



HAL
open science

**ACTIVITÉS ÉLECTRIQUES SPONTANÉES ET
RÉACTIONS MOTRICES AU COURS DES
RYTHMES COMPORTEMENTAUX DE LA COLONIE
DE VERETILLUM CYNOMORIUM PALL.
(CNIDAIRE PENNATULIDAE)**

Bernard Buisson

► **To cite this version:**

Bernard Buisson. ACTIVITÉS ÉLECTRIQUES SPONTANÉES ET RÉACTIONS MOTRICES AU COURS DES RYTHMES COMPORTEMENTAUX DE LA COLONIE DE VERETILLUM CYNOMORIUM PALL. (CNIDAIRE PENNATULIDAE). *Vie et Milieu*, 1971, XXII, pp.327 - 372. hal-02966676

HAL Id: hal-02966676

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02966676v1>

Submitted on 14 Oct 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**ACTIVITÉS ÉLECTRIQUES SPONTANÉES
ET RÉACTIONS MOTRICES
AU COURS DES RYTHMES COMPORTEMENTAUX
DE LA COLONIE
DE *VERETILLUM CYNOMORIUM* PALL.
(CNIDAIRE PENNATULIDAE)**

par Bernard BUISSON (1)

*Histologie et Biologie Tissulaire, Faculté des Sciences,
43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69 - Villeurbanne (France)*

SOMMAIRE

Une activité électrique spontanée est enregistrée à partir de la masse commune de la Vérétille, principalement au cours de l'expansion insérée dans les activités rythmiques comportementales. Les systèmes de transmission, l'un à facilitation interneurale et l'autre à "through conduction", utilisés par ces signaux spontanés sont, ici, mis en évidence par les stimulations lumineuse et électrique. De plus, il a été possible de dégager, à certains moments des manifestations rythmiques du comportement, des changements d'état au niveau des jonctions neuro-effectrices.

(1) Ce travail correspond à la troisième partie d'une thèse de Doctorat d'Etat, soutenue le 19 février 1971 devant Messieurs les Professeurs PAVANS de CECCATTY et WAUTIER, de l'Université de Lyon, BRIEN, Membre de l'Académie Royale de Belgique, de l'Université de Bruxelles, et TARDENT, de l'Université de Zürich. Il a été effectué au sein de l'Equipe de Recherche Associée au C.N.R.S. n° 183 (Directeur M. PAVANS de CECCATTY) avec le concours du Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer (66 - France) et la collaboration technique de M^{me} J. VILLENEUVE.

<i>Introduction</i>	329
<i>Méthodes</i>	330
<i>Activités électriques spontanées de la masse commune</i>	333
I. Conditions	333
II. Types d'activités enregistrées	335
III. Enregistrement au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne	335
A) Fréquence des activités électriques pour des fractions de temps de 10 minutes	336
B) Fréquence des activités électriques pour des périodes de 60 minutes	338
IV. Essai d'enregistrement au cours des activités rythmiques d'ondes péristaltiques et de pulsations	341
<i>Réactions aux stimulations lumineuses</i>	343
I. Conditions	343
II. Stimulation à intensité constante	343
A) Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne	343
B) Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques de pulsations	346
III. Stimulation sous des intensités différentes	348
A) Stimulation de Vérétilles en expansion	348
B) Stimulation de Vérétilles turgescentes	349
<i>Réactions aux stimulations électriques</i>	350
I. Conditions	350
II. Stimulation à tension constante	350
A) Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne	350
B) Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques de pulsations	356
III. Stimulation sous des tensions différentes	359
A) Stimulation de Vérétilles en expansion	359
B) Stimulation de Vérétilles turgescentes	359
IV. Mise en évidence de la période réfractaire	361
<i>Discussion</i>	363
<i>Bibliographie</i>	369

INTRODUCTION

Le plus souvent la simple observation des Cnidaires à formes polypes (coloniaux ou non) ne permet pas de déceler toutes leurs manifestations comportementales. Il est alors nécessaire, par des artifices techniques de dégager ou de provoquer des réactions. Ce qui souvent conduit à découvrir leur origine.

L'enregistrement d'activités électriques spontanées, qui fait ses preuves depuis une dizaine d'années chez les Cnidaires (voir dans BULLOCK et HORRIDGE, 1965), est de ce fait requise. L'investigation met en évidence, dans une certaine mesure (2), centres d'initiation et systèmes de conduction. Nous ajouterons qu'elle est également à même de révéler des changements d'état.

Les stimulations lumineuse et électrique constituent non seulement des compléments indispensables mais aussi des moyens importants pour apporter des solutions aux questions posées. Il est, de plus, possible de trouver des propriétés intéressantes particulièrement le système nerveux, telles que compétence sensorielle et excitation sélective.

Il convient, par ces procédés techniques, de dégager ce que notre étude précédente des activités rythmiques comportementales de *Veretillum* a suggéré et laissé sous silence (BUISSON, 1971).

Chez *Veretillum*, montrant différentes postures, les activités rythmiques comportementales correspondent, d'une part à un rythme de moyenne fréquence d'expansion (nocturne)-contraction (diurne) voisin d'un rythme endogène à corrélation externe (lumière) et d'autre part à un rythme de haute fréquence (ondes péristaltiques et pulsations de la masse commune).

En dehors de quelques indications sur la transmission des phénomènes observés, nous en déduisons surtout l'existence de centres d'initiation localisés. Ceux-ci, dont les activités se succèdent, évoquent des changements d'état caractéristiques des activités rythmiques (SOLLBERGER, 1965). C'est ce que suggèrent, notamment, les polypes de *Véretilles* collectivement excitables en expansion et réagissant individuellement en turgescence.

C'est afin de ne pas ajouter une confusion supplémentaire avec la fréquence des signaux électriques spontanés et la fréquence des

(2) Cependant, selon HORRIDGE (1968), on constate souvent l'absence de signaux électriques au cours de la manifestation d'activités comportementales évidentes.

impulsions électriques utilisées, que nous allons désigner ici ces rythmes en termes d'activités rythmiques comportementales de contraction-expansion quotidienne et d'activités rythmiques comportementales d'ondes péristaltiques et de pulsations.

MÉTHODES

Enregistrement de l'activité électrique spontanée (Fig. 1).

Les enregistrements sont effectués dans une cage de Faraday. Un bruit de fond de l'ordre de 200 microvolts masque cependant les activités électriques égales ou inférieures à cette amplitude.

Les appareils d'enregistrement sont un oscilloscope Tektronix 502 A à double trace et un enregistreur « rapidgraph » Sefram sur bandes en papier. L'étude se fait simultanément sur les deux appareils.

Le schéma (Fig. 1) indique l'organisation du circuit d'enregistrement. Il ne comprend pas le second enregistreur (sur papier) qu'il suffit de brancher en parallèle à l'entrée de l'oscilloscope.

Un changeur d'impédance, CI avec sa sonde SO, est intercalé entre les électrodes et l'appareil. De plus le circuit comprend un générateur d'impulsions calibrées (GEN) utilisé pour vérifier le fonctionnement du montage.

Les électrodes d'enregistrement à succion sont constituées par des tubes fins de polyéthylène remplis d'eau de mer. La connexion est assurée par un tube et une cuve contenant du chlorure de potassium (3M) gélifié à l'agar-agar.

Les électrodes indifférentes sont soit des tubes de verre coudé, soit des cathéters. Elles sont de toute façon remplies de ClK 3M. Il y a de plus deux demi-cellules au calomel. Ainsi il n'y a pas de jonction eau-métal.

Stimulation lumineuse.

Le schéma (Fig. 2) concerne le dispositif utilisé pour la stimulation lumineuse de *Veretillum*. L'installation comprend deux lampes indépendantes placées à 15 cm du bac d'élevage. La première (1) permet la stimulation latérale partielle ou totale et la seconde (2) l'illumination verticale totale.

