

Formation des cœnobies chez les *Polyclinidae* :

[*CIRCINALIUM CONCRESCENS* (GIARD)
= *SIDNYUM TURBINATUM* (SAVIGNY),
var. *CONCRESCENS* (GIARD)]

PAR

PAUL BRIEN

(Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences, Univ. Libre de Bruxelles)

La reproduction asexuée a souvent pour conséquence la formation de colonies. L'individu fondateur d'une colonie animale peut être issu de l'œuf. C'est un oozoïde. Par bourgeonnement il donne les blastozoïdes qui constitueront la colonie. (Hydroïdes, Éponges, Tuniciers, etc.)

Chez les Bryozoaires, l'organisme fondateur issu de l'œuf, quelle que soit la complexité de la larve, n'est jamais qu'un cystide, le premier cystide de la colonie. Le premier polypide naît par bourgeonnement de la paroi de ce cystide initial, si bien que dans une colonie de Bryozoaires les polypides sont tous des blastozoïdes.

L'oozoïde peut être moins important encore dans l'édification de la colonie, c'est le cas pour les Pyrosomes où l'embryon se strobilise au cours de son développement, si bien que l'œuf donne en dernière analyse, non un oozoïde fondateur, mais quatre blastozoïdes fondateurs de la colonie. Dans une colonie de Pyrosomes, tous les individus sont des blastozoïdes.

Fréquemment enfin, la colonie animale s'édifie directement à partir de blastozoïdes sans intervention de la reproduction sexuée. Il en est ainsi pour les organismes coloniaux présentant des bourgeons hivernants : les Spongillidae formant des gemmules, les Bryozoaires Phylactolémates produisant des statoblastes, les Gymnolémates dulcicoles

ayant des hibernacula, les Tuniciers à bourgeons dormants (*Stolonica*, *Heterocarpa*, *Diazonidae*, *Clavelinidae*, *Polyclinidae* etc.).

. . .

On distingue une colonie d'une société animale par le fait que dans la première les organismes ont entre eux des rapports physiologiques, tandis que dans une société, les individus sont libres de tous liens matériels : " Une société est faite d'individus et l'individu n'existe que libre de tout lien matériel ; dès que se produit une liaison matérielle, une dépendance physiologique, l'individu disparaît car les conditions de vie changent entièrement " (1).

Cependant si l'on essaye de comprendre le mécanisme de la formation d'une société animale, on est amené à constater que les animaux sociaux sont groupés non par des facteurs qui leur sont extérieurs (le besoin de nourriture, le courant d'eau, le mouvement des marées, du vent, etc.) mais par un phénomène d'ordre psychologique ou plus exactement une nécessité inéluctable comparable à un tropisme qui les pousse à se rechercher au point que loin de son groupe, l'animal social ne peut vivre : c'est l'interattraction dont parlent RABAUD (2) et PICARD (3).

Cette interattraction initiale à toute formation sociale peut être renforcée par des facteurs adjuvants, l'origine familiale, la nidification, les rapports trophiques des membres de la société, un état de conscience sociale. Elle entraîne alors inévitablement entre les individus une interaction qui fait que la société est une synthèse dont les propriétés sont irréductibles aux propriétés des éléments qui la constituent. " Ce n'est pas la somme de ses membres, c'est l'ensemble que ceux-ci constituent avec tous les rapports sociaux dont ils sont les termes ". " Les membres d'une société ne sont pas interchangeables ". " Dans une société l'état de chaque individu est à chaque instant déterminé plus ou moins par ses relations avec les autres " (DUPRÉEL) (4).

En résumé l'interaction crée entre les individus sociaux une coor-

(1) E. RABAUD. — Les origines de la Société. Centre International de Synthèse. Renaissance du livre, Paris, 1931.

(2) E. RABAUD. — Phénomène social. *Bull. Biol. France-Belgique*. T. LXIII, 1929.

