

LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE *LILYOPSIS ROSEA* (Chun, 1885) SIPHONOPHORE CALYCOPHORE, PRAYIDAE

par

Claude et Danièle Carré

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

Résumé

Les grandes étapes du développement larvaire de *Lilyopsis rosea* sont décrites. Cette étude montre l'apparition, au stade planula, d'un appendice caduc, fait encore jamais signalé chez les Siphonophores. Le mode de formation de l'exombrelle et du somatocyste du nectophore larvaire ainsi que la différenciation du gastrozoïde sont particuliers.

Introduction

Nous avons recueilli, dans les eaux superficielles de la rade de Villefranche-sur-Mer, pendant le mois de juin 1968, quelques eudoxies mûres de *Lilyopsis rosea* Chun, soit isolées, soit par groupe de deux ou trois. Il était intéressant de tenter le développement larvaire de cette espèce de la famille des Prayidae, famille sur laquelle on ne possédait aucune donnée embryologique. Après quelques essais infructueux de fécondation artificielle, nous avons réussi à obtenir plusieurs larves et à les élever jusqu'à un stade calyconula assez avancé. Leur petit nombre ne nous a pas permis d'entreprendre une étude histologique détaillée de ce développement. Cependant, la structure de quelques stades a pu être précisée par des coupes.

DESCRIPTION DES PRINCIPAUX STADES DU DÉVELOPPEMENT

Chaque eudoxie femelle porte un gonophore mûr dont le manubrium renferme quatre gros œufs qui sont pondus simultanément. Les œufs, de 500 μ de diamètre et très transparents, ont été fécondés immédiatement après la ponte, en dilacérant dans l'eau un gonophore mâle sexuellement mûr.

La segmentation débute peu de temps après la fécondation mais nous n'avons pas suivi les détails des premiers stades du développement, afin d'épargner un matériel rare et fragile.

1. - La planula

Deux jours après la fécondation, nous avons obtenu de petites planulas ovoïdes, limitées par une assise ectodermique ciliée et très mince présentant de gros granules phloxinophiles. Ce stade est de courte durée et, très vite, sur une des faces de la larve qui deviendra la face ventrale, les cellules ectodermiques se multiplient et forment un feuillet épais, monostratifié et doublé, vers l'intérieur, par une assise de cellules endodermiques. Sur la face dorsale dont l'ectoderme reste très mince, nous n'avons observé aucun élément endodermique. L'intérieur de la larve est occupé par la masse du vitellus qui renferme quelques noyaux d'endoderme dit primaire.

C'est à ce stade, atteint environ deux jours et demi après la fécondation, que se forme la première ébauche larvaire. Sur la face ventrale, apparaît une petite excroissance qui se développe en quelques heures, en un long filament (Pl. I, 1 et 2). Ce filament, d'abord simple puis ramifié, atteint 1 mm chez la planula âgée de trois jours. Il est uniformément cilié (Pl. I, 4) et sa structure est celle d'un tentacule ecto-endodermique plein. Près de la base, une prolifération de l'ectoderme isole, vers l'intérieur, un nodule médusaire typique, ébauche de la cloche natatoire larvaire (Pl. I, 2 ; Fig. 1). Ce nodule fait peu à peu saillie à l'extérieur et la larve devient une jeune larve calyconula.

2. - La calyconula

Le filament apparu chez la jeune planula forme, chez la calyconula, plusieurs nouvelles petites ramifications latérales puis se renfle considérablement dans sa partie proximale où apparaît une petite cavité (Pl. I, 3). Autour de cette cavité, les cellules endodermiques prolifèrent. La base du filament larvaire se présente alors comme un petit bourgeon didermique qui est l'ébauche du gastrozoïde primaire. Quelques heures après la formation de cette ébauche, le filament larvaire régresse en se résorbant peu à peu (il est possible que sa partie la plus terminale soit caduque).

Au-dessus du gastrozoïde primaire, le nodule médusaire isolé au stade planula se creuse d'une cavité (Fig. 1) et devient sphérique. Autour de lui, l'endoderme forme une assise continue, la lame ombrellaire, qui se différencie, chez la larve âgée de cinq jours, en quatre canaux radiaires et un canal marginal. A ce stade, une petite ouverture ombrellaire se perce et le nectophore devient fonctionnel (Fig. 2).

En même temps que se différencie le gastrozoïde primaire et le nectophore larvaire, il se forme une épaisse couche de mésoglée entre l'ectoderme et la masse du vitellus (Pl. I, 3).

