

ORIGINE ET PHYLOGÉNÈSE DES CNIDAIRES ET DES HYDROPOLYPES-HYDROMÉDUSES

par

J. BOUILLON

Laboratoire de Zoologie
Université Libre de Bruxelles
50, Avenue F. D. Roosevelt
B-1050 Bruxelles (Belgique)

A mon maître P. BRIEN

RÉSUMÉ

Les diverses hypothèses concernant l'origine des Cnidaires, celle des Hydropolypes-Hydroméduses sont envisagées. Leur phylogénèse est revue tenant compte des travaux les plus récents.

Origin and phylogenesis of Cnidaria and Hydropolyps-Hydromedusa

SUMMARY

The various hypotheses concerning the origin of the Cnidaria and Hydropolyps-Hydromedusa are considered. Their phylogeny is reviewed taking into consideration the most recent concepts.

I. ORIGINE ET PHYLOGÉNÈSE DES CNIDAIRES

Les Cnidaires étant parmi les plus primitifs des organismes pluricellulaires, la plupart des questions soulevées par leur évolution sont indissociables de celles posées par l'origine des Métazoaires.

Selon les fondements de la phylogénèse, ces derniers ont dû prendre naissance à partir d'êtres unicellulaires, à partir des Protozoaires.

Nombreuses sont les hypothèses proposées, aucune n'apporte toutefois une réponse décisive, voire même satisfaisante.

Les théories sur l'origine des Métazoaires, celle des Cnidaires, sur la phylogénèse de ces derniers ne peuvent d'ailleurs être que subjectives, spéculatives, étant basées quasi exclusivement, en l'absence de données paléontologiques probantes, sur les formes récentes. De plus elles sont le plus souvent entachées d'argumentations d'ordre plus émotionnel que raisonné. C'est pourquoi nous ne reprendrons que l'essentiel des hypothèses avancées.

Théorie syncytiale (JHERING, 1877; STEINBÖCK, 1937, 1958, 1963; HADZI, 1944 jusqu'à 1965; DE BEER, 1954; HANSON, 1958, 1963).

D'après cette théorie l'ancêtre le plus probable des Métazoaires seraient des protistes ciliés multinuclés qui par cellularisation du cytoplasme autour de chacun des multiples noyaux auraient donné des organismes pluricellulaires.

Les plus primitifs des Métazoaires seraient ainsi les Turbellariés acoeles syncytiaux.

Cette théorie a été principalement développée par HADZI. De nombreux ciliés montrant une tendance vers la symétrie bilatérale, cet auteur imagine qu'au sein de ceux-ci une cellularisation découperait l'ectoderme à la périphérie, l'endoderme à l'intérieur, ce dernier étant ensuite creusé d'une cavité digestive et entouré d'une masse mésoblastique. Ainsi naîtraient les Turbellariés, les Cnidaires et par évolution progressive les Coelomates Triploblastiques. HADZI accorde une très grande importance à la symétrie bilatérale, il la considère comme primitive. Il en ressort que pour lui les Anthozoaires qui présentent le plus souvent à l'état adulte une telle symétrie seraient les plus anciens des Cnidaires.

Cette théorie a subi, vu son manque d'évidence, de très nombreuses critiques (voir entre autres HAND, 1959, 1963; JÄGERSTEN, 1955, 1959, 1972; HYMAN, 1959; REMANE, 1963; REES, 1966; BRIEN, 1969, etc...).

En ce qui concerne l'évolution régressive aboutissant aux Cnidaires il est notamment difficile d'admettre :

- que le mésenchyme cellularisé et généralement parcouru par des muscles striés, ait par régression donné la mésoglée des Cnidaires,

- que des organes de reproduction complexes, hermaphrodites, comprenant pénis, vagin, poche copulatrice et impliquant l'accouplement, aient été réduits à de simples gonades épithéliales,

- que toute trace du pharynx musculueux dans lequel aboutissait le parenchyme endosyncytial carnivore ait disparu,

- qu'il n'y ait plus de trace d'appareil excréteur (protenéphridie, les Acoeles en sont toutefois aussi dépourvus),

- que d'un système nerveux complexe comprenant des ganglions cérébroïdes, des cordons nerveux, seuls les plexus nerveux épithéliaux aient subsisté,

- que le développement spiral ait donné naissance au développement des Cnidaires, marqués par la grande variété de leur mode de gastrulation, caractère primitif indéniable.

De plus l'embryogénèse des Métazoaires aussi simples soient-ils ne reflète en aucun cas une origine syncytiale, leurs stades ontogénétiques sont toujours cellularisés (même les Acoeles, voir REMANE, 1963).

Théorie coloniale (= Théorie de la Gastrea de HAECKEL, 1874)

Selon cette théorie, les Métazoaires dériveraient de flagellates coloniaux en forme de sphère creuse similaires à ceux que l'on rencontre chez les Phytomonadida (*Eudorina*, *Gonium*, *Volvox*, etc...); Chrysomonadida (*Dynobryon*, *Synura*); Dino-flagellida; Protomonadida.