(3) F. PICARD. — Les Phénomènes sociaux chez les animaux. Collection Arm. Colin, Paris, 1933.

(4) E. DUPRÉEL. — Traité de Morale. Faculté de Philosophie et Lettres de l'Université libre de Bruxelles, 1932.

dination qui limite l'individualité de chacun en fonction de l'harmonie de l'ensemble.

Dans une colonie les liens physiologiques qui unissent les membres de celle-ci, concourent plus intensément encore à l'effacement de l'individualité de chacun de ceux-ci. Ils peuvent être ramenés à la valeur de simples organes dans une colonie fortement coordonnée. Mais la limitation de l'individualité est bien variable et présente tous les degrés selon les formes coloniales ou les groupes zoologiques ; elle ne peut servir à distinguer radicalement une société d'une colonie.

Dans une colonie il est vrai, les individus présentent une continuité organique qui la distingue fondamentalement d'une société.

Mais sous ce rapport encore les intermédiaires ne manquent pas entre l'une et l'autre. Il est des colonies où les individus tout en étant réunis par des liens matériels conservent cependant une individualité morphologique et physiologique parfaite.

Les *Polyclinidae*, parmi les Tuniciers, nous en offrent un exemple typique.

*
* * *

J.-C. SAVIGNY (1), MILNE-EDWARDS (2), GIARD (3), KOWALEWSKY (4), LAHILLE (5), CAULLERY (6) et tous les Ascidiologues qui, après eux, en ont fait l'étude, ont bien décrit les colonies de *Polyclinidae*. Les Ascidiozoïdes sont groupés en grand nombre dans une tunique commune. Ils n'y sont pas disposés sans ordre, mais y constituent des coenobies dont l'ensemble forme la colonie. Dans chaque coenobie, les Ascidiozoïdes, disposés verticalement, se tournent le dos, présentent la face endostyloïde à l'extérieur, la face cloacale vers l'intérieur. Le siphon buccal, à bord dentelé, de chaque Ascidiozoïde, s'ouvre à l'extérieur, au niveau de la surface de la tunique

(1) J.-C. SAVIGNY. — Recherches anatomiques sur les Ascidies composées et les Ascidies simples. *Mémoires sur les animaux sans vertèbres*, Paris, 1816.

(2) M. MILNE-EDWARDS. — Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. *Mém. prés. Académie des Sciences*, Paris, 1839-41.

(3) A. GIARD. — Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, vol. I. Paris, 1872-73.

(4) A. KOWALEWSKY. — Über die Knospung der Ascidien. *Arch. Mikr. Anat.*, vol. X. Bonn, 1874.

(5) F. LAHILLE. — *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France*. Toulouse, 1890.

