

# LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE D'*ABYLOPSIS TETRAGONA* OTTO 1823 (SIPHONOPHORE, CALYCOPHORE, ABYLIDAE).

par

Claude Carré

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

## Résumé

Les différents stades du développement larvaire d'*Abylopsis tetragona*, inconnus jusqu'ici, sont décrits.

Au cours de la différenciation de la cloche natatoire larvaire, il apparaît un nodule médusaire, structure typique du bourgeonnement médusaire des polypes d'hydroides.

En outre, ce développement présente certaines particularités remarquables :

a) la formation d'une bractée larvaire caduque, jamais signalée chez les représentants des autres familles de Calycophores ;

b) la cloche natatoire larvaire qui est permanente et qui devient la cloche antérieure de l'adulte.

Cette étude conduit à des remarques concernant la nature et l'origine de la bractée primaire des Siphonophores et les affinités de la famille des Abylidae avec d'autres familles de Siphonophores Calycophores.

## Introduction

Afin de préciser les affinités de la famille des Abylidae avec les autres familles de Calycophores, il était intéressant de tenter l'étude du développement de l'un de ses représentants, pour savoir si, dans cette famille, le nectophore antérieur est le nectophore larvaire persistant (comme chez les Sphaeronectidae par exemple) ou s'il s'agit d'un nectophore d'origine secondaire ayant remplacé le nectophore larvaire caduc (comme chez certains Diphyidae).

Plusieurs tentatives d'élevage des larves d'*Abylopsis tetragona* (Haeckel 1867 ; Lochmann 1914 ; Totton 1950) n'avaient pas été fructueuses.

Depuis plusieurs années, au mois de mai surtout, nous avons pu obtenir quelques développements d'*Abylopsis tetragona* jusqu'à l'apparition du nectophore postérieur, c'est-à-dire au-delà des plus jeunes stades que l'on rencontre fréquemment dans les pêches planctoniques.

### Matériel et élevage

Les eudoxies d'*Abylopsis tetragona* sont assez nombreuses au printemps, en mars, avril et surtout mai, dans le plancton des eaux superficielles de la baie de Villefranche.

Elles sont facilement reconnaissables à leur bractée cubique et leurs gonophores de section carrée. Chaque endoxie bien développée possède un gonophore mûr, un second gonophore en voie de croissance, de même sexe ou de sexe différent et l'ébauche d'un troisième gonophore.

Le manubrium portant les éléments génitaux occupe presque toute la longueur de la cloche du gonophore mûr. Les œufs (une dizaine par gonophore femelle) sont presque tous libérés simultanément, chacun d'eux sortant par une déchirure de la paroi du manubrium.

Le plus tôt possible après leur ponte, les œufs sont isolés dans un cristallisoir rempli d'eau de mer prélevée au large, puis fécondés en dilacérant dans cette eau un gonophore mâle mûr.

Pendant toute la durée du développement, les cristallisoirs d'élevage sont entreposés en chambre fraîche (15°) sur un plateau en mouvement. L'eau de mer est renouvelée tous les jours ou tous les deux jours.

Lorsque les larves sont devenues capables de se nourrir, on ajoute à l'eau des élevages, soit quelques gouttes de cultures d'algues unicellulaires (*Dunaliella*, *Isochrysis*), soit quelques nauplius d'*Artemia*, selon l'âge des larves.

### Techniques utilisées

#### *Observations sur le vivant.*

Les larves, étant à la fois très mobiles et très fragiles, l'observation prolongée sur le vivant est difficile au microscope. Mais, leur transparence permet d'avoir recours à la microphotographie pour l'étude de leur morphologie.

#### *Techniques histologiques.*

Le petit nombre de larves obtenues jusqu'ici n'a pas permis d'entreprendre une étude histologique complète. Cependant, si le mode de formation des ébauches larvaires n'a pu être bien suivi, la structure de quelques stades a pu être précisée par des coupes. Après anesthésie dans une solution de chlorure de magnésium isotonique à l'eau de mer, les larves ont été fixées au Bouin alcoolique, incluses par la méthode de Peterfi (double inclusion à la celloïdine-paraffine) puis débitées en coupes séries de 5  $\mu$ .

Les coupes ont été colorées suivant la triple coloration : trioxo-hématéine ferrique, phloxine, vert lumière.

## DESCRIPTION DES STADES DE DÉVELOPPEMENT

### Oeuf.

L'œuf d'*Abylopsis tetragona* est relativement volumineux (environ 500  $\mu$  de diamètre), transparent et légèrement coloré en orangé. Il montre une couche corticale mince de cytoplasme granuleux, entourant une zone centrale d'aspect vacuolaire, réticulé, riche en vitellus. Le noyau, à gros nucléole, est généralement excentrique.

### Segmentation de l'œuf. Gastrulation.

La segmentation de l'œuf débute peu de temps après la fécondation. Elle est totale, presque égale, de type radiaire sauf exception et aboutit au bout de quelques heures à la formation d'une morula pleine, sphérique (500  $\mu$  de diamètre environ) constituée par une masse compacte de cellules identiques (Pl. I, 1).

La gastrulation se fait par délamination secondaire.

### Planula.

Au terme de ce réarrangement cellulaire, la larve a perdu sa forme sphérique, devenant ovoïde et s'est transformée en une jeune planula (Pl. I, 2). En coupe, on observe une assise périphérique de cellules aplaties, ciliées, riches en granules phloxinophiles, constituant l'ectoderme. Cet ectoderme entoure un massif de grandes cellules très vacuolisées, à réserves vitellines, constituant l'endoderme primaire destiné à disparaître.

Ce stade est de courte durée et, très vite, la larve devient pyriforme. On distingue alors un pôle antérieur et, sur une des faces de la planula, une plus grande opacité du matériel cellulaire qui présente une teinte orangée. C'est la face ventrale où se sont différenciées deux couches de cellules hautes :

- une assise ectodermique externe, riche en granules apicaux phloxinophiles, dérivée de l'ectoderme planulaire ;
- une assise endodermique (ou endoderme secondaire) sous-jacente, qui semble avoir pris naissance à partir de l'endoderme primaire.

### Calyconula.

C'est dans la zone ventrale de la planula, âgée de deux jours environ (Pl. I, 3 et 4) que commencent à bourgeonner les premières ébauches de la larve calyconula.

#### a) Jeune calyconula (Pl. I, 5 et 6).

Sur la paroi médio-ventrale, apparaît une boursofflure qui évolue en une bractée discoïdale superficielle transparente. Sous ce disque et antérieurement, se développe une hernie sphérique qui sera l'ébauche du premier nectophore ou nectophore larvaire.

L'examen histologique (Fig. 1) nous a permis de préciser la structure de ces deux ébauches, à laquelle participent les deux feuilletts ectodermique et endodermique.

