

ARCHIVES SLAVES

DE

BIOLOGIE

DIRIGÉES

PAR

MM. MAURICE MENDELSSOHN ET CHARLES RICHET

TOME I

PREMIÈRE ANNÉE

PARIS

III, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, III

—
1886

III

HISTOLOGIE DES SIPHONOPHORES

PAR

M. A. KOROTNEFF

A Moscou.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, tome V, 2^e cahier, 1884, p. 229-228, 6 planches.

Le but primitif de l'auteur était d'étudier le système nerveux, peu connu. Ayant atteint ses fins, il a cru utile d'étudier le reste de l'organisme, et de faire la monographie histologique des Siphonophores : de là le travail considérable que nous allons analyser, avec quelques détails, vu son importance.

La tige. — C'est la partie la plus considérable de l'animal, et celle relativement à laquelle on connaît le moins de choses. Elle décrit une spirale, généralement senestre (*Halistemma*, *Forskalia Agalma*), mais qui peut être renversée dans la zone des cloches natatoires. Au-dessous de l'épithélium ectodermique, il y a une couche de fibres musculaires annulaires minces, puis une couche épaisse de bandes musculaires longitudinales, à laquelle la tige doit son extraordinaire contractilité. Ces bandes s'accollent fortement aux surfaces latérales de certains faisceaux rayonnés, qui doivent être considérés comme les prolongements de la couche de soutien située à la base de l'ectoderme ; prolongements et muscles sont désignés sous le nom de *Muskelsepten*.

Sur la face interne de la lamelle de soutien s'étend une couche de fibres musculaires annulaires dépendant de l'endoderme, qui ne comprend qu'une seule couche. Sur la face ventrale, la lame de soutien, hyaline, s'épaissit en bourrelets, et supporte les bourgeons et divers organes.

Le schéma qui précède ne se rapporte pas à toutes les formes : il correspond à des formes déjà compliquées, on en trouve de beaucoup plus simples, se reliant directement aux Hydroïdes ; elles constituent le plus grand nombre.

Au lieu de décrire un type occupant une place élevée dans la série,

pour énumérer ensuite les différences que présentent les autres formes, et retracer l'histoire des perfectionnements successifs, en partant des types les plus élémentaires, voici quelques notes sur la constitution de la tige, chez divers Siphonophores en passant du simple au complexe.

Si l'on compare des coupes de *Praya diphyes*, *Apolesia uvaria*, et de *Forskalia ophiura*, on voit que dans les premières formes, il y a à peine de différence entre les faces ventrale et dorsale : l'épaississement ventral n'existe pas : le canal central est seulement un peu plus rapproché de la face ventrale que de la dorsale. Ce type se rapproche beaucoup des hydroïdes. Chez une *Myriothele*, on trouve les mêmes *Muskelsepten* que chez les Siphonophores, mais les organes ne se trouvent pas sur un des côtés du corps seulement, ce qui fait que tous les côtés sont pareils : le canal interne est tout à fait central. Chez l'Apolémie, deuxième phase, le type Hydroïde se modifie considérablement. En effet, tout le long de la face ventrale de la tige, se trouve un processus faisant saillie, une crête constituée par un épaississement hyalin qui est la suite directe de la lame de soutien : elle fait saillie hors d'une fente ectodermique. Le canal intérieur (*Reproductions-canal* de Claus) est plus rapproché de la face ventrale. A l'opposé de la crête ventrale, se trouve une fente longitudinale, sur la face dorsale, qui descend jusqu'à la lame de soutien : il sera parlé plus loin de la signification de cette fente et de ses relations avec le système nerveux. A d'autres égards l'Apolémie s'éloigne du type hydroïde, et forme un passage direct au type siphonophore dont la plus haute expression se trouve dans *Halistemma rubrum* par exemple, qui se comporte comme *Halist. tergestinum*, décrit par Claus, en ce qui concerne la constitution des faces ventrale et dorsale. Le canal central est ici tout à fait ventral, et envoie de larges prolongements qui eux-mêmes envoient de plus étroits vers la périphérie, de façon à venir presque au contact de l'ectoderme. Chez la *Forskalia ophiura* la tige, au lieu d'être cylindrique, est plus aplatie, à coupe elliptique. Elle présente un prolongement ventral, sous forme d'un appendice frisé, qui supporte une série ininterrompue d'organes. Le canal central est ventral, il concourt même à la formation de la crête ventrale dans laquelle il pénètre. Le prolongement dorsal consiste en un épaississement qui va d'un bout à l'autre, qui est limité par deux gouttières et qui renferme le système nerveux central. Le canal central donne naissance à des branches secondaires transversales, qui vont se terminer en cul-de-sac dans l'appendice dorsal, et qui sont disposées de façon à ce que l'on puisse trouver les signes d'une segmentation de la tige caractérisée par les alternances de canaux de dimensions différentes : un gros alterne avec 6 ou 7 petits.