Ces sources de lumière sont connectées à un rhéostat branché sur le secteur et elles peuvent être mises sous une gamme de tension allant de 4,5 à 8,5 volts, de volt en volt. L'intensité lumineuse correspondante est mesurée à l'aide du luxmètre de Guerpillon et Cie. Le relevé est fait après avoir immergé la cellule de l'appareil, enveloppée dans un sachet en plastique, dans le bac d'eau de mer qui reçoit la lumière.

Pendant les expériences, la circulation permanente de l'eau de mer assure la constance de la température (17-18°) des bacs.

Nous effectuons souvent les enregistrements sur tambour enfumé.

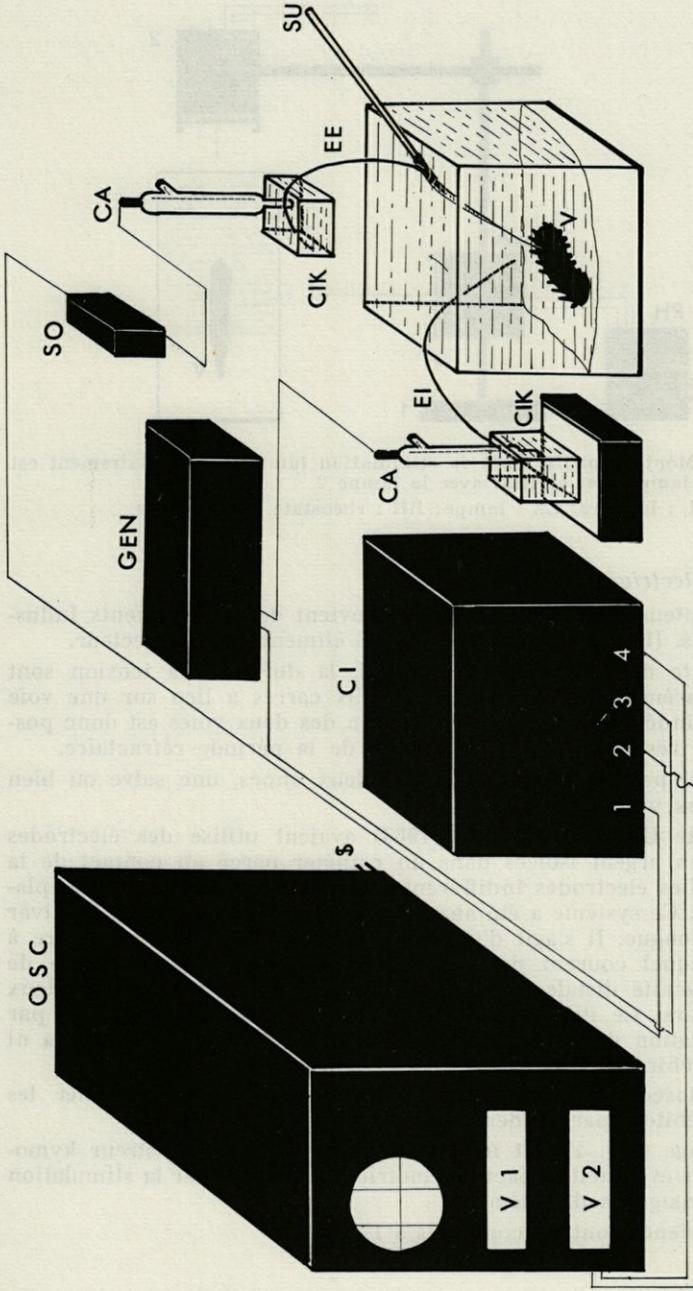


Fig. 1. — Montage utilisé pour l'enregistrement de l'activité électrique de la Vérétille. Le polygraphe n'est pas représenté.

OSC : oscilloscope; V1 : première voie de l'oscilloscope; V2 : deuxième voie de l'oscilloscope; CI : changeur d'impédance; SO : sonde du changeur d'impédance; GEN : générateur d'impulsions calibrées (1 mv); CA : 1/2 cellule au calomel; CIK : cuve contenant du chlorure de potassium-3M; EI : électrode indifférente; EE : électrode d'enregistrement; SU : suction; V : Vérétille.

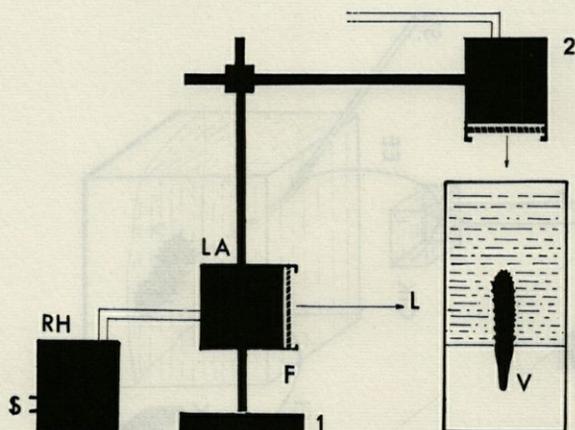


FIG. 2. — Montage utilisé pour la stimulation lumineuse. L'éclairage est latéral avec la lampe 1 et vertical avec la lampe 2.

F : filtre; L : lumière; LA : lampe; RH : rhéostat; V : Vérétille.

Stimulation électrique (Fig. 3).

Le générateur d'impulsions (GEN) provient des Equipements Industriels de Paris. Il s'agit du modèle STII C alimenté par le secteur.

Il présente deux voies dont le délai, la durée et la tension sont réglables séparément. La sortie des signaux carrés a lieu sur une voie commune ou indépendante. La combinaison des deux voies est donc possible et c'est très important pour l'étude de la période réfractaire.

L'appareil peut dispenser un choc, deux chocs, une salve ou bien des impulsions permanentes.

PAVANS de CECCATTY et coll. (1963) avaient utilisé des électrodes d'excitation en argent isolées dans un cathéter percé au contact de la préparation. Les électrodes indifférentes étaient constituées par des plaques d'argent. Ce système a été abandonné au profit de l'électrode Alvar myopunctur longue. Il s'agit d'un tube métallique de faible diamètre à l'intérieur duquel courent deux électrodes isolées dans une gaine de résine. L'extrémité distale biseautée fait apparaître la section des deux fils conducteurs. Ce dispositif produit une stimulation ponctuelle par simple application du biseau sur la préparation biologique. Il n'y a ni brûlure ni déchirure.

Un oscilloscope, connecté au stimulateur, permet de vérifier les impulsions débitées par ce dernier.

Le montage (Fig. 4) fait intervenir un cylindre enregistreur kymographique. Les éventuelles réactions motrices produites par la stimulation sont donc consignées directement.

Les expériences ont été conduites à 17-18°.

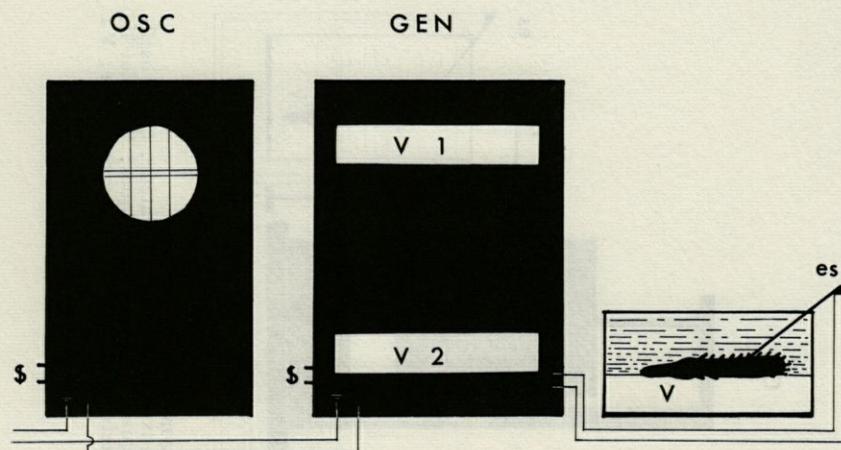


FIG. 3. — Montage utilisé pour la stimulation électrique. Les impulsions débitées par le générateur sont contrôlées à l'oscilloscope.

