

SUR LE BOURGEONNEMENT MEDUSAIRE MANUBRIAL DE *RATHKEA OCTOPUNCTATA*

par Jean BOUILLON.

Résumé. — Les bourgeons médusaires des Hydroïdes prennent naissance à partir d'une hernie didermique de l'organisme souche, et ceci selon des processus remarquablement homogènes.

Toutefois, des exceptions ont été décrites, notamment chez certaines méduses de Bougainvillidae et Rathkeidae où les bourgeons médusaires sont uniquement formés par l'ectoderme.

La signification d'un tel mode de bourgeonnement a été fort discutée, et son existence même longtemps controversée.

Dans ce travail, la structure histologique du manubrium et des bourgeons médusaires de *Rathkea octopunctata* (Rathkeidae) est étudiée. Il en ressort que les bourgeons médusaires de la méduse de *Rathkea* proviennent bien exclusivement du feuillet ectodermique manubrial.

Certains aspects théoriques d'un tel type de bourgeonnement sont envisagés.

Le bourgeonnement médusaire est relativement commun chez les Anthoméduses où les bourgeons médusaires peuvent apparaître à des endroits variés de la méduse : manubrium, bulbe tentaculaire, paroi sous-ombrelle.

Quelle que soit leur origine ces bourgeons médusaires s'édifient à partir d'une hernie didermique (ecto-endodermique) de la méduse souche, et ceci suivant des modalités remarquablement uniformes au travers de l'ensemble des Hydroïdes.

Toutefois, d'étonnantes exceptions ont été décrites, notamment chez la Rathkeidae, *Rathkea octopunctata* et les Bougainvillidae, *Bougainvillia niobe* et *Lizzia blondina*, où le bourgeonnement médusaire serait exclusivement ectodermique (CHUN, 1895; MAYER, 1910).

Les bourgeons médusaires manubriaux de *Rathkea octopunctata*, qui font l'objet de ce travail, ont été observés en premier lieu par SARS dès 1837. La première étude histologique en fut faite par BÖHM en 1878, qui conclut que les deux feuillets primor-

diaux de la méduse mère participent à la formation du bourgeon.

FEWKES en 1881 donne une description et une interprétation fort analogue. CHUN, en 1895, s'attacha à démontrer l'ordre d'apparition des bourgeons médusaires de *Rathkea* (loi de CHUN). Réétudiant leur histologie, il arriva à la constatation surprenante que l'endoderme ne prenait aucune part dans l'édification des bourgeons médusaires, mais que ceux-ci s'érigeaient uniquement à partir de cellules ectodermiques. D'après cet auteur l'ectoderme de la zone bourgeonnante s'épaissirait, deviendrait pluristratifié. Au sein de cet épaissement se différencieraient ultérieurement deux assises cellulaires dont la plus interne représenterait l'ébauche du matériel endodermique.

Ce n'est que tardivement, lorsque la jeune méduse est presque complètement formée, qu'une communication s'établirait entre sa cavité gastrique et celle de la méduse souche.

CHUN observa et décrivit des faits analogues chez *Lizzia blondina* (*Lizzia claparedi*) FORBES.

BRAEM, en 1908, confirma les observations de CHUN et érigea une interprétation spéculative mais fort séduisante. Il considère, en effet, ce mode de développement comme intermédiaire entre la reproduction sexuée et asexuée, comme une sorte de parthénogénèse, le bourgeon se formant à partir d'une seule cellule ectodermique omnipotente ayant la signification d'un oocyte. Un tel type de reproduction a reçu le nom de « gonoblastie ».

P. BRIEN (1941 et 1942) a insisté à son tour sur l'intérêt et la signification théorique de ce mode de bourgeonnement médusaire. Résumant en deux tableaux les processus blastogénétiques de la méduse de *Cladonema radiatum* qu'il venait de décrire, et ceux du bourgeonnement manubrial de *Rathkea*, tel que l'avait fait connaître CHUN et dans lequel les cellules ectodermiques du manubrium reprennent leur état embryonnaire pour édifier seules une méduse nouvelle, P. BRIEN souligne, qu'aux points blastogénétiques, l'ectoderme est donc capable d'une dédifférenciation totale, de récupérer la faculté ontogénétique totipotente pour réédifier tous les organes de la Méduse, y compris les éléments génitaux. Par une longue critique, s'opposant à BRAEM et à son hypothèse de la gonoblastie, aussi bien qu'à WEISMANN et à sa théorie de la continuité du plasma germinatif, il conclut par l'exemple même des Hydroïdes, à la réversibilité de l'évolution du germen et du soma et à l'unité de l'organisme vivant (P. BRIEN, 1941, 1943, 1961).

Outre la reproduction asexuée les méduses de *Rathkea octopunctata* passent par une phase sexuée. Celle-ci est normalement postérieure à la phase bourgeonnante. Ainsi que l'a déjà fait remarquer BRAEM, les gonades se constituent au même niveau et à partir des mêmes cellules que les bourgeons médusaires. Mais contrairement à l'opinion de cet auteur, elles peuvent coexister avec ces derniers : certaines méduses présentent et des bourgeons médusaires et des gonades, les bourgeons eux-mêmes pouvant, dans certains cas déjà être sexués (BÖHM, 1878; HARTLAUB, 1911; KRAMP, 1926; BERRILL, 1952).

Les diverses phases du cycle biologique de *Rathkea* semblent être sous la dépendance étroite des facteurs extérieurs, notamment de la température (KRAMP, 1942; BERRILL, 1952; WERNER, 1956-1958). Ce dernier auteur a pu montrer expérimentalement que des basses températures (6 à 7° C), favorisent le bourgeonnement tandis que des températures plus élevées (8 à 12° C) déclenchent l'apparition de la phase sexuée.

WERNER observe également que des individus femelles matures transposées à des basses températures se reproduisent à nouveau asexuellement par bourgeonnement, cependant que leurs gonades se réduisent. Il y a donc là une réversibilité nette entre la reproduction sexuée et asexuée. Ceci uniquement chez les femelles, chez les mâles les cellules sexuelles semblent différenciées irrémédiablement sans inversion possible (WERNER, 1958).

Dans un article paru en 1926 KRAMP signale avoir fait des coupes dans des méduses bourgeonnantes de *Rathkea*, mais le matériel n'étant pas dans un état de fixation histologique suffisant, l'auteur n'ose tirer des conclusions définitives.

KRAMP confirme toutefois que la cavité gastrique des jeunes bourgeons n'entre en communication que tardivement avec celle de la méduse souche. Il remarque également que la mésoglée est percée au niveau des bourgeons de telle sorte que l'endoderme maternel est en communication directe avec ces derniers et l'auteur conclut qu'il n'est pas exclu que l'endoderme des bourgeons soit édifié à partir de cellules ayant migré de l'endoderme maternel.

