

TRAITÉ DE ZOOLOGIE

ANATOMIE, SYSTÉMATIQUE, BIOLOGIE

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION DE
PIERRE-P. GRASSÉ

Membre de l'Institut

TOME

III

CNIDAIRES

CTÉNAIRES

FASCICULE 2

Sous la direction de

DOMINIQUE DOUMENC

Muséum national d'Histoire naturelle

J. Bouillon, C. et D. Carré, A. Franc, J. Goy,
M.-L. Hernandez-Nicaise, Y. Tiffon, G. Van de Vyver, M. Wade

MASSON

Paris Milan Barcelone Bonn

1993

ZOOLOGIE-BIBLIOTHEK
DER UNIVERSITÄT BASEL

Bibliothek für Zoologie

ZOOLOGISCHES INSTITUT
der Universität Basel
Rheinsprung 9
CH-4051 BASEL
(Bibliothek)

ORDRE DES SIPHONOPHORES

par

CLAUDE CARRÉ et DANIELLE CARRÉ

Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer (France)

ORGANISATION GÉNÉRALE

Les Siphonophores sont tous, à l'exception des Rhodaliidae (Pugh, 1983), des Hydrozoaires adaptés à la vie coloniale et pélagique. Ils sont formés par l'association, le long d'un stolon, de structures appelées organes ou individus selon les auteurs. En fait « tout le monde s'entend sur la chose, mais tout le monde bataille sur les mots » (Delage et Hérouard, 1901) et les théories s'affrontent depuis plus d'un siècle pour savoir si un Siphonophore est une colonie d'individus spécialisés, ou un individu formé d'organes différents.

Suivant que l'on considère l'animal d'un point de vue physiologique ou morphologique, les opinions divergent. Dans le premier cas, la notion d'individu unique s'impose. Aucune des structures d'un Siphonophore n'est capable de vivre isolée. Toutes collaborent de façon coordonnée et intégrée à la vie de l'ensemble. D'un point de vue morphologique, par contre, il est possible d'homologuer les gastrozoïdes à des individus polypoïdes du type Hydre, ou les cloches natatoires à des méduses d'Hydriaires, introduisant ainsi la notion de colonie pour l'ensemble du Siphonophore.

Nous définiront les Siphonophores comme des superorganismes formés par l'association d'individus dont la spécialisation est telle qu'ils peuvent être assimilés à des organes.

Les individus ou organes, selon la nomenclature adoptée, portés par le stolon sont de six types : pneumatophore, nectophores, gastrozoïdes et filaments pêcheurs, dactylozoïdes ou palpons, bractées, gonophores.

On distingue trois sous-ordres de Siphonophores : les **Physonectes** caractérisés par la présence d'un petit pneumatophore et de nombreux nectophores ; les **Cystonectes**, définis par un pneumatophore plus grand et l'absence de nectophores ; les **Calycophores**, qui ont seulement un ou quelques nectophores mais pas de pneumatophore.

SIPHONOPHORES PHYSONECTES

A l'état adulte les colonies mesurent le plus souvent quelques centimètres ou quelques dizaines de centimètres, mais exceptionnellement elles peuvent atteindre plusieurs mètres, voire plusieurs dizaines de mètres. Les plus typiques ont une forme de guirlande constituée par une tige creuse ou stolon qui porte les différents individus de la colonie insérés dans un sillon considéré comme ventral (fig. 157). Le flotteur ou pneumatophore forme le sommet de cette tige. La région immédiatement sous-jacente où sont disposées les cloches nata-toires ou nectophores, le plus souvent distribuées sur deux rangées opposées, forme le nectosome. La partie inférieure du stolon qui porte les autres éléments constitutifs de la colonie associés en groupes répétitifs ou cormidies, forme le siphosome. Chaque cormidié comprend un gastrozoïde et son filament pêcheur ramifié, de nombreuses bractées recouvrant le stolon, plusieurs dactylozoïdes, chacun avec un tentacule simple ou palpacule, et des gonozoïdes mâles et femelles constitués par des grappes de gonophores.

La plupart des Physonectes ont deux zones de bourgeonnement : l'une située sous le flotteur différenciant les cloches natatoires, et l'autre, au début du siphosome, différenciant les cormidies. Ainsi, les cloches les plus âgées sont repoussées vers la partie inférieure du nectosome et les cormidies les plus âgées

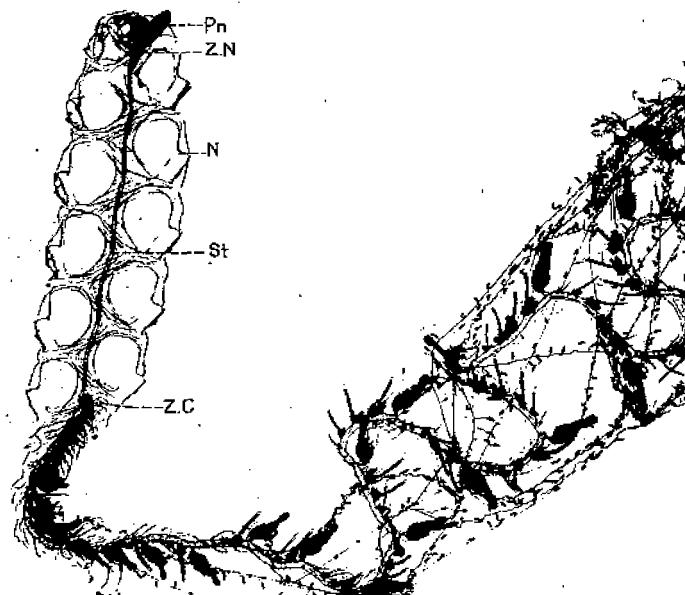


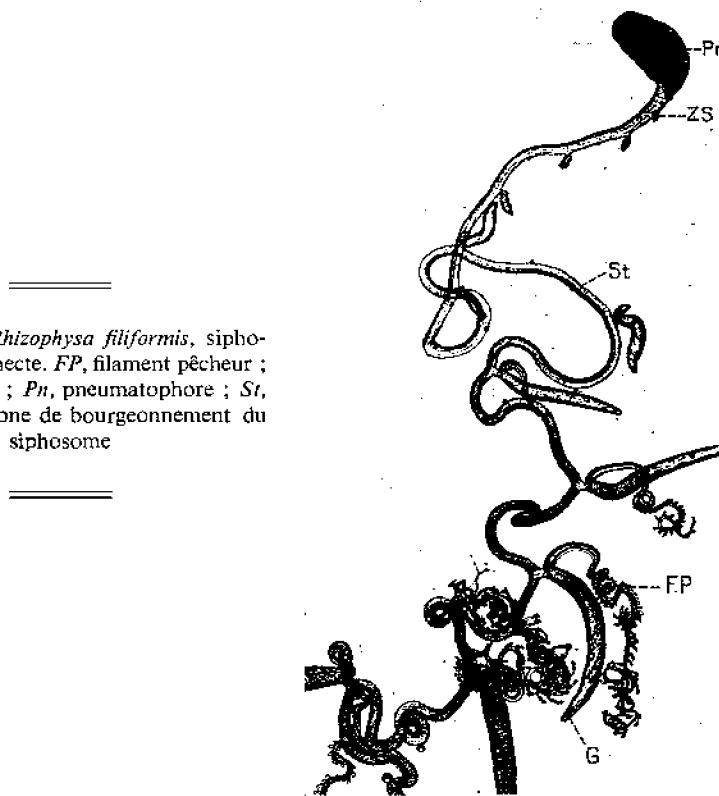
FIG. 157. — *Nanomia bijuga*, siphonophore physonecte. *N*, nectophore ; *Pn*, pneumatophore ; *St*, stolon ; *Z N*, zone de bourgeonnement des nectophores ; *Z C*, zone de bourgeonnement des cormidies.

vers la partie terminale du stolon. Toutefois, au niveau de chaque cormidie, il existe des potentialités de bourgeonnement assurant la mise en place de dactylozoïdes supplémentaires ainsi que le renouvellement des bractées et des gonophores.

SIPHONOPHORES CYSTONECTES

Les Siphonophores Cystonectes ont une organisation plus simple que les physonectes (fig. 158). Ils possèdent un flotteur souvent volumineux, soit simple, soit cloisonné, mais sont dépourvus de nectosome. Les cormidies n'ont pas de bractées mais ont des nectophores stériles au niveau des gonozoides.

FIG. 158. — *Rhizophysa filiformis*, siphonophage cystonecte. *FP*, filament pêcheur ; *G*, gastrozoïde ; *Pn*, pneumatophore ; *St*, stolon ; *ZS*, zone de bourgeonnement du siphosome



SIPHONOPHORES CALYCOPHORES

Leurs colonies, très polymorphes, mesurent en général quelques millimètres ou quelques centimètres, toutefois certaines espèces peuvent atteindre un ou plusieurs mètres. Elles se distinguent de celles des deux autres sous-ordres par l'absence de flotteur (fig. 159). Elles sont formées par un nectosome

antérieur et un stolon le long duquel s'insèrent les cormidies régulièrement espacées et séparées par des entrenœuds nus.

Les cloches natatoires, une à deux le plus souvent, plus nombreuses parfois, sont généralement opposées ou superposées. Sauf exception, il y a un bourgeonnement de nouvelles cloches, avec des modalités variables suivant les espèces.

Les cormidies se forment à la base du stolon et sont refoulées vers la partie distale au fur et à mesure de leur différenciation et de leur vieillissement. Elles sont dépourvues de dactylozoïdes et comprennent typiquement : un gastrozoïde avec un filament pêcheur ou tentacule portant des tentilles pédonculées, un ou plusieurs gonophores et une seule bractée ou bouclier recouvrant l'ensemble.

Chez la plupart des Calycophores, les cormidies terminales se détachent avant la maturation du gonophage formant une colonie monogastrique ou eudoxie qui mène une vie indépendante et bourgeonne plusieurs générations de gonophores.

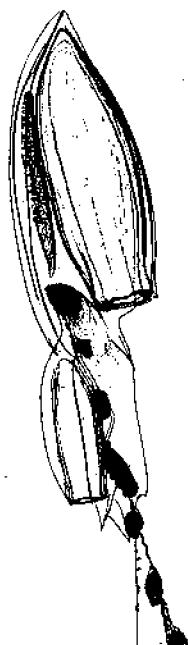


FIG. 159. — *Chelophyses appendiculata*, siphonophore calycophore.

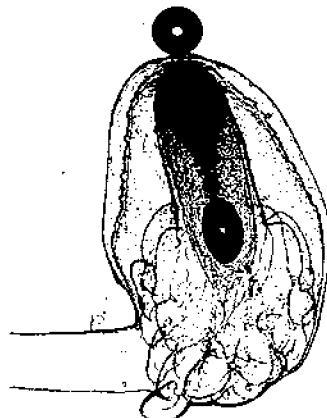


FIG. 160. — *Rhizophysa filiformis*, pneumatophore laissant échapper une bulle de gaz par le pore apical.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

Le pneumatophore

Le pneumatophore, ou flotteur, typique des Physonectes et des Cystonectes est une vésicule creuse de structure complexe variable suivant les espèces. Il est caractérisé par la présence d'un tissu sécréteur de gaz tapissant le fond de la cavité et improprement nommé « ectoderme aérifère » (fig. 160, 162). Des dosages chez *Nanomia bijuga* et *Physalia physalis* (Pickwell, 1967) ont en effet montré que le gaz contenu dans le pneumatophore est un mélange de composition définie, très différente de celle de l'air. L'élément caractéristique est de l'oxyde de carbone qui peut représenter 80% du volume total (chez *Nanomia*). On a longtemps inclus dans l'ordre des siphonophores, les chondrophores (véléelles et porrites). En fait, le flotteur de ces animaux est dépourvu de tissu sécréteur de gaz. C'est une simple cavité, en relation avec l'air extérieur, et dont le contenu (80 à 90% d'azote, 20 à 1% d'oxygène selon Pickwell, 1967) correspond vraisemblablement à de l'air plus ou moins appauvri en oxygène.

Les structures typiques du pneumatophore, ectoderme et cavité aérifères, ont la même genèse chez toutes les espèces. Un nodule organisé autour d'une cavité presque virtuelle (= cavité primaire) se différencie au stade planula, à partir d'une invagination ectodermique (Carré, 1967) (fig. 161). Les cellules de ce nodule ont des destinées différentes suivant leur position. Près du pôle d'invagination, elles forment une assise épithéliale très fine qui tapisse la cavité définitive du pneumatophore et sécrète une couche chitineuse. A l'opposé, elles prolifèrent en un massif inorganisé qui envahit d'abord la cavité primaire puis se rétracte dans la région basale formant l'ectoderme aérifère. Simultanément, l'ectoderme et l'endoderme de la planula se plaquent contre l'ébauche du pneumatophore, en une triple enveloppe (deux assises endodermiques, une ectodermique). Des travées rayonnantes peuvent rejoindre les deux assises endodermiques en regard (*Nanomia bijuga*, *Physophora hydrostatica*, *Rhizophysa filiformis*). Enfin, chez les pneumatophores les plus complexes (*Rhizophysa filiformis*) l'ectoderme aérifère émet des prolongements qui s'insinuent dans les septums endodermiques.

Chez la plupart des espèces, la cavité du flotteur peut communiquer avec l'extérieur par un pore apical correspondant au pôle d'invagination de l'ectoderme au stade planula (fig. 160). Chez quelques espèces, ce pore disparaît et est remplacé par un orifice baso-latéral de néoformation (*Physophora hydrostatica*).

L'ectoderme aérifère qui est le tissu le plus original des siphonophores a été peu étudié. Il est constitué de petites cellules au cytoplasme très dense auxquelles s'ajoutent, chez les pneumatophores complexes, des cellules géantes. Ces cellules dont on ignore la fonction, et qui peuvent mesurer plusieurs millimètres (*Anthophysa*), forment des digitations vers la cavité gastrovasculaire (*Rhizophysa filiformis*) ou pénètrent dans les septums endodermiques cloisonnant parfois cette cavité (*Physophora hydrostatica*, *Nanomia bijuga*) (fig. 162). Elles sont constituées par de grandes plages de cytoplasme contenant

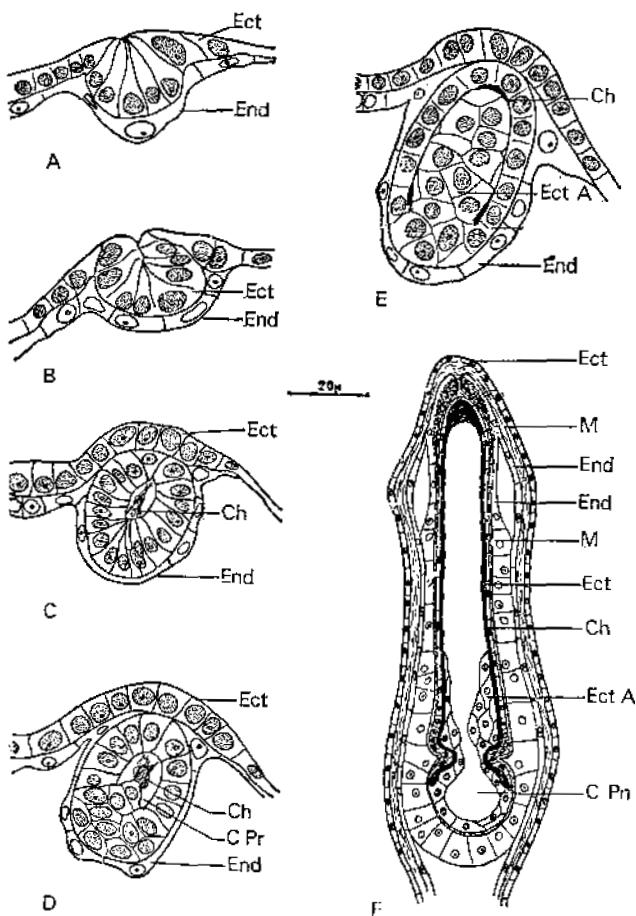


FIG. 161. — *Forskalia edwardsi*. Différenciation du pneumatophore à partir d'une invagination ectodermique (d'après D. CARRÉ, 1967). *C pn*, cavité du pneumatophore ; *Ch*, chitine ; *Ect*, ectoderme ; *Ect A*, ectoderme aérifère ; *End*, endoderme ; *M*, mésoglycée ; *C Pr*, cavité primaire du pneumatophore

chacune un noyau de forme aberrante que seule son affinité pour les colorants nucléaires permet d'identifier. Leur absence chez certains pneumatophores indiquerait qu'elles ne doivent pas être directement liées à la sécrétion du gaz. Leur situation entre la cavité gastrovasculaire où transite le fluide nutritif et les cellules aérifères proprement dites, incite à penser qu'elles peuvent être des structures de stockage des métabolites.

Seul Copeland (1968) a étudié le tissu aérifère d'un Siphonophore (*Physalia physalis*) en microscopie électronique. Il a montré une polarité des cellules dont les nombreuses mitochondries sont groupées vers la cavité du pneumatophore, mais n'a pas obtenu d'indications sur le mode de sécrétion du gaz.

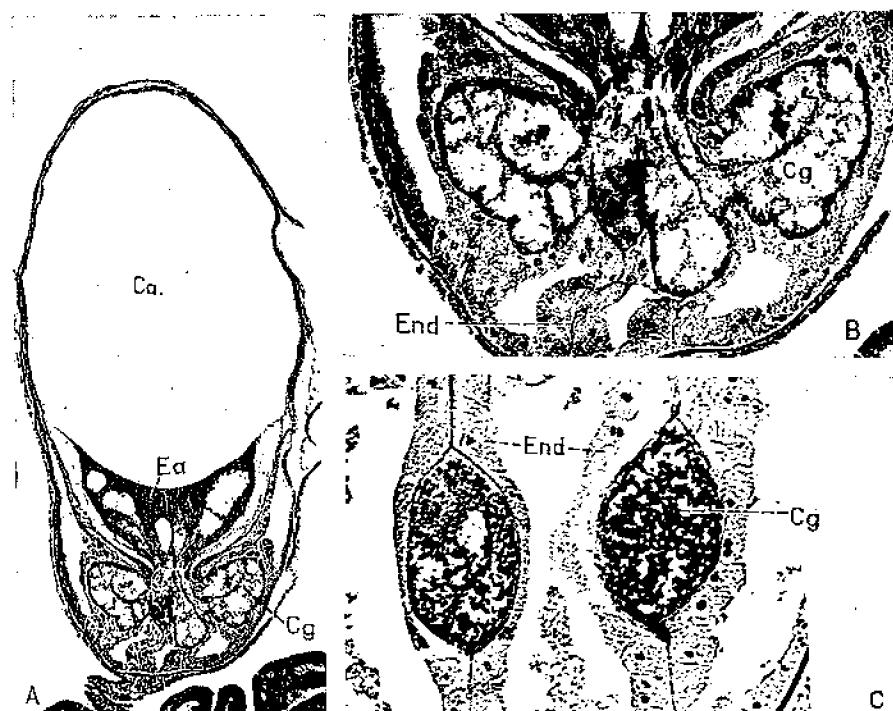


FIG. 162. *Nanomia bijuga*. A. coupe longitudinale du pneumatophore ; B. détail de la région basale en coupe axiale ; C. coupe parasagittale montrant l'infiltration des cellules géantes dans les cloisons endodermiques. *C a*, cavité aéifère ; *C g*, cellules géantes ; *E a*, ectoderme aéifère ; *End*, endoderme (D'après D. CARRÉ, 1969).

Le stolon

Le stolon, formé à partir de la région moyenne des larves, est un axe creux ecto-endodermique le long duquel sont agencés tous les individus.

En coupe transversale, le stolon a une symétrie bilatérale surtout marquée au niveau de l'ectoderme. Par convention, la face creusée d'un sillon sur lequel s'insèrent les membres de la colonie est appelée ventrale. À l'état décontracté le sillon ventral suit une génératrice du cylindre stolonial. Lorsque l'animal se contracte, cette génératrice se raccourcit en restant rectiligne chez les Calyptophores, par contre, chez les Physonectes, la contraction du stolon est accompagnée d'un mouvement de torsion et les individus apparaissent alors distribués sur une hélice.

La structure du stolon a fait l'objet de descriptions confuses et contradictoires (Delage et Hérouard, 1901). Ceci est dû au fait que la lame de mésoglée ne forme pas un cylindre lisse mais développe des crêtes très hautes qui pénètrent profondément dans l'ectoderme au point d'avoir fait croire à une délamination de ce feuillet (fig. 163A).

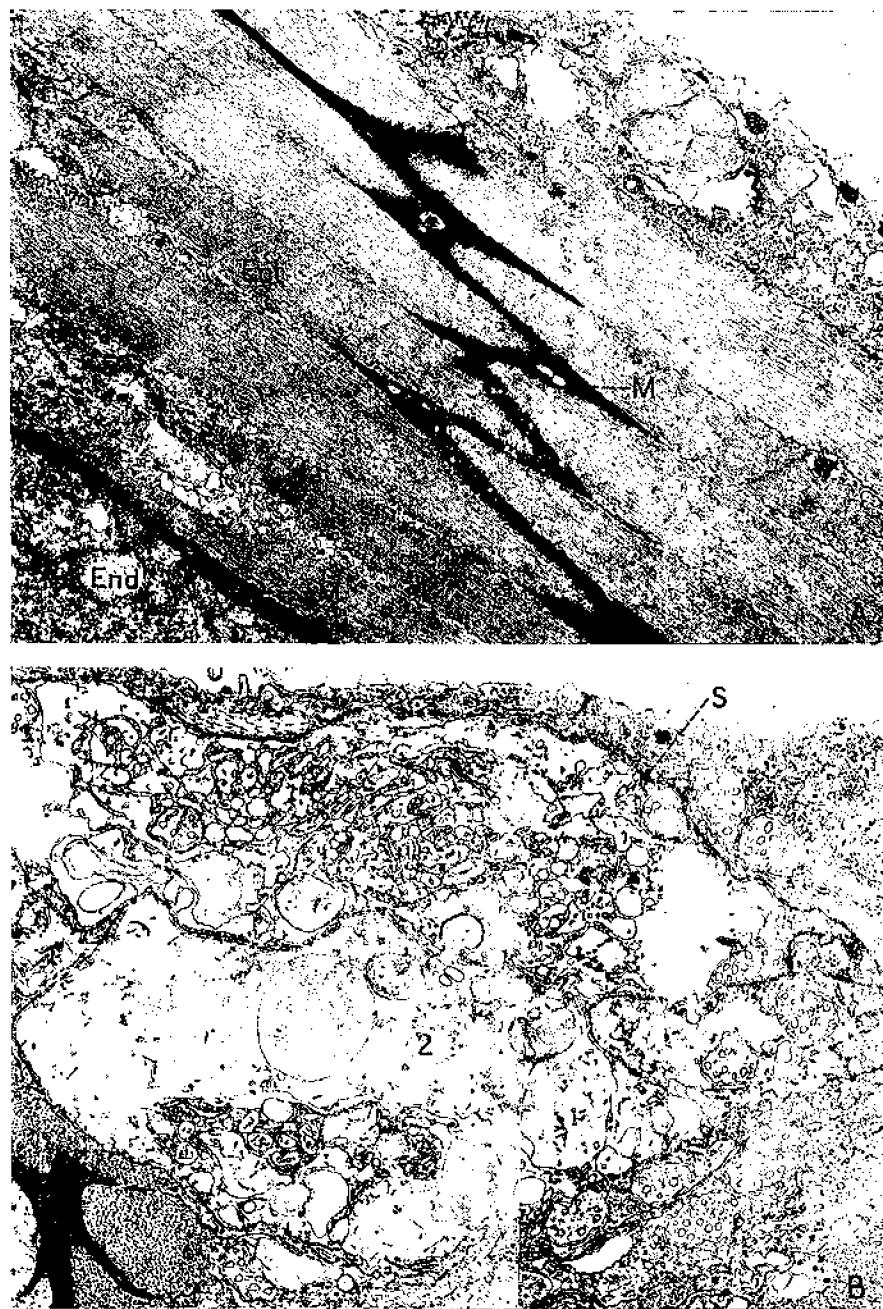


FIG. 163. — *Chelophyes appendiculata*. A. stolon en coupe longitudinale. Noter la réduction de la région épithéliale des cellules ectodermiques par rapport à la région contractile formée par une épaisse couche de myofibrilles cloisonnée par des invaginations de la mésoglée (M) : B. coupe transversale des 2 axones géants superposés (1 et 2) du stolon (S, synapse).

L'ectoderme est formé presque exclusivement par des cellules myoépithéliales dépourvues de flagelles. Vers l'extérieur, la région épithéliale, très plate, contient toujours le noyau, des granules corticaux et les mitochondries. Entre les pôles épithéliaux, on observe des desmosomes septés près de la surface externe et des jonctions de type gap, plus profondes. La région contractile des cellules ectodermiques du stolon est très développée (fig. 163A). Elle est formée par des myofilaments lisses, orientés longitudinalement par rapport à l'axe du stolon. Le stock des myofilaments d'une même cellule est cloisonné par des replis de la membrane cellulaire et par les crêtes mésoglénées en une dizaine de sous-unités qui confèrent à la musculature un aspect stratifié. D'un point de vue fonctionnel, ce cloisonnement réalise probablement au sein de l'épaisse couche de myofilaments un système nutritionnel comparable aux triades des muscles striés.

L'ectoderme présente de place en place, en surface, des cellules sensorielles de type mécanorécepteur avec un pôle externe formé par l'association d'un kinocil entouré d'une couronne de stéréocils. Ces cellules sont souvent en relation synaptique directe avec les cellules myoépithéliales voisines réalisant un arc réflexe simple à deux éléments. On observe également des interneurones, toujours localisés près de la surface du stolon, dont les prolongements de faible diamètre ($1 \text{ à } 2 \mu\text{m}$) forment un réseau superficiel présentant de nombreuses synapses chimiques neuro-neuronales et neuro-effectrices (fig. 164).

FIG. 164. — *Chelophys appendiculata*.
Synapse neuroeffectrice (S1) et neuronale
(S2) du réseau de neurites superficiels du
stolon.



A l'opposé du sillon ventral, Korotneff (1884) puis Schneider (1892) avaient trouvé, chez les Siphonophores Physonectes, un cordon longitudinal qu'ils avaient identifié à deux axones géants superposés. La microscopie électronique et l'électrophysiologie ont permis de confirmer, non seulement chez des Physonectes (Mackie, 1973, 1978) mais aussi chez des Calycophores (Mackie et Carré, 1983), la nature de ce cordon. Il s'agit de deux axones jointifs, de $6 \text{ à } 50 \mu\text{m}$ de diamètre, suivant les espèces, qui parcourent le stolon sur

toute sa longueur et présentent de place en place des contacts synaptiques avec les cellules environnantes (fig. 163B).

L'endoderme du stolon est réduit à une assise peu développée, dépourvue de structures nerveuses. A la base des cellules, quelques myofilaments lisses forment un système contractile circulaire qui semble associé aux mouvements péristaltiques lents. Le courant nutritif qui circule dans la cavité du stolon est entretenu par des battements ciliaires incessants.

Il faut signaler que chez quelques Physonectes (*Physophora, Athorybia*) et Cystonectes (*Physalia*), le stolon, profondément modifié forme un large plateau sur lequel s'insèrent les cormidies.

Les cloches natatoires

Les cloches natatoires ou nectophores, sont absentes chez les Cystonectes et chez un Physonecte aberrant *Athorybia*. Chez les autres Siphonophores, elles sont toujours situées sur la partie antérieure du stolon. Leur nombre est très variable. Nombreuses chez les Physonectes, où elles peuvent être plusieurs centaines, elles ne sont que quelques-unes, parfois une seule, chez les Calyco-phores. Chez la plupart des espèces ce sont des organes caducs, renouvelables par bourgeonnement, suivant des modalités précises.

Par la présence d'une exombrelle épithéliale, d'une sous-ombrelle à musculature striée, d'une lame cathamnale, de canaux radiaires et circulaires, d'un double anneau nerveux et d'un velum, les nectophores locomoteurs s'identifient à des individus médusoïdes. Ils diffèrent toutefois nettement des méduses des autres Cnidaires par une symétrie bilatérale et, surtout, par l'absence de manubrium, de bouche, de gonades, de tentacules, et d'organes sensoriels de type ocelle ou statocyste (fig. 165).

Les cloches natatoires sont très polymorphes suivant les espèces et un polymorphisme peut même être observé chez une même espèce entre des cloches homologues mais de rangs différents dans le genre *Sulculeolaria* (Carré, 1979).

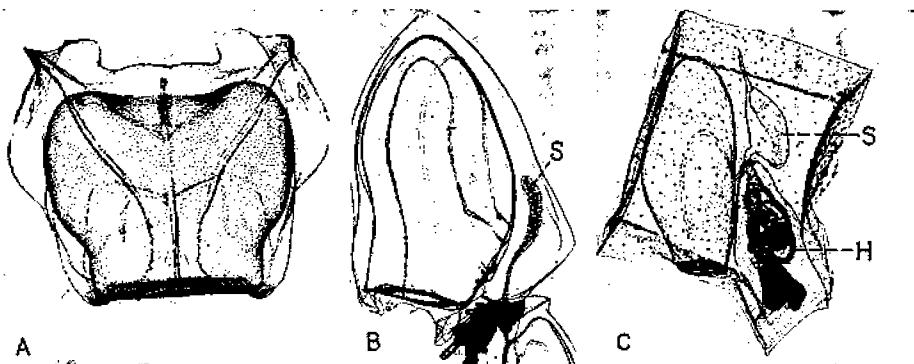


FIG. 165. Nectophores. A. *Halistemma rubrum* ; B. nectophore antérieur de *Sulculeolaria quadrivalvis* ; C. nectophore antérieur d'*Abylopsis tetragona*.

A la symétrie bilatérale sont associés des canaux radiaires inégaux. On distingue deux canaux latéraux au tracé parfois sinuieux (*Sulculeolaria*, *Rosacea*...) et, dans le plan de symétrie, un canal dorsal et un canal ventral, le plus souvent inégalement développés. Le point de confluence des canaux radiaires n'est qu'exceptionnellement situé à l'apex du nectosac (*Sphaeronectes gracilis*). Chez les cloches antérieures de Calycophores, il est presque toujours rejeté sur la face ventrale au niveau de l'insertion du stolon où se développe un diverticule endodermique en cul-de-sac, le somatocyste ou oléocyste qui est un organe de réserve. Toutes les cloches natatoires de Siphonophores présentent près de leur insertion sur le stolon, une cavité, l'*hydroécie*, qui peut n'être qu'une légère dépression (chez les Siphonophores *Physonectes*) ou, au contraire, une profonde gouttière dans laquelle le stolon peut entièrement se rétracter (*Abylopsis*).

L'exombrelle est un épithélium monostratifié formé de cellules polygonales très plates (épaisseur 1 µm), amusculaires, interconnectées par des desmosomes septés et des jonctions de type gap et isolées des autres tissus par une épaisse couche de mésoglée anhiste (fig. 166A). Chez les Calycophores, l'exombrelle est dépourvue de structures nerveuses. Chez les *Physonectes*, un ou deux réseaux de gros neurones (fig. 166B) se ramifient dans une région bien délimitée de l'exombrelle hors de laquelle ce feuillet est totalement aneural.

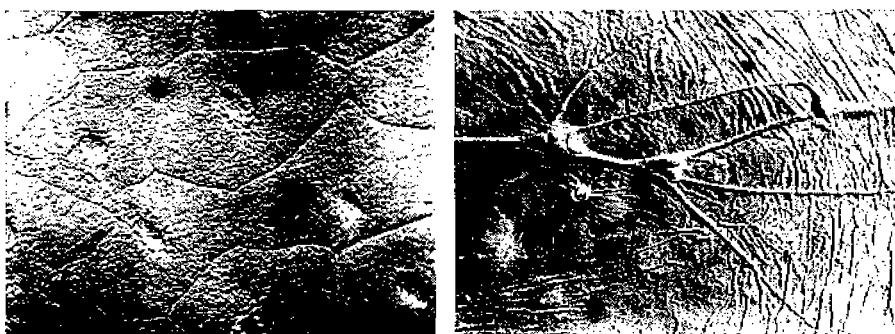


FIG. 166. *Nanomia bijuga*. A. cellules pavimenteuses de l'épithélium exumbrellaire ; B. réseau nerveux exumbrellaire.

L'électrophysiologie (Mackie, 1965) a permis d'établir qu'en l'absence de structures nerveuses, cet épithélium est un tissu excitable capable de propager des dépolarisations dans toutes les directions, sans jamais donner naissance à des potentiels autonomes. Cette activité a depuis été retrouvée dans des épithéliums de Méduses, de Cténophores, et de larves d'Invertébrés permettant de définir des tissus aneuraux à conduction neuroïde.

La sous-ombrelle est formée par une couche de cellules ectodermiques myoépithéliales plates, étirées suivant une direction perpendiculaire au grand axe du nectophore et présentant une dualité de structure nette. Vers la cavité sous-ombrelle les cellules ont des caractères épithéliaux (fig. 167). Vers la méso-

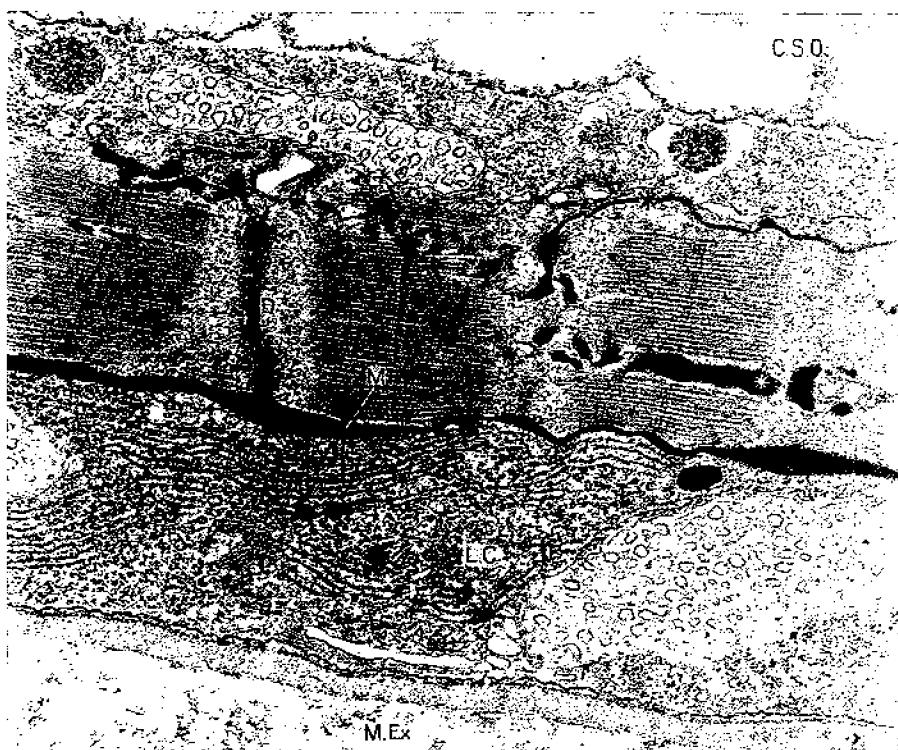


FIG. 167. *Chelophyes appendiculata*. Coupe transversale de la sous-ombrelle. Noter les invaginations de la membrane sarcoplasmique (*) entre les myofibrilles. *C S O.*, cavité sous-ombrelle ; *D*, desmosome ; *M*, mésoglée ; *M Ex*, mésoglée exombrelle ; *L C*, lame cathannale.

glée, elles contiennent des myofilaments qui ne sont pas associés en plusieurs faisceaux contrairement aux autres muscles striés, mais forment une unique plaque contractile qui s'étend sur toute la surface basale des cellules. Chaque cellule de la sous-ombrelle a de ce fait, une seule myofibrille. Il est vraisemblable que la forme laminée des cellules permet des échanges entre les éléments contractiles et les autres composants cellulaires sans cloisonnement du muscle.

Les myofibrilles présentent la séquence classique de bandes anisotropes et isotropes due à la disposition alternée de filaments de myosine et d'actine distribués, en coupe transversale, suivant un mode hexagonal. De place en place, le plus souvent en face d'une strie « Z », la membrane sarcoplasmique s'invagine et développe des tubules entre les protofibrilles (fig. 167). Il n'a pas été observé de communications entre ces tubules et le réticulum, qui auraient permis d'établir de façon complète, leur homologie avec les triades des autres muscles striés.

Autour de la cavité de la cloche, les cellules striées forment un manchon musculaire continu à fibres circulaires. Elles sont connectées les unes aux autres par des jonctions qui, par leur localisation et leur structure, sont comparables

sinon identiques aux disques intercalaires du muscle cardiaque (fig. 167). Ces jonctions qui réunissent les sarcomères terminaux de deux cellules contiguës sont toujours perpendiculaires aux myofilaments et situés au niveau d'une strie « Z ». Leur forme est approximativement circulaire et leur diamètre correspond à l'épaisseur de la couche musculaire. Sur les coupes perpendiculaires à la paroi des nectophores, les filaments d'actine des sarcomères terminaux de deux cellules contiguës s'accrochent sur un seul disque. Sur des coupes tangentes passant par le plan d'aplatissement des cellules, on observe que l'ensemble des myofibrilles d'une cellule se termine sur plusieurs disques formant un engrenage en escalier.

Deux autres types de jonctions cellulaires ont été détectés entre les cellules de la sous-ombrelle : des desmosomes septés connectant les pôles épithéliaux, et des jonctions de type gap (Bassot et al., 1978) entre les régions contractiles qui ont été interprétées comme des sites à basse résistance permettant les couplages intercellulaires. En effet, la sous-ombrelle, totalement dépourvue de cellules nerveuses, transmet, comme l'exombrelle, des dépolarisations qui propagent les vagues de contraction de l'ouverture vers l'apex des cloches (Makie, 1970). L'épithélium sous-ombrellaire est un exemple de tissu à conduction aneurale myoïde.

La lame cathannale endodermique, tendue entre les canaux radiaires et le canal circulaire, est plaquée contre la sous-ombrelle. Elle est séparée de l'exombrelle par une épaisse couche de mésoglée (fig. 167). La fonction essentielle de ce feuillet semble le transfert des métabolites des canaux vers les cellules myoépithéliales. Toutefois, l'observation en microscopie électronique de quelques fibres musculaires lisses, allongées suivant le grand axe des nectophores et de ponts cellulaires connectant directement la lame cathannale à la sous-ombrelle, indique un rôle dans la locomotion, également manifesté par l'existence de transmissions aneurales.

Le velum, uniquement ectodermique, est constitué par les prolongements de la sous-ombrelle et de l'exombrelle. La musculature striée forme un anneau de fibres circulaires et les cellules myoépithéliales lisses développent un système antagoniste de fibres radiales.

La mésoglée des nectophores est une lame anhiste, bien développée entre l'exombrelle et la lame cathannale, réduite à une assise très mince comparable à une membrane basale, entre la lame cathannale et la sous-ombrelle (fig. 167). Comme chez tous les Cnidaires, elle est constituée par une substance fondamentale riche en eau et en mucopolysaccharides, et des fibres, dispersées en réseau ou formant un feutrage contre les membranes des feuillets épithéliaux.

Mackie et Mackie (1967) distinguent chez *Hippopodius hippopus* deux types de fibres identifiées à des fibres de collagène et d'élastine. Gladfelter (1973) de son côté, a mis en évidence chez *Diphyes dispar* un réseau de fibres radiales connectant l'exombrelle à la lame cathannale. Nos observations en microscopie électronique et *in vivo* en contraste interférentiel, confirment celles de ces auteurs et les étendent aux Siphonophores Physonectes. En outre, chez les Physonectes, de longues fibres ondulées peuvent traverser la couche de mésoglée. Ces fibres sont semblables aux fibres oxytalances définies par Fullmen

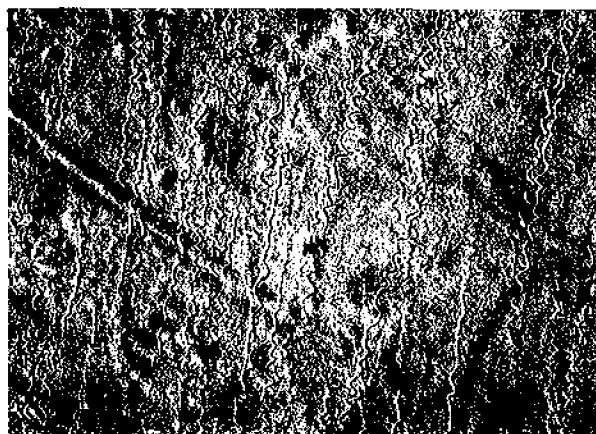


FIG. 168. *Apolemia uvaria*. Mésoglée exombrellaire observée *in vivo* en contraste interférentiel.

(1958) mais leur identification n'a pas été confirmée par une étude histochimique (fig. 168).

La mésoglée des Cnidaires est élaborée par les deux feuillets ectodermique et endodermique, la fibrogenèse se produisant secondairement à l'extérieur des cellules (Bouillon et Coppoïs, 1977). Chez les Siphonophores, dans les zones où une épaisse couche de mésoglée peut se développer en quelques heures, on observe des jonctions cellulaires d'un type spécial. Les membranes des cellules ectodermiques et endodermiques encore jointives, s'écartent à intervalles réguliers et forment des gonflements dont le contenu, d'abord uniformément dense, devient progressivement fibreux avant d'être libéré dans la mésoglée au moment où les deux feuillets se séparent. (fig. 169) Ces images observées uniquement

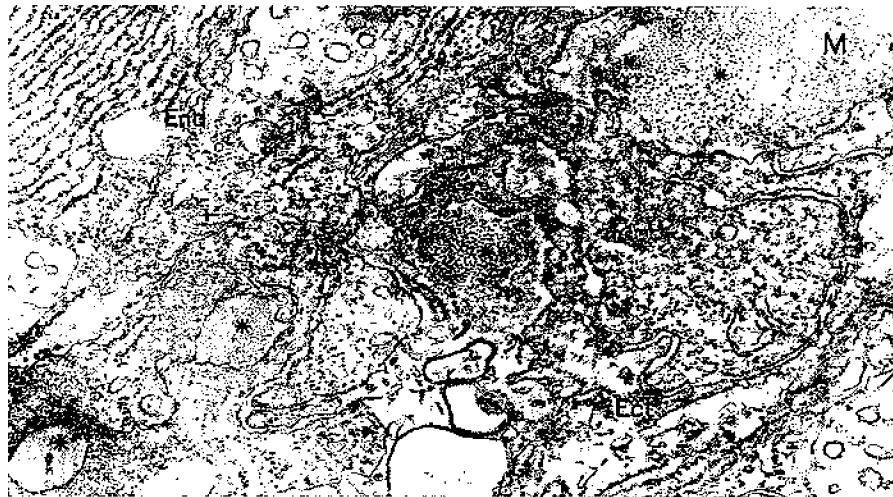


FIG. 169. *Chelophysa appendiculata*. Zone de contact entre l'ectoderme et l'endoderme dans un nectophore en cours de différenciation. Le contenu de jonctions spéciales « en chapelet » (*) est progressivement libéré dans la mésoglée exombrellaire (M).

