

NOTE SUR LE COMPLEXE NEURAL DU PYROSOME

par

J. GODEAUX

Extrait de

« Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique »
Fasc. I — Tome LXXXIV — 1953

NOTE SUR LE COMPLEXE NEURAL DU PYROSOME

par

J. GODEAUX

Depuis la description anatomique du Pyrosome par SAVIGNY (1816), plusieurs auteurs se sont occupés du système nerveux de cet animal. Dans cette note où nous ne nous occuperons que du système nerveux du blastozoïde adulte, nous négligerons les références bibliographiques se rapportant à l'étude de la blastogenèse.

La première figure d'ensemble du système nerveux a été donnée par C. VOGT (1854) ; il en représente la couche pigmentaire et certains nerfs. Mais nous devons attendre 1862, avec le travail de T. HUXLEY, pour obtenir la première description un peu poussée de l'organe. HUXLEY a reconnu le ganglion et ses nerfs principaux, le sac cilié (canal vibratile) et un tubercule ventral (la glande neurale) et voit dans la couche pigmentaire un amas d'otolithes. JOLIET (188) a décrit les huit nerfs de *Pyrosoma giganteum* ⁽¹⁾, mais sa description est restée incomplète, notamment en ce qui concerne les nerfs latéraux. LAHILLE (1888-1890) considère que le système nerveux est formé de deux ganglions accolés, l'un antérieur et cérébroïde, l'autre postérieur et viscéral d'où émergent respectivement trois et deux nerfs. SEELIGER (1895), dans sa monographie des Pyrosomes de la « Plankton Expedition », confirme les descriptions de ses prédécesseurs, notamment de JOLIET. Son matériel, mal fixé, ne s'est guère prêté à l'étude histologique. La description de METCALF (1900) portant sur un spécimen de *P. giganteum* (?) mal fixé ne nous apprend rien de particulier.

L'étude du système nerveux de diverses espèces de Pyrosomes a été reprise par NEUMANN et ses résultats sont résumés dans sa monographie de 1935. Il a reconnu huit nerfs, antérieurs, postérieurs et latéraux, innervant respectivement les deux siphons et la paroi du corps. Au point de vue microscopique, le ganglion est formé d'une couche de cellules périphériques entourant un

(1) Actuellement dénommé *Pyrosoma atlanticum* PÉRON.

amas de fibres (*Punktsubstanz*) divisé en deux par une cloison cellulaire verticale. Le bord postérieur est marqué par une cupule pigmentaire, sous laquelle se trouve la glanse neurale, en relation avec le canal vibratile d'une part et un prolongement postérieur d'autre part. Les deux représentations de coupes de ganglion publiées par NEUMANN sont devenues classiques, mais paraissent malheureusement fort schématiques.

Cette note se rapporte au système nerveux de *Pyrosoma atlanticum* Péron qui est relativement peu connu. Le matériel a été recueilli l'hiver dernier à la Station Zoologique de Villefranche s/Mer. Nos observations ont été faites soit sur un matériel fixé, soit spécimens vivants. Les coupes (5 à 10 μ) ont été exécutées après fixation au formol, au mélange formol-acide osmique et au liquide de Bouin et enchâssement à la paraffine. Les colorations ont été faites à l'hématoxyline ferrique/éosine et à l'hémalun acide/éosine.

Nos recherches ont porté sur le nombre et la disposition des racines nerveuses, la structure de l'ocelle, la nature du pigment de cet organe et les propriétés de la glande neurale.

Le système nerveux central du Pyrosome se présente comme une masse renflée, ovoïde, inclinée sur la ligne médio-dorsale, non loin et au dessus du siphon buccal. Ses dimensions approximatives sont les suivantes : longueur : 100 microns, largeur : 75 microns, hauteur : 70 microns, dimensions qui sont atteintes dès avant que le blastozoïde devienne fonctionnel.

