

## Le Système Nerveux des Cténaires

### I. Structure et Ultrastructure des Réseaux Epithéliaux

Mari-Luz Hernandez-Nicaise\*

Service d'Histologie et Biologie tissulaire  
Université Claude Bernard, Villeurbanne, France

Reçu le 27 Octobre, 1972

### The Nervous System of Ctenophores

#### I. Structure and Ultrastructure of the Epithelial Nerve-nets

**Summary.** A subectodermal nerve-net is demonstrated in ten species of Ctenophores by means of either Methylene Blue vital staining or silver impregnation. There is no evidence of subendodermal nerve-net. The ectodermal nerve-net displays a characteristic polygonal pattern which is thought to result from morphogenetic events. Both bipolar and tripolar neurones occur.

Three types of concentrations of nervous tissue are described: a) a high accumulation of nervous perikarya at the aboral sensory pole; b) a noticeable densification of the net along the eight meridional ciliary strands of every species, and around the lips of *Beroidea*; c) in the Cydippids *Pleurobrachia* and *Hormiphora* two thick strands of fibers and neurones interconnecting the aboral organ and the tentacles: the *tentacular nerves*.

Ultrastructural evidence is given for the presence of nervous elements under and amidst ectodermal epithelial cells. Three features allow the recognition and characterization of neurites and neurones: a) numerous clear and/or granulated vesicles; b) microtubules in variable amounts; c) frequent and highly differentiated synaptic contacts.

The very peculiar arrangement of the presynaptic elements is observed in all the species of Ctenophores so far studied. These synaptic contacts suggest chemical transmission in the nerve-net.

On the basis of ultrastructural evidence the author refutes the nervous nature previously attributed to the ciliated cells of the meridional grooves.

A parallel is drawn between nervous systems of Cnidaria and Ctenophora.

**Key words:** Nervous system — Ctenophores — Nerve-net, Nervous concentration — Synapses — Ultrastructure.

### Introduction

Le système nerveux des Cténaires (ou Ctenophores) fut découvert par R. Hertwig (1880). Sa longue et minutieuse monographie s'appuyait essentiellement sur des techniques aujourd'hui peu utilisées de macération acéto-osmique, et aboutissait aux conclusions suivantes :

« Le système nerveux des Ctenophores comporte une partie ectodermique et une partie mésodermique. La première se présente comme un plexus ganglionnaire

\* Ce travail correspond à la première partie d'une thèse de Doctorat d'Etat, intitulée : «Système nerveux et intégration chez les Cténaires». Il a été effectué au sein de l'Equipe de Recherches Associée au C.N.R.S. n° 183 (Directeur: Dr. Max Pavans de Ceccatty) et avec le concours du Centre de Microscopie Electronique Appliquée à la Biologie, de l'Université Claude Bernard.

Ce travail a bénéficié de la collaboration technique de Madame J. Amsellem que nous remercions vivement.

situé immédiatement sous l'épithélium. ... Les mailles de ce réseau ne sont limitées que par de rares fibrilles nerveuses – deux ou trois – qui sont les prolongements des cellules ganglionnaires multipolaires situées aux angles des mailles et qui dans leurs trajets se ramifient plusieurs fois.

J'ai considéré comme constituants de la partie mésodermique du système nerveux un grand nombre de fibres très fines, qui de place en place sont pourvues de noyaux fusiformes et sont entourées d'une gaine, la neurilemme. ... Elles parcourent isolément la mésoglée comme les fibres musculaires et se terminent des deux côtés sur l'épithélium en se ramifiant» (Hertwig, 1880, p. 424, 425).

L'auteur ne se prononçait ni sur les liaisons éventuelles entre les plexus superficiel et mésogléen, ni sur la nature des contacts entre les éléments nerveux; ses figures montrent cependant des relations de contiguïté entre les neurites sous-épithéliaux et des anastomoses entre les fibres mésoglénennes.

Le travail de Hertwig permettait d'éliminer les interprétations erronées de Eimer (1873) – *nervea* sous-ectodermique formée par les arborescences terminales des fibres musculaires – et de Chun (1880) – système nerveux composé par le statocyste et les huit tractus méridiens ciliés.

Dans une courte note sans illustrations, Bethe (1895) confirmait les observations de Hertwig relatives au plexus sous-épithélial de *Pleurobrachia* qu'il mettait en évidence par coloration vitale au Bleu de Méthylène, mais concluait formellement à la nature anastomotique du réseau.

L'étude de Heider (1927 a, b) du réseau sous-ectodermique de *Beroe ovata*, grâce à l'utilisation de colorations vitales (technique de Unna au Bleu de Méthylène réduit) et d'imprégnations argentiques, allait aussi confirmer les données de Hertwig, et les compléter. En effet Heider décrivait deux condensations du réseau (*Stranggewebe*, mot à mot: écheveau nerveux): a) «Un trajet nerveux condensé prend naissance dans l'épithélium de l'organe aboral, se prolonge sous le sillon cilié, se continue ensuite de part et d'autre de la côte et fournit à chaque coussinet des filets nerveux assurant l'innervation des cellules ciliées». Cette structure est «en liaison continue avec le plexus diffus»; b) un cordon périaboral présente les mêmes caractères.

Enfin en 1960, Korn étudiait le système nerveux de *Pleurobrachia pileus* au moyen d'imprégnations argentiques. Il confirmait les études antérieures et affirmait en outre l'existence d'un réseau nerveux pharyngien et de fibres intra-tentaculaires. Ses figures, faites uniquement d'après des coupes, sont malheureusement peu explicites.

Plus récemment, Horridge, dans une série d'articles (1964, 1965 a, b, 1966, 1968) présentait les premières données ultrastructurales sur le réseau sous-ectodermique, mais n'en proposait aucune image originale en microscopie classique, entérinant simplement les descriptions anciennes. D'après l'étude au microscope électronique d'une expansion du corps de *Leucothea multicornis* (= *Eucharis*) et du tractus cilié de *Pleurobrachia pileus*, l'auteur donne comme caractéristiques du réseau: a) il est composé de neurites nus qui contournent les bases des cellules épithéliales, b) ces neurites contiennent des vésicules de 300 à 500 Å de diamètre, claires aux électrons, mais pas d'éléments fibrillaires ou tubulaires, c) les fibres nerveuses émettent des synapses, interneurales, neurociliaires et neuromusculaires,

caractérisées par une rangée juxtamembranaire de vésicules associées à une mitochondrie et par un espace synaptique de 120-150 Å.

De plus, Horridge, d'après ses observations histologiques et comportementales, décide de considérer comme autant de neurones bipolaires ciliés les éléments constituants des huit sillons ciliés. Les pôles distaux de ces cellules enverraient des prolongements sous les rangées de palettes natatoires, constituant un second réseau nerveux très localisé. Ces prolongements apparaissent totalement vides sur les clichés publiés, et ne présentent jamais de synapses aussi bien interneurales que neurociliaires.

Ainsi, aucune revue détaillée et surtout illustrée à partir de préparations récentes n'a succédé à celles de Hertwig et de Heider. Plusieurs problèmes restent toujours en suspens et de nouvelles questions sont posées après les études ultrastructurales de Horridge: Y a-t-il réellement un système nerveux mésogléen? Quelles sont les relations de ses éléments entre eux, avec les autres catégories cellulaires de la mésoglée et avec les fibres du réseau superficiel? Les figures de condensation obtenues par Heider sur *Beroe* sont-elles reproductibles et les retrouvent-on sur d'autres espèces? Les contacts synaptiques observés par Horridge en quelques points très localisés sont-ils la règle dans l'ensemble du réseau ectodermique externe et pharyngien?

Le travail présenté ici a été entrepris pour tenter de donner une image plus complète du système nerveux des Cténophores, susceptible de servir de base à l'étude des mécanismes intégrateurs de ces animaux. C'est dans le cadre de ces recherches que s'inscrivent nos publications antérieures (Pavans de Ceccatty *et coll.*, 1962, Hernandez-Nicaise 1968a, b) et le travail de Franc (1970).

Nous étudierons d'abord les images fournies par les méthodes classiques de mise en évidence de fibres nerveuses périphériques. Nous envisagerons ensuite les critères de reconnaissance de ce système nerveux en microscopie électronique, sa localisation précise par rapport aux tissus environnants, ainsi que ses rapports avec ceux-ci.

Grâce aux critères ainsi établis, nous traiterons ensuite, dans une publication séparée, l'épineux problème de l'existence d'un système nerveux intramésogléen (Hernandez-Nicaise, en préparation).

### Matériel et techniques

Tous les animaux étudiés ont été pêchés en surface dans la rade de Villefranche-sur-Mer (Alpes Maritimes, France) où les courants les entraînent en grand nombre aux débuts du printemps et de l'automne.

Ce travail a été essentiellement consacré au Beroïd *Beroe ovata* Escholtz (1) et au Cydippidé *Pleurobrachia rhodopis* Chun. Des observations complémentaires ont été aussi menées sur le Beroïd *Beroe forskali* Chun, sur les Cydippidés *Hormiphora plumosa* Agassiz, *Lampetia pancerina* Chun, *Charistephane fugiens* Chun, *Callianira bialata* Della Chiaje, sur les Lobés *Bolina hydatina* Chun et *Eucharis multicornis* Escholtz et sur le Cestidé *Cestus veneris* Lesueur.

*Microscopie photonique:* Le système nerveux et les éléments sensoriels ont été mis en évidence sur le vivant grâce à la coloration de Unna au bleu de méthylène réduit par le blanc de rongalite. Malgré son déterminisme capricieux, cette coloration, très sélective, a permis d'observer et de photographier des images particulièrement nettes et fines, sur de grandes surfaces, mais elle n'a jamais pu être fixée avec succès.

1 Nos déterminations ont été faites d'après Trégouboff et Rose (1957) dont nous utilisons les diagnoses.

Sur des animaux fixés les meilleurs résultats ont été obtenus avec l'imprégnation argentique de Ungewitter (1951) après emploi du Dubosq-Brazil ou de formol bromuré. Pratiquée sur des surfaces d'épithélium détachées ou non de la musculature sous-jacente, cette technique a complété et confirmé les données de la coloration vitale.

*Microscopie électronique.* La qualité des fixations est apparue étroitement dépendante de deux facteurs principaux:

1) l'utilisation du glutaraldéhyde, l'acide osmique seul provoquant un « lavage » considérable des éléments nerveux.

2) l'ajustement de la pression osmotique des solutions fixatrices et de rinçage à celle de l'eau de mer. En effet, la mesure de la pression osmotique d'un broyat de *Beroe ovata* avait montré qu'elle était identique à celle de l'eau de mer de la rade de Villefranche-sur-Mer, soit de 1100 mOsM environ.

La plupart de nos résultats ont été obtenus en utilisant des solutions dont la pression osmotique calculée était de 1100 mOsM, et utilisées selon la procédure suivante: a) fixation de 1 à 2 heures à 4° C, par le glutaraldéhyde à 3% dans du cacodylate de Na 0,1 M, la pression osmotique étant ajustée par du ClNa; b) lavage prolongé à 4° C dans une solution de ClNa à 2% dans du cacodylate 0,2 M; c) post-fixation de 1 heure à 4° C par une solution d'acide osmique à 1% dans du cacodylate 0,1 M, la même pression osmotique étant toujours maintenue par addition de ClNa; d) déshydratation rapide par des bains courts mais nombreux d'alcool éthylique de concentration croissante, et inclusion dans l'épon.

Une mesure ultérieure de la pression osmotique des solutions a, b, c, a indiqué respectivement: 1090 mOsM, 1040 mOsM et 970 mOsM. Ces écarts pourraient expliquer que les éléments nerveux souffrent toujours de la fixation et n'apparaissent jamais aussi bien conservés que les autres éléments tissulaires.

Dernièrement nos préparations ont été sensiblement améliorées par addition de 0,2% de CaCl<sub>2</sub> au tampon cacodylate, ainsi que le préconise Busson-Mabillot (1971).

Les coupes fines étudiées ont toujours été contrastées à l'acétate d'Uranyle alcoolique, puis au citrate de Plomb selon Reynolds (1963).

Dans certaines séries le contraste par l'acétate d'Uranyle était effectué sur bloc avant la déshydratation selon la technique de Karnovsky (1967).