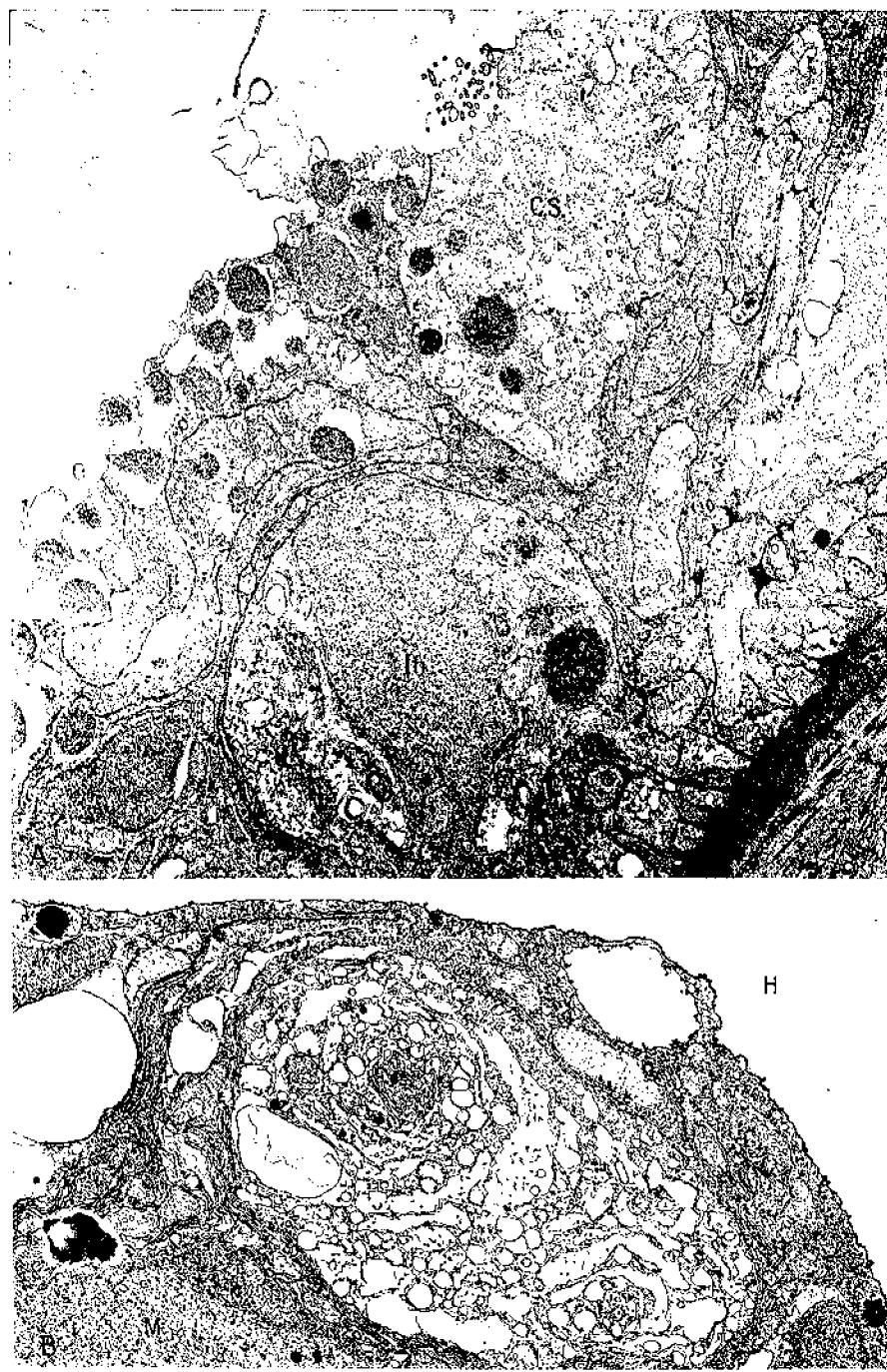


FIG. 170. *Chelophysa appendiculata*. A. portion de l'anneau exombrellaire formé de cellules sensorielles (CS), d'interneurones (In) et de cellules d'un type spécial dont les prolongements (*) enveloppent les éléments nerveux ; B. axone géant et petits neurites réunissant, le long de l'hydroécie, le stolon à l'anneau exombrellaire.

dans des ébauches de bractées ou de nectophores semblent correspondre à des phases de synthèse accélérée de la mésoglée.

Les nectophores des Siphonophores ont un double anneau nerveux bordant le canal circulaire. L'anneau interne est formé, comme chez les méduses, par l'association de mécanorécepteurs et d'interneurones. Dans l'anneau externe, on a observé chez *Chelophys appendiculata* (Mackie et Carré, 1983) des cellules sécrétrices de type stéroïdogène associées aux neurones de l'anneau par voie synaptique (fig. 170A).

Chez les Siphonophores physonectes les anneaux nerveux des nectophores sont reliés au stolon par les tractus nerveux exombrellaires. Une connection comparable a été trouvée chez un Calycophore (Mackie et Carré 1983), dans l'épithélium de la cavité hydroéciale (fig. 170B).

Les bractées

Les bractées sont des lames foliacées toujours formées par un épithélium ectodermique unistratifié, une épaisse couche de mésoglée et un canal endodermique aveugle qui, chez certains Calycophores, peut se ramifier en plusieurs branches (*Prayidae*), ou se dilater en un organe de réserve : le phyllocyste. Ce sont surtout des organes protecteurs, d'où le nom de bouclier qui leur est parfois donné. Elles participent aussi à l'allégement des colonies et des larves et peuvent être des structures de réserve (surtout chez les eudoxies de calycophores) ou des organes natatoires actifs (*Athorybia*). Enfin, leurs propriétés tactiles (épithélium à conduction neuroïde) permettent de les considérer comme des territoires sensoriels annexes (Mackie, 1978).

La nature polypoïde ou médusoïde des bractées est encore controversée. Woltereck (1905), puis Moser (1924) avaient conclu à la nature médusoïde des bractées en se fondant sur le fait que les larves calyconulas différenciant d'abord une cloche natatoire et les larves siphonulas une bractée, ces deux organes devaient être homologues. En fait, la connaissance récente d'un plus grand

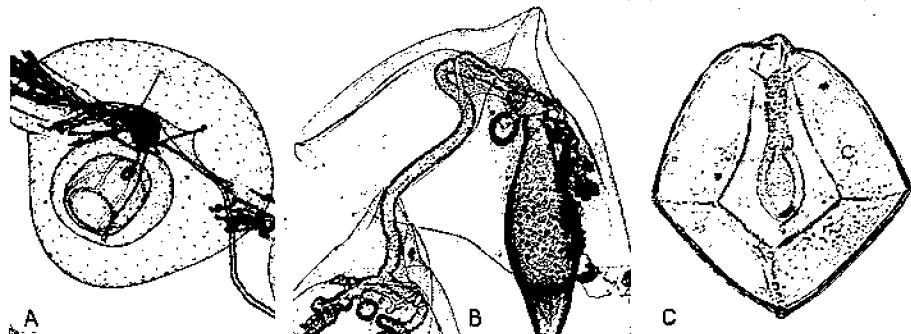


FIG. 171. Bractées. A. *Rosacea villafrancae* ; B. *Sulculeolaria quadrivalvis* ; C. *Cordagalma cordiformis*.

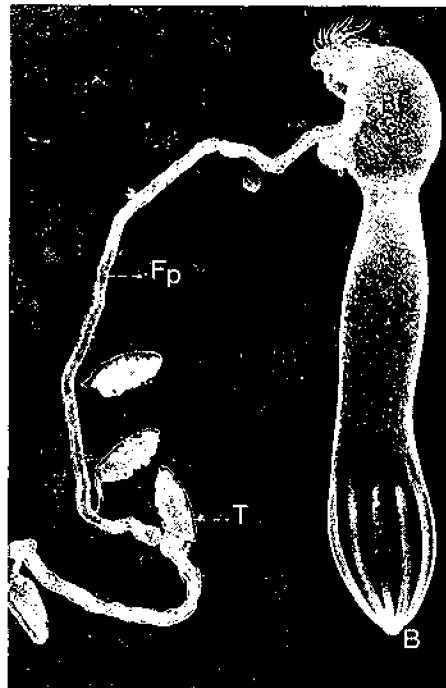
nombre de développements montre que certaines calyconulas développent d'abord une bractée comme les siphonulas (*Abylopsis tetragona*, *Bassia bassensis*), tandis que certaines siphonulas diffèrent d'abord un nectophore larvaire (*Halistemma rubra*). En outre, l'organogenèse des bractées ne montre pas de trace du nodule médusaire typique des premiers stades de développement de toutes les cloches natatoires. Les bractées se différencient à partir d'une simple évagination ecto-endodermique. Toutefois, il existe des siphonophores physocnètes aberrants, dépourvus de cloches natatoires typiques et nageant grâce à une couronne de lames foliacées locomotrices entourant le pneumatophore (*Athorybia*).

Gastrozoïde et filament pêcheur

Chaque cormidie possède un polype nourricier, le gastrozoïde, appelé parfois siphon, comparable à un polype d'*Hydra* dont la couronne de tentacules péribucaux serait remplacée par un long filament pêcheur basal (fig. 172). Münter (1912), Ehle (1913), Mettey et Hamon (1949) ont étudié la structure histologique du gastrozoïde des siphonophores et nous avons confirmé et précisé leurs observations en microscopie électronique.

Entre l'ectoderme et l'endoderme, la couche de mésoglée anhiste, peu développée, est assimilable à une membrane basale. Toutes les cellules endoder-

FIG. 172. — *Physophora hydrostatica*.
Gastrozoïde et filament pêcheur.
B, bouche ; *B C*, bourrelet cnidogène ;
Fp, filament pêcheur ; *T*, tentille.



miques sont de type épithélio-musculo-glandulaire avec, au pôle apical, une ciliature présentant des mouvements coordonnés et incessants et, au pôle basal, des myosibrilles lisses formant un manchon de fibres circulaires. Les sécrétions sont soit de type spumeux (dans la région buccale et moyenne), soit de type sphéruleux (surtout dans la région gastrique) (fig. 173). Il est fréquent d'observer une augmentation de la surface endodermique par la formation de replis longitudinaux correspondant aux « bourrelets hépatiques » des premiers auteurs.

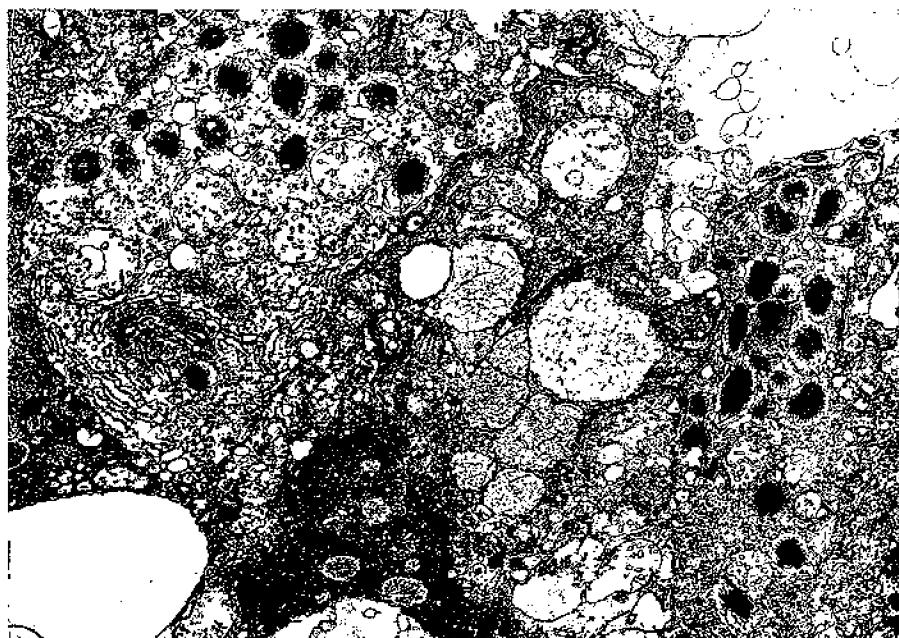


FIG. 173. *Chelophyses appendiculata*. Cellules spumeuses et sphéruleuses dans l'endoderme du gastrozoïde.

L'ectoderme est formé dans la région buccale et moyenne par des cellules myoépithéliales ciliées, plates, dont les bases contractiles forment un manchon de fibres longitudinales antagonistes des fibres endodermiques. De place en place, des mécanorécepteurs et des neurones toujours situés près de la mésogécèse forment un réseau diffus, excepté dans la zone d'insertion du gastrozoïde sur le stolon où ils sont groupés en un faisceau (Grimmelikhuijen *et al.*, 1986).

A la base du gastrozoïde, l'ectoderme est épaissi en un bourrelet cnidogène ou bourrelet urticant, constitué uniquement par des cnidocytes, souvent de grande taille, à divers stades de développement (fig. 174A). Très tôt des

¹ Nous appelons cnidocyte l'ensemble de la cellule urticante et cnidocyste, la capsule et son tubule qui est d'abord extracapsulaire puis intracapsulaire (voir aussi Watson et Richard, 1988).



FIG. 174. *Apolemia uvaria*. A. région du bourrelet cnidogène formée de sténotèles et d'isorhizes dont les tubules extracapsulaires sont en cours de sécrétion ; B. formation des birhopaloïdes = sécrétion de la capsule et d'un tubule extracapsulaire à 2 renflements (flèches) puis invagination progressive de ce tubule dans la capsule.

zoologistes, en particulier Iwantzoff (1896) et Schneider (1900), ont étudié ce bourrelet pour tenter de comprendre la formation des cellules urticantes des Cnidaires. Si les interprétations données par ces premiers auteurs sur l'origine intracapsulaire ou extracapsulaire du tubule cnidocystique sont souvent contradictoires, les images qu'ils ont laissées concordent avec les observations plus récentes en contraste interférentiel et en microscopie électronique (Carré 1972, Carré et Carré, 1973, Skaer, 1973). La sécrétion de la capsule cnidocystique par l'appareil de Golgi, puis d'un long tubule extracapsulaire ayant la morphologie du tubule définitif (isodiamétrique chez les isorhizes, à base renflée chez les sténotèles, à deux renflements sphériques chez les birhopaloïdes...) a été suivie *in vivo* (fig. 174 B). Lorsque la sécrétion du tubule est terminée, celui-ci se retourne en doigt de gant à partir de son extrémité libre et s'invagine intégralement en deux à trois heures à l'intérieur de la capsule (fig. 174 B). La microscopie électronique montre que cette invagination est associée à une torsion et à un plissement suivant trois génératrices (sauf exception ; Carré et Carré, 1980 ; Carré *et al.*, 1989), qui confèrent au tubule, initialement cylindrique (si on excepte les différenciations basales ou hampes typiques des différentes catégories de cnidocystes), la structure maintenant classique, illustrée pour la première fois par Picken (1953).

La plupart des cnidocystes du bourrelet urticant de chaque gastrozoïde sont destinés au renouvellement des boutons urticants du filament pêcheur associé (fig. 172). Toutefois quelques-uns migrent entre les cellules ectodermiques, jusqu'à la région buccale du gastrozoïde, et d'autres, chez les physonectes, vers les cloches natatoires et les bractées, organes parfois armés de cnidocystes mais dépourvus de massif cnidogène propre.

Le filament pêcheur des Siphonophores est formé par un axe ecto-endodermique creux qui, à l'état décontracté, peut mesurer plusieurs mètres de longueur chez les plus grandes espèces. Cet axe présente, à intervalles réguliers, de fines ramifications latérales, les tentilles, formées par un pédoncule, un bouton urticant et une partie terminale le plus souvent filamentuse.

L'axe du filament pêcheur et le pédoncule des tentilles ont la même structure. Outre le développement important du manchon de fibres musculaires ectodermiques longitudinales, il faut signaler la présence de très nombreuses cellules sensorielles de type mécanorécepteur (Carré, 1975). En fait, la plupart des récepteurs sensoriels des Siphonophores sont distribués sur les filaments pêcheurs qui apparaissent donc, non seulement comme des organes de capture et de défense, mais aussi comme un réseau d'exploration du milieu environnant la colonie.

Le bouton urticant est la partie la plus originale des tentilles. Il est toujours formé par l'association de très nombreux cnidocytes (Chun en a dénombré 1164 dans une seule tentille de *Stephanophyes superba*) agencés suivant un ordre rigoureux. Tous les boutons urticants de Calycophores présentent la même organisation, les variations spécifiques portant surtout sur le nombre, la taille, et parfois le type des cnidocytes (fig. 175 A). Chez les Physonectes, par contre, les tentilles ont une organisation plus diversifiée avec toutefois la présence constante d'une cnidobande spiralée portant la plupart des cnidocytes (fig. 175 C).

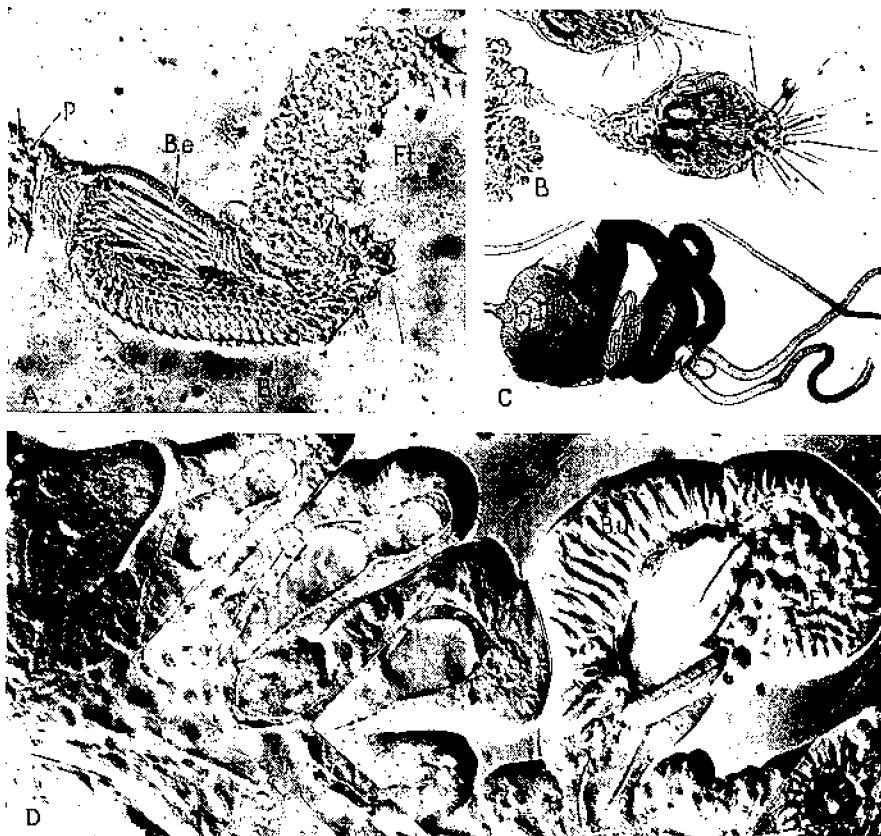


FIG. 175. A. tentille de calyphore ; B C, tentilles de physonectes (B = *Cordagalma cordiformis* ; C. *Agalma elegans*) ; D. *Sphaeronectes gracilis* : région basale d'un filament pêcheur montrant l'arrivée progressive des cnidocytes dans les bourgeons ecto-endodermiques, premières ébauches des tentilles (B e, bandelette élastique ; B u, bouton urticant ; F t, filament terminal ; P, pédoncule).

Il faut préciser que chez ces Siphonophores, les tentilles du filament pêcheur du gastrozoïde primaire ont des caractères larvaires et sont très différentes des tentilles adultes (fig. 175 B).

Luckart (1853), Korotneff (1884), Chun (1891) et Schneider (1892) ont étudié l'histologie des tentilles et Delage et Hérouard (1901) ont fait une synthèse de leurs observations dans un schéma de bouton urticant de calyphore qu'aucun auteur n'a tenté de préciser depuis. Dans ces travaux, l'inventaire et la répartition des cellules urticantes ont toujours été très précis. Par contre, les autres catégories cellulaires, aussi bien ectodermiques (cellules glandulaires, cellules arciformes, cellules géantes, couche hyaline des premiers auteurs) qu'endodermiques, nécessitaient un réexamen. L'étude de leur différenciation nous a paru la voie la plus simple pour comprendre l'organisation des tentilles. Les premières ébauches sont de courts bourgeons ecto-endodermiques à la base des filaments pêcheurs. Une constriction se forme aux 2/3 de ces bourgeons

séparant une région basale qui donnera le pédoncule et le bouton urticant, et une région terminale qui sera à l'origine du filament terminal. Les cnidocytes émigrent dans ces ébauches depuis le bourrelet urticant du gastrozoïde où ils se sont différenciés (fig. 175 D).

L'endoderme du bourgeon initial forme dans la tentille achevée un canal qui traverse le bouton urticant et se prolonge dans le filament terminal. La mésoglée autour de ce canal présente deux régions spécialisées, formées par des faisceaux de fibres de collagène, et correspondant aux bandes élastiques (= bandelettes à ressort) des premiers auteurs (fig. 176). L'ectoderme garde des caractères épithéliaux banals sur la face inférieure des boutons urticants. Sur la face supérieure, il est séparé de la mésoglée par les rangées de cnidocytes et réduit à une assise de cellules très plates avec des granules denses, décrite par nos prédecesseurs sous le nom de couche glandulaire. Les cnidocils traversent cet épithélium auquel ils sont connectés par des desmosomes septés. Nous n'avons pas pu identifier en microscopie électronique les cellules arciformes et la couche hyaline observées par Chun.



FIG. 176. Tentille de *Muggiae kochi*. Détail de la bandelette élastique (*B e*) surmontée par des cellules sensorielles (*C S*).

Le filament terminal des tentilles de Calycophores est une structure très contractile. Il porte toujours deux catégories de cnidocytes, des desmonèmes et des paires de rhopalonèmes alternant régulièrement et est terminé par une rosette de desmonèmes. Les rhopalonèmes ne sont connus que chez les Siphonophores.

Au cours de la différenciation des tentilles de Physonectes, on peut suivre *in vivo* comme dans les tentilles de Calycophores, l'arrivée progressive des cnidocytes dans un bourgeon ecto-endodermique. Il est vraisemblable que

la même organisation de base, avec un canal endodermique, une couche de mésoglée avec deux bandes élastiques, et un ectoderme recouvrant la bandelette urticante ou cnidobande, se retrouve dans ces tentilles. Outre la spiralisation fréquente de la cnidobande qui ne s'observe jamais chez les calycophores, les tentilles de Physonectes présentent souvent un involucre basal, formé par un repli de l'ectoderme, et possèdent, soit un filament terminal simple comme les calycophores, soit plusieurs filaments terminaux (fig. 175 C), soit des filaments associés à une ampoule terminale dépourvue de cnidocytes.

Le problème de l'innervation de la tentille et des voies du contrôle et du déclenchement de l'évagination simultanée des cnidocytes n'est pas clarifié. Les cellules sensorielles et les neurites sont très nombreux dans le filament pêcheur proprement dit et dans les pédoncules des tentilles. Par contre, dans les boutons urticants, les éléments nerveux sont localisés uniquement près des bandelettes élastiques à la base des cnidobandes (fig. 176). Pourtant le fonctionnement de la tentille semble contrôlé par le système nerveux. En particulier, une même stimulation n'a pas la même efficacité suivant l'état nutritionnel de l'animal.

Weill (1934) a dressé un inventaire des cnidocystes des Siphonophores. Les rhopalonèmes, les desmonèmes et les anisorhizes sont toujours présents chez les Calycophores et chez les Physonectes mais seuls les rhopalonèmes sont exclusifs de ces 2 sous-ordres. Une catégorie très particulière, les birhopaloïdes, a été trouvée uniquement chez *Apolemia uvaria*.

Dactylozoïde et palpacle

Les dactylozoïdes sont des polypes excréteurs ayant aussi un rôle accessoire dans la digestion mais sans participer à l'ingestion des proies. Ils portent à leur base, un tentacule contractile simple, dépourvu de tentilles et armé de cnidocytes. Ils ont aussi été nommés cystozoïdes, cystons et palpoms. Haeckel appelait palpoms les dactylozoïdes imperforés et cystons ceux pourvus d'un orifice terminal. En fait, cette distinction semble sans fondement car tous les dactylozoïdes sont pourvus d'un pore excréteur à l'exception des blastostyles associés aux gonophores des cystonectes.

Les dactylozoïdes sont absents chez les Calycophores excepté chez *Stephanophyes*. Chez les Cystonectes, seuls les blastostyles peuvent, peut-être, être homologués à des dactylozoïdes. Chez les Physonectes, il y en a toujours plusieurs par cormidie.

Willem (1894) a étudié l'histologie des dactylozoïdes d'*Apolemia uvaria* et montré des fonctions digestives et excrétrices, confirmées par Mackie et Boag (1963) chez *Nanomia*. A une première phase de digestion extracellulaire dans la cavité du gastrozoïde, succède une digestion intracellulaire dans les parois du gastrozoïde et des dactylozoïdes. Les déchets sont rejettés par la bouche du gastrozoïde pour les plus gros et par le pore excréteur des dactylozoïdes pour les plus petits, préalablement agglutinés.

Les gonophores

Les gonophores sont de petites méduses de type cumédusoïde dont le manubrium astome contient soit des spermatozoïdes, soit un ou plusieurs ovocytes. La différenciation des gonophores, les modalités de leur renouvellement ainsi que la gaméto-génèse sont traités dans le chapitre sur la biologie de la reproduction.

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Les premiers travaux sur le développement des Siphonophores datent de la deuxième moitié du XIX^e siècle. Successivement Gegenbaur (1853), Haeckel (1869), Chun (1882), Fewkes (1885), Woltereck (1905a) et Lohmann (1914) ont décrit les stades larvaires de diverses espèces. Mais les publications de cette période sont dominées par le mémoire de Metschnikoff (1874) qui, aujourd'hui encore, par la précision de ses observations et par l'originalité de ses vues, reste un ouvrage de base pour toute étude sur l'embryologie des Siphonophores.

LA GAMÉTOGENÈSE

Les organes reproducteurs

Chez les Siphonophores Physonectes, chaque cormidie différencie des méduses sexuées (=gonophores) mâles et femelles, soit isolées (*Cordagalma cordiformis*), soit associées en grappes ou gonodendrons (*Halistemma rubrum*) (fig. 177 A). La nature médusoïde des gonophores mâles est toujours évidente avec une ombrelle typique et un manubrium sans bouche différenciant les spermatozoïdes. Les gonophores femelles, par contre, peuvent être profondément modifiés avec parfois disparition totale de l'exombrelle (*Halistemma rubrum*) (fig. 177 C). Dans tous les cas, le manubrium des gonophores femelles ne contient qu'un seul oeuf. À maturité l'oeuf ou les spermatozoïdes sont émis dans l'eau de mer tandis que la cloche du gonophage se détache et dégénère. Précisons qu'une même cormidie forme successivement de nombreux gonophores mâles et femelles.

Chez les Siphonophores calycophores, chaque cormidie portée par le stolon différencie le plus souvent un seul gonophage à la fois, soit mâle, soit femelle. Les gonophores femelles contiennent toujours plusieurs œufs (deux à une vingtaine). Avant la maturation des gamètes, chez la plupart des espèces, les cormidies terminales des colonies se détachent pour donner des eudoxies formées par l'association d'un ou plusieurs gonophores, d'une bractée, d'un gastrozoïde et de son filament pêcheur (fig. 177 B). L'eudoxie peut être considérée comme un stade monogastrique menant une vie autonome. Avant

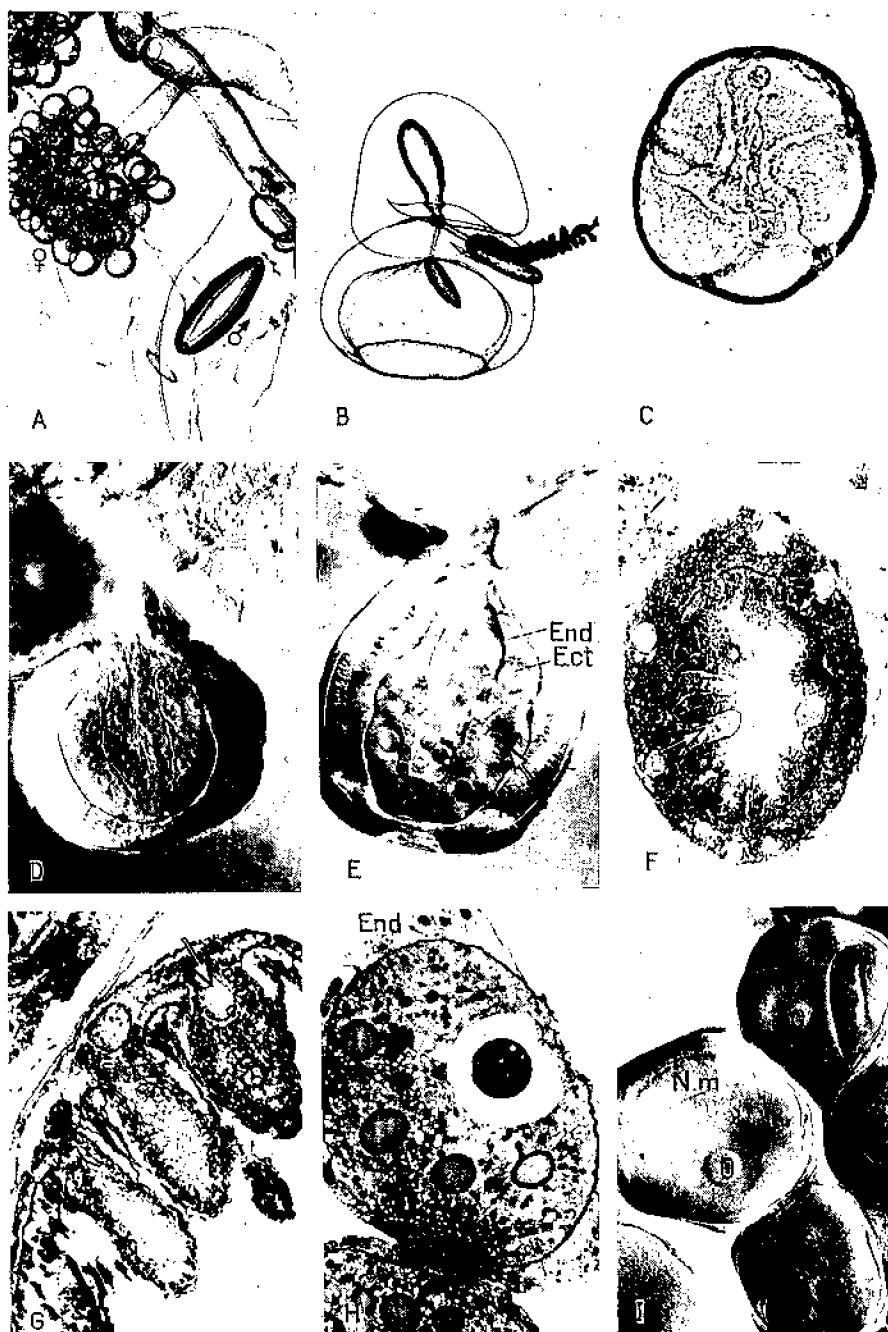
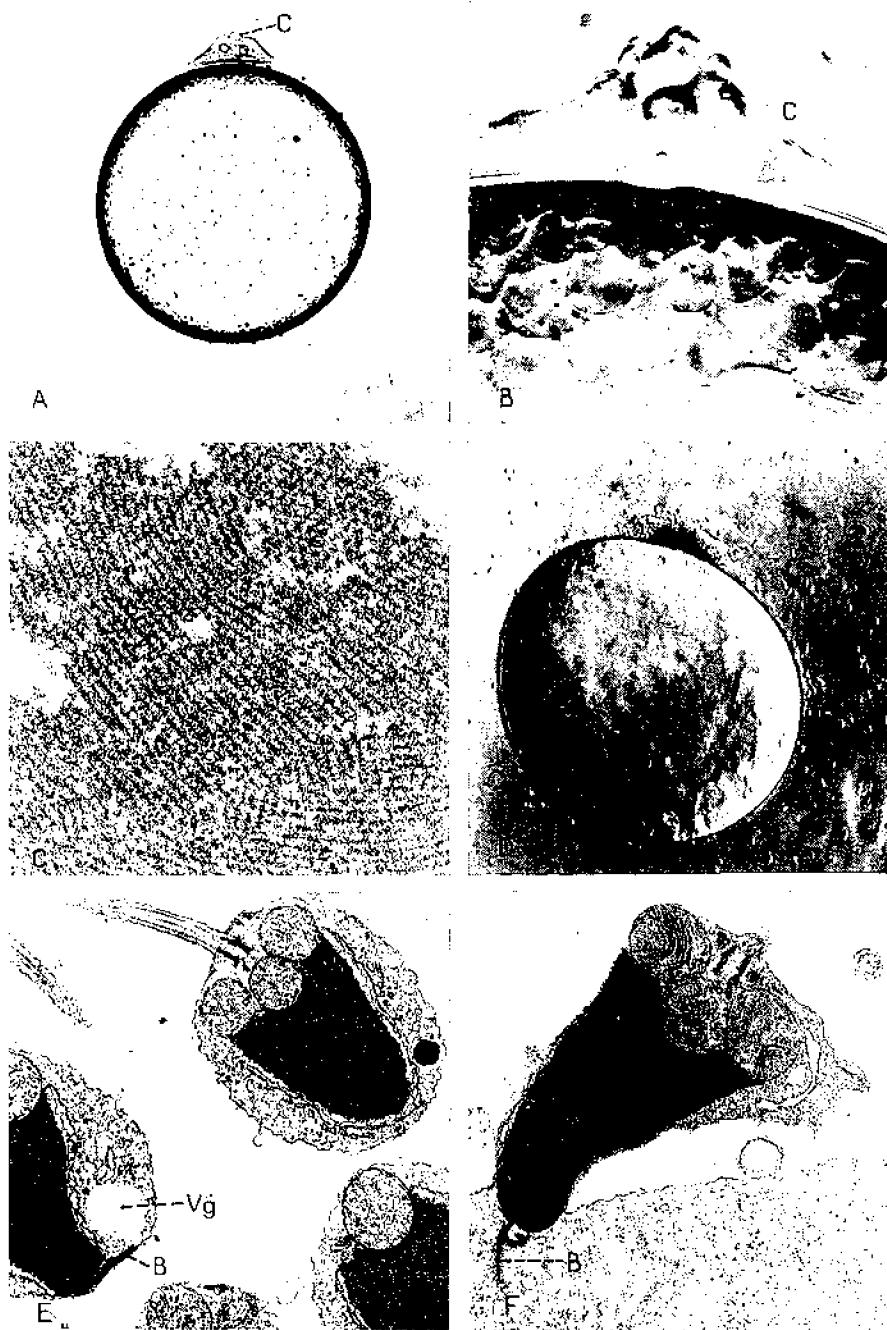


FIG. 177. A. *Halistemma rubrum*, gonophores mâles et femelles ; B. *Sphaeronectes gracilis* eudoxie ; C. *Halistemma rubrum*, gonophore femelle libéré de la colonie ; D à H. ovogenèse chez un calyphore, *Sulculeolaria quadrivalvis*. Une vingtaine d'ovocytes apparaissent dans l'ectoderme du manubrium médusaire (E) puis s'insinuent dans le feuillet endodermique (F, G). Noter la polarité de l'ovocyte dont le noyau excentré est toujours localisé en face du futur orifice de ponte (H) ; I. ovogenèse chez les Siphonophores *Physonectes*. Au contact de chaque ovocyte se différencie un nodule médusaire, ébauche du futur gonophore (Ect, ectoderme ; End, endoderme ; N.m, nodule médusaire ; O, ovocyte).



l'émission des gamètes du premier gonophore, un gonophore de remplacement apparaît. Nous avons pu suivre en élevage chez une même eudoxie de *Chalophyes appendiculata*, la formation de huit gonophores successifs avec une alternance de sexes plus ou moins régulière.

Chez quelques Siphonophores calycophores le stade eudoxie n'existe pas. Chaque cormidic différencie soit un unique gonophore (*Sulculeolariinae*) soit plusieurs (*Hippopodiidae*) qui restent fixés sur le stolon jusqu'à l'émission des gamètes puis dégénèrent. Enfin, chez les *Prayidae*, on peut observer chez une même espèce, le bourgeonnement et la maturation de plusieurs générations de gonophores sur des cormidiées non détachées du stolon, ou trouver en mer, soit des groupes de cormidiées vivant isolés de la colonie, soit de véritables stades monogastriques.

Chez les *Cystonectes*, des grappes de gonophores, parfois associées à un nectophore asexué (*Physalia physalis*) ont été décrites, mais les observations sont encore très incomplètes (Totton, 1960, 1965). On peut simplement signaler que les *Cystonectes* semblent être des Siphonophores dioïques.

Ovogenèse et ponte

Chez les Siphonophores calycophores, on observe dans chaque cormidie, la formation d'un nodule médusaire qui évolue en une petite cloche pourvue d'un manubrium ecto-endodermique. Les cellules primordiales des œufs apparaissent dans l'ectoderme et à l'extrémité du manubrium des gonophores femelles (fig. 178 D, E). Au cours de la croissance ovocytaire très rapide, les ovocytes déforment la face interne de l'ectoderme et sont progressivement enveloppés par le feuillet endodermique au travers duquel transitent les métabolites de la vitellogenèse (fig. 177 G). En fin d'ovogenèse, chaque œuf ne reste attaché à l'ectoderme original que par une très petite zone circulaire où se percera l'orifice de ponte (fig. 177 F).

Selon Benasso et Benasso—Stroiazzo (1976), chez *Muggiae kochi*, une douzaine d'ovocytes apparaissent dans le manubrium, mais seulement cinq ou six parviennent à maturité. Nos observations infirment partiellement ces conclusions. Le nombre d'ovocytes de chaque gonophore peut effectivement décroître, mais cela est toujours le résultat de conditions défavorables. Dans des conditions optimales, tous les ovocytes formés sont pondus.

FIG. 178. A. Oeuf de Siphonophore (*Sulculeolaria quadrivalvis*) au moment de la ponte. Noter les globules polaires recouverts par la cupule chimioattractante (C) ; B. Détail du pôle de maturation. Le pronucleus femelle est surmonté d'une dépression qui correspond au site pré-déterminé de la fécondation ; C. Coupe ultrafine montrant la structure paracristalline de la cupule ; D. Fécondation. Les spermatozoïdes se concentrent autour de la cupule ; E. Spermatozoïdes libres de *Muggiae kochi*. Observer la grande vacuole acrosomale (V g) d'origine golgiennes et la partie terminale de la baguette striée (B) ; F. Fécondation chez *Muggiae kochi*. La baguette striée formant le perforatorium de l'acrosome est identifiable dans le cytoplasme ovaire.

Chez les Siphonophores Physonectes, on observe d'abord les ovocytes dans l'ectoderme des gonodendrons et, ensuite, la formation d'un nodule médusaire, puis d'un gonophore, parfois très modifié, autour de chaque ovocyte (fig. 177 *I*). La situation est donc inversée dans le temps par rapport aux observations chez les Calycophores où la formation de la méduse précède toujours la mise en place des ovocytes.

Chez tous les Siphonophores, l'émission des globules polaires a lieu avant la ponte. Chez les Physonectes, l'oeuf unique de chaque gonophore est libéré grâce à l'ouverture d'un sphincter musculaire situé dans l'ectoderme du manubrium. Chez les Calycophores, tous les œufs d'un même gonophore sont pondus simultanément, chacun par un orifice propre.

Au niveau cytologique, outre la dualité de structure commune à tous les œufs de cnidaires, avec une zone corticale très mince contenant le noyau et les organites cytoplasmiques et une région endoplasmique vacuolaire, où sont localisées les réserves vitellines, il faut souligner la polarité des œufs de siphonophores. Elle se manifeste dès les premiers stades de l'ovogenèse par la position excentrée du noyau situé en face du futur orifice de ponte (fig. 177 *H*). Après la méiose, la structure même du noyau est polarisée : la membrane nucléaire développe en direction de la membrane plasmique des digitations au niveau desquelles sont concentrés la plupart des pores nucléaires (Carré et Sardet, 1981). En face de ces digitations, le cortex des œufs présente une dépression observable *in vivo* (fig. 179 *B*) qui est caractérisée en microscopie électronique par l'absence de granules corticaux, abondants sur le reste de la surface. Enfin, une annexe circulaire, de structure paracristalline, indépendante de l'œuf qui l'a sécrétée au cours de l'ovogenèse, coiffe le pôle de maturation de tous les œufs de siphonophores lorsqu'ils sont pondus (Carré et Sardet, 1981) (fig. 178 *A, B, C*).

Spermatogenèse

La spermatogenèse dans l'ectoderme du manubrium des gonophores mâles est classique (Carré, 1979). Elle aboutit à des spermatozoïdes dont la symétrie axiale est altérée par la présence d'une longue baguette striée antéro-postérieure, reliant le pôle antérieur du noyau à l'appareil péricentriolaire. Cette baguette est sous-tendue par une grande vésicule acrosomale d'origine golgiennes (fig. 179 *E*) (Carré, 1984).

LA FÉCONDATION

Chez toutes les espèces, la fécondation est externe. Les œufs pauvres en réserves, très transparents, sont de taille relativement grande (300 à 500 µm selon les espèces).

La première étape de la fécondation est l'attraction des spermatozoïdes par les œufs. Contrairement aux autres cas connus, le chimoattractant ne diffuse ni du cortex, ni d'enveloppes périovulaires (cas d'espèces à fécondation

interne) mais de la cupule mise en place au cours de l'ovogenèse qui coiffe le pôle de maturation (Carré et Sardet, 1981) (fig. 178 A, B, C, D). Lorsqu'on détache cette cupule, le chimiotactisme est aboli au voisinage de l'oeuf mais maintenu autour de la cupule. Aucun cas d'attraction interspécifique n'a jamais été observé.

L'attractant est une protéine de 20 à 30 KD de poids moléculaire, très stable, non dénaturée par la chaleur (pour des températures < 200°) ou par des traitements acides (Cosson *et al.*, 1986). Des cupules conservées pendant 5 ans à sec, sur lames, avaient conservé leur pouvoir attractant. En eau de mer normale, les spermatozoïdes répondent à la présence d'une cupule en passant d'une nage presque rectiligne avec des battements flagellaires symétriques, à une nage bouclée due à des battements asymétriques (Carré et Sardet, 1981). Ce changement conduit les spermatozoïdes à tourner presque sur place provoquant leur accumulation autour de la cupule sans immobilisation ni agglutination. Cette réponse est inhibée en eau de mer sans calcium.

La cupule des œufs de Siphonophores libère également l'inducteur de la réaction acrosomale. Alors que les spermatozoïdes de tous les Cnidaires étaient considérés comme dépourvus d'acrosome, il a été établi que, chez les Siphonophores, les spermatozoïdes attractés par la cupule au voisinage du pôle de maturation peuvent présenter des modifications morphologiques profondes avec exocytose de la vésicule acrosomale et rupture de la baguette strié antéro-postérieure dont la partie terminale devient le perforatorium du processus acrosomal (Carré, 1979, 1984) (fig. 178 E). Le spermatozoïde fusionne avec l'ovolemme par l'extrémité de ce processus acrosomal (fig. 178 F). La fusion œuf-spermatozoïde ne s'observe qu'au niveau de la dépression recouvrant le pronucléus femelle, qui est un site prédéterminé de la fécondation. Il n'existe pas de membrane de fécondation mais une exocytose localisée à la périphérie du site de fécondation met en place une formation muqueuse qui doit éviter la polyspermie.

SEGMENTATION ET GASTRULATION

Selon les auteurs du siècle dernier et du début de ce siècle, la segmentation des œufs aboutit à un massif plein, qualifié de « morula vraie », formé de cellules toutes identiques. La gastrulation par délamination secondaire réorganise les cellules de la morula et isole une assise, ébauche du feuillett ectodermique, et un massif de cellules internes contenant les réserves vitellines et qualifié « d'endoderme primaire ». Dans la suite du développement, au stade planula, une seconde génération endodermique, dont l'origine est indiquée de façon confuse et contradictoire, forme le feuillett endodermique ou « endoderme secondaire » tandis que l'endoderme primaire dégénère.