L'ébauche du nectophore est constituée par un nodule médusaire dérivé de l'ectoderme périphérique. Ce nodule est une sphère creuse à paroi monostatifiée, dont la cavité est à l'origine de la cavité sous-

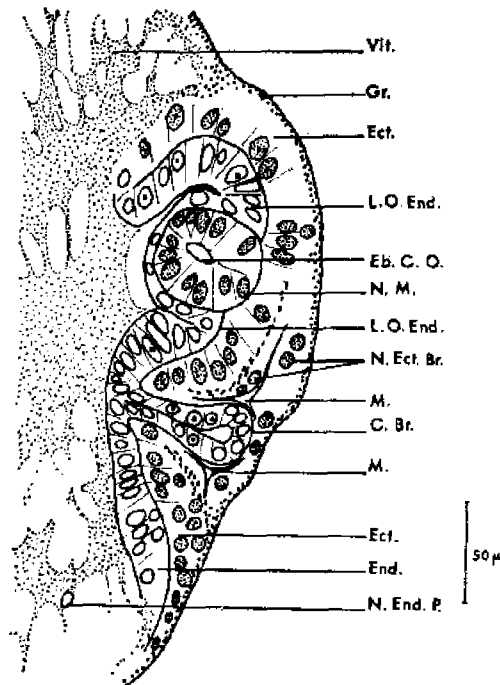


FIG. 1

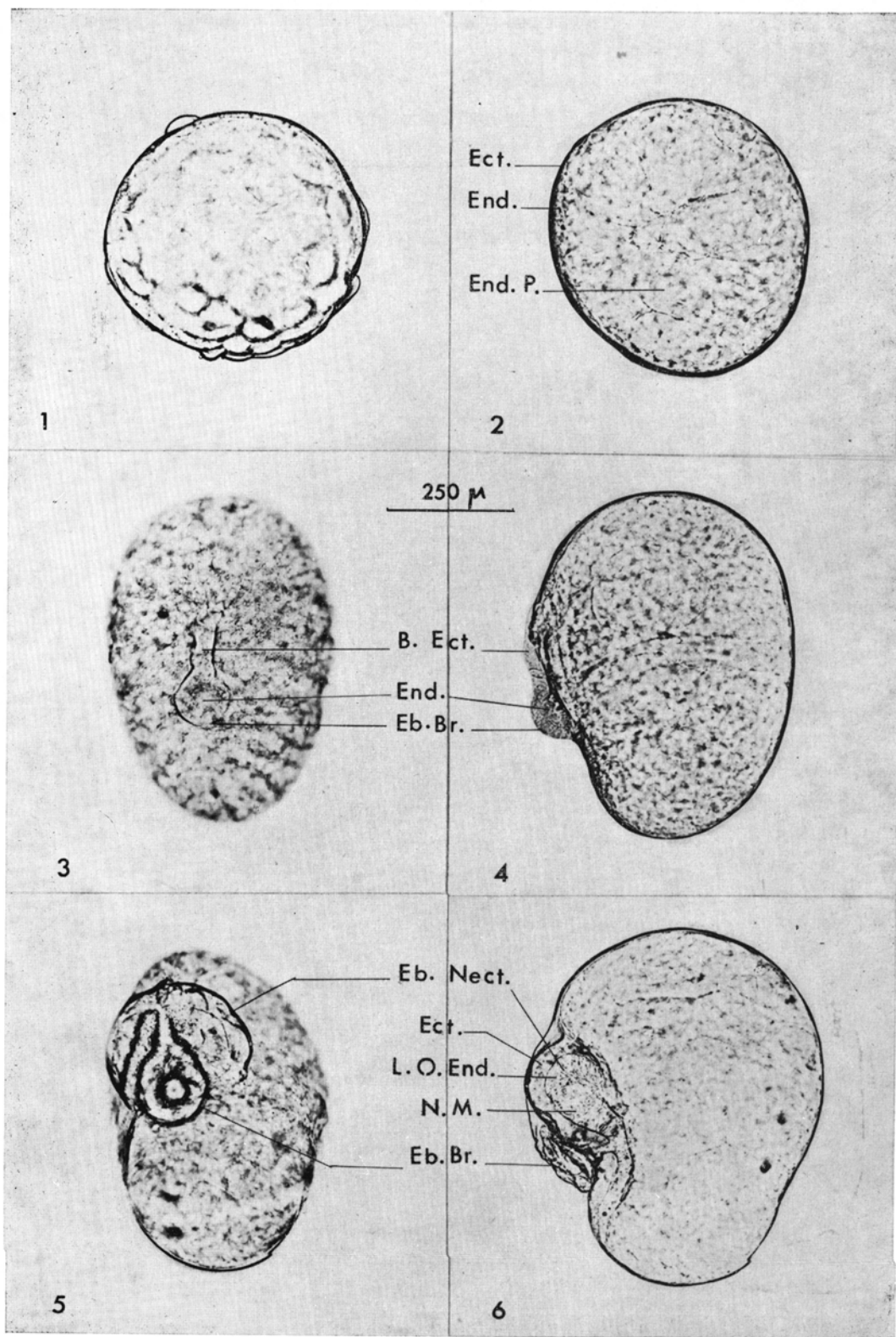
Portion d'une coupe sagittale dans une calyconula âgée de deux jours et demi, montrant la structure des ébauches du nectophore et de la bractée larvaires.

*Abréviations utilisées dans les légendes des figures et des planches.*

B. Ect. : bourrelet ectodermique. Br. : bractée. C. Br. : canal de la bractée. C. P. : canal pédiculaire. C. R. : canal radiaire. Eb. Br. : ébauche de la bractée. Eb. C. G. : ébauche de la cavité gastrique. Eb. C. S.O. : ébauche de la cavité sous-ombrelle. Eb. F. : ébauche du filament pêcheur. Eb. G. P. : ébauche du gastrozoïde primaire. Eb. Nect. : ébauche du nectophore. Eb. O. : ébauche de l'ostium. Ect. : ectoderme. End. : endoderme. End. P. : endoderme primaire. F. : filament pêcheur. G. P. : gastrozoïde primaire. Gr. : granules apicaux ectodermiques phloxinophiles. L.O. End. : lame ombrelle. M. : mésoglée. Nect. : nectophore. N. Ect. Br. : noyaux ectodermiques de la bractée. N. End. P. : noyau de l'endoderme primaire. N.M. : nodule médusaire. O. : ostium. S. : somatocyste. S.O. : sous-ombrelle. T. : tentille. V. : vélum. Vit. : vitellus.

ombrelle de la future cloche natatoire. Les cellules endodermiques s'insinuent entre l'ectoderme périphérique et le nodule, en une double lame qui donnera naissance aux canaux radiaires.