D'une telle forme hypothétique ou « blastea » dériverait par invagination d'un pôle une larve diploblastique en forme de sac ou « gastrea » dont la cavité représenterait l'intestin primitif (archenteron) et l'ouverture vers l'extérieur la bouche (blastopore). Cette conception basée sur la loi de récapitulation ancestrale (ou biogénétique) ne paraît, à première vue, pas déraisonnable, la majorité des Métazoaires passant en effet au cours de leur développement embryonnaire par des stades très

semblables à la « blastea » et « gastrea » imaginés par HAECKEL : blastula-gastrula. La « gastrea » possède notamment la structure diploblastique fondamentale des Cnidaires dont elle serait, selon les tenants de la théorie, l'ancêtre. Toutefois METSCHNIKOFF (1886) fit remarquer qu'au cours du développement embryonnaire des Métazoaires, l'endoderme est bien souvent formé par d'autres processus de gastrulation que l'invagination, notamment chez les Cnidaires où elle est l'exception. De plus ce même auteur estime que les Métazoaires primitifs présentaient une digestion intracellulaire phagocytaire et donc ne nécessitaient ni tube digestif ni bouche, suite à quoi il considère qu'il n'y aurait pas eu formation de « gastrea » mais que des cellules de la « blastea » auraient migré vers l'intérieur pour former une larve diploblastique pleine flagellée ou parenchymula (phagocytella) correspondant à la *planula* des Cnidaires.

L'origine planuloïde des Métazoaires et par voie de conséquence des Cnidaires a eu et a encore de très nombreux défenseurs, notamment : LANKESTER, 1877; HYMAN, 1940, 1959; BOETTGER, 1952; HAND, 1959, 1963; UCHIDA, 1963 a, b, c; BRIEN, 1969; SALVINI-PLAWEN, 1978.

Théorie de la bilatéro-gastrea

JÄGERSTEN (1955) reprend la théorie haeckelienne et maintient quant à lui que l'ancêtre commun des Métazoaires est indiscutablement une larve « gastrea » mais qui présentait originellement une symétrie bilatérale (théorie de la bilatéro-gastrea JÄGERSTEN, 1955, 1959, 1972). D'après cet auteur, tous les Métazoaires devaient avoir une larve primaire pélagique (bilatéro-gastrea) et un stade benthique adulte. En se fixant la larve serait devenue plus ou moins vermiforme, glissant sur le substrat à l'aide de ses flagelles, la fonction phagocytaire aurait été ainsi limitée aux cellules de la face ventrale qui serait devenue concave.

Cette concavité représenterait la première indication du tube digestif. Cette théorie a comme corollaire que les Cnidaires à symétrie bilatérale, c'est-à-dire les Anthozoaires, seraient les plus primitifs, les Hydrozoaires les plus évolués.

Partant d'un niveau évolutif plus élevé, de nombreux auteurs estiment que l'ancêtre commun des Cnidaires devait être un polype à symétrie tétramère, possédant quatre poches gastriques déterminées par quatre septa (KORSCHLITZ et HEIDER, 1890; HEIDER, 1914; REMANE, 1954; MARCUS, 1958; THIEL, 1966; WERNER, 1973, 1975; PETERSEN, 1979). REES (1966) considère que les Cnidaires seraient issus d'une larve proto-actinula ciliée et armée de cnidocystes éparpillés. Cette larve aurait, par développements successifs, acquis des tentacules creux au niveau desquels se condenseraient les cnidocystes, et un estomac quadratique.

Enfin certains auteurs ont voulu faire dériver les Cnidaires des Spongiaires (voir notamment CZIHAK, 1958; TUZET, 1949, 1961, 1963, 1973). Si ces deux phylum ont pu dériver d'une souche commune, ils ont toutefois évolué pour leur propre compte, sans aucun lien phylogénétique discernable; les Spongiaires n'ont donné que les Spongiaires.

Telles sont les principales hypothèses actuellement en présence, pour laquelle se décider ?

La théorie coloniale nous apparaît la plus vraisemblable, la mieux défendable. Ainsi que le signale BRIEN (1969) « elle a le mérite de considérer la formation d'un Métazoaire comme une colonie d'individualités unicellulaires, ce que l'embryogenèse démontre; de tenir compte des corrélations cellulaires qui s'établissent dans une colonie conférant à l'ensemble une unité physiologique et morphologique, ce qui se produit au cours de l'ontogénèse ».

Parmi les diverses variantes de cette théorie, celle de l'origine planuloïde se révèle, en ce qui concerne les Cnidaires, non seulement la plus séduisante mais la plus proche des faits, compte tenu de ce que l'on connaît du développement embryonnaire de cet embranchement.

Deux questions importantes restent néanmoins en suspens : les Cnidaires ont-ils originellement une symétrie bilatérale ou radiaire ?, quelle est la filiation des diverses classes constituant ce phylum ?

Si les tenants de la théorie turbellarienne, de la « bilatérogastrea » ou d'une larve planuloïde biradiaire (SALVINI-PLAWEN, 1978) estiment que les Cnidaires présenteraient originellement une symétrie bilatérale, la majorité des auteurs admettent toutefois que s'il existe effectivement chez ces animaux, et principalement chez les Anthozoaires, une tendance vers une telle symétrie, elle n'est cependant pas primordiale, mais bien secondaire (MARCUS, 1958; HYMAN, 1940, 1959; HAND, 1959, 1963; HARTMAN, 1963; UCHIDA, 1963 a, b, c; BRIEN, 1969; WERNER, 1973, etc...).

Les Cnidaires possèdent en réalité une symétrie fondamentalement radiaire et l'on peut raisonnablement supposer que la larve planuloïde ancestrale ait donné naissance à un organisme polypoïde à symétrie tétramère possédant quatre septa et poches gastriques tels que de nombreux auteurs l'avaient préconisé (voir plus haut). En effet, non seulement les récentes observations effectuées sur les Scyphozoa et les Cubozoa (WERNER, 1971, 1973, 1975; CHAPMAN, 1978) militent en ce sens, mais une symétrie tétraradiaire s'observe en fait dans les différentes classes des Cnidaires.

