

BULLETIN

DU

Musée royal d'Histoire  
naturelle de Belgique

Tome XVII, n° 31.

Bruxelles, mai 1941.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

Koninklijk Natuurhistorisch  
Museum van België

Deel XVII, n° 31.

Brussel, Mei 1941.

A PROPOS DU PNEUMATOPHORE  
DE *PHYSOPHORA HYDROSTATICAS* (FORSKÅL, 1775),  
par E. LÉLOUP (Bruxelles).

Le siphonophore *Physophora hydrostatica* (Forsk.) possède un flotteur relativement grand qui montre généralement un orifice inférieur, latéral.

Les auteurs ont constaté que, normalement, le flotteur peut se vider de son contenu gazeux, de sorte que la colonie, devenant plus dense, s'enfonce vers la profondeur et s'y maintient,

Trois hypothèses sont émises pour expliquer l'expulsion du gaz.

D'une part, E. Haeckel (1869) mentionne un court conduit pneumatique qui ne se trouve pas chez les jeunes colonies mais qui, chez les adultes, naît de l'extrémité distale du pneumatosac et se dirige vers l'extérieur au travers de la paroi du tronc. Pour K. C. Schneider (1896, 1898) l'entonnoir se poursuit inférieurement par un canal qui débouche à l'extérieur par un conduit latéral.

D'autre part, pour C. Chun (1897), l'entonnoir, normalement clos, est dépourvu de conduit pneumatique et l'orifice latéral s'ouvre dans la cavité gastrovasculaire de la tige constituant ainsi un pore excréteur pour le liquide gastrovasculaire. Toutefois, lors de contractions violentes du flotteur, le plancher de l'entonnoir se rompt et le gaz qui vient remplir le sommet de la cavité gastrovasculaire est expulsé par le pore excréteur. H. B. Bigelow (1911) approuve l'opinion de C. Chun.

En 1925, F. Moser pense concilier les points de vue précédents. Pour cet auteur, le pore latéral s'ouvre dans la cavité gastro-vasculaire et sert de pore excréteur ; de plus, chez les jeunes *Physophores*, l'entonnoir possède une ouverture inférieure qui met sa cavité en communication avec la cavité gastrovasculaire ; lorsque le flotteur se contracte, l'entonnoir s'allonge en formant un tube inférieur dont l'extrémité portant l'orifice vient se mettre en regard du pore externe et, par cette voie, le gaz du pneumatophore est expulsé. Après la sortie du gaz, l'allongement tubuliforme de l'entonnoir se résorbe.

Cependant, pour ingénieuse qu'elle soit, l'hypothèse de F. Moser ne permet pas de concevoir que, sans aucune aide et sans l'existence d'une structure morphologique spéciale, le fond de l'entonnoir évaginé en tube suive toujours le même trajet et que la même région de la paroi de l'entonnoir, c'est-à-dire celle de l'orifice, puisse toujours aller s'accorder à la même région de la paroi gastrovasculaire, c'est-à-dire au pore latéral.

Le manque de précision dans l'explication de ce mécanisme imposait de nouvelles recherches.

Ayant eu l'occasion d'examiner des colonies adultes et une colonie jeune de *Physophora*, je consigne, dans la présente note, le résultat de mes observations ainsi que les rapports et différences de celles-ci avec les opinions des auteurs précédents.

#### LA STRUCTURE DU PNEUMATOPHORE CHEZ UNE PHYSOPHORE ADULTE.

**ORIGINE ET MATERIEL.** — Les trois colonies examinées proviennent du Sud de l'Islande où cette espèce cosmopolite ne se rencontre qu'assez rarement (P. L. Kramp, 1939, p. 18). Le Lieutenant à la marine de l'Etat belge, V. Billet, les a recueillies à bord du bateau ostendais « O. 89 » « Freddy », lors d'un dragage, effectué le 1<sup>er</sup> avril 1938, par une profondeur de 125-150 mètres, sur des fonds divers compris entre 63° 20' N - 21° W et 63° 17' N - 20° 50' W.

La fixation, sans anesthésie préalable, dans une solution de formol a fortement contracté ces colonies qui ont perdu tous les appendices du nectosome et ~~du~~ siphosome. Leurs flotteurs mesurent 5 mm. de longueur et 1,5 mm. de grand diamètre.

Deux siphonophores ont été débités en coupes longitudinales ; un autre, en coupes transversales. Les coupes ont été colorées à l'hématoxyline de Delafield-éosine.

DESCRIPTION. — Chez *Physophora* adulte (fig. 1 A, 2, 3; pl. I, fig. B, C), la partie supérieure du tronc (*tr.*) est renflée en une vésicule aérisfère, ovoïde, le flotteur ou le pneumatophore (*pn.*) dont le grand axe décrit avec l'axe longitudinal du tronc un angle d'environ 45°.

Le pneumatophore consiste : a) en un sac externe, le pneumatocodon (*pcd.*), qui comprend deux feuillets épithéliaux : un externe avec muscles longitudinaux, l'ectoderme (*ect.*) et un interne avec muscles circulaires, l'endoderme (*end.*), séparés par une cloison mésogléique (*mes.*) et b) en un sac interne, le pneumatosac (*ps.*) qui comprend les deux feuillets épithéliaux renversés du pneumatocodon, l'endoderme (*end. int.*) avec muscles longitudinaux étant externe et l'ectoderme (*ect. int.*) avec muscles circulaires étant interne, séparés par une cloison mésogléique (*mes. int.*)

L'ectoderme interne du pneumatosac secrète une cuticule chitineuse, homogène, en forme de cloche allongée (et formant un boutîrelet à son orifice, le pneumatocyste (*pc.*)), qui délimite une cavité centrale, ovoïde, le réservoir (*res.*) de la cavité pneumatique (*c. pt.*). Entre l'endoderme du pneumatocodon et celui du pneumatosac, on retrouve l'extrémité distale de la cavité gastrovasculaire (*c. g. v.*) générale du tronc, cavité péripneumatique (*c. ppt.*). Au pôle apical fermé, l'endoderme du pneumatocodon se replie dans celui du pneumatosac en limitant un espace arrondi, discoïdal, obstrué par un bouchon ectodermique (*b. ect. ap.*) par où communiquent l'ectoderme du pneumatocodon et celui du pneumatosac.

Autour de l'orifice du pneumatocyste, une prolifération massive de l'ectoderme inférieur du pneumatosac obstrue le réservoir. Un manchon d'ectoderme secondaire (*ect. s.*) remonte le long de la face interne du pneumatocyste compris ainsi entre deux couches ectodermiques. Le pneumatosac s'allonge vers le bas et entoure un prolongement de la cavité pneumatique où l'ectoderme a proliféré, l'entonnoir (*ent.*). Cet entonnoir se poursuit latéralement dans un conduit tubuliforme, le pneumatoducte (*pdu.*) qui débouche à l'extérieur par un orifice, le stigmate (*st.*) ou pore pneumatique situé à la partie supérieure du sillon ventral (*si. v.*) du tronc au-dessus du point où prennent naissance les cloches natatoires (*b. cl.*).

