

SUR LA PRÉSENCE DE MICROORGANISMES SPÉCIFIQUES DANS LES GLANDES VESTIBULAIRES ET DANS L'AVICULAIRE DE *PALMICELLARIA SKENEI* (ELLIS ET SOLANDER), BRYOZOaire CHILOSTOME.

par

Geneviève Lutaud

Station Biologique de Roscoff et Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie Comparées,
Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

L'hypertrophie des glandes vestibulaires de *Palmicellaria skenei* (Ellis et Solander) est corrélative de la présence, à l'intérieur de celles-ci, d'une colonie de filaments de type bactérien. L'association est constante dans le secteur géographique de Roscoff et ne présente pas de caractère tératologique ; elle diffère des autres cas d'association entre un Bryozoaire et une bactérie qui ont déjà été décrits, par le fait que l'hébergement a lieu dans une structure normale de l'autozoécie et n'implique pas l'apparition d'un organe spécialisé supplémentaire. L'aviculaire contient, à côté du corps polypidien vestigial, une glande annexe dans laquelle est logée une petite colonie de microorganismes semblables à ceux qui sont installés dans les glandes vestibulaires homologues de l'autozoécie.

L'aspect anormal et l'hypertrophie des glandes vestibulaires de *Palmicellaria skenei* (Ellis et Solander) ont déjà été mentionnés dans une étude précédente. Cette étude portait, d'une part sur la structure de ces glandes dont la principale fonction est l'émission de mucopolysaccharides vers l'atrium tentaculaire et sur leur évolution dans le groupe des Ascophores, d'autre part sur la présence, chez quelques rares espèces, de poches surnuméraires, issues par évagination de la paroi du vestibule et spécialisées dans l'hébergement de microorganismes spécifiques ; des organes analogues peuvent exister parfois dans l'aviculaire (Lutaud, 1964). Or, l'examen histologique révèle que les glandes vestibulaires de *P. skenei*, tout en conservant les caractéristiques morphologiques propres à leur fonction sécrétrice, ont la particularité d'héberger une colonie d'éléments filamentueux dans le mucus de leur lumière interne.

LES CARACTÈRES SPÉCIFIQUES DES GLANDES VESTIBULAIRES DE *P. SKENEI*

Dans les formes les plus différenciées, les glandes vestibulaires des Ascophores sont subdivisées en deux régions que délimite une constriction transversale plus ou moins accusée et qui diffèrent par

l'épaisseur et par les caractères cytologiques de l'assise épithéliale interne de leur paroi : au fond de la glande, la paroi de la subdivision proximale est formée, sous la mince enveloppe péritonéale, de hautes cellules sécrétrices ; la partie antérieure, ou distale, qui débouche dans le diaphragme de la gaine tentaculaire, tend à devenir une simple poche dilatée, à paroi mince, qui reçoit et entrepose la sécrétion muqueuse.

Les glandes de *P. skenei* présentent dans leur forme et dans leur cycle certaines anomalies : particulièrement allongées et, de ce fait, contournées et repliées sur elles-mêmes, elles sont plus volumineuses que celles des autres Smittinidées de la faune de Roscoff (Fig. 1, 1 et 2). Étalées par dissection, elles mesurent, à leur plein développement, de 250 à 350 μ de long pour une section transversale de 30 à 50 μ au niveau de leur extrémité libre renflée. Mais le développement inégal des deux régions de l'organe entraîne un déplacement et une modification de la région sécrétrice, repoussée sur le flanc de la glande par l'hypertrophie de la poche dans laquelle se trouve la colonie de filaments dont la nature sera discutée plus loin (Fig. 2, 1). La région sécrétrice est ainsi réduite à un massif cellulaire latéral, encastré dans le repli principal de la poche piriforme adjacente, elle-même bridée par le bourrelet sécréteur et coudée vers son tiers postérieur. Sur matériel fixé, la position de la zone sécrétrice par rapport au polypide est variable et paraît dépendre en partie de la dimension et du degré de torsion de l'organe.

Comme l'implique la connexion des ébauches au cours de la morphogenèse, les glandes de *P. skenei*, comme celles des autres espèces, adhèrent par l'intermédiaire de la couche péritonéale de leur paroi aux bandes musculaires pariéto-vaginales frontales (Fig. 2, 2).

La fonction sécrétrice.

Les cellules cubiques de la zone sécrétrice sont semblables à celles qu'on trouve dans la paroi des glandes plus simples. Hautes de 7 à 10 μ sur matériel fixé, elles présentent un gros noyau basal de 4 à 5 μ de diamètre et un pôle de sécrétion occupé par une vacuole circulaire dont le contenu prend électivement le bleu Alcian à pH 2 et se colore métachromatiquement en rouge par le bleu de toluidine à pH 4,5 selon Lison. Cette enclave qui présente les affinités tinctoriales des mucopolysaccharides acides est, par ailleurs, A.P.S. positive comme la plupart des sécrétions muqueuses chez les Bryozoaires Chilostomes.

Sur les préparations histologiques, les cellules du massif sécréteur, apparemment formé par un repli marginal de la paroi, se montrent alignées en deux séries régulières, de part et d'autre d'un étroit sillon interne qui représente le vestige d'une cavité centrale réduite ; ce sillon communique avec la lumière de la poche adjacente et joue sans doute le rôle d'un canal collecteur.

La présence de microorganismes spécifiques.