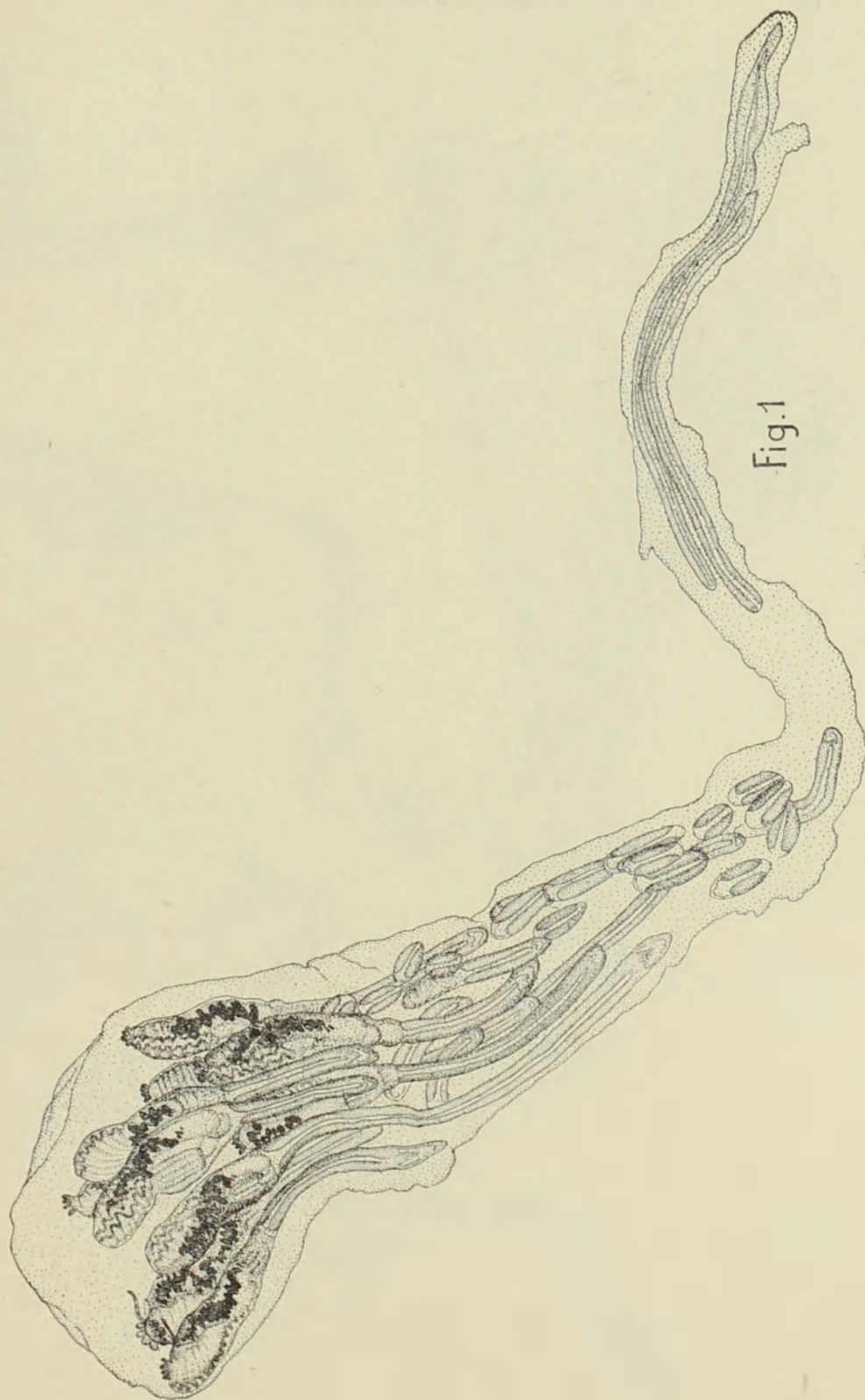
(6) M. CAULLERY. — Contributions à l'étude des Ascidies composées. *Bull. Sc. France-Belgique*, vol. XXVII. Paris, 1895.

commune. Les siphons cloacaux au contraire s'ouvrent dans une cavité cloacale creusée dans la tunique commune. De chaque siphon part une languette anale qui forme, si l'on peut dire, une clef de voûte soutenant le plafond de la cavité cloacale en rapport avec le milieu extérieur par un seul orifice supérieur. Si bien que dans une colonie de *Polyclinidae*, chacune des coenobies se reconnaît extérieurement par un petit cercle d'orifices (siphons buccaux à bord dentelé) entourant un orifice central (ouverture de la cavité cloacale commune). Tel est le cas des *Polyclinum*. Dans certains genres, les *Amaroucium* par exemple, les coenobies s'allongent et se compliquent de telle sorte que les Ascidiozoïdes sont disposés en deux files plus ou moins sinueuses, entre lesquelles s'allonge la cavité cloacale commune à la façon d'un drain ou plutôt d'un égoût collecteur dans lequel s'ouvrent les siphons cloacaux, l'égoût lui-même se déversant à l'extérieur par un seul orifice. Parfois les coenobies sont plus irrégulières encore.

