

FORMATION, MATURATION ET MIGRATION DES NÉMATOBLASTES ET DES NÉMATOCYSTES CHEZ LES SIPHONOPHORES.

III. - Maturation des nématoblastes et des nématocystes.

par Danièle CARRÉ

Station Zoologique, C.N.R.S., Université de Paris-VI, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

RÉSUMÉ - L'étude ultrastructurale des cellules urticantes des Siphonophores, depuis leur départ des massifs cnidogènes, jusqu'au terme de leur différenciation dans les tentilles, montre que la notion de maturité nématocystique ne peut pas être définie seulement par rapport au nématocyste, comme c'était le cas jusqu'à présent, mais par rapport à l'unité fonctionnelle nématocyste-nématoblaste.

L'auteur qualifie de mature une cellule urticante ayant acquis ses caractères ultrastructuraux et chimiques définitifs et, par conséquent, capable d'une dévagination contrôlée.

Cet article, qui est la troisième et dernière partie d'un travail sur les nématocystes, est suivi de conclusions générales concernant la formation, la migration et la maturation des cellules urticantes.

SUMMARY - The ultrastructural study of stinging cells of Siphonophora, from the time of their departure from the endogenous clumps until the end of their differentiation in the tentilla, shows that the notion of nematocytic maturity cannot be defined only with reference to the nematocyst (as has been believed until now) but also must take into account the functional unity of the nematocyst-nematoblast relationship.

The author defines as mature a stinging cell which has acquired its definitive ultrastructural and chemical characteristics and is therefore capable of a controlled evagination.

That paper, which is the third and last part of a work on nematocysts, ends with general conclusions concerning the formation, the migration and the maturation of stinging cells.

INTRODUCTION

Les cellules urticantes se différencient dans des massifs cnidogènes, où elles ne sont jamais fonctionnelles, puis émigrent jusqu'à leurs sites d'utilisation. Les stades trouvés dans les foyers cnidogènes sont qualifiés d'immatures par opposition à ceux des tentacules ou des boutons urticants, qui sont qualifiés de matures. La notion de maturité peut donc être définie par la localisation des nématocystes et par leur aptitude à se dévaginer. Toutefois, certains auteurs, en particulier Weill (1934) et Chapman et Tilney (1959) ont objecté que des nématocystes immatures pouvaient être dévaginés. Nous avons vérifié, chez les Siphonophores, qu'il

était en effet possible d'obtenir la dévagation de certains nématocystes pendant leur migration. Mais, dans ce cas, la décharge est une réponse directe du nématocyste à des contraintes physiques extérieures à l'animal et non pas une réponse de l'unité fonctionnelle nématocyste-nématoblaste, comme dans le cas de la dévagation normale d'une cellule urticante achevée.

Burnett (1960) a tenté de préciser, chez l'*Hydre*, la nature de la maturation nématocystique. Selon cet auteur la maturation se produit pendant le transfert des nématocystes de la colonne gastrique vers les extrémités des tentacules ; il pense que, durant cette phase, les transformations morphologiques sont négligeables et que les phéno-

mènes importants concernent la nature chimique du contenu capsulaire qui devient de plus en plus acide.

Dans tous ces travaux et considérations sur la notion de maturité les auteurs se sont toujours préoccupés des nématocystes et ont totalement ignoré les nématoblastes. Nous pensons, au contraire, que le nématocyste forme avec le nématoblaste qui l'a sécrété, une unité fonctionnelle et qu'il est impossible de définir la maturité d'un nématocyste indépendamment du reste de la cellule urticante. Ceci nous a amené à suivre les transformations ultrastructurales des nématocystes et nématoblastes depuis leur départ du bourrelet urticant jusqu'à leur intégration dans une tentille achevée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Siphonophores ont été récoltés dans la rade de Villefranche-sur-Mer. Les filaments pêcheurs étant fréquemment endommagés lors de la récolte des animaux, nous avons surtout travaillé sur des larves obtenues par élevage à partir de fécondations artificielles.

L'étude en microscopie électronique a été faite sur des spécimens fixés à la glutaraldéhyde et au tétr oxyde d'osmium tamponnés, et inclus suivant la méthode de Spurr. Les sections ultrafines, contrastées par l'acétate d'uranyl et le citrate de plomb, ont été observées sur un microscope électronique Hitachi HU 11C.