L'observation des larves obtenues cinq jours après la fécondation (Fig. 2) met en évidence une particularité de ce développement. Généralement, chez les larves de Calycophores, la quasi-totalité de la pla-

nula forme l'ébauche du gastrozoïde primaire qui renferme le vitellus et la jeune cloche natatoire apparaît comme un petit organe situé à l'extérieur du corps embryonnaire. Chez la jeune calyconula de *Lilyop-*

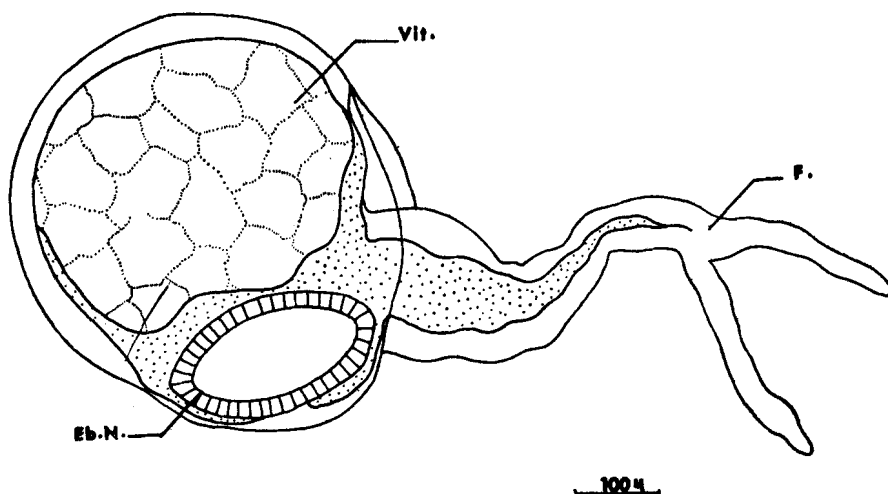


FIG. 1

Larve calyconula âgée de trois jours.

Eb.N. : ébauche du nectophore larvaire ; F. : filament larvaire ; Vit. : vitellus.

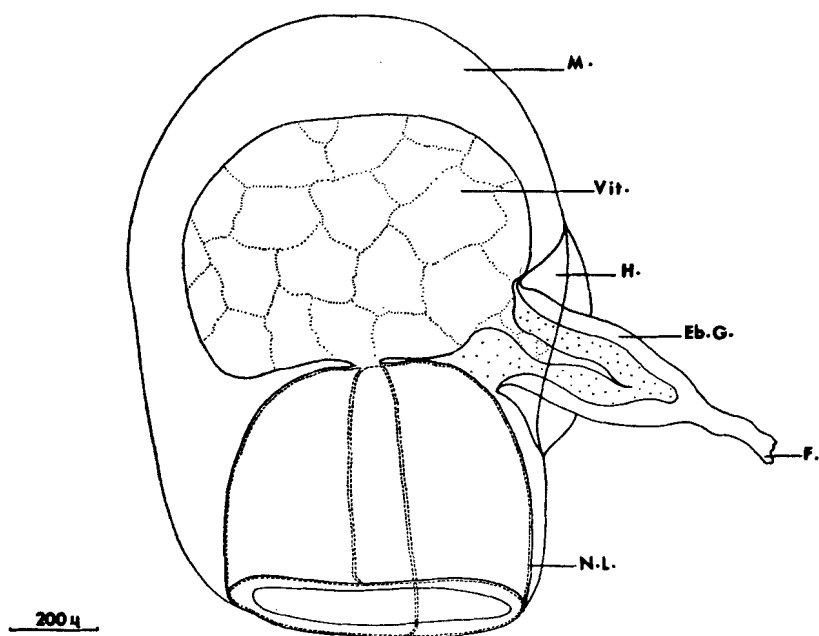


FIG. 2

Larve calyconula âgée de cinq jours.

Eb.G. : ébauche du gastrozoïde primaire ; F. : filament larvaire ; H. : hydroécie ; M. : mésogée ; N. L. : nectophore larvaire ; Vit. : vitellus.

sis rosea, par contre, le gastrozoïde se présente comme un petit appendice, tandis que l'ectoderme de la planula forme l'ectoderme ombrellaire et que la masse du vitellus est incluse dans le somatocyste.

Au fur et à mesure de l'utilisation des réserves, la taille du somatocyste régresse et la cavité ombrellaire, de plus en plus large, prend une forme hémisphérique (Pl. I, 5).

