

POLYCYCLA (URCEOLARIA) SYNAPTAE CUÉNOT.

par

E. Fauré-Fremiet et A. Czapik

Station Biologique de Roscoff.

Résumé

Parmi les caractères morphologiques de *Polycycla (Urceolaria) synaptae* Cuénnot il faut insister sur la présence, dans la cupule adhésive, d'une scopula de cils vibratiles actifs. Cette particularité distingue cette espèce des autres Urcéolarides, et montre que la spécialisation restrictive de l'aire thigmotactique des Peritrichida reste réversible au cours de la diversification des formes de ce groupe.

I. HISTORIQUE.

Examinant, en 1891 et 1892, les Protozoaires commensaux ou parasites des Echinodermes, Cuénnot décrit, sous les noms de *Urceolaria*, puis de *Cyclochaeta synaptae*, un Péritrichie endocommensal des Synaptes. Reprenant, en 1912, l'étude de cet Infusoire, Cuénnot reprend la dénomination générique d'*Urceolaria*; il précise les caractères morphologiques généraux de cet Infusoire ainsi que sa localisation dans l'intestin du Synapte, dans la région digérante et absorbante de celui-ci, au milieu des grains de sable; *Urceolaria synaptae* se rencontre principalement chez *Synapta inherens* et *galliennei* sur les plages de Roscoff, de Guernesey et d'Arcachon; il paraît être plus rare chez *Synapta digitata*.

Urceolaria synaptae est l'objet d'une nouvelle étude poursuivie en 1913, à Roscoff, par Cosmovici; cet auteur le compare au *Trichodinopsis paradoxa*; il précise différentes caractéristiques de sa structure et met en évidence la présence de cils vibratiles au fond de la cupule adhésive; il insiste sur le fait que ce sont des cils vrais sans aucune confusion possible avec des Spirilles ou des Spirochètes, comme il en existe sur la surface de *Trichodinopsis paradoxa*.

Colwin 1944, observe une espèce étroitement comparable chez *Thyone briareus*; il lui reconnaît deux sortes d'individus différant par la taille; le macronucléus est en forme de haricot, ce qui différencie cette espèce de l'*Urceolaria synaptae*; mais comme chez cette dernière: « Many cilia arise from the concave surface of the disc constituting the only general cilia of the body surface ». Usant seulement d'un point d'interrogation, Colwin n'a pas reconnu par une dénomination spécifique les caractères particuliers de son *Urceolaria*.

En révisant, en 1963, la systématique des Urceolaridae, Raabe pense que l'*Urceolaria synaptae* de Cuénnot doit être rattaché au genre *Polycycla* créé par Poljansky en 1951 pour une forme assez voisine trouvée dans l'intestin d'une Holothurie ; nous reviendrons plus loin sur le bien-fondé de cette considération, malgré les critiques formulées par Haider 1964.

II. MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

Les Synaptes provenant des plages de Roscoff ont été disséqués dans l'eau de mer filtrée ; les Ciliés, libérés par l'ouverture de l'intestin, étaient recueillis avec une pipette fine, rassemblés avec une petite quantité d'eau de mer dans des salières où ils étaient fixés soit par le liquide de Bouin soit par celui de Champy, rapidement remplacé par la solution de da Fano salée. L'appareil nucléaire était mis en évidence par la réaction de Feulgen. L'Infraciliature et la ciliature elle-même étaient imprégnées soit par la technique au nitrate d'argent selon Chatton et Lwoff, soit par la méthode de Bodian au protéinate d'argent utilisée selon Kozloff. L'armature de la cupule adhésive était colorée par le bleu de bromophénol mercurique (réactif des protéines) selon Mazia et Alfert, après cytolysse partielle provoquée par l'action de l'eau distillée sur les Ciliés vivants.

III. DESCRIPTION DE POLYCYCLA SYNAPTAE.

La forme générale de l'Infusoire est approximativement conique, la base antapicale étant occupée par la cupule adhésive bordée par la couronne ciliaire locomotrice proprement dite ; au-dessus de celle-ci, et nettement séparée, s'observe une autre frange ciliaire constituée principalement par des sortes de cirres. La hauteur du corps est d'environ 80 μ et le diamètre de la cupule d'environ 50 μ .