Chez *Circinalium conrescens*, les coenobies sont bien délimitées, quoique constituées d'un nombre parfois considérable d'Ascidiozoïdes.

De plus, les colonies offrent des aspects très variables établissant tous les intermédiaires entre les formes extrêmes représentées par les colonies fixées aux rochers des grèves, et celles adhérant à un support mouvant, les algues ou les zostères. Dans le premier cas, les coenobies sont agglutinées en une colonie massive. Dans le second cas, les coenobies sont parfaitement séparées, et ont la forme générale d'un cône renversé, fixé au support par la pointe. Les coenobies sont pédonculées. Les thorax et abdomens des Ascidiozoïdes y sont logés à l'extrémité libre et renflée, les postabdomens se prolongent parallèlement dans le pédoncule.

Dans ces coenobies, les Ascidiozoïdes sont morphologiquement et physiologiquement indépendants. Ils vivent pour leur propre compte. Ils sont enrobés cependant dans une tunique commune dont la composition est voisine de celle de la cellulose. Cette tunique représente en réalité une sorte de mésenchyme périphérique formé par un transsudat haemocoelien dans lequel émigrent à travers l'ectoderme, par diapédèse, des leucocytes amiboïdes et vacuolaires. Les Ascidiozoïdes baignent donc dans une sécrétion commune qui constitue le seul lien matériel, comme les animaux sociaux sont placés dans une ambiance sociale commune qu'ils créent eux-mêmes et qui les unit.



