

LES CNIDOCYSTES DU CTÉNOPHORE *EUCHLORA RUBRA* (KÖLUKER 1853)

par

Claude Carré et Danièle Carré
Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-mer

Résumé

L'étude *d'Euchlora rubra in vivo* et en microscopie électronique a permis d'établir l'origine exogène des cnidocystes de ce Cténophore. Leur intégration a été suivie depuis les canaux tentaculaires jusqu'aux tentacules où leur évagination semble être sous le contrôle du système nerveux *d'Euchlora*. En outre, l'étude ultrastructurale a montré que le filament intracapsulaire de ces cnidocystes possède la particularité remarquable d'être replié suivant cinq génératrices.

Introduction

Le Cténophore *Euchlora rubra* (Kölliker, 1853) présente un intérêt phylogénétique particulier. Chez cette espèce, Gegenbauer (1856), Chun (1880), Komai (1942, 1951) et Picard ont trouvé, à la place des colloblastes définissant l'embranchement des Cténaires, des cnidocystes identiques aux capsules urticantes des Cnidaires. Picard (1955) affirme qu'il s'agit de capsules d'origine endogène, confirmant ainsi la première opinion de Komai (1942). Pourtant, dans une seconde note, Komai (1951), revient sur sa première idée et pense que les cnidocystes *d'Euchlora* sont d'origine étrangère et proviennent de l'ingestion de petites méduses. Des récoltes de cette espèce rare nous ont permis de l'observer en élevage et d'en faire une étude cytologique.

Matériel et méthodes

Les spécimens *d'Euchlora* ont été péchés au filet à plancton en automne et au printemps dans les eaux de surface de la rade de Villefranche-sur-mer. Certains ont été maintenus plusieurs mois en aquarium et observés périodiquement à l'aide d'un microscope à contraste interférentiel.

L'étude en microscopie électronique a été faite après double fixation au glutaraldéhyde et au tétr oxyde d'osmium tamponnés

par du cacodylate de sodium. Les tissus ont été inclus suivant la méthode de Spurr (1969) mais, malgré la fluidité de l'ERL, nous n'avons pas pu obtenir une bonne imprégnation des cnidocystes.

Abréviations

C. Emb.	: cellules embryonnaires.
C. G.	: cellules glandulaires.
Cn.	: cnidocystes.
Cn-C.N.	: cnidocystes et cellules nerveuses.
C. N.	: cellules nerveuses.
C.T.	: canal tentaculaire.
Ect.	: ectoderme.
End.	: endoderme.
G. T.	: gaine tentaculaire.
H.	: hoplocyste.
M.	: cellules musculaires mésenchymateuses.
Mes.	: mésenchyme.
T.	: tentacule.

Rappel des principaux caractères morphologiques

Nos observations confirment l'essentiel des descriptions de Kölliker (1853) et de Chun (1880) tout en précisant certains aspects.

Le corps, long de 1 cm environ chez les plus grands spécimens, est ovoïde avec un pôle sensoriel arrondi et un pôle oral plus acuminé contrairement à la figure de Chun montrant un pôle oral évasé (Planche I). Il est transparent en lumière incidente avec une légère teinte verte au niveau de l'ectoderme et des canaux gastro-vasculaires.