Chez la calyconula âgée de neuf jours (Pl. I, 6 et Fig. 3), les caractères spécifiques de l'espèce *Lilyopsis rosea* apparaissent. La cloche natatoire qui mesure 2 mm de haut sur 3 mm de diamètre, est pourvue d'une large ouverture ombrellaire bordée par de petits tubercules et par quelques taches de pigment rouge. Le nectosac occupe la moitié de la hauteur du nectophore ; il est surmonté par le somato-

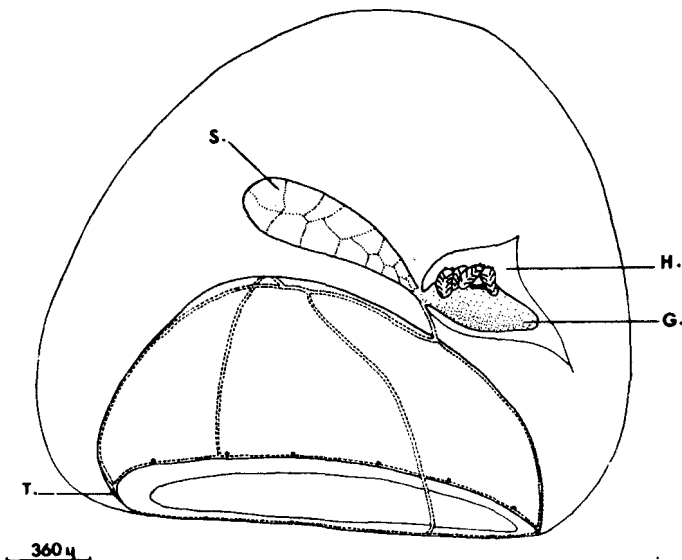


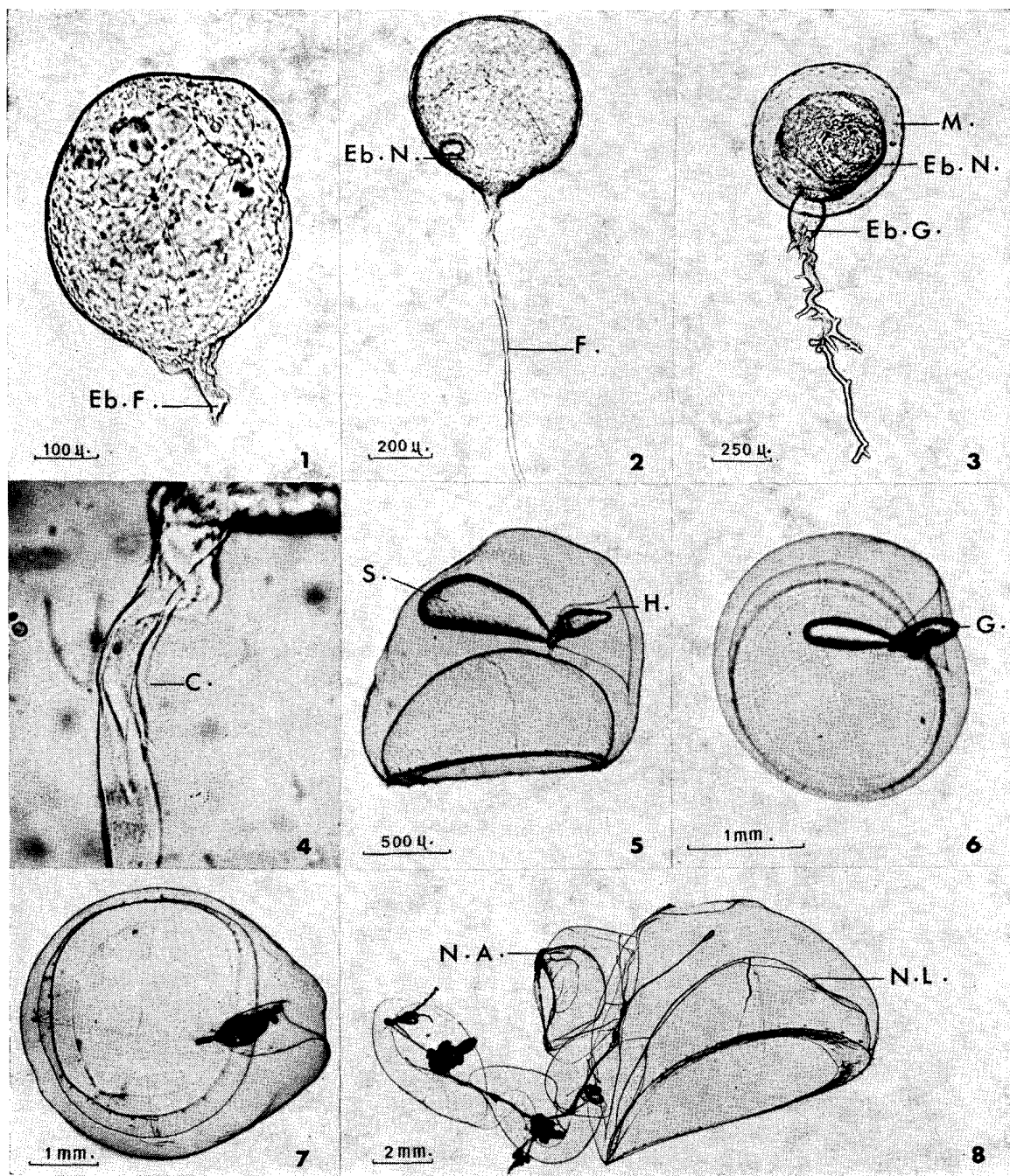
FIG. 3

Larve calyconula âgée de neuf jours.