Nous avons vu que pour certains auteurs les Anthozoaires étaient les plus simples des Cnidaires, les Hydrozoaires les plus spécialisés, ce qui donnait la séquence Anthozoa-Scyphozoa-Hydrozoa (entre autres HADZI, 1944 à 1963; ULRICH, 1951; DE BEER, 1954; REMANE, 1954; JÄGERSTEN, 1955, 1959, 1972; ALVARADO, 1956; MARCUS, 1958; STEINBÖCK, 1958; SIEWING, 1967; VANDEL, 1968).

Pour d'autres, inversement, les Hydrozoaires seraient les plus primitifs et les Anthozoaires les plus évolués et nous aurions la filiation Hydrozoa-Scyphozoa-Anthozoa; parmi ceux-ci : HYMAN, 1940, 1959; REES, 1966; HAND, 1959, 1963; UCHIDA, 1963 a, b, c; BRIEN, 1969).

Beaucoup d'auteurs adoptent toutefois à l'heure actuelle une opinion moins tranchée, plus souple. Dès 1963 UCHIDA avait fait remarquer que si l'on considérait uniquement les Cnidaires sous l'angle de leur symétrie ou pouvait les scinder en deux lignes phylogénétiques, l'une allant aux formes à symétrie radiaire, Hydrozoa-Scyphozoa, l'autre à celles à symétrie bilatérale, les Anthozoa. Suite à ses très belles recherches sur les Scyphozoa et les Cubozoa, WERNER (1971, 1973, 1975) a concrétisé et précisé cette hypothèse et a proposé un schéma d'évolution des Cnidaires très généralement accepté comprenant deux lignées divergentes naissant d'un ancêtre polypoïde tétraradiaire commun; l'une aboutissant aux Anthozoa, l'autre aux Conulata. De ces derniers émergeraient les Scyphozoa donnant eux-mêmes naissance aux Cubozoa dont seraient enfin issus les Hydrozoa. Exploitant ce concept PETERSEN (1979) (voir BOUILLON, 1978) divise les Cnidaires en deux sous-phylums, les Anthozozaria (*), où le polype est la phase normale adulte et sexuée et où la phase méduse ne se différencie jamais, et les Medusozozoa où la méduse, réduite ou non, représente la phase adulte et sexuée, la phase polype devant être considérée comme larvaire. Les Medusozozoa comprennent la classe fossile des Conulata et les classes récentes des

(*) Anthozoa de PETERSEN, pour plus de clarté nous préférons toutefois le nom d'Anthozoa pour désigner la classe des Anthozoaires et proposons celui d'Anthozozaria pour le nouveau Sous-phylum correspondant.

Scyphozoa, Cubozoa et Hydrozoa. L'existence de deux lignes divergentes est également acceptée par SALVINI-PLAWEN (1978), toutefois cet auteur fait dériver indépendamment les Hydrozoa et les Cubozoa des Scyphozoa et groupe l'ensemble des Cnidaires non Anthozoaires dans une nouvelle supra-classe, les Tesserazoa.

Nous nous rallions, quant à nous, entièrement aux propositions de WERNER précisées par PETERSEN.

La figure 1 nous montre schématiquement comment l'on peut, dans une telle optique et compte tenu des options précédentes, concevoir l'origine et la phylogénèse des Cnidaires.