ULTRASTRUCTURE DES CELLULES URTICANTES PENDANT LA MIGRATION

Avant de quitter le bourrelet urticant les nématoblastes se dédifférencient (Carré D, 1974). Les infrastructures sécrétrices (ergastoplasmme, appareil de Golgi), qui avaient envahi tout le cytoplasme au stade précédent, disparaissent. Si on fait abstraction de la

capsule nématocystique, on peut comparer les cellules urticantes migrantes à des cellules interstitielles. A ce stade, la capsule présente une zone externe claire amorphe et une zone interne sombre. Après une coloration vitale au rouge neutre elle est teintée en rouge orangé ce qui indique une légère basicité du contenu capsulaire. Le tube nématocystique dépourvu d'armature est, soit en fin d'invagination, soit totalement invaginé. Dès le début de sa pénétration vers la capsule, il se plisse sur lui-même suivant trois génératrices et se spiralise. La spiralisisation résulte du fait que l'extrémité ne s'invagine pas de façon rectiligne mais en décrivant des circonvolutions (Carré D, 1972).

Pendant la migration les transformations des nématocystes et des nématoblastes sont peu sensibles. Ceci n'est pas dû au fait que migration et différenciation ne peuvent pas se produire simultanément. Nous avons montré le contraire (Carré D, 1974b), mais que la différenciation est un phénomène lent, durant plusieurs jours, donc peu perceptible pendant les quelques heures que dure la migration. Toutefois, pour les plus grands nématocystes, surtout les mastigophores et les sténotèles, dont l'invagination est terminée avant le début de la migration, on observe, pendant leur trajet dans le filament pêcheur, la formation de l'armature du tube.

MATURATION DANS LA TENTILLE

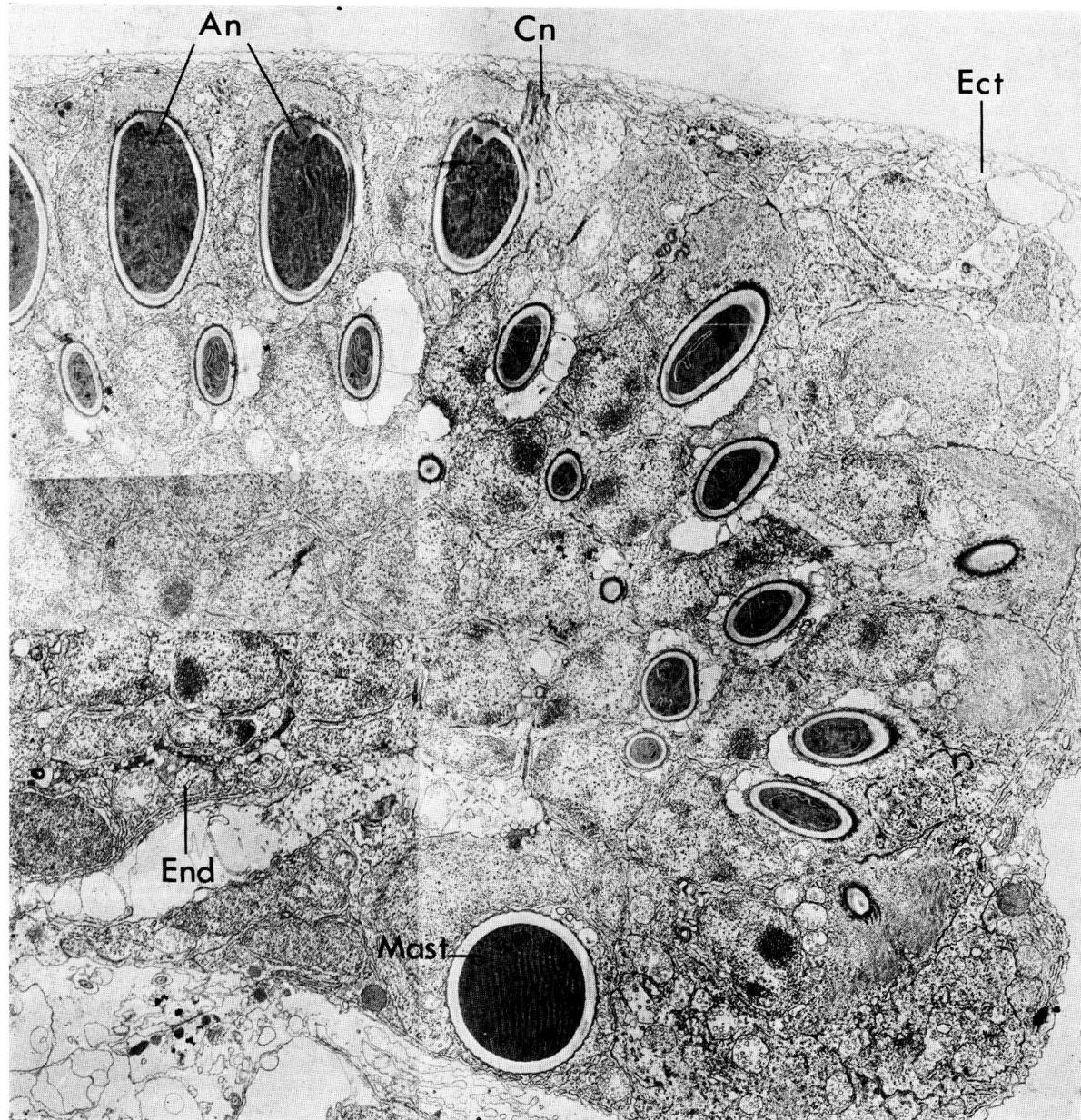
Dans la tentille la capsule et le tube nématocystique acquièrent leurs caractères définitifs, tandis que le nématoblaste se redifférencie pour un nouveau rôle physiologique. Cette phase terminale dure environ une journée.

