

A propos de la « Feeding Reaction » chez deux Siphonophores Calycophorides

par YVONNE DUVAULT

INSTITUT OCÉANOGRAPHIQUE D'ALGER

Depuis TREMBLEY A. (1744), on sait que l'Hydre, de même que les autres *Cœlentérés Cnidaïres*, se nourrit exclusivement d'animaux vivants : petits Invertébrés divers, même petits têtards et alevins.

Deux processus indépendants sont couramment distingués depuis les travaux de EWER R.F. (1947), dans l'ingestion de toute proie vivante :

- la paralysie de la proie, par décharge des nématocystes ;
- la « feeding reaction », ou « feeding response » des auteurs américains et anglais, mouvement des tentacules vers la bouche, et surtout ouverture de celle-ci, impliquant une activité coordonnée du système neuromusculaire. Cette « feeding reaction » peut être provoquée en dehors de toute ingestion d'animal vivant.

Déjà BEUTLER R. (1924) montre que des Hydres ingèrent de petits morceaux de fibrine trempés dans du jus de Crustacé, et EWER R.F. (1947) constate que le jus seul, sans aucune présence de partie solide, induit la contraction des tentacules et l'ouverture de la bouche. Enfin BUSCHBAUM R. (1948) observe que l'ouverture buccale est quelquefois anticipatrice, se faisant avant tout contact des cellules sensorielles de ses bords par la proie.

Les expériences de LOOMIS W.F. (1955) sur *Hydra littoralis* ont introduit la notion de contrôle chimique de la « feeding reaction » : pour l'auteur, cette réaction est introduite par le glutathion réduit (G — S — H), à des concentrations de 10^{-3} à 10^{-6} mol.g./l., substance libérée au niveau de blessures infligées aux proies vivantes par les nématocystes.

Cette notion de contrôle chimique d'ouverture de la bouche fut étendue à d'autres *Cœlentérés Cnidaïres*, en même temps qu'était niée la spécification d'action du glutathion, cette « feeding reaction » étant provoquée par acides acétique, lactique, citrique, divers acides aminés (arginine, cystéine, glycocole) et même

des substances minérales : Na OH diluée par exemple, d'après les observations de STEINER G. sur *Actinia equina* (1957) et *Pelmatohydra oligactis* (1959), de LENHOFF H.M. et SCHNEIDERMAN H.A. sur *Physalia physalis* (1959), de FORREST H. sur différentes espèces d'Hydres (1962), BURNETT A.L., DAVIDSON R., WIERNIK P. sur *Hydra pirardi* (1963).

D'après ces trois derniers auteurs, il faut donner de la « feeding reaction », dans les conditions naturelles, une interprétation différente de celle de LOOMIS W.F. (1955), LENHOFF et SCHNEIDERMAN M.A. (1959), admettant pour origine de la substance inductrice les blessures de la proie. La substance inductrice émanerait des capsules nématocystiques ; après diffusion dans le milieu environnant, son contact avec des cellules de l'hypostome déclencherait la dilatation buccale. Et ces auteurs suggèrent que, au moins dans les cas de *Hydra pirardi*, et *Hydra pseudoligactis*, leur matériel d'expérience, soit introduit, pour désigner ce déclencheur de feeding reaction émanant des nématocystes sténotèles d'un individu et agissant au niveau de l'hypostome du même individu, le terme de rétro-hormone.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nous avons fait quelques observations préliminaires sur deux Siphonophores Calycophorides : *Chelophyes appendiculata* Eschscholtz (F. *Diphyidae*) et *Abylopsis tetragona* Otto (F. *Abylidæ*).

I. -- La « feeding reaction » de gastrozoïtes de colonie de *Chelophyes appendiculata*, et de colonie ou d'eudoxie d'*Abylopsis tetragona*, est provoquée par addition à l'eau de mer filtrée où sont maintenues ces colonies, de quelques gouttes d'un broyat de Moule vivante, ou de larves d'*Artemia salina* vivantes.

