

Développement post-embryonnaire de la Physalie Pacifique

Par

Yô K. OKADA

Avec Planche I et 11 Figures

(Received May 12, 1932)

Les différents auteurs qui ont traité des Siphonophores discutent encore aujourd'hui de la question bien simple que voici : la Physalie Pacifique à un seul tentacule principal et la Physalie Atlantique de grande taille, aux tentacules nombreux et importants, sont-elles ou non, d'une même espèce ? La première ne serait-elle pas une Physalie Atlantique à un stade plus jeune ? Si ce problème reste encore une des questions sur lesquelles l'accord n'est pas fait, cela ne paraît pas dû au manque de matériaux nécessaires, ni à une connaissance insuffisante de l'anatomie de cet animal, mais bien à ce que les changements embryonnaires et surtout post-embryonnaires de cet animal n'ont pas encore été suffisamment mis en lumière. Dans les pages qui suivent, nous nous proposons, grâce à quelques observations personnelles faites pendant notre séjour au Laboratoire Maritime de Sêto (annexe de l'Université de Kyoto) d'apporter une contribution à la connaissance de ce Siphonophore.

Stades larvaires

On suppose que la Physalie, comme la *Velella* ou la *Porpita*, espèces très voisines, vit pendant son premier stade de développement à une grande profondeur dans la mer ; ce stade de planule est malheureusement inconnu jusqu'à présent.

Stade 1. Ce stade a été décrit pour la première fois par Huxley (1859, Pl. x, fig. 1), et ensuite nommé par Haeckel (1888) stade de la "cystonula". L'individu atteint déjà 2 mm. de long au moins. On y remarque trois parties : la poche aérienne dans la région antéro-supérieure, le polype dans la région postéro-inférieure et le tentacule. La poche aérienne est un sac vide clair avec un petit orifice à son extrémité

antérieure. D'après Huxley, l'endoderme (à vrai dire l'ectoderme et l'endoderme c.-à-d. la paroi extérieure de la poche) forme, à travers cet orifice, le sac pneumatique en s'infléchissant à l'intérieur ; par conséquent la cavité primitive est comprimée et réduite autour de ce sac pneumatique qui s'est développé dans la partie infléchie, c'est la cavité péripneumatique. Haeckel dit que cette dernière communique directement avec l'intérieur du polype situé au-dessous, mais d'après nos observations sur la larve du stade suivant, il nous semble qu'une telle communication directe fasse défaut dès le premier temps du développement de la Physalie : la cavité péripneumatique et l'intérieur du polype se développent d'après nous indépendamment dès le début. En admettant même que les deux cavités communiquent directement l'une avec l'autre au début du développement d'après Haeckel, cette communication devra être très rapidement détruite par l'apparition d'un septum (voir fig. 2). Or, la cavité intérieure du polype communique directement avec celle du tentacule qui se trouve en dessous (voir aussi fig. 2). A ce point de vue, le polype primaire diffère beaucoup des polypes secondaires qui vont se développer sur le côté ventro-latéral de la poche aérienne : les polypes autres que le polype primaire ne produisent aucun tentacule ou appendice correspondant au cours de leur croissance ; de plus, le tentacule lui-même lié à la base du polype primaire est différent de ceux qui n'apparaissent qu'ultérieurement, il n'est jamais accompagné de phyllomeride ou d'écaille protectrice. Il se peut que le polype primaire serve alors lui-même à la remplacer. Le polype primaire ne grandit plus beaucoup au cours du développement de l'animal surtout chez les grands spécimens, il reste comme un organe rudimentaire à l'extrémité postérieure de la poche aérienne. Le tentacule disparaît complètement.

Stade II. La cystonula au deuxième stade telle, que nous l'avons observée, présente un développement beaucoup plus avancé que les spécimens du stade précédent ; l'axe longitudinal qui traverse la poche aérienne et le polype primaire atteint 5 mm. de long et l'on voit se former trois polypes à des degrés différents de développement ainsi qu'un tentacule sur la face ventro-latérale de la poche (: pneumatozoïde). Son degré de développement (représenté par fig. 6, 1) est presque parail à celui de "la larve âgée" de Huxley (l. c. Pl. x, fig. 2), à cette seule différence près que le tentacule de la face ventro-latérale est plus court que celui du polype primaire. Cependant, il y a une grande différence entre cette larve et celle qui est décrite par Haeckel (l. c. Pl. xxvi, fig. 2), et considérée comme presque du même stade : dans le cas de la larve de Haeckel, les trois polypes de la face ventro-latérale ont chacun un tentacule bien développé,

tandis que, comme nous l'avons dit plus haut, les polypes de la face ventro-latérale du pneumatozoïde ne sont pas accompagnés de tentacules. De plus, le tentacule qui se développe indépendamment, est muni à sa base de phylloméride. Voilà les deux points sur lesquels les trois polypes secondaires diffèrent du polype primaire. Parmi les polypes secondaires le polype du milieu, celui qui est en contact avec le tentacule central se développe au maximum et sa cavité intérieure communique avec le monde extérieur par une grande bouche; celui qui est en arrière se développe moins; enfin celui qui est en avant a le développement le plus retardé, et la bouche n'y est pas encore formée. Dans le schéma 1 (fig. 6, 1) on peut voir une larve à ce stade. (Nous adoptons ici les indications de Steche

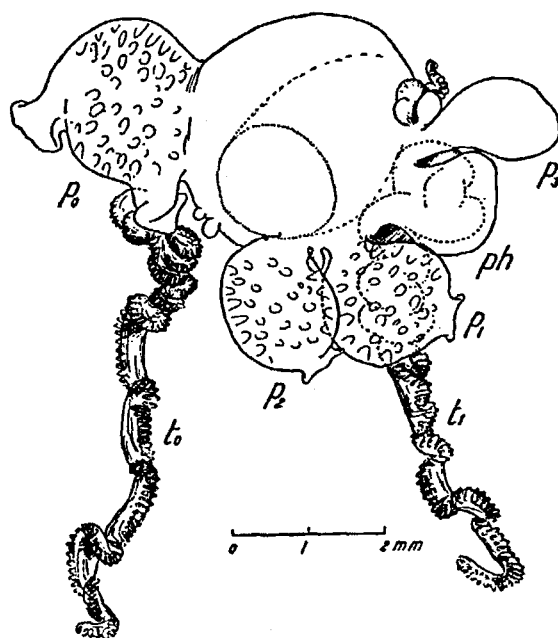


Fig. 1.

Spécimen dont la poche aérienne atteint 2,5 mm. de long (entre le stade II et le stade III de la métamorphose).

(1910): O indique le polype et © le tentacule et y compris le phylloméride. Dans les schèmes suivants, ● représente des appareils sexuels ou groupe des gonomérides, et la grandeur de chaque cercle montre l'ordre du développement.) La différence du nombre des polypes entre la larve de notre schéma 1, et "la larve âgée" de Huxley reproduite par Steche (l. c. diag. 1, sur la page 360) est peut-être due à ce que le phylloméride se trouvant à la base du tentacule central a été pris pour un autre polype.

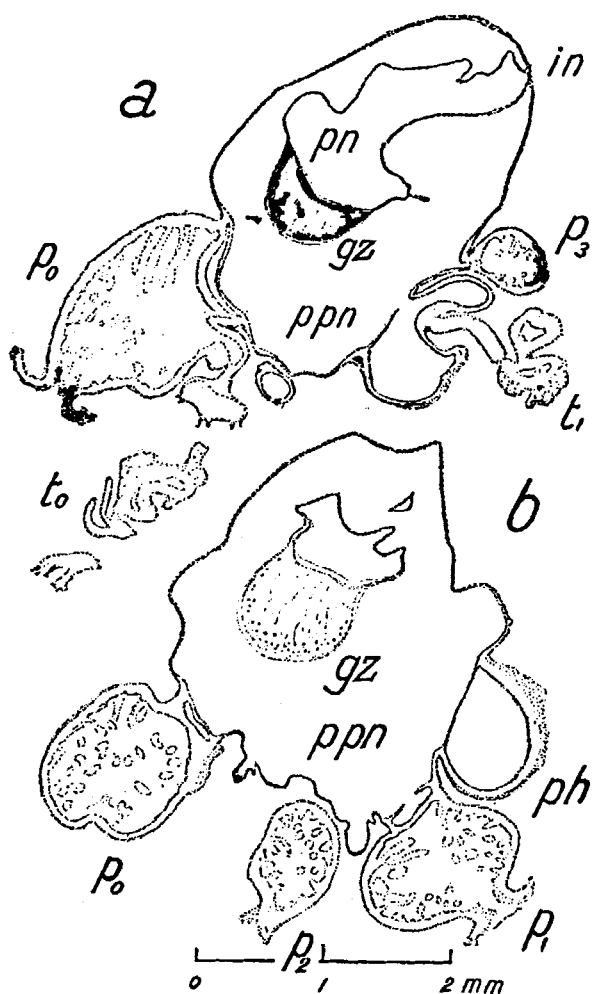


Fig. 2.

Structure interne d'une très jeune Physalie dont la poche aérienne mesure 2 mm. de long :—gz, glande gazogène; in, point d'invagination; p_0 , gastrozoïde primaire; p_1 - p_3 , gastrozoïdes secondaires; ph, phylloméride; pn, cavité pneumatique; ppn, cavité péripneumatique; t_0 , tentacule primaire; t_1 , tentacule secondaire.

Comme on peut voir sur la figure 2 (a et b), l'intérieur de la poche aérienne c.-à-d. le sac à gaz (pn) se développe bien en occupant une grande partie de la cavité intérieure et il a, à sa base, une glande gazeuse (gz), presque en forme de disque, et dont la section transversale présente

l'image de la nouvelle lune. Le sac à gaz, sauf le point d'invagination (*in*) à partir duquel il s'est développé, est tout à fait libre et il est entourné, comme nous l'avons déjà dit plus haut, par un sac péripneumatique (*p pn*). La cavité intérieure de chaque polype est complètement séparée de la poche aérienne par un double septum. Cependant, en ce qui concerne le phylloméride du bas du tentacule, il n'y a entre la poche aérienne et lui qu'une seule cloison, du reste interrompue au milieu.

Stade III. Dans le spécimen dont l'axe longitudinal atteint 6 mm. (fig. 3 et fig. 6, III), on voit apparaître, autour du tentacule central (*t₁*) situé au milieu de la face ventro-latérale de la poche aérienne; d'une part, en arrière de ce tentacule, un nouveau polype (*p₅*) entre le polype 1 (*p₁*) et le polype 2 (*p₂*), à un endroit un peu à côté de la ligne de ces polypes, et un tentacule (*t₃*) entre le tentacule 1 et le polype 1, du côté opposé au nouveau polype (*p₅*), et d'autre part, en avant du tentacule 1, un autre

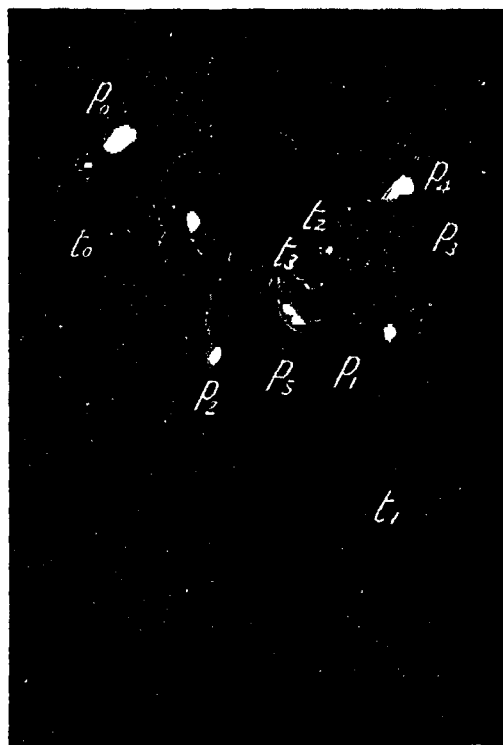


Fig. 3.

Photographie d'un spécimen à un stade un peu plus avancé que dans la figure 1 (la poche aérienne atteint 3 mm. de long), vu par la face ventrale.

nouveau polype (p_4) et un tentacule (t_2) devant le polype 3 (p_3). Le stade de développement de ce polype 4 et du tentacule 2 tel que nous l'avons constaté nous permet de conclure que la juvénile *Physalia utricula* de la collection Cherchea indiquée par Steche (l. c., p. 361) se trouve à un stade un peu plus jeune que ce stade III.

Stade IV. Lorsque l'axe longitudinal de la poche aérienne atteint 7 mm. (fig. 4 et fig. 6, IV), les polypes et les tentacules de la face ventro-latérale décrits au stade III sont davantage développés. On voit apparaître des appendices secondaires qui constitueront le premier essai vers la forma-

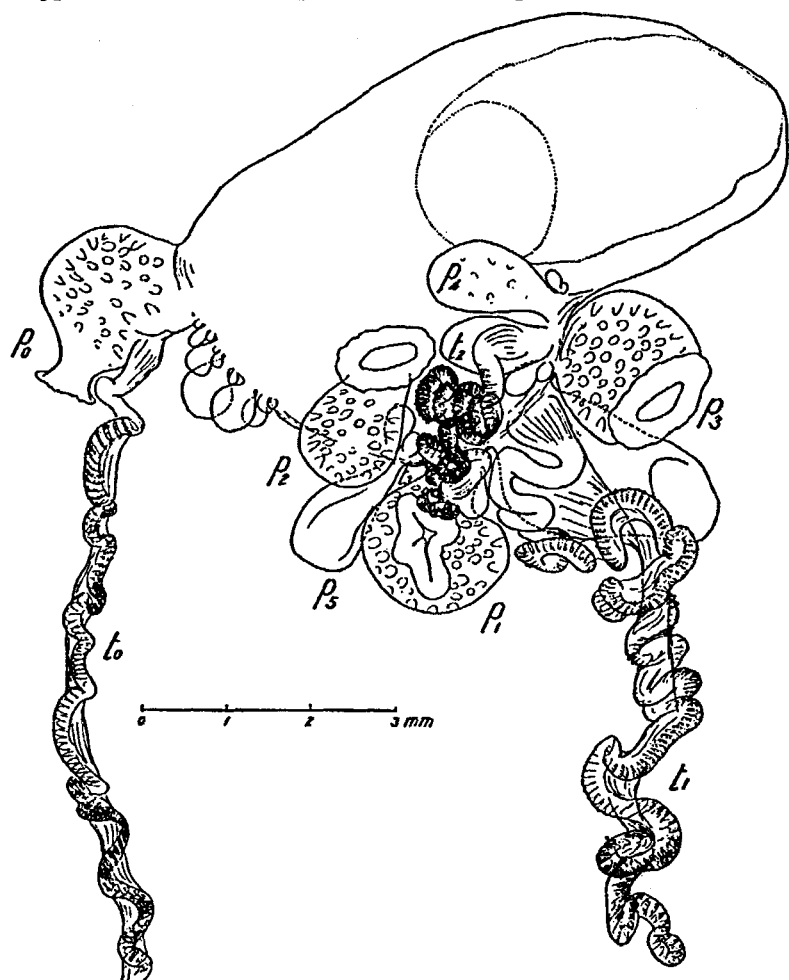


Fig. 4.