La surface interne de la poche qui occupe la plus grande partie du volume de la glande, est entièrement recouverte par une couche

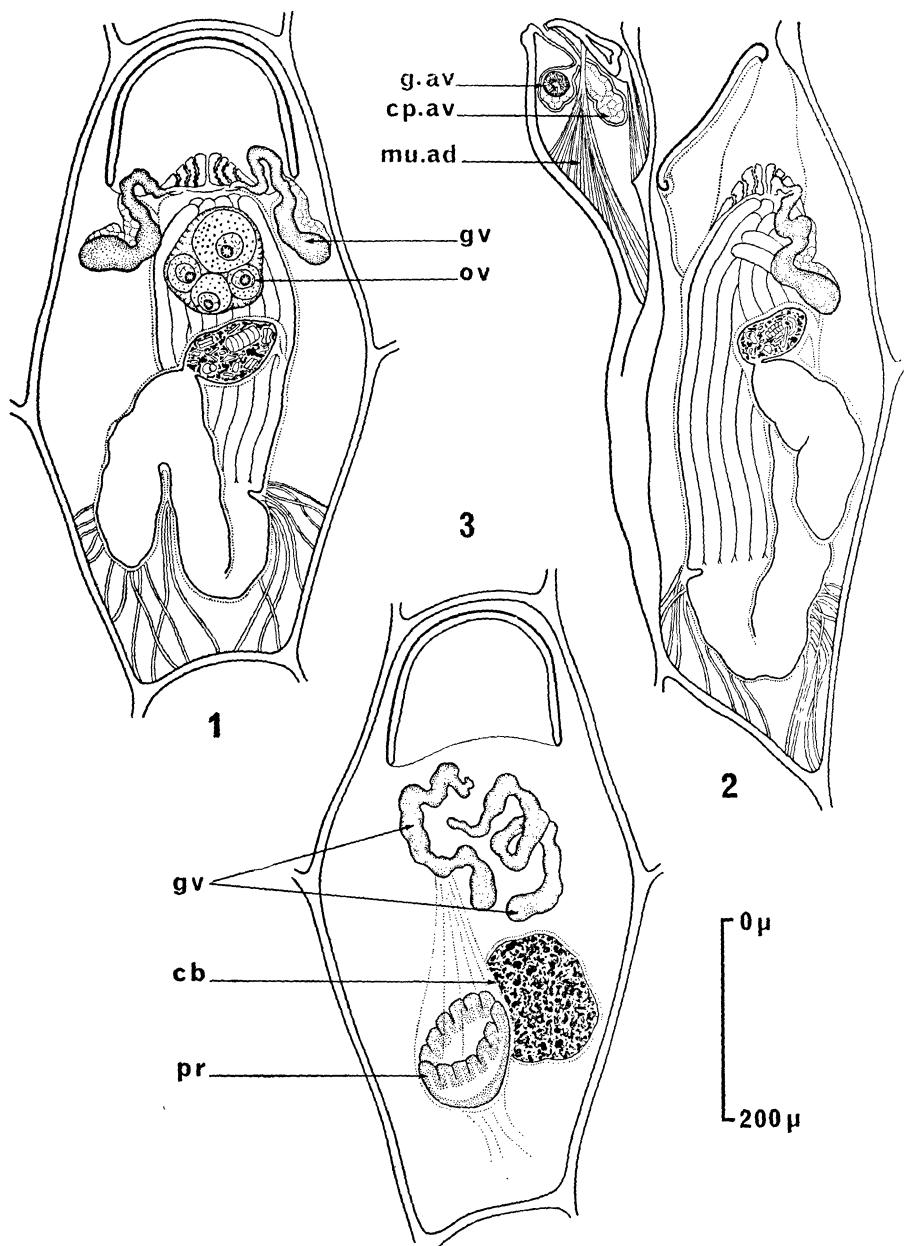


FIG. 1
Les glandes vestibulaires chez *Palmicellaria skenei*.

1 : les glandes vestibulaires de l'autozoécie, vues de face. - 2 : les glandes vestibulaires de l'autozoécie et la glande avicularienne annexe homologue, vues de profil. - 3 : dégénérescence des glandes vestibulaires à l'extérieur du corps brun (chambre claire).

g. av : glande avicularienne annexe. - cp. av : corps polypidien vestigial de l'avicularaire. - mu. ad : muscles adducteurs de la mandibule. - gv : glande vestibulaire de l'autozoécie. - ov : ovaire. - cb : corps brun. - pr : polypide de régénération.

continue de filaments courts, d'environ 10 μ d'épaisseur, qui repose directement sur l'épithélium pavimenteux de la paroi. Les éléments qui la composent, très régulièrement disposés de la paroi vers le centre, baignent dans le mucus qui remplit tous les interstices de leur frange périphérique (Fig. 2, 2 et Pl. 1, 1). Cette disposition caractéristique n'est pas une image de précipitation due à la fixation car elle est visible en microscopie interférentielle dans l'organe vivant isolé par dissection.

Les unités de la frange périphérique sont détériorées et agglutinées par les fixateurs picriques ou alcooliques acides ; elles sont bien conservées par les fixateurs chromés et surtout par les fixateurs chromés neutres, Maximov et Regaud. Mises en évidence par l'azocarmine (Pl. 1, 1), elles se présentent sur coupes comme des bâtonnets généralement incurvés, de 6 à 8 μ de long, dont la section cylindrique est de l'ordre de 0,5 μ et dont la paroi est relativement épaisse par rapport à la section.