LE NÉMATOCYSTE. (Pl. I, II, III).

Une coloration au rouge neutre teinte les nématocystes des tentilles fonctionnelles en rouge ce qui traduit le caractère devenu

PLANCHE I

Coupe oblique dans une jeune tentille de *Muggiaeae kochi* (Siphonophore calycophore) après la mise en place de toutes les cellules urticantes. La coupe passe par un mastigophore et par plusieurs rangées d'anisorhizes sectionnées à différents niveaux. $\times 8\,000$.



acide du contenu capsulaire. Cette transformation chimique est également observable en microscopie électronique. Toute la région interne de la capsule qui, dans le bourrelet urticant et les jeunes tentilles était très dense aux électrons (Pl. I et Pl. III, fig. 1), est devenue très claire (Pl. II et Pl. III, fig. 2) ; elle est limitée, vers l'extérieur, par une fine assise sombre et granuleuse au-delà de laquelle on retrouve la zone externe claire déjà décrite dans les premiers stades.

Le tube nématocystique est le seul élément figuré des capsules. Son armature se différencie, ou achève de se différencier dans la tentille (Pl. I à III).

LE NÉMATOBLASTE (Pl. IV).

Dans une tentille, les nématoblastes sont contigus entre eux ; leur pôle interne s'appuie contre la mésoglée, tandis que leur pôle externe est recouvert d'un épithélium très fin formé par l'ectoderme du bourgeon de la tentille (Pl. I). Lorsque tous les nématoblastes d'une tentille ont émigré, on observe la formation de zones de contact spécialisées entre leurs parois latérales. Ce sont d'abord de simples ondulations des membranes qui, par endroit, peuvent devenir très profondes et former un véritable engrenage (Pl. IV, fig. 1 et 2). Au niveau de ces digitations l'espace intercellulaire s'élargit et se remplit d'une substance dense de structure fibreuse et orientée perpendiculairement aux membranes (Pl. IV, fig. 3). Du côté hyaloplasmique, ces digitations sont doublées par des desmosomes ; ce sont des plages denses aux électrons, plaquées contre les membranes, et sur lesquelles convergent de larges faisceaux de tonofilaments. Ces tonofilaments, qui naissent contre la capsule sont un des éléments de l'appareil périnématocystique (dont l'ultrastructure détaillée est étudiée dans une autre publication (Carré D., sous presse).

