

LE PLEXUS PARIÉTAL DES CTÊNOSTOMES CHEZ *BOWERBANKIA GRACIUS* LEYDI (VÉSICULARINES)

par

Geneviève Lutaud

M.B.L., Woods Hole, et Histologie et Cytologie des Invertébrés marins.
U.E.R. 42, Université de Paris VI

Résumé

Le plexus pariétal réticulaire, observé par Marcus (1926) chez un Cténostome du groupe des Stoloniférines, a pu être de nouveau coloré vitalement par le bleu de méthylène, à Woods Hole, chez une espèce du groupe des Vésicularines, *Bowerbankia gracilis* Leydi. Le plexus existe dans la paroi de Fautozoïde, fonctionnel ou occupé par un corps brun, et aussi dans le stolon ; il est caractérisé par retirement longitudinal des maillons et la dominance de cellules bipolaires ; cette relation primitive entre la forme cylindrique de la loge et la répartition du plexus permet d'entrevoir sa parenté avec le réseau de Hiller chez les Chilostomes. Le raccordement des réticules du stolon et de la loge, à travers le septum basal, n'a pas été observé, mais la présence du plexus dans le stolon est une nouvelle présomption en faveur de l'hypothèse d'une coordination nerveuse coloniale.

Marcus (1926), par des colorations vitales au bleu de méthylène, a mis en évidence, dans la paroi cystidienne d'un Cténostome du groupe des Stoloniférines, *Farrella repens* (Farre), un plexus réticulaire couvrant toute la surface de la loge de ses larges mailles irrégulières. Selon la figure classique et convaincante de l'auteur, cette résille superficielle de grandes cellules multipolaires, qui s'étendrait à partir d'une branche des grands nerfs de la gaine tcntaculaire, serait en tous points comparable au plexus que l'on connaissait déjà dans la paroi des Phylactolaemes depuis les travaux de Gewerzhagen (1913) sur *Cristatella mucedo* Cuvier et que Marcus (1934) a retrouvé aussi, plus tard, chez *Lophopus cristallinus* (Pallas). Mais, Marcus n'ayant pu obtenir la coloration du plexus dans le stolon et admettant que l'excitation expérimentale de l'une des loges n'entraîne pas la réponse collective d'autres unités de la colonie, en concluait qu'il n'y a pas de continuité coloniale de la résille nerveuse superficielle. Telle n'était pas l'opinion de Bronstein (1937) qui aurait coloré des éléments bleu de méthylène positifs dans la paroi de la loge et du stolon chez *Bowerbankia imbricata* Adams. Depuis l'option affirmative de Bronstein, l'existence du plexus pariétal des Cténostomes n'a fait l'objet d'aucune confirmation récente ou observation complémentaire chez d'autres espèces.

Au cours d'un récent séjour au Marine Biological Laboratory à Woods Hole (U.S.A., 1972), j'ai pu obtenir de nouveau la coloration élective du plexus des Cténostomes par le bleu de méthylène dans la paroi de la loge et du stolon chez

les *Bowerbankia* (Vésicularines) de l'étang saumâtre de Eel Pond. Le but de cette observation était une confrontation *de visu*, sur le vivant, du réseau nerveux des Ctenostomes et du réseau interzoidial découvert par Hiller (1939) à la base des cloisons chez les Chilostomes Electridae. Ce travail a été possible grâce à l'accueil du Dr. M.B. Abbott, Curator du Gray Museum, et des Pr. M.R. Carriker et A.G. Humes qui m'ont reçue à Woods Hole dans le cadre du « Systematics-Ecology Program » et m'ont procuré les moyens de récolte des animaux, et grâce à l'aide du Dr. R.N. Zottoli qui en a réalisé la photographie.