Autour du stigmate, la mésoglée s'épaissit, se divise en lamelles ramifiées et, à ce niveau, les muscles ectodermiques longitudinaux forment un sphincter (*sph.*) qui peut rétrécir l'ori-

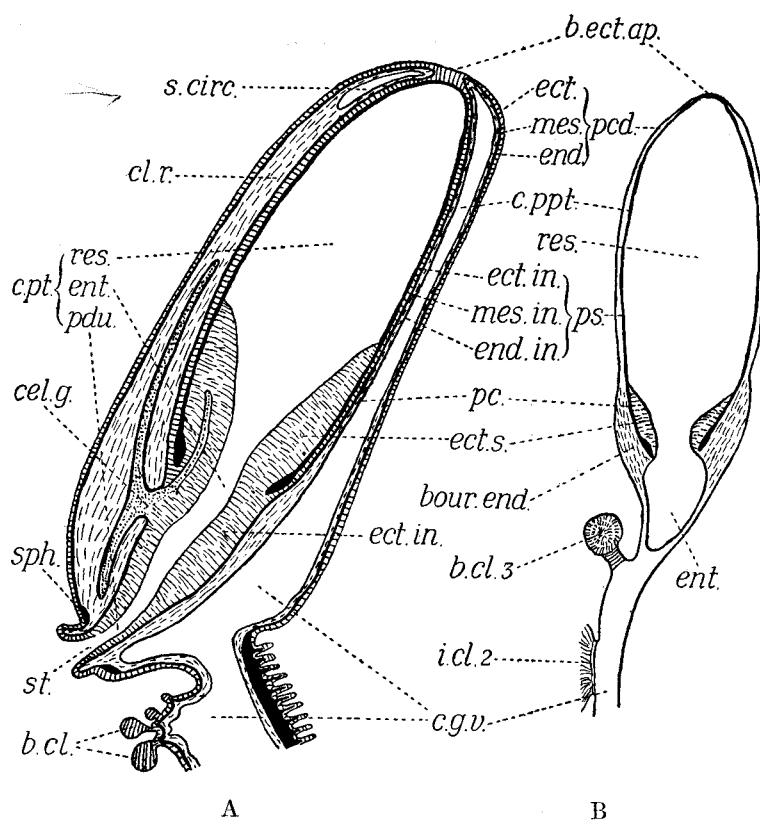
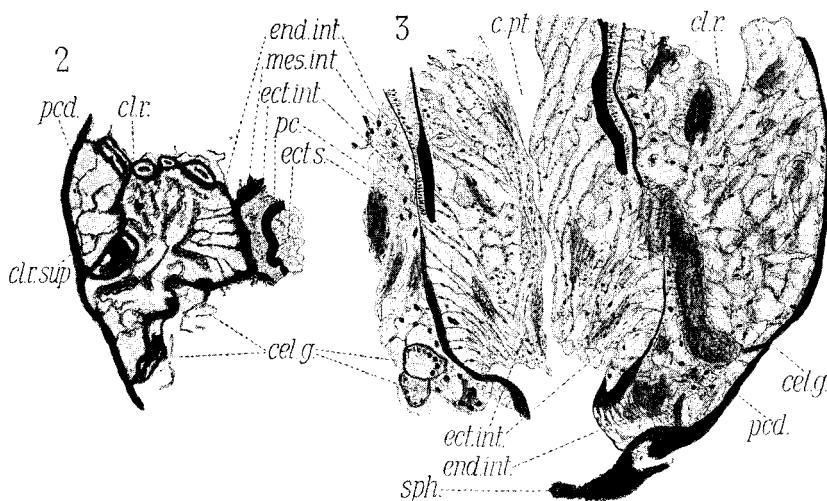


Fig. 1. — Dessins semi-schématiques représentant le flotteur d'une colonie, A : adulte  $\times 13,5$ , B : jeune  $\times 57$ .

b. cl. : bourgeon cloche natatoire — b. cl. 3 : bourgeon 3<sup>me</sup> cloche natatoire — b. ect. ap. : bouchon ectodermique apical — bour. end. : bourrelet endodermique — cel. g. : cellule géante — c. g. v. : cavité gastrovasculaire — ch. r. : chambre radiaire — cl. r. : cloison radiaire — c. pt. : cavité pneumatique — c. ppt. : cavité péripneumatique — ect. : ectoderme — ect. int. : ectoderme interne — ect. s. : ectoderme secondaire — end. : endoderme — end. int. : endoderme interne — ent. : entonnoir — i. cl. 2 : insertion 2<sup>me</sup> cloche natatoire — mes. : mésoglée — mes. int. : mésoglée interne — pc. : pneumatocyste — pcd. : pneumatocodon — pdu. : pneumatoducte — ps. : pneumatosac — res. : réservoir — s. circ. : sinus circulaire — sph. : sphincter du stigmate — st. : stigmate.

fice. Entourant le stigmate, une mince lamelle mésoglyque interne se détache de la mesoglée de la paroi externe et la réunit à celle du pneumatoducte, tandis que l'ectoderme du tronc se continue dans l'ectoderme interne du pneumatoducte.

L'endoderme du pneumatocodon et celui du pneumatosac sont unis par des septums ou cloisons radiaires (*cl. r.*) constituées de deux feuillets endodermiques séparés par une couche de



Physophores adultes,  $\times 35$ .

Fig. 2. — Coupe transversale passant par la base du pneumatocyste et montrant la formation d'une cloison radiale supplémentaire (*cl. r. sup.*).

Fig. 3. — Coupe longitudinale passant à droite, par une cloison radiale et à gauche, par une chambre radiale.

(Voir, fig. 1, l'explication des abréviations.)

mésoglye. Ces cloisons verticales prennent naissance au niveau de l'entonnoir mais elles n'atteignent pas le pôle apical : la cavité péri-pneumatique se trouve ainsi subdivisée en loges ou chambres radiales (*ch. r.*) sur sa plus grande hauteur, mais elle reste indivise et entoure le bouchon ectodermique apical d'un espace annulaire continu, le sinus circulaire (*s. circ.*).

Des formations histologiques spéciales caractérisent l'ectoderme de l'entonnoir. En effet, sous la base du pneumatocyste, au niveau de chaque cloison radiale, on remarque une cavité

tubulaire qui s'insinue dans la cloison. Ces cavités contiennent des syncitiums de cellules géantes, très granuleuses (*cel. g.*), à fonction physiologique énigmatique. Ces syncitiums, d'une part, rubanés ou tubuliformes s'insinuent dans des canaux (*ca. mes.*) creusés dans la mésoglée des cloisons et, simples ou ramifiés, se dirigent vers le bas ou vers le haut des septums, d'autre part, ils se subdivisent et s'anastomosent en un réseau dans l'ectoderme secondaire.

#### LA STRUCTURE DU PNEUMATOPHORE CHEZ UNE PHYSOPHORE JEUNE.

**ORIGINE ET MATERIEL.** — Parmi la collection de physophorides recueillis par l'expédition antarctique allemande, à bord du « Meteor », se trouve une physophore jeune. Elle a été capturée, St. 193, dans l'océan Atlantique sud, à l'ouest de l'île Ascension, le 12 septembre 1926, entre 100 et 50 mètres de profondeur. Ce siphonophore (Pl. I, fig. A) possède un flotteur allongé (*pn.*) mesurant 1 mm. de hauteur, deux cloches natatoires développées, mi-superposées (*cl. n.*), un bourgeon médusaire (*b. cl. 3*), trois palpons (*pa.*) avec tentacules, enfin un gastrozoïde (*ga.*) à base renflée pourvue de filaments et d'un tentacule pêcheur orné de tentilles (*t.*).

