

Travaux français pour l'enseignement
de la Biologie (H.F.A.S.) - Actes de 44^e Congrès
(Bouillon 1975)

13 04

RECHERCHES ULTRASTRUCTURALES CHEZ LES TUNICIERS.

Jean CODEAUX

Laboratoire de Biologie marine
Université de Liège.

Comme tous les Embranchements zoologiques, les Tuniciers ont connu des heures de gloire entrecoupées de périodes d'éclipse et de dédain.

1865 fut une date importante. Non pas qu'auparavant ne soit paru aucun travail de valeur, puisque, dans la seule littérature d'expression française, nous relevons les noms de Cuvier, Lamarck, Ducrotay de Blainville, Peron, Lesueur, J.C. de Savigny, Milne Edwards, etc. sans oublier le poète d'origine française, émigré à la révolution, Adalbert de Chamisso, qui décrivit la métagénèse chez *Salpa aspera*, découverte qui eut peut-être autant de retentissement que les aventures de Peter Schlemihl. C'est en 1865 que les conclusions de Kowalevsky portèrent un coup de grâce à la théorie faisant des Tuniciers des Mollusques acéphales. Ce mémoire fut à l'origine d'une série de recherches d'embryologie et d'anatomie comparées où s'illustra l'école de Liège, avec Ed. Van Beneden et ses élèves Ch. Julin, M. de Sélys-Longchamps, D. Damas. A la même époque, Chabry (1887), avec ses recherches de mérotomie sur l'oeuf d'*Ascididella aspersa*, fonda l'embryologie expérimentale. Ce genre d'investigations fut repris plus tard, de façon brillante, par E.C. Conklin (1905, 1911).

Cette période d'intérêt intense, comme en témoigne une littérature abondante, se termina avec la première guerre. L'éclipse persista durant la période qui sépara les deux guerres, hormis quelques travaux de systématique, de faunistique et de synthèse. Qu'il nous soit cependant permis de rendre hommage à la mémoire de deux de nos maîtres trop tôt disparus, Paul Erién et Albert Dalcq, en évoquant leurs brillantes

recherches au cours de cette période : celles du premier sur la blastogénèse des Tuniciers, ont largement contribué à la compréhension de l'Embranchement, celles du second sur l'organisation de l'oeuf vierge et fécondé d'*Ascididella* ont éclairé les mécanismes de régulation après mérogonie.

Après la guerre mondiale, les Tuniciers, les embryons comme les adultes, connaissent un regain d'attention. Au cours des deux dernières décennies, l'emploi du microscope électronique et du microscope à balayage, parfois couplé aux méthodes histochimiques et biochimiques, s'est imposé en Ascidiologie.

L'embryon des Tuniciers est sans conteste possible apparenté aux Chordés. Au cours de la métamorphose, les remaniements sont d'une telle ampleur qu'il résulte un véritable divorce entre l'embryon et l'adulte. Chez le têtard, la différenciation des organes est limitée : elle intéresse les papilles adhésives et les organes des sens dans le céphalotéron, la musculature dans la queue.

L'organisation des gamètes et des cellules folliculaires enveloppant les oocytes, les premiers stades de la segmentation ont été soigneusement décrits par V. Mancuso, W. Siang Hsu, R.G. Kessel, H. Ursprung et leurs collaborateurs.

Les papilles adhésives de la Claveline (Codeaux, inédit) sont constituées de hautes cellules coniques à zone apicale bourrée de grains de la substance assurant la fixation avant la métamorphose. La structure de l'organe a été étudiée également chez *Diplosoma listerianum* (D.J.W. Lane).

Les organes des sens du têtard, l'ocelle, le statocyste (chargé de grains de mélanine) et un récepteur (hydrostatique ? formé d'un amas de tubules anastomosés) ont été étudiés par N. Dilly, R.M. Eakin et A. Kuda, S.N. Barnes. Le photorécepteur est du type ciliaire : le collet supporte de nombreuses membranes sensibles; il est en contact au pôle avec les neurones. Ces recherches prouvent que le système nerveux de l'embryon est plus évolué qu'on le supposait.

La musculature caudale est constituée par deux couches de cellules à myofibrilles striées flanquant l'axe chordal.