G. : gastrozoïde primaire ; H. : hydroécie ; S. : somatocyste ; T. : tentacule.

cyste en forme de massue rétrécie à sa base. Le canal pédiculaire, assez court, relie, un peu ventralement, le somatocyste aux canaux dorsal et ventral situés dans le plan sagittal. Les deux canaux latéraux rejoignent le canal dorsal à l'apex du nectosac, en deux points distincts mais rapprochés. Ils ont un trajet direct, non sinueux, jusqu'au canal marginal. Le gastrozoïde est logé dans une hydroécie conique, largement ouverte sur le bord ventral ; à sa base, s'est développé un filament pêcheur sur lequel se sont différenciées plusieurs tentilles.

Nous n'avons pas pu obtenir de stades plus avancés, dans nos élevages, mais nous avons trouvé dans une pêche planctonique en eau profonde, une larve calyconula âgée (Carré C., 1969) (Pl. I, 7). Entre les derniers stades obtenus par élevage et le spécimen pêché en mer, il y a identité des caractères non liés à l'âge (forme générale, position



CLAUDE et DANIELLE CARRÉ.

PLANCHE I
Lilyopsis rosea

1 : Planula âgée de 2 jours ; 2 : planula âgée de 2 jours 1/2 ; 3 : jeune larve calyconula âgée de 3 jours, en vue ostiale ; 4 : détail du filament larvaire ; 5 : larve calyconula âgée de 6 jours en vue latérale ; 6 : larve calyconula âgée de 9 jours en vue apicale ; 7 : larve calyconula âgée en vue apicale (recueillie en mer) ; 8 : jeune colonie en vue latérale (recueillie en mer).

C : ciliature ; Eb. F. : ébauche du filament larvaire ; Eb. G. : ébauche du gastrozoïde primaire ; Eb. N. : ébauche du nectophore larvaire ; F. : filament larvaire ; G. : gastrozoïde primaire ; H. : hydroécie ; M. : mésoglée ; N. A. : nectophore de type adulte ; N. L. : nectophore larvaire ; S. : somatocyste.

de l'hydroécie, disposition des canaux, tentacules rudimentaires et taches de pigment sur le bord ombrellaire). Par contre, la forme et la taille des somatocystes sont différentes (ce qui semble lié à l'utilisation des réserves) et il n'y a pas de petites plaquettes de pigment le long des canaux radiaires chez les larves obtenues par élevage, contrairement à ce qui est observé chez la calyconula recueillie en mer et chez les nectophores de la colonie adulte.

3. - La jeune colonie

Nous avons récolté et maintenu en élevage, de jeunes colonies de *Lilyopsis rosea* possédant deux nectophores de taille inégale (Pl. I, 8). Le plus grand présente les caractères essentiels de la cloche de la calyconula et il est évident qu'il s'agit du même nectophore plus âgé. L'autre est morphologiquement différent ; c'est un nectophore qui s'est développé sur la partie proximale du stolon de la calyconula âgée ; nous le qualifions de nectophore de type adulte.

CONCLUSIONS

L'étude sommaire des grandes étapes du développement de *Lilyopsis rosea* met en évidence quelques particularités remarquables de ce développement.

L'existence d'un filament larvaire caduc, sauf à sa base qui participe à la formation du gastrozoïde, est un fait encore jamais signalé chez les Siphonophores et l'étude du développement d'autres Prayidae devrait permettre de savoir si la formation d'un tel filament, au stade planula, est une caractéristique de cette famille. La différenciation du gastrozoïde, à partir d'une petite région de la planula et non à partir de la presque totalité du corps embryonnaire, est aussi une particularité intéressante. De même, le mode de formation du somatocyste, à partir de la masse du vitellus et de l'endoderme dit primaire, est différent de ce que l'on connaît chez la plupart des Calycophores, excepté chez *Hippopodius hippopus* (Metschnikoff, 1870) ce qui appuie les affinités montrées par certains auteurs entre les Prayidae et les Hippopodidae (Totton). Par ailleurs, il est intéressant de remarquer que le développement de *Lilyopsis rosea* et celui de *Sphaeronectes gracilis* (Carré D., 1969), bien que se déroulant suivant des modalités différentes, aboutissent à des calyconulas âgées, très proches morphologiquement. Enfin, ce travail confirme l'interprétation des colonies adultes donnée par Claude Carré (1969).

