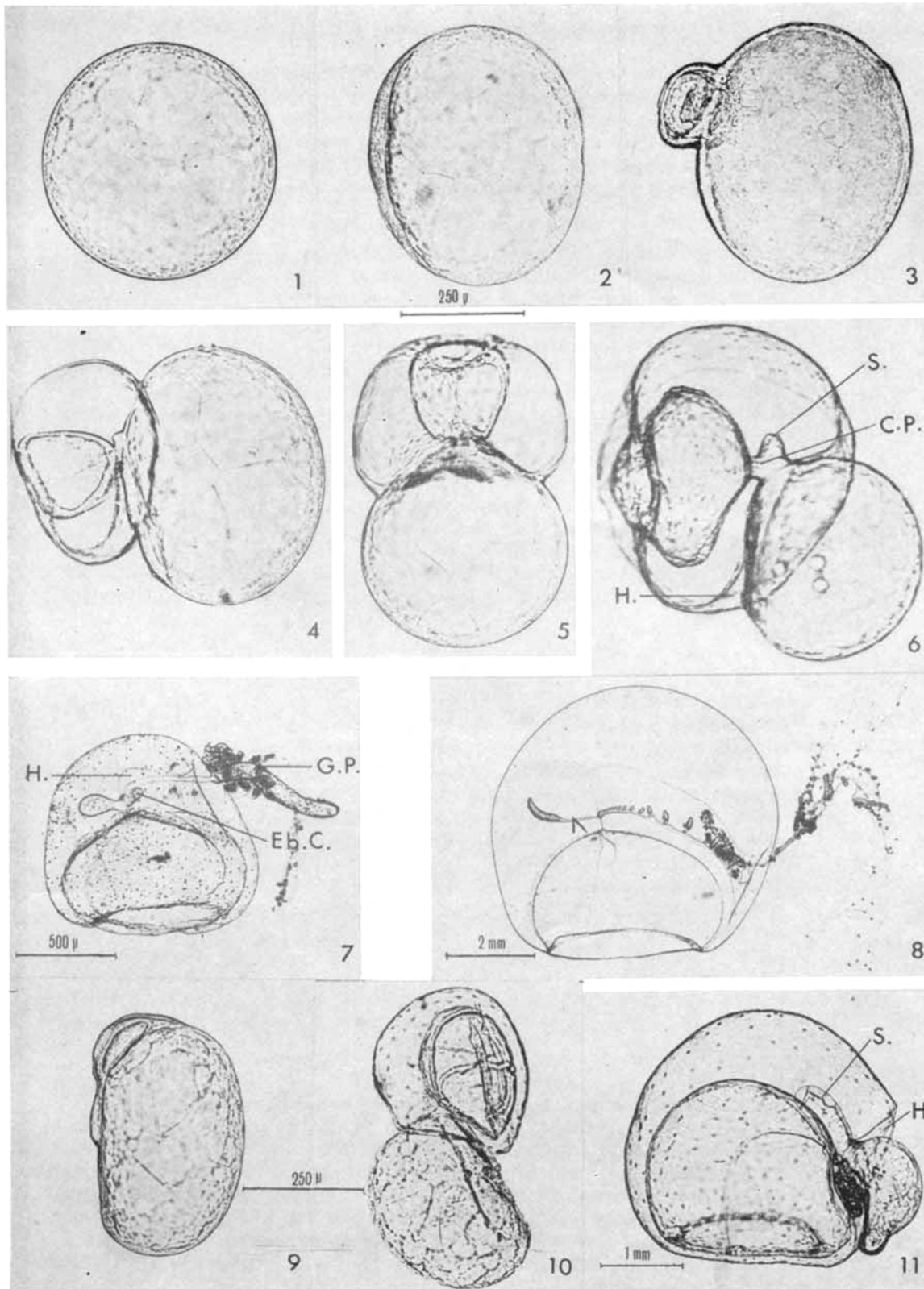
1 à 8 : développement de *Sphaeronectes gracilis*.