## Observations

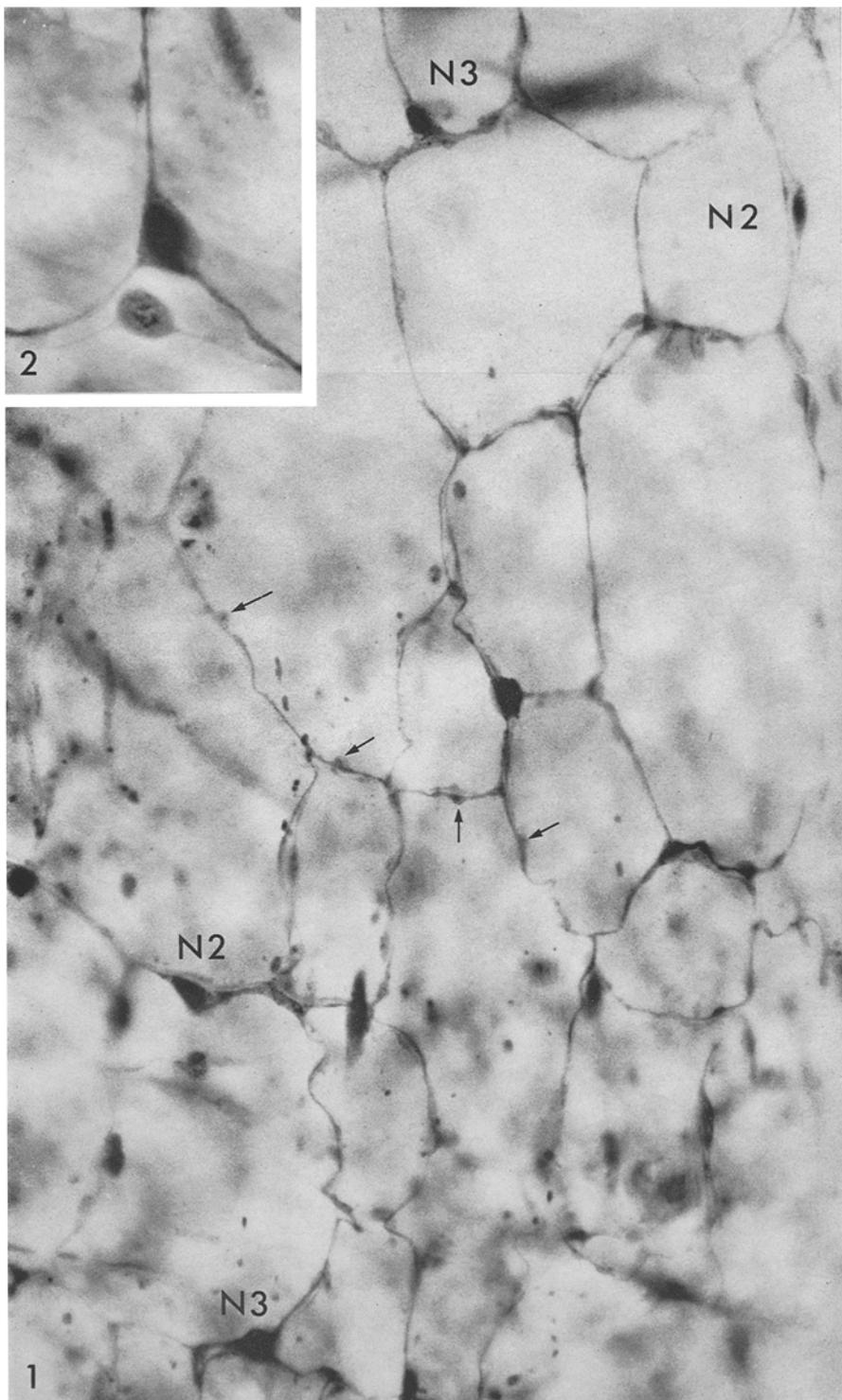
### A. Les données de la microscopie photonique: distribution et condensations du réseau nerveux sous-ectodermique

#### 1. Mise en évidence et caractères généraux

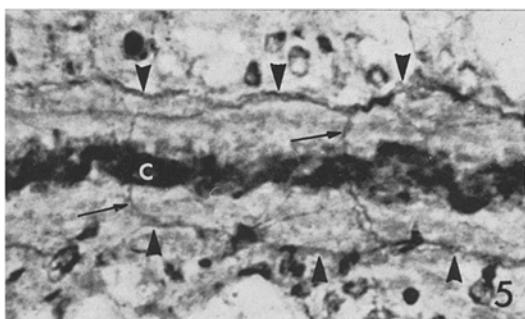
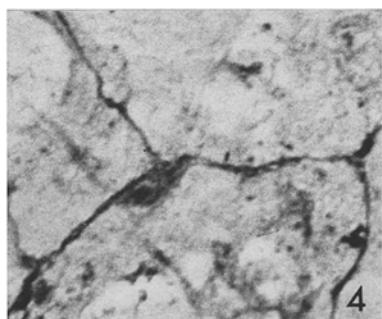
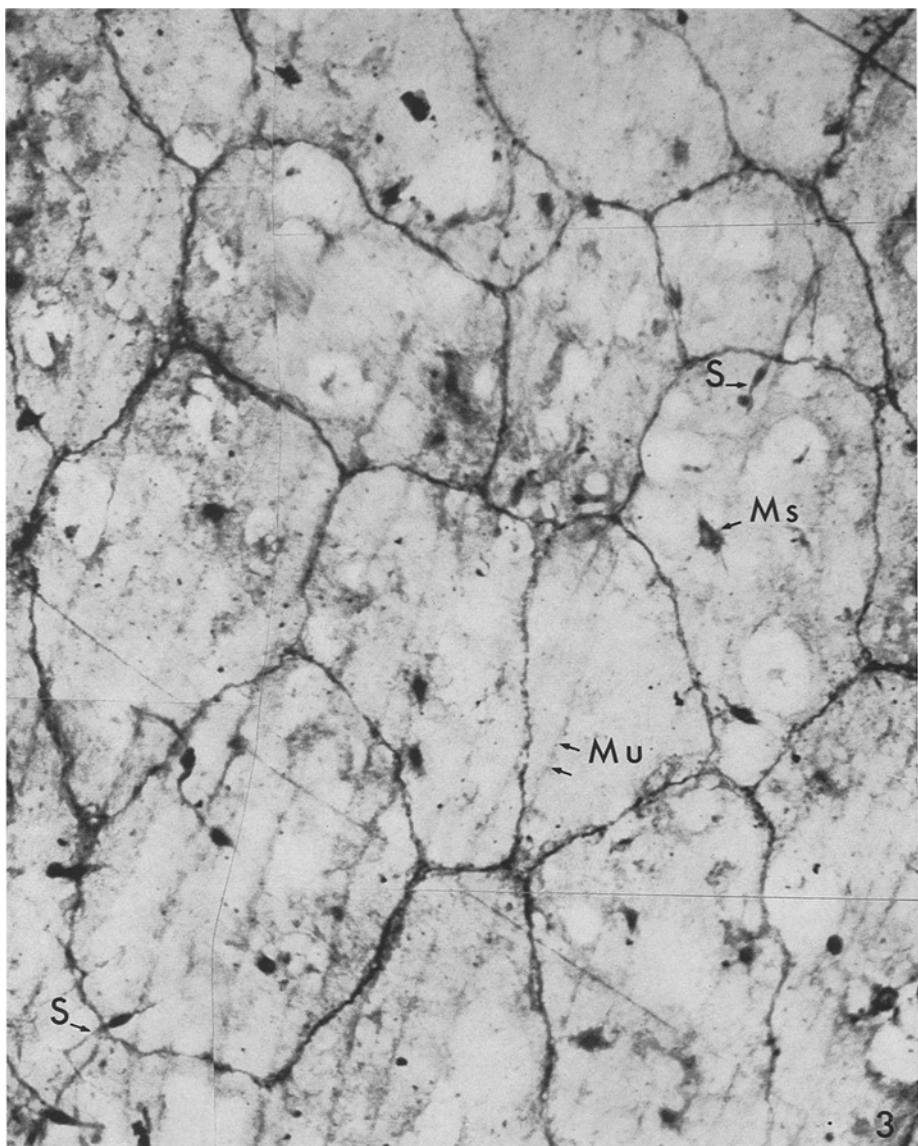
Chez *Beroe forskali*, *Beroe ovata*, *Pleurobrachia rhodopis*, et *Hormiphora plumosa*, la coloration vitale a constamment mis en évidence un réseau nerveux dense, sous-jacent à tout le revêtement épithelial externe et pharyngien (d'origine ectodermique), et relié à de très nombreux récepteurs sensoriels primaires. Cette technique a fourni des images analogues pour l'épithélium externe de *Cestus*, *Charistephane*, *Lampetia*, *Callianira*, *Bolina* et *Eucharis*. Les imprégnations argentiques ont abouti aux mêmes figures chez *Beroe* et *Pleurobrachia*.

Mais aucune technique n'a révélé l'existence d'éléments nerveux, même très dispersés, associés aux épithéliums d'origine endodermique (système gastro-vasculaire).

Le réseau dessine des mailles très nettement polygonales – en général quadrangulaires, pentagonales ou hexagonales –, de diamètre moyen variable (10 à 100  $\mu$ ) pour un même individu selon la partie de l'organisme considérée (Fig. 1, 3, 6). Les périkaryons sont bi- ou tripolaires et les comptages effectués sur photographies indiquent une égale proportion de chaque catégorie. Quelques rares éléments tétrapolaires ont été observés. Les neurones tripolaires constituent de nombreux



Figs. 1 et 2. Réseau nerveux pharyngien de *Beroe ovata* révélé par la coloration vitale au bleu de méthylène (clichés pris sur le vivant). Fig. 1. On remarque les nombreux trajets doubles (flèches) et les varicosités (*v*); *N2* neurone bipolaire; *N3* neurone tripolaire.  $\times 490$ . Fig. 2. Deux neurones accolés présentant des aspects nettement différents après recoloration du bleu de méthylène réduit.  $\times 780$



Figs. 3—5

noeuds du réseau (Fig. 1, 2, 4) alors que les bipolaires se répartissent indifféremment aux noeuds ou le long des mailles (Fig. 1).

Dans aucune de ces deux catégories les cytoplasmes ne présentent de différenciations ou d'inclusions particulières après une coloration par le bleu de méthylène. Les noyaux ovales et volumineux se colorent fortement et le nucléole est rarement visible. Les prolongements de ces cellules, très fins, paraissent soit totalement lisses, soit porteurs de très petites varicosités aux contours irréguliers (Fig. 1). Cette apparence variqueuse ne nous semble pas correspondre à un artefact. En effet, lorsque le temps d'incubation dans la solution colorante est trop prolongé, des flaques d'un bleu-violet s'accumulent aux noeuds du réseau, masquant plus ou moins les périkaryons puis coulent le long des fibres qui acquièrent ainsi un aspect régulièrement moniliforme, artefactuel, très différent du profil finement variqueux que nous jugeons spécifique.

Les réseaux externe et pharyngien ont la particularité de présenter sur la quasi-totalité de leurs surfaces un dédoublement de leurs structures. En effet, les périkaryons de même type sont très fréquemment associés deux par deux ; leurs neurites cheminent ainsi côté à côté et se ramifient souvent simultanément (Fig. 1 et 2). Les prolongements de neurones non accolés peuvent aussi emprunter des parcours semblables, si bien que deux, trois neurites ou même davantage limitent les mailles. On est donc tenté de conclure après une coloration vitale que le système nerveux sous-épithélial des Cténophores est en fait constitué de deux réseaux superposés. L'imprégnation argentique aboutit aux mêmes figures mais plus empâtées et révèle plus difficilement les périkaryons.

La coloration vitale de très jeunes larves de *Beroe ovata* (1 à 2 jours) montre qu'un plexus sous-épithélial ectodermique polygonal, dont aucun trajet n'est double, est déjà en place. Lorsque, sous l'effet du colorant, les téguments très minces se disloquent, l'on constate que chaque maille enserre un petit groupe de cellules épithéliales dont elle dessine les contours. Cette disposition spatiale se maintient donc pendant la croissance et aboutit à l'aspect géométrique des réseaux. La comparaison de la larve et de l'adulte montre en outre que le nombre de neurones s'accroît considérablement pendant l'ontogénèse.

Le dédoublement morphologique du réseau est donc la résultante de processus morphogénétiques. Il importait de vérifier si ce dédoublement n'exprimait pas aussi une dualité. Cette dualité anatomique et fonctionnelle est un fait bien connu chez de nombreux Cnidaires chez qui on distingue classiquement un réseau de grands neurones bipolaires et un réseau de petits neurones tripolaires, souvent superposés (Bullock et Horridge, 1965).