GEN : générateur d'impulsions; V1 : première voie du générateur; V2 : deuxième voie du générateur; OSC : oscilloscope; ES : électrode de stimulation myopuntor; V : Vérétille.

ACTIVITÉS ÉLECTRIQUES SPONTANÉES DE LA MASSE COMMUNE

I. CONDITIONS.

Les présents enregistrements proviennent de Vérétilles placées dans une pièce dont l'éclairage du jour est tamisé par le grillage de la cage de Faraday. L'intensité lumineuse est de toute façon inférieure à celle du local qui sert pour l'étude des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne (BUISSON, 1971). De plus les rayons lumineux ne frappent jamais directement le bac d'élevage.

L'application de l'électrode sur le pied ou sur le rachis suffit pour capter des signaux électriques.

Des différences, du reste déjà soulignées (BUISSON et coll., 1967), ont été notées dans la forme et l'amplitude même des impulsions de la Vérétille sur l'écran de l'oscilloscope et au niveau de l'enregistreur sur papier. Ce dernier à 1 mm/s ne retient que la trace partielle des manifestations électriques. Ainsi une impulsion de 2-3 mv sur l'écran de l'oscilloscope laisse un signal de 1,5 mv sur la bande de papier. Le Polygraphe utilisé permet donc plus une étude relative à la fréquence qu'à la forme des impulsions.

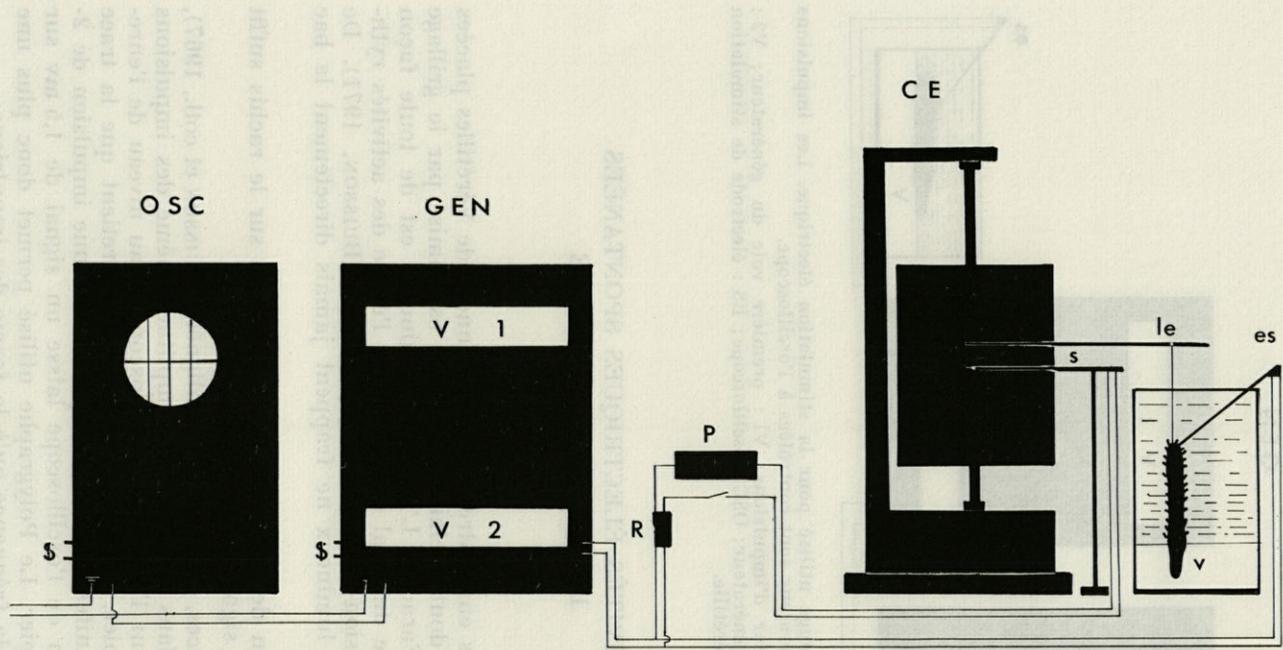


FIG. 4. — Montage utilisé pour la stimulation au cours d'enregistrements kymographiques.
 GEN : générateur d'impulsions; V1 : première voie du générateur; V2 : deuxième voie du générateur; OSC : oscilloscope; CE : cylindre enregistreur; LE : levier enregistreur; S : scripteur marquant les chocs électriques; R : relai lié au scripteur électrique; P : pile de 6 volts liée au scripteur électrique; ES : électrode de stimulation myopuncteur; V : Vérétille.

II. TYPES D'ACTIVITÉS ENREGISTRÉES.

Nous retrouvons les potentiels déjà décrits (BUISSON et coll., 1967). A côté de ceux-ci nous relevons également des manifestations plus lentes. Il y a aussi de petits signaux que nous distinguons à peine. Ce sont des impulsions monophasiques qu'il est peut-être possible de rapprocher des activités enregistrées dans l'aire de succion de l'électrode par JOSEPHSON et MACKIE (1965) chez *Tubularia*. Cependant en augmentant sensiblement l'intensité de la succion nous ne pouvons prétendre que nous obtenons un plus grand nombre de ces signaux, comme c'est le cas chez ce dernier Hydrozoaire. Ces impulsions électriques ne sont donc pas dues, chez *Veretillum*, à la présence de l'électrode.

Les différents signaux relevés sont soit isolés, soit groupés en salves.

Il est cependant difficile de les ramener à des mouvements précis de l'animal comme ont pu le faire JOSEPHSON et MACKIE (1965) pour certains signaux de Tubulaires. Chez les Cnidaires il y a aussi les activités « cryptiques », dont parlent PASSANO et McCULLOUGH (1963). Néanmoins, chez *Veretillum*, même s'il n'y a pas toujours de relation immédiate avec un mouvement, nous dégagons un rapport avec certaines activités comportementales. Nous avons en effet précisé (BUISSON et coll., 1967) que les potentiels semblaient particulièrement entrer en jeu lors de la phase comportementale qui conduit à l'aspect turgescence.

Il convient alors d'enregistrer l'activité électrique pendant la manifestation des activités rythmiques comportementales d'expansion-contraction quotidienne.

Des essais d'enregistrement sont également effectués pendant l'expression des activités rythmiques d'ondes péristaltiques et de pulsations de la masse commune.

III. ENREGISTREMENTS AU COURS DES ACTIVITÉS RYTHMIQUES DE CONTRACTION-EXPANSION QUOTIDIENNE.

C'est la variation de la fréquence des signaux électriques qui va surtout être étudiée ici.

Nous l'envisagerons d'abord pour des fractions de temps de 10 minutes et ensuite pour des fractions de temps de 60 minutes. L'expérience débute chaque fois avec une Vérétille présentant l'aspect contracté.

A) *Fréquence des activités électriques pour des périodes de temps de 10 minutes* (voir tableau correspondant).

Avec une électrode à succion placée sur le rachis proximal (3) d'un animal contracté nous distinguons des signaux séparés par de longs silences (Fig. 5 A). C'est ce qui se passe parfois chez *Hydra* (Mc CULLOUGH, 1965). Néanmoins la fréquence des impulsions est nettement inférieure chez *Veretillum*. En effet chez ces Vérétilles contractées nous relevons une seule impulsion par dizaine de minutes (a du tableau).

Puis, alors que les polypes sont encore cachés dans la masse commune, nous remarquons l'augmentation passagère de la fréquence de signaux électriques (b du tableau). Nous retombons ensuite dans une phase plus silencieuse (c du tableau) précédant l'apparition d'une séquence de nette activité (d du tableau). A ce moment-là, la Vérétille s'est nettement allongée, bien qu'encore vermiforme. Cela indique que l'animal amorce son expansion quotidienne. Puis dans e, f, g du tableau, nous obtenons des fréquences encore jamais atteintes. Cela ne signifie pas pour autant qu'elles demeurent identiques d'une tranche de temps à l'autre. Il y a au contraire des fluctuations. Les impulsions observées sont d'amplitude variable (Fig. 5 B).