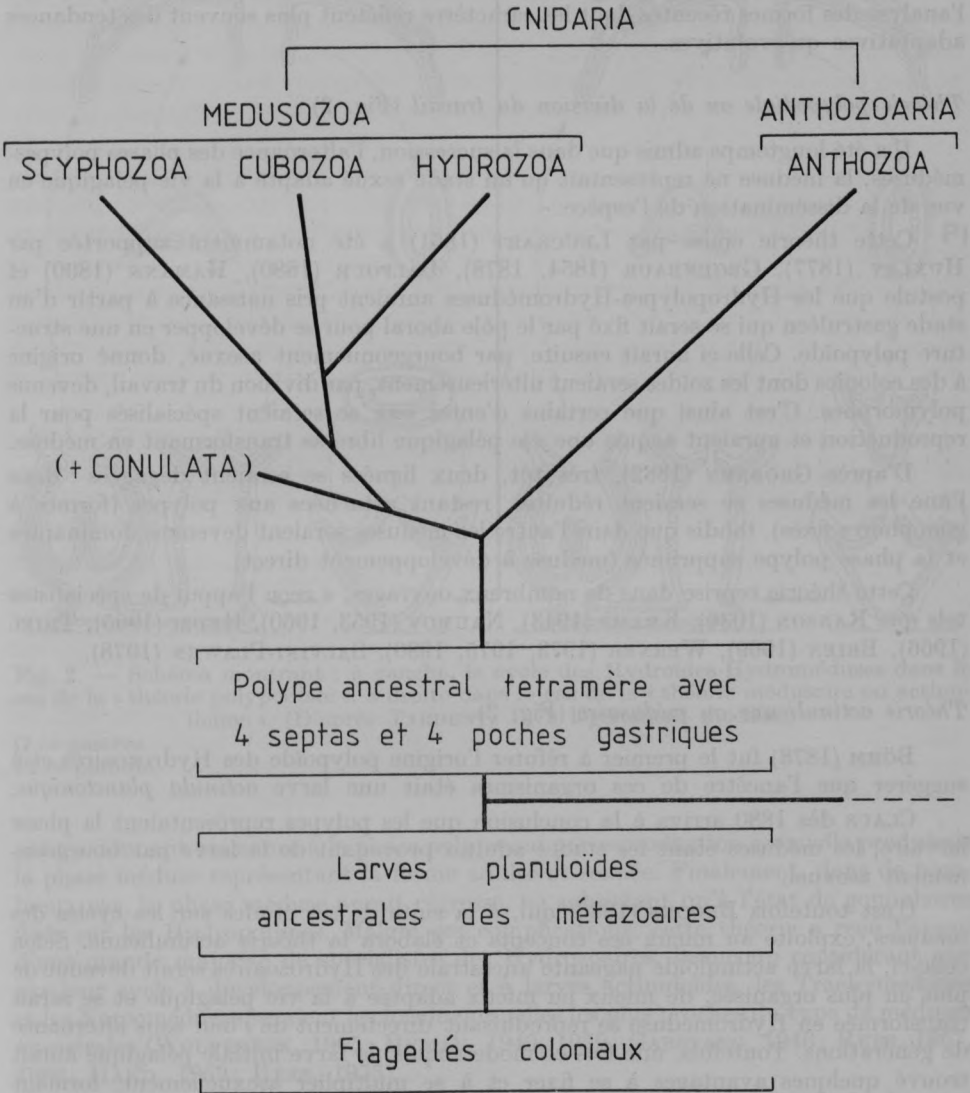


Fig. 1. — Diagramme montrant les relations existant entre les diverses classes du phylum des Cnidaires (d'après WERNER, 1973 modifié).

II. ORIGINE ET ÉVOLUTION DES HYDROPOLYPES-HYDROMÉDUSES

Deux théories ont été principalement avancées pour tenter d'expliquer l'origine des Hydrozoaires et l'alternance de leurs phases polype et méduse. Dans l'une les polypes sont considérés comme étant les ancêtres communs des Hydropolypes et Hydroméduses, dans l'autre, inversement, ce sont les méduses.

Ces deux théories ont chacune leurs défenseurs, présentent chacune des arguments convaincants et des faiblesses indéniables. Ceci ne doit guère nous étonner, car les Hydrozoaires, animaux peu fossilisables, n'ont laissé que peu de preuves paléontologiques et leur phylogenèse doit forcément être reconstruite à partir de l'analyse des formes récentes dont les caractères reflètent plus souvent des tendances adaptatives qu'évolutives.

Théorie polypodiale ou de la division du travail (Fig. 2)

Il a été longtemps admis que dans la succession, l'alternance des phases polypes-méduses, la méduse ne représentait qu'un stade sexué adapté à la vie pélagique en vue de la dissémination de l'espèce.

Cette théorie émise par LEUCKART (1851) a été notamment supportée par HUXLEY (1877), GEGENBAUR (1854, 1878), BALFOUR (1880), HAMANN (1890) et postule que les Hydropolypes-Hydroméduses auraient pris naissance à partir d'un stade gastruléen qui se serait fixé par le pôle aboral pour se développer en une structure polypoïde. Celle-ci aurait ensuite, par bourgeonnement asexué, donné origine à des colonies dont les zoïdes seraient ultérieurement, par division du travail, devenus polymorphes. C'est ainsi que certains d'entre eux se seraient spécialisés pour la reproduction et auraient acquis une vie pélagique libre se transformant en méduse.

D'après GROBBEN (1882), très tôt, deux lignées se seraient dégagées : dans l'une les méduses se seraient réduites, restant attachées aux polypes (formes à gonophores fixés), tandis que dans l'autre les méduses seraient devenues dominantes et la phase polype supprimée (méduse à développement direct).

Cette théorie reprise dans de nombreux ouvrages, a reçu l'appui de spécialistes tels que RANSON (1936), KRAMP (1943), NAUMOV (1953, 1960), HADZI (1965), THIEL (1966), BRIEN (1969), WERNER (1973, 1975, 1980), SALVINI-PLAWEN (1978).

Théorie actinulienne ou médusaire (Fig. 2)

BÖHM (1878) fut le premier à réfuter l'origine polypoïde des Hydrozoaires et à suggérer que l'ancêtre de ces organismes était une larve *actinula planctonique*.

CLAUS dès 1880 arriva à la conclusion que les polypes représentaient la phase larvaire, les méduses étant les stades adultes provenant de la larve par bourgeonnement asexuel.

C'est toutefois BROOKS (1886) qui, à la suite de ses études sur les cycles des méduses, exploite au mieux ces concepts et élabora la théorie actinulienne. Selon celle-ci, la larve actinuloïde nageante ancestrale des Hydrozoaires serait devenue de plus en plus organisée, de mieux en mieux adaptée à la vie pélagique et se serait transformée en Hydroméduse se reproduisant directement de l'œuf sans alternance de générations. Toutefois, une fois ce mode acquis, la larve initiale pélagique aurait trouvé quelques avantages à se fixer et à se multiplier asexuellement, formant d'autres méduses, avant d'atteindre son développement définitif. Cet état sessile aurait été à ce point favorable que la larve devenue ainsi benthique, se serait per-