Pour faire l'histologie de la tige, il faut d'abord tuer le Siphonophore au moyen du chloroforme, après quoi on durcit son corps (acide chromique à 1/2 0/0, ou sublimé à 1 0/0). La difficulté de la technique histologique explique l'ignorance où l'on est relativement à la structure de la tige. Ainsi Claus croit que l'épithélium extérieur fournit des fibres annulaires et que ces fibres renferment de petits noyaux ovales, chez *Halist. Pictum*, ou chez *Halist. Rubrum* il n'y a qu'une seule couche qui consiste en cellules à noyau allongés. Elles ont bien l'air de fibres, mais elles ne renferment pas de fibrilles comme les cellules musculaires épithéliales vraies. Ces cellules se voient bien chez *Forskalia* : elles sont allongées, en fuseau, à noyau central, ovalaire, leurs extrémités filamenteuses forment une couche sous-épithéliale : celles-ci peuvent-elles se contracter, agir à la façon des muscles, on ne sait ?

Comme squelette de soutien, il y a la couche qui sépare l'ectoderme de l'endoderme, et qui donne des prolongements vers la périphérie. Elle entoure le canal central, et, chez *Forskalia*, elle entoure même les canaux qui en naissent. Les parois hyalines de ce squelette, chez ce dernier type s'élèvent du côté ventral au côté dorsal, en donnant des prolongements, courts vers le dos et le ventre, plus longs dans la partie latérale, par suite de la forme même de la tige. De chaque côté, on remarque, sur une coupe perpendiculaire, la coupe des muscles longitudinaux.

Ce qui frappe le plus dans la structure de la tige, ce sont les cellules qui se rencontrent sous l'épithélium, entre les cloisons squelettiques, c'est-à-dire, les cellules coniques, à prolongements très longs, centripètes. Elles renferment un noyau assez gros, et leurs prolongements n'ont rien de fibrillaire. Ce sont les cellules neuro-musculaires : elles se trouvent dans les intervalles des prolongements squelettiques, et innervent les muscles interposés à ces prolongements, et accolés à eux. Les cellules neuro-musculaires sont très superficielles, étant immédiatement sous-épithéliales. Les prolongements, fort longs d'ailleurs (10 et 15 fois le plus grand diamètre de la cellule), se terminent dans les muscles en des points légèrement épaissis, et colorés.

Chez *Forskalia*, les cellules neuro-musculaires sont plus abondantes et étendues en couche continue sous la couche formée par les prolongements des cellules épithéliales. Les prolongements neuro-musculaires de certaines d'entre elles se trouvent, par suite de la position même des cellules, à cheval sur une cloison squelettique, innervent non plus les deux parois juxtaposés de deux cloisons différentes, mais les deux parois opposés de la même cloison ; c'est-à-dire non la moitié de deux cloisons, mais la totalité d'une seule. Vers le prolongement ventral de la tige, les cellules neuro-musculaires disparaissent et

sont remplacées par des cellules à noyaux considérables, qui se terminent dans les fibrilles musculaires en s'épaississant, et qui, à l'autre extrémité, portent un poil tactile qui les différencie totalement des cellules neuro-musculaires.