Summary

The main stages of the larval development of *Lilyopsis rosea*, Siphonophora, Prayidae, are described. During the planula stage, a caducal appendage appears, which has never been noticed in the development of the Siphonophora.

The process of formation of the exombrella and somatocyst of the larval nectophore and the differentiation of the gastrozoïd are particular.

Zusammenfassung

Die grossen Etappen der larvalen Entwicklung von *Lilyopsis rosea* werden beschrieben. Dieses Studium zeigt die Bildung, im Planulastadium, eines verlustig gehenden Anhanges, der bei den Siphonophoren noch nicht erwähnt ist. Die Bildungsweise der Exumbrella und der Somatocyste des larvalen Nectophorus, sowie die Differenzierung des Gastrozoides sind eigentümlich.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CARRÉ, C., 1969. — 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, pp. 71-81.
- CARRÉ, D., 1969. — Etude du développement larvaire de *Sphaeronectes gracilis* (Claus, 1873) et de *Sphaeronectes irregularis* (Claus, 1873), Siphonophores Calyconophores. *Cah. Biol. Mar.*, 10, pp. 31-34.
- CHUN, C., 1885. — Ueber die cyclische Entwicklung der Siphonophoren. 2. *S.B. preuss. Akad. wiss. for 1885*, pp. 511-529, 1 pl.
- METSCHNIKOFF, E., 1874. — Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeit. wiss. Zool.*, 24, pp. 15-83, 10 pl.
- TOTTON, A.K., 1965. — A synopsis of the Siphonophora. *Trustees of the Brit. Museum*, 227 pp., 40 pl. London.

Claude and Danielle Carré

The larval development of *Lilyopsis rosea* (Chun, 1885)
Siphonophora, Calyphorae, Prayidae

Cahiers de Biologie Marine **10**, 359-364, 1969

Summary

The main stages of the development of *Lilyopsis rosea*, Siphonophora, Prayidae, are described. During the planula stage, a caducous appendage appears, which has never been noted in the development of Siphonophora.

The process of formation of the exumbrella and somatocyst of the larval nectophore and the differentiation of the gastrozoid are particular.

Introduction

We have collected, in the superficial waters of the Rade de Villefranche-sur-Mer, during the month of June 1968, some ripe eudoxids of *Lilyopsis rosea* Chun, either isolated, or in groups of two or three. It has been interesting to attempt the larval development of this species of the family Prayidae, a family for which there have been no embryological studies. After some unsuccessful attempts at artificial fertilisation, we succeeded in obtaining several larvae and to culture them as far as a quite advanced calyconula stage. The small number has not allowed us to undertake a detailed histological study of its development. But, the structure of some stages has been detailed precisely by some sections.

Description of the principal stages of development

Each female eudoxid carries a ripe gonophore of whose manubrium is filled with four large eggs that are released simultaneously. The eggs, very transparent and 500 μ in diameter, have been fertilised immediately after release, by delacerating into the water a sexually mature male gonophore.

The segmentation begins a short time after fertilisation but we have not followed in detail these early stages of development, so as to economise on this rare and fragile material.

1. – The planula

Two days after fertilisation, we have obtained some small ovoid planulae, limited by a ciliated and very thin ectodermal layer that showed some large, phloxinophilic granules. This stage is of very short duration and, very quickly, on one of the faces of the larva that will become the ventral face, the ectodermal cells multiply and form a monostratified thickened layer, and doubled, towards the interior, by a layer of endodermal cells. On the dorsal face of the ectoderm remains very thin, we have not observed any endodermic element. The interior of the larva is occupied by the vitelline mass that contains some plugs of endoderm called primary.

It is at this stage, attained in about 2.5 days after fertilisation, that the first larval bud is formed. On the ventral face, appears a small excrescence that develops, in some hours, into a long filament (Pl. I, 1 & 2). This filament, at first simple then ramified, attains a length of 1 mm in the three-day-old planula. It is uniformly ciliated (Pl. I, 4) and its structure is that of an ecto-endodermal solid tentacle. Close to the base, an isolated ectodermal proliferation, towards the interior, a typical medusoid nodule, buds

the larval nectophore (Pl. I, 2; Fig. 1). This nodule comes little by little to project to the exterior and the larva becomes a young larval calyconula.

2. *The calyconula*

The filament that appeared in the young planula forms, in the case of the calyconula, several new small lateral ramifications then swells considerably in its proximal part where a small cavity appears (Pl. I, 3). Around this cavity the endodermal cells proliferate. The base of the larval filament looks, then, like a small didermic bud that is the bud of the primary gastrozoid. Some hours after the formation of this bud, the larval filament regresses and is resorbed little by little (it is possible that the more terminal parts are caducous).

