

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE *CORDAGALMA CORDIFORMIS* TOTTON, 1932, SIPHONOPHORE PHYSONECTE, AGALMIDAE

par

DANIÈLE CARRÉ

C.N.R.S., Station Zoologique, 06230-Villefranche-sur-Mer, France

RÉSUMÉ

L'étude morphologique et histologique des premiers stades larvaires du Siphonophore physonecte *Cordagalma cordiformis* montre que la segmentation aboutit à une périblastula qui se transforme en gastrula par délamination primaire. Au stade planula, une grande bractée larvaire apicale se différencie tandis que le pneumatophore se développe à partir de l'invagination précoce de quelques cellules ectodermiques.

SUMMARY

Histological studies of the first developmental stages of the physonect Siphonophore, *Cordagalma cordiformis*, shows that the segmentation leads to a periblastula changing into a gastrula by primary delamination. At the planula stage, a large apical bract appears and the pneumatophore develops from a precocious invagination of some ectodermal cells.

INTRODUCTION

Les grandes lignes du développement larvaire des Siphonophores physonectes étaient considérées comme connues depuis le mémoire de Met-schnikoff, paru en 1874. Nous avons tenté de compléter ce travail portant sur la morphologie de quelques développements, en nous intéressant à d'autres espèces, et en utilisant la méthode de l'histogénèse comparée jusqu'à totalement négligée. Nous nous sommes particulièrement intéressés à la segmentation des œufs, ainsi qu'aux modalités de la gastrulation, phénomènes sur lesquels les données étaient fragmentaires et peu explicites. Nous avons également suivi la différenciation des principaux organes afin de pouvoir discuter de l'existence d'homologies entre eux (Carré, D., 1967, 1969, 1971). C'est dans le cadre de ce travail que se situe l'étude morphologique et histologique du développement de *Cordagalma cordiformis* Totton, 1932, Siphonophore Physonecte Agalmidae.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cordagalma cordiformis est un petit siphonophore (30 à 40 centimètres de longueur totale) présentant une vaste répartition géographique mais dont la morphologie n'a pu être précisée que récemment (Carré, C., 1968). En effet ses colonies sont extrêmement fragiles et ne peuvent être obtenues en bon état qu'en les prélevant directement dans la mer à l'aide d'un récipient.

Les méthodes d'élevage des adultes et des larves ainsi que les techniques histologiques sont celles décrites dans nos précédentes publications.

L'ŒUF ET LA SEGMENTATION

Les gonophores femelles de *Cordagalma cordiformis* sont de petits médusoïdes subsphériques de 500 μ s'insérant chacun sur le stolon par un pédoncule propre, et dont le manubrium renferme un œuf unique de 300 μ de diamètre.

Comme tous les œufs de siphonophores que nous avons observés, l'œuf de *Cordagalma cordiformis*, à maturité, est constitué de deux parties nettement distinctes: une région périphérique, ou ectoplasme, formée de cytoplasme finement granuleux qui contient le noyau, et une région interne vacuolaire, l'endoplasme, où sont localisées les réserves vitellines. Après l'émission des globules polaires au pôle distal de l'œuf, le gonophage se détache du stolon et tombe sur le fond du cristallisoir; quelques heures plus tard, la paroi du manubrium se déchire et l'œuf est libéré.

La fécondation se produit aussitôt après la ponte et la segmentation débute une dizaine de minutes plus tard avec l'apparition du premier plan de clivage au pôle de maturation; ce plan partage l'œuf en deux blastomères égaux qui s'écartent l'un de l'autre en ne restant réunis que par un pédoncule