II. -- Le gastrozoïte d'une cormidie de *Chelophyes appendiculata*, isolée par section du stolon et mise immédiatement dans de l'eau de mer filtrée, présente un rythme d'extensions et de contractions alternatives, interrompu par des ouvertures prolongées de la bouche, que suit parfois un retroussement en doigt de gant de l'hypostome. Cette feeding reaction est précédée d'une extension prolongée de la partie distale du gastrozoïte et de courbures latérales caractérisant un véritable comportement d'exploration.

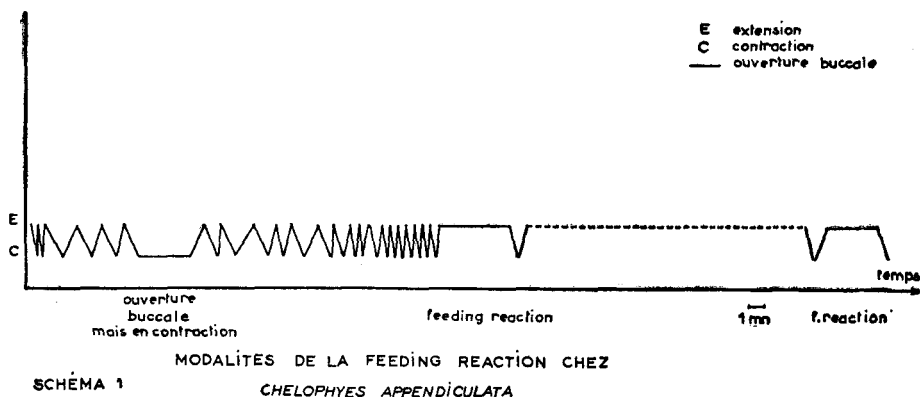
Exemple : schéma 1.

Or :

- 1^o) Dans la colonie intacte maintenue en eau de mer filtrée, les gastrozoïtes présentent de légères contractions, de faible amplitude, à intervalles irréguliers mais jamais « feeding reaction ».
- 2^o) Le rythme ci-dessus n'apparaît pas aussi nettement lorsque la cormidie après section, passe successivement dans

trois bains d'eau de mer filtrée, pour lavage, avant isolement dans eau de mer définitive, et les « feeding reaction » ne se manifestent pas.

De ces observations sommaires, il semble qu'on puisse conclure à l'exsudation, par des cellules de la cormidie, après section, d'une substance inductrice de la feeding reaction.



III. — La « feeding reaction » est provoquée par addition d'acide ascorbique dans le milieu d'élevage, aussi bien chez *Cheilophyes appendiculata* que chez *Abylopsis tetragona*.

MODALITES :

— des solutions d'acide ascorbique dans eau de mer filtrée sur filtre Millipore sont préparées aux concentrations 10^{-3} , 10^{-4} , 10^{-5} , 10^{-6} mol.g./l.

— seront ajoutées dans les solutions (vol. 20 CC) soit gastrozoïte + filament pêcheur avec ses tentilles, soit gastrozoïte seul, de colonie à jeûn, depuis 24 heures, mais toujours après « lavage » dans trois eaux de mer filtrées.

A) OBSERVATIONS QUALITATIVES GÉNÉRALES :

Lorsque la « feeding reaction » se manifeste, on assiste aux processus suivants :

- étalement progressif des tentilles si la cormidie est entière,
- extension considérable de la région sous-buccale du gastrozoïte,
- courbures latérales de cette région (soit le comportement

d'exploration indiqué précédemment),

— dilatation de la bouche, accompagnée :

— soit d'un étalement des bords sur un corps inerte,

— soit d'un étalement sur proie déjà paralysée (la dilatation couvre facilement la longueur d'un Copépode Calanidé, double de la longueur du gastrozoïte de *Chelophyes appendiculata*);

— soit d'un retournement en doigt de gant.