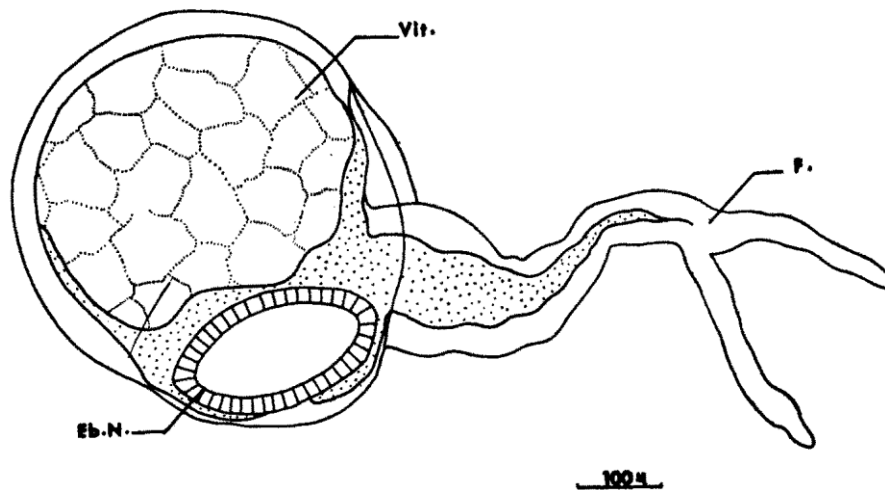


Fig. 1. Three-day-old calyconula larva. Eb.N.: bud of the larval nectophore; F.: larval filament; Vit.: vitellus.

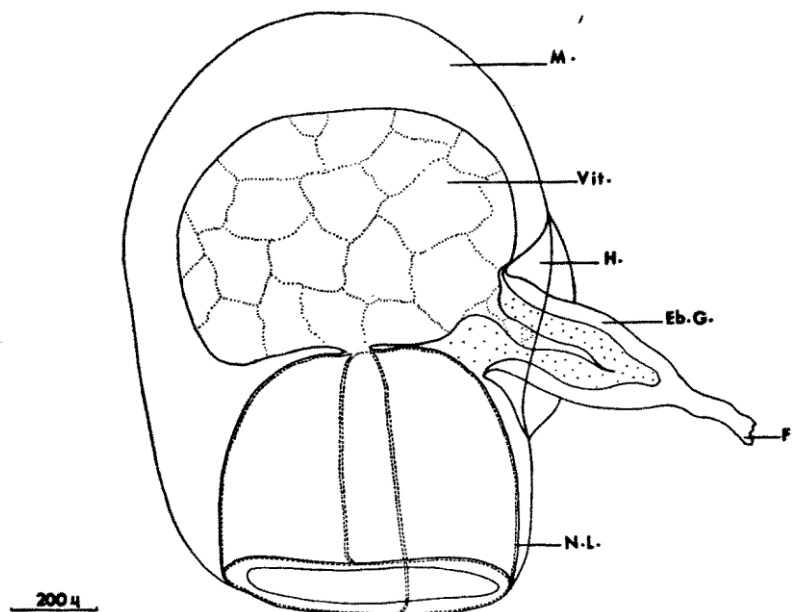


Fig. 2. Five-day-old calyconula larva. Eb.G.: bud of primary gastrozoid; F. larval filament; H.: hydroecium; M.: mesogloea; N.L.: larval nectophore; Vit.: vitellus.

Above the primary gastrozoid, the medusoid nodule, isolated at the planula stage, hollows into a cavity and becomes spherical. Around it, the endoderm forms a continuous layer, the umbrella lamella, which differentiates, in the five-day-old larva, into four radial canals and a marginal canal. At this stage, a small umbrella opening is bored through and the nectophore becomes functional (Fig. 2).

At the same time that the primary gastrozoid and the larval nectophore are differentiated, it forms a thick layer of mesogloea between the ectoderm and the vitelline mass (Pl. I, 3)

The observations on larvae obtained at five days after fertilisation (Fig. 2) sets in evidence one peculiarity in this development. Generally, in the larvae of calycothoires, the quasi-totality of the planula forms the bud of the primary gastrozoid that contains the vitellus, and the young nectophore appears as a small organ situated to the exterior of the embryonic body. In the young calyconula of *Lilyopsis rosea*, in contrast, the gastrozoid is present as a small appendage, while the ectoderm of the planula forms the umbrella ectoderm and that the vitelline mass is included in the somatocyst.

In proportion to the utilisation of the reserves, the size of the somatocyst regresses and the cavity of the umbrella, larger and larger, taking on a hemispherical shape (Pl. I, 5).