Dans son remarquable ouvrage sur les méduses des Iles Britanniques, RUSSEL (1953) se rallie à l'opinion de KRAMP et met en doute l'origine ectodermique exclusive des bourgeons médusaires de *Rathkea*.

C'est dans le même esprit que nous avons entrepris l'étude du bourgeonnement médusaire de *Rathkea*; l'examen approfondi du

bourgeoisement médusaire de divers Hydroïdes dégage une telle impression d'uniformité que l'existence d'exceptions nous semblait à priori douteuse. Les faits nous ont toutefois démontré le danger de telles généralisations.

Il nous est agréable de remercier ici le Docteur Bernhard WERNER du Biologische Anstalt Helgoland et le Docteur C. EDWARDS de la Marine Station, Millport, Scotland, qui nous ont aimablement fait parvenir le matériel qui fait l'objet de cette recherche.

Nous tenons à remercier également Madame H. DE BOCK, à qui nous devons l'exécution des dessins illustrant ce travail.

I. — STRUCTURE HISTOLOGIQUE DU MANUBRIUM.

Le manubrium de *Rathkea octopunctata* (fig. 1) est relativement court, il occupe environ les $\frac{2}{3}$ de la cavité sous-ombrelle. L'extrémité orale du manubrium présente 4 lèvres proéminentes se divisant chacune distalement en deux courts tentacules capités; il existe de plus une ou deux paires de boutons urticants latéraux et dans les formes pleinement développées un bouton situé entre deux lèvres consécutives. Les bourgeons médusaires et les gonades prennent naissance sur la paroi externe du manubrium en une zone localisée occupant à peu près le tiers médian de sa hauteur (fig. 1).

Ainsi que nous l'avons signalé, le cycle de formation des bourgeons médusaires a été étudié d'une façon extensive par CHUN (1895); on trouvera une excellente description et mise au point dans l'article de WERNER paru en 1956.

Une coupe longitudinale du manubrium d'une méduse de *Rathkea* en blastogénèse nous permet de distinguer quatre régions distinctes (fig. 1).

Partant de l'ouverture buccale on distingue :

1°) Une zone orale dont l'ectoderme est formé d'une seule couche de cellules épithélio-musculaires extrêmement aplaties, pavimenteuses (fig. 1).

L'endoderme de cette zone pluristratifiée est constitué d'une assise profonde de cellules épithélio-musculaires accolées à la mésoglée, et d'une couche superficielle de cellules glandulaires.

Ces dernières sont de deux types, on y distingue des cellules glandulaires du type dit spumeux, ou encore muqueux et des cellules glandulaires sphéruleuses contenant un grand nombre de petits granules parfaitement définis (BOUILLON, 1956). Ces deux

types de cellules glandulaires orales alternent presque régulièrement les uns avec les autres, n'étant que rarement séparés par une cellule épithélio-musculaire atteignant la cavité manubriale. Les cellules épithélio-musculaires de cette région du manubrium ne contiennent pas d'inclusion digestive.

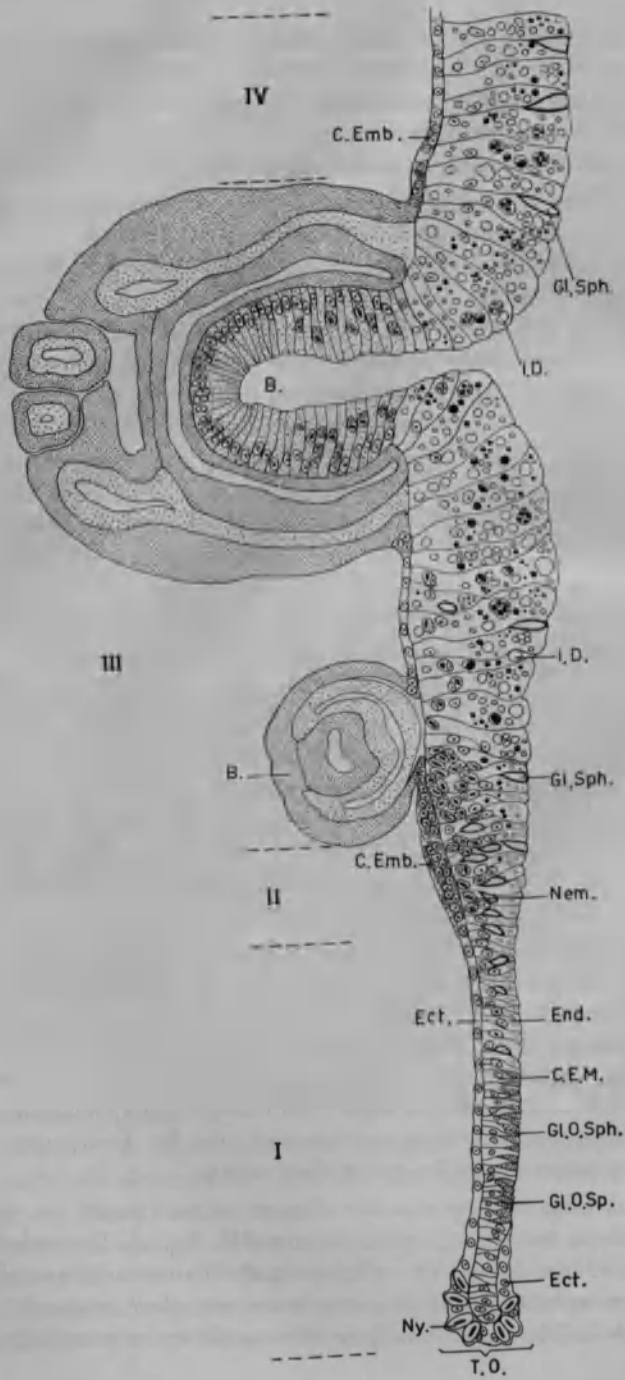
Au niveau des tentacules oraux, l'ectoderme s'épaissit, devient plus élevé, est pourvu de nombreux nématocystes; ceux-ci sont du type eurytèle microbasique (RUSSELL, 1938). L'endoderme des tentacules présente un aspect caractéristique d'endoderme tentaculaire, les cellules y sont fortement vacuolisées, vides de toute inclusion digestive. Cet endoderme est entouré de toutes parts par l'ectoderme qui tapisse ainsi, au niveau des tentacules oraux, l'intérieur de la cavité manubriale (fig. 1).

2°) Faisant suite à cette région et se confondant presque avec la zone bourgeonnante qui la prolonge, on observe une zone réduite qui par sa richesse en cnidoblastes sera désignée sous le nom de *zone cnidoblastique* (fig. 1). L'ectoderme de cette région manubriale est pluristratifié, uniquement formé de cellules basophiles riches en acide ribonucléique et ayant la signification de cellules embryonnaires (néoblastes, cellules interstitielles).