La structure des différents éléments du siphosome permet de considérer ce siphonophore comme un *Physophora* jeune. Il a été débité en coupes longitudinales.

**DESCRIPTION.** — Chez ce jeune individu, le flotteur (fig. 1 B) a la forme générale ovoïde du flotteur adulte, mais son grand axe est parallèle à l'axe longitudinal de la tige. Cette tige, dépourvue de sillon ventral, se termine au sommet par le bourgeon de la troisième cloche natatoire en dessous duquel s'insère le pneumatophore. Ce dernier comprend une cavité pneumatique qui se compose: a) d'un réservoir bordé d'un pneumatocyste ayant la forme de l'adulte et b) d'un entonnoir complètement clos en forme de corne d'abondance et qui se termine un peu au-dessus de l'insertion du bourgeon médusaire. L'ectoderme secondaire déjà développé entoure d'un manchon interne la base du pneumatocyste et un bourrelet de grosses cellules endodermiques, polyédriques (*bour. end.*) enserre la base du pneumatocyste et le sommet dilaté de l'entonnoir.

A ce stade, il n'y a ni pore apical, ni cloisons endodermiques, ni pneumatoducte, ni stigmate. Cependant la déviation du

pneumatophore par rapport à l'axe morphologique de la colonie est moins accentuée que chez l'adulte.

#### REMARQUES, RAPPORTS ET DIFFÉRENCES.

a) Dans l'épithélium de l'entonnoir adulte, C. Chun (1897, pl. II, fig. 8) reconnaît des creux (*sp.*) qui, selon lui, faciliteraient la rupture du tissu sous l'influence du gaz comprimé dans la cavité pneumatique. Or, l'orientation générale des cellules internes de l'entonnoir figuré indique l'existence d'un tube dont la cavité peut, tout en laissant des creux, devenir virtuelle par suite de l'accolement des tissus.

b) Le nombre des cloisons radiaires endodermiques varie. M. Sars (1877) en compte 9; C. Claus (1860) 8 et une fois 10; K. Schneider (1898), 7; C. Chun (1897), 7-9, 10.

Le nombre des cloisons dépend de l'âge de la colonie et de l'importance du pneumatophore. En effet, C. Chun (1897) en mentionne 7 chez les jeunes colonies et 9, 10 chez les adultes; de plus, il représente (Pl. II, fig. 5) une cloison qui se dédouble. Notre exemplaire adulte, coupé transversalement, en possède 10 au-dessus de l'orifice du pneumatocyste (Pl. I, fig. C<sup>3</sup>) et 11 en-dessous (Pl. I, fig. C<sup>3</sup>), car une cloison se bifurque à son attache externe et forme une cloison incomplète (fig. 2, *cl. r. sup.*) qui n'atteint pas la paroi du pneumatosac.

c) C. Chun mentionne et figure (1897, pl. III, fig. 6) que l'ectoderme du pneumatocodon se poursuit dans l'endoderme de la cavité gastrovasculaire au niveau du stigmate. En 1898, K. Schneider confirme ce fait (p. 130); mais il remarque, quelques lignes plus bas, que dans le bouchon stigmatique on ne distingue plus l'ectoderme de l'endoderme et qu'on ne voit pas un canal bien limité mais des cavités éparses, semblables à celles de l'entonnoir. De plus, en 1896 (p. 577, fig. A), K. Schneider figure l'ectoderme externe (*ec.*) qui se replie sans interruption dans l'ectoderme interne stratifié (*dr. ec.*).

Nos coupes montrent, par endroit, qu'au niveau du stigmate, l'ectoderme externe se prolonge dans l'ectoderme interne.

d) C. Chun (1897) considère comme appartenant à un septum radiaire (p. 46), la cloison mésoglyque qu'il figure (pl. II, fig. 8, *sept.*; pl. III, fig. 6, *lam. sept.*). En réalité, cette cloison représente la partie droite de la couche mésoglyque du pneumatoducte qui (désigné *g. v.*) semble fortement dilaté et dont la partie gauche s'arrête au niveau indiqué (*lam.*).

C. Chun mentionne que « die Stützlamelle sich manchmal in den centralen Partieen des Trichters stark verdünnt » et K. Schneider (1898, p. 130) ajoute qu'on remarque surtout bien cette minceur extraordinaire de la mésoglée de l'entonnoir sur des vésicules où ce dernier est très dilaté, richement gonflé de gaz.

Pour la figure 8, Pl. II de C. Chun (1897), K. Schneider pense que, par suite du manque absolu de gaz dans l'entonnoir, la paroi de ce dernier s'est complètement ratatinée contre le réservoir. J'estime, au contraire, que l'exemplaire figuré par C. Chun avait son entonnoir et son pneumatoducte gonflés par le gaz chassé du réservoir et qu'une contraction brusque des tissus de l'entonnoir a fait éclater du côté gauche le pneumatoducte dilaté à l'extrême.

e) Chez mes physophores adultes, à cause de la contraction violente subie lors de la fixation, le pore pneumatique est obstrué par un bouchon de tissu qui provient de l'intérieur (Pl. I, fig. B, C'). Les auteurs mentionnent généralement ce bouchon lorsqu'ils ont examiné des spécimens fixés et conservés. Il ne doit pas exister sur le vivant. En effet, W. Keferstein et E. Ehlers (1861) étudiant des physophores en vie ont observé un pneumatophore vivant sous le microscope et ils ont constaté que le gaz comprimé dans le réservoir paraît à la partie supérieure du tronc dans la masse glandulaire verdâtre (= entonnoir), qu'il perle ensuite dans l'eau au-dessus des plus jeunes cloches natatoires là où existe une dépression de la peau (1861, pl. IV, fig. 18, x) (= sillon ventral).

De telles expulsions normales et spontanées du gaz seraient incompréhensibles s'il n'existaient une structure morphologique adaptée à cette fonction; car, on ne peut concevoir, comme C. Chun et F. Moser, qu'en cas de forte contraction, le fond homogène de l'entonnoir vienne toujours crever à l'endroit précis où se trouve le stigmate.

W. Keferstein et E. Ehlers (1861) ne mentionnent pas de bouchon stigmatique. Mais, il ne faut pas confondre ce bouchon avec ce que C. Chun appelle « bulbe d'excrétion » (1897, pl. II, fig. 1, 2, b. *excr.*) et qui représente l'état contracté du sphincter stigmatique.

A ce niveau, les tissus déchirés (voir remarque c) permettent cependant de suivre leurs contours sur les coupes microscopiques et de voir que les individus ne réagissent pas toujours de la même manière à une excitation externe. En effet, les deux

spécimens adultes étudiés se sont contractés de façon différente.

L'une des physophores a brusquement resserré son réservoir, l'entonnoir et le pneumatoducte se sont allongés et le sphincter stigmatique s'est violemment contracté autour du pneumatoducte en rompant toute communication entre la mésoglée du sphincter et celle, amincie, du pneumatoducte. Le siphonophore a expulsé, en même temps que le gaz, l'ectoderme alvéolaire de son entonnoir : le bouchon est ectodermique (Pl. I, fig. B).