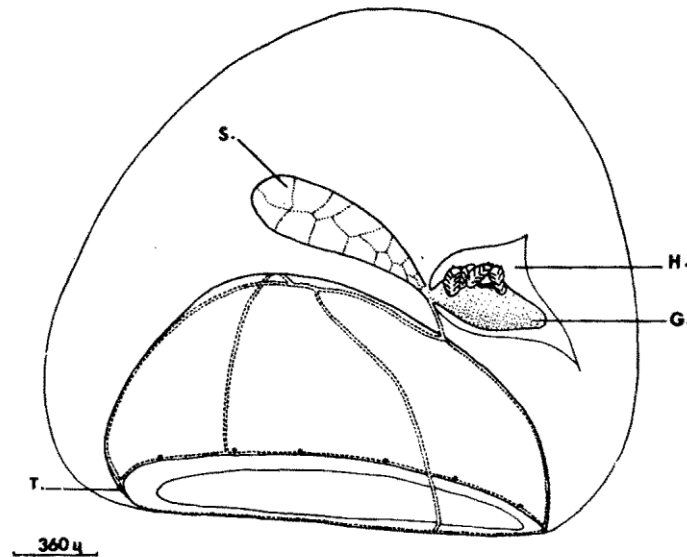


Fig. 3. Nine-day-old larval calyconula. G.: primary gastrozoid; H.: hydroecium; S.: somatocyst; T.: tentacle.

In the nine-day old calyconula (Pl. I, 6 and Fig. 3), the specific characters of the species *Lilyopsis rosea* appear. The swimming bell, which measures 2 mm in height and 3 mm in diameter, is provided with a large umbrella opening bordered by some small tubercles and by four red-pigmented spots. The nectosac occupies half the height of the nectophore; it is surmounted by the somatocyst in the shape of a club narrowed at its base. The quite short pedicular canal joins, a little ventrally, the somatocyst to the dorsal and ventral canals situated in the sagittal plane. The two lateral canals reunite with the dorsal canal at the apex of the nectosac, at two distinct but closely approaching

points. They have a direct course, not sinuous, down to the marginal canal. The gastrozoid is lodged in a conical hydroecium, widely open on the ventral side; at its base, is developed a tentacle on which are differentiated several tentilla.