L'endoderme, très épais, pluristratifié, présente une structure remarquable. Outre les cellules épithélio-musculaires absorbantes qui ne contiennent que peu d'inclusions digestives, on y distingue d'abondantes cellules glandulaires sphéruleuses, aisément discernables des cellules sphéruleuses orales par la taille beaucoup plus grande de leurs produits d'élaboration. Mais cette zone est surtout caractérisée par un grand nombre de nématoblastes à tous les stades de leur développement.

Etant donné, comme nous le verrons par la suite, l'absence de cellules interstitielles et de toute trace de dédifférenciation cellulaire au sein de l'endoderme de *Rathkea*, il nous semble logique de considérer que ces nématoblastes trouvent leur origine dans la migration des cellules basophiles de l'ectoderme sus-jacent; les nématoblastes ainsi différenciés dans l'endoderme de la méduse souche, migreront ensuite vers les bourgeons médusaires et surtout vers les tentacules oraux.

3°) La *zone bourgeonnante* occupe, nous l'avons vu, environ le $\frac{1}{3}$ de la hauteur du manubrium (III, fig. 1). L'ectoderme de cette zone est formé de cellules épithélio-musculaires cubiques ou assez aplaties dont le cytoplasme est clair, vacuolisé et le noyau de faible taille. A la base de ces cellules et intercalées entre



elles on distingue de nombreuses cellules embryonnaires, véritables néoblastes, qui s'accumulent dans les parties les plus actives de la zone bourgeonnante (fig. 2) pour édifier les bourgeons médusaires qui semblent ainsi comme greffés dans l'ectoderme (fig. 3). Ces cellules sont caractérisées par la basophilie de leur cytoplasme et le volume élevé de leur noyau et de leur nucléole. L'endoderme de la zone blastogénétique, presque monostratifié, est constitué de très hautes cellules absorbantes particulièrement riches en inclusions digestives. On y observe également, éparées, quelques cellules glandulaires sphéruleuses du même type que celles décrites dans la zone précédente et que nous appellerons sphéruleuses stomacales par analogie avec ce que nous avons décrit dans d'autres méduses (BOUILLON, 1956). L'endoderme de la partie la plus orale de cette région, c'est-à-dire de la portion la plus proche de la zone cnidoblastique, contient également un assez grand nombre de cnidoblastes dont le nombre s'atténue distalement.

4°) Nous dénommerons *zone stomacale* la région du manubrium située entre la zone bourgeonnante et la cavité gastrique proprement dite (IV, fig. 1). L'ectoderme de cette partie du manubrium est constitué de cellules épithélio-musculaires aplaties entre lesquelles on discerne quelques néoblastes qui par la suite semblent migrer dans l'endoderme et y donner naissance aux éléments glandulaires. L'endoderme, moyennement élevé, est formé de cellules absorbantes contenant encore des inclusions digestives mais en moins grand nombre que les cellules de la zone précédente. Par contre, les cellules sphéruleuses stomacales y sont plus nombreuses.

En résumé, nous voyons donc que le manubrium de *Rathkea octopunctata* en phase de blastogénèse présente quatre zones histologiquement et physiologiquement distinctes :

Une zone orale intervenant par ses nématocystes et ses cellules glandulaires endodermiques dans la capture et les premières phases de la digestion extracellulaire des proies.

FIG. 1.

Schéma illustrant la répartition des différentes zones d'un manubrium de *Rathkea octopunctata* en phase de reproduction asexuée.

I - zone orale, II - zone cnidoblastique, III - zone bourgeonnante, IV - zone stomacale.

B. = bourgeon; C. Emb. = cellules embryonnaires; C.E.M. = cellules épithélio-musculaires endodermiques; Ect. = ectoderme; End. = endoderme; Gl. O. Sph. = cellules glandulaires sphéruleuses orales; Gl. O. Sp. = cellules glandulaires spumeuses orales; Gl. Sph. = cellules glandulaires sphéruleuses stomacales; I. D. = inclusions digestives; Nem. = nématoblastes; Ny. = nématocystes; T. O. = tentacule oral.

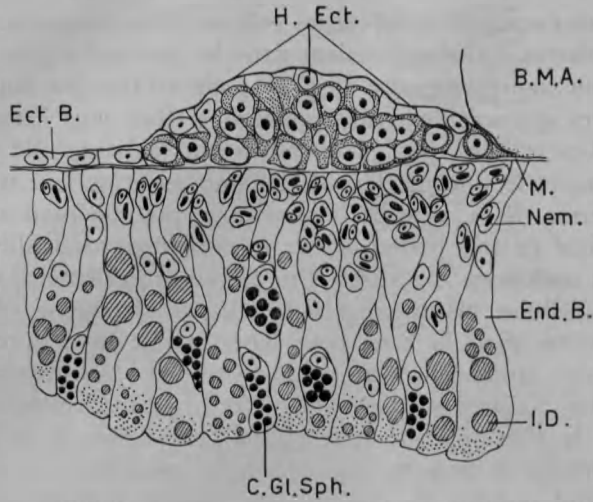


FIG. 2.

Formation de la hernie bourgeonnante ectoblastique.

B. M. A. = bourgeon médusaire presque achevé; C. Gl. Sph. = cellules glandulaires sphéruleuses stomacales; Ect. B. = ectoderme blastogénétique; End. B. = endoderme blastogénétique; H. Ect. = hernie blastogénétique ectodermique; I. D. = inclusions digestives; M. = mésoglée; Nem. = nématoblastes.

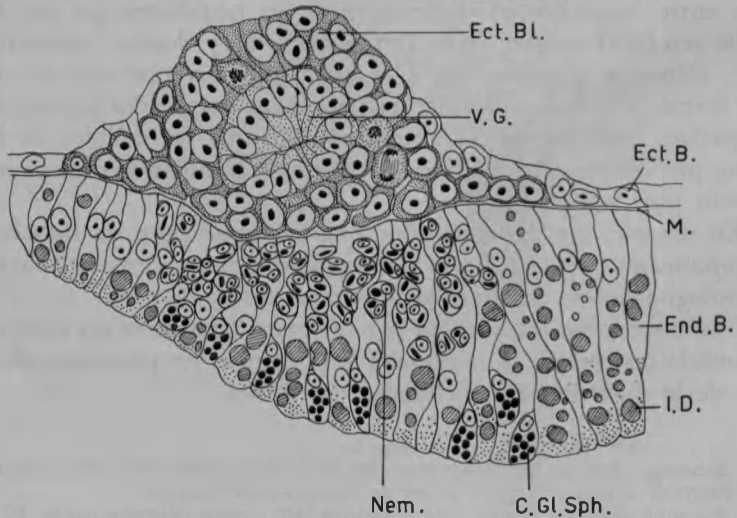


FIG. 3.