En milieu tamponné et sous contrôle enzymatique, la couche de bâtonnets périphériques présente une affinité certaine pour la pyronine dans la réaction de Unna bien que la coloration soit diffuse et en partie masquée par la métachromasie orange du mucus ambiant. Le test de Feulgen donne des résultats plus francs et révèle à l'intérieur des bâtonnets, sur coupes comme sur frottis obtenus à partir de pièces fixées au Regaud, des grains colorés comme les noyaux en rouge vif par le Schiff après hydrolyse chlorhydrique, qui n'apparaissent pas sur les témoins soumis à une digestion préalable par la désoxyribonucléase selon Brachet. Mais la réaction positive est beaucoup moins intense que celle obtenue dans les mêmes conditions techniques sur les organes spécifiques de *Schizobrachiella sanguinea* (Norman), *Figularia figularis* (Johnston) et *Porella concinna* Busk. Cependant la mise en évidence d'acides nucléiques par l'histochimie établit la nature d'êtres vivants de ces éléments que leur forme bacillaire et l'absence de noyaux rapprochaient déjà des bactéries.

L'observation en microscopie interférentielle d'étalements frais ou desséchés, obtenus par dissociation sur lame de l'organe vivant isolé par dissection, si elle permet de contrôler la conservation par les fixateurs, apporte peu d'informations complémentaires : la population qui vit dans les glandes vestibulaires de *P. skenei* est uniformément composée d'éléments incurvés, cylindriques, aux extrémités tronquées, renflées au centre et aux extrémités par des nodules ; les segments, dont la courbure est très caractéristique, paraissent souvent constitués d'au moins deux unités ; parmi les formes bacillaires, se trouvent des corpuscules sphériques et certains éléments munis à l'une de leurs extrémités d'une vésicule renflée, qui sont vraisemblablement des spores et des stades de germination. L'aspect des extrémités suggère que les segments peuvent provenir de la rupture de chaînes plus longues. Sur les frottis réalisés à partir de pièces fixées préalablement au Regaud, on obtient effectivement des filaments plus longs, flexueux et enroulés, formés par la succession de plusieurs unités dont chacune présente, après coloration par l'Azan, une zone centrale claire ; mais il est possible que la fixation qui introduit au niveau de ces zones claires des figures de plasmolyse, entraîne des soudures artificielles. Quoi qu'il en soit, il s'agit de chaînes d'unités

