

LES ACTIVITÉS RYTHMIQUES COMPORTEMENTALES DE LA COLONIE DE *VERETILLUM CYNOMORIUM* (CNIDAIRE PENNATULIDAE) (1)

par

Bernard Buisson

Histologie et Biologie tissulaire, Faculté des Sciences, Lyon. (2)

Résumé

La Vérétille, composée d'un rachis porteur de polypes et d'un pied, présente, soit l'aspect contracté et vermiciforme, soit l'aspect turgescents à polypes épanouis. Le passage de l'un à l'autre s'effectue par une longue expansion. C'est ensuite une contraction totale qui reconduit à la première apparence. Nous remarquons de plus des mouvements du rachis et du pédoncule dont certains aboutissent à l'ancrage de ce dernier.

Nous précisons alors l'existence d'activités rythmiques comportementales de moyenne et de haute fréquences.

Parmi les rythmes de moyenne fréquence nous discernons un rythme endogène à corrélation externe (lumière). Ce Pennatulide se décontracte en fin de journée et se contracte le jour suivant. En conditions constantes, l'alternance régulière persiste principalement chez les animaux implantés. Les activités de haute fréquence relevées parallèlement correspondent à des ondes péristaltiques et à des pulsations. Celles-ci forment des séquences successives de fréquences variées.

L'implantation a lieu seulement lorsque la Vérétille est vermiciforme et ne se produit que si la fréquence des ondes péristaltiques et des pulsations est élevée.

Le sectionnement transversal de la Vérétille en divers fragments permet de localiser l'origine de ces activités. Nous aboutissons ainsi à la reconnaissance de centres d'initiation territorialement délimités. C'est ainsi que nous dégageons des centres d'expansion dans le rachis et des centres d'implantation dans la partie proximale du pédoncule. Les centres fonctionnant les uns à la suite des autres donnent des séquences locales ou concernant l'ensemble de l'animal. Dans un cas comme dans l'autre, des systèmes de transmission s'avèrent nécessaires et des changements d'état sont de plus suggérés.

Ces données vont de pair avec celles fournies par l'étude histologique ultra-structurale (Buisson 1970 a) et par l'analyse des activités électriques spontanées et des réactions motrices au cours des rythmes comportementaux (Buisson 1970 b).

INTRODUCTION

La plus grande partie des contributions actuelles à la physiologie comportementale des Cnidaires concerne la classe des Anthozoaires et la classe des Hydrozoaires. Il s'agit, pour ne citer que les plus récents,

(1) Ce travail correspond à la deuxième partie d'une thèse de Doctorat d'Etat, consacrée aux « structures et aux mécanismes de l'intégration dans la colonie de l'Octocoralliaire *Veretillum cynomorium* ». Il a été effectué au sein de l'équipe de recherche associée au C.N.R.S. n° 183 (directeur, M. Pavans de Ceccatty), avec le concours du laboratoire Arago à Banyuls-sur-mer et la collaboration technique de Mme J. Villeneuve.

(2) 16, quai Claude-Bernard, 69 - Lyon.

des travaux de Ross et Sutton (1968), de Josephson (1967), de Mackie (1968) et de Mackie et Passano (1968). Les Hydrozoaires, en particulier, que ce soit sous la forme de polype ou de méduse, permettent l'enregistrement d'activités électriques remarquables évoquées ou spontanées pour séparer les activités nerveuses de celles qui ne le sont pas. Le déchiffrage structural et ultrastructural, quoique partiel, s'avère en conséquence utile (Mackie, 1965 ; Jha et Mackie, 1967) et c'est avec certitude que nous pouvons notamment parler de conduction épithéliale.

Bien que toutes ces manifestations se rapportent souvent à des séquences comportementales définies, elles ne sauraient exprimer tout le comportement subtil de ces animaux primitifs. C'est ainsi que nous ne savons rien quant à la succession des séquences d'une journée à l'autre, bien que Mackie (1968) précise qu'un *Cordylophora* à jeun est électriquement silencieux.

Par contre, l'Anthozoaire *Veretillum*, dont la fragilité s'avère toute relative, peut donner lieu à des observations continues diverses pendant plusieurs journées consécutives.

C'est ainsi que, tout en recherchant des activités comportementales et par conséquent les « centres » qui sont à l'origine, nous pouvons obtenir des indications sur leur fonctionnement dans le temps.

Ce qui semble plus délicat par contre c'est la séparation des manifestations nerveuses de celles qui ne le sont pas, puisque nous n'avons pas trouvé d'épithélium simple sans structures nerveuses (Buisson, 1970 a).

Parmi les activités comportementales que Ross (1965) reconnaît chez des Cnidaires, nous avons déjà brièvement mentionné, chez la Vérétille : des réflexes (Pavans de Ceccatty et coll. 1963), des manifestations lentes (Buisson 1964 ; Pavans de Ceccatty et Buisson 1965) ainsi que des activités complexes, illustrées par le phénomène de l'implantation. Comme chez les Anémones (Batham et Pantin 1950 b), *Veretillum* présente des rapports entre les différents types d'activités. Nous enregistrons ainsi des mouvements lents au cours de l'ancrage.

Dans ce travail, ce sont « des phénomènes qui se répètent suivant un certain rythme » (Baillaud 1967) que nous allons présenter et approfondir après avoir vu une Vérétille placée dans la quiétude d'un aquarium. Les activités phasiques ou rythmiques qui concernent l'ensemble de l'animal comportent des manifestations se produisant environ une fois par jour (contraction-décontraction quotidiennes) et d'autres s'effectuant plus fréquemment (péristaltisme et pulsations). En d'autres termes, les premières sont les activités de moyenne fréquence, les autres de haute fréquence. L'étude est ici simplement basée sur l'observation et l'enregistrement mécanographique et fait tout au plus intervenir le fractionnement des différentes parties qui composent *Veretillum cymorum* (Buisson, 1970 a) (1). Cela dans le but de reconnaître d'éventuels territoires privilégiés. La description

(1) La Vérétille comprend un rachis garni de polypes et un pied nu séparé du précédent par la zone intermédiaire. A partir de cette zone de séparation, nous avons respectivement subdivisé pied et rachis en trois parties égales. Nous trouvons ainsi le rachis proximal, médian et distal et le pied proximal (ou sphincter pedonculi) médian et distal.

de l'implantation faisant appel aux activités de moyenne et de haute fréquences s'intègre également dans cette note.

Il convient tout d'abord de rappeler un certain nombre de définitions relatives aux rythmes biologiques. Elles ont été en particulier exposées par Sollberger (1965). Certaines activités apparaissent entre une heure et sept jours : ce sont des rythmes de moyenne fréquence. D'autres se produisent, au minimum, une fois par heure : ce sont des rythmes de haute fréquence. Pour d'autres auteurs, les rythmes de moyenne fréquence se manifestent de une heure à 2,5 jours.

Parmi les rythmes de moyenne fréquence, nous pouvons reconnaître des rythmes endogènes vrais ou macrorythmes, des rythmes endogènes à corrélation externe ainsi que des rythmes exogènes. Pour les distinguer les uns des autres nous avons recours à des conditions expérimentales en milieu constant.

Ainsi, lorsque nous avons affaire à un rythme circadien, qui est un rythme endogène à corrélation externe, en conditions constantes, la composante endogène qui se donne libre cours (free-running) aboutit généralement à un rythme dont la déviation par rapport à un jour ne dépasse pas 3-4 heures. Dans le cas où l'irrégularité du libre cours est plus importante, nous devons écarter la présence d'un rythme circadien, tout en reconnaissant l'existence d'un simple rythme endogène à corrélation externe. Un tel rythme (circadien ou non) semble manifester une certaine indépendance à l'égard de la température dans un large éventail d'une douzaine de degrés.

Les rythmes exogènes, selon Baillaud (1966), impliquent une soumission complète à l'égard des conditions extérieures. Ils sont sensibles, à la fois, à la lumière et à la température. En conditions constantes, il ne se produit plus rien.

Les rythmes de haute fréquence, les microrythmes, sont considérés comme des rythmes endogènes évoquant une large spontanéité et montrant une large gamme de fréquences spontanées. Bien que dépourvus de corrélations externes, ils sont habituellement thermosensibles et leur fréquence diminue avec une chute de température. La lumière peut également provoquer leur modification.

La plupart des activités rythmiques sont l'expression d'oscilleurs biologiques. Ils donnent des oscillations maintenues et amorties. Le leader des oscillateurs, qui impose alors ses caractéristiques à ses voisins, est souvent appelé : « pacemaker » (Sollberger 1965, p. 180). L'enregistrement graphique des activités rythmiques donne souvent un pic rappelant la fonction $y = a \sin x$. Une fois logarithmé, il nous permet d'obtenir une ondulation sinusoïdale.

OBSERVATION D'UNE VÉRÉTILLE

Une fois implantée dans le sable, hormis la rétraction coordonnée (Pavans de Ceccatty et Buisson 1965), *Veretillum* est seulement animé par des mouvements relativement lents. Nous sommes donc loin de retrouver les performances attribuées autrefois aux Pennatulides. Ces activités sont rapportées par Musgrave (1910). Les réflexes tentacu-

laires auxquels Titschack (1968) accorde une part importante pour la prise de nourriture ne semblent pas tellement fréquents et ne se manifestent pas, de toute façon, pendant toute la durée de la turgescence (1). L'observation continue de Vérétilles aboutit à la reconnaissance d'un certain nombre de postures qui, de plus, prendront toute leur valeur lors de la présentation ultérieure de réactions au cours des activités phasiques (Buisson 1970 b).

Les postures.

La décontraction de *Veretillum*, entraînant une ingestion d'eau, s'effectue au travers de toute une série de postures et de mouvements du coenenchyme et des autozoïdes qu'il comporte. C'est tout d'abord la masse commune qui augmente de volume. Puis le rachis se couvre de petits mamelons correspondant aux polypes parfaits en début de dévagination (Planche I, A). Par la suite, la hampe rachidale est garnie de polypes opaques à demi dévaginés, inclinés à 45° vers le sommet (Planche I, B). Leurs tentacules sont sortis mais non déployés. A ce moment, tous les polypes sont actifs et le rachis oscille souvent autour de l'axe pédonculaire implanté. Les contacts mécaniques entre les polypes produisent maintes réactions partielles, fréquentes et passagères (2). La posture suivante montre un sarcosome plus volumineux sur lequel s'appuient à angle droit les autozoïdes épanouis et transparents (Planche I, C). Enfin, lorsque l'animal est amplement gorgé d'eau, c'est-à-dire en turgescence, les polypes immobiles, voire même inertes, pendent en direction du pédoncule. Quand nous retirons du sable un animal en expansion, son pédoncule est généralement allongé et non pas complètement distendu par l'eau ingérée par les voies siphonozoïdales, comme c'est le cas pour les Vérétilles couchées sur le sable. En turgescence, les spécimens non implantés sont plus gorgés d'eau. Parfois leur pied devient conique après s'être ramassé sur la zone intermédiaire. En définitive, de la contraction à la turgescence, les polypes adoptent quatre attitudes par rapport à la masse commune. Dans la plupart des cas, chaque posture est présentée par tous les autozoïdes à la fois. Il y a synchronisation (3).

La contraction.

Alors que l'ensemble du phénomène précédent s'étale sur la totalité d'une journée, la contraction s'effectue en l'espace de quelque 30 secondes et non pas toujours en quelques minutes comme nous l'avions mentionné (Pavans de Ceccatty et Buisson 1965). Le spasme contractif a lieu au terme de la turgescence. A un moment donné les tentacules des autozoïdes se crispent irrégulièrement. Le phénomène, ne concer-

(1) Nous ignorons quelle est la nature de l'alimentation de *Veretillum*.

(2) Quand l'intensité de ces mouvements augmente, les réactions des polypes sont souvent synchronisées sur une large aire rachidale. Dans ce cas, les animaux sont alors souvent ramenés brutalement à l'état vermiforme. La rapidité de la contraction de la masse commune est souvent telle que certains polypes ne peuvent plus s'invaginer.

(3) Malgré tout, lorsque le rachis médian est contraint dans un cylindre élastique, les rachis proximal et distal prennent parfois des aspects différents. Ainsi, les autozoïdes du premier peuvent-ils présenter les signes de la turgescence tandis que ceux du second montrent les signes du début de l'expansion.

nant pas forcément des polypes voisins, se poursuit dans la mesure où la majorité d'entre eux finit par présenter cet état, sinon le spasme collectif est remis à plus tard. Dans les cas favorables, les tentacules se raccourcissent et se rapprochent les uns des autres pour se trouver dans le prolongement de la colonne de chaque autozoïde. Puis ils suivent le pharynx dans une invagination partielle qui précède la rétraction de la partie visible du polype. Pendant l'opération, l'inclinaison primitive des autozoïdes sur le rachis est conservée en direction de la base. Il y a, enfin, invagination dans la loge qui repose sur la paroi des canaux centraux (Buisson 1970 a) (1). Alors que la rétraction des polypes est en cours et touche même à sa fin, le coenenchyme accuse une légère extension à laquelle fait suite la contraction du rachis. Il y a expulsion des liquides qu'il contient. Nous remarquons également une constriction au niveau de la zone intermédiaire, pouvant gagner tout le territoire du pédoncule proximal ou *sphincter pedonculi*. La vidange du pied est en définitive tributaire du relâchement du sphincter qui produit l'ouverture de la couronne des pores périphériques de ce dernier (Buisson, 1970 a). Parfois, et surtout chez les Vérétilles reposant dans un bac après un long séjour en laboratoire, un certain laps de temps s'écoule entre la contraction du rachis et celle du pédoncule. En fin de contraction, la Vérétille est ramenée à des dimensions plus modestes correspondant au tiers des dimensions en turgescence (10-12 cm au lieu de 30-46). Elle se trouve alors sous l'aspect contracté (Planche I, D). Cette contraction est loin d'évoquer la rigidité. *Veretillum*, réduit à un petit cylindre lisse, conserve souplesse et activité. C'est en effet à ce moment que l'ancrage est possible (Planche I, D).

La circulation de l'eau au sein de la Vérétille.

Devant l'importance de l'ingestion d'eau de mer qui permet à la Vérétille de se dresser au-dessus du sable dans lequel elle est enfoncée, l'étude des trajets possibles revêt un certain intérêt. L'eau est entraînée par le battement des flagelles des siphonozoïdes tout comme chez *Renilla* (Parker 1920 a). Le fluide peut pénétrer ensuite dans les autozoïdes par la ceinture irrégulière de perforations internes qui les entoure (Buisson 1970 a) et s'écouler aussi dans les canaux centraux par l'intermédiaire de leur voûte en mie de pain. L'eau peut également s'introduire par l'orifice pharyngien des autozoïdes quand ceux-ci ont déployé leurs tentacules. La pénétration de l'eau de mer est assurée dans le pied par les canaux centraux et par les cloisons voisines des siphonozoïdes du rachis proximal. Les ouvertures périphériques qui couronnent la partie proximale du pédoncule s'entrouvrent peu à peu et sont généralement recouvertes d'un anneau muqueux englobant des particules en suspension. Ce dépôt serait à rapprocher de la ceinture d'acide urique observée par Pantin et Pantin (1943) à la base de l'Actininaire *Metridium*. La perforation pédonculaire, lorsqu'elle existe, demeure fermée durant l'absorption du liquide par le pied.

Pendant le spasme contractif rapide, le fluide interne est expulsé par les deux catégories de polypes et ensuite par les seuls siphonozoïdes. Les analyses effectuées par Mori (1960) sur les eaux de rejet de *Cavernularia* témoignent de leur acidité. Dans le pied, en l'absence de la perforation terminale, l'évacuation se fait par les pores périphériques du sphincter pédonculaire et par quelques siphonozoïdes de la région voisine. Le schéma de la circulation de l'eau diffère de celui proposé par Yungersen (1888) (2)

(1) Il arrive aussi que l'apparition d'un anneau de constriction au niveau du *sphincter pedonculi* annonce la contraction quotidienne.

(2) In Delage et Hérouard (1901).

pour *Pennatula*. Pour cet auteur, les autozoïdes débouchent plus ou moins directement dans le canal dorsal et les siphonozoïdes contractent des rapports avec le canal ventral. De plus, chez *Renilla* (Parker 1920 a) la présence de siphonozoïdes latéraux et d'un siphonozoïde médian permet d'envisager l'ingestion de l'eau par les uns et l'expulsion par l'autre. La structure de la Vérétille est évidemment plus primitive et ne possède pas les éléments nécessaires à un circuit aussi strict. Brafield (1969), pour sa part, vient d'apporter des éléments intéressant la conduction des liquides après injection dans les canaux d'un *Pteroides* turgescents.

