

RECUEIL ZOOLOGIQUE SUISSE

COMPRENANT

L'EMBRYOLOGIE, L'ANATOMIE ET L'HISTOLOGIE COMPARÉES,
LA PHYSIOLOGIE, L'ÉTHOLOGIE,
LA CLASSIFICATION DES ANIMAUX VIVANTS OU FOSSILES

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION DU

Dr HERMANN FOL

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. E.-G. BALBIANI, Jules BARROIS, Maurice BEDOT, E. BERANECK,
Henri BLANC, A. BROT, Ed. BUGNION, Victor FATIO,
Max FLESCHE, Auguste FOREL, P. GOURRET,
Conrad KELLER, J. KOLLMANN, A. Bolles LEE, P. de LORIOL,
P. de MEURON, L. ROULE
et Maurice SCHIFF.

PREMIÈRE SÉRIE

TOME CINQUIÈME ET DERNIER

Avec 25 planches.

GENÈVE-BALE

H. GEORG, LIBRAIRE-ÉDITEUR

Sm 1892

SUR

L'AGALMA CLAUSI N. SP.

PAR

MAURICE BEDOT
D^r ès sciences.

Pendant le mois de janvier 1887, j'ai eu l'occasion d'observer pour la première fois une espèce fort intéressante de Siphonophore. Malheureusement, je n'ai pu m'en procurer que trois exemplaires, pêchés dans la rade de Villefranche. Les différentes méthodes que j'ai employées pour conserver ce matériel en vue d'une étude histologique ne m'ont pas toutes donné de bons résultats. Mes recherches présentent donc de grandes lacunes, qui seront, j'espère, comblées plus tard.

CLAUS, dans son *Traité de zoologie*, attribue aux Agalmes les caractères suivants : « Vésicules natatoires sur deux rangs. Tige relativement rigide et peu susceptible de se raccourcir. Boucliers en forme de coin, épais, pressés les uns contre les autres. Boutons urticants pourvus d'un double filament terminal et d'un sac médian. » Le Siphonophore que j'ai trouvé présente tous ces caractères et offre en outre certaines particularités qui permettent de le considérer comme une espèce nouvelle.

Je crois ne pouvoir mieux faire que de donner à ce Siphonophore

nophore le nom d'*Agalma Clausi*, en témoignage d'admiration pour les remarquables travaux que M. le prof. CLAUS a publiés sur le sujet qui nous occupe.

L'*Agalma Clausi* que j'ai représentée de grandeur naturelle, sur la planche III, mesurait 24 centimètres de longueur totale, dont 8 centimètres pour la colonne des cloches natatoires. L'espace occupé par les boucliers avait, en largeur, un diamètre d'environ 4 cent. Elle se présente sous un aspect massif et, en l'observant pour la première fois, on est frappé de sa rigidité. C'est à peine si l'on peut remarquer une contraction, lorsqu'on l'excite : elle fuit sans même retirer ses fils pêcheurs. Ce caractère général, bien que très secondaire lorsqu'il s'agit de faire une détermination exacte, permet cependant de distinguer à première vue une *Agalma* d'une *Agalmopsis* ou d'une *Halistemma*.

La tige est rose. Le pneumatophore, qui se trouve à son extrémité, ne domine pas la colonne des cloches natatoires. Il se trouve au contraire recouvert par les jeunes cloches qui se forment au commencement de la tige, et comme enfoui au milieu d'elles. Après avoir servi de point d'attache aux cloches natatoires, la tige devient plus volumineuse. Elle se divise en segments ayant des longueurs à peu près égales, et dont les limites sont marquées par des étranglements circulaires. Sur chacun de ces segments se trouve un seul gastérozöïde, plusieurs tentacules et des grappes d'individus reproducteurs des deux sexes. Tous ces appendices sont placés sur la face ventrale de la tige et comme elle ne subit jamais de torsion, ils conservent toujours leur place primitive. Les boucliers, épais et nombreux, sont fixés sur la tige. Ils présentent, de même que les cloches natatoires, de magnifiques reflets d'un rouge métallique.

Le pneumatophore a une forme allongée et paraît divisé en deux parties bien distinctes. Son sommet est marqué d'une tache de pigment rouge foncé. Cette tache est souvent peu

apparente et, sur l'un des trois exemplaires d'*Agalma Clausi* que j'ai eus à ma disposition, on ne pouvait la voir que très difficilement. En observant des coupes longitudinales du pneumatophore, j'ai remarqué une disposition particulière des tissus, qui me paraît présenter un certain intérêt. Les deux feuillets de la lamelle de soutien (fig. 9 *l* et *l'*) qui enveloppent l'entoderme (*en*), se recourbent l'un vers l'autre, au sommet du pneumatophore, et se soudent. Le pigment qui est accumulé dans l'entoderme est souvent accolé à la lamelle de soutien et empêche d'en suivre les contours, mais on remédie facilement à cet inconvénient en comparant plusieurs coupes. Le feuillet supérieur de la lamelle de soutien (*l*) forme donc, en se recourbant, une petite excavation recouverte par l'ectoderme (*ec*). Les cellules qui remplissent cette excavation (*cp*), proviennent évidemment de l'ectoderme, mais leur aspect en est bien différent. Leur protoplasme est très clair et renferme quelques trainées de granulations excessivement fines. Il est du reste impossible de déterminer la nature de ces cellules en les observant uniquement sur des coupes et je n'ai pas pu, malheureusement, les étudier autrement. Je tiens cependant à faire remarquer la grande ressemblance qui existe entre ces cellules et celles que KOROTNEFF ¹ a découvertes dans la tige de plusieurs Siphonophores et qu'il considère comme représentant le système nerveux central. Un amas de cellules semblables, au sommet du pneumatophore, est digne d'intérêt et demande à être étudié plus à fond.

La tige, dans la région des cloches natatoires, a une forme cylindrique. Sa masse principale est formée, comme c'est toujours le cas, par des feuillets radiaires provenant de la lamelle de soutien, et formant des septa recouverts par les

¹ A. KOROTNEFF, Zur Histologie der Siphonophoren. Dans : Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, vol. V, 1884.

fibrilles musculaires longitudinales. Au-dessous de la lamelle de soutien se trouve l'entoderme qui forme le canal de la tige. Les cellules neuro-musculaires coniques, décrites par KOROTNEFF, envoient leurs prolongements entre les septa musculaires. Elles sont disposées à peu près comme celles de l'*Halistemma rubrum* et recouvertes par l'épithélium. Lorsqu'on examine une coupe transversale de la tige, on voit que la rangée de septa, qui rayonnent du centre vers la périphérie, est interrompue en un point pour livrer passage à un bourrelet de substance hyaline. C'est sur ce bourrelet que viennent s'attacher les cloches natatoires. Au point opposé de la coupe, on remarque un endroit où les septa se raccourcissent de manière à laisser un espace entre eux et l'épithélium (fig. 46). C'est là que se trouve le système nerveux central. Il se montre, en coupe transversale, sous la forme d'un petit amas de cellules (*sn*) dont le protoplasme est très clair et présente quelques traînées de fines granulations. Il est probable, bien que je n'aie pu m'en assurer, que le système nerveux s'étend tout le long de la face dorsale de la tige.

On voit donc qu'il y a une grande ressemblance entre ce système nerveux et celui de l'*Halistemma rubrum* tel que le représente KOROTNEFF (voir KOROTNEFF, loc. cit. Pl. XIV, fig. 2). C'est même cette ressemblance que j'ai prise comme point de départ de ma description, car, à vrai dire, je n'ai aucune preuve de la nature nerveuse de ces cellules. Il importe encore de comparer ce système nerveux, tel qu'il se présente sur la coupe représentée par la fig. 46, avec la formation dont il a été question plus haut et qui se rencontre au sommet du pneumatophore (fig. 9). Dans les deux cas, nous nous trouvons en présence d'un amas de cellules situées directement au-dessous de la couche externe, et d'aspect absolument semblable. Il est donc fort possible qu'il existe, au sommet du pneumatophore, un organe en rapport avec le système nerveux.

En sortant de la colonne des cloches natatoires, la tige perd sa forme cylindrique. Le diamètre dorso-ventral s'allonge. La face dorsale est large, tandis que les côtés de la tige, se rapprochant l'un de l'autre, viennent aboutir à une face ventrale très étroite. On a donc, sur une coupe transversale, une figure qui rappelle celle d'un triangle isocèle dont la hauteur serait plus du double de la longueur de la base (fig. 28).

Les portions de la tige que j'avais mises de côté, n'étaient malheureusement pas assez bien conservées pour permettre d'en faire une étude histologique complète. Cependant, la lamelle de soutien et les septa musculaires étant restés intacts, il est possible de reconnaître la forme générale de la tige. J'ai dit plus haut que les différents appendices de l'*Agalma Clausi* étaient toujours placés sur la face ventrale de la tige. Il serait plus exact de dire qu'ils ne se trouvent jamais sur la face dorsale, car on peut les rencontrer sur les côtés. On voit, sur la figure 28, des prolongements latéraux de la lamelle de soutien (*pl*), qui servent probablement de point d'attache aux boucliers. Les septa musculaires sont beaucoup plus grands sur la face dorsale que sur les autres faces. La forme générale de la tige, tout en présentant certaines particularités, ressemble donc à celle de l'*Agalmopsis Sarsii* et de la *Physophora*, telles qu'elles ont été décrites par CLAUS¹.

La partie antérieure de la tige porte une double rangée de cloches natatoires. Dans l'exemplaire d'*Agalma Clausi* que j'ai représenté sur la planche III, on peut compter, de chaque côté, treize cloches ayant atteint leur grandeur maximum. Elles sont précédées d'un certain nombre de cloches de grandeurs diverses, représentant tous les degrés

¹ CLAUS, C. Ueber *Halistemma tergestinum* n. sp. nebst Bemerkungen üb. d. feinem Bau d. Physophoriden, dans : Arbeiten a. d. Zoolog. Institute d. Univers. Wien, I, 1878.

de développement. Ces jeunes cloches prennent naissance par bourgeonnement sur la tige, au-dessous du pneumatophore, et y restent fixées au moyen d'un long pédoncule. L'espace qu'elles occupent étant assez restreint, elles sont serrées les unes contre les autres, et recouvrent entièrement le pneumatophore. Leur forme générale (fig. 6) est semblable à celle des cloches d'*Agalmopsis Sarsii*¹ et d'*Agalma (Cristallodes) rigidum*. Le bord antérieur, dépassant un peu l'ouverture de la cavité natatoire, est formé de deux parties qui s'avancent l'une devant l'autre et se croisent sur la ligne médiane de la cloche (*r*). On remarque également, entre les deux lobes latéraux qui entourent la tige, un petit prolongement médian (*pm*). Les canaux latéraux présentent la même disposition que chez les espèces ci-dessus mentionnées. Ils forment un double repli sur les côtés de la cavité de la cloche.