Nos conclusions, fondées sur des observations en microscopie optique et électronique, diffèrent sensiblement. Selon nous, jusqu'au stade à 32 blastomères, la segmentation est totale et égale (fig. 179 A, B, C, D). Ce stade résulte d'une suite de clivages s'effectuant suivant des plans radiaires et délimi-

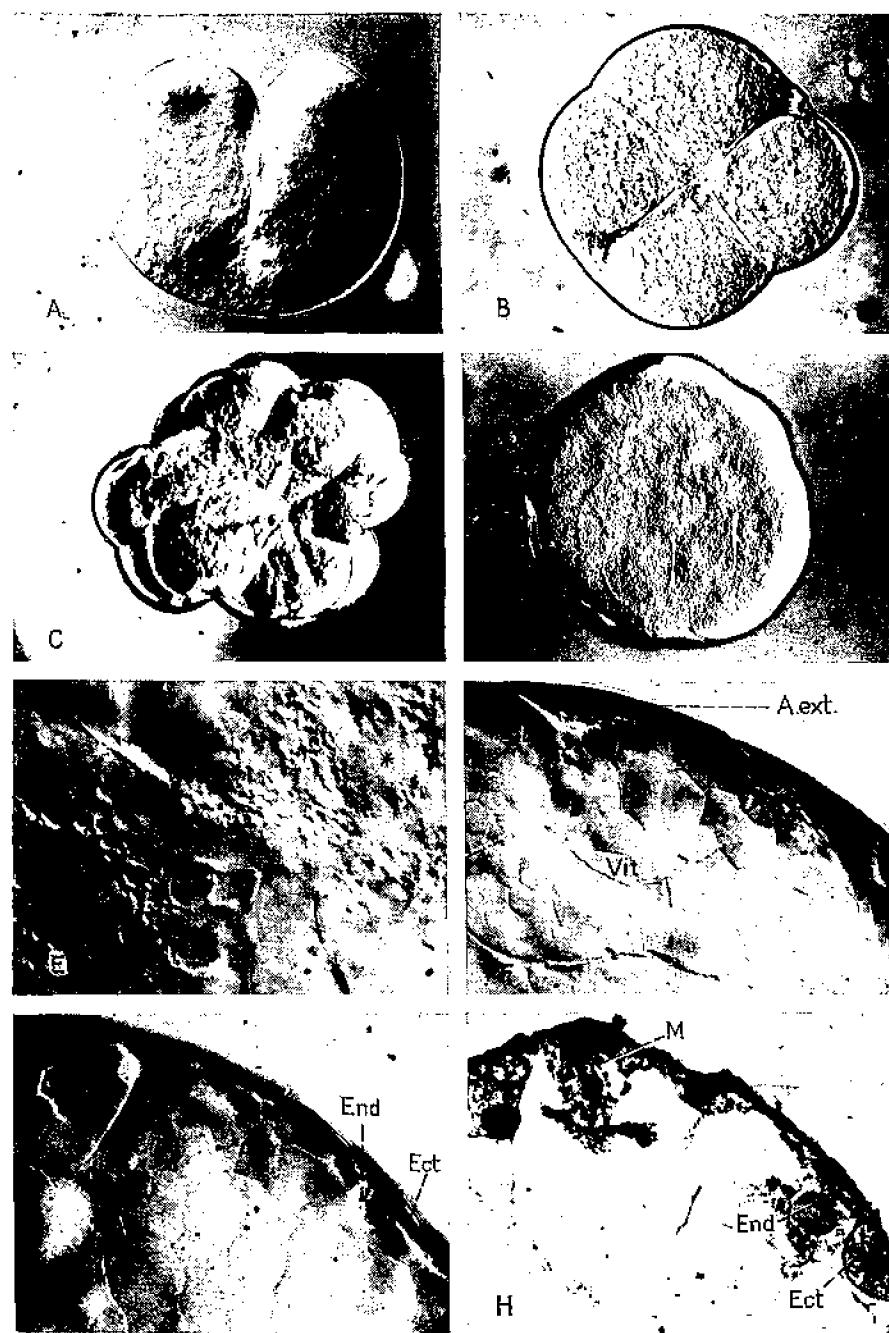


FIG. 179. A à D. Segmentation ; E. Vue apicale de mitoses superficielles au stade périblastula ; F. Stade périblastula en vue optique ; G. Gastrula en vue optique ; H. Coupe histologique montrant une mitose perpendiculaire à la surface externe pendant la gastrulation (*A ext.*, assise externe ; *Ect*, ectoderme ; *End*, endoderme ; *M*, mitose ; *Vit*, vitellus).

tant des blastomères identiques par leur position et par leur structure. Chaque blastomère est formé d'une calotte externe contenant le noyau et les organites cellulaires et d'une région interne occupée uniquement par les réserves vitellines. Suivant les définitions de Dawydoff (1928), ce stade peut être qualifié de sterroblastula. Au-delà du stade à 32 blastomères, la segmentation devient partielle et superficielle. Seul le cytoplasme de la région corticale continue à se diviser en même temps que les noyaux tandis que la masse cytoplasmique interne contenant le vitellus, n'est plus concernée par les mitoses. Au stade sterroblastula, succède un stade pérblastula formé d'une assise externe de cellules plates enveloppant la masse du vitellus anucléé et cloisonné par les premiers plans de clivage (fig. 179 E, F).

La gastrulation est un phénomène peu apparent et résulte d'une délamination primaire typique : certaines cellules de l'embryon se divisent suivant des plans tangentiels ou obliques par rapport à la surface de la larve et isolent un feuillet ectodermique et des cellules endodermiques plaquées, par place, contre la face interne de l'ectoderme (fig. 179 G, H).

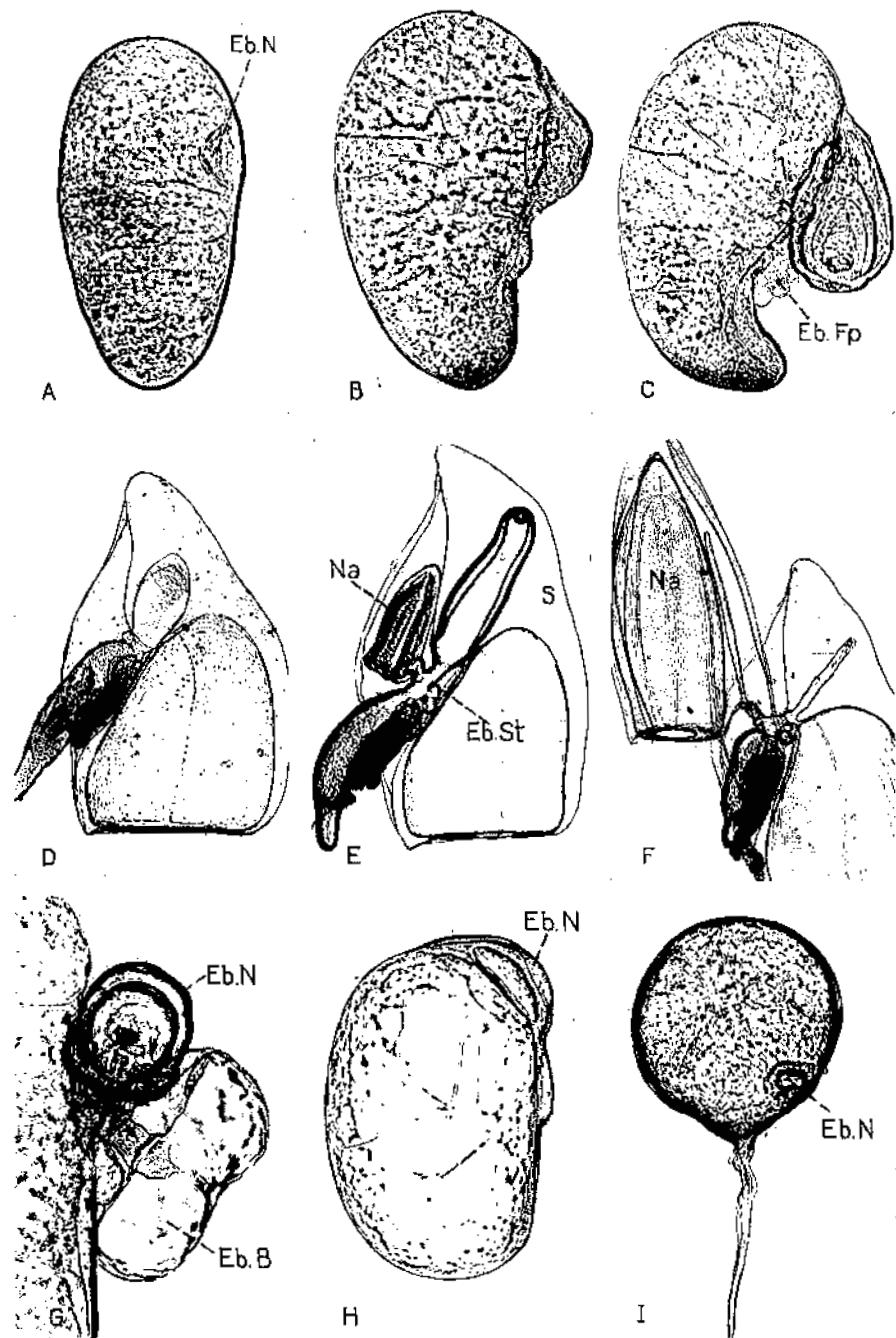
Lors du passage au stade planula, certaines cellules endodermiques restent à l'endroit où elles ont été formées, se multiplient, donnant une assise continue qui tapisse la face ventrale de la larve (face qui est par convention celle où apparaîtront les organes larvaires). D'autres cellules endodermiques, réduites à un noyau entouré d'un peu de cytoplasme, émigrent entre les vésicules vitellines, de façon comparable à la chute des éléments endodermiques dans le blastocoïde d'une coeloblastula. Elles correspondent à l'endoderme primaire des premiers auteurs. Il est fréquent d'observer des stades de mitose de ces cellules et il est vraisemblable qu'elles sont intégrées ultérieurement au feuillet endodermique.

Les notions de morula vraie et de deux générations endodermiques successives chez les embryons de Siphonophores doivent à notre avis être abandonnées. Les cellules endodermiques sont isolées, au stade sterroblastula par une délamination primaire typique.

LA PLANULA

Le développement de tous les Siphonophores passe par un stade planula. L'ectoderme cilié est formé de cellules toutes identiques. L'endoderme est limité à une assise sur la face ventrale et à quelques cellules éparses dans le vitellus. Il n'y a pas d'ébauche de la cavité gastrovasculaire, l'intérieur de la larve étant encore entièrement occupé par les réserves.

Le stade planula est très fugitif. Moins de 24 heures après la gastrulation, les structures typiques de larves calyconulas ou siphonulas apparaissent. De ce fait, et contrairement à ce que l'on observe chez les planulas d'Hydriates, on ne suit pas la mise en place des types cellulaires des formes adultes. L'ectoderme et l'endoderme restent formés par des cellules à caractères embryonnaires.



DÉVELOPPEMENTS LARVAIRES

Au-delà du stade planula, les développements des Siphonophores présentent des caractères spécifiques. Outre la dichotomie entre larves calyconulas, typiques des Calycophores et larves siphonulas des Physonectes et des Cystonectes, il existe, dans chaque type, des larves morphologiquement très diversifiées suivant l'ordre d'apparition des organes larvaires et leur localisation.

Les larves calyconulas

Schématiquement, le développement larvaire des siphonophores calyconophores est très simple. La région antérieure de la planula différencie une unique structure, le nectophore larvaire. La région postérieure évolue en un gastrozoïde qualifié de « primaire », pourvu d'un filament pêcheur. Enfin, la partie moyenne du corps embryonnaire se rétrécit progressivement en un axe creux, ébauche du stolon, sur lequel bourgeonneront les organes adultes (fig. 180, A à F).

Les premiers auteurs considéraient le nectophore larvaire comme se formant toujours en position médio-ventrale et en tiraien argument pour l'opposer au pneumatophore des siphonulas qui se développait toujours, selon eux, à l'apex de la planula. En fait, la connaissance d'un plus grand nombre de développements montre que la cloche de la calyconula peut apparaître dans des territoires embryonnaires variables. S'il est vrai que souvent, chez tous les Diphyidae par exemple, la cloche larvaire se développe en position médio-ventrale (fig. 180, B), elle peut aussi se former près de l'apex de la planula (*Sphaeronectes irregularis*) (fig. 181 H) ou au contraire, près du pôle postérieur (*Lilyopsis rosea*) (fig. 180 I). Dans tous les cas, le nectophore se différencie à partir d'un nodule médusaire ectodermique isolé par délamination.

La morphologie de la cloche des calyconulas varie suivant les espèces. La forme la plus fréquente est présentée par la famille des Diphyidae avec une cloche haute, à symétrie bilatérale et creusée d'une cavité hydrocéale dans laquelle loge le gastrozoïde primaire (fig. 180, D, E, F). Chez les Abylididae, la cloche larvaire est anguleuse, chez les Sphaeronectidae, les Hippopodiidae et les Prayidae, elle est globuleuse. Elle a toujours un diverticule endodermique, le somatocyste, organe de réserve, qui s'enfonce dans la mésoglée à partir de la zone d'insertion de la cloche sur le reste du corps embryonnaire (fig. 180 D, E).

FIG. 180. Développement larvaire des siphonophores calyconophores. A à F. *Chelophyses appendiculata*. Différenciation du nectophore larvaire sur la face ventrale de la planula (A, B, C) ; stade calyconula (D) ; formation du nectophore adulte (E, F) ; G. *Abylopsis tetragona*. Ébauches de la bractée et du nectophore larvaires chez la calyconula ; H. *Sphaeronectes gracilis*. Ébauche du nectophore larvaire en position antérieure ; I. *Lilyopsis rosea*. Ébauche du nectophore larvaire en position postérieure (Eb B, ébauche de la bractée larvaire ; Eb Fp, ébauche du filament pêcheur ; Eb N, ébauche du nectophore larvaire ; Eb St, ébauche du stolon).

Pendant la différenciation du nectophore, la région postérieure de la larve forme le gastrozoïde primaire. La cavité gastrovasculaire se creuse au fur et à mesure de l'utilisation des réserves. A l'opposé de la bouche qui s'ouvrira au pôle postérieur de la planula, l'ectoderme du gastrozoïde prolifère en un bourrelet cnidogène d'où émerge le filament pêcheur. Ce filament est formé à partir d'une évagination ecto-endodermique qui s'étire en une longue tige contractile portant de petites protubérances correspondant aux futures tentacules (fig. 180, C). Les cnidocytes différenciés dans le bourrelet cnidogène émigrent dans ces ébauches.

Entre la cloche larvaire et le gastrozoïde primaire, le corps embryonnaire se pédiculise et forme le stolon (fig. 180, E) sur lequel bourgeonnent vers la région distale et chez toutes les larves, de nouvelles cormidiées repoussant le premier gastrozoïde. Dans la partie proximale du stolon, la formation de nouveaux nectophores qui n'est pas une règle absolue, n'est jamais anarchique. Chez les Sphaeronectidae, le nectophore larvaire est aussi le nectophore définitif et l'unique nectophore de la colonie (Carré, 1969a). Il en est de même chez *Enneagonum* (Abylidæ). Chez *Lilyopsis rosea*, espèce qui, à l'état adulte, possède deux nectophores morphologiquement différents, l'un de ces nectophores est la cloche larvaire persistante. Toutefois, en cas de chute accidentelle mais non obligatoire, le bourgeonnement d'une cloche de remplacement à caractères adultes est possible (Carré, 1969b). Chez le genre *Muggiaeæ*, le nectophore larvaire caduc est remplacé par un unique nectophore adulte non renouvelable. Chez les Abylidæ, la cloche larvaire persistante, non renouvelable en cas de chute accidentelle, est la cloche antérieure de la colonie ; elle est associée, excepté chez *Enneagonum*, à une cloche postérieure adulte renouvelable. Enfin, il existe de nombreuses espèces comprenant deux nectophores adultes de néoformation, après la chute de la cloche larvaire. Selon les espèces, l'un de ces nectophores, l'antérieur (*Lensia subtilis*) ou le postérieur (*Chelophyes*) ou les deux nectophores (*Sulculeolaria*) peuvent être remplacés par bourgeonnement d'une cloche équivalente.

Ces exemples montrent que, contrairement à ce qui s'observe dans la zone de bourgeonnement des cormidiées, ou dans la zone de bourgeonnement des nectophores chez les Physonectes, les modalités de renouvellement des cloches natatoires des Calycophores sont variables mais strictement déterminées pour chaque espèce.

L'organisation simple de la larve calyconula, avec un seul nectophore, un gastrozoïde et son filament pêcheur est très générale. Toutefois, les larves d'Abylidæ possèdent, à côté du nectophore, une bractée larvaire (Carré C, 1967), organe considéré jusque là comme l'apanage des larves siphonulas (fig. 180 G).

Les larves siphonulas

La transformation de la planula des Siphonophores Physonectes obéit toujours à un même plan d'ensemble : la région antérieure différencie un flotteur et une bractée larvaire ou un nectophore larvaire, la région postérieure

donne le gastrozoïde primaire et son filament pêcheur enfin, la partie moyenne du corps embryonnaire s'étire et forme l'ébauche du stolon où bourgeonnent, vers le pôle antérieur, les premiers nectophores adultes et, à l'opposé, les premières cormidies.

A partir de ce schéma sont différenciées des larves morphologiquement très différentes suivant la séquence d'apparition des organes, leur forme et leur position par rapport à l'axe de la planula.

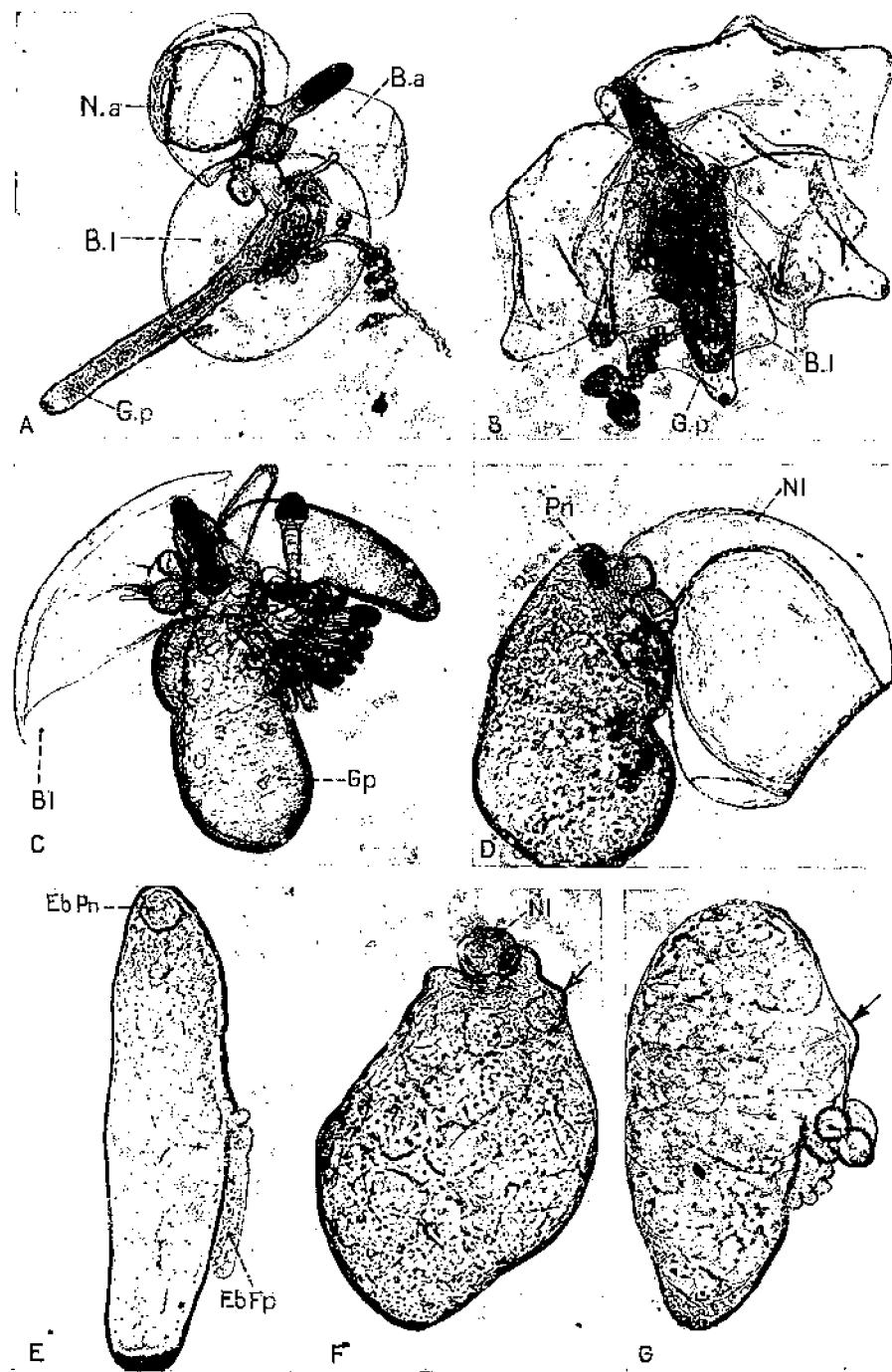
Chez la plupart des siphonulas connues, l'ébauche du pneumatophore, qui apparaît trois à quatre jours après la fécondation est la première différenciation de la planula (fig. 181E). Dans quelques cas (*Agalma elegans*, *Cordagalma cordiformis*) son développement est précédé par celui d'une bractée larvaire.

Le flotteur a été défini comme le sommet morphologique de l'embryon. En fait, si ultérieurement il est toujours situé à l'apex de la colonie, au cours du développement il peut apparaître au pôle antérieur de la planula (*Nanomia bijuga*) (fig. 181, E), en position latérale (*Halistemma rubrum*) (fig. 181, F) ou même en position ventrale (*Forskalia edwardsi*) (fig. 181, G).

Metschnikoff (1870), suivi par de nombreux auteurs (Chun, 1882, ; Woltereck, 1905b ; Moser, 1924 ; Dawyoff, 1928, et Garstang, 1946) a homologué le pneumatophore à une cloche natatoire particulière : la cavité aérifère correspondrait à la cavité sous-ombrelleira, l'ectoderme aérifère au manubrium de la méduse tandis que les cavités gastrovasculaires qui entourent les formations ectodermiques du flotteur seraient l'équivalent des canaux. Toutefois, si on suit les développements d'un pneumatophore et d'une cloche natatoire, on note des différences importantes dans la genèse de ces deux organes (Carré, 1975). Le pneumatophore se forme à partir d'une invagination ectodermique (fig. 183) tandis que la cloche natatoire se différencie toujours autour d'un nodule médusaire isolé par délamination. Dans les deux cas on aboutit, il est vrai, à un dédoublement des parois de la larve en forme de bulle. Mais, alors que la cavité du nodule est l'ébauche d'une cavité sous-ombrelleira de méduse, pour le pneumatophore il s'agit d'une cavité primaire transitoire, progressivement comblée par la prolifération des cellules ectodermiques invaginées formant le tissu aérifère (fig. 161). Ce tissu, d'origine strictement ectodermique, ne peut pas être homologué à un manubrium de méduse qui est toujours une formation ecto-endodermique.

La bractée qui peut apparaître avant le pneumatophore (*Agalma elegans*, *Cordagalma cordiformis*), est le plus souvent la deuxième structure différenciée chez les siphonulas (*Forskalia edwardsi*, *Nanomia bijuga*...) parfois la troisième, après la mise en place du flotteur et du nectophore larvaire (*Halistemma rubrum*). C'est une expansion foliacée, différente des bractées adultes, lorsqu'elle apparaît avant le premier nectophore (fig. 181, A) et qui a des caractères spécifiques bien définis. Elle se forme à partir d'une évagination ecto-endodermique. Très vite, une épaisse couche de mésoglée sépare l'ectoderme de l'endoderme qui formera le canal bractéal.

Le premier nectophore peut apparaître presque en même temps que le flotteur (*Halistemma rubrum*) (fig. 181, F) ou seulement chez la siphonula



déjà pourvue d'un flotteur fonctionnel et d'une bractée (*Forskalia edwardsi*, *Cordagalma cordiformis* (fig. 181, A), *Physophora hydrostatica*). Lorsqu'il apparaît avant la première bractée, il présente des caractères morphologiques différents de ceux des nectophores adultes et peut être qualifié de larvaire. (fig. 181, D).

En règle générale, il semble que les siphonulas présentent soit une bractée, soit un nectophore larvaire, morphologiquement différents des bractées ou des nectophores suivants. On ne connaît pas d'exemple de larves possédant à la fois une bractée et un nectophore larvaires.

La transformation de la région postérieure de la larve en un gastrozoïde primaire pourvu d'un filament pêcheur, est identique chez toutes les siphonulas et ne diffère pas de ce qui a été décrit chez les calyconulas. Il faut simplement préciser que, chez les larves de Physonectes, le filament pêcheur porte des tentilles larvaires particulières différentes des tentilles définitives.

Le passage du stade siphonula à une jeune colonie est marqué par l'individualisation nette du stolon sur lequel bourgeonnent de nouveaux organes et par la chute du nectophore ou de la bractée larvaires. Le développement de nouveaux nectophores sous le pneumatophore semble potentiellement illimité jusqu'à la mort de la colonie. Il en est de même pour le bourgeonnement cormidal qui chez certaines espèces peut donner naissance à des colonies de plusieurs mètres voire plusieurs dizaines de mètres de longueur.

Parmi les larves siphonulas, définies par la présence d'un flotteur, il faut mentionner le cas particulier des larves des Siphonophores Cystonectes qualifiées parfois de cystonulas. Les premiers stades du développement de ces siphonophores sont encore inconnus. Les plus jeunes larves ressemblent beaucoup à une jeune siphonula de *Nanomia bijuga* avec un pneumatophore apical opposé au gastrozoïde primaire. La suite du développement est caractérisée par l'absence de cloches natatoires. Il existe une seule zone de bourgeonnement qui différencie des cormidies dépourvues de bractées.

Comparaison entre les larves siphonula et calyconula

Metschnikoff (1870) suivi par plusieurs auteurs a homologué le pneumatophore des siphonulas au nectophore des calyconulas, mais comme nous l'avons vu, l'organogenèse de ces structures n'appuie pas cette conception.

FIG. 181. Développement larvaire des siphonophores physonectes. A. *Cordagalma cordiformis*. Siphonula âgée montrant les caractères morphologiques particuliers de la bractée larvaire par rapport aux bractées adultes ; B. *Forskalia edwardsi*. Siphonula avec une couronne de bractées larvaires ; C. *Physophora hydrostatica*. Siphonula avec une grande bractée larvaire en bouclier ; D. *Halistemma rubrum*. Siphonula avec un nectophore larvaire différent des nectophores adultes ; E. *Nanomia bijuga*. Ebauche du pneumatophore en position apicale ; F. *Halistemma rubrum*. Ebauche du pneumatophore en position apico-latérale ; G. *Forskalia edwardsi*. Ebauche du pneumatophore en position ventrale (B a, bractée adulte ; B l, bractée larvaire ; Eb Pn, ébauche du pneumatophore ; G p, gastrozoïde primaire ; N a, nectophore adulte ; N l, nectophore larvaire ; Pn, pneumatophore).

Leloup (1954) de son côté, a refusé d'homologuer ces deux organes en considérant qu'ils sont nécessairement différents puisqu'ils apparaissent dans des territoires embryonnaires distincts. La connaissance d'un plus grand nombre de développements a montré que le pneumatophore des siphonulas aussi bien que la cloche larvaire des calyconulas peuvent apparaître à l'apex ou sur la face ventrale des larves. D'autres auteurs, notamment Woltereck (1905a) et Moser (1924) ont homologué le pneumatophore à la première cloche adulte des calycophores et la bractée des siphonulas à la cloche larvaire des calyconulas. L'observation récente d'une bractée chez les calyconulas d'Abylidæ permet d'écartier aussi cette proposition. Pneumatophore, bractée et nectophore doivent être considérés comme des structures particulières que l'étude de leur développement ne permet pas, actuellement, d'homologuer.

SYSTÉMATIQUE

Dès la fin du XVIII^e et au début du XIX^e siècle, Linné (1758), Forsskal (1775), Lamarck (1801), Péron et Lescur (1807) et Risso (1862) ont décrit différentes espèces de Siphonophores. Mais c'est seulement en 1829 qu'Eschscholtz a reconnu les Siphonophores comme groupe indépendant dans la classe des Acalèphes, à côté des Cténophores et des Méduses.

Au cours des 150 dernières années, des classifications très diverses ont été proposées dans des travaux importants : Huxley (1859), Haeckel (1888), Chun (1897), Schneider (1898), Lens et Van Riemsdijk (1908), Bigelow (1911), Moser (1925), Hyman (1940), Garstang (1946), Leloup (1954). Plus récemment, la systématique des Siphonophores a été revue par Totton (1954, 1965) et Stepanjants (1967). Totton exclut les Chondrophorae (Chamisso et Eysenhardt, 1821) de l'ordre des Siphonophora (Eschscholtz, 1929, part.) qu'il partage en trois sous-ordres : Cystonectae Haeckel, 1888, Physonectae Haeckel, 1888, Calycophorae Leuckart, 1854. Pour Stepanjants, les Siphonophora sont une sous-classe comprenant un ordre unique, les Siphonanthac Haeckel (1888), divisé en trois sous-ordres correspondant à ceux de Totton, quelques modifications et adjonctions étant introduites au niveau des taxons inférieurs.

La classification adoptée ici, qui suit dans ses grandes lignes celle de Totton, intègre certains des changements apportés par Stepanjants et les travaux de systématique les plus récents.

ORDRE DES CYSTONECTAE Haeckel, 1887

Flotteur assez ou très développé avec pore apical. Pas de nectophores. Siphosome avec dactylozoïdes mais sans bractées. Pas de stade eudoxie. Larve de type cystonule avec sous le flotteur une unique zone de bourgeonnement différenciant les cormidies.

On distingue trois familles dont la morphologie générale, liée à l'importance du flotteur, diffère sensiblement.

Famille des Rhizophysidae Brandt, 1835

Nous prenons comme type morphologique l'espèce *Rhizophysa filiformis* Forsskal, 1775 (fig. 158) : pneumatophore d'assez grande taille (fig. 160), de forme typique, à axe vertical, avec un pore apical mais pas de cloisons radiales. Stolon robuste et allongé, portant à intervalles réguliers des cormidies simples. Cormidies constituées d'un gastrozoïde avec filament pêcheur et d'un gonozoïde. Le filament pêcheur est garni de tentilles polymorphes de trois types : trifide, palmé ou en bec d'oiseau (fig. 182). Le gonozoïde ramifié (fig. 183) est situé au milieu de l'entrenœud séparant deux gastrozoïdes. Chaque ramifications (=gonopalpon=blastostyle) porte des gonophores médusoïdes, un médusoïde nageur asexué, et est terminée par un polype astome, homologue des dactylozoïdes de *Physonectes*. Par analogie avec les physaliacées, les colonies seraient dioïques.



FIG. 182. *Rhizophysa filiformis*. Tentilles. A. En bec d'oiseau ; B. Trifide.

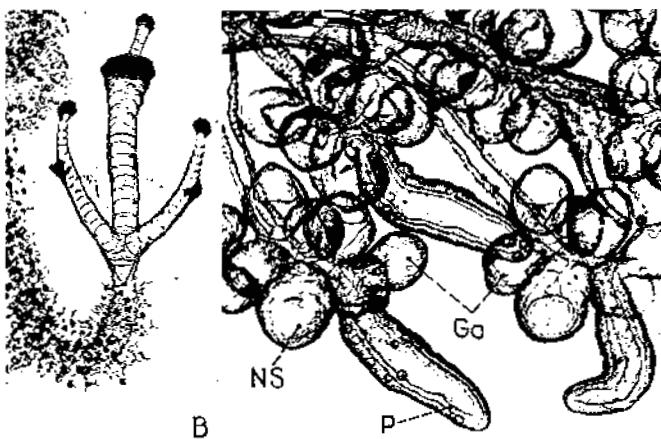


FIG. 183. *Rhizophysa filiformis*. Ramifications du gonozoïde (Go, gonophore ; NS, nectophore stérile ; P, palpon).

Genres : *Rhizophysa* Péron et Lesueur, 1807 *R. filiformis* (Forsskal, 1775) : correspond au type décrit ; les colonies mesurent quelques dizaines de cm. (Fig. 158) — *R. eysenhardti* Gegenbaur, 1859 : se distingue de *R. filiformis* par des tentilles filiformes ; les colonies peuvent dépasser 1 m. — *Bathyphysa* Studer, 1878 : caractérisé par la présence d'une paire de prolongements aliformes sur la paroi des jeunes gastrozoïdes. — *B. conifera* Studer, 1878. — *B. sibogae* Lens et Van Riemsdijk, 1908. — *B. abyssorum* Studer, 1878. — *B. japonica* Kawamura, 1943.

Famille des Epibuliidae Haeckel, 1888

Flotteur assez développé (1 cm), de forme typique, à axe vertical. Cormidies disposées en hélice autour d'un court stolon (1 cm) globuleux, situé sous le flotteur.

Genre : *Epibulia* Haeckel, 1888. *E. ritteriana* Haeckel, 1888 : cette espèce, contestée par Totton, a été retrouvée par Alvariño (1972), qui a pu préciser la description. La réduction du stolon (1 cm) entraîne une disposition d'apparence verticillée des cormidies : sous le flotteur, un verticille de dactylozoïdes, un verticille de gonozoïdes semblables à ceux de *Rhizophysa* et un verticille des gastrozoïdes munis d'un filament pêcheur à tentilles simples. *E. chamissonis* (Eysenhardt, 1821).

Famille des Physaliidae Linné

Une seule espèce *Physalia physalis* (Linné, 1758) (fig. 184) facilement reconnaissable à son énorme flotteur horizontal de couleur bleue (10 à 20 cm) de forme ellipsoïde, émergeant avec une crête crénelée jouant le rôle de voile. Les cormidies sont insérées sous le flotteur en séries longitudinales. Dépourvues de bractées, elles comportent un gastrozoïde sans filament pêcheur, un gonozoïde et un dactylozoïde particulier, ou cystozoïde, muni d'un long filament pêcheur de plusieurs mètres, non ramifié. Les colonies sont dioïques.

SOUS-ORDRE DES PHYSONECTAE Haeckel 1888.

Siphonophores constitués par un flotteur, ou pneumatophore, un nectosome avec de nombreuses cloches natatoires, un siphosome formé de cormidies complexes comprenant, outre un gastrozoïde et son filament pêcheur, plusieurs dactylozoïdes, de nombreuses bractées et des gonophores mâles et femelles en grappes (fig. 157). Cette structure découle de celle de la larve appelée siphonula (fig. 181, E, F, G), possédant, sous le flotteur, 2 zones de bourgeonnement, l'une pour les cloches natatoires, l'autre pour les cormidies. Il n'y a pas de stade eudoxie.

La taxonomie des familles est principalement fondée sur la taille et la forme du nectosome et du siphosome, l'agencement des nectophores et des cormidies. Dans toutes les familles, les cloches natatoires sont insérées sur une génératrice du stolon mais la torsion de celui-ci conduit à des dispositions variables : cloches en séries hélicoïdales formant un manchon chez les *Forskaliidae*, en un verticille unique chez les *Rhodaliidae*, en deux rangées chez la plupart des autres familles. Enfin, chez les *Athorybiidae*, *Physonectes* aberrants, se rencontrent des formes sans nectophore (genre *Athorybia*) ou à un seul nectophore réduit (genre *Melophysa*).

Superfamille des Macrostelloidea Stepanjants, 1967

Siphosome allongé en forme de tige, de longueur supérieure ou égale à celle du nectosome (fig. 157).

FIG. 184. *Physalia physalis*. Jeune colonie.FIG. 185. *Forskalia edwardsi* (D, dactylozoïdes ; G, gastrozoïde ; N, nectophores ; Pn, pneumatophore).

Famille des Forskaliidae Haeckel, 1888

Les espèces de cette famille, considérée comme la plus primitive parmi les Physonectes macrostèles, forment de très grandes colonies mesurant jusqu'à 5 à 10 m de long. Leur nectosome plus ou moins cylindrique est très développé et formé de nombreuses séries hélicoïdales de cloches natatoires entourant le stolon (fig. 185). Ces cloches sont très aplatis et allongées, particulièrement au niveau des ailes latérales. Les cormidies pédonculées sont protégées par de nombreuses bractées foliacées. Les tentilles des filaments pêcheurs sont unicorneres, sans involucre.

Genre : *Forskalia*, Kölliker, 1853. — Une demi-douzaine d'espèces appartiennent à ce genre, les mieux identifiées étant les trois espèces méditerranéennes : *F. edwardsi* Kölliker, 1853 — fréquente ; *F. leuckarti* Bedot, 1893 — rare ; *F. formosa* Keferstein et Ehlers, 1861 — rare.

Famille des Apolemiidae Huxley, 1859

Caractérisée par la présence de dactylozoïdes (= palpon) sans palpacle, fixés à la base des cloches natatoires du nectosome (fig. 186). Ces cloches ont toujours des canaux latéraux avec de courtes excroissances. Le long du siphosome, les filaments pêcheurs des gastrozoïdes et les palpacles des dactylozoïdes sont identiques, filiformes, sans tentilles. Trois genres décrits.



FIG. 186. *Apolemia uvaria*. Nectosome (N, nectophores ; P, palpon ; St, stolon).

Genre : *Apolemia* Eschscholtz, 1829 — Une espèce *A. uvaria* (Lesueur, 1815). Cette espèce, très particulière, « is one of the most interesting, most difficult to study and least understood of the Physonects » (Totton, 1965). Les colonies à l'aspect de longues guirlandes blanchâtres, cotonneuses, peuvent atteindre 20 à 30 mètres en extension. On les rencontre en petit nombre, mais de façon assez constante pendant toute l'année en Méditerranée. Outre la présence de groupes de 5 à 6 dactylozoïdes sans palpacle dans le nectosome (Fig. 186) les colonies se reconnaissent à leurs cormidies non pédonculées formant des verticilles séparés par des entrelacements nus. Chaque cormide comprend un gastrozoïde, plusieurs dizaines de dactylozoïdes de deux types (blancs et bruns), un gonozoïde en grappe et de nombreuses bractées globuleuses armées de cnidocystes. Gastrozoïdes et dactylozoïdes sont pourvus d'un long tentacule non ramifié, filiforme. Les gonozoïdes, formés par des grappes de gonophores ont été étudiés *in vivo* et en coupes histologiques sur de nombreuses colonies. Nous n'avons jamais pu identifier de structures mâles mais toujours des gonophores femelles contenant chacun un œuf unique. La nature monoïque ou dioïque de cette espèce reste donc à préciser. Le cnidome d'*Apolemia uvaria* présente deux originalités. Outre les rhopalonèmes, des monèmes, anisorhizes et isorhizes présents à la fois chez les Physonects et les Calyco-phores, et des sténotèles, caractéristiques des Physonects, il comporte des mastigophores, cnidocystes typiques des Calyco-phores, et des birhopaloïdes (fig. 187), cnidocystes connus uniquement chez cette espèce parmi tous les Cnidaires. *Ramosia* Stepanjants, 1967. — Monotypique pour *R. vitiazzi* Stepanjants, il se caractérise par la présence de dactylozoïdes insérés un par un entre les nectophores et non par touffes comme dans le genre *Apolemia*. En outre les cormidies sont pédonculées, et les nectophores et le pneumatophore présentent une coloration brun-rouge qui ne s'observe pas chez *Apolemia*. *Tottonia* Margulies, 1976. — Monotypique pour *T. contorta* Margulies.

FIG. 187. *Apolemia uvaria*. Cnidocystes birhopaloïdes.*Famille des Agalmidae* Brandt, 1835

Cette famille importante correspond souvent à de grandes formes (1 à 2 m) avec deux séries de cloches natatoires polyédriques, alternes et un long siphosome (fig. 165A, 188). Les cormidies non pédonculées sont complexes avec de nombreuses bractées. Les gastrozoïdes sont disposés régulièrement le long du stolon, chacun d'eux correspondant à une cormidie. Entre deux gastrozoïdes, les autres éléments cormidiaux (5 à 10 dactylozoïdes avec leur palpacule, gonophores mâles et femelles, bractées) sont disposés plus ou moins régulièrement (fig. 189). Les tentilles des filaments pêcheurs, involucrées ou non, sont uni-, tri- ou polycornes suivant les espèces. Le filament pêcheur primaire porte des tentilles de type larvaire.

La systématique des Agalmidae est fondée sur la structure des tentilles et, parfois, la morphologie des cloches et des bractées.

Genres : *Nanomia* Agassiz A., 1865. — Petites formes (fig. 157) de 10 à 30 cm dont les tentilles sont unicunes avec un involucre basal. Chaque cormidie possède 4 à 6 dactylozoïdes à la base desquels sont insérés les gonophores mâles et femelles. Deux espèces ont été décrites : *N. cara* Agassiz A., 1865 et *N. bijuga* (Chiaje, 1841). *Agalma* Eschscholtz, 1825. Formes atteignant 1 m, avec des tentilles tricornes (fig. 175 C) pourvues d'un involucre. Les dactylozoïdes, plusieurs par cormidie, sont situés près du gastrozoïde et portent à leur base des bouquets de gonodendrons femelles, peu nombreux (un à deux par cormidie). On connaît 4 espèces : *A. elegans* (Sars, 1846), *A. okeni* Eschscholtz, 1825, *A. clausi* Bedot, 1888 et *A. haeckeli* Bigelow, 1911. — *Halistemma* Huxley, 1859. Colonies de un à plusieurs mètres avec des tentilles unicunes, filiformes, sans involucre basal. Les gonodendrons (fig. 177 A et 189) ont la même disposition que dans le genre *Agalma*. *H. rubra* (Vogt, 1852.) *H. amphyridis* (Lesueur), *H. cupulifera* Lens et van Riemsdijk, *H. striata* Totton, *H. transliratum* Pugh et Youngbluth. *Cordagalma* Totton, 1932 (fig. 188, 190). Monotypique pour *Cordagalma cordiformis* Totton, 1932, petite espèce de 10 à 20 cm ayant une vaste répartition géographique mais peu connue à cause de sa fragilité. Les tentilles sont particulières, de type larvaire (fig. 175 B), avec un enidome simplifié. Les nectophores cordiformes (fig. 181 A, 188) et les bractées en tronc de pyramide (Fig. 171 C) permettent une identification immédiate de cette espèce. — *Marrus* Totton, 1954. Caractérisé par des tentilles unicunes et des nectophores avec des canaux latéraux non sinués. Aux 3 espèces signalées par Totton (*M. antarcticus* Totton, 1954, *M. orthocannoides* Totton, 1954, *M. orthocanna* (Kramp, 1942) il faut ajouter *M. antarcticus pacifica* Stepanjants, 1967. — *Moseria* Totton, 1965. Outre *Moseria convoluta* (Moser, 1925), une espèce décrite plus récemment *M. similis* Margulis, 1977. — *Erenna* Bedot, 1904. Deux espèces ; *E. richardi* Bedot, 1904 et *E. bedoti* Lens et van Riemsdijk, 1908. *Lychnagalma* Haeckel, 1888 avec une

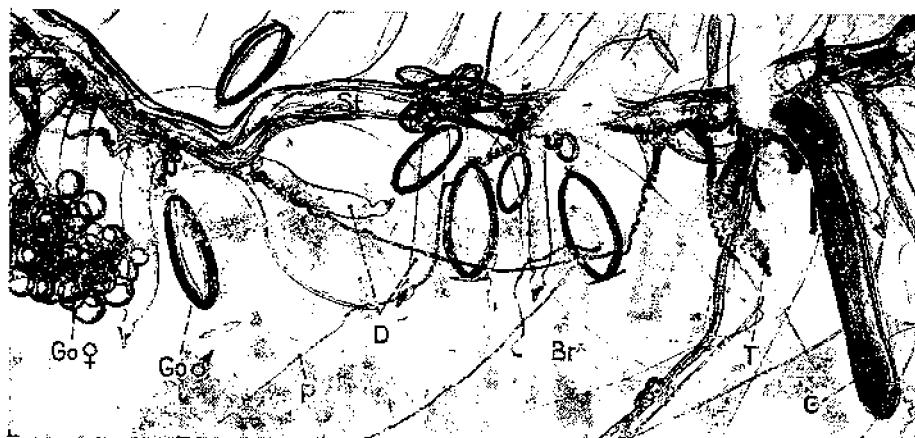


FIG. 189. *Halistemma rubrum*. Siphosome (*Br*, bractées ; *D*, dactylozoïdes ; *G*, gastrozoïde ; *Go* ♂ et ♀, gonophores ♂ et ♀ ; *P*, palpacule ; *St*, stolon, *T*, tentille).



FIG. 188. *Cordagalma cordiformis*. Nectosome.

seule espèce, *L. utricularia* (Claus, 1879) redécrise par Pugh et Harbison (1986). Signalons enfin 5 nouveaux genres monospécifiques décrits récemment par Margulis (1976, 1982) : *Paragalma*, *Sphaeragalma*, *Mica*, *Rudjakovia* et *Stepanjantsia*.