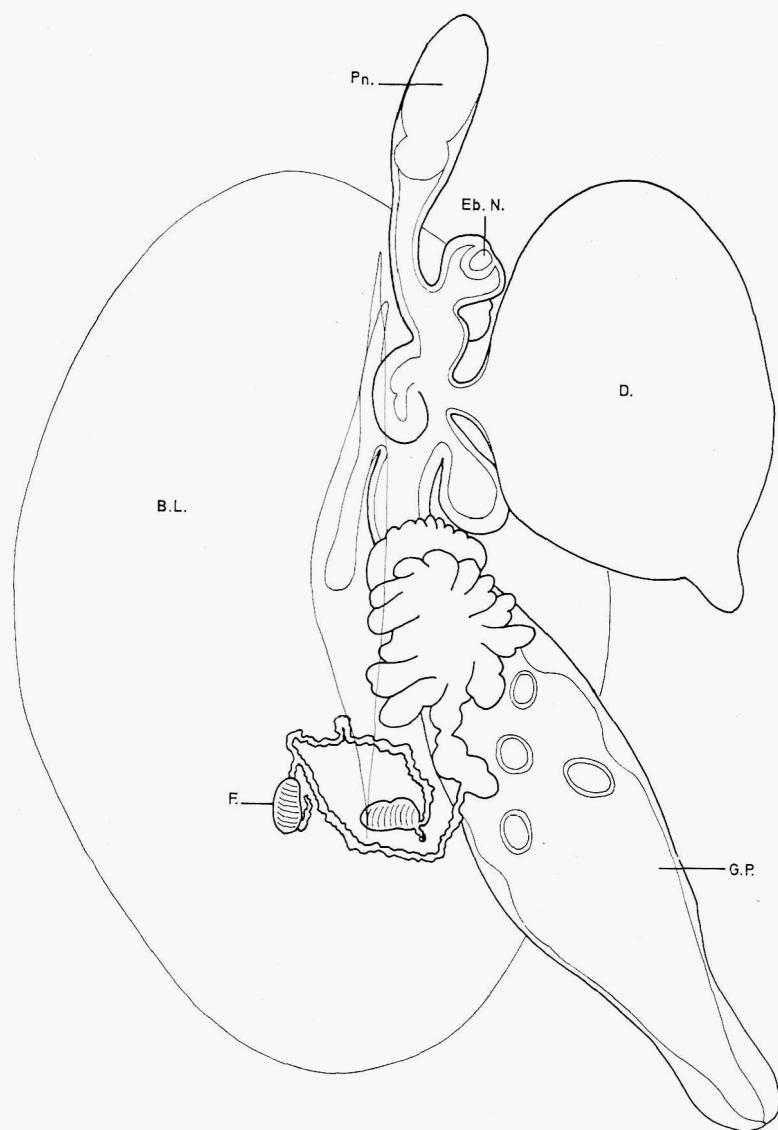


Fig. 1. Siphonula de *Cordagalma cordiformis* âgée de 15 jours. Abréviations: voir planche II.

cytoplasmique. Puis ces deux blastomères se rapprochent et s'accroient tandis que s'ébauche le second plan de segmentation en position équatoriale. Le troisième clivage suit un plan perpendiculaire aux précédents et partage l'oeuf en huit blastomères semblables formant deux quartettes superposés. La quatrième segmentation s'effectue suivant deux plans méridiens et perpendiculaires entre eux qui délimitent seize blastomères. Au-delà de ce stade, il devient difficile de repérer l'orientation relative des plans de clivage; cependant nous avons pu observer, cinq heures après la fécondation, le

passage par une série de divisions radiales et synchrones, à une larve formée de trente-deux blastomères. A ce stade, la différence de plasme notée dans la structure de l'oeuf est maintenue; chaque blastomère présente une calotte externe d'ectoplasme contenant le noyau, et une région interne formée uniquement d'endoplasme anucléé. Cette larve, encore dépourvue de ciliature reste une à deux heures sur le fond du cristallisoir avant le début d'une nouvelle série de mitoses plus ou moins synchrones mais s'effectuant toutes suivant des plans radiaires. Lors de ces nouvelles segmentations, seu-

