

L'INNERVATION DE L'AVICULAIRE PÉDONCULÉ DES BICELLARIIDAE (BRYOZOAIRES CHILOSTOMES)

par

Geneviève Lutaud

Histologie et Cytologie des Invertébrés marins,
Laboratoire de Cytologie, Université de Paris VI, et Station Biologique de Roscoff.

Résumé

La mise en évidence des principaux nerfs de l'aviculaire pédonculé des Bugules par colorations vitales au bleu de méthylène, montre que le réseau nerveux de l'aviculaire reproduit celui de l'autozoïde. Les nerfs aviculariens partent du ganglion situé dans la région moyenne du corps sétifère. A côté des nerfs tentaculaires résiduels dans la subdivision antérieure de celui-ci, ils comprennent une paire de grands nerfs périphériques mixtes dont les branches motrices desservent les muscles de la mandibule et les muscles pariétaux et dont les branches sensorielles s'étendent dans la paroi souple de l'area frontale résiduelle, de la face interne du rostre et de la face interne de la mandibule. Un réseau formé par les prolongements de grandes cellules étoilées est électivement coloré par le bleu de méthylène dans la paroi calcifiée de la calotte. Il n'a pas été observé avec certitude de connexion nerveuse entre l'aviculaire et l'autozoïde adjacent, bien que certaines observations suggèrent la présence d'un trajet comparable au réseau de Hiller dans la paroi dorsale de l'autozoïde et dans les cloisons.

Introduction

L'aviculaire est un zoïde modifié, muni d'un centre nerveux et séparé de l'autozoïde adjacent par une cloison percée d'une communication interzoïdale. Les nerfs moteurs et l'équipement sensoriel qu'impliquent sa musculature développée et sa réaction rapide au contact et à divers facteurs chimiques du milieu n'ont pas fait l'objet d'une étude anatomique précise, bien que Marcus (1939) en ait entrevu et figuré les principaux trajets. Une activité coordonnée des aviculaires d'une même colonie n'a pas été observée avec certitude jusqu'à présent. Cependant, l'hétérozoïde avicularien devrait *a priori* participer à tout système de coordination interzoïdale, directe ou indirecte, par des voies nerveuses pariétales traversant ou desservant les organes de communication du système péritonéo-

funiculaire. En effet, l'hypothèse d'une coordination nerveuse de la colonie chez les Bryozoaires marins se fonde sur l'observation d'un réseau nerveux peu différencié dans la paroi, dont la continuité coloniale présumée découlerait de la continuité morphogénétique des tissus pariétaux au cours du bourgeonnement : 1) le plexus pariétal des Cténostomes Stoloniférines (Marcus, 1926 ; Lutaud, 1974) ; 2) le réseau découvert par Hiller dans les cloisons d'*Electra*, qui représenterait une forme plus organisée du plexus pariétal (Hiller, 1939 ; Lutaud, 1969). L'intervention probable du système nerveux dans la propagation d'excitations expérimentales a été confirmée par Thorpe, Shelton et Laverack (1975) chez *Membranipora membranacea* (L.), par une technique d'électrophysiologie.

L'étude de l'innervation de l'aviculaire pédonculé des Bicellariidae, dont les résultats sont exposés ci-dessous, avait donc pour objet : 1) d'apprécier les moyens autonomes de perception et de réponse d'un aviculaire en comparant son réseau nerveux à celui de l'autozoïde ; 2) de rechercher si une connexion nerveuse entre l'autozoïde et l'aviculaire adjacent est possible, c'est-à-dire de rechercher quel serait le trajet d'un système plausible de coordination coloniale comparable au réseau de Hiller chez les Anascophores à colonies arborescentes.

Matériel et méthode

L'innervation de l'aviculaire des Bicellariidae a été étudiée par colorations vitales au bleu de méthylène chez *Bugula simplex* (Hincks) récolté à Woods Hole, chez *Bugula turbinata* (Alder) et *Bugula flabellata* (Thompson) récoltés en baie de Morlaix. *B. simplex* a été identifié d'après Ryland (1958 et 1960). Le réseau nerveux de l'autozoïde a été observé chez *Bicellariella ciliata* (Linné) récolté à Woods Hole et en baie de Morlaix, dont la paroi est plus fine et transparente. En raison de la pénétration difficile des réactifs, les techniques d'imprégnation argentique *in toto* n'ont pas pu être utilisées sur ce matériel.

Comme au cours d'études précédentes, les colorations vitales ont été faites par simple incubation prolongée de colonies saines dans l'eau de mer saturée de bleu de méthylène. Les préparations permanentes ont été réalisées à partir d'échantillons fixés après coloration dans le molybdate d'ammonium à 10 p. 100, additionné de quelques gouttes de tétr oxyde d'osmium pour préserver les structures non nerveuses. Les aviculaires ont été observés soit directement sur la colonie, soit après en avoir été détachés par grattage.

Les colorations sont le plus souvent partielles, chaque espèce se prêtant mieux à la mise en évidence de telle ou telle fraction du réseau nerveux. Les résultats dont il sera fait état représentent la synthèse des images convergentes obtenues chez les trois espèces étudiées. Les critères qui ont été retenus pour l'identification d'un trajet nerveux sont sa coloration élective dans la teinte orthochromatique, sa continuité avec le ganglion avicularien ou l'un des nerfs qui en partent, la finesse et l'aspect des arborisations.

L'HOMOLOGIE DES ORGANES DE L'AVICULAIRE ET DE L'AUTOZOÏDE

Calvet (1900) a décrit comment les organes de l'aviculaire acquièrent au cours de sa morphogenèse des proportions relatives différentes de celles qu'ils auraient dans l'autozoïde avec la stagnation du bourgeon polypidien et avec le développement dominant du couvercle de l'orifice et de sa musculature. L'étroite correspondance entre les organes de l'hétérozoïde et de l'autozoïde a été clairement démontrée par Silén (1938) dans son étude comparée de l'organisation et de la morphogenèse des divers types d'aviculaires chez les Anasophores et par Marcus (1939) dans certaines monographies de Bicellariidae du Brésil. Néanmoins, pour simplifier la description des nerfs aviculariens, il est utile de rappeler la position relative des organes qu'ils desservent et la structure du corps sétifère.