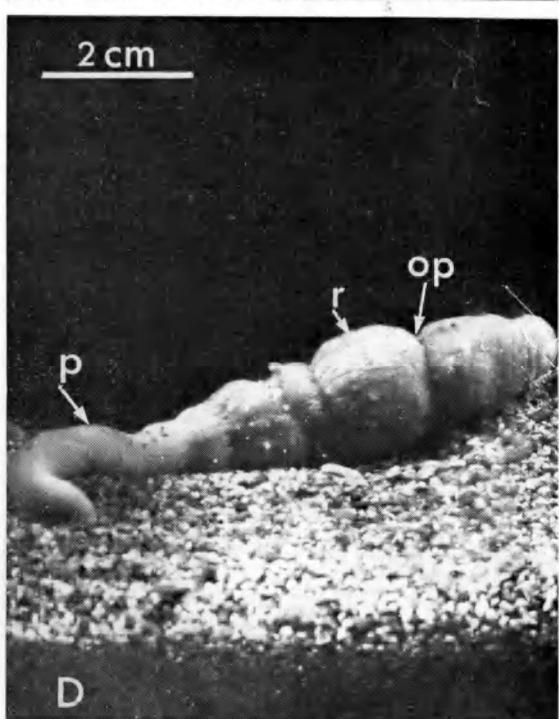
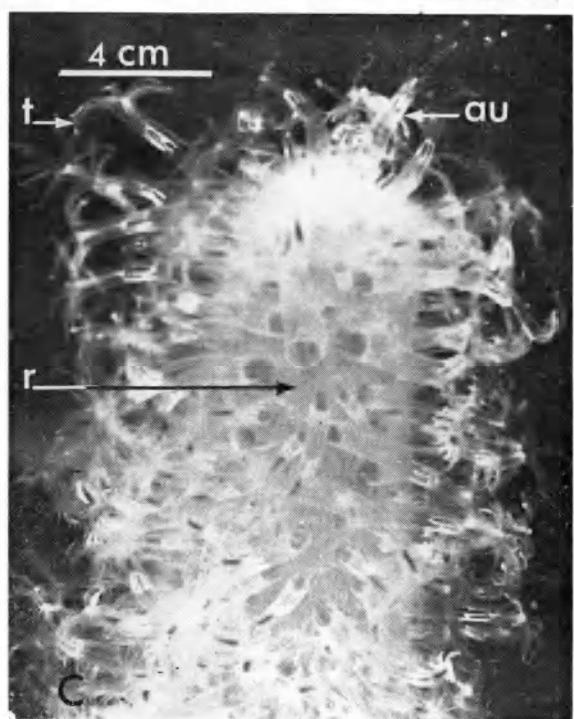
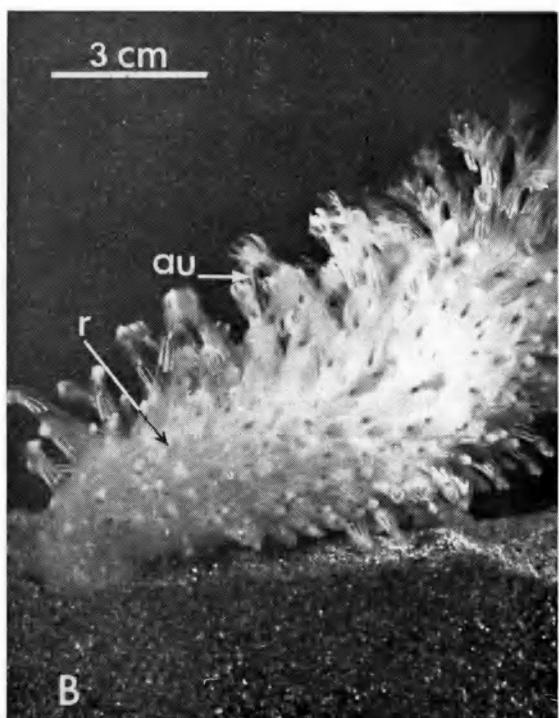
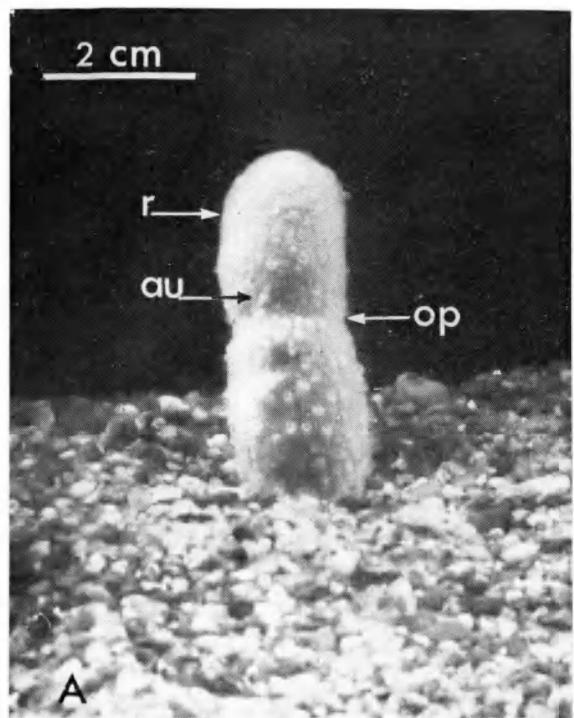
Le comportement naturel observé par nous, qui conduit d'une Vérétille en état de contraction à une Vérétille turgescante, entre dans des activités de longue durée que ponctue la contraction naturelle. Ce Pennatulide se décontracte généralement en fin de journée, est turgescents dans la période obscure et se contracte au cours de la matinée. C'est ce qui semble se passer pour certains Madrépores pour lesquels Horridge (1957) ne donne pas les modalités du phénomène. *Metridium* ne paraît pas présenter des séquences rigoureuses dans ses activités intrinsèques (Batham et Pantin 1950 b). Ce sont, par contre, tout comme pour *Cavernularia* (Mori 1960), des phases définies que nous enregistrons chaque jour chez *Veretillum*.

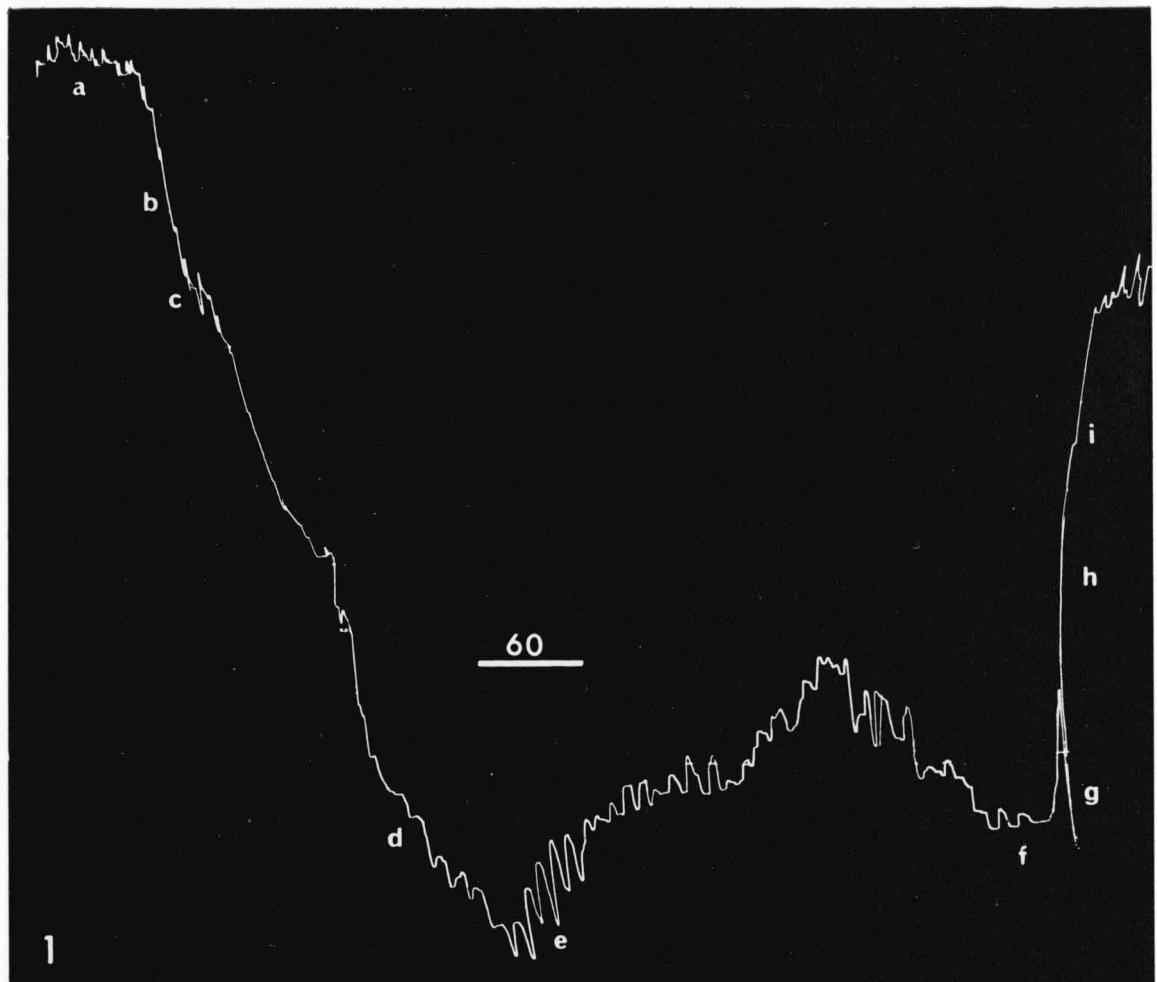
Les premières données que nous avons fournies assurant la comparaison avec *Alcyonium* contribuent à faire reconnaître une manifestation « exogène » (Pavans de Ceccatty et coll. 1963) à laquelle participe une composante « endogène » (Buisson 1964). Cette dernière semble avoir été négligée par Titschack (1968) lorsqu'il écrit, sans étude supplémentaire : « qu'une activité photopériodique n'existe qu'en présence de lumière suffisante » (« dass eine photoperiodische Aktivität nur bei ausreichenden Lichtverhältnissen vorhanden ist »). En fait, la poursuite de l'investigation exige une plus grande précision quant aux termes des différentes activités. C'est la raison pour laquelle nous faisons appel aux définitions données par Sollberger (1965) brièvement relatées plus haut.

En conséquence, chez *Veretillum* existent des rythmes de moyenne fréquence mais aussi des microrythmes (péristaltisme et pulsations), qu'il reste à définir. Les rapports entre les uns et les autres ne sont d'ailleurs pas exclus. C'est l'expression d'un certain niveau d'intégration. Nous sommes aussi conduits à dégager parallèlement les relations et le rôle des différentes parties qui composent la Vérétille. C'est ce que nous (Pavans de Ceccatty et Buisson 1965) avions essayé de traduire sous la forme de comportement réciproque du rachis et du

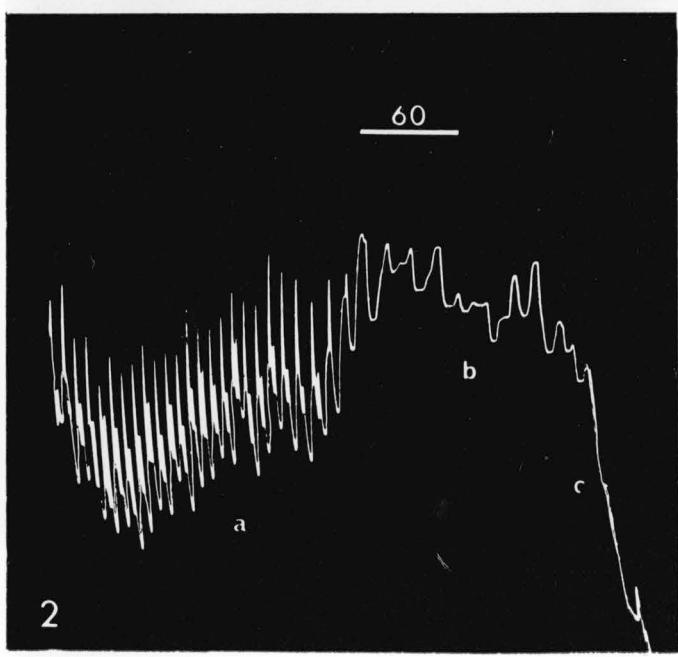
PLANCHE I

- A. — *Veretillum* implanté en voie d'expansion. Nous remarquons de petits mamelons clairs correspondant aux autozoïdes en début de dévagination.
r : rachis ; au : autozoïde ; op : onde péristaltique.
- B. — *Veretillum* implanté en cours d'expansion. Le rachis est garni d'autozoïdes incomplètement dévaginés, inclinés vers le sommet de la colonie.
r : rachis ; au : autozoïde.
- C. — *Veretillum* implanté turgescents. Les autozoïdes sont épanouis et insérés perpendiculairement sur le rachis.
r : rachis ; au : autozoïde ; t : tentacule.
- D. — *Veretillum* sous l'aspect contracté en voie d'implantation. L'extrémité distale du pédoncule est déjà ancrée dans le substrat.
r : rachis ; p : pédoncule ; op : onde péristaltique.

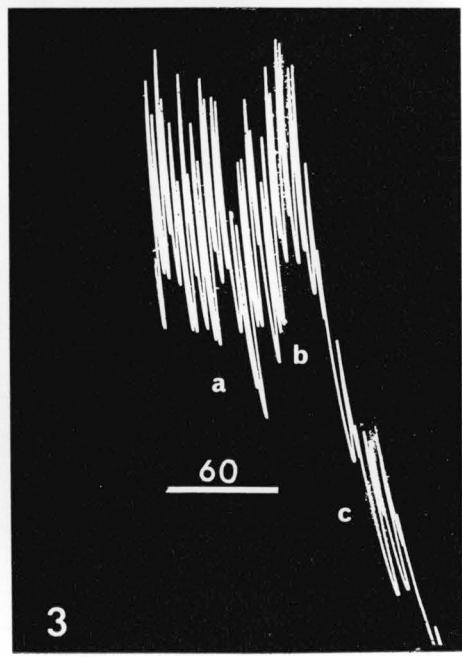




1



2



3

pied (« reciprocal behavior of the rachis and peduncle »). Mais, dans ce dernier travail, rachis et pied, bien qu'également étudiés séparément, avaient été considérés chacun dans leur ensemble et non selon la zonation qu'ils présentent (cf. p. 13). Si la recherche des activités de moyenne fréquence concerne la plupart du temps toute une population homogène de Vérétilles, l'étude des activités de haute fréquence s'entient aux réactions de chaque spécimen.

ACTIVITÉS RYTHMIQUES DE MOYENNE FRÉQUENCE

Ces activités vont faire l'objet successivement : d'une étude de Vérétilles placées en conditions extérieures normales ; d'une recherche en conditions constantes ; d'une observation basée sur des alternances de conditions extérieures normales et constantes ; d'une expérimentation comprenant de plus le fractionnement des animaux.

PLANCHE II

1. — Vérétille entière. Enregistrement effectué à petite amplification afin d'avoir le déroulement graphique continu des activités de haute fréquence au cours d'un cycle qui mène de l'aspect contracté à un autre en passant par la turgescence. De ce fait, il est malaisé de reconnaître la forme exacte des pulsations sur ce tracé. Une flexion vers le bas de la base de la ligne de l'enregistrement indique une élongation de la masse commune tandis qu'une élévation traduit une contraction.

L'hameçon est fixé dans le rachis distal.

Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.

a) Pulsations obtenues quand la Vérétille présente l'aspect vermiciforme.

b) Signe de décontraction quotidienne de la masse commune.

c) Reprise des pulsations marquant l'arrêt momentané de l'expansion.

d) Fin de la phase d'extension rapide du coenenchyme marquée par des paliers. Les autozoïdes commencent à apparaître.

e) Phases des pulsations régulières. Les polypes sont insérés perpendiculairement au rachis.

f) Phase qui marque l'absence de battements réguliers et qui traduit une légère contraction de la masse commune. Les polypes de l'animal très turgescent sont dirigés vers la base du rachis.

g) Les polypes sont en cours d'invagination et la masse commune accuse une forte élongation suivie d'une contraction.

h) Suite de la contraction quotidienne.

i) Après le petit palier, le pédoncule se contracte à son tour et nous trouvons « a ».

2. — Vérétille entière. L'hameçon est fixé dans le rachis distal.

Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.

L'animal est contracté (phase a de 1).

a) Pics réguliers de haute fréquence. Le battement qui s'intercale dans chaque partie descendante d'un pic disparaît progressivement.

b) Perturbation des pulsations pouvant annoncer la décontraction.

c) Décontraction.

Remarquer la fluctuation de la base de la ligne d'enregistrement sur laquelle s'inscrivent les pulsations.

3. — Vérétille entière. L'hameçon est fixé dans le sommet du rachis.

Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.

L'animal est contracté (phase a de 1).

a) Dans cette séquence, le petit pic intercalé précédemment sur la phase descendante d'une pulsation se manifeste en tant que pulsation indépendante.

b) Séquence se poursuivant jusqu'au moment de l'expansion.

c) Décontraction retardée par la réapparition des battements.

Animaux placés dans les conditions normales.

Les données sont issues d'observations portant sur des populations d'une trentaine de *Veretillum* placés chacun dans un aquarium dont le fond est recouvert de sable. L'implantation est ainsi laissée à l'initiative de chaque spécimen. Tous les bacs reposant sur la paillasse d'une salle d'étude, sont constamment alimentés en eau de mer et subissent les conditions extérieures. Les variations quotidiennes de température et de lumière sont périodiquement notées à l'aide d'un thermomètre à mercure et au moyen d'une cellule photoélectrique. La lenteur relative de l'évolution quotidienne des Vérétilles rend inutile, à cet égard, l'observation continue. C'est la raison pour laquelle les relevés sont pratiqués toutes les trois heures, de jour comme de nuit. Nuitamment, pour faire les observations, nous avons recours à une lampe de poche voilée dont l'intensité lumineuse ne dépasse pas 5 lux. De plus, les faisceaux de cette source lumineuse ne sont jamais dirigés sur les animaux. Nous tenons compte de l'aspect des animaux : certains sont contractés et d'autres ne le sont pas. Chaque période d'observation correspond à 48 heures consécutives et prend effet à 0 heure. Des histogrammes sont ensuite construits à partir des résultats. En abscisses, figurent les classes de temps et en ordonnées la fréquence en pourcentage des animaux contractés. C'est afin de faciliter la lecture des tracés que nous ne portons que les Vérétilles réduites à l'état vermiforme par la contraction. Les expériences ont été conduites pendant les mois du printemps et de septembre de plusieurs années.

Devant l'allure prise par les différents graphiques, nous sommes d'abord amenés à présenter ceux successivement établis, d'une part en avril et d'autre part en mai et juin. Ceux de septembre contribueront à alimenter une comparaison. Les tracés de la figure 1, A, pris parmi tout un lot, reflètent les réactions d'une population de Vérétilles dans le courant du mois d'avril. Au moment où nous effectuons le premier relevé, quelques animaux sont vermiformes. C'est à partir de 6 heures du matin que leur nombre prend de l'importance et augmente par paliers successifs marqués pour culminer à 15 heures. A ce moment-là, tous les animaux sont contractés. Par la suite, la quantité de Vérétilles contractées diminue rapidement. Dans les 24 heures qui suivent, le tracé présente les mêmes caractéristiques mais n'est plus rigoureusement superposable au précédent. En particulier, à 6 heures du matin, peu d'animaux sont contractés et le plafond atteint 95 p. 100 au lieu de 100 p. 100. Parfois, entre ces deux tracés à allure gaussienne, dont le sommet se situe dans le courant de la journée, s'intercale, au milieu de la nuit, un gradin qui rompt la ligne générale. Il est dû à des individus qui, en cours de décontraction nocturne, retournent passagèrement à leur état primitif.

D'une manière générale, les Vérétilles commencent à se contracter à partir du lever du jour pour être toutes réduites au milieu de la journée. Le plus souvent, les premiers animaux qui subissent le spasme contractif sont ceux qui sont implantés. Ceux qui reposent sur le sable sont entraînés plus tard par la contraction. De plus, une Vérétille implantée qui se contracte en début de journée subit souvent

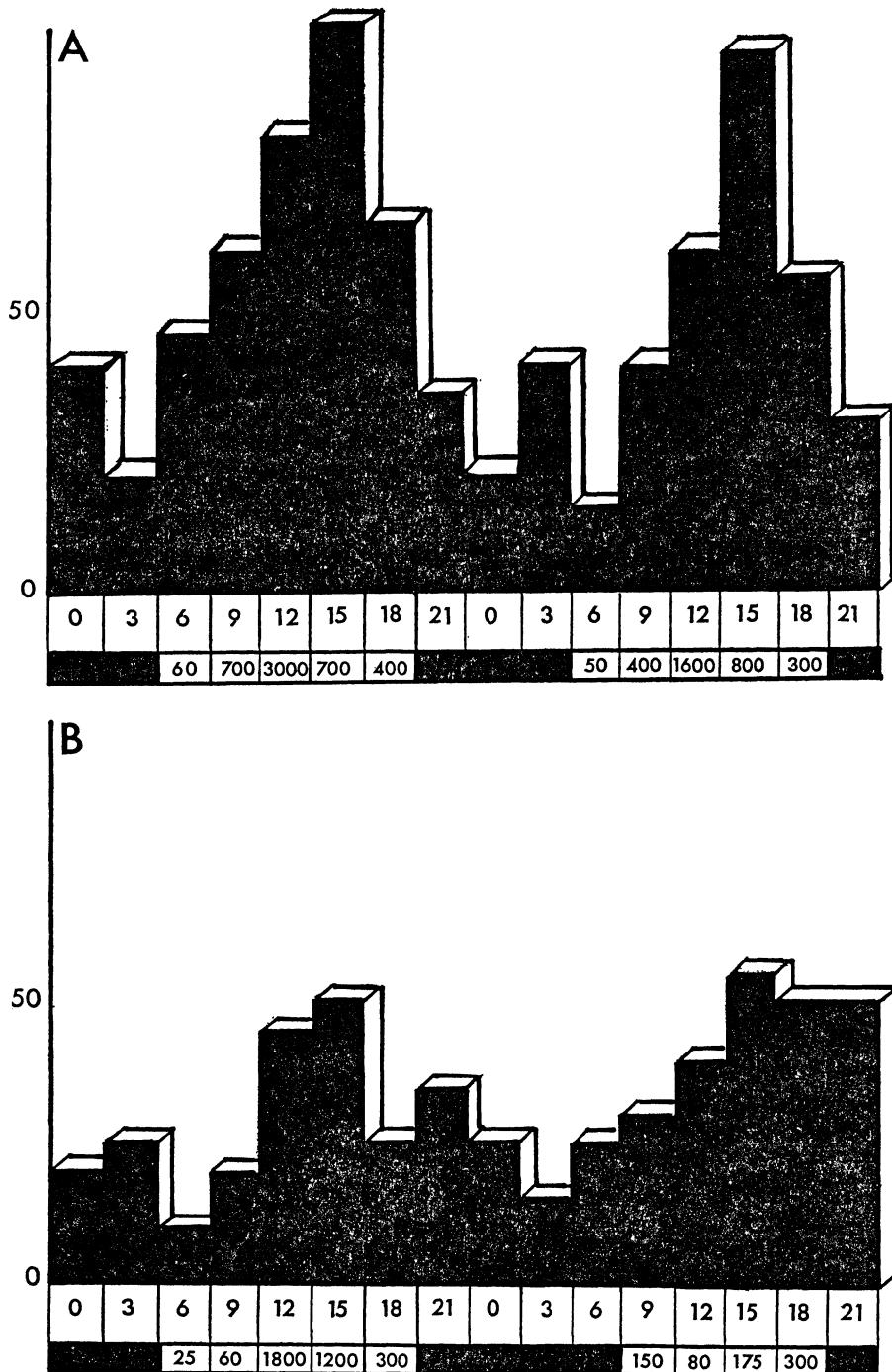


FIG. 1

Activités de moyenne fréquence. Histogramme obtenu à partir d'une population de Vérétilles entières. Les animaux subissent les conditions extérieures normales pendant 48 heures. Il s'agit de relevés du mois d'avril.