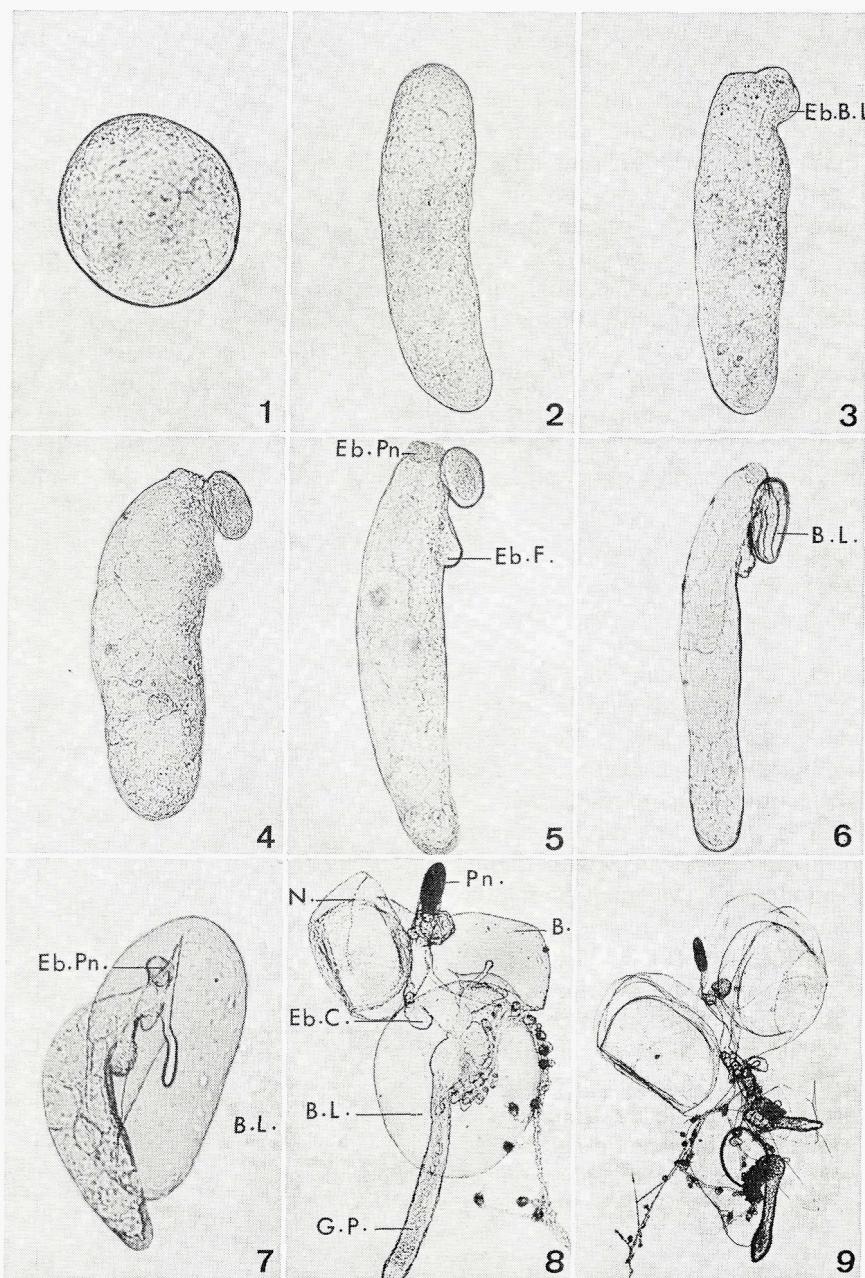


Planche I.

1, morula; 2, planula âgée d'1 jour; 3, ébauche de la bractée larvaire chez une planula âgée de 2 jours; 4, planula âgée de 2 jours $\frac{1}{2}$; 5, ébauche du pneumatophore

chez une planula âgée de 3 jours; 6, jeune siphonula; 7, siphonula âgée de 6 jours; 8, post larve âgée de 3 semaines; 9, jeune colonie âgée d'1 mois.
Abréviations: voir planche II.

le la région ectoplasmique des blastomères se divise en même temps que les noyaux tandis que l'en-doplasme n'est plus concerné par les mitoses. Ceci

aboutit à la formation d'une enveloppe constituée de soixante-quatre cellules plates entourant la masse du vitellus (Pl. I, 1; Pl. II, 1).