1. œuf ; 2. planula en vue latérale ; 3. calyconula âgée de 2 jours en vue latérale ; 4. calyconula âgée de 3 jours en vue latérale ; 5. calyconula âgée de 3 jours en vue apicale ; 6. calyconula âgée de 4 jours en vue latérale ; 7. jeune colonie en vue latérale ; 8. colonie adulte en vue latérale.

9 à 11 : développement de *Sphaeronectes irregularis*.

9. calyconula âgée de 2 jours en vue latérale ; 10. calyconula âgée de 3 jours en vue latérale ; 11. jeune colonie en vue latérale.

C.P. : canal pédiculaire ; Eb.C. : ébauches des cormidies ; G.P. : gastrozoïde primaire ; H. : hydroécie ; S. : somatocyste.



forme, entre l'ectoderme externe et le nodule, quatre canaux radiaires et le canal marginal. La larve est alors une jeune calyconula dont, seule, la face ventrale est différenciée. Ailleurs, l'ectoderme reste extrêmement mince et l'endoderme secondaire est réduit à quelques cellules isolées contre l'ectoderme. On note, à ce stade, une légère régression de l'endoderme primaire dont les réserves sont peu à peu utilisées.

b) *Croissance de la calyconula* (Pl. I, 4, 5, 6).

Dans la suite du développement, l'ébauche du nectophore se transforme en une petite cloche fonctionnelle. Ce changement est caractérisé par l'ouverture de l'ostium, la différenciation de fibres musculaires ectodermiques et la croissance considérable du nectophore, liée surtout à la formation d'une épaisse couche de mésoglée entre l'ectoderme externe et la cavité sous-ombrelle.

Dans sa croissance, le nectophore enserre la partie ventrale du corps embryonnaire ; la gouttière ainsi formée par les expansions latérales et apicale du nectophore, constitue l'ébauche de l'hydroécie qui recouvrira une partie de plus en plus grande du corps embryonnaire. Dès ce stade, les quatre canaux radiaires sont disposés symétriquement par rapport à l'axe de la sous-ombrelle, caractère spécifique du nectophore adulte. Ces quatre canaux confluent en un très court canal pédiculaire qui relie la sous-ombrelle au corps embryonnaire. Sur la face dorsale du canal pédiculaire, bourgeonne un diverticule endodermique, le somatocyste.

4. *La jeune colonie* (Pl. I, 7).

Les réserves vitellines sont peu à peu utilisées et, chez la larve âgée de 5 jours, l'endoderme primaire, réduit à quelques vésicules vitellines et de très rares noyaux, est remplacé par une grande cavité gastrique. Les cellules de l'ectoderme, jusque-là extrêmement plates, se multiplient et forment une assise plus épaisse. L'endoderme secondaire, séparé de l'ectoderme par une mince couche de mésoglée, s'organise en une assise continue de cellules hautes parmi lesquelles on distingue des cellules glandulaires spumeuses et des cellules glandulaires sphéruleuses. Le gastrozoïde primaire est alors différencié et l'orifice buccal s'ouvre au pôle postérieur de l'ancienne planula, tandis que bourgeonne le filament pêcheur. La différenciation du gastrozoïde s'accompagne d'un allongement de la zone d'attache du nectophore qui s'étire en une tige représentant le stolon de la colonie. Sur la face dorsale du stolon, on note le bourgeonnement de cormidies. Par contre, on n'observe aucune ébauche de nectophore sur la face ventrale du stolon de la jeune colonie.