Les boucliers de l'*Agalma Clausi* présentent un grand intérêt et sont les parties les plus caractéristiques de ce Siphonophore. Leur nombre est très considérable et ils forment autour de l'Agalme une enveloppe assez résistante, que traversent de part en part les fils pêcheurs.

Les plus grands boucliers mesurent jusqu'à 4 centimètres de longueur (fig. 13). Ils sont ovales. L'extrémité libre se termine en pointe ; celle qui se trouve près de la tige est tronquée. Chacun des côtés est découpé de façon à présenter deux pointes taillées comme les dents d'une scie. Le canal entodermal (*ce*) est très étroit et s'élargit un peu à l'extrémité opposée à la tige. Le bouclier présente donc la forme d'une feuille. Il est un peu bombé. Épais au milieu, il va en

¹ KÖLLIKER (Schwimmpolypen von Messina) représente les cloches natatoires de l'*Agalmopsis Sarsii* avec des contours arrondis (Pl. III, fig. 8). Les nombreux exemplaires de ce Siphonophore que j'ai eus à ma disposition avaient tous des cloches natatoires semblables à celles de l'*Agalma Clausi* (fig. 6).

s'amincissant vers les bords. Sa surface ne présente souvent aucune arête saillante. Cependant, dans la majorité des cas, on en trouve une, placée entre les deux pointes les plus rapprochées de l'extrémité libre du bouclier, perpendiculairement à son grand axe. Malgré cela, la forme générale du bouclier de l'*Agalma Clausi* est bien différente de celle que l'on voit chez l'*Agalma (Crystallodes) rigidum* HAECKEL, et chez l'*Agalma breve* HUXL.

Ce qui donne un aspect particulier au bouclier, c'est la présence, à sa surface, d'un grand nombre de petites taches d'un rouge-carmin foncé (fig. 43 *gl*). Lorsqu'une de ces Agalmes est capturée, elle rejette une quantité très considérable de matière colorante d'un rouge jaune très intense. Pour l'observer facilement, on est obligé de changer plusieurs fois l'eau du bocal où elle se trouve. Au premier abord, j'ai cru que cette matière colorante provenait des tentacules comme on le voit souvent chez les *Forskalia*. Mais j'ai pu me convaincre plus tard que ce n'était pas le cas. Cette couleur est produite par les boucliers ; les taches rouges qui se trouvent à leur surface sont des espèces de petites glandes, qui éclatent et laissent échapper la matière colorante.

Lorsqu'on observe ces glandes au microscope, on voit (fig. 2 *gl*) qu'elles sont formées par une agglomération de cellules contenant un noyau et un protoplasme rempli de grosses granulations. Elles ont une forme sphérique ou allongée et sont implantées dans la substance gélatineuse, de telle sorte que la moitié de la glande, à peu près, dépasse la surface du bouclier. Elles sont recouvertes par l'épithélium. Lorsque le contenu de la glande s'est déversé au dehors, toute trace de cellule glandulaire a disparu et il ne reste plus, sur le bouclier, qu'une petite excavation entourée d'un léger nuage jaune.

On remarque encore une quantité de petits corps sphéri-

ques qui forment une bordure autour de la glande et s'étendent ensuite en traînée, jusqu'au bord du bouclier, parallèlement à son grand axe. Ces corps sphériques (fig. 14, 27 et fig. 2 *cb*) ne disparaissent pas après l'explosion de la glande (fig. 37). Ils sont formés d'une enveloppe creuse à paroi épaisse (fig. 14 *e*). A l'intérieur se trouve un corpuscule également sphérique (*s*) accolé à la paroi. Sa structure est difficile à observer ; néanmoins on peut distinguer à l'intérieur une figure qui rappelle le fil d'un nématocyste.

Ces corps se rencontrent sur les boucliers d'autres espèces de Siphonophores. Ils ont été déjà mentionnés comme étant des nématocystes, mais, je crois, sans qu'on en ait fourni la preuve, sans qu'on ait pu observer le fil déroulé. Il est très possible que cette opinion soit fondée, ou, tout au moins, que l'on ait affaire ici à une forme spéciale de cellule urticante. On les trouve souvent accumulés au bord du bouclier de l'*Agalma Clausi* ; parfois aussi, ils y forment seulement de petits amas placés de distance en distance.

LEUCKART ¹ a décrit des rangées de corps sphériques semblables sur les boucliers de l'*Agalma clavatum*, mais il ne mentionne pas de glandes colorées. Ce Siphonophore est du reste considéré avec raison, par plusieurs naturalistes, comme une jeune forme sexuée d'*Agalmopsis Sarsii*. Le même fait s'observe également sur les boucliers de cette dernière espèce. Les corps sphériques sont seulement plus petits et moins nombreux. FEWKES ² a même décrit chez l'*Agalmopsis Sarsii* une structure particulière des boucliers, qui ressemblerait beaucoup à celle que l'on voit chez l'*A. Clausi* et que je crois utile de rappeler ici : « There are very interesting highly refractile red spots of a problematical func-

¹ LEUCKART, R. Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. Berlin, 1854.

² FEWKES, J.-W. Contributions to a Knowledge of the Tubular Jelly-fishes, dans : Bull. Mus. compar. Zoolog. Cambridge, vol. 6, n° 7.

tion covering the bracts in *Agalma Sarsii* and *Agalma clavatum*... The spots on each side of a central line are arranged on every scale in irregular rows, extending longitudinally across the bract, each pigment spot being enclosed in a cell. These peculiar pigment spots of the covering scales, represented remotely also in some genera, as in *Apolemia*, by elevations composed of clusters of cells on the surface of the bract, are the most apparent structures in the transparent bract of *A. Sarsii*, since with that exception there is hardly any coloration in the covering scale. In *A. clavatum*, the sexually mature young of *A. Sarsii*, only four rows of these pigment spots occur, as LEUCKART has shown. When the bracts which bear these paralleled rows of spots are detached from the axis, their color changes to a yellow, and a fluid of the same color exudes into the surrounding water. I have not been able to find any mention of this rupture of the cell wall and discharge of a yellow fluid when the bract is detached, in the descriptions by other naturalists. I think these scale cells belong to the ectodermic layer. »

Il est important, je crois, d'établir une distinction bien tranchée entre les taches pigmentaires (que nous considérons comme des glandes), et les corpuscules sphériques (nématocystes ?). Comme on l'a vu plus haut, LEUCKART ne décrit pas de taches pigmentaires sur les boucliers de l'*A. clavatum*, mais seulement des corpuscules sphériques : « Auf der äussern Fläche unterscheidet man in der Regel fünf Reihen kleiner rundlicher Körperchen, wie sie auch bei *Ag. Sarsii* vorkommen... ' » J'ai observé, à cet effet, plusieurs exemplaires d'*Agalmopsis Sarsii*. Leurs boucliers ne présentaient pas de taches pigmentaires, mais seulement des traînées de corpuscules sphériques complètement incolores. La description donnée par FEWKES peut, en certains points, s'appliquer au

¹ LEUCKART, R. Loc. cit., p. 90.

bouclier de l'*A. Clausi*, mais en regardant la figure donnée par cet auteur (Pl. II, fig. 2), on voit que la forme du bouclier en est bien différente. De plus, les taches pigmentaires (glandes) de l'*A. Clausi* ne sont pas renfermées dans une cellule; elles en sont elles-mêmes une aggrégation (fig. 2 *gl*).

On observe dans les trainées de corps sphériques, une quantité de noyaux (fig. 2 *n*). Je n'ai pas pu voir dans quels rapports ils se trouvaient avec ces corps, mais je présume qu'ils proviennent des cellules qui leur ont donné naissance.

Je dois mentionner ici l'aspect particulier que prennent les jeunes boucliers. La figure 25 en représente un. La partie située du côté de la tige a la forme d'un petit bonnet (*b*) dont le fond est pointu et les bords recourbés en dessous. On remarque encore deux lobes latéraux, placés sur les bords de la partie la plus élargie du bouclier, et qui se terminent en pointe. Il est probable que ces deux pointes correspondent, chez l'adulte, à celles qui sont placées près de l'extrémité libre du bouclier, tandis que les deux autres seraient représentées par les bords recourbés du petit bonnet. Le canal entodermal (*ce*), comparativement plus large que celui qui se trouve dans les boucliers ayant atteint leur grandeur normale, forme un petit coude près du point d'attache. Les glandes colorées existent en assez grand nombre. Sur le bouclier que j'ai représenté (fig. 25) on n'en voit que les empreintes (*eg*) qui sont restées après que leur contenu s'est échappé. Les corps sphériques sont bien visibles et forment plusieurs rangées parallèles au canal entodermal.

L'*Agalma Clausi*, qui a été figurée sur la planche III, présente des glandes colorées seulement sur les boucliers de la partie antérieure de la colonie. Ce fait provient de ce qu'une partie des glandes ont évacué leur matière colorante au moment où l'Agalme a été capturée. J'ai tenu à représenter ce Siphonophore tel que je l'avais devant les yeux, mais à l'état normal les glandes paraissent être réparties également sur tous les boucliers.

Chacun des segments de la tige donne naissance, avant de se souder au suivant, à un gastérozoïde.

Les gastérozoïdes sont très gros et légèrement colorés en rose clair. Cette couleur n'est un peu accentuée qu'aux environs de la bouche et sur la partie basilaire, qui présente un épais relèvement de nématocystes. Les bourrelets longitudinaux sont très développés, surtout dans la région qui avoisine l'ouverture buccale. Le pédoncule est très court.