LA GASTRULATION

Au-delà du stade à soixante quatre blastomères le synchronisme des mitoses disparaît. La plupart des cellules continuent à se segmenter suivant des plans radiaires mais certaines se divisent tangentially à la surface de la larve, isolant de l'assise superficielle, qui formera l'ectoderme, des noyaux entourés d'un peu de cytoplasme finement granuleux qui sont les ébauches du feuillet endodermique. Ces noyaux endodermiques restent contre la face interne de l'ectoderme, sauf quelques-uns qui migrent au sein de l'endoplasme.

Ce phénomène de gastrulation par délamination primaire typique dure environ une heure et s'achève en donnant une planula longue, mince et ciliée (Pl. I, 2; Pl. II, 2).

LA PLANULA

Le développement de la planula de *Cordagalma cordiformis* montre les stades déjà décrits dans nos précédents travaux sur le développement des Siphonophores physonectes et nous nous bornerons à signaler quelques particularités.

Deux jours après la ponte, la planula présente un épaississement apico-ventral au niveau duquel l'ectoderme et l'endoderme s'évaginent pour donner l'ébauche de la bractée larvaire qui est le premier organe à se différencier (Pl. I, 3; Pl. II, 3). Puis, tandis que cette ébauche s'extériorise et se pédiculise, on observe, en position apico-dorsale l'invagination de quelques cellules ectodermiques qui pénètrent à l'intérieur du corps embryonnaire où elles forment l'ébauche du flotteur. Les premiers stades du développement de cette ébauche sont identiques à ceux des pneumatophores dont nous avons étudié la formation (Pl. II, 4, 5, 6).

Au cours de sa différenciation le pneumatophore devient apical et fait saillie à l'extérieur de la larve qui est devenue une jeune siphonula.

LA SIPHONULA

Transformation de la jeune siphonula

La bractée larvaire dont l'ébauche est apparue au-dessus du pneumatophore, grandit rapidement pour former, chez la larve âgée de six jours, un

bouclier ovale de 0,8 mm de long, qui enveloppe l'ébauche du pneumatophore et une partie du corps embryonnaire (Pl. I, 4, 5, 6, 7). Cette bractée est formée par une épaisse couche de mésoglée limitée par l'ectoderme; elle possède un canal bractéal rectiligne. Au cours de son développement les réserves vitellines régressent à l'intérieur du corps embryonnaire dont les parois se différencient en un gastrozoïde primaire. En coupe histologique, on observe dans l'endoderme du gastrozoïde des cellules spumeuses hypostomiales et des cellules sphéruleuses hypostomiales et gastriques. A la base du gastrozoïde, l'ébauche du filament pêcheur se développe, elle s'allonge en une formation ecto-endodermique très contractile sur laquelle se différencient les ébauches des tentilles (Pl. I, 7, 8).

A ce stade, la cavité définitive remplie de gaz apparaît au sein du tissu aérisé du pneumatophore qui s'éloigne de la bractée larvaire.