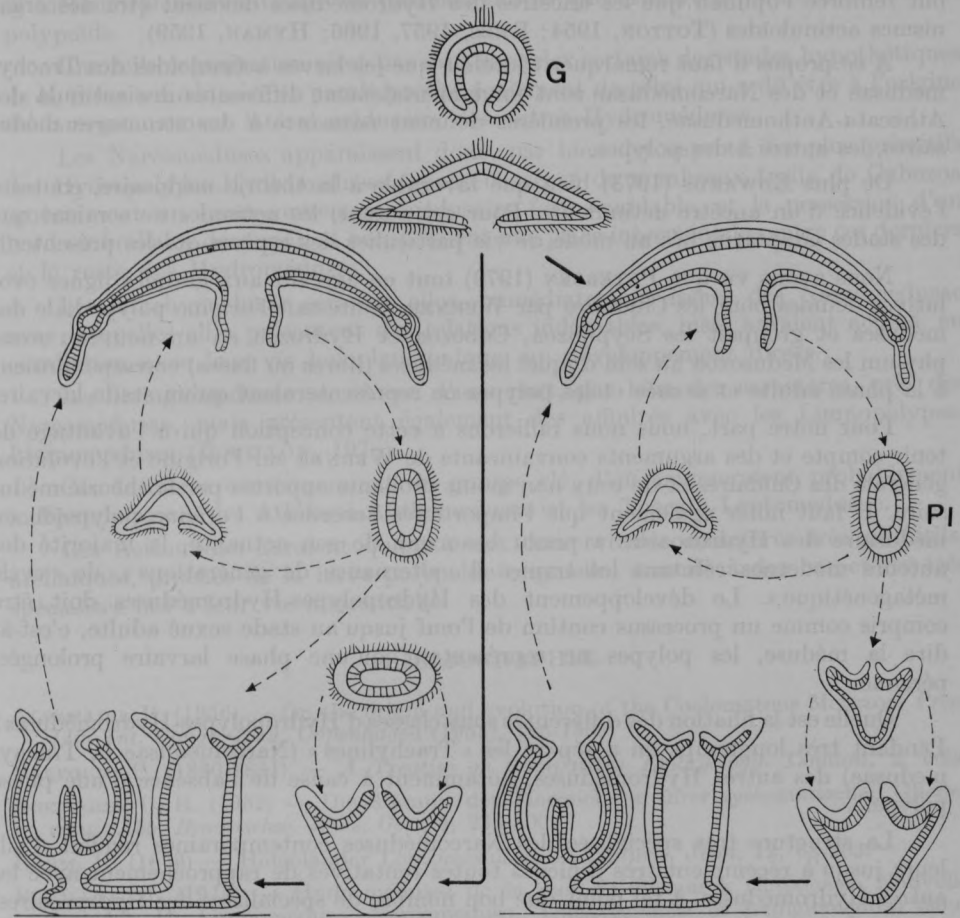


Fig. 2. — Schéma montrant : à gauche, le cycle des Hydroïdes-Hydroméduses dans le cas de la « théorie polypodiale », à droite dans le cas de la « théorie médusaire ou actinulienne ». (D'après TARDENT, 1978 légèrement modifié.)

G = gastrea
 Pl = planula.

pétuée donnant naissance à la phase polype qui par reproduction asexuelle produirait la phase méduse représentant la forme adulte et sexuée. Finalement, dans de nombreux cas, la phase méduse aurait régressé, ne subsistant qu'à l'état de gonophores fixés sur les Hydropolypes. Malgré ces complications, cette théorie a reçu l'appui d'une grande majorité de spécialistes des Hydrozoaires, beaucoup considérant que par leur cycle à développement direct et à larves actinuloïdes, les Trachymedusae et les Narcomedusae seraient les formes actuelles les plus proches du type de méduses ancestrales (WOLTERECK, 1905; HYMAN, 1940, 1959; GARSTANG, 1946; REES, 1957, 1966; HAND, 1959; REES, 1975).

L'existence, chez de nombreux Athecata primitifs, de larves actinula, la création de la sous-classe des Actinulidae (SWEDMARK et TESSIER, 1958, 1959, 1966)

ont renforcé l'opinion que les ancêtres des Hydroméduses devaient être des organismes actinuloïdes (TOTTON, 1954; REES, 1957, 1966; HYMAN, 1959).

A ce propos il faut remarquer toutefois que les larves actinuloïdes des Trachymedusae et des Narcomedusae sont fondamentalement différentes des actinula des Athecata-Anthomedusae, les premières donnent naissance à des structures médusaires, les autres à des polypes.

De plus EDWARDS (1973) bien que favorable à la théorie médusaire, conteste l'évidence d'un ancêtre actinuloïde. Pour cet auteur, les actinules ne seraient que des stades adaptatifs liés au mode de vie particulier des espèces qui les présentent.

Nous avons vu que PETERSEN (1979) tout en agréant aux grandes lignes évolutives définies pour les Cnidaires par WERNER, contestait l'origine polypodiale des méduses et groupait les Scyphozoa, Cubozoa et Hydrozoa en un nouveau sous-phylum les Medusozoa au sein duquel les méduses (libres ou fixées) correspondraient à la phase adulte et sexuée et les polypes ne représenteraient qu'un stade larvaire.

Pour notre part, nous nous rallierons à cette conception qui a l'avantage de tenir compte et des arguments convainquants de WERNER sur l'origine et l'évolution générale des Cnidaires et de ceux non moins probants apportés par la théorie médusaire. Il faut noter également que l'importance accordée à l'origine polypoïde ou médusaire des Hydrozoaires a perdu beaucoup de son actualité, la majorité des auteurs modernes réfutant les termes d'« alternance de générations », de « cycle métagénétique ». Le développement des Hydropolypes-Hydroméduses doit être compris comme un processus continu de l'œuf jusqu'au stade sexué adulte, c'est-à-dire la méduse, les polypes ne représentant qu'une phase larvaire prolongée, pérenne.