A l'issue de ce laps de temps les polypes qui avaient commencé à pointer sont dévaginés au tiers de leur longueur et dirigés vers le sommet du rachis. La relation entre l'augmentation de la fréquence des activités électriques et l'expansion quotidienne paraît évidente. Ce qui peut être confirmé par les faits que nous allons rapporter. Bien que leur dévagination soit généralement coordonnée sur toute la surface du rachis, il se peut que certains polypes se présentent déjà sous la forme de mamelons dans un territoire déterminé alors qu'ils ne sont pas encore visibles sur un autre. C'est-à-dire que ce dernier est encore contracté. L'électrode d'enregistrement placée sur le premier capte quelques potentiels, tandis que placée sur le second, elle capte un ou deux signaux par période de 10 minutes. Parfois, en cours d'expansion nous constatons pendant quelques dizaines de minutes la disparition des signaux fréquents. Parallèlement nous remarquons l'arrêt de la décontraction. L'absence de signaux se distingue, et cela à tous les niveaux du coenenchyme. Nous avons déjà observé des Vérétilles dont l'expansion est marquée d'un arrêt. Pendant toute la durée de ce dernier les pulsations contractiles de la masse commune réapparaissent (BUISSON, 1971).

(3) La Vérétille comprend un rachis garni de polypes et un pied nu séparé du précédent par la zone intermédiaire. A partir de cette zone de séparation, nous avons respectivement subdivisé pied et rachis en trois parties égales. Nous trouvons ainsi le rachis proximal, médian et distal et le pied proximal (ou sphincter pedonculi), médian et distal (Buisson, 1970).

La dévagination des polypes reprend son cours avec une nouvelle augmentation de la fréquence des impulsions électriques à tous les niveaux de la hampe rachidale.

Ces relevés n'ont cependant pu être effectués en même temps dans toutes les régions. Ainsi, alors que JOSEPHSON et MACKIE (1965) ont pu constater l'existence de la synchronisation d'un certain type d'activité électrique entre deux polypes de Tubulaires, nous ne pouvons, actuellement, rien affirmer quant à la simultanéité des signaux électriques entre les différentes parties du coenenchyme de *Veretillum*. Il semble malgré tout que le phénomène puisse être transmis puisqu'au cours de l'expansion, il est également enregistré sur le pédoncule. Or le pédoncule seul n'est pas à même de manifester les signes de la décontraction (BUISSON, 1971).

Dans les périodes de 10 minutes comprises dans h et i du tableau (et Fig. 5 C), nous retrouvons encore un nombre important de signaux électriques. Les Vérétilles en expansion montrent alors des polypes perpendiculaires au rachis.

Au fur et à mesure que la Vérétille acquiert la turgescence, ses polypes épanouis tournent leur extrémité distale en direction du pédoncule (à partir de j du tableau). La cadence des potentiels diminue alors sensiblement, soit progressivement, soit irrégulièrement.

De l à n (et Fig. 5 D), la fréquence des signaux devient très faible et il arrive que nous puissions constater l'absence de signaux pour plusieurs périodes de 10 minutes. Dans le cas présenté ici, en o, il y a une légère augmentation de la cadence à laquelle font suite un grand nombre de tranches de 10 minutes dans lesquelles nous relevons rarement plus d'un potentiel.

Enfin à l'issue de la turgescence, de r à t (et Fig. 5 E) qui se situe avant le lever du jour ou dans la matinée, nous enregistrons l'augmentation pratiquement progressive de la fréquence des impulsions.

La contraction naturelle a ensuite lieu. En fait, seules les manifestations électriques associées à des contractions partielles se sont inscrites sur l'oscilloscope et le papier du polygraphe. Nous avons déjà signalé la suite d'événements participant au phénomène de contraction quotidienne (BUISSON, 1971). Les tentacules, rappelons-le, manifestent les premiers signes de cette dernière. Mais la Vérétille est réduite, par la suite, à un cylindre lisse dans la stricte mesure où ce sont les tentacules de tous les polypes et non pas de certains d'entre eux qui présentent cette crispation. Sinon la rétraction collective est remise à plus tard. Au moment de l'apparition du phénomène, l'électrode placée sur la surface du rachis proximal transmet des salves de potentiels. Ces derniers sont diphasiques de

l'ordre de 2 mv et rappellent par leur aspect ceux décrits récemment chez *Veretillum* (BUISSON et Coll., 1967). PASSANO et Mc CULLOUGH (1963), quant à eux, décrivent des salves de 20 à 30 mv pendant la contraction d'*Hydra*. Chez *Veretillum* le polygraphe retient une activité continue (trait épais) (Fig. 5 F) au lieu de chacun des composants de la salve.

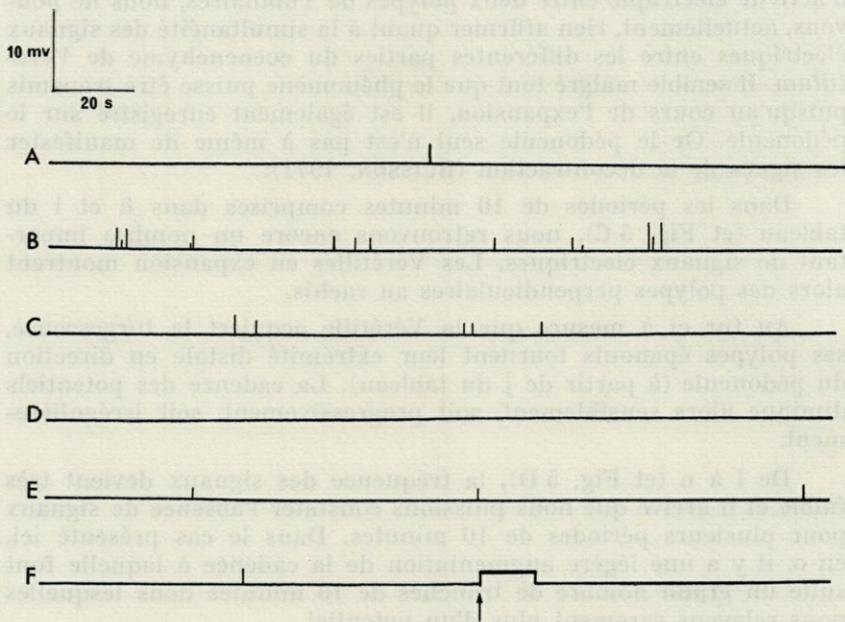


FIG. 5. — Variation de la fréquence des activités électriques au cours des activités rythmiques comportementales.

A : animal contracté; B : animal en expansion polypes dirigés vers le sommet du rachis; C : animal en expansion, polypes perpendiculaires au rachis; D : animal turgescent; E : animal en fin de turgescence; F : la flèche indique l'activité électrique relevée au cours d'une tentative de contraction spontanée.

B) *Fréquence des activités électriques pour des périodes de 60 minutes* (Fig. 6).

Nous faisons, cette fois-ci, non plus la somme des activités électriques pour des fractions de temps de 10 minutes mais pour des tranches d'une heure. Les résultats sont alors portés sur des axes de coordonnées afin d'obtenir un histogramme de fréquence. En abscisses nous alignons les classes de temps d'une heure chacune à partir du début de l'enregistrement, jusqu'à la turgescence complète. En ordonnées nous portons la fréquence des signaux élec-

	1 heure						1 heure						1 heure						1 heure						
	a						b						c						d						
1	Fr	1	0	1	1	0	1	1	1	4	4	1	11	17	2	0	2	1	1	3	4	1	10	2	3
	Aspect																								
2	e						f						g						h						
	Fr	10	7	5	10	7	17	8	2	24	2	5	9	4	5	4	6	6	13	4	5	6	9	16	4
Aspect																									
3	i						j						k						l						
	Fr	5	5	8	7	4	3	6	3	10	3	2	1	2	3	1	0	0	3	1	2	0	1	1	1
Aspect																									
4	m						n						o						p						
	Fr	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	4	2	0	2	0	0	1	0	1	0
Aspect	id.						id.						id.						id.						
5	q						r						s						t						
	Fr	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0	2	1	2	0	3	0	2	3	4	1	2	1	5
Aspect	id.						id.						id.						id.						