L'armature squelettique de la cupule adhésive comporte d'abord la couronne striée constituée par une série de courtes fibres radiales, ou fibres coronales, longues d'environ 5 à 6 μ ; immédiatement au-dessous de celle-ci se trouve l'anneau segmenté constitué par une série de pièces segmentaires partiellement emboîtées les unes sur les autres à la manière des tuiles romaines (Fig. I, 4) ; cette structure est caractéristique des *Urceolaria* proprement dites ; la nature protéique de ces segments est attestée par leur coloration au bleu de bromophénol mercurique (voir Fauré-Fremiet et Thaureaux 1944). Cuénnot compte une trentaine de segments ; nous en comptons de 30 à 36 suivant les individus examinés.

La ciliature somatique comprend les franges locomotrices constituées, comme chez la plupart des Trichodines et des Urceolaires (voir Favard, Carasso et Fauré-Fremiet 1963), par trois ceintures ciliaires superposées et par la scopula proprement dite.

Chez *Polycycla synaptae*, la ceinture ciliaire antérieure est nettement séparée de la frange moyenne par un espace large d'environ une quinzaine de microns ; elle est constituée par une série de pin-

ceaux ciliaires étroits, comparables à de petits cirres (Fig. I, 1 et 2, Fa) ; c'est cette disposition qui a conduit un instant Cuénot 1891, à rattacher cette espèce au genre *Cyclochaeta*. La ceinture moyenne (Fig. I, 1, 2 et 3, Fm) paraît être de beaucoup la plus importante, au point de vue structural comme au point de vue fonctionnel ; large