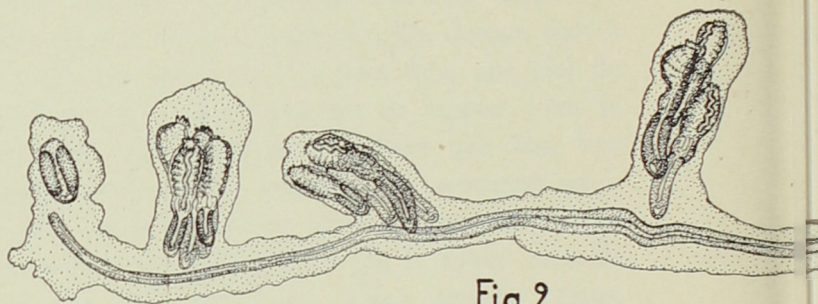


Fig. 2

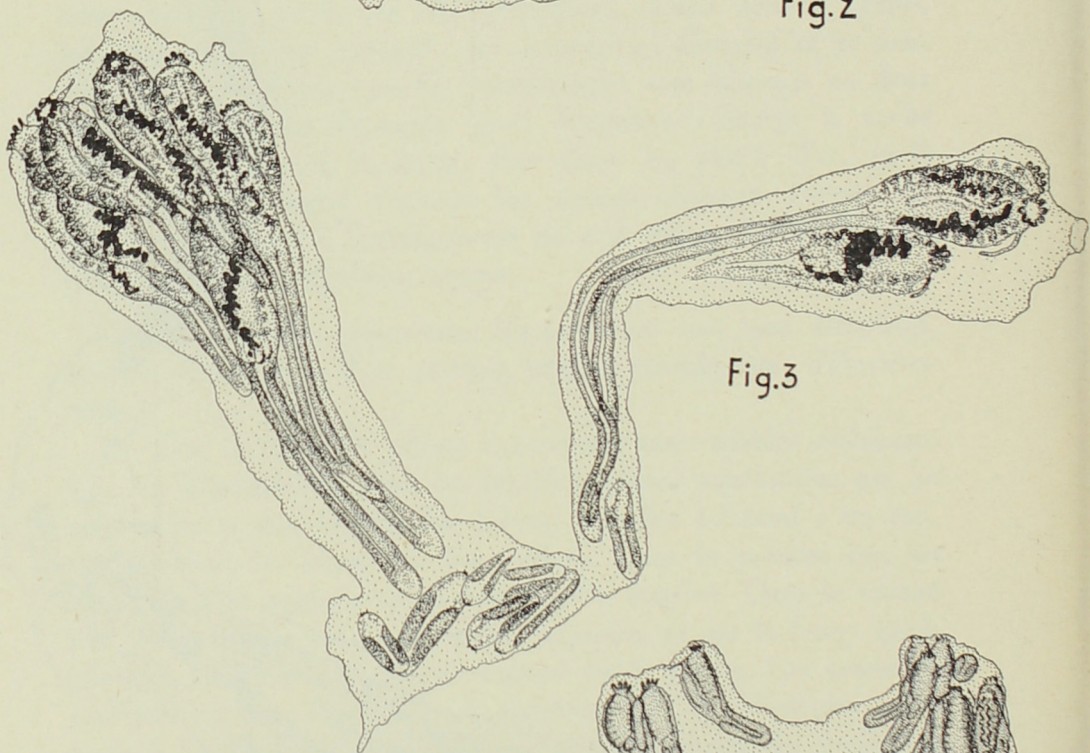


Fig. 3

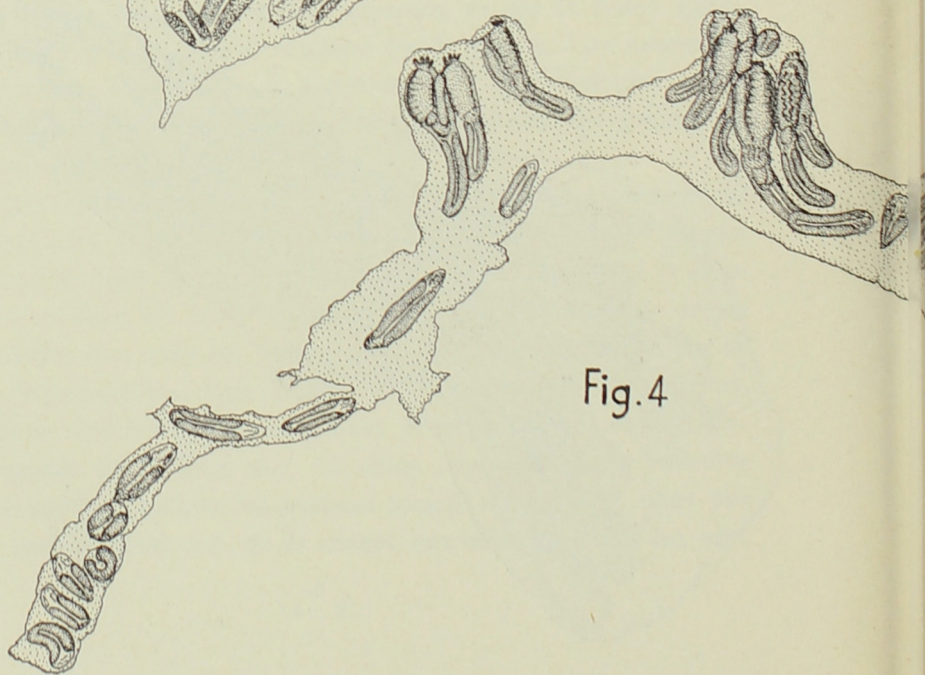
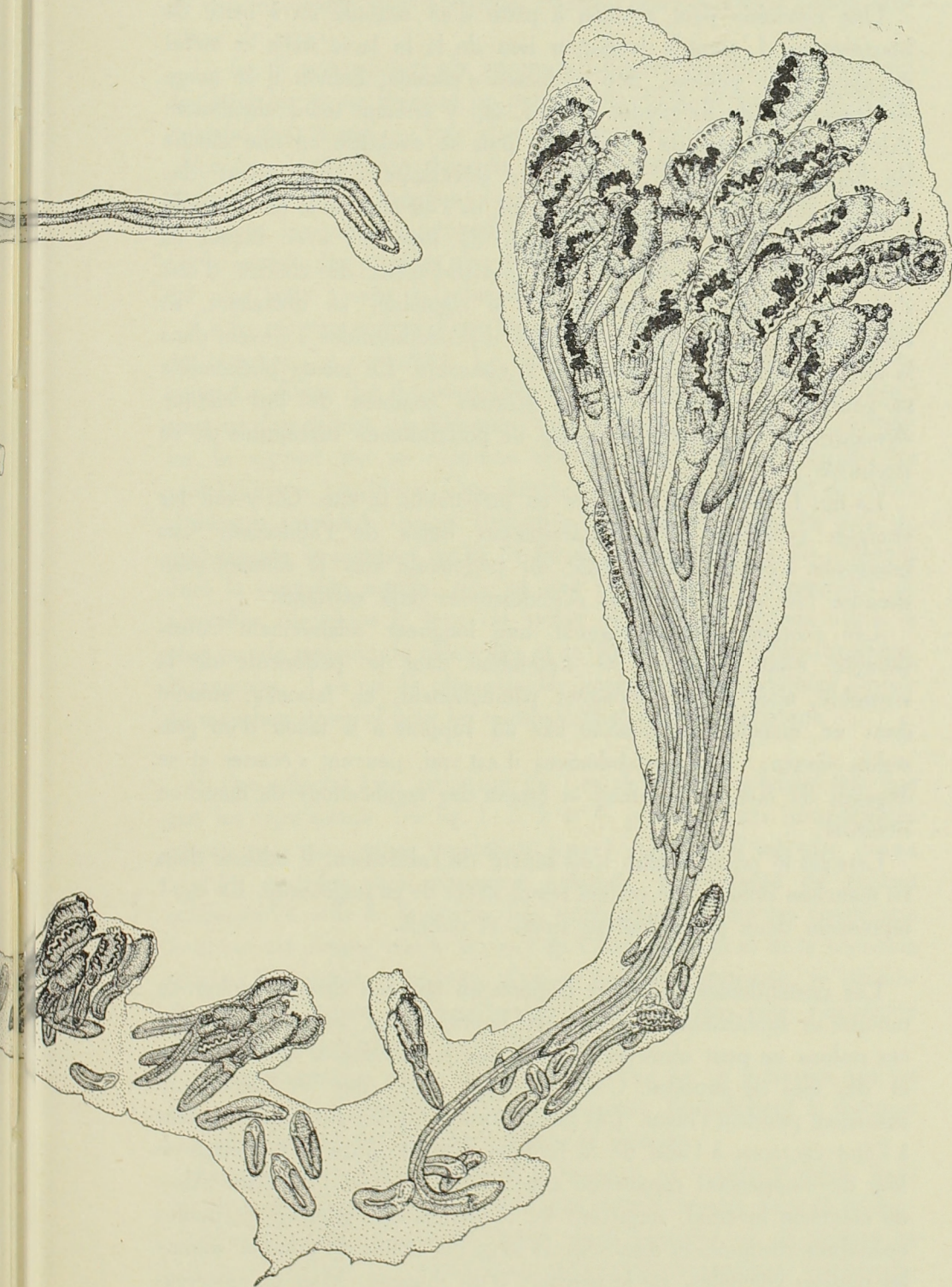


Fig. 4



Une coenobie peut s'édifier à partir d'un oozoïde ou à partir de blastozoïdes. L'oozoïde fondateur issu de la larve fixée et métamorphosée est solitaire. Son abdomen s'allonge, bientôt il se gorge de leucocytes de différentes natures, qui y arrêtent toute circulation. Alors il se détache de l'abdomen, puis se strobilise en une chaîne de bourgeons. Ceux-ci s'isolent, se développent, deviennent des Ascidiozoïdes. Pendant leur croissance, ils s'élèvent de la base vers le sommet pour venir se disposer auprès du fondateur avec lequel ils forment la coenobie initiale. Les postabdomens de chacun d'eux s'allongent dans le pédoncule de la coenobie, se détachent, se strobilisent et de nouvelles générations d'Ascidiozoïdes s'élèvent dans la tunique commune pour accroître la coenobie. Le même phénomène se poursuit sans que je puisse préciser combien de fois chaque Ascidiozoïde est capable d'émettre un postabdomen susceptible de se strobiliser.