Dans le renflement dorsal de la tige du *Forskalia* on voit, sur une coupe, une ou deux grosses cellules au-dessous de l'épithélium; elles sont superposées, et l'inférieure envoie aux filets musculaires voisins de courts prolongements plasmatiques; à côté on voit des cellules neuro-musculaires. En regardant sur une coupe parallèle à l'axe, après avoir enlevé la couche épithéliale et les fibres musculaires, on voit le long de la ligne dorsale, de grosses cellules aplaties, envoyant des prolongements latéraux très fins aux muscles, et disposées parallèlement à l'axe. Il en est de même chez *Halistemma*. Ces cellules sont encore des cellules neuro-musculaires, dans lesquelles la cellule acquiert un développement maximum aux dépens des prolongements, au lieu que, dans les cellules neuro-musculaires citées plus haut, les prolongements ont réduit le corps de la cellule à fort peu de chose. Ces grosses cellules neuro-musculaires représentent le système nerveux central, et il est très aisé à distinguer du système nerveux périphérique par la simple différence anatomique des cellules.

Si l'on suit le développement des cellules sus-mentionnées chez l'*Halistemma* par exemple, on voit que les fibres musculaires sont très nettement développées et recouvertes d'une seule couche de cellules analogues à celles des hydroïdes, et qui sont de pures cellules musculaires épithéliales ayant développé les fibrilles musculaires. Mais il y a parmi ces cellules des différences. Les unes, superposées aux cloisons musculaires, sont aplaties, à noyau allongé; les autres, correspondant aux intervalles des cloisons, sont coniques, à très gros noyau, et les prolongements en sont insignifiants.

Pourtant on ne saurait douter que cette seconde forme ne se rattache à la première, et sur une même tige l'on peut observer les passages. A une phase plus avancée, les cellules coniques s'enfoncent en s'éloignant de la surface, et sont entièrement recouvertes par les cellules épithéliales voisines.

En étudiant le développement phylogénétique, nous voyons tout d'abord, chez *Praya diphyes*, que sous la couche de cellules musculaires épithéliales, se trouvent les fibres musculaires, noyées dans une masse de plasma qui se rattache au plasma des cellules. Ceci rappelle absolument l'histologie de la couche correspondante chez les hydroïdes, et ce fait nous amène à considérer les cellules comme ne s'étant différenciées qu'à leur surface libre: le reste demeurant confus et non délimité.

Chez *Praya maxima*, il y a progrès. Les cellules musculaires sont mieux délimitées et envoient des prolongements plasmatiques centripètes assez nettement différenciés. Chez *Apolemia uvaria*, les cellules sont enfoncées dans la couche musculaire, à un certain degré, mais l'extrémité libre en émerge à la surface ; le noyau est gros, et la cellule, à sa base se résoud en une foule de prolongements gris qui s'éparpillent dans la couche de muscles. Ces cellules ressemblent tout-à-fait à des poulpes nageants : le corps dirigé vers le haut, allongé et assez gros, les bras, assez nombreux et minces s'éparpillant un peu en éventail vers le bas. Sur la ligne dorsale, au point où chez *Halistemma* et *Forskalia*, se trouvent les cellules centrales, il y a une dépression de l'ectoderme, qui se prolonge tout le long de la tige. Cette fente est tapissée intérieurement des cellules musculaires épithéliales ordinaires, mais elles sont plus grosses que les cellules superficielles, et les prolongements en sont moins nombreux et moins fournis. Ces cellules, chez *Apolemia*, sont certainement les homologues des cellules du système nerveux central chez *Forskalia*, ce qui prouve certainement aussi que le système nerveux central dérive de cellules musculaires épithéliales modifiées. Pour en finir avec l'histologie de la tige chez les formes étudiées plus haut, ajoutons que le squelette de soutien est parcouru par des fibrilles très fines, prolongements directs des cellules endodermiques. L'endoderme consiste lui-même en cellules musculaires épithéliales à fibrilles disposées en anneau autour du canal central de la tige.

A côté des types qui viennent d'être cités, il nous faut encore étudier les types *Rhizophysa*, *Physophora*, *Vellela* et *Porpita*, qui s'en écartent sensiblement.