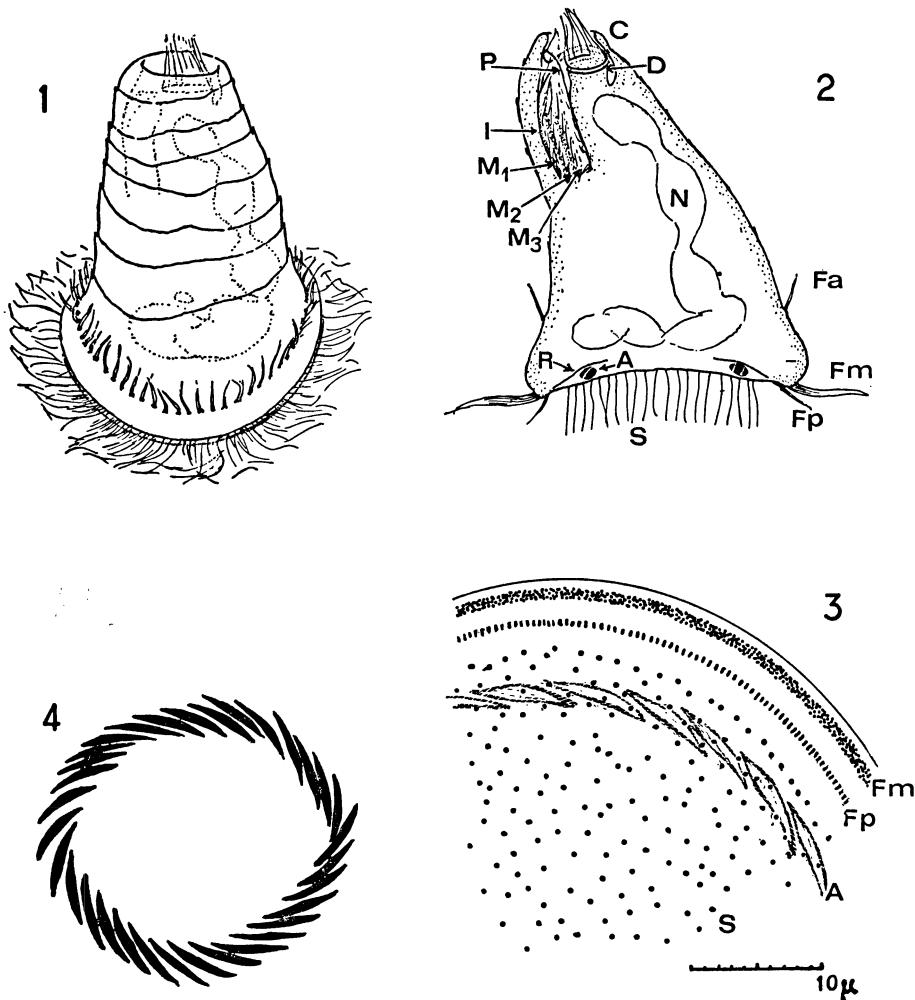


FIG. I

1. Aspect de *Polycycloa synaptae* vue par le pôle apical ; la partie antérieure du corps montre les replis cuticulaires ; au-dessous de ceux-ci, la frange annulaire antérieure montre ses pinceaux ciliaires ; un peu plus loin, la frange vibratile moyenne délimite le bord de la surface adhésive.

2. Coupe schématique longitudinale.

C, collerette ; D, disque épistomien ; I, infundibulum prébuccal ; P, membrane vibratile parorale ; M₁, M₂, M₃, membranelles adorales ; Fa, frange ciliaire antérieure ; Fm, frange ciliaire moyenne ; Fp, frange ciliaire postérieure ; S, scopula ; A, coupe transversale de l'anneau segmenté ; R, fibre radiaire.

3. Vue d'un secteur de la cupule adhésive après imprégnation argentique.

Fm, infraciliature de la frange moyenne montrant les cinétosomes serrés sans ordre apparent ; Fp, infraciliature de la frange postérieure ; S, infraciliature de la scopula ; A, anneau segmenté vu par transparence.

4. Anneau segmenté coloré par le bleu de bromophénol mercurique (décalqué sur une microphotographie).

de près de $1\text{ }\mu$, elle est constituée par de très nombreux cils, serrés les uns contre les autres, cohérents et formant une membrane ondulante large et continue. La ceinture postérieure (Fig. I, 2 et 3, Fp) (frange interne, selon J. Lom 1958), est située immédiatement après et en dedans de la frange moyenne, c'est-à-dire sur le bord de la cupule adhésive ; ses constituants ciliaires sont difficiles à observer sur l'animal vivant ; peut-être s'agit-il des cils courts dont l'insertion est marquée par les imprégneries argentiques comme autant de petits traits séparés les uns des autres par un espace inférieur à un demi-micron (Fig. I, 3, Fp).

La scopula proprement dite occupe, à l'intérieur de la ceinture postérieure, presque toute la surface du disque adhésif ; elle est constituée par des cils relativement longs, flexueux, mobiles, assez espacés et distribués d'une manière tout à fait irrégulière (Fig. I, 3, S) ; leur nombre total doit être de l'ordre du millier.

La disposition du péristome (Fig. I, 2) est assez particulière en ce sens que l'extrémité apicale de l'Infusoire, fortement rétrécie, est limitée par une lèvre circulaire C et que le disque épistomien D reste généralement enfoncé au-dessous du niveau de celle-ci. L'infundibulum I est un canal approximativement cylindrique, large d'environ $6\text{ }\mu$ et long d'une quinzaine de μ ; il ne paraît pas se terminer, comme chez les autres Périthriches, par un entonnoir pharyngien au niveau duquel se forment les vacuoles alimentaires ; celles-ci, par ailleurs, sont très peu nombreuses ou semblent même faire défaut, conformément aux premières indications données par Cuénot.

La ciliature péristomienne paraît être disposée suivant le type défini par J. Lom 1963 chez les Périthriches fixés, plutôt que suivant le mode simplifié observé par le même auteur chez les Urcéolaires. Il semble d'une part (Fig. I, 2) que la membrane parorale P (haplocinétie notée H par J. Lom) décrive une large boucle au moment où elle s'écarte de la polycinétie, en contournant l'ouverture de l'infundibulum avant de plonger dans celui-ci ; d'autre part la polycinétie M₁ (notée P, par J. Lom) est accompagnée, dans son trajet, sur la paroi infundibulaire, par les deux membranelles adorales M₂ et M₃ demeurées apparemment distinctes.