La structure de la queue est remarquablement constante dans l'ensemble des Ascidiacés. La fibre a conservé une structure peu évoluée. Le noyau, unique, central, siège avec de gros granules vitellins, dans une plage claire. Les myofibrilles (jusqu'à 30 par cellule) occupent la couche corticale et sur leur face interne se pressent des mitochondries particulièrement nombreuses, allongées et mêlées à de nombreux grains de glycogène. La myofibrille est composée de sarcomères où se retrouvent les subdivisions classiques du muscle strié de Vertébré : disques A et I, strie H, zones M et N, avec les épais filaments de myosine et les fins filaments d'actine et de tropomyosine. Chaque ligne Z est reliée à la membrane cellulaire en une zone un peu plus opaque aux électrons. Le réticulum sarcoplasmique est superficiel et peu développé. Les cellules sont indépendantes les unes des autres et ne constituent pas un syncytium, contrairement à l'opinion de C. Grava (1921); la séparation est marquée par une membrane double avec interposition de matériel extracellulaire (formation décrite sous le nom de disque intercalaire) finement granuleux. Les membranes cellulaires sont visibles tout le long des faces de contact de deux cellules voisines. Toutefois les myofibrilles s'affrontent de part et d'autre du disque intercalaire, dispositif assurant une continuité fonctionnelle. La zone d'attachement de la myofibrille à la membrane répond à une ligne Z. A fort grossissement (x 100.000), certaines images plaident en faveur d'une structure fibrillaire du matériel extracellulaire interposé (I. Pucci Minafra, L.C. Castellani et al., S. Schiaffino et al., J. Godeaux, obs. inédites).

Chez les Appendiculaires, les myofibrilles sont disposées de façon asymétrique : elles occupent la zone profonde de la cellule, les mitochondries, le noyau (unique) et le myoplasme la zone superficielle (R. Olsson, D. Bogoraz et O. Tuzet, P. Flood). La musculature cardiopéricardique de l'Ascidie adulte, également striée, offre une disposition similaire ; la cellule n'a que quelques myofibrilles près de la cavité cardiaque (M. Kriebel, M. Kalk) et les mitochondries sont peu nombreuses. Une *zonula adhaerens* est visible au niveau d'affrontement des myofibrilles.

La cholinestérase a été mise en évidence dans les cellules musculaires des Ascidiés, dans les cellules musculaires et le système nerveux des Appendiculaires (M. Durante). Des jonctions myoneurales, riches en microvésicules (type cholinergique ?) ont été découvertes chez les Appendiculaires (Flood); des formations vésiculaires similaires ont été trouvées chez le têtard d'Ascidie (I. Pucci-Minafra, A. Tannenbaum et J. Rosenbluth).

Les Tuniciers adultes (Tunicata) doivent leur nom à Lamarck (1816); en effet, leur revêtement, quoique n'étant pas de texture uniforme, est très caractéristique. Outre des cellules immigrées et des lacunes sanguines, on y trouve une substance ternaire, la tunicine (cellulose ?) de nature polysaccharidique, parfois amorphe (Thaliacés, Ascidiés aplousobranches et phlébobranches inférieures), parfois très ferme (*Phallusia mammillata*), très organisée (*Halocynthia papillosa*), des mucopolysaccharides acides (enveloppant les fibres de tunicine) et des protéines (scléroprotéines ?) très résistantes et composant la majeure partie de la cuticule, qui développe parfois des reliefs bien visibles au microscope à balayage (*Pyura tessellata*, *Halocynthia papillosa*). Les protéines extraites de la tunique de représentants des 3 Classes d'Ascidiés (*Clavelina lepadiformis*, *Ascidisella aspersa*, *Halocynthia papillosa*) ont des compositions relatives en acides aminés similaires (M.F. Voss-Foucart, inédit - voir aussi M.J. Smith et P.A. Dehnel). La composition en acides aminés de la protéine diffère de celle du collagène par une teneur nettement plus faible en glycine et de celle de la kératine (laine) par une absence presque complète de la cystine.

La tunique est caractéristique de l'Embranchement, elle a un rôle de protection et de soutien en général et sert de milieu nourricier pour les stolons et bourgeons des formes blastogénétiques (Aplousobranches, Pyrosomes). A nouveau, les Appendiculaires se singularisent : la logette, élaborée par les oikoplastes (polyplœides) du trouc, est un organe de capture très élaboré (R. Fenaux).

Chez les adultes, la face ventrale du pharynx est occupée par l'endostyle, gouctière ciliée et glandulaire dont la structure présente de grandes variations d'une classe à l'autre ou