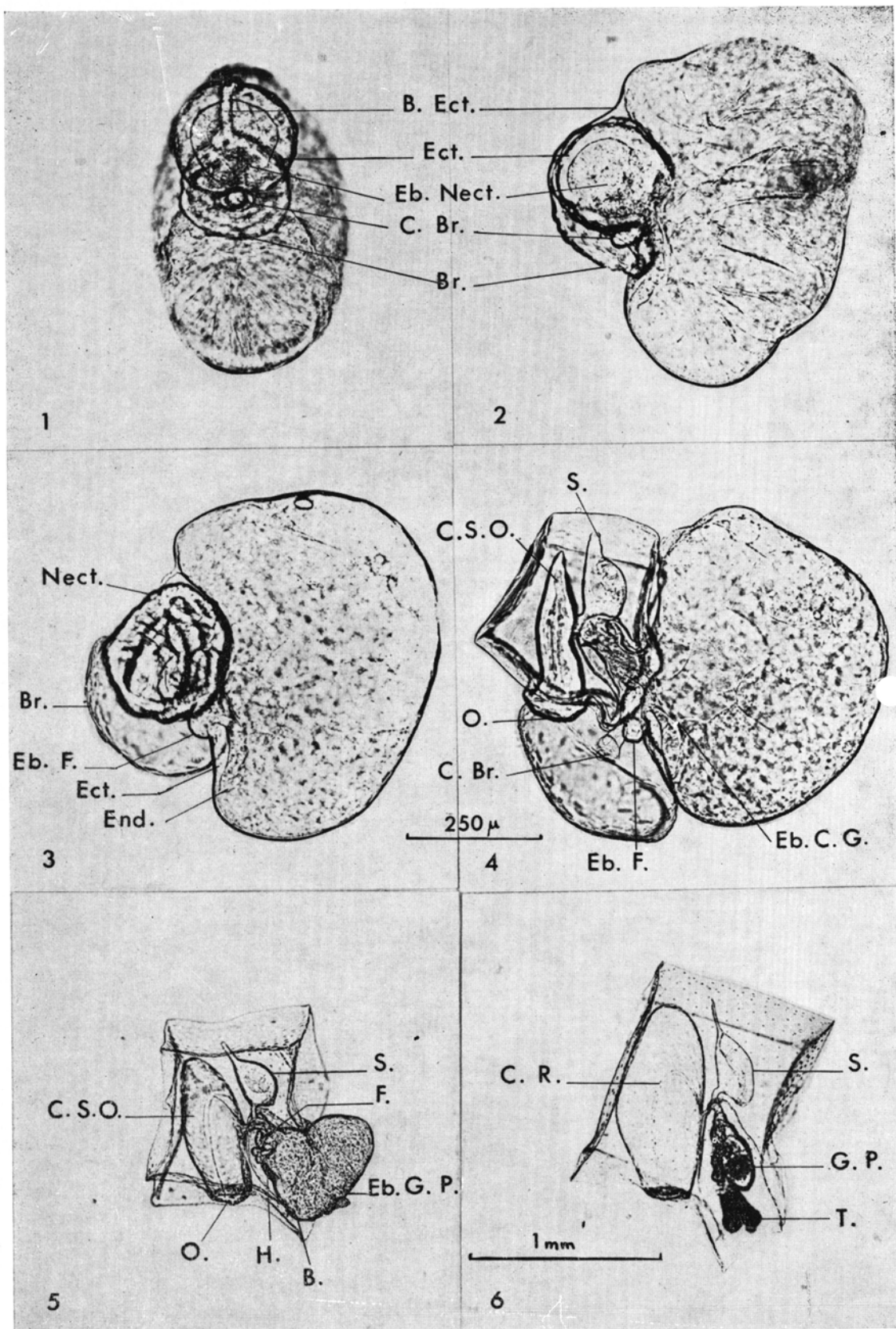
L'ébauche de la bractée se présente comme un disque d'ectoderme à gros noyaux rares, soudé en arrière du nodule médusaire et recouvrant partiellement l'ectoderme externe du nectophore. Elle est pourvue d'un axe creux provenant d'une évagination digitiforme de



CLAUDE CARRÉ

PLANCHE I

1 - Stade morula. 2 - Planula. 3 - Vue ventrale de la planula au début du bourgeonnement, âgée de deux jours. 4 - Vue latérale gauche de la larve précédente. 5 - Vue ventrale de la jeune calyonula âgée de deux jours et demi. 6 - Vue latérale gauche de la larve précédente.



l'endoderme secondaire. La paroi interne de la bractée est marquée par une zone d'aspect granuleux où elle se décollera de l'ectoderme sous-jacent. Entre les deux feuillets de la bractée, se sont déposées les premières formations de mésoglée.

b) *Croissance de la calyconula* (Fig. 2).

Entre le 2<sup>e</sup> et le 5<sup>e</sup> jour, la bractée s'accroît rapidement, passant de 0,10 à 0,42 mm de large, grâce à un développement considérable

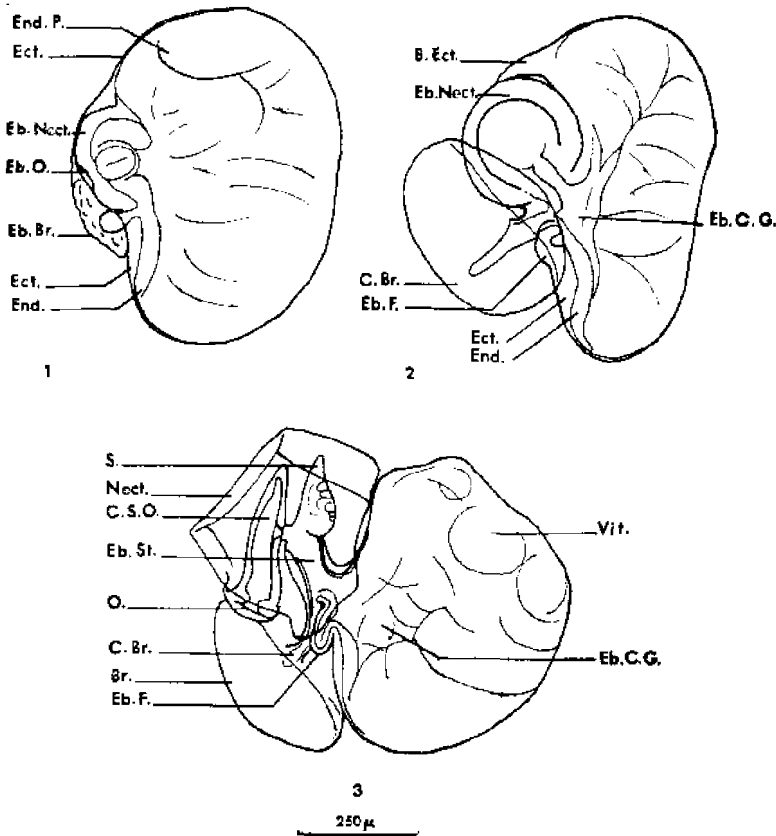


FIG. 2

- 1 - Dessin de la calyconula âgée de deux jours et demi, en vue latérale gauche.  
2 - Dessin de la calyconula âgée de trois jours et demi, en vue latérale gauche.  
3 - Dessin de la calyconula âgée de cinq jours, en vue latérale gauche.

de la mésoglée entre l'ectoderme de plus en plus étiré et l'axe endodermique. Le 4<sup>e</sup> jour environ, la bractée est bien individualisée, isolée du reste de la larve par décollement de son ectoderme, sauf au niveau de son pédoncule d'attache contenant l'axe endodermique.

En même temps et surtout à partir du 3<sup>e</sup> jour, l'ébauche du nectophore croît beaucoup, en perdant peu à peu sa forme arrondie (Pl. II, 3).

Vers le 5<sup>e</sup> jour, le nectophore a une forme cubique et commence à acquérir ses caractères définitifs, qui sont spécifiques de la cloche antérieure d'*Abylopsis tetragona* (Fig. 2, 3), ce qui montre l'origine larvaire de celle-ci. La cavité ombrellaire est bien constituée avec ses canaux radiaires. Cependant, l'ostium n'est pas encore ouvert et l'ombrelle ne se contracte pas. Le somatocyste ovale, avec son petit diverticule apical, est bien net.

En communication avec les autres cavités endodermiques, une cavité gastrique s'est ébauchée aux dépens des réserves vitellines, dans la région postéro-ventrale du corps embryonnaire dont la taille régresse.

Un peu en arrière du pédoncule de la bractée, une protubérance formée par évagination du double feuillet ecto-endodermique, sera à l'origine du filament pêcheur.

A ce stade, la larve, entièrement ciliée, nage avec le nectophore en dessous et en avant du corps embryonnaire, la bractée sur le côté ventral, à droite et un peu en arrière de celui-ci. Les jours suivants, le nectophore continue à croître rapidement, surtout grâce au développement de la mésoglée. La bractée, qui a terminé sa croissance, est rejetée vers l'arrière et tombe vers le 6<sup>e</sup> jour. Deux bourrelets se développent sur le côté de l'exombrelle, postérieurement (Pl. II, 5), entourant peu à peu le corps embryonnaire et délimitant ainsi une hydroécie.