Physalia juvénile au stade IV (la poche aérienne atteint 7 mm. de long).

tion de cormidies qui s'appuieront sur eux. De plus, il se forme de nouveaux polypes entre le polype 2 situé au dessous de tous les autres polypes de la face ventro-latérale et le polype primaire situé à l'extrémité postérieure de la poche aérienne. Le tentacule appartenant au polype primaire est assez grand et ne présente pas encore de symptômes de dégénérescence, mais à la fin de ce stade, il est devenu beaucoup plus court qu'aucun des tentacules 1, 2 et 3 qui se formeront ultérieurement à côté de la poche aérienne.

Stade v. Lorsque la poche atteint à peu près 10 mm. de long (fig.

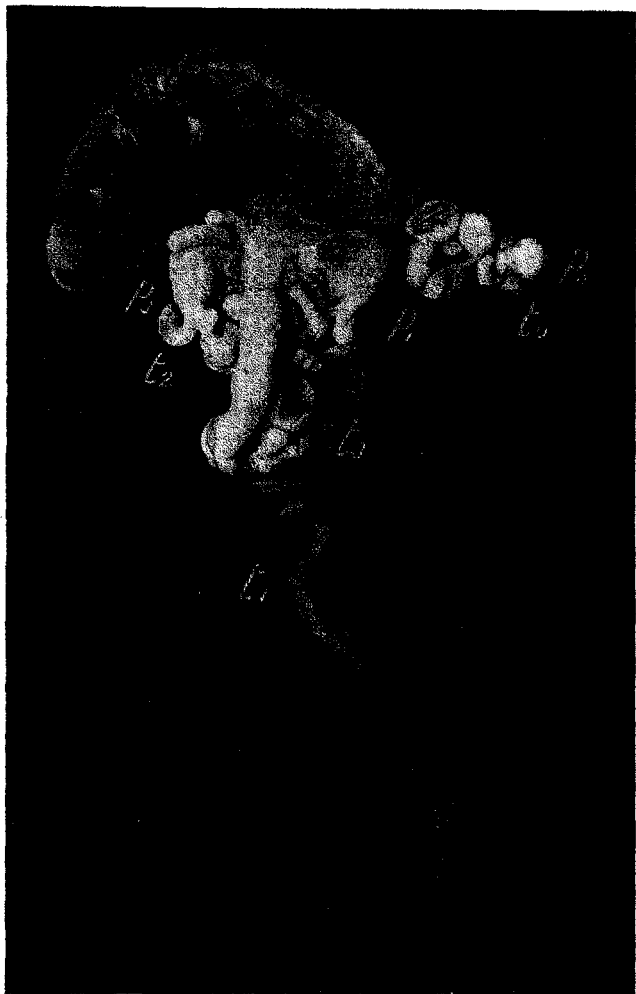


Fig. 5.

Photographie d'un spécimen dont la poche aérienne atteint 17 mm. de long (stade VI).

6, v); le tentacule du polype primaire a presque complètement disparu, et laisse à peine de trace, tandis que le tentacule 1 s'allonge bien plus que les autres et devient de ce fait le tentacule principal. D'une façon générale, l'animal prend ainsi dans son ensemble l'aspect de la *Physalia utricula* (fig. 5). Les nouveaux appendices n'apparaissent plus sur la ligne reliant les cinq polypes et le tentacule principal (t_1), mais se produisent toujours à la droite ou à la gauche de cette ligne suivant les spécimens. Par conséquent, les cinq polypes apparus en premier lieu sur la face ventro-latérale du pneumatozoïde diffèrent beaucoup de ceux qui apparaissent ultérieurement, du double point de vue de la grandeur et de la position. Les polypes de ces différents ordres commencent alors à former cinq séries de cormidies, qui possèdent chacune tentacules et gonomérides. On peut se rendre compte de leur état de formation, en comparant les schèmes donnés plus haut au stade v (voir fig. 6). Les polypes du groupe situé en arrière de la poche aérienne ne sont pas accompagnés de tentacules, et chacun d'eux se range presque sur la même ligne reliant l'avant et l'arrière. Ils se développent généralement de manière à s'orienter de l'avant à l'arrière, mais apparaissent quelquefois ou en avant ou entre les polypes déjà existants; leur apparition n'est pas aussi régulière que celle que l'on observe dans le cas des cormidies de la face ventro-latérale de la poche aérienne.

Stade vi. Le spécimen que Steche présente (l. c., fig. 5, p. 361) comme une juvénile *Physalia* Indo-Pacifique semble à peu près analogue à celui que nous indiquons ici comme le spécimen du stade vi (fig. 6, vi). A ce stade, la poche aérienne a 17 mm. de longueur. Autour du tentacule principal (t_1), on trouve en avant deux séries de cormidies, et en arrière trois autres séries qui sont bien plus développées que celles du stade précédent et possèdent de nombreux polypes, des tentacules de second ordre et des gonomérides. Dans la série I, un nouveau groupe d'appendices vient s'ajouter en avant de la poche aérienne, en s'appuyant sur le tentacule 2 et le polype 4 et en se dirigeant obliquement vers le bas; la deuxième cormidie a, outre les polypes, un petit tentacule (t_7) et un gonoméride. La série II comprend le tentacule principal, le polype 3 et un grand gonoméride situé immédiatement en dessous; elle s'allonge obliquement vers le bas parallèlement à la série I et comprend encore la seconde et la troisième cormidie. La série III se trouve en arrière du tentacule principal; elle commence par le polype 1, et comprend le tentacule 3, un grand gonoméride situé au dessous entre ce polype et ce tentacule. Les autres cormidies se développent en se dirigeant obliquement vers le bas, comme dans la série précédente. Les séries IV et V se développent moins que les trois précédentes, et surtout dans la série V

la formation des cormidies est dès le début irrégulière. Le groupe de polypes situés en arrière de la poche aérienne ne présente rien de remarquable, sauf en ce qui concerne l'augmentation du nombre des polypes, et l'accroissement de chaque polype. Enfin, à ce stade, la crête commence à apparaître dans la région dorsale du pneumatozoïde.

Le stade de la Physalie à l'état jeune

Stade VII. Le polype primaire ne garde plus aucune trace de tentacule. Nous considérons cette période comme la fin du stade larvaire, et le début du stade de la Physalie à l'état jeune; d'après nos observations, la poche aérienne atteint alors 25 à 30 mm. de long. Le schéma VII (fig. 7) montre un spécimen où la poche atteint une longueur de 27 mm.; les cormidies de chaque série y sont plus régulièrement disposées que chez la Physalie larvaire du stade précédent. A l'extrémité antérieure des quatre cormidies de la série I à chacune desquelles correspondent t_2 , t_7 , t_{12} et t_{15} et des trois cormidies de la série II à chacune desquelles correspondent t_1 , t_4 et t_9 , on voit encore se former de nouvelles cormidies. La série III comprend quatre cormidies à chacune desquelles correspondent t_3 , t_6 , t_{11} et t_{14} , et qui se développent encore en se dirigeant obliquement en avant et vers le bas comme dans les séries précédentes. Les cormidies des séries IV et V n'ont pas une disposition aussi régulière que celles des séries précédentes, chacune a une formation irrégulière, comme nous l'avons déjà indiqué dans la description du stade précédent. Le nombre des polypes situés en arrière ou cormidies basales, augmente de plus en plus, mais il ne manifeste aucun autre appendice.

Rotation des groupes cormidiiaux

Stade VIII. Comme nous l'avons vu ci-dessus, les cormidies de la face ventro-latérale de la poche aérienne forment cinq séries. Celles-ci se développent presque parallèlement, de la partie postéro-supérieure vers la partie antéro-inférieure avec de nombreux appendices nouveaux qui viennent sans cesse s'y ajouter. Mais par suite du développement excessif de la base du tentacule principal, la poche aérienne s'allonge latéralement, et modifie la direction et la régularité du développement des cormidies; en particulier, la disposition des cormidies des séries III et IV subit une rotation de 180° , leur développement se fera de bas en haut d'une façon radicalement opposée à leur première direction. On peut se rendre compte de ce phénomène en comparant les schèmes VII (fig. 7) et VIII sur la figure 8. En ce qui concerne les séries de cormidies situées en avant du tentacule principal dont le développement se fait de la partie

postéro-supérieure vers la partie antéro-inférieure, leur partie basale sera ramenée vers l'extérieur, mais elles ne subiront aucun changement dans la direction de leur développement ; par contre, celles qui se trouvent en arrière du tentacule principal changent de direction, et se développent vers le haut et à l'extérieur suivant l'importance de leur extrémité antérieure. Par conséquent, en ce qui concerne la disposition des cormidies, les séries I et II situées en avant du tentacule principal gardent la même direction qu'auparavant, tandis que les séries III et IV situées en arrière prennent une direction contraire ; enfin la série V étant éloignée du tentacule principal peut être considérée comme indifférente au prolongement latéral de la base du tentacule principal.

Quoi qu'il en soit, les cinq séries de cormidies de la face ventro-latérale sont toutes parallèles jusqu'à ce que la poche aérienne atteigne environ 30 mm. de long ; à partir de ce moment les cormidies situées en avant et en arrière du tentacule principal prennent une direction inverse, mais il peut arriver que le pneumatozoïde atteigne 50 mm. et que cependant toutes les séries de cormidies restent parallèles (voir fig. 9, x *b*).

Stade IX. Chez un pneumatozoïde qui atteint plus de 60 mm. de long, les cormidies basales situées en arrière comprennent non seulement une masse de polypes rangés sur une ligne, mais elles forment aussi des tentacules et des polypes du second ordre à côté et surtout à droite de ceux du premier ordre qui se sont développés le long du grand axe de la poche aérienne. Comme les cormidies ventrales elles commencent à se ranger en grand nombre de séries parallèles et disposées d'une façon variable en avant et en arrière (fig. 10, XI *a*). Le polype primaire situé à l'extrémité postérieure de la poche aérienne ne peut plus être distingué d'aucun de ceux des cormidies basales ni par sa forme ni par sa largeur, d'où il résulte que lorsqu'on ignore l'histoire de son développement, on peut à tort le considérer comme le dernier polype formé par ces cormidies.

Les cinq séries de cormidies de la face ventro-latérale avant sont disposées plus régulièrement qu'auparavant (fig. 10, XI *a*). Les séries I et II se courbent obliquement de la partie postéro-supérieure vers la partie antéro-inférieure, les séries III et IV qui sont en arrière du tentacule principal se courbent obliquement de la partie postéro-inférieure vers la partie antéro-supérieure, enfin la série V garde toujours sa première direction de développement, mais à la différence des quatre séries précédentes, ses éléments cormidiens sont très irrégulièrement disposés. Il faut ajouter ici que les polypes, les tentacules et les gonomérides dont se constitue une cormidie, ne forment pas un ensemble stable à travers tous les stades, tout au moins, dans la région avoisinant la base de chaque

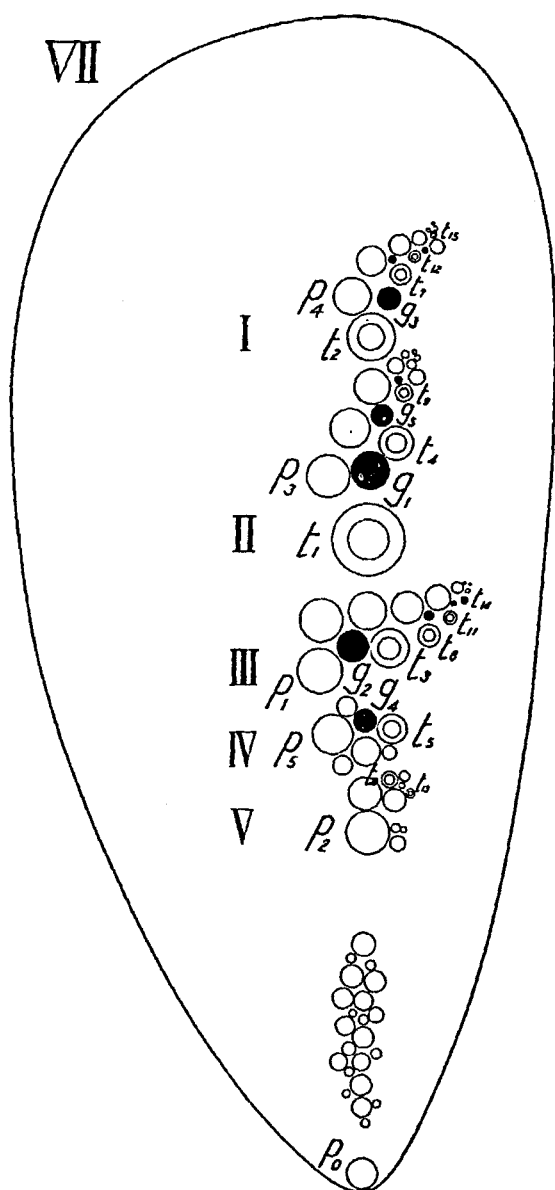


Fig. 7.