Chez l'autre physophore, l'entonnoir et le pneumatoducte ont subi une contraction violente vers l'intérieur, de sorte que le stigmate est en partie invaginé et que le pneumatoducte a rompu sa relation avec la paroi externe, sauf dans sa partie supérieure. En même temps, une contraction du siphosome discaïdal a chassé le liquide gastrovasculaire vers le sommet de la colonie et, par la déchirure existant au niveau du stigmate, l'endorderme de la partie inférieure de l'entonnoir a été expulsé : le bouchon est endodermique (Pl. I, fig. C').

f) Chez les jeunes physophores, E. Haeckel (1869) mentionne l'absence de conduit pneumatique. Par contre F. Moser (1925) signale que chez les très jeunes individus il semble exister une ouverture qui mette l'entonnoir en communication avec la cavité gastrovasculaire. Notre petit exemplaire bien conservé ne montre aucune trace de pareille communication, le fond de l'entonnoir ne présente pas le moindre orifice interne.

g) En se basant sur la structure du flotteur jeune (fig. 1 B), on peut aisément concevoir les transformations morphologiques qui, dans les stades ontogénétiques suivants, constitueront le flotteur adulte (fig. 1 A) : d'une part, les cloisons radiales vont s'ordonner dans le bourrelet endodermique et elles pousseront vers le bas et vers le haut; d'autre part, le fond de l'entonnoir venant s'accorder à la paroi de la tige un peu au-dessus de la naissance du bourgeon médusaire 3, un stigmate se formera au point de contact des deux parois; d'ailleurs, un tel processus intervient dans la formation des stigmas chez *Velella spirans* (Forsk.) (E. Leloup, 1929, p. 428, fig. 24).

#### CONCLUSIONS.

Mes observations relatives à la structure du pneumatophore chez *Physophora hydrostatica* (Forsk.) adulte et jeune confirment l'exactitude des descriptions morphologiques de K. Schneid-

der (1896, 1898) ; elles me permettent de suivre cet auteur dans ses vues théoriques.

Chez *Physophora hydrostatica* (Forsk.), il existe une disposition morphologique permettant l'expulsion du gaz, le pneumatoducte. Ce pneumatoducte doit être considéré comme l'homologue de l'auroducte qui caractérise les siphonophores Auroinectides.

*Musée royal d'Histoire naturelle, Bruxelles.*

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- BIGELOW, H. B., 1911, *The Siphonophorae « Albatross »*, Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., vol. XXXVIII, p. 175.
- CHUN, C., 1897, *Die Siphonophoren der Plankton-Expedition*. Ergeb. d. Plankton-Exp., vol. 2, K. b.
- CLAUS, C., 1860, *Ueber Physophora hydrostatica nebst Bemerkungen ueber andere Siphonophoren*. Zeits-wiss. Zool., vol. 10, p. 295.
- HAECKEL, E., 1869, *Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren*. Naturk. Verhandl. Prov. Utrechtsch. Genootsch. Utrecht (pas examiné, fide C. Chun, 1897, p. 45).
- KEFERSTEIN, W. et EHLERS, E., 1861, *Zoologische Beiträge. I. Beobachtungen ueber die Siphonophoren von Neapel und Messina*, Leipzig.
- KRAMP, P. L., 1939, *Siphonophoren*. Zoology of Iceland, vol. II, 5 b.
- LELOUP, E., 1929, *Recherches sur l'anatomie et le développement de VELELLA SPIRANS* Forsk., Archives de Biologie, t. XXXIV, 3.
- MOSER, F., 1925, *Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903*. Deutsche Südpolar-Exp., vol. XVII, Zoologie, vol. IX.
- SARS, M., 1877, *New and little known Coelenterates*. Fauna Littoralis Norwegiae ud. J. Koren og D. C. Danielssen, 3 Heft F.
- SCHNEIDER, K. C., 1896, *Mitteilungen ueber Siphonophoren. II. Grundrisz der Organisation der Siphonophoren*. Zool. Jahrb. Abt. Anat., vol. 9.
- SCHNEIDER, K. C., 1898, *Mitteilungen ueber Siphonophoren. III*. Zool. Anz., vol. 21.

## EXPLICATION DE LA PLANCHE I.

*Physophora hydrostatica* (Forsk.)

Fig. A : colonie jeune, flotteur 1 mm., vue totale,  $\times 8$ .

Fig. B, C. : colonies adultes, flotteur 5 mm., coupes :

- B. longitudinale, oblique dans la partie supérieure,  
 $\times 15$ .
- C. transversales  $\times 24$ , réalisées — C<sup>1</sup>: au milieu du pneumatoocyte — C<sup>2</sup>: à la base du pneumatoocyte — C<sup>3</sup>: dans l'entonnoir, sous le pneumatoocyte — C<sup>4</sup>: au niveau du pneumatoducte — C<sup>5</sup>: au-dessus du stigmate — C<sup>6</sup>: vers le milieu du stigmate — C<sup>7</sup>: dans le stigmate, sous le pneumatoducte, avec évagination d'endoderme gastrovasculaire — C<sup>8</sup>: au sommet de la tige, au-dessus des cloches nataires.

$\checkmark$	c. g. v. = cavité gastrovasculaire.	ga. = gastérozoïde.
$\checkmark$	c. ppt. = cavité péripneumatique.	mes. = mésoglée.
$\checkmark$	c. pt. = cavité pneumatique.	mes. int. = mésoglée interne.
$\checkmark$	ca. mes. = cavité mésogléique.	pa. = palpon.
$\checkmark$	cl. g. = cellule géante.	pc. = pneumatoocyte.
$\checkmark$	ch. r. = chambre radiaire.	pcd. = pneumatocodon.
$\checkmark$	cl. n. = cloche nataire.	pdu. = pneumatoducte.
$\checkmark$	cl. r. = cloison radiaire.	pn. = pneumatóphore.
$\checkmark$	ect. = ectoderme.	ps. = pneumatosac.
$\checkmark$	ect. int. = ectoderme interne.	res. = réservoir.
$\checkmark$	ect. s. = ectoderme secondaire.	si. v. = sillon ventral.
$\checkmark$	end. = endoderme.	st. = stigmate.
$\checkmark$	end. int. = endoderme interne.	t. = tentacule avec tentilles.
$\checkmark$	ent. = entonnoir.	tr. = trone ou tige de la colonie.