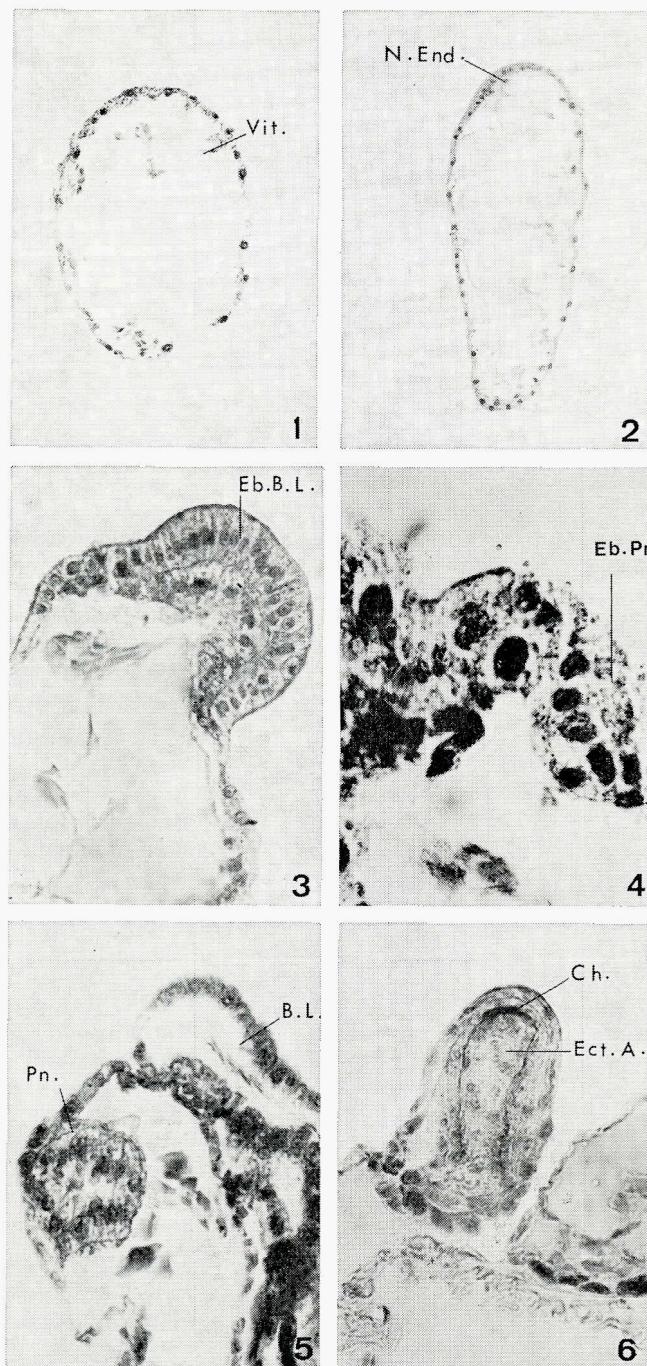
La jeune colonie.

La région de la larve comprise entre le pneumatophore et la zone d'insertion de la bractée larvaire s'étire en un axe creux, ébauche du stolon, sur lequel bourgeonne le premier nectophore qui présente tous les caractères spécifiques des cloches natatoires des colonies adultes (Pl. I, 8). Simultanément, à l'opposé de l'insertion de la bractée larvaire sur le stolon, se développe le dactylozoïde primaire (Fig. 1). Puis apparaissent, sous la zone de bourgeonnement des nectophores, les éléments de la deuxième cormidie: gastrozoïde, dactylozoïde, filament pêcheur, et bractée en tronc de pyramide identique à celles des colonies adultes (Pl. I, 8).

Nous avons pu poursuivre les élevages pendant plus d'un mois et obtenir de petites colonies pourvues de deux grands nectophores et de plusieurs cormidiés (Pl. I, 9). Nous avons également pu observer la chute du bouclier primaire ce qui confirme son caractère larvaire.

CONCLUSIONS

Nos observations sur les premiers stades du développement de *Cordagalma cordiformis* sont en accord avec celles faites lors de l'étude des développements de *Nanomia bijuga* et *d'Halistemma rubrum*. Nous avons noté à chaque fois une



Abréviations:

B	Bractée définitive
B.L.	Bractée larvaire
Ch.	Chitine
D.	Dactylozoïde
Eb.B.L.	Ebauche de la bractée larvaire
Eb.C.	Ebauche de la deuxième cormidie
Eb.F.	Ebauche du filament pêcheur
Eb.N.	Ebauche de nectophore
Eb.Pn.	Ebauche du pneumatophore
Ect.A.	Ectoderme aérifère
F.	Filament pêcheur
G.P.	Gastrozoïde primaire
N.	Nectophore
N.end.	Noyau endodermique
Pn.	Pneumatophore
Vit.	Vitellus

Planche II.