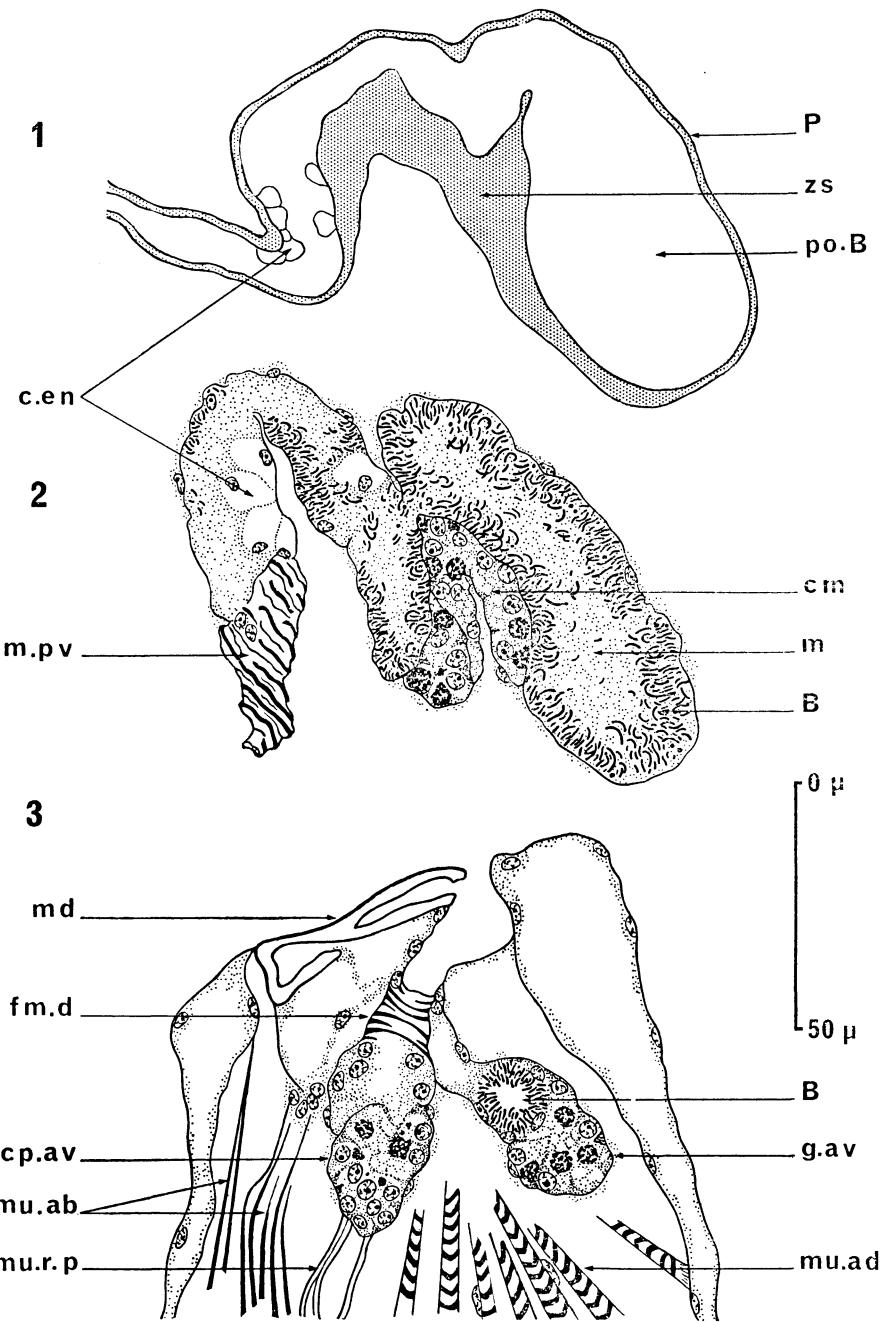


FIG. 2

Structure des glandes vestibulaires de l'autozoécie et de la glande homologue de l'aviculaire.

1 : forme générale d'une glande vestibulaire isolée par dissection. - 2 : coupe sagittale axiale d'une glande vestibulaire. - 3 : coupe sagittale axiale de l'aviculaire (chambre claire).

p : paroi de la glande. - zs : zone sécrétrice. - po. B : poche à bactéries. - c. en : cellules à enclave claire. - m. pv : muscles pariéto-vaginaux. - cm : mucocytes. - m : mucus. - B : bâtonnets. - md : mandibule de l'aviculaire. - cp. av : corps polypidien vestigial de l'aviculaire. - g. av : glande avicularienne annexe. - fm. d : fibres musculaires homologues du sphincter du diaphragme. - mu. ab : muscle abducteur de la mandibule. - mu. ad : muscles adducteurs de la mandibule. - mu. r. p. : muscle rétracteur du corps polypidien.

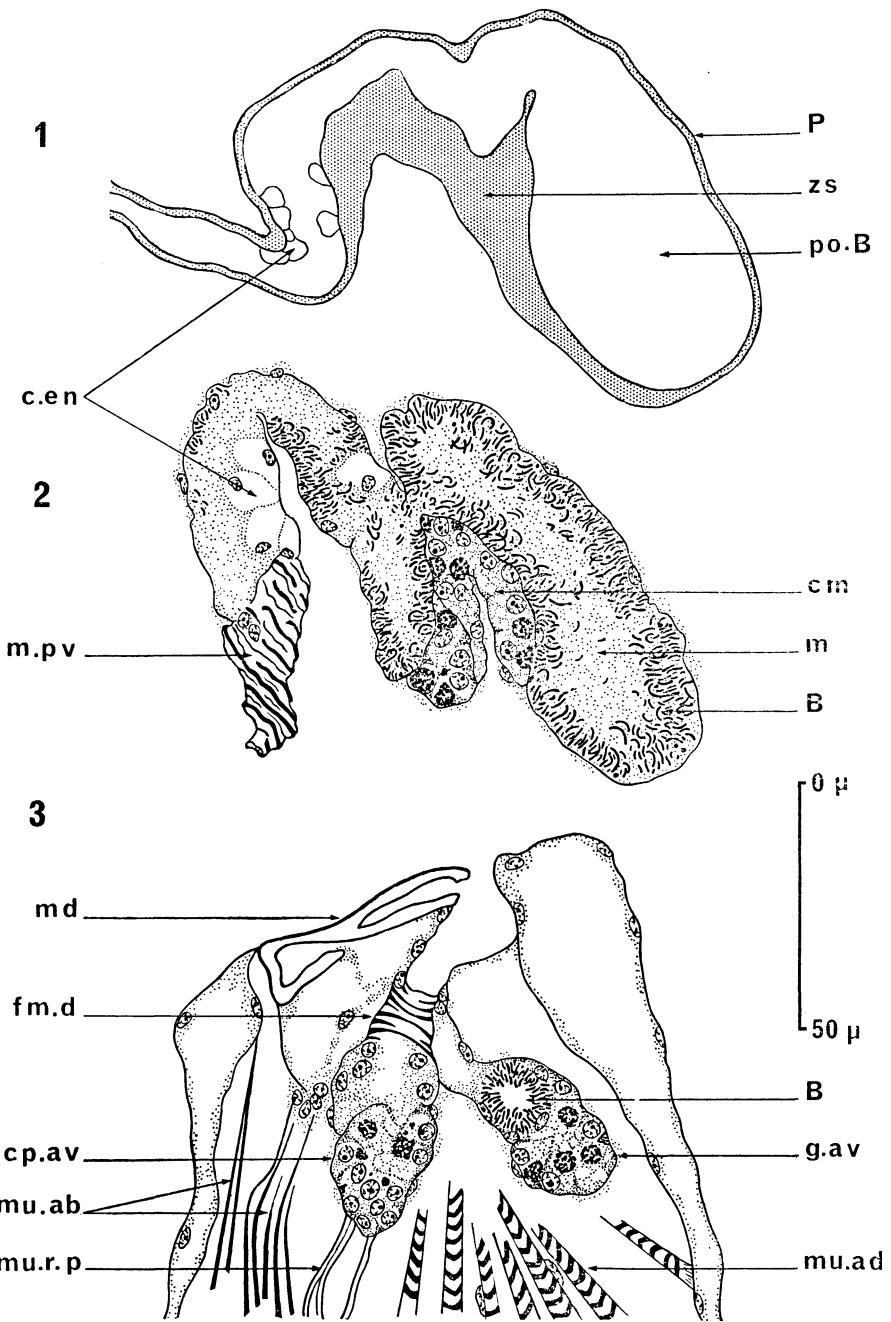


FIG. 2
Structure des glandes vestibulaires de l'autozoécie et de la glande homologue de l'aviculaire.