Figs. 3—5. Réseau nerveux externe de *Pleurobrachia rhodopis*. Imprégnation argentique de Ungewitter sur le revêtement externe délamинé après fixation. Fig. 3. Comparer avec la Fig. 1. Les neurites semblent ici composer de fins écheveaux torsadés et sont rarement parallèles. *Ms* cellule mésenchymateuse; *S* élément sensoriel; *Mu* fibre musculaire sous-épithéliale.  $\times 380$ . Fig. 4. Neurone tripolaire.  $\times 720$ . Fig. 5. Disposition du réseau au niveau du sillon cilié. On remarquera les deux travées nerveuses parallèles au sillon ( $\blacktriangleright$ ) et les très fins neurites passant sous ce dernier (flèches). Les cils (*c*) sont fortement imprégnés mais ne peuvent être confondus avec des éléments nerveux.  $\times 720$

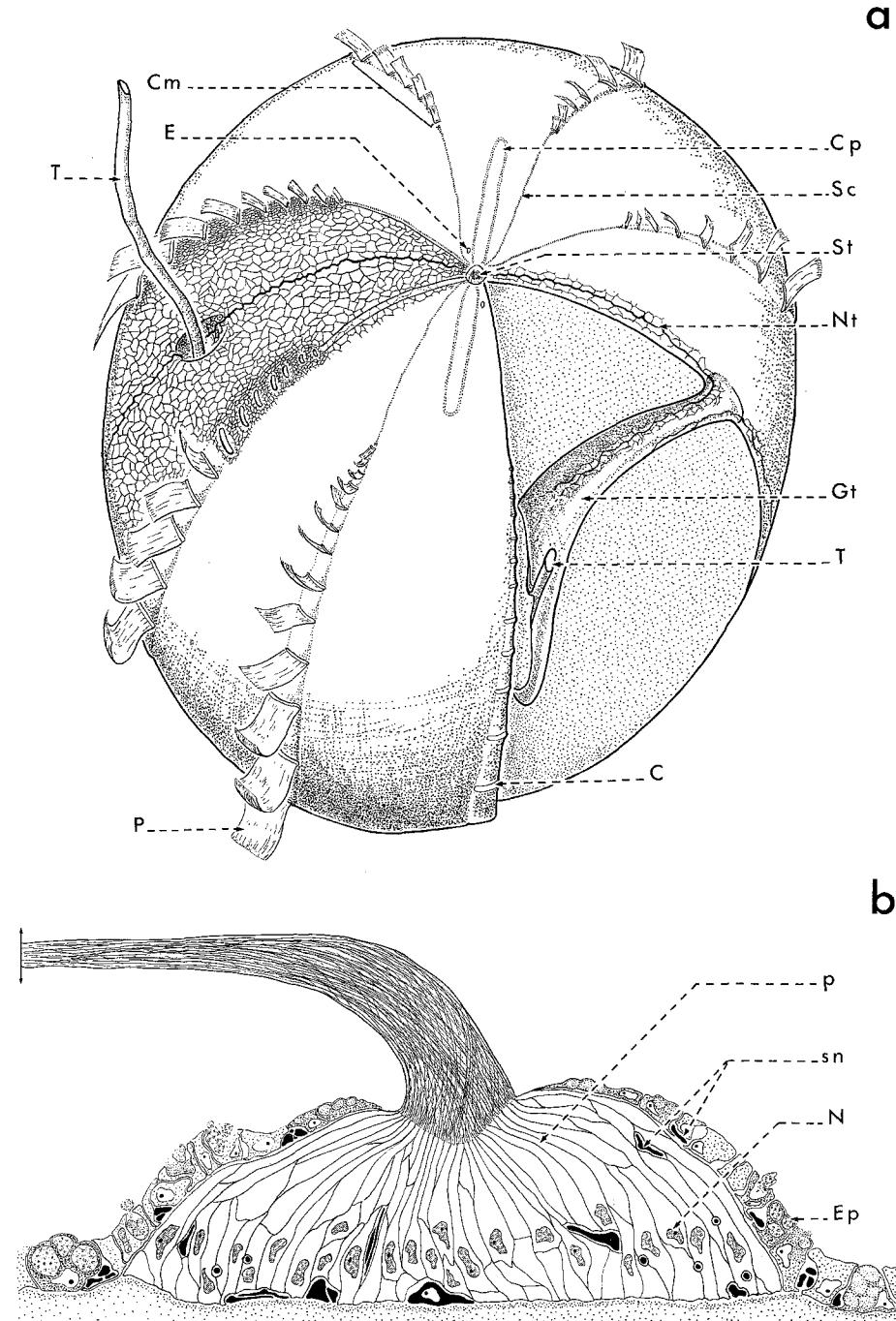


Fig. 6. a Représentation schématique de *Pleurobrachia rhodopis* vue par le pôle aboral. Un quadrant de l'organisme a été enlevé pour mettre en évidence la gaine tentaculaire de ce côté. Le réseau nerveux est représenté sur l'un des secteurs de l'animal compris entre deux

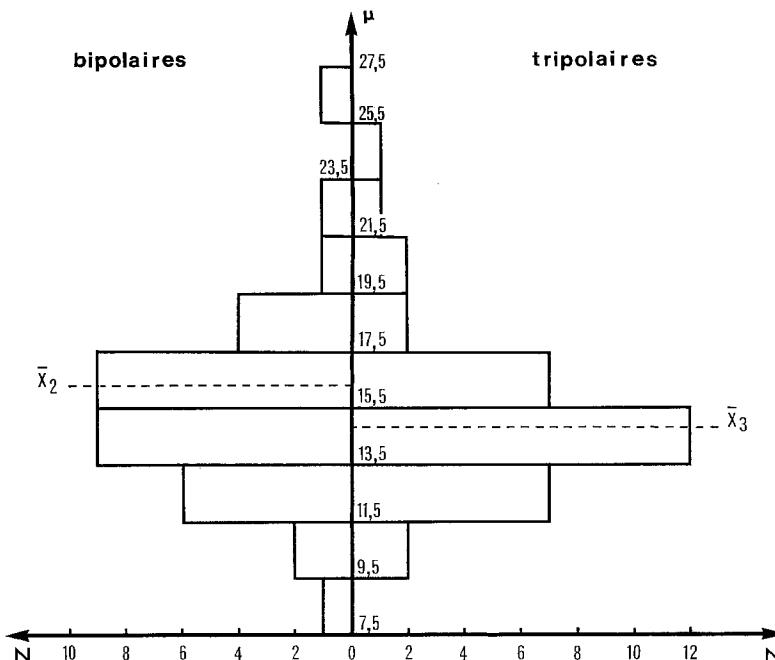


Fig. 7. Répartition de la taille des neurones bipolaires et tripolaires dans le pharynx de *Beroe ovata*, après coloration vitale par le bleu de méthylène. (34 neurones ont été mesurés pour chaque type de neurone.)  $\bar{x}_2$  taille moyenne des neurones bipolaires;  $\bar{x}_3$  taille moyenne des neurones tripolaires;  $N$  nombre de neurones

La taille des neurones a été estimée chez *Beroe ovata*, en mesurant la hauteur maxima de 48 périkaryons tripolaires et la hauteur de 34 périkaryons bipolaires, à partir d'une série de photographies du réseau pharyngien coloré par le bleu de méthylène. En effet, ce type de mesure ne peut s'effectuer sur une préparation vivante car la coloration est très photosensible et s'estompe rapidement pendant l'observation. Nous avons donc choisi un lot de clichés comparables, pris sur une seule préparation et au même grossissement, ce qui a restreint l'échantillonnage.

Dans ce cas on obtient une longueur moyenne de 16  $\mu$  pour les neurones bipolaires et une hauteur moyenne de 15  $\mu$  pour les neurones tripolaires. Une analyse de la répartition des tailles de 34 neurones de chaque type (Fig. 7) démontre en outre qu'à l'intérieur de chaque catégorie la distribution est unimodale. La population neuronique de l'échantillon choisi est donc très homogène.

côtes para-transversales et contenant donc le «nerf tentaculaire». Les palettes ciliées n'ont pas été figurées sur la partie aborale d'une de ces côtes. Le système gastro-vasculaire n'a pas été figuré. *B* coussinet basilaire (apex émergeant de l'épithélium de revêtement); *Cm* côte méridienne; *Cp* champ polaire; *E* pore excréteur; *Gt* gaine tentaculaire; *P* palette; *Sc* sillon cilié; *T* tentacule. b Représentation semi-schématique du coussinet et de sa palette, coupés suivant un plan méridien. Les éléments de l'épithélium de revêtement (*Ep*) sont représentés en grisé; les cellules ciliées (*p*) sont laissées en blanc avec les noyaux hachurés (*n*); les éléments nerveux (*sn*) sont figurés en noir

Les observations et mesures plus partielles menées sur d'autres préparations nous permettent d'étendre cette conclusion à l'ensemble des réseaux épithéliaux externe et pharyngien aussi bien pour *Beroe* que pour *Pleurobrachia*.

Cependant, nous avons observé, sur les colorations vitales, que deux neurones superposés présentent fréquemment des affinités tinctoriales distinctes vis-à-vis du bleu de méthylène : l'un se colore intensément, présentant un cytoplasme fortement granuleux et un noyau très sombre, alors que le deuxième garde un soma bleu pâle entourant un noyau finement granuleux ou uniformément sombre (Fig. 2).

L'apport de la microscopie photonique est donc insuffisant pour trancher le problème. Une étude ultrastructurale nous permettra de revoir cette question.

## 2. Les condensations du réseau nerveux sous-épithélial

L'obtention de préparations sur de grandes surfaces nous a permis de rechercher chez *Beroe* et *Pleurobrachia* les cordons nerveux que Heider décrit pour *Beroe ovata* (1937).

Nous envisagerons successivement la morphologie du réseau le long des sillons ciliés et des côtes méridiennes, dans la région périphérique, et, pour *Pleurobrachia*, dans les gaines tentaculaires et à leur périphérie.

a) *Les sillons ciliés et les côtes méridiennes.* Rappelons qu'au pôle aboral de tout Cténophore se trouve un statocyste soutenu par 4 «ressorts» interradiaux, constitués chacun d'un épais faisceau de cils. Les cellules portant ces 4 ressorts représentent les éléments apicaux des 8 tractus ciliés méridiens qui sont les organes de la locomotion caractéristiques de l'embranchement. On distingue deux zones très différentes le long de chaque méridien : le sillon cilié, aboral, et la côte méridienne ou cténidie (Fig. 6a).

De chaque ressort partent donc deux sillons ciliés, constitués de petites cellules fusiformes pourvues de nombreux cils. Cette bandelette ciliée interrompt l'épithélium de revêtement et s'y substitue, les cellules reposant directement sur la mésoglée (Fig. 24).

A chaque sillon fait suite la côte méridienne. Chacune se présente comme une rangée de saillies – les coussinets – régulièrement espacés, dont les hautes cellules portent les cils des palettes natatoires (Fig. 6 b, 8). A la différence des éléments du sillon cilié, chaque coussinet de la côte est recouvert par le revêtement épithélial glandulaire, les apex des cellules ciliées étant seuls en contact direct avec l'eau de mer. Il y a donc deux couches épithéliales au niveau de chaque coussinet, différant à la fois structuralement et fonctionnellement (Fig. 6 b).

Imprégnations argentiques et colorations vitales ont constamment donné les images suivantes :

Les mailles du réseau – toujours de petites dimensions au pôle aboral – restent resserrées le long du sillon. Leurs côtés contigus au sillon s'alignent parfaitement à celui-ci, si bien qu'il paraît encadré de deux cordons nerveux. Mais ces deux travées sont reliées par de nombreux ponts, extrêmement fins, sous-jacents aux cellules ciliées ou passant entre leurs bases (Fig. 5).

Nous n'avons jamais observé le faisceau de neurites intramésogléens, parallèles au sillon, dont Hertwig (1880) affirme l'existence chez toutes les espèces qu'il a étudiées.