Le fil pêcheur, qui prend naissance à la base de chaque gastérozoïde, a un aspect bien différent de celui que l'on observe chez les autres Physophorides. Il est beaucoup plus rigide, moins contractile, et divisé en segments très courts. Lorsqu'on examine une coupe transversale du fil pêcheur (fig. 15) on voit que sa masse principale est formée par le tissu gélatineux, dans lequel se rendent quelques prolongements des cellules entodermes. Les contours de ce tissu sont festonnés et recouverts par les fibres musculaires longitudinales (*fm*), visibles seulement sous la forme de petits points. Sur le côté du fil que l'on peut désigner sous le nom de *face dorsale* se trouvent deux gouttières longitudinales, formées par des enfoncements du tissu gélatineux (*g*). Ce dernier remonte de nouveau entre les deux gouttières et forme une sorte de crête (*cr*) dont les contours sont très sinueux. Elle prend même quelquefois, sur la coupe, une forme arborescente. La couche des fibres musculaires est recouverte par l'ectoderme dont les cellules remplissent les deux gouttières longitudinales. Au milieu du tissu gélatineux se trouve le canal entodermal (fig. 3 et 15 *ce*).

Les fils secondaires, auxquels sont attachés les boutons urticants, prennent naissance sur la face ventrale du fil pêcheur, au point de réunion des segments qui est indiqué par un étranglement bien marqué (fig. 3). En général chaque étranglement correspond à un bouton urticant. Quelquefois, cependant, il en est dépourvu, mais ce fait me semble être

purement accidentel. Le fil secondaire présente une structure histologique à peu près semblable à celle du fil pêcheur. Il y a cependant quelques petites différences. Les cellules de l'ectoderme paraissent avoir très peu de connexion entre elles ; elles forment autour du fil secondaire un revêtement mamelonné. Le tissu gélatineux qui se trouve au-dessous de l'ectoderme a des contours moins festonnés que celui du fil pêcheur et ne forme pas de crête comme ce dernier. L'axe du fil secondaire est formé par l'entoderme. Il est en communication avec l'entoderme du fil pêcheur, mais ne forme pas de canal. C'est un simple cordon de cellules incluses dans la masse du tissu gélatineux.

A l'extrémité du fil secondaire se trouve le bouton urticant (fig. 3 et 8) qui est terminé par une vésicule (*vt*) et deux tentacules terminaux (*tr*). Il ressemble à ceux de l'*Agalmopsis Sarsii* et des autres espèces d'*Agalma*, mais son aspect général n'est cependant pas le même. L'enveloppe de substance transparente ou involucre qui recouvre le cordon du bouton urticant de l'*Agalmopsis Sarsii* est fermée de toute part. Le cordon urticant ne peut pas en sortir librement. Il est également impossible à la vésicule terminale et aux tentacules terminaux de se retirer au fond de l'involucre. HAECKEL ¹ ne donne pas de renseignements à ce sujet, dans sa description de l'*Agalma (Cristallodes) rigidum*. Par contre, HUXLEY ² dit que chez l'*Agalma breve* : « l'involucre est très grand et apparemment capable de contenir le sacculus tout entier. » C'est le cas qui se présente, en effet, chez l'*A. Clausi*. On observe souvent (fig. 3), alors même que l'*Agalma* est parfaitement tranquille, des rangées de boutons urticants dont la vésicule et les tentacules terminaux se sont retirés au fond de l'involucre. D'autres (fig. 8).

¹ HAECKEL, E. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht, 1869.

² HUXLEY, TH.-E. The Oceanic Hydrozoa. London, 1859, p. 76.

occupés à la pêche, laissent sortir leurs tentacules terminaux qui s'agitent dans tous les sens. Une partie du cordon urticant s'étend même quelquefois en dehors de l'involucre.

La spirale décrite par le cordon urticant a une longueur très variable. Elle ne fait souvent que $4 \frac{1}{2}$ tour, tandis que dans certains cas elle en forme 4 ou 5. Son extrémité revient en arrière et se fixe sur la vésicule terminale, près de la base des deux tentacules. Ces derniers sont relativement moins longs que ceux de l'*Agalmopsis Sarsii* et n'ont pas de renflements terminaux. La structure interne du bouton urticant ressemble du reste beaucoup à celle que l'on observe chez l'*Agalmopsis Sarsii*.

L'involucre (fig. 3 et 8 i) est formé de grosses cellules dont le contenu est homogène et transparent. Elles sont pourvues d'un noyau très petit qui se trouve toujours accolé à la paroi.

Le cordon urticant est coloré en carmin foncé. Il est pourvu, sur la moitié de son premier tour de spirale, d'une rangée de gros nématocystes (fig. 3 et 8 gn) placés parallèlement à l'axe qui traverse le bouton et son pédoncule. Leur nombre varie de 20 à 50. Ils sont serrés les uns contre les autres, et fixés sur le cordon par le pôle qui doit laisser sortir le fil. Cette disposition n'entrave nullement le jeu du nématocyste. Ce dernier (fig. 29 et 30) a une coque très résistante en forme de fève. L'extrémité où se trouve fixée la hampe, et que l'on peut appeler l'extrémité antérieure, est un peu rétrécie, tandis que la partie opposée est large et arrondie. Le fil urticant est enroulé sans ordre à l'intérieur de la coque. La hampe, sur laquelle on observe une légère striation transversale, occupe à peu près la moitié de la longueur du nématocyste et a la forme d'une amphore. A l'endroit où elle vient se fixer sur la coque, on voit un petit épaississement qui semble fermer le nématocyste (v). C'est le couvercle qui a été souvent décrit dans

les nématocystes des Siphonophores. Lorsque le fil est expulsé, la hampe repousse le couvercle qui reste toujours fixé au cordon urticant. Le nématocyste est donc forcé de s'incliner un peu pour livrer passage au fil qui sort obliquement. Ce dernier est obligé de traverser l'involucre pour pouvoir agir en dehors du bouton urticant. Le même fait se passe aussi chez l'*Agalmopsis Sarsii*.

On voit sur le fil dévaginé (fig. 30 *fu*) trois rangées parallèles de petites pointes qui diminuent de grandeur à mesure qu'elles approchent de l'extrémité libre. La hampe (*h*) est formée d'une paroi moins épaisse que celle de la coque du nématocyste. Elle porte plusieurs grands piquants dirigés dans tous les sens et beaucoup plus espacés que les petites pointes qui recouvrent le fil.

Le cordon urticant est formé par des nématocystes plus petits que ceux qui viennent d'être décrits. Leur forme générale est la même, mais chez eux c'est la partie postérieure qui est amincie, tandis que la partie antérieure, qui porte la hampe, est arrondie (fig. 31). Le fil urticant ne présente pas d'arrangement déterminé dans l'intérieur de la coque. Il est recouvert d'une rangée de petits points montant en spirale jusqu'à son extrémité (fig. 26). La hampe ne se distingue pas nettement du fil dont elle ne représente qu'une partie élargie. Les nématocystes sont disposés de telle sorte que leur partie antérieure est toujours tournée du côté extérieur du bouton urticant. Le cordon urticant est recouvert d'une mince couche cellulaire. Elle est traversée par les cnidocils (fig. 49) dont sont pourvus les cnidoblastes, et contient le pigment qui colore le cordon. Les noyaux des cnidoblastes se trouvent placés à la partie postérieure des nématocystes. Ils forment une rangée continue sur la face interne du cordon urticant. Le cnidocil (fig. 49 *cl*) est pourvu, à sa base, d'une partie renflée qui vient s'appliquer sur le côté du nématocyste. Il est implanté dans une sorte de petit cou-

sinet qui représente probablement le reste de la substance primitive du cnidoblaste.

Le mode d'attache du cordon urticant est semblable à celui que l'on observe chez l'*Agalmopsis Sarsii*. Le pédoncule du bouton urticant, après avoir formé l'involucre, donne naissance à deux cordons élastiques (fig. 5 *el*). Ils se dirigent d'abord, en décrivant quelques sinuosités, vers la vésicule terminale. Puis, lorsqu'ils sont arrivés à peu près au niveau de la base des tentacules terminaux, ils remontent jusqu'à leur point d'origine. Ils se soudent alors au cordon urticant, à l'endroit où commence la rangée des gros nématocystes. Ces cordons élastiques sont formés d'une substance absolument homogène. Leur surface est plissée (fig. 4 et 7) et garnie d'une rangée simple (fig. 4) ou double (fig. 7) de petits corps en forme de crochets (*t*), tels qu'on en rencontre chez beaucoup d'autres Siphonophores. La nature de ces corps est très problématique. LEUCKART les considérait comme étant simplement des figures produites par les contours d'un fil enroulé. CLAUS, et plus tard KOROTNEFF ont montré que c'étaient de véritables formations homogènes. D'après l'opinion de CLAUS¹ ces corps n'auraient pas de rapports avec les nématocystes. Ils ont généralement, chez l'*Agalma Clausi*, la forme d'un clou recourbé, présentant à une des extrémités une tête arrondie ou même aplatie (fig. 10, 12 et 20). L'extrémité opposée est pourvue quelquefois aussi d'un renflement (fig. 12). Ces petits corps se composent d'une paroi épaisse et homogène entourant une cavité qui s'élargit dans la partie formant la tête. On observe souvent une striation (fig. 20), qui donne à la coupe optique de la paroi interne de la cavité un aspect dentelé. L'axe de la cavité est quelquefois occupé par une sorte d'arête (fig. 12 et 20) qui prend

¹ CLAUS, C. Ueber *Physophora hydrostatica*. Dans : Zeitsch. f. wissens. Zoolog. Vol. X, 1860.

un peu l'aspect d'un fil urticant, mais dont je n'ai pu déterminer la nature. Il est possible que ce soit simplement un phénomène optique. On trouve enfin un certain nombre de ces petits corps (fig. 22) qui sont beaucoup plus minces et sur lesquels on ne distingue ni tête, ni cavité interne.

Les amas glandulaires observés par KOROTNEFF ¹ chez l'*Agalmopsis Sarsii* à l'endroit où le pédoncule donne naissance à l'involucre, font défaut chez l'*Agalma Clausi*.