Le corps sétifère, auquel Silén conserve le nom de polypide, a été interprété par d'anciens auteurs comme un ganglion ou comme un organe sensoriel, en particulier par Herwig (1915) chez *B. flabellata*. En fait, s'il comprend effectivement le centre nerveux de l'aviculaire, les autres parties d'un polypide y sont aussi représentées de façon rudimentaire. C'est une poche aveugle, débouchant à l'orifice de l'aviculaire, qui a conservé à peu près la structure du bourgeon polypidien de l'autozoïde au stade précoce qui précède le découpage des ébauches des tentacules. Sa paroi comprend un épithélium qui borde la cavité interne et un revêtement péritonéal (Calvet, 1900). L'assise péritonéale se prolonge par des tractus qui rejoignent le revêtement péritonéal de la paroi de l'aviculaire ; un cordon plus important, qui correspond au funicule, rejoint les pores de la cloison qui sépare l'aviculaire de l'autozoïde adjacent. Une constriction peu accusée subdivise le corps polypidien en deux régions inégales et cytologiquement différentes (Herwig, 1915 ; Silén, 1938 ; Marcus, 1939) : la région antérieure renflée dont l'épithélium palissadique porte les longs cils qui émergent de l'orifice avicularien, correspond à l'ébauche avortée d'un lophophore ; le cul de sac proximal dont l'épithélium dépourvu de cils présente une fonction sécrétrice, correspond au tube digestif. Un repli plus ou moins profond entre le bord de l'orifice et la base de la subdivision lophophorale représente une gaine tentaculaire rudimentaire fermée par quelques fibres musculaires annulaires qui correspondent au sphincter du diaphragme. La face interne du rostre, ou palais, couverte par la mandibule rabattue, correspond au vestibule (Marcus, 1939). Au bord de la constriction « pharyngienne » du côté dorsal, un amas de cellules nerveuses, d'où partent les principaux nerfs aviculariens, occupe la même situation que le ganglion cérébral d'un polypide autozoïdial.

La mandibule est animée par deux groupes de muscles antagonistes : les muscles abducteurs pairs dont le tendon médian commun s'attache sur la face interne de la mandibule correspondent aux

muscles abducteurs de l'opercule ; les muscles abducteurs s'attachent sur la paroi souple de l'area frontale résiduelle et correspondent aux muscles pariétaux dépresseurs. Il en existe au moins deux paires inégales. Chez les Bugules, la plus importante s'insère derrière la charnière de la mandibule ; la seconde s'insère près du collet et interviendrait dans les mouvements d'oscillation. Chez certaines espèces, un petit muscle supplémentaire dans le pédoncule, qui appartient à la série des pariétaux dépresseurs, interviendrait aussi dans la position de l'aviculaire (Silén, 1938 et 1950). Le muscle rétracteur du polypide est réduit à quelques fibres divergentes qui s'attachent sur la paroi rigide de la calotte.

LE RÉSEAU NERVEUX DE L'AVICULAIRE

1. - Le ganglion avicularien.

Observé chez *B. simplex*, *B. turbinata* et *B. flabellata*, le centre nerveux de l'aviculaire est relativement volumineux par rapport au polypide avicularien (Fig. II, 1). Il recouvre en partie la subdivision proximale de celui-ci dont les auteurs ne l'ont pas toujours distingué. C'est un groupe lenticulaire d'une dizaine de cellules, réparties dans une disposition constante autour d'un cœur fibreux et parmi lesquelles on reconnaît certains des éléments fondamentaux du ganglion cérébral de l'autozoïde tels qu'ils ont été inventoriés chez *Electra pilosa* (Lutaud, 1969).

Les éléments dominants du ganglion avicularien sont deux volumineuses cellules proximales que le bleu de méthylène colore intensément (Fig. II, 1). Ces cellules « majeures » masquent une autre paire de cellules sous-jacentes. Les fibres nerveuses qui partent dans le prolongement de ces deux couples de cellules forment des nerfs mixtes importants qui se dirigent vers la musculature et l'area frontale résiduelle et qui se rassemblent en un tronc commun à leur sortie du ganglion. Ces nerfs jumeaux s'orientent à l'inverse des grands nerfs de la gaine tentaculaire partant des neurones proximaux du ganglion cérébral de l'autozoïde, ce qui entraîne une certaine distorsion du ganglion malgré la persistance d'une symétrie bilatérale.

Au bord de la constriction « pharyngienne » du polypide avicularien, une cellule impaire occupe la situation de la cellule médiane qui se trouve au bord du distal du ganglion de l'autozoïde à l'origine d'une chaîne annulaire de neurones dans le collier péripharyngien. Dans l'aviculaire, cette cellule se prolonge de la même façon autour de la constriction du corps sétifère par un anneau d'une demi-douzaine de cellules dans un lacis fibreux qui représente un collier péripharyngien résiduel. Entre cette ceinture distale et les grandes cellules proximales, la région moyenne du ganglion comprend encore deux ou trois couples de cellules moins visibles dans la disposition en V caractéristique du ganglion cérébral chez les Bryozoaires Chilostomes.

On ne distingue pas parmi celles-ci les équivalentes des cellules denses qui se trouvent à la racine des connectifs du réseau de Hiller chez les Electridae.

2. - Les nerfs périphériques et l'innervation de la mandibule et du rostre.

Les nerfs jumeaux qui partent des cellules proximales du ganglion aviculaire décrivent un arc de cercle vers l'area frontale résiduelle en passant par le tendon des muscles abducteurs de la mandibule (Fig. I et II). Dans leur trajet vers la paroi à travers la cavité générale de l'aviculaire, ils longent les cordons de tissu péritonéal qui relient le corps sétifère à la paroi.