On peut distinguer, sur simple examen, différentes régions : 1. la région dorsale, de loin la plus volumineuse, ou ganglion proprement dit, d'où émergent plusieurs racines nerveuses ; 2. le bord ventro-postérieur, pigmenté, délimitant la région de l'ocelle ; 3. la région ventrale marquée par le renflement de la glande neurale, le canal et l'organe vibratiles et le cordon plein postérieur, appliqué contre l'ocelle.

Examinons plus en détail les différentes régions :

1. *Le ganglion « in toto ».*

Les divers groupes de nerfs sont les suivants :

a) Au bord antérieur du ganglion et latéralement, en avant du plan de l'organe vibratile, émerge de chaque côté un groupe de trois racines qui s'écartent aussitôt et se dirigent vers le siphon buccal. Leur trajet est le suivant :

Le nerf 1, le plus dorsal, court sur la paroi dorso-latérale du siphon et, se bifurquant peu avant le sphincter, en innerve la

région placée scinde nerf 4 l'orga en de bucca

Cha quant symét voire entre région JOLIET

b) répon férent

Le nerveu repli Ensuit peu pr descen et d'a stigma la plus son b mais à

Le vers la et se

Le la par s'acco langue rallèle pas en cloca

c) térieur nerfs hémat

région dorsale. *Le nerf 2*, médian, se dirige vers la région placée à demi-hauteur du siphon. *Le nerf 3*, plus important, se scinde avant sa sortie du ganglion et émet un petit filet, *le nerf 4*, qui court en avant de l'arc péricoronal et se perd dans l'organe lumineux. Plus loin, à mi-parcours, le nerf 3 se divise en deux filets qui innervent la région inférieure du sphincter buccal et notamment la région du tentacule.

Chaque groupe de ces racines antérieures innerve par conséquent une moitié du siphon antérieur. Il est à signaler que la symétrie n'existe guère et que la division en filets secondaires, voire le nombre de racines, peut présenter des différences nettes entre les deux côtés d'un même ganglion, notamment dans la région antérieure. Cette particularité a été observée jadis par JOLIET et SEELIGER.