La vésicule terminale (fig. 1, 3 et 8 *vt*) donne naissance, à sa base, aux deux tentacules terminaux (*tr*). On distingue sur leur surface, de même que chez l'*Agalmopsis Sarsii*, cinq ou six fibrilles qui partent de l'extrémité du cordon urticant et se dirigent, en décrivant une légère spirale, jusqu'au bout du tentacule (fig. 1 *ft*). Sur leur parcours se trouvent de distance en distance des nématocystes, fixés par leur extrémité antérieure et ne différant pas de ceux que l'on trouve dans le cordon urticant. Ils sont seulement un peu plus petits (fig. 11). A partir du milieu du tentacule terminal on voit des nématocystes d'une autre forme (fig. 1 *ns*) rangés en séries entre les fibrilles. Ils deviennent toujours plus nombreux et finissent par former un revêtement complet de l'extrémité du tentacule. Leur forme est sphérique. Ils renferment un fil relativement court, enroulé en spirale (fig. 21), et sont pourvus d'un énorme cnidocil. Lorsque le fil est expulsé, son extrémité s'enroule presque toujours comme le montre la figure 23. Il n'y a pas de hampe. On distingue facilement une rangée de petits points formant une spirale sur la paroi du fil. On voit également le noyau du cnidoblaste qui est accolé à la paroi du nématocyste (fig. 23 *n*)².

¹ KOROTNEFF, A. Loc cit., p. 260. Pl. XVII, fig. 74, *Drm*.

² Voici les mesures des différentes espèces de nématocystes que l'on rencontre dans le bouton urticant :

Gros nématocystes du cordon urticant.....	220 μ
Petits nématocystes du cordon urticant.....	60 μ
Nématocystes de forme allongée des tentacules terminaux.	20 μ
Nématocystes ronds des tentacules terminaux.....	12,5 μ

Sur le tentacule terminal se trouvent des cellules de forme particulière (fig. 32) qui sont disséminées à sa surface et ne paraissent exister qu'en nombre restreint. Elles présentent l'aspect d'un petit cylindre, faisant saillie sur le tentacule, et dont l'extrémité libre porte un bourrelet. Ces cellules sont munies de deux longs flagellum qui se distinguent aisément, par leurs dimensions, des cnidocils avoisinants.

Nous avons désigné jusqu'à présent, sous le nom de *tentacules terminaux* ces expansions latérales de la vésicule terminale, auxquels on donne souvent le nom de *filaments terminaux*. Il est parfaitement évident qu'ils jouent le rôle de tentacules, ce qui justifie le nom que nous avons employé.

Mais il nous reste à décrire maintenant les nombreux appendices de la tige auxquels on réserve généralement le nom de tentacules. Chez l'*Agalma Clausi* de même que chez quelques autres Siphonophores, ils semblent remplir plutôt le rôle d'*organes d'excrétion*. Nous continuerons cependant à les désigner ici sous le nom de tentacules, pour ne pas introduire de terme nouveau avant d'avoir obtenu des preuves plus certaines.

Ces tentacules qui ne présentent pas de coloration, ont la forme d'un sac allongé (fig. 48) dont l'extrémité libre se termine en pointe. Ils sont fixés à la tige au moyen d'un pédoncule très court. Ils sont généralement isolés, mais peuvent cependant être très rapprochés les uns des autres à leur point d'attache. Ce qui leur donne un aspect particulier, c'est la position qu'occupe le filament accessoire. Son point d'attache ne se trouve pas à la jonction du pédoncule et du tentacule, comme cela se voit généralement chez les Physophorides. Il prend naissance sur le tentacule même, à peu près à la moitié de sa longueur. Chez l'*Agalma breve* HUXL. le fil accessoire se trouve fixé sur la base du tentacule. L'extrémité libre de ce dernier est pourvue, dans l'espèce que nous décrivons, d'un petit mamelon dont la paroi est épaissie et

présente à l'intérieur un revêtement ciliaire très développé (fig. 24). Il est percé, à son extrémité, d'une ouverture (*ot*) qui met la cavité en communication avec l'extérieur. Une ouverture semblable a été décrite par METSCHNIKOFF ¹ à l'extrémité des tentacules de la *Stephanomia picta* (*Halistemma tergestinum*) où j'ai eu également l'occasion de la constater. Le fil accessoire du tentacule est divisé en segments, comme le fil pêcheur. Il est percé d'un canal dont les parois sont formées par les cellules de l'entoderme et qui communique avec la cavité du tentacule. Lorsqu'on examine une coupe transversale du fil accessoire (fig. 47), on voit que la lamelle de soutien (*l*) est pourvue d'un prolongement en forme d'arête (*al*) qui indique la position de la face dorsale du fil. La face externe de la lamelle de soutien est hérissée de petites aspérités. Dans l'ectoderme volumineux qui la recouvre, se trouvent quelques nématocystes (*nc*). Il est possible que les cnidoblastes qui les renferment soient en relation avec la lamelle de soutien, mais cependant je n'ai pas pu m'assurer de ce fait. On trouve encore, dans l'ectoderme, un certain nombre de cellules glandulaires. Elles affectent souvent une forme particulière et ressemblent à des clous de girofle plantés à la surface de l'ectoderme (*cg*). Leur partie renflée contient des amas de substance claire. Le noyau est allongé et occupe la portion de la cellule implantée dans l'ectoderme.

Les tentacules ont une longueur de 1 1/2 cent. et leur fil accessoire de 3 à 4 cent. On trouve souvent quelques nématocystes près de l'ouverture terminale, mais ils peuvent aussi manquer complètement. Il n'est pas rare de voir à l'intérieur du tentacule une grosse bulle de substance transparente qui vient se placer près de l'ouverture terminale. Les cils vibratils, qui sont très développés dans cette région, lui impriment souvent un mouvement de rotation assez accéléré.

¹ METSCHNIKOFF, Nachricht d. Gesellsch. Freunde d. Naturwiss. Moskau. T. VIII.

Comme on vient de le voir, les tentacules de l'*Agalma Clausi* ont un aspect caractéristique qu'ils doivent à la présence d'une ouverture terminale et à la place occupée par le point d'attache du fil accessoire.

Les individus reproducteurs (fig. 33 et 34) de l'*Agalma Clausi* diffèrent très peu de ceux de l'*Agalmopsis Sarsii*. Ils se présentent sous la forme de grappes attachées à la tige par de petits pédoncules. Les individus mâles (fig. 34) se distinguent par leur forme allongée et prennent, lors de la maturité de leurs éléments sexuels, une couleur blanchâtre.

L'étude que nous venons de faire de l'*Agalma Clausi*, nous a montré, chez ce Siphonophore, un certain nombre de particularités intéressantes. J'espère qu'elles seront jugées suffisantes pour justifier l'emploi que nous avons fait d'un nouveau nom spécifique.

Ces recherches ont été faites au Laboratoire zoologique de Villefranche-sur-Mer.

Ce travail était déjà imprimé lorsque a paru l'ouvrage de M. le prof. HAECKEL sur le système des Siphonophores. L'auteur de ce travail important ayant eu l'occasion d'étudier un grand nombre d'espèces nouvelles, et se basant sur ses recherches, a établi une nouvelle classification des Siphonophores. Si l'on veut adopter cette classification, il suffit de changer le nom d'*Agalma Clausi* contre celui de *Crystallodes Clausi*. Ce Siphonophore prendra place alors à côté de la *Crystallodes rigida* HKL, que nous avons souvent désignée, dans notre travail, sous le nom d'*Agalma rigidum*.

PLANCHE III

Agalma Clausi de grandeur naturelle.



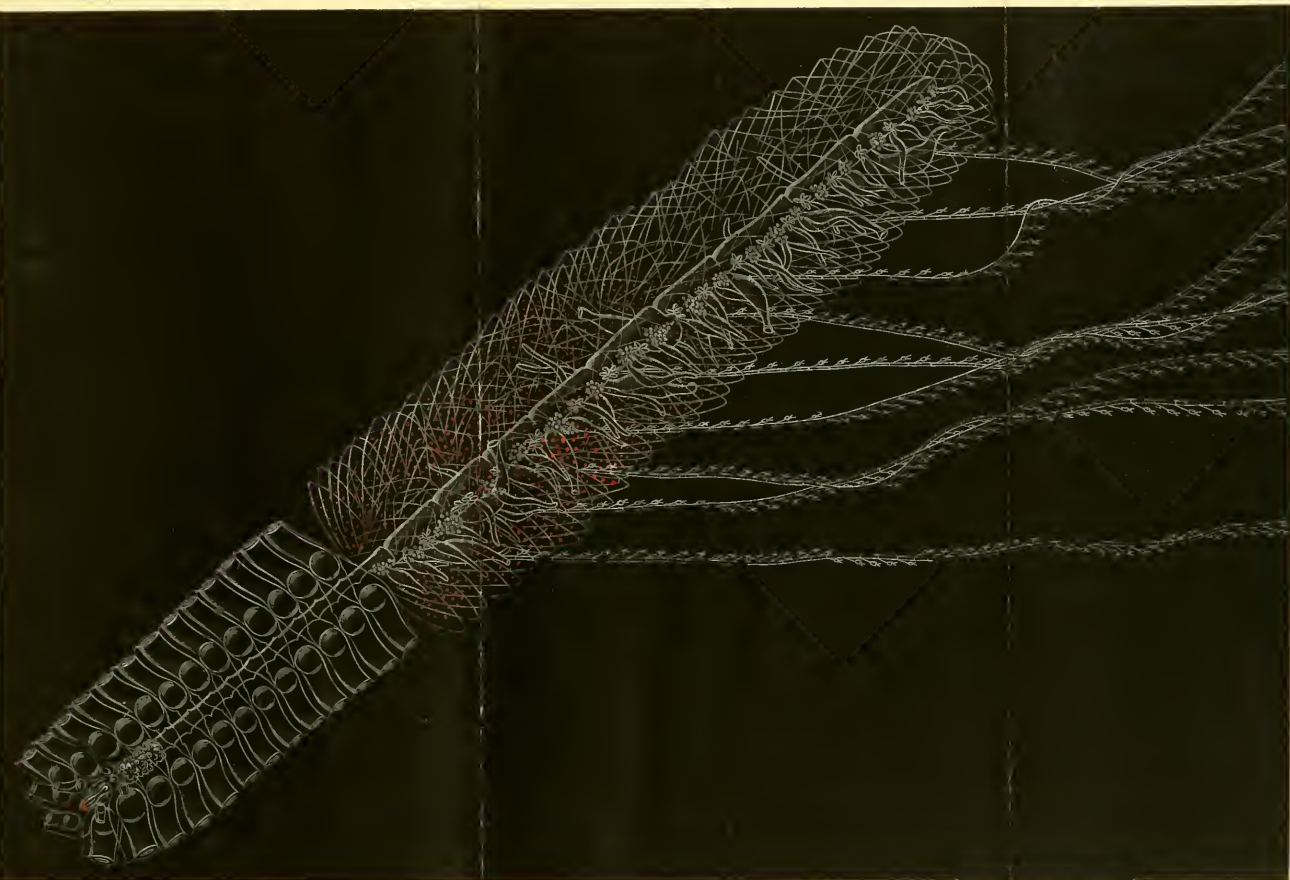


PLANCHE IV

Explication des figures.