Matériel et méthodes

Deux populations de *Bowerbankia gracilis* Leydi, qui correspondent peut-être à deux variétés, cohabitent dans l'étang de Eel Pond. Certaines colonies poussent à la base des Bugules qui tapissent les piliers en bois de l'embarcadère ; leur texture est lâche et la répartition de leurs loges cylindriques, au sommet plutôt arrondi, est relativement espacée ; ces échantillons présentent les caractères types de l'espèce telle qu'elle a été identifiée à Woods Hole par Osburn (1912) et par Rogick et Croasdale (1949). L'autre forme en diffère dans le choix du substrat et dans la structure plus compacte des colonies qui constituent un feutrage autour du stipe et de l'extrémité des rameaux d'*Asco-phyllum nodosum* (Linné) ; leurs loges, au sommet tronqué et légèrement incurvées vers le stolon, dont la hauteur varie entre 800 et 1 500 μ , sont en moyenne plus allongées que celles de l'autre forme. A première vue, on pourrait confondre ces colonies denses avec la forme rampante de *Bowerbankia imbricata* Adams ; mais Rogick et Croasdale ont signalé la convergence d'aspect des colonies touffues de *B. gracilis* et de *B. imbricata* et, bien que certains polypides présentent dix tentacules au lieu de huit, l'existence à la base d'une partie des loges d'un appendice cônique, bifide ou trifide pouvant jouer le rôle de crampon, permet d'identifier les colonies des *Asco-phyllum* comme appartenant à *B. gracilis*, var. *caudata*.

Mais les échantillons des deux populations de Eel Pond, incubés dans l'eau de mer saturée de bleu de méthylène dans des conditions identiques et quelquefois ensemble, ne sont pas également favorables à la coloration vitale. L'apparition soudaine et temporaire du plexus pariétal dans les loges les plus claires et dans les stolons de la variété dense, a été réussie près de trente fois, soit 20 p. 100 environ des échantillons traités ; les loges plus trapues de l'autre population se sont avérées plus réfractaires, soit à la pénétration du colorant, soit à sa révélation par l'air et seules quelques images fragmentaires et locales du plexus ont été obtenues dans la paroi indifférenciée des bourgeons zoéciaux sur ce matériel. Cette différence d'affinité tinctoriale entre deux formes aussi voisines indique combien la révélation du système nerveux par le bleu de méthylène dépend d'impondérables facteurs spécifiques et du choix du matériel.

Il faut encore tenir compte dans l'interprétation des images formées par le bleu de méthylène de diverses possibilités de réseaux artificiels qui peuvent apparaître avant ou au lieu du réseau nerveux et prêter à confusion. L'accident le plus banal, dû à une concentration létale de colorant entraînant la mort prématurée des tissus, est la coloration orthochromatique des cellules étoilées du péritoineum pariétal qu'on reconnaît pourtant à la diversité des inclusions globuleuses ou

réfringentes qui en encombrant le cytoplasme et les anastomoses intercellulaires. Deux autres artéfacts sont plus difficiles à discriminer : l'un correspond à la coloration légèrement métachromatique de substances diffuses, probablement de polysaccharides, dans l'assise péritonéale ; l'autre imite à s'y méprendre l'aspect de cellules nerveuses multipolaires et correspond à l'infiltration interstitielle de colorant entre les cellules épithéliales plasmolysées par une exposition à l'air prolongée. Ces images trompeuses sont faciles à écarter dès qu'on a vu une fois la coloration intense et significative des cellules du véritable plexus et l'extrême finesse de leurs prolongements moniliformes saturés de colorant.

Les caractéristiques morphologiques du plexus pariétal chez *B. gracilis*

Le plexus pariétal dans une loge allongée de *B. gracilis* diffère de la résille qui a été décrite chez *F. repens* par l'étirement longitudinal des maillons et des unités cellulaires dont la forme tend à devenir bipolaire (Fig. 1 et Pl. I, 1 et 2).

