

**SUR LE CYCLE BIOLOGIQUE DE
EIRENE HEXANEMALIS (GOETTE 1886)
(EIRENIDAE, LEPTOMEDUSAE, HYDROZOA, CNIDARIA)**

par

Jean Bouillon

Laboratoire de Zoologie, Université Libre de Bruxelles
et
Station biologique Léopold III, Laing Island, Papua, New Guinea (1)

Résumé

Le cycle biologique jusqu'ici inconnu de *E. hexanemalis* est décrit. Les polypes sont solitaires, nus, planctoniques et se différencient complètement en une jeune méduse.

Eirene hexanemalis est une Leptoméduse très abondante dans les eaux tropicales; elle possède une très large distribution ayant été signalée à Zanzibar, à Ceylan, dans diverses localités des Indes, à Singapour, dans l'archipel Malais, en Indonésie, à Hong Kong, dans le Sud du Japon, en différents endroits des mers de Chine ainsi que dans le Nord de l'Australie, c'est-à-dire dans une aire correspondant à la très vaste région Indo-Ouest Pacifique telle qu'elle est définie par Ekman 1953. Elle est très commune dans la mer de Bismarck (Papouasie, Nouvelle Guinée) puisque depuis 1976 nous avons pu en récolter plus de cinq mille dans les eaux baignant l'île de Laing.

La bibliographie d'*Eirene hexanemalis* a été revue par Kramp en 1936 et 1961; on trouvera ci-dessous les indications concernant les travaux postérieurs à ces articles.

Uchida, 1964, p. 110; Kramp, 1965, p. 77 à 80; Kramp, 1968, p. 91, fig. 245; Hamond, 1971, p. 27; Vannucci et Navas, 1973, p. 277; Zhang, 1977, p. 101 et 104; Thomas et Chhapgar, 1979, p. 586; Zhang, 1979, p. 131 et 133; Xu et Zhang, 1974, p. 22, Bouillon, 1978, p. 126, 130; Xu et Zhang, 1981, p. 375.

Eirene hexanemalis (Goette 1886) est une méduse d'assez grande taille, pouvant atteindre 20 mm. Elle a une forme hémisphérique et est caractérisée par un pédoncule gastrique large, conique et relativement court, ne dépassant guère l'ouverture de l'ombrelle, ainsi que par la présence de six canaux radiaires (voir remarque plus loin).

(1) Contribution n° 52, Travail effectué dans le cadre de la convention n° 29005-82 du Fonds de la Recherche Fondamentale Collective.

Le manubrium est très petit; il se termine par des lèvres pointues et crénelées en même nombre que les canaux radiaires. Il existe de 30 à 50 tentacules marginaux issus de bulbes renflés; dans chaque espace intertentaculaire, on observe trois ou davantage de bulbes rudimentaires ainsi que, à peu près quatre statocystes. Les bulbes tentaculaires et rudimentaires portent des papilles excrétrices, les derniers pouvant d'ailleurs se transformer en tentacules au cours de la croissance de la méduse.

Les gonades sont linéaires, relativement courtes, ne dépassant pas la moitié distale des canaux radiaires qu'elles entourent complètement.

Le cycle de ces méduses était inconnu jusqu'à ce jour.

Les canaux radiaires peuvent varier en nombre, toutefois six est le nombre le plus communément rencontré.

D'après Kramp (1953), sur 224 individus, l'on rencontre : 2 spécimens avec 4 canaux radiaires, soit 0,9 p. 100; 16 spécimens avec 5 canaux radiaires, soit 7,1 p. 100; 186 spécimens avec 6 canaux radiaires, soit 83,0 p. 100; 19 spécimens avec 7 canaux radiaires, soit 8,5 p. 100; 1 spécimen avec 8 canaux radiaires, soit 0,4 p. 100.

Browne (1905) a signalé des méduses d'*Eirene hexanemalis* ayant jusqu'à 11 canaux radiaires.

Kramp (1953) a également étudié la répartition des *E. hexanemalis* au cours des divers mois de l'année d'après les récoltes effectuées durant la "Great Barrier Reef Expedition" de 1928-1929. Il remarque que ces méduses sont absentes des échantillons de plancton de juillet à fin septembre, qu'elles sont rares en octobre, avril, mai, juin, mais abondantes de novembre à mars.