En abscisses nous trouvons l'heure des relevés. La bande sous-jacente indique l'intensité lumineuse des lieux. Une partie noire indique l'obscurité et une claire affectée d'un nombre donne l'intensité en lux.

En ordonnées, pourcentages de Vérétilles contractées.

la contraction au milieu de la journée quand elle est explantée. Enfin, quelques rares animaux qui, vermiformes dès le début de la nuit, entrant en expansion dans l'espace du matin, sont ramenés à l'état contracté vers 12 heures.

Pendant cette période de 48 heures, le thermomètre reste pratiquement bloqué à 13-14 degrés. C'est l'intensité lumineuse qui varie. Pour chacune de ces deux journées, nous obtenons une courbe d'intensité à allure gaussienne, montrant un pic situé entre 12 et 15 heures. Le point le plus haut de la première dépasse 3.000 lux et celui de la seconde atteint aisément 2.000 lux malgré quelques nuages. En fait, lorsque le soleil darde directement ses rayons, entre 12 et 15 heures, la cellule photoélectrique indique 20.000 lux. Nous notons ainsi un parallélisme entre maximum de Vérétilles contractées et maximum d'intensité lumineuse. A cet égard, nous indiquons que des animaux placés dans une salle d'étude orientée différemment sont tous contractés entre 6 heures et 9 heures. Pendant ce laps de temps, l'intensité lumineuse est la plus forte.

A côté de ces histogrammes à aspect marqué, il en est qui, vers 15 heures montrent 50 p. 100 d'animaux vermiformes (Fig. 1, B). Les différents gradins qui conduisent à ce sommet relatif sont peu marqués. Nous relevons un assez grand nombre d'animaux contractés le soir, après une chute partielle, due à un début d'expansion de quelques *Veretillum*. Les Vérétilles qui sont restées turgescents toute la journée se contractent à leur tour. Il s'agit souvent de Vérétilles non implantées. Les animaux qui se sont contractés plus tôt amorcent également leur expansion. Il se produit également une augmentation nocturne du nombre des animaux contractés. Elle est due, ici, à des *Veretillum* qui subissent le spasme pour la première fois de la journée. Le second jour donne un histogramme dans lequel nous reconnaissons une augmentation progressive du nombre des Vérétilles contractées à partir du milieu de la journée. Le maximum d'animaux contractés ne correspond plus à 15 heures. Il y a donc contraction tardive de la part de beaucoup d'animaux. Ceux-ci ne sont généralement pas implantés.

La température ne s'est pas modifiée par rapport à celles des données précédentes. Par contre, nous constatons que l'intensité lumineuse est plus faible. Le premier jour donne une courbe d'illumination dont le sommet atteint à peine 1.800 lux. Il s'agit, cette fois-ci, d'un maximum d'absolu. La seconde journée encore plus sombre indique seulement une intensité de l'ordre de 80 lux entre 12 et 15 heures.

Sur les histogrammes obtenus en mai et en juin (Fig. 2, A), le maximum de Vérétilles contractées se retrouvent à 12 heures. Les classes de l'histogramme qui flanquent cette colonne montrent néanmoins que, dès 9 heures du matin, plus de la moitié des spécimens sont vermiformes et que 85 p. 100 le sont encore à 18 heures. Les animaux se contractent plus tôt et demeurent plus longtemps sous cet aspect. Nous enregistrons aussi une pointe de contraction au milieu de la nuit. Elle est cependant plus prononcée que dans les exemples du mois précédent en belle période. Dans la plupart des cas, les Vérétilles non implantées se contractent aussi les dernières. Pendant ces 48 heures et en dépit d'une manifestation passagère de nuages temporaires le premier jour, les tracés indiquent une illumination supérieure à celle supportée par la population de *Veretillum*.

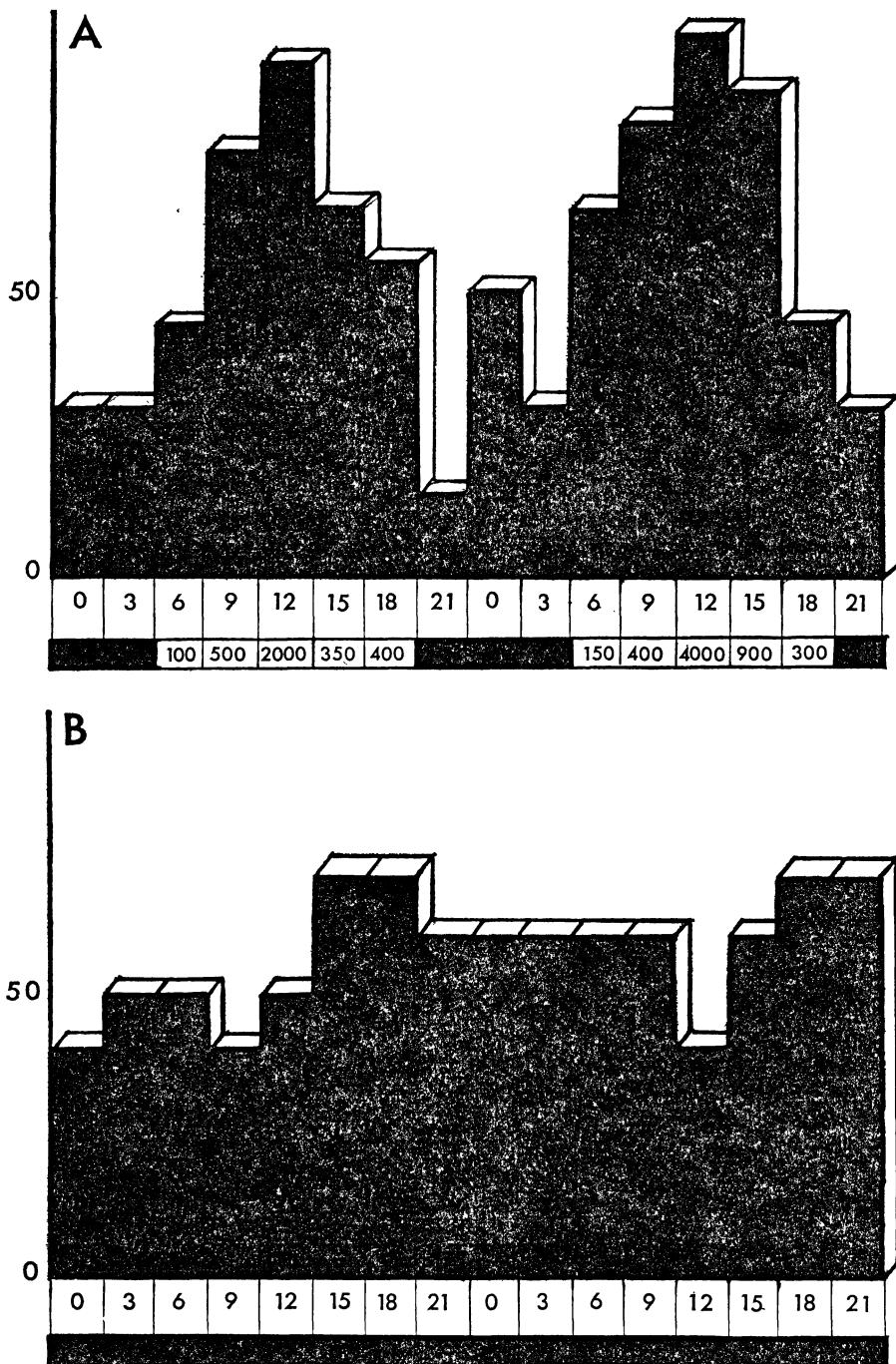


FIG. 2
Activités de moyenne fréquence. Histogrammes obtenus à partir de Vérétilles entières pendant deux jours.

A. Animaux placés comme précédemment. Relevés du mois de mai ; B. Animaux placés à l'obscurité.
Les autres indications correspondent à celles de la figure 1.

dans le courant du mois d'avril. Dès 6 heures du matin, l'intensité lumineuse dépasse 100 lux alors qu'elle atteignait péniblement 50 lux le mois précédent. Par ailleurs, les rayons lumineux frappent plus tôt, directement.

L'intensité lumineuse n'est cependant pas le seul des paramètres extérieurs à s'être modifié entre le mois d'avril et le mois de mai. Nous notons, en effet, une différence positive de l'ordre de 3° dans les températures enregistrées. Nous pouvons alors nous demander si cette élévation ne contribue pas également à allonger la durée de la contraction quotidienne de chaque *Veretillum*. Afin de lever le doute, nous faisons tout d'abord appel aux données du mois de septembre. A cette époque, la température des bacs d'eau de mer dépasse largement 20°. Nous sommes donc loin des 17-18 degrés du mois de mai. Or, les histogrammes établis sont le reflet de ceux issus des expériences d'avril. Quant à l'intensité lumineuse relevée, elle est comparable et même inférieure à celle de ce mois du printemps. Les différences obtenues paraissent indépendantes des variations thermiques, ce qui n'est pas le cas chez *Heteroxenia* sensible à la fois à la lumière et à la température (Gohar et Roushdy 1959). *Veretillum* rejoint *Cavernularia* (Mori 1960) dans l'indépendance manifestée à l'égard de la température dans un éventail de 10 degrés. L'auteur donne, malgré tout, quelques précisions quant au ralentissement du rythme du Pennatulide japonais au-dessous de 12 degrés.

Nous avons également voulu suivre les réactions d'une population de *Veretillum* pour des températures inférieures.

Les bacs d'élevage sont placés dans une cuve dans laquelle des cubes de glace réduisent progressivement la température de l'eau de mer de 15 à 3 degrés. A 3-4 degrés, les animaux turgescents se contractent à leur tour et tous demeurent dans cet état si la température ne devient pas plus clémente. Au bout de quatre jours, les Vérétilles présentent des signes de décomposition avancée.

Ainsi, à partir d'une population de Vérétilles placées sous l'influence des conditions extérieures, nous remarquons un parallélisme étroit entre la contraction des animaux et l'intensité lumineuse. A l'exception de quelques Vérétilles qui se contractent passagèrement dans la période obscure, chacune d'entre elles passe chaque jour par une phase de contraction diurne, alternant avec une phase de turgescence nocturne. Cela rejoint les observations de Mori (1960) pour *Cavernularia* issues de relevés dans le milieu naturel et non pas seulement en laboratoire.

Le parallélisme entre ces activités de moyenne fréquence et la phase lumineuse naturelle, indépendamment des conditions thermiques, écarte l'existence d'un rythme purement exogène défini plus haut. L'alternance quotidienne peut néanmoins se réclamer aussi bien des rythmes endogènes à corrélation externe que, plus précisément encore, des rythmes circadiens.

C'est en supprimant le synchroniseur externe, en l'occurrence la lumière, que nous pouvons mettre en évidence la composante endogène d'une activité rythmique. Cela équivaut à mettre les Vérétilles en conditions constantes, conditions obtenues soit en obscurité totale, soit en lumière continue.

Animaux placés en conditions constantes.

Les résultats présentés proviennent d'animaux vivant depuis quelque temps à l'obscurité. Ces Vérétilles, comme précédemment, reposent sur le fond sableux de bacs individuels. La circulation d'eau de mer est assurée en permanence. Une série de Vérétilles intactes séjourne aussi dans une salle d'étude soumise aux conditions normales.

Alors que nous traçons des histogrammes à silhouettes connues à partir des témoins précédents, il n'en est pas toujours de même avec des Vérétilles remises dans une salle obscure. Bien qu'il soit difficile de dégager un tracé type, nous aboutissons souvent à une ligne peu accidentée (Fig. 2, B) qui ne descend jamais au-dessous de 30 à 40 p. 100 de Vérétilles contractées. Une poussée pouvant atteindre 70 à 80 p. 100 émerge parfois entre 12 et 18 heures. En définitive, en considérant les histogrammes de l'ensemble de cette population de Pennatulides, nous ne savons pas si les données expriment le fait que la moitié des animaux demeurent contractés alors que les autres restent turgescents ou bien si certains passent à l'état contracté au moment où d'autres s'engagent dans l'expansion. En fait, le cadre de ces alternatives est largement débordé. A l'exception de rares *Veretillum* demeurant contractés pendant 48 heures, à l'issue desquelles ils dévaginent leurs autozoïdes, certains, peu nombreux, passent par une phase inversée correspondant à une expansion diurne. D'autres, plus fréquemment, continuent à présenter une seule contraction quotidienne. Cette dernière, par contre, s'effectue beaucoup plus tardivement que chez les témoins. La durée de la persistance dans l'état contracté est variable et peut aussi bien se poursuivre entre quelques ou plusieurs heures. Enfin, quelques *Veretillum* sont saisis par le spasme contractif, en pleine décontraction. Ces animaux rejoignent évidemment les Pennatulides qui, placés dans des conditions normales, sont brusquement ramenés à l'état vermiforme en pleine nuit.

En définitive, ces animaux demeurant depuis un certain temps à l'obscurité complète, conservent pour la plupart une contraction quotidienne, même s'il y a un décalage dans le temps. Celui-ci dépasse bien parfois la limite des 3-4 heures que supporte un rythme circadien. Nous ne pouvons cependant reconnaître ou écarter l'existence d'un tel rythme. En effet, nous ne savons pas si les Vérétilles placées à l'obscurité présentent d'emblée le rythme montré quelques jours après ou bien si elles l'ont adopté après une perturbation préliminaire. Ainsi, dans l'expérience qui va suivre, les Vérétilles vont subir des alternances de conditions normales et de conditions constantes.

Animaux subissant des alternances de conditions normales et constantes.

L'observation s'effectue également toutes les 3 heures mais pendant 10 jours successifs (Fig. 3). Les séquences sont réglées comme suit : 48 heures de conditions naturelles ; 48 heures de lumière constante ; 48 heures de conditions normales ; 72 heures d'obscurité constante ; 24 heures de conditions normales.

Pendant les premières 48 heures placées sous le signe d'un temps

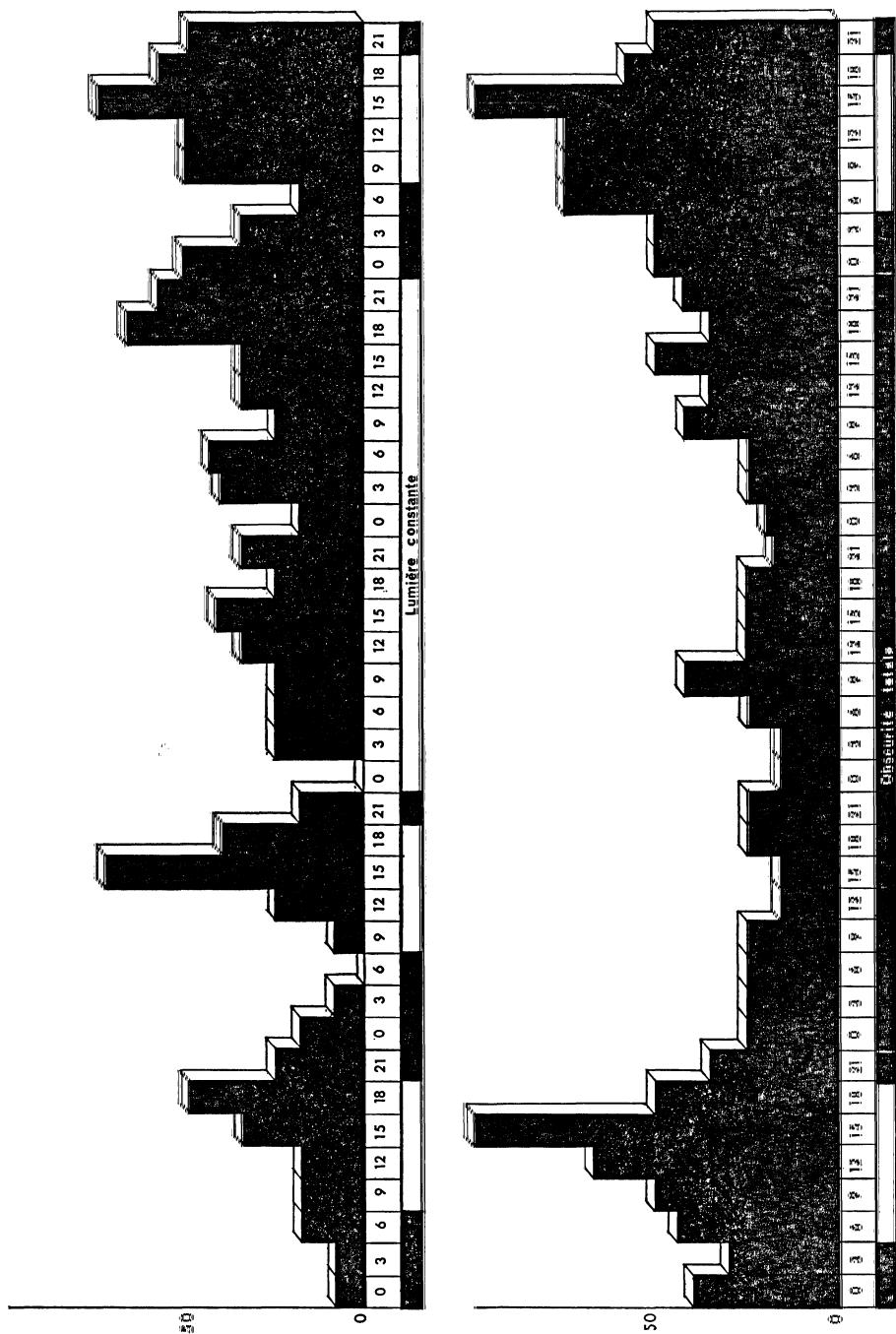


FIG. 3

Activités de moyenne fréquence. Histogrammes obtenus à partir de Véritables entières pour 10 jours consécutifs (du 10 au 19 avril). Les animaux subissent des alternances de conditions extérieures normales et de conditions constantes (48 heures normales, 48 heures d'éclairage constant, 48 heures normales, 72 heures d'obscurité, 24 heures normales).