Chaque nématoblaste différencie vers l'extérieur, un pôle récepteur : l'appareil cnidociliaire. Cet appareil est formé par un flagelle, dont la structure est plus ou moins modifiée

suivant les types de nématocystes, et par une collerette de petites digitations parcourues par des faisceaux de fibrilles périnématocystiques. Au cours de son développement, le cnidocil perfore l'ectoderme recouvrant la tentille et fait saillie à l'extérieur. Des desmosomes septés se différencient entre le cnidocil et l'ectoderme (Pl. IV, fig. 4).

DISCUSSION ET CONCLUSION

On peut définir la différenciation des nématocystes par la formation de la capsule, du tube nématocystique, et par l'invagination de ce tube, et la maturation, par les transformations ultérieures de la cellule urticante. Ceci entraîne que, pour certains nématocystes, la maturation débute dans le bourrelet urticant et que, pour d'autres, qui émigrent avant la fin de l'invagination, la maturation se produit seulement dans le filament pêcheur et la tentille.

Au cours de ce processus, on observe une transformation du contenu nématocystique, qui devient plus acide, et la formation de l'armature du tube.

Simultanément à la maturation des nématocystes, on suit des transformations profondes dans les nématoblastes qui après s'être dédifférenciés morphologiquement avant la migration subissent une nouvelle différenciation les transformant en cellules adaptées à la dévagination contrôlée et coordonnée des nématocystes.

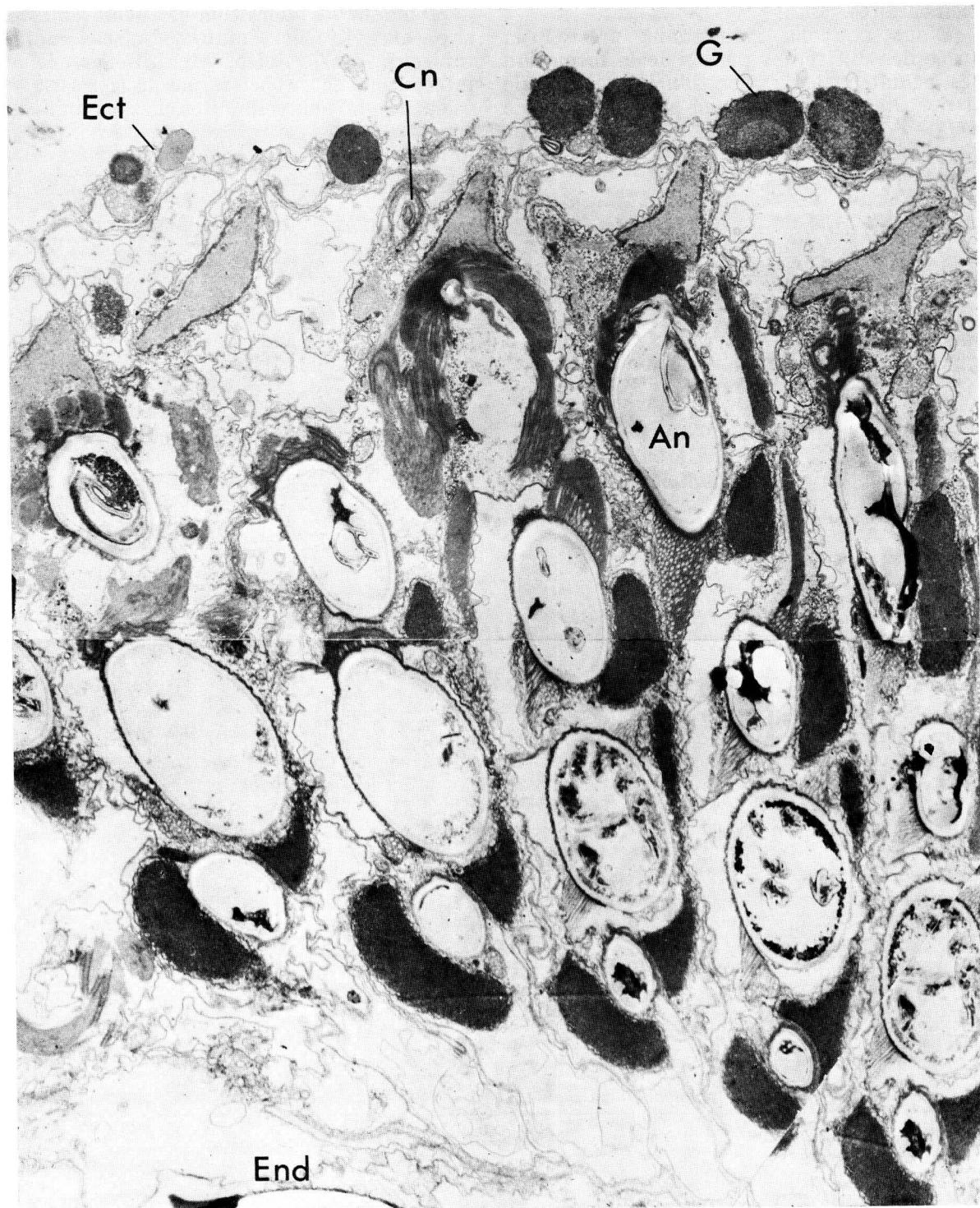
Il semble donc confirmé que la notion de maturité ne peut pas être définie seulement pour le nématocyste, mais pour l'unité fonctionnelle nématocyste-nématoblaste et nous qualifierons de mature une cellule urticante ayant acquis ses caractères ultrastructuraux et chimiques définitifs et donc capable d'une dévagation contrôlée.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Outre les discussions et conclusions qui ont suivi chacun des articles de cette étude