1, périblastula; 2, gastrula; 3, ébauche de la bractée larvaire; 4, invagination du pneumatophore; 5, région anté-

rieure d'une jeune siphonula; 6, coupe longitudinale dans un pneumatophore avant l'apparition de la cavité définitive.

segmentation totale et égale puis partielle et superficielle conduisant à la formation d'une périblastula.

L'existence d'un bouclier larvaire identique à celui déjà signalé chez *Agalma elegans* (Metschnikoff, 1874) permet de rapprocher le genre *Cordagalma* du genre *Agalma*, et l'écarte, parmi les

Agalmidae, des genres *Halistemma* et *Nanomia* dont les larves ne possèdent pas de bractée larvaire (Metschnikoff, 1874; Carré, D., 1969, 1971).

Enfin, la connaissance de ce développement facilite la détermination des jeunes stades de *Cordagalma cordiformis* rencontrés dans les pêches planctoniques.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CARRÉ, C., 1968. Description d'un Siphonophore Agalmidae, *Cordagalma cordiformis* Totton, 1932. *Beaufortia*, **16** (212) : 79—86.
- CARRÉ, D., 1967. Etude du développement larvaire de deux Siphonophores *Lensia conoidea* et *Forskalia edwardsi*. *Cah. Biol. mar.*, **8** : 233—251.
- , 1969. Etude histologique du développement de *Nanomia bijuga* (Chiage, 1841), Siphonophore Physonecte Agalmidae. *Cah. Biol. mar.*, **10** : 325—341.
- , 1971. Etude du développement d'*Halistemma rubrum* (Vogt, 1952) Siphonophore Physonecte Agalmidae. *Cah. Biol. mar.*, **12** : 77—93.
- METSCHNIKOFF, E., 1874. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeit. wiss. Zool.*, **24** : 15—83.
- TOTTON, A. K., 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related species from other oceans. *Discovery Rep.*, **27** : 1—161.

Reçu: le 1er juillet 1972

Study on the development of *Cordagalma cordiformis* Totton, 1932
agalmid physonect siphonophore.

Danielle Carré
C.N. R.S., Station Zoologique, 06230-Villefranche-sur-Mer, France

SUMMARY

Histological studies on the first developmental stages of the physonect Siphonophore, *Cordagalma cordiformis*, shows that the segmentation leads to a periblastula changing into a gastrula by primary delamination. At the planula stage, a large apical bract appears and the pneumatophore develops from a precocious invagination of some ectodermal cells.

INTRODUCTION

The broad outline of the larval development of physonect siphonophores has been considered as known since the report of Metschnikoff, published in 1874. We tried to supplement this work concerning the morphology of some developments, with regard to other species, and by using the method of comparative histogenesis, which has been completely neglected to date. We are particularly interested in the segmentation of eggs, likewise the methods of gastrulation, as the data on such phenomena were fragmentary and not very explicit. We have also followed the differentiation of the principal organs in order to be able to discuss the existence of homologies between them (Carré, D., 1967, 1969, 1971). It is within the framework of this work that the morphological and histological study of the development of *Cordagalma cordiformis* Totton, 1932, Siphonophora Physonectae Agalmidae is located.

MATERIAL AND METHODS

Cordagalma cordiformis is small a siphonophore (30 to 40 centimetres in overall length) having a vast geographical distribution but whose morphology only recently could be detailed (Carré, C, 1968). Indeed its colonies are extremely fragile and can be obtained in good condition only by taking them directly from the sea using a container. The methods of culture of the adults and the larvae, as well as the histological techniques, have been described in our preceding publications.

EGG AND SEGMENTATION

The female gonophores of *Cordagalma cordiformis* are small subspherical 500 µm medusoids each inserted onto the stolon by a pedicle, and whose manubrium contains a single egg of 300 µm diameter.