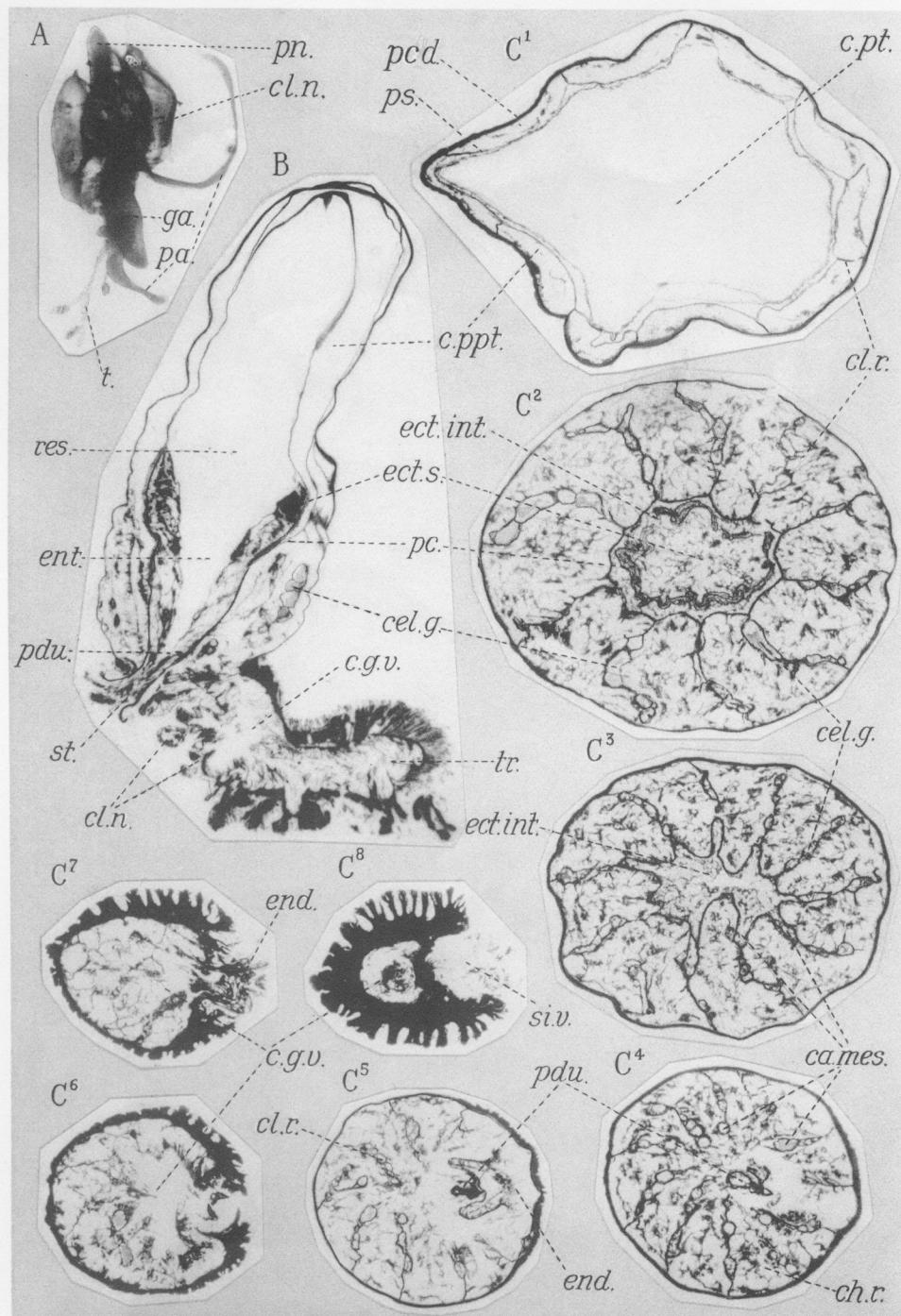


Fig. A  
surf. 6

E. LELOUP. — *Physophora hydrostatica* (Forskal, 1775).

11/1941

## Leloup, E. 1941

A propos du pneumatophore de *Physophora hydrostatica* (Forskål, 1775)  
 Concerning the pneumatophore of *Physophora hydrostatica* (Forskål, 1775)

*Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 17 (31), 1-11

The siphonophores *Physophora hydrostatica* (Forsk.) possesses a relatively large float that generally has an inferior lateral orifice.

Researchers have stated, normally, that the float can empty itself of its gas content, so that the colony, becoming denser, sinks towards the depths and is maintained there.

Three hypotheses have been put forward to explain the expulsion of gas.

Firstly, E. Haeckel (1869) mentions a short pneumatic duct that is not found in the young colonies but which, in the adults, opens at the distal extremity of the pneumatosac and is directed towards the exterior through the wall of the trunk. For K.C. Schneider (1896, 1898) the funnel is followed below by a canal that opens to the exterior by a lateral duct.

On the other hand, for C. Chun (1897), the funnel, normally closed, is deprived of a pneumatic duct and the lateral orifice that opens into the gastrovascular cavity of the stem constitutes also an excretory pore for the gastrovascular liquids. However, during violent contractions of the float, the floor of the funnel is ruptured and gas, which comes to fill the apex of the gastrovascular cavity, is expelled through the excretory pore. H.B. Bigelow (1911) approved of C. Chun's opinion.

In 1925, F. Moser thought to reconcile the preceding points of view. For that author, the lateral pore opens into the gastrovascular cavity and serves as an excretory pore; and moreover, in the young physophores, the funnel possesses an inferior opening that puts its cavity in communication with the gastrovascular cavity; so that when the float contracts the funnel lengthens and forms a basal tube whose extremity, with its orifice, comes to be in apposition to the external pore and, by this means, the pneumatophore gas is expelled. After the expulsion of gas, the elongated tube of the funnel is resorbed.

Nevertheless, however ingenious it is, the hypothesis of F. Moser does not allow the concept that, without any aid and without the existence of a special morphological structure, the base of the funnel evaginates a tube that always follows the same trajectory and that the same region of the wall of the funnel, that is to say its orifice, always manages to come close to the same region of the gastrovascular wall, i.e. the lateral pore.

The lack of precision of this explanation of this mechanism necessitates some new studies.

Having had the opportunity to study some adult colonies and a young colony of *Physophora*, I report, in the present note, the results of my observations as well as the agreements and differences of these with the opinions of the preceding authors.

### The structure of the pneumatophore in an adult *Physophora*.

Origin and material. – The three colonies examined came from the south of Iceland where this cosmopolitan species is found only fairly rarely (P.L. Kramp, 1939, p. 18). The lieutenant of the Belgian states, V. Billet, collected them onboard

the Ostend boat "O. 89" "Freddy" in a dragnet fished on 1 April, 1938, to a depth of 125-150m, in the region between 63°20'N, 21°W and 63°17'N, 20°50'W.

The preservation, without preliminary anaesthetization, in formalin has strongly contracted these colonies, which have dropped all the appendages of the nectosome and siphosome. Their floats measured 5 mm in length and 1.5 mm in greatest diameter.

Two siphonophores have been sectioned longitudinally, the other transversely. The sections have been stained in Delafield-eosin haematoxylin.

Description. – In adult *Physophora* (fig. 1A, 2,3; pl. I, fig. B, C) the upper part of the trunk (*tr.*) is filled by a gaseous, ovoid vesicle, the float or pneumatophore (*pn.*) whose greatest axis describes an angle of 45° with the longitudinal axis of the trunk.

The pneumatophore consists of: a) an external sac, the pneumatocodon (*pcd.*) that is comprised of two epithelial layers, an external one with longitudinal muscles, the ectoderm (*ect.*) and an internal one with circular muscles, the endoderm (*end.*); separated by a mesogloal layer (*mes.*), and b) an internal sac, the pneumatosaccus (*ps.*) that has two epithelial layers, the reverse of the pneumatocodon, the endoderm (*end. int.*), with longitudinal muscles, external to the ectoderm (*ect. int.*), with circular muscles, separated by a mesogloal layer (*mes. int.*).

The internal ectoderm of the pneumatosaccus secretes a chitinous, homogeneous cuticle in the shape of an elongated bell and forming a pad at its orifice, the pneumatocyst (*pc.*), which delimits an ovoid, ventral cavity, the reservoir (*res.*) of the pneumatic cavity (*c. pt.*). Between the endoderm of the pneumatocodon and that of the pneumatosaccus, one finds the distal extremity of the gastrovascular cavity (*c. g. v.*) continuous with the stem, the pericystic cavity (*c. ppt.*). At the closed apical pole, the endoderm of the pneumatocodon is folded into that of the pneumatosaccus and delimits a rounded, discoidal area by an ectodermal pad (*b. ect.. ap.*), which is where the communication between the ectoderm of the pneumatosaccus and pneumatocodon occurs.