Au niveau où les fibres des muscles abducteurs de la mandibule se rassemblent pour former le tendon, une première ramification motrice se détache de chacun des deux nerfs contigus et déploie de fines arborisations en éventail le long des fibres musculaires (nmd.m : nerf moteur de la mandibule, Fig. I, 4 et Fig. II, 1). Au-delà de la divergence de ces ramifications motrices, les nerfs jumeaux se séparent et s'écartent. Chacune des deux branches symétriques se divise alors en plusieurs ramifications secondaires : de chaque côté, une branche pariétale se résout en fibres fines qui rejoignent deux bouquets de cellules fusiformes colorées par le bleu de méthylène dans l'assise épithéliale de la paroi ventrale, de part et d'autre de la charnière de la mandibule (np.s : nerf pariétal sensoriel, Fig. I et II). Une autre ramification diverge au même niveau et rejoint les insertions ventrales des deux muscles abducteurs (np.m : nerf pariétal moteur, Fig. I et II). Il est probable que cette branche motrice se prolonge jusqu'au muscle pédonculaire lorsque celui-ci existe. A l'opposé, une autre ramification se sépare de la branche pariétale sensorielle et pénètre dans les tissus de la face interne de la mandibule (nmd.s : nerf sensoriel de la mandibule, Fig. I et II). Comme celles de la branche pariétale sensorielle, les fibres de cette ramification mandibulaire se terminent par des cellules fusiformes à la périphérie de la mandibule (Fig. I, 5).

D'autres branches nerveuses paires qui partent du cœur fibreux du ganglion dans le prolongement optique des grands nerfs pariétaux se dirigent dans la direction inverse vers le bec de l'aviculaire, ou rostre. Ces ramifications sont composées de plusieurs fibres de faible cohésion qui divergent de part et d'autre et se terminent dans la paroi souple de la face interne du rostre par deux rangées de cellules fusiformes (nv.s : nerf vestibulaire sensoriel, Fig. I et II). Une autre paire de ramifications plus courtes qui se détachent des précédentes près de leur origine, suivent la gaine tentaculaire rudimentaire jusqu'aux muscles annulaires qui ferment l'orifice. Il est possible que ces branches vestibulaires et diaphragmatiques se séparent très tôt de la racine des grands nerfs pariétaux.

Les cellules fusiformes qui s'attachent à l'extrémité des fibres non motrices des nerfs pariétaux de l'aviculaire ont été signalées dans l'autozoïde de Malacostèges, dans une répartition analogue de part et d'autre de l'orifice, au pourtour de l'area frontale, à la base

des épines marginales et dans les replis vestibulaires du diaphragme (Lutaud, 1969 et 1976). On les trouve également à la base des épines distales de l'autozoïde chez les Bugules et chez *B. ciliata*. Ces cellules sont certainement détériorées par le colorant et l'observation du vivant ne permet pas d'établir si elles sont diversifiées dans leur adaptation fonctionnelle. Il est possible qu'elles enregistrent des chocs, en particulier à la base des épines. Mais elles ne sont pas ciliées et diffèrent

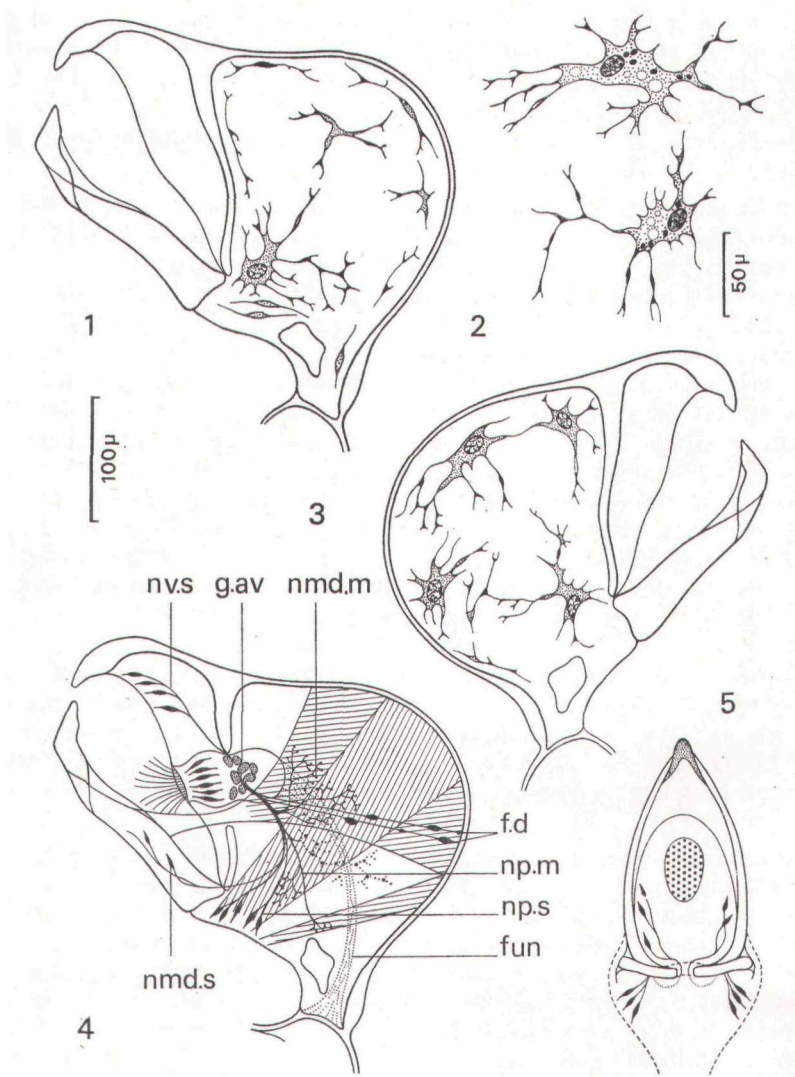


FIG. 1

Innervation de l'aviculaire chez les Bugules

1 : réticule pariétal de la calotte chez *Bugula flabellata*; 2 : aspects des cellules du réticule pariétal; 3 : réticule pariétal chez *Bugula turbinata* (1 à 3, d'après nature); 4 : réseau nerveux de l'aviculaire chez *B. flabellata*; 5 : terminaisons nerveuses dans la mandibule et l'area frontale (vues par la face ventrale de l'aviculaire).