- al* = arête de la lamelle de soutien.
- b* = partie supérieure en forme de bonnet, d'un jeune bouclier.
- cb* = corps sphériques du bouclier.
- ce* = canal entodermal.
- cg* = cellules glandulaires.
- cl* = cnidocil.
- cp* = amas de cellules d'origine ectodermale.
- cr* = crête longitudinale sur la face dorsale du fil pêcheur.
- e* = paroi épaisse des corps sphériques des boucliers.
- ec* = ectoderme.
- eg* = empreintes des glandes du bouclier.
- el* = cordons élastiques.
- en* = entoderme.
- ep* = épithélium.
- fa* = filament accessoire du tentacule.
- fm* = fibrilles musculaires.
- ft* = fibrilles longitudinales des tentacules terminaux.
- fu* = fil urticant.
- g* = gouttières adjacentes à la crête de la face dorsale du fil pêcheur.
- gl* = glandes rouges du bouclier.
- gn* = gros nématocystes.
- h* = hampe du nématocyste.
- i* = involucre.
- ll'* = lamelle de soutien.
- n* = noyau.
- nc* = nématocyste.
- ns* = nématocystes sphériques.
- ot* = ouverture terminale du tentacule.
- pl* = prolongements de la lamelle de soutien de la tige.
- pm* = prolongement médian du point d'attache des cloches.
- r* = croisement des deux lobes de la cloche.
- s* = corpuscule placé à l'intérieur des corps sphériques du bouclier.
- sm* = septa musculaires.
- sn* = système nerveux.
- t* = corps en forme de crochets.
- tr* = tentacules terminaux.
- v* = couvercle du nématocyste.
- vt* = vésicule terminale.

Fig. 1. Vésicule et tentacules terminaux du bouton urticant.

Fig. 2. Glande rouge du bouclier avec les corps sphériques qui l'entourent. Gross. $\times 300$.

Fig. 3. Bouton urticant dont la vésicule et les tentacules terminaux sont retirés au fond de l'involucre.

Fig. 4. Un morceau du cordon élastique du bouton urticant.

Fig. 5. Partie du bouton urticant montrant le mode d'attache des cordons élastiques.

Fig. 6. Cloche nataoire.

Fig. 7. Un morceau du cordon élastique du bouton urticant.

Fig. 8. Bouton urticant dont la vésicule et les tentacules terminaux sont sortis de l'involucre.

Fig. 9. Coupe longitudinale du sommet du pneumatophore. Gross. $\times 160$.

Fig. 10. Corps en forme de crochet du cordon élastique. Gross. $\times 1600$.

Fig. 11. Petit nématocyste du cordon urticant. Gross. $\times 400$.

Fig. 12. Corps en forme de crochet du cordon élastique. Gross. $\times 800$.

Fig. 13. Bouclier adulte.

Fig. 14. Corps sphérique du bouclier. Gross. $\times 1600$.

Fig. 15. Coupe transversale du fil pêcheur. Gross. $\times 10$.

Fig. 16. Portion de coupe transversale de la tige des cloches natatoires. Gross. $\times 160$.

Fig. 17. Coupe transversale du fil accessoire du tentacule. Gross. $\times 300$.

Fig. 18. Tentacule de grandeur naturelle.

Fig. 19. Partie antérieure d'un petit cnidoblaste du cordon urticant. Gross. $\times 800$.

Fig. 20. Corps en forme de crochet du cordon élastique. Gross. $\times 1500$.

Fig. 21. Cnidoblaste des tentacules terminaux avec nématocyste sphérique. Gross. $\times 800$.

Fig. 22. Corps en forme de crochet du cordon élastique. Gross. $\times 1500$.

Fig. 23. Cnidoblaste des tentacules terminaux avec son nématocyste sphérique dont le fil est dévaginé. Gross. $\times 800$.

Fig. 24. Extrémité d'un tentacule avec son ouverture terminale. Gross. $\times 20$.

Fig. 25. Jeune bouclier. Gross. $\times 7$.

Fig. 26. Extrémité d'un fil urticant. Gross. $\times 3000$.

Fig. 27. Empreinte laissée sur le bouclier par une glande rouge dont le contenu s'est échappé.

Fig. 28. Coupe transversale de la tige dans la région des boucliers.

Fig. 29. Gros nématocyste du cordon urticant. Gross. $\times 450$.

Fig. 30. Gros nématocyste du cordon urticant, avec son fil dévaginé. Gross. $\times 450$.

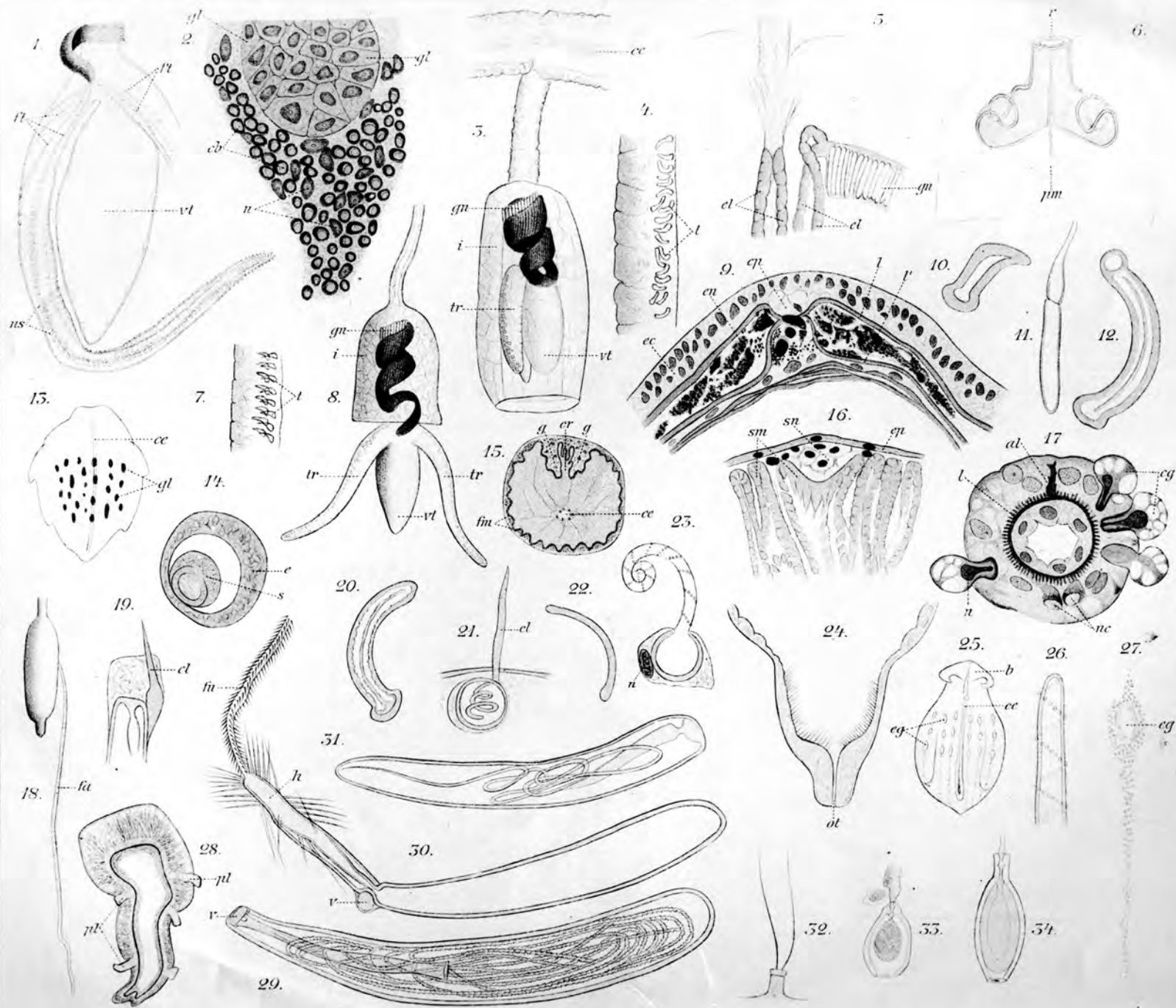
Fig. 31. Petit nématocyste du cordon urticant. Gross. $\times 1100$.

Fig. 32. Cellule avec flagellum, provenant de l'ectoderme des tentacules terminaux. Gross. $\times 500$.

Fig. 33. Individu reproducteur femelle.

Fig. 34. Individu reproducteur mâle.





Bedot, M. 1888

On *Agalma clausi* n. sp.

Revue Suisse de Zoologie, **5**, 73-91 (2 plates)

During the month of January 1887, I had the occasion to observe, for the first time, a most interesting species of siphonophore. Unfortunately I have been able to obtain only three specimens, collected in the Rade de Villefranche. The different methods that I have employed for the preservation of the material, in view of the histological studies, have not always given the best results. My studies show thus a large gap, which I hope to fill later.

Claus, in his *Traité de Zoologie*, attributed to *Agalma* the following characters: "Nectophores in two rows. Stem relatively rigid and less susceptible to contraction. Bracts wedge-shaped, thick, pressed one against the next. Cnidobands bearing two terminal filaments and a median sac." The siphonophore that I have found shows all these characters and also certain other features that allow one to consider it as a new species.