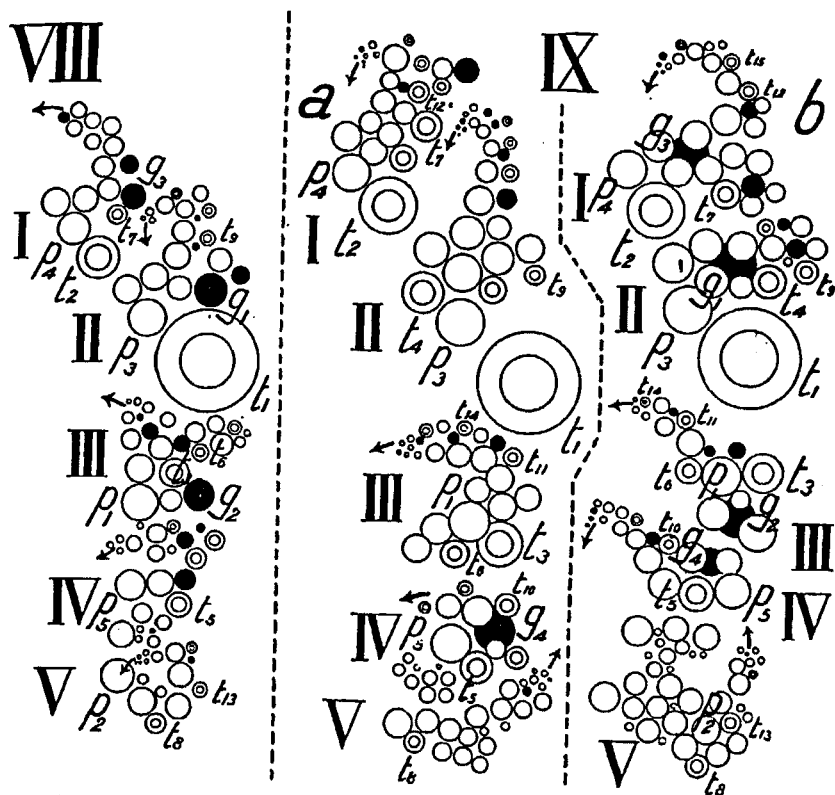


Fig. 8.

Fig. 6.

Représentation schématique de l'ordre d'apparition des divers appendices aux divers stades de développement de la *Physalie pacifique*:—Le schéma I représente le stade de 2 mm. de long de la poche aérienne ; le schéma II le stade de 2.5 mm. ; le schéma III le stade de 3 mm. ; le schéma IV le stade de 7 mm. ; le schéma V le stade de 10 mm. ; le schéma VI le stade de 17 mm.

Fig. 7.

Même représentation schématique d'un spécimen au stade de 27 mm. de long de la poche aérienne.

Figs. 8-9.

Schémas des groupes de cormidies de la face ventro-latérale aux divers stades de leur développement à partir du stade de 30 mm. de long de la poche aérienne (schéma VIII) ; le schéma IX représente le stade de 35 mm. et schéma X (fig. 10) le stade de 50 mm.

Fig. 10.

Groupe ventral (XIa) et basal (XIb) des cormidies au stade de 60 mm. de long de la poche aérienne.

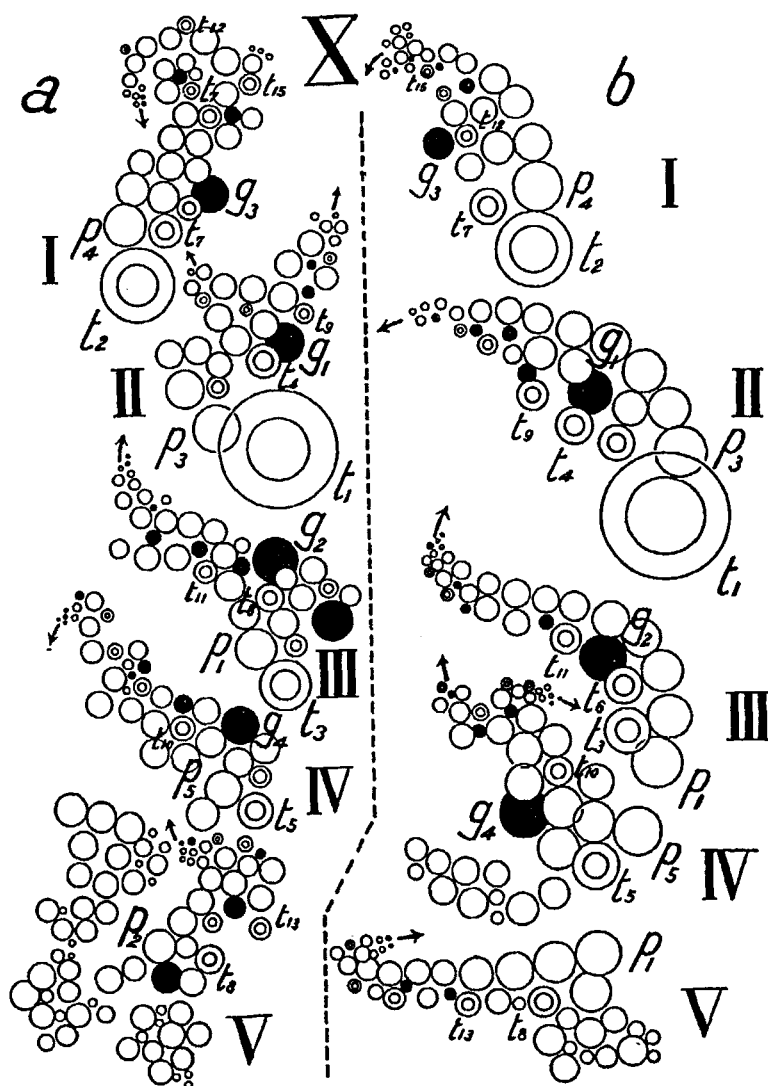


Fig. 9.

série; il semble que de nouveaux éléments se joignent à une cormidie et s'y associent temporairement, de plus, deux cormidies secondaires peuvent quelquefois naître de la division d'une cormidie primitive. En comparant les spécimens à des stades différents (schèmes de VII à XI), on remarque que la disposition des cormidies au stade où la poche aérienne atteint 30 mm. de longueur, c.-à-d. série I: $p_4-t_2-g_3$; série II: $p_3-t_1-g_1$; série III: $p_1-t_3-g_2$; série IV: $p_5-t_5-g_4$ et série V: p_2-t_8 , n'est pas conservée aux stades postérieurs.

Les cinq séries de cormidies ventrales sont également presque régulières chez une "Physalie sénile" montrée par Steche à la figure 6, page 363 de son ouvrage, et chez celle que nous indiquons dans le schéma XI, mais leur développement est dirigé de façon bien différente dans ces deux cas: dans le cas de Steche ces séries s'allongent toutes parallèlement à droite des cormidies primaires, et sauf la première série, reviennent en arrière à l'extrémité. En outre, dans la figure 7 de Steche (l. c., p. 362) au moins les trois premières séries des groupes cormidiaux bifurquent à un endroit situé en arrière du centre et montrent l'existence d'éléments appartenant au troisième ordre. Nous avons souvent aussi constaté dans les séries I et II une bifurcation, mais beaucoup moins nette que celle observée par Steche. La constitution des groupes de cormidies ne demeure pas identique dans tout le cours du développement de chaque individu. D'après Steche, chez un très grand spécimen les groupes cormidiaux du troisième ordre se subdivisent pour en former un quatrième (Steche l. c., fig. 8, p. 363). En ce qui nous concerne, nous avons borné notre étude de la disposition des cormidies chez les individus dont la poche aérienne atteint 60 mm. de long, comme celui du schéma XI, et nous laissons celles qui sont plus avancées dans leur développement.

Stade adulte

On considère jusqu'à présent la Physalie Indo-Pacifique comme ayant un tentacule principal et d'autres appendicés rangés autour de ce dernier; ce qui le différencie de la Physalie Atlantique pourvue d'un grand nombre de larges tentacules. En outre, presque tous les auteurs considèrent que cette structure morphologique représente l'état final de son développement (Pl., fig. 1). Or, il y a vingt ans T. Kawamura (1910, p. 450) a trouvé, parmi les spécimens obtenus dans la mer de Sagami près de l'île d'Ohshima, deux Physalies, l'une ayant deux tentacules principaux et l'autre quatre tentacules principaux. Comme cet auteur l'a fait remarquer, il semble que le nombre des tentacules principaux augmente avec l'accroissement de l'animal. Parmi les spécimens que nous avons observés

à Sêto, ceux dont la poche aérienne atteignait 60 mm. de long avaient presque toujours plus de deux tentacules principaux.

La figure 1 de la planche 1 montre un spécimen dont la poche aérienne atteint 56 mm. et qui se trouve au dernier stade à un seul tentacule principal (*Stade X*); la figure 2 montre celui dont la poche atteint 70 mm. et dont le second tentacule principal a même longueur que le premier, c'est là le stade à deux tentacules principaux (*Stade XI*). Chez un spécimen dont le pneumatozoïde est plus grand que dans le cas précédent et atteint 75 mm. de long (Pl. 1, fig. 3), deux long tentacules s'ajoutent aux deux tentacules principaux ci-dessus mentionnés, et le spécimen présente ainsi le stade à quatre tentacules principaux (*Stade XII*). Chez un spécimen dont le pneumatozoïde a 80 mm. de long (Pl. 1, fig. 4), on compte huit tentacules principaux, le premier et le second étant encore plus grands que les autres et nettement différenciés (*Stade XIII*). Enfin chez un spécimen dont la vessie natatoire atteint 95 à 100 mm. (Pl. 1, fig. 5), cette différenciation n'existe plus et les tentacules principaux atteignent le nombre d'à peu près vingt (*Stade XIV*); à première vue il n'y a plus de différence entre la *Physalie Indo-Pacifique* et la *Physalie* de l'Océan Atlantique (*Physalia physalis*). D'autre part, la *Physalie Indo-Pacifique* au stade jeune a une couleur nettement bleue, mais la *Physalie* adulte telle que la montre notre spécimen, a une couleur plus claire, rougeâtre comme la *Physalie* Atlantique. Il faut ajouter ici que les cormidies arrière forment à ce stade de nombreuses séries, comme celles qui se trouvent sur la face ventro-latérale de la poche aérienne, et qu'elles comprennent aussi, en plus des polypes et des tentacules, des gonomérides.

Le sac de gaz

Nos observations vont porter maintenant sur la structure interne de la *Physalie*. Cette structure diffère beaucoup de celle des *Physophorides* en général, et cela à cause d'un sac de gaz extrêmement développé à l'intérieur de son hydrocaule. Il semble que lorsque cet hydrocaule est gonflé c.-à-d. que lorsque la poche aérienne d'abord verticale se place horizontalement, les cormidies se développent uniquement du côté inférieur ou tout au moins inféro-latéral. Comme nous l'avons dit plus haut, le sac de gaz qui provoque cette grande transformation est formé par l'invagination des deux parois, l'une intérieure et l'autre extérieure, en commençant par l'extrémité antérieure du pneumatozoïde. La glande de gaz qui se produit à son extrémité la plus éloignée provient d'un épaissement de l'ectoderme (voir fig. 2). La structure histologique de la glande ne diffère nullement de celle qui a été décrite minutieusement sur la *Rhizophysa* par Chun en

1897 (l. c., p. 79 et pl. v), mais l'ensemble de sa forme en diffère beaucoup. Chez la Physalie, la région centrale est la plus épaisse et forme une plaque ronde s'amincissant peu à peu vers l'extérieur, sa coupe transversale présente la forme de la nouvelle lune (fig. 11a). A la différence de la *Rhizophysa*,

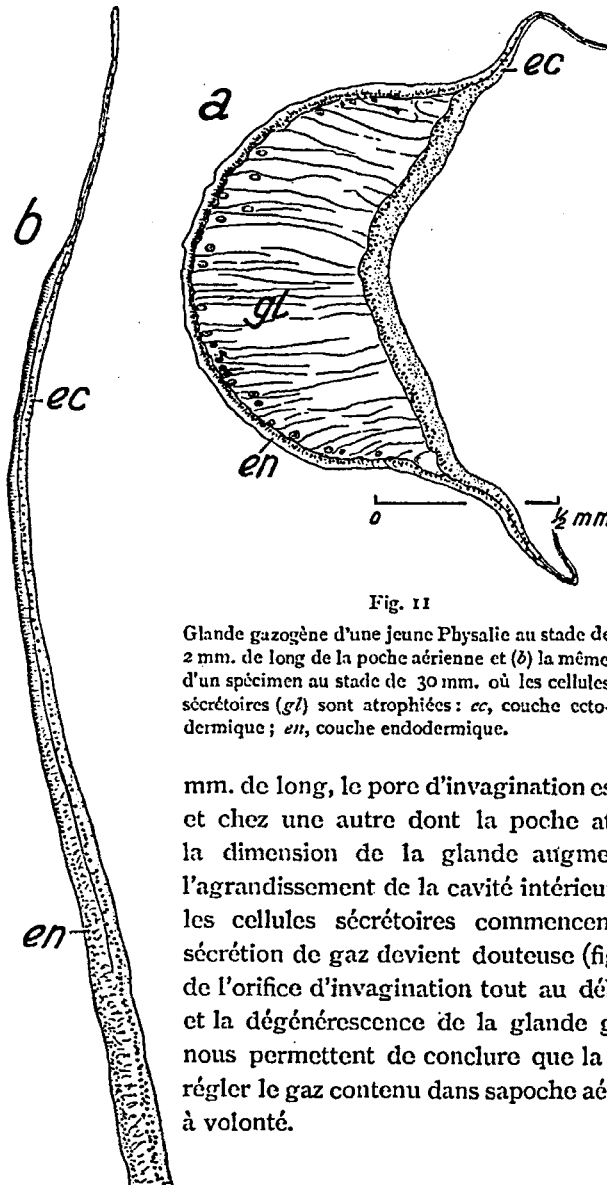


Fig. 11

Glande gazogène d'une jeune Physalie au stade de 2 mm. de long de la poche aérienne et (b) la même d'un spécimen au stade de 30 mm. où les cellules sécrétoires (gl) sont atrophiées: ec, couche ectodermique; en, couche endodermique.

la glande de gaz de la Physalie est uniforme et n'est jamais divisée en lobes. Chez la *Rhizophysa*, le sac de gaz communique constamment avec le monde extérieur par le pore apical, ou le stigmate, et la régulation du gaz dans la cavité intérieure est ainsi assurée, tandis que chez la Physalie, le premier point d'invagination sera bientôt fermé et la régulation du gaz ne sera plus possible.