f.d : filaments dorsaux; fun : funicule; g.av : ganglion aviculaire; nmd.m : nerf moteur de la mandibule; nmd.s : nerf sensoriel de la mandibule; np.m : nerf pariétal moteur; np.s : nerf pariétal sensoriel; nv.s : nerf vestibulaire sensoriel.

en cela des cellules tactiles du lophophore. Il est possible qu'elles aient des fonctions diverses et interviennent dans les facultés chemo-réceptrices de l'aviculaire que Marcus (1926) a mises en évidence. Il n'est pas établi que ce sont, soit des cellules épithéliales modifiées, reliées par une jonction aux fibres nerveuses sensorielles, soit des cellules nerveuses dans l'assise épithéliale.

3. - Le réseau réticulaire de la paroi calcifiée de la calotte.

Dans la calotte de l'aviculaire, le bleu de méthylène colore constamment, chez *B. flabellata*, *B. turbinata* et *B. simplex*, de grandes cellules étoilées dont les prolongements étendus et ramifiés constituent une résille aux mailles irrégulières dans les tissus de la paroi (Fig. I, 1 à 3, et PU, a et b). Des renflements ou des plages cytoplasmiques marquent les bifurcations des prolongements cellulaires. Les plages cytoplasmiques plus étendues, où se trouve un noyau, contiennent de petites vacuoles et quelques granulations orthochromatiques denses (Fig. I, 2). Ces corps cellulaires sont peu nombreux. Chez *B. flabellata*, on trouve généralement, au-dessus de la charnière de la mandibule, une très grande cellule dont les prolongements ramifiés atteignent 200 μ et couvrent tout le flanc de l'aviculaire (Fig. I, 1). Chez *B. turbinata* (Fig. I, 3), on dénombre entre trois et dix cellules de ce type selon la dimension de l'aviculaire, souvent réparties sur les flancs en alignements qui épousent la courbure de la calotte.

Ces cellules sont extrêmement caractéristiques, tant par la finesse, l'extension et les arborisations de leurs prolongements, que par leur coloration électorale et fugace dans la teinte orthochromatique qui s'efface aux premiers signes de lésion des tissus pariétaux. Elles se distinguent sans ambiguïté des éléments sous-jacents du réseau péritonéal pariétal qui sont chargés d'inclusions colorées dans diverses teintes métachromatiques et auxquels se rattachent des cellules morulaires (cellules à sphérules réfringentes). Le réticule qu'elles composent dans la paroi dorsale calcifiée de l'aviculaire a la même apparence que le plexus pariétal présumé des Cténostomes Stoloniférines (Lutaud, 1974).

Il existe une fine ramification nerveuse qui se détache du nerf pariétal de l'aviculaire et rejoint le réticule superficiel de la calotte à la base de celle-ci (Fig. II, 1). Toutefois, il faut tenir compte d'une image atypique qu'on obtient quelquefois dans les aviculaires jeunes, à l'extrémité des rameaux, c'est-à-dire dans la région de la colonie la plus favorable à la pénétration du colorant. Il s'agit de filaments pairs qui sont tendus entre le corps sétifère et le fond de la calotte (Fig. I, 4, f.d et Pl. I, d). Ces filaments que Marcus (1939) avait remarqués, différent des ramifications nerveuses typiques par la présence de noyaux. Ils paraissent diverger des grands nerfs aviculariens près du ganglion et rejoindre certains éléments du réticule superficiel dans la courbure de la calotte. Les seuls trajets nerveux de l'autozoïde auxquels ces filaments puissent être comparés seraient les « nerfs dorsaux » ou connectifs qui relient le réseau de Hiller au ganglion cérébral des Malacostèges. Mais cette image est trop ambiguë pour

permettre de conclure à la nature nerveuse de ces filaments et à la différenciation d'un trajet comparable au réseau de Hiller dans la paroi de l'aviculaire.

4. - L'innervation du polypide aviculaire.

Dans la subdivision antérieure du corps sétifère, le bleu de méthylène colore une couronne de grandes cellules qui se prolongent par un processus effilé vers la cavité atriale (Fig. II, 1). Ces cellules se rattachent à leur extrémité basale aux courtes fibres nerveuses