I believe I can do no more than give this siphonophore the name *Agalma clausi*, in testimony to my admiration of the remarkable works that Prof. Claus has published on the subject that concerns us.

Agalma clausi, which I have represented life size in Plate III, measure 24 cm in total length, with the nectosome measuring 8 cm. The space occupied by the bracts had, at most, a diameter of c. 4 cm. It presents a massive appearance and, observed for the first time, it has a rigid structure. It is scarcely able to contract, even if stimulated: it escapes without even contracting its tentacles. This general feature, although very secondary when it moves about, gives it a precise character, allowing one to distinguish it at a glance as an *Agalma* from an *Agalmopsis* or a *Halistemma*.

The stem is rosy coloured. The pneumatophore, which is found at its extremity, does not overtop the nectophores. In fact it is found to be covered by the young bells that are forming at the top of the stem, being sunk between them. Below the points of attachment of the nectophores the stem becomes more voluminous. It is divided into segments having more or less equal lengths, and the edges are marked by circular constrictions. On each of these segments is found a single gastrozoid, some tentacles and the gonodendra of both sexes. All these appendages are placed on the ventral surface of the stem and, as if never subjected to torsion, they always remain in their primary position. The bracts, thick and numerous, are fixed to the stem. They show, as with the nectophores, magnificent reflections of a metallic red colour.

The pneumatophore has an elongated shape and appears to be divided into two distinct parts. Its apex is marked by a red pigment spot. This spot is often difficult to see and, in one of the three examples of *Agalma clausi* that I had at my disposal, it can only be seen with great difficulty. Whilst looking at some longitudinal sections of the pneumatophore, I noted the particular disposition of the tissues which appeared to be of interest. The two layers of the support lamella (Fig. 9, l and l') which envelop the endoderm (en) bend toward each other at the summit of the pneumatophore, where they unite. The pigment, which is accumulated in the endoderm, is often joined to the support lamella, and prevents one following the contours, but one can easily remedy this inconvenience by comparing several sections. The superior layer of the support lamella (1) forms then, as it bends, a small cavity covered by the ectoderm

(ec). The cells which fill this cavity (cp) evidently arose from the ectoderm, but their appearance is quite different. Their protoplasm is very clear and contains some layers of excessively fine granules. It is, moreover, impossible to determine the nature of these cells from these sections and I have been unable, unfortunately, to study them differently. Meanwhile, I remark on the great similarity between these cells and those that Korotneff¹ discovered in the stem of several siphonophores and which he considered to represent the central nervous system. A mass of similar cells, at the summit of the pneumatophore, is worthy of interest and requires a further in depth study.

The stem, in the region of the nectophores, is cylindrical in shape. Its principal mass is made up, as is always the case, of radial layers arising from the support lamella, forming curved septa around the longitudinal muscle fibres. Beneath the support layer is the endoderm, which forms the canal of the stem. The conical neuromuscular cells, described by Korotneff, send their prolongations between the muscular septa. They are arranged almost as in *Halistemma rubrum*, and bend toward the epithelium. When one examines a transverse section of the stem, one sees that the arrangement of the septa, which radiate from the centre towards the periphery, are interrupted at a point to give passage to a swelling of hyaline substance. It is to this swelling that the nectophores are attached. On the opposite side of the stem, one sees a spot where the septa shorten so as to leave space between them and the epithelium (fig. 16). It is here that the central nervous system is found. It shows, in transverse section, the shape of a small mass of cells whose protoplasm is very clear and has several streaks of fine granulations. It is possible, although not proven, that the nervous system extends throughout the dorsal surface of the stem.

One sees that there is a great resemblance between this nervous system and that of *Halistemma rubrum* as represented by Korotneff (loc. cit. Pl. XIV, fig. 2). It is by this resemblance, although I have no proof, I judge the nervous nature of these cells. It is important then to compare this nervous system, as represented by the sections shown in fig. 16, with the formation that has been noted above to be found at the summit of the pneumatophore (fig. 9). In both cases, we find the presence of a mass of cells situated directly beneath the external layer, and having a very similar arrangement. It is, therefore, strongly possible that the organ at the summit of the pneumatophore may agree with the nervous system.

Below the nectosome the stem loses its cylindrical shape. The dorso-ventral diameter is increased. The dorsal surface is broad, while the sides of the stem approach one another and end on a very narrow ventral surface. One sees then, in transverse section, a shape that recalls an isosceles triangle, where the height is more than double the basal width (fig. 28).

The part of the stem that I had put to one side was, unfortunately, not sufficiently well preserved to allow a complete histological study to be made. However, the supporting lamella and the muscular septa have remained intact, and it is possible to reconstruct the general shape of the stem. I have said earlier that the different appendages of *Agalma clausi* always are situated on the ventral surface of the stem. It would be more exact to say that they are never found on the dorsal surface, as one finds them on the sides. One sees, in Fig. 28, some lateral extensions of the supporting lamella (pl), which probably serve as attachment points for the bracts. The muscular septa are much bigger on the dorsal surface than on the other

¹ A. Korotneff, Zür histologie der Siphonophoren, In: Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, Vol. 5, 1884.

faces. The general shape of the stem, while showing certain peculiarities, resembles that of *Agalmopsis Sarsii* and of *Physophora* as has been described by Claus².

The anterior part of the stem bears a double row of nectophores. In the specimen of *Agalma clausi* that I have figured in Pl. III, one can count, on each side, 13 bells that have attained their maximum size. They are preceded by a certain number of bells of various sizes, showing all stages of development. The young nectophores first appear as buds on the stem, below the pneumatophore, and remain fixed to it, in the middle, on long peduncles. The space that they occupy was sufficiently restricted so as to pack them one against another and to cover the pneumatophore. The general shape (fig. 6) is similar to the bells of *Agalmopsis Sarsii*³ and *Agalma (Crystallodes) rigidum*. The anterior side, extending a little way over the opening of the cavity, is made up of two parts which progress one in front of the other, and cross in the median line of the bell (r). One notes, likewise, between the two lateral lobes which surround the stem, a small median extension (pm). The lateral canals show the same arrangement as those in the species mentioned above. They form a double loop on the sides of the cavity of the bell.

The bracts of *Agalma clausi* are very interesting and are the most characteristic part of this siphonophore. Their number is very large and they form, around the agalmid, a fairly persistent envelope penetrated throughout by tentacles.

The largest bract measures about 4 cm in length (fig. 13). They are oval. The free end terminates in a point; the end close to the stem is truncated. Each of the sides is incised with two saw tooth-like points. The endodermal canal (ce) is very narrow and enlarges a little at the end opposite to the stem. The bract is thus leaf-shaped. It is slightly curved. Thickest in the middle, it thins towards the edges. Its surface sometimes shows no noticeable ridges. However, in the majority of cases, one finds a ridge situated between the two points nearest to the free end of the bract, running perpendicular to its greater axis. In spite of this the general shape of the bract of *Agalma clausi* is very different from that which one sees in *Agalma (Crystallodes) rigidum* Haeckel and in *Agalma breve* Huxley.

What gives the bracts their particular aspect is the presence, on its surface, of a great number of deep red-carmine spots (fig. 13, gl). When one of these agalmids is captured it releases a considerable quantity of coloured material of an intense reddish-yellow colour. To observe easily the animal, one is obliged to change the water in the enclosing vessel several times. At first sight, I thought that this coloured material was derived from the palpons, as seen in *Forskalia*. But I have been able to convince myself that this is not the case. The colour is produced by the bracts, the red spots on their surface are special small glands, which burst and set free the material.

When one looks at these glands under the microscope, one sees (fig. 2, gl) that they are formed by an agglomeration of cells containing a nucleus and protoplasm filled with large granules. They are spherical or elongate in shape and are implanted in the gelatinous substance, so that almost half of the gland extends over the surface of the bract. They are covered by epithelium. When the contents of the gland are discharged, all traces of the glandular cells disappear and all that remains on the bract is a small depression surrounded by a light yellow cloud.

² Claus, C. Ueber *Halistemma tergestinum* n. sp. nebst Bemerkungen ub. d. feinern Bau d. Physophoriden, in Arbeiten a. d. Zoolog. Institut d. Univers. Wein, 1, 1878.

³ Kölliker (Schwimmpolypen von Messina) figures the nectophores of that species with rounded contours (Pl. III, fig. 8). The numerous specimens of this siphonophore that I have had at my disposal resemble those of *Agalma clausi* (Fig. 6).

On notes finally a small quantity of spherical bodies which form a border around the gland and spread out in a trail as far as the edges of the bract, parallel to the greater axis. These spherical bodies (fig. 14, 27 and fig. 2, cb) do not disappear after the explosion of the gland (fig. 37). They are made up of a hollowed envelope with a thickened wall (fig. 14, e). Inside one finds an equally spherical corpuscle (s) joined to the wall. This structure is difficult to observe, but one can nevertheless distinguish inside it a structure that resembles the filament of a nematocyst.

These bodies are found on the bracts of other species of siphonophore. they have been already described as being nematocyst, but, I think, without any proof, without which one could observe the evaginated filaments. It is very possible that the supposition has some foundation, and that one is dealing with a special kind of stinging cell. One often finds then accumulated on the sides of the bract of *Agalma clausi*, and sometimes they form small masses placed here and there.

Leuckart⁴ has described some rows of similar spherical bodies on the bracts of *Agalma clavatum*, but he does not mention the coloured glands. This siphonophore moreover is considered by several naturalists to be a young sexual form of *Agalmopsis Sarsii*. The same is equally observed on the bracts of this latter species. The spherical bodies being only smaller and less numerous. Fewkes⁵ has even described for *Agalmopsis Sarsii* a peculiar structure on the bracts which clearly resembles those seen on those of *A. clausi*, and it is useful to recount here “There are very interesting highly refractile red spots of a problematic function covering the bracts in *Agalma Sarsii* and *Agalma clavatum*... The spots on each side of a central line are arranged on every scale in irregular rows, extending longitudinally across the bract, each pigment spot being enclosed in a cell. These peculiar pigment spots of the covering scales, represented remotely also in some genera, as in *Apolemia*, by elevations composed of clusters of cells on the surface of the bract, are the most apparent structures in the transparent bract of *A. Sarsii*, since with that exception there is hardly any coloration in the covering scale. In *A. clavatum*, the sexually mature young of *A. Sarsii*, only four rows of these pigment spots occur, as Leuckart has shown. When the bracts which bear these parallel rows of pigment spots are detached from the axis, their colour changes to yellow, and a fluid of the same colour exudes into the surrounding water. I have not been able to find any mention of this rupture of the cell wall and discharge of a yellow fluid when the bract is detached, in the descriptions by other naturalists. I think these scale cells belong to the ectodermic layer”.