Par exemple, chez une Physalie juvénile dont la poche aérienne atteint à peine 2

mm. de long, le pore d'invagination est complètement fermé, et chez une autre dont la poche atteint plus de 30 mm., la dimension de la glande augmente en relation avec l'agrandissement de la cavité intérieure du sac de gaz, mais les cellules sécrétoires commencent à dégénérer, et la sécrétion de gaz devient douteuse (fig. 11 b). La fermeture de l'orifice d'invagination tout au début du développement et la dégénérescence de la glande gazeuse qui en résulte nous permettent de conclure que la Physalie, incapable de régler le gaz contenu dans sa poche aérienne, ne peut plonger à volonté.

Résumé

1) C'est à tort que l'on a cru jusqu'à présent que la Physalie de l'Océan Indo-Pacifique n'avait qu'un tentacule principal, et cela parce que l'on n'avait jamais observé la Physalie en parfait développement. Le spécimen dont le pneumatozoïde atteint 95 à 100 mm. de long, possède de longs et nombreux tentacules principaux, comme l'espèce vivant dans l'Océanatl Antique.

2) Au stade où elle n'a qu'un seul tentacule, les appendices de la Physalie Indo-Pacifique ont un développement et une disposition très réguliers, alors qu'on croyait jusqu'à présent le contraire.

3) En ce qui concerne principalement le groupe de cormidies ventrales qui se développent sur la face ventro-latérale de la poche aérienne, autour du tentacule principal, tous les appendices sont rangés en cinq séries bien régulières. Chez un spécimen jeune, toutes les séries se développent parallèlement en se dirigeant obliquement de la partie postéro-supérieure vers la partie antéro-inférieure. Ce n'est qu'après la formation d'un péduncule gélatineux à la base du tentacule principal, que les groupes cormidiaux des séries III et IV situées à l'arrière prennent une direction contraire à celle du début de leur développement.

4) Dans le groupe de cormidies basales situées en arrière de la poche aérienne, le développement de tous les appendices sauf les polypes est beaucoup plus lent que dans le groupe de cormidies ventrales avant, mais on trouve quand même des tentacules et des gonomérides ainsi que de nombreuses séries cormidiales du grand axe central. Dans ce cas, les séries antérieures se développent généralement mieux que les séries postérieures dont le développement à l'extrémité postérieure est plus retardé.

5) Le sac de gaz a un développement plutôt hâtif, et il forme une vessie natatoire en occupant de bonne heure toute la cavité intérieure de l'hydrocaule. Le pore d'invagination se ferme complètement par fusionnement des milieux environnants ; il ne se produit pas de stigmaté ; il n'y a plus de régulation du gaz à l'intérieur, et au stade de la Physalie adulte les cellules sécrétoires de gaz sont en dégénérescence.

Bibliographie

- BIGELOW H. B., 1911. The Siphonophore. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Vol. 38 no. 2.
- CHUN C., 1897. Zur Morphologie der Siphonophoren: 1) Der Bau der Pneumatophoren (S. 511); 2) Über die postembryonale Entwicklung von Physalia (S. 551). Zool. Anz., Bd. 10.
- , 1897. Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Erg. d. Plank.-Exp., Bd. 2.
- HAECKEL E., 1888. Siphonophores. Scien. Rept. of the Voy. of the H. M. S. Challenger, Zool. Vol. 28.
- HUXLEY T. H., 1859. The Oceanic Hydrozoa. Ray Society.
- KAWAMURA T., 1910. Rhizophysa and Physalia (Japanese). Dobutsugaku Zasshi. Vol. 22. p. 445.
- MOSER F., 1925. Die Siphonophoren der deutschen Südpolar-Expedition. xvii. (Zool. Bd. 9).
- SCHNEIDER K. C., 1897. Mitteilung über Siphonophoren III. Zool. Anz, Bd. 21, S. 51.
- STECHE O., 1910. Das Knospungsgesetz und der Bau der Anhangsgruppen von Physalia. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwig. Bd. 2, S. 357.
- VANHÖFFEN, E., 1906. Siphonophoren. Nordisches Plankton. Lief. 5, 11, S. 35.

Appendice : Le Parasite de la Physalie

Avec 3 Figures

Parmi les spécimens de *Physalia utricula* récemment examinés au Laboratoire Maritime de Séto, on trouve un grand nombre d'individus infectés par les Distomes larvaires. Ceux-ci ont chacun environ 1.5 mm. de long et sont d'une couleur brunâtre. On peut donc facilement remarquer les taches sombres qu'ils forment sur le fond bleu du tissu transparent de leur hôte animal. Sur certaines Physalies on observe parfois une seule tache, mais il arrive que de nombreux spécimens portent plus de cinq taches.

Les parasites se localisent le plus souvent au voisinage de la crête de la poche aérienne ; ils ne forment pas de kyste ni ne s'entourent d'aucune enveloppe protectrice. Par conséquent, on peut facilement en débarrasser

les tissus de leur victime, en séparant tout simplement deux feuilles de la poche aérienne par deux forceps. La figure 1 montre un des spécimens ainsi préparés, *a* vu de front et *b* latéralement. Surtout vue de front, la forme générale du parasite est ovoïde, la partie plus large étant en arrière. Elle est massive et non plate comme celle de certains Vers de ce genre. Le suçoir buccal d'environ 0.1 mm. de diamètre est situé presque à l'extrémité ;

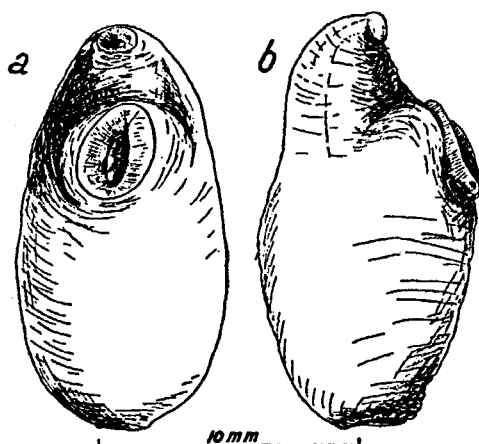


Fig. 1.

Le Parasite de la Physalie.

sa forme est ronde. Le suçoir ventral ou acetabulum de 0.2 à 0.25 mm. de diamètre est beaucoup plus grand que le suçoir buccal et se trouve à peu près au tiers de la partie antérieure du corps. Cette partie du corps saillit en éperon sur la face ventrale ; on en observe bien l'aspect en examinant l'animal latéralement. En coupe on remarque nettement la structure des lèvres surtout sur le bord antérieur du suçoir ventral, mais on ne voit encore aucun développement analogue à celui que l'on trouve à l'état

adulte chez l'*Orophocotyle* (cf. A. Looss 1902, fig. 1 sur p. 640).

Le système digestif commence immédiatement en arrière du suçoir buccal avec un pharynx bien différencié. Il est difficile de distinguer une partie prépharyngienne. Le canal alimentaire bifurque à sa sortie du pharynx et laisse un petit intervalle pour l'œsophage, auquel est annexé un sac à paroi épaisse (cæc. œs). De plus, plusieurs cæcums ou glandes intestinales (cæc. in) s'ouvrent également à cet endroit, comme on l'a constaté chez le *Tetrochetus raynerius* adulte (cf. A. Looss 1912, pl. 17, fig. 2). Chaque branche de l'intestin est dirigée presque horizontalement vers la droite ou vers la gauche, chacune comprend une portion antérieure courte et une portion postérieure plus longue. Dans les coupes horizontales parallèles à la surface, ces branches présentent ainsi la forme d'un H, en conformité avec la figure générale du système digestif des

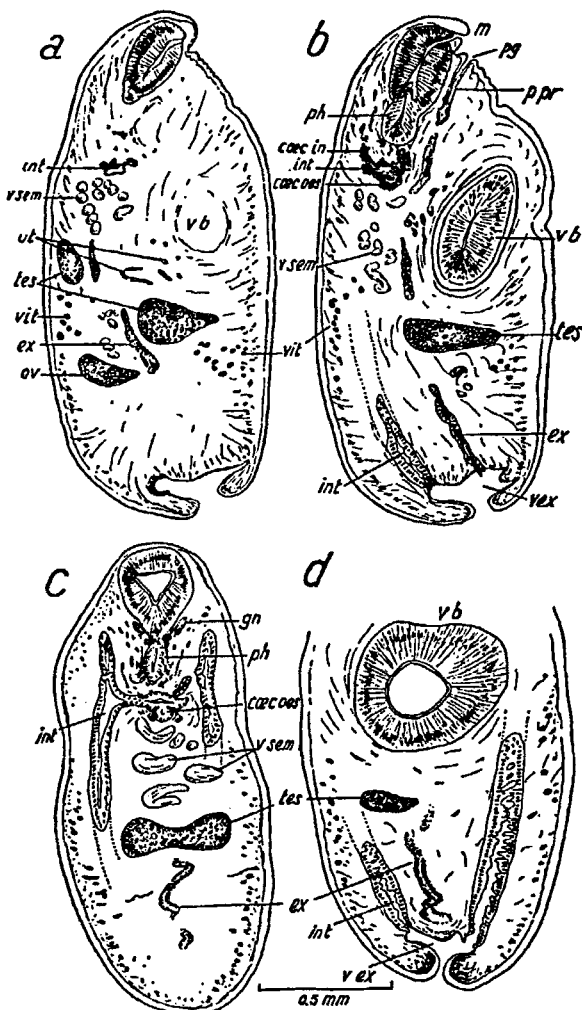


Fig. 2.

Structure interne du parasite en coupes longitudinales (a—b) et horizontales (c—d):—cæc. in, glandes intestinales; cæc. œs, glandes œsophagiennes; ex, canal excréteur; gn, ganglion nerveux; int, intestin; ov, ovaire; m, bouche; p. g, orifice génital; p.h, pharynx; p. pr, partie prostatique; tes, testicule; ut, utérus; v. b, ventouse ventrale; v. ex, vésicule excrétoire; vit, glandes vitellogènes; v. sem, vésicule séminale.

Accocœliidae (voir fig. 2 c). La portion médiane horizontale correspond au début de la division de l'intestin en deux branches. Elle provient de l'extrémité postérieure du pharynx et n'a encore qu'un étroit calibre, tandis que les deux portions latérales sont bien élargies. Cependant, la portion antérieure de la seconde branche de l'intestin n'est pas très longue, étant presque à la hauteur du pharynx, et se termine en cul-de-sac. Elle ne se divise pas davantage et ne produit aucun processus tel que ceux qu'on observe à l'état adult chez le *Rhynchopharynx* (cf. Th. Odhner 1928, fig. 1 sur p. 169). Quant à la portion postérieure, elle est très longue et s'étend à peu près sur les deux tiers de la partie postérieure du corps ; elle aboutit à une vésicule excrétrice comportant une ouverture distincte (voir fig. 2 b, d). La paroi extérieure de cette partie de l'intestin est lisse et ne présente aucune irrégularité ou modification particulière de structure, comme Odhner le constate chez le *Rhynchopharynx paradoxa* adulte (l. c., fig. 2 sur p. 170).

On remarque deux ébauches de testicules (*tes*) très distincts ; ils ont chacun plus de 0.2 mm. de diamètre et se trouvent en arrière du suçoir ventral. Ils ne sont pas situés au même niveau, mais obliquement l'un derrière l'autre (voir fig. 2 a). L'orifice génital (*pg*) s'ouvre au dehors dans une région un peu en arrière du suçoir buccal. La partie prostatique (*p pr*) est longue et cependant droite ; elle est suivie d'une vésicule séminale (*v sem*) qui est particulièrement longue et fait plusieurs tours.

On trouve la glande vitellogène primordiale (*vit*) symétriquement de chaque côté à la hauteur des deux tiers du corps. Entre les deux testicules mentionnés plus haut et en arrière, se trouve une ébauche d'ovaire (*ov*). Cet ovaire mesure environ 0.15 mm. de diamètre dans sa plus grande largeur. Les autres organes femelles ne sont pas encore bien développés.

La vésicule excrétrice (*v ex*) forme à l'extrémité postérieure du corps une grande cavité d'où monte une paire de tiges (*ex*) au niveau du milieu du suçoir ventral (voir fig. 2 b). Cette paire de tiges s'unit à la vésicule symétriquement par rapport aux deux extrémités postérieures de l'intestin. Aussi dans les coupes transversales de cette partie de l'animal voyons-nous un carré formé par quatre canaux où les éléments identiques sont aux extrémités de chaque diagonale. Etant donnée cette anatomie interne ainsi que d'autres caractéristiques envisagées plus loin, il est presque certain que le Distome larvaire de la Physalie n'est autre qu'une espèce d'Accocœliidae.