au sein d'une même classe. La variation se marque au niveau du nombre et de la disposition des bandelettes ciliées et glandulaires (9 différentes ont été signalées) et du nombre de cellules composant ces bandelettes. L'endostyle de l'Appendiculaire comprend par bandelette, un très petit nombre de cellules : il y a une seule paire de grosses cellules glandulaires, sans doute polyploïdes. Chez les Ascidiacés et les Thaliacés, l'endostyle comprend toujours plusieurs cellules par bandelette. La bandelette ciliée médiane est constituée de plusieurs cellules (3 chez la Moigule) longuement flagellées, riches en grains de glycogène, en microtubules et en microfilaments. Les autres zones ciliées offrent l'aspect d'un épithélium pseudostratifié et sont formées de cellules de type choanocytaire, dont le long flagelle est entouré d'un cercle de microvillosités (cf. Spongiaires). Les deux bandelettes glandulaires inférieure et moyenne se caractérisent par le développement et l'extrême régularité du réticulum endoplasmique, évoquant celui d'un pancréas exocrine, trop important pour des cellules secrétant uniquement du mucus. Le noyau, volumineux et rejeté à la base, est sans doute polyploïde. La disposition des cellules en bulbe d'oignon est caractéristique. La bandelette glandulaire supérieure, absente chez les Dolioles, paraît avoir une activité mucipare : son réticulum est moins développé et surtout moins ordonné. (J. Godeaux et H. Firket, Cl. Lévi et A. Porte, J. Godeaux, L. Orsi et al.).

L'endostyle renferme des composés iodés (T_1 , T_2 , T_3 et T_4) apparentés à l'hormone thyroïdienne. L'iode radioactif a montré une accumulation de ces produits dans la bandelette qui se trouve au dessus de la zone glandulaire supérieure et à peu près à hauteur de l'entrée de la rainure endostylaire; c'est la partie la moins complexe de l'ensemble. Rappelons que la thyroxine est inactive sur le têtard nageur d'Ascidie. (E. J. Barrington et al., J. Roche et al., J. Thiebold).

L'endostyle s'est révélée au microscope électronique beaucoup plus complexe qu'un simple organe producteur de mucus. Des protéines, sans doute de plusieurs types (qui pourraient être des enzymes) y sont élaborées. Une protéase a d'ailleurs

été mise en évidence dans l'endostyle de l'Amocoete par M.Clements et A.Gorbman.

Le complexe neural de l'Ascidie adulte se compose du ganglion, de la "glande" neurale et du canal cilié débouchant dans le carrefour prépharyngien. Le ganglion est composé d'une écorce de neurones entourant la masse centrale des axones. Il ne porte aucun organe des sens, sauf peut-être chez le Pyrosoma où il est coiffé d'une calotte pigmentaire postérieure (ocelle ?). Les cellules ganglionnaires peuvent être pressées les unes contre les autres prenant un aspect épithéloïde (Claveline) ou être au contraire séparées. Les neurones sont unipolaires. De la neurosécrétion a été observée dans les axones (J.Thiebold et F.Illoul, N.J.Lane, D.Chambost, C.Debroux). Des synapses ont été décrits au niveau du neuropile (N.Dilly). La physiologie nerveuse des Tuniciers reste toutefois fort mal connue: les nerfs ne sont pas cholinergiques (Z.Bacq). Les fonctions de la glande neurale sont énigmatiques. Une activité cyclique y a été décelée (J.M.Péres, D.Georges); son ablation entraîne, selon les uns, une inhibition de l'ovogenèse (C.Bouchard-Madrelle), selon les autres, au contraire une accélération (P.Sengel et D.Georges, D.Georges). La "glande" est certainement un organe phagocytaire, accessible, au moins chez les Tuniciers coloniaux, aux substances extérieures. La mélanine ajoutée au milieu se retrouve dans les cellules (J.Codeaux, C.Debroux). La microscopie électronique montre des images de lyse intravacuolaire, intéressant par ex. des cellules ciliées du canal qui ont été phagocytées. Des échanges avec l'hémocoèle sont probables. La "glande" est sans doute un organe relai, intervenant dans la coordination de l'émission des produits sexuels au sein d'un peuplement d'Ascidies (l'autofécondation est à peu près impossible). L'accès aux cellules est facilité par la disposition de la ciliature du canal vibratile, très puissante et formant une mèche dirigée vers le fond. L'évacuation de substances par le canal semble peu probable, chez les Tuniciers coloniaux.

Le complexe neural des Appendiculaires n'a pas encore été étudié. Il comprend le ganglion, le pavillon vibratile et un statocyste sans doute homologue de la glande neurale. Le

système nerveux caudal est différencié.

D'autres recherches au microscope électronique concernent l'aube digestive et ses annexes (P.Burighel *et al*, P.Gail, N.W.Thomas), etc. Par contre, la blastogénèse a peu retenu l'attention et son étude reste à peine ébauchée en microscopie électronique (C.Freeman, J.Overton).

Ces recherches ont mis en évidence la grande complexité des tissus de l'Ascidie (ex. endostyle, glande neurale) et l'intérêt de leur étude dans le cadre de l'histologie ou de la physiologie comparée (ex. : fibres musculaires striées). Elles soulignent le peu d'attention prêtée aux Thaliacés qui restent à peu près ignorés (endostyle excepté). Par contre, l'isolement des Appendiculaires au sein de l'Embranchement se trouve renforcé en conclusion des quelques observations qui ont été faites.