Quelle est la filiation des différentes sous-classes d'Hydropolypes-Hydroméduses ? Pendant très longtemps on a séparé les « Trachylines » (Narcomedusae et Trachymedusae) des autres Hydroméduses, notamment à cause de l'absence d'une phase polype.

La structure très spécialisée des Narcoméduses contemporaines rendait d'ailleurs jusqu'à récemment très difficiles toutes tentatives de rapprochement avec les autres Hydroméduses, à tel point que bon nombre de spécialistes des Hydrozoaires, et non des moindres, considéraient comme improbable une origine commune (voir notamment GOETTE, 1907; MAYER, 1910; RUSSELL, 1953).

Toutefois la découverte des Laingiomedusae possédant un amalgame de caractères de Narcoméduses et d'Hydroméduses « métagénétiques » facilite grandement un tel rapprochement et confirme l'homogénéité des Hydropolypes-Hydroméduses (BOUILLON, 1978).

D'après PETERSEN (1979), les Hydrozoaires se seraient différenciés des Cubozoa à une époque géologique assez tardive par simplifications de leurs structures polypoïdes et modifications de leur processus de bourgeonnement médusaire.

Chez les Cubozoa les méduses se forment en effet par métamorphose directe des polypes, tandis que chez les Hydrozoa elles se constituent par bourgeonnement latéral complexe, comprenant toujours la formation d'un nodule médusaire. Exception faite toutefois des Narcomedusae. Effectivement beaucoup de celles-ci sont ectoparasites d'autres méduses et présentent des larves primaires pouvant bourgeonner d'autres larves qui toutes se métamorphoseront directement en méduses.

Chez certaines espèces, les larves primaires peuvent se différencier en un « stolon prolifère » très développé qui bourgeonne latéralement d'autres larves. Ces dernières

se métamorphoseront toutes en méduses tandis que la larve primaire reste à l'état polypoïde.

Une telle organisation n'est pas sans rappeler certains des stades hypothétiques de la théorie médusaire et paraît proche également de celui qui a dû être à l'origine du bourgeonnement latéral médusaire des autres Hydroméduses.

Les Narcoméduses apparaissent donc, par bien des aspects, les plus primitifs des Hydropolypes-Hydroméduses, ayant conservé de nombreux traits de Cubozoa (notamment un bourgeonnement médusaire fort semblable, et la possession d'un bord ombrellaire découpé), et occuperaient une place intermédiaire entre ces derniers et le reste des Hydroméduses.

Les Trachymedusae seraient elles, immédiatement issues des Narcomedusae avec lesquelles elles présentent des relations indéniables, mais auraient acquis, en corrélation avec leur vie holoplanctonique, un développement direct.

Les Laingiomedusae se situent d'une part, par bien des caractères, près des Narcomedusae, mais présentent également des affinités avec les Linnopolypes-Linnoméduses (BOUILLON, 1978).

Ces dernières constitueraient un groupe clé, d'où émergeraient probablement indépendamment les Athecata-Anthomedusae et les Thecata-Leptomedusae.

Les Actinulidae auraient quant à eux conservé des caractères très primitifs, archaïques, proches de la larve polypoïde originelle, associés à des caractères très spécialisés liés à leur vie interstitielle.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVARADO, R. (1956) — On the origin and evolution of the Coelomatus Metazoa. *Proc. 14th Int. Congr. Zool. Copenhagen* (1953), 146-150.
- BALFOUR, F. (1880-1881) — *A Treatise on Comparative Embryology*. London, 2 vols.
- BOETTGER, C. R. (1952) — Die Stämme des Tierreichs in ihrer systematischen Gliederung. *Abb. Braunsch. Wiss. Ges.*, **4**, 238-300.
- BÖHM, R. (1878) — Helgolander Leptomedusen. *Z. Naturw. Jena*, **12**, 68-203.
- BOUILLON, J. (1978) — Hydroméduses de la mer de Bismarck (Papouasie Nouvelle Guinée). II. Linnomedusa, Narcomedusa, Trachymedusa et Laingiomedusa (sous classe nov.). *Cah. Biol. mar.*, **19**, 473-483.
- BRIEN, P. (1969) — Principes de Phylogénèse animale appliquée à l'interprétation des Métazoaires diploblastiques et à leur évolution en Métazoaires triploblastiques. *Mém. Acad. R. Belgique*, **38** (7), 9-110.
- BROOKS, W. (1886) — The life history of the hydromedusae : a discussion of the origin of the medusae, and the significance of metagenesis. *Mem. Boston Soc. nat. Hist.*, **3** (12), 359-430.
- CHAPMAN, D. M. (1978) — Microanatomy of the cubopolyp, *Tripedalia cystophora* (Class Cubozoa). *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **31**, 128-168.
- CLAUS, C. (1880-1882) — *Grundzüge der Zoologia*. Marburg, Ed. 4, 2 vols.
- CZIHAK, G. (1958) — Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. (1945-1956). *Forstschr. Zool.*, **11**, 1-34.
- DE BEER, G. (1954) — The evolution of the Metazoa. In : « *Evolution as a Process* ». J. Huxley, A. C. Hardy et E. B. Ford eds, London, 24-33.
- EDWARDS, C. (1973) — Contribution throughs on form, function, habitat and classification of Hydroids and Hydromedusae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **20**, 11-21.
- GARSTANG, W. (1946) — The morphology and relations of the Siphonophora. *Quart. J. micr. Sc.*, **87**, 103-193.