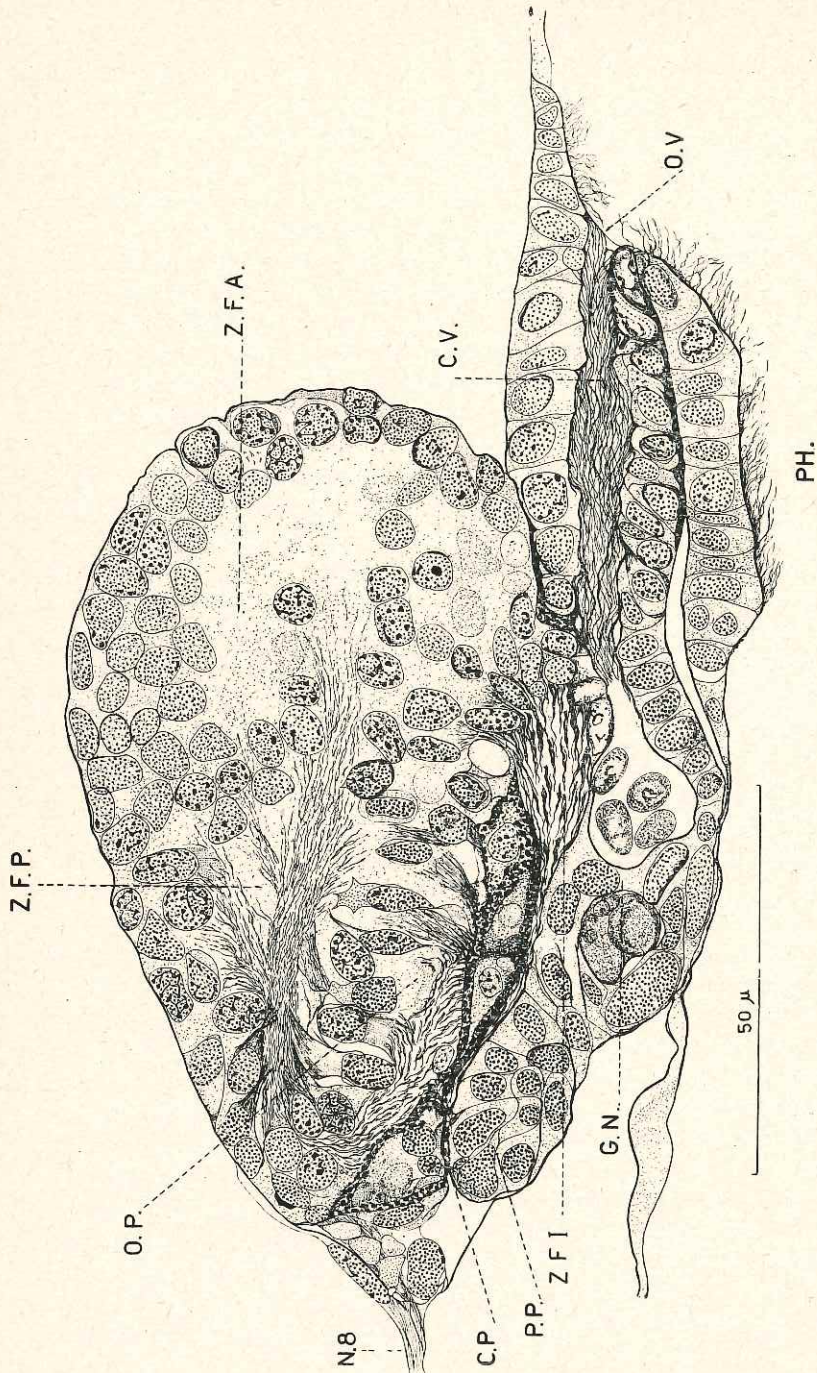
b) Du flanc du ganglion et à mi-hauteur partent trois racines répondant aux nerfs 5, 6 et 7; elles sont d'importances différentes.

Le nerf 5 donne naissance peu après sa sortie, à un filet nerveux très fin qui se dirige ventralement passant entre le repli coronaire et le bord antérieur de la corbeille branchiale. Ensuite, le nerf 5 passe latéralement à la paroi branchiale, à peu près à hauteur du 3-4ième stigmate et par un trajet sinueux, descend obliquement de la région dorsale vers la région ventrale et d'avant vers l'arrière, atteint la ligne latérale vers le 10ième stigmate et se bifurque vers l'extrémité de la corbeille branchiale; la plus grosse des deux branches entre dans le muscle cloacal par son bord ventral, la seconde atteignant également ce muscle, mais à peu près au 1/4 de sa hauteur.

Le nerf 6, très fin, se dirige également par un trajet sinueux vers la corbeille branchiale qu'il atteint vers le 7-8ième stigmate et se ramifie dans la paroi de la cavité péribranchiale.

Le nerf 7 sort un peu en arrière du nerf 6 et se dirige vers la partie postérieure du corps, le long de la face dorsale. Ce nerf s'accole, sans cependant s'y fondre, entre les 2ième et 3ième languettes dorsales au nerf 8 dont le trajet est sensiblement parallèle dans cette région. La fonction du nerf 7 ne nous est pas encore connue mais il est probable qu'il innerve le sphincter cloacal comme chez les autres espèces de Pyrosomes (NEUMANN).