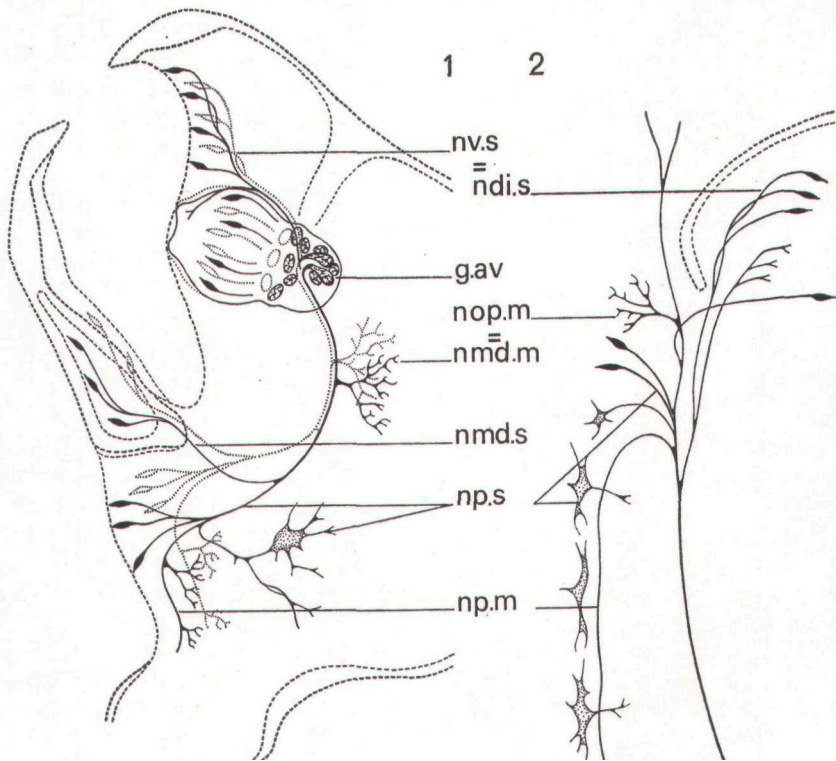


FIG. II

Comparaison des réseaux nerveux de l'aviculaire et de l'autozoïde

1 : nerfs périphériques de l'aviculaire chez les Bugules; 2 : diagramme des ramifications des nerfs de la gaine tentaculaire chez les Chilostomes.

g.av : ganglion aviculaire; ndi.s : nerf sensoriel du diaphragme; nmd.m : nerf moteur de la mandibule; nmd.s : nerf sensoriel de la mandibule; np.m : nerf pariétal moteur; np.s : nerf pariétal sensoriel; nv.s : nerf vestibulaire sensoriel.

s'élevant du collier péripharyngien résiduel avec une certaine périodicité. On ne peut établir si elles portent les cils qui émergent de l'orifice aviculaire ou si elles s'intercalent entre des cellules épithéliales ciliées. Par leur raccordement au collier péripharyngien et aux nerfs tentaculaires résiduels, elles sont assimilables aux cellules sensorielles des tentacules. Toutefois, tant que la situation exacte des insertions ciliaires n'a pas été précisée, il est difficile de définir

à quelle catégorie de récepteurs sensoriels elles correspondent, parmi ceux qui existent le long et à l'extrémité des tentacules du polypide autozoïdal (Lutaud, 1973), et de leur attribuer avec certitude la sensibilité tactile du corps sétifère.

La ramification motrice qui commande le muscle rétracteur très réduit du polypide avicularien n'a pas été observée. Il ne semble pas qu'il existe de nerfs viscéraux de trajet défini dans la subdivision proximale du corps sétifère.

RECHERCHE D'UNE VOIE DE COORDINATION ENTRE L'AVICULAIRE ET L'AUTOZOÏDE CHEZ LES BICELLARIIDAE

L'hypothèse d'une activité coordonnée des aviculaires d'une même colonie a parfois été avancée sur la base d'observations occasionnelles du vivant. Marcus (1926) et Rey (1927) ont analysé l'influence de la température et de divers facteurs chimiques sur la rapidité des battements des soies des vibraculaires chez les *Scrupocellariidae* et des oscillations des aviculaires chez *B. flabellata*. Ces auteurs ont montré que l'aviculaire répond à d'autres variations du milieu que les seuls stimuli mécaniques. Mais ils n'ont pas constaté de rythmes ou de synchronisme dans la fermeture des mandibules ou dans les oscillations des aviculaires le long des rameaux de la colonie. Marcus indique que les battements des soies des vibraculaires peuvent être induits ou accélérés par l'excitation de la membrane frontale des autozoïdes voisins. Silén (1950) constate une certaine concordance dans la contraction des muscles de l'autozoïde et de l'aviculaire adjacent. Il discrimine les réponses aux stimuli externes par fermeture de la mandibule, des mouvements d'oscillation spontanés et permanents qui pourraient dépendre d'une impulsion coloniale.

La recherche d'une connexion nerveuse entre l'autozoïde et l'aviculaire adjacent chez les *Bicellariidae*, n'a pas apporté de résultat concluant. Toutefois, il sera fait état de certaines observations partielles, d'interprétation difficile, qui ne peuvent être écartées dans la mesure où elles indiquent la présence d'éléments colorables par le bleu de méthylène dans les cloisons à proximité des pores interzoïdiaux.

1. - La distribution des nerfs pariétaux dans l'autozoïde des *Bicellariidae*.

Comme il est de règle chez les Chilostomes (Bronstein, 1937 ; Lutaud, 1969), les principales ramifications des grands nerfs de la gaine tentaculaire qui desservent l'orifice et la paroi frontale de l'autozoïde sont, chez *B. ciliata* et chez les *Bugules* : 1) les branches sensorielle et motrice du diaphragme ; 2) la branche motrice de l'opercule ; 3) le nerf pariétal moteur qui dessert les muscles parié-

taux dépresseurs et une branche pariétale sensorielle diffuse (Fig. II, 2). Il n'existe pas de ramification pariétale supplémentaire que desserve directement l'insertion de l'aviculaire.

Chez *B. ciliata*, comme chez *Flustra papyracea* (Lutaud, 1976), la branche pariétale sensorielle se prolonge au pourtour de l'area frontale membraneuse, le long du nerf pariétal moteur, par une chaîne de grandes cellules étoilées que le bleu de méthylène colore électivement dans le rebord proéminent de la loge en cornet. Chez les Bugules, ces cellules sont masquées en partie par l'incurvation du rebord externe de la loge. Chez *B. ciliata* et *B. flabellata*, le bleu de méthylène colore aussi, à la base de chaque épine distale, une cellule fusiforme dont le prolongement effilé pénètre profondément dans le corps de l'épine. Ces cellules sont semblables à celles qu'on trouve à la base des épines marginales d'*Electra*, à l'extrémité des fibres du nerf pariétal sensoriel.

2. - Recherche de terminaisons nerveuses au niveau de l'insertion de l'aviculaire chez *B. simplex*.

