

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 HYDROSTATICA* (FORSKÅL, 1775),
par E. LELOUP (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 gastrovasculaire 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'accoler 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 MATÉRIEL. — 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^{er} 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 aérifère, 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 bourrelet 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-

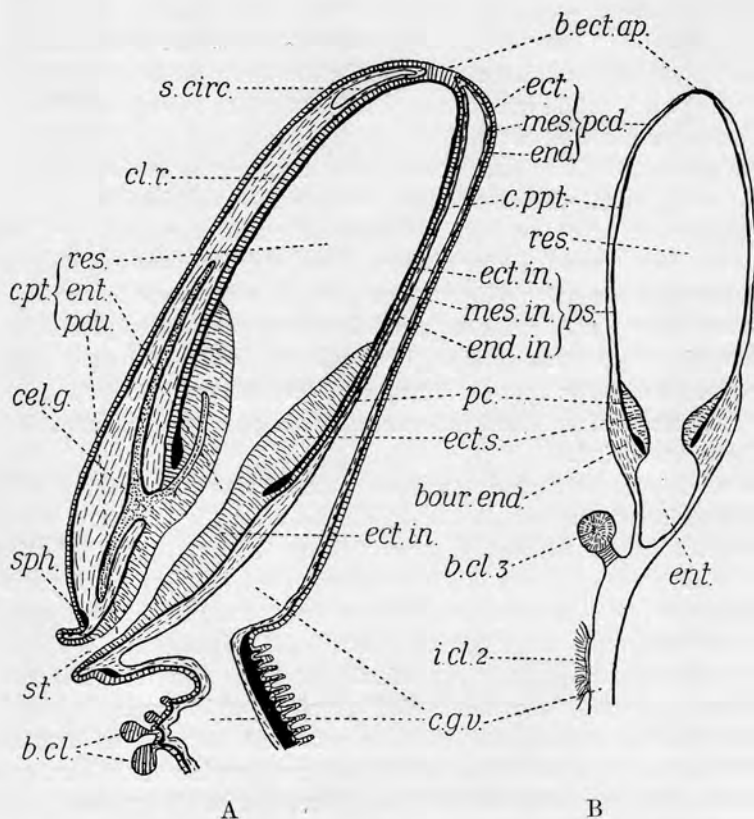
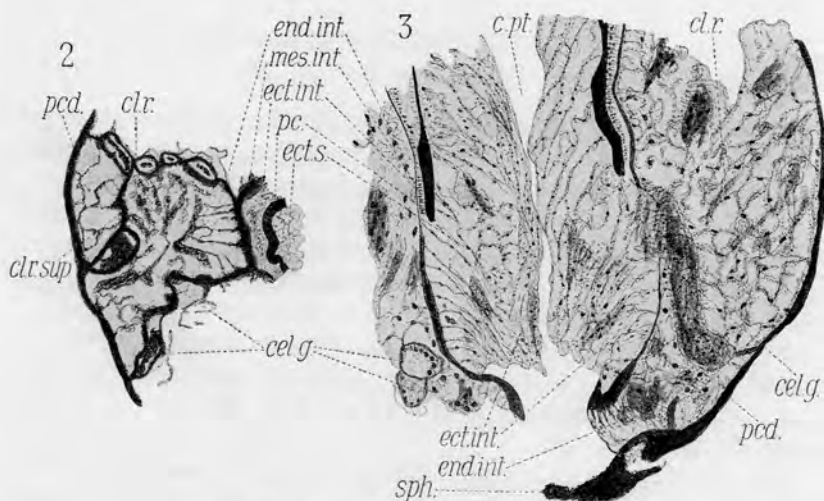


Fig. 1. — Dessins semi-schématiques représentant le flotteur d'une colonie, A : adulte $\times 13,5$, B : jeune $\times 57$.

b. cl. : bourgeon cloche natatoire — *b. cl. 3* : bourgeon 3^{me} 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 péri-pneumatique — *ect.* : ectoderme — *ect. int.* : ectoderme interne — *ect. s.* : ectoderme secondaire — *end.* : endoderme — *end. int.* : endoderme interne — *ent.* : entonnoir — *i. cl. 2* : insertion 2^{me} 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 mésoglée 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 radiaire supplémentaire (*cl. r. sup.*).

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

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

mésoglée. Ces cloisons verticales prennent naissance au niveau de l'entonnoir mais elles n'atteignent pas le pôle apical : la cavité péripneumatique se trouve ainsi subdivisée en loges ou chambres radiaires (*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 radiaire, on remarque une cavité

tubulaire qui s'insinue dans la cloison. Ces cavités contiennent des syncytiums de cellules géantes, très granuleuses (*cel. g.*), à fonction physiologique énigmatique. Ces syncytiums, 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.