Au sein de la hernie blastogénétique se différencie un massif cellulaire central, ébauche de la vésicule gastrique.

C. Gl. Sph. = cellules glandulaires sphéruleuses stomacales; Ect. B. = ectoderme blastogénétique; Ect. Bl. = ectoblastes; End. B. = endoderme blastogénétique; I. D. = inclusions digestives; M. = mésoglée; Nem. = nématoblastes; V. G. = vésicule gastrique.

Une zone *cnidoblastique* dont le feuillet endodermique est le siège de la nématogénèse et fournit des nématocystes aux tentacules oraux du manubrium.

Une zone *bourgeonnante* dans l'ectoderme duquel se déroulent les processus blastogénétiques, ceux-ci étant accompagnés au niveau de l'endoderme d'une digestion intracellulaire et d'échanges métaboliques intenses.

Une zone *stomacale* ou digestive se continuant par la cavité gastrique et le système gastro-vasculaire où s'achèvent normalement les phénomènes digestifs.

Une telle disposition se retrouve chez d'autres méduses bourgeonnantes notamment chez *Limnocyda tanganyicae* (BOUILLON, 1955 et 1956), et semble correspondre, à quelques modalités près, dépendant du type de reproduction sexuée ou asexuée, à un schéma quasi général chez les Hydroméduses.

Ainsi que nous l'avons déjà signalé, par la position et le type de ses cellules glandulaires et par la nature de leurs sécrétions, le manubrium des Hydroméduses présente de grandes similitudes avec l'hypostome et la colonne des formes polypes. L'étude de l'histologie du manubrium de *Rathkea octopunctata* nous permet également de confirmer la corrélation existant entre la prolifération des cellules embryonnaires et l'accentuation de la fonction assimilatrice. (Zones cnidoblastique et bourgeonnante.)

II. — ORGANOGÈNESE DU BOURGEON MEDUSAIRE.

A. — DÉBUT DE LA BLASTOGÉNÈSE.

La première manifestation de la blastogénèse consiste chez *Rathkea octopunctata* en une prolifération localisée des cellules embryonnaires ectodermiques de la zone bourgeonnante du manubrium. Ces cellules en se développant, refoulent les éléments banaux de l'ectoderme, se disposent en une assise pluri-stratifiée et édifient rapidement un épaissement blastogénétique (fig. 2).

L'endoderme sous-jacent à cette zone ectoblastique ne présente, par contre, aucune modification histologique. Il reste tel quel, conservant l'aspect caractéristique de cette région manubriale que nous avons schématisée précédemment.

La mésoglée ne subit, elle non plus, aucune altération; elle subsiste uniforme, continue, interposée entre les feuilletts ectodermique et endodermique.

B. — FORMATION DE L'ÉBAUCHE DES ÉLÉMENTS ENDODERMIQUES.
LA « VÉSICULE ENDOBLASTIQUE ».

Au sein de l'épaississement ectoblastique on voit rapidement apparaître un massif cellulaire central qui se différencie du reste du bourgeon par la taille allongée et la disposition régulière de ses éléments (fig. 3).

Les limites de ce bouton central ne tardent d'ailleurs pas à se marquer davantage par l'apparition d'une mince couche de mésoglée qui le sépare (fig. 3) des cellules ectoblastiques périphériques. Il s'est ainsi différencié dans l'épaississement ectoblastique même du bourgeon, deux stratifications cellulaires, l'une formant un revêtement pluristratifié qui représente l'ectoblaste proprement dit et l'autre un massif central qui correspond, ainsi que nous le verrons, à l'endoblaste. Le bourgeon est devenu didermique. D'abord plein et sphérique, le massif central s'allonge bientôt perpendiculairement à la paroi manubriale, prenant ainsi une forme ovale. En même temps il se creuse d'une cavité en forme de fente étroite orientée suivant son grand axe, évoluant ainsi en une vésicule (fig. A). Celle-ci est à ce stade, soit entourée complètement par les cellules ectoblastiques, soit plus rarement, accolée par sa base à la mésoglée. L'originalité du bourgeonnement manubrial de *Rathkea* consiste donc dans le fait que les deux feuilletts fondamentaux du bourgeon, l'ectoblaste périphérique, l'endoblaste interne, dérivent d'un massif de cellules exclusivement d'origine ectodermique.

C. — FORMATION DU NODULE MÉDUSAIRE SOUS-OMBRELLAIRE.

Dès que la vésicule endoblastique s'est différenciée, l'ectoderme apical du bourgeon s'épaissit, devient pluristratifié et constitue un nouveau massif cellulaire ectoblastique, futur nodule médusaire (glockenkern ou entocodon), si caractéristique du bourgeonnement médusaire des Hydroïdes et qui donnera naissance à la cavité sous-ombrelleaire (fig. 4).

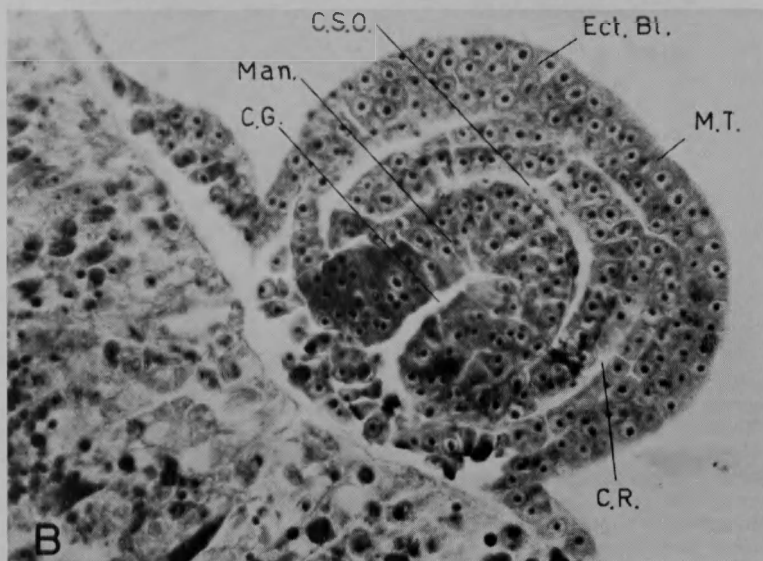
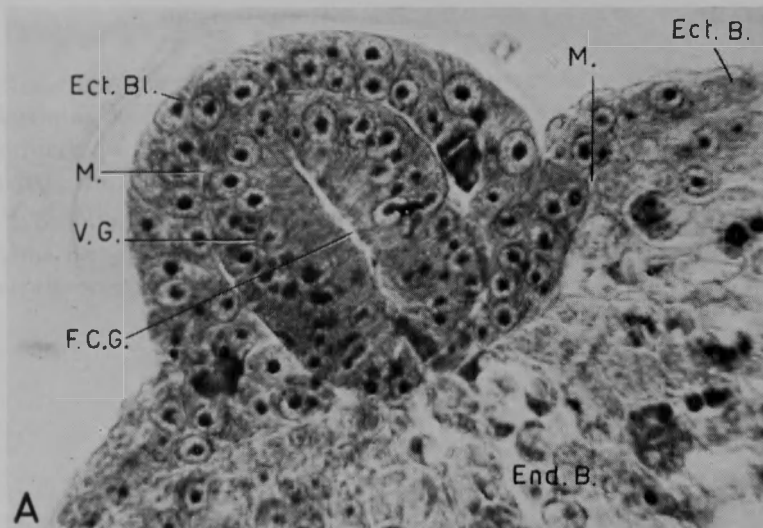


PLANCHE I.