Des additions de nauplii d'*Artemia salina* ont été effectuées dans le milieu, lorsque commençait une « feeding reaction ». Il a été observé en particulier, lors d'un étalement de la bouche contre le fond du cristalliseur, une paralysie à distance des proies, lorsque celles-ci arrivaient contre le fond.

On peut alors penser à une sortie du venin hors des nématocystes des tentilles étalés, à une diffusion de celui-ci contre le fond du cristalliseur et à son action sur le maintien de la dilatation buccale, en même temps que sur toute proie arrivant dans cette zone.

B) OBSERVATIONS QUANTITATIVES :

1°) Gastrozoïte + tentilles de *Chelophyes appendiculata* (Schéma n° 2)

2°) Les concentrations 10^{-6} à 10^{-3} mol.g./l. sont efficaces dans le déclenchement de la réaction, sans qu'on puisse établir toutefois dans ces observations trop sommaires une relation nette entre :

— concentrations et durée de la « feeding reaction »,

— concentrations et répétition de cette « feeding reaction ».

Notons toutefois que la concentration en acide ascorbique semble influencer le rythme extensions-contractions.

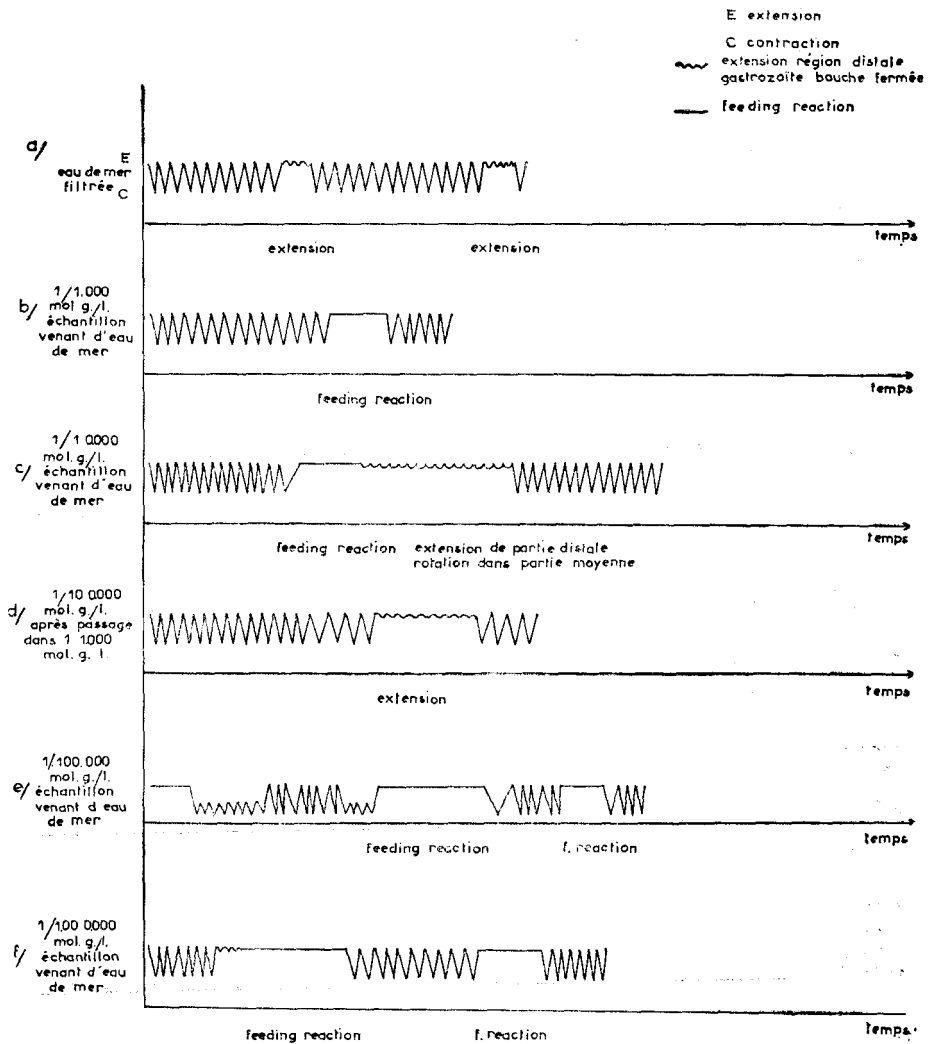
D'autre part, les schémas 2 d et 2 e paraissent indiquer qu'un état antérieur du système neuro-musculaire, intervenu dans des « feeding reactions » précédentes, modifie la réponse à une concentration donnée en acide ascorbique.