La cavité ombrellaire s'est ouverte avec formation d'un velum et elle est devenue pulsatile.

Le gastrozoïde primaire se différencie peu à peu à partir des derniers vestiges du corps embryonnaire dont les réserves ont disparu. Il est constitué par un ectoderme mince et un endoderme formé dans la région buccale de cellules glandulaires hautes. Le gastrozoïde est maintenant totalement logé dans l'hydroécie qui s'est considérablement approfondie. A sa base, le filament pêcheur s'allonge et porte plusieurs mamelons qui donneront des boutons urticants.

#### Jeune *Abylopsis* à une cloche natale (Pl. II, 6).

Au cours des derniers stades du développement larvaire, l'ectoderme de la région basale du gastrozoïde s'épaissit en un bourrelet urticant tandis que le filament pêcheur, armé de nombreuses tentilles, devient fonctionnel.

L'extrémité buccale s'est ouverte, mettant en communication la grande cavité gastrique totalement dépourvue de cellules vitellines, avec l'extérieur.

On a alors, au bout de trois semaines environ, un jeune *Abylopsis tetragona* typique, tel qu'on le rencontre fréquemment dans les pêches planctoniques, composé du nectophore antérieur et du gastrozoïde primaire avec son filament pêcheur.

Plus tard, un bourgeon du nectophore se différencie à la partie proximale du pédoncule reliant le gastrozoïde à la cloche natale et une ou deux cormidies apparaissent à la partie distale de ce même pédoncule qui va constituer le stolon.



Lorsque la cloche antérieure mesure environ 3,5 mm, le bourgeon du nectophore croît rapidement et donne une cloche postérieure qui, en quelques jours, peut atteindre 10 mm de long, tandis que la cloche antérieure ne subit guère de changement.

Pendant la phase suivante, le stolon s'allonge beaucoup en différenciant de nombreuses cormidies et la croissance de la cloche postérieure se poursuit lentement jusqu'à une taille maximum d'environ 18 mm.

### Conclusion

L'étude morphologique du développement d'*Abylopsis tetragona* amène aux conclusions suivantes :

1) la segmentation est totale et égale ; la gastrulation se fait par délamination secondaire et aboutit à une larve ciliée nageuse, la planula ;

2) la planula bourgeonne sur une face latérale deux organes larvaires, une cloche natatoire et une bractée et se transforme ainsi en une larve calyconula ;

3) au cours de la différenciation de la cloche natatoire larvaire, il apparaît un nodule médusaire comme lors du bourgeonnement médusaire des colonies d'Hydres ;

4) la cloche natatoire larvaire est permanente et devient la cloche antérieure de l'adulte ;

5) la bractée larvaire d'*Abylopsis tetragona* est un organe caduc. Sa structure didermique est très semblable à celle du bouclier primaire qui bourgeonne sur le côté ventral de la planula d'*Agalma elegans* ;

6) le jeune *Abylopsis* à une seule cloche natatoire et un gastrozoïde primaire bien différencié, est obtenu au bout de trois semaines environ en élevage à 15°.

### Discussion

L'origine larvaire du nectophore antérieur d'*Abylopsis tetragona*, qui avait été pressentie ou admise par certains auteurs (Moser 1925, Leloup 1954, Totton 1954) et contestée par d'autres (Lochmann 1914), est un fait maintenant établi. Il met en évidence certaines affinités évolutives entre le genre *Abylopsis* — et sans doute les Abylidae — et les Sphaeronectidae dont le nectophore définitif a aussi une origine larvaire. Par contre, les Abylidae montrent des divergences assez nettes avec des Siphonophores pourtant proches morphologiquement, par exemple les Diphyidae tels que *Chelophyes*. Chez ces derniers, le nectophore antérieur est un nectophore de néoformation, le nectophore larvaire étant caduc.

La présence, chez un Calyphore, d'une bractée larvaire considérée jusque-là comme l'apanage des Physonectes, est un fait important, susceptible d'aider à la compréhension de l'origine et de la nature encore controversées des bractées.

Garstang (1946) fait naître l'hypothèse de Schneider (1896) selon laquelle au cours de la phylogénèse « the independant primary bract of the Physophore already verging on disappearance, had become secondarily fused with the nectocalyx in the calycophores », le canal de la bractée devenant le somatocyste de la cloche larvaire. Pour cet auteur, le phyllocyste de la bractée larvaire des Phynosectes et le somatocyste de la cloche larvaire des Calycophores, prennent naissance dans des régions identiques de la planula. Mais ce fait, de même que la figure de Metschnikoff (1874, Pl. VII, 16) représentant une larve calyconula où la partie contenant le somatocyste semble incomplètement soudée au nectophore, sont à notre avis très insuffisants pour appuyer l'hypothèse précédente.

Cette fusion incomplète n'a jamais été signalée par ailleurs, au cours du développement embryonnaire d'un Calycophore. Au contraire, l'ébauche du somatocyste constituée par une évagination endodermique du canal pédonculaire de la cloche se montre toujours comme faisant partie intégrante de celle-ci.

Nous ne pensons pas que l'on puisse homologuer la bractée à une cloche nataoire comme l'a écrit Moser (1925), leur mode de formation et leur structure étant différents.

Les caractères particuliers de la calyconula d'*Abylopsis tetragona* (chez laquelle on observe une bractée entre la cloche nataoire et le filament pêcheur) en font une larve d'un type intermédiaire entre la calyconula des Diphyidae typiques (avec cloche nataoire et filament pêcheur mais sans bractée) et la siphonula des Physonectes, tels que *Forskalia*, possédant des bractées larvaires entre le pneumatophore et le filament pêcheur (D. Carré, 1967).

Des données nouvelles et plus précises, sur le développement des différentes espèces de Siphonophores, devraient permettre de mieux comprendre la phylogénèse de ce groupe.

### Summary

The different developmental stages of larval *Abylopsis tetragona*, previously unknown, are described.

During the differentiation of the larval nectophore, there appears a "medusal nodule" which is typical during medusal budding of hydroids polyps.

In addition, development in this species shows some notable peculiarities:

a) the formation of a temporary larval bract, never reported in representatives of other families of Calycophores;

b) the larval nectophore persists, and becomes the anterior nectophore of the adult stage.

These observations form the basis of a brief discussion of the nature and origin of the primary bract in Siphonophores, and of the affinities between the Abylidae and some other calycophoran families.

### Zusammenfassung

Die verschiedenen, bis jetzt unbekannten Stadien der Entwicklung der Larve von *Abylopsis tetragona* werden beschrieben.

Im Laufe der Differenzierung der Larvenglocke erscheint ein Glockenkern als typische Struktur der Medusenknospung der Hydroidpolypen.

Ausserdem bietet diese Entwicklung gewisse besondere Eigentümlichkeiten:  
 a) die Bildung eines temporären larvalen Deckstückes das bei den Repräsentanten der anderen Familien der Calyophoren niemals erwähnt wurde;  
 b) die Larvenglocke ist permanent und wird zur Vorglocke beim Erwasenen.

Dieses Studium führt zu Bemerkungen über die Natur und den Ursprung des primären Deckstückes der Siphonophoren und über die Beziehungen der Familie der Abylidae zu anderen Familien von Calyophoren.

# INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CARRÉ, D., 1967. — Etude du développement de *Lensia conoidea* (Siphonophore Calyophore) et de *Forskalia edwardsi* (Siphonophore Physonecte). *Cah. Biol. Mar.*, sous presse.
- CHUN, C., 1882. — Über die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. *S.B. preuss. Akad. Wiss.* 1882, pp. 1155-1172, 1 pl.
- CLAUS, C., 1863. — Neue Beobachtungen über Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. *Zeit. wiss. Zool.* 12, pp. 536-563, 2 pl.
- DAWYDOFF, C., 1928. — Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés, XIV +. 930 pp., 509 text-figs. *Paris*.
- FEWKES, W., 1885. — On the development of *Agalma*. Studies from the Newport Marine Laboratory. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 11, pp. 232-275.
- GARSTANG, W., 1946. — The morphology and relations of the Siphonophora. *Quart. J. micr. sci.*, 87 (2), pp. 103-193.
- GEGENBAUR, C., 1853 b. — Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren). *Z. wiss. Zool.*, 5, pp. 285-344, 3 pl.
- HAECKEL, E., 1869. — Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Natuurk. Verh. Prov. Utrechtsch Genoots.* i, 6, pp. 1-120, 14 pl.
- LELOUP, E., 1954. — A propos des Siphonophores. *Volume jubilaire Victor Van Straelen*, 2, p. 643. *Bruxelles*.
- LOCHMANN, L., 1914. — Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Zeit. Wiss. Zool.*, 108, pp. 258-289, 1 pl.
- METSCHNIKOFF, E., 1874. — Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeit. Wiss. Zool.* 24, pp. 15-83, 10 pl.
- MOSER, F., 1925. — Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar Expedition, 1901-1903. *Dtsch. Südpol. Exped.*, 18 : *Zool.* 9, pp. 1-541, 36 pl., 61 fig.
- RUSSELL, F.S., 1938. — On the development of *Muggiaea atlantica* Cunningham. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 22, pp. 441-446, 6 fig.
- TOTTON, A.K., 1965. — A synopsis of the Siphonophora. *Trustees of the Brit. Museum*, 227 pp., 40 pl. *London*.
- WOLTERECK, R., 1905. — Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. II. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, pp. 106-122.
- WOLTERECK, R., 1905 a. — Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks mit einem Abhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. III. *Z. wiss. Zool.*, 32, pp. 611-637, fig. 1-21.

The larval development of *Abylopsis tetragona* Otto, 1823  
(Siphonophora, Calyphorae, Abylidae)

C. Carré

*Cahiers de Biologie Marine* 8, 185-193.

### Summary

The different stages of larval *Abylopsis tetragona*, previously unknown, are described.

During the differentiation of the larval nectophore, there appears a "medusal nodule" which is typical during medusal budding of hydroid polyps.

In addition, development in this species shows some notable peculiarities:

a) the formation of a temporary larval bract, never reported in representatives of other families of calyphorae;

b) the larval nectophore persists, and becomes the anterior nectophore of the adult stage.

These observations form the basis of a brief discussion of the nature and origin of the primary bract in siphonophores, and of the affinities between Abylidae and some other calyphoran families.

### Introduction

In order to determine exactly the affinities of the family Abylidae with the other calyphoran families, it has been interesting to attempt a study of the development of one of its representatives, in order to find out if, in this family, the anterior nectophore is the persistent larval nectophore (as in *Sphaeronectes* for example) or if it is a nectophore of secondary origin having replaced the caducous larval nectophore (as in certain diphyids).

Several attempts at culturing some larvae of *Abylopsis tetragona* (Haeckel, 1867; Lochmann, 1914; Totton, 1950) have not been successful.

Over several years, in the month of May particularly, we have been able to follow the development of *Abylopsis tetragona* as far as the appearance of the posterior nectophore, that is beyond some younger stages that we have frequently encountered in plankton nets.

### Material and culture

The eudoxids of *Abylopsis tetragona* are quite numerous during Spring, in March, April and particularly May, in the plankton of superficial waters in the bay of Villefranche.

They are easily recognisable by their cuboid bract and the square section of their gonophores. Each well-developed eudoxid possesses a ripe gonophore, a second developing gonophore, of the same or different sex, and the bud of a third gonophore.

The manubrium carrying the genital elements occupies almost the entire length of the bell of a mature gonophore. The eggs (a dozen per female gonophore) are almost all liberated simultaneously, each of which leaves by a laceration in the wall of the manubrium.

As soon as possible after their release, the eggs were isolated into a crystallising dish filled with fresh sea water, then fertilised by lacerating a mature male gonophore in the sea water.

Throughout the duration of the experiments, the crystallising dishes were kept in a cooler (15°) on a moving platform. The sea water was renewed daily or every two days.

When the larvae were able to feed themselves, either some drops of a culture of unicellular algae (*Dunaniella*, *Isochrysis*), or some nauplii of *Artemia* were added, according to the age of the larvae.

## Techniques used

### *Observations on the living specimens*

The larvae, being at that time very mobile and very fragile, are difficult to make prolonged observations on under the microscope. But, their transparency allows recourse to microphotography for a study of their morphology.

### *Histological techniques*

The small number of larvae obtained did not allow us to undertake a complete histological study. However, if the mode of formation of the larval buds could not be followed well the structure of some stages could be defined by some sections. After anaesthetising in a solution of magnesium chloride isotonic with sea water, the larvae were fixed in Bouin alcohol, imbedded using the method of Peterfl (double inclusion into paraffin wax) then cut into a series of section of 5 $\mu$ .

The sections were stained with a triple stain: ferric trioxyhaematin, phloxine, light green.

## DESCRIPTION OF THE STAGES OF DEVELOPMENT

### Egg

The egg of *Abylopsis tetragona* is relatively voluminous (c. 500 $\mu$  in diameter), transparent and light orange in colour. It shows a thin cortical layer of cytoplasm, surrounding a central zone of vascular appearance, rich in vitellus. The nucleus, with a large nucleolus, is usually eccentric.

### Segmentation of the egg. Gastrulation.

The segmentation of the egg begins a short time after fertilisation. It is total, almost equal, and without exception of a radial type, and results after some hours in the formation of a spherical true morula (c. 500 $\mu$  in diameter), consisting of a compact mass of identical cells (Pl. I, 1).

Gastrulation is by secondary delamination.

### Planula

At the end of this rearrangement of cells, the larva has lost its spherical shape, becoming ovoid, and is very transparent in the young planula (Pl. I, 2). In section, one sees a peripheral layer of flattened cells, rich in phloxinophilic granules, and constituting the ectoderm. This ectoderm surrounds a mass of large, very vacuolar cells, with the vitelline reserves, and constitutes the primary endoderm that is destined to disappear.

This stage is of short duration and, very quickly, the larva becomes pyriform. On then distinguishes the anterior pole and, on one of the faces of the planula, a very large opacity of cellular material that shows an orange tint. It is the ventral face where two layers of tall cells are differentiated:

- an external ectodermal layer, rich in phloxinophilic apical granules, derived from the ectoderm of the planula;
- a subjacent endodermal layer (or secondary endoderm), which appears to have arisen from part of the primary endoderm.

### Calyconula

It is in the ventral zone of the planula, aged about 2 days (Pl. I, 3 and 4) that the first buds of the calyconula larva begin to appear.

#### A) *Young calyconula* (Pl. I, 5 & 6).

On the median ventral wall appears a swelling that develops into a discoidal, superficially transparent, bract. Under this disc and anterior to it is developed a spherical rupture, which will become the bud of the primary or larval nectophore.