Distribution saisonnière d'*E. hexanemalis* d'après Kramp 1953
(nombre de spécimens : 279)

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
112	17	50	7	5	1	0	0	0	1	12	78

Nous avons analysé le nombre d'Hydroméduses présentes dans les échantillons de plancton recueilli journallement dans les eaux entourant l'île de Laing au cours de l'année 1976; nos observations sur la répartition annuelle des *Eirene hexanemalis* sont très différentes de celles données par Kramp pour les eaux australiennes. Cela ne doit guère nous surprendre, Laing se trouvant d'une part nettement plus au Nord (4°09') que la Station la plus septentrionale (14°31') mentionnée par Kramp, de plus les récoltes examinées par cet auteur proviennent, selon les mois de l'année, d'endroits très différents de la côte australienne.

Distribution saisonnière des *E. hexanemalis* à Laing
(nombre de spécimens : plus de 619 méduses à maturité sexuelle)

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
40	19	10	11	200	90	120	59	22	6	21	21

A Laing, les méduses d'*E. hexanemalis* sont donc les plus abondantes en mai, juin et juillet, mois où elles sont à peu près absentes des collections étudiées par Kramp.

Nous avons à deux reprises, en février et en mai 1982, mis en élevage un grand nombre de méduses mâles et femelles d'*E. hexanemalis* sexuellement mûres.

Ces méduses pondent la nuit et les œufs aussitôt fécondés se segmentent rapidement de telle sorte que dès le lendemain matin on obtient des centaines de larves planula. Ces dernières ont une forte phototaxie positive et nagent activement, elles ne se fixent pas mais se transforment après une journée environ de vie active, directement en de petits polypes *solitaires* (0,5 mm), *pélagiques* et *nus*.

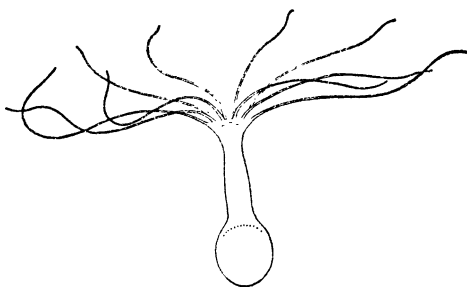


FIG. I
Polype d'*Eirene hexanemalis*.

Les polypes d'*E. hexanemalis* ont la forme d'une fiasque. Leur extrémité antérieure, étroite, est terminée par un hypostome conique entouré d'une dizaine de tentacules filiformes dont les bases sont réunies par une membrane intertentaculaire tandis que leur partie postérieure est renflée et a l'aspect d'une ampoule (Fig. I et II, 1). Ces polypes flottent dans le milieu ambiant, s'y déplacent à l'aide de mouvements tentaculaires; ils sont très voraces et se nourrissent avidement de nauplius d'*Artemia*. Dans nos conditions d'élevage en petits bols de verre, certains polypes s'attachent parfois momentanément sur le fond; ils se détachent toutefois à la moindre agitation du milieu ambiant pour reprendre aussitôt une vie libre. Il est vraisemblable qu'en mer les polypes d'*E. hexanemalis* ne se fixent jamais.

Quelquefois, étant donné les grandes densités de populations larvaires dans nos élevages, plusieurs planulas s'accolent, se soudent pour former ensuite des groupe de polypes pélagiques de trois à quatre individus.

Le quatrième jour après l'éclosion des planulas, on remarque que l'extrémité postérieure de la majorité des polypes se modifie et se transforme petit à petit en un bourgeon médusaire (Fig. II, 2). Celui-ci en s'accroissant va incorporer la majeure partie du corps du polype dont seul subsistera la région hypostomiale à laquelle la petite méduse demeure suspendue (Fig. II, 3), l'ensemble continuant à flotter au sein des eaux. Les tissus hypostomiaux vont dégénérer et la jeune méduse se libère environ quatre jours après la naissance du polype.