Légende du tableau : Variation de la fréquence de l'activité électrique au cours de la décontraction quotidienne. Pour chaque tranche d'une heure, nous avons schématisé les aspects successifs présentés par la Vérétille (de a à t). Chaque heure est subdivisée en 6 parties égales. La fréquence de signaux (Fr) est indiquée pour chacune de ces dernières.

triques. Les différentes colonnes s'inscrivent dans une courbe de Gauss bien qu'il y ait des paliers accentués.

Ainsi le coenenchyme de *Veretillum* est-il encore contracté quand la cadence des impulsions augmente et est-elle maximale quand les polypes en expansion présentent le tiers ou la moitié de leur longueur. Il y a cette fois des gradins croissant successivement et non plus des colonnes d'activités souvent séparées par des phases plus ou moins silencieuses comme c'est le cas en considérant des fractions de temps de 10 minutes. Avant de retrouver la chute de l'activité électrique qui correspond à la turgescence, une diminution légère s'intercale parfois entre les deux maxima. Elle se place pratiquement dans le laps de temps qui voit passer les polypes de l'inclinaison en direction du sommet à l'insertion perpendiculaire au rachis.

Pour chaque nouvelle heure qui suit nous assistons à la réduction par palier du nombre des potentiels, pour finalement retrouver la fréquence des activités électriques qui précède la décontraction quotidienne (4).

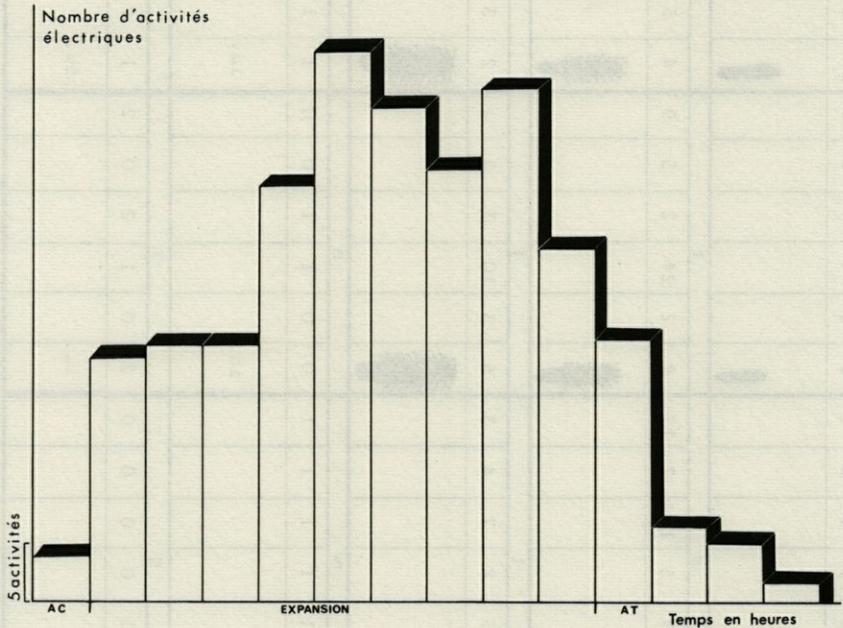


FIG. 6. — Histogramme de fréquences représentant l'activité électrique de *Veretillum*. L'enregistrement débute lorsque l'animal se présente sous l'aspect contracté et prend fin lorsqu'il est turgescent. Chaque classe représente une heure. AC : aspect contracté; AT : aspect turgescent.

(4) La fin de la turgescence ne figure pas sur l'histogramme que nous présentons.

Cette distribution gaussienne des manifestations électriques que nous avons pu consigner dans le cadre d'un jour, semble également connue chez d'autres Invertébrés. C'est en particulier ce que rapportent VENKATACHARI et MURALIKRISHNA DASS (1968) au sujet des impulsions spontanées issues de la chaîne nerveuse ventrale d'un Scorpion.

IV. ESSAIS D'ENREGISTREMENT AU COURS DES ACTIVITÉS RYTHMIQUES DES ONDES PÉRISTALTIQUES ET PULSATIONS DE LA MASSE COMMUNE.

Tout comme JOSEPHSON et MACKIE (1968) nous ne pouvons que constater l'absence de potentiel au moment du passage d'une onde péristaltique. En effet toutes les fois qu'un anneau péristaltique passe sous l'électrode d'enregistrement le spot de l'oscilloscope ne subit aucune déviation. Il convient, malgré tout, de rappeler que le péristaltisme concerne, chez *Veretillum*, les cellules myoépithéliales circulaires du plafond des canaux longitudinaux centraux (BUISSON, 1971). La surface ectodermique du coenenchyme, sur laquelle est placée l'électrode, est donc marquée indirectement par un plissement au moment du passage de la constriction péristaltique.

Nous avons vu plus haut que la disparition des signaux enregistrés est liée à l'arrêt de l'expansion. Cet arrêt, étant inmanquablement attaché à la reprise de l'activité pulsatoire contractile de la masse commune, c'est dire que les potentiels relevés n'ont pas de rapport avec les pulsations.

Il se peut néanmoins que ces activités rythmiques d'ondes péristaltiques et de pulsations soient liées à des impulsions inférieures ou égales à 200 μ v, masquées par le bruit de fond indiqué dans la partie réservée aux méthodes.

Enfin les Vérétilles contractées non implantées manifestent le plus souvent les mouvements de l'implantation (BUISSON, 1971). Le pédoncule s'allonge et se contorsionne d'autant plus que le substrat sur lequel repose l'animal n'est pas favorable à l'implantation. Ce comportement peut aussi avoir lieu au moment où le *Veretillum* non ancré amorçe sa décontraction. L'augmentation de la fréquence des impulsions électriques que nous avons commencé à relever disparaît à tous les niveaux de la masse commune pendant toute la durée de la séquence de l'ancrage. C'est dire là aussi que les signaux enregistrés ne peuvent être rapprochés de l'implantation.

La présentation des résultats issus de l'enregistrement de l'activité électrique spontanée de la masse commune établit le parallélisme étroit qui existe avec la manifestation des activités rythmiques comportementales d'expansion-contraction quotidienne

(Fig. 7). La variation de la cadence des signaux électriques est en effet liée à l'expansion. La fréquence des signaux est maximale quand les polypes dévaginés au tiers ou à la moitié de leur longueur sont tournés vers le sommet du rachis et minimale quand, amplement épanouis, ils sont dirigés vers le pédoncule. En fin de turgescence il y a une augmentation du nombre des potentiels. La contraction qui fait suite est peut-être en relation avec une salve électrique. Cette évolution quotidienne de l'activité électrique, participant des activités rythmiques, semble aussi en rapport avec des changements d'état et de réaction de l'organisme qui les accompagne (SOLLBERGER, 1965) que suggérait déjà l'observation des Vérétilles en début d'expansion et des Vérétilles turgescentes. Il est alors nécessaire d'apporter une confirmation en provoquant des réactions à