La membrane parorale et les trois membranelles adorales se reconnaissent au fond de l'infundibulum dont elles suivent approximativement les génératrices. Peut-être amorcent-elles une fraction de spires au niveau buccal mais l'image est compliquée par le bord des membranelles vibratiles qui dessinent elles-mêmes comme un rideau ondulé. L'haplocinétie parorale et la polycinétie adorale M₁ restent seules parallèles l'une à l'autre, à l'extrémité antérieure de l'infundibulum ; elles dessinent alors un coude en s'incurvant vers la droite et contournent le disque épistomien toujours très étroit ; autour de celui-ci, l'une et l'autre portent des cils longs, apparemment immobiles et qui font saillie au-dessus du niveau de la lèvre marginale péristomienne ; par contre, les membranes vibratiles situées à l'intérieur de l'infundibulum, montrent un mouvement continual d'ondulation.

La surface du corps de l'Infusoire, comprise entre la ceinture ciliaire antérieure et la lèvre péristomienne, porte toute une série de points argyrophiles irrégulièrement distribués ; ceux-ci représentent, très probablement, les micropores déjà décrits chez un *Epistylis* et

chez les Trichodinides par Fauré-Fremiet, Carasso et Favard, 1962. Cette même région du corps est marquée (Fig. I) par sept à neuf stries annulaires irrégulièrement marquées, irrégulièrement espacées et correspondant à autant de minces et peu profonds replis de la cuticule dirigés vers le pôle apical. Ces replis correspondent à ceux qui, beaucoup plus nombreux et notamment plus profonds, caractérisent le *Trichodinopsis paradoxa* et à l'intérieur desquels sont insérés, chez ces Ciliés, les Spirochètes qui leur font un revêtement pseudociliaire.

Z. Raabe 1961 a signalé chez *Urceolaria patellae* Cuénat, imprégné à l'argent, la présence, inhabituelle chez les Urceolarides, de cercles parallèles transversaux, au nombre de 20 environ, sortes de fibres annulaires rapprochées de $1,5 \mu$ et rappelant la structure de la cuticule chez les Péririches sessiles ; par contre, le corps des espèces appartenant au genre *Trichodina* ne montre rien de comparable. L'un de nous a vérifié cette particularité de l'*Urceolaria patellae* en opposition avec le cas de *Trichodina urinicola* dont l'étude au microscope électronique (Favard, Carasso et Fauré-Fremiet 1963) montre un revêtement cuticulaire lisse sur le pourtour du corps. On notera cependant que la surface centrale de la cupule adhésive montre, dans ce cas, une structure complexe, la membrane cuticulaire externe étant ici, comme chez les *Epistylis*, *Vorticella*, *Carchesium* et *Zoothamnium*, séparée de la membrane plasmatische par une double pellicule interne, délimitant des espaces vésiculaires aplatis. Il s'ensuit que le caractère particulier montré par la surface des *Trichodina* n'est pas en opposition avec un type de structure superficielle très répandu chez les Péririches fixés, mais apparaît plutôt comme une simplification de ce type (1). Il est donc normal de retrouver, chez quelques représentants de la famille des Urceolarinae, des plissements de la cuticule que l'on peut considérer comme une sorte d'exagération de la structure fondamentale. A cet égard, on peut supposer avec Z. Raabe, que les *Urceolaria* sont de caractère primitif par rapport aux *Trichodina* si l'on admet que les unes et les autres dérivent de Péririches sessiles dont les migrants se seraient différenciés comme épibiontes mobiles.

L'appareil nucléaire de *Polyclala synaptae* comporte un macro-nucléus en chapelet, allongé longitudinalement et constitué par cinq à six nodules reliés les uns aux autres par des isthmes épais ; à côté de ce macronucléus se trouve un micronucléus adjacent. Au moment de la bipartition, le chapelet se condense en une masse épaisse et cylindroïde.