3°) Gastrozoïte + tentilles d'*Abylopsis tetragona*, (schéma n° 3) :

— Des résultats analogues sont obtenus, en particulier une légère influence sur la rythmicité des contractions.

— Ces cormidies d'*Abylopsis tetragona* en expérience ont montré leurs possibilités de cannibalisme :

Le gastrozoïte d'une colonie à jeun depuis 3 jours au minimum ingère couramment à la suite d'une « feeding reaction » les tentilles qui lui sont associées.



Modalités de la feeding reaction chez
SCHEMA 2 *Chelophyes appendiculata*

Des cas de cannibalisme ont été signalés chez différentes espèces d'Hydres qui, affamées, ingèrent leurs propres tentacules ou d'autres Hydres de même espèce (GOETSCH W., 1925), KEPNER W.A. and JESTER P.M. (1927), ZICK K. (1929a). D'après HEFFERAN M. (1901), *Hydra oligactis* pourrait ingérer entièrement *Hydra grisea*, et d'après FORREST H. (1962), *Hydra pseudoligactis* et *Hy-*

dra hymanæ feraient de même à l'égard d'individus entiers et intacts tombés entre leurs tentacules lorsqu'elles sont à jeun depuis plus d'un jour. Pour Loomis W.F. (1955), le cannibalisme entre Hydres n'existe qu'en présence de G-S-H dans le milieu.

— L'ingestion des tentilles, ou de nauplii d'*Artemia salina* par *Abylopsis tetragona* a permis d'examiner quelques modalités mécaniques de la digestion. Des observations coordonnées du gastrozoïte, pendant ce phénomène, et dans son rythme de contractions-extensions, invitent à distinguer trois régions :

— une région basale, proche du stolon, non affectée par les contractions rythmiques