FIG. 190. *Cordagalma cordiformis*.

Famille des Pyrostephidae Moser, 1925

La position systématique des deux genres monospécifiques retenus par Totton (1965) dans cette famille est incertaine et Stepanjants (1967) les inclut dans les Agalmidae.

Genres ; *Pyrostephos* Moser, 1925 avec *P. vanhoeffeni* Moser, 1925, espèce surtout caractérisée par les canaux très sinués des nectophores. *Bargmannia* Totton, 1954 avec *B. elongata* Totton, 1954, espèce maintenant reconnue dans les principaux océans.

Superfamille des Brachystelloidea Stepanjants, 1967

Physonectes chez lesquels le stolon du siphosome est court et renflé en une vésicule réniforme autour de laquelle les divers organes sont disposés en verticilles très serrés, concentriques. Le flotteur est souvent de grande taille et le nombre des cloches natatoires tend à se réduire.

Famille des Physophoridae Eschscholtz, 1829

Genre : *Physophora* Forsskal, 1775. Une espèce, *P. hydrostatica* Forsskal, 1775. Le pneumatophore assez développé, a un pore basal d'origine secondaire. Le nectosome encore important, est semblable à celui des Agalmidae avec deux rangées de cloches mais moins nombreuses. Le siphosome très particulier est court et forme un plateau vésiculeux sur lequel les éléments cormidiaux sans bractée sont disposés en trois hélices concentriques ; à l'extérieur, les dactylozoïdes avec tentacules, colorés en rose orangé, au centre, les gastrozoïdes avec des filaments pêcheurs très développés portant des tentilles volumineuses dont les boutons urticants sont totalement enveloppés dans un involucre ovoïde (fig. 172), entre les dactylozoïdes et les gastrozoïdes, et en alternance avec eux, les gonodendrons divisés en deux branches, l'une femelle, l'autre mâle vers l'extérieur.

Famille des Athorybiidae Huxley, 1859

Cette famille présente à la fois une réduction du nectosome et du siphosome. Les cloches natatoires sont peu nombreuses ou absentes. Le siphosome court et vésiculeux porte cependant de nombreuses cormidies dont les bractées très développées, de type larvaire, insérées par des lamelles musculaires puissantes, forment plusieurs couronnes autour d'un pneumatophore volumineux. Il existe deux genres d'Athorybiidae correspondant à deux types d'organisation.

Genre : *Athorybia* Eschscholtz, 1829 — Le pneumatophore assez gros, pyriforme, est élargi à sa base où il fusionne avec le siphosome. Il n'y a pas de nectophores, mais des couronnes de bractées locomotrices aplatis, très mobiles, ornées de 7 rangées longitudinales de petits cnidocytes. Les tentilles sont trifides avec un involucre. Trois espèces décrites ; *A. rosacea* (Forsskal, 1775), *A. formosa* Fewkes, 1882 et *A. lucida* Biggs, 1978.

Genre : *Melophysa* Haeckel, 1888. — Le pneumatophore est une grosse vésicule ovoïde séparée du siphosome par un nectosome peu développé formé d'une seule cloche fonctionnelle et de plusieurs ébauches de cloches. Les bractées, plus épaisses que chez *Athorybia*, portent 8 à 9 crêtes radiales ornées de tubercles. Une seule espèce connue : *M. melo* (Quoy et Gaimard, 1827).

Famille des Rhodaliidae Haeckel, 1888

Cette famille atypique de Siphonophores Physonectes, comprenant des formes des grands fonds peu étudiées depuis Haeckel (1888), était mal connue. Pugh (1983), dans une remarquable monographie, montre qu'ils sont capables de se rattacher au fond par leurs tentacules, manifestant ainsi une adaptation à une vie épibenthique et non pélagique comme la plupart des auteurs l'avaient supposé. Leur structure est très originale : pneumatophore volumineux avec à sa base une structure aérisée très développée, caractéristique, l'aurophore en rapport avec leur vie benthique, un verticille de nectophores surmontant un stolon bulbeux garni de très nombreuses cormidies disposées de façon hélicoïdale. Pugh (1983) reconnaît 10 espèces dont deux nouvelles appartenant à 7 genres.

Genres : *Angelopsis* Fewkes, 1886. — *Rhodalia* Haeckel, 1888. — *Stephalia* Haeckel, 1888. — *Archangelopsis* Lens et van Riemsdijk, 1908. — *Dromalia* Bigelow, 1911. — *Sagamalia* Kawamura, 1954. — *Thermopalia* Pugh, 1983.

SOUS-ORDRE DES CALYCOPHORAE Leuckart, 1854.

Siphonophores sans flotteur, avec un nectosome réduit, formé le plus souvent par une ou deux cloches natatoires, parfois davantage, généralement soumises à un renouvellement. Chez les Hippopodiidae et chez certains Prayidae, les cloches sont identiques ; par contre, chez les Diphyidae et les Abylidæ, les cloches sont dissemblables et on distingue le plus souvent une cloche antérieure et une cloche postérieure. Le siphosome est constitué de cormidies simples, dépourvues de dactylozoïdes (sauf chez *Stephanophyes*), comprenant un gastrozoïde et son filament pêcheur, une seule bractée (absente chez les Hippopodiidae), un ou plusieurs gonophores, et parfois une cloche natatoire asexuée. Le cycle vital est caractérisé, chez la plupart des espèces, par la libération de stades monogastriques sexués ou eudoxies. Les colonies se développent toujours à partir d'une larve calyconula pourvue d'une cloche natatoire larvaire généralement caduque.

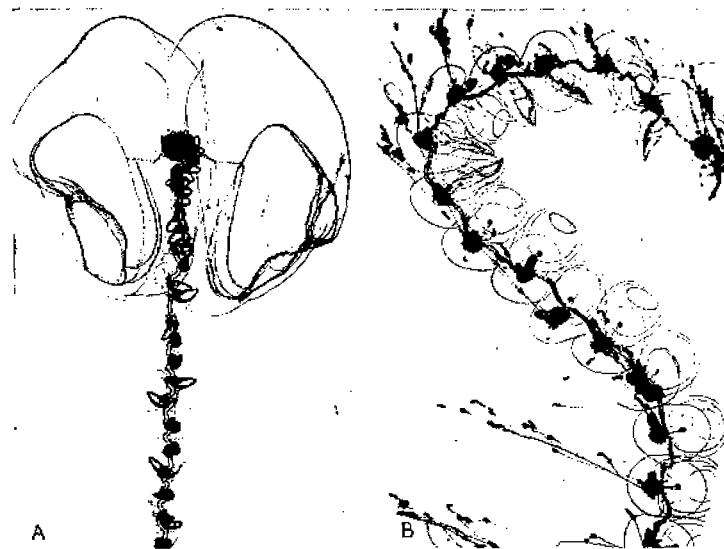
La taxinomie des familles de Calycophores est basée sur la forme du nectosome, le nombre et l'agencement des nectophores, la structure des cormidies, la présence ou l'absence de bractées et la structure de la bractée.

Famille des Prayidae Köllicker, 1853

Vaste famille aux formes variées ne constituant pas un groupe homogène, et subdivisée en trois sous-familles : Prayinae, Amphicaryoninae et Nectopyramidinae. Le nectosome est généralement formé par 2 nectophores opposés, à mésoglée épaisse. Il n'existe pas de véritables eudoxies.

La taxinomie des genres de Prayidae est fondée sur la forme des nectophores, la forme et la position du somatocyste et de l'hydroécie, le trajet des canaux radiaires, la structure des cormidies et la morphologie des bractées.

Sous-famille des Prayinae Chun, 1897. — Les colonies de cette sous-famille, souvent d'assez grande taille (jusqu'à 1 à 2 m en extension) possèdent toutes, sauf exception, deux grands nectophores (1 à 6 cm) semblables, globuleux, lisses, subopposés et soumis à un renouvellement continu (au moins chez les espèces les plus communes qui ont pu être étudiées en élevage) (fig. 191A). La cloche larvaire des calyconulas, qui présente des caractères morphologiques particuliers, est caduque. Les cormidies ont des bractées épaisses à canaux complexes typiques. Les gonophores émettent en général leurs gamètes sans se séparer du stolon. Cependant, des fragments de stolon formés d'une ou plusieurs cormidies peuvent se détacher et mener une vie indépendante. Ce processus, observé *in situ* et en laboratoire ne paraît pas entièrement accidentel et peut être rapproché de la production d'eudoxies par les Diphyidae.

FIG. 191. *Prayola tottoni*. A. nectosome ; B. siphosome.

La locomotion des colonies de *Prayinae* est assurée par les deux cloches du nectosome, mais aussi par des éléments cormidiaux. Chez les genres *Rosacea*, *Praya*, *Prayoides* et *Prayola*, ce sont les gonophores (un de bien développé par cormidie) qui jouent ce rôle. Par contre, chez les genres *Desmophyes*, *Lilyopsis* et *Stephanophyes*, dont les gonophores nombreux n'ont qu'une ombrelle réduite, c'est une cloche natatoire spéciale asexuée, présente dans chaque cormidie, qui participe à la locomotion.

Pugh et Harbison (1987) reconnaissent comme valides 9 genres de siphonophores *Prayinae* comprenant 14 espèces auxquelles Pugh et Youngbluth (1988) ajoutent 2 nouvelles espèces du genre *Rosacea* : *R. limbata* et *R. repanda*.

Genres ; *Rosacea* Quoy et Gaimard, 1827. — Caractérisé par des nectophores à somatocyste simple, longeant la surface de l'hydroécie, mais dont la portion distale s'enfonce parfois dans la mésoglée. Les canaux radiaires latéraux sont soit droits, soit sinueux suivant les espèces. Les cormidies ont une bractée arrondie dont le bord inférieur est divisé en trois lobes par deux échancrures, et qui possède 4 canaux bractéaux reliés entre eux par un canal longitudinal. Six espèces reconnues ; *R. plicata* sensu Bigelow, *R. cymbiformis* (Chiaje), *R. villafrancae* Carré, (fig. 171 A) *R. flaccida* Biggs, Pugh et Carré. *R. repanda*, Pugh et Youngbluth, *R. limbata*, Pugh et Youngbluth. — *Praya* Blainville 1834. Nectophores avec somatocyste et canaux radiaires ramifiés. 2 espèces ; *P. dubia* (Quoy et Gaimard) : *P. reticulata* (Bigelow). *Prayoides* Leloup, 1934. *P. intermedia* Leloup dont les caractères sont intermédiaires entre ceux du genre *Rosacea* et ceux du genre *Praya* ; le somatocyste est simple, non ramifié, mais les canaux radiaires sont ramifiés. — *Prayola* Carré, 1969 (fig. 191 A, B). Deux espèces *P. tottoni* Carré, caractérisées par un somatocyste simple et très court, des canaux latéraux peu sinueux, en S très ouvert et des bractées sans canal dorsal, les autres canaux bractéaux étant très courts ; *P. urimatrix* Pugh et Harbison. — *Desmophyes* Haeckel, 1888, comporte une seule espèce *D. annectens* Haeckel, à vaste répartition géographique bien que rarement récoltée. Le somatocyste est simple et terminé par un renflement. Le canal dorsal des bractées est renflé à sa base et situé à l'opposé du canal ventral. — *Lilyopsis* Chun, 1885

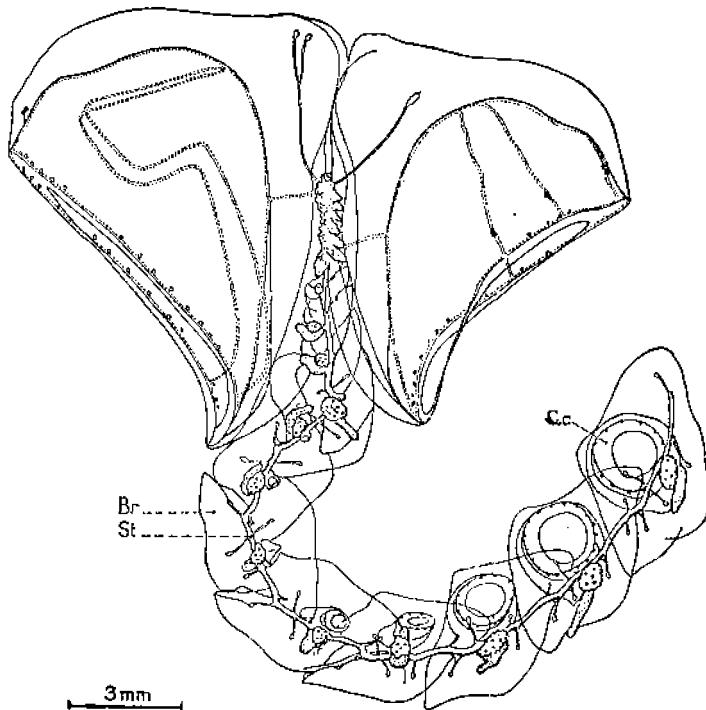


FIG. 192. *Lilyopsis rosea* (*Br*, bractées ; *Cc*, cloche cormidiennes ; *St*, stolon).

(fig. 192, 193). Bien que plusieurs espèces aient été décrites, une seule valide selon nous, *L. rosea* Chun, caractérisée par un somatocyste bifide, au moins à l'une des deux cloches (Carré, 1969). — *Stephanophyes* Chun, 1888. Très particulier, il comporte une seule espèce *S. superba* Chun. Outre la présence de 2 ou 4 nectophores adultes à somatocyste ramifié dichotomiquement, ce calycophore est très original par le fait qu'il possède des dactylozoïdes intercormidiaux dont les palpacles sont munis de tentilles différentes de celles des gastrozoïdes. — *Craseoa* Pugh et Harbison, 1987 ; *C. lathetica* Pugh et Harbison, 1987. — *Mistoprayina* Pugh et Harbison, 1987 ; *M. fragosa* Pugh et Harbison, 1987.

Sous-famille des Amphilaryoninae Chun, 1888. — Les genres de cette sous-famille sont caractérisés par deux nectophores dissemblables dont l'un serait d'origine larvaire : le plus grand, arrondi, a la structure typique des nectophores de Prayidae, l'autre, aplati, est transformé en pseudobouclier. Il n'existe pas de zone de bourgeonnement de nouveaux nectophores. Les bractées, peu développées ont seulement deux canaux hydroéciaux.

Genre : *Amphilaryon* Chun, 1888. — Le deuxième nectophore a une cavité sous-ombrelleira vestigiale, complètement close, non fonctionnelle. On connaît quatre espèces : *A. acaule* Chun, *A. peltifera* (Haeckel), *A. ernesti* Totton et *A. intermedia* Daniel. — *Maresearia* Totton, 1954. Le deuxième nectophore, réduit, a une cavité sous-ombrelleira encore fonctionnelle. Deux espèces ; *M. praeclarata* Totton et *M. sphaera* Stepanjants. — *Nectopyramis* Bigelow, 1911 ; *N. diomedae* Bigelow, 1911. *N. natans* (Bigelow, 1911). *N. thetis* (Bigelow, 1911). *N. spinosa* Sears, 1952.

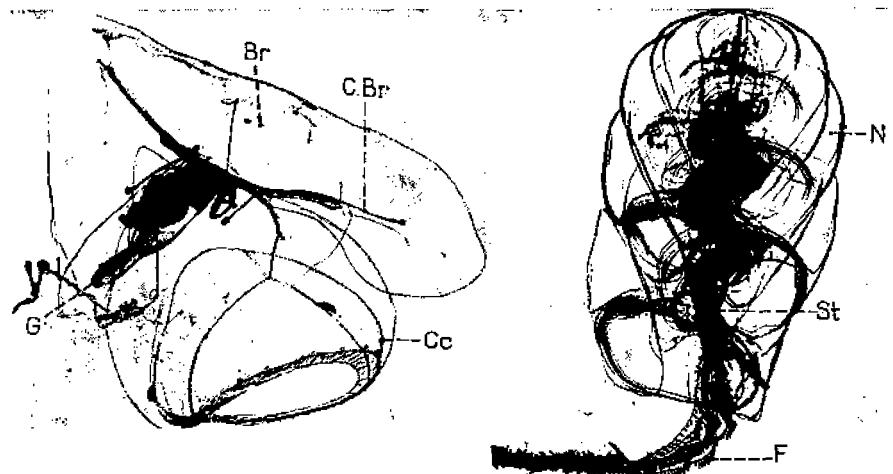


FIG. 193. — *Lilyopsis rosea*. Stade eudoxie
(*Br*, bractées ; *C br*, canal bracteal ;
C C, cloche cormidienne ; *G*, gastrozoïde).

FIG. 194. — *Hippopodius hippopus*
(*F*, filaments pêcheurs ; *N*, nectophore ;
St, stolon).

Sous-famille des Nectopyramidae Bigelow, 1911. — Cette sous-famille ne comporte qu'un genre nécessitant une révision :

Nectopyramis, avec une seule cloche pyramidale, anguleuse et pourvue de crêtes, mais des canaux bractéaux bien développés et ramifiés comme chez les Prayidae.

Famille des Hippopodiidae Kölliker, 1853

Colonies de 3 à 4 cm dont le nectosome, de forme globuleuse, peut comporter jusqu'à 12 nectophores disposés en deux séries alternes (fig. 194). Ces cloches ont un somatocyste simple, une hydroécie longue, très ouverte. Elles sont ornées de protubérances. Chez les jeunes cloches, le canal ventral forme une ramifications en réseau (*rete mirabile*) qui disparaît progressivement avec l'âge. Le siphosome, qui peut se rétracter entièrement dans le nectosome, est constitué de cormidies dioïques, sans bractée ni cloche natatoire spéciale, avec des gonophores en grappe. Il n'y a pas émission de stades eodoxies.

Genres : *Hippopodius* Quoy et Gaimard, 1827. *H. hippopus* (Forsskal, 1776), avec des cloches en forme de sabot de cheval, arrondies, avec seulement quatre tubercules. Le somatocyste est simple. — *Vogtia* Kölliker, 1853. On connaît 5 espèces, toutes bathypélagiques, caractérisées par des cloches anguleuses avec une pointe apicale et des tubercules sur les faces ou les arêtes : *V. glabra* Bigelow, *V. spinosa* Keferstein et Ehlers, *V. serrata* (Moser) *V. pentacantha* Kölliker et *V. kuruae* Alvareño.

Famille des Diphyidae Quoy et Gaimard, 1827

Les colonies de Diphyidae sont le plus souvent de petite taille (1 à 3 cm) mais certaines espèces peuvent atteindre 1 à 2 m.

Après la chute du nectophore larvaire, il se développe soit une seule cloche définitive (genre *Muggiaeae*), soit, le plus souvent, une cloche antérieure et une cloche postérieure dissemblables, de tailles subégales, à peu près superposées (fig. 195). Seule la cloche antérieure possède un somatocyste. En général, une seule des deux cloches peut être renouvelée. Sauf exceptions (3 espèces du genre *Diphyes*), les cormidies n'ont pas de cloche natatoire spéciale.

La taxinomie des genres de Diphyidae est basée sur la forme générale des nectophores, la présence ou l'absence de crêtes et leur nombre sur l'exombrelle, la présence ou l'absence de dents sur les bords des nectophores, la forme de l'hydroécie, le trajet des canaux radiaires et la morphologie des bractées.

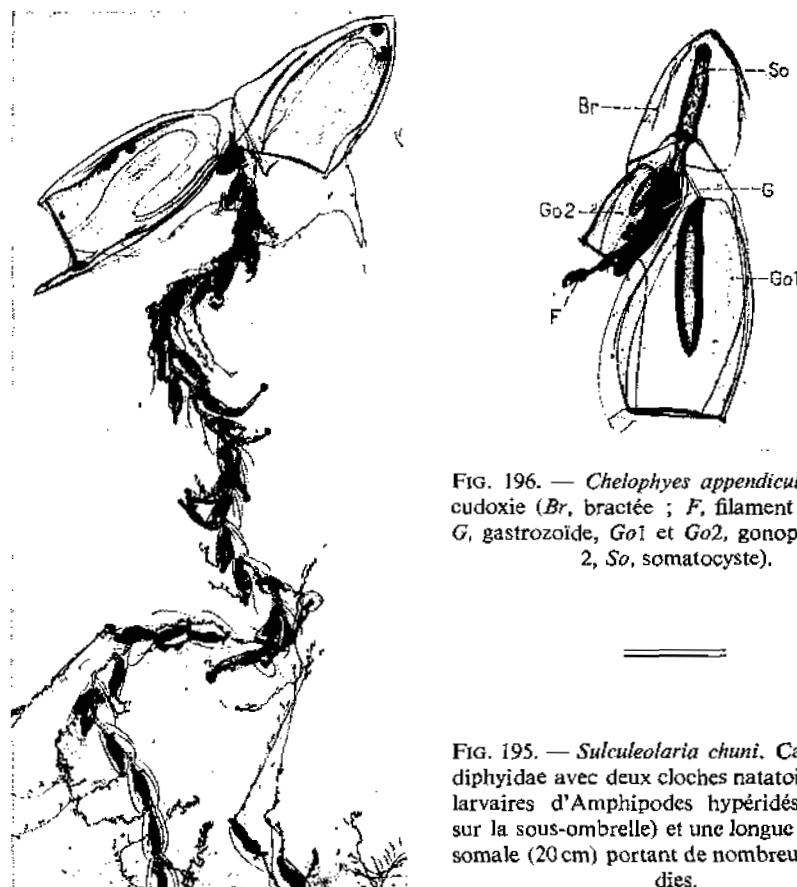


FIG. 196. — *Chelophysa appendiculata*. Stade cudoxie (*Br*, bractée ; *F*, filament pêcheur ; *G*, gastrozoïde, *Go1* et *Go2*, gonophores 1 et 2, *So*, somatocyste).

FIG. 195. — *Sulculeolaria chuni*. Calycophore diphyidae avec deux cloches natatoires (stades larvaires d'Amphipodes hypéridés parasites sur la sous-ombrelle) et une longue tige siphosomal (20 cm) portant de nombreuses cormidies.

Sous-famille des Sulculolarinae Totton, 1954

Genre : *Sulculeolaria* Blainville, 1834, comprenant 6 à 8 espèces, selon les auteurs. Toutes ont deux cloches superposées à contours non anguleux, sans hydroécie, toutes deux pouvant être remplacées par le bourgeonnement de nouvelles cloches. Le siphosome est souvent très long (fig. 195). Il n'y a pas de stade eudoxie, les gonophores, un par cormidie (fig. 171 B), se détachent au moment de l'émission des gamètes puis dégénèrent. Les colonies sont monoïques mais protérandriques chez certaines espèces. Carré (1979) retient 6 espèces : *S. chuni* (Lens et van Riemsdijk), *S. turgida* (Gegenbaur), *S. quadrivalvis* Blainville, *S. monoica* (Chun), *S. pacifica* (Stepanjants) et *S. biloba* (Sars M.) ; deux autres espèces sont douteuses.

Sous-famille des Diphyinae Totton, 1965. — Les Calycophores les plus communs appartiennent à cette sous-famille très riche en espèces. Ce sont de petites formes de 1 à 5 cm. Le nectosome est en général constitué par deux cloches dissemblables superposées, le plus souvent ornées de 4 ou 5 crêtes. Après la formation de la cloche larvaire caduque, on suit chez la plupart des espèces, la différenciation d'une cloche antérieure avec oléocyste, puis d'une cloche postérieure sans oléocyste qui peuvent toutes les deux, ou parfois seulement la cloche postérieure, être soumises à un renouvellement. Il existe quelques genres qui différencient une unique cloche adulte non renouvelable (g. *Muggiaeae*, et certaines espèces des genres *Lensia* et *Eudoxoides*).

Une à une, les cormidies se détachent de l'extrémité du stolon (jusqu'à une dizaine par jour) donnant des générations monogastriques, ou stades eudoxies, qui mènent une vie indépendante (fig. 196). Chaque eudoxie différencie plusieurs générations de gonophores avec une alternance de sexes irrégulière.

Genres : *Diphyes* Cuvier, 1817. — Les colonies du genre *Diphyes* ont une ou deux cloches selon les espèces. La cloche antérieure, toujours présente, terminée en pointe, a une section pentagonale. Elle a une lame basale non divisée, une hydroécie profonde et elle est ornée de dents marginales. A l'exception de *D. antarctica*, les codoxies du genre *Diphyes* possèdent une cloche cormidiennne natatoire spéciale et plusieurs gonophores de petite taille. 4 espèces

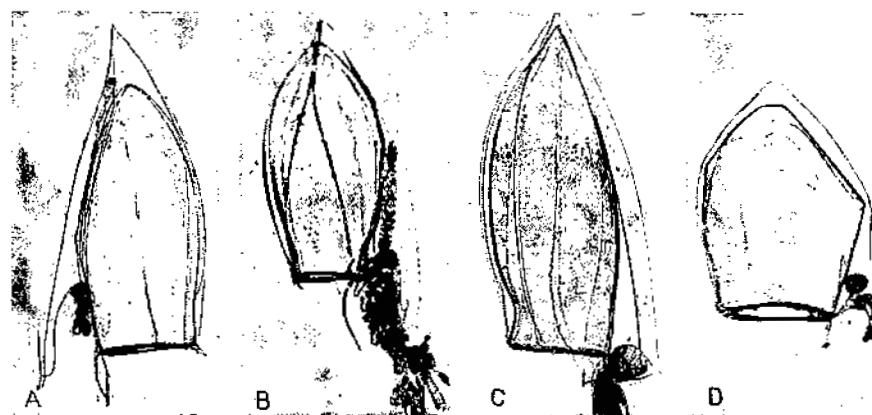


FIG. 197. — Diphyidae. Cloche antérieure. A. *Muggiaeae atlantica* ; B. *Eudoxoides spiralis* ; C. *Lensia fowleri* ; D. *Lensia meteori*.

ont été décrites : *D. dispar* Chamisso et Eysenhardt, *D. bojanii* (Eschscholtz), *D. chamissonis* Huxley et *D. antarctica* Moser. — *Chelophyes* Totton, 1932. — Colonies à deux cloches. La cloche antérieure à section quadrangulaire sauf à sa base, n'a pas de dents marginales nettes. La lamelle basale est divisée, l'hydroécie assez profonde et les angles baso-latéraux prohémintents. Deux espèces sont connues : *C. contorta* (Lens et van Riemsdijk) et *C. appendiculata* (Eschscholtz), espèce très commune (fig. 159 et 196) à très vaste répartition géographique. — *Muggiaeaa* Bush, 1851. — Les espèces de ce genre ont une unique cloche natatoire adulte, non renouvelable, de section pentagonale, sans dents marginales nettes, avec des angles baso-latéraux peu prononcés et une hydroécie assez profonde. Deux espèces, *M. kochii* (Will) et *M. atlantica* Cunningham sont très abondantes (fig. 197 A). On connaît également *M. delsmani* Totton et *M. bargmannae* Totton. — *Eudoxoides* Huxley, 1859. La cloche antérieure, très pointue, est de section pentagonale, sans dents marginales nettes, avec des angles baso-latéraux très prononcés et une hydroécie assez profonde. Chez *E. spiralis* (Bigelow), cette cloche est unique (fig. 197 B). Par contre, *E. mitra* (Huxley) possède également une cloche postérieure. *Lensia* Totton, 1932 (fig. 197, C, D et 198). Défini par les caractères du nectophore antérieur. De section pentagonale, il est soit lisse, soit orné de crêtes en nombre variable suivant les espèces. La lame basale est courte et l'hydroécie est peu profonde ou même

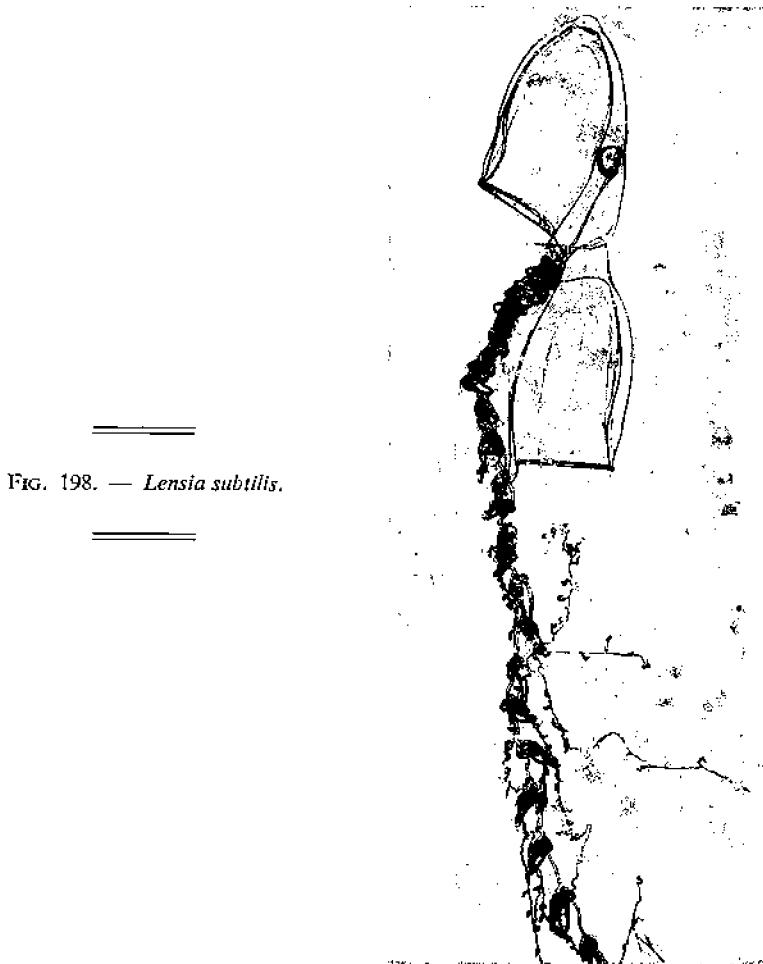


FIG. 198. — *Lensia subtilis*.

virtuelle. La cloche postérieure, lorsqu'elle existe, est tronquée antérieurement, sans dents prononcées, avec une lame basale arrondie et des canaux latéraux un peu sinués. La diagnose des espèces s'appuie sur la forme et la position du somatocyste, le nombre et l'agencement des crêtes et la profondeur de l'hydroécie. Certaines espèces possèdent 2 cloches superposées. Chez d'autres, le nectophore postérieur n'existe pas ou n'est pas connu. Aux 22 espèces signalées par Totton (1965), il faut ajouter de nombreuses espèces ou sous-espèces décrites par Totton (1965 b), Stepanjants (1967, 1970, 1977), Daniel (1970), Margulis (1970), Patriti (1970), Rengarajan (1973), Alvarino et Wojtan (1984), Alekseev (1984). Notons que Margulis et Alekseev (1985) reconnaissent seulement 32 espèces parmi les 40 décrites dans ce genre encore assez mal défini. — *Dimophyes* (Chun, 1897). Une espèce *D. arctica* (Chun), définie par un nectophore postérieur très réduit et un nectophore antérieur avec une plaque basale non divisée.

Famille des Clausophyidae Totton, 1965

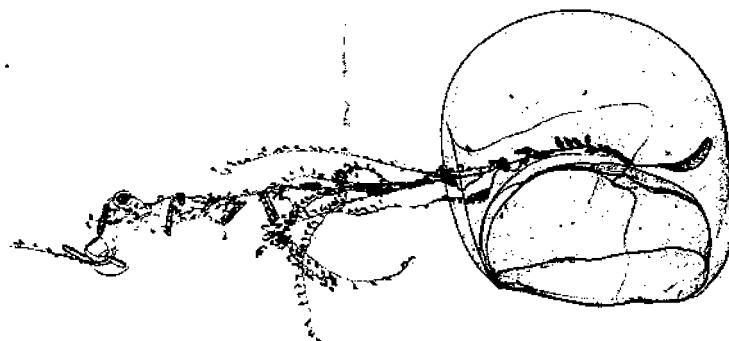
Cette famille présente des affinités avec les Prayidae et les Diphyidae. Elle s'apparente aux Prayidae par la présence de 2 cloches de formes peu différentes, en partie opposées, aux contours parfois arrondis, possédant chacune un somatocyste et une hydroécie largement ouverte, et par les bractées dont les deux canaux hydrocéiaux et chez certaines espèces, les ébauches de canaux ventral et longitudinal, sont homologues de ceux des Prayidac. Les affinités avec les Diphyidae se manifestent dans la position des cloches en partie superposées, leur forme conique, le fait qu'elles ne sont pas identiques, et au niveau des bractées, par la forme globuleuse de la branche principale du phyllocyste.

Dans une révision récente, Margulis (1988) ramène cette famille au rang de sous-famille, rejette les 2 genres *Crystallophyes* Moser et *Thalassophyes* Moser et ne retient que 7 espèces, toutes bathypélagiques, réparties en 3 genres, opinion que nous adoptons ici.

Genres : *Clausophyes* Lens et van Riemsdijk, 1908. Nectophores sans crêtes et sans dents basales : *C. ovata* (Keferstein et Ehlers), *C. galatea moserae* Margulis et *C. galatea galatea*. Lens et van Riemsdijk — *Chuniphyes* Lens et van Riemsdijk, 1908. Nectophores avec crêtes et dents basales : *C. multidentata* Lens et van Riemsdijk, *C. amygdalina* (Moser) et *C. moserae* Totton. — *Heteropyramis* Moser, 1925 : *H. maculata* Moser, caractérisée par un nectophore avec crêtes, un somatocyste renflé avec un processus apical et des taches pigmentaires sur le nectophore et les bractées.

Famille des Sphaeronectidae Huxley, 1859

Les Sphaeronectidae, monotypiques pour le genre *Sphaeronectes* revu par Carré (1968), sont toujours des colonies de petite taille. L'unique cloche natatoire, non renouvelable, d'origine larvaire, est lisse, de forme conique ou hémisphérique, à sommet arrondi avec une mésoglye molle (fig. 199). Les stades eudoxies (connus sous le nom de diplophysa) ont une bractée hémisphérique lisse et un gonophore subsphérique.

FIG. 199. — *Sphaeronectes gracilis*.

Genre ; *Sphaeronectes* Huxley, 1859. 6 espèces sont connues ; *S. gracilis* (Claus) (fig. 199), *S. irregularis* (Claus), *S. fragilis* Carré, *S. gamulini* Carré, *S. bougisi* Carré et *S. japonica* Stepanjants.

Famille des Abylidæ Agassiz L. 1862

La plupart des Abylidæ ont 2 nectophores nettement superposés de forme et de taille très différentes (fig. 200). Dans la cloche antérieure cuboïde, de petite taille, le somatocyste globuleux et la cavité sous-ombrelleira sont disposés de part et d'autre de l'hydroécie profonde, médiane, où s'articule l'apex allongé de la cloche postérieure. Celle-ci plus grande, forme une pyramide à 5 crêtes denticulées, terminée par une apophyse. On distingue 2 sous-familles caractérisées par la forme du nectophore antérieur et le mode d'articulation entre les 2 nectophores.

Sous-famille des Abylinæ Agassiz, 1862 — Le nectophore antérieur a une facette apicale rectangulaire et les axes des 2 nectophores sont alignés.

Genres ; *Ceratocymba* Chun, 1888. Deux espèces *C. sagittata* Quoy et Gaimard et *C. indica* Daniel. — *Abyla* Quoy et Gaimard, 1827. Une espèce, *A. trigona* Quoy et Gaimard

Sous-famille des Abylopsinæ Totton, 1954. — La cloche antérieure, qui n'a pas de facette apicale mais une crête dorso-ventrale, est d'origine larvaire, permanente. La cloche postérieure, plus grande, peut-être remplacée par bourgeonnement. Les axes longitudinaux des 2 cloches forment entre eux un angle de 45° environ. Les bractées et les gonophores sont cuboïdes.

Genres ; *Abylopsis* Chun, 1888. Le somatocyste de la cloche antérieure est ovoïde avec un diverticule ascendant (fig. 165 C). Les bractées ont une facette apicale et un phyllocyste formant 2 lobes latéraux et 2 diverticules ascendants et descendants. Deux espèces sont connues : *A. tetragona* (Otto) et *A. eschscholtzi* (Huxley). *Bassia* Agassiz, 1862 (fig. 200). Une espèce, *B. bassensis* (Quoy et Gaimard). La cloche antérieure a un oléocyste ovoïde sans diverticule

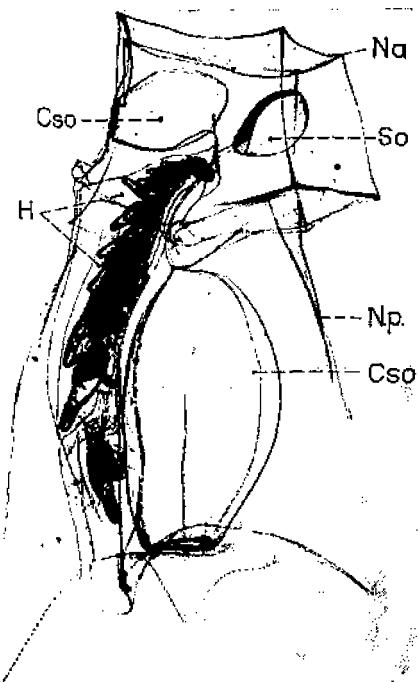


FIG. 200. — *Bassia bassensis* (*C so*, cavité sous-ombrelleaire ; *H*, hydroécie ; *Na*, nectophore antérieur ; *Np*, nectophore postérieur ; *So*, somatocyste).

vertical. Les bractées ont une crête apicale et un phyllocyste ovoïde pourvu d'une fine branche basale — *Enneagonum* Quoy et Gaimard, 1827. Les colonies d'*Enneagonum* ont une seule cloche, d'origine larvaire, pyramidale à 9 angles. Le somatocyste, pyriforme, surmonte l'hydroécie. Deux espèces sont connues : *E. hyalinum* Quoy et Gaimard et *E. searsae* Alvarado.

PHYSIOLOGIE

On trouve chez les Siphonophores, associés en un même organisme, les structures des Cnidaires benthiques coloniaux et celles des formes méduses libres qui collaborent à une double adaptation, à la vie coloniale et à la vie pélagique, unique chez les Cnidaires.

L'intérêt des Siphonophores pour des études sur la physiologie des animaux inférieurs tient au fait qu'à leur morphologie complexe correspondent des organes spécialisés de structure histologique simple où les interactions peuvent parfois être étudiées au niveau cellulaire. Toutefois, ce groupe ubiquiste a été longtemps ignoré par les physiologistes car il est difficile d'obtenir des spécimens en bon état avec les techniques classiques de récolte au filet et de les maintenir en élevage. En fait, les études *in vivo* ne sont possibles que dans quelques sites où des conditions écologiques et géographiques particulières amènent les spécimens près des côtes et de la surface où l'on peut les récolter directement.

La plupart des publications sur la physiologie des Siphonophores concernent la locomotion. En effet, les contractions du nectosome et du siphosome sont les manifestations les plus spectaculaires de la vie des colonies et celles qui semblent le moins perturbées par le maintien en captivité. Par contre, les mécanismes de flottaison, d'excrétion, de respiration, de prédation, etc., sont encore peu ou mal connus.

LOCOMOTION ET FLOTTAISON

Chez les Siphonophores Physonectes, la nage peut se produire sans stimulation extérieure apparente. On observe d'abord un raccourcissement du stolon accompagné d'une rétraction des tentacules, puis la contraction des nectophores, la nage étant orientée vers l'avant. Le plus souvent une première contraction synchrone de tous les nectophores, provoquant un déplacement rectiligne, est suivie d'une série de contractions non synchrones mais se propageant presque toujours du sommet vers la base du nectosome avec, selon l'agencement des cloches, un déplacement sinusoïdal (*Nanomia cara*) (fig. 201), ou hélicoïdal (*Forskalia edwardsi*).

Par stimulation mécanique ou électrique, on peut induire deux types de nage chez les Physonectes (Mackie, 1964). Si le stimulus est porté sur la région postérieure du nectosome, ou sur une région quelconque du siphosome, on observe un comportement identique à la nage spontanée avec un raccourcissement du siphosome, une contraction synchrone puis asynchrone de tous les nectophores et un déplacement de la colonie vers l'avant. Par contre, si on stimule le pneumatophore ou la partie antérieure du nectosome, la rétraction du stolon et des tentacules est suivie par une contraction synchrone de tous les nectophores avec déplacement vers l'arrière. Cette faculté de nager dans deux directions opposées avec, dans les deux cas, participation de tous les nectophores, semble commune à tous les Physonectes. C'est l'orientation du jet d'eau expulsé de la cavité sous-ombrelleaire qui détermine le sens du déplacement. Ce jet est canalisé par l'ouverture ombrellaire. Dans la nage en avant, l'eau chassée par la contraction de la sous-ombrelle forme un courant orienté vers l'arrière de la colonie. Dans la nage en arrière, l'orientation du velum est modifiée par la contraction de deux paquets de fibres musculaires typiques des Physonectes, les fibres de Claus, situées aux deux angles du velum (fig. 201 bis). Cette contraction dirige le velum fonctionnant comme un déflecteur, vers le sommet de la colonie, l'eau est chassée vers l'avant et l'animal propulsé en direction opposée. Au cours de leur vie, les nectophores sont peu à peu repoussés de la région antérieure vers la base du nectosome. Cette translation passive est nécessairement accompagnée d'une modification de leurs propriétés sensorielles puisque, suivant leur position, ils répondent différemment à un même stimulus.

Mackie (1964) a montré que la nage chez les Physonectes peut être induite par une stimulation lumineuse. Chez *Nanomia*, une brusque illumination du siphosome provoque une fuite en avant de la colonie. Par contre, l'illumination

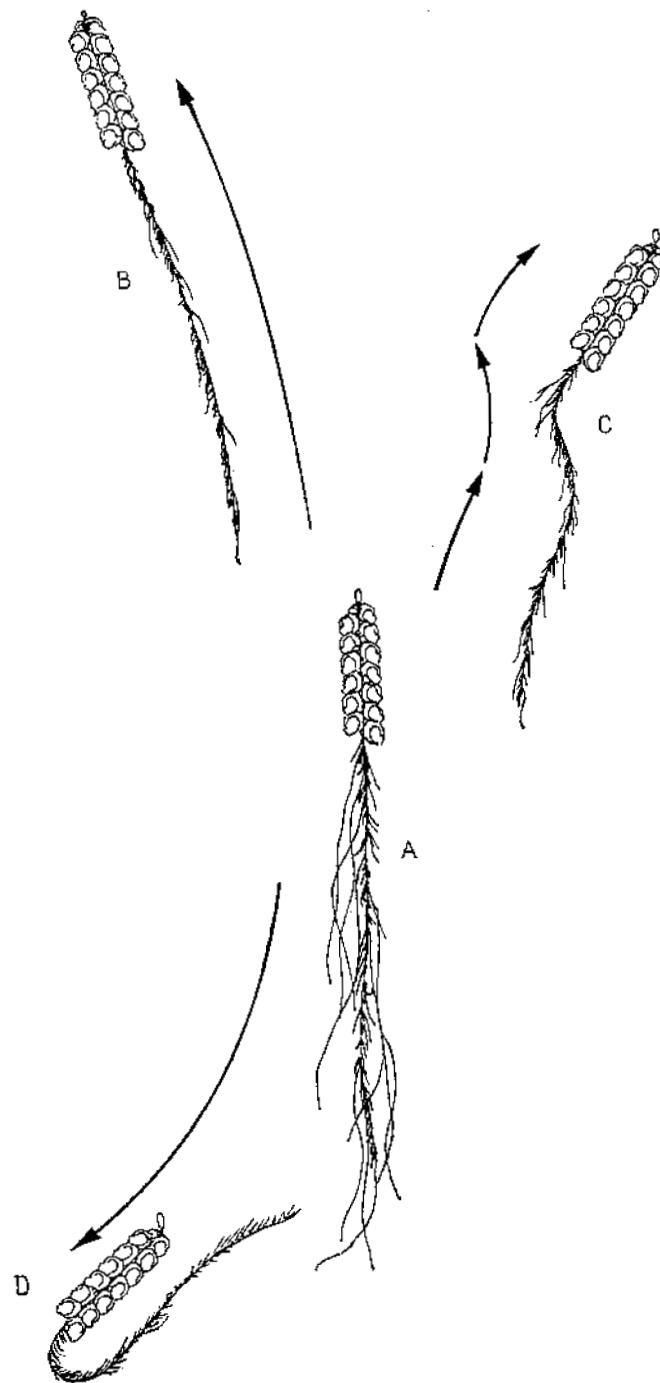


FIG. 201. — *Nanomia cara*. A, au repos ; B, nage en avant par contractions synchrones des nectophores ; C, nage en avant par contractions asynchrones ; D, nage vers l'arrière par contractions asynchrones (MACKIE, 1964).