Quoique les descriptions, qu'ils en font soient souvent insuffisantes, les différents auteurs apportent un grand nombre d'observations relatives aux Distomes larvaires qui infectent les animaux pélagiens y compris

les Siphonophores. Par exemple, Philippi (1843) a décrit les Distomes de la *Physophora tetrastichia* et de l'*Apolemia uvaria* (*Distomum physophorae*) ainsi que celui de la *Verella spirans* (*Accocœlium velellae*). C. Vogt (1854) a trouvé le même cas d'infection distomique chez l'*Hippopodius luteus* (*Distomum hippopodii*). Th. Studer (1878) a rapporté le cas d'un Distome similaire, pas encore adulte de la *Rhizophysa conifera* (*Accocladocœlium rhizophysae*), mais cette espèce pourrait être considérée comme analogue à l'*Orophocotyle calyptrocotyle* (Monticelli 1893) de *Beroë ovata* et à l'*Orophocotyle pelagiae* (Kölliker 1849) de *Pelagia noctiluca*. En outre, F. Poche (1911) a observé chez le *Cucubalus kochii* un Distome larvaire, mais celui-ci semble identique à celui que Will (1844) a déjà mentionné en traitant des Siphonophores. De plus, R. Leuckart (1854) a découvert un Distome chez un Siphonophore dont il ne donne pas le nom. Cependant, il semble qu'il n'y ait, jusqu'à présent, aucun document sur le Distome de la Physalie, et c'est pourquoi nous avons essayé de combler cette lacune.

Au Japon tout au moins on trouve souvent des Distomes adultes de ce genre dans le canal intestinal de la *Mola mola*. Ce poisson a la curieuse habitude de nager à la surface de la mer ; on dit qu'il vit en se nourrissant de méduses. Si on tient pour vraie cette habitude alimentaire, le Distome larvaire qui infecte souvent la Physalie pourrait être cause de la présence du Distome adulte chez la *Mola mola* ; mais il n'est pas certain que ce poisson s'attaque à une créature aussi venimeuse que la Physalie.

Enfin, il faut ajouter que l'infection par le Distome a lieu à un des premiers stades du développement de la Physalie, car les plus petits spécimens de notre collection de Physalies de 5 mm. de long, ont déjà abrité un grand nombre de parasites dans leurs polypes en développement, ainsi que dans diverses parties de leur poche aérienne (voir fig. 3). Ces Distomes



Fig. 3.

Coupe d'une très jeune Physalie portant des larves de Distome.

larvaires sont toujours plus petits (0.6 mm.) que ceux trouvés chez les grands spécimens de la Physalie, par conséquent il est évident que le parasite grandit avec et en même temps que son hôte. Même chez ces toutes petites larves étudiées très jeunes, les extrémités postérieures de l'intestin bifurqué communiquent déjà avec la vésicule excrétrice. Pour cette raison de fait, nous ne pouvons accepter la thèse de Th. Odhner (1928 a, p. 2) qui soutient qu'au cours du stade larvaire la communication de l'intestin avec la vésicule excrétrice est coupée par un septum, qui ne sera perforé qu'à une période postérieure de développement.

En ce qui concerne la détermination spécifique, il nous est difficile, en raison de l'insuffisance de notre bibliographie, de dire si ce Distome constitue une nouvelle espèce ou s'il est identique à l'un de ceux que nous venons de rappeler. En outre, on connaît mal jusqu'à présent la dernière métamorphose de ce Distome une fois parvenu dans l'intestin du poisson. Etant donnée l'insuffisance de notre documentation, nous envoyons quelques spécimens de ce Distome larvaire à notre ami Monsieur R. Ph. Dollfus, du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et serions heureux qu'il pût en déterminer l'espèce. C'est en espérant son aimable collaboration que nous avons rédigé ce mémoire.

Bibliographie

- LOOSS, A., 1902. Zur Kenntnis der Trematodenfauna des Triester Hafens, 1. Über die Gattung *Orophocotyle* n. g. Col. f. Bakt. etc., Abt. 1, Orig., Bd. 31 S. 637.
- , 1912. Über den Bau einiger anscheinend seltner Trematoden-Arten. Zool. Jahrb., Suppl. Bd. 15 S. 323.
- MONTICELLI, F. S., 1893. Studii sui Trematodi endoparassiti. Zool. Jahrb., Suppl., Bd. 3 S. 1.
- ODHNER, P., 1928. Rhynchopharynx paradoxa n. g. n. sp., nebst Revision der Accocœliiden von Orthagoriscus mola. Zool. Anz., Bd. 77 S. 167.
- , 1928 a. Weitere Trematoden mit Anus. Ark. f. Zool. (Stockholm), Bd. 20 B. no. 2.

Explication de la Planche

Développement ultérieur de la Physalie Pacifique à partir de son stade de *Physalia utricula*.

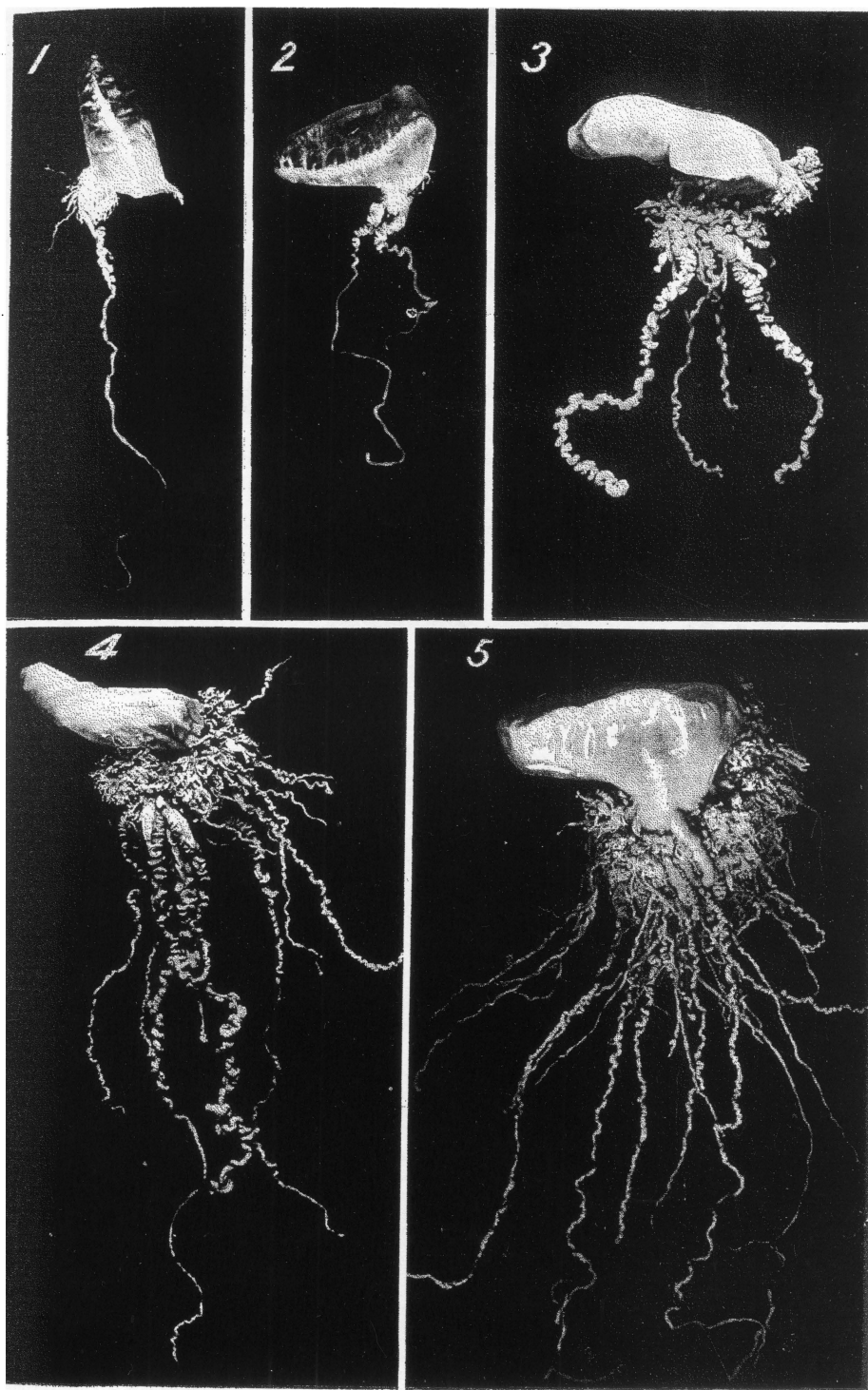
Fig. 1. Spécimen uni-tentaculaire de grandeur maximum.

Fig. 2. Spécimen bi-tentaculaire.

Fig. 3. Spécimen tetra-tentaculaire.

Fig. 4. Spécimen octa-tentaculaire.

Fig 5. Spécimen multi-tentaculaire ou à l'état de *Physalia physalis*.



Okada (1932)

Post-larval development of the Pacific *Physalia*

Par

Yô K. OKADA

With Plate 1 and 11 Figures

The various authors who have dealt with Siphonophora are still discussing the simple question which is as follows: is the Pacific *Physalia*, with one main tentacle, and the large Atlantic *Physalia*, with many and sizeable tentacles, the same species? Is not the former a younger stage of the Atlantic *Physalia*? If the problem still remains an issue regarding which agreement has not been reached, this does not appear due to lack of the necessary material, or insufficient knowledge of the anatomy of this animal, but that the embryonic changes and especially the postembryonic ones of such animals have not been sufficiently clarified. In the following pages, we offer, thanks to some personal observations made during our stay at the Seto Marine Laboratory (Annex Kyoto University), to contribute to the knowledge of this Siphonophora.

Larval stages

We assume that *Physalia*, like *Velella* or *Porpita*, very closely related species, lives its first stages of development at great depth in the sea; this planula stage is unfortunately unknown up to the present

Stage 1. This stage was described for the first time by Huxley (1859, Pl. X, fig. 1), and then named by Haeckel (1888) the "Cystonula" stage. The individual has already reached a length of at least 2mm. One notes three parts: the air pocket in the antero-upper region, the polyp in the postero-lower region and tentacle. The pneumatophore is an empty oval sac with a small orifice at its anterior end. According to Huxley, the endoderm (in actual fact the ectoderm and the endoderm i.e. the outside wall of the pocket) forms, by an inward invagination through this orifice, the pneumatic sac; so that the primitive cavity is compressed and reduced around this pneumatic sac which is developed in the invaginated part, that is the peripneumatic cavity. Haeckel said that it communicates directly with the interior of the polyp located below, but from our observations on the larva of the next stage, we believe that such direct communication is lacking from the first stages of development of *Physalia*: the peripneumatic cavity and the interior of the polyp develop independently from the very start. Even assuming, according to Haeckel, that the two cavities communicate directly with each other during early development that communication will be quickly destroyed by the appearance of a septum (see fig. 2). However, the inner cavity of the polyp communicates directly with the tentacle that is below it (see also fig. 2). From this point of view, the primary polyp is very different from the secondary polyps that will develop on the ventro-lateral side of the pneumatic sac: polyps other than the primary polyp produce no tentacle or appropriate appendage in their growth, in addition, the tentacle linked to the base of the primary polyp is different from those which appear only later, it is never accompanied by a ampulla or protective shell. It may that the primary polyp then itself serves as a replacement. The primary polyp does not grow much during the development of the animal especially in older specimens, it remains as a rudimentary organ at the posterior end of the pneumatophore. The tentacle disappears completely.

Stage II. The Cystonula at the second stage such that we have seen, appears much more advanced than the specimens of the preceding stage, the longitudinal axis running through pneumatophore and the primary polyp is 5 mm. long and one sees three polyps with different degrees of development and a tentacle on the ventro-lateral side of the pneumatophore (: pneumatozoïde). Its degree of development (represented in Fig. 6, 1) has almost the appearance of "the old larva" of Huxley (1.c. Pl X, fig. 2), the only difference being that the tentacle on ventro-lateral side is shorter than the primary polyp. However, there is a big difference between this larva and that described by Haeckel (1.c. Pl. XXVI, fig. 2), and considered to be almost at the same stage: in the case of Haeckel's larva, the three polyps of the ventro-lateral side each have a well developed tentacle, while, as we said above, the polyps on the ventrolateral surface of pneumatozoïde are not accompanied by tentacles. Moreover, the tentacle which develops independently, is provided at its base with an ampulla. Here are the two areas where the three secondary polyps differ from primary polyp. Among the secondary polyps the polyp in the middle, which is in contact with the central tentacle develops to a maximum and its inner cavity communicates with the outside world by a large mouth, while the one behind is less developed and finally it is the forward one that has the most delayed development, and the mouth has not yet formed. In Figure 1 (Fig. 6, 1) we can see that larva stage. (we will adopt here the annotations of Steche (1910; o indicates the polyp and ⊙ the tentacles including the ampulla. In the following diagrams ● represents sexual apparatuses or groups of gonodendra, and the size of each circle shows the order of development). The difference in the number of polyps between the larva of our figure 1 and the "older larva" of Huxley, reproduced by Steche (*l.c.* diag. 1, on p. 360) is perhaps because the ampulla that one finds at the base of the ventral tentacle was thought to be another polyp.