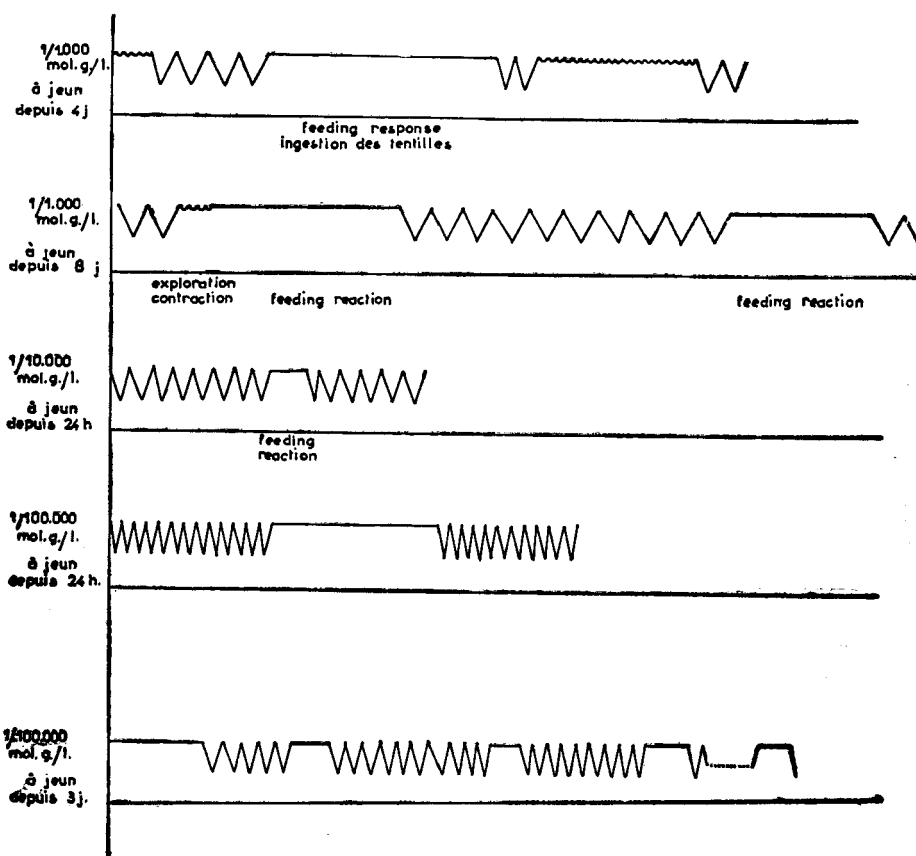


SCHÉMA 3

Modalités de la feeding reaction chez
Abylopsis tetragona Otto

- une région moyenne où s'effectue une rotation de la proie ingérée, à vitesse très grande durant les 12 à 20 premières minutes, puis diminuant progressivement ;
- une partie terminale, siège permanent de la rythmicité contractions-extensions, impliquée seule dans les mouvements d'exploration, puis dans l'ouverture buccale lors d'une « feeding reaction ».

C'est à la faveur d'une « feeding reaction » que chaque masse de résidus inattaquables est rejetée.

Les trois régions ci-dessus paraissent correspondre à celles reconnues dans l'endoderme du gastrozoïte d'*Abylopsis tetragona*, grâce à une étude cytologique par METTEY M. et HAMON M. (1949).

4°) Gastrozoïte seul : Exemple : *Abylopsis tetragona*.

a) Un gastrozoïte isolé dans une solution d'acide ascorbique dans l'eau de mer, quelle qu'en soit la concentration, ne présente pas la « feeding response ».

b) Par contre, ce gastrozoïte, porté dans une solution identique qui a contenu un gastrozoïte et ses tentilles ayant déjà présenté la « feeding reaction », est affecté par le phénomène. Cf. schéma n° 4.



Abylopsis tetragona

SCHEMA 4 : gastrozoïte dans eau de mer où ont maséré
gastrozoïte + tentilles

c) Il en est de même lorsqu'un gastrozoïte est porté dans une solution identique où ont séjourné les tentilles seules.

CONCLUSIONS :

La présence d'une substance chimique issue de cellules d'une cormidie et apparemment des cnidocytes de Siphonophore Calycophoride, et induisant la « feeding-response », ne paraît guère contestable. Ces observations encore sommaires corroborent les données de BURNETT A.L., DAVIDSON R., WIERNIK P., sur deux

espèces d'Hydres, et étendent la notion de « feeding-hormone » à des Cœlentérés Cnidaires marins.

La diffusion de cette feeding-hormone peut être déclenchée par un corps chimique étranger, ici l'acide ascorbique dont on ne peut retenir l'action directe sur des cellules réceptrices ; il paraît entraîner la libération de la feeding-hormone.

Cette feeding-hormone nous a paru agir sur la rythmicité des contractions du gastrozoïte de l'une et l'autre espèce, son action dépendant de l'état physiologique, donc sur le fonctionnement général du système neuro-musculaire. Il reste à mettre en évidence :

- la nature de cette substance inductrice,
- la différenciation du système récepteur de cette substance, intermédiaire entre elle et le système neuromusculaire.