It is important, I think, to establish a clear-cut distinction between the pigment spots (which are considered as glands) and the spherical corpuscles (nematocysts?). As one has seen above, Leuckart does not describe the pigment spots on the bracts of *A. clavatum*, but only the spherical corpuscles: “Auf der aussern Fläche unterscheidet man in der Regel fünf Reihen kleiner rundlicher Körperchen, wie sie auch bei *Ag. Sarsii* vorkommen...”⁶ I have observed to this effect several examples of *Agalmopsis Sarsii*. Their bracts do not have pigment spots, but only some lines of completely colourless, spherical corpuscles. The description given by Fewkes can, on certain points, be applied to the bracts of *A. clausi*, but as regards the figure given by that author (Pl. II, fig. 2) one sees that the structure of the bracts themselves is quite

⁴ Leuckart, R. Zur nahren Kenntnis der Siphonophoren von Nizza. Berlin, 1854.

⁵ Fewkes, J.-W. Contribution to a knowledge of the Tubular jellyfishes, in Bull. Mus. compar. Zool. Cambridge, Vol. 6, no. 7.

⁶ Leuckart, R. *loc. cit.*, p. 90

different. Moreover, the pigment spots (glands) of *A. clausi* are not confined to a cell, but form an aggregation (fig. 2, gl).

One observes in the lines of spherical bodies, a number of nuclei (fig. 2, n). I have not been able to see how they relate to these bodies, but I presume that they arise from the cells which gave birth to them.

I must mention here the particular shape which the young bracts take. Fig. 25 shows one. The part situated on the side of the stem forms a small cap (b) of which the base is rounded and the sides bent back underneath. On notes further, two lateral lobes, placed on the sides of the widest part of the bract, which terminate in a point. It is probable that these two points correspond, in the adult, to those that are placed close to the free edge of the bract, while the two others were represented by the recurved sides of the small cap. The endodermal canal (ce) is comparatively longer than that in the fully sized bracts, and has a slight bend close to the point of attachment. The coloured glands exist in fairly large numbers. On the bract that I have drawn (fig. 25) one sees only the imprints (eg) which remain after their contents have been released. The spherical bodies are easily visible and form several rows parallel to the endodermal canal.

Agalma clausi, which has been figured in Pl. III, shows the coloured granules only on the bracts of the anterior part of the colony. This fact derives from which glands discharged their coloured material at the moment of capture of the agalmid. I have represented this siphonophore just as I saw it; but in the normal state the glands appear to be equally distinguishable on all the bracts.

Each segment of the stem gives rise, before joining with the next, to a gastrozoid.

The gastrozooids are very large and light rose coloured. This colour is only slightly accentuated in the region of the mouth and in the basal part, which shows a thickened swelling of nematocysts. The longitudinal ridges are well developed, especially in the region which is adjacent to the buccal opening. The peduncle is very short.

The tentacle, which originates at the base of each gastrozoid, has a quite different shape from that which has been observed in other physophorids. It is much more rigid, more contractile and divided into very short segments. When one observes a transverse section of the tentacle (fig. 15) one sees that its principle mass is made up of gelatinous tissue, within which are carried some gelatinous extensions of the endodermal cells. The contours of this tissue are festooned and covered with longitudinal muscle fibres (fm), visible only in the form of small spots. On the other side of the tentacle, which one can designate as the dorsal surface, are found two longitudinal gutters, formed by the sinking in of the gelatinous material (g). The latter ascends between the two gutters and forms a sort of crest (cr) where the contours are very sinuous. Occasionally, in the sections, it has a branched shape. The layer of muscle fibres is covered by ectoderm, whose cells fill the two longitudinal gutters. In the middle of the gelatinous tissue is found the endodermal canal (fig. 3 and 15, ce).

The secondary filaments, to which are attached the cnidobands, arise on the ventral surface of the tentacle at the point where the segments unite, where there is a well-marked constriction (fig. 3). In general each constriction corresponds to a cnidoband. Sometimes, however, it is deprived of one, but this appears to be purely accidental. The tentillum shows a histological structure very similar to that of the tentacle. There are, however, some small differences. The ectodermal cells appear to be very short of connections between them; and form a pimpled covering around the

tentillum. The gelatinous tissue which is found under the ectoderm has less festooned contours than the tentacle, and does not form crests as in the latter. The axis of the tentillum is formed by endoderm. It is in communication with the endoderm of the tentacle, but does not form a canal. It is a simple band of cells included with the mass of gelatinous tissue.

At the extremity of the tentillum is found the cnidoband (fig. 3 and 8) which is terminated by a vesicle and two terminal filaments (tr). It resembles that of *Agalmopsis Sarsii* and other species of *Agalma*, but the general shape, however, is not the same. The envelope of transparent substance, or involucre, which covers the band of the cnidoband of *A. Sarsii* is closed on all sides. The cnidoband is not able to emerge freely. It is equally impossible for the terminal vesicle and filaments to retract into the involucre. Haeckel⁷ gives no information of this subject in his description of *Agalma (Cristallodes) rigidum*. In contrast, Huxley⁸ says that in *Agalma breve*: “the involucre is very large, and apparently capable of containing the whole sacculus”. This is the case, in effect, for *A. clausi*. Often one observes (fig. 3), even when the agalmid is perfectly still, some cnidobands whose vesicle and terminal filaments are contracted within the depths of the involucre. Some others (fig. 8), when actively fishing, extend their terminal filaments, which move in all directions. Part of the cnidoband can even extend outside the involucre.

The spiral described by the cnidoband has a very variable length. Often it only makes 1.5 turns, while in certain cases it makes 4 or 5. Its extremity turns backwards and affixes to the terminal vesicle, close to the base of the two filaments. These latter are relatively shorter than those of *Agalmopsis Sarsii* and do not have terminal swellings. The internal structure of the cnidoband appears to resemble that observed for *Agalmopsis Sarsii*.

The involucre (fig. 3 and 8, I) is made up of large cells, the contents of which are homogeneous and transparent. They contain a very small nucleus which is always found to be coupled to the wall.

The cnidoband has a strong carmine colour. It contained, on half of the first spiral, a row of large nematocyst (figs. 3 and 8, gn) placed parallel to the axis which traverses the cnidoband and its peduncle. Their number varies from 20 to 50. They are pressed closely together, and fixed to the cnidoband by the pole which must expel the filament. This disposition does not hinder at all the action of the nematocyst. The latter (fig. 29 and 30) has a very resistant casing in the shape of a bean. The end where the shaft is found to be affixed, and which one calls the anterior end, is slightly contracted, while the opposite end is broad and rounded. The stinging filament is wound up randomly within the capsule. The shaft, on which one observes a light transverse striation, occupies almost half the length of the nematocyst, and is amphora-shaped. Where it fixes to the capsule one sees a small thickening which appears to close the nematocyst (v). It is the lid that has often been described in the nectophores of siphonophores. When the filament is expelled, the shaft pushes back the lid, which always remains affixed to the cnidoband. The nematocyst thus is forced to bend a little to allow free passage of the filament, which exits obliquely. The latter is forced to traverse the involucre in order to act outside the cnidoband. This also happens in *Agalmopsis Sarsii*.

On sees on the evaginated filament (fig. 30, fu) three parallel rows of small spines which diminish proportionally in size toward the free end. The shaft is formed

⁷ Haeckel, E. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht, 1869.

⁸ Huxley, T.E. The Oceanic Hydrozoa. London, 1859, p. 76.

by a wall which is thinner than that of the capsule of the nematocyst. It bears several large spines pointing in all directions and more spaced out than the small spines that surround the filament.

The rest of the cnidoband is made up of nematocyst smaller than those described. Their general shape is the same but in each it is the posterior part that is constricted, while the anterior part, that bears the shaft, is rounded (fig. 31). The stinging filament does not show the same arrangement inside the capsule. It is covered with a line of small spines borne in a spiral as far as its extremity (fig. 26). The shaft is not clearly distinguished from the filament, appearing only as an enlarged part of it. The nematocysts are arranged in such a way that their anterior ends are always around the outer edge of the cnidoband. The cnidoband is covered in a thin cell layer. It is crossed by the cnidocils (fig. 19) which are provided with cnidoblasts, and contain the pigment that colours the cnidoband. The nuclei of the cnidocysts are found at the posterior end of the nematocysts. They form a continuous row on the internal face of the cnidoband. The cnidocil (fig. 19, cl) is provided, at its base, with a swollen part which is applied to the side of the nematocyst. It is implanted in a sort of cushion, which probably represents the remains of the primordial substance of the cnidoblast.

The mode of attachment of the cnidoband is similar to that observed in *Agalmopsis Sarsii*. The peduncle of the cnidoband, after forming the involucrum, gives rise to two elastic bands (fig. 5, el). These travel at first, with some bends, toward the terminal vesicle. Then, when they are nearly on a level with the base of the terminal filaments, they return to their point of origin. They then fuse with the cnidoband, at the point where the line of large nematocysts begins. These elastic bands are made up of an absolutely homogeneous material. Their surface is folded (figs. 4 and 7) and furnished with a row, single (fig. 4) or double (fig. 7) of small hook-shaped bodies (t), such as are found in many other siphonophores. Leuckart considers them simply to be shapes produced by the contours of the coiled filament. Claus, and later Korotneff showed that they were of truly homogeneous form. According to Claus⁹ these bodies bear no relationship to nematocysts. Generally in *Agalma clausi* they are in the shape of a bent nail, showing at one end a rounded or even flattened head (fig. 10, 12 and 20). The opposite end also is sometimes provided with a swelling (fig. 12). These small bodies are made up of a thick and homogeneous wall encircling a cavity which is enlarged in the part forming the head. One often observes a striation (fig. 20) which gives, in optical section, a toothed appearance to the internal wall of the cavity. The axis of the cavity is sometimes occupied by a sort of ridge (figs. 12 and 20) which slightly resembles a stinging filament, but of which I have not been able to determine the function. It is possible that they are simply an optical phenomenon. One finds, finally, a certain number of these small bodies (fig. 22), which are much thinner, and on which one can distinguish neither head nor internal cavity.