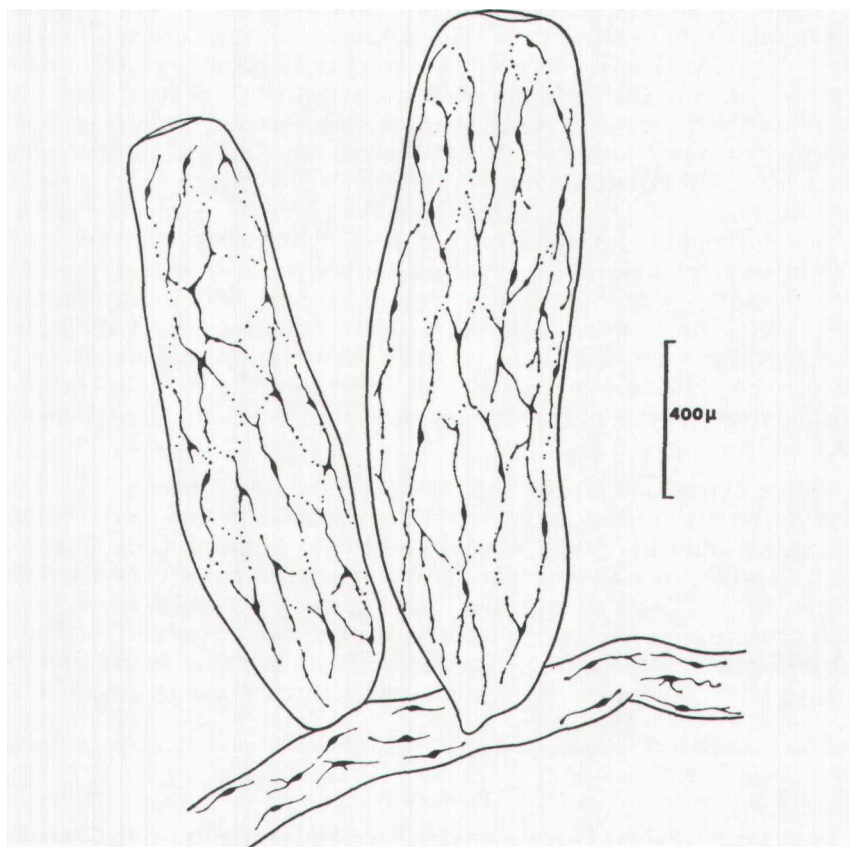


FIG. 1

Aspect et répartition du plexus réticulaire dans la paroi de la loge et du stolon chez *Bowerbankia gracilis* Leydi.

(D'après nature, Woods Hole, 1972 - coloration vitale par le bleu de méthylène.)

Les cellules nerveuses sont grandes et peu nombreuses, de l'ordre d'une cinquantaine par zoécie. Certains carrefours sont formés par les branches divergentes de cellules tripolaires ou multipolaires (Pl. I, 4 et 5). Les cellules bipolaires dont les prolongements filamenteux peuvent dépasser 100 μ . entre deux corps cellulaires, tendent à s'aligner en chaînes parallèles ou convergentes dans l'axe vertical de la loge. Les embranchements peuvent se produire à une distance variable des corps cellulaires par la bifurcation d'un prolongement cellulaire marquée par un épaississement triangulaire local du filament. D'autres carrefours apparaissent plutôt comme la convergence de deux filaments, l'extrémité libre de l'un d'eux, qui porte un bouton terminal renflé, venant au contact, soit de l'extrémité, soit d'un point quelconque du filament connexe (Pl. I, 2). Il s'agit peut-être simplement d'une image de rupture car les mailles du fragile réticule se présentent souvent rompues par la surcharge de colorant. Mais cet aspect est assez caractéristique et pourrait correspondre à de réelles discontinuités et traduire une relative autonomie des unités cellulaires du plexus dont la cohésion dépendrait alors de la permanence des contacts.

Cette orientation longitudinale que Bronstein avait déjà constatée chez *B. imbricata* et attribuée à l'élongation passive des cellules nerveuses au cours de la croissance de la loge et qui affecte d'ailleurs, de la même façon, les éléments du péritoneum pariétal, semble bien être une disposition secondairement acquise, liée au gigantisme des loges et peut-être aussi aux variations dimensionnelles qui accompagneraient, chez les *Bowerbankia*, les phases de l'activité trophique et le cycle de la régénérescence périodique du polypide. Dans les zoécies les moins longues, juvéniles ou occupées par des corps bruns, cette orientation n'est pas encore nette ou s'estompe, et le plexus présente alors l'aspect qu'on lui connaît chez *F. repens* (Pl. I, 3). Dans la paroi indifférenciée des bourgeons zoéciaux, la trame initiale du plexus qui s'organise à un stade très précoce, avant le développement de la vésicule polypidienne primaire, est composée de grandes cellules multipolaires, rapprochées par leurs anastomoses incomplètes et encore peu étendues.