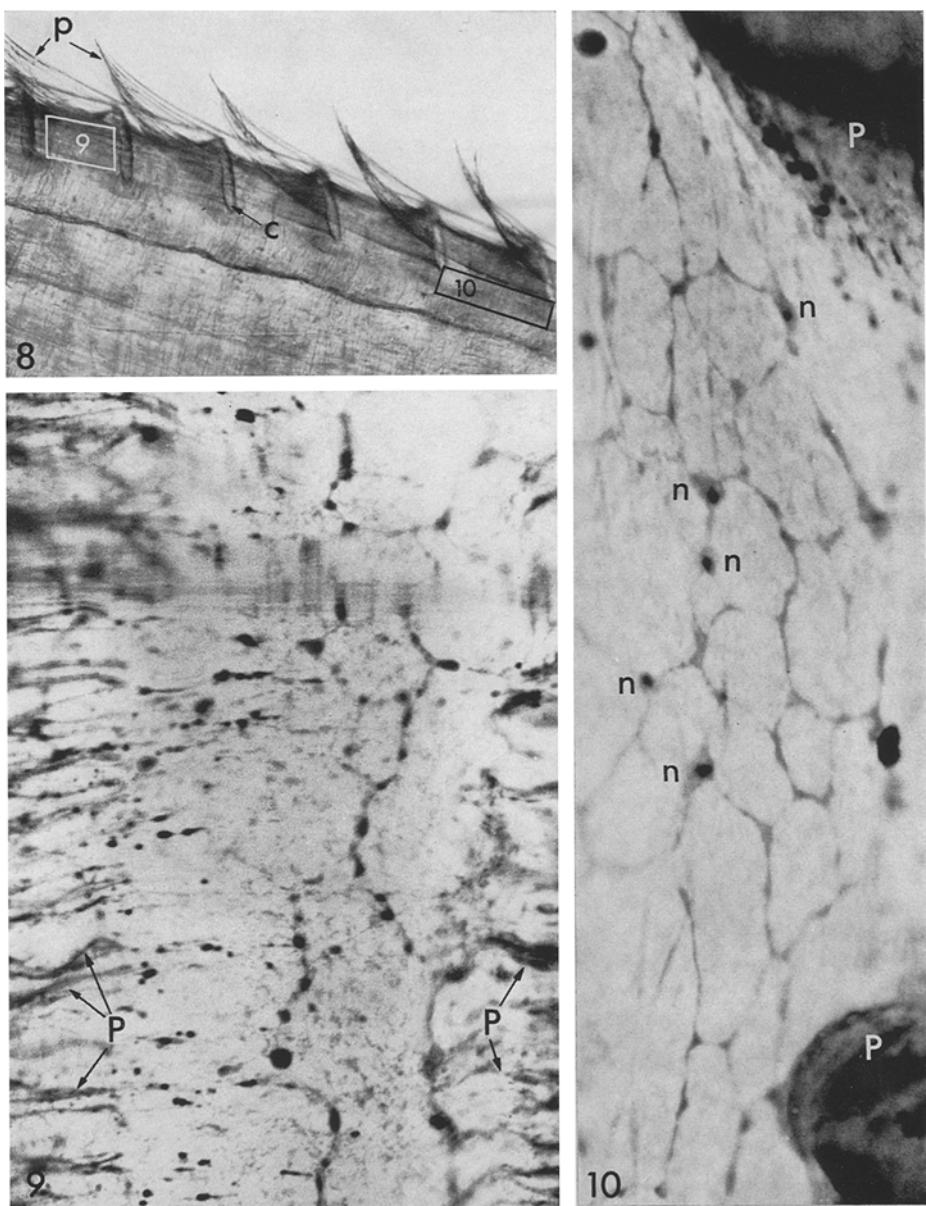


Fig. 8. Côte méridienne de *Beroe ovata*, sur le vivant. Les palettes (*p*) sont en position de repos, le pôle aboral est situé vers la droite. Le sommet de chaque coussinet (*c*) émerge de l'épithélium de revêtement donnant un aspect scalariforme à la côte.  $\times 40$

Figs. 9 et 10. Le réseau nerveux au niveau d'une côte méridienne de *Beroe ovata* mis en évidence par le bleu de méthylène. Clichés pris sur le vivant, *P* base des cellules ciliées colorées par le bleu de méthylène. Fig. 9. Le réseau entre deux palettes (cadre 9 de la Fig. 8), vu par transparence à travers les cils.  $\times 490$ . Fig. 10. Le réseau de long de la côte (cadre 10 de la Fig. 8). Remarquer l'abondance des neurones (*n*) et le diamètre réduit des mailles (comparer avec la Fig. 1).  $\times 490$

Il ne nous a pas été possible d'obtenir des images satisfaisantes du réseau au point de jonction du sillon et du ressort, malgré de nombreux essais sur les deux espèces. La présence de la cloche ciliaire qui protège le statocyste et les courants d'eau créés à l'intérieur de celle-ci gênent les colorations vitales et la grande densité musculaire rend illisibles les préparations à l'argent. D'après les figures obtenues sur *Pleurobrachia*, les 8 bandes de condensation du réseau accompagnent les sillons ciliés jusqu'aux bases des ressorts.

Tout le long des côtes, le réseau est caractérisé aussi par une diminution considérable du diamètre des mailles (Fig. 9, 10). Ce fait est beaucoup plus marqué chez *Beroe* que chez *Pleurobrachia*, et nous semble corrélatif de l'extrême développement chez les Béroïdés des rangées de palettes natatoires et des palettes elles-mêmes.

Une estimation quantitative de cette condensation a été faite sur des photographies du réseau de *Beroe ovata*, coloré vitalement, en mesurant la largeur des mailles (ceci pour éliminer au maximum l'effet d'un étirement du tissu) de trois zones: a) les intervalles entre les coussinets; b) une bande étroite (comportant deux à trois mailles de largeur) immédiatement adjacente à la côte; c) une deuxième bande parallèle à la précédente et plus éloignée de la côte. Chaque série de mesures porte sur 95 mailles. La figure 11 représente les histogrammes de fréquence pour chaque zone considérée. Malgré l'imprécision inévitable de ces mesures, nous pouvons dégager les faits suivants: 1) la condensation du réseau est réelle, le diamètre des mailles se réduisant jusqu'à dix fois, 2) ce diamètre ne descend pas toutefois au-dessous du minimum de 10 à 20  $\mu$ , ce qui revient à dire qu'il n'y a pas de «nerf méridien» mais une densification marquée du réseau, 3) bien que les trois zones considérées ne soient pas strictement contiguës, les trois histogrammes se recouvrent nettement: il y a un passage très progressif d'une structure lâche à une disposition assez concentrée.

Au niveau de chaque coussinet, le dédoublement ponctuel de l'épithélium va de pair avec le dédoublement du réseau nerveux qui, tout en se maintenant sous l'épithélium de revêtement, s'étend aussi sous le coussinet et y pénètre, les neurites s'immisçant entre les hautes cellules ciliées.

Les relations des éléments ciliés et du réseau nerveux feront l'objet d'un autre travail (Hernandez-Nicaise, en préparation).

b) *La région péribuccale*. Comme l'avait déjà noté Korn (1960), la région péri-buccale de *Pleurobrachia* n'offre aucune spécialisation sensorielle, et le réseau ne présente aucune transformation notable.

Par contre les imprégna-tions argentiques mettent en évidence chez *Beroe ovata* et *B. forskali*, une densification très nette du plexus dont les mailles fortement aplatis parallèlement au bord des lèvres sont de surcroît constituées par de nombreux neurites. Les colorations vitales ont montré que cet anneau péri-buccal était composé en grande partie des prolongements des éléments sensoriels alignés sur le rebord labial, les hoplocytes déjà observés par Hertwig (1880), Heider (1927) et Franc (1970). Nous n'insisterons pas ici sur ces éléments eux-mêmes que nous décrivons par ailleurs (Hernandez-Nicaise, en préparation).

Cette condensation reste le fait du seul plexus externe. Nous n'avons jamais distingué sur nos préparations deux structures superposées comme les représente Heider («plexus superficiel» et «tissu nerveux fibreux profond»). Mais la densité nerveuse reste très élevée sous l'épithélium labial, depuis la frange externe riche

en hoplocytes jusque sous le bourrelet glandulaire qui marque l'entrée du pharynx. Si bien que les plexus externe et pharyngien superposés ont pu être observés simultanément par Heider.

c) Le «nerf tentaculaire» de *Pleurobrachia*. Comme tous les Cydippidés, *Pleurobrachia* possède deux longs tentacules porteurs de tentilles. Chacun prend naissance au fond d'une cavité tubulaire profonde, creusée dans la mésoglée, la gaine tentaculaire, et peut s'y rétracter entièrement (Fig. 6). L'épithélium de revêtement classique tapisse les gaines tentaculaires, alors que les tentacules sont recouverts par un épithélium modifié qui contient les colloblastes. Imprégnations argentiques et colorations vitales ont donné constamment les mêmes images que nous n'avons trouvées évoquées dans aucun ouvrage.

La coloration vitale révèle sous le statocyste, et dans le plan tentaculaire, deux paires de formations nerveuses symétriques par rapport à l'axe longitudinal de l'animal. Leur structure détaillée n'a pu être élucidée, mais elles semblent composées de périkaryons fusiformes. A ceux-ci se raccordent quelques mailles très serrées, puis s'organise un épais cordon nerveux. Ce faisceau suit rigoureusement le méridien tentaculaire et pénètre dans la gaine (Fig. 6a, 13). Les imprégnations argentiques mettent en évidence le même tracé, mais montrent aussi, nettement, que tout le long de ce «nerf tentaculaire» aboutissent – ou se détachent – des neurites dessinant des mailles dont le «nerf» constitue l'un des côtés (Fig. 12).

L'observation au contraste de phase d'un également de l'épithélium de la gaine montre enfin que des périkaryons se succèdent le long de ce cordon.

Ayant atteint le «plafond» de la gaine le nerf garde sa direction et conserve ses caractéristiques jusqu'à la racine du tentacule. Les mailles adjacentes du réseau, composées de plusieurs neurites d'après leur épaisseur, ont un diamètre très variable (Fig. 14). Sur le «plancher» de la gaine (paroi regardant la bouche) on retrouve le même cordon nerveux qui émerge de la gaine, et suit toujours le méridien tentaculaire en direction de la bouche. Tout au long de ce parcours sub-tentaculaire, le nerf s'amenuise, et, au niveau des lèvres, il est difficile à distinguer des mailles contigües. Notons que tout ce trajet est sous-tendu par un important faisceau de fibres musculaires parallèles plaquées à l'épithélium. Les techniques de la microscopie classique ne permettent pas de donner une description valable du système nerveux intratentaculaire. Quelques préparations au bleu de méthylène nous ont permis de vérifier que le même schéma est valable pour *Hormiphora plumosa*. Le cas des Lobés et des Cestidés n'a pas été étudié.

En conclusion, il apparaît donc que deux techniques, spécifiques du système nerveux des animaux supérieurs, donnent des images semblables pour les différentes espèces étudiées, et il nous semble raisonnable de conclure à la nature nerveuse des réseaux mis en évidence.

#### *B. Les données de la microscopie électronique: neurites, neurones et synapses*

Nous avons donc conclu à la nature nerveuse d'un plexus sous-épithelial chez les Cténophores d'après les critères de la microscopie classique. Il restait à retrouver au microscope électronique des structures présentant des caractéristiques morphologiques comparables à celles des neurones et neurites déjà décrits dans d'autres groupes zoologiques et à préciser leur localisation.