PLANCHE II

Coupe oblique d'une tentille mature de *Muggiaeae kochi*. La coupe sectionne à différents niveaux plusieurs rangées d'anisorhizes. $\times 12\,000$.



(Carré, D., 1974a, b), l'ensemble des résultats permet quelques considérations supplémentaires.

Nous pouvons maintenant préciser la durée des différentes phases de la formation des nématocystes : sécrétion de la capsule et du tube nématocystique par l'appareil de Golgi : 2 à 3 jours ; invagination du tube dans la capsule : 1 à 2 heures ; migration des nématoblastes et de leurs nématocystes du bourrelet urticant vers leur site d'utilisation : quelques heures au maximum ; maturation du nématocyste mis en place : 1 journée. Ceci donne pour l'ensemble du processus une durée de 4 à 5 jours, résultat en accord avec les conclusions de Burnett (1960) et de Zumstein et Tardent (1971).

Une autre remarque concerne la division en trois phases de la cnidogenèse. En fait, il apparaît que la phase dite de « différenciation » et celle de « maturation » font partie d'un même processus qui se déroule de façon continue et qui, à un moment variable et pendant un temps assez court, est doublé par un second phénomène : celui de la migration. Il est clair que la migration peut se produire pendant la différenciation contrairement à ce qui était admis. La confusion vient probablement du fait que la migration est un phénomène rapide pendant lequel la différenciation, processus lent, étalé sur plusieurs jours, progresse peu.

En même temps que la formation des nématocystes nous avons suivi les transformations des nématoblastes. Elles reflètent les trois fonctions différentes et successives de ces cellules. Dans un premier temps les nématoblastes ont essentiellement un rôle sécréteur : sécrétion de la capsule du tube nématocystique. Ceci se traduit, au point de vue ultrastructural par un développement considérable de l'ergastoplasmme et de l'appareil de Golgi (Carré, D., 1972). Au cours de l'invagination du tube nématocystique, ces structures régressent avec la libération de nombreux polysomes qui constituent les

seuls éléments remarquables des nématoblastes migrants.