Chez la Rhizophyse, pas trace de système nerveux central. Les cloisons radiales sont très épaissies, et se subdivisent dichotomiquement : elles sont revêtues de fibres musculaires minces et très réfringentes. L'ectoderme varie selon les points où on le considère : ici il n'y a qu'une seule couche ; plus loin, cette couche unique est en voie de division ; ailleurs il y a 2 couches, l'une nettement ectodermique, l'autre qui en dérive, consiste en cellules neuro-musculaires, qui sont en relations directes avec les fibres musculaires.

Chez les Physophores, la tige varie de structure selon que nous la considérons dans la région qui porte les cloches, ou dans la région de la vessie hydrostatique. Commençons par la tige proprement dite. Pas trace de système nerveux ; il y a une grande différence entre le côté ventral et le côté dorsal : le ventral porte un appendice qui soutient les cloches. En examinant un *Muskelsepten* isolé, c'est-à-dire une cloison radiaire recouverte de ses muscles, on voit que l'ectoderme

comprend deux sortes de cellules : les unes, cubiques, à prolongements fins dirigés vers le centre, devenant fibrillaires ; les autres, terminées par des cils. Les fibrilles nées des cellules se divisent dichotomiquement, et la structure fibrillaire n'en commence qu'à quelque distance de la cellule qui les produit. Les cellules à cils interposés aux véritables cellules ectodermiques, sont en plus petit nombre, et à une profondeur plus grande : elles forment une deuxième couche discontinue au-dessous de la première : la partie la plus épaisse se trouve tout-à-fait au-dessous du niveau des cellules ectodermiques, et elles affleurent à la surface au moyen d'un prolongement aminci qui se faufile entre ces dernières. On croirait voir une cellule glandulaire, si ce n'étaient les cils vibratiles. Ces cellules à cils vibratiles émettent, par en bas des prolongements qui se rendent aux fibrilles musculaires. Enfin, il y a des cellules profondes.

Ces cellules sont comparables aux cellules profondes de la *Rhizophysa* : ce sont de vraies cellules mésodermiques. Quant à savoir lesquelles, des cellules cubiques ou des cellules à cils vibratiles, sont comparables aux cellules coniques d'*Halistemma*, voilà qui n'est guère aisé à décider. Les cellules cubiques s'en rapprochent par leurs relations avec les fibres musculaires ; les cellules à cils vibratils, par leur situation plus profonde. Le type de l'ectoderme chez la *Physophora* ressemble à ce que nous avons vu chez *Apolémia*. Dans les 2 cas, les cellules ectodermiques extérieures sont des cellules épithéliales neuro-musculaires, parmi lesquelles s'est fait une différenciation en vertu de laquelle certaines sont devenues plus sensibles, plus aptes à des fonctions de sensibilité (celles à cils vibratiles.)

La vessie est entourée d'une spirale de tentacules. Elle est extraordinairement riche en filets et cellules de nature nerveuse. L'épithélium est composé de cellules hautes, reposant directement sur le squelette, car il n'y a pas de couche musculaire, mais on rencontre ça et là entre les deux couches des filets et cellules nerveux. Les cellules sont bipolaires et multipolaires, le plus souvent tripolaires. Les filets consistent en faisceaux fibrillaires couverts d'une couche de plasma ; ils se divisent, et vers la fin des nerfs, le plasma disparaît.

Les fibrilles ne se dissocient nullement dans les cellules, comme cela se passe généralement : elles restent unies en faisceau. Ce système nerveux s'étale à la base des cellules épithéliales. La face inférieure de la vessie est autrement constituée que la face supérieure ; elle renferme outre les éléments sus-énoncés, une couche musculaire fort développée qui se continue avec celle des tentacules : par contre, le système nerveux est moins développé ; il se termine dans la couche musculaire comme le font les extrémités des cellules coniques d'*Halistemma*.

Pour établir l'identité de structure de la tige et de la vessie, l'auteur demande que l'on suppose la tige distendue latéralement : les muscles, au lieu d'être disposés en série radiaire, formeront une couche unique. Les prolongements des cellules ectodermiques deviendront inutiles, la couche musculaire étant juxtaposée à celle-ci. Mais les cellules tactiles s'enfonçant plus profondément, deviendront des cellules nerveuses, sans perdre leur rapport avec les fibrilles. En effet, l'identité de structure est visible. Pour l'ectoderme de la face supérieure, il faut supposer qu'il a, malgré l'absence de fibres musculaires, sans doute inutiles, conservé sa faculté de produire des éléments nerveux.