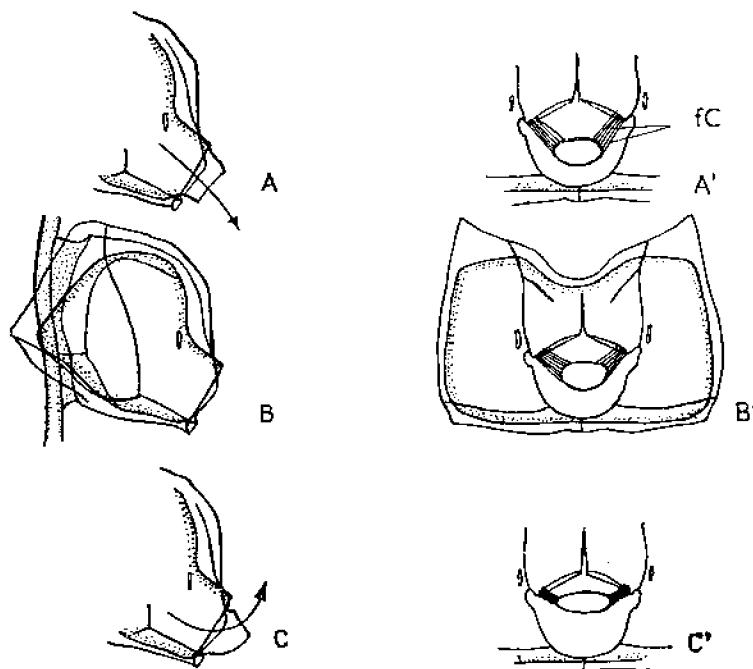


FIG. 201. bis — *Nanomia cara*. Fonctionnement du velum. A et A' : nage vers l'avant ; B et B' : arrêt ; C et C' : nage vers l'arrière. Les fibres de Claus (f C) se contractent uniquement dans la nage vers l'arrière (MACKIE, 1964).

du nectosome est sans effet. On ne connaît pas la nature des photorécepteurs qui sont peut-être de simples neurones photosensibles.

Chez les Siphonophores Calycophores, on retrouve une alternance de phases d'activité et de repos. La nage spontanée est toujours orientée vers l'avant de la colonie, de même que la nage induite par stimulation du stolon ou du nectosome. Les Calycophores, dépourvus de fibres de Claus, n'ont pas la capacité de nager vers l'arrière. Toutefois, Gladfelter (1973) signale chez *Diphyes dispar*, la capacité de nager « dorsalement » ou « ventralement », peut-être grâce à des contractions asymétriques des myofibrilles du velum. La notion de contraction synchrone des nectophores est difficilement transposable aux calycophores. Chez *Hippopodius hippocampus* par exemple, qui possède de 6 à 8 nectophores, on n'observe ni synchronisme, ni coordination entre leurs contractions. Chez les Diphyidae, même lorsqu'ils fonctionnent simultanément, les deux nectophores diffèrent par la vitesse et la durée de leurs contractions ce qui entraîne un déphasage obligatoire (Gladfelter, 1973).

L'étude des manifestations visibles de la nage a été complétée par celle des phénomènes électriques associés et par la recherche des voies de passage des influx.

L'exombrelle est formée, chez toutes les espèces, par une assise monostratifiée de cellules épithéliales toutes identiques, dépourvues de fibres contractiles

et étalées sur une épaisse couche de mésoglée anhiste qui joue le rôle d'isolant par rapport aux cellules endodermiques sous-jacentes. Les cellules nerveuses de l'exombrelle sont concentrées en un anneau autour du velum auquel s'ajoutent, chez les *Physonectes*, un ou deux tractus au tracé bien défini. La majeure partie de l'exombrelle est donc dépourvue de neurones. La possibilité du passage d'influx par voie épithéliale avait été envisagée par Chun (1897) mais c'est Mackie (1965) qui prouva l'existence effective de ce phénomène. Il a montré qu'une stimulation de l'exombrelle donnait naissance à une réponse simple de type « tout ou rien », multidirectionnelle. Cette capacité chez des cellules non nerveuses et non musculaires d'engendrer et de transmettre un phénomène électrique, caractérise les épithéliums « neuroïdes ». Mackie (1978) a ultérieurement montré que l'endoderme des cloches natatoires et du stolon, et l'ectoderme des bractées possèdent les mêmes propriétés que l'exombrelle. A cet ensemble purement épithélial, il faut ajouter les myoépithéliums myoïdes comme la sous-ombrelle dont les cellules ont non seulement des capacités électrogénétiques et transmettent des influx mais, simultanément, répondent à leur passage par la contraction de leurs myosibrilles. En fait, la distinction entre les conductions de types neuroïde et myoïde n'est pas aussi tranchée qu'il peut paraître à partir des exemples des cellules de l'exombrelle et de la sous-ombrelle. Il existe toutes les transitions entre ces deux types cellulaires.

Depuis quelques années, les électrophysiologistes ont retrouvé chez d'autres Cnidaires, mais aussi dans des phylums parfois éloignés (Cténoophores, Tuniciers, Échinodermes...) des tissus à conduction neuroïde ou myoïde.

Les rôles respectifs des systèmes nerveux et neuroïde et leurs interactions ont surtout été étudiés le long du stolon qui apparaît comme un centre de coordination entre les activités des nectophores et celles des différents zoïdes portés par le siphosome. Le long du stolon trois systèmes conducteurs participent et interfèrent dans les processus de coordination : deux systèmes à conduction rapide, de nature nerveuse, correspondant d'une part aux deux axones géants et, d'autre part, au réseau de petits neurites, et un système à conduction lente, de nature neuroïde, situé dans l'endoderme (Mackie, 1978 ; Mackie et Carré, 1983 ; Grimmelikhuijen *et al.*, 1986). Une connexion nerveuse relie les systèmes à conduction rapide du stolon aux anneaux nerveux des nectophores. Elle correspond au tractus nerveux inférieur des nectophores chez les *Physonectes* et au filet nerveux reliant le stolon aux anneaux nerveux, le long de l'hydroécie, chez les Calycophores. Cette jonction existe vraisemblablement chez toutes les espèces de Calycophores mais elle n'a été recherchée et visualisée que chez une seule, *Chelophys appendiculata* (Mackie et Carré, 1983) où elle est formée par le prolongement de l'un des deux axones géants du stolon associé à deux faisceaux de petits neurites. La section du tractus inférieur, chez les *Physonectes*, supprime la contraction synchrone de tous les nectophores dans la nage en avant après stimulation de la région postérieure de la colonie, la réaction de fuite avec nage en arrière par stimulation de la région antérieure n'étant pas perturbée (Mackie, 1964). Au contraire, si on enlève un anneau complet d'épithélium exombrellaire, c'est la nage synchrone vers l'arrière qui est supprimée. Les stimulus de la nage vers l'avant ou de la

réaction de fuite vers l'arrière sont donc conduits jusqu'à l'anneau nerveux sous-ombrelleaire par des voies différentes : voie nerveuse dans le premier cas, voie épithéliale dans le second. Dans les deux cas, lorsque le stimulus a atteint les anneaux nerveux, il est transmis aux cellules myoépithéliales de la sous-ombrelle par des synapses chimiques, puis la stimulation passe de cellule à cellule jusqu'à l'apex du nectophore, par voie myoïde, probablement via des jonctions à basse résistance de type gap. Dans le cas de la nage spontanée, les anneaux nerveux présentent une activité rythmique de type pace-maker indépendante de toute stimulation extérieure nerveuse ou neuroïde. On peut donc retenir qu'au niveau du nectosome seules les réactions de fuite en arrière sont initiées par voie épithéliale.

Les interactions entre le stolon et les zoïdes du siphosome sont encore peu connues. Elles semblent souvent limitées à de petits circuits locaux et induisent des réponses parfois difficilement perceptibles. Ainsi, plusieurs gastrozoïdes peuvent participer à l'ingestion d'une même proie mais sans que l'on puisse mettre en évidence par les techniques d'électrophysiologie, une coordination de leurs activités (Mackie, 1978). Ou encore, une stimulation directe d'un gastrozoïde peut modifier l'activité du stolon sans que l'on enregistre le passage d'un influx du gastrozoïde vers le stolon et réciproquement (Mackie, 1978). Il est évident qu'il existe une interface entre les zoïdes et le stolon (Grimmelikhuijzen *et al.*, 1986) où se produisent des sélections, des blocages encore totalement incompris. Il semble qu'en règle générale, les activités des différents zoïdes, en particulier gastrozoïdes et dactylozoïdes, soient contrôlées par des circuits nerveux « insulaires ». Toutefois, les bractées, par les propriétés tactiles de leur épithélium neuroïde et les filaments pêcheurs, par leurs nombreux récepteurs sensoriels, doivent jouer un rôle fondamental dans l'intégration de l'ensemble de la colonie.

Au bilan, il apparaît que les systèmes nerveux et neuroïdes interviennent dans des situations différentes. Les mouvements complexes locaux et les activités rythmiques spontanées sont sous la dépendance directe, sinon exclusive, du système nerveux. Par contre, dans les réponses simples, non graduées, comme les réactions de fuite, les systèmes neuroïdes jouent un rôle prépondérant.

La locomotion chez les Siphonophores ne peut pas être envisagée indépendamment des problèmes de flottaison. En effet, outre les petits déplacements spontanés ou provoqués par une perturbation du milieu, de nombreuses espèces de Siphonophores effectuent des migrations verticales quotidiennes pouvant dépasser plusieurs centaines de mètres d'amplitude (Barham, 1963 ; Pugh, 1974). Ces migrations sont-elles liées à une nage active impliquant une forte dépense énergétique, ou bien s'agit-il de descentes et de remontées passives dues à un changement de densité des colonies ? Au cours de plongées en submersible, Barham (1963) a observé des *Nanomia* nageant activement. Toutefois, Mackie (1964, 1974) a montré que ce comportement actif pouvait être dû aux conditions d'éclairage. On sait aussi que les espèces effectuant les plus grands déplacements verticaux n'ont pas toujours de grandes capacités nata-toires. Ainsi, *Amphicaryon acaule* et *Hippopodius hippopus* qui ont une nage

peu efficace, peuvent migrer chaque nuit de plus de 200 m (Pugh, 1974). La densité des colonies est toujours très voisine de celle de l'eau de mer et un faible déplacement autour du point d'équilibre peut permettre l'enfoncement ou la remontée passive des animaux. Les mécanismes considérés comme participant à l'allègement des colonies (et aussi à leur lestage lorsque leur fonctionnement s'inverse) sont soit communs à de nombreux animaux planctoniques (réserves lipidiques), soit communs à tous les Cnidaires pélagiques (développement d'une épaisse couche de mésoglée de faible densité, excréition sélective d'ions lourds), soit spécifiques de certains Siphonophores (pneumatophore des Physonectes et des Cystonectes). Nous les discutons successivement.

Les réserves lipidiques semblent jouer un rôle mineur dans la flottaison des Siphonophores. En fin de digestion, on peut suivre parfois la formation de gouttelettes lipidiques qui sont véhiculées dans la cavité du stolon vers les différents organes. Leur stockage se manifeste, surtout chez certains Calycophores, dans le somatocyste des cloches natatoires antérieures et dans le phyllocyste de la bractée des Eudoxies, et chez les Physonectes dans les dactylozoïdes.

Jacobs (1937) a montré que les organes possédant une épaisse couche de mésoglée (nectophores et bractées) étaient moins denses que l'eau de mer tandis que le stolon et les différents zoïdes sont plus denses (fig. 202). Plusieurs auteurs attribuent la faible densité de la mésoglée à une faible teneur en ions lourds, particulièrement en ions sulfate dont l'exclusion serait couplée à une entrée d'ions chlorure (Denton et Shaw, 1961 ; Mackay, 1969). On sait que la mésoglée de tous les Cnidaires est isosmotique avec l'eau de mer mais en diffère par la quantité relative des différents ions. Les mesures de Bidigare et Biggs (1980) confirment cette situation chez les Siphonophores. Toutefois, les dosages portent uniquement sur des spécimens récoltés en surface et on ne possède aucune information sur la composition ionique des animaux ayant



FIG. 202. — *Apolémia uvaria*. Les nectophores détachés flottent près de la surface.

migré en profondeur. Si on peut affirmer que l'exclusion d'ions sulfate collabore à l'allègement des Cnidaires pélagiques, il est impossible de dire, par contre, si elle intervient dans un réajustement de la densité au cours des migrations verticales.

Dans le cas particulier des Siphonophores *Physonectes* et *Cystonectes* (excepté les *Physaliae*), on attribue un rôle important au pneumatophore dans les migrations verticales. Barham (1963, 1966) a montré la nature biologique de la couche diffusante profonde (D. S. L.) et observé, au cours de plongées en bathyscaphe, qu'il y avait concordance entre les migrations journalières de cette couche et celles de populations importantes de Siphonophores *Physonectes* (estimées à 300 individus par 1000 m³ d'eau, ce qui est considérable compte tenu de la taille des spécimens), surtout des *Nanomia bijuga*, dont les flotteurs remplis de gaz sont des sites de résonance pour les échos des sondeurs. Au cours de ces déplacements, on considère le Siphonophore comme un corps presque en équilibre dans l'eau de mer. Pour descendre, il dégonfle son flotteur en rejetant des bulles de gaz par le pore apical ou basal. Pour remonter, il excrète du gaz regonflant le flotteur qui l'attire vers la surface. Les observations *in situ* de Barham montrent que le flotteur contient toujours du gaz lorsqu'il atteint les grandes profondeurs. Or, on sait que la paroi du pneumatophore est fine, dépourvue de muscles, et peu extensible du fait du revêtement chitineux qui tapisse la cavité aérifère. Dans ces conditions, il est difficile d'admettre que le pneumatophore résiste aux énormes pressions qu'il supporte, aux grandes profondeurs, si le gaz qu'il renferme n'est pas lui aussi, aux mêmes pressions. Pour parvenir à cet équilibre, les variations de volume de la cavité aérifère semblant d'ordre négligeable, seule une excrétion très active et un stockage de gaz pendant la descente doivent être envisagées. Par contre, au cours des migrations vers la surface, un lâcher de bulles par le pore, fonctionnant comme une soupape, doit permettre d'équilibrer progressivement la pression interne avec celle du milieu. Nos conclusions sont donc à l'opposé des conceptions habituelles. En outre, on peut se demander si le pneumatophore allège efficacement les colonies, et si c'est là son rôle essentiel. Il est évident que, dans toutes les situations, le flotteur reste un organe de très faible densité. Mais son importance dans la flottaison est très variable suivant les espèces et leur âge. Chez les petites formes mesurant quelques dizaines de centimètres, et plus encore chez les stades siphonulas, le flotteur doit jouer un rôle non négligeable dans l'allègement. Par contre, chez les grands Siphonophores, dont les stolons mesurent souvent plusieurs mètres (*Halistemma rubrum*, *Forskalia edwardsi*) voire plusieurs dizaines de mètres (*Apolemia uvaria*), le pneumatophore est toujours de taille réduite (quelques millimètres) et son rôle dans la flottaison paraît très secondaire. Une étude ultrastructurale du pneumatophore devrait permettre, en particulier par la recherche de cellules sensorielles (de type barorécepteur ou autre) de mieux comprendre les fonctions de ce pôle morphologique qui est peut-être surtout un pôle physiologique permettant l'orientation de la colonie.

PRÉDATION ET DIGESTION

Les Siphonophores sont des carnivores dépourvus d'organes sensoriels complexes ou de structures préhensiles élaborées. Ils capturent leurs proies avec une grande efficacité et un minimum de dépenses énergétiques grâce au filament pêcheur qui arme chaque gastrozoïde.

Il est établi que les Siphonophores présentent des phases de nage et de repos alternées. Pendant la phase de nage, les filaments pêcheurs sont rétractés à la base des gastrozoïdes et la colonie se déplace de quelques centimètres à un ou deux mètres selon les espèces. Pendant la phase de repos qui suit, l'animal étend lentement ses tentacules qui forment un véritable piège vivant autour du siphosome. En fait cette phase d'immobilité apparente est souvent accompagnée d'un lent enfoncement au cours duquel les filaments pêcheurs, moins denses que le siphosome, se redressent peu à peu et rayonnent autour du stolon : c'est le *veronica display* décrit par Mackie et Boag (1963). Ces auteurs ont estimé à 5 mètres la longueur cumulée des filaments pêcheurs d'un spécimen de *Nanomia cara* de 11 cm.

L'agencement des filaments pêcheurs étalés autour de la colonie et leur ultrastructure (Carré, 1975) permettent de penser qu'ils ont une double fonction ; d'une part, la capture des proies et leur transport jusqu'à la bouche des gastrozoïdes et, d'autre part, une perception de l'environnement immédiat de la colonie grâce aux très nombreuses cellules sensorielles réparties sur toute leur longueur.

S'il est bien connu que les Siphonophores sont des pêcheurs qui capturent leur nourriture par la décharge d'une ou plusieurs tentilles des filaments, très peu d'observations ont été faites en laboratoire qui permettraient de comprendre le contrôle et le mécanisme de cette décharge. En effet, la plupart des espèces se nourrissent difficilement en élevage. Toutefois, il apparaît que la collision d'une proie avec un filament ne déclenche pas automatiquement la décharge d'une tentille. La taille de la proie, sa nature, mais aussi l'état nutritionnel de la colonie (comme cela a été établi chez d'autres Cnidaires) et les conditions du milieu doivent contrôler la prédation.

Les connaissances sur la nature et la quantité des proies ingérées par un Siphonophage, les phases et la durée de leur digestion, sont basées, soit sur l'étude de contenus stomacaux de colonies fixées *in situ* (Biggs, 1976 ; Purcell, 1980 ; observations personnelles) soit sur l'examen des rares espèces dont la prédation semble peu perturbée en élevage (*Sulculeolaria quadrivalvis*, *Muggiae kochi*, *Cordagalma cordiformis*, jeunes colonies d'*Agalma elegans*, par exemple).

Les contenus stomacaux varient surtout avec la taille des gastrozoïdes. Les espèces à petits gastrozoïdes (moins d'un mm : *Sphaeronectes gracilis*, *Chelophyses appendiculata*, *Muggiae kochi*, *Cordagalma cordiformis*, par exemple) se nourrissent presque exclusivement de petits crustacés du microplancton. Par contre, les espèces à grands gastrozoïdes (quelques mm à deux ou trois cm : *Agalma*, *Apolemia*, *Physophora*) capturent des proies relativement grosses (polychètes, ptéropodes, hétéropodes, amphipodes, sergestidés, mysidacés, euphausiacés, petites colonies de siphonophores, salpes,

poissons, de petite taille, etc...). Au laboratoire, il est possible de nourrir des colonies de *Muggiae kochi*, de *Cordagalma cordiformis* ou de jeunes colonies d'*Agalma elegans* avec des nauplius d'*Artemia*. Par contre, des colonies adultes d'*Agalma*, de *Rhizophysa* ou de *Physophora*, dans les mêmes conditions, présentent de nombreux nauplius collés à leurs tentacules mais il n'y a pas d'ingestion (Biggs, 1976 et observations personnelles). Mackie et Boag (1963), indiquent que l'activité des gastrozoïdes commence après la capture des proies par le filament pêcheur et qu'il est possible d'induire cette activité par une stimulation électrique de ces filaments. On peut penser que la proie collée à la tentille qui l'a capturée fonctionne, par son poids, comme un stimulus pour le gastrozoïde. Dans cette hypothèse, lorsque la proie est trop petite, le stimulus serait insuffisant et il n'y aurait pas d'ingestion.

La durée de la digestion, c'est-à-dire le temps écoulé entre l'ingestion et le rejet des déchets non métabolisés, par la bouche du gastrozoïde et des dactylozoïdes associés (chez les Physonectes), est fonction de la taille des proies : une à trois heures pour un Copépode, jusqu'à 24 heures, selon Biggs (1976) pour la digestion de proies de quelques centimètres (chez *Rosacea cymbiformis*)

La digestion débute toujours par une phase extracellulaire dans la cavité du gastrozoïde qui libère de petites particules. Dans un second temps des cellules de type holocrine du gastrozoïde, et des dactylozoïdes chez les Physonectes, phagocytent ces particules. En fin de processus, les cellules phagocytaires sont rejetées dans la cavité gastrique où elles se désintègrent en libérant des métabolites dissous qui sont dispersés, via le stolon, dans toute la colonie (Mackie et Boag, 1963).

On ne possède pas d'estimation satisfaisante de la quantité de nourriture journalière ingérée par un Siphonophore. Biggs (1976) a observé en élevage une colonie de *Cordagalma cordiformis* possédant 3 gastrozoïdes qui avait ingéré 30 nauplius d'*Artemia* en 10 minutes. Sur la même espèce et sur d'autres (*Nanomia bijuga*, *Muggiae kochi*, *Sulculeolaria quadrivalvis*, *Chelophyes appendiculata*), nous avons cherché à estimer les possibilités digestives en faisant ingérer deux fois par jour, à chaque gastrozoïde, une ou plusieurs proies. Les animaux ainsi nourris n'ont présenté aucun symptôme de suralimentation. Une extrapolation permet de penser que les grandes colonies doivent consommer journalièrement des centaines de proies. Toutefois, les observations *in situ*, (Purcell, 1980) sont en contradiction apparente avec cette estimation. Par exemple, sur 543 gastrozoïdes de *Diphyes dispar* fixés *in situ*, seulement 16 contenaient des proies en cours de digestion. Les chiffres sont de 24 pour 166 chez *Forskalia*, 5 pour 54 chez *Agalma*, 21 pour 405 chez *Nanomia*, 9 pour 271 chez *Cordagalma*, etc. L'explication de ces données contradictoires tient, peut-être à l'existence d'un rythme dans la prédation. Il est admis que beaucoup d'organismes du plancton se nourrissent surtout pendant les migrations nyctémérales. Or toutes les études de contenus stomacaux portent sur des spécimens récoltés pendant la journée. Seuls les prélèvements étaillés sur 24 heures permettraient d'avoir une idée exacte de l'impact des siphonophores, sur le zooplancton environnant.

De nombreuses publications concernant la nutrition des Siphonophores sont parues depuis la rédaction de cet article en particulier de Biggs et de Purcell. On se reportera à la synthèse récente de Mackie *et al.* (1987) et à notre bibliographie.

RESPIRATION ET EXCRÉTION

Des mesures des taux respiratoires et d'excrétion ont été faites pour quelques espèces (Nival *et al.* 1972, Biggs, 1977b). Les résultats de Biggs montrent qu'une même espèce peut s'adapter à des conditions thermiques différentes, cette adaptation se manifestant, en particulier par la stabilité de la consommation d'oxygène (observations sur *Forskalia* avec un écart de température de 9 °C). Par contre, un passage de courte durée dans des eaux plus froides de 5 °C diminue de 2 à 5 fois la consommation d'oxygène. Il est vraisemblable que les Siphonophores, comme McLaren (1963) l'a montré pour les Copépodes, utilisent cette faculté de réduire leur métabolisme au cours des migrations verticales. Les mesures de Biggs montrent aussi que, pour une température donnée, la consommation d'oxygène et l'excrétion azotée sont maximales chez les espèces à nage rapide.

LES PARASITES DE SIPHONOPHORES

Diverses espèces appartenant à des groupes variés (Zooflagellés, Dinoflagellés, Trématodes, Polychètes, Mollusques Nudibranches et Amphipodes Hypérides) parasitent les Siphonophores. La position taxinomique et le cycle évolutif de la plupart de ces espèces sont encore mal connus étant donné la difficulté de maintenir en élevage leurs hôtes pélagiques.

Parmi les Zooflagellés, *Trypanophysis grobenni* de la famille des Bodonidae, infeste les cavités gastrovacuaires des Calycophores (fig. 203A) et, en particulier, l'oléocyste de *Chelophyses*, *Sphaeronectes* et *Abyopsis* (Rose, 1933 ; Cachon *et al.* 1972).

Plusieurs espèces de Dinoflagellés parasitent aussi les Siphonophores. Certains de la tribu des Blastodinidés sont des ectoparasites, entièrement extracellulaires : *Protoodinium hovassei* et *Cachonella paradoxa* au stade végétatif trophonte, vivent fixés sur la sous-ombrelle des Calycophores (*Mugliaea kochi*, *Chelophyses*, *Abylopsis*) (Cachon, 1953). D'autres, de la tribu des Dinoccocides, comme *Styloedinium gastrophilum*, encore proche des formes libres, vivent fixés sur la paroi interne des gastrozoïdes de Calycophores (*Chelophyses*, *Abylopsis*) par un fin pédoncule tubulaire fonctionnant comme un suçoir (Cachon *et al.* 1965). Deux Ciliés Apostomes Foettingeridae (Rose, 1933) sont fréquents dans la goutte lipidique de l'oléocyste des Calycophores *Sulculeolaria*, *Chelophyses* et *Abylopsis*.

Des larves métacercaires de Trématodes (fig. 203B), proches de celles des Lepocreadiidae ne sont pas rares dans la mésoglée des cloches et des bractées de divers Siphonophores (*Rosacea*, *Hippopodius*, *Sphaeronectes*, *Forskalia*, etc.), le cycle vital étant complété chez un poisson, hôte définitif.

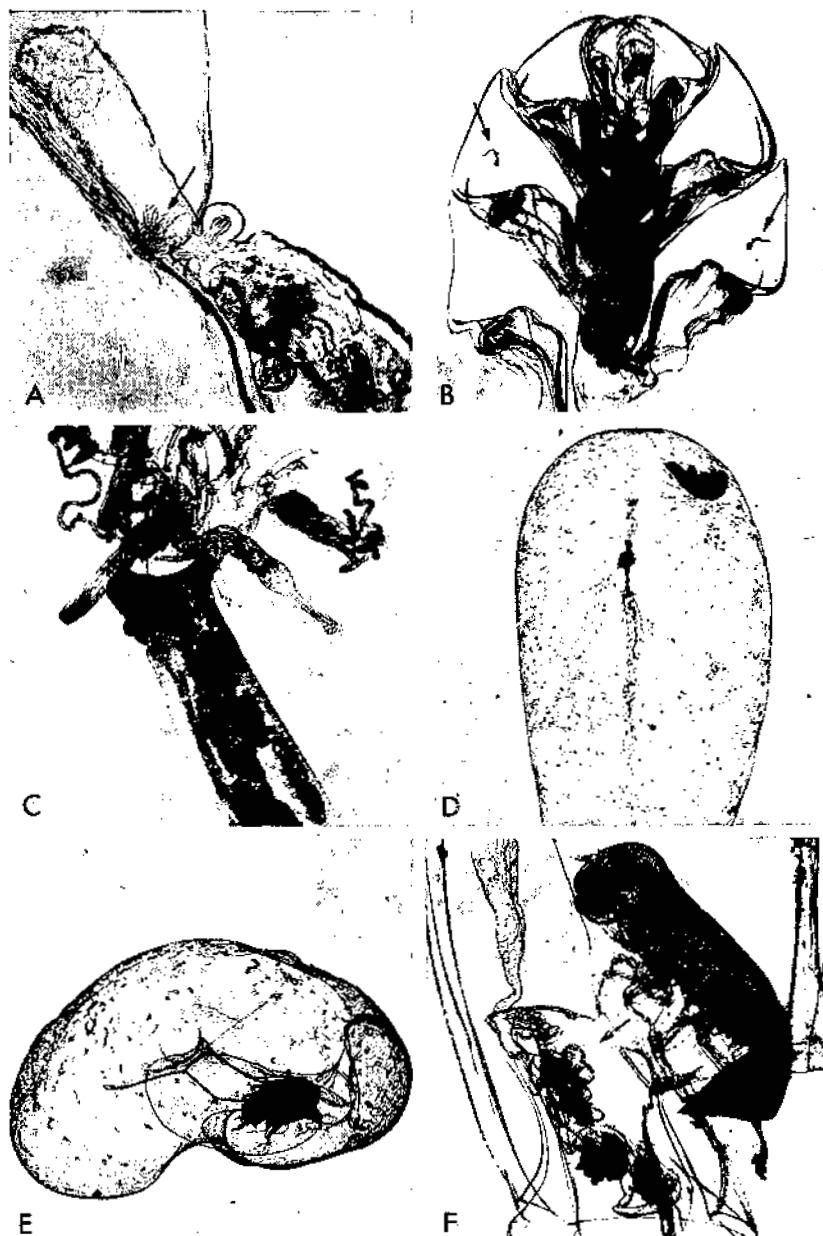


FIG. 203. — Parasites de siphonophores. A. Nombreux zooflagellés du genre *Trypanophis* (flèche) piqués à la base de l'oléocyste chez une larve de *Muggiaeae kochi*. B. Deux larves métacercaires de trématodes (flèches) dans la mésoglée des nectophores d'*Hippopodius hippopus*. C. Le mollusque nudibranche *Cephalopyge trematoides* broutant une colonie de *Nanomia bijuga*. D. L'amphipode *Eupronoe minuta* dans la mésoglée d'une bractée d'*Apolemia uvaria*. E. L'amphipode *Paraphronima crassipes* dans la cavité hydroéciale d'une bractée de *Rosacea cymbiformis*. F. L'amphipode *Lycaeopsis themistoides* dans la cloche antérieure de *Chelophyses appendiculata* : la flèche montre l'orifice creusé par l'animal et lui donnant accès à la nourriture capturée par les gastrozoïdes.

Des stades larvaires du Polychète *Alciopina parasitica*, observés parfois dans des Cténophores, se trouvent aussi chez les Siphonophores.

Le Mollusque Nudibranche pélagique *Cephalopyge trematoides* se rencontre fixé par sa glande pédieuse sur le stolon du Physonecte *Nanomia bijuga* (fig. 203C) dont il semble se nourrir préférentiellement (Senz-Braconnot et Carré, 1966).

Parmi les Crustacés, on a signalé des Copépodes Caligines (*Nogagella siphonophorae*, Rose) sur *Physophora hydrostatica*, mais ce sont surtout les Amphipodes Hypériens qui ont fait l'objet de nombreuses observations récentes.

D'après les mises au point d'Harbison *et al.* (1977), de Laval (1980) et des observations personnelles, on peut retenir que 30 espèces d'Amphipodes hypériens réparties en 12 familles, vivent en association avec 25 espèces de Siphonophores appartenant à 10 familles. Parmi ces 12 familles d'Hypériens, 5 semblent associées exclusivement aux Siphonophores (Paraphronimidae, Lycaeopsidae, Pronoidae, Platyscelidae et Parascelidae).

Les aspects biologiques de l'association Hypéride-Siphonophore sont variables selon les espèces et leur phase de développement (Laval, 1980). Dans les cas les plus fréquents, les femelles déposent leurs larves à la surface de l'hôte. Ces larves peuvent s'enfoncer et se développer dans la mésoglée (Pronoidae dans les bractées d'*Apolemia* par exemple, fig. 203D), ou rester fixées à l'extérieur des tissus, le plus souvent sur l'ectoderme tapissant les cavités sous-ombrellaires (*Scina* chez *Sphaeronectes* et *Hippopodius*, *Hyperioides* chez *Lensia* et *Chelaphyes*, Pronoidae chez divers Diphyidae et physonectes) mais aussi dans les cavités hydrocéiales des bractées (*Paraphronima* chez *Rosacea*, fig. 203E) ou sur l'ectoderme du stolon.

Qu'ils soient accrochés sur l'ectoderme ou hébergés dans la mésoglée, les larves ou les stades juvéniles des Hypérides sont souvent à proximité des canaux du Siphonophore et semblent pouvoir se nourrir de leur contenu.

Les stades adultes sont toujours des ectoparasites fixés soit sur le nectosome (cavité sous-ombrellaire) (fig. 195), soit sur le siphosome. Le plus souvent, ils se nourrissent en détournant à leur profit une partie des proies capturées par l'hôte, mais ils peuvent aussi manger leur support. Par exemple, *Lycaeopsis themistoides*, parasite de *Chelaphyes* (fig. 203F) est à l'état adulte accroché à l'entrée de la cloche antérieure, l'abdomen à l'extérieur, et la tête dans l'orifice qu'il a creusé et faisant communiquer la cavité sous-ombrellaire avec l'hydroécie. L'animal peut ainsi prélever sur les tentilles, une partie de la nourriture destinée aux gastrozoïdes. Par contre, les Phronimidae et en particulier, *Phronima coletti* et *Phronima curvipes* (parasites respectifs de *Chelaphyes* et d'*Abylopsis*) dévorent le siphosome de l'hôte, tandis que l'une des cloches natatoires est creusée et remaniée en un tonneau encore assez peu élaboré qui servira de chambre d'élevage pour les jeunes.

Malgré leur diversité, les relations Hypérides-Siphonophores semblent être toutes de type parasitoïde, c'est-à-dire intermédiaires entre le parasitisme et la prédation (Laval, 1980).

PRÉDATEURS DE SIPHONOPHORES

Arai (1987) donne un tableau d'études de prédatation de Poissons sur les Cnidaires et les Cténophores pélagiques, basées sur des données de contenus stomacaux. Plusieurs espèces de poissons appartenant à plusieurs familles (Myctophidae, Hemiraphidae, Scomberesocidae, Scorpaenidae, Carangidae, Lutjanidae, Labridae) se nourrissent au moins partiellement de Siphonophores le plus souvent non identifiés au niveau spécifique. Cependant les contenus stomacaux conservent bien les cnidocystes et une meilleure connaissance de la morphologie de ceux-ci devrait permettre de déterminer leur provenance.

Parmi les Vertébrés, il faut également signaler la Tortue *Caretta caretta* qui se nourrit en partie de *Physalia physalis*.

Les Siphonophores apparaissent donc, au même titre que d'autres Cnidaires ou Cténophores comme un substrat (= hôte) ou comme support trophique important pour de nombreux organismes pélagiques. Leur biomasse et leur rôle dans les écosystèmes pélagiques ont certainement été sous-estimés, étant donné les méthodes actuelles insuffisantes d'évaluation quantitative de ces animaux très fragiles.

La distribution spatio-temporelle des Siphonophores et leur importance écologique ne sont pas envisagées ici. Ces thèmes sont bien traités dans la monographie de Mackie *et al.* (1987) et nous mentionnons les principales références dans la bibliographie.

BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie a été élargie à des articles importants, parus depuis la rédaction de ce chapitre (complément en fin d'ouvrage).

- 1987. ARAI (M. N.). — Interactions of fish and pelagic coelenterates. *Can. J. Zool.*, **66**, 1913-1927
- 1984. ALEKSEEV (D. O.). — New species and subspecies of the siphonophore genus *Lensis* (Calycophorae). *Zool. Zh.*, **63**, 965-970. (in Russian).
- 1968. ALVARIÑO (A.). — Two new Calycophorae, Siphonophorae. *Pacific Sci.*, **22**, 340-346. — 1972. A second record of a rare siphonophore *Epibulia ritteriana* Haeckel 1888. *Fishery Bull. natn. ocean. atmos. Adm.*, **70**, 507-509.
- 1984. ALVARIÑO (A.) and WOTAN (J. M.). — Three new species of *Lensis* and description of the eudoxia stages of *Lensis reticulata* and *Lensis lelowetzei* (Calycophorae: Siphonophorae). *Proc. biol. Soc. Wash.*, **97**, 49-59.
- 1963. BARHAM (E. G.). — Siphonophores and the deep scattering layer. *Science*, **140**, 826-828. — 1966. Deep scattering layer migration and composition : observations from a diving saucer. *Science*, **151**, 1399-1403.
- 1978. BASSOT (J. M.) BILBAUT (A.), MACKIE (G.), PASSANO (L. M.) et PAVANS de CECCATY (M.). — Bioluminescence and other responses spread by epithelial conduction in the siphonophore *Hippopodius*. *Biol. Bull.*, **155**, 473-498.
- 1976. BENASSO (G.) et BENASSO-STROIAZZO (N.). — Osservazione sullo sviluppo dei Gonoforidi *Muggiaeae kochi* Will. *Natura Soc. Ital. Sci. Nat. Milano*, **67**, 59-71.

1980. BIDIGARE (R. R.), BIGGS et (D. C.). — The role of sulfate exclusion in buoyancy maintenance by Siphonophores and other oceanic gelatinous zooplankton. *Comp. Biochem. Physiol.*, **66 A**, 467-471.
1911. BIGELOW (H. B.). — The Siphonophorae. Reports on the scientific research expedition to the Tropical Pacific Albatross. *XXIII Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **38**, 173-402.
1937. BIGELOW (H. B.) and SEARS (M.). — Siphonophorae. Rep. Dan. oceanogr. Exped. Mediterr., II (Biology) H. **2**, 1-144.
1976. BIGGS (D. C.). — Nutritional ecology of *Agalma okeni* (Siphonophora Physonecae). In "Coelenterate ecology and behavior" (G. O. Mackie, ed.), pp. 201-210. Plenum Press, N. Y. — 1977a. Field studies of fishing, feeding and digestion in Siphonophores. *Mar. Behav. Physiol.*, **4**, 261-274. — 1977b. Respiration and ammonium excretion by open ocean gelatinous zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 108-117. — 1978. *Athorybia lucida*, a new species of siphonophore (physonectae Athorybiidae) from the North Atlantic Ocean. *Bull. Mar. Sci.*, **28**, 537-542.
1981. BIGGS (D. C.), BIDIGARE (R. R.) and SMITH (D. E.). — Population density of gelatinous macrozooplankton : *In situ* estimation in oceanic surface waters. *Biol. oceanogr.*, **1**, 157-173.
1976. BIGGS (D. C.) and HARBISON (G. R.). — The siphonophore *Bathyphysa sibogae* Lens and van Riemsdijk, 1908, in the Sargasso Sea, with notes on its natural history. *Bull. Mar. Sci.*, **26**, 14-18.
1978. BIGGS (D. C.), PUGH (P. R.) and CARRÉ (C.). — *Rosacea flaccida* n. sp., a new species of siphonophore (Calycophorae Prayinae) from the North Atlantic Ocean. *Beaufortia*, **27**, 207-218.
1981. BONE (Q.). — The relation between the form of the action potential and contraction in the subumbrella myopithelium of *Chelophyes*. (Coelenterata: Siphonophora.) *J. Comp. Physiol.*, **144**, 555-558.
1982. BONE (Q.) and TRUEMAN (E. R.). — Jet propulsion of the calycophoran siphonophores *Chelophyes* and *Abylopsis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **62**, 263-276.
1977. BOUILLOU (J.) et COPPOIS (G.). — Etude comparative de la mésoglée des Cnidaires. *Cah. Biol. Mar.*, **18**, 339-368.
1972. CACHON (J.) CACHON (M.) et CHARNIER (M.). — Ultrastructure du Bodonidé *Trypanophis grobbeni* Poche, parasite de Siphonophores. *Protistologica*, **8**, 223-236.
1953. CACHON (J.). — Morphologie et cycle évolutif de *Diplomorpha paradoxa* (Rose et Cachon), Péridinien parasite des Siphonophores. *Bull. Soc. Zool. France*, **78**, 408-414.
1965. CACHON (J.), CACHON (M.) et BOUQUAHEUX (F.). — *Stylocladum gastrophilum* Cachon, Péridinien dinococcide, parasite de Siphonophores. *Bull. Inst. Ocean. Monaco*, **1359**, 1-8.
1966. CARRÉ (C.). — *Sphaeronectes gamulini* sp. n., une nouvelle espèce de siphonophore calycophore méditerranéen. *Vie et Milieu*, **17**, 1069-1076.
1966. CARRÉ (C.). — Etude du développement larvaire d'*Abylopsis tetragona* Otto, 1823 (Siphonophore Calycophore, Abylidæ). *Cah. Biol. Mar.*, **8**, 184-193. — 1968a. Description d'un siphonophore Agalmidae, *Cordagalma cordiformis*, Totton, 1932. *Beaufortia*, **16**, 79-86. — 1968b. L'eudoxie de *Lensia campanella* Moser 1925, avec des précisions sur le stade polygastrique (Siphonophore Calycophore Diphyidae). *Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris*, **40**, 438-445. — 1968c. *Sphaeronectes bougisi* sp. n., nouveau siphonophore calycophore Sphaeronectidae du plancton méditerranéen. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris*, **40**, 446-449. — 1968d. *Sphaeronectes fragilis* n. sp., une nouvelle espèce de siphonophore calycophore méditerranéen. *Bull. Inst. oceanogr. Monaco*, **67**, 1375, 9 pp. — 1968e. Contribution à l'étude du genre *Sphaeronectes* Huxley 1859. *Vie et Milieu*, Sér. A., **19**, 85-94. — 1969a. *Rosacea villafrancae* sp. n. Un nouveau Siphonophore calycophore Prayinae de la mer Méditerranée. *Beaufortia*, **16**, 109-117. — 1969b. *Prayola tottoni* gen. sp. n., nouveau genre et nouvelle espèce de siphonophore calycophore Prayinae de la mer Méditerranée. *Vie et Milieu*, **20**, 31-42. — 1969c. Sur le genre *Lilyopsis* Chun, 1885, avec une redescription de l'espèce *Lilyopsis rosea* Chun 1885 (Siphonophore, Prayinae) et une description de sa phase Calyconula. *Cah.*

- Biol. Mar.*, **10**, 71-81. — 1979. Sur le genre *Sulculeolaria* Blainville 1834 (Siphonophora, Calycophorae, Diphyidae). *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris, **55**, 27-48.
1967. CARRÉ (D.). — Etude du développement larvaire de deux Siphonophores: *Lensia conoidea* (Calycophore) et *Forskalia edwardsi* (Physonecte). *Cah. Biol. Mar.*, **8**, 233-251. — 1968. Carré (D.). — Sur le développement post-larvaire d'*Hippopodius hippopus* (Forsskal). *Cah. Biol. mar.*, **9**, 417-420. — 1969a. Etude du développement larvaire de *Sphaeronectes gracilis* (Claus, 1873) et de *Sphaeronectes irregularis* (Claus, 1873) Siphonophores Calycophores. *Cah. Biol. Mar.*, **10**, 31-34. 1969b. — Etude histologique du développement de *Nanomia bifuga* (Chiaje, 1841), Siphonophore Physonecte, Agalmidae. *Cah. Biol. mar.*, **10**, 325-341. — 1971. Etude du développement d'*Haliostemma rubrum* (Vogt, 1852), Siphonophore Physonecte, Agalmidae. *Cah. Biol. mar.*, **12**, 77-93. — 1972. Etude du développement des cnidocystes dans le gastrozoïde de 1973. Etude du développement de *Cordagalma cordiformis* Totton 1932, Siphonophore Physonecte. *Bigdragen Tot De Dierkunde*, **43**, 113-118. — 1974a. Formation, migration et maturation des nématoblastes et des nématocystes chez les Siphonophores. I. Mise en évidence et formation des clones de nématocystes. *Annls. Embryol. Morphogén.*, **7**, 205-218. — 1974b. Formation, migration et maturation des nématoblastes et des nématocystes chez les Siphonophores. II. Migration. *Annls. Embryol. Morphogén.*, **7**, 221-232. — 1974c. Formation, migration et maturation des nématoblastes et des nématocystes chez les Siphonophores. III. Maturation des nématoblastes et des nématocystes. *Annls. Embryol. Morphogén.*, **7**, 233-242. — 1975. Contribution à l'étude des Siphonophores: Embryologie, cnidogénèse, supports morphologiques de l'intégration. Thèse d'Etat, Université Paris VI, n° A. O. 11-551. — 1979. An ultrastructural study of spermiogenesis and the mature sperm in the Siphonophore Calycophore *Muggiaeae kochi* (cnidaria). *Zoon.*, **7**, 143-148. — 1980. Hypothèse sur le mécanisme de l'évagination du filament urticant des cnidocystes. *Eur. J. Cell. Biol.*, **20**, 265-271. — 1984. Existence d'un complexe acrosomal chez les spermatozoides du Cnidaire *Muggiaeae kochi* (Siphonophore Calycophore): différenciation et réaction acrosomale. *Int. J. Invert. Reprod.*, **7**, 95-103.
1969. CARRÉ (C.) et CARRÉ (D.). — Le développement larvaire de *Lilyopsis rosea* (Chun 1885) Siphonophore Calycophore prayidae. *Cah. Biol. Mar.*, **10**, 359-364. — 1973. Etude du cnidome et de la cnidogénèse chez *Apolemia uvaria* (Siphonophore Physonecte). *Exp. Cell. Res.*, **81**, 237-249.
1980. CARRÉ (D.) et CARRÉ (C.). — On triggering and control of cnidocyst discharge. *Mar. Behav. Physiol.*, **7**, 109-117.
1981. CARRÉ (D.) et SARDET (C.). — Sperm chemotaxis in Siphonophores. *Biol. Cell.*, **40**, 119-128.
1882. CHUN (C.). — Ueber die cyclische Entwicklung und die Verwandschaftsverhältnisse der Siphonophoren. *S. B. precess. Akad. wiss.*, 1155-1172. — 1897. *Klassen und Ordnungen des Thier. Reichs*, C. F. Winter, Leipzig, **2**, Abt. 2, 323-327. — 1897. Die Siphonophoren der Plankton Expedition. *Ergebn. Plankton. Exp.*, **2**, 1-126.
1968. COPELAND (D. E.). — Fine structures of the carbon monoxide secreting tissue in the float of portuguese man-of-war (*Physalia physalis* L.). *Biol. Bull.*, **135**, 486-500.
1986. COSSON (J.), CARRÉ (D.) et COSSON (M. P.). — Sperm chemotaxis in siphonophores: identification and biochemical properties of the attractant. *Cell. Mot.*, **6**, 225-228.
1928. DAWYDOFF (C.). — *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés*. Paris, Masson, **14**: 1-930.
1901. DELAGE (Y.) et HÉROUARD (E.). — *Traité de zoologie concrète*. Tome II. Les Coelenterés. Schleicher frères Eds. Paris. 1-848.
1961. DENTON (E. J.) et SHAW (T. I.). — The buoyancy of gelatinous marine animals. *J. Physiol.*, **161**, 14-15.
1913. EHLE (K.). — *Einige Histologische Befunde aus Siphonophoren nebst Bemerkungen über die Verdauung*. Erfurt.
1885. FEWKES (W.). — On the development of *Agalma*. Studies from the Newport Marine Laboratory. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, **11**, 232-275.
1966. GAMULIN (T.). — Contribution to the knowledge of *Lensia fowleri* (Bigelow) (Siph-