5. *Conclusion.*

Le nectophore larvaire du jeune spécimen de *Sphaeronectes gracilis* obtenu par élevage (Pl. I, 7) présente les caractères systématiques principaux du nectophore de l'adulte : quatre canaux radiaires symétriques par rapport à l'axe du nectophore, un court canal pédiculaire apical, un somatocyste apical dans le plan sagittal, une hydroécie profonde dans laquelle est logé le stolon. Le maintien de cette jeune colonie en élevage jusqu'à une forme adulte, montre que le nectophore définitif n'est autre que le nectophore larvaire persistant (Pl. I, 8).

Étude du développement de *Sphaeronectes irregularis*.

Les divers stades du développement de *Sphaeronectes irregularis* sont très proches de ceux que nous avons décrits chez *Sphaeronectes gracilis* et nous nous bornerons à signaler quelques différences.

L'ébauche du nectophore apparaît sur la face ventrale en position presque apicale chez la larve âgée de 2 jours (Pl. I, 9). Le nodule médusaire s'exteriorise du corps embryonnaire et se développe en un nectophore fonctionnel dont la partie supérieure (ou dorsale) croît plus vite que la région inférieure (ou ventrale) (Pl. I, 10). Cela a pour conséquence la position ventrale du somatocyste et de l'hydroécie ainsi que la symétrie seulement bilatérale des canaux radiaires et non plus axiale comme chez *Sphaeronectes gracilis*. Tous ces caractères se retrouvent plus accentués chez la jeune colonie obtenue 6 jours après la fécondation (Pl. I, 11), ainsi que chez les formes adultes.

Conclusion

L'étude des développements de *Sphaeronectes gracilis* et de *Sphaeronectes irregularis* démontre l'origine larvaire de leur nectophore définitif. En outre, elle permet d'observer chez deux espèces d'un même genre, une position différente de l'ébauche du nectophore : nettement ventrale chez *Sphaeronectes gracilis*, presque apicale chez *Sphaeronectes irregularis*. Ainsi, l'ébauche d'un même organe peut apparaître dans des régions embryonnaires différentes. Cela montre que l'on ne peut pas homologuer ou distinguer les diverses structures des Siphonophores en considérant seulement la localisation de leurs ébauches sur la planula.

D'autre part, la connaissance des développements de ces deux espèces facilite la détermination des formes jeunes rencontrées fréquemment dans les pêches planctoniques.

Summary

Larval developments of *Sphaeronectes gracilis* and of *Sphaeronectes irregularis*, Siphonophores Calycophores, are described. The larval origin of the definitive nectophore is established.