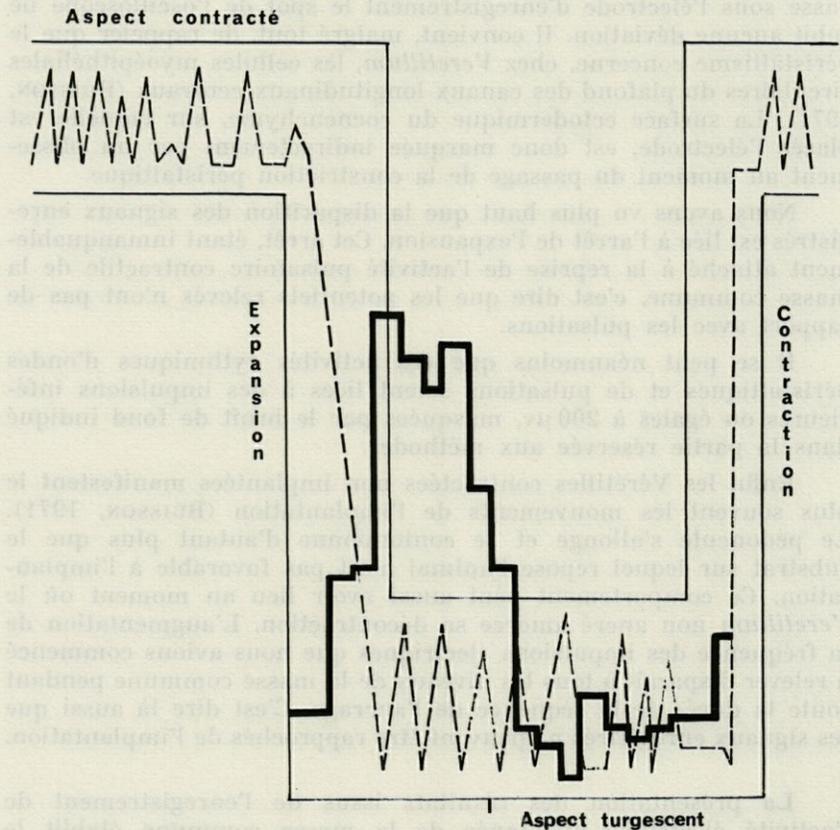


FIG. 7. — Superposition de l'activité électrique de la masse commune et d'une partie du schéma de la représentation des activités rythmiques comportementales (BUISSON, 1971).

l'aide de stimulations lumineuse et électrique. Ce qui permet, de plus, de dégager des voies de transmission suivies par les signaux spontanés et les propriétés qui s'y rattachent.

RÉACTIONS AUX STIMULATIONS LUMINEUSES

I. CONDITIONS.

Avec la méthode employée, l'illumination latérale est la seule possible pour des Vérétilles reposant horizontalement sur le substrat, tandis que l'illumination du rachis de Vérétilles implantées est possible, soit totalement (Fig. 2-2), soit latéralement (Fig. 2-1).

Nous nous proposons alors de rechercher les réactions au cours des différentes activités rythmiques comportementales en stimulant, d'une part à l'aide d'une source lumineuse à intensité constante et d'autre part à l'aide d'une source soumise à des intensités différentes.

II. STIMULATION A INTENSITÉ CONSTANTE (lumière blanche, 10 000 lux).

A) *Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne.*

1°) *Stimulation de Vérétilles en début d'expansion* (polypes à tentacules non déployés dirigés vers le sommet du rachis).

Nous provoquons des réponses qui se manifestent rapidement. Bien que les réactions débutent par les tentacules c'est à peine si nous remarquons les à-coups de la contraction des diverses parties de la Vérétille. Les réactions de *Veretillum* et de *Cavernularia* sont donc différentes puisque cette dernière réagit mal à la lumière pendant les premières phases de l'expansion (MORI, 1960). Certaines de ces Vérétilles subissent plusieurs illuminations successives ponctuées par des phases sans stimulation de 30 minutes chacune. La lumière est arrêtée quand les polypes commencent à s'invaginer dans la masse commune. Il suffit, à ce moment-là d'une minute environ d'exposition. Pendant l'interruption de la lumière, les Vérétilles retrouvent leur aspect antérieur et le dépassent parfois. C'est-à-dire que des animaux montrant des autozoïdes dévaginés au quart de leur longueur normale au moment de la première stimulation peuvent présenter des polypes plus longs quand la seconde exposition lumineuse est amorcée. Dans ce type d'expérience, non seulement les Vérétilles répondent à toutes les stimulations mais répondent, semble-t-il, plus rapidement chaque fois. Fait du reste, qui se

conçoit si nous évoquons l'augmentation parallèle de la fréquence des activités électriques spontanées. Il n'y a donc pas eu, dans ce contexte, adaptation à la lumière. Ce qui paraît rejoindre les observations de RUSHFORTH et Coll. (1963) sur *Hydra*.

2°) *Stimulation de Vérétilles en expansion dont les polypes sont insérés perpendiculairement au rachis.*

Dans les conditions normales d'élevage la contraction totale de *Veretillum* a lieu, soit au moment de lever du jour, soit plus tard lorsque les rayons lumineux frappent directement. Les polypes, par l'intermédiaire de leurs tentacules, sont le siège des premiers signes de la manifestation. Il en est de même chez *Renilla* (PARKER, 1920). C'est ce qui se produit également sous l'influence d'une lumière artificielle dont les faisceaux éclairent tout le rachis d'une Vérétille implantée. La rétraction des polypes est ensuite amorcée. Le phénomène se produit habituellement par à-coups et semble correspondre à celui décrit chez *Hydra* par RUSHFORTH et Coll. (1964) et par TARDENT et FREI (1969). Chez *Veretillum*, les polypes reflètent dans leur ensemble la même attitude et c'est seulement après un temps d'arrêt qu'ils atteignent le degré de raccourcissement suivant. Ces mouvements peuvent ou non se poursuivre après l'interruption de la lumière. Dans l'affirmative ils aboutissent à la contraction totale de l'animal. Cette dernière est généralement passagère et le *Veretillum* entre rapidement dans une nouvelle expansion.

Comme nous allons le voir la contraction ne prend pas obligatoirement naissance dans les tentacules des autozoïdes bien qu'elle débute à leur niveau. A cet effet nous stimulons latéralement la Vérétille implantée (Fig. 8 a et b). Non seulement les polypes directement soumis aux faisceaux lumineux réagissent, comme prévu, mais ceux qui sont insérés sur la partie opposée du rachis placée à l'ombre répondent de même. La réaction de ces derniers commençant également par le spasme des tentacules nous pouvons en déduire que l'excitation lumineuse a été transmise à partir de la zone stimulée.

Lorsque nous appliquons une lumière latéralement sur une partie du rachis seulement, les autozoïdes qui se trouvent au-dessus ou au-dessous du territoire stimulé montrent des réactions avec un retard progressif le long de la hampe rachidale. Il s'agit d'une réponse décroissante.

Le pédoncule étant normalement implanté nous avons également voulu savoir si son illumination entraînait sa contraction ainsi que celle des polypes. L'éclairement latéral du seul pied de Vérétilles non ancrées provoque tout au plus des mouvements locaux de sa part. De plus nous n'observons pas la rétraction des autozoïdes. Ce qui confirme les quelques indications données antérieurement à ce sujet (PAVANS DE CECCATTY et BUISSON, 1965).