c) *Les nerfs 8* sortent d'un amas cellulaire, à l'extrémité postérieure et dorsale du ganglion. Ils sont plus apparents que les nerfs 7 et l'on parvient à les suivre au travers des organes hématopoiétiques. Une branche, externe, se termine au bord



supé
Une
dess
corre
seuls
sales
To
passa
rami

2. L

L'
mieu
dispo
le po
ficiel
deux
nous
1 à 2
sépa
dant
cepe
phra
de c

Le
leux
tout
de c
gulie
peut
vers
voir

Fig.
ticum
C.P.
G.N.
récep
ryng
zone

supérieur du muscle cloacal après départ d'un filet vers l'estomac. Une autre branche, interne, rejoint la branche symétrique au dessus de l'œsophage, au niveau d'une masse cellulaire qui correspond au vaisseau tunical impair. Les nerfs 8 sont les seuls que l'on peut suivre facilement sur les coupes transversales d'un blastozoïde.

Tous ces nerfs s'amenuisent au fur et à mesure de leur passage dans les tissus, ce qui s'explique évidemment par leur ramification.

2. Le ganglion en coupes microscopiques (fig. 1 et 2).

L'examen du ganglion après coloration et éclaircissement, ou mieux des coupes sériées montre que les cellules nerveuses sont disposées en une couche de 1 à 3 cellules d'épaisseur sur tout le pourtour de l'organe, immédiatement sous la membrane superficielle anhyste, sauf sur le bord postérieur, où elles dessinent deux concavités dirigées vers l'extérieur et à propos desquelles nous reviendrons plus loin. En outre, une sorte de diaphragme, de 1 à 2 cellules d'épaisseur et à peu près vertical, divise le ganglion, séparant la substance fibrillaire centrale en deux régions, répondant aux deux ganglions de LAHILLE. Ces deux régions sont cependant unies par des ponts de fibres qui traversent le diaphragme entre les cellules. Elles sont à peu près dépourvues de cellules.

Les cellules ganglionnaires ont un protoplasme finement granuleux, peu colorable, à contours peu visibles et l'on observe surtout le noyau, volumineux, arrondi ou ovalaire (d'environ 6 μ de diamètre), chargé de poussière chromatique en réseau irrégulier et de 1 ou 2 gros nucléoles. Dans les cas favorables, on peut voir plusieurs prolongements dont certains sont dirigés vers le centre de la substance fibrillaire qui en général ne laisse voir aucune orientation privilégiée des fibres, sauf aux points

Fig. 1. Coupe sagittale légèrement oblique d'un ganglion de *Pyrosoma atlanticum* montrant les diverses régions du complexe.

C.P. : cupule pigmentaire ; C.V. : canal vibratile ou canal de la glande ; G.N. : glande neurale ; N.8 : départ du 8ième nerf ; O.P. : organe photorécepteur ; O.V. : organe vibratile (entonnoir vibratile) ; Ph : cavité pharyngienne ; P.P. : prolongement cellulaire postérieur de la glande ; Z.F.A. zone fibrillaire antérieure ; Z.F.I. zone fibrillaire inférieure ; Z.F.P. : zone fibrillaire postérieure.

d'émergence des racines. A ces endroits, les fibres se faufilent en nappes entre les cellules nerveuses périphériques et s'arrangent en nerfs après la sortie; du côté interne, il est souvent possible de les suivre sur une grande distance et d'observer les interconnexions des diverses racines, par exemple, des nerfs antérieurs ou de ceux-ci et des racines latérales (fig. 2).