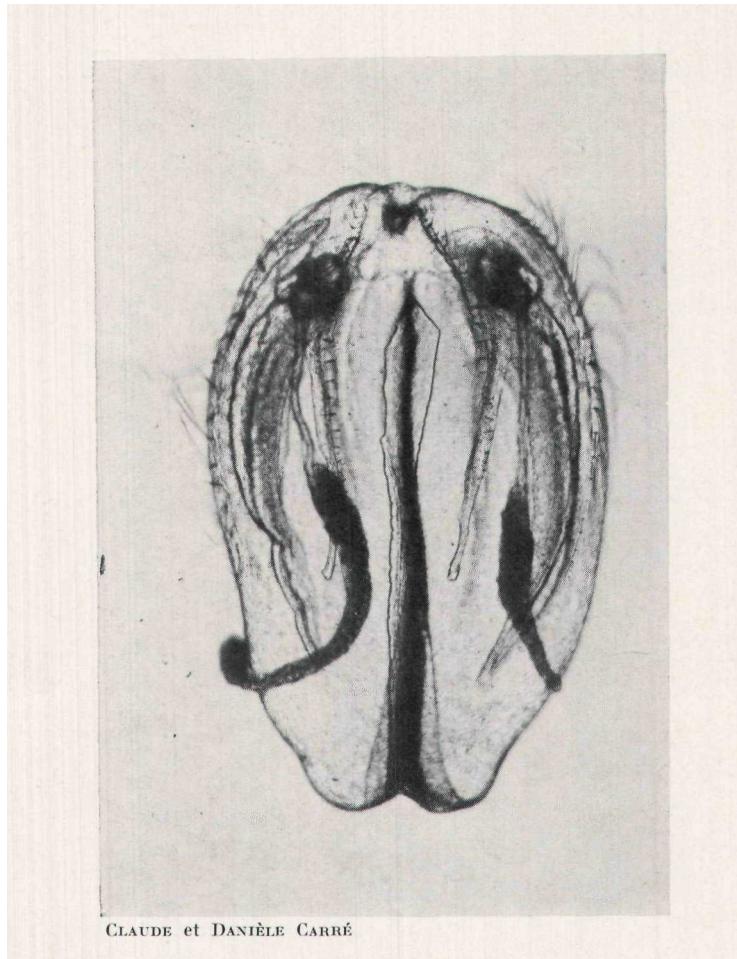
Les bandes méridiennes sont de longueur inégale. Les bandes paratentaculaires, plus longues, dépassent les 2/3 de la longueur du corps tandis que les bandes parapharyngiennes ne atteignent seulement la moitié.

Le pharynx est long, aplati, l'entonnoir étant situé très haut près de l'apex.

Les canaux méridiens sont plus longs que les bandes méridiennes correspondantes. Les canaux paratransversaux, plus longs et plus renflés que les parapharyngiens, atteignent les 3/4 de la hauteur du corps. Il n'y a pas de canaux pharyngiens, caractère exceptionnel chez un Cténophore.