IV. DISCUSSION.

On connaît, chez les Péririches de la famille des Urceolaridae, plusieurs cas de parasitisme interne ; ce sont, d'une part, quelques espèces des genres *Trichodina* et *Vauchomia* qui vivent dans l'appareil urinaire des Batraciens et des Poissons et, d'autre part, des espèces

(1) On notera que, chez les *Opercularia*, l'espace qui sépare les lames cuticulaires n'est plus que virtuel et que les crêtes annulaires sont marquées par l'existence de fibrilles annulaires ectoplasmiques.

telles que *Trichodinopsis paradoxa* qui parasite l'intestin du Mollusque prosobranche terrestre : *Cyclostoma elegans*, puis l'*Urceolaria synaptae* Cuénot et la *Polycycla discomorpha* Poljansky qui parasitent le tube digestif des Echinodermes du groupe des Holothurides.

La question se pose de savoir si *Trichodinopsis paradoxa* doit être transféré dans le genre *Polycycla*, selon Haider, ainsi que l'*Urceolaria synaptae* Cuénot, comme le propose Raabe ; malgré les affinités indiquées par Cosmovici, ces deux espèces diffèrent suffisamment l'une de l'autre pour être classées dans deux genres différents. A cet égard, l'aspect annelé du corps d'*Urceolaria synaptae*, dû à la présence des replis cuticulaires espacés, justifie son rattachement au genre *Polycycla*, proposé par Raabe et que nous avons adopté ici.

Les caractéristiques de *Polycycla synaptae* sont :

1° L'immobilité des cils péristomiens et l'absence de vacuoles alimentaires, ce qui laisse supposer, avec Cuénot, une alimentation du type osmotrophe.

2° Un appareil adhésif du type *Urceolaria* mais portant, sur toute la surface interne de la cupule, le revêtement ciliaire signalé par Cosmovici et par Colwin. Or il s'agit bien ici de cils vibratiles proprement dits et Cosmovici considère leur présence comme l'expression d'un caractère ancestral. Il s'agit, en fait, d'une scopula tout à fait typique, beaucoup moins différenciée que chez la grande majorité des Peritrichida, puisque les cils qui la constituent ont conservé leur mobilité.

Déjà Favard, Carasso et Fauré-Fremiet 1963, ont signalé, chez *Trichodinopsis*, la présence d'un cercle ciliaire sous le disque adhésif (Pl. 10, fig. D) et, chez *Trichodina urinicola*, la présence de cinétosomes non cilifères disposés sous la cuticule dans une région centrale du disque (Pl. 6, fig. a et b) ; dans l'un et l'autre cas, les cils ou les cinétosomes observés représentent une scopula vestigiale (1).

La présence chez *Polycycla synaptae*, de cils vibratiles occupant toute la surface de la cupule adhésive, montre que les différenciations restrictives qui modifient et simplifient la structure ciliaire en rapport avec la fonction fixatrice et l'organogenèse des structures thigmotactiques correspondantes, sont des processus réversibles, puisqu'une ciliature fonctionnellement normale peut, en quelque sorte, réapparaître chez des espèces cependant très différencierées.

C'est dans ce sens que l'on pourrait, avec Cosmovici et avec Colwin, considérer la ciliature scopulienne de *P. synaptae* comme l'expression d'un caractère ancestral. Rappelons ici que, après la remarquable étude de Jiri Lom 1964, l'un de nous est revenu tout récemment encore (Fauré-Fremiet 1965) sur les caractères morphologiques qui rapprochent les Peritrichida de Ciliés holotriches Tetrahymenina, voisins des Thigmotrichida.

(1) On remarquera ici que le terme « scopula » a été abusivement appliqué par quelques auteurs, à la ceinture ciliaire locomotrice des Urceolarides.

CONCLUSIONS

Polycycla synaptae Cuénot se caractérise :

- 1° par la présence des replis cuticulaires transversaux donnant au corps de l'Infusoire un aspect annelé ;
- 2° par la séparation et l'isolement de la ceinture antérieure de la frange ciliaire locomotrice ;
- 3° par la structure particulière de l'appareil adoral et de l'infundibulum prébuccal ;
- 4° par la présence d'une scopula typique mais largement développée et constituée par un millier de cils normaux capables de mouvements actifs.