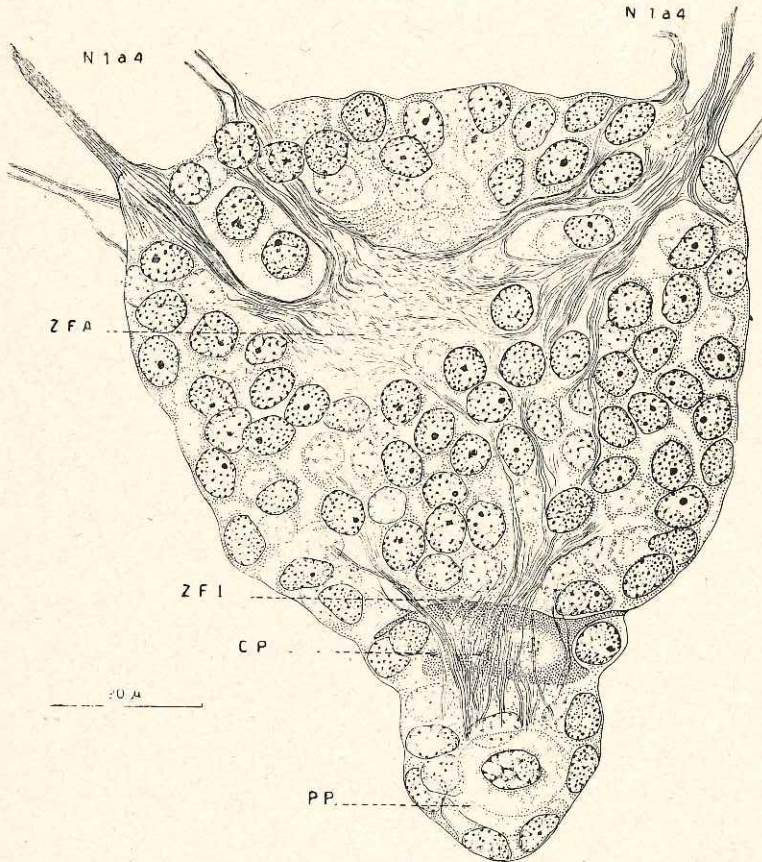


Fig. 2. Coupe frontale dans la région inférieure du ganglion montrant, à droite et à gauche, le départ des diverses racines nerveuses (N_1 à N_4), innervant la région antérieure du blastozoïde, et leurs interconnexions. La coupe passe tangentiellement au bord antérieur de la cupule pigmentaire (C.P.) dont on voit 2 cellules, par le réseau de fibres (Z.F.I.) qui contourne l'ocelle et par le prolongement postérieur de la glande neurale (P.P.). Elle montre aussi les relations entre ce réseau et la substance fibrillaire antérieure (Z.F.A.).

Deu
racines
des ne
forman
part, t
laire a
vers le
mentar
fibres
ment
ment c

Nou
laire
fibrilla

L'un
dian,
périga
de fib
antérie
ce der
fibrilla
interne

L'au
en for
vers la
organe
une se
même
qui s'é
qui vie
pas la
prolon
la sur
fibres,
une pr
contre
contou

3. L'oc

Le p
core in
sphéro

Deux autres observations ont pu être faites à propos de ces racines. Elles sont en effet dépourvues de cellules, sauf celles des nerfs 8 qui présentent de multiples cellules à noyau allongé formant un amas volumineux en arrière du ganglion. D'autre part, tous les nerfs, sauf les nerfs 8 émergent de la zone fibrillaire antérieure; les nerfs 8 émergent de la zone postérieure, vers le dos et l'arrière du ganglion, en contournant l'organe pigmentaire. Il est possible toutefois de suivre certaines de leurs fibres jusque dans la zone fibrillaire antérieure. Les nerfs 8 forment derrière le ganglion une sorte de chiasma par croisement de leurs fibres.

Nous devons maintenant considérer les deux couches cellulaires de forme concave qui sont en relation avec deux zones fibrillaires un peu différentes.

L'une, la plus ventrale, placée à la base du diaphragme médian, délimite un espace ouvert vers le bas — la membrane périganglionnaire est interrompue — et d'où sort un gros paquet de fibres parallèles qui passent entre les deux prolongements antérieurs de l'organe pigmentaire et se glissent ensuite entre ce dernier et la glande (fig. 2). La fonction de cette couche fibrillaire reste inconnue. Cette couche se prolonge du côté interne par deux racines, dans la zone fibrillaire antérieure.