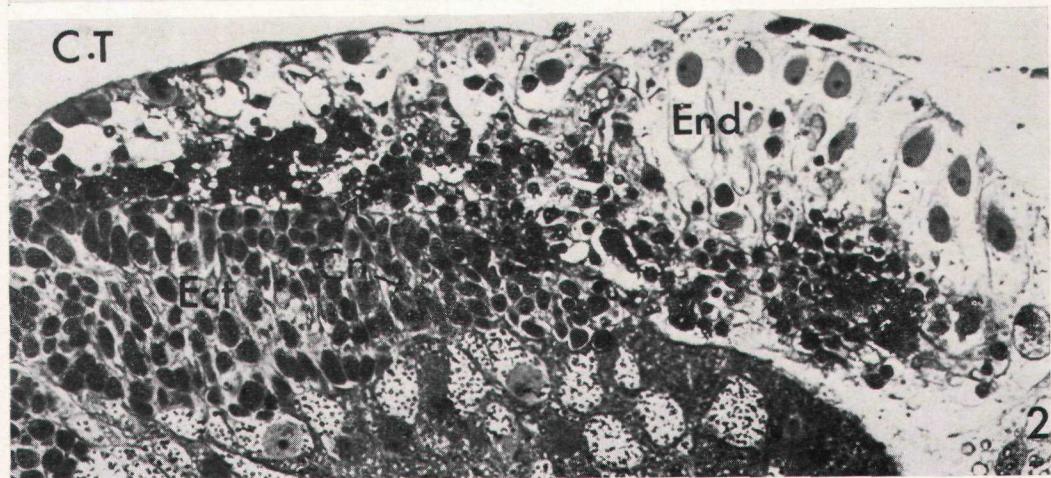
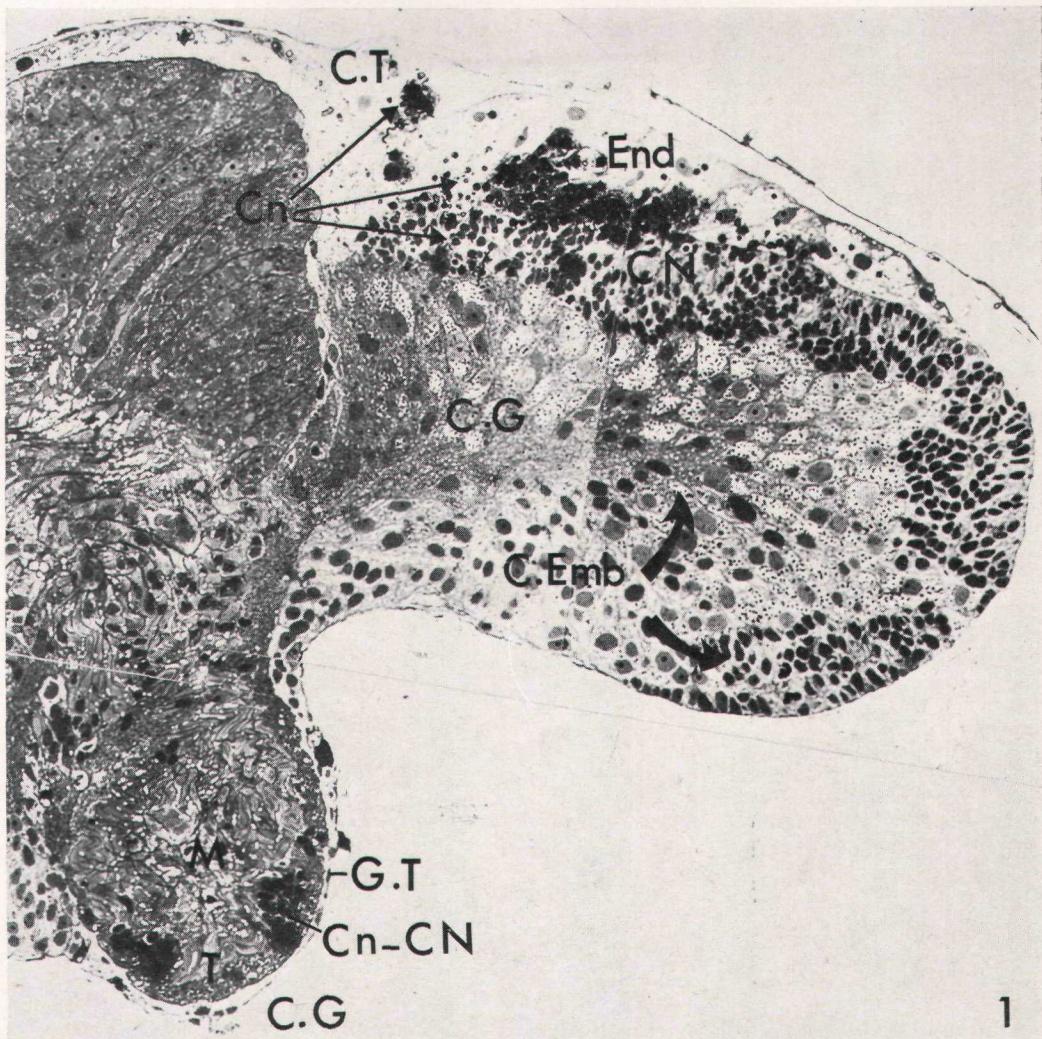
Les gaines tentaculaires, profondes et étroites mais dilatables, s'ouvrent près du pôle oral, au niveau des 3/4 du corps. Elles ont chacune deux taches rouge orangé, l'une réduite près de la base tentaculaire, l'autre plus large au niveau du tiers distal de la gaine.

Les tentacules sont simples, sans ramifications. Ils n'ont pas de colloblastes mais deux rangées de cnidocystes isorhizes appartenant à deux classes de taille : capsules de 4,5 μ et de 8 μ de diamètre. Les bases tentaculaires contiennent des cnidocystes de même type (Planche IV, 6, 7).



CLAUDE et DANIELLE CARRÉ

PLANCHE I
Spécimen adulte *d'Euchlora rubra* X 10.