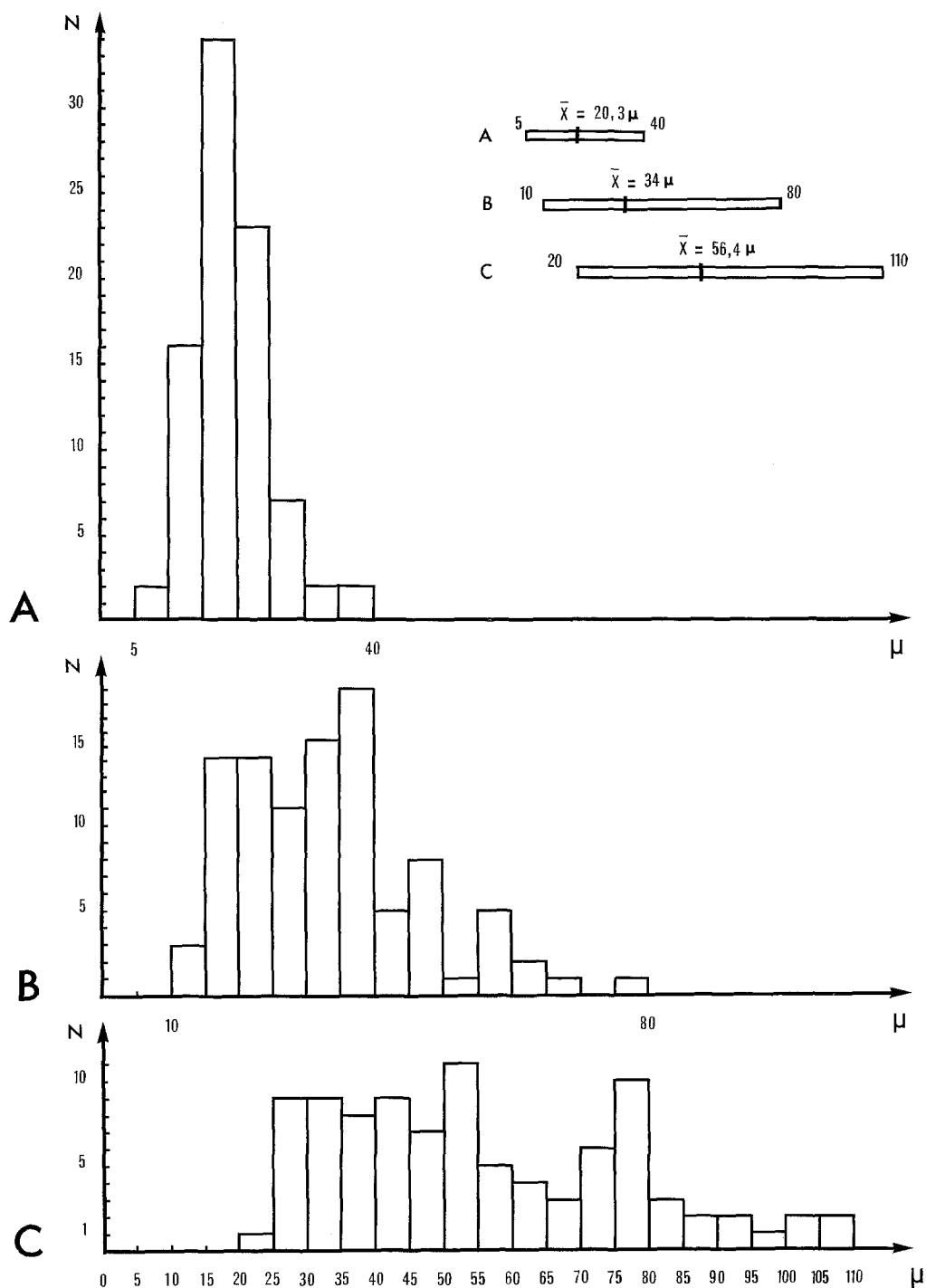
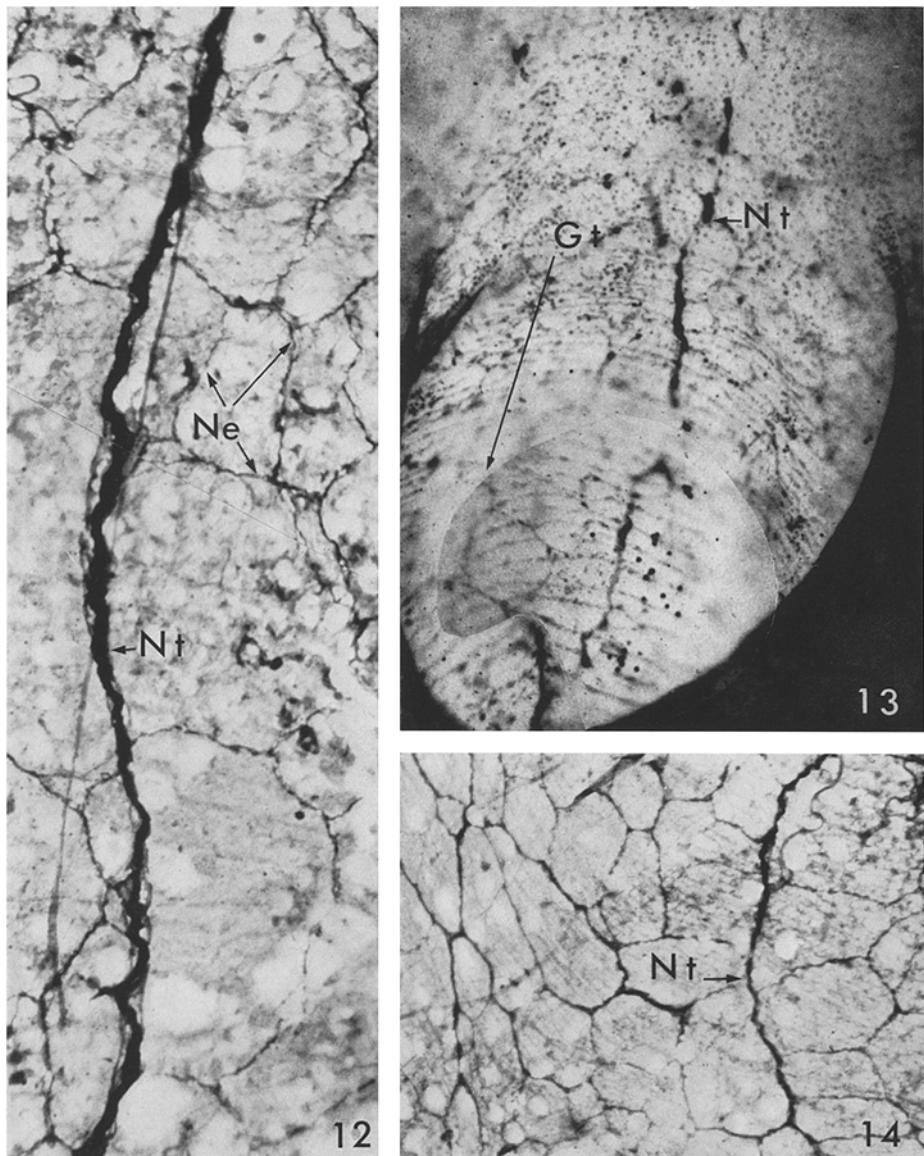


Fig. 11. Répartition du diamètre des mailles du réseau externe de *Beroe ovata* dans trois zones A, B, C. En A: mailles du réseau entourant le coussinet des palettes (voir Fig. 9, 10); en B: mailles du réseau d'une bande adjacente et parallèle à la côte; en C: mailles du réseau d'une bande parallèle et adjacente à la bande B; N: nombre de mailles. Encart: diagramme donnant les valeurs extrêmes et les valeurs moyennes  $\bar{x}$ , exprimées en  $\mu$ , du diamètre des mailles des zones A, B, C



Figs. 12—14. «Nerf» tentaculaire de *Pleurobrachia rhodopis*. Fig. 12. Une partie de «nerf» tentaculaire (*Nt*). Imprégnation argentique de Ungewitter sur le revêtement épithéial délamинé. Le cliché permet de voir que le «nerf» est beaucoup plus épais que les autres travées nerveuses (*Ne*) (comparer avec la Fig. 10) mais est intégré dans le dessin d'ensemble du réseau.  $\times 330$ . Fig. 13. «Nerf» tentaculaire (*Nt*) sur le plafond de la gaine tentaculaire à l'entrée de celle-ci (*Gt*). Coloration par le bleu de méthylène réduit. Cliché pris sur l'animal vivant. Le pôle aboral se trouve vers le haut du cliché.  $\times 140$ . Fig. 14. «Nerf» tentaculaire et réseau nerveux sur le plafond de la gaine tentaculaire. Imprégnation argentique de Ungewitter sur la gaine in-toto.  $\times 190$

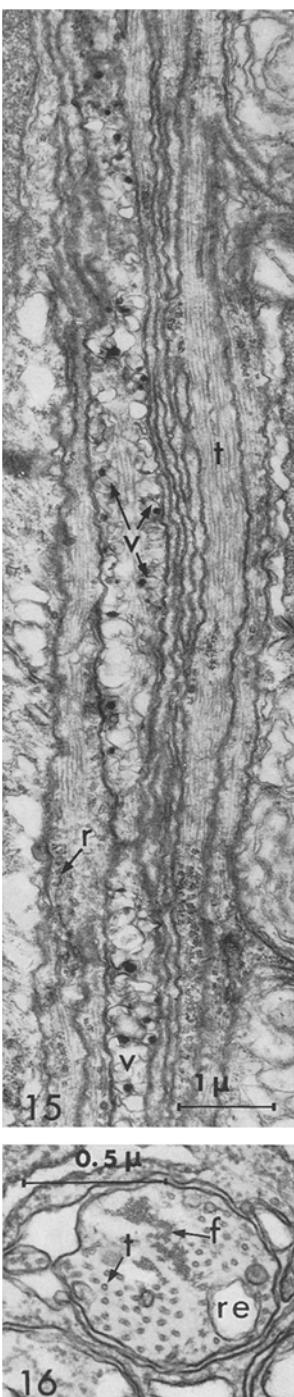


Fig. 15. Section longitudinale d'un faisceau nerveux situé dans l'épaisseur du coussinet d'une palette chez *Beroe ovata*. Glutaraldéhyde, OsO<sub>4</sub>, acétate d'Uranyl sur blocs. Les neurites sont parcourus par de nombreux neurotubules (*t*) et contiennent de grosses vésicules (*v*) à grain dense excentré et des amas de ribosomes (*r*).  $\times 13700$

Fig. 16. Section transversale d'un neurite, situé à la base de l'épithélium labial de *Beroe ovata*. Glutaraldéhyde, OsO<sub>4</sub>. La section montre outre les neurotubules (*t*), des neurofilaments (*f*) groupés en faisceaux et un tubule du réticulum (*re*).  $\times 36000$

### 1. Critères d'identification et localisation des neurites

*a) Les critères.* Nous avons régulièrement observé sur nos préparations, entre les bases des éléments épithéliaux, des formations que nous avons identifiées au réseau nerveux. Ce sont soit des sections transversales de fibres au diamètre très variable (0,25 à 5  $\mu$ ), soit des sections longitudinales présentant parfois des renflements assimilables aux varicosités des préparations de microscopie photonique. Sur les sections transversales les neurites apparaissent la plupart du temps groupés en faisceaux de 2 à 10 unités.

Ces fibres ne s'associent pas à une catégorie cellulaire comparable à une formation gliale, mais il est difficile de les considérer comme nues, tant les éléments épithéliaux les engagent étroitement (Fig. 15, 24). Les fibres nerveuses présentent après une fixation par le glutaraldéhyde (suivie d'une post-fixation osmienne), deux caractéristiques qui les distinguent nettement des tissus environnants: Elles sont parcourues par des microtubules de 200 Å de diamètre, parfois rassemblés en faisceaux compacts (Fig. 15, 16). Des microfilaments accompagnent les microtubules formant des écheveaux tantôt lâches tantôt très serrés (Fig. 16). Toutes contiennent de nombreuses vésicules très polymorphes, soit claires et dont le diamètre varie de 400 à 1900 Å, soit granulaires, dont le diamètre varie de 500 à 3800 Å, le granule étant le plus souvent excentré (Fig. 15, 17, 18, 21).

Une étude systématique en cours chez *Beroe ovata* nous a montré que l'on peut distinguer chez cette espèce au moins trois types de neurites, définissable chacun par un type de vésicules. Une fixation osmienne simple rend l'identification plus délicate car elle ne préserve pas les grains intravésiculaires et très peu de microtubules. On aboutit à des fibres au cytoplasme rempli de vésicules claires de formes variées (Fig. 20). Mais ce sont essentiellement les contacts interneuraux et neuro-effecteurs – dont nous postulons la nature synaptique – qui permettent une reconnaissance indiscutable des neurites, grâce à leur grande fréquence et à la morphologie très particulière et invariable de l'élément présynaptique (Fig. 17, 18, 20–24). En effet, quels que soient le mode de fixation utilisé (acide osmique, glutaraldéhyde ou paraformaldéhyde suivis d'une osmication), la partie de l'organisme étudiée, l'âge de l'animal et même l'espèce considérée, l'élément présynaptique contient toujours une triade d'organites étroitement associés dans un ordre invariable à partir de la membrane présynaptique: on rencontre ainsi apposée contre cette membrane une couche de vésicules, accolées par ailleurs à un sac de réticulum dont la face interne est littéralement coaptée à une mitochondrie (Fig. 19).