La fig. 1 montre une coenobie en préparation in toto. On y voit les strobiles provenant des postabdomens isolés de l'abdomen. Ces bourgeons s'élèvent de la base du pédoncule vers le sommet pour prendre leur place entre les Ascidiozoïdes déjà existants.

Les postabdomens atteignent une longueur relativement considérable. Non seulement ils s'étendent dans le pédoncule de la coenobie, mais ils se prolongent parallèlement, en faisceau, entouré dans un manchon de tunique fixé au support à la façon d'un gros stolon sinueux. Des postabdomens il est vrai, peuvent s'écarter et se dégager du faisceau commun et former des ramifications du manchon stolonial.

Lorsque le postabdomen s'est séparé de l'abdomen, il subsiste dans ce manchon stolonial un certain temps avant de se fragmenter. La fig. 1 représente deux postabdomens isolés et entiers.

Les postabdomens libres et disposés en faisceau dans le stolon de tunique se strobilisent, mais non synchroniquement. Si bien que dans ces stolons on peut observer à la fois des postabdomens encore entiers et des files de strobiles. C'est sous cet aspect que les *Circinalium* subsistent pendant l'hiver. Les postabdomens et les strobiles y restent à l'état de repos à l'abri de la tunique épaisse, jusqu'au printemps où leur développement commence ainsi que CAULLERY l'a décrit. Alors du manchon hivernal, surgissent les Ascidiozoïdes groupés en petites coenobies distinctes et disposées le long du stolon de tunique comme les pousses végétales, sur le parcours d'un rhizome. Mais ce processus

de développement peut s'observer pendant toute la bonne saison sans phase de repos.

La fig. 2 nous montre de jeunes ascidioïdes blastozoïdes provenant des strobiles et se dressant en petites coenobies, le long du manchon stolonial dans lequel un long postabdomen subsiste indivis.

La fig. 3 représente deux de ces coenobies plus développées. La tunique du stolon commun s'est désagrégée de telle sorte que les coenobies deviennent indépendantes. Mais l'une et l'autre se renforcent par la montée des strobiles plus tardifs, nés des postabdomens qui ont été plus lents à subir la scissiparité.

La fig. 4 nous montre d'une façon plus intense les divers processus de formation des coenobies. La coenobie initiale est déjà très importante. La plupart des Ascidiozoïdes régénèrent chacun un postabdomen ; ceux-ci descendent parallèlement dans le pédoncule qui se continue sur le support par un manchon stolonial où s'étaient prolongés des postabdomens parallèles. Ces derniers après s'être séparés de leurs abdomens respectifs se sont strobilisés. Les strobiles sont en voie de régénération et pendant qu'ils évoluent en ascidiozoïdes, ils s'élèvent dans la coenobie souche, s'ils en sort rapprochés, ou constituent de nouvelles coenobies le long du stolon de tunique. Ils sont dans la plus grande majorité du même âge et se développent synchroniquement. Néanmoins, il en est de plus attardés notamment à l'extrémité distale du manchon stolonial pour les raisons rappelées précédemment.

Si l'on réfléchit à ce processus de formation des coenobies tels que que les représentent les fig. 1, 2, 3 et 4, plusieurs faits inexplicables encore mais non moins importants sont à signaler. Il est bien connu que les strobiles sont nettement polarisés. La polarité de chacun correspond à celle de la souche, leur extrémité antérieure qui constituera le thorax est dirigée vers le sommet de l'Ascidiozoïde et de la coenobie souche, l'extrémité postérieure d'où se forment l'abdomen, le postabdomen et l'organe cardiopéricardique est orientée vers l'extrémité distale de l'Ascidiozoïde ou de la colonie.