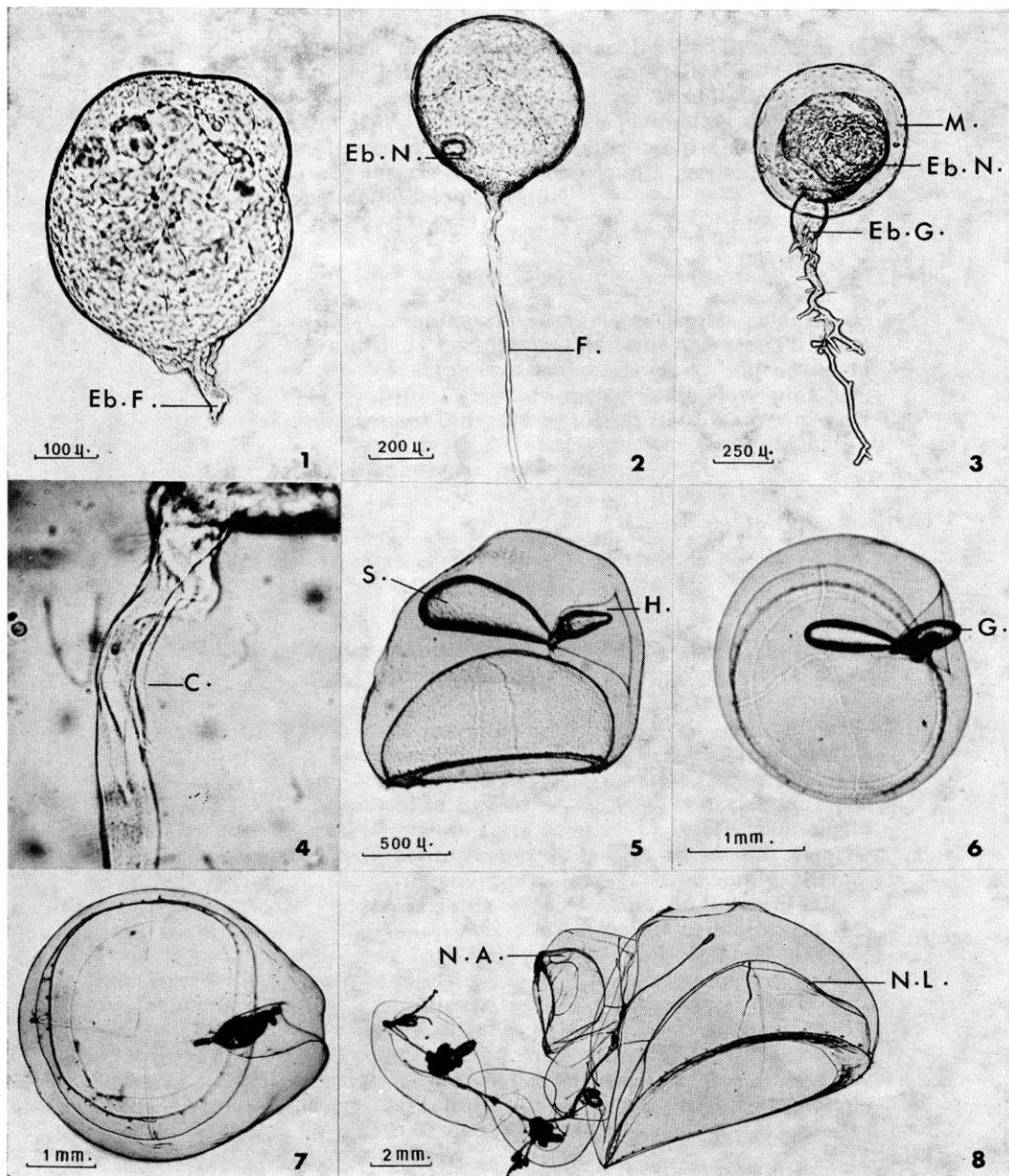


Plate I. *Lilyopsis rosea*. 1. Two day old planula; 2. 2.5 day old planula; 3. Three-day-old young larval calyconula, in ostial view; 4. detail of larval filament; 5. Six-day-old larval calyconula in lateral view; 6. Nine-day-old larval calyconula in apical view; 7. older larval calyconula in apical view (collected from the sea); 8. young colony in lateral view (collected from the sea).

C.: cilia; Eb.F.: bud of larval filament; Eb.G.: bud of primary gastrozoid; Eb.N. bud of larval nectophore; F.: larval filament; G.: primary gastrozoid; H.: hydroecium; M.: mesogloea; N.A.: adult type nectophore; N.L.: larval nectophore; S.: somatocyst.

We have not been able to attain more advanced stages, in our cultures, but we have found in a plankton net from deep water, an older calyconula larva (Carré, C, 1969) (Pl. I, 7). Between the last stages obtained in culture and the specimen fished from the sea, there are identified some characters not bound to age (general shape, position of the hydroecium, arrangement of canals, tentacular rudiments and pigment spots on the border of the umbrella). In contrast, the form and the shape of the somatocysts are different (that seem related to the utilisation of reserves) and there are not some small plates of pigment along the length of the radial canals in the larvae obtained by culture, contrary to that which is observed in the calyconula collected from the sea and in the nectophores of the adult colony.

3. The young colony

We have collected and maintained in culture some young colonies of *Lilyopsis rosea* possessing two nectophores of unequal size (Pl. I, 8). The larger shows the essential characters of the bell of the calyconula and it is evident it is question of the same nectophore but older. The other is morphologically different; it is a nectophore that is developed on the proximal part of the stolon of the older calyconula; we qualify this nectophore as the adult type.

CONCLUSIONS

The study summarises the main stages of the development of *Lilyopsis rosea* put into evidence some remarkable peculiarities of this development.

The existence of a caducous larval filament, save at its base that participates in the formation of the gastrozoid, is a fact never noted in the siphonophores and the study of the development of other Prayidae will allow us to know if the formation of such a filament, at the planula stage, is a characteristic of this family. The differentiation of the gastrozoid, beginning from a small region of the planula and not beginning from almost the totality of the embryonic body, is also an interesting peculiarity. Likewise, the mode of formation of the somatocyst, beginning from the vitelline mass and the endoderm called primary, is different from that one knows that in the majority of calycophores, except in *Hippopodius hippopus* (Metschnikoff, 1870) which supports the affinities shown by certain authors between the Prayidae and the Hippopodiidae (Totton). In addition it is interesting to remark that the development of *Lilyopsis rosea* and that of *Sphaeronectes gracilis* (Carré, D., 1969), although evolving following different modalities, result in some older calyconulae, very close morphologically. Finally, this study confirms the interpretation of the adult colonies given by Claude Carré (1969).

REFERENCES

- Carré, C. 1969. 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. *Cahiers de Biologie Marine* **10**, 71-81.
- Carré, D. 1969 Etude du développement larvaire de *Sphaeronectes gracilis* (Claus 1873) et de *Sphaeronectes irregularis* (Claus 1873), Siphonophores Calycophores, *Cahiers de Biologie Marine* **10**, 31-34.
- Chun, C. 1885. Ueber die cyclische Entwicklung der Siphonophoren. 2. *Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften* for **1885**, 511-528.
- Metschnikoff, E. 1874. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* **24**, 15-83.
- Totton, A.K. 1965. *A Synopsis of the Siphonophora*. London: British Museum (Natural History).