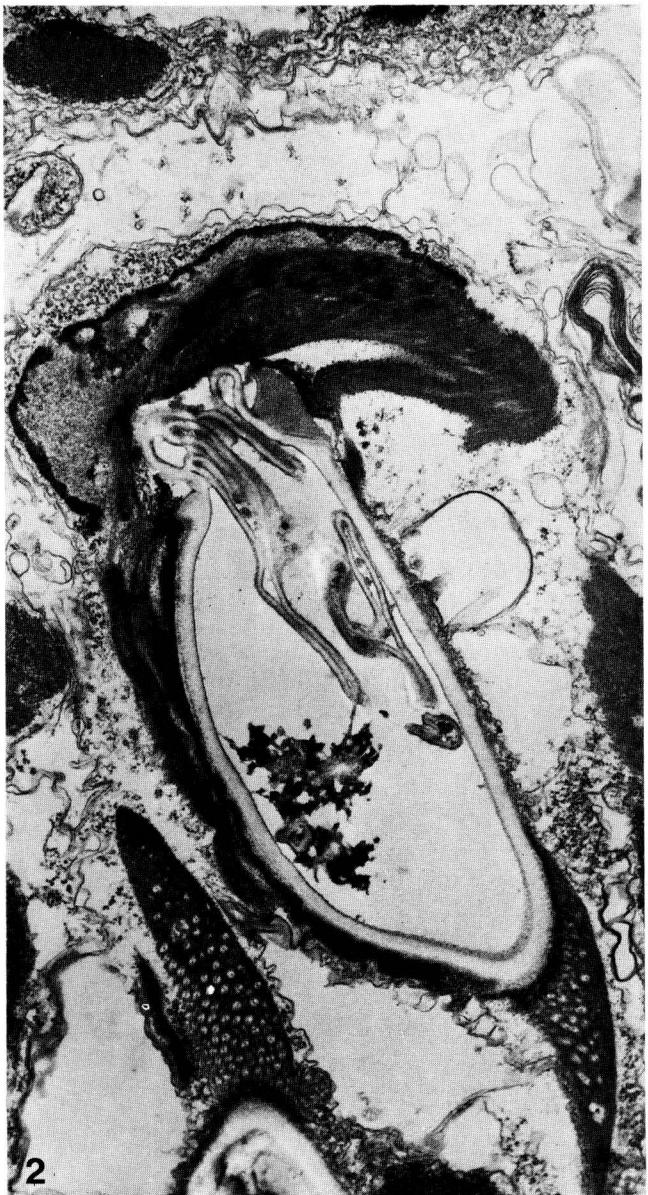
Pendant la migration, les nématoblastes, si on excepte leur nématocyste, sont comparables à des cellules interstitielles. Il est intéressant de rappeler que tous les autres cas de migrations cellulaires chez les Cnidaires concernent justement des cellules interstitielles ou des éléments blastogénétiques dédifférenciés. Une fois la migration terminée les nématoblastes subissent une nouvelle différenciation qui les transforme en cellules adaptées à la dévagination contrôlée et coordonnée des capsules nématocystiques.

L'étude de la cnidogenèse dans son ensemble, depuis la mise en place des clones de nématoblastes, permet de constater qu'il n'existe aucun stade d'attente au cours de la formation d'un nématocyste. A partir du moment où une cellule primordiale du bourrelet urticant se divise, elle forme un clone et l'ensemble des autres phases de la cnidogenèse suivent nécessairement. Nous pensons que dans des conditions normales, la destinée des nématocystes est déjà fixée au moment de leur initiation et que la régulation de la production nématocystique dans le bourrelet urticant des Siphonophores s'effectue très vraisemblablement par la stimulation d'un nombre plus ou moins grand de cellules interstitielles.

Zumstein et Tardent (1971) dans un travail sur la régulation de la cnidogenèse chez l'*Hydre* ont montré que la destruction sélective d'une catégorie de nématocystes (les sténotèles en l'occurrence) entraînait une stimulation de la production des sténotèles mais également un flux augmenté d'isorhizes et de desmonèmes vers les tentacules. Les auteurs pensent que les nouveaux sténotèles sont destinés à remplacer ceux détruits expérimentalement dans les boutons urticants. Ils n'expliquent pas l'augmentation du flux d'isorhizes et de desmonèmes. Nos observations sur les Siphonophores ont montré que, lorsqu'un nématocyste émigre dans une

PLANCHE III

1. Coupe longitudinale d'un anisorhize dans une jeune tentille de *Muggiae kochi*. $\times 12\,000$.
2. Coupe semi-longitudinale d'un anisorhize dans une tentille mature de *Muggiae kochi*. $\times 30\,000$.