Selon Marcus, le plexus pariétal serait relié au centre cérébral du polypide, chez *F. repens*, par une ramification des grands nerfs mixtes de la gaine tentaculaire qui s'épanouirait dans la paroi. Chez *B. gracilis*, il est exact que le plexus s'étend à partir de filets nerveux pairs récurrents que l'on suit quelque temps le long du vestibule et de la gaine tentaculaire. Ces nerfs sont distincts des branches pariétales motrices qui se détachent des grands nerfs de la gaine et qui longent les insertions ventrales des muscles pariétaux. Mais il est difficile

PLANCHE I

Le plexus pariétal des Cténostomes chez *Bowerbankia gracilis* Leydi. Coloration vitale par le bleu de méthylène ; photographié sur le vivant.

1. Orientation longitudinale des cellules nerveuses dans la paroi d'une autozoécie fonctionnelle (région apicale et moyenne de la loge) ; 2. cellules nerveuses bipolaires (détail du même) ; 3. le plexus pariétal dans la paroi d'une loge peu allongée et jeune ; 4 et 5. aspect des cellules nerveuses multipolaires et bipolaires.

d'observer en même temps la région apicale de la loge qui est claire lorsque le polypide est rétracté et la région proximale de la gaine, et de suivre les connectifs du plexus jusqu'à leur origine dont dépend son interprétation comme l'expansion terminale d'une branche sensorielle des grands nerfs mixtes ou comme une autre voie de l'innervation périphérique.

Bien que Marcus ne l'ait pas vu chez *F. repens*, le plexus pariétal existe bien dans les stolons chez *B. gracilis*, mais sous une forme moins typique et moins cohérente. Le bleu de méthylène colore, le long des stolons, des éléments pour la plupart bipolaires mais, dans l'ensemble, moins allongés que leurs équivalents dans la paroi zoéciale qui ont tendance à former des séries discontinues et parallèles dans l'axe de la croissance du stolon. Pourtant, la lecture de la région basale des loges, groupées en bouquets autour du stolon commun, est trop incertaine pour qu'on puisse affirmer ici que le plexus s'étend jusqu'au septum basal de la loge et déterminer s'il se raccorde au réticule du stolon et quel serait alors le dispositif de cette connexion. L'idée d'une simple continuité en surface est incompatible avec la présence du septum. Le plexus est situé contre l'épithélium immédiatement sous-jacent et recouvert par le péritoneum. La logique de la continuité des assises cellulaires et de leur revêtement cuticulaire au cours de la morphogenèse implique que les cellules nerveuses embryonnaires soient entraînées avec le feuillet épithelial dans le repli initial du septum et que la jonction loge-stolon, si elle existe, passe par la communication interzoïdale. Un tel dispositif serait alors comparable aux anastomoses du réseau de Hiller qui s'établissent au niveau des chambres de communications chez les Electridae.

Discussion

Bien que ces observations préliminaires n'apportent pas la démonstration de la continuité de l'innervation pariétale entre les zoécies d'une même colonie, la présence du plexus dans le stolon cénozoécial, où il ne peut être l'ultime terminaison d'un nerf périphérique, va dans le sens d'une réponse positive. L'orientation longitudinale des cellules nerveuses pariétales, variable et peut-être réversible, est sans doute un caractère spécifique mineur ; mais elle apparaît comme l'indice d'une relation entre la forme de la loge et un début d'organisation dans la répartition du plexus et l'allongement des cellules nerveuses apporte un premier élément de comparaison entre le réticule superficiel des Cténostomes et le filament interne continu du réseau de Hiller chez les Electridae : les cellules bipolaires dans la paroi de *B. gracilis*, par leurs proportions, par l'aspect de leurs prolongements irréguliers et par les conditions identiques de leur coloration par le bleu de méthylène, sont optiquement superposables aux unités de la chaîne pariétale de Hiller ; comme leur nature nerveuse n'est pas douteuse chez les Cténostomes, cette similitude apporte un nouvel argument, si besoin est, à l'interprétation du réseau de Hiller comme un circuit nerveux et la voie vraisemblable d'une coordination coloniale. La faculté d'amorcer des trajets longilignes dans le dessin du plexus apparaît comme le signe précurseur

d'une répartition ordonnée des cellules nerveuses avec la multiplication des cloisons dans la colonie encroûtante ; cette évolution aboutirait à la séparation topographique des deux fonctions de l'innervation pariétale, sensibilité périphérique et information interzoidiale, qui emprunteraient le même substrat anatomique chez les Cténostomes à loge tubulaire, et qui seraient dissociées entre deux trajets distincts de l'innervation périphérique chez les Chilostomes encroûtants.