- nophora, Calycophorae). *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **35**, 1-6. — 1979. Zooplankton of the east coast of the Adriatic Sea. *Prirodst. Istraz*, **43**, 177-270. (In Serbo-Croat).
1946. GARSTANG (W.). — The morphology and relations of the siphonophora. *Quart. J. Micr. Sci.*, **87**, 103-193.
1853. GEGENBAUR (C.). — Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren). *Zeit. wiss. Zool.*, **5**, 285-344.
1987. GILLI (J. M.), PAGÈS (F.) and RIERA (T.). — Distribucion de las especies más frecuentes de sifonoforos calicoforos de la zona norte del mediterráneo occidental. *Inv. Pesq.*, **51**, 323-338.
1973. GLADFELTER (W. B.). — A comparative analysis of the locomotory systems of medusoid Cnidaria. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **25**, 228-279.
1869. HAECKEL (E.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Natuurk. Verh. Prov. Utrechtsch Genoots.*, **i**, **6**, 1-120. — 1888. Report on the Siphonophorae. *Rep. sci. res. H. M. S. Challenger, Zool.*, **28**, 1-380.
1977. HARRISON (G. R.), BIGGS (D. C.) et MADIN (L. P.). — The association of Amphipoda Hyperiidae with gelatinous zooplankton. II. Association with Cnidaria, Ctenophora and Radiolaria. *Deep Sea Res.*, **24**, 465-488.
1940. HYMAN (L. H.). — The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora *Ctenophora* 1-726. New York and London. Mc Graw Hill Book Co. Inc.
1896. IVANTZOFF (N.). — Über den bau, die Wirkungs weise und die Entwickelung der Nesselkapseln der Coelenteraten. *Bull. Soc. Nat. Moscou*, N. S., **10**, 95-161 et 323-355.
1937. JACOBS (W.). — Beobachtungen über das Schweben der Siphonophoren. *Z. Vergl. Physiol.*, **24**, 583-601.
1860. KEFFERSTEIN (W.) et EHRLERS (E.). — Auszug aus den Beobachtungen über die Siphonophoren von Neapel und Messina angestellt in Winter 1859-60. *Nachr. Ges. wiss. Göttingen*, **23**, 254-262.
1984. KIRKPATRICK (P. A.) and PUGH (P. R.). — Siphonophores and vellelids. *Synopsis Br. Fauna*, (New Series), **29**, 154 pp.
1853. KÖLLIKER (A.). — *Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina*. Englemann, Leipzig.
1884. KOROTNEFF (A.). — Zur Histologie der Siphonophoren. *Mitt. Zool. Sta. Neapel*, **5**, 229-288.
1980. LAVAL (P.). — Hyperiid amphipods as crustacean parasitoids associated with gelatinous zooplankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **18**, 11-56.
1954. LELOUP (E.). — A propos des Siphonophores. Volume jubilaire Victor Van Straelen, Bruxelles, **2**, 643-699.
1908. LENZ (A. D.) et (VAN T.) RIEMSDIJK. — The Siphonophora of the «Siboga» Expedition. *Siboga. Exped.*, **9**, 1-130.
1853. LEUCKART (R.). — *Die Siphonophoren : eine zoologische Untersuchung*. Giessen.
1914. LOHMAN (L.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Zeit. wiss. Zool.*, **108**, 258-289.
1969. MACKAY (W. C.). — Sulfate regulation in jellyfish. *Comp. Biochem. Physiol.*, **30**, 481-488.
1964. MACKIE (G. O.). — Analysis of locomotion in a Siphonophore colony. *Proc. Soc.*, **B**, **159**, 366-391. — 1965. Conduction in the nerve — free epithelia of siphonophores. *Am. Zool.*, **5**, 439-453. — 1970. Neuroid conduction and the evolution of conducting tissues. *Quart Rev. Biol.*, **45**, 319-332. — 1973. Report on giant nerve fibers in *Nanomia*. *Publ. Seto Marine Lab.*, **20**, 745-756. — 1974. Locomotion, flotation and dispersal. In : *Coeleterate Biology. Muscatine et Lenhoff Eds. Academic Press*, 313-357. — 1978. Coordination in Physonectid Siphonophores. *Mar. Behav. Physiol.*, **5**, 325-346.
1963. MACKIE (G. O.) et BOAG (D. A.). — Fishing, feeding and digestion in Siphonophores. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **33**, 178-196.
1983. MACKIE (G. O.) et CARRÉ (D.). — Coordination in a diphyid Siphonophore. *Mar. Behav. Physiol.*, **9**, 139-170.
1967. MACKIE (G. O.) et MACKIE (G. V.). — Mesogleal ultrastructure and reversible opacity in a transparent siphonophore. *Vie et Milieu*, **18**, 47-71.
1972. MARGULIS (R. YA.). — Factors determining the large-scale distribution of siphonoph-

- res of the suborders Physophorae and Calycophorae in the Atlantic Ocean. *Oceanology*, **12**, 420-425.
1976. MARGULIS (R. YA). — New genera of the suborder Physophorae from the Indian ocean. *Zoologicheskii Zhurnal*, **55**, 1244-1246. — 1977. A new species of siphonophore *Moseria similis* sp. n. (Suborder Physophorae). *Zool. Zh.*, **56**, 1100-1103. (In Russian.) — 1980a. A redescription of *Tottonia contorta* and composition of the family Apolemidae (Siphonophora, Physophorae). *Zool. Zh.*, **59**, 342-348. (In Russian.) — 1980b. On the vertical distribution of siphonophores in the Worlds' Ocean. In *The Theoretical and Practical Importance of the coelenterates*, pp. 60-65, Zoological Institute AN SSSR, (In Russian). — 1982a. A new siphonophora *Rudjakovia plicata* gen. n., sp. n. (Coelenterata, Hydrozoa) From the polar basin and some notes on other siphonophores. *Zool. Zh.*, **61**, 440-444. (In Russian). — 1982b. Two new siphonophores from the Antarctic (Hydrozoa, Siphonophora). *Zool. Zh.*, **61**, 777-780. (In Russian). — 1984b. The dependance of vertical distribution of the Siphonophora of the World Ocean on the boundaries of water layers. *Zh. Obsch. Biol.*, **45**, 472-479. (In Russian). — 1988. Revision of the subfamily Clausophyinae (Siphonophora, Diphyidae). *67*, 9.
1985. MARGULIS (R. YA.) and ALEKSEEV (D. O.). — On the genus *Lensia* (Siphonophora, Calycophorae). *Zool. Zh.*, **64**, 5-15. (In Russian).
1963. McLAREN (I. A.). — Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive values of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **20**, 685-727.
1870. METSCENNIKOFF (E.). — Contribution à la connaissance des Siphonophores et des méduses. *Mém. Soc. Amis Sci. Nat. Moscou*, **8**, 295-370. — 1874. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeit. wiss. Zool.*, **24**, 15-83.
1949. METTEY (M.) et HAMON (M.). — Contribution à l'étude histologique du gastrozoïde d'*Abylopsis tetragona* (Otto). *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exptl.*, **38**, 267-301.
1953. MOORE (H. B.). — Plankton at the Florida Current. II. Siphonophora. *Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbean*, **2**, 559-573.
1924. MOSER (F.). — Die Larvalen Verhältnisse der Siphonophoren in neuer Beleuchtung. *Zoologica*, Stuttgart, **281** (73), 1-52. — 1925. Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar Expedition, 1901-03. *Dtsch. Südpol. Exped.*, **18**, Zool., **9**, 1-541.
1912. MÜNTER (H.). — Morphologie und Histologie von *Hippopodius hippopus*. Forskal nebst entwicklungsgeschichtliche Bemerkungen. Erfurt: 1-89.
1976. MUSAYEVA (E. I.). — Distribution of Siphonophores in the eastern part of the Indian Ocean. *Trudy Inst. Okean.*, **105**, 171-197.
1972. NIVAL (P.), NIVAL (S.), et PALAZZOLI (I.). — Données sur la respiration de différents organismes communs dans le plancton de Villefranche-sur-mer. *Mar. Biol.*, **17**, 63-76.
1964. PATRITI (G.). — Les siphonophores calycophores du Golfe de Marseille *Recl. Trav. Stn. mar. d'Endoume, Fasc. 51*, *Bull.* **35**, 185-258.
1953. PICKEN (L. E. R.). — A note on the nematocysts of *Corynactis viridis*. *Quart. J. Microsc.*, **94**, 203-227.
1967. PICKWELL (G. V.). — Gas and bubble production by Siphonophores. *Marine Environment Division*, San Diego, California.
1974. PUGH (P. R.). — The vertical distribution of the Siphonophores collected during the SOND cruise 1965. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **54**, 25-90. — 1975. The distribution of Siphonophores in a transect across the North Atlantic Ocean at 32° N. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **20**, 77-97. — 1977. Some observations on the vertical migration and geographical distribution of Siphonophores in the warm waters of the North Atlantic. *Ocean Proc. Symposium on warm waters Zooplankton*, **10**, 362-378, Nio, Goa. — 1983. Benthic siphonophores: a review of the family Rhodaliidae (Siphonophora, Physonectae). *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.*, **301**, 165-300. — 1984. The diel migration and distributions within a mesopelagic community in the North east Atlantic. 7. Siphonophores. *Progr. Oceanogr.*, **13**, 461-489. — 1986. Tropic factors affecting the distribution of siphonophores in the North Atlantic Ocean. In *Pelagic Biogeography*.
1986. PUGH (P. R.) and HARBISON (G. R.). — New observations on a rare physonect siphonophore, *Lychmagalma utriculata* (Claus, 1879). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **66**, 695-710. — 1987. Three new species of prayine siphonophore (Calycophorae, Prayidae) collected by a submersible, with notes on related species. *Bull. Mar. Sci.*, **41** (1), 68-91.

1980. PURCELL (J. E.). — Influence of Siphonophores behavior upon their natural diets : evidence for aggressive mimicry. *Science*, **209**, 1045-1047. — 1981. Dietary composition and diel feeding patterns of epipelagic Siphonophores. *Mar. Biol.*, **65**, 83-90. — 1981. Selective predation and caloric consumption of the Siphonophore *Rosacea cymbiformis* in nature. *Mar. Biol.*, **63**, 283-294. — 1981c. Feeding ecology of *Rhizophysa eisenhardtii*, a siphonophore predator of fish larvae. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 424-432. — 1982. Feeding of the siphonophore *Muggiae atlantica* (Cunningham, 1893). *J. Exp. Biol. Ecol.*, **62**, 39-54. — 1983. Digestion rates and assimilation efficiencies of siphonophores fed with zooplankton prey. *Mar. Biol.*, **73**, 267-261. — 1984a. The functions of nematocysts in prey capture by epipelagic siphonophores (Coelenterata, Hydrozoa). *Biol. Bull.*, **166**, 310-327. — 1984b. Predation on fish larvae by *Physalia physalis*, the Portuguese Man-of-War. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **19**, 189-191. — 1985. Predation on fish eggs and larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. *Bull. Mar. Sci.*, **37**, 739-755.
1978. ROGERS (C.), BIGGS (D. C.) et COOPER (R. A.). — Aggregation of the Siphonophore *Nanomia cara* in the Gulf of Maine : observations from a submersible. *Fish. Bull.*, **76**, 281-284.
1933. ROSE (M.). — Sur un Infusoire Foettingeridé parasite des Siphonophores. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **197**, 868-870
1951. ROSE (M.) and CACHON (J.). — *Diplomorpha paradoxa* nov. gen., nov. sp. protiste parasite de l'ectoderme des siphonophores. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **233**, 451-452.
1892. SCHNEIDER (K. C.). — Einige Histologische Befunde an Coelenteraten. *Jen. Z. Naturw.*, **27**, 339-462. — 1898. Mittheilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen. *Zool. Anz.*, **21**, 51-7, 73-95, 114-33, 153-73, 185-200. — 1900. Mittheilungen über Siphonophoren. V. Nesselzellen. *Arb. Zool. Inst. Wien.*, **12**, 133-242.
1966. SENTZ-BRACONNOT (E.) et CARRÉ (C.). — Sur la biologie du Nudibranche pélagique *Cephalopyge trematoides*. Parasitisme sur le Siphonophage *Nanomia bijuga*, Nutrition, développement. *Cah. Biol. Mar.*, **7**, 31-38.
1973. SKAER (R.). — The secretion and development of nematocysts in a Siphonophore. *J. Cell Sci.*, **13**, 371-393.
1967. STEPANJANTS (S. D.). — Siphonophores of the seas of the USSR and the north western part of the Pacific Ocean (in russian). In : *Opredeliteli po faune SSSR*, **96**, 1-216. *Izdatel'stvo Zoologicheskim institutom AN SSSR*. — 1975. Species composition and distributional pattern of Siphonophora of the Caribbean, Gulf of Mexico and adjacent waters of the Atlantic. *Trudy Inst. Okeanol.*, **100**, 96-126. (In Russian). — 1977. Siphonophora of the central part of the Pacific Ocean. In "Explorations of the Fauna of the sea" XX (XXVIII) Marine Plankton. (Systematics and Faunistics), pp. 54-81. (In Russian)
1954. TOTTON (A. K.). — Siphonophora of the Indian Ocean with systematic and biological notes on related species from other oceans. *Disc. Rep.*, **27**, 1-161. — 1965a. A synopsis of the Siphonophora. *London British Museum (Natural History)*, **8**, 1-230. — 1965b. A new species of *Lensia* (siphonophora; Diphyidae) from the coastal waters of Vancouver, B. C. and its comparison with *Lensia achilles* Totton and another species *Lensia cordata*. *Ann. Mag. Hist.*, **8**, 71-76.
1960. TOTTON (A. K.) et MACKIE (G. O.). — Studies on *Physalia physalis*. *Disc. Rep.*, **30**, 301-408.
1934. WEILL (R.). — Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. *Travaux 301-408. Sta. Biol. Wimereux*, **10-11**, 1-700.
1894. WILLEM (V.). — La structure des palpons de *Apolemia uvaria* Esch. et les phénomènes d'absorption dans ces organes. *Bull. Acad. Roy. Belg., classe Sci.*, **27**, 354-363.
- 1905a. WOLTERECK (R.). — Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks mit einem Abhangzur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. *Z. wiss. Zool.*, **82**, 611-637. — 1905b. Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. II. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, **106**-122.

ORDER SIPHONOPHORA

C. and D. Carré

pp. 523-596 in P.-P. Grassé (Ed)

Traité de Zoologies: Anatomie, Systematique, Biologie 3(2)

General Organization

Siphonophores are all, with the exception of the Rhodaliidae (Pugh, 1976), hydrozoans adapted to a colonial and pelagic life. They are made up of an association, along the stolon, of structures called organs or individuals according to the author. In fact, "all the world agreed on the choice, but all the world fight over the words" (Delage and Herouard, 1901) and the theories produced over more than a century concern whether a siphonophore is a colony with specialized individuals, or an individual with different organs.

Opinions diverge as to whether one considers the animals from the physiological or morphological point of view. In the former case, the idea of a unique individual is required as none of the structures of a siphonophore is capable of life in isolation, and all collaborate in a coordinated and integrated way for the life of a whole. From a morphological standpoint, in contrast, it is possible to homologise the gastrozooids with individual polyps of the hydra-type, or the nectophores with medusae, introducing therefore the concept of a colony to the make-up of the siphonophore.

We are tempted to define the siphonophore as some super-organism made up of an association of specialized individuals which, thereby, become comparable to an organ.

According to the adopted nomenclature the individuals, or organs, carried on the stolon are of 6 types: pneumatophore, nectophore, gastrozooid and tentacle, dactylozooid or palpon, bract and gonophore.

One distinguishes three sub-orders of siphonophores: the *physonects*, characterized by the presence of a small pneumatophore and numerous nectophores; the *cystonects*, defined by a large pneumatophore and the absence of nectophores; and the *calycophores*, which have only one or a few nectophores, but no pneumatophore.

Physonect siphonophores

In the adult stage the colonies most often measure several to dozens of centimetres in length, but exceptionally they can stretch to several, or even dozens of metres. The most typical are in the form of a garland made up of a hollow stem, or stolon, which bears the different individuals of the colony inserted in a groove which is considered to be ventral (fig. 157). The float or pneumatophore occupies the summit of this stem. The immediately subjacent region is where the swimming bells or nectophores are situated; they are most often arranged in two opposed rows and form the nectosome. The lower part of the stolon, which bears the other constituent elements of the colony associated into repetitive groups or cormidia, forms the siphosome. Each cormidium is comprised of a gastrozooid and its ramified tentacle; numerous bracts covering the stolon; several dactylozooids, each with a simple tentacle, or palpacle; and some male or female gonozooids made of racemes of gonophores.

The majority of physonects have two zones of budding; one situated below the float, which differentiates the nectophores; and the other above the siphosome, which buds off the cormidia. Thus, the oldest nectophores are situated towards the base of the nectosome, and the oldest cormidia are at the terminal end of the stolon. However, at the cormidial level, there exists the potential for budding of supplementary palpons, and also the renewal of bracts and gonophores.

Cystonect siphonophores

The cystonect siphonophores have a much simpler organization than the physonects (fig. 158). They possess a float, often voluminous, either simple or septate, but have no nectosome. The cormidia do not bear bracts but have sterile nectophores on a level with the gonozoooids.

Calycophoran siphonophores

These highly polymorphic colonies generally measure a few millimetres or centimetres in length, although certain species can reach a length of 1 or more metres. They are distinguished from the other two sub-orders by the absence of a float (fig. 159). They are composed of an anterior nectosome and a long stolon on which are inserted the regularly spaced cormidia separated by naked internodes.

The nectophores, most often one or two, but sometimes more numerous, are generally opposed or superimposed. With exceptions (Sphaeronectidae), there is a budding of new bells, with variability in the replacement amongst the species.

The cormidia, formed at the base of the stolon, are pushed back towards the distal part in proportion to their differentiation and their age. They are deprived of dactylozooids and comprised typically of : a pedunculate gastrozooid bearing a tentacle with tentilla; one or several gonophores; and a single bract or shield, covering the ensemble.

In the majority of the calycophorans, the terminal cormidia are detached before the maturation of the gonophore, forming a monogastric colony or eudoxid which leads an independent life and buds of several generations of gonophores.

MORPHOLOGY AND ANATOMY

The pneumatophore

The pneumatophore, or float, typical of physonects and cystonects, is a hollow vesicle of complex structure which is specifically variable. It is characterized by the presence of a gas-secreting tissue carpeting the base of the cavity and improperly named "aeriform ectoderm" (figs, 160, 162). Some preparations of *Nanomia bijuga* and *Physalia physalis* (Pickwell, 1967) have shown, in fact, that the gas contained in the pneumatophore is a mixture of a definite composition, very different from that of air. The characteristic element is carbon monoxide which can represent 80% of the total volume (in *Nanomia*). For a long time the chondrophores (velellids and porpitids) have been included in the Order Siphonophora. In fact, the float of these animals is deprived of a gas-secreting tissue. It is a simple cavity, connecting with the exterior, and thus the contents (80% nitrogen, 20-21% oxygen, according to Pickwell, 1967) probably correspond to that of air more or less impoverished of oxygen.

The typical structures of the pneumatophore, ectoderm and gas cavity, have the same origin in all species. A nodule, organised around an almost virtual cavity (= primary cavity) is differentiated at the planula stage as a result of ectodermal invagination (Carré, 1967) (fig. 161). The cells of this nodule have different destinies according to their position. Close to the pole of invagination, they form a very fine

epithelial layer which covers the definitive cavity of the pneumatophore and secretes a chitinous layer. At the opposite end, they proliferate into an unorganised mass which invades first the primary cavity then retracts into the basal region to form the aeriform ectoderm. Simultaneously, the ectoderm and endoderm of the planula are laid down against the bud of the pneumatophore, forming a triple envelope (two layers of endoderm, and one of ectoderm). Some radiating struts (septa) may join the two endodermal layers together (*Nanomia bijuga*, *Physophora hydrostatica*, *Rhizophysa filiformis*). Finally, in the most complex pneumatophore (*Rhizophysa filiformis*), the aeriform ectoderm gives off some extensions which insinuate themselves between the endodermal septa.

In the majority of species, the float cavity can communicate with the exterior by an apical pore, corresponding to the pole of invagination of the ectoderm at the planula stage (fig. 160). In some species, this pore disappears and is replaced by a baso-lateral orifice of neoformation (*Physophora hydrostatica*).

The aeriform ectoderm, which is the most peculiar tissue of siphonophores, has been little studied. The cytological observations that have been carried out simply show that it is made up of small cells with very dense cytoplasm to which are added, in the most complex pneumatophores, some giant cells. These latter cells, of unknown function, can measure several millimetres (*Anthophysa*), and have digitate processes extending toward the gastrovascular cavity (*Rhizophysa filiformis*) or penetrating into the endodermal septa, occasionally partitioning this cavity (*Physophora hydrostatica*, *Nanomia bijuga*) (fig. 162). They are made up of large strands of cytoplasm each containing a nucleus of aberrant form, which can be identified only by its affinity for nuclear stains. Their absence from certain pneumatophores indicates that they ought not to be directly tied to gas secretion. Their situation between the gastrovascular cavity, where the nutritive fluid floes, and the aeriform cells proper makes us think that they might be storage structures for the essential metabolites.

Only Copeland (1968) has studies the aeriform tissue of a siphonophore (*Physalia physalis*) with an electron microscope. He has shown a polarity of cells, with numerous mitochondria, in groups aligned with the cavity of the pneumatophore, but has not obtained information on the mode of gas secretion.

The stolon

The stolon, formed as part of the mid region of the larva, is a hollow ecto-endodermal shaft along which are representatives of all the individuals.

In transverse section, the stolon is bilaterally symmetrical, particularly at the ectodermal level. By convention, the face hollowed by a groove, in which are inserted the components of the colony, is called ventral. In the relaxed state the ventral groove follows on from a budding zone where the stolon is cylindrical. When the animal contracts, this budding zone is shortened becoming rectilinear on the calyphores, but, in the physonects, the contraction of the stolon is accompanied by a torsion movement and the individuals then appear to be distributed in a helix.

The structure of the stolon has been the object of confused and contradictory descriptions (Delage and Herouard, 1901). This is due to the fact that the mesogloal lamella does not form a smooth cylinder but develops some very high crests which penetrate deeply into the ectoderm at a point that can be thought of as a delamination of this layer (fig. 163 A).

The ectoderm is formed almost exclusively of myoepithelial cells deprived of flagella. Towards the exterior, the very flattened epithelial region always contains a nucleus, some cortical granules and some mitochondria. Between the epithelial poles,

one observes some desmosomal septa close to the external surface and some very deep, gap-like, junctions. The contractile region of the ectodermal cells of the stolon is well developed (fig. 163A). It is made up of some smooth myofibrils, arranged longitudinally with respect to the axis of the stolon. The stock of myofibrils of a single cell is divided by some folds of the cellular membrane and by mesogloal crests, into a dozen sub-units which confer a stratified aspect on the musculature. From the functional point of view, this partitioning in the dense layer of myofibrils probably allows a nutritional system comparable to that of the triads in striated muscle.

The ectoderm shows here and there, on the surface, some sensory cells of mechanoreceptor type with an external pole formed by the association of a cnidocil, encircled by a corona of stereocils. The cells often have a direct synaptic connection with the neighbouring myoepithelial cells enabling a simple reflex arc between the two elements, the existence of which has already been signalled amongst the coelenterates. One observes equally some interneurons, always located close to the surface of the stolon, with prolongations of small diameter (1-2 μm) forming a superficial network with numerous chemical, neuro-neuronal and neuro-effector synapses (fig. 164).

On the opposite side to the ventral groove, Korotneff (1884), then Schneider (1892), found, in physonect siphonophores, a longitudinal cord which they identified as two superimposed giant axons. Electron microscopy and electrophysiology have confirmed, not only in the physonects (Mackie, 1973, 1978) but also in the calycophores (Mackie and Carré, 1983) the existence and nature of this cord. It is made up of two, united axons, of 6-50 μm diameter, according to the species, which run through the stolon for its entire length, and show, here and there, synaptic junctions with the surrounding cells (fig. 163B).

The endoderm of the stolon is reduced to a slightly developed layer, deprived of nervous structures. At the base of the cells, some smooth myofibrils form a circular contractile system which seems to be associated with slow peristaltic movements. The nutritive current which circulates in the cavity of the stolon is maintained by the incessant beating of cilia.

It is necessary to note that in some physonects (*Physophora, Athorybia*), and cystonects (*Physalia*), the stolon is profoundly modified forming a large disc on which the cormidia are inserted.

Swimming bells

The swimming bells or nectophores are absent in the cystonects and in an aberrant physonect *Athorybia*. In the other siphonophores they are situated on the anterior part of the stolon – their number being very variable. Numerous in the physonects, where there can be several hundred; while there are only a few, sometimes only one in the calycophores. In the majority of species they are caducous organs, renewable by budding, and follow precise modalities.

The presence of an exumbrella epithelium; of a subumbrella with striated musculature; of a cathamnal lamella; and radial and circular canals; of a double ring of nerves, and a velum, characterises undisputedly the locomotory nectophores as medusoid individuals. They differ most obviously from the medusae of other cnidarians by their bilateral symmetry and, particularly, by the absence of manubrium, mouth, gonads and tentacles, and sensory organs of the ocellus or statocyst type (fig. 165).

The swimming bells are highly polymorphic according to the species, and polymorphism can be observed in a single species between some homologous nectophores, but of different order, as in the genus *Sulculeolaria* (Carré, 1979).

With bilateral asymmetry is associated some unequal radial canals. One distinguishes two lateral canals, which sometimes have a sinuous course (*Sulculeolaria*, *Rosacea..*), and a dorsal and ventral canal in the plane of symmetry, which most often are not equally developed. The junction point of the radial canals is only exceptionally situated at the apex of the nectosac (*Sphaeronectes gracilis*). In the anterior nectophores of the calycophores, this junction is almost always deflected onto the ventral face at the level of the insertion of the stolon. At this point it develops also a blind-ending endodermal diverticulum, the somatocyst or oleocyst, which is a reserve organ. All the swimming bells of siphonophores show, close to their insertion onto the stolon, a cavity, the hydroecium, which can be only a slight depression (in some physonect siphonophores) or, in contrast, a deep gutter in which the stolon lies completely when retracted (*Abylopsis*).

The exumbrella is a monostratified epithelium made up of a single type of very flattened polygonal cells (thickness 1 µm), nonmuscular, interconnected by desmosomal septa and by gap-type junctions and isolated from other tissues by a thickened layer of structureless mesogloea (fig. 166). In the calycophores, the exumbrella is deprived of nerves. In the physonects, one or two networks of bulk neurons (fig. 166) branch out in a clearly defined region of the exumbrella, while the outer regions are totally aneural.

Electrophysiological studies (Mackie, 1965) have allowed us to establish that, by the absence of neural structures, this epithelium is an excitable tissue capable of propagating depolarisations in all direction, without ever giving rise to action potentials. The electrical activity has since been found in the epithelium of medusae, ctenophores and larval stages of invertebrates and allows the definition of these aneural tissues as neuroid conduction.

The subumbrella is made up of a layer of flattened myoepithelial ectodermal cells, drawn out in a direction perpendicular to the axis of the nectophore and showing a duality of structure. Towards the subumbrella cavity the cells are epithelial in character (fig. 167). Towards the mesogloea, they contain some myofilaments that are not associated into bundles as in other striated muscles, but form a single contractile plate which extends all around the basal surface of the cells. Each cell of the subumbrella of this type has a single myofibril composed of more than 2000 protofibrils. It is possible that the laminated form of these cells allows some exchange between the contractile elements and the other cell components without muscular divisions.

The myofibrils show the classical sequence of anisotropic and isotropic bands due to the alternate disposition of the actin filaments and of myosin, distributed, in transverse section, in a hexagonal form. Here and there, most often on the face of the 'Z' striae, the sarcoplasmic membrane is invaginated and develops some tubules between the protofibrils (fig. 167). Their contents are identical to the mesogloal lamella which separates the subumbrella from the cathamnial lamella. No communication between these tubules and the reticulum, which will allow us to establish absolutely their homology with the triads of other striated muscles, have been observed.

Around the cavity of the bell, the striated cells form a muscular collar, continuous with the circular fibres. They are connected, one to another, by some junctions, which by their situation and their structure are comparable with, if not

identical to, the intercalary discs of cardiac muscle (fig. 167). These junctions, which unite the terminal sarcomeres of two contiguous cells, are always perpendicular to the myofilaments and situated on a level with the 'Z' striae. Their shape is approximately circular and their diameter corresponds to the thickness of the muscular layer. In sections perpendicular to the wall of the nectophore, these actin filaments of the terminal sarcomeres of two contiguous cells fasten to a single intercalary disc. In tangential sections passing through the flattened plane of the cells, one observes that the ensemble of myofibrils of a cell terminate on several discs forming a staircase gear.

Two other types of cellular contacts have been described between the cells of the subumbrella; some desmosome septa connect the epithelial poles and some gap-junctions (Bassot *et al.*, 1978) between the contractile regions, which have been interpreted as sites at resting potential allowing intercellular coupling. In effect, the subumbrella, which is totally deprived of nerve cells, transmits like the exumbrella, by multi-directional depolarisations that propagate waves of contraction of opening [?] toward the apex of the bells (Mackie, 1970). The subumbrella epithelium is an example of a myoid, aneural conductive tissue.

The cathamnal endodermic lamella, stretching between the radial canals and the circular canal, is flattened against the subumbrella. It is separated from the exumbrella by a thick layer of mesogloea (fig. 167). The essential function of this layer seems to be the transference of metabolites from the canals to the myoepithelial cells. However, electron microscope observations of some smooth muscle fibres, extending along the major axis of the nectophore, and of cellular bridges directly connecting the cathamnal lamella to the subumbrella, demonstrate a role in locomotion, equally expressed by the existence of aneural transmissions.

The velum, totally epidermal, is made up of extensions of the subumbrella and exumbrella. The striated musculature forms a ring of circular fibres and of smooth epithelial cells developing an antagonistic system of radial fibres.

The mesogloea of the nectophores is a structureless, well developed lamella between the exumbrella and the cathamnal lamella, but is reduced to a very thin layer, comparable to a basal membrane, between the cathamnal lamella and the subumbrella (fig. 167). As in all cnidarians, it is made up of an interfibrillar substance rich in water and mucopolysaccharides, and some fibres, dispersed as a network or forming a mat between the membranes of the epithelial layers.

Mackie and Mackie (1967) distinguished, in *Hippopodius hippopus*, two types of fibre identified as collagen and elastin fibres. Gladfelter (1973) drew attention, in *Diphyes dispar*, to a network of radial filaments connecting the exumbrella to the cathamnal lamella. Our electron microscope and *in vivo*, with phase contrast, observations confirm these observations and extend them to physonect siphonophores. Moreover, in the physonects, undulating long fibres can traverse the mesogloea layer. These fibres resemble the oxytalane fibres defined by Fullmen (1958) but their identification has not been confirmed by a histochemical study (fig. 168).

The mesogloea of cnidarians is produced by the ectodermal and endodermal layers; fibrinogenesis being a secondary product on the outside of the cells (Bouillon and Coppois, 1977). In siphonophores, in the zone where a thick layer of mesogloea can be developed in a few hours, one sees cellular junctions of a special type. The membranes of the ectodermal and endodermal cells when touching separate at regular intervals and form some swellings, whose contents, at first uniformly dense, become progressively fibrous before being liberated into the mesogloea at the time when the

layers separate (fig. 169). These images, observed uniquely in the buds of bracts or nectophores, seem to correspond to phases of accelerated production of the mesogloea.

The nectophores of siphonophores have a double nerve ring bordering the circular canal. The internal ring is formed, as in medusae, by the association of mechanoreceptors and interneurons. In the external ring, one has observed in *Chelophyses appendiculata* (Mackie and Carré, 1983) some secretory cells of steroidogenic type associated with the neurons of the ring by means synaptic (fig. 170A).

In the physonect siphonophores the nerve rings of the nectophores are joined to the stolon by an exumbrella nerve tract. A comparable connection has been found recently in a calycophoran (Mackie and Carré, 1983), in the epithelium of the hydroecial cavity (fig. 170B).

Bracts

Bracts are foliaceous lamellae always composed of an unstratified ectodermal lamella, a thick layer of mesogloea, and an endodermal blind-ending canal which, in certain calycophores, can ramify into several branches (*Prayidae*), or is dilated into a reserve organ, the phyllocyst. Most importantly they are protective organs from which the name shield, by which they are sometimes known, is derived. They participate also in the floatation of the colonies and the larvae, and can be reserve structures (particularly in the eudoxids of calycophorans) or active swimming organs (*Athorybia*). Finally, their tactile properties (epithelium with nervous conduction) allow their consideration as supplementary sensory regions (Mackie, 1978).

The polypoid or medusoid origin of the bracts always has been controversial. Woltreck (1905), then Moser (1924), have concluded a medusoid nature for the bracts on the basis of the fact that the calycophoran larvae first differentiates a swimming bell, and the siphonula larva a bract; these two organs coming to be homologous. In effect, recent knowledge of a large number of developing larvae shows that certain calyconulas develop a bract like that in siphonulas (*Abylopsis tetragona*, *Bassia bassensis*) while certain siphonulas first differentiate a larval nectophore (*Halistemma rubra*). In addition, the organogenesis of the bracts does not show any trace of the typical medusoid nodule as in the first stages of development of all swimming bells. The bracts differentiate as part of a simple ecto-endodermal evagination. However, there exist some aberrant physonect siphonophores, deprived of typical swimming bells which swim thanks to a corona of foliaceous locomotory lamellae surrounding the pneumatophore (*Athorybia*).

Gastrozoooid and tentacle

Each cormidium possesses a nutritive polyp, the gastrozoooid, sometimes called a siphon, comparable to a hydrozoan polyp in which the corona of peribuccal tentacles has been replaced by a long basal tentacle (fig. 172). Münter (1912), Ehle (1913), Mettey and Hamon (1949) have studied the histological structure of the siphonophore gastrozoooid and we have confirmed and elaborated their studies using ultrafine sectioning.

Between the ectoderm and endoderm, the mesogloea layer is slightly developed and comparable to a basal membrane. All the endodermal cells are of the epithelio-musculo-glandular type with, at the apical pole, ciliation, which shows a coordinated and incessant movement and, at the basal pole, some smooth myofibrils which form a collar of circular fibres. The secretions are either of a spumous type (in

the buccal and mid region) or of a spherulose type (particularly in the gastric region) (fig. 173). Frequently the endodermal surface is augmented by the formation of longitudinal folds corresponding to the 'hepatic stripes' of earlier authors.

The ectoderm consists, in the buccal and mid regions, of flattened, ciliated myoepithelial cells, whose contractile bases form a collar of longitudinal fibres antagonistic to the endodermal fibres. Here and there, some mechanoreceptors and neurons, always situated close to the mesogloea, form a diffuse network; except in the zone of insertion of the gastrozooids onto the stolon where they are grouped into a disorderly layer (Grimmelikhuijzen *et al.*, 1986).

At the base of the gastrozooid, the ectoderm is thickened into a cnidogenic swelling, or stinging swelling, consisting solely of cnidocytes, [we call the cnidocyte the assemblage of the stinging cell and cnidocyst, the capsule and its filament which is at first extracapsular then intracapsular (see also Watson and Richard, 1988)] often of large size, at various stages of development (fig. 174). Early zoologists, in particular Iwantzoff (1856) and Schneider (1900) have studied this swelling in an attempt to understand the function of the nematocysts of cnidarians, whose very high degree of structural organisation intrigued them. However, the interpretation given by these earlier authors as to the intracapsular or extracapsular origin of the cnidocystic filament are often contradictory, and the picture they left has had to be confirmed by recent results acquired by *in vivo* observations using phase contrast or electron microscopy (Carré, 1972; Carré and Carré, 1973; Skaer, 1973). The secretion of the cnidocystic capsule by the Golgi apparatus, then of a long extracapsular filament having the morphology of the definitive filament (isodiametric in isorhizas; with an inflated base in stenoteles; with two spherical swellings in birhopaloids, etc.) has been followed *in vivo* (fig. 174B). When the secretion of the filament is completed, this bends back like the finger of a glove at its free extremity and invaginates completely, with 2-3 hours, into the interior of the capsule (fig. 174B). Electron microscopy shows that this invagination is accompanied by a torsion and a folding in three ways, that confers on the filament, which initially is cylindrical (if one excludes the different bases of the various categories of cnidocysts), the now classic structure, illustrated for the first time by Picken (1953).

The majority of the cnidocysts of the stinging pad of each gastrozooid are destined to replace the nematocysts of the associated tentacle (fig. 172). However, some migrate between the ectodermal cells as far as the buccal region of the gastrozooids, while others, in the physonects, migrate towards the nectophores and bracts, both of these being armed with nematocysts but deprived of a proper cnidogenic region.

The tentacle of a siphonophore is made up of an ecto-endodermal hollow axis which, in a relaxed state, can measure several metres in length in the largest species. This axis shows, at regular intervals, some fine lateral ramifications, the tentilla, comprised of a peduncle, a cnidoband and a terminal part, most often filamentous.

The axis of the tentacle and the peduncle of the tentilla have the same structure. In addition to the important development of a collar of longitudinal, ectodermal, smooth muscle fibres, they show the presence of very numerous sensory cells of the mechanoreceptor type (Carré, 1975). In fact the majority of these sensory receptors in siphonophores are distributed on the tentacles which appear thus, not only as organs of capture and defence, but also as a network for the exploration of the environment surrounding the colony.

The cnidoband is the most unique part of the tentillum. It always consists of very numerous nematocysts (Chun counted 1164 in a single tentillum of

Stephanophyes superba), arranged in a strict order. All the cnidobands of calycophorans show the same organisation, specific variations being only in the number, size, and sometimes the type of nematocysts (fig. 175A). In contrast, in the physonects, the tentilla have a very diverse organisation, although with the constant presence of a spiral cnidoband bearing the majority of the nematocysts (fig. 175C). It is necessary to point out that in these siphonophores the tentilla of the tentacle of the primary gastrozooid have a larval character and are very different from the adult tentilla (fig. 175B).

Leuckart (1953), Korotneff (1884), Chun (1891), and Schneider (1892) have studied the histology of tentilla and Delage and Herouard (1901) made a synthesis of their observations into a plan of the cnidoband in calycophores, which none of the authors had done before. In these works, the types and distribution of the nematocysts always had been precisely studied. In contrast the other types of cells, also ectodermal (glandular cells, bow-shaped cells, giant cells, hyaline layer of earlier authors), as well as the endodermal ones, necessitate a re-examination. The study of their differentiation appears to us to be the simplest way to understand the organisation of the tentilla. The first buds are some short ecto-endodermal swellings at the base of the tentacles. A constriction forms at 2/3 the length of these swellings separating a basal region, which will form the peduncle and cnidoband, and a terminal region, which will give rise to a terminal filament. The nematocysts migrate into these buds from the stinging swelling on the gastrozooid, where they are differentiated (fig. 175).

The endoderm of the initial bud of the tentillum develops a canal which traverses the cnidoband and extends into the terminal filament. The mesogloea around this canal has two specialised regions, formed by a network of collagen fibres and corresponding to the elastic ligaments of earlier authors (fig. 176). The ectoderm keeps the commonplace epithelial characters on the lower surface of the cnidoband. On the upper surface it is separated from the mesogloea by an array of nematocysts and reduced to a layer of very flattened cells with dense granules, described by our predecessors as a glandular layer. The cnidocils penetrate this epithelium to which they are connected by desmosome septa. We have not been able to find, using electron microscopy, the bow-shaped cells and the hyaline layer observed by Chun.

The terminal filament of the calycophoran tentillum is a very contractile structure. It bears some desmonemes and pairs of rhopalonemes alternating regularly, and ends in a rosette of desmonemes. The rhopalonemes, always in pairs, are found only in siphonophores.

During differentiation of the physonect tentillum, one can follow *in vivo* as in the calycophoran tentillum, the progressive insertion of nematocysts into the ecto-endodermal bud. It is probable that the same organisation of the base, with an endodermal canal, a layer of mesogloea with two elastic bands, and an ectoderm covering the cnidoband, is found in these tentilla. In addition to the cnidoband frequently being coiled, never seen in calycophores, the physonect tentillum often shows a basal involucrum, formed by a fold of ectoderm, and possessing either a simple terminal filament, as in the calycophores, or several terminal filaments (fig. 175C), or some filaments associated with a terminal ampulla devoid of nematocysts.

The problem of innervation of the tentilla, and the means of control and release by simultaneous evagination of the nematocysts, has not been clarified. Only some hypotheses can be proposed. The sensory cells and the neurites are very numerous in the tentacle proper, and in the peduncles of the tentilla. In contrast, in the cnidoband the nervous elements are located only close to the elastic ligaments at the base of the cnidoband (fig. 176). Nevertheless, the functioning of the tentilla seems to

be controlled by the nervous system. In particular, a single stimulus does not have the same effect according to the nutritional state of the animal.

Weill (1934) has produced an inventory of the nematocysts present of siphonophores. Rhopalonemes, desmonemes and anisorhizas are always present in the calycophores and in the physonects but only the rhopalonemes are exclusive to the two sub-orders. A very particular category, the birhopaloids, has been found uniquely in *Apolemia uvaria*.

Dactylozooids and palpacles

Dactylozooids are the excretory organs having also an accessory role in digestion, but without participating in the ingestion of the prey. They bear, at their base, a simple contractile tentacle, deprived of tentillum and armed with nematocysts. They are known under a variety of names, e.g. cystozoooids, cystons, and palpoms. Haeckel called palpoms the non-opening dactylozooids and cystons those which had a terminal orifice. In fact, this distinction seems to be without basis as all the dactylozooids are provided with an excretory pore, with the exception of the blastostyles associated with cystonect gonophores.