Around the orifice of the pneumatocyst a massive proliferation of the basal ectoderm of the pneumatosaccus obstructs the reservoir. A mantle of secondary ectoderm (*ect. s.*) stretches up the length of the lower face of the pneumatocyst compressed thus between two endodermal layers. The pneumatosaccus elongates towards the base and encircles an extension of the pneumatic cavity where the ectoderm has proliferated, the funnel (*ent.*). This funnel continues laterally into a tube-like duct, the pneumatoduct (*pdu.*), which opens to the exterior by an orifice, the stigma (*st*) or pneumatic pore situated on the upper part of the ventral furrow (*si. v.*) of the trunk above the point where the nectophores are budded off (*b. cl.*).

Around the stigma the mesogloea thickens, and is divided into ramifying lamellae and, at this level, the longitudinal ectodermal muscles form a sphincter (*sph.*) that can close the orifice. Surrounding the stigma, a thin, internal mesogloal lamella is detached from the mesogloea of the external wall and reunites with that of the pneumatoduct, while the ectoderm of the stem is continuous with the internal ectoderm of the pneumatoduct.

The endoderm of the pneumatocodon and that of the pneumatosaccus are united by septa or radial lamellae (*cl. r.*), made up of two endodermal layers separated by a band of mesogloea. These septa arise at the level of the funnel, but they do not reach to the apical pole: the pericystic cavity is found to be subdivided into two radial chambers (*ch. r.*) for most of its height, but the remainder is undivided and surrounds the apical ectodermal pad as a continuous annular space, the circular sinus (*s. circ.*).

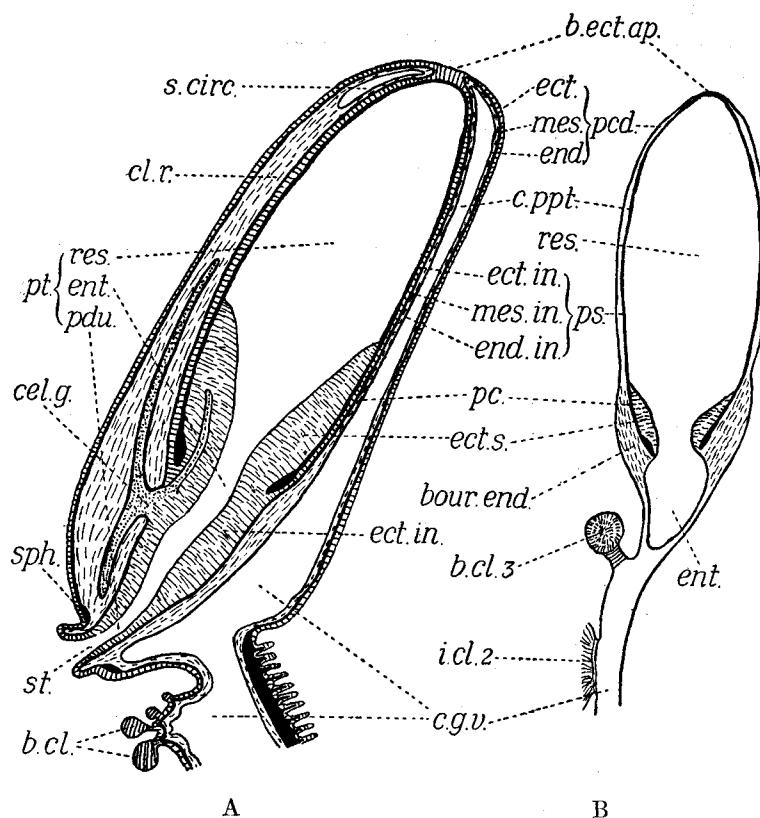


Figure 1. Semi-schematic figures representing the float of a colony.

A. adult x 13.5, B. young x 57.

Some special histological formations characterise the ectoderm of the funnel. In effect, under the base of the pneumatocyst, at the level of each radial septum, one sees a tubular cavity that is insinuated into the septum. These cavities contain some syncytia of very granulose giant cells (*cel. g.*), with an enigmatic physiological function. These syncytia, on the one hand ribbon or tube-like are inserted into the canals (*ca. mes.*) penetrating into the mesogloea of the septa and, on the other hand are undivided and anastomise into a network in the secondary ectoderm.

#### The structure of the pneumatophore in a young *Physophora*

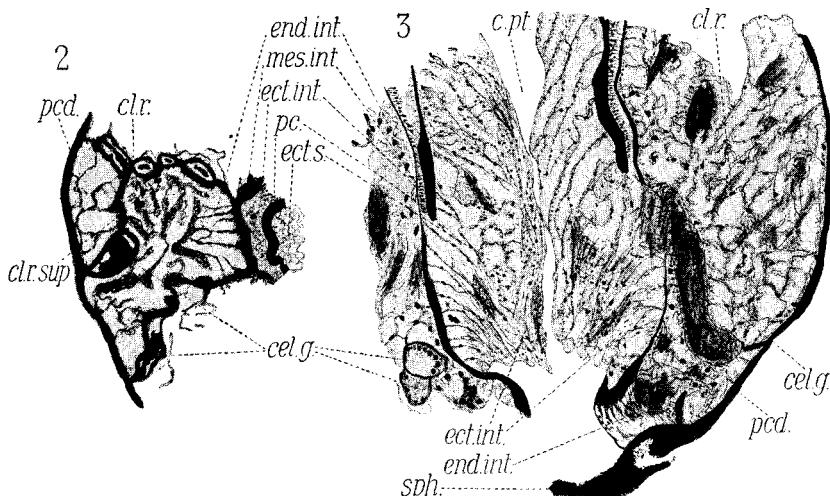
Origin and material. – Amongst the collections of physophorids collected during the German Antarctic Expedition, on board "Meteor", one finds a young physophore. It was captured, St. 193, in the South Atlantic Ocean, to the west of Ascension Island, 12<sup>th</sup> Sept. 1926, between 100 and 50 m depth. This siphonophore (Pl. I, fig. A) possessed an elongated float (*pn.*) measuring 1 mm in height, with two developed nectophores almost superimposed (*cl. n.*), a medusoid bud (*b. cl. 3*), three palpons (*pa.*) with palpacles, and finally a gastrozooid (*ga.*) with a swollen base provided with filaments and a tentacle (*t.*) ornamented with tentilla.

The structure of the different elements of the siphosome permits us to consider this siphonophore as a young *Physophora*. It has been sectioned longitudinally.

Description. – In this young individual, the float (fig. 1, B) has the general ovoid shape of the adult float, but its greater axis is parallel with the longitudinal axis of the stem. This stem, deprived of a ventral furrow, ends at the summit by the budding of three nectophores, above which is inserted the

pneumatophore. The latter is made up of a pneumatic cavity that is comprised of a) a reservoir bordered by a pneumatocyst, which has the shape of the adult, and b) of a completely closed funnel in the shape of a horn and which ends a little above the point of insertion of the nectophoral buds. The secondary ectoderm is developed already around the internal margin at the base of the pneumatocyst and a pad of large, polyhedral endodermal cells encircles the base of the pneumatocyst and the dilated apex of the funnel.

At this stage there is neither an apical pore nor an endodermal septa nor pneumatoduct nor stigma. Meanwhile the deviation of the pneumatophore from that of the morphological axis of the colony is less accentuated than in the adult.