*Nous avons attribué à ces contacts synaptiques la valeur de critère absolu de reconnaissance d'un élément nerveux ou sensoriel pour toutes les espèces de Cténophores étudiées (*Beroe ovata*, *Beroe forskalii*, *Pleurobrachia rhodopis* et *Bolina hydatina*).*

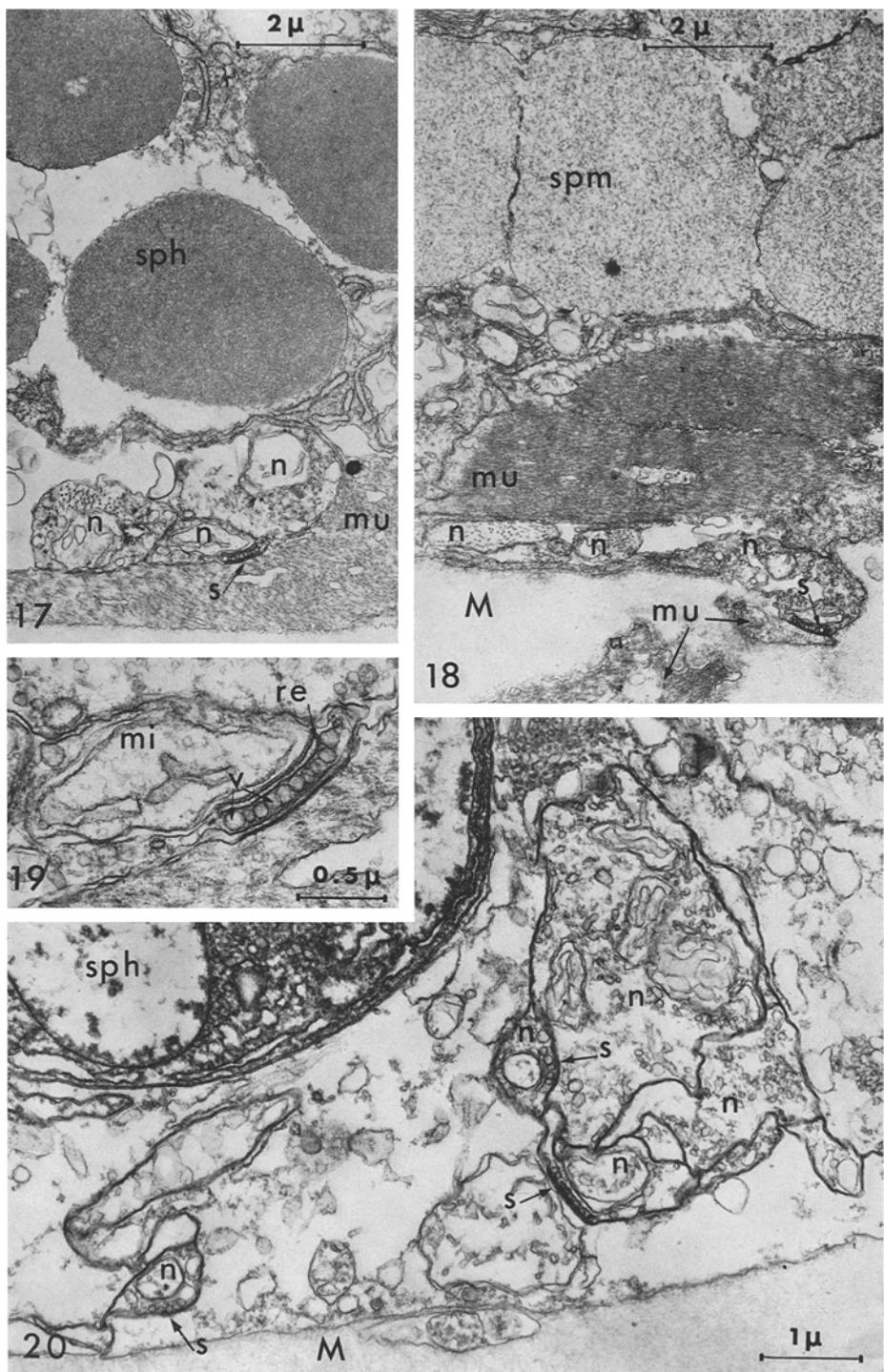
Rappelons que ces synapses peuvent être soit polarisées, soit réciproques, soit symétriques (Hernandez-Nicaise, 1968a). La morphologie détaillée et la répartition de ces contacts feront l'objet d'une publication séparée.

*b) La localisation.* La composition du tégument détermine une disposition plus ou moins profonde du réseau. Nous avons rencontré trois possibilités chez les individus matures:

Dans le revêtement externe des Béroïdés, une couche de cellules épithéliales glandulaires ou ciliées repose directement sur la basale qui les sépare de la mésoglée (Franc, 1970). Les éléments nerveux se trouvent alors soit étroitement enchaînés par les bases des cellules épithéliales (Fig. 15, 20, 22, 23), soit pris entre celles-ci et la mésoglée.

Dans les revêtements externe et pharyngien de *Pleurobrachia* une trame plus ou moins lâche de fibres musculaires rubannées sous-tend l'assise de cellules épithéliales et forme avec celles-ci une «unité tégumentaire» à laquelle le réseau nerveux s'intègre (Fig. 21). L'ensemble est séparé de la mésoglée par une basale épaisse et dense. (Le même agencement se retrouve dans le revêtement externe du Lobé *Leucothea*, d'après les clichés publiés par Horridge, 1965 b.)

Enfin le revêtement pharyngien des Béroïdés présente une disposition un peu plus complexe. En effet l'épithélium est doublé par deux plans de fibres musculaires: circulaires profondes et longitudinales superficielles dont les ramifications terminales s'immiscent entre les bases des cellules glandulaires (Hertwig, 1880; Franc, 1970). On rencontre le réseau nerveux soit entre les éléments épithéliaux et les terminaisons musculaires (Fig. 17), soit étroitement intriqué avec les muscles eux-mêmes et au-delà de la basale, si bien que l'on a affaire à un plexus à la fois intra-épithélial et intra-musculaire, donc mésogléen (Fig. 18).



Figs. 17—20

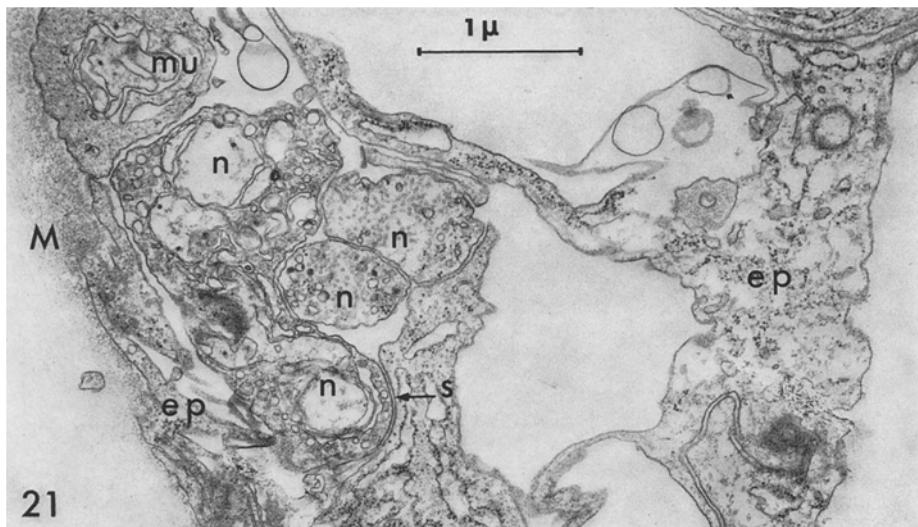
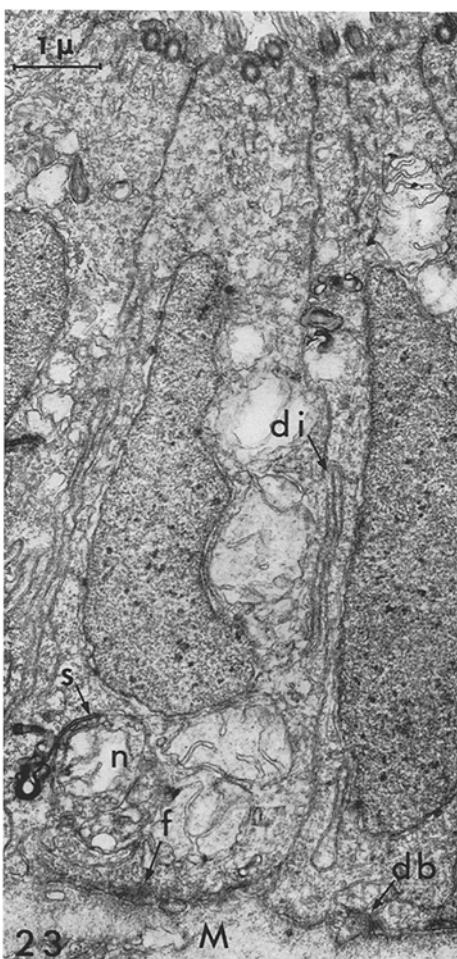
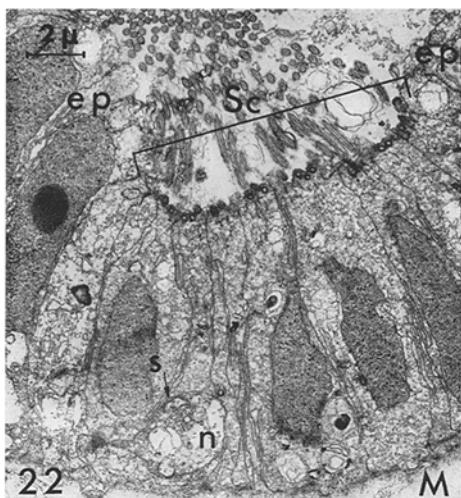


Fig. 21. Localisation du réseau nerveux par rapport à l'épithélium de revêtement externe de *Pleurobrachia rhodopis*. Glutaraldéhyde,  $\text{OsO}_4$ , acétate d'Uranyle sur blocs). ep cellule épithéliale; M mésoglée; mu muscle; n neurite; s synapse neuro-épithéliale.  $\times 21700$

Figs. 17 et 18. Localisation du réseau nerveux dans la paroi pharyngienne de *Beroe ovata* Glutaraldéhyde,  $\text{OsO}_4$  avec addition de  $\text{CaCl}_2$ . Fig. 17. Les neurites (n) courent entre les cellules épithéliales (ici cellule glandulaire de type sphéruleux, sph) et la couche musculaire externe (mu). La section intéresse une synapse neuromusculaire (s).  $\times 9000$ . Fig. 18. Les éléments nerveux (n) se disposent entre les deux couches musculaires (mu) et sont en contact avec la mésoglée (M). La section intéresse également une synapse (s) neuro-musculaire. spm cellule épithéliale glandulaire de type spumeux. Cliché J. Amsellem.  $\times 9000$

Fig. 19. Synapse neuro-musculaire de la Fig. 17 à un plus fort grossissement. On reconnaît dans le neurite les éléments de la triade présynaptique: mitochondrie (mi), sac de réticulum endoplasmique (re) et vésicules synaptiques (v). Remarquer le fort épaississement de la membrane musculaire post-synaptique.  $\times 25000$

Fig. 20. Localisation du réseau nerveux par rapport à l'épithélium de revêtement externe de *Beroe ovata*. Fixation osmienne simple:  $\text{OsO}_4$  tamponné par le tampon acétate-véronal. Mêmes légendes que Fig. 18. Les neurites sont totalement gainés par les éléments épithéliaux. Il est vraisemblable que sur une préparation au bleu de méthylène il n'est pas possible de distinguer les différents neurites n, et que le faisceau doit apparaître comme une seule fibre; le neurite n'est distant de  $3 \mu$  du faisceau et cette distance correspond bien à l'espace séparant certains neurites d'une même maille de la Fig. 1.  $\times 14000$



Figs. 22 et 23. Sillon cilié de *Beroe ovata*. Glutaraldéhyde, OsO<sub>4</sub> avec addition de CaCl<sub>2</sub>. Fig. 22. Coupe transversale du sillon cilié (Sc).  $\times 3900$ . Fig. 23. Cellule du sillon à un plus fort grossissement.  $\times 11400$ . On peut voir sur la Fig. 22 que les cellules ciliées se substituent aux cellules épithéliales (ep) du revêtement et reposent directement sur la mésoglée (M). Les deux sections photographiées intéressent un neurite (n) effectuant une synapse (s) sur une cellule ciliée. La Fig. 23 permet de distinguer: 1) la nappe de filaments (f) aux pôles distaux des cellules ciliées et leurs rapports avec des desmosomes (db) réunissant les bases de ces cellules; 2) les interdigitations très développées entre les cellules du sillon. Ces deux points sont caractéristiques de *Beroe* et permettent aux sillons de conserver leur cohésion lors des violentes rétractions protectives du pôle aboral

Dans le cas des très jeunes larves étudiées (*Beroe ovata* et *Bolina hydatina*) le réseau est déjà identifiable d'après les critères définis pour l'adulte; il constitue la seule catégorie tissulaire sous-ectodermique, les muscles n'étant pas encore différenciés.

c) *Les condensations.* La microscopie électronique a confirmé les données de la microscopie photonique:

Au niveau des coussinets des palettes le système nerveux se dispose effectivement sur deux plans; il apparaît surtout très abondant dans le tiers basal du coussinet (Fig. 6 b).

Le long des sillons ciliés, des coupes transversales permettent de repérer deux faisceaux de neurites flanquant le groupe de cellules ciliées. A la base du sillon, sur les mêmes coupes, on rencontre successivement des neurites isolés sectionnés transversalement ou obliquement (Fig. 22, 23). En aucun cas un faisceau profond intramésogléen n'a été observé.