Le bleu de méthylène colore parfois, à la base du pédoncule de l'aviculaire chez les Bugules, certains éléments indistincts près du septum dans la pièce intermédiaire de l'articulation. Cette image est fréquente chez *B. ciliata*. Sur les préparations fixées et décalcifiées de *B. simplex*, on remarque, dans un certain nombre de cas, une grande cellule atypique, colorée par le bleu de méthylène dans le pédoncule, dont les prolongements se perdent à la surface du septum près des pores interzoïdiaux (PL I, e). Cette cellule est peut-être l'une des unités d'une paire. Elle n'appartient pas au cordon du funicule. Elle est située dans le prolongement optique d'un autre élément coloré par le bleu de méthylène dans le rétrécissement du collet, qui appartient au réticule superficiel de la calotte. La relation de cet élément remarquable avec les nerfs périphériques de l'aviculaire est incertaine. Il n'y a pas d'élément symétrique en vis-à-vis sur la face autozoïdale du septum. Notons pourtant que les prolongements des cellules colorées par le bleu de méthylène à la périphérie de l'area frontale, le long du nerf moteur, s'étendent dans le rebord externe de l'autozoïde dans le voisinage de l'insertion de l'aviculaire.

Par contre, chez *B. simplex*, le bleu de méthylène colore, dans la paroi dorsale calcifiée des autozoïdes jeunes et dans la paroi des bourgeons, de grandes cellules étoilées semblables à celles qui composent le réticule superficiel de la calotte de l'aviculaire (Fig. III, 1). Ces cellules sont groupées dans la région proximale des loges adultes. Elles se prolongent à la base et le long des parois latérales par des éléments plus étirés qui tendent à constituer un trajet linéaire. La coloration de structures internes à travers la paroi de l'autozoïde est toujours aléatoire chez les Bugules et le réseau qu'elles forment dans les cloisons interzoïdales n'a pas été observé dans sa totalité. Il n'est pas établi s'il est ou non en continuité avec les développements réticulaires du nerf pariétal dans l'area frontale et fait partie d'un réseau continu qui couvrirait toute la surface de la paroi à partir

du rebord de la loge. Il n'a pas été mis en évidence de nerfs dorsaux, comparables aux connectifs cérébraux du réseau de Hiller, qui desservent indépendamment les trajets dorsaux du réticule pariétal.



FIG. III

Voies hypothétiques d'une coordination nerveuse de la colonie
chez les Bicellariidae

1 : réseau réticulaire de la paroi dorsale de l'autozoïde chez *Bugula simplex* (d'après nature, Woods Hole 1972) ; 2 : filaments à la périphérie de la paroi dorsale de la loge chez *Bicellariella ciliata*.
(colorations vitales par le bleu de méthylène; vu par la face dorsale de la colonie).

3. - Recherche du réseau de Hiller chez *B. ciliata*.

Chez *B. ciliata*, les colorations vitales mettent en évidence un réseau qui présente des aspects morphologiques différents et une répartition topographique plus précise (Fig. III, 2 et Pl. I, f). Dans chaque autozoïde, le bleu de méthylène colore constamment une paire

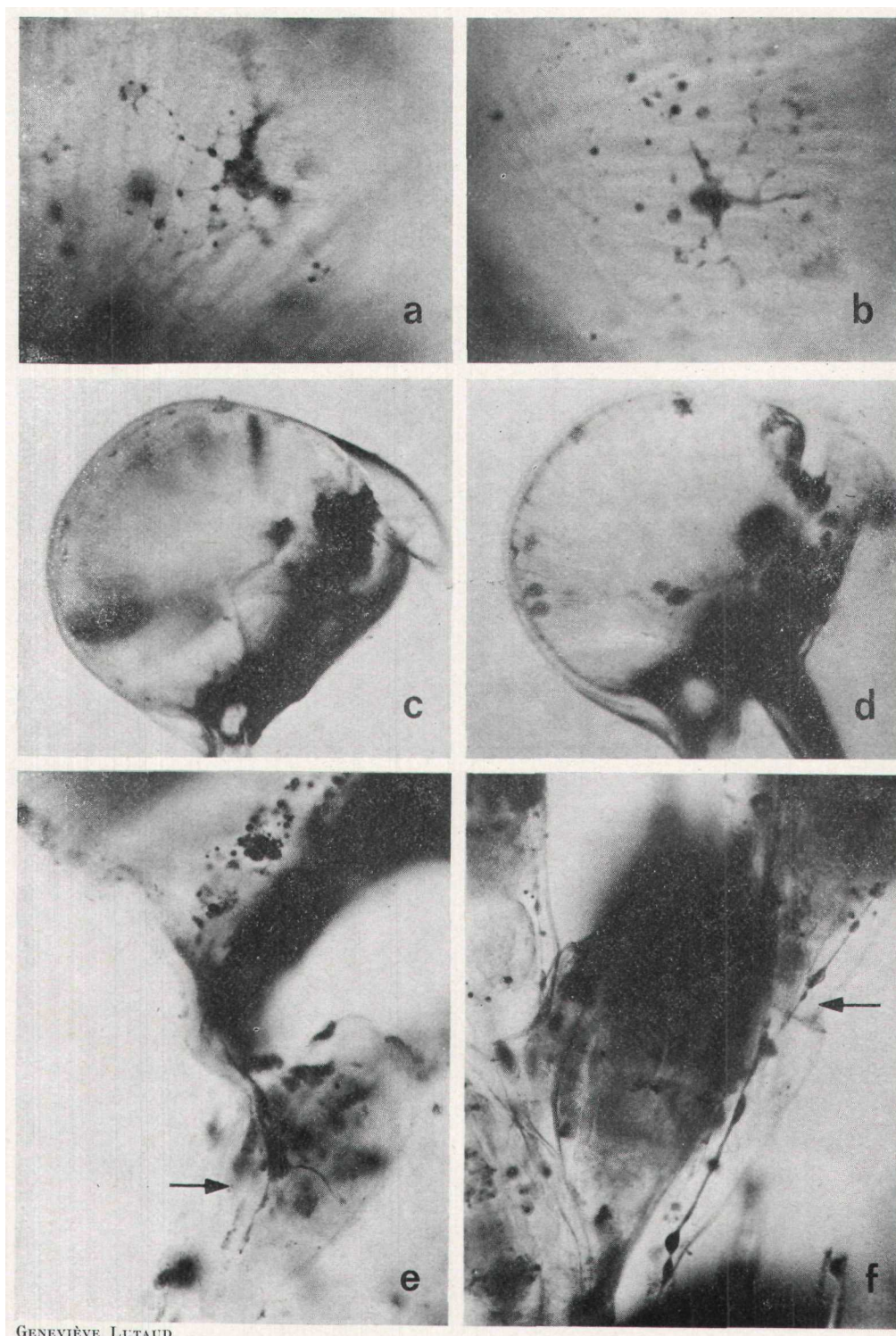
de filaments qui s'élèvent du septum basal le long du funicule et font le tour complet de la loge dans sa région dorsale. Ces filaments sont composés d'unités cellulaires en série linéaire. Ils paraissent quelquefois dédoublés. Ils sont reliés par un pont transversal dans le segment tubulaire basai de la loge en cornet, puis s'écartent : une branche suit la cloison médiane du rameau bisérié jusqu'au septum distal qui sépare la loge de la suivante. L'autre branche longe la paroi latérale externe ; elle passe d'abord par l'insertion de l'aviculaire, puis décrit une courbe sous l'embase des épines et aboutit au septum distal.