Il nous paraît intéressant de reporter notre attention sur les travaux récents de :

1°) LENHOFF H.M. and ZWISLER J.R. (1963) montrant l'intérêt de l'équilibre ions Zn - ions Ca dans l'activation de la feeding-réponse, et la possibilité pour les ions Zn d'inhiber cette réaction, normalement activée par le G-S-H (ISAACSON A. and SANDOW A. (1963) ont en effet montré le rôle du Zn dans l'activation de la contraction du muscle).

2°) WOOD J.G and LENTZ Th. L. (1964) qui ont localisé la 5-Hydroxytryptamine dans le péristome et les nématocystes de l'Anémone *Metridium senile*, substance considérée comme neuro-hormone.

Nous nous proposons, par la suite, d'essayer de reprendre les travaux de ces derniers auteurs chez *Chelophyes appendiculata* et *Abylopsis tetragona*.

B I B L I O G R A P H I E

- BALKE E. et STEINER G. - 1959 : Über die chemische Nahrungswahl von *Pelmatohydra oligactis* Pall.
(*Naturwiss.*, 46, 22).
- BEUTLER R. - 1924 : Verdannung bei *Hydra*.
(*Z. Vergleich. Physiol.*, 1, 1-56).
- BUSCHBAUM R. - 1948 : Animals without blackbones.
(81 Univ. Chicago Press, Chicago 1-11).
- BURNETT A.L., DAVIDSON R., WIERNIK P. - 1963 : On the presence of a feeding hormone in the nematocyst of *Hydra pirardi*.
(*Biol. Bull.*, vol. 125, n° 2, pp. 226-33).
- EWER R.F. - 1947 : On the functions and mode of action of the nematocysts of *Hydra*.
(*Proc. Zool. Soc.*, 117, pp. 365-376).
- FORREST H. - 1962 : Lack of dependence of the feeding reaction in *Hydra* on reduced glutathione.
(*Biol. Bull.*, 112, pp. 343-361).
- GOETSCH W. - 1921 : Ungerwöhnliche Arten von Nahrungsaufnahme bei Hydren.
(*Biol. Zeits.*, 41, 414-422).
- HEFFERAN M. - 1901 : Experiments in grafting *Hydra*.
(*Arch. f. Entw.*, 13, 565-587).
- ISAACSON A. et SANDON A. - 1963 : (*J. Gen. Physiol.*, 46, 655).
- KEPNER W.A. et JESTER P.M. - 1927 : The reaction of *Hydra* to inanition.
(*Biol. Bull.*, 52, 173-184).
- LENHOFF H.M. et SCHNEIDERMAN H.A. - 1959 : The chemical control of feeding in the portuguese man of war *Physalia physalis* and its bearing on the evolution of the nidaria.
(*Biol. Bull.*, 116, 452-471).
- LENHOFF H.M. et ZWISLER J.R. - 1963 : Zinc activation of a coordinated response in *Hydra*.
(Univ. Miami Press, Coral Gables).
- LOOMIS W.F. - 1955 : Glutathione control of the species feeding reactions of *Hydra*.
(*Ann. New York Acad. Sc.*, vol. 62, art. 9, 209-228).

- METTEY M. et HAMON M. - 1949 : Contribution à l'étude histologique du gastrozoïte d'*Abylopsis tetragona* Otto.
(*Arch. Anat. Micr. et Morph. Exp.*, t. 38, n° 4, pp. 267-301).
- STEINER G. - 1957 : Über die chemische Nahrungswahl von *Actinia equina* L.
(*Naturwiss.*, 44, pp. 70-71).
- WOOD J. et LENTZ Th. - 1964 : Histochemical localization of amines in *Hydra* and in the sea anemone.
(*Nature*, vol. 201, n° 4 914, 88-90).
- ZICK K. - 1929 a : Süßwasserpolypen als vegetarier.
(*Zool. Anz.*, 83, P2-94).
-