FIG. A. — La vésicule gastrique est formée, creusée d'une cavité centrale, la future cavité gastrique, elle est à ce stade entourée d'une lamelle mésoglénne qui la sépare des cellules ectoblastiques périphériques.

Ect. B. = ectoderme blastogénétique; Ect. Bl. = ectoblastes; End. B. = endoderme blastogénétique; F. C. G. = future cavité gastrique; M. = mésoglée; Nem. = nématoblastes; V. G. = vésicule gastrique.

FIG. B. — Bourgeon à un stade plus avancé, on distingue le manubrium, la cavité gastrique, la cavité sous ombrelle, le velum et le massif tentaculaire.

C.G. = cavité gastrique; C.S.O. = cavité sous-ombrelle; C.R. = canaux radiaires; Ect. B. = ectoderme blastogénétique; Ect. Bl. = ectoblastes; Man. = manubrium; M. T. = massif tentaculaire; Nem. = nématoblastes.

Interposé entre l'ectoblaste périphérique et la vésicule endoblastique, le nodule médusaire en s'accroissant comprime cette dernière qui prend petit à petit, la forme d'une cupule entourant la base du nodule (fig. 4 et 5).

L'orientation de la cavité de la vésicule gastrique est par le fait même de sa compression, inversée; seule subsiste une fente transversale occupant le centre de la cupule gastrique (fig. 4 et 5). Le

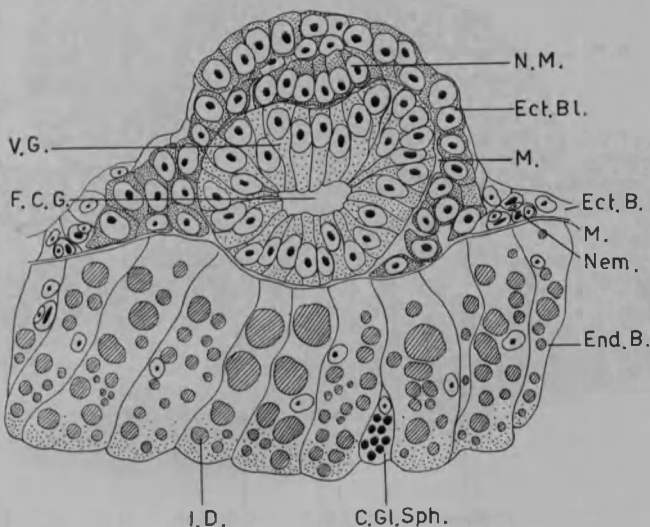


FIG. 4.

Les cellules ectoblastiques apicales prolifèrent un bouton massif, futur nodule médusaire ou glockenkern. Interposé entre l'ectoblaste périphérique et la vésicule gastrique, le nodule médusaire comprime fortement cette dernière.

C. Gl. Sph. = cellules glandulaires sphéruleuses stomacales; Ect. B. = ectoderme blastogénétique; Ect. Bl. = ectoblastes; End. B. = endoderme blastogénétique; F. C. G. = future cavité gastrique; I. D. = inclusions digestives; M. = mésogée; Nem. = nématoblastes; N. M. = nodule médusaire; V. G. = vésicule gastrique.

nodule médusaire ne tarde pas à s'évider pour donner une cavité centrale, ébauche de la cavité sous-ombrelle (fig. 5 et 6).

A ce stade, la vésicule endoblastique refoulée par le développement de la cavité sous-ombrelle, vient s'accoler à l'endoderme du manubrium de la méduse souche. Elle en reste, cependant, séparée par la mésogée (fig. 5 et 6).

D. — ÉBAUCHE DES CANAUX GASTRO-VASCULAIRES, DE LA LAME CATHAMNALE ET DU MANUBRIUM.

La cupule endoblastique enveloppe, de plus en plus, le nodule médusaire sous-ombrelle et émet quatre massifs didermiques distaux, ébauches des quatre canaux radiaires, ceux-ci s'allon-

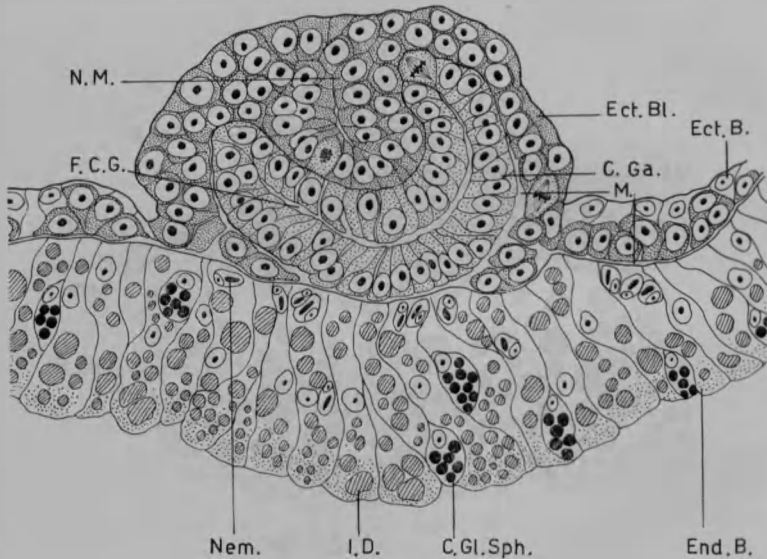


FIG. 5.

Le nodule médusaire est constitué, il comprime de plus en plus la vésicule gastrique qui a pris la forme d'une cupule.