The histological examination (Fig. 1) allows us to detail the structure of these two buds, in which the two layers, ectoderm and endoderm, are present.

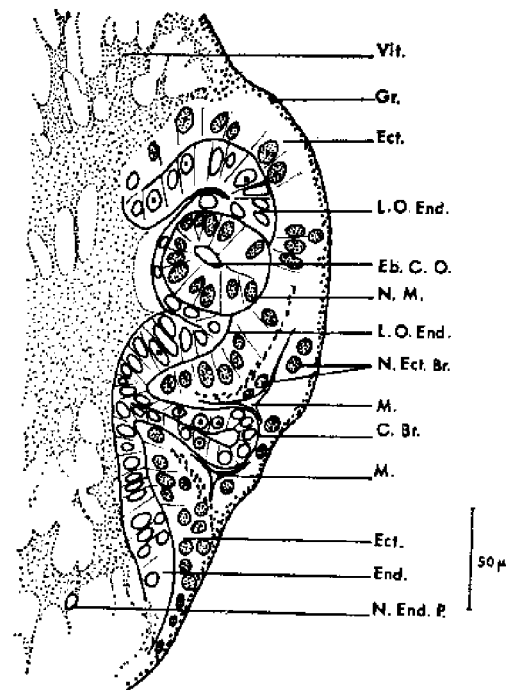


Fig. 1.

Part of a sagittal section of a 2.5-day old calyconula, showing the structure of the swellings of the nectophore and the larval bract.

*Abbreviations used in the legends of some figures and plates.*

B.Ect: ectodermal swelling. B.r: bract. C.Br.: bracteal canal. C.P.: pedicular canal. C.R.: radial canal. Eb.Br.: outline of the bract. Eb.C.G.: outline of the gastric cavity. Eb.C.S.O.: outline of the subumbrella cavity. Eb.F.: outline of the tentacle. Eb.G.P.: outline of the primary gastrozoid. Eb.: outline of the nectophore. Eb.O.: outline of the ostium. Ect. ectoderm. End.: endoderm. End. P.: primary endoderm. F.: tentacle. G.P.: primary gastrozoid. Gr.: apical, ectodermal, phloxinophilic granules. L.O.End.: umbrella lamella. M.: mesogloea. Nect.: nectophore. N.Ect.Br.: ectodermal nuclei of the bract. N.End.P.: nuclei of the primary endoderm. N.M.: medusoid nodule. O.: ostium. S.: somatocyst. S.O.: subumbrella. T.: tentillum. V.: velum. Vit.: vitellus.

The bud of the nectophore is comprised of a medusoid nodule derived from the peripheral ectoderm. This nodule is a sphere hollowed by a monostratified wall, of which the cavity is the origin of the subumbrella of the future nectophore. The endodermal cells insinuate between the peripheral ectoderm and the nodule, as a double layer which will give rise to the radial canals.

The bud of the bract is an ectodermal disc with a few large nuclei, joined to the rear of the medusoid nodule and partially covering the external ectoderm of the nectophore. It is provided with an axial ridge derived from a digitiform evagination of the secondary endoderm. The internal wall of the bract is marked by a zone of granulose appearance where it is separated from the subjacent ectoderm. Between these two layers of the bract, there are deposited the primary formations of the mesogloea.

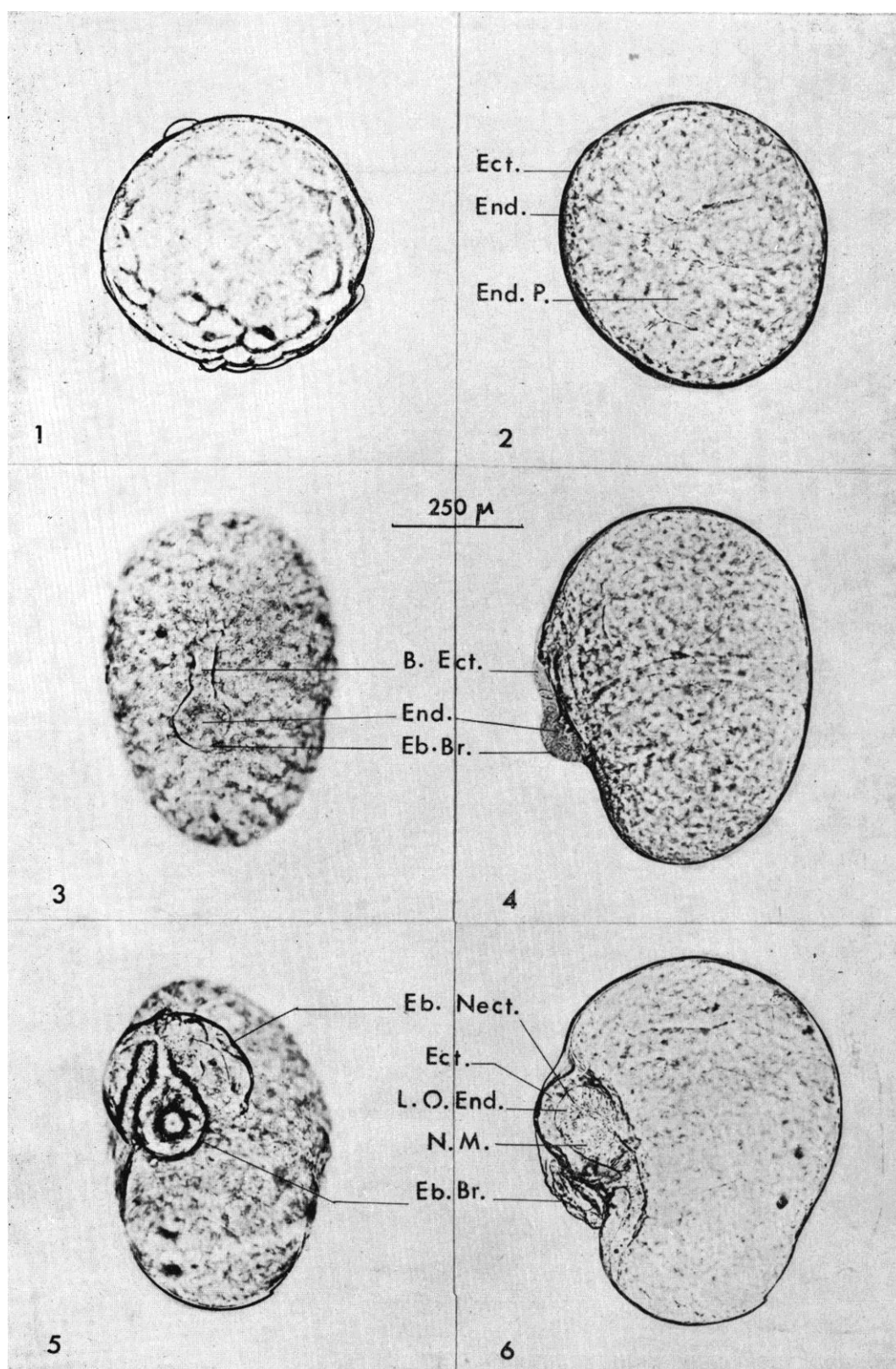


Plate I.

1. Morula stage. " . Planula. 3. Ventral view of the planula at the start of budding, aged 2 days. 4. Left lateral view of the same. 5. Ventral view of the young calyconula 2.5 days old. 6. Left lateral view of the same.