Chez la Véléelle, il y a une couche nerveuse sous l'épithélium externe, mais pas de système annulaire comme l'a décrit Claus, aucune concentration. Même chose chez la Porpité, mais les cellules nerveuses sont moins abondantes. Chez *Halistemma* les polypes nourriciers sont portés sur des rameaux qui reproduisent la structure de la tige, dans tous ses détails, et que l'auteur regarde comme des parties trop développées pour avoir pu acquérir une existence indépendante.

FILAMENTS TACTILES

C'est chez *Physophora* que les organes atteignent leur plus haut degré de complexité, tout en rappelant beaucoup la structure de la tige. Korotneff distingue 3 parties, basale, moyenne et terminale, différentes au point de vue histologique.

Partie moyenne. Le squelette donne des prolongements radiaires, revêtus de muscles. Pas de fibres circulaires. L'épithélium est singulier. Il consiste en trois sortes d'éléments : cellules glandulaires, cellules tactiles et éléments ressemblant à des glandes. Les glandes sont grosses, allongées, à noyau placé très bas, remplies de globules très réfringents et de plasma. Les cellules tactiles sont allongées, filiformes, à noyau placé vers le milieu de leur longueur, leur extrémité libre se renfle un peu et porte des poils tactiles (4 ou 5) elle renferme des sphères réfringentes qui lui donnent l'aspect glandulaire. Enfin, les éléments analogues à des glandes, à noyau vers la base, semblent être des cellules glandulaires vraies, qui se sont vidées : ces cellules vides sont plus petites que les pleines, mais plus grosses que les cellules tactiles. L'analogie avec la structure de la tige est complète : les cellules glandulaires correspondent aux cellules ectodermiques simples et les cellules à cils, les cellules tactiles sont très longues dans les filaments par suite du développement considérable qu'ont pris les cellules ectodermiques en se transformant en glandes ; au surplus, les différentes phases du développement du

filament et en particulier de l'ectoderme, démontrent complètement l'homologie des éléments qui viennent d'être comparés.

Extrémité libre. Les glandes sont moins développées, quoique fort allongées et donnent des prolongements centripètes qui vont à la couche musculaire. Les cellules tactiles s'allongent, elles deviennent plus minces encore, et renferment des corps très réfringents, leurs prolongements inférieurs sont en relations avec les fibrilles musculaires, comme toujours. Enfin, il y a des cellules urticantes assez grosses.

La structure de la partie basale est plus simple que celle de la partie médiane, les éléments sont les mêmes, à peu de chose près.

Chez les autres siphonophores, la structure est plus simple, mais analogue : les cellules de l'ectoderme sont moins modifiées, les cellules tactiles et glandulaires sont des cellules musculaires à peine modifiées.

Korotneff ne croit pas que ces organes servent le moins du monde à l'alimentation, ou à l'excrétion : ce sont des organes tactiles.

FILAMENTS PRÉHENSILES

La structure de ces appendices varie considérablement chez les différentes espèces. Quoique M. Korotneff en donne une description fort circonstanciée, nous ne pouvons la résumer ici, par suite du nombre même des détails histologiques qu'il fournit, et par suite de la difficulté qu'il y a à faire comprendre la structure sans le secours de dessins nombreux.

Nous en dirons autant de ce qui traite du Pneumatophore : les différences spécifiques sont si considérables qu'il est impossible de résumer les faits qui sont tous de détail. Il faut les étudier avec les dessins sous les yeux.

Relativement au velum *Halistemma rubrum*, il faut noter la totale absence de système nerveux annulaire.

M. Korotneff termine son travail par quelques considérations sur la théorie récemment proposée par Claus sur le développement cyclique chez les Siphonophores et sur les formes *Monophyes* et *Diphyes*.

Son travail est très intéressant et bien fait, mais se prête si malaisément à l'analyse, que nous sommes obligés de laisser de côté tout ce qui n'est pas susceptible d'être généralisé. Les dessins sont clairs et indispensables à l'intelligence du texte.

Dr Henry de VARIGNY.