The glandular mass observed by Korotneff¹⁰ in *Agalmopsis Sarsii* at the point where the peduncle gives rise to the involucrum, is absent in *Agalma clausi*.

The terminal ampulla (figs. 1, 3 and 8, vt) gives rise, at its base, to two terminal filaments (tr). One sees on their surface, as in *Agalmopsis Sarsii*, 5 or 6 fibrils which leave the extremity of the cnidoband and are directed, whilst undergoing a slight spiralling, as far as the end of the filament (fig. 4, ft). Over their course are

⁹ Claus, C. Ueber *Physophora hydrostatica*, in : Zeitsch. f. wissen. Zoolog. Vol. X, 1860.

¹⁰ Korotneff, A. loc. cit. p. 260, Pl. XVII, fig. 74, *Drm.*

found, here and there, nematocyst attached by their anterior ends, which do not differ from those found in the cnidoband. They are only slightly smaller (fig. 11). Beginning in the middle of the terminal filaments one sees some nematocysts of a different kind (fig. 1, na) arranged in a series between the fibrils. They become more numerous (distally) and always end up covering completely the end of the filament. Their shape is spherical. They contain a relatively thin filament, coiled into a spiral (fig. 21) and are provided with an enormous cnidocil. When the filament is discharged it almost always is wound as is shown in Fig. 23. There is no stalk. One easily distinguishes a row of small spines forming a spiral on the wall of the filament. One sees equally the nucleus of the cnidoblast, which is joined to the wall of the nematocyst (fig. 23, n)¹¹.

On the terminal filament are found some cells of a special shape (fig. 32), which are distributed over its surface and only appear to exist in limited numbers. They look like small cylinders, projecting out from the filament, and which bear a swelling at their free end. These cells are provided with two long flagella which are easily distinguished, by their size, from the adjacent cnidocils.

We have already designated, under the term terminal filaments, these lateral extensions of the terminal vesicle. It is perfectly obvious that they play the role of tentacles, and so justify the name that has been given to them.

It remains for us to describe the numerous appendages of the stem to which one generally reserves the name tentacles [palpons]. In *Agalma clausi*, just as in several other siphonophores, they appear particularly to have the role of excretory organs. We continue, meanwhile, to designate them under the name 'tentacles' [palpons], so as not to introduce a new term without any conclusive proof.

These tentacles, which are colourless, are in the shape of an elongated sac (fig. 18), the free end of which terminates in a point. They are generally separated, but can have their points of attachment very close together. What gives them a particular shape is the position occupied by the accessory filament [palpacle]. Its point of attachment is not found at the junction of the peduncle and tentacle, as is generally seen in the physophorids. It arises on the 'tentacle' itself, close to its mid length. In *Agalma breve* Huxl. the accessory filament is found fixed to the base of the 'tentacle'. The free end of the latter is provided, in the species we describe, with a small nipple, of which the sides are thick and has, on its inside, a well-developed ciliary coating (fig. 24). It is pierced at its end by an opening (ot) which connects the cavity with the outside. A similar opening has been described by Metschnikoff¹² at the end of the tentacles of *Stephanomia picta* (*Halistemma tergestinum*), which also I have been able to verify. The accessory filament of the 'tentacles' is divided into segments, like the tentacle. It is pierced by a canal, whose walls are made up of endodermal cells, and which communicates with the cavity of the 'tentacle'. When one looks at a transverse section of the accessory filament (fig. 17) one sees that the supporting lamella (l) is provided with a prolongation in the shape of a crest (al), which indicates the position of the dorsal surface. The external face of the supporting lamella is bristled and slightly uneven. In the voluminous ectoderm that surrounds it are found some nematocyst (nc). It is possible that the cnidoblasts, which contain

¹¹ Herewith the measurements of the different types of nematocyst that have been found on the tentillum.

Large nematocyst of the cnidoband 220 μm

Small nematocyst of the cnidoband 60 μm

Elongated nematocyst in the terminal filament 20 μm

Rounded nematocyst in the terminal filament 12.5 μm .

¹² Metschnikoff, Nachricht d. Gesellsch. Freunde d. Naturwiss. Moskau, T. VIII.

them, are in contact with the supporting layer; but I have been unable to verify this. One finds also in the ectoderm, a certain number of glandular cells. They often take on a particular shape and resemble some cloves erected on the surface of the ectoderm (cg). Their swollen parts contain a mass of clear substance. The nucleus is elongate and occupies the part of the cell which is implanted in the ectoderm.

The 'tentacles' have a length of 1.5 cm, and their accessory filaments 3-4 cm. Often one finds some nematocyst close to the terminal opening, but also they can be completely lacking. It is not rare to see, inside the 'tentacles', a large bulla of transparent substance, which is placed close to the terminal opening. The flagella, which are very well developed in this region, often impart a rapid rotational movement to it.

As seen, the 'tentacles' of *Agalma clausi* have a characteristic shape as regards the presence of the terminal opening and the point of insertion of the accessory filament.

The reproductive individuals (figs. 33 and 34) of *Agalma clausi* differ very little from those of *Agalma Sarsii*. They are found in the form of clusters attached to the stem by small peduncles. The male individuals (fig. 34) are distinguished by their elongated shape and take on, at the time of sexual maturity, a whitish colour.

The study we have made of *Agalma clausi* has shown that in this siphonophore there are a number of interesting characters. I hope that they will be judged sufficient to justify the use we have made of a new specific name.

The research has been carried out at the Zoological Laboratory of Villefranche-sur-Mer.

The work was already been type set when the work of Prof. Haeckel appeared on the System der Siphonophoren. The author of this important work has had the occasion to study a great number of new species, and on the basis of his research, has established a new classification of the siphonophores. If one adopts this classification, then it is sufficient to change the name *Agalma clausi* to *Crystallodes clausi*. The siphonophore then takes its place next to *Crystallodes rigida* Hkl. which we have often designated in our work under the name *Agalma rigidum*.

Figure Legends

Plate III

Agalma clausi - Life size

Plate IV

- Fig. 1 Vesicle and terminal filament of tentillum.
- Fig. 2 Red gland of bract, with spherical bodies that surround it. x 300
- Fig. 3 Tentillum with the vesicle and terminal filaments retracted into the depths of the involucrum.
- Fig. 4 A piece of the elastic band of the cnidoband
- Fig. 5 Part of the cnidoband showing the mode of attachment of the elastic bands.
- Fig. 6 Swimming bell
- Fig. 7 A piece of the elastic band of the cnidoband.
- Fig. 8 Tentillum with vesicle and terminal filaments outside the involucrum.
- Fig. 9 Longitudinal section of the top of the pneumatophore. x 160
- Fig. 10 Nail-shaped bodies of the elastic band. x 1600
- Fig. 11 Small nematocyst of cnidoband. x 400
- Fig. 12 Nail-shaped body of the elastic band x 800.
- Fig. 13 Adult bract.
- Fig. 14 Spherical body on the bract. x 1600.
- Fig. 15 Transverse section of the tentacle. x 10.
- Fig. 16 Portion of a transverse section of the nectosome. x 160.
- Fig. 17 Transverse section of the accessory filament of the 'tentacule'. x 300
- Fig. 18 'Tentacule' - natural size.
- Fig. 19 Anterior part of a small cnidoblast of the tentillum. x 800.
- Fig. 20 Nail-shaped body of the elastic band. x 1500.
- Fig. 21 Cnidoblast of the terminal filament with spherical nematocysts. x 800.
- Fig. 22 Nail-shaped body of the elastic band. x 1500.
- Fig. 23 Cnidoblast of the terminal filament with spherical nematocyst with evaginated filament. x 800.
- Fig. 24 Extremity of a 'tentacule' with its terminal opening. x 20.
- Fig. 25 Young bracts. x 7
- Fig. 26. Extremity of a stinging filament. x 3000
- Fig. 27 Impression left on a bract of a red gland that has discharged its contents.
- Fig. 28 Transverse section of the stem in the region of the bracts.
- Fig. 29 Large nematocyst of the cnidoband. x 450.
- Fig. 30 Large nematocyst of the cnidoband, with its filament discharged. x 450.
- Fig. 31. Small nematocyst of the cnidoband. x 1100
- Fig. 32 Cell with flagellum from the ectoderm of the terminal filaments. x 500.
- Fig. 33 Female reproductive individual.
- Fig. 34 Male reproductive individual.

Legend

al = crest of the supporting lamella
 b = upper part, in the form of a bonnet, of a young bract
 cb = spherical bodies on bract.
 ce = endodermal canal.
 cg = glandular cells.
 cl = cnidocil.
 cp = mass of cells of endodermal origin.
 cr = longitudinal ridge on the dorsal face of the tentacle.
 e = thick wall of the spherical bodies of the bract.
 ec = ectoderm.
 eg = imprints of glands on bract.
 el = elastic bands.
 en = endoderm.
 ep = epithelium.
 fa = accessory filament of 'tentacule'.
 fm = muscular fibrils.
 ft = longitudinal fibrils of terminal filament.
 fu = stinging filament.
 g = gutters adjacent to crest on dorsal face of tentacle.
 gl = red glands of bract.
 gn = large nematocysts.
 h = hampe of nematocyst.
 I = involucre
 ll' = supporting lamella
 n = nucleus.
 nc = nematocyst.
 ns = spherical nematocyst.
 ot = terminal opening of 'tentacule'.
 pl = extension of supporting lamella in the stem.
 pm = median extension of point of attachment of bells.
 r = crossing of two lobes of bell.
 s = corpuscle on the inside of the spherical bodies of the bract.
 sm = muscular septa.
 sn = nervous system.
 t = hook-shaped bodies.
 tr = terminal filament.
 v = lid of nematocyst.
 vt = terminal vesicle.