Ces filaments forment ainsi, dans la succession des loges alternées, un circuit qui suit les cordons du système péritonéo-funiculaire, qui passe à la base de chaque aviculaire et s'apparente au réseau de Hiller par sa relation topographique avec les organes de communication, par son dessin colonial et par son affinité pour le colorant. Toutefois, la connexion éventuelle de ce circuit avec le centre nerveux, qui établirait son homologie avec le plexus pariétal présumé des Malacostèges, n'a pas été observée. Il est possible pourtant qu'une fine ramification dorsale diverge des grands nerfs de la gaine tentaculaire au-delà du ganglion cérébral mais ce trajet incertain n'a pas été suivi jusqu'aux parois.

RÉCAPITULATION ET DISCUSSION

A la stricte homologie des structures polypidiennes et pariétales de l'autozoïde et de l'hétérozoïde aviculariens correspond l'étroite analogie de leurs réseaux nerveux jusqu'aux ramifications secondaires. Le centre nerveux de l'aviculaire est la réplique simplifiée du ganglion cérébral de l'autozoïde. Il est proportionnellement moins réduit que les autres organes du polypide avicularien. A côté de nerfs tentaculaires résiduels qui innervent le corps sétifère, les principaux nerfs de l'aviculaire desservent l'area frontale résiduelle et la région vestibulaire. Ce sont des nerfs mixtes qui sont les homologues des nerfs de la gaine tentaculaire de l'autozoïde par leur origine dans le ganglion et par la distribution de leurs ramifications. Ils se divisent de la même façon en trois couples de branches motrices et sensorielles qui rejoignent le diaphragme ou le vestibule, la mandibule ou l'opercule, l'area frontale et la musculature pariétale. Le développement dominant de la mandibule entraîne des modifications topographiques qui n'ont pas d'incidence fonctionnelle : compte tenu de trajets plus courts, les nerfs périphériques de l'aviculaire diffèrent de ceux de l'autozoïde par l'inversion de l'orientation des branches pariétales et mandibulaires qui s'écartent dès l'origine de la gaine tentaculaire rudimentaire et par la divergence précoce des branches vestibulaires.

L'équipement sensoriel de l'aviculaire ne se limite pas aux cils tactiles du corps sétifère. Les terminaisons cellulaires de fibres nerveuses non motrices s'étendent dans l'épithélium des régions souples



GENEVIÈVE LUTAUD

PLANCHE I.

Cellules et trajets colorés par le bleu de méthylène
dans l'aviculaire et l'autozoïde des **Bicellariidae**

a et b) : cellules du réticule pariétal dans la calotte de l'aviculaire; c : ganglion avicularien et nerf pariétal; d : filaments dorsaux dans l'aviculaire; (a à d : sur le vivant, *Bugula turbinata*); e : cellule colorée par le bleu de méthylène dans le pédoncule de l'aviculaire chez *Bugula simplex*; f : filament coloré par le bleu de méthylène dans l'autozoïde chez *Bicellariella ciliata*; (e et f : préparations fixées), (a et b : 1 cm = 50 μ ; c, d et f : 1 cm = 100 μ ; e: 1 cm = 30 μ).

de la paroi. Lorsque l'aviculaire est ouvert, il expose largement aux variations du milieu, non seulement le bouquet ciliaire du corps sétifère, mais encore toute une panoplie de cellules vraisemblablement sensorielles à la surface de la mandibule béante, autour de l'orifice et sous le rostre. Lorsqu'il est fermé, ces mêmes récepteurs enregistrent sans doute la présence et la motilité des organismes ou des particules qu'il retient. Il expose encore deux bouquets de cellules analogues de part et d'autre de la charnière de la mandibule. L'area frontale résiduelle apparaît ainsi comme une zone particulièrement sensible de l'aviculaire. Ces moyens sont suffisants pour déterminer un comportement autonome de chaque aviculaire, quelles que soient par ailleurs les impulsions qu'il pourrait recevoir de la colonie par l'intermédiaire de l'autozoïde adjacent.