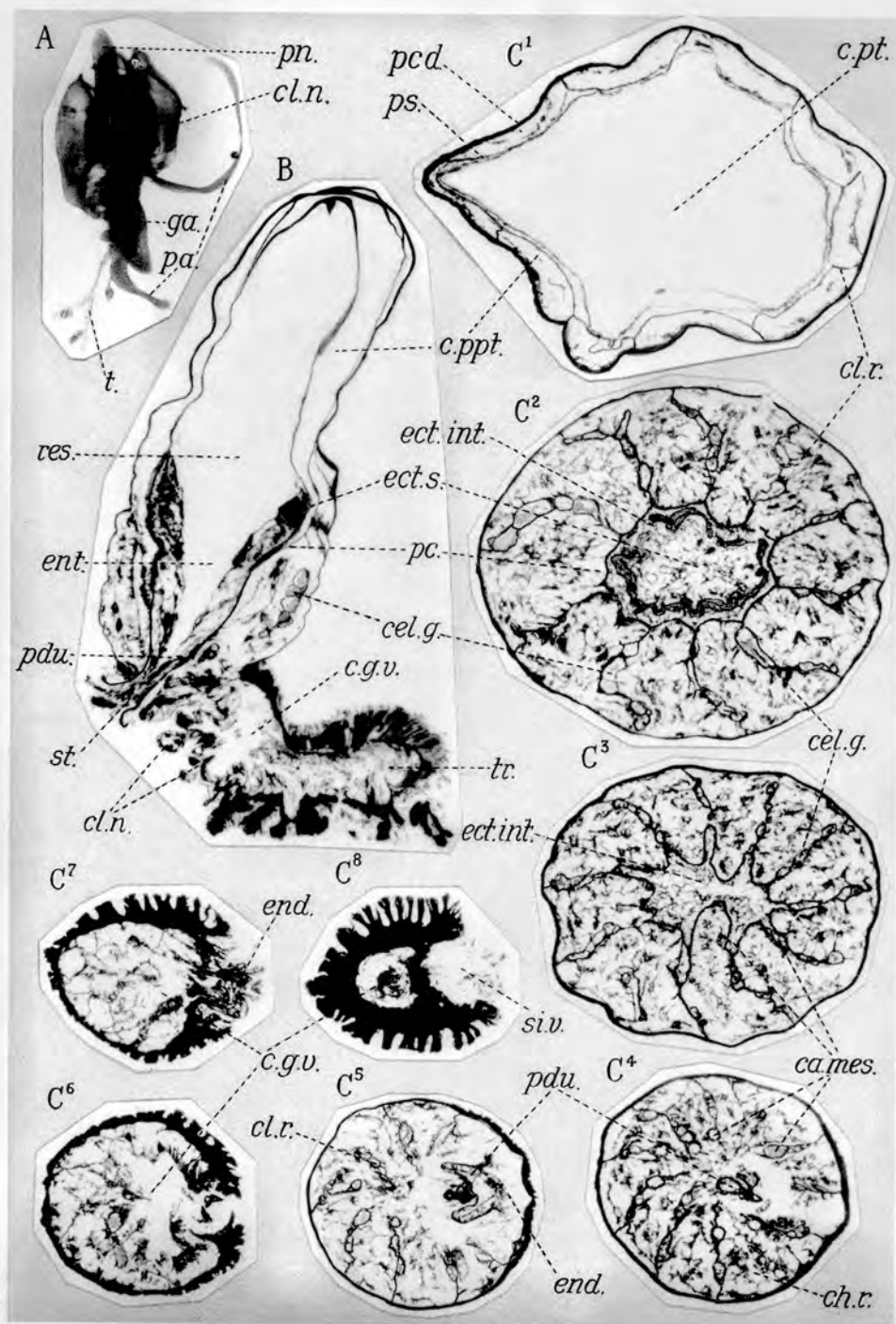
LA STRUCTURE DU PNEUMATOPHORE CHEZ UNE PHYSOPHORE JEUNE.

ORIGINE ET MATÉRIEL. — 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 stigmat. Cependant la déviation du



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

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. C²) et 11 en-dessous (Pl. I, fig. C³), 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 pneumatocyste.

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 mésoglérique 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 mésoglérique 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 Partien 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'existait 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 stigmat.

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 discoïdal a chassé le liquide gastrovasculaire vers le sommet de la colonie et, par la déchirure existant au niveau du stigmate, l'endoderme 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 radiaires 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'accoler 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 *Veella 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. Schnei-

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 Auronectides.

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. Grundriss 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 — C¹: au milieu du pneumatocyste — C²: à la base du pneumatocyste — C³: dans l'entonnoir, sous le pneumatocyste — C⁴: au niveau du pneumatoducte — C⁵: au-dessus du stigmate — C⁶: vers le milieu du stigmate — C⁷: dans le stigmate, sous le pneumatoducte, avec évagination d'endoderme gastrovasculaire — C⁸: au sommet de la tige, au-dessus des cloches nata-toires.

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

GOEMAERE, Imprimeur du Roi, Bruxelles.