C. Gl. Sph. = cellules glandulaires sphéruleuses stomacales; Ect. B. = ectoderme blastogénétique; Ect. Bl. = ectoblastes; End. B. = endoderme blastogénétique; F. C. G. = future cavité gastrique; I. D. = inclusions digestives; M. = mésoglée; Nem. = nnémaçoblastes; N. M. = nodule médusaire.

gent entre le nodule médusaire et l'ectoblaste périphérique (fig. 5 et 6). Ils présentent une lumière centrale correspondant à la cavité des canaux radiaires, qui communique avec la cavité de la cupule endoblastique, future cavité stomacale. Une coupe transversale nous montre qu'à ce stade les canaux radiaires sont contigus, disposés grossièrement en croix. Au cours du développement ultérieur du bourgeon médusaire, ces canaux s'écartent les uns des autres tout en laissant entre eux une lame monostратifiée, la lame cathamnale. Celle-ci se constitue donc chez *Rath-*

kea suivant des processus similaires à ceux décrits par P. BRIEN à propos du bourgeon médusaire de *Cladonema radiatum* (1942) et par J. BOULLON chez *Limnocoïda* (1955-56). La cavité endoblastique du bourgeon va présenter un diverticule médian (fig.

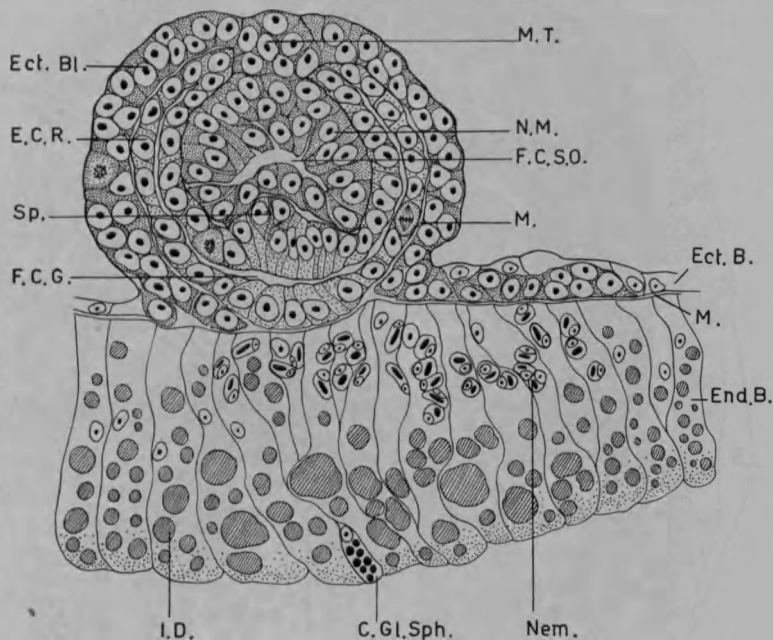


FIG. 6.

Le nodule médusaire s'est creusé d'une cavité, la future cavité sous ombrellaire. On remarque les expansions latérales de la vésicule gastrique, ébauches des canaux radiaires ainsi que le développement de l'ectoblaste tentaculaire et l'apparition d'un diverticule gastrique médian, le spadice.

C. Gl. Sph. = cellules glandulaires sphéruleuses stomacales; E. C. R. = ébauches des canaux radiaires; Ect. B. = ectoderme blastogénétique; Ect. Bl. = ectoblastes; End. B. = endoderme blastogénétique; F. C. G. = future cavité gastrique; F. C. S. O. = future cavité sous-ombrellaire. I. D. = inclusions digestives; M. T. = massif tentaculaire; N. M. = nodule médusaire; Nem. = nématoblastes; Sp. = spadice.

6 et fig. B) qui refoule le plancher ectodermique de la cavité sous-ombrellaire et s'en revêt. Ainsi se constitue le spadice, ébauche du manubrium. Les principaux organes de la méduse se trouvent ainsi constitués. Toutefois, le bourgeon reste isolé, sa cavité gastrique ne présentant à ce stade, aucune relation avec la cavité manubriale de la méduse souche.

En même temps que s'ébauchent la cavité sous-ombrelle, le manubrium et les canaux radiaires gastro-vasculaires, l'ectoderme apical du bourgeon s'épaissit une seconde fois en un nouveau

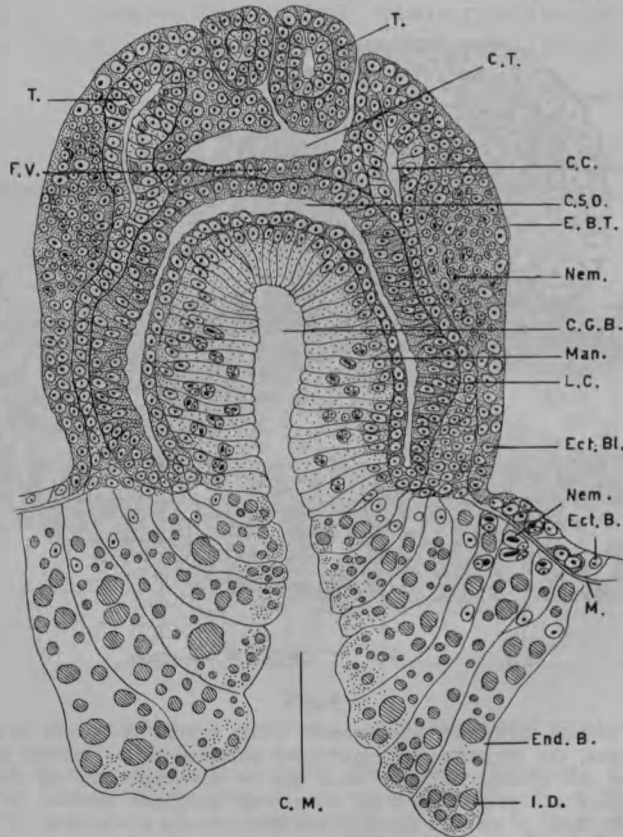
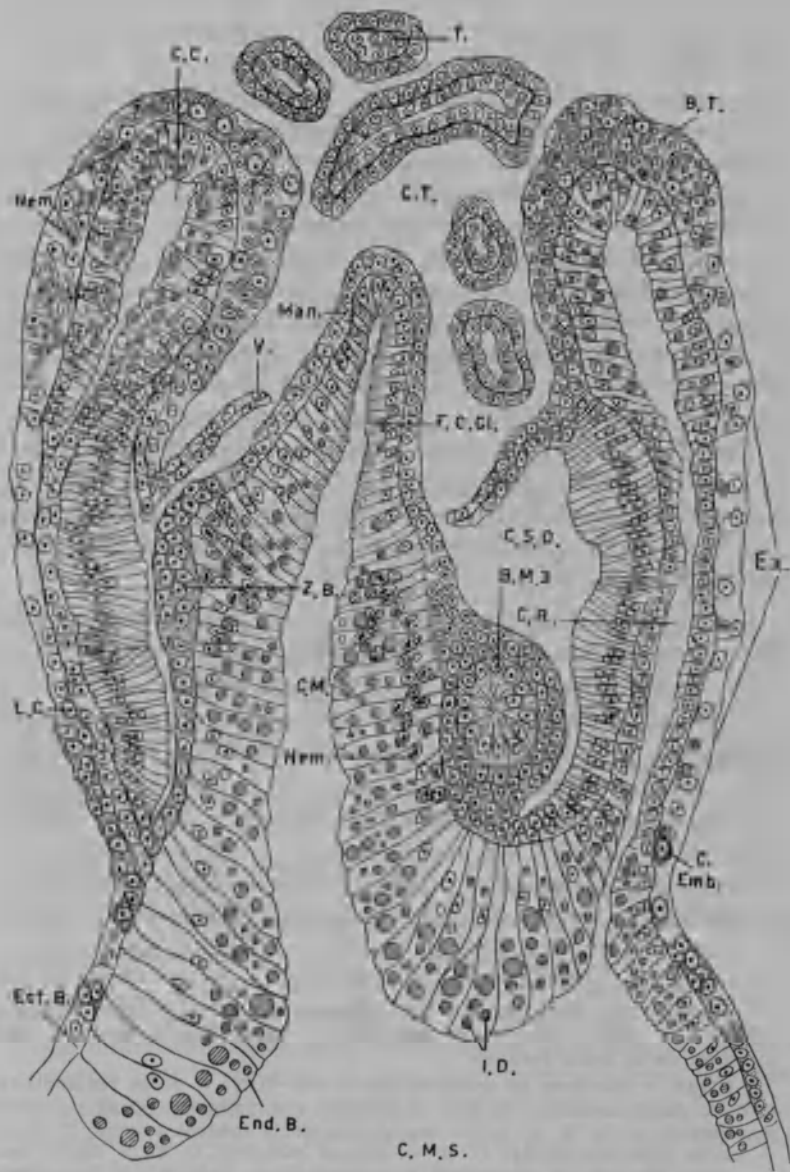