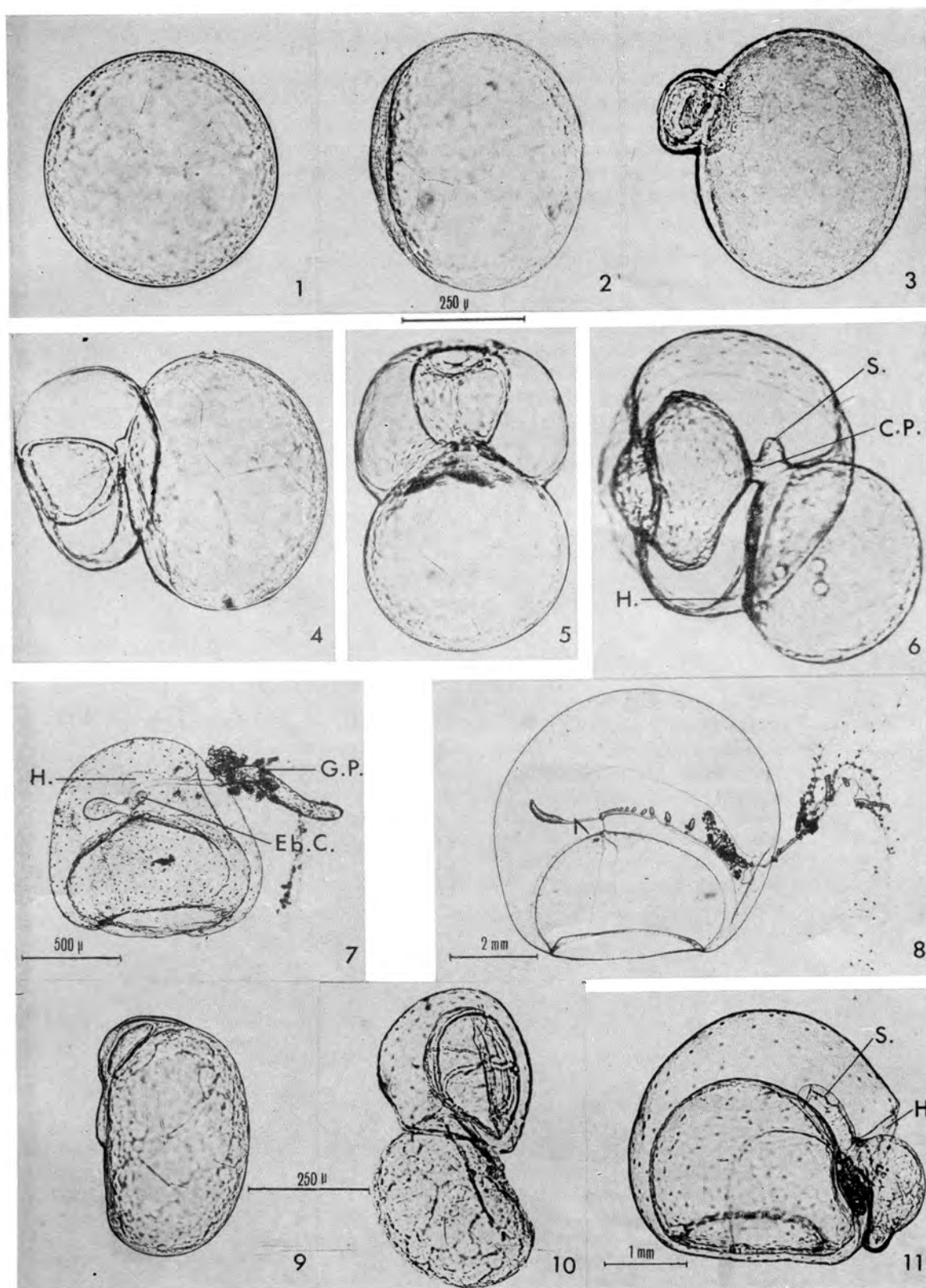
Zusammenfassung

Die larvalen Entwicklungen von *Sphaeronectes gracilis* und von *Sphaeronectes irregularis* werden beschrieben.

Der larvale Ursprung vom definitiven Nectophora wird bestätigt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CARRÉ, C., 1968. — Contribution à l'étude du genre *Sphaeronectes*, Huxley, 1859. *Vie et Milieu* (sous presse).
- CARRÉ, D., 1967. — Etude du développement larvaire de deux Siphonophores : *Lensia conoidea* (Calycophore) et *Forskalia edwardsi* (Physonecte). *Cah. Biol. Mar.*, VIII, pp. 233-251.
- TOTTON, A.K., 1965. — A synopsis of the Siphonophora. *Trustees of the Brit. Museum*, 227 pp., 40 pl., London.



Study on the larval development of *Sphaeronectes gracilis* (Claus, 1873) and *Sphaeronectes irregularis* (Claus, 1873), calycophoran siphonophores.

D. Carré

Cahiers de Biologie Marine, **10**, 31-34, 1969

Summary

Larval developments of *Sphaeronectes gracilis* and of *Sphaeronectes irregularis*, Siphonophores Calycophores, are described. The larval origin of the definitive nectophore is established.

Introduction.

Totton (1965) had been able to obtain some larval stages of *Sphaeronectes* sp. and his observations allowed one to support the opinion of several authors that the larval nectophore of *Sphaeronectes* is not caducous, but persists and becomes the definitive nectophore.