La nature des conditions constantes est mentionnée dans la légende sous-jacente à l'axe des indications de temps.

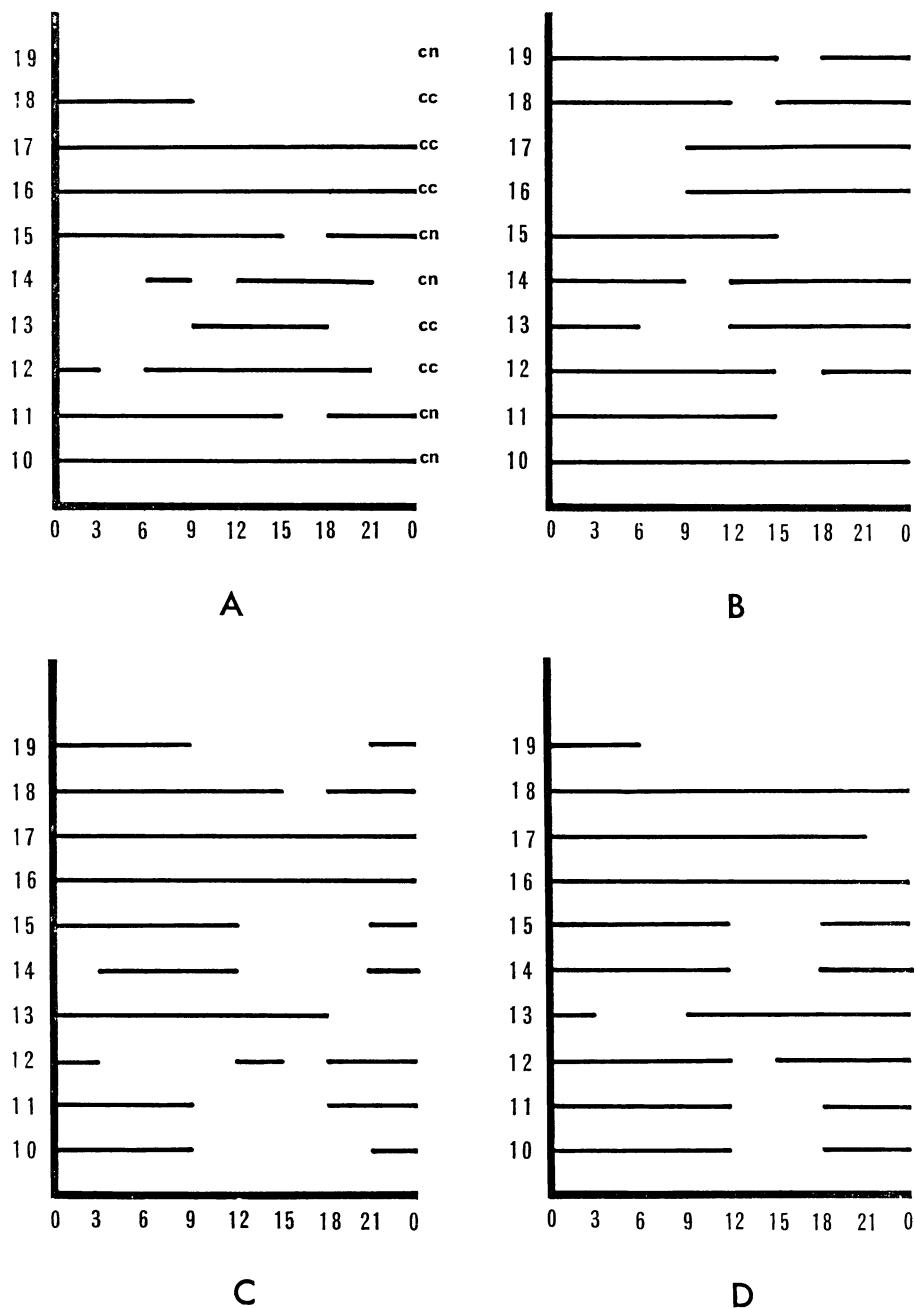


FIG. 4

Activités de moyenne fréquence. Quatre diagrammes individuels du type Kleitman obtenus à partir de Vérétilles entières groupées dans les résultats de la figure 3 (tirage au sort).

Le trait noir indique que les polypes sont visibles sur le rachis et l'interruption annonce que l'animal est contracté.

En abscisses, nous portons les heures de relevé et en ordonnées les dates successives (du 10 au 19 avril).

cn : conditions normales ; cc : conditions constantes.

sombre, nous trouvons les tracés dans les conditions mentionnées plus haut. Il y a effectivement un nombre de Vérétilles contractées au milieu de la journée mais il est l'expression de la majorité des spécimens. Dans la période qui suit, les animaux sont soumis à l'éclairage constant de 1 500 lux. Les histogrammes ont tendance à refléter les tracés provenant des Vérétilles qui étaient restées dans l'obscurité complète. Nous remarquons une ligne dont la monotonie est quelque peu rompue au milieu ou en fin de journée. A l'issue de cette période, nous trouvons deux jours de conditions normales qui conduisent inévitablement au maximum de contraction diurne classique. La population de Vérétilles subit ensuite l'obscurité totale pendant une durée de trois jours. Les différentes classes de temps des histogrammes plafonnent rapidement à un certain niveau accidenté par quelques paliers de petite amplitude. Pour clore l'expérience, les animaux retrouvent les conditions normales. Dans le courant de la journée, 100 p. 100 des animaux sont contractés. Tout comme pour les histogrammes obtenus à partir de Vérétilles séjournant dans l'obscurité, l'étude de chaque animal est rendue nécessaire pour relever la nature exacte des composantes du tracé global. A cet égard, nous avons recours à la technique de Kleitman (1) pour toute cette période de 10 jours comprise entre le 10 et le 19 avril 1968. En abscisses, figurent les subdivisions de la journée et en ordonnées les dates des relevés. Lorsque le trait est interrompu, la Vérétille est contractée. La figure 4 représente des types de relevés fournis par la population de Pennatulides. La succession régulière entre contraction et expansion se reflète toutes les fois que les animaux subissent les conditions normales. En lumière constante, nous dégageons des résultats semblables à ceux obtenus plus haut avec certains animaux remisés dans l'obscurité totale. Ces Vérétilles se contractent aussi une fois par jour mais le phénomène est décalé dans le temps. Nous pouvons également assister à deux contractions dans le courant d'un jour et plus rarement à une inversion de rythme. En conséquence, que ce soit sous les conditions extérieures normales ou sous les conditions constantes expérimentales, ces Pennatulides ont tendance, dans leur ensemble, à présenter quotidiennement une phase d'expansion nocturne et une phase de contraction diurne comme les Cavernulaires (Mori 1960). Chez *Veretillum*, par contre, en l'absence du synchroniseur, le spasme contractif a lieu souvent plus tard alors que normalement il s'effectue peu avant l'apparition du jour ou dans le courant de la matinée après ou sans action directe des rayons lumineux. Une variation peut se produire d'un jour à l'autre mais aussi d'un animal à l'autre. Bien que ces variations dépassent les limites permises, de l'ordre de trois à quatre heures, pour s'insérer dans un rythme circadien, nous devrions envisager un autre type de rythme endogène à corrélation externe pour *Veretillum*. Cependant, c'est une certaine composante circadienne que nous pouvons dégager à partir des animaux implantés. Ceux-ci, en effet, se contractent généralement les premiers dans les conditions normales et continuent à passer par des alternances quotidiennes de contraction et de turgescence en conditions constantes. Cette régularité débouche sur la notion d'une « horloge interne ».

(1) In Sollberger, 1965, p. 93.

Animaux segmentés, placés dans diverses conditions.

Le comportement du rachis et du pédoncule semble donc quelque peu différer au cours de ces activités de moyenne fréquence. Lors de la contraction naturelle, rappelons-le, c'est le rachis qui, par ses autozoïdes, manifeste les premiers signes du phénomène. C'est seulement ensuite que le pied amorce le processus. De plus, la contraction globale est généralement retardée lorsque le *Veretillum* non implanté repose sur le substrat du bac d'élevage. A ce moment-là, le pied peut ne pas demeurer dans sa phase de grande extension. Il s'allonge et se raccourcit successivement ; il est alors conique, comme nous l'avons indiqué plus haut. C'est afin d'accentuer les différences entre rachis et pédoncule que nous séparons ces deux parties au niveau de la zone intermédiaire. Nous utilisons, là aussi, une population de Vérétilles. Les pédoncules obtenus, incapables de se gorger d'eau en l'absence de siphonozoïdes, demeurent à l'état contracté et c'est plus tard que nous retrouverons l'action du pédoncule isolé. Seuls, les rachis sont répartis en deux lots. Un lot est placé dans les conditions extérieures normales et l'autre en obscurité constante. Parallèlement, des témoins entiers sont mis en expérimentation. Nous établissons des histogrammes à partir de 48 heures d'expérimentation.

Les témoins placés dans les conditions normales fournissent les résultats attendus, les rachis seuls, par contre, ont tous acquis l'aspect vermiciforme dès 9 heures du matin et s'y maintiennent tard le soir (Fig. 5, A). A l'échelon de cette population, nous relevons une alternative tranchée : contraction diurne et turgescence nocturne. Lorsque le temps est maussade, nous remarquons quand même un certain nombre de gradins évoquant la contraction des différents rachis isolés les uns à la suite des autres. Néanmoins, ils se contractent tous dans la journée alors que certains témoins se maintiennent tardivement dans l'état turgescents. Il ne semble pas qu'il y ait un pourcentage important de contraction nocturne passagère.

Le second lot de Vérétilles amputées placées dans l'obscurité totale, donne des histogrammes dont les caractéristiques indiquent la présence permanente de rachis contractés (Fig. 5, B). Le taux de contraction ne dépasse cependant pas 50 p. 100 entre 12 et 15 heures alors qu'il peut atteindre 75 p. 100 à 0 heure. Nous suivons alors le sort de chacun de ces fragments car ces résultats sont la résultante de comportements divers. 50 p. 100 des spécimens placés dans la salle obscure se contractent une fois par jour à des moments variés. A côté d'eux, des rachis demeurent turgescents durant un laps de temps supérieur à 24 heures et d'autres subissent deux et même trois contractions dans la journée. Les fragments restant à l'état vermiciforme pendant 24 heures consécutives sont assez rares.

Ainsi, il est difficile de retenir à partir de ces rachis isolés du pied la composante circadienne que nous devinons chez les Vérétilles entières implantées.

Si l'étude des activités phasiques de faible fréquence était possible à partir d'une population de Vérétilles examinées toutes les trois heures, c'est l'observation continue de chacun de ses membres qui permet de dégager les activités rythmiques de haute fréquence. Celles-ci, chez

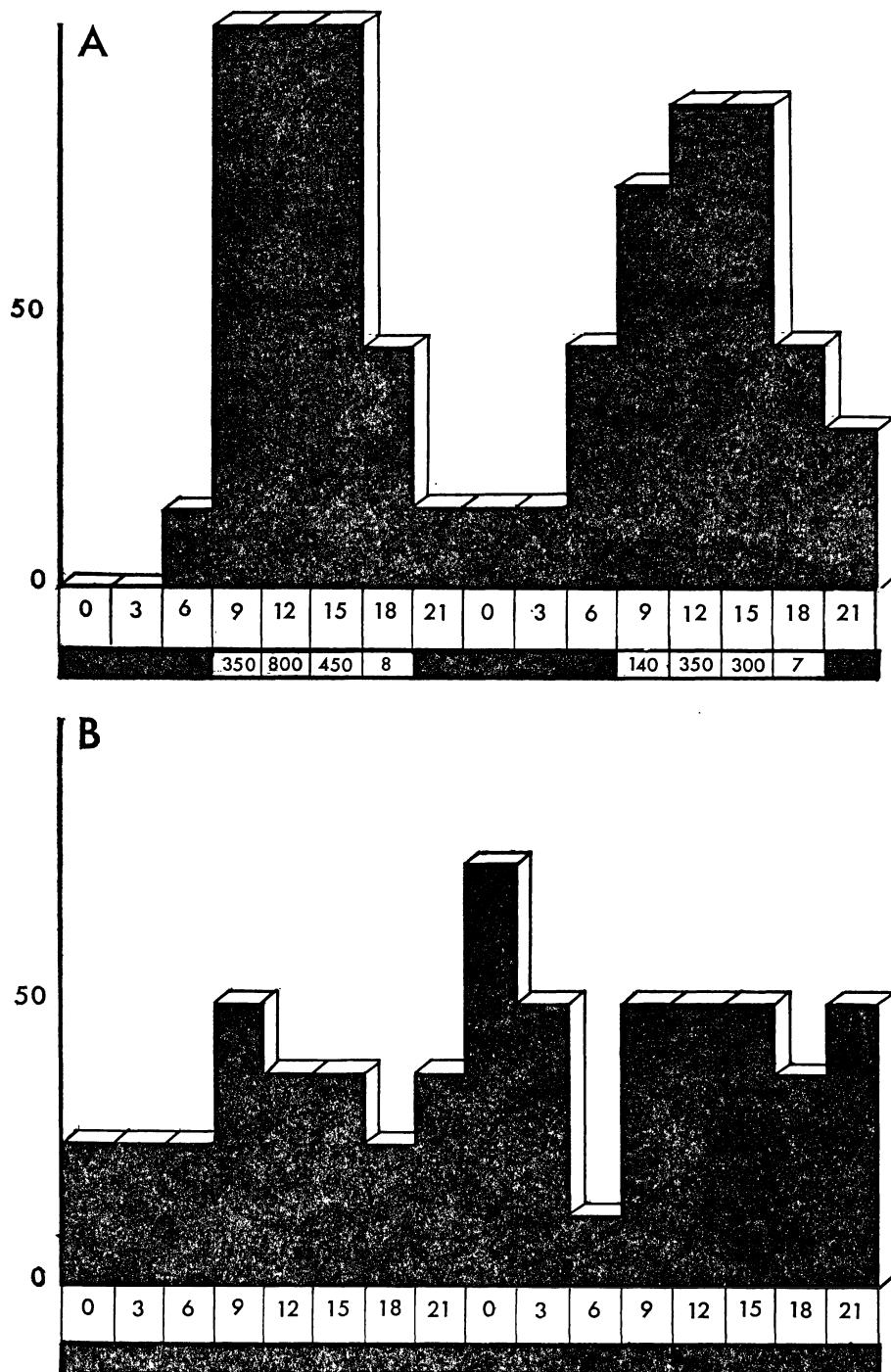


FIG. 5

Activités de moyenne fréquence. Histogrammes obtenus à partir de Vérétilles amputées du pédoncule pendant 48 heures d'observations.

A. Animaux sans pied placés dans les conditions extérieures normales ; B. Animaux sans pied placés dans l'obscurité continue.

Pour les autres indications se référer à la légende de la figure 1.

Veretillum, correspondent à des rythmes musculaires : les « myo-rhythms » de la littérature anglo-saxonne. Ce sont des ondes péristaltiques et des pulsations. Du fait des difficultés rencontrées pour suivre les premières, seuls les points essentiels en seront présentés. Par contre, les pulsations dont l'enregistrement a été possible seront largement décrites.

ACTIVITÉS DE HAUTE FRÉQUENCE

Le péristaltisme (Planche I, A et D).

Cette activité peut être provoquée par stimulation de la colonne chez *Calliactis* (Pantin 1935 a) ou se produire spontanément et se déplacer le long de chaque polype du *Cordylophora* colonial (Fulton 1963). Chez *Renilla* (Parker 1920 b) et chez *Cavernularia* (Honjo 1940), le phénomène concerne la masse commune. Il en est de même chez *Veretillum*. Il se produit une constriction transversale mobile impliquant une activité au niveau des importantes formations myoépithéliales à disposition transversale des canaux longitudinaux centraux (Buisson 1970 a). En effet, une entaille sectionnant jusqu'aux cloisons périphériques des canaux centraux n'empêche pas le déplacement de l'onde qui se propage donc par l'intermédiaire des cloisons des canaux centraux. Par ailleurs, chez une Vérétille dont le rachis médian est contraint par un cylindre en caoutchouc, une onde issue du rachis distal réapparaît ensuite au niveau du rachis proximal. Après avoir enlevé le cylindre, nous constatons que la partie médiane présente une contraction prononcée : il y a donc eu conduction. Parfois nous assistons, non pas au déplacement d'un simple anneau étroit mais d'un véritable petit cylindre. L'onde péristaltique peut se diriger, soit vers le sommet du rachis, soit vers l'extrémité distale du pied. Dans le premier cas, la constriction apparaît à partir de la pointe pédieuse et, dans le second, à partir du rachis distal. Elle peut également naître dans la zone intermédiaire et se propager dans un sens ou l'autre. De plus, après avoir éliminé une fraction plus ou moins importante du rachis distal, l'onde se forme au niveau du nouveau sommet, c'est-à-dire à partir de la section. Comme chez *Renilla* (Parker 1920 b) ou chez *Cavernularia* (Honjo 1940), le phénomène ne se manifeste pas dans l'anarchie. Il y a des séquences que nous pouvons dégager dans un cycle de 24 heures qui conduit un animal d'une contraction à une autre après l'avoir fait passer par une longue phase d'expansion. Ces séquences sont liées à ce rythme de moyenne fréquence.

Séquences des activités péristaltiques.

Lorsque la Vérétille est réduite à un cylindre lisse, les ondes péristaltiques sont issues du sommet du rachis et non pas essentiellement de la zone intermédiaire comme l'indique Titschack (1968) pour *Veretillum* et Honjo (1940) pour *Cavernularia*. Cette onde se déplace

à une vitesse variable de l'ordre de 3 cm/minute. Cette vitesse peut cependant être dépassée chez les animaux qui, en cours d'expansion, se contractent au cours de la nuit. La constriction, après avoir cheminé le long de la masse commune, disparaît au niveau de l'extrémité distale du pied. Alors que chez les polypes de *Cordylophores*, les anneaux péristaltiques apparaissent seulement lorsque ceux de la vague précédente ont disparu, il est possible de suivre cinq ou six constrictions sur un *Veretillum* contracté. La distance entre chaque onde est alors de l'ordre de 2 cm. Puis elles s'espacent, c'est-à-dire que leur fréquence diminue. Plus tard, quand l'animal entre en expansion, il n'y a plus qu'un anneau se déplaçant dans la même direction et dont nous perdons souvent la trace avant la naissance de son successeur, ce qui ne semble pas être le cas chez *Pteroides* (Brafield 1969). L'observation est plus ou moins gênée par les autozoïdes en voie de dévagination, dirigés vers le sommet du rachis. Ensuite, quand les polypes sont perpendiculaires à la masse commune, nous relevons facilement la présence d'une ou plusieurs ondes ; les autozoïdes oscillent généralement sur leur base lors de leur passage. Par rapport aux événements précédents, il y a donc une augmentation de fréquence. Ce mouvement de la masse commune, pendant la turgescence, continue à paraître au sommet du rachis distal ou naît à partir de l'extrémité pédieuse. Dans les deux cas, la manifestation a lieu jusqu'à la contraction quotidienne totale de l'animal. En conséquence, le schéma de la succession des ondes péristaltiques est moins précis que celui donné par Honjo (1940) pour *Cavernularia*. Chez *Veretillum*, le changement de sens semble facultatif. Quoiqu'il en soit, nous remarquons parfois, au cours de la décontraction, une modification dans la manifestation du phénomène. Un anneau péristaltique naît simultanément à chaque extrémité de l'animal. Cela n'arrive jamais chez *Renilla* (Parker 1920 b). Il y a ensuite affrontement des deux ondes chez la Vérétille, puisqu'elles convergent : ce contact les annule. Cela semble indiquer que les deux ondes ont été transmises soit dans un même système conducteur, soit dans deux systèmes ayant les mêmes effecteurs. Puis la zone intermédiaire peut donner deux ondes divergentes et, par la suite, apparaît une onde à une des deux extrémités seulement. Nous pouvons nous demander si ces activités mal définies ne tiennent pas lieu de phases transitoires aux éventuels changements de direction dans la propagation de l'anneau péristaltique. C'est alors l'une des deux tendances qui l'emporte.