tentille, il s'installe dans une ébauche formée par des cellules à caractère embryonnaire, n'adhérant entre elles par aucune zone de contact spécialisée sauf à leur pôle externe, et entre lesquelles le nématocyste peut s'insinuer. Après la mise en place de tous les nématocystes d'une tentille, de véritables engrenages se forment entre les nématoblastes. Si dans une tentille achevée on détruit sélectivement, par un choc électrique par exemple, les sténotèles, on n'obtient jamais la migration de nouveaux sténotèles pour compenser la perte. En effet, une tentille mature n'est plus un organe embryonnaire facilement pénétrable par les nématoblastes ; c'est un organe très architecturé et très différencié dans lequel il est impossible de concevoir, et dans lequel nous n'avons jamais observé, une migration de nouveaux nématocystes. Nous pensons que la destruction sélective d'une catégorie de nématocystes — dans une ou plusieurs tentilles — peut créer deux situations. Ou bien les tentilles sont peu lésées, elles continuent à être fonctionnelles et l'expérience n'a aucun effet sensible sur la production nématocystique. Ou bien elles sont profondément détériorées et, dans ce cas, elles ne sont pas réparées mais remplacées par des tentilles de néoformation à la base du filament pêcheur. Cette deuxième éventualité implique une stimulation de la production de toutes les catégories de nématocystes présentes dans les tentilles et non pas seulement de la catégorie détruite.

La même explication semble pouvoir être proposée chez l'*Hydre* pour interpréter les résultats de Zumstein et Tardent (1971). En effet, les nématocystes des boutons urticants de l'*Hydre* forment avec les cellules environnantes un complexe cnido-musculo-épithélial (Slatterback, 1967) au sein duquel il paraît difficile d'envisager la migration de nouveaux nématocystes.

Il convient de remarquer que les expériences faites chez *Physophora hydrostatica* (Carré, D., 1974b) et consistant à détruire les sténotèles des dactylozoïdes et à suivre l'arrivée de nouveaux sténotèles de remplacement, ne sont pas en contradictions avec les conclusions qui viennent d'être faites. En effet, à l'extrémité de ces dactylozoïdes il n'existe pas de site d'accueil privilégié pour les nématocystes. Lorsque de nouveaux sténotèles arrivent, ils s'insinuent entre les cellules ectodermiques à des emplacements différents des sténotèles précédents. Nous avons du reste vérifié que lorsqu'il existe dans un organe, autre qu'une tentille, des sites particuliers dans lesquels se logent les cellules urticantes, on n'observe jamais le remplacement de ces cellules après leur destruction. C'est le cas, par exemple, des eurytèles microbasiques de l'extrémité des bractées larvaires d'*Agalma elegans* qui sont insérés dans des logettes et ne sont jamais renouvelés.

N.B. — Les observations en microscopie électronique ont été effectuées dans le laboratoire de M. le Professeur Cachon, Faculté des Sciences de Nice.