FIG. 7.

La cavité gastrique du bourgeon (C.G.B.) communique enfin avec la cavité manubriale de la méduse souche (C.M.).

Le canal circulaire, le velum, les tentacules sont constitués ainsi que les bulbes tentaculaires. On remarque l'abondance des nématoblastes au sein de l'endoderme du manubrium du bourgeon. Ces éléments, de même que ceux des bulbes tentaculaires sont de taille moins élevée que les nématoblastes originaires de la méduse souche.

C. C. = canal circulaire; C. G. B. = cavité gastrique du bourgeon; C. M. = cavité manubriale de la méduse souche; C. S. O. = cavité sous-ombrelle; C. T. = cavité tentaculaire; E. B. T. = ébauche des bulbes tentaculaires; Ect. B. = ectoderme blastogénétique; Ect. Bl. = ectoblastes; End. B. = endoderme blastogénétique; F. V. = futur velum; L. C. = lame cathamnale; M. = mésoglée; Man. = manubrium; Nem. = nématoblastes; T. = tentacules.



massif cellulaire au sein duquel se différencient les premiers tentacules et une troisième cavité : la cavité tentaculaire pareille à celle qu'on peut observer dans le bourgeonnement de *Limnocyclus* (BOUILLON, 1955-1956).

Les premiers tentacules s'édifient à partir des prolongements des canaux radiaires, à l'extrémité desquels on voit apparaître les premiers indices des bulbes tentaculaires perradiaux (fig. 7). Les autres tentacules se forment plus tardivement en position interradiaire à partir d'expansions du canal circulaire.

Au niveau des ébauches des bulbes tentaculaires on observe la présence de nombreux nématoblastes qui semblent se différencier sur place; ils diffèrent, en effet, très nettement des nématocystes observés dans l'endoderme manubrial souche, tant par la taille exiguë de leur noyau que par celle de la vésicule nématoblastique. Bientôt se développe également le canal circulaire vasculaire formé par la fusion des extrémités distales des canaux radiaires (fig. 7). A ce stade la cavité gastrique du bourgeon se met en communication avec la cavité manubriale de la méduse souche, par confluence de l'endoderme blastogénétique et de l'endoderme manubrial.

Le bourgeon reste toutefois bien démarqué par la basophilie de ses tissus, il semble greffé sur la paroi manubriale maternelle.

Le feuillet endodermique du manubrium du bourgeon ne contient encore aucune inclusion digestive, mais est riche en nématoblastes qui s'y différencient intensément. Le velum se constitue enfin par le percement du plafond de la cavité sous-ombrellaire qui est ainsi mise en communication avec le milieu extérieur (fig. 7 et 8).

Le bourgeon médusaire est ainsi prêt à se détacher du manubrium souche, il présente deux à trois tentacules au niveau de

FIG. 8.

Bourgeon prêt à se détacher. On observe déjà la présence d'une nouvelle génération de bourgeon au niveau de la zone bourgeonnante du manubrium de la jeune méduse.

B. M3. = bourgeon de troisième génération, B. T. = bulbe tentaculaire, C. C. = canal circulaire; C. Emb. = cellules embryonnaires, C. M. = cavité manubriale; C. M. S. = cavité manubriale de la méduse souche; C. S. O. = cavité sous-ombrellaire; C. R. = canaux radiaires; C. T. = cavité tentaculaire; Ect. B. = ectoderme blastogénétique; End. B. = endoderme blastogénétique; Ex. = exombrelle; F. C. Gl. = futures cellules glandulaires orales; I. D. = inclusions digestives; L. C. = lame cathamnale; Man. = manubrium; Nem. = nématoblastes; T. = tentacules; V. = velum; Z. B. = zone bourgeonnante de la jeune méduse.

chaque bulbe tentaculaire perradial et quatre tentacules simples interradiaux.

La bouche s'ouvre au sommet du manubrium à un stade plus tardif du développement médusaire. Bien avant son ouverture, on reconnaît déjà au niveau de sa future zone bourgeonnante les ébauches de ses premiers bourgeons médusaires. Trois générations de méduses se retrouvent ainsi superposées. Peu avant la libération de la jeune méduse on observe la différenciation des cellules glandulaires de l'endoderme oral du manubrium qui est à ce stade encore généralement clos, mais contient déjà quelques inclusions digestives de provenance maternelle. On remarque également l'abondance des nématoblastes dans l'ectoderme des futures zones cnidoblastiques et bourgeonnantes. Ces éléments sont également de très petite taille, bien que situés dans l'endoderme, ils proviennent de la différenciation de cellules embryonnaires originaires de l'ectoderme. L'ectoderme et l'endoderme ont acquis leur structure quasi définitive, ils ont perdu leur basophilie sauf au niveau des zones de prolifération actives : zones bourgeonnante, cnidoblastique, bulbes tentaculaires et de quelques nématoblastes dispersés.

CONCLUSIONS.

Les bourgeons médusaires manubriaux des méduses de *Rathkea octopunctata* s'édifient à partir d'un massif blastogénétique d'origine exclusivement ectodermique.