Summary

One of the morphological characteristics of *Polycycla synaptae* is the presence of numerous motile cilia covering the central surface of the adhesive disc. This fact shows that, among the Peritrichida, the restrictive specialization of the thigmotactic area (the scopula) can be reversed during the course of evolution and specific diversification.

Streszczenie

Orzełek z grupy Peritrichida żyjący jako komensal w przewodzie pokarmowym strzykwy *Synapta inherens* i *S. galliennei* został znaleziony przez Cuenoła w okolicach Roscoff i opisany początkowo pod nazwą *Urceolaria synaptae* a następnie *Cyclochaeta synaptae*. Obecnie okazało się, że ma on pewne cechy morfologiczne, na podstawie których należy zaliczyć go do rodzaju *Polycycla* a mianowicie ciało jest tu pierścieniowane, dzięki występowaniu poprzecznych fałdów kutikalarnych. *Polycycla synaptae* odznacza się następującymi cechami : rzęski adoralne są nieruchome ; nie ma wodniczek pokarmowych, co wskazuje na odżywianie się drogą osmozy ; przedni pas rzęsek jest oddzielony od pasa motorycznego ; w obrębie aparatu czepnego typu *Urceolaria* występuje scopula złożona z rzęsek wibrujących, aktywnych. Ta ostatnia cecha odróżnia ten gatunek od innych przedstawicieli Urceolariidae i świadczy, że specjalizacja strefy tigmotaktycznej u Peritrichida pozostaje odwracalna w ciągu różnicowania się poszczególnych form.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- COLWIN, L.H., 1944. — Binary fission and conjugation in *Urceolaria synaptae* (?) type II (Protozoa Ciliata) with special reference to the nuclear phenomena. *J. Morphol.*, 75, pp. 203-249.
- COSMOVICI, N.L., 1913. — Contribution à l'étude de l'*Urceolaria synaptae* (Cuénot). *Mém. Soc. Zool. France*, 26, pp. 191-196.
- CUÉNOT, L., 1891. — Protozoaires commensaux et parasites des Echinodermes (Note préliminaire). *Rev. Biol. Nord-France*, 3, pp. 285-300.
- CUÉNOT, L., 1892. — Commensaux et parasites des Echinodermes. *Rev. Biol. Nord-France*, 5, pp. 1-23.
- CUÉNOT, L., 1912. — Contribution à l'étude de la faune du bassin d'Arcachon. V. Echinodermes. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 14, pp. 17-127.
- FAURÉ-FREMIET, E. et THAUREAUX, J., 1944. — Protéines de structure et cytosquelette chez les Urceolariides. *Biol. Bull.*, 78, pp. 143-156.

- FAURÉ-FREMIET, E., FAVARD, P. et CARASSO, N., 1962. — Etude au microscope électronique des ultrastructures d'*Epistylis anastatica* (Cilié Péritrichie). *J. Microscopie*, 1, pp. 287-312.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1965. — Morphologie comparée des Ciliés Peritrichida. *Progress in Protozoology*. « Abstr. of papers read at the second Internat. Conf. on Protozoology ». Excerpta Medica Foundation, Series n° 91.
- FAVARD, P., CARASSO, N. et FAURÉ-FREMIET, E., 1963. — Ultrastructure de l'appareil adhésif des Urceolaires (Ciliés Péritriches). *J. Microscopie*, 2, pp. 337-368.
- HAIDER, G., 1964. — Monographie der Familie Urceolaridae. *Parasitologische Schriftenreihe*, Heft 17, 251 pp.
- LOM, J., 1964. — The Morphology and Morphogenesis of the Buccal Ciliary Organelles in some Peritrichous Ciliates. *Arch. Protistenk.*, 107, pp. 131-162.
- RAABE, Z., 1961. — On the unknown cortical structure in *Urceolaria*. *Acta parasitologica polonica*, 9, pp. 153-160.
- RAABE, Z., 1963. — Systematics of the family Urceolaridae Dujardin 1841. *Acta Protozoologica*, 1, pp. 121-138.
- STEIN, G.A., 1961. — On the systematics of Urceolaridae. *Zoologiceskij Journal*, 40, pp. 1137-1142.