ABRÉVIATIONS

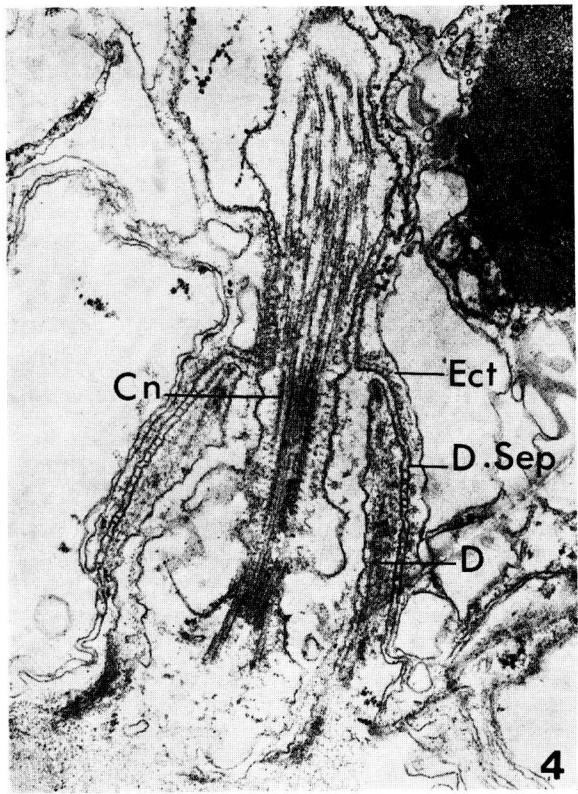
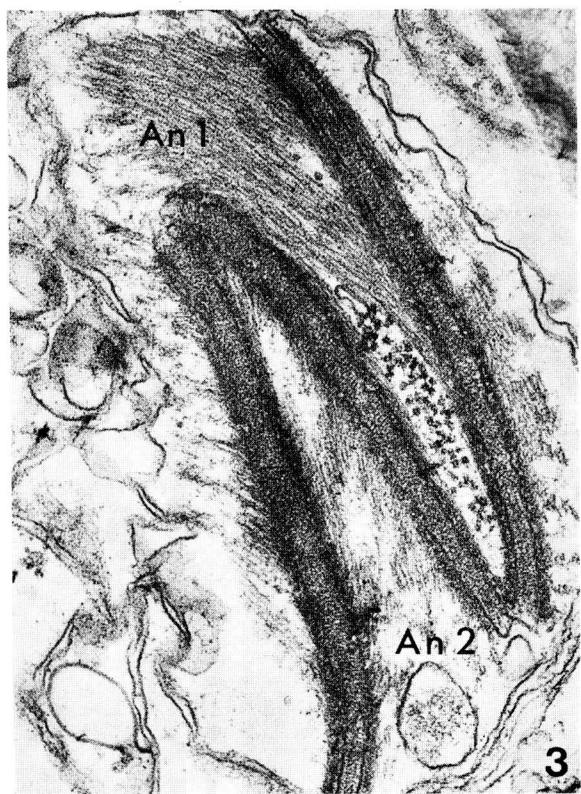
An. : anisorhize ; Cn. : cnidocil ; D. : digitations ; D. Sep. : desmosomes septés ; Ect. : ectoderme ; End. : endoderme ; G. : granules corticaux de la tentille ; Mast. : mastigophore.

BIBLIOGRAPHIE

- BURNETT, A. (1960). — The maturation of nematocysts in *Hydra*. *Ann. Soc. R. Belgique*, **90**, 269-280.
 CARRÉ, D. (1972). — Étude du développement des cnidocystes dans le gastrozoïde de *Muggiaeae kochi* (*Siphonophore calyco-phore*). *C.R. Acad. Sc.*, **275**, 1263-1266.

PLANCHE IV

1. Coupe transversale d'un nématoblaste (anisorhize) dans une jeune tentille de *Muggiaeae kochi* ; les desmosomes internématoblastiques sont en cours de différenciation. $\times 22\,000$.
2. Coupe transversale d'un anisorhize mature, dans une tentille de *Muggiaeae kochi* montrant les engrenages unissant les nématoblastes les uns aux autres. $\times 30\,000$.
3. Détail d'une zone de contact entre deux nématoblastes. $\times 52\,000$.
4. Cnidocil d'un anisorhize de *Muggiaeae kochi* perçant l'ectoderme de la tentille. $\times 30\,000$.



- (1974a). — Formation, migration et maturation des nématoblastes et des nématocystes chez les Siphonophores. I. Mise en évidence et formation des clones de nématocystes. *Ann. Embr. Morph.*, **7**, 205-218.
- (1974b). — Formation, migration et maturation des nématoblastes et des nématocystes chez les Siphonophores. II. Migration. *Ann. Embr. Morph.*, **7**, 221-232.
- CHAPMAN, G. et TILNEY, L. (1959). — Cytological studies of Nematocysts of Hydra. *J. biophys. biochem. cytol.*, **5**, 69-84.
- SLAUTTERBACK, D. (1967). — The cnidoblast Musculoepithelial cell complex in the Tentacles of Hydra. *Z. Zellforsch.*, **79**, 296-318.
- WEILL, R. (1934). — Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. *Trav. statn. zool. Wimereux*, **10-11**, 1-700.
- ZUMSTEIN, A. et TARDENT, P. (1971). — Beitrag zum problem der regulation der nematoctytenproduktion bei *Hydra attenuata*. *Rev. Suisse Zool.*, **78**, 705-714.

Manuscrit reçu le 18 février 1974.