Dactylozooids are absent in calycophores, with the exception of *Stephanophyes*. In the cystonects, only blastostyles can, perhaps, be homologous with the dactylozooids. In the physonects, there are always several per cormidium.

Willem (1894) studied the histology of the dactylozooids of *Apolemia uvaria* and demonstrated the digestive and excretory functions, confirmed by Mackie and Boag (1963) in *Nanomia*. The first stages of digestion are extracellular in the gastrozoooidal cavity, followed by intracellular digestion in the walls of the gastrozooids or dactylozooids. The waste products are ejected from the mouth of the gastrozoid in the case of large pieces, and by the excretory pore of the dactylozoid for the smaller agglutinated particles.

Gonophores

Gonophores are small medusae of eumedusoid type having an astomous manubrium containing either spermatozoa, or one or several eggs. The differentiation of the gonophores, the modality of their replacement, as well as gametogenesis, is described in the chapter on reproductive biology.

REPRODUCTIVE BIOLOGY

The first works on the development of siphonophores date from the second half of the 19th century. Successively, Gegenbaur (1853), Haeckel, (1869), Chun (1882), Fewkes (1885), Woltereck (1905a) and Lohman (1914) have described the larval stage of various species. But the publications of this period are dominated by the remarkable memoir of Metschnikoff (1874) which, even today, by the precision of his observations and by the originality of his views, remains a base line for all studies of the embryology of siphonophores.

GAMETOGENESIS

Reproductive organs

In the physonect siphonophores each cormidium on the stolon differentiates some male and female sexual medusoids (= gonophores), either isolated (*Cordagalma cordiformis*), or associated into racemes or gonodendra (*Halistemma rubrum*) (fig. 177A). The medusoid nature of the male gonophores always is evident, with a typical

umbrella and a mouthless manubrium within which the spermatozoa are differentiated. The female gonophores, in contrast, can sometimes be greatly modified, with the total disappearance of the exumbrella (*Halistemma rubrum*) (fig. 177C). In all cases, the manubrium of the female gonophore contains only a single egg. At the maturation of the eggs or spermatozoa they are released into the sea while the bell of the gonophore is detached and degenerates. Details show that the same cormidium forms successively numerous male and female gonophores.

In the calycophoran siphonophores, each cormidium carried on the stolon differentiates, most often, a single gonophore at a time, either male or female. The female gonophores always contain several eggs (2 to scores). Before the maturation of the gametes, in the majority of species, the terminal cormidia of the colony become detached and give rise to the eudoxid form by the association of a gonophore, a bract, and a gastrozooid with its tentacle (fig. 177B). The eudoxid perhaps can be considered as a monogastric colony leading an autonomous life. Before the release of the gametes of the first gonophore, a replacement gonophore appears. We have been able to follow, in culture, the formation of eight successive gonophores with a more or less regular alternations of sexes, in a single eudoxid of *Chelophysa appendiculata*.

In several calycophorans the eudoxid stage does not exist. Each cormidium differentiates either a single gonophore (Sulculeolariinae) or several (Hippopodiidae) which remain attached to the stolon after the release of the gametes before degenerating. Finally, in the Prayidae, one can observe on the cormidia of the same species, the budding and maturation of several generations of gonophores which do not detach from the stolon, or find in the sea either groups of cormidia living isolated from the colony, or true monogastric stages.

In the cystonects, racemes of gonophores, sometimes associated with an asexual nectophore (*Physalia physalis*), have been described, but the observations are always very incomplete (Totton, 1960, 1965). One can simply say that the cystonects are the only dioecious siphonophores.

Oogenesis and release.

In the calycophoran siphonophores, to begin with one sees between the bract and the gastrozooid of each cormidium, the formation of a medusoid nodule which develops into a small bell provided with an ecto-endodermic manubrium. According to our observations, the primordial cells of the egg appear in the ectoderm at the extremity of the manubrium (fig. 178D,E). During the very rapid oocyte growth, the oocytes deform the internal face of the ectoderm and are progressively enveloped by endodermal sheets through which are transmitted the metabolites for vitellogenesis (fig. 177G). At the end of oogenesis, each egg remains attached to the ectoderm only by a very small circular zone, where the release opening will be pierced (fig. 177F).

According to Benasso and Benasso-Stroiazzo (1976) in *Muggiae kochi*, dozens of gonocytes appear in the manubrium, but only 5 or 6 develop to maturity. Our observations partially invalidate these conclusions. The number of eggs in each gonophore effectively can decrease, but this is always the result of unfavourable conditions. Under optimal conditions, all the oocytes formed are released.

In the physonect siphonophores, one sees at first the oocytes in the ectoderm of the gonodendra, and later the formation of a medusoid nodule, then a gonophore, sometimes very modified, around each oocyte. The situation then is the reverse of that formerly reported from our observations on the calycophores where the formation of the medusoid always precedes the emplacement of the oocytes.

In all siphonophores, the release of the polar body occurs before spawning. In the physonects, the single egg of each gonophore is liberated thanks to the opening of a sphincter muscle situated in the manubrial ectoderm. In the calycophores, all the eggs of the same gonophore are released simultaneously, each having an orifice proper.

At the cytological level, beyond the duality of the common structure of all cnidarian eggs, i.e. with a very thin cortical zone (containing the nucleus and some cytoplasmic organelles), and an endoplasmic vacuolar region, where the vitelline reserves are found, it is necessary to note the polarity of the siphonophore eggs. This is manifest from the first stages of oogenesis by the eccentric position of the nucleus, which always is situated on the side of the future release opening (fig. 177H). After meiosis, the structure of even the nucleus is polarised: its membrane develops, in the direction of the plasmic membrane, some digitations, at the level of which are concentrated the majority of the nuclear pores (Carré and Sardet, 1981). Opposite to these digitations, the egg cortex shows a depression, seen *in vivo* (fig. 179B), which is characterised, under the electron microscope, by the absence of cortical granules, which always are abundant on the remainder of the surface. Finally, a circular appendage, of paracrystalline character, and morphologically independent of the egg which secreted it during oogenesis, caps the pole of maturation in all the siphonophore eggs at the moment of release (Carré and Sardet, 1981) (fig. 178A,B,C).

Spermatogenesis

Spermatogenesis in the ectoderm of the manubrium of the male gonophores is classic (Carré, 1979). It results in spermatozoa of primitive type, but then the axial symmetry is altered by the presence of a long antero-posterior striated rod, connecting the anterior pole of the nucleus to the pericentriole apparatus. This rod is subtended by a large vesicle of Golgi origin (fig. 179E) (Carré, 1984).

FERTILISATION

In all species fertilisation is external. The very transparent eggs, with sparse reserves, are of a relatively large size (300-500 µm depending on the species).

The first stage of fertilisation is the attraction of the spermatozoa by the eggs. Contrary to other known cases, the chemoattraction is neither diffuse, nor from cortex [?] nor from periovular envelopes [?] (the case for species with internal fertilisation) but from the cupule put into place during oogenesis which caps the pole of maturation (Carré and Sardet, 1981) (fig. 178A,B,C,D). When one detaches this cupule, chemotaxis is abolished in the vicinity of the egg but maintained around the cupule. No case of interspecific attraction has ever been observed.

The attractant is a protein with a molecular weight of 20-30 KD, very stable, not denatured by heat (for temperatures < 200°C) or by acid treatment (Cosson *et al.*, 1986). Some cupules preserved for five years, dehydrated [?], on slides, had retained their attractant power. In normal sea water, the spermatozoa respond to the presence of the cupule in passing with a looped swimming motion which is almost rectilinear due to some asymmetric beats (Carré and Sardet, 1981). This change causes the sperm to circuit the cupule without being immobilised or agglutinated. This response is inhibited in calcium-free seawater.

The cupule of the eggs of siphonophores equally induces the acrosomal reaction. Whereas the spermatozoa of all the Cnidaria have been considered to have

been deprived of an acrosome, it has been established that, in the Siphonophora, the spermatozoa attracted by the cupule in the vicinity of the pole of maturation can show some profound morphological modifications with exocytosis of the acrosomal vesicle and rupture of the striated antero-posterior rod whose terminal part becomes the perforation of the acrosomal process (Carré, 1979, 1984) (fig. 178E). The fusion of the spermatozoa with the ovule is via the extremity of the acrosomal process (fig. 178F). The egg-spermatozoa fusion is only observed at the level of the depression covering the female pronucleus, which is a predetermined site for fertilisation. There is not a fertilisation membrane but a local exocytosis at the periphery of the site of fertilisation results in a mucous formation which must prevent polyspermy.

SEGMENTATION AND GASTRULATION

According to the authors of the last century and the beginning of this century, the segmentation of siphonophore eggs results in a solid mass, considered to be a ‘true morula’, formed by identical cells. Gastrulation by secondary delamination reorganises the cells of the morula and isolates an external layer, the outline of the ectodermal layer, and an internal mass of cells containing vitelline reserve and considered as the “primary endoderm”. In the course of development, at the planula stage, a second endoderm generation, whose origin was shown in a confusing and contradictory manner, forms the endodermal layer or “secondary endoderm” while the primary endoderm degenerates.

Our conclusions, based on optical and electron microscope studies, differ considerably. According to us, up to the 32 blastomere stage, the segmentation is total and equal (fig. 179A,B,C,D). This stage is arrived at by a series of mitoses effectively following radial planes and delimiting blastomeres identifiable by their position and their structure. Each blastomere is made up of an external cap, containing the nucleus and the cellular organelles, and an internal region containing only the vitelline reserves. Following the definitions of Dawyoff (1928) this stage represents, perhaps, the sterroblastula. After the 32 blastomere stage the segmentation becomes partial and superficial. Only the cytoplasm of the cortical region continues to divide in unison with the nuclei while the internal cytoplasmic mass containing the vitellus shows no mitoses. The sterroblastula stage is succeeded by a periblastula one made up of an external layer of plate cells enveloping a mass of nucleate vitellus divided by the first planes of cleavage (fig. 179E,F).

Gastrulation is an unobvious phenomenon and results from a primary-type delamination: certain cells of the embryo divide in tangential or oblique planes with regard to the surface of the larva and isolate an endodermal later and some endodermal cells, against the surface of the ectoderm (fig. 179G,H).

During the passage to the planula stage, certain endodermal cells remain where they were formed, multiply and give rise to a continuous layer that plates the ventral surface of the larva (the face which, by convention, is where the larval organs will appear). Other endodermal cells, reduced to a nucleus surrounded by a little cytoplasm, migrate between the vitelline vesicles, in a way comparable to the release of the endodermal elements into the blastocoel of a coeloblastula. They correspond to the primary endoderm of other authors. The stages of mitosis of these cells is often observed and it is probable that ultimately they are integrated into the endodermal layer.

The ideas of a true morula and of two successive generations of endoderm in the embryos of siphonophores will, in our opinion, have to be abandoned. The endodermal cells are isolated at the sterroblastula stage by a first stage delamination.

THE PLANULA

The development of all siphonophores passes through a planula stage. The ciliated ectoderm is formed by totally identical cells. The endoderm is limited to a layer on the ventral face and to some cells dispersed in the vitellus. There is no outline of the gastrovascular cavity, the interior of the larva being entirely occupied by the reserves.

The planula stage is very fleeting. Less than 24 hours after gastrulation the typical structures of the calyconula or siphonula larvae appear. To this fact, and in contrast to that observed in hydrozoan planulae, one does not observe the laying down of the adult-type cells. The ectoderm and endoderm remain comprised only of cells of embryonic character.

LARVAL DEVELOPMENTS

After the planula stage, the siphonophore development shows some specific characters. Beyond the dichotomy between the calyconula larvae, typical of the calycophores, and the siphonula larvae of physonects and cystonects, there is, in each type, some morphologically very distinct larvae depending on the order of appearance and disposition of the larval organs.

Calyconula larvae

Schematically, the larval development of the calycophoran siphonophores is very simple. The anterior region of the planula differentiates a unique structure, the larval nectophore. The posterior region evolves into a gastrozooid referred to as "primary", with a tentacle. Finally, the middle part of the embryonic body progressively narrows to a hollow axis, the outline of the stolon, on which are budded the adult organs (fig. 180A-F).

Earlier authors considered the larval nectophores as appearing always in a mid-ventral position and drew attention to the argument for its distinction from the pneumatophore of the siphonulas which always developed, according to them, at the apex of the planula. In fact, our knowledge of a great number of developments has shown that the nectophore of the calyconula can appear in various embryonic regions. If it is true that often, in all Diphyidae for example, the larval bell is developed in a mid-ventral position (fig. 180B), it can also be formed close to the apex of the planula (*Sphaeronectes irregularis*) (fig. 181H) or, in contrast, close to the posterior pole (*Lilyopsis rosea*) (fig. 180I). In all cases, the nectophore differentiates as part of an ectodermal medusoid nodule isolated by delamination.

The morphology of the calyconula nectophores varies according to the species. The most frequent shape is shown by the family Diphyidae with a tall, bilaterally symmetrical bell, hollowed by an hydroecial cavity in which lies the primary gastrozooid (fig. 180D,E,F). In the Abylidae, the larval nectophore is angular; in the Sphaeronectidae, Hippopodiidae and Prayidae it is globular. It always has an endodermal diverticulum, the somatocyst, a reserve organ, which extends into the mesogloea, originating from the insertion zone of the bell onto the remainder of the embryonic body (fig. 180D,E).

During differentiation of the nectophore, the posterior region of the larva forms the primary gastrozooid. The gastrovascular cavity is hollowed in proportion to the utilisation of the reserves. At the opposite end to the mouth, which opens at the posterior end of the planula, the ectoderm of the gastrozooid proliferates into a cnidogenic swelling from where the tentacle emerges. This filament is formed beginning with an ecto-endodermic evagination which is drawn out into a long contractile stem bearing small protuberances corresponding to the future tentilla (fig. 180C). The nematocysts differentiated in the cnidogenic swelling and migrate into these buds.

Between the larval bell and the primary gastrozooid, the embryonic body pedunculates and forms the stolon (fig. 180E) on which bud, toward the distal region of all larvae, some new cormidia which push away the primary gastrozooid. On the proximal part of the stolon, the formation of the new nectophores, which is not an absolute rule, never is confused. In the Sphaeronectidae, the larval nectophore is also the definitive nectophore and the only nectophore of the colony (Carré, 1969c). This is also the case for *Enneagonum* (Abylidæ). In *Lilyopsis rosea*, a species which, in the adult state, possesses two morphologically different nectophores, one of these nectophores is the retained larval nectophore. However, in the case of accidental but not obligatory release, the budding of a replacement bell with adult characteristics is possible (Carré, 1969b). In the genus *Muggiaeae*, the caducous larval nectophore is replaced by a single, non-renewable nectophore. In the Abylidæ, the persistent larval nectophore, non-renewable if accidentally detached, is the anterior nectophore of the colony and is associated, except in *Enneagonum*, with a replaceable adult posterior nectophore. Finally, there are several species with two adult nectophores of neoformation, after the loss of the larval bell. Amongst these species, one of the nectophores, the anterior (*Lensia subtilis*) or the posterior (*Chelophysæ*), or both (*Sulculeolaria*) can be replaced by budding of an equivalent bell.

These examples show that contrary to what is observed in the budding zone of the cormidia, or in the budding zone of the nectophores of the physonects, the modalities of replacement of the swimming bells of calycophores are variable but strictly determined for each species.

The simple organisation of the calyconula larva, with a single nectophore, and a gastrozooid with its tentacle, is very general. However, the abylid larvae possess, beside a nectophore, a larval bract (Carré, 1967), an organ considered to be like that which the siphonula larvae possess (fig. 180G).

Siphonula larvae

The transformation of the planula of physonect siphonophores always obeys the same overall plan: the anterior region differentiates a float and a larval bract or a larval nectophore; the posterior region gives rise to the primary gastrozooid and tentacle; and finally the middle part of the embryonic body is stretched out and forms the outline of the stolon, where, toward the anterior pole, are budded the primary nectophores, and, on the opposite side, the primary cormidia.

From this scheme, there are differences in larval morphology depending on the sequence of organ appearance, their true shape, and their position in relation to the axis of the stolon.

In the majority of known siphonulas, the outline of the pneumatophore, which appears 3 to 4 days after fertilisation, is the first differentiation of the planula (fig. 181E). In some cases (*Agalma elegans*, *Cordagalma cordiformis*) its development is preceded by that of the larval bract.

The float has been defined as the morphological summit of the embryo. In fact, if ultimately it always is situated at the apex of the colony, during development it can appear at the anterior pole of the planula (*Nanomia bijuga*) (fig. 181E), in a lateral position (*Halistemma rubrum*) (fig. 181F), or even in a ventral position (*Forskalia edwardsi*) (fig. 181G).

Metschnikoff (1870), followed by numerous authors (Chun, 1882; Woltereck, 1905b; Moser, 1924, Dawyoff, 1928 and Garstang, 1946) homologised the pneumatophore with a particular swimming bell: the aeriform cavity corresponding to the subumbrella cavity, the aeriform ectoderm to the manubrium of the medusa while the gastrovascular cavities which surround the ectodermal formations of the float would be equivalent to the canals. However, if one follows the development of the pneumatophore and a swimming bell, one sees some important differences in the generation of these two organs (Carré, 1975). The pneumatophore is formed by an ectodermal invagination (fig. 183) while the swimming bell is always differentiated from a medusoid nodule isolated by delamination. In the second case, it results, it is true, in a doubling of the walls of the larva in the form of a bubble. But while the cavity of the nodule is the outline of a medusoid subumbrella, in the pneumatophore is a matter of a transitory primary cavity, progressively filled by the proliferation of evaginated ectodermal cells forming the aeriform tissue (fig. 161). This tissue, of strictly ectodermal origin, cannot be homologous to the manubrium of a medusa which is always of ecto-endodermic form.

The bract, which can appear before the pneumatophore (*Agalma elegans*, *Cordagalma cordiformis*), is most often the second structure to be differentiated on the siphonula (*Forskalia edwardsi*, *Nanomia bijuga*, ...), sometimes the third, after the appearance of the float and the larval nectophore (*Halistemma rubrum*). It is a foliaceous expansion, differing from the adult bracts, when it appears before the first nectophore (fig. 181A) and which has some well-defined specific characters. It is formed by an ecto-endodermic evagination. Very quickly a thick layer of mesogloea separates the ectoderm and endoderm, which forms the bracteal canal.

The first nectophore can appear about the same time as the float (*Halistemma rubrum*) (fig. 181F) or only in the siphonula after the formation of a functional pneumatophore and a bract (*Forskalia edwardsi*, *Cordagalma cordiformis* (fig. 181A), *Physophora hydrostatica*). When it appears before the larval bract, it shows morphological characters that differ from those of the adult nectophores and can be described as larval (fig. 181D).

As a general rule it seems that the siphonula shows either a bract or a larval nectophore that is morphologically different from the succeeding bracts or nectophores. One knows of no type of larva that possesses, at the same time, a bract and a larval nectophore.

The transformation of the posterior region of the larva into a primary gastrozooid, with a tentacle, is identical in all the siphonulas but differs from that described for the calyconulas. In essence, in the physonect larvae, the tentacles bear larval tentilla with certain differences from the definitive tentilla.

The passage from the siphonula stage to a young colony is marked by the distinctive individualisation of the stolon on which are budded the new organs, and by the dropping of the larval nectophore or bract. The development of new nectophores under the pneumatophore, seems to be potentially unlimited up to the death of the colony. It is the same for the cormidial buds which in certain species can give rise to colonies of several metres to several dozens of metres in length.

Amongst the siphonula larvae, defined by the presence of a float, it is necessary to mention the particular case of the larvae of cystonect siphonophores, sometimes called ‘cystonulas’. The first stage of development of these siphonophores is unknown. The youngest colonies described resemble closely a young siphonula of *Nanomia bijuga* with an apical pneumatophore opposite to the primary gastrozooid. The subsequent stages of development are characterised by the absence of swimming bells. There is a single budding zone that differentiates some cormidia deprived of bracts.

Comparisons between siphonula and calyconula larvae

Metschnikoff (1870), followed by several authors, has homologised the pneumatophore of the siphonulas with the nectophore of the calyconulas but, as has been shown, organogenesis of these structures does not support this concept. Leloup (1954) for his part, refused to homologise these two organs and considered that they were necessarily different since they appeared in different embryonic regions. Knowledge of a large number of developments has shown that the pneumatophore of siphonulas and equally of the larval bell of calyconulas can appear at the apex or on the ventral side of the larva. Other authors, notably Woltereck (1905a) and Moser (1924) have homologised the pneumatophore with the first adult bell of the calycophores, and the bract of siphonulas with the larval bell of calyconulas. Recent observations of a bract on the calyconulas of Abylidæ also allow one to set aside this proposition. Pneumatophore, bract and nectophore need to be considered as particular structures which, by the study of their development, actually, does not allow them to be homologised.

SYSTEMATICS

Towards the end of the 18th, and beginning of the 19th, centuries Linné (1758), Forsskal (1775), Lamarck (1801), Peron and Lesueur (1807) and Risso (1826) described different species of siphonophores. But it was not until 1829, when Eschscholtz recognised the siphonophores as an independent group in the class Acalephs, alongside the ctenophores and medusae.

In the course of the next 150 years, very diverse classifications have been proposed in some important works: Huxley (1859), Haeckel (1888), Chun (1897), Schneider (1898), Lens and van Riemsdijk (1908), Bigelow (1911), Moser (1925), Hyman (1940), Garstang (1946), Leloup (1954). More recently the systematics of the siphonophores have been reviewed by Totton (1954, 1965), and Stepanjants (1967). Totton excluded the Chondrophorae (Chamisso and Eysenhardt, 1821) from the Order Siphonophora (Eschscholtz, 1829, part.), which he divided into three sub-orders: Cystonectae Haeckel, 1888; Physonectae Haeckel, 1888; and Calycophorae Leuckart, 1854. For Stepanjants, the Siphonophora are a Sub-Class made up of a single Order, the Siphonanthae Haeckel (1888) divided into three sub-orders, corresponding to those of Totton; with some modifications and additions being made at lower taxonomic levels.

The classification adopted here, which follows the basic lines of that of Totton, integrates certain changes suggested by Stepanjants and more recent systematic works.

ORDER CYSTONECTAE Haeckel, 1887

[Note: It should be a Sub-order and the date 1888]

Float moderately well developed with an apical pore. No nectophores. Siphosome with dactylozooids but without bracts. No eudoxid stage. Larvae of cystonula type with a float and a single budding zone producing the cormidia. One distinguishes three families from the general morphology which, depending on the importance of the float, differ appreciably.

Family Rhizophysidae Brandt, 1835

We take as morphologically typical the species *Rhizophysa filiformis* Forsskal, 1775 (fig. 158): pneumatophore of a fairly large size (fig. 160), of typical form, with vertical axis, apical pore but no radial septa. Robust and elongate stolon, bearing simple cormidia at regular intervals. Cormidium made up of a gastrozoooid, with a tentacle, and a gonozooid. The tentacle bears simple tentilla of three types: trifid, palmate, and beaked (fig. 182). The ramified gonozooid (fig. 183) is situated in the middle of the internode separating two gastrozooids. Each ramification (= gonopalpon = blastostyle) bears some medusoid gonophores, an asexual swimming medusoid, and ends with a mouthless polyp, homologous with the dactylozooids of physonects. By analogy with physaliids the colonies will be dioecious.

Genus: *Rhizophysa* Peron and Lesueur, 1807. *R. filiformis* Forsskal, 1775: corresponding with the type description; the colonies measure dozens of cm in length (fig. 158) – *R. eysenhardti* Gegenbaur, 1859; distinguished from *R. filiformis* by its filiform tentilla; the colonies can exceed 1 m in length. – *Bathyphysa* Studer, 1878. Characterised by the presence of a pair of wings on the walls of the young gastrozooids. – *B. conifera* (Studer, 1878). – *B. sibogae* (Lens and van Riemsdijk, 1908). – *B. abyssorum* Studer, 1878. – *B. japonica* Kawamura, 1943.

Family Epibulidae Haeckel, 1888

Float well developed (1 cm) of typical form, with vertical axis. Cormidia arranged in a helix along a short, globular stolon (1 cm), which is situated below the float.

Genus: *Epibulia* Haeckel, 1888. *E. ritteriana* Haeckel, 1888: this species, doubted by Totton, has been found recently by Alvariño (1972) who has been able to polish up the description. The reduced stolon (1 cm) has the appearance of whorls of cormidia: beneath the float a whorl of dactylozooids, a whorl of gonozooids resembling those of *Rhizophysa* and a whorl of gastrozooids furnished with tentacles with simple tentilla. – *E. chamissonis* (Eysenhardt, 1821).

Family Physaliidae Linné

A single species *Physalia physalis* (Linné, 1758) (fig. 184) easily recognised by its enormous horizontal, blue coloured float (10-20 cm) ellipsoidal in shape, garnished with a crenulated crest acting as a sail. The cormidia are inserted below the float in a longitudinal series. Deprived of bracts, they bear a gastrozoooid with a tentacle, a gonozooid and a special dactylozooid, or cystozoooid, bearing a long individual tentacle (6 cm). The colonies are dioecious.

SUB-ORDER PHYSONECTAE Haeckel, 1888

Siphonophores composed of a float, or pneumatophore; a nectosome bearing numerous nectophores; a siphosome made up of complex cormidia, each bearing, in addition to a gastrozooid and tentacle, several dactylozooids, numerous bracts and some racemous male and female gonophores (fig. 157). This structure is derived from that of a larva called a siphonula (fig. 181E, F, G), possessing, under the float, two budding zones, one for the nectophores, and the other for the cormidia. There is no eudoxid stage.

The taxonomy of the families is based principally on the size and form of the nectosome and siphosome, and the arrangement of the nectophores and the cormidia. In all the families, the nectophores are inserted in a generative groove on the stolon but torsion results in a variable disposition: bells in a helical series forming a cylinder as amongst the Forskaliidae; in a single whorl in the Rhodaliidae; in two rows for most of the other families. Finally, in the Athorybiidae, aberrant physonects, are found forms without nectophores (genus *Athorybia*) or a single reduced nectophore (genus *Melophysa*).

Superfamily Macrostelloidea Stepanjants, 1967

Siphosome elongated as a stem of length greater or equal to that of the nectosome (fig. 157).

Family Forskaliidae Haeckel, 1888

The species of this family, considered [by Stepanjants] as the most primitive amongst the macrostele physonects, have very large colonies often measuring 5-10 m in length. Their more or less cylindrical nectosome is highly developed and made up of numerous spirals of nectophores which surround the stolon (fig. 185). These nectophores are very flattened and elongate, particularly with reference to the lateral wings. The pedunculate cormidia are protected by numerous foliaceous bracts. The tentilla are unicornuate, without an involucrum.

Genus: *Forskalia* Kölliker, 1853. – A half dozen species have been ascribed to this genus, the best described being the three Mediterranean species: *F. edwardsi* Kölliker, 1853 – common; *F. leuckarti* Bedot, 1893 – rare; *F. formosa* Keferstein and Ehlers, 1860 – rare.

Family Apolemidae Huxley, 1859

Characterised by the presence of dactylozooids (= palpons) without palpacles, attached at the base of the nectophores on the nectosome. The nectophores always have lateral canals with short excrescences. Down the siphosome, the tentacles of the gastrozooids and the palpacles of the dactylozooids are identical, being simple, filiform, without tentilla. Three genera described.

Genus: *Apolemia* Eschscholtz, 1829 – One species *A. uvaria* (Lesueur, 1811). This very individual species “is one of the most interesting, most difficult to study and least understood of the physonects” (Totton, 1965). The colonies look like long, whitish, cottony garlands, often reaching 20-30 cm on length. On finds them in small numbers, but constantly throughout the year, in the Mediterranean. In addition to the presence of 5-6 dactylozooids without palpacles in the nectosome (fig. 186), the colonies are recognised by their non-pedunculate cormidia forming whorls and separated by naked internodes. Each cormidium has a gastrozooid, several dozen dactylozooids of two types (white and brown), a grape-like gonozooid and numerous globular bracts armed with nematocysts. Gastrozooids and dactylozooids each have a long, filiform, non-ramified tentacle. The gonozooids, composed of racemes of gonophores, have been studied *in vivo* and in histological section on several colonies. We have never been able to identify the male structures but always the female gonophores contain a single egg. Whether this species is monoecious or dioecious remains unknown. The cnidome

of *Apolemia uvaria* shows two unique features. In addition to rhopalonemes, desmonemes, anisorhizas, and some stenoteles, characteristic of physonects, it bears some mastigophores, which are typical nematocysts of calycophorans and some birhopaloïdes (fig. 187); nematocysts found uniquely in this species amongst all cnidarians. – **Ramosia** Stepanjants, 1967 – Monotypic for *R. vitiazi* Stepanjants, 1967. This genus is characterised by the presence of dactylozooids inserted around and about the nectophores and not in bunches as in the genus *Apolemia*. In addition, the cormidia are pedunculate and the nectophores and pneumatophore show a brown-red coloration which has not been observed in *Apolemia*. – **Tottonia** Margulis, 1976 – Monotypic for *T. contorta* Margulis.

Family Agalmidae Brandt, 1835

This important family contains many large forms (1-2 m) with two alternating series of polyhedral nectophores (fig. 165A, 168). The non-pedunculate cormidia are complex, with numerous bracts. The gastrozoooids are regularly arranged down the stolon, each corresponding to a cormidium. Between two gastrozoooids the other cormidial elements (5-10 dactylozooids with palpacles, male and female gonophores, bracts) are arranged more or less regularly. The tentilla, involucrate or not, are uni-, tri- or poly-cornuate according to the species. The primary tentacle bears larval-type tentilla.

The systematics of the Agalmidae is based on the structure of the tentillum and, sometimes, on the morphology of the nectophores and bracts.

Genus: *Nanomia* Agassiz, A. 1865 – Small forms (fig. 157) 10-30 cm long whose tentilla are uniciliate with a basal involucrum. Each cormidium possesses 4-6 dactylozooids at the bases of which are inserted male and female gonophores. Two species have been described *N. cara* Agassiz, A. 1865 and *N. bijuga* (Chiaje, 1841). – *Agalma* Eschscholtz, 1825. Forms reaching 1 m in length, with tricornuate tentilla (fig. 175) provided with an involucrum. The dactylozooids, several per cormidium, bear at their bases some bunches of male gonodendra. The female gonodendra are less numerous (one or two per cormidium) and situated close to the gastrozoooids. One recognises four species: *A. elegans* (Sars, 1846), *A. okeni* Eschscholtz, 1825, *A. clausi* Bedot, 1888 and *A. haekeli* Bigelow, 1911. – *Halistemma* Huxley, 1859. Colonies of one to several metres with uniciliate filiform tentilla, without basal involucrum. The gonodendra (fig. 177A, 189) have the same arrangement as those of the genus *Agalma*. *H. rubra* (Vogt, 1852), *H. amphytridis* (Lesueur), *H. cupulifera* Lens and van Riemsdijk, 1908, *H. striata*, *H. transliratum* Pugh and Youngbluth. – *Cordagalma* Totton, 1932 (fig. 188, 190). Monotypic for *C. cordiformis* Totton, 1932, small species of 10-20 cm having a wide geographical range but little known because of its fragility. The tentilla are notable, being of a larval type (fig. 175) with a simplified cnidome. The cordiform nectophores (fig. 181A, 188) and the bracts in the form of truncated pyramids (171) allow this species to be immediately identified. – *Marrus* Totton, 1954. Characterised by uniciliate tentilla and nectophores with straight lateral canals. To the three species mentioned by Totton (*M. antarcticus* Totton, 1954, *M. orthocannoides* Totton, 1954, and *M. orthocanna* (Kramp, 1942)) it is necessary to add *M. antarcticus pacificus* Stepanjants, 1967. – *Moseria* Totton, 1965. In addition to *M. convoluta* (Moser, 1925) a species has been described recently, *M. similis* Margulis, 1977. – *Erenna* Bedot, 1904. Two species: *E. richardi* Bedot, 1904 and *E. bedoti* (Lens and van Riemsdijk, 1908). – *Lychnagalma* Haeckel, 1888, with a single species *L. utricularia* (Claus, 1879) redescribed by Pugh and Harbison (1986). – Finally five new monospecific genera have been described by Margulis (1976, 1982): *Paragalma*, *Sphaeragalma*, *Mica*, *Rudjakovia* and *Stepanjantsia*.

Family Pyrostephidae Moser, 1925

The systematic position of the two monospecific genera retained by Totton (1965) in this family is uncertain and Stepanjants (1967) includes them in the Agalmidae.

Genus: *Pyrostephos* Moser, 1925, with *P. vanhoeffeni* Moser, 1925, a species characterised by the very sinuous canals of the nectophore. – *Bargmannia* Totton, 1954, with *B. elongata* Totton, 1954, a species now known from the principal oceans.

Superfamily Brachystelloidea Stepanjants, 1967

Physonects whose siphosomal stolon is short and inflated into a kidney-shaped vesicle around which the various organs are arranged in tight concentric whorls. The float often is of a large size and the number of nectophores tends to be reduced.

Family Physophoridae Eschscholtz, 1829

Genus: *Physophora* Forsskal, 1775. One species *P. hydrostatica* Forsskal, 1775. The pneumatophore is well developed with a basal pore of secondary origin. The nectosome is still important and resembles that of the Agalmidae with two rows of nectophores, but they are less numerous. The very special siphosome is short and forms a vesicular platform on which the cormidial elements are arranged in three concentric spirals; on the outside, the dactylozooids coloured orange-rose, in the middle, the gastrozooids with well developed tentacles bearing voluminous tentilla whose cnidobands are totally enveloped in an ovoid involucrum (fig. 172). Between the dactylozooids and the gastrozooids, and alternating with them, the gonodendra are divided into two branches, one female, the other male towards the outside.

Family Athorybiidae Huxley, 1859

This family shows a reduction in both the nectosome and the siphosome. The nectophores are few or absent. The short siphosome is vesicular and carries numerous cormidia whose bracts are well developed, of larval type, inserted on powerful muscular lamellae, forming several coronas around the voluminous pneumatophore. There are two genera of Athorybiidae with two types of organisation.

Genus: *Athorybia* Eschscholtz, 1839. – The pneumatophore is fairly large, pyriform and enlarged at its base where it fuses with the siphosome. There are no nectophores, but coronas of locomotory, very mobile, flattened bracts, with small nematocysts arranged in seven longitudinal rows. The tentilla are trifid with an involucrum. Three described species; *A. rosacea* (Forsskal, 1775), *A. formosa* Fewkes, 1882, and *A. lucida* Biggs, 1978.

Genus: *Melophysa* Haeckel, 1888. The pneumatophore is a large ovoid vesicle separated from the siphosome by a slightly developed nectosome with a single functional nectophore and buds of others. The bracts, thicker than those of *Athorybia*, bear 8-9 radial ridges garnished with tubercles. A single known species: *M. melo* (Quoy and Gaimard, 1827).

Family Rhodaliidae Haeckel, 1888

This atypical family of physonect siphonophores, comprised of forms from great depths, little studied since Haeckel (1888), is poorly known. Pugh (1983), in a remarkable Monograph, shows that they are capable of attaching themselves to the bottom by their tentacles, showing also an adaptation to an epibenthic life and not pelagic as the majority of authors had supposed. Their structure is very original; voluminous pneumatophore with at its base a characteristic, well developed, gas secreting structure, the aurophore, in accord with their benthic life. A corona of nectophores surmounts a bulbous stolon garnished with very numerous cormidia arranged in a helical fashion. Pugh (1983) recognised 10 species, with two new ones, belonging to seven genera.

Genus: *Angelopsis* Fewkes, 1886. – *Rhodalia* Haeckel, 1888. – *Stephalia* Haeckel, 1888. – *Archangelopsis* Lens and van Riemsdijk, 1908. – *Dromalia* Bigelow, 1911. – *Sagamalia* Kawamura, 1954. – *Thermopalia* Pugh, 1983.

SUB-ORDER CALYCOPHORAE Leuckart, 1854

Siphonophores without a float; with a reduced nectosome, made up most often of 1 or 2 nectophores, sometimes more, which generally are subject to replacement. In the Hippopodiidae and certain Prayidae, the bells are identical; in contrast, in the Diphyidae and Abylidae, the bells are dissimilar and one most often distinguishes an anterior and posterior bell. The siphosome is made up of simple cormidia, devoid of dactylozooids (apart from *Stephanophyes*), and bearing a gastrozoid with a tentacle, a single bract (absent in Hippopodiidae), one or several gonophores, and sometimes an asexual nectophore. The life cycle is characteristic, with most species releasing a monogastric or eudoxid stage. The colonies are always developed from a calyconula larva which usually has a caducous larval nectophore.

The taxonomy of the calycophoran families is based on the form of the nectosome, the number and arrangement of the bracts, and the structure of the bract.

Family Prayidae Kölliker, 1853

Vast family of varied form, not constituting a homogeneous group, and subdivided into three sub-families; Amphicaryoninae, Prayinae and Nectopyramidinae. The nectosome generally has two opposed nectophores, thickened with mesogloea. There are no true eudoxid stages.

The taxonomy of the Prayidae is based on the shape of the nectophores, the shape and position of the somatocyst and hydroecium, the course of the radial canals, the structure of the cormidia, and the morphology of the bracts.

Sub-family Prayinae Chun, 1897. The colonies of this sub-family often are of large sizes (up to 1-2 m when extended) always possessing, with one exception, two large similar nectophores (1-6 cm), which are globular, smooth, sub-opposed and subject to a continual replacement (at least in the commonest species which have been studies in culture) (fig. 191A). The larval bell of the calyconula, which has individual morphological characters, is caducous. The cormidia have thickened bracts with typically complex canals. The gonophores generally release their gametes without separating from the stem. However, some stem fragments, made up of one or several cormidia, can become detached and lead an independent life. This process, observed *in situ* and in the laboratory does not appear to be entirely accidental and perhaps approaches the production of eudoxids in the Diphyidae.

The locomotion of the colonies is carried out by the two bells of the nectosome, with help from cormidal elements. In the genera, *Rosacea*, *Praya*, *Prayoides* and *Prayola*, it is the gonophores, one being well developed in each cormidium) which play this role. In contrast, in the genera *Desmophyes*, *Lilyopsis* and *Stephanophyes*, whose numerous gonophores have only a reduced umbrella, it is special asexual nectophores, present in each cormidium, that participate in locomotion.

Pugh and Harbison (1987) recognise as valid nine genera of prayine siphonophores comprising 14 species to which Pugh and Youngbluth (1988) and two new species of the genus *Rosacea*, *R. limbata* and *R. repanda*.

Genus: *Rosacea* Quoy and Gaimard, 1827. Characterised by nectophores with a simple somatocyst running along the surface of the hydroecium, but whose distal portion penetrates sometimes into the mesogloea. The lateral radial canals are either straight or sinuous depending on the species. The cormidia have a rounded bract whose lower border is divided into three lobes by two grooves, and which possess four bracteal canal arising from a longitudinal canal. Six recognised species: *R. plicata* *sensu* Bigelow, *R. cymbiformis* (Chiaje), *R. villafrancae* Carré (fig. 171A), *R.*

flaccida Biggs, Pugh & Carré, *R. repanda* Pugh & Youngbluth, *R. limbata* Pugh & Youngbluth. – *Praya* Blainville, 1834. Nectophores with ramified somatocyst and radial canals. Two species: *P. dubia* (Quoy and Gaimard); *P. reticulata* (Bigelow). – *Prayoides* Leloup, 1934. *P. intermedia* Leloup with characters that are intermediate between those of the genera *Rosacea* and *Praya*. The somatocyst is simple, non-ramified, but the radial canals are ramified. – *Prayola* Carré, 1969 (fig. 191A,B). Two species, *P. tottoni* Carré, characterised by a simple, very short, somatocyst, with slightly sinuous radial canals, of an open S-shape, and with bracts without a dorsal canal, the other bracteal canals being very short; *P. urinatrix* Pugh & Harbison. – *Desmophyes* Haeckel, 1888 contains a single species *D. annectens* Haeckel, with a wide geographical distribution but rarely collected. The somatocyst is simple and ends in a swelling. The dorsal canal of the bract is swollen at its base and situated opposite the ventral canal. – *Lilyopsis* Chun, 1885 (fig. 192, 193). Several species have been described, but only one is valid in our opinion, *L. rosea* Chun, characterised by a bifid somatocyst, at least in one of the two nectophores (Carré, 1969). – *Stephanophyes* Chun, 1888. Very singular [? Primitive], it comprises a single species *S. superba* Chun. In addition to the presence of 2 or 4 adult nectophores with dichotomously ramified somatocysts, this calycocephoran is unique in that it possesses intercormidial dactylozooids whose palpacles are furnished with tentilla which are different from those of the gastrozooids. – *Craseoa* Pugh and Harbison, 1987; *C. lathetica* Pugh and Harbison, 1987. – *Mistoprayina* Pugh and Harbison, 1987; *M. fragosa* Pugh and Harbison, 1987.

Sub-family Amphicaryoninae Chun, 1888. The genera of this sub-family are characterised by two dissimilar nectophores of which one is the larval one; the larger is rounded and has a structure typical of nectophores of Prayidae, the other is flattened and transformed into a pseudo-bract. There is no budding zone for new nectophores. The bract is only slightly developed and has only two canals.

Genus: *Amphicaryon* Chun, 1888. The second nectophore has a vestigial closed subumbrella cavity which is non-functional. One recognises four species: *A. acaule* Chun, *A. peltifera* Totton, *A. ernesti* Totton, and *A. intermedia* Daniel. – *Maresearsia* Totton, 1954. The second nectophore is reduced but has a functional subumbrella cavity. Two species: *M. praecincta* Totton and *M. sphaera* Stepanjants.

[Note I have juggled the text here as clearly it is in error!]

Sub-family Nectopyramidinae Bigelow, 1911. – This sub-family is composed of only one genus and requires a revision.

Genus: *Nectopyramis* Bigelow, 1911, with a single pyramidal bell, angular and bearing crests, but the bracteal canals are well developed and ramified as in the Prayidae: *N. diomedae* Bigelow, 1911; *N. natans* (Bigelow, 1911); *N. thetis* (Bigelow, 1911); *N. spinosa* Sears, 1953.

Family Hippopodiidae Kölliker, 1853

Colonies 3-4 cm long, whose globular nectosome can bear up to 12 nectophores arranged in two alternating series. The bells have simple somatocyst, a long, very open hydroecium. They are garnished with protuberances. In the young colonies, the ventral canal forms a ramified network (*rete mirabile*) which progressively disappears with age. The siphosome, which can retract entirely within the nectosome, is made up of dioecious cormidia, without bracts or special nectophores, with racemous gonophores. There is no release of eudoxids.

Genus: *Hippopodius* Quoy and Gaimard, 1827. *H. hippopus* (Forsskal, 1776), with horseshoe-shaped, rounded bells, with only 4 tubercles. The somatocyst is simple. – *Vogtia* Kölliker, 1853. One recognises 5 species, all bathypelagic, characterised by angular bells with an apical point and tubercles on their faces or their ridges: *V. glabra* Bigelow, *V. spinosa* Keferstein and Ehlers, *V. serrata* (Moser), *V. pentacantha* Kölliker and *V. kuruae* Alvariño.

Family Diphyidae Quoy and Gaimard, 1827

The colonies of the Diphyidae most often are of small size (1-3 cm) but certain species attain lengths of 1-2 m.

After the release of the larval nectophore, either a single definitive nectophore (g. *Muggiaeae*) or, more often, dissimilar anterior and posterior nectophores, of sub-equal size and almost superimposed are developed (fig. 195). Only the anterior nectophore possesses an somatocyst. In general, one of the two nectophores can be replaced. Save exceptions (3 species of the genus *Diphyes*) the cormidia do not have special swimming bells.

The taxonomy of the genera of the Diphyidae is based on the general shape of the nectophores, the presence or absence of teeth on the edges of the nectophores, the shape of the hydroecium, the curve of the radial canals and the morphology of the bracts.