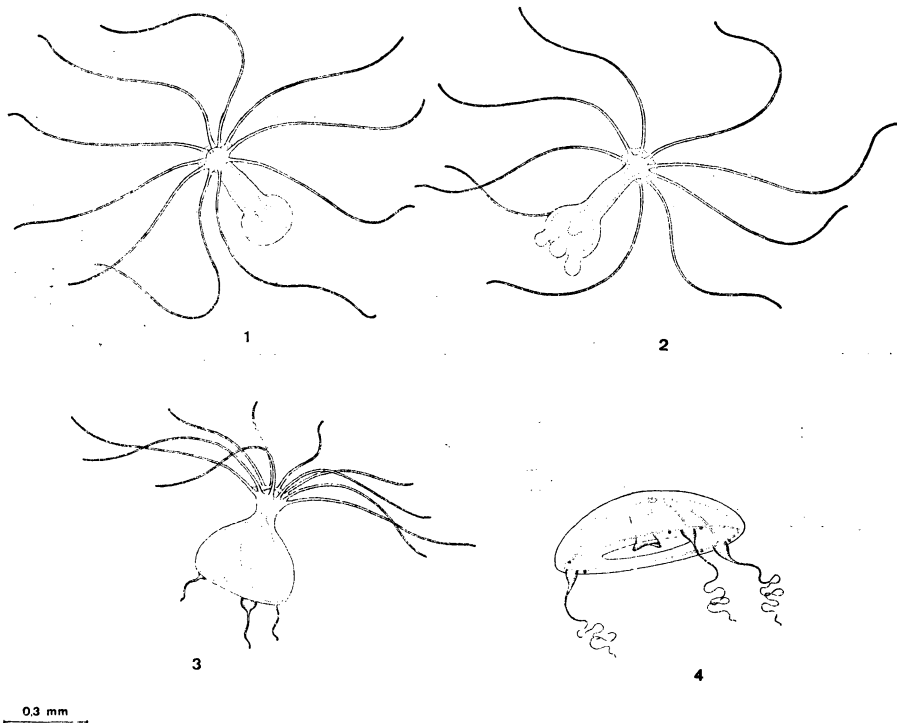


FIG. II

Trois stades successifs de la transformation d'un polype d'*Eirene hexanemalis* (1, 2, 3) en une jeune méduse (4).

A l'encontre de ce que l'on observe chez les autres Hydroméduses, les méduses d'*E. hexanemalis* venant de se libérer présentent trois canaux radiaires et trois tentacules au lieu des nombres pairs, deux ou quatre, classiques.

Il faut rappeler que cette espèce possède normalement six canaux radiaires, l'ébauche du quatrième canal et du quatrième bulbe tentaculaire apparaissant toutefois 2 à 4 jours après la libération de la méduse; la croissance ultérieure est normale.

Séquence du développement du polype et des méduses d'*E. hexanemalis*

Méduses mises en élevage le :	Naissance des planulas :	Naissance des polypes	Apparition des bourgeons médusaires	Libération des méduses
08.2.82	09.2.82	10.2.82	12.2.82	14.2.82
11.2.82	12.2.82	13.2.82	15.2.82	17.2.82
12.5.82	13.5.82	15.5.82	17.5.82	20.5.82

E. hexanemalis semble donc pouvoir se reproduire durant une longue période de l'année. L'existence dans son cycle d'une phase polype pélagique se transformant rapidement en méduse (4 jours) explique, d'une part, les explosions de populations que l'on rencontre