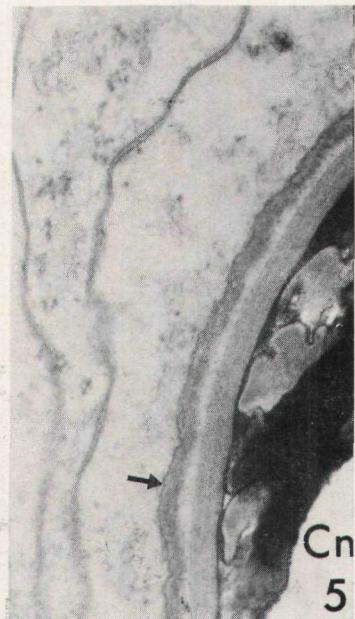
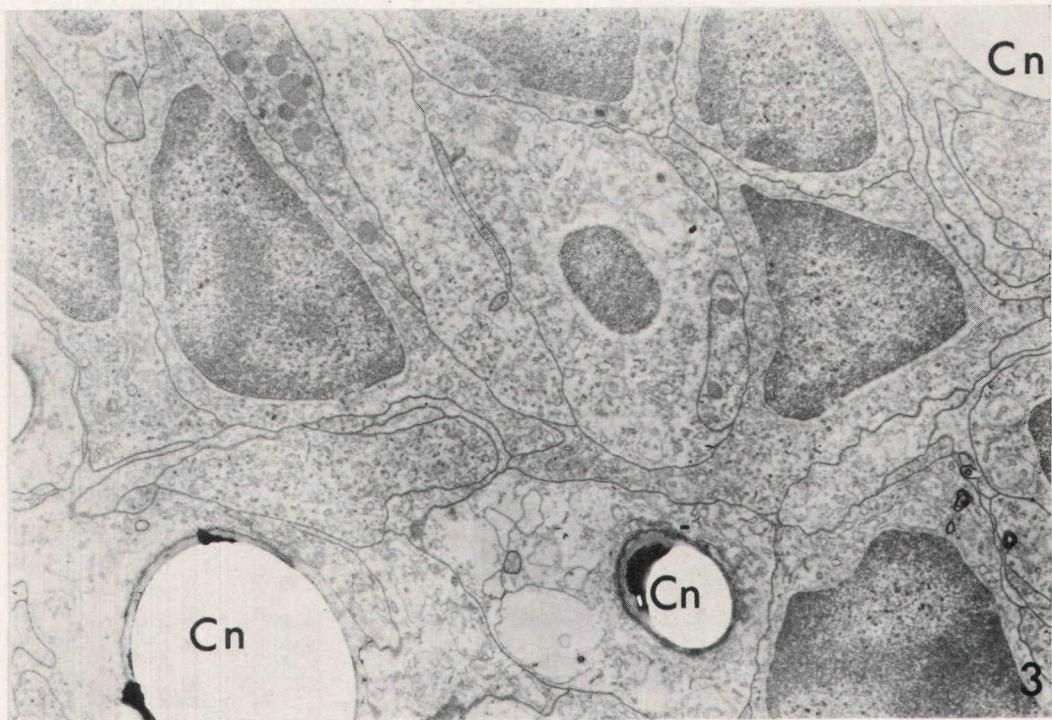


CLAUDE et DANIELLE CARRÉ

PLANCHE II
Euchlora rubra

1. Coupe semi-fine de la région basale d'un tentacule. Le cordon de cnidocystes associés à des cellules sensorielles (représentés sur la figure 1) qui traverse la base tentaculaire en direction du tentacule, n'est pas situé dans le plan de la coupe. Coloration au bleu de toluidine. X 250.