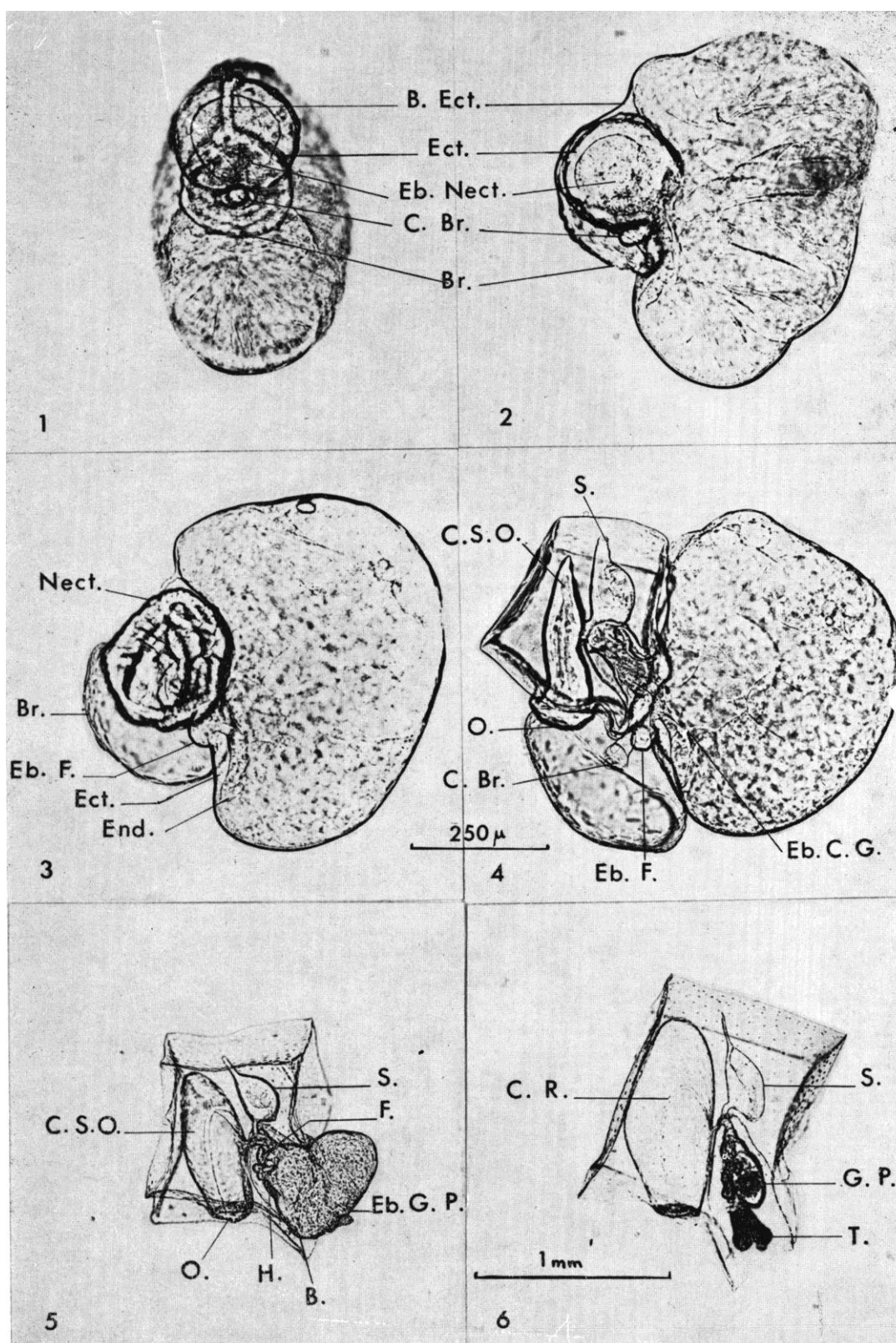


Plate II.

1. Ventral view of the 3-day old calyconula. 2. Left lateral view of the same. 3. Left lateral view of a 4-day old calyconula. 4. Left lateral view of a 5-day old calyconula. 5. Left lateral view of young *Abylopsis* before the loss of its bract. 6. Left lateral view of young *Abylopsis* with a single nectophore, aged 21 days.



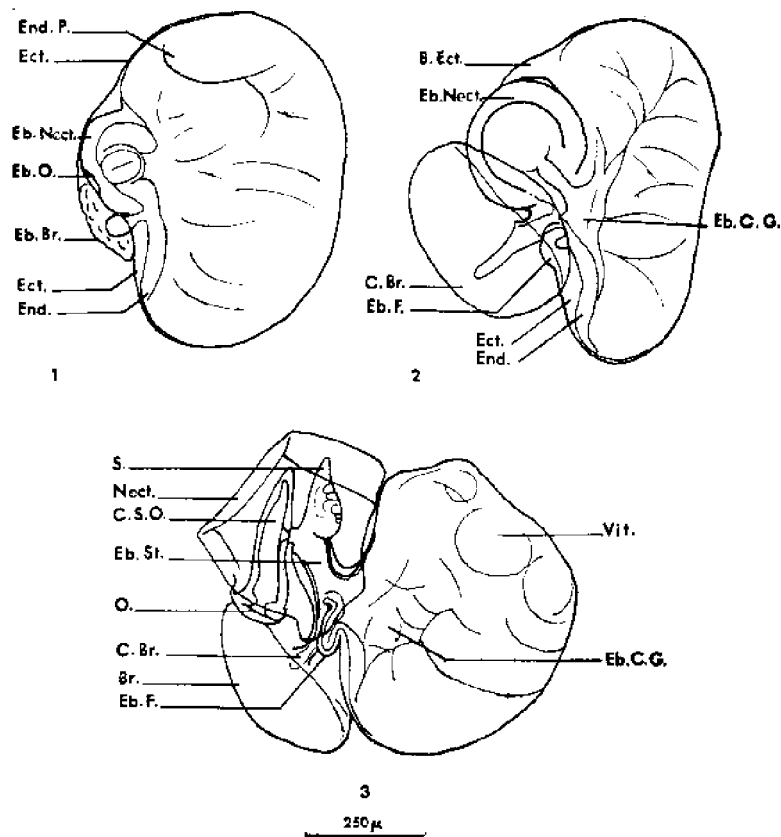


Fig. 2.

1. Sketch of the 2.5-day old calyconula, in left lateral view.
2. Sketch of the 3.5-day old calyconula, in left lateral view.
3. Sketch of the 5-day old calyconula, in left lateral view.

b) *Growth of the calyconula* (Fig. 2).

Between the 2<sup>nd</sup> and 5<sup>th</sup> day, the bract grows rapidly, passing from 0.10 to 0.42 mm in size, thanks to a considerable development of the mesogloea between the more and more stretched ectoderm and the endodermal axis. About the 4<sup>th</sup> day, the bract is well formed, isolated from the remainder of the larva by the separation of its ectoderm, save at the level of its attachment peduncle containing the endodermal axis.

At the same time and particularly at the end of the 3<sup>rd</sup> day, the bud of the nectophore grows considerably, gradually losing its rounded shape (Pl. II. 3). During the 5<sup>th</sup> day, the nectophore has a cuboid form and begins to acquire its definitive characters, which are specific to the anterior bell of *Abylopsis tetragona* (Fig. 2, 3), and which show the larval origin of it. The umbrella cavity is well formed with its radial canals. Meanwhile, the ostium is not clearly open and the umbrella does not contract. The oval somatocyst, with its small apical diverticulum, is very clear.

In communication with the other endodermal cavities, a gastric cavity is budded at the expense of the vitelline reserves, in the postero-ventral part of the embryonic body whose size decreases.