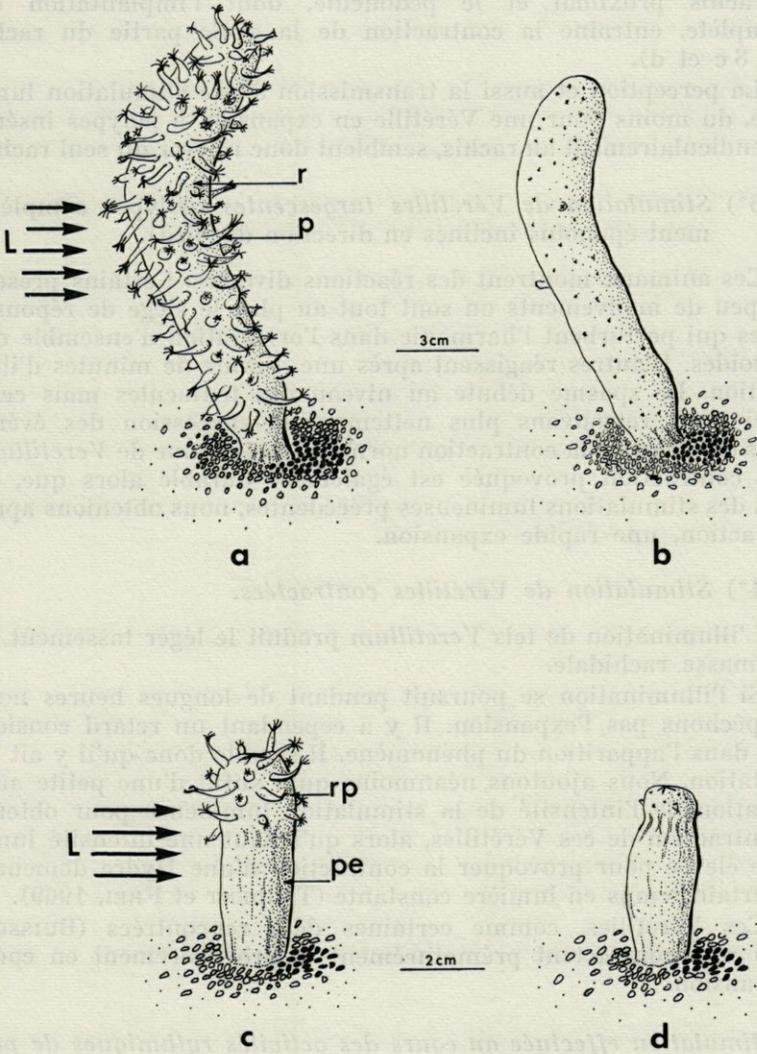


FIG. 8 (a et b). — Stimulation lumineuse latérale d'une Vérétille implantée. La Vérétille est ramenée à un cylindre lisse (b). L : lumière; r : rachis; p : polypes.

(c et d). — Stimulation lumineuse latérale d'une Vérétille incomplètement implantée amputée de la presque totalité du rachis. L'illumination provoque la contraction du restant du rachis. L : lumière; rp : rachis proximal; pe : pédonecule.

Par ailleurs l'éclairement d'un fragment, constitué par la base du rachis proximal et le pédoncule, dont l'implantation est incomplète, entraîne la contraction de la seule partie du rachis (Fig. 8 c et d).

La perception et aussi la transmission d'une stimulation lumineuse, du moins pour une Vérétille en expansion à polypes insérés perpendiculairement au rachis, semblent donc relever du seul rachis.

3°) *Stimulation de Vérétilles turgescentes* (polypes complètement épanouis inclinés en direction du pied).

Ces animaux montrent des réactions diverses. Certains présentent peu de mouvements ou sont tout au plus le siège de réponses locales qui perturbent l'harmonie dans l'orientation d'ensemble des autozoïdes. D'autres réagissent après une dizaine de minutes d'illumination. Le spasme débute au niveau des tentacules mais cette fois-ci nous retrouvons plus nettement la succession des événements qui marque la contraction normale quotidienne de *Veretillum*. Cette contraction provoquée est également durable alors que, au cours des stimulations lumineuses précédentes, nous obtenions après contraction, une rapide expansion.

4°) *Stimulation de Vérétilles contractées.*

L'illumination de tels *Veretillum* produit le léger tassement de leur masse rachidale.

Si l'illumination se poursuit pendant de longues heures nous n'empêchons pas l'expansion. Il y a cependant un retard considérable dans l'apparition du phénomène. Il semble donc qu'il y ait ici adaptation. Nous ajoutons néanmoins qu'il suffit d'une petite augmentation de l'intensité de la stimulation lumineuse pour obtenir la contraction de ces Vérétilles, alors qu'il faut une intensité lumineuse élevée pour provoquer la contraction d'une Hydre demeurée un certain temps en lumière constante (TARDENT et FREI, 1969).

Ces Vérétilles, comme certaines déjà rencontrées (BUISSON, 1971) se recontractent prématurément et provisoirement en cours d'expansion.

B) *Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques de pulsations de la masse commune.*

C'est, pour des raisons pratiques, les modifications apportées aux seules pulsations par la stimulation lumineuse que nous allons suivre.

1°) *Stimulation de Vérétilles en expansion.*

Un animal au tout début de son expansion, bien que ne mon-

trant pas encore de polypes, présente déjà une ligne d'enregistrement kymographique inclinée, généralement peu accidentée (voir Fig. 7 et Buisson, 1971).

Sous l'influence d'une source lumineuse de 10 000 lux l'expansion est arrêtée et les pulsations apparaissent avant l'amorce de la contraction de la masse commune (Fig. 9 A). Lorsque la stimulation lumineuse a lieu plus tard, c'est-à-dire quand les autozoïdes sont en voie de dévagination, la rétraction de ces derniers précède l'apparition d'un pic aigu sur le kymographe indiquant l'élongation du coenenchyme. La contraction générale suit rapidement.

La Vérétille amputée (pédoncule et base du rachis proximal) que nous avons vue plus haut est également soumise à une lumière de 10 000 lux au cours d'enregistrement kymographique, pendant l'expansion. Après la rétraction des quelques polypes qui se trouvent sur la base du rachis proximal et l'élévation de la base de la ligne de l'enregistrement, les pulsations s'inscrivent à nouveau. Pendant ce temps, rappelons-le, seule la partie du rachis s'est contractée. En outre, après l'interruption de la stimulation lumineuse, l'élévation de la base de la ligne d'enregistrement se poursuit. Puis nous assistons à une séquence de battements réguliers en forme de pics (Fig. 9 B) de fréquence plus élevée (20/H). Cette séquence caractérise normalement les Vérétilles après la contraction quotidienne ainsi que les pédoncules isolés (Buisson, 1971). Elle est en rapport avec l'implantation ou la poursuite de l'implantation. Mais ici cette augmentation de fréquence des pulsations a bien lieu quelque trois heures avant les premières lueurs matinales. Il semble donc que l'apparition prématurée de cette séquence ait un rapport avec l'illumination de ce fragment de Vérétille.

2°) *Stimulation de Vérétilles contractées.*

Le plus souvent l'illumination entraîne une élévation de la base de la ligne de l'enregistrement des pulsations. La masse commune subit donc une légère contraction. Quand la fréquence des battements est de l'ordre de 10 par heure (pulsations du pédoncule proximal) seulement, cette légère contraction s'effectue par petits paliers successifs. Puis les pulsations ont tendance à réapparaître normalement.

Lorsque la lumière agit sur une Vérétille contractée dont la masse commune donne 20 pulsations (pulsations du pédoncule proximal et de l'implantation) par heure, nous relevons également l'élévation de la base de la ligne d'enregistrement. De plus, l'amplitude des battements du rachis devient plus faible et si nous avons affaire à un *Veretillum* dont l'enregistrement des pulsations s'effectue à trois niveaux (rachis distal, rachis médian et pédoncule proximal ou zone intermédiaire), les battements du rachis distal semblent

également entraîner ceux du rachis médian. Normalement ce sont les pulsations du pied proximal qui, à ce moment-là, coordonnent celles des autres territoires de la Vérétille.

A l'issue de cette étude nous décelons donc la variation du temps de réponse, selon l'état de la Vérétille. De plus nous voyons que, au cours des différentes postures il y a (expansion) ou non (turgescence) une réponse prévisible. Il convient dans le premier cas de rechercher s'il existe un seuil d'intensité lumineuse défini et dans le second s'il n'y a pas eu une augmentation de seuil.

III. STIMULATION SOUS DES INTENSITÉS LUMINEUSES DIFFÉRENTES (Fig. 10 A).

Tout comme SINGER et Coll. (1963) pour *Hydra*, nous allons effectuer une étude sous des intensités lumineuses différentes sur des *Veretillum* en expansion (polypes insérés perpendiculairement au rachis) et sur des *Veretillum* turgescents (polypes dirigés vers la base du pédoncule).