Adult physophores, x 35

Figure 2. Transverse section passing through the base of the pneumatocyst and showing the formation of a supplementary radial septum (*cl. r. sup.*)

Figure 3. Longitudinal section passing by, to the right, a radial septum and, to the left, a radial chamber.

#### Remarks, agreements and differences.

a) In the epithelium of the adult funnel C. Chun (1897, pl. II, fig. 8) noted some hollows (*sp.*) that, according to him, facilitated the rupture of the tissue under the influence of gas expansion in the pneumatic cavity. But, the general orientation of the internal cells of the funnel indicates the existence of a tube whose cavity can, while leaving hollows, become virtual as a result of the joining of the tissues.

b) The number of radial endodermal septa varies. M. Sars (1877) found 9; C. Claus (1860) 8 and once 10; K. Schneider 7; C. Chun (1897) 7-9, 10.

The number of septa depends on the age of the colony and the importance of the pneumatophore. In effect, C. Chun (1897) mentions 7 in the young colonies and 9, 10 in the adults; further he shows (Pl. II, fig. 5) a septum that is doubled. Our adult colony, cut transversely, possessed 10 above the orifice of the pneumatocysts (Pl. I, fig. C<sup>2</sup>) and 11 below (Pl. I, fig. C<sup>3</sup>), because a septum bifurcated at its external attachment and formed an incomplete septum (fig. 2, *cl. r. sep.*) that did not reach the wall of the pneumatocyst.

c) C. Chun mentioned and figures (1897, Pl. III, fig. 6) that the ectoderm of the pneumatocodon continued into the endoderm of the gastrovascular cavity at the level of the stigma. In 1898 K. Schneider confirmed this (p. 130); but he remarked,

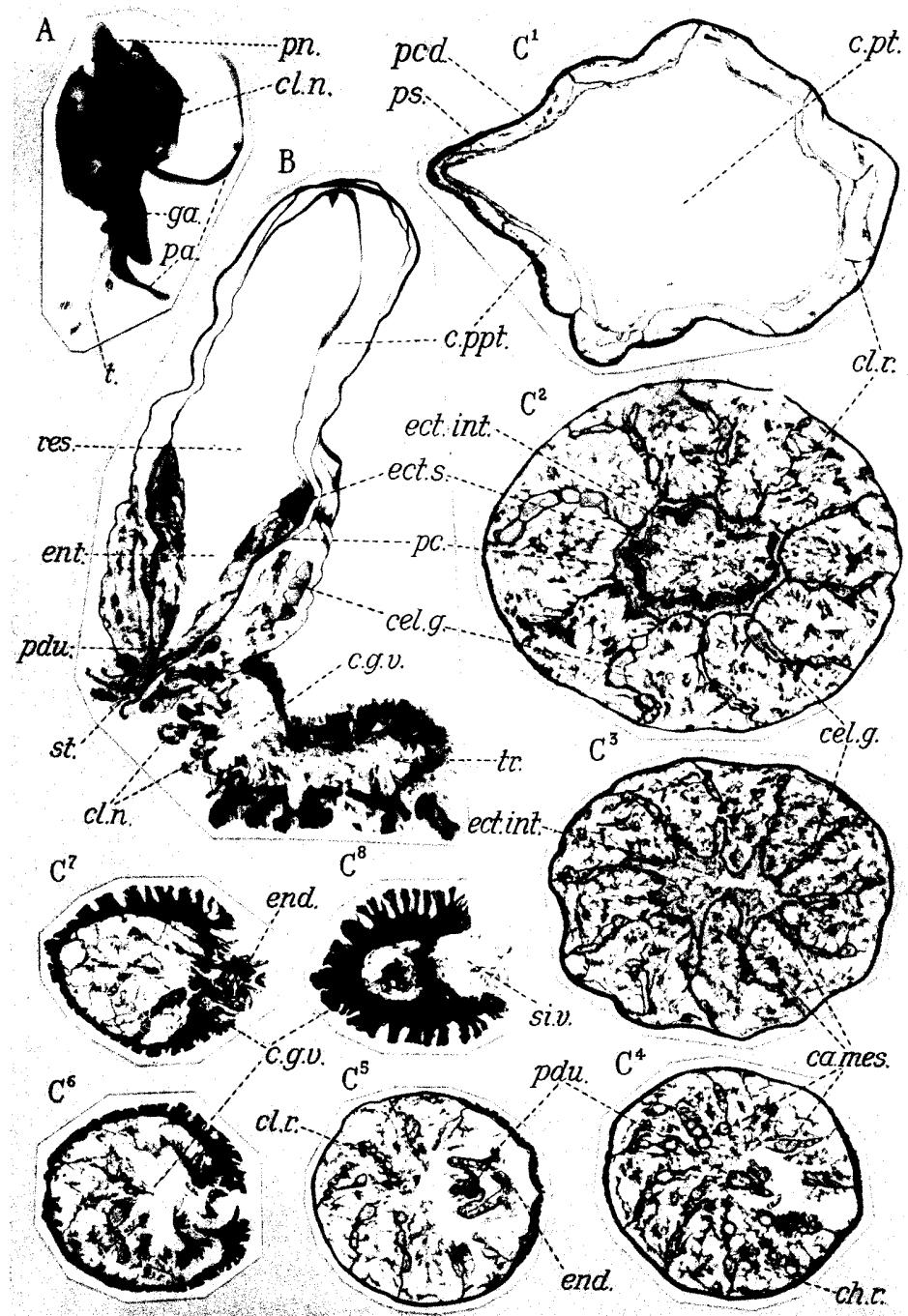


Plate I. *Physophora hydrostatica* (Forsk.)

Fig. A. young colony, float 1 mm, complete vied, x 8.

Fig. B, C.: adult colonies, float 5 mm, sections.

B. longitudinal, oblique in the upper part, x 15.

C. transverse x 24, realised C<sup>1</sup>: in the middle of the pneumatocyst. – C<sup>2</sup>: at the base of the pneumatocyst. – C<sup>3</sup>: in the funnel, under the pneumatocyst – C<sup>4</sup>: at the level of the pneumatoduct. – C<sup>5</sup>: below the stigma. – C<sup>6</sup>: in the stigma, under the pneumatoduct,

with evagination of the gastrovascular endoderm. – C<sup>8</sup>: at the summit of the stem, above the swimming bells.

some lines later, that in the stigmatic bud one no longer could distinguish the ectoderm or the endoderm, and that one does not see a well delimited canal, but scattered cavities, resembling those in the funnel. Moreover, in 1896 (p. 577, fig. A) K. Schneider figured the external ectoderm (*ec.*), which is folded without interruption, into the stratified internal ectoderm (*dr. ec.*).

Our sections show, in places, that at the level of the stigma, the external ectoderm is prolonged into the internal ectoderm.

d) C. Chun (1897) considered as appertaining to the radial septum (p. 46), the mesogloal layers that he figured (pl. II, fig. 8, sept; pl. III, fig. 6, lam. sept.). In reality, this layer represents the right part of the mesogloal layer of the pneumatoduct which (designated g.v.) seems strongly dilated, while the left part stops at the level indicated (lam.).

C. Chun mentions that “die Stützlamelle sich manchmal in den centralen Partien des Trichters stark verdünnt” and K. Schneider (1898, p. 130) added that one often sees well this extraordinary thinness of the mesogloea of the funnel on some vesicles where the latter are very dilated, richly inflated with gas.