Slightly to the rear of the peduncle of the bract, a protuberance is formed by the evagination of a double ecto-endodermal layer, which will become the origin of the tentacle.

At this stage, the larva, entirely ciliated, swims with the nectophore below and in front of the embryonic body, the bract on the ventral side, to the right and slightly to the rear of it. During the following days, the nectophore continues to grow rapidly, mainly thanks to the development of

the mesogloea . The bract, which has finished its development, is pushed towards the rear and falls off on about the 6<sup>th</sup> day. Two swellings are developed on the side of the exumbrella, posteriorly (Pl. II, 5), gradually encircling the embryonic body and thus delimiting a hydroecium.

The umbrella cavity is opened by the formation of a velum and it begins to pulse.

The primary gastrozoid is differentiated gradually as part of some last appendages of the embryonic body whose reserves have disappeared. It is made up of a thin ectoderm and an endoderm containing in its buccal region some tall glandular cells. The gastrozoid is now totally lodged within the hydroecium, which is considerably deepened. At its base, the tentacle elongates and carries several papillae that will become the tentilla.

*Young Abylopsis with a swimming bell* (Pl. II, 6).

During the last stages of larval development, the ectoderm in the region basal to the gastrozoid thickens into a stinging swelling [? basigaster] while the tentacle, armed with numerous tentilla, becomes functional.

The buccal extremity opens, putting the large gastric cavity, now totally deprived of vitelline cells, in contact with the exterior.

One has then, in about three weeks, a typical young *Abylopsis tetragona*, such as one frequently encounters in plankton nets, comprised of an anterior nectophore and a primary gastrozoid with its tentacle.

Later, a bud of a nectophore is differentiated on the proximal part of the peduncle joining the gastrozoid to the swimming bell and one or two cormidia appear on the distal part of the same peduncle, which will come to constitute the stolon.

When the anterior bell measures about 3.5mm, the bud of the nectophore grows rapidly and becomes the posterior bell which, in a few days, can attain a length of 10mm, while that of the anterior bell scarcely changes.

During the following phase, the stolon elongates considerably and differentiates numerous cormidia and the growth of the posterior bell continues slowly until it reaches its maximum size of about 18mm.

### Conclusion

The morphological study of the development of *Abylopsis tetragona* leads to the following conclusions:

- 1) the segmentation is total and equal: gastrulation is effected by secondary delamination and gives rise to a ciliated swimming larva, the planula;
- 2) the planula buds on its lateral face two larval organs, a swimming bell and a bract and is transformed thus into a calyconula larva;
- 3) during the course of the differentiation of the larval swimming bell, it appears as a medusoid nodule much like the medusoid bud of hydrozoan colonies;
- 4) the larval swimming bell is permanent and becomes the anterior nectophore of the adult;
- 5) the larval bract of *Abylopsis tetragona* is a caducous organ. Its didermic structure is very similar that of the primary shield that buds on the ventral side of the planula of *Agalma elegans*.
- 6) the young *Abylopsis* has a single swimming bell and a well differentiated primary gastrozoid, and is obtained in the region of about three weeks during culture at 15°.

### Discussion

The larval origin of the anterior nectophore of *Abylopsis tetragona* , which has been shown or suggested by certain authors (Moser, 1925; Leloup, 1954; Totton, 1954) and contested by others (Lochmann, 1914), is now an established fact. It places in evidence certain evolutionary affinities between the genus *Abylopsis* – and without doubt all the Abylidae – and the Sphaeronectidae of

which the definitive nectophore is also of larval origin. In contrast, the Abylidae show some quite striking divergences with some siphonophores that they are morphologically close to, for example the Diphyidae such as *Chelophyes*. In these latter, the anterior nectophore is a nectophore of neoformation, the larval nectophore being caducous.

The presence, in a calycophoran, of a larval bract, considered previously as a property of the Physonectae, is an important fact, liable to aid in the understanding of the origin and the still controversial nature of the bracts.

Garstang (1946) came to renew the hypothesis of Schneider (1896) according to which during the course of phylogenesis "the independent primary bract of the Physophore already verging on disappearance had become secondarily fused with the nectocalyx in the calycophores", the canal of the bract becoming the somatocyst of the larval bell. According to this author, the phyllocyst of the larval bract of physonects and the somatocyst of the larval bell of calycophores, have their origins in identical regions of the planula. But this fact, as is the same for the figure of Metschnikoff (1874, Pl. VII, 16) that represents a larval calyconula where the part containing the somatocyst appears incompletely joined to the nectophore, are in our opinion very inadequate to support the preceding hypothesis.

This incomplete fusion has never been shown anywhere else during the course of embryological development of a calycophoran. In contrast, the bud of the somatocyst, consisting of an endodermal evagination of the pedicular canal of the bell, always appears to form an integrated part of the it.

We do not think that one can homologise the bract with the swimming bell as Moser (1925) has written, their mode of formation and their structure being different.

The particular characters of the calyconula of *Abylopsis tetragona* (on which one sees a bract between the swimming bell and the tentacle) makes it an intermediate type of larva between the typical diphyid calyconula (with a swimming bell and tentacle, but without bracts) and the physonect siphonula, such as *Forskalia*, which possesses some larval bracts between the pneumatophore and the tentacle (D. Carré, 1967).

Some new and more precise data on the development of different species of siphonophore, will lead to a better understanding of the phylogenesis of this group.

### References

- Carré, D. 1967 Etude du développement larvaire de deux Siphonophores: *Lensia conoidea* (Calycophorae) et *Forskalia edwardsi* (Physonecte). *Cahiers de Biologie Marine* **8**, 233-251.
- Chun, C. 1882. Über die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. *Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften* for **1882**, 1155-1172, 1 pl.
- Claus, C. 1863. Neue Beobachtungen über die Structur und Entwicklung der Siphonophoren. *Zeit. Wiss. Zool.* **12**, 536-563.
- Dawydoff, C. 1928. *Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés*. Masson & Co., Paris. 930 pp
- Fewkes, J.W. 1885. Studies from the Newport Marine Laboratory. XV. On the development of *Agalma*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* **11**, 232-275.
- Garstang, W. 1946. The morphology and relations of the Siphonophora. *Quarterly Journal of the Microscopical Society*, **87**, 103-193.
- Gegenbaur, C. 1853. Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren). *Zeit. fur Wiss. Zool.*, **5**, 285-344 + 3 pls.
- Haeckel, E. 1869. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Utrechter Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft gekrönte Preisschrift*, 1869, 119 pp, 14 pls.
- Leloup, E. 1954. A propos des Siphonophores. *Volume jubilaire Victor van Straelen* **2**, 643-699

- Lochmann, L. 1914. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Zeit. wiss. Zool.* **108**: 258-289, 1 pl..
- Metschnikoff, E. 1874. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* **24**, 15-83.
- Moser, F. 1925. Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar-Expedition, 1901-03. *Deutsche Südpolar-Expedition* **17** (zool 9), 1-541
- Russell, F.S. 1938. On the development of *Muggiaea atlantica* Cunningham. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **22**, 441-446.
- Totton, A.K. 1965. *A Synopsis of the Siphonophora*. London: British Museum (Natural History).
- Woltereck, R. 1905. Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen and Siphonophoren, mit Demonstrationen. I. Einleitung: Gibt es genetische Beziehungen zwischen Narcomedusen und Siphonophoren? *Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gessellschaft.* **?**, 106-122.
- Woltereck, R. 1905. Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks. III. Planktologische Mitteilung aus der Zoologischen Station in Villefranche s. m. **?** **?**, 611-637.