Les pulsations.

Ce type d'activité étant difficilement observable à l'œil nu, c'est à un enregistrement que nous devons recourir. La Vérétille implantée est harponnée à son sommet par un ou plusieurs hameçons reliés à un ou plusieurs scribeurs. Les mouvements sont tracés sur un cylindre enfumé tournant très lentement (0,25 mm/minute). Chaque pulsation traduit dans sa phase ascendante la contraction et, dans sa phase descendante, une décontraction de la masse commune. La pulsation n'est pas perturbée par une section transversale ne dépassant pas la paroi des canaux centraux, du moins dans le rachis, ce qui, comme pour le péristaltisme, localise l'activité au niveau des canaux

centraux (1). L'analogie avec les battements relevés par Batham et Pantin (1950 a) chez *Metridium*, est d'autant plus remarquable que la manifestation subsiste également chez *Veretillum* dans l'obscurité la plus complète. En dépit de leur caractère endogène, les pulsations subissent l'influence de variations thermiques (2). Au cours d'un cycle de 24 heures, nous assistons à toute une série de séquences caractérisées par la variation de la forme, de la fréquence et de l'amplitude des pulsations.

Aspects des pulsations.

Nous insistons tout particulièrement sur le décours myographique des pulsations car bien qu'elles expriment le simple jeu de contraction de certains muscles de la masse commune de *Veretillum*, il n'en demeure pas moins que ces derniers sont comparables à des machines aux activités modulables par des signaux d'entrée. C'est ainsi que, d'après l'aspect, la fréquence et la succession des mouvements, nous pouvons supposer l'existence de centres d'initiation distincts. Nous reconnaissions généralement des pics constitués par une phase ascendante et une phase descendante, séparées par une pointe aiguë. Les pics de durée variable, diffèrent dans leur décours. Les plus réguliers d'entre eux présentent une montée et une descente symétriques par rapport à un axe fictif passant par leur sommet. D'autres battements asymétriques montrent une ascension lente, dessinant une concavité marquée vers le haut et une chute rapide. Pour d'autres, c'est l'inverse : après une montée abrupte, le relâchement lent tourne une concavité vers le haut. De plus, la phase montante ou descendante marque souvent un temps d'arrêt qui, sur le papier enfumé, donne un palier. Au-dessus de ce gradin, il y a un pic aigu. L'une de ces deux phases peut également être morcelée par plusieurs paliers successifs.

Nous remarquons aussi des pulsations à sommet obtus dont les flancs symétriques par rapport à un axe vertical rappellent des ondulations. A côté de tous ces types, nous enregistrons des formes qui ressemblent à des ondulations écrêtées et des petites manifestations aiguës ou obtuses que nous qualifions de soubresauts. L'uniformité du plateau des ondulations sans crête est parfois rompue par un ou plusieurs de ces soubresauts (3). L'amplitude de ces pulsations,

(1) En dépit de ces sections, nous ne pouvons exclure la participation des faisceaux longitudinaux endodermiques relativement ténus du rachis. Ils constituent des segments dont la coupure concerne un territoire limité. Par contre, les cloisons radiales épaisses et les cloisons transversales du pied montrent un jeu réciproque, même en l'absence de fluide. Cependant, l'inhibition réciproque, connue chez d'autres Cnidaires, n'a pu être déterminée avec précision car les sections transversales laissent le pied contracté.

(2) Pour un animal en décontraction, à partir de 8°, les pulsations ainsi que les ondes péristaltiques sont inhibées. Au fur et à mesure que la température diminue, une simple ligne faiblement ondulée s'inscrit sur le cylindre enfumé. Au-dessous de 5°, apparaît une série de très petits gradins qui se placent juste avant un début de contraction rapidement avortée. A 4°, il y a contraction de la masse commune mais elle s'effectue plus lentement que d'habitude. Par contre, au moment où le phénomène se produit, les autozoïdes sont invaginés depuis long-temps dans le rachis. Ils se sont rétractés les uns à la suite des autres et non pas globalement et rapidement. L'expérience terminée, quand la température du bac atteint à nouveau 8°, les pulsations réapparaissent.

(3) Toutes ces pulsations sont obtenues pour des vitesses de rotation de cylindre allant de 0,25 à 1 mm par minute. Lorsque nous utilisons une vitesse de l'ordre de 30 mm par minute, nous étalons tous les phénomènes, y compris les plus aigus. Nous relevons des ondulations.

fortement augmentée par le levier du scripteur, s'échelonne, après calcul trigonométrique, entre 1 mm pour les plus petites et 1 cm pour les plus grandes. Ces dernières sont cependant exceptionnelles.

Les pulsations d'une Vérétille entière.

Ce sont successivement les résultats obtenus avec un et trois scripteurs qui sont présentés.

Enregistrement monographique.

La planche II, 1 donne un tracé d'ensemble à petite amplification. Aussitôt après la contraction naturelle et après quelques instants de latence, des pics réguliers à phase symétrique s'inscrivent sur le cylindre enfumé. Les différentes pulsations débitées à une fréquence élevée (Planche II, 2a) s'inscrivent dans le voisinage immédiat les unes des autres. Elles possèdent, à ce moment-là, une amplitude voisine. A l'issue d'un laps de temps de l'ordre de une à trois heures après la contraction, la hauteur d'une pulsation sur deux décroît progressivement jusqu'à donner l'impression qu'elle ne s'insère plus que dans la phase descendante du tracé qui la précède. Finalement, le papier enfumé retient une impulsion régulière sur deux. Sur son décours descendant, s'inscrit un petit replat avant la chute sur la base de la ligne de l'enregistrement. Par la suite, la fréquence des battements diminue encore et nous aboutissons à une modification sensible de la forme. Ils représentent tout d'abord des pics plus ouverts dont la branche ascendante décrit une large courbe (Planche II, 2b) à concavité vers le bas, avant de se rétrécir jusqu'au sommet. Ils donnent ensuite des ondulations auxquelles fait suite la chute du tracé. C'est l'expression graphique de la décontraction de *Veretillum* (Planche II, 2c). Des pics réguliers peuvent néanmoins se produire jusqu'à l'amorce de l'expansion quotidienne (Planche II, 3b) ; le tracé, peu après, rappelle celui donné par Mori (1960) pour *Cavernularia*. Nous obtenons une ligne de pente variable, inférieure à 45°, jalonnée par des ruptures dues à des gradins ou à l'apparition de petits pics (Planche II, 2c). Parfois, la continuité relative de cette ligne est réellement perturbée par une courte série de pulsations régulières (Planche II, 3c). Parallèlement, la décontraction du coenenchyme est momentanément stoppée. La fin de la chute est généralement annoncée par un plus grand nombre de petits paliers. Enfin, une nouvelle série de pics s'inscrit à son tour. Habituellement, jusque-là, seul le sarcosome a atteint un certain degré d'expansion. Sa surface est à peine perturbée par de grosses verrues qui correspondent aux autozoïdes au début de leur dévagination quotidienne. Si, quand l'animal est contracté, nous enregistrons des séries de pulsations pouvant relever de séquences précises, c'est, au cours de la turgescence, une gamme variée d'activités qui se dessine. Deux cas sont à envisager. Nous séparons en effet les Vérétilles qui demeurent turgescientes pendant l'exercice nocturne et celles qui, bien moins nombreuses, se contractent, souvent passagèrement, le soir ou dans le courant de la nuit, alors qu'elles sont en début d'expansion.

Chez les premières (Planche III, 4), au fur et à mesure que les autozoïdes progressent dans leur dévagination, nous distinguons des

pulsations régulières à pic étroit ou à gradin dans la phase descendante. La séquence peut couvrir une ou deux heures, au terme desquelles les battements relèvent du plateau denticulé ou de petites ondulations. Ces manifestations sont parfois suivies par des activités à tracé régulier, à paliers greffés dans la phase ascendante, descendante ou dans les deux. Souvent une salve, formée par la succession de pulsations à caractéristiques définies, est remplacée par une phase de structure différente. Il existe aussi un rapport entre l'amplitude et la fréquence : lorsque les pulsations sont « serrées », leur hauteur demeure faible et lorsqu'elles sont plus amples, elles s'étalent dans le temps en présentant des gradins successifs, ce qui peut être l'expression d'une forme de régulation. Les polytes, pendant ce temps, ont acquis une certaine turgescence et, après être demeurés perpendiculaires à la surface du rachis, ils ont tendance à s'incliner collectivement vers la base du coenenchyme, comme nous l'avons indiqué au début de ce travail. Sur certains tracés, nous remarquons des plateaux écrêtés, morcelés par des phases de relâchement et de contraction très courtes (Planche III, 5a). Cette inversion du battement se réclame en fait, souvent, de l'artefact d'enregistrement. Les Vérétilles très turgescents qui les produisent, sont arquées. Elles ne se trouvent plus rigoureusement dans l'axe du fil qui relie l'hameçon et le levier scripteur. Ainsi, un animal qui s'allonge tire-t-il sur le fil et, au lieu de donner le relâchement attendu sur le papier enfumé, nous avons l'impression de la contraction. En conséquence, ce sont des sortes de pics interrompus par des phases longues de repos qu'il faut considérer. Nous distinguons ensuite, soit une augmentation de fréquence, soit des soubresauts évoquant la disparition des impulsions périodiques (Planche II, 1f). Les autozoïdes, aux mêmes moments, sont franchement inclinés, voire même couchés sur le rachis en direction de la zone intermédiaire. Parallèlement, la base de la ligne de l'enregistrement du phénomène décrit une certaine courbe, ce qui traduit une légère contraction soutenue de la masse commune. Enfin, a lieu la contraction naturelle qui, après le spasme des polytes, réduit les dimensions du coenenchyme. Juste avant cette réduction, une phase rapide d'élargissement s'effectue parfois rapidement (Planche II, 1g). Peu après, la ligne, momentanément brisée par un ou plusieurs pics, reprend sa course avec la contraction du pédoncule. C'est ce qui semble également découler de l'examen de la courbe de contraction de *Cavernularia* (Mori 1960).

De leur côté, les Vérétilles moins nombreuses qui se contractent brusquement, en pleine expansion, dans la période obscure, produisent des tracés particuliers (1).

Après la phase d'expansion du sarcosome, les pulsations régulières qui apparaissent normalement mais à plus haute fréquence, persistent en s'amplifiant progressivement jusqu'à la contraction prématuée du *Veretillum* (Planche III, 6 a). Durant toute cette période, qui malgré tout peut recouvrir quelques heures, les autozoïdes à demi dévaginés témoignent d'un degré d'excitabilité jamais atteint. Il n'est pas rare d'assister à la rétraction et à la dévagination rapides et simultanées de polytes éloignés. La contraction de cette Vérétille est précédée par un pic dont l'amplitude de la phase descendante dépasse souvent les précédentes. Le coenenchyme amorce souvent sa contraction avant les polytes.

(1) Ce sont ces Vérétilles qui contribuent à l'élévation du nombre d'animaux contractés durant la nuit, observée pendant l'étude des activités rythmiques de moyenne fréquence.

Toutes ces séquences et, en particulier celles issues de la période turgesciente, s'inscrivent sur l'ondulation de la base de la ligne de l'enregistrement qui dure chaque fois deux à trois heures.

Quoiqu'il en soit, avec un seul scripteur, nous ne savons pas si le phénomène est le reflet d'une activité locale confinée au rachis distal ou bien le fait de toute la Vérétille. Tout comme Batham et Pantin (1950a) chez *Metridium*, c'est pour dégager l'activité des différentes parties d'un *Veretillum* entier que nous avons recours à plusieurs scripteurs.

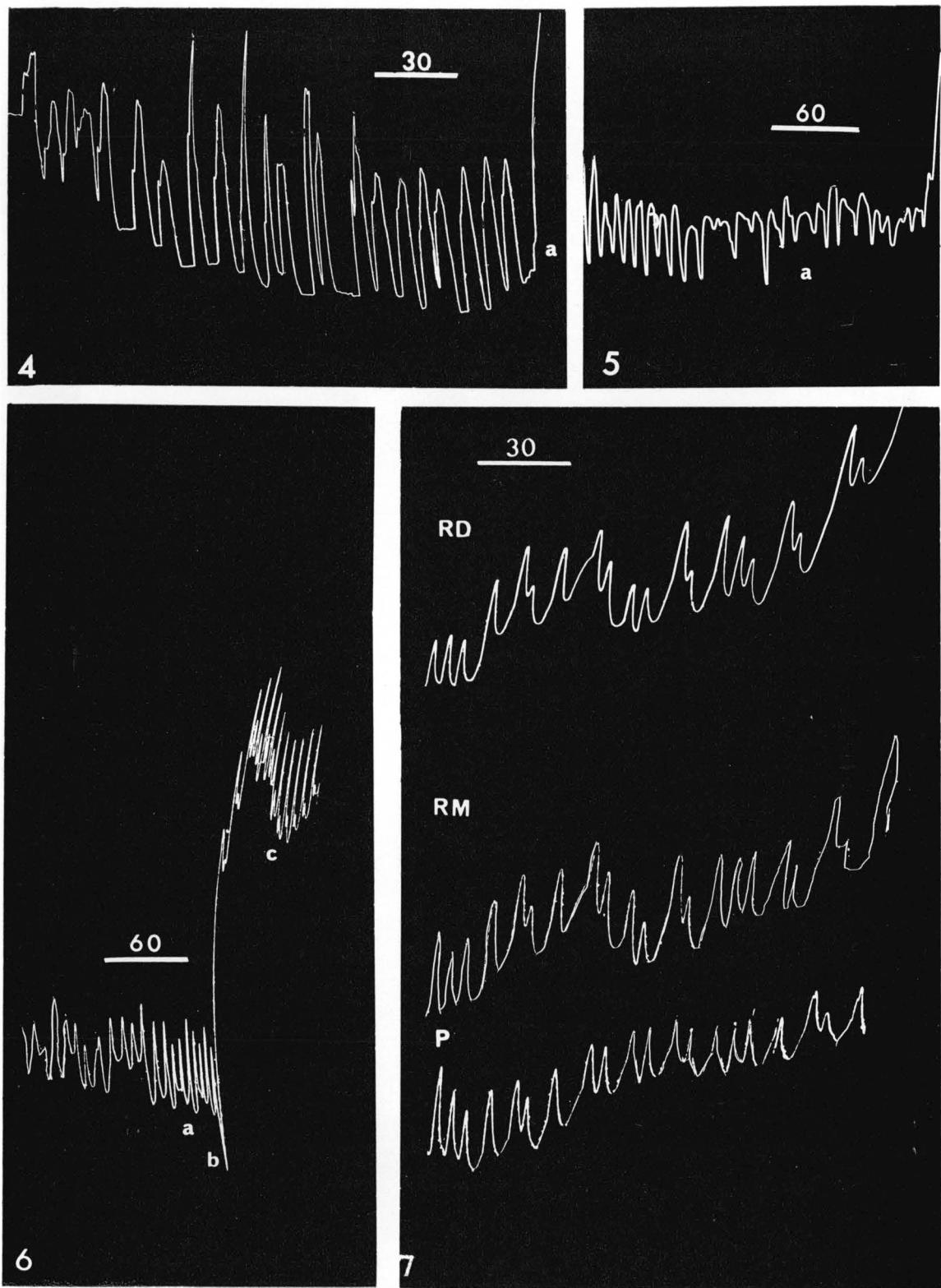
Enregistrement polygraphique.

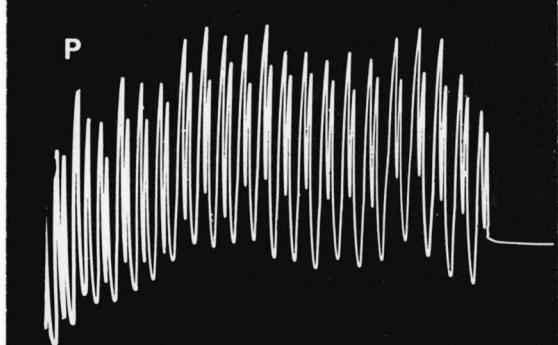
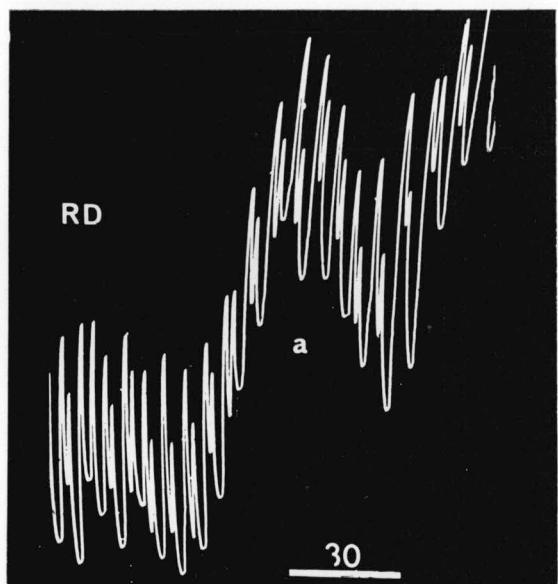
Chaque Vérétille comporte trois hameçons reliés chacun à un scripteur, respectivement placés au sommet du rachis, au milieu du rachis et dans la zone intermédiaire. Nous suivons également l'inscription des tracés au cours de 24 heures qui conduisent généralement d'une contraction naturelle à une autre, après passage par une phase d'expansion. Nous trouvons, là aussi, les animaux dont les phénomènes se passent dans le cadre d'une journée complète et ceux, plus rares, dont une phase supplémentaire passagère de contraction s'intercale dans les 24 heures.