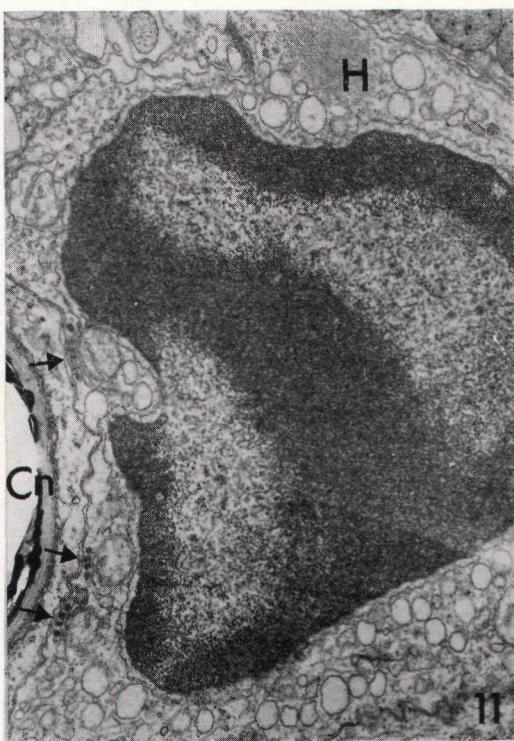
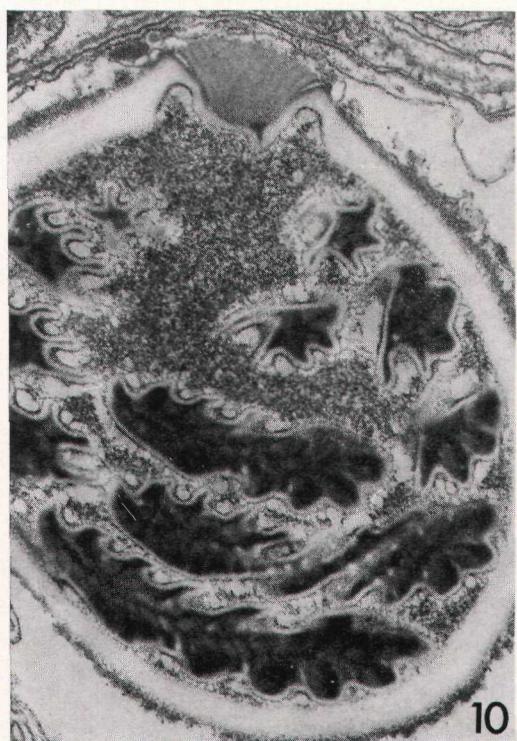
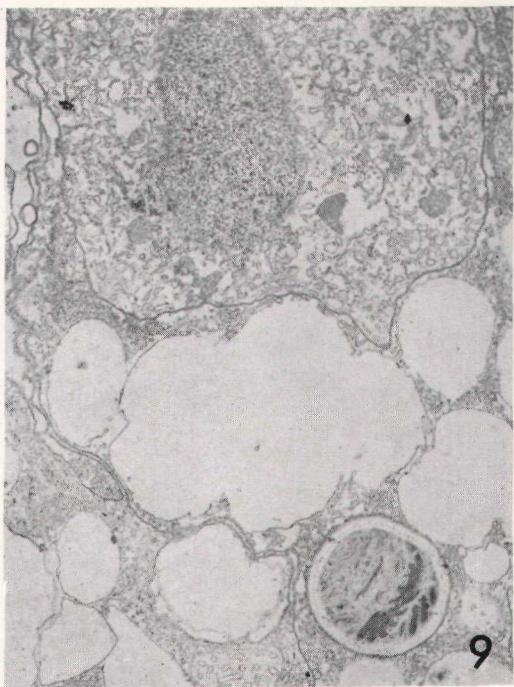
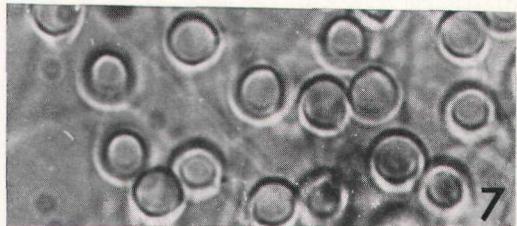
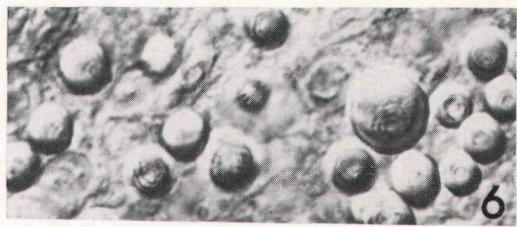
2. Détail de la jonction du canal tentaculaire et de la base tentaculaire. Coupe semi-fine colorée au bleu de toluidine. X 600.



CLAUDE et DANIELLE CARRÉ

PLANCHE III
Euchlora rubra

3. Base tentaculaire : cnidocystes et cellules neurosensorielles en cours de différenciation. X 6000.
4. Base tentaculaire : différenciation d'un vibrorécepteur. X 16000.
5. Photo montrant la membrane de la vacuole entourant un cnidocyste. X 30000.