1 : forme générale d'une glande vestibulaire isolée par dissection. - 2 : coupe sagittale axiale d'une glande vestibulaire. - 3 : coupe sagittale axiale de l'aviculaire (chambre claire).
 p : paroi de la glande. - zs : zone sécrétrice. - po. B : poche à bactéries. - c. en : cellules à enclave claire. - m. pv : muscles pariéto-vaginaux. - cm : mucocytes. - m : mucus. - B : bâtonnets. - md : mandibule de l'aviculaire. - cp. av : corps polypidien vestigial de l'aviculaire. - g. av : glande avicularienne annexe. - fm. d : fibres musculaires homologues du sphincter du diaphragme. - mu. ab : muscle abducteur de la mandibule. - mu. ad : muscles adducteurs de la mandibule. - mu. r. p. : muscle rétracteur du corps polypidien.

bien distinctes qui diffèrent par l'absence de ramifications, par la faible intensité de la réaction de Feulgen et par l'épaisseur de leur paroi des formes mycobactériennes auxquelles se rattachaient les symbiontes de *S. sanguinea*.

La coloration de frottis desséchés non fixés est gênée par l'abondance du mucus qui provoque le décollement des étalements, et la réaction de Gramm n'a pas donné de résultats interprétables.

Morphogenèse et cycle.