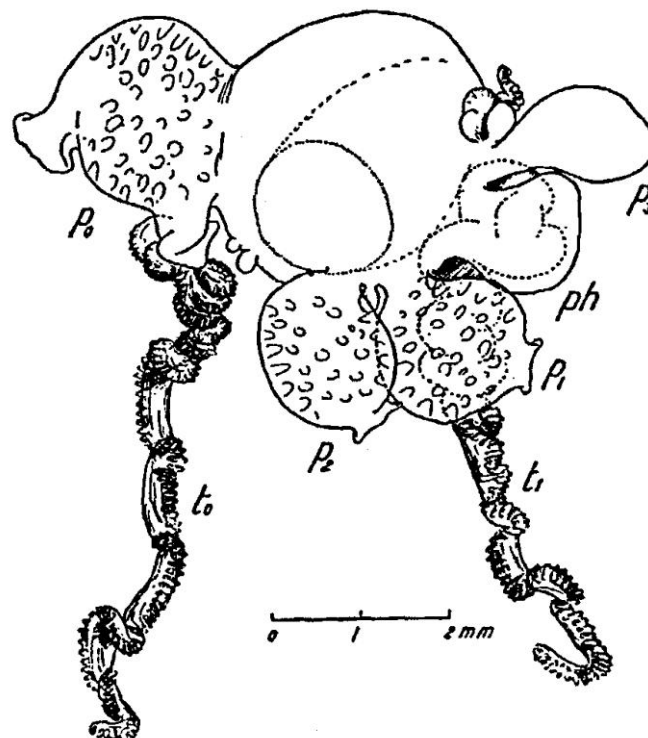


Fig. 1.
Specimen whose pneumatic sac is 2.4mm long (between stages II and III of metamorphosis).

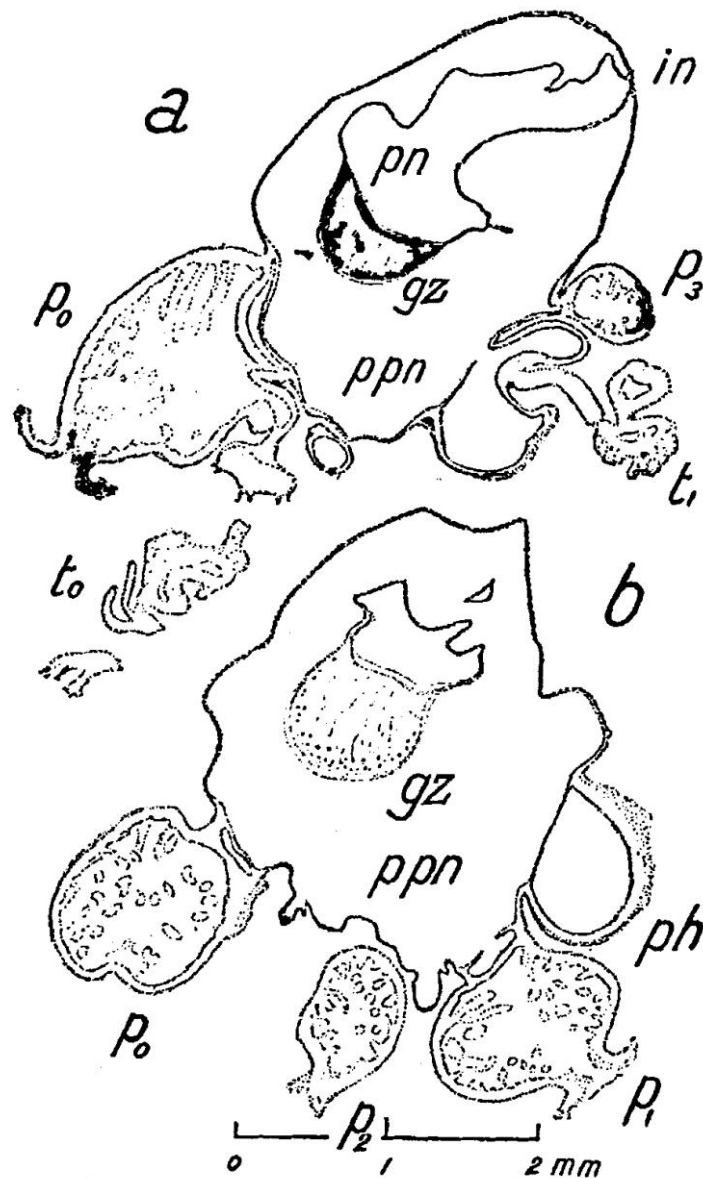


Fig. 2.

Internal structure of a very young *Physalia* whose pneumatic sac measured 2mm. in length :-gz, gas gland; in, point of invagination; Po, primary gastrozoid; P1-PO' secondary gastrozooids; ph, phyllomeride; pn, pneumatic cavity; ppn, peripneumatic cavity; t₀, primary tentacle; t₁, secondary tentacle.

As can be seen in Figure 2 (a & b), the interior of the pneumatic sac, i.e. the pneumatophore (pu) is well developed and occupies a large part of the internal cavity and, at its base, there is an almost disc shaped gas gland (gz), and whose transverse section has the appearance of a new moon. The pneumatophore, apart from the point of invagination (in) from which it is developed, is completely free and it is surrounded, as we noted above, by a peripneumatic sac (ppn). The internal cavity of each polyp is completely separated from the pneumatic sac by a double septum. However, with regard to the ampulla at the base of the tentacle, there is only a single septum between it and the pneumatic sac, interrupted in the middle of the remainder.

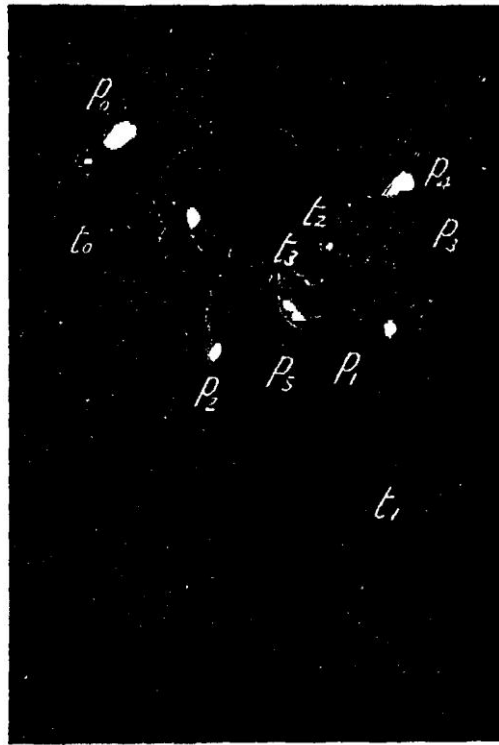


Fig. 3.

Photograph of a specimens at a slightly more advanced stage that shown in Figure 1 (the pneumatophore having reached 3mm in length) ventral view.

Stage III. In the specimen with a longitudinal axis attaining 6mm (Figs. 3 & 6, III), one sees appearing, around the central tentacle (t_1) situated in the middle of the ventro-lateral side of the pneumatophore; on the one hand, to the rear of this tentacle, a new polyp (p_5) between polyp 1 (p_1) and polyp 1 (p_2), at a location slightly to one side of the line between these polyps, and a tentacle (t_3) between tentacle 1 and polyp 1, on the side opposite to the new polyp (p_5), and on the other hand, in front of tentacle 1, another new polyp (p_4) and tentacle 2 in front of polyp 3 (p_3). The developmental stage of this polyp 4 and tentacle 2 as we have seen allows us to conclude that the juvenile *Physalia utriculus* of the Cherchea collection mentioned by Steche (*l.c.* p. 361) is at a stage slightly younger than this stage III.

Stage IV. When the longitudinal axis of the pneumatophore is 7 mm long (fig. 4 and fig. 6, iv), the polyps and tentacles on the ventro-lateral surface, as described for Stage II, are further developed. One sees appendages appearing that will form the first attempt toward the formation of the cormidia that will be supported by them. In addition, are developed some new polyps between the 2 polyps situated below all the other polyps on the ventro-lateral side and the primary polyp situated at the posterior end of the pneumatophore. The tentacle belonging to the primary polyp is quite large and does not yet have the symptoms of degeneration, but at the end of this stage, it has become much shorter than any of the tentacles 1, 2, & 3 which will later form in the region of the pneumatophore.

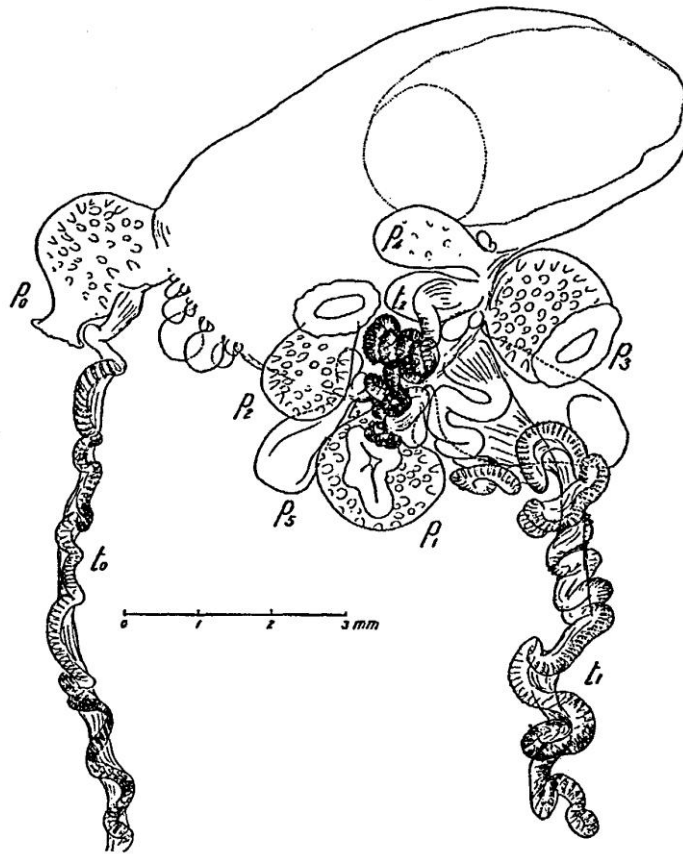


Fig. 4.
Juvenile *Physalia* at stage IV (pneumatic sac reaching 7 mm in length).

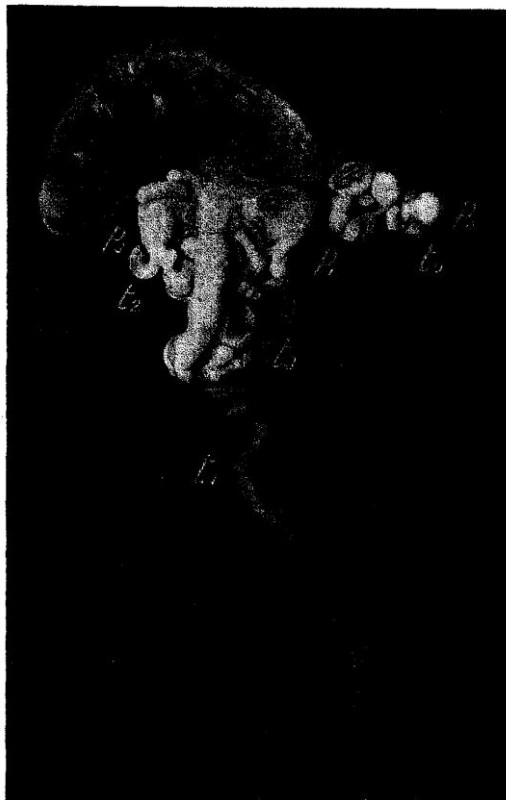


Fig. 5.
Photograph of a specimen whose pneumatophore has reached a length of 17mm (stage VI).

Stage V. When the pneumatophore reaches about 10mm in length (Fig. 6, v), the tentacle of the primary polyp has almost completely disappeared, leaving hardly a trace, while the tentacle 1 elongates much more than the others and thereby becomes the primary tentacle. In general the animal takes on the entire aspect of *Physalia utriculus* (Fig. 5). New appendages do not appear on the line connecting the five polyps and the primary tentacle (t1), but always appear to the right or left of that line, according to the specimen. Therefore, the five polyps that appeared first on the ventro-lateral pneumatophore differ greatly from those that appear later, from the point of view of size and position. Polyps of these different orders begin to form five sets of cormidia, each of which has a tentacle and a gonodendron. One can recognise their state of development, by making comparisons with the arrangements shown above for Stage V (see Fig. 6). Polyps of the group located to the rear of the pneumatophore are not accompanied by tentacles, and each of these ranks is almost on the same line that connects the front to the back. They generally develop in a way so as to be orientated from the front to the back, but sometimes appear in front of or between the polyps that already exist; their appearance is not as regular as that observed in the case of the cormidia on the ventro-lateral side of the pneumatophore.

Stage VI. The specimen Steche illustrates (l.c., fig. 5, p. 361) as a juvenile Indo-Pacific *Physalia* seems to be almost analogous with that outlined here as Stage VI (fig. 6, vi). At this stage the pneumatophore is 17mm in length. Around the main tentacle (t1) one finds in front two series of cormidia, and behind three other series that are much more developed than those of the previous stage and have many polyps, second order tentacles and gonodendra. In series 1, a new set of appendages is added toward the front of the pneumatophore, and bears on it tentacle 2 and polyp 4 and is directed obliquely downwards; the second cormidium has, in addition to polyps, a small tentacle (t7) and gonodendra. Series II includes the main tentacle, polyp 3 and a large gonodendron situated immediately below. The other cormidia grow by moving obliquely downwards, as for the previous series. Series IV and V develop less than the previous three, and particularly in Series V the formation of the cormidia is uneven right from the start. The group of polyps located toward the rear of the pneumatophore show nothing remarkable, except for the increasing number of polyps, and the growth of each polyp. Finally, at this stage, the crest begins to appear on the dorsal region of the pneumatophore.

The stage of *Physalia* when young

Stage VII. The primary polyp has no trace of a tentacle. We consider this period to represent the end of the larval stage and to be the early stage in the development of a young *Physalia*; according to our observations the pneumatophore attains a length of 25 to 30 mm. Scheme VII (Fig. 7) shows a specimen with a 27mm long pneumatophore; the cormidia of each series are more regularly arranged than for the previous larval stage of *Physalia*. At the anterior end of the four cormidia of series I to each of which correspond t2, t7, t12 and t15 and three cormidia of series II to which correspond t1, t4 and t9, one sees the continued formation of new cormidia. Series III includes four, corresponding with t3, t6, t11 and t14, and which are still developing in an oblique direction forward and downwards as for the previous series. Cormidia IV and V do not have as regular an arrangement as the previous ones, as we have already stated in the description of the previous stage. The number of cormidia situated toward the rear, or basal cormidia, increase more and more, but do not show any other appendages.