CLAUDE et DANIELLE CARRÉ

PLANCHE IV
Euchlora rubra

6. Isorhizes dans l'endoderme du **canal** tentaculaire. X 1200.
7. Isorhizes évaginés. X 1400.
8. Coupe transversale d'un cnidocyste montrant les 5 replis du filament intra-capsulaire. X 50000.
- i). Cnidocyste dans une cellule endodermique du canal tentaculaire. X 6000.
10. Coupe longitudinale d'un microisorhize. X 25000.
11. Coupe dans la partie terminale d'un tentacule montrant trois synapses connectant une cellule sensorielle de type hoplocyste à un fragment endodermique anucléé contenant un cnidocyste. X 10000.

OBSERVATIONS « IN VIVO »

Nous avons maintenu en élevage des formes très jeunes dépourvues de cnidocystes au moment de la récolte et des formes adultes avec de nombreux cnidocystes dans les bases tentaculaires et le long des tentacules.

Les spécimens jeunes, nourris chaque jour par apport de petits animaux planctoniques, y compris des méduses, au contact de la bouche, se sont développés mais nous n'avons pas observé l'apparition de cnidocystes.

Les spécimens adultes, dont certains ont été gardés quatre mois au laboratoire, ont été nourris par un apport journalier de zooplankton. Les proies capturées par les tentacules étaient le plus souvent des Crustacés, mais parfois des Chétognathes, des méduses. Chez ces spécimens, nous avons noté une baisse progressive du stock de cnidocystes des bases tentaculaires jusqu'à disparition totale. A partir de ce stade, les animaux dont l'usure de l'extrémité des tentacules n'était plus compensée par une croissance basale, ont rapidement dégénéré sauf lorsque nous les avons nourris par apport direct de proies au contact de la bouche.

Cnidocystes des bases tentaculaires

Chaque base tentaculaire accolée à un canal tentaculaire endodermique forme deux expansions de part et d'autre de la zone d'émergence des tentacules (Fig. 1; Planche II, 1). Elle est de nature ectodermique avec, dans la partie médiane, un axe mésenchymateux.

Pour Komai (1942, 1951), les cnidocystes observés dans la région basale du tentacule sont localisés dans l'endoderme du canal tentaculaire. Picard (1955), au contraire, situe les cnidocystes uniquement dans la base tentaculaire ectodermique.

Des observations histologiques nous ont permis d'identifier des cnidocystes à la fois dans la paroi du canal tentaculaire et dans la base tentaculaire proprement dite (Fig. 1; Planche II, 1, 2) et de suivre leur trajet jusqu'au tentacule.

Dans la paroi du canal tentaculaire, les capsules sont situées à l'intérieur des cellules endodermiques (Planche IV, 9). Une même cellule peut contenir plusieurs capsules incluses chacune dans une vacuole le plus souvent rejetée contre la mésoglée (Planche II, 1).

On peut affirmer que l'endoderme du canal tentaculaire n'est pas un foyer cnidogène. En effet, tous les cnidocystes qu'il contient ont des caractères de capsules à maturité (Planche IV, 6) tandis qu'un foyer cnidogène présente toujours des capsules à divers stades de développement. De plus, on ne retrouve pas l'association cnidocyste-cnidoblaste constante chez les Cnidaires où le cnidoblaste, après avoir