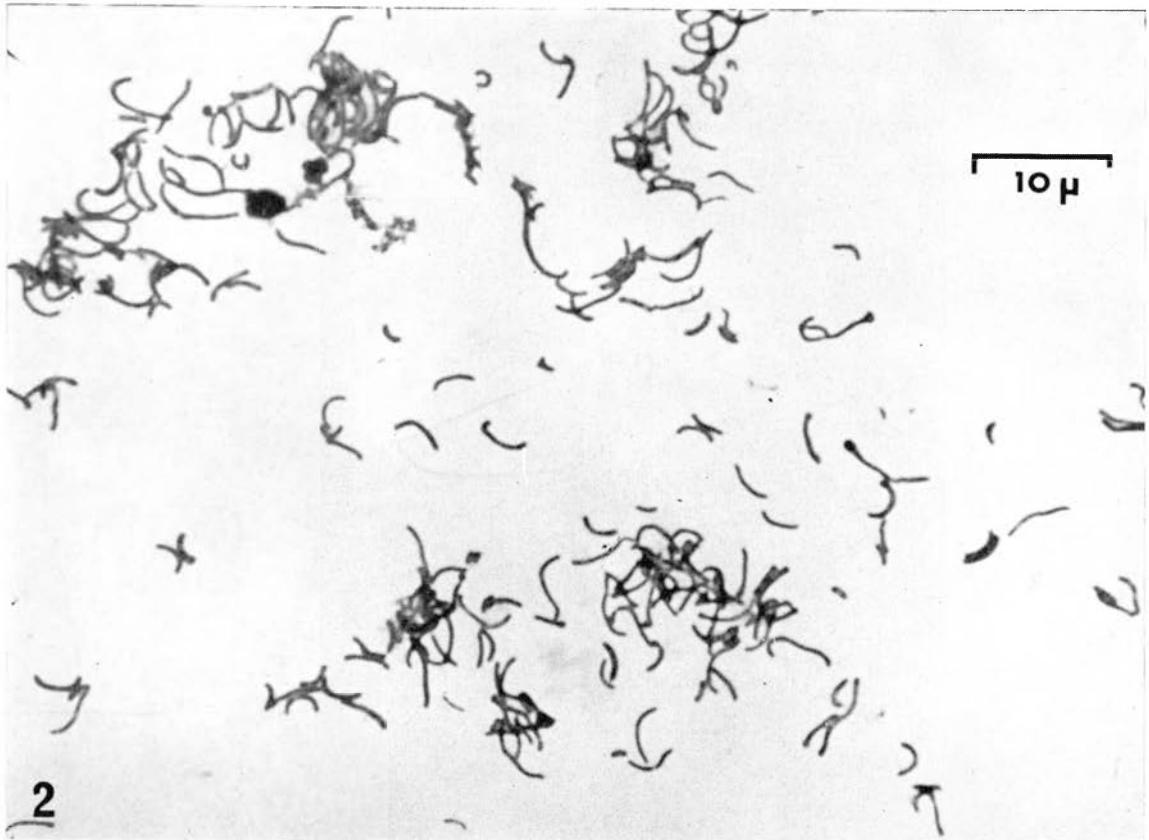
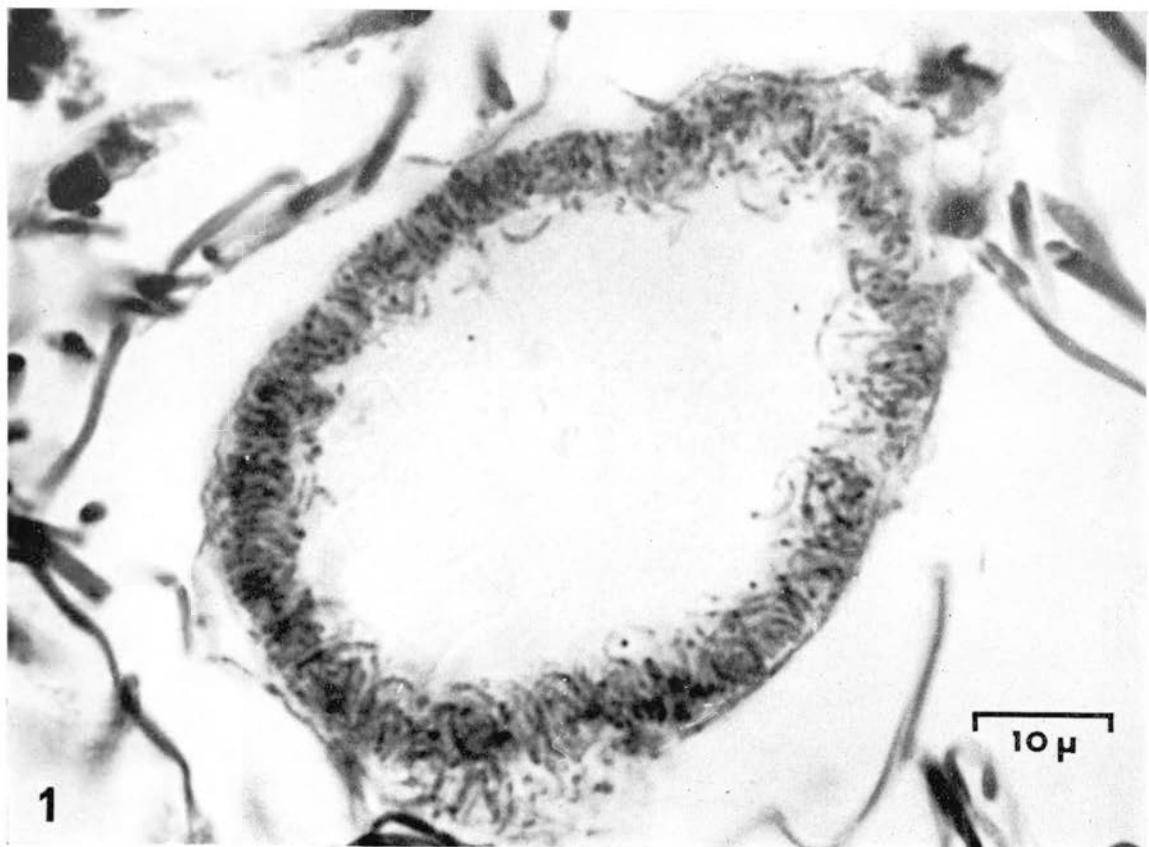
Les glandes vestibulaires de *P. skenei* se développent d'abord normalement à partir de deux épaississements latéraux de la paroi de la gaine tentaculaire embryonnaire qui encadrent l'ébauche annulaire du diaphragme. Dans la période qui précède l'entrée en activité du polypide qu'elles desservent, elles sont d'abord piriformes et ont alors la structure et les dimensions des glandes adultes de type simple telles qu'elles se présentent chez d'autres espèces ; la paroi épaisse de leur extrémité renflée est formée de cellules sécrétrices déjà actives et leur lumière est remplie de mucus. Mais la glande inachevée continue à s'allonger et se développe en massue ; la dilatation de son extrémité libre entraîne le décalage progressif du groupe des cellules sécrétrices par rapport à l'axe médian de l'organe. Puis la dilatation asymétrique de la cavité interne, dans laquelle on discerne les premiers éléments du microorganisme hébergé, s'accuse du côté où la paroi est la plus mince et la hernie initiale se développe en besace autour de l'épaississement marginal des cellules sécrétrices pour constituer le cul de sac proximal et la région moyenne de la poche à mucus de la glande adulte.

Sur les montages de fragments de colonie colorés *in toto*, on voit que la glande, après la définition complète des régions, augmente de volume avec l'âge pendant la vie du polypide et grossit notablement entre les zoécies fonctionnelles jeunes de l'extrémité des rameaux et celles plus anciennes où se manifestent les premiers signes du renouvellement du polypide. Or le processus inverse a été observé chez d'autres Ascophores dont les glandes présentent leurs dimensions maxima à la périphérie de la colonie.