Une étude spéciale de la cupule du statocyste a été effectuée chez *Beroe*, *Pleurobrachia* et *Hormiphora*, sur des coupes séries semi-fines et ultra-fines en alternance. Une étude approfondie est encore nécessaire mais nous pouvons néanmoins affirmer qu'il existe dans le «plancher» de cette cupule une très grande abondance d'éléments nerveux; des plages entières de la paroi cupulaire sont nerveuses. Mais cet ensemble sensori-nerveux reste intra-épithélial et ne différencie pas de ganglion véritable.

La région péribuccale de *Beroe* apparaît aussi très riche en éléments nerveux et surtout sensoriels, mais le réseau n'individualise pas de cordons intra-mésogléens, les faisceaux nerveux, parfois très importants, restent juxta-épithéliaux.

Nous ne pouvons affirmer avoir observé le nerf tentaculaire de *Pleurobrachia* sur les coupes intéressant son parcours. En effet, tous les faisceaux rencontrés, si volumineux fussent-ils, ont présenté la même localisation vis-à-vis de l'épithélium et le même aspect d'ensemble.

## 2. Les périkaryons

Un nombre relativement restreint de périkaryons nerveux a pu être identifié et étudié en microscopie électronique, étant donné leur extrême dispersion. L'identification des somas nerveux a été rendue possible par l'application des critères énoncés précédemment:

présence des vésicules caractéristiques des neurites et parfois de neurotubules, et surtout existence de synapses émises par le soma soit sur un autre élément nerveux, soit, même, sur un effecteur (Fig. 24).

Dans le cas plus particulièrement étudié de *Beroe ovata*, il nous a paru vraisemblable de supposer qu'aux différentes catégories de neurites étaient associées autant de catégories de périkaryons. Cette correspondance a été établie dans trois cas grâce à la similitude des vésicules contenues dans les somas et leurs prolongements (Hernandez-Nicaise, en préparation). Ainsi le périkaryon de la Fig. 24 est classé dans le même type que les neurites de la Fig. 15.

Un certain nombre de caractères semble généralement commun aux neurones rencontrés:

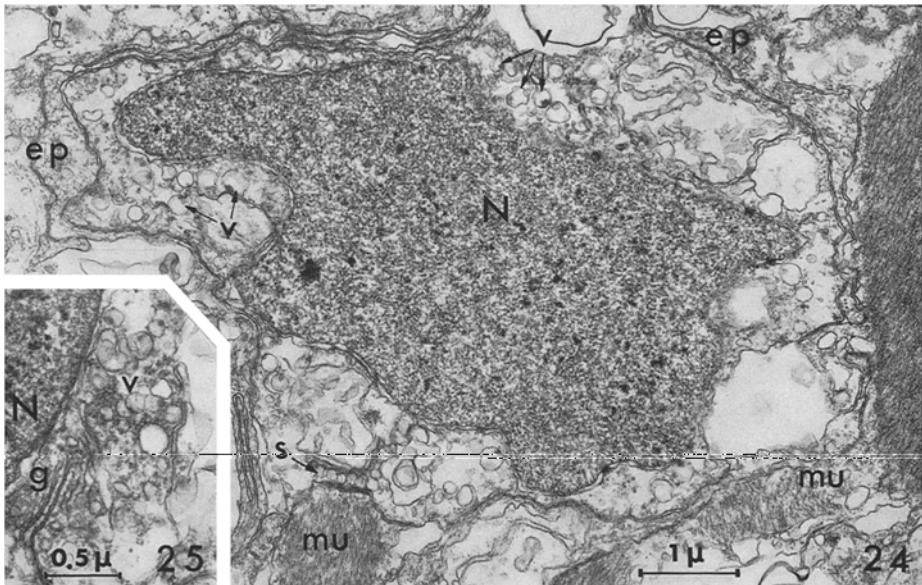


Fig. 24. Périkaryon nerveux du réseau pharyngien de *Beroe ovata*. Glutaraldéhyde, OsO<sub>4</sub> avec addition de CaCl<sub>2</sub>. Le périkaryon émet une synapse (s) sur un muscle (mu) de la couche externe; il est complètement entouré par des éléments épithéliaux (ep) ou musculaires (mu). Noter le grand volume relatif du noyau (N), la présence de vésicules (v) à grain dense excentré dans le soma. On remarquera en outre la différence de taille entre les vésicules du cytoplasme et les vésicules synaptiques. Cliché J. Amsellem.  $\times 13500$

Fig. 25. Détail d'un périkaryon du réseau externe de *Beroe ovata*. Glutaraldéhyde, OsO<sub>4</sub>. La section intéresse un dictyosome (g) juxtanucléaire (noyau: N). Quelques vésicules à grain dense excentré sont accumulées à proximité des saccules.  $\times 20000$

Le noyau, toujours dense, avec une chromatine à l'aspect régulièrement «moucheté», présente un contour échancré par quelques invaginations peu profondes. Les pores sont peu nombreux.

Le cytoplasme apparaît souvent clair, comme lavé, surtout après une fixation osmiae simple, et les organites sont peu abondants. On distingue en général sur une section, quelques mitochondries, un dictyosome juxtanucléaire (Fig. 25), des vésicules d'allure et en nombre très variables, des microtubules et des microfilaments. Dans quelques périkaryons les ribosomes libres forment de petits amas disséminés dans le cytoplasme. Le réticulum ne forme jamais d'amas comme chez les Vertébrés. Il enveloppe fréquemment les mitochondries, ou bien se dilate en vacuoles irrégulières qui nous semblent des artefacts d'origine osmotique.

En conclusion, la microscopie photonique avait soulevé la question de la dualité éventuelle du réseau nerveux sans pouvoir la résoudre. La microscopie électronique a permis de reconstruire ce problème.

En effet, d'après notre étude sur *Beroe ovata*, le réseau nerveux est composé de neurites différant nettement par leurs caractères ultrastructuraux. Ce fait suggère fortement l'existence de *plusieurs réseaux fonctionnellement distincts*.

Par ailleurs, les images obtenues montrent l'existence de faisceaux constitués de plusieurs neurites étroitement accolés et d'un diamètre parfois très faible (Fig. 15, 16, 20). Il est probable que les «neurites» observés après coloration vitale ou imprégnation argentique peuvent tout aussi bien représenter une fibre isolée qu'un petit faisceau; cette possibilité est bien illustrée par la Fig. 20. Enfin, chez les très jeunes larves étudiées et dont le système musculaire n'est pas encore en place, le système nerveux existe et constitue une trame *sous-épithéliale* unique. Alors que chez les adultes les neurites sont le plus souvent englobés par les cellules épithéliales dont la hauteur s'est considérablement accrue. Ces dernières observations nous font admettre que les figures de «dédoublement» ainsi que l'aspect polygonal du réseau visibles en microscopie photonique, sont la résultante de processus morphogénétiques.

Pour le réseau nerveux, il n'y a donc pas superposition entre la pluralité fonctionnelle, postulée d'après les images de la microscopie électronique, et son simple déoublement observé en microscopie photonique.

### Discussion et conclusions

#### Anatomie microscopique des réseaux nerveux sous épithéliaux des Cténaires

Nos observations en microscopie photonique coïncident dans l'ensemble avec les dessins de Hertwig (1880), Bethe (1895), Heider (1937) et Korn (1960), mais plusieurs points de désaccord sont aussi apparus, ainsi que certains faits nouveaux:

Ainsi que l'avaient vu Hertwig pour *Beroe* et Korn pour *Pleurobrachia*, nous pouvons affirmer que les Cténophores possèdent un réseau nerveux qui parcourt la totalité des épithéliums d'origine ectodermique, à savoir le revêtement externe et le revêtement pharyngien. De plus, quelle que soit sa localisation, le réseau présente une morphologie remarquablement constante sur les espèces étudiées.

L'étude sur clichés nous a permis de voir que les neurones bipolaires sont aussi nombreux que les tripolaires (contra Hertwig, Bethe et Heider). Aucun des éléments monopolaires décrits par Heider n'a pu être identifié sous les coussinets de *Beroe*, à l'exception de quelques rares éléments en T qui pourraient tout aussi bien n'être que des cellules sensorielles.

Notre description des condensations du réseau pour *Beroe ovata*, *B. forskali* et *Pleurobrachia rhodopis*, ne diffère que très peu de celle de Heider pour *B. ovata*, mais nous tenons à insister sur le point suivant: ces condensations font partie intégrante du réseau, elles n'en interrompent pas le dessin et ne s'enfoncent dans la mésoglée ni au niveau des sillons (*contra* Hertwig) ni autour de la bouche (*contra* Heider). Il nous semble donc inutile de les considérer comme constituant un «tissu nerveux fibreux» spécial.

Aucun auteur n'avait jusqu'ici observé les structures que nous avons appelées «nerfs tentaculaires» chez *Pleurobrachia* et *Hormiphora*. Le terme nerf tentaculaire a été choisi pour exprimer autre l'importance de ces travées, leurs relations avec des tentacules très développés, indispensables à la capture des proies. Le mot nerf a ici une implication uniquement fonctionnelle car si épais soit-il, il ne représente qu'une partie exceptionnellement renforcée du réseau nerveux sous-ectodermique, étant formé de prolongements et de périkaryons nerveux.

Du point de vue de l'anatomie comparée du groupe, il est intéressant de noter que, aussi bien chez *Beroe* que chez *Pleurobrachia*, une densification du réseau s'est mise en place en rapport avec la partie de l'organisme (lèvre ou tentacule) chargée de la capture des proies, donc avec des territoires riches en récepteurs sensoriels et/ou en muscles.

#### *La nature des cellules des sillons ciliés*

Nos observations tant en microscopie photonique qu'en microscopie électronique nous ont amenés à des conclusions très différentes de celles de Horridge. Tout d'abord, d'après les figures publiées, la fixation utilisée par cet auteur s'avère particulièrement défavorable à une bonne préservation des tubules et vésicules spécifiques des neurites. Ceci rend caduques une grande partie des caractéristiques du réseau définies par Horridge et Mackay (1964), en particulier l'aspect totalement vide des neurites. Toutefois la fixation osmienne ne modifiant pas profondément la morphologie des synapses, on peut les reconnaître aisément sur les clichés publiés et concernant le coussinet des palettes chez *Pleurobrachia* et les prolongements tactiles de *Leucothea*; Horridge interprète aussi ces figures comme des synapses, mais omet de signaler la triade caractéristique de l'élément présynaptique.

En second lieu aucune de nos préparations ne nous permet l'assimilation des cellules du sillon cilié à des éléments nerveux, comme l'a proposé Horridge (1964, 1965 b, 1966, 1968) à plusieurs reprises. D'une part parce que sa problématique reste purement théorique (voir en particulier la discussion p. 266 dans Horridge, 1966). D'autre part parce que les éléments nerveux peuvent être clairement définis chez les Cténaires, et considérer les cellules du sillon comme des neurones ciliés sur la base de leur seule aptitude à recolorer le bleu de méthylène réduit, nous a semblé précaire. En effet, la recoloration du leucodérivé étant une oxydation, elle est liée à la physiologie des cellules et à la teneur en oxygène du milieu ambiant. Aussi les cellules du tractus cilié – les cellules des palettes et celles du sillon – sont-elles souvent colorées avant ou en même temps que les neurones et leurs prolongements. Mais elles s'en distinguent très nettement par leur forme, les cils qu'elles portent, le faible volume relatif du noyau. La microscopie électronique nous a apporté des arguments supplémentaires en nous amenant à considérer des synapses de type chimique comme critère absolu de la nature nerveuse d'une fibre ou d'une cellule (dans le cas des Cténophores étudiés naturellement), sans exclure la possibilité d'autres contacts fonctionnels. Ceci implique que toute fibre du réseau nerveux présente ces synapses et contredit l'hypothèse de Horridge d'un réseau nerveux issu des cellules du sillon cilié et innervant sans synapses les cellules des palettes. Nous avons étudié avec soin la base de ces sillons: il a toujours été possible de différencier très nettement sur nos fixations les éléments épithéliaux ciliés et les neurites sur la base des critères définis précédemment, et en particulier d'après les synapses nombreuses que reçoivent les cellules ciliées (Fig. 22, 23) alors qu'elles n'en émettent jamais.

Enfin, après une étude sur coupes d'épon semi-fines ( $1 \mu$ ) séries du pôle apical de *Beroe ovata* et de *Pleurobrachia rhodopis*, nous pouvons affirmer que les cellules des sillons ciliés ne possèdent pas de prolongements basilaires courant sous le sillon. Chez *Beroe*, leurs bases étalées sur la mésoglée sont réunies par de

véritables desmosomes sur lesquels convergent d'épais faisceaux de microfilaments (Fig. 23). Il est vraisemblable que sur les spécimens fixés étudiés par Heider, ces cellules rétractées étaient restées réunies au niveau de ces desmosomes, d'où l'image des ponts intercellulaires unissant les cellules des sillons ciliés publiées par cet auteur et toujours reprise depuis.