As to fig. 8, Pl. II of C. Chun (1897), K. Schneider thought that, because of the complete absence of gas in the funnel, the wall of the latter is completely shrivelled against the reservoir. I estimate, in contrast, that the example shown by C. Chun had its funnel and its pneumatoduct inflated by gas driven out of the reservoir and that one brief contraction of the tissue of the funnel had made it burst on the left side of the pneumatoduct dilated to the extreme.

e) In my adult physophores, during violent contraction undergone during preservation, the pneumatic pore is obstructed by a pad of tissue that came from the inside (Pl. I, fig. B, C<sup>7</sup>). The other workers generally mentioned this pad in those fixed and preserved specimens they had examined. It must not exist in life. In effect, W. Keferstein and E. Ehlers (1861) studied some physophores in life observed a living pneumatophore under the microscope and they said that the gas contained in the reservoir appears in the upper part of the trunk in the glandular greenish mass (= funnel), which bubbled out into the water above some young nectophores where there was a depression of the skin (1861, pl. IV, fig. 18 x) (= ventral furrow).

Each normal and spontaneous expulsion of gas would be incomprehensible if there did not exist a morphological structure adapted to this function; because one cannot conceive, as C. Chun and F. Moser, that in the case of a strong contraction, the homogeneous base of the funnel always comes to burst at the precise point where one finds the stigma.

W. Keferstein and E. Ehlers (1861) do not mention the stigmatic bud. But it is not necessary to confuse this bud with that which C. Chun called an “bulbe d’excration” (1897, pl. II, fig. 1, 2, b. *excr.*) and which represents the contracted state of the stigmatic sphincter.

At that level the tissues tear (see remark C) thereby allowing the following of their contours on the microscope sections and one sees that the individuals do not always react in the same way to an external stimulus. In effect, the two adult specimens studied have contracted in a different fashion.

One of the physophores had brusquely contracted its reservoir, the funnel and the pneumatoduct had elongated and the pneumatic sphincter was violently contracted around the pneumatoduct breaking all its communication between the mesogloea of the sphincter and that, thin, of the pneumatoduct. The siphonophore has expelled, at

the same time as some gas, the alveolar ectoderm of its funnel: the pad is ectodermal (Pl. I, fig. B).

In the other physophore, the funnel and the pneumatoduct have been subjected to a violent contraction towards the interior, in such a way that the stigma is partially invaginated and that the pneumatoduct has broken its relationship with the external wall, save in the upper part. At the same time, a contraction of the discoidal siphosome has driven the gastrovascular fluid towards the apex of the colony and, by the tear, existing at the level of the stigma, the endoderm of the lower part of the funnel has been expelled: the gas is endodermal (Pl. I, fig. C<sup>7</sup>).

f) In the young physophores, E. Haeckel (1869) mentioned the absence of a pneumatic duct. In contrast, F. Moser (1925) indicated that in the very young individuals there appears to exist an opening that puts the funnel in communication with the gastrovascular cavity. Our small well-preserved example only shows traces of a similar communication, the base of the funnel not showing any signs of the internal orifice.

g) At its base on the structure of the young float (fig. 1 B) one can easily conceive the morphological transformation that, in the following ontogenetic stages, constitute the adult float (Fig. 1 A): on the one hand, the radial septa are arranged in the endodermal pads and they push out towards the base and the apex; on the other hand, the bottom of the funnel comes to be united to the wall of the stem a little above the zone of proliferation of the medusoid bud 3, a stigma will be formed at the point of contact of the two walls; besides each process intervenes in the formation of the stigma in *Velella spirans* (Forsk.) (E. Leloup, 1929, p. 428, fig. 24)

### Conclusions

My observations concerning the structure of the pneumatophore in *Physophora hydrostatica* (Forsk.), adult and young, confirm the correctness of the morphological descriptions of K. Schneider (1896, 1898); they permit me to follow that author in his theoretical views.

In *Physophora hydrostatica* (Forsk.) there exists a morphological arrangement allowing the expulsion of gas, the pneumatoduct. This pneumatoduct can be considered as a homologue of the auroduct that characterises the Auronectid siphonophores.

### References

- Bigelow, H.B. 1911. The Siphonophorae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, at Harvard College* **38**, 173-402.
- Chun, C. 1897. Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung (Ergebn. Plankton Exp.)*, **2.K.b.**, 1-126.
- Claus, C. 1860. Ueber *Physophora hydrostatica* nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren. *Zeit. Wiss. Zool.* **10**, 295-332.
- Haeckel, E. 1869. Über Arbeitstheilung in Natur und Menschenleben. Berlin, 40 pp., 1 pl.
- Keferstein, W. & Ehlers, E. 1861. Beobachtungen über die Siphonophoren von Neapel und Messina. *Zoologische Beiträge Gesammelt im Winter 1859/60 in Neapel und Messina*. Leipzig: Wilhelm Engelmann. 34 pp.
- Kramp, P.L. 1939 *Siphonophoren*. Zoology of Iceland, **II**, 5 pp.

- Leloup, E. 1929. Recherches sur l'anatomie et le développement de *Veabella spirans*  
Forsk. *Archives de Biologie* **34**, 3.
- Moser, F. 1925. Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar-Expedition, 1901-03.  
*Deutsche Südpolar-Expedition* **17** (zool 9), 1-541.
- Sars, M. 1877. Description of *Physophora borealis* Sars. *Fauna Littoralis Norvegiaea*, **3**, 32-48 + 2 pls.
- Schneider, K.C. 1896. Mittheilungen über Siphonophoren. II. Grundiss der organisation der Siphonophoren. *Jena zoologischen Jahrbüchern*,
- Schneider, K.C. 1898. Mittheilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen. *Zoologischer Anzeiger*, **21**, 51-53, 73-93, 114-133, 153-173, 185-200.

#### Abbreviations used in figures and Plate.

<i>b. cl.</i> = bud of nectophore	<i>ga.</i> = gastrozooid
<i>b. cl. 3.</i> = bud of 3 <sup>rd</sup> nectophore	<i>i. cl. 2</i> = insertion of 2 <sup>nd</sup> nectophore
<i>b. ect. ap.</i> = apical ectodermal pad	<i>mes.</i> = mesogloea
<i>bour. end.</i> = endodermal pad	<i>mes. int.</i> = internal mesogloea
<i>c. g. v.</i> = gastrovascular cavity	<i>pa.</i> = palpon
<i>c. ppt.</i> = peripneumatic cavity	<i>pc.</i> = pneumatocyst
<i>c. pt.</i> = pneumatic cavity	<i>ped.</i> = pneumatocodon
<i>ca. mes.</i> = mesogloal cavity	<i>pdu.</i> = pneumatoduct
<i>cel. g.</i> = giant cells	<i>pn.</i> pneumatophore
<i>ch. r.</i> = radial chamber	<i>ps.</i> = pneumatosac
<i>cl. n.</i> = swimming bell	<i>res.</i> = reservoir
<i>cl. r.</i> = radial chamber	<i>s. circ.</i> = circular sinus
<i>ect.</i> = ectoderm	<i>si. v.</i> = stigma
<i>ect. int.</i> = internal ectoderm	<i>sph.</i> = sphincter of stigma
<i>ect. s.</i> = secondary ectoderm	<i>st.</i> = stigma
<i>end.</i> = endoderm	<i>t.</i> = tentacle with tentilla
<i>end. int.</i> = internal endoderm	<i>tr.</i> = trunk or stem of colony.
<i>ent.</i> = funnel	