Au moment de la dégénérescence du polypide, les glandes de *P. skenei* ne sont pas absorbées avec la gaine tentaculaire dans la formation du corps brun. Elles se détachent et dégénèrent pour former, après la résorption du mucus et la disparition de la cavité, deux boudins pleins, étirés et enroulés, qui persistent dans la cavité générale pendant toute la durée du développement du polypide de régénération (Fig. 1, 3). Il semble que leurs moignons puissent être finalement éliminés, soit par fragmentation et résorption des débris *in situ*

PLANCHE I

1. - *Palmicellaria skenei* : coupe transversale d'une glande vestibulaire, région terminale (colorée par l'Azan après fixation au Regaud).
2. - *Palmicellaria skenei* : aspect d'un frottis obtenu par dissociation d'une glande après fixation au formol salé (coloré par la fuchsine de Ziehl).



comme le suggèrent certaines images, soit par expulsion car on ne les retrouve pas toujours dans les loges dont le polypide de régénération est fonctionnel ; il arrive pourtant qu'on trouve dans une zoécie morte les restes simultanés de deux paires de glandes successives. Cette dégénérescence autonome à l'extérieur du corps brun a déjà été observée, avec des modalités différentes, dans le cas des organes à bactéries de *S. sanguinea* et *F. figuralis*. Il semble qu'il y ait une corrélation entre la présence du microorganisme et ce processus de dégénérescence isolée d'un organe. On pourrait envisager, par exemple, l'intervention de facteurs simplement mécaniques provoquant le détachement de l'organe au début de sa dégénérescence tels que son poids, son volume, ou la compacité que pourrait lui conférer son contenu structuré.

Les glandes aviculariennes.

Chaque autozoécie de la colonie porte un aviculaire adventif proéminent qui contient toujours, à côté du corps principal qui est l'homologue du polypide, une de ces formations glandulaires annexes que Marcus (1939) décrit comme les homologues des glandes vestibulaires (Fig. 1, 2). Il s'agit d'un corps sphérique d'environ 30μ de diamètre, impair et médian, situé entre la paroi frontale et les deux muscles adducteurs de la mandibule et relié au corps principal près de l'orifice avicularien par une étroite connexion (Fig. 2, 3). Ce corps annexe comprend deux parties distinctes qui correspondent par leur localisation et par leurs caractéristiques cytologiques aux deux régions des glandes vestibulaires de l'autozoécie : sous l'assise péritonéale, l'hémisphère postérieur est formé de mucocytes semblables à ceux de la zone sécrétrice de la glande autozoéciale ; la paroi plus mince de la moitié antérieure recouvre un petit groupe de bâtonnets courts qui rayonnent autour d'une cavité réduite mais remplie de mucus.

Ces bâtonnets présentent sur coupes les mêmes affinités tinctoriales que ceux des glandes vestibulaires et, en particulier, une même réponse positive dans la réaction de Feulgen. On peut les libérer et les observer sur le vivant en microscopie interférentielle en extirpant par dissection les organes aviculariens que l'on écrase ensuite entre lame et lamelle. Bien que les segments soient plus courts, qu'ils soient apparemment constitués d'une seule unité et qu'ils ne soient pas incurvés, ils ressemblent beaucoup à ceux de l'autozoécie par leur forme cylindrique et par les proportions de leur section. S'il n'est pas établi que les deux formes appartiennent à la même espèce, il est probable qu'il s'agit au moins d'espèces voisines.

Ainsi, chez *P. skenei*, l'homologie de la glande avicularienne impaire et des glandes vestibulaires paires de l'autozoécie peut être établie, non seulement d'après les critères topographiques, mais aussi par la différenciation de régions et par les caractéristiques cytologiques de celles-ci : l'analogie des deux structures va jusqu'à un rappel dans la glande avicularienne, d'une fonction particulière et exceptionnelle des glandes de l'autozoécie, soit l'hébergement de microorganismes. Notons à ce propos que, chez *P. skenei*, l'homologie du corps avicularien principal et du polypide est particulièrement évidente et que le corps vestigial conserve les traces de la musculature polypidienne :

il est en effet relié à la paroi de la logette avicularienne par quelques fibres musculaires qui correspondent au muscle rétracteur du polypide ; la coloration par l'Azan met en évidence près de l'orifice, dans la paroi du collet membraneux qui représente la gaine tentaculaire, un groupe de fibres musculaires annulaires qui rappellent le sphincter du diaphragme (Fig. 2, 3).

DISCUSSION

Nous nous trouvons ainsi de nouveau devant l'association constante et spécifique d'un Bryozoaire et d'un microorganisme déterminé : association constante, tout au moins dans les limites d'un secteur géographique puisqu'elle se manifeste chez tous les exemplaires récoltés aux environs de Roscoff, au niveau de chaque unité autozoéciale et avicularienne de la colonie ; association spécifique dans la mesure où l'organisme hébergé présente toujours, en observation vitale comme à l'examen histologique, les mêmes normes morphologiques. Par contre, d'un Bryozoaire à l'autre, l'organisme hébergé diffère, non seulement par des critères d'espèce, mais aussi, semble-t-il, par le groupe auquel il paraît possible de le rattacher. Mais, chez *P. skenei* le caractère de l'association diffère des autres cas précédemment étudiés chez d'autres Chilostomes (*F. figularis*, *S. sanguinea* et *P. concinna*), par les modalités de l'hébergement puisque l'installation du microorganisme n'entraîne pas l'apparition chez l'hôte d'un organe spécialisé supplémentaire ; elle a lieu dans un organe préexistant et normal de l'autozoécie qui conserve sa fonction initiale et, mis à part un phénomène d'hypertrophie, les grandes lignes de sa structure normale. La possibilité d'une telle localisation nous amène à considérer comme formelle une distinction trop stricte entre les organes à bactéries, formés par une prolifération exceptionnelle et spécifique de la paroi du vestibule, et les autres annexes plus générales de l'atrium tentaculaire, glandes vestibulaires et diaphragme ; une telle distinction ne tiendrait pas suffisamment compte de la plasticité et des potentialités de différenciation que possède cette région particulière du point d'impact de la gaine tentaculaire embryonnaire et de l'area frontale de la loge.