Rotation of cormidial groups

Stage VIII. As discussed above, the cormidia on the ventro-lateral side of the pneumatophore form five series. They develop almost parallel, the postero-superior part towards the antero-inferior part with many new appendages continually being added. But as a result of the excessive development of the base of the main tentacle, the pneumatophore extends laterally, and thus changes the direction and pattern of development of these cormidia; in particular, the arrangement of the cormidia of series III and IV are rotated by 180° , their development then will be from the bottom upwards, which is radically different from their original direction. We are made aware of this phenomenon by comparing the schemes VII (Fig. 7) and VIII in Fig. 8. As for the series of cormidia located in front of the main tentacle with this development so that from the postero-superior toward the antero-inferior part, their basal part will be reduced toward the interior, but there is no change in the direction of development; in contrast, those located behind the main tentacle change direction, and they developed upwards and outwards following the importance of their anterior end. In consequence, with respect to the arrangement of the cormidia, series I and II located in front of the main tentacle maintain the same direction as before, while series III and IV that are located behind proceed in the opposite direction; finally series V being removed from the main tentacle perhaps can be considered as indifferent to the lateral extension of the base of the main tentacle.

Nevertheless, the five series of cormidia on the ventro-lateral side are all parallel up until the pneumatophore reached about 30mm in length; from this moment the cormidia located in front of and behind the main tentacle take an opposite direction, but it can happen that with pneumatophores 50mm in length all the cormidia remain in parallel (see Fig. 9, x b).

Stage IX. For a pneumatophore that has reached 60mm or more in length, the basal cormidia situated toward the rear include not only a mass of polyps arranged in a line, but they also form tentacles and polyps of the second order to the right-hand side of those of the first order, which have developed along the long axis of the pneumatophore. As for the ventral cormidia, they begin to be ranged into a large number of parallel series and arranged in a variably way toward the front and to the rear (Fig. 10, XI, b). The primary polyp located at the posterior end of the pneumatophore cannot be distinguished from any of the basal cormidia neither by shape nor by its width, with the result that if we ignore the history of its development its development can be seen wrongly as the last polyp formed by these cormidia.

The five series of cormidia on the ventro-lateral side are arranged more regularly than previously (Fig. 10 XI, a). Series I and II bend obliquely from the postero-superior to the infra-anterior part, series III and IV, which are behind the main tentacle, bend obliquely from the infra-posterior to the anterior superior part, finally series V still retains its original developmental direction, but unlike the previous four series, its cormidial elements are very irregularly arranged. We must add here that the polyps, the tentacles and the gonodendra that constitute a cormidium, do not form a stable ensemble through all stages, at least in the region at the base of each series; it seems that new elements temporarily join and associated themselves with a cormidium, also, two secondary cormidia sometimes can arise from a division of the primary one. By comparing the specimens at these different stages (schemes VII to X) we note that the arrangement of the cormidia at the stage when the pneumatophore is 30mm in length, i.e. series I: p4-t2; series II: p3-t1-g1; series III: p1-t3-g2; series IV: p5-t15-g4 and series V: p2-t8, is not conserved in the later stages.

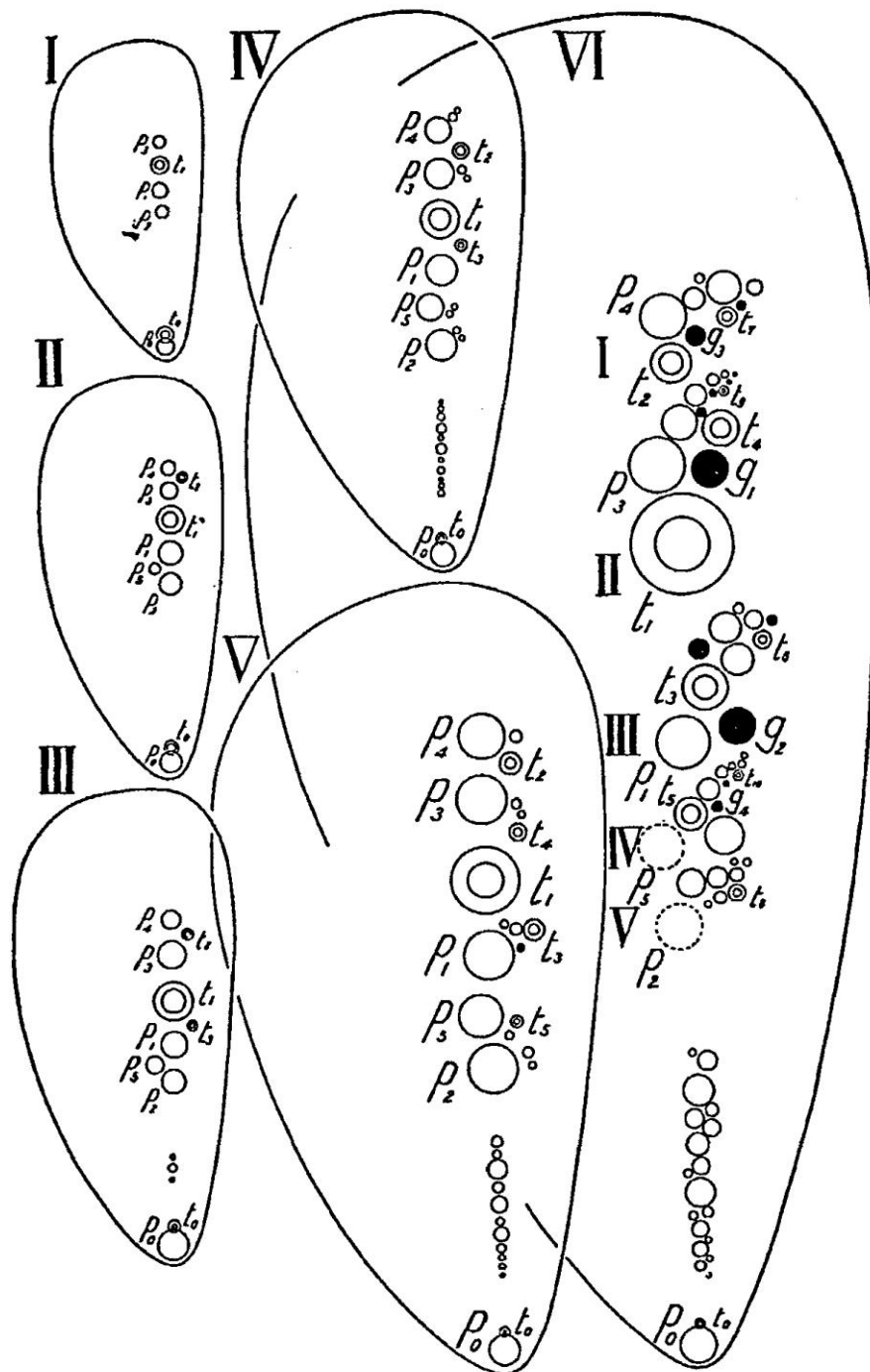


Fig.6

Schematic representation of the order of the various appendages for the various stages of development of the Pacific *Physalia*:

Scheme I represent the stage with a 2mm pneumatophore; Scheme II the 2.5mm stage;

Scheme III the 3mm stage; Scheme IV the 7mm stage; Scheme V the 10mm stage;

Scheme VI the 17mm stage.

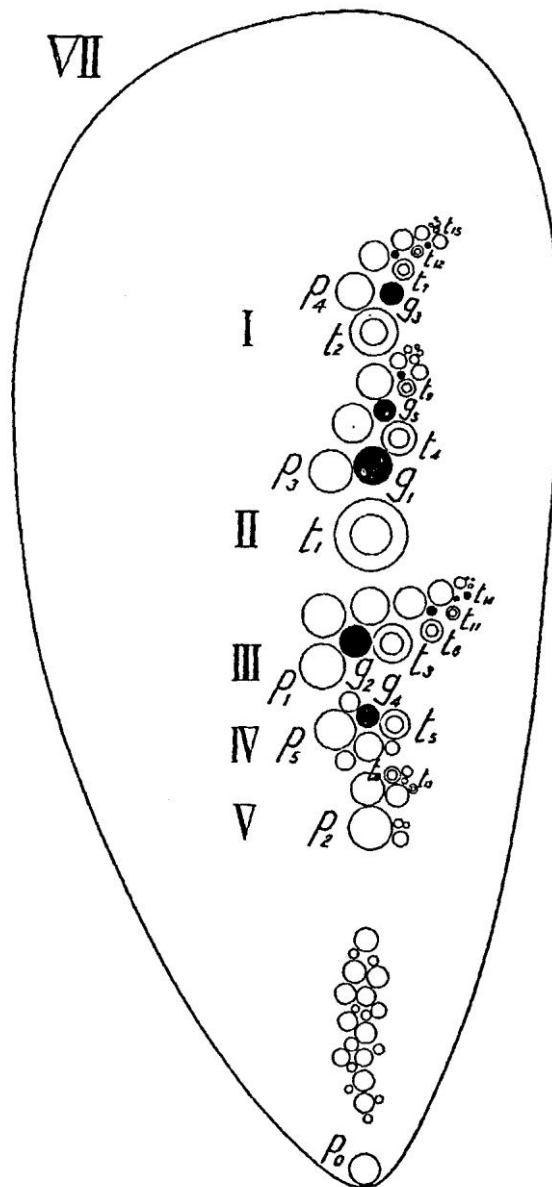
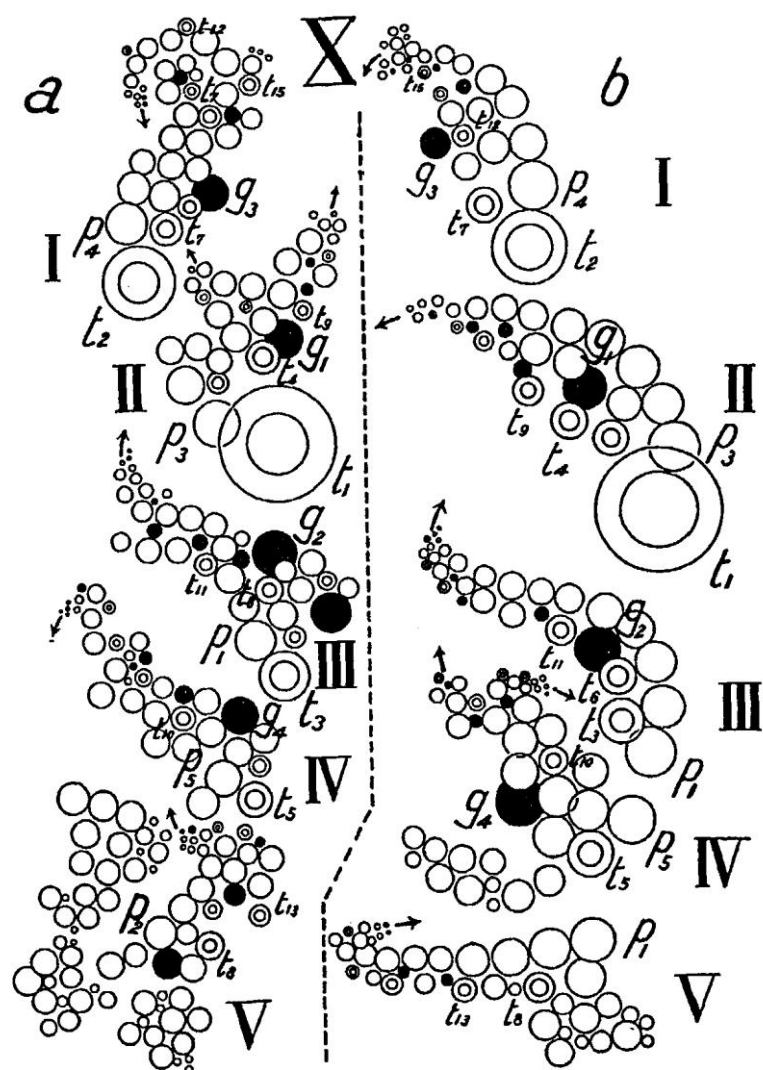
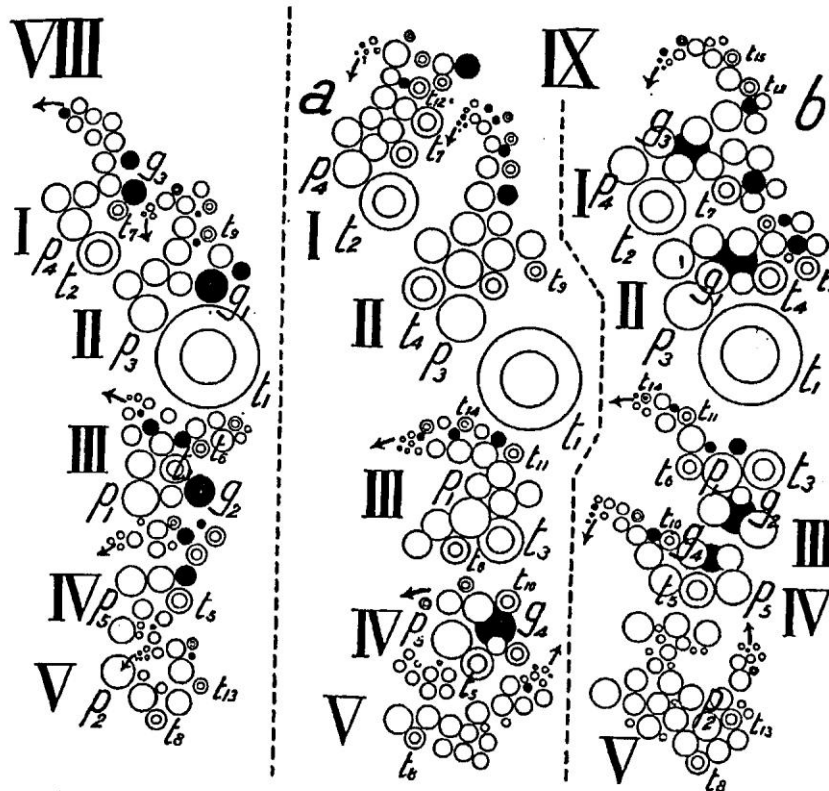


Fig. 7.