To establish the origin of the definitive nectophore with certainty, it is necessary to culture some larvae as far as the adult stage. We have carried this out for two species: *Sphaeronectes gracilis* and *Sphaeronectes irregularis*.

Materials and Methods

The eudoxids of *Sphaeronectes* are easily recognised by their bract and their globular gonophore. In contrast, their attribution to a species is more difficult, particularly if the bract has been damaged (Carré, C. 1968).

We have collected in some nets fished between 0 and 50m in the bay of Villefranche-sur-Mer, some eudoxids in a perfect state and identifiable with certainty.

The eggs as soon as they are produced, were isolated in a large volume of sea water in crystallising dishes and fertilized by rupturing a ripe male gonophore.

We have only obtained a small number of larvae and only some stages have been subjected to a histological study. In contrast, all the stages have been observed live under the microscope.

Study of the development of *Sphaeronectes gracilis*.

The principal stages of its development as far as the calyconula stage, are very similar to those that we have described for *Lensia conoidea* (Carré, D. 1967)

1. Segmentation of the egg.

The egg of *Sphaeronectes gracilis* is voluminous (480 μ in diameter), very transparent and colourless. It possesses a thin cortical layer of granulose cytoplasm and a central zone made up of large vacuoles filled with a slightly dense vitellus (Pl. I, 1).

The segmentation of the egg, total, results after a few hours in the formation of a true morula, spherical, composed of totally identical large cells, except at the periphery where they show an external granular zone. Gastrulation is effected by morular delamination and results in a planula.

2. The planula.

At this stage, reached a day after fertilisation, the larva is ovoid. It is composed of a thin ectoderm with very flattened ciliated cells that surround the mass of large vacuolar cells of the primary endoderm, containing the vitelline reserve.

About a day and a half after fertilisation, on one of the lateral faces of the larva, which will come to be the ventral face, is differentiated a sub-ectodermal layer representing the first formation of the secondary endoderm which originates from the primary endoderm (Pl. I, 2). The larva, then aged 2 days, measures 520 μ in length. It is moved obliquely and turning on itself, thanks to its cilia.

3. *The calyconula.*

In the anterior region of the ventral face is observed, in the 2 day old planula, a proliferation of the ectoderm toward the inside, which is isolated in a small medusoid nodule, the beginnings of the bud of the nectophore.

A The young calyconula (Pl. I, 3).

The ovoid medusoid nodule. is doubled by an umbrella lamella. After some hours, it is slightly rounded and can project to the exterior of the embryonic body while the umbrella lamella forms, between the external ectoderm and the nodule, 4 radial canals and the marginal canal. The larva is then a young calyconula, where, only, the ventral face is differentiated. Elsewhere, the ectoderm remains extremely thin and the secondary endoderm is reduced to some isolated cells against the ectoderm. One notes, at this stage, a slight regression of the primary endoderm, where the reserves are gradually utilised.

b) Growth of the calyconula (Pl. I, 4, 5, 6).

In the course of development, the bud of the nectophore is transformed into a small functional bell. It changes is characterised by the opening of the ostium, the differentiation of the ectodermal muscular fibres and the considerable growth of the nectophore, linked particularly to the formation of a thick layer of mesogloea between the external ectoderm and the cavity of the subumbrella.

During its growth, the nectophore encloses the ventral part of the body of the embryo; the gutter thus forms by the lateral and apical expansions of the nectophore, and represents the bud of the hydroecium which will cover a greater and greater part of the embryonic body. From this stage, the 4 radial canals are arranged symmetrically with reference to the axis of the subumbrella; a character specific to the adult nectophore. The 4 canals meet in a very short pedicular canal which connects the subumbrella to the embryonic body. On the dorsal face of the pedicular canal, there buds an endodermal diverticulum, the somatocyst.

4. *The young colony* (Pl. I, 7).