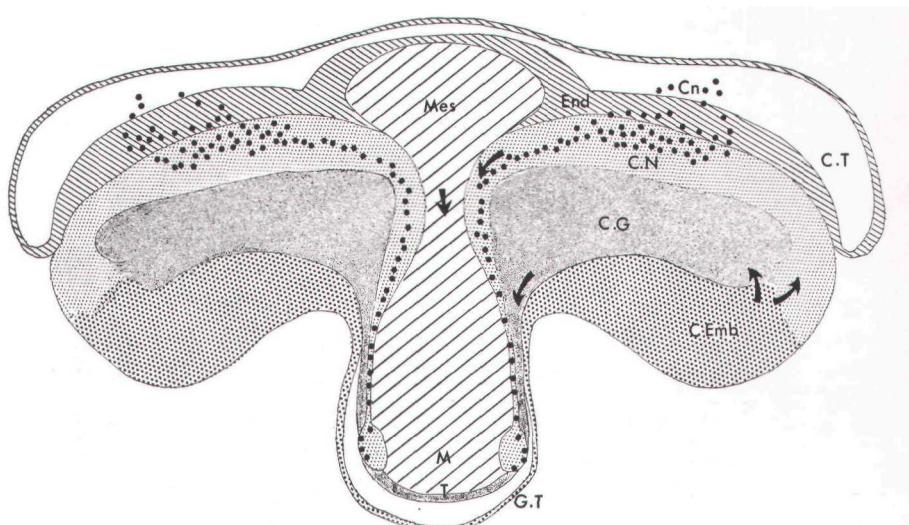


FIG. 1

Euchlora rubra

Représentation de la migration des cnidocystes du canal tentaculaire vers les tentacules.

sécrété un unique cnidocyste, se différencie en cnidocyte avec appareils péricnidocystique et cnidociliaire. Chez *Euchlora*, plusieurs capsules peuvent être contenues dans une même cellule endodermique, cellule qui ne présente aucun des caractères structuraux définissant les cnidocytes. La seule interprétation possible est que les cnidocystes sont d'origine exogène et arrivent, après digestion de leur cnidocyte, dans le canal tentaculaire où ils sont phagocytés.

Contre le canal tentaculaire, chaque aile de la base tentaculaire est formée de deux parties provenant d'un même massif de cellules embryonnaires : une partie interne glandulaire et une partie périphérique formée par des cellules nerveuses et sensorielles en cours de différenciation (Fig. 1, Planche II, Planche III, 3, 4).

C'est dans la zone externe que l'on retrouve les cnidocystes. Ils sont situés entre les cellules neurosensorielles et enveloppés par du cytoplasme dans lequel nous n'avons jamais observé de noyau (Planche III, 3, 4). Il semble que chaque cnidocyste émigre de l'endoderme vers l'ectoderme, en restant inclus dans sa vacuole de phagocytose (Planche III, 5) et enveloppé par un fragment de cellule endodermique qui se coupe de la cellule-mère.

Cnidocystes des tentacules

Le long de chaque tentacule, les cnidocystes sont disposés en deux rangées provenant de chacune des ailes de la base tentaculaire. Les capsules, toujours incluses dans leur vacuole, sont entourées par des récepteurs sensoriels de type vibrorécepteur ou hoplocystes (Planche IV, 11). Dans la partie terminale du tentacule,

où les cnidocystes sont fonctionnels, nous avons observé des synapses entre ces récepteurs sensoriels et les fragments cellulaires anucléés entourant chaque capsule (Planche IV, 11). Il s'agit de synapses tripartites typiques des Cténophores (Hernandez-Nicaise, 1973).

Les cellules glandulaires différenciées dans la région interne de la base tentaculaire se retrouvent dans le tentacule dont elles forment l'épithélium (Fig. 1; Planche II, 1).

Dans les canaux tentaculaires, dans les bases tentaculaires et dans les tentacules, tous les cnidocystes, qu'ils soient de type micro-ou microisorhizes, présentent les mêmes caractères ultrastructuraux. Ils ont l'organisation fondamentale des cnidocystes de Cnidaires avec une capsule, un opercule et un filament intracapsulaire spiralé (Planche IV, 10). Toutefois le filament, au stade intracapsulaire, présente une particularité remarquable : les coupes transversales montrent cinq replis et non trois comme chez tous les autres cnidocystes connus au niveau ultrastructural (Planche IV, 8).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

1. Origine des cnidocystes d'*Euchlora*

Les observations *in vivo* et en microscopie électronique prouvent toutes l'origine exogène des cnidocystes *d'Euchlora*.

En élevage, *Euchlora* est capable de se nourrir d'animaux planctoniques variés, l'un des critères de choix paraissant être la taille des proies. Chez un spécimen nourri uniquement avec des Cnidaires, la croissance a été normale mais les cnidocystes des proies n'ont pas été intégrés aux tissus des bases tentaculaires. *Euchlora* semble donc inféodé, comme les Mollusques capteurs de cnidocystes, à une ou plusieurs espèces de Cnidaires dont la capture occasionnelle permettrait de maintenir une réserve de cnidocystes dans les bases tentaculaires assurant une croissance continue des tentacules.