L'autre région concave coiffe l'organe pigmentaire lui aussi en forme de cupule, ouverte largement vers l'avant, c'est-à-dire vers la périphérie de la colonie. Cet organe est sans doute un organe photo-sensible, un ocelle. Les cellules rétiniennes forment une seule assise, bien que les noyaux ne soient pas tous à la même hauteur. Les protoplasmes présentent une sorte de pointe qui s'étale en un gros pinceau de fibres relativement courtes qui viennent buter contre la couche pigmentaire et ne semblent pas la traverser. Du côté interne, les cellules présentent des prolongements qui plongent dans la substance fibrillaire. Toute la surface interne de l'ocelle est ainsi tapissée de touffes de fibres, que l'on peut supposer sensorielles. On pourrait attribuer une propriété analogue aux fibres du plexus qui vient s'appliquer contre la face externe de l'organe pigmentaire après l'avoir contourné.

3. L'ocelle.

Le pigment rouge orangé qui est localisé dans l'ocelle est encore inconnu chimiquement. Il est formé de petits granules sphéroïdes d'environ 0.5 à 1 μ de diamètre, plongés dans le

protoplasme des cellules pigmentaires très aplaties qui délimitent l'organe. Les noyaux des cellules s'aperçoivent difficilement. Les granules, non biréfringents, sont insolubles dans les solvants des graisses, sont détruits par les bases et les acides, sont décolorés par les oxydants en milieu neutre, réduisent le ferri-cyanure ferrique (CHÈVREMONT et FRÉDÉRIC) et sont osmioréducteurs et argentaffines, sur pièces « *in toto* » et sur coupes. Les tests à l'iode et à l'acide sulfurique (caroténoïdes) et au bleu de Nil et soudan noir (chromolipoïdes) restent négatifs. L'acide osmique est un excellent fixateur, alors que le formol et les fixateurs picriqués détruisent les granules. La solubilité du pigment dans les acides laisse à penser qu'il s'agit d'une mélanine atypique. Nous avons également observé la présence d'une tyrosinase chez les Pyrosomes. Le pigment des taches pigmentaires irrégulières visibles sur les viscères se comporte comme celui des granules pigmentaires de l'ocelle.

4. La glande neurale et ses dépendances.

Le tube de la glande est légèrement incurvé vers le bas du côté antérieur ; il s'ouvre dans le pharynx par l'organe vibratile logé dans l'angle des deux arcs péricoronaux.

L'organe vibratile est formé de cellules cubiques portant une forte brosse de cils, d'une longueur à peine aussi grande que la hauteur du corps cellulaire qui les porte.

Les cellules qui bordent le canal de la glande ont un aspect fort semblable à celui des cellules de l'organe vibratile ; elles sont cependant un peu plus hautes et présentent un volumineux noyau ovalaire et un protoplasme peu colorable. Chacune de ces cellules porte une touffe de longs cils dirigés vers le fond du canal et la glande, qui battent énergiquement sur le vivant et toujours dans le même sens. On distingue les racines ciliaires à côté du noyau. Ces cils disparaissent au niveau de la soudure du canal au ganglion. Le canal a en général une section circulaire et constante, de l'ordre d'une quinzaine de microns au plus de diamètre. La paroi dorsale du canal rencontre la masse fibrillaire inférieure qui contourne l'ocelle. Elle se continue à cet endroit sur les parois inférieure et latérales du ganglion, ménageant dorsalement un espace par où passent les fibres. La paroi ventrale du canal se continue dans l'épithélium de la glande qui est donc ouverte du côté dorsal. La glande, à son tour, se continue dans le cordon plein, épais de plusieurs rangs

de ce
bres
veme
glion.
recte
noya
La
tique.
prop
marq
prop
corn
carmi
heure
les s
gros
(sépi
les ap
lacion
cytos
le co
grain
subst
certa
bres
rejeté

Le
la str
gane
teur
coup
orga

No
pour
Villev
seils

de cellules, qui se place contre l'ocelle, en enveloppant les fibres nerveuses. La glande forme une sorte de tubercule, relativement peu volumineux (40μ de diamètre) par rapport au ganglion. Sa structure est lacunaire ; sa lumière est en relation directe avec celle du canal cilié. Ses cellules présentent un gros noyau clair et un protoplasme peu colorable, éosinophile.