Nous trouvons encore une fois dans la paroi dorsale calcifiée de l'autozoïde et de l'aviculaire des *Bugula* et à la périphérie de l'area frontale dans l'autozoïde, ces grandes cellules aux prolongements réticulaires qui présentent une affinité remarquable pour un colorant du tissu nerveux. Le réticule qu'elles constituent dans les parois du bourgeon, de l'autozoïde et de l'hétérozoïde, indépendamment de la présence ou de l'absence de sécrétions caldques, est nettement distinct du réseau péritonéal pariétal sous-jacent auquel il se superpose sous l'épithélium. Ce réticule a été observé maintenant par divers auteurs, avec le même aspect et la même affinité tinctoriale, dans les parois externes souples ou calcifiées des *Anascophores*, des *Stoloniférines* et des *Phylactolaemes*. Il apparaît ainsi comme une assise fondamentale de la paroi des Bryozoaires qui tend à s'organiser en trajets linéaires plus ou moins définis selon la forme spécifique de la loge.

Il se confirme donc qu'il existe dans la paroi des Chilostomes deux voies distinctes d'innervation non motrice : les terminaisons de nerfs pariétaux sensoriels, exposées au milieu externe, et un réticule pariétal, diffus ou organisé, qui s'étendrait dans les parois latérales et dorsale à partir de la périphérie de l'area frontale. Ce réticule se présente dans les deux espèces des *Bicellariidae* où il a été partiellement observé dans l'autozoïde, à des degrés différents d'organisation. Chez *B. simplex*, il paraît intermédiaire dans la répartition de ses unités cellulaires entre le plexus des *Cténostomes* et le réseau de Hiller ; chez *B. ciliata*, il se présenterait sous la forme d'un circuit reliant de la même façon tous les autozoïdes d'une même colonie. La présence d'éléments du réticule pariétal sur les deux faces du septum qui sépare l'autozoïde de l'aviculaire adjacent, offre une potentialité d'information réciproque primitive au niveau des organes de communication.

Summary

Innervation of the avicularium in *Bicellariidae*

The nervous pathways in the pedunculate avicularium have been vitally stained with methylene blue in several species of the genus *Bugula*. The patterns of innervation are similar in the avicularium and in the autozooid. Avicularian nerves arise from the ganglion located in the median region of the ciliated body which is the reduced homologue of a polypide. In the anterior region which corresponds to an aborted lophophore, short nerve fibers, arising from a rudi-

mentary peripharyngeal belt, bear special cells in the epithelium at the base of the cilia which emerge through the orifice.

The main nerves of the avicularium are the homologues of the great mixt nerves of the tentacle sheath in the autozoid. They ramify into motor branches joining the muscles of the mandible and the parietal muscles, and non motor branches joining the reduced frontal area beneath the hinge of the mandible, the internal surface of the mandible, the palate and the wall.

A delicate network made by the ramified prolongation of large stellar cells is electively stained by méthylène blue in the calcified wall of the skull. This network spreads into the wall from a ramification of the main parietal nerve. No evidence of any nervous bond between the autozoid and the adjacent avicularium has been demonstrated so far. However, strands stained by méthylène blue are observed in the partitions of *Bugula simplex* and *Bicellariella ditata*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BRONSTEIN, G., 1937. — Etude du système nerveux de quelques Bryozoaires Gymnolémides. *Trav. St. Biol. Roscoff*, 15, pp. 155-174.
- CALVET, L., 1900. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. Thèse Paris; *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, n.s. 8, pp. 1-488.
- HARMER, S.F., 1923. — On Cellularine and other Polyzoa. *J. Linn. Soc. London*, 35, pp. 293-361.
- HERWIG, E., 1915. — Die Avicularium von *Bugula flabellata*. *Arch. f. Naturges. Berlin, Jahrb.* 81, Abt. A, 7, pp. 156-159.
- HILLER, S., 1939. — The so-called nervous colonial system in Bryozoa. *Nature, London*, 143, pp. 1069-1070.
- LUTAUD, G., 1969. — Le plexus pariétal de Hiller et la coloration du système nerveux par le bleu de méthylène chez quelques Bryozoaires Chilostomes. *Z. Zellforsch.*, 99, pp. 302-314.
- LUTAUD, G., 1973. — L'innervation du lophophore chez le Bryozoaire Chilostome *Electra pilosa* (L.). *Z. Zellforsch.*, 140, pp. 217-234.
- LUTAUD, G., 1974. — Le plexus pariétal des Cténostomes chez *Bowerbankia gracilis* (Leydi), (Vésicularines). *Cah. Biol. Mar.*, 15, pp. 403-408.
- LUTAUD, G., 1976. — L'innervation des parois de la loge chez *Flustra papiracea* (Ellis et Solander), (Bryozoaire Chilostome). *Cah. Biol. Mar.*, 17, pp. 337-346.
- MARCUS, E., 1926. — Beobachtungen und Versuche an lebenden Meeresbryozoen. *Zool. Jb. Jena, Abt. Syst. Ökol. u. Geogr.*, 52, pp. 1-102.
- MARCUS, E., 1939. — Bryozoarios Marinhos Brasileiros. III. *Zoologia*, 3, pp. 111-353.
- REY, P., 1927. — Action de divers agents physiques ou chimiques sur les mouvements des aviculaires de *Bugula*. *Bull. Soc. Zool. France*, 52, pp. 379-386.
- RYLAND, J.S., 1958. — *Bugula simplex* Hincks, a newly recognized Polyzoan from British waters. *Nature, London*, 181, pp. 1048-1049.
- RYLAND, J.S., 1960. — The british species of *Bugula* (Polyzoa). *Proc. Zool. Soc. London*, 134, (1), pp. 65-105.
- SILÉN, L., 1938. — Zur Kenntniss der Polymorphisms der Bryozoen. Die Avicularien der Cheilostomata Anasca. *Zool. Bidr. Uppsala*, 17, pp. 149-386.
- SILÉN, L., 1950. — On the motility of entire zooids in Bryozoa. *Act. Zool.*, 31, pp. 349-386.
- THORPE, J.P., SHELTON, (GAB. et LAVERACK, M.S., 1975. — Electrophysiology and co-ordinated behavioral responses in the colonial Bryozoan *Membranipora membranacea* (L.). *J. exp. Biol.*, 62, pp. 389-404.