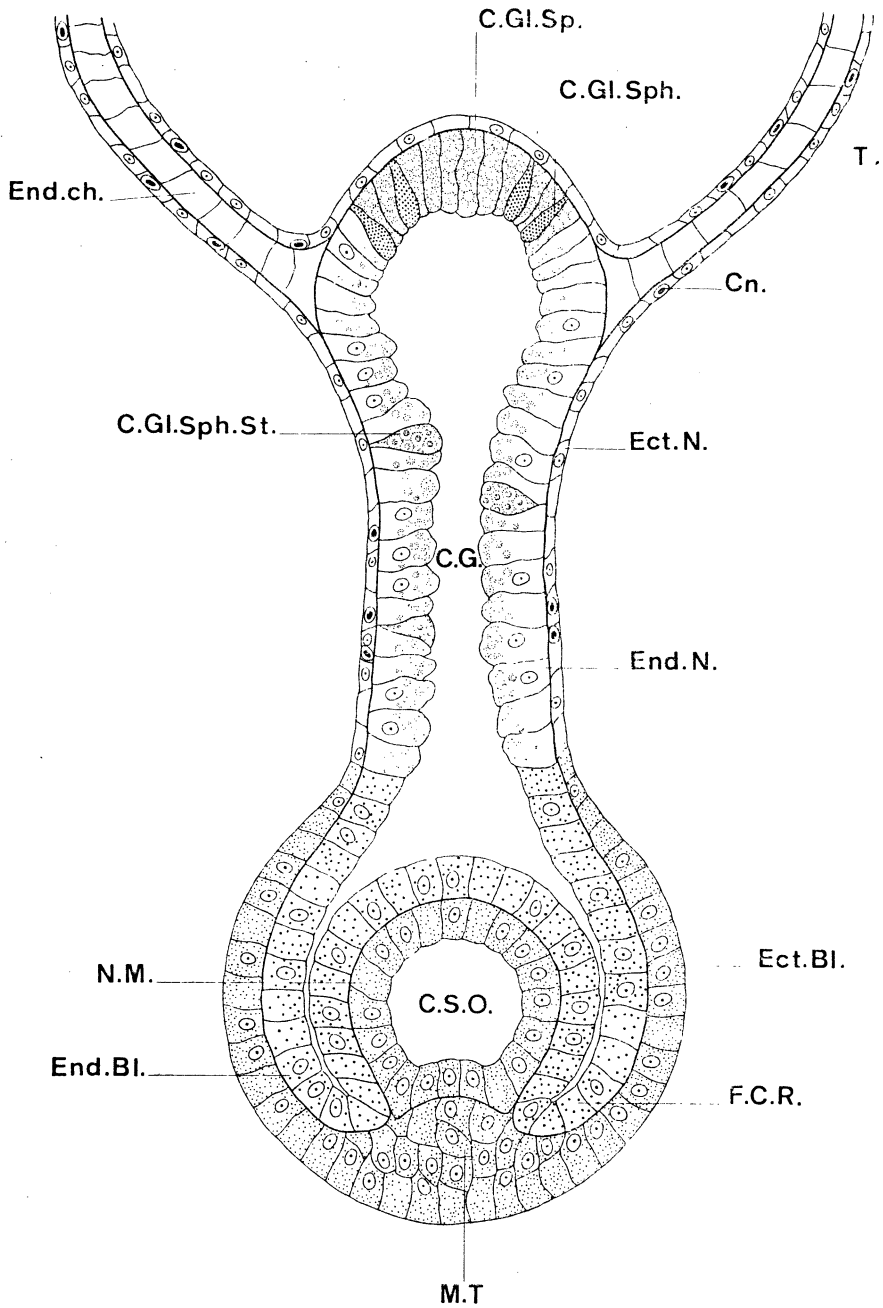


FIG. III

Coupe schématique d'un polype d'*Eirene hexanemalis* au début de sa différenciation en une jeune méduse.

C.G. : cavité gastrique; C.Gl.Sp. : cellule glandulaire spumeuse hypostomiale; C.Gl.Sph. : cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale; C.Gl.Sph.St. : cellule glandulaire sphéruleuse stomacale; Cn. : cnidocyte; C.S.O. : future cavité sous-ombrelle; Ect.Bl. : ectoderme blastogénétique; Ect.N. : ectoderme banal; End.Bl. : endoderme blastogénétique; End.Ch. : endoderme chordal; End.N. : endoderme banal; F.C.R. : futurs canaux radiaires; M.T. : massif tentaculaire; N.M. : nodule médusaire; T. : tentacule.

au cours de certains mois de l'année, d'autre part la diversité de tailles existant au sein de ces populations.

Le polype d'*E. hexanemalis* est donc du type campanulinidé. Les polypes des autres Eirenidae dont le cycle a été élucidé le sont également mais ils édifient toujours des colonies, celles-ci sont soit dressées, soit stoloniales, soit encore commensales des Mollusques (Bouillon, 1984). Aucun d'entre eux ne présente la quadruple originalité d'être solitaire, nu, planctonique et de se transformer complètement en une méduse.

En fait, un tel cycle n'est actuellement connu chez aucune autre Hydroméduse. La transformation complète d'un polype de Cnidaire en une méduse unique s'observe toutefois chez les Cubozoaires. Il existe cependant une différence fondamentale entre le cycle de ces organismes où le polype se métamorphose complètement en une méduse, l'hypostome devenant le manubrium, et celui d'*E. hexanemalis* où la méduse s'édifie également à partir des tissus du polype mais selon des processus propres aux Hydrozoaires, comprenant la formation d'un nodule médusaire et la néoformation du manubrium, l'hypostome polypodial dégénéralant au moment de la libération de la jeune méduse (Fig. III).

Tout se passe comme si l'hypostome et la cavité gastrique résiduelle avaient comme rôle principal de nourrir et de véhiculer le jeune bourgeon médusaire durant son organogénèse.

Dès que celle-ci est terminée, les tissus résiduels du polype se nécrosent, disparaissent et la jeune méduse devient libre. Le polype n'apparaît dans un tel cycle que comme une phase transitoire, trophique, phorétique.

A l'heure actuelle, la majorité des spécialistes acceptent le concept selon lequel la méduse des Hydrozoaires serait la phase adulte sexuée, le polype ne représentant qu'une phase larvaire prolongée. En fait, les méduses primitives auraient eu un cycle direct, épigénétique (Théorie actinulienne ou médusaire, voir notamment Petersen 1979, Bouillon 1978-1981). On peut concevoir que dans un pareil cycle, les polypes aient apparu initialement comme des structures destinées à nourrir et à transporter la jeune méduse issue de la larve originelle.