The vitelline reserves are gradually utilised and, in the 5 day old larva, the primary endoderm, reduced to some vitelline vacuoles and very few nuclei, at that point extremely flattened, multiplies and forms a very thick layer. The secondary endoderm, separated from the ectoderm by a thin layer of mesogloea, organises itself into a continuous layer of tall cells amongst which one distinguishes some spumose glandular cells and some glandular spherical cells. The primary gastrozoid is then differentiated and the buccal orifice opens at the posterior pole of the original planula, while the tentacle buds. The differentiation of the gastrozoid is accompanied by an elongation of the zone that is attached to the nectophore which stretches out into a stem that represents the stolon of the colony. On the dorsal face of the stolon, one notes the budding of the cormidia. In contrast, one observes no bud of a nectophore on the ventral side of the stolon of the young colony.

5. *Conclusion.*

The larval nectophore of the young specimen of *Sphaeronectes gracilis* obtained by culture (Pl. I, 7) shows the principal systematic characters of the nectophore of the adult: 4 symmetrical radial canals with reference to the axis of the nectophore, a short pedicular canal, an apical somatocyst in the sagittal plane, a deep

hydroecium in which the stolon is lodged. The maintenance of this young colony in culture as far as the adult stage, shows that the definitive nectophore is none other than the persistent larval nectophore (Pl. I, 8).

Study on the development of *Sphaeronectes irregularis*

The various stages of the development of *Sphaeronectes irregularis* are very close to those that we have described for *Sphaeronectes gracilis* and we will confine ourselves to indicating some differences. The bud of the nectophore appears on the ventral side in an almost apical position when the larva is 2 days old (Pl. I, 9). The medusoid nodule extends outward from the embryonic body and develops into a functional nectophore of which the superior (or dorsal) part grows more quickly than the inferior (or ventral) region (Pl. I, 10). The consequence of this is the ventral position of the somatocyst and the hydroecium and also that the symmetry of the radial canals is only bilateral and no longer axial as it was for *Sphaeronectes gracilis*. All these characters are found to be more accentuated in the young colony developed 6 days after fertilisation (Pl. I, 11), as is the case in the adult forms.

Conclusions

The study of the developments of *Sphaeronectes gracilis* and *Sphaeronectes irregularis* show the larval origin of their definitive nectophores. In addition, it allows the observation, in these two species of the same genus, of a different position for the bud of the nectophore: distinctly ventral in *Sphaeronectes gracilis*, almost apical in *Sphaeronectes irregularis*. Therefore, the bud of the same organ can appear in different embryological regions. This shows that one cannot homologize or distinguish the various structures of siphonophores by only considering the location of their buds on the planula. On the other hand, the knowledge of the development of these two species facilitates the determination of their young forms that are frequently encountered in plankton nets.

References

- Carré, C. 1968. Contribution à l'étude du genre *Sphaeronectes* Huxley 1859. *Vie et Milieu* **19**, 85-94.
- Carré, D. 1967 Etude du développement larvaire de deux Siphonophores: *Lensia conoidea* (Calycophorae) et *Forskalia edwardsi* (Physonecte). *Cahiers de Biologie Marine* **8**, 233-251.
- Totton, A.K. 1965. *A Synopsis of the Siphonophora*. London: British Museum (Natural History).

Plate I.

1 to 8: development of *Sphaeronectes gracilis*.

1. egg; 2. planula in lateral view; 3. calyconula aged 2 days in lateral view; 4. calyconula aged 3 days in lateral view; 5. calyconula aged 3 days in apical view; 6. calyconula aged 4 days in lateral view; 7. young colony in lateral view; 8. adult colony in lateral view.

9 to 11: development of *Sphaeronectes irregularis*

9. calyconula aged 2 days in lateral view; 10. calyconula aged 3 days in lateral view; 11. young colony in lateral view.

C.P.: pedicular canal; Eb.C.: buds of the cormidia; G.P.: primary gastrozoid; H.: hydroecium; S.: somatocyst.