As with all the eggs of siphonophores that we have observed, the egg of *Cordagalma cordiformis*, at maturity, consists of two clearly distinct regions: a peripheral region, or ectoplasm, made of finely granulose cytoplasm which contains the nucleus, and a vacuolar internal area, the endoplasm, where the vitelline reserves are localised. After the emission of the polar bodies from the distal pole of the egg, the gonophore is detached from the stolon and falls to the bottom of the crystallising dish; a few hours later, the wall of manubrium ruptures and the egg is released.

Fertilisation occurs immediately after release and the segmentation begins ten minutes later with the appearance of the first plane of cleavage to the maturation pole; this plane divides the egg into equal two blastomeres which separate from each other and

remain joined only by a cytoplasmic stalk. Then these two blastomeres draw together and join again while the second plane of segmentation is outlined in an equatorial position. The third cleavage follows in a plane perpendicular to the preceding ones and divides the egg into eight similar blastomeres forming two superimposed quartets. The fourth segmentation is effected following two meridional planes and perpendicularly between them thereby delimiting sixteen blastomeres. Beyond this stage, it becomes difficult to locate the relative orientation of the planes of cleavage; however we could observe, five hours after fertilisation, the passage, by a series of radial and synchronous divisions, to a larva of thirty-two blastomeres. At this stage, the differences in the structure of egg are maintained; each blastomere shows an external cap of ectoplasm containing the nucleus, and an anucleate internal area of endoplasm. This larva, still deprived of ciliation, remains for one to two hours on the bottom of the crystallising dish before beginning a new series of more or less synchronous mitoses, all being carried out following radial planes. At the time of this new segmentation, only the ectoplasmic area of the blastomeres divides at the same time as the nuclei while the endoplasm is not concerned any more with mitoses. This leads to the formation of an envelope made up of sixty-four cellular plates surrounding the endoplasmic mass of vitellus (Pl. I, 1; Pl. II, 1).

GASTRULATION

Beyond the stage with sixty four blastomeres the synchronisation of the mitoses disappears. The majority of the cells continue to segment along radial planes, but some at the surface of the larva divide tangentially, isolating off the surface layer, which will form the ectoderm, from some nuclei surrounded of a small amount of finely granulose cytoplasm, which are the precursors of the endodermal layer. These endodermal nuclei rest against the internal face of the ectoderm, except for some which migrate into the endoplasm. This phenomenon of gastrulation by typical primary delamination lasts approximately an hour and is completed by giving rise to a long, thin and ciliated planula (Pl 1, 2; Pl. II, 2).

PLANULA

The development of the planula of *Cordagalma cordiformis* shows the same stages already described in our preceding work on the development of physonect siphonophores and we will restrict ourselves to indicating some characteristics. Two days after release, the planula shows an apico-ventral thickening at the level of which the ectoderm and the endoderm are evaginating to form the bud of the larval bract, which is the first organ to be differentiated (PL 1, 3; Pl. II, 3). Then, while this bud develops and becomes pediculate, one observes, in an apico-dorsal position the invagination of some ectodermal cells which penetrate into the interior of the embryonic body where they form the bud of the float. The first stages of the development of this bud are identical to those for pneumatophores whose formation we have studied previously (Pl II, 4, 5, 6).

During its differentiation the pneumatophore becomes apical and emerges to the outside the larva, which itself becomes a young siphonula.

SIPHONULA

Transformation to the young siphonula.

The larval bract, whose bud appeared above pneumatophore, grows quickly to form, in the larva of six days old, a 0.8 mm long oval shield, which envelops the bud of the pneumatophore and a part of the embryonic body Pl. I, 4, 5, 6, 7). This bract is formed by a thick layer of mesogloea delimited by the ectoderm; it has a rectilinear

bracteal canal. During its development the vitelline reserves regress in the interior of the embryonic body whose walls are differentiated into a primary gastrozooid. In histological section, one observes in the endoderm of the gastrozooid some hypostomial spumous cells and some spherical hypostomial and gastric cells. At the base of the gastrozooid, the outline of the tentacle develops, it lengthens into a highly contractile ecto-endodermal formation on which the buds of tentilla are developed (Pl 1, 7, 8).