Ultérieurement, ce stade, de transitoire serait devenu pérenne, colonial, soit planctonique (les Siphonophores), soit benthique (les Hydropolypes), augmentant par multiplication asexuelle le nombre potentiel de méduses sexuées issues d'une seule larve planula.

Le cycle d'*Ereine hexanemalis* cadre parfaitement avec la première partie d'une telle hypothèse, il est toutefois clair qu'il peut tout aussi bien représenter un cycle très spécialisé de Leptoméduses que les réminiscences d'un cycle ancestral. Toutefois, son originalité est telle qu'il nous permet de concevoir comment pourrait être apparue l'alternance des « phases polypes et méduses » chez les Hydrozoaires.

Nous tenons à remercier Mme M. Klinkert et M. G. Seghers qui ont effectué les dessins illustrant ce travail.

Summary

The hitherto unknown life cycle of *E. hexanemalis* is described. The polyp is solitary, naked, planktonic and differentiates himself in a single medusa.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUILLON, J., 1978. — Hydroméduses de l'Archipel des Séchelles et du Mozambique. *Rev. Zool. afr.*, 92, pp. 117-173.
- BOUILLON, J., 1978. — Hydroméduses de la mer de Bismarek (Papouasie Nouvelle-Guinée) II. Limnomedusa, Narcomedusa, Trachymedusa et Laingiomedusa (sous-classic nov.). *Cah. Biol. Mar.*, 19, pp. 473-483.
- BOUILLON, J., 1981. — Origine et phylogénèse des Cnidaires et des Hydropolypes-Hydroméduses. *Annls Soc. r. Zool. Belg.* 111, pp. 45-56.
- BOUILLON, J., 1984. — Hydrozoaires. In Grassé, P. (éd.) : *Traité de Zoologie* (sous presse).
- BROWNE, E.T., 1905. — Report on the medusae collected by Professor Herdman at Ceylan, in 1902. *Rep. Pearl Fish. Manaar IV Supp. Rep. n° 27*, pp. 131-166.
- EKMAN, S., 1953. — Zoogeography of the Sea. London.
- HAMOND, R., 1971. — Some Medusae from near Brisbane. *Search*, 2, p. 27.
- KRAMP, P.L., 1936. — On the Leptomedusae of the genera *Eirene* Eschscholtz and *Helgicirra* Hartlaub. *Vidensk. Medd. dansk. naturh. Foren. Kbh.* 99, pp. 239-262.
- KRAMP, P.L., 1953. — Hydromedusae. *Sci. Rep. Gr. Barrier Reef Exped.* 6, n° 4, pp. 259-322.
- KRAMP, P.L., 1961. — Synopsis of the Medusae of the World. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 40, pp. 1-469.
- KRAMP, P.L., 1965. — The Hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans. "Dana" Rep. N° 63, pp. 1-161.
- KRAMP, P.L., 1968. — Hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans Sections II and III. "Dana" Rep. 72, pp. 1-200.
- PETERSEN, K., 1979. — Development of coloniality in Hydrozoa. In: *Biology and Systematics of colonial Organisms*. Systematics Ass. Spec. Vol. n° 11 (Larwood and Rosen ed.). Acad. Press London, pp. 105-139.
- THOMAS, J. et CHHAPGAR, B., 1979. — Hydrozoa from the coastal waters of Maharashtra, India. 1. Hydromedusae. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 74 (suppl.), pp. 581-591.
- VANNUCCI, M. et NAVAS, D., 1973. — Distribution of Hydromedusae in the Indian Ocean. *Ecol. Stud.* 3, pp. 273-283.
- UCHIDA, T., 1964. — Some medusae from New Caledonia. *Publ. Seto mar. Biol. Lab.* XII, pp. 109-112.
- XU, Z. et ZHANG, J., 1974. — Studies on the medusae from Fukien Coast, China. III. On the taxonomy of the Hydromedusae, Siphonophores and Ctenophores of North Fukien. *Oceanol. et Technol. Sinica* 2, pp. 17-32.
- XU, Z. et ZHANG, J., 1981. — On the Hydromedusae from the continental shelf waters of Northern part in the South China Sea. *Acta Sci. Natur. Univ. Amoiensis* 20, pp. 273-382.
- ZHANG, J., 1977. — Studies on the Hydromedusae, Siphonophores and Ctenophores from the coast of the Kiansu and Chekian Province, China. *Oceanol. et Technol. Sinica* 7, pp. 95-107.
- ZHANG, J., 1979. — Preliminary analysis on the Hydromedusae Fauna of the China Sea areas. *Acta Oceanol. Sinica* 1, pp. 127-137.