Cette orientation ne se maintient pas. Au fur et à mesure que les bourgeons se développent, ils se redressent. Ils subissent à distance une attraction qui les déplace à travers la tunique.

Les strobiles qui dans le stolon se trouvent au voisinage de la base du pédoncule de la coenobie, s'élèvent irrésistiblement dans le pédoncule, vers la masse des ascidiozoïdes de la coenobie où ils arrivent au moment même où ils sont au terme de leur développement. Incontestablement

blement donc, une attraction de la coenobie s'est manifestée sans qu'on en connaisse actuellement la nature chimique, pas plus qu'on ne connaît le mécanisme physique du déplacement des strobiles.

Par contre à une certaine distance du pédoncule, les bourgeons ne subissent plus l'attraction de la coenobie souche. Ils se rassemblent en petits groupes. Ils sont donc sous l'influence d'une interattraction réciproque qui disloque la traînée horizontale des strobiles pour les rassembler en petites associations.

Cette interattraction nécessairement de nature chimique et qui se manifeste à distance provoque leur déplacement, tel qu'en se dressant verticalement l'un vers l'autre, ils pivotent de 90°. En même temps une interaction, résultat de cette interattraction, a pour effet de les orienter en coenobies de telle sorte qu'ils se trouvent tous orientés de la même façon les uns par rapport aux autres. Ils se tournent le dos, leur face endostylaire ventrale étant à la périphérie. L'interattraction amène donc entre les Ascidiozoïdes une réelle coordination dans leur position, en même temps que dans leur structure, car un des lobes du siphon cloacal de chacun des Ascidiozoïdes se développe en une languette anale. Les languettes anales des individus de la coenobie se disposent en rosette qui soutient le plafond de la cavité cloacale commune perforée à son sommet d'un orifice d'évacuation.

Il est à remarquer que l'interattraction ne se produit que lorsque les bourgeons ont atteint un certain développement, ou plus exactement se manifeste de plus en plus intensément au cours de leur organogénèse. La constitution de la coenobie se poursuit en même temps que celle de chacun des Ascidiozoïdes. On constate en effet que les strobiles de l'extrémité distale, encore peu développés, ne sont pas encore groupés. D'autre part, les bourgeons les plus tardifs subissent l'attraction exercée par les plus avancés.

Cette interattraction probablement chimique se propage et s'affaiblit de loin en loin. Elle possède une aire d'action, si bien qu'entre les coenobies existent des zones d'interférence où des groupes de strobiles restent indécis en leur orientation. Il en est ainsi notamment non loin de la base du pédoncule (fig. 4).

D'autre part en certains points du stolon de jeunes blastozoïdes échappent à l'attraction collective et s'écartent de la voie suivie par la plupart.

* * *

La coenobie des *Polyclinidae*, des *Circinalium* en particulier,

réalise donc une forme intermédiaire entre la colonie à continuité organique et la société animale proprement dite.

L'état de chaque individu est déterminé par ses relations avec les autres. D'autre part, ces Ascidiozoïdes réagissant, à distance, les uns sur les autres et constituant par leur interaction, des coenobies, manifestent les phénomènes généraux de régulation et de coordination de toute morphogénèse. Ce qui se produit entre ces organismes physiologiquement et morphologiquement indépendants, baignant dans un mésenchyme nourricier et secrété par eux tous, se réalise entre les cellules d'un organisme. Celles-ci baignent dans un plasma nutritif, s'influencent les unes les autres au cours du développement pour constituer par leur interaction et leur intégration, un tout bien coordonné et physiologiquement harmonique.

La vie, en quelque plan qu'on l'examine, tout en se ramenant inévitablement à des phénomènes physicochimiques, présente une originalité essentielle, un phénomène d'émergence tout à fait particulier qui ne peut cadrer avec un mécanisme étroit, mais correspond à ce que l'on pourrait appeler un psychisme social.