Sub-family Sulculeolariinae Totton, 1954

Genus: *Sulculeolaria* Blainville, 1834, comprising 6-8 species, according to which author. All have two superimposed nectophores without angular contours, or a hydroecium, and both can be replaced by the budding of new bells. The siphosome is often very long (fig. 195). There are no eudoxid stages, the gonophores, one per colony (fig. 171), detach at the moment of release of the gametes, then disintegrate. The colonies are monoecious but protandrous in certain species. Carré (1979) retained 6 species: *S. chuni* (Lens and van Riemsdijk), *S. turgida* (Gegenbaur), *S. quadrivalvis* Blainville, *S. monoica* (Chun), *S. pacifica* Stepanjants, and *S. biloba* (Sars, M.).

Sub-family Diphyinae Totton, 1965. – The calycophores most commonly found in the plankton belong to this sub-family. They are small in size (1-5 cm). The nectosome is most often made up of two dissimilar superimposed nectophores, with 4 or 5 ridges. After the formation of the caducous larval nectophore there follows, in the majority of species, the differentiation of an anterior nectophore, then a posterior one, both of which, or sometimes only the posterior one, can be subject to replacement. There are several genera classified amongst the Diphyinae which differentiate only a single, non-replaceable adult bell (g. *Muggiaeae*, and certain species of *Lensia* and *Eodoxoidea*).

One by one the cormidia are detached from the extremity of the stolon (up to a dozen a day) giving rise to the monogastric or eudoxid stage, which leads an independent life. Each eudoxid produces several generations of gonophores with an irregular alternation of sexes.

Genus: *Diphyes* Cuvier, 1817. – The colonies of the genus *Diphyes* have one or two bells according to the species. The anterior nectophore, always present, ends in a point and is pentagonal in section. It has an undivided basal lamella, a deep hydroecium and is garnished with marginal teeth. With the exception of *D. antarcticus* the eudoxids of the genus *Diphyes* possess a special swimming bell and several small gonophores. Four species have been described: *D. dispar* Chamisso and Eysenhardt, *D. bojani* (Eschscholtz), *D. chamissonis* Huxley and *D. antartica* Moser. – *Chelophyes* Totton, 1932. Colonies with two bells. The anterior nectophore is quadrangular in section, except at its base, and does not have clear marginal teeth. The basal lamella is divided, the hydroecium fairly deep and the baso-lateral angles prominent. Two known species: *C. contorta* Lens and van Riemsdijk, and *C. appendiculata* (Eschscholtz), a very common species (fig. 159, 196) with a very wide geographical distribution. – *Muggiaeae* Bush, 1851. The species of the genus *Muggiaeae* all have a single adult swimming bell, non-replaceable and pentagonal in section, without clear marginal teeth, but with slightly pronounced baso-lateral angles and a fairly deep hydroecium. Two species, *M. kochi* (Will) and *M. atlantica* Cunningham are very abundant (fig. 197A). One also recognises *M. delsmani* Totton and *M. bargmannae* Totton. – *Eodoxoidea* Huxley, 1859. The very pointed anterior bell is pentagonal in section, without clear marginal teeth, but with some pronounced baso-lateral angles and a fairly deep hydroecium. In *E. spiralis* (Bigelow) this is the only bell (fig. 197B). In contrast, *E. mitra* (Huxley)

possesses a posterior nectophore. - *Lensia* Totton, 1932 (fig. 197C,D, 198). Defined by the characters of the anterior nectophore. Pentagonal in section, it is either smooth or has a variable number of ridges depending on the species. The basal lamella is short and the hydroecium is shallow or even absent. The posterior nectophore, where it exists, is anteriorly truncated, without pronounced teeth, with a rounded basal lamella and with slightly sinuous lateral canals. The diagnosis of the species depends on the structure and position of the somatocyst, the number and arrangement of the ridges, and the depth of the hydroecium. Certain ones possess two superimposed nectophores. Of the 22 species described by Totton (1965), it is necessary to add numerous species or sub-species described by Totton (1965b), Stepanjants (1967, 1970, 1977), Daniel (1970), Margulis (1970), Patriti (1970), Rengarajan (1973), Alvariño and Wojtan (1984), Alekseev (1984). Note that Margulis and Alekseev (1985) recognised 32 species amongst the 40 described in this genus that is still quite poorly defined. - *Dimophyes* (Chun, 1897). One species *D. arctica* (Chun), defined by a very reduced posterior nectophore and an anterior nectophore with an undivided basal plate.

Family Clausophyidae Totton, 1965

This family shows certain affinities with the Prayidae and Diphyidae. As in the Prayidae there are two bells that are only slightly different in shape, partly opposed, sometimes with rounded contours, each possessing a somatocyst and a widely open hydroecium. Also the bracts have two hydroecial canals and, in certain species, the buds of ventral and longitudinal canals, which are homologous to those of Prayidae. The affinities with the Diphyidae are manifested by the position of the partly superimposed bells, their conical shape, the fact that they are not identical, and the globular form of the principal branch of the phyllocyst in the bract.

In a recent revision, Margulis (1988) reduced this family to the rank of sub-family, rejecting the two genera *Crystallophyes* Moser and *Thalassophyes* Moser and only retained 7 species, all bathypelagic, distributed within three genera; an opinion we adopt here.

Genus: *Clausophyes* Lens and van Riemsdijk, 1908. Nectophores without ridges or basal teeth: *C. ovata* (Keferstein and Ehlers), *C. galeata moserae* Margulis, and *C. galeata galeata* Lens and van Riemsdijk. - *Chuniphyes* Lens and van Riemsdijk, 1908. *C. multidentata* Lens and van Riemsdijk, *C. amygdalina* (Moser), and *C. moserae* Totton. - *Heteropyramis* Moser, 1925. *H. maculata* Moser characterised by a nectophore with ridges, a swollen somatocyst with an apical process, and some pigment spots on the nectophores and bracts.

Family Sphaeronectidae Huxley, 1859

The Sphaeronectidae, monotypic for the genus *Sphaeronectes*, was reviewed by Carré (1968). They are always colonies of small size. The single, non-replaceable nectophore, the larval one, is smooth and conical or hemispherical in shape with a rounded summit and thick mesogloea (fig. 199). The eudoxid stage (known under the name *Diplophysa*) has a smooth hemispherical bract and a subspherical gonophore.

Genus: *Sphaeronectes* Huxley, 1859. Six species are known: *S. gracilis* (Chun), *S. irregularis* (Chun), *S. fragilis* Carré, *S. gamulini* Carré, *S. bougisi* Carré, and *S. japonica* Stepanjants.

Family Abylidiae Agassiz, 1862

The majority of the Abylidiae have two nectophores closely superimposed, whose shape and size is very different (fig. 200). In the cuboid anterior nectophore, of small size, the globular somatocyst and the subumbrella cavity are arranged on either side of the deep median hydroecium, where it articulates with the elongated apex of the posterior nectophore. The posterior nectophore is larger, pyramidal with 5 ridges each ending in an apophysis. One distinguishes two sub-families, characterised by the shape of the anterior nectophore and the mode of articulation between the two nectophores.

Sub-family Abylidæ Agassiz. – Anterior nectophore with a rectangular apical facet and with the axes of the two nectophores aligned.

Genus: *Ceratocymba* Chun, 1888. Two species *C. sagittata* (Quoy and Gaimard) and *C. indica* Daniel. – *Abyla* Quoy and Gaimard, 1837. One species *A. trigona* Quoy and Gaimard.

Sub-family Abylopsinæ Totton, 1954. – The anterior nectophore, which does not have an apical facet, but a dorso-ventral ridge, is the original persistent larval one. The larger posterior nectophore perhaps is replaced by budding. The longitudinal axes of the two bells form between them an angle of 45°. The bracts and gonophores are cuboidal.

Genus: *Abylopsis* Chun, 1888. The somatocyst of the anterior nectophore is ovoid with an ascending diverticulum (fig. 165). The bracts have an apical facet and a phyllocyst made up of two lateral diverticula, ascending and descending. Two known species: *A. tetragona* Otto and *A. eschscholtzi* Huxley. – *Bassia* Agassiz, 1862 (fig. 200). One species *B. bassensis* (Quoy and Gaimard). The anterior nectophore has an ovoid somatocyst without vertical diverticula. The bract has an apical ridge and an ovoid phyllocyst with a fine basal branch. – *Enneagonum* Quoy and Gaimard, 1827. The colonies of *Enneagonum* have only one bell, the original larval one, pyramidal with 9 angles. The pyriform somatocyst surmounts the hydroecium. Two known species: *E. hyalinum* Quoy and Gaimard and *E. searsae* Alvariño.

PHYSIOLOGY

One finds in siphonophores, associated in the same organism, some structures of benthic cnidarian colonies and some free medusoid forms which collaborate in a twofold adaptation, for colonial and pelagic life, unique amongst the cnidarians, indeed the Animal Kingdom.

The interest of siphonophores for studies on the physiology of Lower Animals derives from the fact that their complex morphology corresponds to specialised organs of simple histological structure where the interactions sometimes can be studied at a cellular level. However, this ubiquitous group has long been ignored by the physiologists as it is difficult to obtain good specimens with the classical methods of net collection and to maintain them in culture. In fact, *in vivo* studies are possible only at some special stations close to the coast and to the surface where they can be collected directly.

The majority of publications on the physiology of siphonophores are concerned with locomotion. In effect, the contractions of the nectosome and siphosome are the most spectacular manifestations in the life of the colony and that which seems to be the least perturbed by maintenance in captivity. In contrast, the mechanisms of floatation, excretion, reproduction, predation, etc. are all little or poorly known.

LOCOMOTION AND FLOATATION

In the physonect siphonophores, swimming can be produced without apparent external stimulus. One observes first a shortening of the stolon accompanied by a retraction of the tentacles, then a contraction of the nectophores, swimming being orientated towards the front. Most often a primary synchronous contraction of all the nectophores, evoking a rectilinear displacement, and followed by a series of non-synchronous contractions but always propagating from the summit to the base of the nectosome with, according to the arrangement of the bells, a sinusoidal displacement (*Nanomia cara*) (fig. 201) or a helical one (*Forskalia edwardsi*).

By mechanical or electrical stimulation one can induce two types of swimming in these physonects (Mackie, 1964). If the stimulus is made on the

posterior region of the nectosome, or on any region of the siphosome, one observes a behaviour identical to spontaneous swimming with a retraction of the siphosome, a synchronous then asynchronous contraction of all the nectophores and a displacement of the colony forwards. In contrast, if one stimulates the pneumatophore or anterior part of the nectosome, the retraction of the stolon and tentacles is followed by a synchronous contraction of the nectophores with a displacement backwards. The swimming faculty in two opposite directions with, in both cases, participation of all the nectophores, seems to be common to all physonects. It is the orientation of the jet of water expelled from the subumbrella cavity that determines the direction of displacement. This jet is channelled through the subumbrella opening. In forward swimming, the water expelled by the subumbrella contractions forms a current diverted towards the rear of the colony. In behavioural swimming, the orientation of the velum is modified by contraction of the two bundles of myofibrils typical of physonects, the fibres of Claus, situated at the two corners of the velum (fig. 201 bis). This contraction causes the velum to act as a deflector, towards the summit of the colony, so that the water is expelled towards the front and the animal moves in the opposite direction. During the course of life, the nectophores are little by little moved away from the anterior region toward the base of the nectosome. This passive translocation is necessarily accompanied by a modification of their sensory properties in that, according to their position, they respond differently to the same stimulus.

Mackie (1964) has shown that swimming in the physonects can be induced by stimulation by light. In *Nanomia*, sudden illumination of the siphosome provokes a forward escape response by the colony. In contrast, illumination of the nectosome has no effect. We do not know the nature of the photoreceptors but, perhaps, they are simple photosensitive neurons.

In calycophoran siphonophores one finds an alternation of active and resting phases. Spontaneous swimming is always orientated towards the front of the colony, the same response being induced by stimulus of the stolon or nectosome. The calycophores, without fibres of Claus, do not have the capacity for backward movement. However, Gladfelter (1973) noted in *Diphyes dispar* the ability to swim ‘dorsally’ or ‘ventrally’, perhaps due to asymmetric contractions of the myofibrils of the velum. The idea of synchronous contraction of the nectophores is difficult to apply to calycophores. In *Hippopodius hippocampus* for example, which possesses 6-8 nectophores, one observes neither synchrony nor coordination in their contractions. In the Diphyidae, even if they function simultaneously, the two nectophores, differ in the speed and direction of their contractions, which include an obligate dephasing (Gladfelter, 1973).

The study of the visible manifestations of swimming has been completed by those of associated electrical phenomena and by research on the pathways of influx.

The exumbrella, in all species, is made up of a monostratified layer of identical epithelial cells, deprived of contractile fibres, and spread out over a thick layer of mesogloea which plays the role of isolating it from the subjacent endodermal cells. The nervous cells of the exumbrella are connected in a ring around the velum to which are added, in physonects, one or two tracts with well-defined trajectories. The major part of the exumbrella, thus, is deprived of neurons. The possibility of influx passage by epithelial means was envisaged by Chun (1897), but it was Mackie (1965) who proved the effective existence of this phenomenon. This author showed that a stimulation of the exumbrella gave rise to a simple “all or nothing” response transmitted in all directions. This capacity of non-nervous and non-muscular cells to produce and transmit an electrical impulse characterises the “neuroid” epithelium.

Mackie (1978) later showed that the endoderm of the nectophores and stolon, and the ectoderm of the bract possess the same properties as the exumbrella, giving rise to a true neuroid system for the siphonophores. To this purely epithelial ensemble can be added the myoepithelial myoids, like the subumbrella, where the cells not only have electrogenerative and transmission capabilities, but simultaneously respond to their passage by contraction of their myofibrils. In fact, the distinction between conductions by the neuroid or myoid types is not as sharp as it appears from the separation of the types of cell in the exumbrella and in the subumbrella. There exist all intermediary stages between the two cell types.

After several years the electrophysiologists have found in other Cnidaria as well as in other distant phyla (ctenophores, tunicates, echinoderms) some tissues with neuroid or myoid conduction.

The respective roles of the nervous and neuroid systems and their interactions have been studied along the length of the stolon, which appears as a centre of coordination between the activities of the nectophores and of the different zooids borne on the stem. Down the stem three conductive systems participate and interfere in the process of coordination; two systems of rapid conduction, by nerves, corresponding to, on the one hand, giant axons and on the other to a network of neurites of small diameter; a slow conduction, neuroid system situated in the endoderm (Mackie, 1978; Mackie and Carré, 1983; Grimmelikhuijzen *et al.*, 1986). A nervous connection joins the rapid conduction systems of the stolon to the annular nerves of the nectophores. It corresponds to the lower nerve tract of physonect nectophores and to the nerve joining the stolon to the annular nerves along the hydroecium of calycophores. This junction probably exists in all calycophoran species but it has been studied and visualised in only one of them, *Chelophyses appendiculata* (Mackie and Carré, 1983) where it appears to be formed by an extension of one of the two giant axons of the stolon associated with two networks of small neurites. The section of the inferior tract, in the physonects, suppresses the synchronous contraction of all nectophores in forward swimming after stimulation of the posterior region of the colony; the escape reaction, by backward swimming after stimulation of the anterior region, was not disturbed (Mackie, 1964). In contrast, if one removes a complete ring of exumbrella epithelium it is the synchronous backward swimming that is suppressed. The forward swimming stimulus or the backward escape response are then conducted as far as the subumbrella nerve ring by different pathways: nerve pathway in the former case, epithelial in the latter. In the latter case, when the stimulus reaches the nerve ring, it is transmitted to the myoepithelial cells of the subumbrella by some chemical synapses so that the stimulus passes from cell to cell, as far as the apex of the nectophore, by a myoid pathway, probably via some gap-type junctions at base resistance. In the case of spontaneous swimming, the nerve rings show a rhythmic activity of the pace-maker type independent of all external nervous or neuroid stimulation. One can then hold that, at the nectosomal level, only the backward escape responses are initiated by epithelial pathways.

The interactions between the stolon and the siphosomal zooids are very little known. They seem often limited by some small local circuits and induced by some hardly perceptible responses. Also, several gastrozooids can participate in the ingestion of a single prey item, but without any evidence of coordination of their activities being shown by electrophysiological techniques (Mackie, 1978). Further, a direct stimulus to a gastrozooid can modify the activity of the stolon without registering an influx from the gastrozooid to the stolon or the reverse (Mackie, 1978). It is evident that there exists an interface between the zooids and the stolon

(Grimmelikhuijzen *et al.*, 1986) where some selectivity is produced, some blockages being totally unappreciated. It seems that, as a general rule, the activities of the different zooids, particularly the gastrozooids and dactylozooids, are governed by "insular" nervous circuits. However, the bracts, by the tactile properties of their neuroid epithelium, and the tentacles by their numerous sensory receptors, must play a fundamental role in the integration of the colony as a whole.

On balance, it appears that the nervous and neuroid systems interfere in different situations. The complex local movements and spontaneous rhythmic activities are under direct, if not exclusive, dependence of the nervous system. In contrast, in the simple, ungraded responses, such as the escape response, the neuroid system plays the major role.

Locomotion in the siphonophores cannot be envisaged as independent from the problem of floatation. In effect, beyond the small displacements, spontaneous or provoked by a perturbation in the medium, numerous species of siphonophores undergo diel vertical migrations covering several hundreds of metres (Barham, 1963; Pugh, 1974). Are the migrations bound to a swimming activity requiring a strong energetic dependence, or do they concern passive descents and ascents due to changes in density of the colony? During submersible dives Barham (1963) observed *Nanomia* swimming actively. However, Mackie (1964, 1974) has shown that this active behaviour can be due to illumination. One notes that the species undergoing the greatest vertical displacement are not always those with the largest swimming capacity. Thus *Amphicaryon acaule* and *Hippopodius hippocampus*, which are poor swimmers, can migrate each night more than 200 m (Pugh, 1974). The density of the colonies is always very close to that of seawater and a small displacement beyond the equilibrium point can allow passive sinking or ascent of the animals. The mechanism considered as participating in the lightening of the colony (and also in their ballasting when the activity is reversed) are either common to a number of planktonic animals (lipid reserves) or common to all pelagic cnidarians (development of a thick layer of mesogloea of low density, selective excretion of heavy ions), or specific to certain siphonophores (pneumatophore of physonects and cystonects). We discuss these below.

Lipid reserves seem to play a minor role in the floatation of siphonophores. After digestion, sometimes one can follow the formation of lipid droplets which are carried in the cavity of the stolon towards the different organs. Their storage is manifest, moreover, in certain siphonophores in the somatocyst of the anterior nectophores and in the phyllocyst of the eudoxid bract, and in the dactylozooids of physonects.

Jacobs (1937) showed that the organs having a thick mesogloal layer (nectophores and bracts) are less dense than seawater while the stolon and the other organs are denser (fig. 202). Several authors have correlated the reduced density of the mesogloea with a slight reduction in heavy ions, particularly sulphate whose exclusion was coupled with an uptake of chloride (Denton and Shaw, 1961; Mackay, 1969). One knows that the mesogloea of all cnidarians is isosmotic with seawater but differs in the relative quantity of the various ions. The results of Bidigare and Biggs (1980) confirm this for siphonophores. However, the concentrations found only in the specimens collected at the surface give no information on the ionic composition of the animals before migration from depth. Even if one can confirm that sulphate exclusion contributes to the buoyancy of pelagic cnidarians, it is impossible to say, in contrast, if they participate in a density adjustment during the course of vertical migration.

In the particular case of physonect and cystonect siphonophores (except *Physalia*), traditionally one attributes an important role to the pneumatophore in vertical migrations. Barham (1963, 1966) has shown the biological nature of the deep-scattering layer (DSL) and observed, during submersible dives, that there was agreement between daily migration of this layer and that of important populations of physonect siphonophores (estimated at 300 individuals per 1000m³ of water, which is a considerable number considering the size of the animals), chiefly *Nanomia bijuga*, whose floats are sites of resonance for echo sounders. It has also been established, more than was previously understood, as these large fragile animals are difficult to sample, that these physonect siphonophores such as *N. bijuga* can undergo diel vertical migrations of several hundreds of metres. What is the role of the pneumatophore in these large and rapid displacements? The established theory considers the siphonophore as a body close to equilibrium with seawater. To descend, it deflates its float and emits gas bubbles through an apical or basal pore. To ascend, it secretes gas, inflating the float which ascends towards the surface. But this concept, thought by many, appears to be less convincing. *In situ* observations by Barham show that they always contain gas when they reach greatest depth. But one knows that the wall of the pneumatophore is thin, deprived of musculature, and little extendable due to the layer of chitin that plates the gas cavity. In these circumstances, it is difficult to consider that the pneumatophore can resist the enormous pressures it encounters, at great depth, if the gas that inflates it is not at the same pressure as the surrounds. To attain this equilibrium, variations in the volume of the gas cavity seem to be negligible, only very active secretion and storage of the gas during descent can be envisaged. In contrast, during migration to the surface, a release of bubbles from the pore, functioning as a valve, would allow progressive equalisation of the internal pressure of the sac with the outside. Our conclusions, thus, are opposed to the traditional concepts. On the other hand, one can ask if the pneumatophore effectively lightens the colony, and if such a role is essential. It is evident that in all cases, the float is an organ of very low density. But its importance in floatation is very variable according to the species and its age. In the small forms, measuring a few dozen centimetres, and more so in the siphonula stages, the float would play a not unimportant role in floatation. In contrast, in the large siphonophores, whose stolons measure several metres (*Halostemma rubrum*, *Forskalia edwardsi*) or several dozens of metres (*Apolemia uvaria*), the pneumatophore always is of a reduced size (some mms) and its role in floatation appears secondary. An ultrastructural study of the pneumatophore should allow, in particular, for a search for sensory cells (of baroreceptor or other types) to better understand the function of this morphological pole which is perhaps also a physiological pole permitting the orientation of the colony.

PREDATION AND DIGESTION

Siphonophores are carnivores deprived of complex sensory organs or elaborate prehensile structure. They capture their prey with great efficiency and a minimum of energy expenditure by way of a tentacle which arms each gastrozooid.

It is known that siphonophores can alternate phases of swimming and rest. During the swimming phase the tentacles are retracted toward the base of the gastrozooids and the colony moves from a few centimetres to a metre or two, according to the species. During the resting phase that follows, the animals have extended their tentacles to form a living trap around the siphosome. In effect this

phase of apparent immobility often is accompanied by a slow sinking during which the tentacles, which are less dense than the siphosome, straighten gradually and radiate around the stolon; it is the “veronica display” described by Mackie and Boag (1963). These authors have estimated at 5 m the cumulative length of the tentacles of an ii cm specimen of *Nanomia cara* [actually *Nanomia bijuga*].

The arrangement of the relaxed tentacles around the colony and their ultrastructure (Carré, 1975) allows one to consider them as having a dual function; firstly, the capture of prey and their transfer to the mouths of the gastrozooids, and secondly, a surveillance of the immediate surroundings of the colony thanks to the very numerous sensory cells distributed along their length.

Although it is well established that the siphonophores are anglers which trap their food by the discharge of one or several tentilla, very few observations have been made in the laboratory which contribute to an understanding of the control and mechanism of this discharge. In effect, the majority of species feed with difficulty in culture, even when one offers them a choice of planktonic animals of different sizes. Moreover, it appears that the collision of a prey item with a filament does not automatically cause the discharge of a tentillum. The size and nature of the prey, but also the nutritional state of the colony (as has been established for other cnidarians) and the surrounding conditions, will control predation.

The knowledge of the quantity of prey ingested by a siphonophore, their nature, stages and duration of their digestion are based either on the study of stomach contents of specimens preserved *in situ* (Biggs, 1976; Purcell, 1980; personal observations) or on the examination of the few species whose predation appears to be little perturbed in culture (*Sulculeolaria quadrivalvis*, *Muggiae kochi*, *Cordagalma cordiformis*, young colonies of *Agalma elegans*, for example).

The stomach contents often vary with the size of the gastrozooids. Species with small gastrozooids (less than a mm) (*Sphaeronectes gracilis*, *Chelophyses appendiculata*, *Muggiae kochi*, *Cordagalma cordiformis*, for example) almost exclusively eat small crustacean microplankton. In contrast, species with large gastrozooids (a few mm to 2-3 cm): (*Agalma*, *Apolemia*, *Physophora*) capture relatively large prey (polychaetes, pteropods, heteropods, amphipods, sergestids, mysids, euphausiids, small siphonophore colonies, salps, fish of small size, etc.). In the laboratory it is possible to feed colonies of *Muggiae kochi*, *Cordagalma cordiformis*, or young colonies of *Agalma elegans* with *Artemia* nauplii. But colonies of adult *Agalma*, *Rhizophysa* or *Physophora*, under the same conditions, show numerous nauplii collected by their tentacles but do not ingest them (Biggs, 1976 and personal observations). Mackie and Boag (1963) show that the activity of the gastrozooids starts after the capture of prey by the tentacles and that it is possible to induce this movement by an electrical stimulus to these filaments. One can think that the prey captured by the tentillum functions, by its weight, as a stimulus to the gastrozooid. In this theory, when the prey is too small, the stimulus will be insufficient and there will be no ingestion.

The duration of digestion, i.e. the time between ingestion and the rejection of the unmetabolisable residue by the mouth of the gastrozooid and associated dactylozooids (in physonects), is a function of prey size: 1-3 hours for a copepod, up to 24 hrs, according to Biggs (1976), for the digestion of prey of several centimetres (in *Rosacea cymbiformis*).

Digestion always begins with an extracellular phase in the cavity of the gastrozooid which liberates small particles. At the second stage some holocrine-type cells of the gastrozooid, and dactylozooids in physonects, phagocytise these particles.

Finally, the phagocytic particles are released into the gastric cavity where they disintegrate and release dissolved metabolites which are dispersed, via the stolon, to all the colony (Mackie and Boag, 1963).

There are no satisfactory estimates of the amount of food ingested daily by a siphonophore. Biggs (1976) observed, in culture, a colony of *Cordagalma cordiformis*, with 3 gastrozooids, which ingested 30 *Artemia* nauplii in 10 minutes. In the same species and others (*Nanomia bijuga*, *Muggiaeae kochi*, *Sulculeolaria quadrivalvis*, *Chelophyes appendiculata*) we have tried to estimate the digestive capabilities following ingestion twice a day, by each gastrozooid of one of several prey. The animals thus fed showed no signs of overeating or indigestion. Exploitation allows the thought that large colonies will consume daily some hundreds of prey. However, *in situ* observations (Purcell, 1980) apparently contradict these estimates. For example, of 534 gastrozooids of *Diphyes dispar* preserved *in situ*, only 16 contained prey being digested. The figures are 24 from 166 in *Forskalia*, 5 from 54 in *Agalma*, 21 from 405 in *Nanomia*, 9 from 271 in *Cordagalma*, etc.. The implication of these contradictory results is that, perhaps, there is a rhythmicity in predation. It is known that many planktonic organisms feed chiefly during diel migrations. Because all of the studies of stomach contents relate to specimens collected during the day. Only collections spaced out over 24 hours will allow one to have an exact idea of the impact of siphonophores on the zooplankton environment.

Numerous papers dealing with the nutrition of siphonophores have appeared during the editing of this article, in particular by Biggs and by Purcell. These have been reported on in a recent synthesis by Mackie *et al.* (1987) and in our bibliography.

RESPIRATION AND EXCRETION

Measurements of respiratory and excretory rates have been made on some species (Nival *et al.*, 1972; Biggs, 1976b). The results of Biggs show that the same species can adapt to different temperature conditions, the adaptation being manifest, particularly by the stability of oxygen consumption (observations on *Forskalia* with a 9°C difference in temperature). In contrast, a short term change into water colder than 5°C diminishes oxygen consumption by 2-5 times. It is probable that siphonophores, as McLaren (1963) has shown for copepods, utilise this facility to reduce their metabolism during vertical migrations. The results of Biggs also show that, for a given temperature, oxygen consumption and nitrogen excretion are maximal in rapidly swimming species.

PARASITES OF SIPHONOPHORES

Several species belonging to various groups (Zooflagellates, Dinoflagellates, Trematodes, Polychaetes, Molluscs, Nudibranchs and Hyperiid Amphipods) parasitise siphonophores. The taxonomic position and the evolutional cycle of the majority of these species are still poorly known given the difficulty of maintaining in culture their pelagic hosts.

Amongst the zooflagellates, *Trypanophysis grobenni* of the family Bodonidae infest the gastrovascular cavities of calyptophores (fig. 203A) and, in particular, the somatocyst of *Chelophyes*, *Sphaeronectes* and *Abylopsis* (Rose, 1933; Cachon *et al.*, 1972)

Several species of dinoflagellates also parasitise siphonophores. Ones from the tribe of Blastodinides are ectoparasites, entirely external: *Protodinium hovassei* and *Cachonella paradoxa* at the vegetative “**trophonte**” [?] stage, live fixed on the subumbrella of some calycophores (*Muggiae kochi*, *Chelophyses*, *Abylopsis*) (Cachon, 1953). Others of the tribe Dinoccocides, like *Styloedinium gastrophilum*, quite close to some free living forms, lived fixed to the internal wall of the gastrozooids of calycophores (*Chelophyses*, *Abylopsis*) by a fine tubular peduncle acting like a sucker (Cachon *et al.*, 1965). Two apostomous ciliates Foettingeridae (Rose, 1933) are frequent in the lipid droplet of the somatocyst of calycophores *Sulculeolaria*, *Chelophyses* and *Abylopsis*.

Trematode metacercarian larvae (fig. 203B), close [related] to those of the Lepocreadiidae are not unusual in the mesogloea of the bells and bracts of various siphonophores (*Rosacea*, *Hippopodius*, *Sphaeronectes*, *Forskalia*, etc.), the life cycle being completed in a fish, the definitive host.

Some larval stages of the polychaete *Alciopina parasitica*, observed sometimes in ctenophores, are found also in siphonophores.

The pelagic nudibranch mollusc *Cephalopyge trematoides* is encountered, fixed by its foot gland to the stolon of the physonect *Nanomia bijuga* (fig. 203C) on which it seems to preferentially feed (Senz-Brancannot and Carré, 1966).

Amongst the crustaceans, one has found some caligine copepods (*Nogagella siphonophorae*, Rose) on *Physophora hydrostatica*, but it is particularly the hyperiid amphipods that have been the object of numerous recent observations.

After the researches of Harbison *et al.* (1977), Laval (1980) and personal observations, one can hold that 30 species of hyperiid amphipods from 12 families, live in association with 25 species of siphonophore apportioned within 10 families. Amongst these 12 hyperiid families, 5 appear to be associated exclusively with siphonophores (Paraphronimidae, Lycaeopsidae, Pronoidae, Platyscelidae and Parascelidae).

The biological aspects of the hyperiid-siphonophore association are variable according to the species and their developmental stage (Laval, 1980). In the most frequent case, the females deposit their larvae on the surface of the host. These larvae can penetrate it and develop in the mesogloea (Pronoidae in the bracts of *Apolemia* for example, fig. 203D), or remain fixed to the exterior of the tissues, most often on the ectoderm covering the subumbrella cavities (*Scina* in *Sphaeronectes* and *Hippopodius*, *Hyperoides* in *Lensia* and *Chelophyses*, Pronoidae in various Diphyidae and physonects) but also in the hydroecial cavity of some bracts (*Paraphronima* in *Rosacea*, fig. 203E) or on the ectoderm of the stolon.

Whether they are hooked onto the ectoderm or [**hébergés** ?] in the mesogloea, the larvae or juvenile stages of hyperiids are often found in the proximity of the canals of the siphonophore and appear to be able to nourish themselves on their contents.

The adult stages are always fixed ectoparasites either on the nectosome (subumbrella cavity) (fig. 195), or on the siphosome. Most often, they feed by diverting, to their profit, a part of the prey captured by their host, but they can also eat their bearer. For example, *Lycaeopsis thermistoides*, parasite of *Chelophyses* (fig. 203F) is, in its adult state, hooked onto the entrance to the anterior nectophore, abdomen to the outside, and the head in the orifice that it has excavated, resulting in the subumbrella cavity communicating with the hydroecium. The animal can thus take from the tentilla a part of the nourishment destined for the gastrozooids. In contrast, Phronimidae and in particular *Phronima coletti* and *P. curvipes* respective parasites

on *Chelophyses* and *Abylopsis*) devour the siphosome of the host, while one of the swimming bells is hollowed out and modified into a barrel although rather poorly prepared which serves as a chamber for the raising of the young.

In spite of their diversity, the hyperiid-siphonophore relationships appear to be all of a parasitoid type, that is to say intermediate between parasitism and predation (Laval, 1980).

PREDATORS OF SIPHONOPHORES

Arai (1987) gives a table of the studies of predation by fish on pelagic cnidarians and ctenophores, based on some results from stomach contents. Several species of fish belonging to several families (Myctophidae, Hemiraphidae, Scomberesocidae, Scorpaenidae, Carangidae, Lujanidae, Labridae) feed, at least partially, on siphonophores which most often are not identifiable to the species level. However, the stomach contents conserve well the cnidocytes [nematocysts] and a better knowledge of these would allow a determination of their provenance.

Amongst the vertebrates, it is necessary equally to indicate the turtle *Caretta caretta* which in part eats *Physalia physalis*.

Siphonophores appear then, on the same level as other cnidarians or ctenophores, as a substrate (= host) or as important trophic carrier for numerous pelagic organisms. Their biomass and their role in the pelagic ecosystem are certain to be underestimated, given the actual methods that are insufficient to quantitatively evaluate such very fragile animals.

The spatio-temporal distribution of siphonophores and their ecological importance has not been considered here. These themes have been treated in the monograph by Mackie *et al.*, (1987) and we mention the principal references in the bibliography.

Figure Legends

Fig. 157. *Nanomia bijuga*, physonect siphonophore.

N = nectophore, Pn = pneumatophore, St = stolon, Z.N. = budding zone of nectosome, Z.C. = budding zone of cormidia.

Fig. 158. *Rhizophysa filiformis*, cystonects.

F.P. = tentacle, G = gastrozooid, Pn = pneumatophore, St = stolon.

Fig. 159. *Chelophyses appendiculata*, calycophoran siphonophore.

Fig. 160. *Rhizophysa filiformis*. Pneumatophore showing the release of a bubble of gas from the apical pore.

Fig. 161. *Forskalia*. Differentiation of the pneumatophore as part of an ectodermal invagination (after D. Carré, 1967).

Ch = chitin, Ect = ectoderm, Ect.A. = aeriform ectoderm, End = endoderm, M = mesogloea, Nem = nematocyst.

Fig. 162. *Nanomia bijuga*. A. longitudinal section of the pneumatophore;

B. detail of the basal region in axial section;

C. parasagittal section showing the infiltration of the giant cells into the endodermal septa.

C.A. = aeriform cavity; C.G. = giant cells; Ect.a. aeriform ectoderm; End = endoderm (after Carré, 1969).

Fig. 163. A. Stolon in longitudinal section.

Note the reduction in the epithelial region of the ectodermal cells in contrast to the contractile region formed by a thickened layer of myofibrils divided by mesogloal invaginations (M);

B. transverse section of 2 giant axons superimposed (1 and 2) on the stolon.

S = synapse.

Fig. 164. *Chelophyses appendiculata*. Neuroeffector (S1) and neuronal (S2) synapses of the network of superficial neurites on the stolon.

Fig. 165. Nectophores. A. *Halistemma rubrum*; B. anterior nectophore of *Sulculeolaria quadrivalvis*; C. anterior nectophore of *Abylopsis tetragona*.

Fig. 166. *Nanomia bijuga*. A. pavement cells of the epithelial exumbrella;

B. exumbrella nervous network.

Fig. 167. *Chelophyses appendiculata*. Transverse section of the subumbrella. Note the invaginations of the mesogloea (*) between the myofibrils.

C.S.O. = subumbrella cavity; D = desmosome; M = mesogloea; M. Ex. = exumbrella mesogloea; L.C. = cathamnal lamella.

Fig. 168. *Apolemia uvaria*. Exumbrella mesogloea observed *in vivo* under phase contrast.

Fig. 169. *Chelophyses appendiculata*. Zone of contact between the ectoderm and endoderm in a nectophore during differentiation. The contents of the special junctions "in strings" (*) is liberated progressively into the mesogloea (M) of the exumbrella.

Fig. 170. *Chelophyses appendiculata*. A. portion of the exumbrella ring formed by sensory cells (C.S.), interneurons (I.n.) and cells of a special type whose prolongations (*) envelop the nerve elements;

B. giant axon and small neurites uniting, along the hydroecium, the stolon to the exumbrella ring.

Fig. 171. Bracts: A. *Rosacea villafrancae*; B. *Sulculeolaria quadrivalvis*; C. *Cordagalma cordiformis*.

Fig. 172. *Physophora hydrostatica*. Gastrozooid and tentacle.

B = mouth; B.C. = cnidogenesis swelling; F.p. = tentacle; T = tentillum.

Fig. 173. *Chelophyses appendiculata*. Spumous and spherical cells in the endoderm of the gastrozooid.

Fig. 174. *Apolemia uvaria*. A. region of the cnidogenic swelling formed by stenoteles, and some isorhizas whose external tubes are in the course of secretion;

B. formation of birhopaloides = secretion of capsule and an external tube with two swellings (arrowed) then progressive invagination of this tube into the capsule.

Fig. 175. A. Calycophoran tentillum; B, C. Physonect tentilla (B. = *Cordagalma cordiformis*; C. = *Agalma elegans*). D. *Sphaeronectes gracilis*: nematocysts in the ecto-endodermal buds first outline of tentilla.

(B.e. = elastic band; B.u. = cnidoband; F.t. = terminal filament; P. = peduncle).

Fig. 176. Tentillum of *Muggiae kochi*. Detail of the elastic band (B.e.) surmounted by sensory cells (C.S.).

Fig. 177. A. *Halistemma rubrum*, male and female gonophores;

B. *Sphaeronectes gracilis*, eudoxid;

C. *Halistemma rubrum*, female gonophore;

D. to H. oogenesis in a calycophore, *Sulculeolaria quadrivalvis*. A score of oocytes appear in the ectoderm of the medusoid manubrium (E) which then are insinuated into the endodermal layer (F,G). Note the polarity of the oocyte whose eccentric nucleus always is located on the face of the future release orifice (H); I. oogenesis in physonect siphonophores. In contact with each oocyte is differentiated a medusoid nodule, mouth of the future gonophore.

(Ect = ectoderm; End = endoderm; N.m. = medusoid nodule; O = oocyte).

Fig. 178. A. Egg of siphonophore (*Sulculeolaria quadrivalvis*) at the moment of release. Note the polar bodies covered by the chemoattractant cupule (C);

B. detail of maturation pole. The female pronucleus is surmounted by a depression which corresponds to the predetermined site of fertilisation;

C. ultrafine section showing the paracrystalline structure of the cupule;

D. fertilisation. The spermatozoids are concentrated around the cupule;

E. free spermatozoids of *Muggiae kochi*. Note the large acrosomal vacuole (v.g.) of Golgi origin and the terminal part of the striated rod (B);

F. fertilisation in *Muggiae kochi*. The striated rod forming the perforation of the acrosome is identifiable in the ovular cytoplasm.

Fig. 179. A. to D. segmentation;

E. apical view of superficial mitoses at periblastula stage;

F. optical view of periblastula stage;

G. optical view of gastrula;

H. histological section showing a perpendicular mitosis on the external surface during gastrulation. (A.ext. = external layer, Vit = vitellus).

Fig. 180. Larval development of calycophoran siphonophores. A. to F. *Chelophyses appendiculata*, Differentiation of the larval nectophore on the ventral face of the planula (A,B,C); calyconula stage (D); formation of adult nectophore (E,F); G. *Abylopsis tetragonal*. Buds of the bract and larval nectophore in an anterior position; I. *Lilyopsis rosea*. Bud of the larval nectophore in posterior position. (Ed.B = bud of larval bract; Eb.Fp. = bud of tentacle; Eb.N. = bud of larval nectophore; Eb.St.= bud of stolon).

- Fig. 181. Larval development of physonect siphonophores. **A.** *Cordagalma cordiformis*. Old siphonula showing the particular morphological characters of the larval bract in contrast to the adult bracts;
B. *Forskalia edwardsi*. Siphonula with a corona of larval bracts;
C. *Physophora hydrostatica*. Siphonula with a large helmet-shaped larval bract;
D. *Halistemma rubrum*. Siphonula with a larval nectophore differing from the adult nectophore;
E. *Nanomia bijuga*. Bud of the pneumatophore in an apical position;
F. *Halistemma rubrum*. Bud of the pneumatophore in an apico-lateral position;
G. *Forskalia edwardsi*. Bud of the pneumatophore in a ventral position.
(B.a. = adult bract; B.l. = larval bract; Eb.Pn. = bud of pneumatophore; G.p. = primary gastrozooid; N.a. = adult nectophore; N.l. = larval nectophore; Pn = pneumatophore).

- Fig. 182. *Rhizophysa filiformis*. Tentilla. **A.** beak-shaped; **B.** trifid.
Fig. 183. *Rhizophysa filiformis*. Ramifications of gonozooid (Go = gonophore; N.S. = asexual nectophore; P = palpon).
Fig. 184. *Physalia physalis*. Young colony.
Fig. 185. *Forskalia edwardsi* (D = dactylozooid; G = gastrozooid; N = nectophore; Pn = pneumatophore).
Fig. 186. *Apolemia uvaria*. Nectosome (N = nectophore; P = palpon; St = stolon).
Fig. 187. *Apolemia uvaria*. Birhopaloide nematocyst.
Fig. 188. *Cordagalma cordiformis*. Nectosome.
Fig. 189. *Halistemma rubrum*. Siphosome (Br = bract; D = dactylozooid; G = gastrozooid; Go = male and female gonophores; P = palpacles; St = stolon; T = tentillum).
Fig. 190. *Cordagalma cordiformis*.
Fig. 191. *Prayola tottoni*. **A.** Nectosome; **B.** siphosome.
Fig. 192. *Lilyopsis rosea* (B = bract; C.c. cormidial bell; St. = stolon)
Fig. 193. *Lilyopsis rosea*. Eudoxid stage (Br = bract; C.br = bracteal canal; C.C. cormidial bell; G. = gastrozooid).
Fig. 194. *Hippopodius hippopus*. (F = tentacle; N = nectophore; St = stolon).
Fig. 195. *Sulculeolaria chuni*.
Fig. 196. *Chelophyses appendiculata*. Eudoxid stage (Br = bract; F = tentacle; G = gastrozooid; Go1 and Go2 = gonophores 1 and 2; So = somatocyst).
Fig. 197. Diphyidae. Anterior nectophores. **A.** *Muggiaeae atlantica*; **B.** *Eudoxoides spiralis*; **C.** *Lensia fowleri* **D.** *Lensia meteori*.
Fig. 198. *Lensia subtilis*.
Fig. 199. *Sphaeronectes gracilis*.
Fig. 200. *Bassia bassensis* (C.s.o. = subumbrella cavity; H = hydroecium; N.a. = anterior nectophore'; N.p. = posterior nectophore; So = somatocyst).
Fig. 201. *Nanomia bijuga*. **A.** at rest; **B.** forward swimming with synchronous contractions of the nectophores; **C.** forward swimming with asynchronous contractions; **D.** reverse swimming with asynchronous contractions (Mackie, 1964).
Fig. 201 bis. *Nanomia bijuga*. Function of the velum. **A** and **A¹**: forward swimming; **B** and **B¹**: stopped; **C** and **C¹** reverse swimming. The fibres of Claus (f.C.) contract only in reverse swimming (Mackie, 1964).
Fig. 202. *Apolemia uvaria*. Detached nectophores floating close to the surface.

- Fig. 203. Parasites of siphonophores. **A.** Numerous zooflagellates of the genus *Tryonophes* (arrow) attached to base of the somatocyst in a larva of *Muggiaeae kochi*.
B. Two larval trematode metacercaria (arrow) in the mesogloea of the nectophore of *Hippopodius hippopus*.
C. The nudibranch mollusc *Cephalopyge trematoides* grazing on a colony of *Nanomia bijuga*.
D. The amphipod, *Eupronoe minuta*, in the mesogloea of a bract of *Apolemia uvaria*.
E. The amphipod, *Paraphronima crassipes*, in the hydroecial cavity of a bract of *Rosacea cymbiformis*.
F. The amphipod, *Lycaeopsis thermistoides*, in the anterior nectophore of *Chelophyses appendiculata*; the arrow indicates the opening excavated by the animal, giving them access to the nutriments captured by the gastrozooids.