- GEGENBAUR, C. (1854) — Zur Lehre von Generationswechels und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. *Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg*, **4**, 154-221.
- GEGENBAUR, C. (1878) — *Grundriss der vergleichenden Anatomie*. Ed. 2, Leipzig.
- GOETTE, A. (1907) — Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Geschlechtindividuen der Hydropolypen. *Z. wiss. Zool.*, **87**, 1-335.
- GROBEN, C. (1882) — *Doliolum* und sein Generationswechsel nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden. *Arb. Zool. Inst. Wien*, **4**, 1-98.
- HADZI, J. (1944) — Turbellarien — Theorie der Knidarien. Phylogenie der Knidarien und ihre Stellung im Tiersystem. *Dela Slovenska Akad. Znan. Umetn. Ljubljana Nat. Prirod Razred*, **3**, 1-38.
- HADZI, J. (1953) — An attempt to reconstruct the system of animal classification. *Syst. Zool.*, **2** (4), 145-154.
- HADZI, J. (1963) — *The Evolution of the Metazoa*. Pergamon Press, London, 499 pp.
- HADZI, J. (1965) — The polyp as the fundamental and primary form of Cnidaria. *Raspr. slov. Akad. Znan. Umet*, **8**, 1-53.
- HAECKEL, E. (1874) — Die Gastrea-Theorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreich und die Homologie der Keimblätter. *Jena Z. Naturw.*, **8**, 1-55.
- HAMANN, O. (1890) — Ueber die Entstehung der Keimblätter. *Monthly Internat. J. Anat. Physiol. London*, **7**, 255-267, 293-311.
- HAND, C. (1959) — On the origin and phylogeny of the Coelenterates. *Syst. Zool.*, **8** (4), 191-202.
- HAND, C. (1963) — The Early Worm : A Planula. In *The Lower Metazoa*. E. Dougherty ed., Univ. Calif. Press, 33-39.
- HANSON, E. (1958) — On the origin of the Metazoa. *Syst. Zool.*, **7**, 16-47.
- HANSON, E. (1963) — Homologies and the ciliate origin of the Eumetazoa. In *The Lower Metazoa*. E. Dougherty ed., Univ. Calif. Press, 7-22.
- HARTMAN, W. (1963) — A critique of the Enterocoel Theorie. In *The Lower Metazoa* E. Dougherty ed., Univ. Calif. Press, 55-77.
- HEIDER, K. (1914) — Phylogenie der Wirbellosen. In *Kultur der Gegenwart*. P. Hinneber ed., **4**, 453-529.
- HUXLEY, T. (1877) — *A Manual of the Anatomy of Invertebrated animals*. London.
- HYMAN, L. H. (1940) — *The Invertebrates*. Vol. I. Mc Graw Hill, New York, 1-726.
- HYMAN, L. H. (1959) — *The Invertebrates*. Vol. V. Mc Graw Hill, New York, 1-783.
- JÄGERSTEN, G. (1955) — On the early phylogeny of the Metazoa. The bilaterogastrea theory. *Zool. Bidr. Upps.*, **30** 321-354.
- JÄGERSTEN, G. (1959) — Further remarks on the early phylogeny of the Metazoa. *Zool. Bidr. Upps.*, **33**, 79-108.
- JÄGERSTEN, G. (1972) — *Evolution of the Metazoan Life Cycle*. Academic Press, London, 1-282.
- JHERING, H. VON (1877) — *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Philogenie der Mollusken*. Leipzig.
- KORSCHULT, E. et HEIDER, K. (1890) — *Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere spec. Theil. Cnidarien*. G. Fisher, Jena, 19-85.
- KRAMP, P. (1943) — On development through alternating generations, especially in Coelenterata. *Vidensk. Medd. naturh. Foren Kbh.*, **107**, 13-32.
- LANKESTER, R. (1877) — Embryology and Classification. *Quart. Journ. Micros. Sci.*, **17**, 22-44.
- LEUCKART, R. (1851) — *Ueber des Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung des Arbeitsheilung in der Natur*. Giesen.