At this stage, the definitive cavity filled with gas appears within the air-producing tissue of the pneumatophore, which moves away from the larval bract.

The young colony.

The region of the larva lying between the pneumatophore and the zone of insertion of larval bract elongates to form a hollow axis, the beginning of the stolon, on which buds the first nectophore, which shows all the specific characters of the swimming bells of the adult colonies (Pl 1, 8). At the same time, opposite to the insertion of larval bract onto the stolon, develops the first dactylozooid (fig. 1). Then appear, under the zone of budding of the nectophores, the elements of the second cormidium: gastrozooid, dactylozooid, tentacle, and bract in the shape of a truncated pyramid identical to those of the adult colonies.

We could continue the culturing for more than one month and obtain small colonies equipped with two nectophores and several cormidia (Pl 1, 9). We also could observe the release of the primary bract, which confirms its larval character. (Pl 1, 8).

CONCLUSIONS

Our observations on the first stages of the development of *Cordagalma cordiformis* are in agreement with those made during the study of the developments of *Nanomia bijuga* and *Halistemma rubrum*. We noted each time a total and equal segmentation then partial and superficial leading to the formation of a periblastula.

The existence of a larval bract identical to that already found in *Agalma elegans* (Metschnikoff, 1874) makes it possible to bring the genus *Cordagalma* closer to the genus *Agalma*, and place it beside, among the Agalmidae, the genera *Halistemma* and *Nanomia* whose larvae do not have a larval bract (Metschnikoff, 1874; Carré, D., 1969, 1971).

Finally, the knowledge of this development facilitates the identification of the young stages of *Cordagalma cordiformis* found in plankton nets.

REFERENCES

- CARRÉ, C., 1968. Description d'un Siphonophore Agalmidae, *Cordagalma cordiformis* Totton, 1932. *Beaufortia*, 16 (212) : 79-86.
- CARRÉ, D., 1967. Etude du développement larvaire de deux Siphonophores *Lensia conoidea* et *Forskalia edwardsi*. *Cah. Biol. mar.*, 8 : 233-251.
- , 1969. Etude histologique du développement de *Nanomia bijuga* (Chiaje, 1841), Siphonophore Physonecte Agalmidae. *Cah Biol. mar.*, 10 : 325-341.
- , 1971. Etude du développement d'*Halistemma rubrum* (Vogt, 1952) Siphonophore Physonecte Agalmidae. *Cah. Biol. mar.*, 12 : 77-93.
- METSCHNIKOFF, E., 1874. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeit. wiss. Zool.*, 24: 15-83.
- TOTTON, A. K., 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related species from other oceans. *Discovery Rep.*, 27: 1-161.

Fig. 1. Siphonula of *Cordagalma cordiformis* aged 15 days. Abbreviations: see Plate II.

Plate 1.

1, morula; 2, planula aged 1 day; 3, bud of the larval bract of a planula aged 2 days; 4, planula aged 2 1/2 days; 5, bud of pneumatophore on a planula aged 3 days; 6, young siphonula; 7, siphonula aged 6 days; 8, post larva aged 3 weeks; 9, young colony aged 1 month.

Abbreviations: see Plate II.

Plate II.

1, periblastula; 2, gastrula; 3, bud of the larval bract; 4, invagination of pneumatophore; 5, anterior region of young siphonula; 6, longitudinal section through pneumatophore before the appearance of the definitive cavity.

Abbreviations:

B. Definitive bract

B.L. Larval bract

Ch. Chitin

D. Dactylozooid

Eb.B.L. Bud of the larval bract.

Eb.C. Bud of the second cormidium.

Eb.F. Bud of the tentacle.

Eb.N. Bud of the nectophore

Eb.Pn. Bud of the pneumatophore

Ect.A. Aeriferous ectoderm

F. Tentacle

G.P. Primary gastrozooid

N. Nectophore

N.end. Endodermic nuclei

Pn. Pneumatophore

Vit. Vitellus