La fonction de la glande neurale est restée longtemps énigmatique. Chez les Ascidiacés, PÉRÈS (1943) lui a découvert des propriétés phagocytaires pour les éléments sanguins, surtout marqués chez les formes les plus inférieures. De semblables propriétés se retrouvent chez les Pyrosomes. Des fragments de cormus immergés dans des suspensions de sépia, de poudre de carmin ou de saccharate de fer ont montré, après quelques heures, une accumulation de granules dans la glande. Ces granules sont toujours d'un diamètre inférieur au micron. Les plus gros (carmin, saccharate) s'accolent aux cellules ; les plus fins (sépia) sont phagocytés parfois en telle quantité que les cellules apparaissent comme des taches noires ; il n'y a pas accumulation en certaines régions privilégiées des cellules. La phagocytose fait défaut dans la région dorsale de la glande, dans le cordon postérieur, dans le canal vibratile par où entrent les grains. On doit donc admettre l'accessibilité de la glande aux substances de taille réduite captées par le siphon buccal. Dans certains spécimens, nous avons aussi retrouvé les grains sombres volumineux répondant aux cellules pycnotiques par PÉRÈS et rejetées vraisemblablement par l'épithélium glandulaire (fig. 1).

CONCLUSIONS

Le système nerveux du *Pyrosoma atlanticum* Péron a donc la structure typique des systèmes nerveux des Pyrosomes. L'organe pigmentaire est vraisemblablement un organe photorécepteur pourvu de cellules rétiniennees ; le pigment présente beaucoup d'analogies avec les mélanines. La glande neurale est un organe phagocytaire.

Nous exprimons nos plus vifs remerciements à M. le Prof. G. TRÉGOUBOFF pour l'aimable accueil qu'il nous a réservé à la Station Zoologique de Villefranche s/Mer et à M. M. les Prof. BRIEN et DUBUISSON pour les conseils et les marques d'intérêt qu'ils nous ont prodigués.

Station Zoologique de Villefranche s/Mer (France)
Laboratoire de Biologie générale, Université de Liège (Belgique)

BIBLIOGRAPHIE

- 1948 — P. BRIEN. Thaliacés in *Traité de Zoologie* par P. P. Grassé. II, 756-868 (Bibliographie).
- 1943 — CHÈVREMONT et J. FRÉDÉRIC. *Arch. Biologie*. 54, 589.
- 1862 — TH. HUXLEY. *Transact. Linnean Soc. London*. 23, 193-240.
- 1888 — L. JOLIET. *Études anatomiques et embryogéniques sur le Pyrosoma giganteum*. Paris, 112 p.
- 1888 — F. LAHILLE. *Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse*, 3 p.
- 1890 — F. LAHILLE. *Recherches sur les Tuniciers des Côtes de France*. Toulouse, 328 p.
- 1953 — L. LISON. *Histochimie et Cytochimie animales. Principes et Méthodes*. 2de Edit. Paris. Gauthier Villars, 607 p.
- 1900 — METCALF. *Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontog.)* 13, 495-602.
- 1935 — G. NEUMANN. *Tunicata in Hdb. d. Zoologie Kükenthal u. Krumbach*, 5, fasc. 3-4, 226-323 (Bibliographie).
- 1943 — J. M. PÉRÈS. *Ann. Inst. Océanogr.*, 21, 230-359 (Bibliographie).
- 1895 — O. SEELIGER. *Ergebn. d. Plankton Expedition*. 2. E.b., 95 p.
- 1854 — C. VOGT. *Mémoires de l'Institut Nat. Genève*. 2, 102 p.