Nous avons étudié les méduses trouvées dans les pêches où ont été prélevés les spécimens du Cténophore, mais aucune n'avait des cnidocystes isorhizes de 4 et 8 μ . de diamètre. On peut toutefois remarquer que les cnidocystes *d'Euchlora* ressemblent à ceux décrits par Weill (1934) chez quelques Narcoméduses. Il serait intéressant d'étudier les cnidocystes de ces méduses en microscopie électronique afin de voir si le filament intracapsulaire présente les cinq replis observés chez *Euchlora*.

2. Déterminisme de l'évagination des cnidocystes

Les cnidocystes des Cnidaires ont longtemps été considérés comme des récepteurs effecteurs indépendants. Nous avons montré (Carré D. et C., 1980) qu'il existe effectivement des cas où les

cellules urticantes évaginent leur filament sans intervention des systèmes nerveux ou neuroïde : le stimulus est capté par le cnidocil du cnidocyte qui répond en évaginant le filament. Dans d'autres cas, des synapses neurocnidocytiques ont été visualisées (Westfall, 1969, 1970) qui traduisent la possibilité d'un contrôle de la décharge, l'évagination proprement dite restant déterminée par la stimulation du cnidocil.

Euchlora présente un cas intéressant où une capsule, dépourvue de cnidocyte et donc de cnidocil, s'évagine en réponse à un stimulus approprié. La microscopie électronique a montré que l'unité fonctionnelle cnidocyte-cnidocyste des Cnidaires est remplacée par l'association cellule sensorielle du Cténophore-fragment de cellule endodermique du Cténophore contenant le cnidocyste exogène. Entre le récepteur sensoriel et le fragment endodermique, on observe toujours des synapses. On peut donc supposer que les stimulus captés par la cellule sensorielle sont transmis par l'intermédiaire d'un neuro-médiateur au fragment cellulaire dont la dépolarisation induit une réponse dans une structure exogène : le cnidocyste.

Summary

In *Euchlora rubra* using "in vivo" observations and electron microscope techniques, we have shown the exogenous origin of cnidocysts. Their integration has been observed, from tentacular canals to the tentacles where their evagination seems to be under the *Euchlora* nervous system control. Moreover, the ultrastructural study has shown that the intracapsular cnidocystic filament has five longitudinal pleats, a remarkable peculiarity.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CARRÉ, D. et CARRÉ, C., 1980. — On Triggering and Control of Cnidocyst Discharge. *Mar. Behav. Physiol.* 6.
- CHUN, C., 1880. — Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora Golf. Neapel. Monogr. 1. pp. 1-313.
- GEGENBAUR, C., 1856. — Studien über Organisation und Systematik der Ctenophoren. *Arch. Naturg.*, 22, pp. 163-205.
- HERNANDEZ-NICAISE, M.L., 1973. — The nervous system of ctenophores. III. Ultra-structure of synapses. *J. Neurocytol.*, 2, pp. 249-263.
- KOMAI, T., 1942. — The nematocysts in the ctenophore *Euchlora rubra*. *Proc. Imp. Acad. Tokyo.*, 18, pp. 255-256.
- KOMAI, T., 1951. — The nematocysts of the ctenophore *Euchlora rubra*. *Amer. Nat.*, 85, pp. 73-74.
- PICARD, J., 1955. — Les nématocystes du cténaire *Euchlora rubra* (Kölliker, 1853). *Rec. Trav. St. Mar. End.*, "15, pp. 99-103.
- SPURR, A.R., 1979. — A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultr. Res.*, 26, pp. 31-43.
- WEILL, R., 1934. — Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocystes. *Trav. Sta. Zool. Wimereux*, 10, 11, pp. 1-701.
- WESTFALL, J.A., 1969. — Nervous control of nematocyst discharge : chemical synapses. *Am. Zool.*, 9, pp. 1141.
- WESTFALL, J.A., 1970. — The nematocyst complex in Hydromedusan *Gonionemus vertens*. *Zeitsch. Zell. M. Anat.*, 110, pp. 457-470.