Chez des animaux contractés implantés, les scripteurs décrivent des pulsations remarquablement coordonnées (Planche III, 7). Il n'y a cependant pas coordination mécanique entre les différents tracés car le plus souvent l'inscription de la pulsation entre les différents niveaux présente un retard (Planche IV, 10). Nous ne pouvons calculer ce dernier car les trois scripteurs ne sont pas toujours rigoureusement parallèles. Ce sont des formes régulières, à phase ascendante aussi rapide que la phase descendante, que nous retrouvons dans les batte-

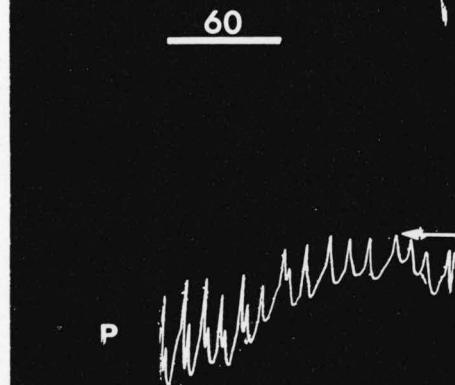
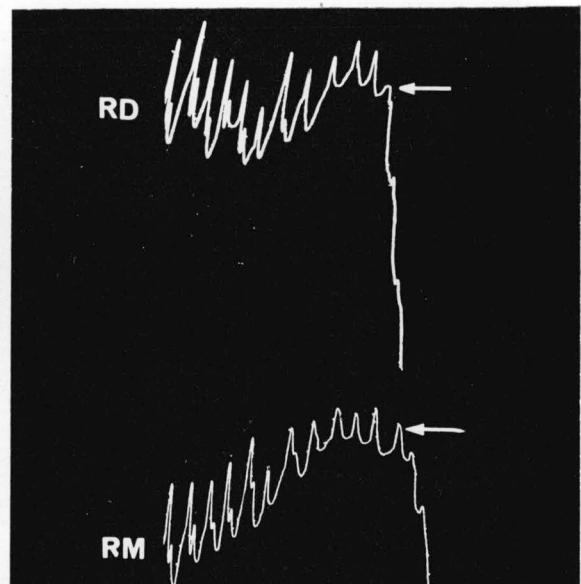
PLANCHE III

4. — Vérétille entière. L'hameçon est fixé dans le sommet du rachis.
Echelle = 30 minutes. Température = 17-18°.
L'animal est turgescents (phase d e f de 1).
Nous remarquons les trains successifs et différents.
a) Amorce de la contraction de la masse commune sans élévation préliminaire (sans f de 1).
5. — Vérétille entière. L'hameçon est fixé dans le sommet du rachis.
Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.
L'animal est turgescents (phase e et f de 1).
a) La grande turgescence de la masse commune aboutit à l'inclinaison de la partie supérieure de la Vérétille qui, de ce fait, n'est plus dans l'axe d'enregistrement. L'inscription du jeu contraction-décontraction pour chaque pulsation est alors inversée.
6. — Vérétille entière. L'hameçon est fixé dans le rachis médian.
Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.
L'animal se contracte prématurément en début d'expansion (phase remplaçant e de 1). Les polypes sont dévaginés au tiers de leur longueur.
a) Augmentation de la fréquence des pulsations.
b) Elongation de la masse commune qui précède la contraction.
c) Pulsations caractéristiques obtenues lorsque la Vérétille est sous l'aspect contracté (phase a) de 1).
7. — Vérétille entière. Trois hameçons sont respectivement fixés dans le rachis distal, dans le rachis médian et dans le pied proximal (ou dans la zone intermédiaire) soit respectivement RD, RM, P.
Echelle = 30 minutes. Température = 17-18°.
L'animal est contracté (phase a) de 1) et les battements sont coordonnés.

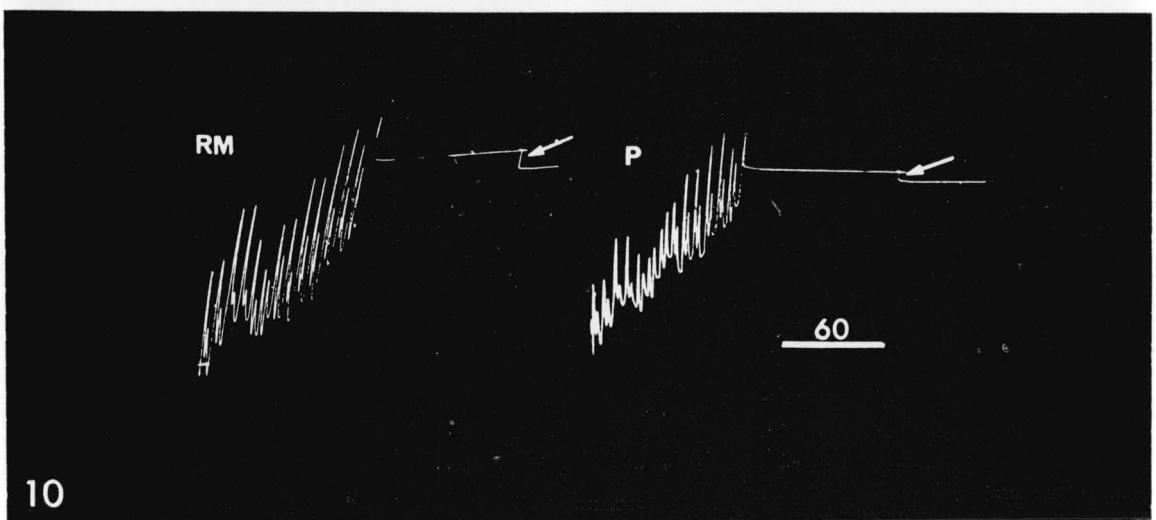




8



9



10

ments. La fréquence, tout d'abord élevée, diminue progressivement après élimination d'une pulsation sur deux. C'est donc le tracé apical précédent que nous obtenons au niveau du rachis médian et de la zone intermédiaire. Après cette séquence, une certaine coordination persiste dans tous les territoires. Nous relevons, néanmoins, des pulsations dont l'amplitude et même la forme diffèrent quelque peu d'une région à l'autre (Planche IV, 8). Le sommet du rachis montre ensuite des battements réguliers dont le décours descendant est brisé par un gradin, alors qu'une légère dent se greffe dans la partie descendante des pics de la région médiane du rachis. C'est un pic que nous notons sur la partie correspondante des tracés du pied. Puis le rachis distal peut être le siège d'une brève indépendance à l'égard des parties inférieures. L'inscription rappelle, en effet, les images obtenues en début de décontraction. Parallèlement, les battements des parties inférieures s'installent sur la fluctuation de la base de la ligne du tracé. L'harmonie de brève durée, fait place à une décontraction en cascade. Avant de l'aborder, ce sont d'autres séquences obtenues plus rarement à partir d'autres animaux contractés, que nous allons présenter. En effet, après la première séquence coordonnée que nous remarquons habituellement, le rachis est le siège de pulsations d'amplitude variable, entrecoupées de mouvements caractérisés par des dents de scie. Parallèlement, ces activités se greffent sur des ondulations de longues durées. Les battements issus du milieu du rachis et du pied ont acquis irrégularité et indépendance qui aboutissent rapidement à de simples soubresauts. Ceux-ci rompent ça et là l'uniformité de la ligne d'enregistrement. La décontraction s'effectue ici très tardivement et passe tout d'abord par la modération de l'activité du rachis distal. Nous avons parlé plus haut de décontraction en cascade. C'est, en effet, le rachis distal qui amorce le premier la

PLANCHE IV

8. — Vérétille entière. Deux hameçons sont respectivement fixés dans le rachis distal (RD) et dans le pied (P).

Echelle = 30 minutes. Température = 17-18°.

L'animal est contracté (phase a de 1). Les pulsations sont coordonnées mais au niveau du rachis distal (RD), une pulsation sur deux n'est qu'un petit pic sur la phase descendante de celle qui la précède alors qu'au niveau du pied proximal elle est plus individualisée.

9. — Vérétille entière. Trois hameçons sont respectivement fixés dans le rachis distal (RD), dans le rachis médian (RM) et dans le pied proximal (P) ou dans la zone intermédiaire.

Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.

Animal amorçant son expansion (phase b de 1). Celle-ci débute au niveau du rachis distal, tandis que les parties inférieures sont encore animées par des pulsations (flèches correspondantes).

10. — Vérétille entière. Trois hameçons sont respectivement fixés dans le rachis distal (RD), dans le rachis médian (RM) et dans le pied proximal ou la zone intermédiaire (P). Les tracés utilisés sont issus de ces deux derniers territoires.

Echelle = 30 minutes. Température = 17-18°.

L'animal est contracté (phase a de 1). Le déroulement plus rapide du cylindre enregistreur subitement imposé au cours de la phase descendante d'une pulsation (trait horizontal) a pour but de démontrer qu'il ne s'agit pas d'une simple synchronisation mécanique entre le rachis médian et le pied. Après avoir remis la vitesse initiale de rotation, les scripteurs terminent leur course vers la base de la ligne de l'enregistrement. Ainsi, compte tenu des amplifications différentes des deux leviers scripteurs, celui du rachis médian au niveau du changement de vitesse de déroulement a décrit les 7/10 de son trajet et celui de la zone intermédiaire les 8/10.

décontraction, en donnant lieu à la chute verticale (Planche IV, 9) de la ligne d'enregistrement de son scripteur. Puis le rachis médian est entraîné dans l'expansion, avant d'être suivi par le pédoncule. La perturbation des pulsations se prolonge ensuite pendant toute la durée de la décontraction du cœnenchyme. L'amplitude de l'expansion diminue du premier au troisième scripteur. Dans quelques cas rares, les battements des deux territoires inférieurs se maintiennent avec quelques irrégularités ; leur décontraction est alors indépendante de celle du rachis distal. En période de turgescence, du moins au début, les pulsations des différents territoires sont régulières et coordonnées. Puis l'harmonie disparaît au sommet du rachis et les battements cèdent le pas à des soubresauts, à des gradins interrompus par des plateaux de contraction prolongée, parsemés par quelques dents de scie de petite amplitude. Par contre, au niveau des deuxième et troisième scripteurs, une certaine régularité et synchronisation persistent. Les pulsations à allure de pics réguliers donnent lieu à des variations progressives d'amplitude qui évoquent parfois les résultats obtenus par Horridge (1956), après la stimulation de l'ombrelle de la Méduse *Cassiopea*.

Lorsque la turgescence est largement acquise et bien que la forme des battements ne soit plus rigoureusement identique entre les régions inférieures, leur fréquence reste la même. Les pulsations qui suivent s'inscrivent aux deux niveaux (pédoncule proximal et rachis médian) sous le signe de la variation de l'amplitude et de la modification de fréquence. De plus, les dents de scie du plateau tracé par le stylet du rachis distal sont peut-être en accord avec les deux autres. Nous assistons, peu après, au début de la matinée, à la contraction naturelle.

Nous avons aussi obtenu des animaux fichés de trois hameçons qui se contractent en début d'expansion dans le courant de la nuit. Nous avons précédemment insisté sur l'aspect ainsi que sur l'amplitude et la fréquence croissantes des pulsations délivrées par les Vérétilles reliées à un seul scripteur. Cette fois-ci, les trois tracés enregistrés décrivent des activités rigoureusement coordonnées dont l'augmentation d'amplitude se produit simultanément. Lorsque la contraction a lieu, la hauteur des battements n'a jamais été égalée. Le rachis amorce sa contraction avant la réaction des polypes et beaucoup d'entre eux se trouvent souvent dans l'impossibilité de s'invaginer dans le coenenchyme. Ils pendent à l'extérieur tout en perdant progressivement le liquide qu'ils renferment. Cela semble indiquer que ce sont les parties internes de la masse commune qui sont le siège de l'activité particulière.

Ainsi, au cours d'un cycle de 24 heures, nous aboutissons à des séquences dont les caractéristiques varient aussi bien dans le temps que dans la région considérée de la Vérétille.

Malgré tout, en dépit de quelques phases de coordination, nous ne savons pas si celle-ci est effective ou fortuite. C'est la raison pour laquelle nous effectuons des enregistrements après avoir sectionné transversalement des Vérétilles. Les animaux utilisés sont généralement ceux qui viennent de fournir les résultats précédents. Ce sont les tracés issus des différents fragments qui sont présentés avant d'assurer la comparaison entre eux et les Vérétilles intactes dont ils faisaient partie. Ce dernier point concerne aussi bien la coordination et la fréquence des pulsations que la persistance des alternances contraction-expansion.

Dans un premier temps, ce sont les enregistrements du rachis, du pied et de divers fragments qui sont décrits. L'observation des différentes parties est effectuée simultanément.

Les pulsations de Vérétilles fragmentées.

Enregistrement des activités du rachis.

La section complète est pratiquée dans la zone intermédiaire. Le rachis ensuite, est fixé par sa base et nous accrochons un hameçon dans la partie apicale. C'est seulement lorsque cette partie de la Vérétille a retrouvé un aspect normal, c'est-à-dire avec la réapparition des ondes péristaltiques qui avaient disparu au moment de la section, que nous déclenchons le fonctionnement du cylindre. Au départ, le rachis est contracté.

Les pulsations sont loin de présenter la régularité de celles obtenues à partir d'un animal entier contracté. Elles montrent soit des paliers dans les phases montante ou descendante, soit des pentes uniformes (Planche V, 11 R). Les battements se succèdent sans donner de trains d'ondes définies. La fréquence de leur manifestation est, de plus, inférieure à celle des Vérétilles entières pendant la période correspondante. Le tracé peut même, plus rarement, donner une simple droite. Puis, les pulsations se perdent en donnant quelques soubresauts. L'expansion est alors amorcée et la ligne d'enregistrement descend lentement. Bien que cette dernière présente des gradins ou des pics fugitifs, comme lors de la décontraction de *Veretillum* intacts, sa pente est plus faible. Ce qui signifie que le relâchement du rachis est plus lent. Par la suite, nous remarquons les termes de l'alternative : contraction matinale ou contraction nocturne passagère plus rare.

Les rachis qui demeurent turgescents (Planche V, 12) jusqu'aux premières lueurs du jour, ont tendance, tout d'abord, à donner des séquences définies par des pulsations régulières et une fréquence qui dépasse un battement par dizaine de minutes. Puis les formes varient sous de faibles amplitudes. Après cette phase relativement anarchique, ce sont des pulsations marquées que nous notons. Lorsque l'amplitude croît, la phase de repos entre deux pics successifs devient plus longue. Juste avant la contraction naturelle, nous distinguons souvent un plateau dans le déroulement montant d'un battement. Lorsque le phénomène est amorcé, de petits gradins, évoquant la réaction par étape (« step like reaction ») d'un *Metridium* stimulé (Pantin 1935b), perturbent tout d'abord la ligne de contraction. Avec ce rachis turgescents, nous retrouvons, dans une certaine mesure, les résultats obtenus à partir de Vérétilles intactes turgescents.

Le rachis qui se contracte dans le milieu de la nuit témoigne d'une grande instabilité dès qu'il se hérissé d'autozoïdes. Les battements au pic aigu, dont l'amplitude augmente progressivement, se succèdent sans relâche jusqu'à l'apparition du spasme contractif. Quelques temps après, toujours dans le courant de la nuit, le fragment de *Veretillum* entre à nouveau dans la voie de l'expansion. La décontraction s'effectue, cette fois-ci, normalement, c'est-à-dire selon les indications du paragraphe précédent.

Enregistrement du pédoncule.

Les pieds proviennent de Vérétilles implantées, précédemment fichées de trois hameçons. L'opération s'effectue tout en laissant le

pédoncule implanté dans le substrat, après la contraction quotidienne. Un hameçon subsiste, en effet, dans le début du pied proximal ou dans la zone intermédiaire. Les activités pulsatoires se manifestent aussitôt. Les battements en forme de pic aigu se suivent à une cadence soutenue (Planche V, 14a) et décrivent des séquences caractérisées par la modulation d'amplitude. Parallèlement, le pied s'enfonce un peu plus dans le sable de son bac. Puis vers le milieu de la matinée le nombre des pulsations diminue. Une pulsation sur deux a tendance à s'insérer sur la fluctuation descendante de celle qui la précède avant de disparaître complètement. Les tracés du pied isolé qui suivent, demeurent réguliers. Pour chaque pulsation, nous remarquons un décours ascendant rapide vertical et un décours descendant qui s'adoucit en fin de course pour rentrer dans un long repos. (Planche V, 14b). Ces battements ont été relevés pour la première fois. Ils se poursuivent ainsi pendant toute la journée et révèlent sous le même aspect, modulation de fréquence et d'amplitude. Le pied isolé ne se contracte pas mais, en début de matinée (Planche V, 13), nous assistons à une augmentation de la fréquence des pulsations. La phase de repos de chaque pulsation est alors rompue par une nouvelle pulsation. Cette séquence se rapproche de celle obtenue au début de l'enregistrement du pédoncule isolé ou de la Vérétille entière contractée. Peu après, la fréquence diminue et chaque battement initial retrouve sa phase de repos.

Enregistrement de fragments divers.

Pied et rachis proximal. La Vérétille contractée et implantée est sectionnée au-dessus de l'hameçon fixé dans le haut du rachis proximal. Les pulsations qui s'inscrivent sur des ondulations de longues durées,

PLANCHE V

11. — Vérétille fragmentée. Rachis (R) coupé au niveau de la base de la hampe rachidale. La base est maintenue sur le sable par un dispositif d'ancrage et un hameçon est planté dans le sommet du rachis.

Fragment constitué par le pédoncule proximal et la zone intermédiaire avec une petite fraction du rachis proximal (PPRB). La base est fixée comme précédemment et le sommet est fiché d'un hameçon.

Fragment constitué par le pédoncule médian et distal (P). Ce pédoncule amputé est déjà implanté. L'hameçon est fixé dans le pied médian.

Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.

Tous les fragments sont contractés et les tracés sont relevés simultanément (nous retrouvons la phase a de 1 dans PPRB). Le fragment supérieur est finalement entraîné dans la décontraction. Celui du milieu s'inscrit sur la longue fluctuation de la base de la ligne d'enregistrement et l'inférieur donne des soubresauts espacés.

12. — Vérétille fragmentée. Rachis seul fixé à sa base. L'hameçon est planté dans le sommet de la masse.

Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.

Le rachis est turgescent (phase d e f de 1).

13. — Vérétille fragmentée. Pied seul implanté après avoir éliminé le rachis après contraction. L'hameçon est fixé dans le pied proximal ou *sphincter pedonculi*.

Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.

Observer l'augmentation de la fréquence des impulsions au moment du lever du jour.

14. — Vérétille fragmentée. Pied seul implanté. Hameçon fixé dans le pied proximal. L'enregistrement débute juste après avoir sectionné le rachis après la contraction.

Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°.

a) Activité de haute fréquence obtenue dans le courant de la matinée.

b) Activité ultérieure.