L'hypertrophie de la partie de la glande dans laquelle prolifère l'organisme étranger et la modification corrélative de la disposition des cellules sécrétrices ne sont pas les seules anomalies qui coïncident avec la présence de celui-ci. Les glandes vestibulaires de *P. skenei* diffèrent de celles d'autres espèces par deux caractères significatifs que l'on retrouve dans les organes d'hébergement spécifiques : d'une part, la dégénérescence autonome de la glande qui aboutit à l'enkyttement du microorganisme dans les restes de l'enceinte d'hébergement ; d'autre part, la présence, dans le collet de la glande, de cellules globuleuses dont le contenu est réfractaire aux colorations. Des cellules du même type et, parmi elles, les enclaves mucoprotidiques de l'organe à bactéries de *S. sanguinea*, ont été plusieurs fois signalées par les auteurs (Waters, 1894, Palk, 1911) dans les organes spécifiques similaires décrits chez diverses espèces. On peut se demander si l'apparition de cellules de ce type, quelle que soit la nature de leur contenu,

ne représente pas une réaction de l'hôte à la présence du micro-organisme et une adaptation à d'éventuels échanges.

Il est difficile de se prononcer sur la nature même de l'association, commensalisme ou symbiose et sur son degré d'obligation et de réciprocité. Si dans la région de Roscoff, elle paraît nécessaire au Bryozoaire par son caractère permanent et ne provoque aucune lésion visible, l'organisme hébergé dont la forme rappelle celle de bactéries libres, ne présente pas en microscopie optique d'adaptation particulière qui puisse être attribuée à la vie symbiotique. Rien ne permet d'affirmer qu'il ne puisse se développer dans un autre gîte et qu'il ne trouve pas simplement dans les glandes du Bryozoaire l'un des milieux favorables à sa prolifération et la protection d'une enceinte close. Enfin, l'étude histochimique ne met pas en évidence, à l'exception des cellules globuleuses du collet, de matériaux figurés ou mêlés au mucus qui puissent être en relation avec l'activité physiologique du micro-organisme et qui permettent d'en préciser le rôle et la position systématique.

Summary

The hypertrophy of the vestibular glands in *Palmicellaria skenei* (Ellis and Solander) is connected with an internal layer of slightly curved rods which seem to be bacterias, living in the mucous content of the main pouch of the gland. The association is permanent in the geographical area of Roscoff and it is not prejudicial to the host. But the relationship between the Bryozoa and the micro-organism it shelters differs from other cases already described, as the microorganism settles in an ordinary structure of the autozoecia in Cheilostomata Ascas and does not require a specific additional shelter structure. The avicularium encloses, next to the main avicularian body, a secondary gland in which are clustered a few short rods closely related to the similar rods in the vestibular glands by their morphological features.

Резюме

О присутствии специфических микроорганизмов в вестибулярных железах и авикуляриях *Palmicellaria skenei* (Ellis et Solander), Bryozoa Cheilostomata.

Гипертрофия вестибулярных желез *Palmicellaria skenei* (Ellis et Solander) связана с наличием внутри них колонии нитей типа бактерий. Эта ассоциация в географическом районе Роскофа постоянна и не является патологическим образованием. Она отличается от ранее описанных ассоциаций между мшанками и бактериями тем, что в данном случае микроорганизмы поселяются в нормальной структуре аутоцоида, а не вызывают появления специального дополнительного органа. Авикулярий рядом с остаточным телом полипида содержит дополнительную железу, в которой располагается маленькая колония микроорганизмов сходных с теми, которые имеются в вестибулярных железах аутоцоида.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- HARMER, S.F., 1926. — The Polyzoa of the Siboga Expedition. *Sibog. Exp. Monographs*, I-VII, 28 b, pp. 181-501.
 HASTINGS, A.B., 1943. — Polyzoa. *Discovery Reports*, Cambridge, 22, pp. 301-510.
 LUTAUD, G., 1964. — Sur la structure et le rôle des glandes vestibulaires et sur la nature de certains organes de la cavité cystidienne chez les Bryozoaires Chilostomes. *Cah. Biol. Mar.*, Roscoff, V, n° 2, pp. 201-231.

- MARCUS, E., 1939. — Brizozoarios marinhos brasileiros, III. *Bol. Fac. Fil. Ci. Letr.*, Sao Paulo, 3, pp. 11-353.
- PALK, M., 1911. — On an enigmatic body in certain Bryozoa. *Zool. Anz.*, 38, pp. 209-212.
- SILEN, L., 1938. — Zur Kenntnis der Polymorphismus der Bryozoen. Die Avicularien der Cheilostomata Anasca. *Zool. Bidr.*, Uppsala, 17, pp. 149-366.
- WATERS, A.W., 1888. — Supplementary reports on the Polyzoa collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876.
- WATERS, A.W., 1894. — Observations on the gland-like bodies in the Bryozoa. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 24, pp. 272-278.
- WATERS, A.W., 1909. — Reports on the Marine Biology of the Sudanese Red Sea. XI. The Bryozoa. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 31, pp. 123-181.
- WATERS, A.W., 1912. — A structure in *Adeonella (Laminopora) contorta* (Michelin) and in some other Bryozoa together with remarks on the Adeonidae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, s. 9, 12, pp. 545-573.