- MARCUS, E. (1958) — On the evolution of animal phyla. *Q. Rev. Biol.*, **33**, 24-58.
- MAYER, A. (1910) — Medusae of the World. *Publ. Carneg. Instn.*, 3 Vol., 498 pp.
- METSCHNIKOFF, E. (1886) — *Embryologischen Studien an Medusen*. Holder, Wien, 1-159.
- NAUMOV, D. (1953) — Problems of Metagenesis in Relation to the Establishment of the Initial Generation of Metagenetic Hydrozoa. *Tr. Zool. Inst. Acad. Nauk. SSSR*, **13**, 70-90.
- NAUMOV, D. (1960) — Hydroids and Hydromedusae of marine brackish and freshwater basins of the U.S.S.R. *Opred. Faune SSSR*, **70**, 885 pp.
- PETERSEN, K. (1979) — Development of coloniality in Hydrozoa. In *Biology and Systematics of colonial Organisms*. Systematics Assoc. Spec. Vol. n° 11 (Larwood and Rosen ed.). Acad. Press London, 105-139.
- RANSON, G. (1936) — Meduses provenant des Campagnes du Prince Albert I^{er} de Monaco. *Res. Camp. Sci. Monaco*, **92**, 1-239.
- REES, J. (1975) — *Studies on Hydrozoa of the Central California Coast. Aspects of Systematics and Ecology*. Dissertation Univ. California.
- REES, W. (1957) — Evolutionary trends in the classification of Capitata Hydroids and Medusae. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, **4**, 453-534.
- REES, W. (1966) — The evolution of the Hydrozoa. In *Cnidaria and their Evolution*. Symp. Zool. Soc. Lond. N° 16, 199-222.
- REMANE, A. (1954) — Die Geschichte der Tiere. In *Die Evolution der Organismen*. G. Heberer, Stuttgart, 340-422.
- REMANE, A. (1963) — The Evolution of the Metazoa from colonial Flagellates vs. Plasmodial ciliates. In *The Lower Metazoa*. E. Dougherty ed., Univ. Calif. Press., 23-32.
- RUSSELL, F. (1953) — *The Medusae of the British Isles*. Cambridge, Univ. Press, 1-530.
- SALVINI-PLAWEN, L. (1978) — On the origin and evolution of the Lower Metazoa. *Z. f. Zool. Syst. Evol. Forschung*, **16**, 70-87.
- SIEWING, R. (1967) — Diskussionsbeitrag zur Phylogenie der Coelomaten. *Zool. Anz. Leipzig*, **179**, 132-176.
- STEINBÖCK, O. (1937) — Eine Theorie über den plasmodialen Ursprung der Vielzeller (Metazoa). *4th Int. Cong. Cytol.* (1936), 343.
- STEINBÖCK, O. (1958) — Schlusswort zur Diskussion Remane-Steinböck. *Verh. deutsch. Zool. Ges. Grätz. Zool. Anz.*, suppl. **21**, 196-218.
- STEINBÖCK, O. (1963) — Origin and affinities of Lower Metazoa. In *The Lower Metazoa*. E. Dougherty ed., Univ. Calif. Press, 40-54.
- SWEDMARK, B. et TEISSIER, G. (1958) — *Otohydra vagans* n. g., n. sp., Hydrozoaire des sables apparenté aux Halammohydridéés. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **247**, 238-240.
- SWEDMARK, B. et TEISSIER, G. (1959) — *Halammohydra* et *Otohydra*, Hydrozoaires des sables et l'Ordre des Actinulides. *Int. Congr. Zool.*, 330-331.
- SWEDMARK, B. et TEISSIER, G. (1966) — Actinula and their Evolution. In *Cnidaria and their Evolution*. Symp. zool. soc. Lond. **16**, 119-133.
- TARDENT, P. (1978) — Coelenterata, Cnidaria. In *Morphogenese der Tiere*. Lief. 1. A-I, Fischer Verlag, Stuttgart, 71-415.
- THIEL, H. (1966) — The evolution of Scyphozoa, a review. In *Cnidaria and their Evolution*. Symp. zool. Soc. Lond., **16**, 77-117.
- TOTTON, A. (1954) — Siphonophora of the Indian Ocean, together with systematic and biological notes on related species from other oceans. *Discovery Rep.*, **27**, 1-162.
- TUZET, O. (1949) — La place des Spongiaires dans la classification. *C. R. XIII Congrès Int. Paris*, 429-432.
- TUZET, O., (1961) — Embranchement des Spongiaires. In *Zoologie. I. Invertébrés*. Grassé, Poisson et Tuzet, Éd. Masson, Paris, 1-919.

- TUZET, O. (1963) — The phylogeny of Sponges according to Embryological, Histological and Serological Data and their affinities with the Protozoa and the Cnidaria. In *The Lower Metazoa*. E. Dougherty ed., Univ. Calif. Press, 129-148.
- TUZET, O. (1973) — Introduction et place des Spongiaires dans la classification. In *Traité de Zoologie III*. Grassé éd., Paris, 1-26.
- UCHIDA, TH. (1963a) — On the Interrelationships of the Coelenterata with remarks on their Symmetry. In *The Lower Metazoa*. E. Dougherty ed., Univ. Calif. Press, 169-171.
- UCHIDA, TH. (1963b) — Two Phylogenetic lines of Coelenterata from the Viewpoint of Symmetry. *J. Fac. Sc. Hokkaido University*, **15**, 276-282.
- UCHIDA, TH. (1963c) — The Systematic Position of the Hydrozoa. *Jap. J. Zool.*, **14**, 1-14.
- ULRICH, W. (1951) — Vorschläge zu einer Revision der Grosseinteilung Tierreiches. *Verh. dt. Zool. Ges.*, **15**, 244-271.
- VANDEL, A. (1968) — La genèse du Vivant. *Coll. Les grands problèmes de la Biologie*. Paris, Masson, 1-279.
- WERNER, B. (1971) — Neue Beiträge zur Evolution der Scyphozoa und Cnidaria. *Acta salmant I Ciencias*, **36**, 223-244.
- WERNER, B. (1973) — New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria. *Publ. Seto Marine Biol. Lab.*, **20**, 35-61.
- WERNER, B. (1975) — Bau und Lebensgeschichte des Polyphen von *Tripedalia cystophora* (Cubozoa class. nov. Carybdeidae) und seine Bedeutung für die Evolution der Cnidaria. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **27**, 461-504.
- WERNER, B. (1980) — Life cycles of the Cnidaria. In *Developmental and Cellular Biology of Coelenterates*. P. et R. Tardent editors, Elsevier, North Holland Biomedical Press, 3-10.
- WOLTERECK, R. (1905) — Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. *Verh. Deutsch. Zool. Ges. Leipzig*, **15**, 106-122.