#### *Comparaison des structures nerveuses des Cnidaires et des Cténaires*

Chez les Cténaires, comme chez les Cnidaires, le système nerveux est essentiellement épithelial. Les éléments nerveux de la mésoglée des Cténophores seront décrits ultérieurement (Hernandez-Nicaise, en préparation) et nous signalerons simplement ici qu'ils ne constituent pas de réseau bien individualisé. De plus le réseau épithelial des Cténaires est exclusivement sous-ectodermique, ce qui n'est pas le cas chez les Cnidaires chez lesquels le système nerveux peut être totalement sous-ectodermique, ou bien sous-ecto et sous-endodermique, ou bien encore dans le cas unique (pour l'instant) de l'Octocoralliaire *Veretillum* sous-ectodermique, sous-endodermique et intra-mésogléen (Buisson, 1970). Il est intéressant de constater que le confinement du réseau nerveux aux épithéliums ectodermiques se retrouve chez tous les Cnidaires à forme méduse, c'est-à-dire des animaux pLAGIQUES et pourvus de récepteurs sensoriels souvent perfectionnés et de champs musculaires développés: le système nerveux est entièrement sous-ectodermique chez les méduses d'Hydrozoaires (Voir revue de Bullock et Horridge (1965), Mackie (1962, 1965) et Mackie et Passano (1968); et le système nerveux sous-ectodermique est beaucoup plus riche et complexe que le plexus sous-endodermique chez les Scyphozoaires (voir revue de Bullock et Horridge (1965), et Passano et Passano (1971)).

Le dessin polygonal du réseau des Cténaires leur est propre. Les réseaux types des Cnidaires montrent un entrelac sans motif défini soit de neurones bipolaires (Fast Giant Fiber Net) soit de petits neurones multipolaires (Slow Diffuse Nerve Net). Un groupe présente toutefois un dessin polygonal curieusement analogue à celui du réseau des Cténaires, les Siphonophores Chondrophores *Veella* et *Porpita* (Mackie 1960a, b). Mackie appelle ce réseau le «système clos» (closed system) par opposition à un «réseau ouvert» coexistant dans le même épithélium. L'auteur affirme la nature syncytiale de ce plexus sur la foi d'imprégnations argentiques et d'observations comportementales; une étude en microscopie électronique apparaît maintenant nécessaire pour entériner ce point de vue.

Une différence essentielle dans l'organisation du système nerveux entre les deux embranchements est apparue à la suite du récent travail de Mackie (1971) sur l'hydroméduse *Sarsia*. Mackie montre en effet que les concentrations nerveuses des bases tentaculaires sont de véritables ganglions nerveux comprenant plusieurs centaines de neurones agencés en un cortex périphérique autour d'un neuropile. D'après notre étude sur coupes séries, chez *Beroe* l'existence de tels ganglions semble pouvoir être exclue. Mais nous n'avons pas analysé systématiquement le départ du nerf tentaculaire et le complexe appelé base tentaculaire chez *Pleurobrachia* et *Hormiphora*. La découverte de Mackie rend cette investigation d'autant plus nécessaire.

La microscopie électronique tend à montrer une unité de structure pour les deux embranchements. Dans tous les cas étudiés, neurites et neurones sont

identifiables grâce à leurs microtubules et à l'abondance de leurs vésicules, souvent granulaires et de tailles nettement supérieures à celles rencontrées généralement dans le système nerveux central ou périphérique des animaux supérieurs.

La microscopie électronique a permis également de commencer une analyse des contacts interneuraux et neuroeffecteurs dans les deux groupes. La réalité *fonctionnelle* de synapses polarisées et non-polarisées a été prouvée depuis longtemps chez les Cnidaires (Pantin, 1952; Batham *et coll.* 1960). Et des figures répondant à la définition ultrastructurale d'une synapse, admise pour les animaux plus évolués, sont maintenant connues dans cet embranchemet. Les monographies de Horridge et Mackay sur la Scyphoméduse *Cyanea* (1962), de Jha et Mackie sur les Hydrozoaires (1967), de Buisson et Franc (1969), Buisson (1970) et Bilbaut (1971) sur l'Octocoralliaire *Veretillum*, ainsi que le travail d'ensemble de Westfall (1969, 1970 a, b, c) et Westfall *et coll.* (1970 a, b, 1971) permettent de conclure que les réseaux des Cnidaires sont effectivement synaptiques, que des synapses interneurales symétriques sont fréquentes, mais peut-être moins que les synapses polarisées, et enfin que des jonctions neuroeffectrices existent chez les Cnidaires. Dans ces deux embranchements où la disposition du système nerveux en réseaux prédomine, il semble donc que les jonctions interneurales discontinues soient la règle et qu'elles soient fondamentalement identiques aux synapses connues dans les phyla supérieurs. La notion de plexus syncytial recule donc encore ici et il serait intéressant de connaître l'ultrastructure du «réseau fermé» des Chondrophores.

Les Cténaires se distinguent tout spécialement par la morphologie très particulière et nettement plus structurée de leurs synapses et par la très grande abondance de celles-ci, fait qui nous semble lié à l'extrême développement des éléments sensoriels et d'une musculature intramésogéline. Les Cnidaires et les Cténaires constituent donc les deux embranchements d'Acoelomates dont les espèces possèdent un système nerveux incontestable, essentiellement organisé en réseaux synaptiques et dont les éventuelles concentrations, quel que soit leur degré d'organisation, ne définissent pas une région céphalique.

### Bibliographie

- Batham, E. J., Pantin, C. F. A., Robson, E. A.: The nerve net of the sea anemone *Metridium senile*: the mesenteries and the column. Quart. J. micr. Sci. **101**, 487—510 (1960).
- Bethe, A.: Der subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren. Biol. Zbl. **15**, 140—145 (1895).
- Bilbaut A.: Cellules flagellées et récepteurs sensoriels chez l'Octocoralliaire *Veretillum cynomorium* Pall. Thèse Spec. Sci. biol., n° 51, Univ. Claude Bernard, Lyon (1971).
- Buisson, B.: Les supports morphologiques de l'intégration dans la colonie de *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaria, Pennatularia). Z. Morph. Tiere **68**, 1—36 (1970).
- Buisson, B., Franc, S.: Structure et ultrastructure des cellules mésenchymateuses et nerveuses intramésogélinnes de *Veretillum cynomorium* Pall. Vie et Milieu **20**, 2 A, 279—292 (1969).
- Bullock, T. H., Horridge, G. A.: Structure and function in the nervous systems of Invertebrates, vol. I, San-Francisco: Freeman & Co 1965.
- Busson-Mabillot, S.: Influence de la fixation chimique sur les ultrastructures. I. Etude sur les organites du follicule ovarien d'un Poisson Téléostéen. J. Micr. **12**, 317—348 (1971).
- Chun, C.: Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 4, Leipzig: Engelmann 1880.

- Eimer, T.: Zoologische Studien auf Capri. I. Ueber *Beroe ovata*, ein Beitrag zur Anatomie der Rippenquallen, Leipzig: Engelmann 1873.
- Franc, J. M.: Evolutions et interactions tissulaires au cours de la régénération des lèvres de *Beroe ovata* (Chamisso et Eysenhardt), Cténaire Nudicténide. Cah. Biol. mar. **11**, 57—76 (1970).
- Heider, K.: Vom Nervensystem der Ctenophoren. Z. Morph. Ökol. Tiere **9**, 638—678 (1927a).
- Heider, K.: Ueber das Nervensystem von *Beroe ovata*. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen **144**—157 (1927b).
- Hernandez-Nicaise, M. L.: Distribution et ultrastructure des synapses symétriques dans le système nerveux des Cténaires. C. R. Acad. Sci. (Paris) **267**, 1731—1734 (1968a).
- Hernandez-Nicaise, M. L.: Specialized connexions between nerve cells and mesenchymal cells in Ctenophores. Nature (Lond.) **217**, 1075—1076 (1968b).
- Hernandez-Nicaise, M. L.: Système nerveux et intégration chez les Cténaires. Thèse de Doctorat d'Etat, en préparation.
- Hertwig, R.: Ueber den Bau der Ctenophoren. Jen. Z. Naturw. **14**, 393—457 (1880).
- Horridge, G. A.: Relations between nerves and cilia in Ctenophores. Amer. Zool. **5**, 357—375 (1965a).
- Horridge, G. A.: Non-motile sensory cilia and neuromuscular junctions in a ctenophore independent effector organ. Proc. roy. Soc. B **162**, 333—350 (1965b).
- Horridge, G. A.: Pathways of coordination in Ctenophores. In: The Cnidaria and their evolution. London: Academic Press 1966.
- Horridge, G. A.: Interneurons, London: Freeman & Co 1968.
- Horridge, G. A., Mackay, B.: Naked axons and symmetrical synapses in Coelenterates. Quart. J. micr. Sci. **102**, 531—541 (1962).
- Horridge, G. A., Mackay, B.: Neurociliary synapses in *Pleurobrachia* (Ctenophora). Quart. J. micr. Sci. **105**, 163—174 (1964).
- Jha, R. K., Mackie, G. O.: The recognition, distribution and ultrastructure of hydrozoan nerve elements. J. Morph. **123**, 43—61 (1967).
- Karnovsky, M. J.: The ultrastructural basis of capillary permeability studied with peroxidase as a tracer. J. Cell Biol. **35**, 213—236 (1967).
- Korn, H.: Zum Nervensystem der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* O. Müller. Zool. Anz. **163**, 351—359 (1959).
- Mackie, G. O.: The structure of the nervous system in *Velella*. Quart. J. micr. Sci. **101**, 119—131 (1960a).
- Mackie, G. O.: Studies on *Physalia physalis* (L.). II. Behaviour and histology. Discovery Rep. **30**, 371—407 (1960b).
- Mackie, G. O.: Analysis of locomotion in a siphonophore colony. Proc. roy. Soc. B **159**, 366—391 (1964).
- Mackie, G. O.: Conduction in the nerve-free epithelia of siphonophores. Amer. Zool. **5**, 439—453 (1965).
- Mackie, G. O.: Neurological complexity in medusae: a report of central nervous organization in *Sarsia*. Act. I Simp. int. Zoofilogenia Salamanca: Univ. Salamanca Ed. 1971.
- Mackie, G. O., Passano, L. M.: Epithelial conduction in Hydromedusae. J. gen. Physiol. **52**, 600—621 (1968).
- Pantin, C. F. A.: The elementary nervous system. Proc. roy. Soc. B **140**, 147—168 (1952).
- Passano, K. N., Passano, L. M.: The endodermal nerve net of Scyphozoa. J. Morph. **133**, 105—124 (1971).
- Pavans de Ceccatty, M., Hernandez, M. L., Thiney, Y.: Système nerveux et musculature chez *Beroe forskali* Chun 1880. C. R. Acad. Sci. (Paris) **254**, 3241—3243 (1962).
- Reynolds, E. S.: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. **17**, 208—213 (1963).
- Tregouboff, G., Rose, M.: Manuel de planctonologie méditerranéenne. Paris: C.N.R.S. Ed. 1957.
- Ungewitter, L. H.: An urea silver method for nerve fibers and nerve endings. Stain Technol. **26**, 73—76 (1951).
- Westfall, J. A.: Nervous control of nematocyst discharge: chemical synapses. Amer. Zool. **9**, 517 (1969).

- Westfall, J. A.: Synapses in a sea-anemone, *Metridium* (Anthozoa). 7ème Congr. int. Mier. electron. Grenoble, Paris: Sté franc. Mier. electron. Ed. 1970a.
- Westfall, J. A.: Ultrastructure of synapses in a primitive Coelenterate. *J. Ultrastruct. Res.* **32**, 237—246 (1970b).
- Westfall, J. A.: The nematocyse complex in a Hydromedusan, *Gonionemus vertans*. *Z. Zellforsch.* **110**, 457—470 (1970c).
- Westfall, J. A., Yakamata, S., Enos, P. D.: An ultrastructural survey of synapses in tentacles of Coelenterates. *Amer. Zool.* **10**, 512 (1970a).
- Westfall, J. A., Yakamata, S., Enos, P. D.: Ultrastructure of synapses in *Hydra*. *J. Cell Biol.* **47**, 226a (1970b).
- Westfall, J. A., Yakamata, S., Enos, P. D.: Ultrastructural evidence of polarized synapses in the nerve net of *Hydra*. *J. Cell Biol.* **51**, 318—323 (1971).

M.-L. Hernandez-Nicaise  
Service d’Histologie et de Biologie tissulaire  
Université Claude Bernard  
43, Boulevard du 11 Novembre  
69621 Villeurbanne  
France