R 60

PPRB

P

11

60

12

60

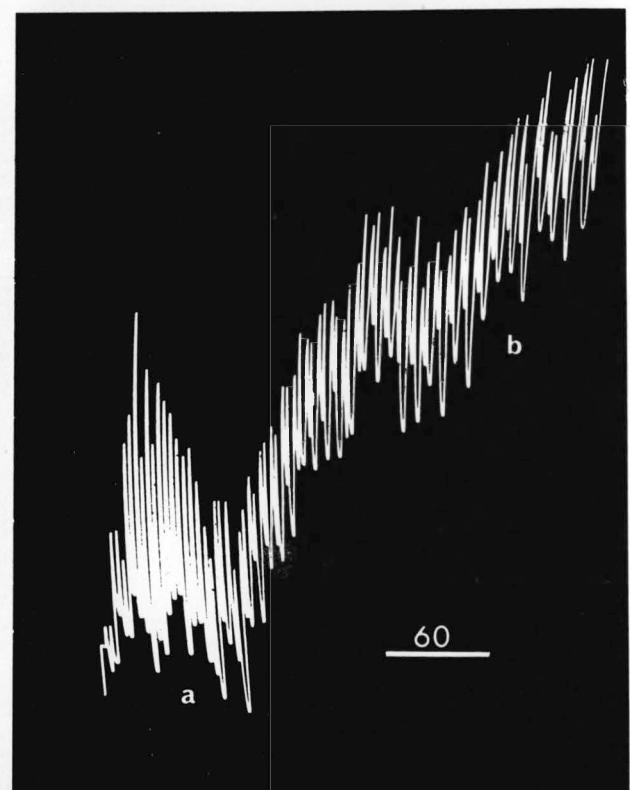
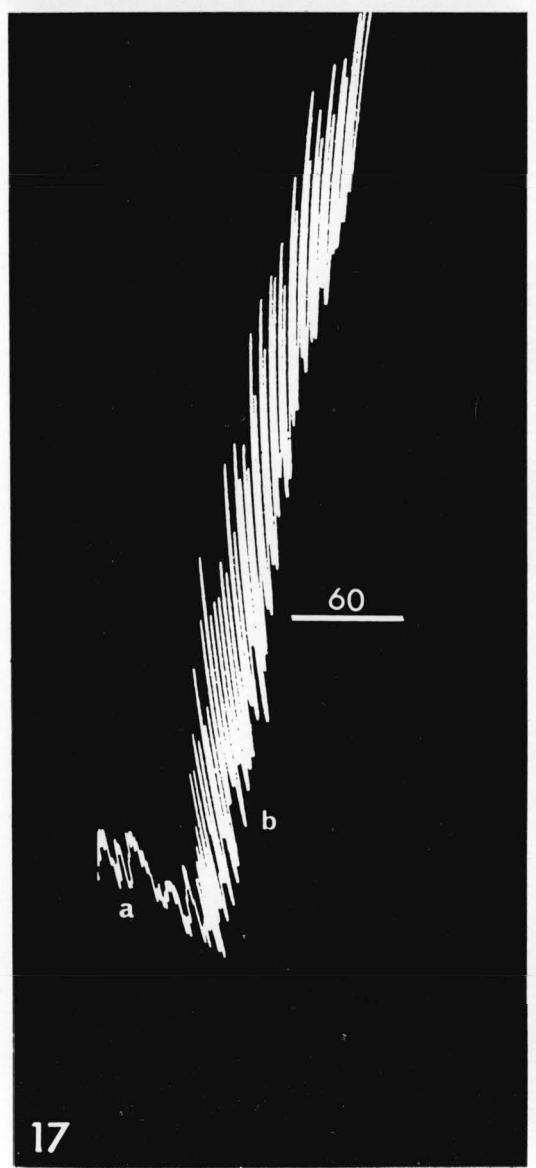
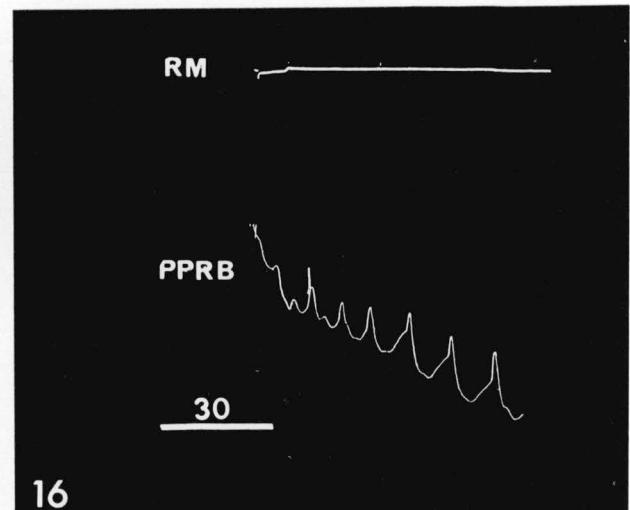
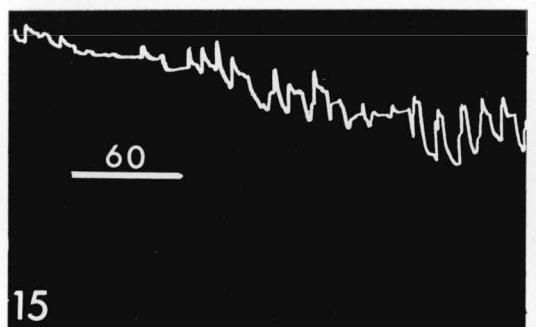
13

60

a

b

14



présentent une déflexion ascendante rigoureusement verticale, suivie par une chute rapide à élargissement final. Puis, apparaît un battement d'amplitude plus faible. La fréquence de l'activité diminue tout en donnant des pics reposant sur de larges bases. Simultanément, la base de la ligne de l'enregistrement descend lentement dans la phase expansive. Le scripteur décrit alors, dans sa chute, une série de paliers réguliers marqués de soubresauts. Lorsque la turgescence est acquise les tracés montrent des plateaux ou des sommets obtus qui séparent des déflexions ascendante et descendante à gradins (Planche VI, 15). La contraction matinale qui fait suite, constitue la différence essentielle avec le pédoncule isolé, qui, lui, n'en montre pas les signes.

Pied proximal et base du rachis proximal (PPRB). Les 2/3 du pied et les 3/4 du rachis supérieur sont éliminés. L'extrémité inférieure est fixée comme la Vérétille amputée du pied. Des dents de scie régulières marquent l'ondulation de la base de la ligne de l'enregistrement. Puis les pulsations réapparaissent d'abord sous l'aspect de pics aigus à base à gradins ou à ondulations (Planche V, 11 PPRB). La décontraction de faible amplitude s'effectue avec des battements moins fréquents. Au terme de la chute du tracé, quelques polypes sont pratiquement perpendiculaires au moignon de *Veretillum*. Pendant la turgescence, les pulsations sont définies (Planche VI, 16 PPRB). Après l'apparition de quelques manifestations de formes variées, l'une d'entre elles assure une séquence nouvelle à fréquence plus élevée. Elle rappelle les résultats obtenus avec le pied seul et l'animal entier juste après la contraction. Ce train d'ondes se remarque lors du lever du jour. Le fragment constitué par les 2/3 du pied distal ne donne rien (Planche V, 11P).

Rachis médian. Le fragment provient de la partie du rachis utilisée précédemment. Pour l'obtenir, il suffit ensuite de trancher le rachis distal. Fixé par sa base, il est relié à un scripteur. Les ondulations de petite amplitude sont suivies de soubresauts peu

PLANCHE VI

15. — Vérétille fragmentée. Fragment constitué par le pied et le rachis proximal. Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°. Le fragment est turgescents.
16. — Vérétille fragmentée. RM = Rachis médian fixé à sa base et comportant un hameçon dans sa partie supérieure. PPRB = pédoncule proximal — base du rachis proximal. Morceau fixé comme en 11. Echelle = 30 minutes. Température = 17-18°. Les deux fragments sont turgescents.
17. — Vérétille entière. Hameçon fixé au sommet du rachis. Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°. Enregistrement du phénomène d'implantation à partir d'une Vérétille contractée.
 - a) L'extrémité pédieuse est en train de s'ancrer.
 - b) Pulsations de haute fréquence se manifestant lorsque le tiers du pied est déjà enfoncé dans le substrat.
18. — Vérétille entière. Hameçon fixé au sommet du rachis. Echelle = 60 minutes. Température = 17-18°. Enregistrement de l'implantation.
 - a) Poursuite de l'implantation.
 - b) Fin de l'implantation. L'amplitude d'une pulsation sur deux diminue peu à peu.

marqués que nous discernons à partir d'un morceau contracté. L'expansion de ce rachis médian donne une ligne de faible pente jalonnée de petits paliers. Pendant la turgescence, la ligne décrite par le scripteur est relativement horizontale (Planche VI, 16 RM). La contraction s'effectue normalement après que le fragment ait subi une légère contraction préliminaire. Il peut y en avoir plusieurs dans une journée.

Comparaison.

Bien que les modifications du comportement des différents fragments entre eux et par rapport à la Vérétille à laquelle ils appartenaient, ne fassent l'ombre d'aucun doute, il convient d'amorcer la comparaison annoncée pour l'étude des pulsations des Vérétilles sectionnées.

Dans un laps de temps déterminé, un rachis isolé contracté ne présente que trois pulsations entrecoupées de soubresauts tandis que le pédoncule et la Vérétille entière fournissent neuf pulsations régulières. Pendant cette période, le rachis montre donc une activité pulsatoire inférieure à celle dont il est le siège dans l'animal intact. Celle du pied, par contre, se calque sur celle de ce dernier. C'est-à-dire que sous l'aspect contracté, nous considérons dans un premier temps, que c'est le pédoncule qui est à l'origine de l'activité pulsatoire de toute la Vérétille. Plus tard, tandis que les battements de la partie pédieuse isolée demeurent malgré une cadence plus faible, le rachis seul est animé par des pulsations qui sont souvent le fait de *Veretillum* entiers dont les autozoïdes apparaissent nettement sur le cœnenchyme en voie d'expansion.

Le rachis se contracte comme la Vérétille entière, dans la matinée, bien qu'il puisse aussi être ramené passagèrement à l'état vermiforme au cours d'une contraction nocturne. Le pied, lui, ne présente pas les signes du réflexe quotidien puisqu'il n'a pu acquérir la turgescence, mais nous relevons l'augmentation de la fréquence des pulsations. C'est, rappelons-le, une des caractéristiques du comportement des Vérétilles après le spasme contractif. Le fragment correspondant au pied distal ne produit qu'une ligne marquée de soubresauts tout comme la partie du rachis médian qui dessine une ligne encore plus régulière.

Par contre, l'ensemble pédoncule et rachis proximal ainsi que l'ensemble pédoncule proximal et base du rachis proximal donnent une série de pulsations qui reflète plus ou moins celle obtenue à partir d'une Vérétille entière contractée, tant du point de vue forme que du point de vue fréquence.

C'est donc, en définitive, le fragment correspondant au pédoncule proximal et à la base du rachis proximal qui donne les battements observés et non pas tout le pied.

Pendant la turgescence, les parties formées des rachis distal et médian sont à même de produire des pulsations définies, tandis que le morceau du pied et du rachis proximal donne lieu à des mouvements polymorphes mais constants. Les pulsations des petits groupements constitués par le pédoncule proximal et par la base du rachis proximal

sont bien caractérisées et rappellent, par leur fréquence, celles délivrées par le pied isolé.

L'implantation et la reptation apportant encore quelques éléments relatifs aux activités de haute fréquence, c'est seulement à l'issue de leur description que nous amorcerons la discussion sur les activités rythmiques de haute fréquence de la Vérétille.

IMPLANTATION

Conditions nécessaires.

La turgescence entraîne souvent l'explantation de *Veretillum*. L'animal est alors couché sur le substrat. L'implantation est à nouveau possible après la contraction quotidienne. Le rachis est devenu grossièrement cylindrique et le pied s'allonge tout particulièrement. Il y a donc, pour ce dernier, surtout elongation des structures myoépithéliales longitudinales et resserrement des éléments myoépithéliaux transversaux endodermiques autour des canaux longitudinaux centraux. L'ancrage dans le substrat s'effectue conjointement par le jeu des pulsations et des ondes péristaltiques de la masse commune.

Description.

La Vérétille, allongée sur le fond du bac, incline l'extrémité du pied perpendiculairement au substrat comme *Renilla* (Parker 1920 b) ou *Cavernularia* (Honjo 1940). Cependant, dans ces deux genres, les mouvements péristaltiques proviennent de la seule zone de séparation du rachis et du pédoncule (zone intermédiaire). Différemment de Titschack (1968) sur *Veretillum*, nous remarquons également des ondes issues du sommet du rachis pendant l'implantation de *Veretillum*. Les anneaux péristaltiques atteignent progressivement l'extrémité du pied. Celle-ci prend la forme d'une petite ampoule qui écarte des grains de sable. La pointe pédonculaire s'allonge à nouveau après le passage de la constriction. L'enfoncement s'effectue petit à petit au fur et à mesure que les ondes se succèdent (Planche I, D). Les premières phases aboutissent à l'implantation du tiers distal du pied après un temps assez long et c'est seulement par la suite que se produit la pénétration plus rapide de tout le pied. Nous retrouvons ce processus chez l'Anémone *Peachia* qui montre des mouvements de grande amplitude seulement lorsque le tiers basal est déjà enfoncé dans le substrat meuble (Ansell et Trueman 1968).

Chez la Vérétille, les documents photographiques et cinématographiques révèlent aussi la torsion du pédoncule qui entraîne le rachis dans une lente rotation. C'est l'action de type hélicoïdal (screw like action) distinguée par Musgrave (1910) pendant l'implantation d'autres Pennatulidae.

L'enregistrement du phénomène d'ancrage est également possible sur cylindre enfumé (Planche VI, 17) à partir d'une Vérétille contractée

reliée à trois scripteurs, comme nous l'avons vu plus haut. L'enfoncement se produit seulement lorsque le pied présente l'allongement que nous lui connaissons en cette occasion. Nous obtenons des pulsations comparables à celles inscrites plus haut par des Vérétilles contractées. Elles reflètent, cette fois, toutes les phases de l'implantation. Au départ, les pulsations sont de faible amplitude et nous distinguons une série de dents serrées. Puis, lorsque le tiers du pédoncule est enfoncé, les mouvements sont comparables à des pics qui se manifestent à haute fréquence (20 par heure). Il y a coordination entre les trois enregistrements.

La poursuite de l'implantation exprime souvent une certaine modulation de l'amplitude des pulsations. La modulation de leur amplitude n'est donc pas identique à celle observée à partir d'un pédoncule déjà implanté. Deux heures sont généralement nécessaires pour assurer l'ancrage (Titschack 1968). Il s'agit, en fait, d'une simple moyenne. Selon les individus, l'enfoncement du pied s'effectue d'une à trois heures après le début de l'inclinaison de l'extrémité du pied dans les sédiments. Une fois l'implantation opérée, la fréquence des ondes péristaltiques et des pulsations diminue. C'est pratiquement un battement sur deux qui disparaît progressivement (Planche VI, 18). Ces manifestations, qui s'estompent avant de disparaître, montrent encore une pulsation définie à la base du rachis tandis qu'au sommet elles correspondent à un soubresaut dans la phase de décontraction de chaque battement précédent. Ces pulsations, qui finissent par s'amortir après implantation et qui se manifestent pendant un laps de temps assez court chez une Vérétille déjà implantée, sont donc directement associées au phénomène d'ancrage. Ce sont les pulsations de l'implantation. L'expansion devient alors possible.

Notons qu'une Vérétille contractée placée sur le fond d'un bac en verre nu manifeste violemment, en vain, des mouvements propres à l'implantation. Ceux-ci, tout comme chez *Cavernularia* (Honjo 1940) se prolongent dans le temps et retardent considérablement la décontraction.

Les bases morphologiques de l'implantation.

Alors que l'extrémité du pied ne semble pas rigoureusement requise pour l'enfoncement de *Cavernularia* (Honjo 1940) elle est indispensable à *Veretillum* (Pavans de Ceccatty et Buisson 1965). Lorsque la pointe pédieuse est sectionnée, il se forme, après cicatrisation, une sorte d'ampoule terminale dont le diamètre est supérieur à celui du pied. Elle est le siège de mouvements musculaires mais l'écartement des grains de sable ne se produit pas.

Par ailleurs, l'enfouissement s'effectue lorsque la Vérétille a été amputée du tiers ou des deux tiers du rachis. L'enfoncement est même possible à partir du pied seul. Dans ces conditions, l'implantation du pédoncule de *Cavernularia* (Honjo 1940) n'a jamais été observée. Le pied sectionné repose sur le substrat du bac et un hameçon le relie à un scripteur. Pendant l'ancrage, nous reconnaissions les pulsations enregistrées à partir d'une Vérétille non implantée au départ et munie de trois scripteurs. Ceux-ci, rappelons-le, traduisaient respec-

tivement les mouvements du rachis distal, du rachis médian et du pédoncule. Les figures décrites par le scripteur du pied isolé montrent des dents de scie qui suivent des pulsations aux phases ascendante et descendante aiguës en forme de pic, dont la fréquence diminue lorsque l'appendice pédieux a pratiquement disparu dans le substrat. Par la suite, nous remarquons les battements mentionnés plus haut à partir d'un pied implanté après section du rachis dans la zone intermédiaire. Ce pied isolé que nous extrayons, par la suite, du sable dans lequel il s'est enfoncé est encore à même de s'implanter.

Cependant, quand le pédoncule sectionné ne comprend plus que le pied médian et l'extrémité pédieuse, il n'y a pas d'ancrage. Le fragment reste immobile et recroquevillé sur le substrat. Il en est de même pour le fragment pédieux identique fiché en terre. Ainsi, si l'implantation ne se produit pas en l'absence de la pointe pédieuse, elle est impossible en l'absence du *sphincter pedonculi*. C'est donc dans cette partie que se trouvent les centres de l'ancrage.

Reptation. Cette activité qui concerne l'Anémone *Aiptasia* (Portmann, 1926) ainsi que les Pennatulides (Musgrave 1910) correspond à un déplacement du pied en avant. Chez *Veretillum*, la progression a lieu quand l'animal est sous l'aspect contracté. Nous relevons, comme pour l'implantation, un certain nombre de mouvements parmi lesquels nous voyons des anneaux péristaltiques issus des parties supérieures, ainsi que des contractions axiales et quelques contorsions. L'extrémité pédieuse n'est pas, par contre, ostensiblement dirigée du côté du sédiment. C'est une sorte de projection horizontale qui se produit. La Vérétille progresse à raison de 2 cm à l'heure et le sillage qu'elle laisse sur le sable décrit généralement une courbe. Le phénomène s'arrête avec la décontraction quotidienne. La manifestation de mouvements ne semble pas différente de celle observée lors de l'implantation mais elle n'en a pas la fréquence.

DISCUSSION

Pour un certain nombre d'auteurs, les événements observés au laboratoire chez les Cnidaires peuvent correspondre au comportement de ces derniers dans leur milieu naturel. C'est, en particulier, ce qui se dégage de la note de Pilgrim (1967) sur l'Hydrozoaire *Pelagohydra* et de l'important travail de Mackie et Passano (1968) sur l'Hydroméduse *Sarsia*. De plus, l'activité de *Cavernularia* (Mori 1960) relevée en mer, présente indiscutablement des points communs avec les observations effectuées au laboratoire.

Ainsi, contrairement aux assertions de Titschack (1968), il y a lieu de penser que la composante quotidienne du comportement de *Veretillum* obtenue au laboratoire est susceptible de se manifester lorsque celui-ci repose sur les fonds sableux côtiers. La Vérétille passe chaque jour par des phases conduisant de l'expansion à la contraction. Nous rejoignons ainsi les rythmes biologiques qui présentent des alternances d'activités et de repos. Chez *Veretillum*, par contre, nous sommes quelque peu embarrassés pour situer ces dernières l'une par rapport à l'autre. En effet, bien que nous sachions qu'un autre Pennatulide, *Pteroides*, consomme moins d'oxygène quand il est contracté (Brafield et Chapman 1967), nous ne devons pas perdre de vue que

la Vérétille est à même de s'ancrer seulement lorsqu'elle est réduite par la contraction, c'est-à-dire qu'elle n'est pas passive. De plus, en début d'expansion, les polypes sont actifs tandis qu'ils traduisent une inertie collective en fin de turgescence bien qu'ils puissent répondre individuellement à une excitation.