Summary

Parietal plexus in a Ctenostome: *Bowerbankia gracilis* Leydi (Vesicularine)

The reticular parietal plexus first found by Marcus (1926) in a Stoloniferine Ctenostome, has been vitally stained again by methylene blue, at Woods Hole, in a Vesicularine species, *Bowerbankia gracilis* Leydi. The plexus exists in the wall of the tubular autozooids, active or with brown bodies, and also in the stolon; it is remarkable by the elongation of its meshes and the extension of bipolar cells; the relation between the zooid shape and the plexus distribution allows a first comparison with Hiller's network in the Cheilostomes partitions. Continuity between the reticles of the stolons and the lodges through their basal septae is not yet demonstrated, but the presence of the nervous network in the stolon supports the colonial coordination hypothesis.

Zusammenfassung

Der parietale retikuläre Plexus, der von Marcus (1926) bei einem Ctenostomen der Gruppe der Stoloniferen beobachtet wurde, konnte, in Woods Hole, bei einer Abart der Gruppe der Vesicularien, *Bowerbankia gracilis* Leydi, wiederum vital mit Methylenblau gefärbt werden. Der Plexus existiert in der Wand des Autozoiden, und zwar funktionell oder einen braunen Körper enthaltend, und auch in dem Stolon ; er ist durch das longitudinale Ausstrecken der Maschen und das Vorherrschende bipolarer Zellen charakterisiert ; diese primitive Beziehung zwischen der zylindrischen Form der Loge und der Repartition des Plexus gestattet seine Verwandtschaft mit dem Hillerschen Netz bei den Chilostomen zu vermuten. Die Verbindung der Netzwerke, der Stolonen und der Logen durch das basale Septum wurde nicht beobachtet, aber das Vorhandensein des Plexus in dem Stolon ist eine neue Vermutung zugunsten der Hypothese einer kolonialen nervösen Koordination.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BRONSTEIN, G., 1937. — Etude du système nerveux de quelques Bryozoaires Gymnolémides. *Trav. St. Biol. Roscoff*, 15, pp. 156-174.
- GEWERZHAGEN, A., 1913 a. — Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen, I. *Z. wiss. Zool.*, 107, pp. 3-345.
- GEWERZHAGEN, A., 1913 b. — Untersuchungen an Bryozoen. *Sitzber. Heidelberg Akad. Wiss. Klass. Math. Abt. B*, 9, pp. 1-16.
- LUTAUD, G., 1969. — Le « plexus » pariétal de Hiller et la coloration du système nerveux par le bleu de méthylène chez quelques Bryozoaires Chilostomes. *Zeit. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, 99, pp. 302-314.
- LUTAUD, G., 1971. — The main tentacle sheath nerve as the path way of the innervation of the frontal wall structures in *Electra pilosa* Linné, Cheilostomes. *Proc. 2nd Int. Conf. on Bryozoa, Durham 1971*, pp. 317-326.
- MARCUS, E., 1926. — Beobachtungen und Versuche am lebenden Meeresbryozoen. *Zool. Jb., Abt. Syst. Ecol. u. Geogr.*, 52 (I), pp. 1-102.
- MARCUS, E., 1934. — Über *Lophopas cristallinus* (Pallas). *Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog.*, 58, pp. 506-606.
- OSBURN, R.C., 1912. — The Bryozoa of the Woods Hole region. *Bull. U.S. Fisheries, Washington*, 30 (760), pp. 18-31.
- ROGICK, M.C., et CROASDALE, H., 1949. — Studies on marine Bryozoa. III : Woods Hole marine Bryozoa associated with Algae. *Biol. Bull. Woods Hole*, 96, pp. 32-69.