The same schematic representation of a specimen at the stage with a 27mm long pneumatophore.





Figs. 8-9

Scheme for the groups of cormidia on the ventro-lateral side at various stages of their development from the stage with a 30mm long pneumatophore (Scheme VIII); Scheme IX represents a stage at 35mm and Scheme X (Fig. 10) the stage at 50mm.

The five series of ventral cormidia are also regular in the "Physalie s nile" illustrated by Steche as fig. 6, p. 363 of his book, and in that which we indicate as Scheme XI, but their development is managed very differently in both cases: In Steche's case these series are elongated all parallel to the right of the primary cormidium, and except for the first series turning back toward the end. Furthermore, in Steche's Fig. 7 (l.c. p. 362) at least the first three cormidial groups bifurcate at a point situated to the rear of the centre and show elements belonging to the third order. We often found in Series I and II a bifurcation, but much less marked than observed by Steche. The constituents of the cormidial groups do not remain the same the course of development of each individual. According to Steche, on a very large specimen, the cormidial groups of the third order divide to form a fourth (Steche l.c., fig. 8, p. 363). In our case, we limited our study of the available cormidia to individuals with a pneumatophore up to 60mm in length, such as scheme XI, and we did not consider those at a more advanced stage in their development.

Adult Stage

Up to the present it has been considered that the Indo-Pacific *Physalia*, by having a primary tentacle with other appendages arranged around it, is differentiate from the Atlantic *Physalia* equipped with a large number of tentacles. In addition, almost all authors consider this morphological structure to represent the final stage of development (Pl. fig. 1). But, over 20 years ago T. Kawamura (1910, p. 450) had found, among the specimens obtained from the Sagami Sea near the island of Ohshima, two *Physalias*, one having two main tentacles and the other four. As that author pointed out, it seems that the

number of tentacles increases with the growth of the animal. Among the specimens we observed at Seto, those whose pneumatophore was 60mm long almost always bore more than two tentacles.

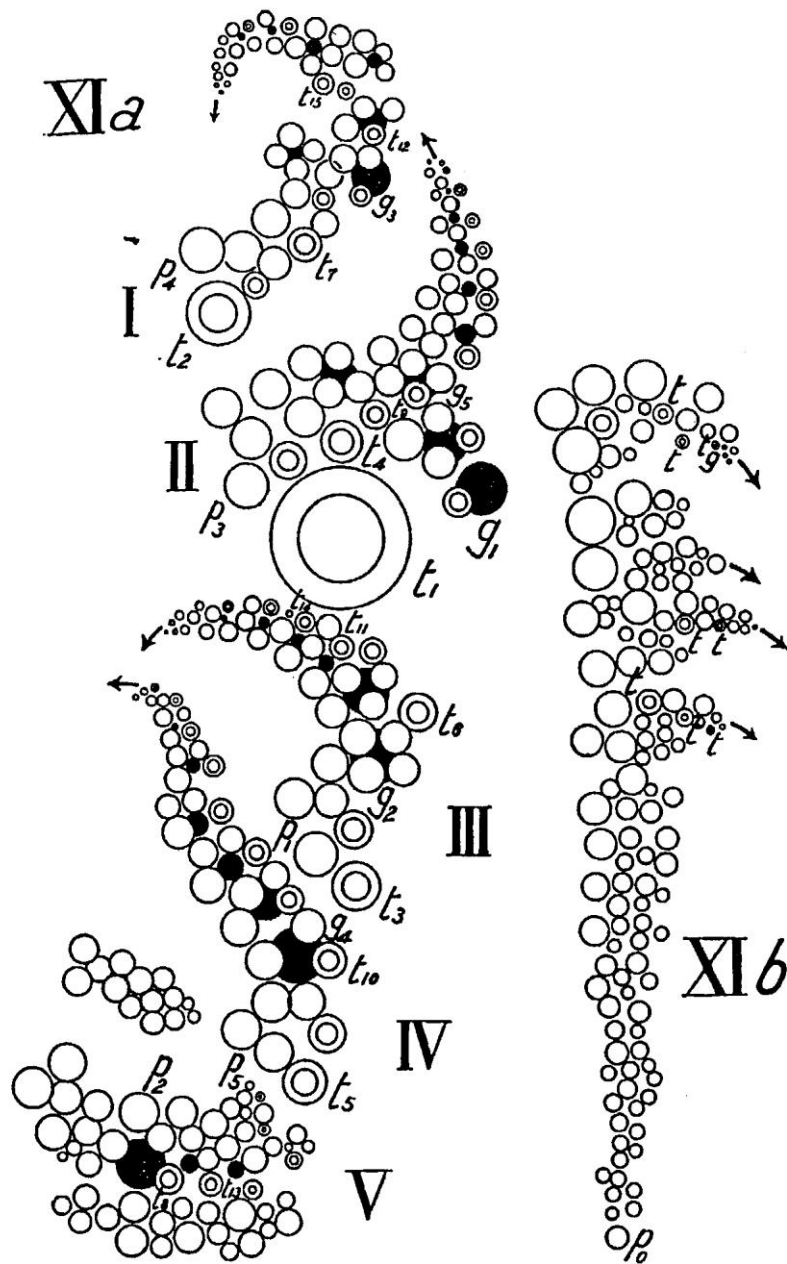


Fig. 10.

Ventral (XIa) and basal (XIb) groups of cormidia from the stage with a 60mm pneumatophore.

Figure 1 of Plate 1 shows a specimen whose pneumatophore has reached 56mm, and this is the last stage to have a single main tentacle (Stage X); figure 2 shows one with a 70mm pneumatophore whose second main tentacle is as long as the first, that is the stage with two main tentacles (Stage XI). For a specimen with a pneumatophore 80mm long (Pl. 1, fig. 4) there are eight primary tentacles, the first and second clearly being larger and more differentiated than the others (Stage XII). Finally for a specimens with a 95-100mm pneumatophore (Pl. 1, fig. 5) this difference no longer exist and the main

tentacles reach a number of about 20 (Stage XIV); a first glance shows no differences between the Indo-Pacific *Physalia* and the Atlantic one (*Physalia physalis*). On the other hand, the Indo-Pacific *Physalia* at a young stage has a distinctly blue colour, but the adult *Physalia* amongst our specimens has a lighter colour, like the reddish Atlantic *Physalia*. We must add that the rear cormidia formed at this stage by numerous series, like those found on the ventro-lateral side of the pneumatophore, and they also include, in addition to polyps and tentacle, gonodendra.

The gas sac

Our comments now will focus on the internal structure of *Physalia*. This is very different from the Physophorids in general, because of the highly developed pneumatophore within its hydrocaulis. It seems that when this hydrocaulis is inflated, for example when firstly the vertical pneumatophore becomes horizontal, the cormidia grow on the lower side or at least infra-laterally. As said above, the pneumatophore that cause this great transformation is formed by the invagination of two layers, one external and one internal, starting at the anterior end of the pneumatic zooid. The gas gland is formed at its furthest away extremity by a thickening of the ectoderm (see Fig. 2). The histological structure of the pneumatophore is no different from that of *Rhizophysa* which has been thoroughly described by Chun in 1897 (l.c. p. 79 & Pl. V), but its overall shape is very different. In *Physalia* the central region is thicker and shows plate that tapers slightly outward, its cross section has the shape of a new moon (Fig. 1a). Unlike in *Rhizophysa* the gas gland of *Physalia* is uniform and never divided into lobes. In *Rhizophysa* the pneumatophore is in constant communication with the outside, via the apical pore, or stigma, and regulation of the gas is endured, while in *Physalia* the first point of the invagination will soon be closed and the control of gas will no longer be possible. For example, in a juvenile *Physalia* whose pneumatophore is barely 2 mm long, the pore of the invagination is completely closed, and in another with a pneumatophore of 30 mm length, the size of the gland increases in proportion to the expansion of the pneumatophore cavity, but the secretory cells begin to degenerate and the secretion of gas becomes questionable (Fig. 11b). The closure of the hole of the invagination at the beginning of development and the degeneration of the gas gland which follows allows us to conclude that *Physalia*, unable to regulate the gas in its pneumatophore, can dive at will.

Résumé

1) It is a misconception believed up until now that the Indo-Pacific *Physalia* has only one main tentacle, and that is because we have never observed a fully developed *Physalia*. The specimen with a pneumatophore length reaching 95-100 mm, possesses long and numerous main tentacle, like the species that lives in the Atlantic.

2) At the stage where it has only one tentacle, the appendages of the Indo-Pacific *Physalia* have a very regular development and arrangement, although we previously thought otherwise.

3) With regard, principally, to the group of ventral cormidia that are developed on the ventro-lateral surface of the pneumatophore, around the principal tentacle, all the appendages are arranged in five, very regular, series. In a young specimen, all the series are developed in parallel by moving obliquely from the postero-superior part toward the antero-inferior part. It is only after the formation of the gelatinous peduncles at the base of the main tentacle that the cormidial groups III and IV situated to the rear take up a direction contrary to that of their early developmental stages.

4) In the group of basal cormidia situated to the rear of the pneumatophore, the development of all the appendages, except for the polyps, is much slower than in the ventral group of cormidia in front of them, but there are still tentacles and gonodendra as well as numerous cormidial series on the large central axis. In this case, the anterior series is usually better developed than the posterior one, with the development at the posterior extremity the most retarded.

5) The pneumatophore develops rather early on, and it forms a swim bladder, occupying all of the interior of the hydrocaulis. The pore of the invagination closes completely by the fusion of its surrounding tissue; it does not produce a stigma; and there is no further regulation of the gas inside, and at the stage of a fully a *Physalia* the gas secreting cells are degenerating.

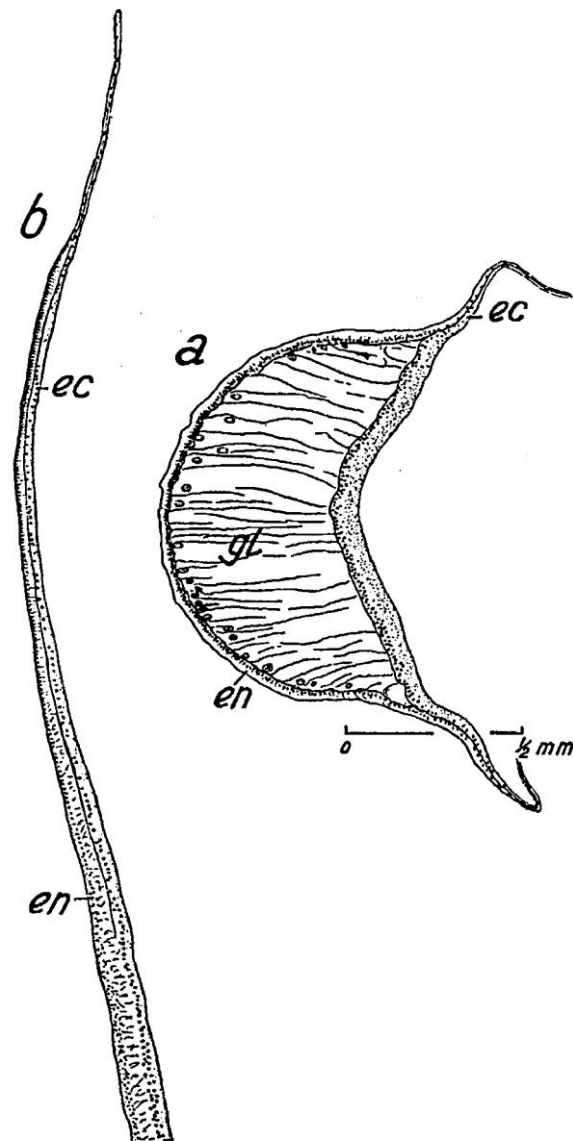


Fig. 11

(a) Gas gland of a young *Physalia* with a 2mm long pneumatophore, and (b) the same of a specimen of 30 mm where the secretory cells (gl) are atrophied: ec, ectodermal layer; en, endodermal layer.

Bibliography

- BIGELOW H. B., 1911. The Siphonophore. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Vol. 38 no. 7.
- CHUN C., 1897. Zur Morphologie der Siphonophoren: 1) Der Bau der Pneumatophoren (S. 511); 2) Über die postembryonale Entwicklung von Physalia (S. 551). Zool. Anz., Bd. 10.
- , 1897. Die Siphonophoren der Plankton Expedition. Erg. d. Plank.Exp., Bd. 2.
- HAECKEL E., 1888. Siphonophores;. Scien. Rept of the Voy. of the H. M. S. Challenger, Zool. Vol. 28.
- HUXLEY T. H., 1859. The Oceanic Hydrozoa. Ray Society.
- KAWAMURA T., 1910. Rhizophysa and Physalia (Japanese). Dobutsugaku Zasshi. Vol. 22. P 45,
- MOSER F., 1925. Die Siphonophoren der deutschen Südpolar-Expedition. XVII. (7.001. Bd. 9).
- SCHNEIDER K. C., 1897. Mitteilung über Siphonophoren 111. Zool. Anz, Bi!. 21, S. 51.
- STECHE O., 1910. Das Knospungsgesetz und der Bau der Anhangsgruppen von Physalia. Festsehr. z. 60. Geburtstage R. Hertwig. Bd. 2, S. 357.
- VANHÖFFEN, E., 1906. Siphonophoren. Nordisches Plankton. Lief; 5, 11, S. 35.