La décontraction qui conduit un animal de l'aspect vermiforme à l'aspect hérissé de polypes contraste singulièrement par sa longue durée avec la brièveté du phénomène qui le ramène à son état primitif. Ce spasme contractif commun a lieu, soit au lever du jour ou un peu avant, soit dans la matinée, soit quand la Vérétille est brutalement exposée à la lumière. La décontraction débute en fin de soirée. Ces manifestations quotidiennes sont indépendantes des variations thermiques et c'est ainsi que nous sommes conduits, selon les définitions, à choisir entre un simple rythme endogène à corrélation externe ou, plus précisément encore, un rythme circadien. Devant les variations individuelles et journalières, c'est ce premier que nous devons retenir. Chez *Cavernularia*, quelque peu plus évolué, nous dégageons une composante circadienne plus marquée (Mori 1960). Cependant, les Vérétilles implantées présentent une plus grande régularité dans leur alternance contraction-expansion et la conservent en conditions constantes. Les Vérétilles demeurant couchées sur le substrat sont en effet la cause de notre reconnaissance d'un simple rythme endogène à corrélation externe. Nous pouvons alors nous demander si les animaux qui ne s'implantent plus ne sont pas des animaux déficients.

De toute façon, ce rythme de moyenne fréquence implique « des centres d'initiation ». L'expérimentation, montrant que la décontraction a lieu à partir des seuls rachis et fragments de rachis, suggère la présence de « moteurs » de l'expansion tout le long du rachis. Pour la contraction c'est, semble-t-il, plus complexe. En dehors du fait que la Vérétille est souvent ramenée à un cylindre lisse sous l'influence de la lumière, ce que nous confirmons du reste au cours de l'étude des réactions lors des activités rythmiques (Buisson 1970 b), elle se contracte généralement d'elle-même en conditions constantes. Le spasme contractif total s'effectue régulièrement chez les *Veretillum* implantés, tandis qu'il est irrégulier chez ceux qui ne sont pas ancrés et il est absolument anarchique chez ceux qui sont réduits au rachis après élimination du pied. Nous pouvons penser qu'il existe des « moteurs » de la contraction dans le rachis, mais seuls ceux qui se trouvent dans le pied assurent la régularité du phénomène. Pourtant, un pédoncule isolé ne se contracte pas, il montre seulement une augmentation passagère de ses activités rythmiques de haute fréquence.

L'observation des activités rythmiques de haute fréquence insérées dans le rythme de moyenne fréquence rejoue les recherches de Batham et Pantin (1950 a) pour *Metridium* et de Brafield et Chapman (1967) sur *Pteroides*. Il est en effet possible, chez *Veretillum*, de relever une activité par dizaine de minutes. Il y a le péristaltisme que nous observons et les pulsations que nous enregistrons à partir de la masse commune. Les incisions transversales que nous pratiquons permettent, surtout dans le rachis, d'attribuer ces manifestations aux canaux centraux. Les fréquences des ondes péristaltiques et des pulsations évoluent parallèlement. Il est cependant plus facile de suivre ces dernières. Les séquences des pulsations possèdent des caractéristiques

formelles et territoriales définies. Elles apparaissent également à des moments déterminés. Ainsi, quand la Vérétille est contractée, elle est le plus souvent le siège d'activités coordonnées de haute fréquence qui s'estompent ou disparaissent lors de la décontraction. Elles réapparaissent ensuite jusqu'à la fin de la turgescence avec des aspects et des cadences différentes selon la région envisagée.

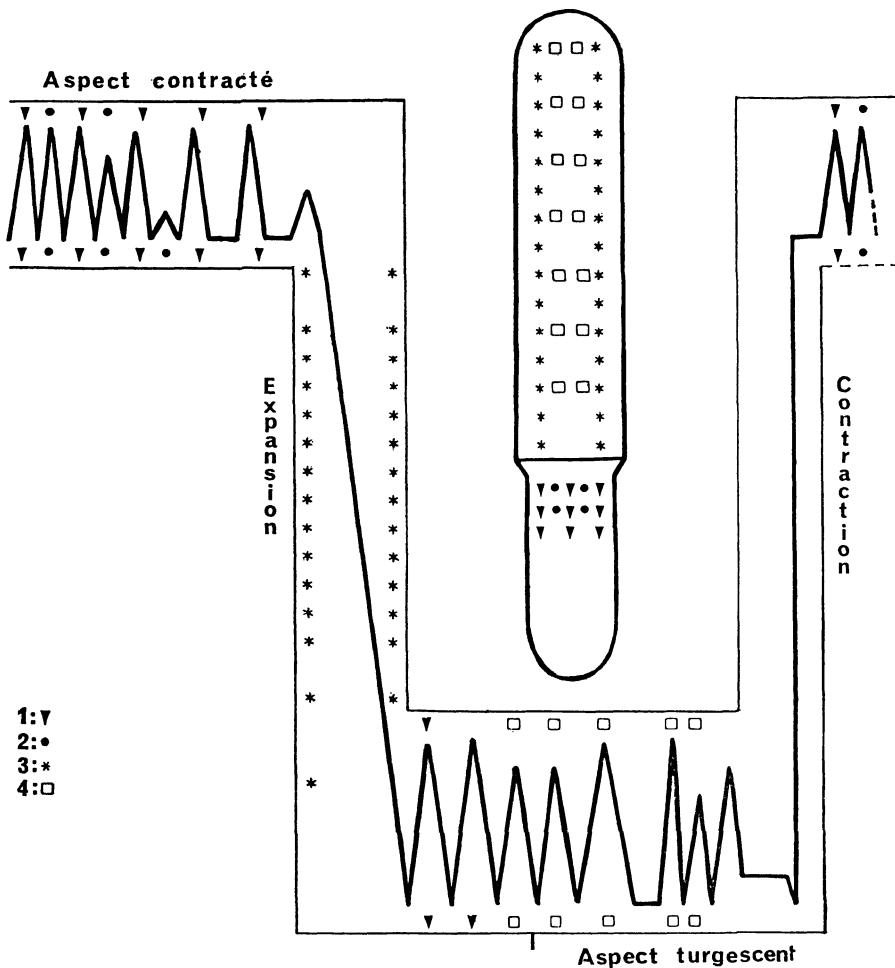


FIG. 6

Schéma théorique montrant la succession des activités et leur origine chez un *Veretillum* entier implanté.

Les signes conventionnels représentant des centres d'activités territorialement limités, flanquent également le tracé théorique, ce qui permet de voir rapidement quelle est la région impliquée dans une activité définie. Il n'est encore rien précisé quant à la contraction quotidienne.

1 - centres des pulsations du pédoncule proximal ; 2 - centres des pulsations de l'implantation ; 3 - centres de l'expansion ; 4 - centres des pulsations du rachis.

Le fractionnement, non seulement en pied et en rachis mais aussi en fragments divers plus petits, permet, dans une certaine mesure, de déceler l'origine et le champ d'action de ces manifestations. En effet, sous l'aspect contracté, la Vérétille est animée de pulsations

issues du *sphincter pedonculi* (20 par heure). Un battement sur deux est lié à l'implantation et disparaîtra rapidement si le *Veretillum* est déjà ancré.

Avec la dévagination des polypes réapparaissent, pendant un certain temps, des pulsations provenant apparemment du pied proximal (10 par heure). Puis elles se limitent au rachis proximal et au pied. Nous commençons alors à relever des battements dus au rachis avec fréquences et formes propres. Ils peuvent aussi atteindre le pédoncule. Nous obtenons ces pulsations avec des rachis entiers isolés mais rarement avec des fragments tels que des rachis médians. En fin de turgescence, l'analyse des phénomènes est plus délicate.

Nous dégageons ainsi la présence de centres « d'initiation » de pulsations dans le *sphincter pedonculi* : les unes, que nous appellerons pulsations du pédoncule proximal, les autres que nous appellerons pulsations de l'implantation. Pour ce qui a trait aux « centres d'initiation » des pulsations du rachis, nous devrions les limiter au rachis distal puisqu'un rachis médian isolé ne montre pas de pulsations définies (1). Ce dernier fragment étant par ailleurs à même de se décontracter cela paraît signifier que les « centres » de l'expansion et des pulsations du rachis sont différents.

Ainsi, les diverses activités se manifestent d'une façon cyclique chez *Veretillum* selon un programme établi que traduit la figure 6. Chaque activité semble présenter une mise en route, un maximum et un amortissement. C'est en particulier ce qui découle de l'observation de l'ancrage de *Veretillum*. La disparition d'une activité peut être spontanée ou provoquée. La provocation peut être directe ou indirecte par l'intermédiaire de voies de conduction. Bien que nous possédions quelques renseignements sur la transmission d'activités rythmiques de haute fréquence, nous ne savons pas encore quels sont les trajets possibles pour la manifestation des divers phénomènes, parmi les nombreuses voies de transmission que nous avons décrites (Buisson, 1970 a). De plus, nous devinons des changements successifs en observant, en particulier, les autozoïdes qui paraissent collectivement excitables en début d'expansion et qui répondent individuellement en turgescence. La recherche des activités électriques et des réactions expérimentales au cours de ces activités rythmiques que nous venons de dégager semble alors particulièrement indiquée (Buisson, 1970 b).

Summary

The *Veretillum*, possessing a rachis with polyps and a stalk, is either contracted and wormlike or turgid with expanded polyps. A long expansion takes place between both aspects. Then, the first aspect is to be found again after a general contraction. The rachis and the stalk show movements. Some of which enable the implantation of the foot.

The presence of rhythmical behavioural activities of middle and high frequencies are precised.

Among the middle frequency rhythms an endogenous one with external correlate (light) is discriminated. This Pennatulid expands during the evening and contracts on the next day. Under constant conditions the regular succession continues chiefly with anchored animals.

(1) En fait nous n'enregistrons de vrais battements que si le morceau de rachis est suffisamment long.

The high frequency rhythms observed during the same time correspond to peristaltic waves and pulsations. These give successive sequencies of various frequencies.

The anchorage only takes place when the *Veretillum* is contracted and appears if peristaltic waves and pulsations show a sufficient frequency.

The different fragments issued from the *Veretillum* sectionning show the localization of these activities. Pacemakers are regionally recognized. So expansion pacemakers and anchorage pacemakers are respectively found in the rachis and in the proximal part of the stalk. The pacemakers which fonction one after the other give local or general sequences. In the two cases transmission systems are necessary. State changes are also suggested.

These data are related to those provided elsewhere by ultrastructural histology (Buisson, 1970 a) and by the study of spontaneous electrical activities and of motor reactions during behavioural rhythms (Buisson, 1970 b).

Zusammenfassung

Die Veretille, die aus einem polypentragenden Kiel und einem Fuss besteht, zeigt entweder einen wurmförmigen (oder kontrahierten) Zustand auf, oder bietet einen dekontrahierten Anblick mit erweiterten Polypen. Der Übergang von einem Zustand zum Andern bewerstelligt sich durch langsames Ausdehnen. Eine totale Kontraktion führt wieder das ursprüngliche Aussehen her. Ausserdem beobachten wir Bewegungen des Kiels und des Stiels, die eine Verankerung des Tieres zur Folge haben.

Wir unterstreichen also die Bedeutung der Existenz von rhythmischen Verhaltungsaktivitäten mittlerer oder und Frequenzen.

Unter den Rhythmen mittlerer Frequenz unterscheiden wir einem endogenen Rhythmus mit externer Korrelation (Licht). Diese Pennatulidae dekontrahiert sich am Abend und kontrahiert sich im Allgemeinen am folgenden Tag. In konstanten Bedingungen hält diese Abwechslung an, vor allem wenn das Tier verankert ist.

Zur gleichen Zeit stellen wir eine Aktivität von hoher Frequenz fest, die mit den peristaltischen Wellen und Pulsationen übereinstimmt und ausserdem aufeinanderfolgende Sequenzen von varierten Frequenzen formt. Die Veretille ankert sich nur im wurmförmigen Zustand ein, und das nur, wenn die Frequenz der peristaltischen Wellen und der Pulsationen erhöht ist.

Transversale Schnitte durch *Veretillum* in verschiedenen Fragmenten, erlauben den Ursprung dieser oben zitierten Aktivitäten zulokalisieren. Somit erkennen wir lokalisierte Initiationszentren. Daher finden wir Ausdehnungszentren im Kiel und Verankerungszentren im Fuss. Die Zentren funktionieren eines nach dem Anderen, indem sie lokale oder allgemeine Sequenzen erteilen. In dem einen wie andern Fall benötigt dieses System Leitungsbahnen und Zustandsschwankungen der Tiere sind ausserdem in Betracht zu ziehen.

Diese Resultate stimmen mit jenen der histologischen Feinstudien (Buisson, 1970 a) und mit der Analyse spontaner, elektrischer Aktivitäten und motorischer Reaktionen während des Verhaltensrhythmus (Buisson, 1970 b), überein.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANSELL, A.D. et TRUEMAN, E.R., 1968. — The mechanism of burrowing in the anemone, *Perachia hastata* Gosse. *J. exper. mar. Biol. Ecol., Netherl.*, 2, n° 2, pp. 124-134.
- BAILLAUD, L., 1966. — Les rythmes biologiques et la mémoire. *Gaz. Méd. France*, 73, pp. 4869-4878.
- BAILLAUD, L., 1967. — Les rythmes biologiques. *Bull. Assoc. Rég. Et. Rech. sci.*, 33, pp. 46-56.
- BATHAM, E.J. et PANTIN, C.F.A., 1950a. — Inherent activity in the sea-anemone, *Metridium senile* (L.). *J. Exp. Biol.*, 27, pp. 290-301.
- BATHAM, E.J. et PANTIN, C.F.A., 1950b. — Phases of activity in the sea-anemone, *Metridium senile* (L.), and their relation to external stimuli. *J. Exp. Biol.*, 27, pp. 377-399.
- BRAFIELD, A.E., 1969. — Water movements in the pennatulid coelenterate *Pteroides griseum*. *J. Zool. London*, 158, pp. 317-325.
- BRAFIELD, A.E. et CHAPMAN, G., 1967. — The respiration of *Pteroides griseum* (Bodadsch) a pennatulid coelenterate. *J. Exp. Biol.*, 46, pp. 97-104.

- BUISSON, B., 1964. — Données physiologiques sur l'intégration et la polarité dans les colonies de *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaire Pennatulidae). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 259, pp. 3361-3362.
- BUISSON, B., 1970a. — Les supports morphologiques de l'intégration dans la colonie de *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaire Pennatulidae). *Z. Morph. Tiere*, 68, pp. 1-36.
- BUISSON, B., 1970b. — Activités électriques spontanées et réactions motrices au cours des rythmes comportementaux de la colonie de *Veretillum cynomorium* (Cnidaire Pennatulidae). Sous presse.
- DELAGE, Y. et HÉROUARD, E., 1901. — *Traité de Zoologie concrète. Les Coelenterés*. Schleicher Frères, Ed.
- FULTON, C., 1963. — Rhythmic movements in *Cordylophora*. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 61, pp. 39-52.
- GOHAR, H.A.F. et ROUSHDY, H.M., 1959. — On the physiology of the neuro-muscular system of *Heteroxenia* (Alcyonaria). *Publ. Mar. Biol. Sta. Ghardaqa*, 10, pp. 92-142.
- HONJO, I., 1940. — Beiträge zur Nervenmuskelphysiologie der koloniebildenden Tiere. I. Die Peristaltik von *Cavernularia*. *Ann. zool. jap.*, 19, pp. 301-308.
- HORRIDGE, G.A., 1956. — The nerves and muscles of medusae. V. Double innervation in Scyphozoa. *J. exp. Biol.*, 33, pp. 366-383.
- HORRIDGE, G.A., 1957. — The coordination of the protective retraction of coral polyps. *Philos. Trans. (B)*, 240, pp. 495-529.
- JHA, R.K. et MACKIE, G.O., 1967. — The recognition, distribution and ultrastructure of Hydrozoan nerve elements. *J. Morph.*, 123, 1, pp. 43-61.
- JOSEPHSON, R.K., 1967. — Conduction and contraction in the column of *Hydra*. *J. Exp. Biol.*, 47, pp. 179-190.
- MACKIE, G.O., 1965. — Conduction in the nerve free epithelia of siphonophores. *Amer. Zool.*, 5, pp. 439-453.
- MACKIE, G.O., 1968. — Electrical activity in the hydroid *Cordylophora*. *J. Exp. Biol.*, 49, pp. 387-40.
- MACKIE, G.O. et PASSANO, L.M., 1968. — Epithelial Conduction in *Hydromedusae*. *J. Gen. Physiol.*, 52, pp. 600-621.
- MORI, S., 1960. — Influence of environmental and physiological factors on the daily rhythmic activity of a sea-pen (*Cavernularia obesa*). *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.*, 25, pp. 333-344.
- MUSGRAVE, E.M., 1910. — Experimental observations on the organs of circulation and the power of locomotion in pennatulids. *K.J. microsc.*, 54, pp. 443-481.
- PANTIN, C.F.A., 1935a. — The nerve net of the Actinozoa. I. Facilitation. *J. Exp. Biol.*, 12, pp. 119-138.
- PANTIN, C.F.A., 1935b. — The nerve of the Actinozoa. IV. Facilitation and the "staircase". *J. Exp. Biol.*, 12, pp. 389-396.
- PANTIN, C.F.A. et PANTIN, A.M.P., 1943. — The stimulus to feeding in *Anemonia sulcata*. *J. Exp. Biol.*, 20, pp. 6-13.
- PARKER, G.H., 1920 a. — Activities of colonial animals. I. Circulation of water in *Renilla*. *J. Exp. Zool.*, 31, pp. 343-365.
- PARKER, G.H., 1920 b. — Activities of colonial animals. II. Neuromuscular movements and phosphorescence in *Renilla*. *J. Exp. Zool.*, 31, pp. 475-515.
- PAVANS DE CECCATTY, M. et BUISSON, B., 1965. — Reciprocal behavior of the rachis and peduncle in colonies of *Veretillum cynomorium* Pall. *Amer. Zool.*, 5, pp. 531-535.
- PAVANS DE CECCATTY, M., BUISSON, B. et GARGOUIL, Y.M., 1963. — Rythmes naturels et réactions motrices chez *Alcyonium digitatum* Lin. et *Veretillum cynomorium* Pall. *C.R. Soc. Biol.*, 157, pp. 616-618.
- PILGRIM, R.L.C., 1957. — A third specimen of the hydrozoan cnidarium *Pelagothysira mirabilis* Dendy, 1902, with observations on its behaviour in the laboratory. *Proc. roy. Soc. B. G.B.*, 168, pp. 439-448.
- PORTMANN, A., 1926. — Die Kriechbewegung von *Aiptasia cornea*. Ein Beitrag zur Kenntnis der neuromuskulären Organisation der Actinien. *Z. vergl. Physiol.*, 4, pp. 659-667.
- ROSS, D.M., 1965. — The behavior of sessile Coelenterates in relation to some conditioning experiments. *An. Behav.*, 7, pp. 43-53.
- ROSS, D.M. et SUTTON, L., 1967. — The response to molluscan shells of the swimming sea anemones *Stomphia coccinea* and *Actinostola* new species. *Canad. J. Zool.*, 45, pp. 895-906.
- SOLLBERGER, A., 1965. — Biological rhythm research. Elsevier publishing company. Amsterdam.
- TITSCHACK, H., 1968. — Über das Nervensystem der Seefeder *Veretillum cynomorium* (Pallas). *Zeit. Zellforsch.*, 90, pp. 347-371.