Au sein de ce massif se différencie deux assises cellulaires, l'une périphérique représente l'ectoblaste du bourgeon, l'autre centrale donne naissance à toutes les formations dérivant dans le bourgeonnement médusaire classique du feuillet endodermique et possède donc la valeur d'endoblaste.

Nos observations précisent et confirment donc pleinement celles faites par CHUN dès 1895 et BRAEM en 1908.

Ce bourgeonnement, pour remarquable qu'il soit, ne présente toutefois que l'exception, il n'est actuellement connu que dans trois formes de méduses : *Rathkea octopunctata*, *Lizzia blondina*, *Bougainvillia niobe* et ne peut être interprété comme un mode de développement particulier, ainsi que le voulait BRAEM.

Son organogénèse est pareille à celle des bourgeons qui s'édifient normalement par une hernie didermique de la paroi souche. En effet, les stades de développement ultérieur à la formation de

la « vésicule endoblastique » se constituent selon les mêmes processus que ceux connus dans le bourgeonnement médusaire classique.

Ainsi qu'on l'observe chez d'autres formes de méduses bourgeonnantes (*Limnocoñida*), les éléments génitaux de *Rathkea* se différencient à partir des mêmes structures cellulaires que celles qui édifient les bourgeons médusaires. Ceux-ci peuvent même être induits en gonades et vice versa, du moins pour les éléments femelles, par l'action de facteurs ambiants (WERNER, 1956-1958).

Les cellules embryonnaires dérivant de l'ectoderme de *Rathkea octopunctata* gardent donc la possibilité de se différencier totalement, puisqu'elles acquièrent des propriétés ontogénétiques totipotentes, édifiant entièrement tous les tissus, tous les organes d'une méduse typique. Enfin, la méduse ainsi réalisée à partir de cellules initialement ectodermiques est un gonozoïde et engendre selon le processus normal les gonades.

Par un étrange paradoxe, le groupe des Hydroïdes qui avait offert à NUSSBAUM et à WEISMANN des raisons de croire à la dualité de l'organisme en germen et soma, apporte en réalité les preuves les plus tangibles de la réversibilité de l'évolution des cellules germinales en somatiques qui ne peuvent être considérées irréductibles l'une à l'autre. Les méduses adultes de *Rathkea octopunctata* sont identiques, qu'elles soient engendrées par les polypes ou par les méduses. Il serait intéressant de vérifier si le bourgeonnement médusaire polypodial présente la même originalité que les bourgeons manubriaux de la méduse ou s'ils s'effectuent suivant le type didermique. La suite de nos recherches nous permettra, nous l'espérons, de répondre à cette question et d'en tirer les conclusions.

*Université Libre de Bruxelles,
Laboratoire de Zoologie systématique
et de Biologie animale (Directeur : Prof. Paul BRIEN).*

SUMMARY.

The medusae buds of Hydroïds originæ in a remarkably homogeneous way from a process of the mother wall.

This process is typically didermic in nature : both ectodermal and gastrodermal. However, some exceptions to this rule have been described, e.g. in some Bougainvillidae and Rathkeidae medusae, the buds of which were claimed to be of purely ectodermal origin. This very point has been a matter of great controversy.

The author describes the histological structure of the manubrium and of the buds in *Rathkea octopunctata* medusae. He is driven to the conclusion that these buds are actually of a purely ectodermal origin.

Some theoretical implications of such a type of budding are discussed.

BIBLIOGRAPHIE.

- BERRILL, N. (1952). — Growth and form in Gymnoblasic Hydroids (part. II). *J. Morph.*, **90**, 1.
- BOHM, R. (1878). — Helgolander Leptomedusen. *Jenaische Zeit. f. Naturwiss.*, **12**, 68.
- BOUILLON, J. (1955). — Le bourgeonnement manubrial de la méduse *Limnocyda tanganyicae*. *Bull. Acad. Roy. Sc. Col.*, **1**, 1152.
- BOUILLON, J. (1956-57). — Etude monographique du genre *Limnocyda* (Limnoméduse). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **87**, 274.
- BRAEM, P. (1908). — Die Knopsung der Margeliden ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. *Biol. Central.*, Leipzig, **28**, 790.
- BRIEN, P. (1941). — Remarques au sujet des conceptions relatives à l'existence et à la pérennité, chez les hydroïdes, d'une réserve embryonnaire et d'une lignée germinale, à propos du bourgeonnement et des potentialités de l'ectoderme de *Cladonema radiatum* Duj. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **72**, 37.
- BRIEN, P. (1942). — Etudes sur deux Hydroïdes Gymnoblasiques : *Cladonema radiatum*, *Clava squamata*. *Mém. Acad. Roy. Belg.*, **20**, 114.
- BRIEN, P. (1943). — Etude de la régénération et de la rénovation de l'appareil sexuel chez les Hydroïdes (*Clava squamata*). *Arch. Biol.*, **54**, 409.
- BRIEN, P. (1961). — L'Hydre d'eau douce et ses problèmes biologiques. *Rendiconti Inst. Scient. Univ. Camerino*, **2**, 3.
- CHUN, C. (1894-1896). — Die Knospungsgesetze der proliferirenden Medusen. Atlantis Biologische Studien über pelagische Organismen. *Bibliotheca Zoologica*, **7**, 1.
- FEWKES, J. (1881). — Budding in Free Medusae. *Amer. Natur.*, **15**, 59.
- HARTLAUB, C. (1911). — Craspedote Medusen. I Teil, Lief 2, *Nordisches Plankton.*, **15**, 137.
- KRAMP, P. (1926). — Medusae. Part. II, Anthomedusae. *The Danish Ingolf Expedition*, **5**, 1.
- MAYER, A. (1910). — *Medusae of the World*. Carnegie Inst. of Washington Publ., 109.
- RUSSELL, F. (1938). — On the nematocysts of Hydromedusae. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **23**, 145.
- RUSSELL, F. (1953). — *The Medusae of the British Isles*. Cambridge University Press.
- SARS, M. (1835). — *Beskrivelser of Jagttagelser over nogle maerkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr*. Bergen, 1.
- SARS, M. (1837). — Zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken und Zoothyten. *Arch. f. Naturgesch.*, III Jahrg., 1.
- WERNER, B. (1956). — Über die Entwicklungsphysiologische Bedeutung des Fortpflanzungswechsels der Anthomedusen *Rathkea octopunctata* M. Sars. *Zool. Anz.*, **156**, 159.
- WERNER, B. (1958). — Die Verbreitung und das Jahreszeitliche Auftreten der Anthomeduse *Rathkea octopuncta* M. Sars sowie die Temperatur-abhängigkeit ihrer Entwicklung und Fortpflanzung. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchung, List.*, **6**, 137.