Comme nous l'avons vu il est possible de limiter la réaction à la lumière en interrompant la stimulation. C'est la raison pour laquelle nous pouvons définir un temps de réponse. Il s'agit du temps qui sépare le début de l'application des rayons lumineux et le début de la réaction qui s'exprime par la contraction des tentacules et par les premiers signes de la rétraction du haut de la colonne des polypes. La lumière est chaque fois éteinte à ce moment-là (planche 1 A et B). La stimulation est portée à l'aide du montage (Fig. 2-1). Les faisceaux sont donc appliqués latéralement à des Vérétilles implantées.

A) *Stimulation de Vérétilles en expansion* (polypes insérés perpendiculairement au rachis).

Il y a un seuil nettement défini au-dessous duquel nous ne relevons aucune manifestation quelle que soit la durée de l'illumination. Le *Veretillum*, au contraire, poursuit son expansion. *Metridium* (NORTH et PANTIN, 1958), pour sa part, ne semble pas présenter de seuil défini à l'égard d'une source lumineuse.

L'intensité lumineuse requise étant suffisante (5 000 lux), nous remarquons que le temps de réponse est inversement proportionnel à l'intensité. Nous retrouvons ainsi la loi de Bunsen et Roscoe que rapportent SINGER et Coll. (1963) à propos de leur étude sur *Hydra*. A la limite chez *Veretillum* la courbe devient asymptotique à l'axe des temps. Les manifestations, même pour les plus rapides, demeurent cependant relativement lentes à côté des réactions connues provoquées par la stimulation électrique (PAVANS DE CECCATTY et BUISSON, 1965).

B) *Stimulation de Vérétilles turgescentes* (polypes tournés vers le pédoncule).

Chez les animaux turgescents le seuil est plus élevé et c'est seulement à partir de 9 000 lux que nous obtenons le spasme recherché (5).

De plus pour une intensité favorable donnée, le temps de réponse des animaux gorgés d'eau est supérieur à celui des Vérétilles en expansion. C'est ainsi que sous des faisceaux lumineux de 21 000 lux la réponse se produit après plus de 2 minutes pour les premiers et après une minute environ pour les secondes.

Nous avons été rapidement limité par le matériel de stimulation lumineuse dont les 21 000 lux précédents doivent déjà être considérés comme une limite supérieure dépassée. Ainsi nous pouvons seulement retenir quelques points pour dresser une courbe. Elle rappelle la précédente, du moins pour la partie rectiligne évoquant la loi de Bunsen et Roscoe.

Comme nous l'avons vu, certaines de ces Vérétilles turgescentes ont refusé de répondre par la contraction de tous les tentacules des autozoïdes; seuls des mouvements temporaires et locaux ayant pu être relevés à partir de polypes de tels animaux. La légère agitation dont font preuve des polypes isolés situés sur la partie du rachis opposée à celle qui reçoit les faisceaux lumineux semble indiquer que la stimulation a malgré tout été transmise.

Après avoir été perçue par le rachis la stimulation lumineuse est transmise et les modalités des réponses qui en découlent impliquent un phénomène de facilitation.

Lorsque les polypes sont visibles c'est toujours par leur intermédiaire que débute la réaction à la stimulation lumineuse et c'est ensuite que la masse commune amorce sa contraction. Des effets se remarquent même au niveau des activités pulsatoires.

L'augmentation du seuil d'intensité lumineuse efficace, tout comme l'augmentation du temps de réponse, correspond bien à des changements d'état entre les Vérétilles en expansion et les Vérétilles turgescentes. Ce qui de plus convient à la manifestation d'activités rythmiques (SOLLBERGER, 1965). Les derniers faits de cette étude suggèrent que les changements d'état ne participent pas seulement du gonflement inhérent à l'ingestion d'eau puisque la transmission paraît s'effectuer même chez les Vérétilles turgescentes demeurant sans réactions collectives.

(5) Chez *Metridium* les changements de seuils remarquables ont lieu après plusieurs stimulations lumineuses (NORTH et PANTIN, 1958).

La stimulation électrique, dont les paramètres sont plus maîtrisables, s'impose donc tout particulièrement afin de confirmer et de dégager d'autres faits.

RÉACTIONS AUX STIMULATIONS ÉLECTRIQUES

I. CONDITIONS.

Comme pour la stimulation lumineuse nous appliquons des chocs électriques à des Vérétilles présentant des aspects caractéristiques des activités rythmiques comportementales. La stimulation électrique est appliquée à l'aide des électrodes décrites plus haut et ne déclenche jamais le phénomène de luminescence connu chez les Pennatulides et tout particulièrement décrit chez *Veretillum* par TITSCHACK (1964). Cet auteur base son étude sur les vagues lumineuses provoquées par une stimulation électrique dont les caractéristiques diffèrent des nôtres (courant alternatif de 8 volts). En effet notre travail, reposant sur des stimulations par des signaux carrés à tension constante (5 volts) et sur des stimulations sous des tensions différentes (de 2 à 10 volts), comprend, dans les premières, l'utilisation de chocs à moyenne fréquence (20 par seconde) et à basse fréquence (toutes les 1 ou 2 secondes). Il est alors possible de distinguer des voies de transmission différentes (voir dans BULLOCK et HORRIDGE, 1965). De plus, la Vérétille étant à même de répondre à deux chocs, nous pourrions, tout comme HORRIDGE (1957) pour *Tubipora*, dégager une période réfractaire.

II. STIMULATION A TENSION CONSTANTE.

A) *Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques d'expansion-contraction quotidienne.*

1°) *Stimulation de Vérétilles en début d'expansion* (polyypes dévaginés au tiers de leur longueur, orientés vers le sommet du rachis).

a) Application de signaux carrés de 5 volts à raison de 20 par seconde (délai = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

Nous avons vu plus haut que la stimulation lumineuse donne les réponses les plus marquées chez ces animaux en début d'expansion. Il en est de même quand nous envoyons 20 chocs par seconde. Rappelons, au contraire, que ce ne sont pas les Coraux incomplètement épanouis qui ont fourni les meilleurs résultats à HORRIDGE (1957).

Quel que soit le territoire stimulé nous remarquons la réponse de tous les polypes. La rétraction des tentacules, encore réunis au-dessus de l'ouverture pharyngienne, ainsi que la flexion de la colonne du polype paraissent simultanées. La réaction des polypes précède néanmoins celle du coenenchyme. Ce dernier s'allonge cependant avant de se contracter. En interrompant le circuit de stimulation bien avant la contraction de la masse commune nous arrêtons rarement les mouvements déclenchés. Dans les cas où la réaction disparaît malgré tout, au cours de la reprise de l'expansion, les polypes sont souvent l'objet d'un spasme, comme chez *Renilla* (PARKER, 1920) et chez *Porites* (HORRIDGE, 1957). Nous retrouvons donc un phénomène rappelant une post-décharge.

b) Application de signaux carrés de 5 volts à raison d'un pour deux secondes (délai du premier = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

Chez ces Vérétilles en début d'expansion les chocs électriques dispensés toutes les deux secondes, produisent des effets qui se propagent à partir du point de stimulation. Néanmoins la réponse des autozoïdes s'étend tout de suite et concerne parfois tous les polypes. Ce qui ne semble pas étonnant puisque nous portons une excitation sur un animal dont la fréquence de l'activité électrique spontanée est la plus élevée. Deux chocs suffisent pour provoquer ces mouvements. Un seul choc électrique donne parfois le spasme des tentacules d'un grand nombre de polypes. Chez *Acropora* (HORRIDGE, 1957) la rétraction protectrice des polypes se produit aussi à l'issue d'un seul choc électrique (6).

2°) *Stimulation de Vérétilles en expansion dont les polypes sont insérés perpendiculairement au rachis.*

L'excitation portée soit sur un polype, soit sur la masse commune pédieuse ou rachidale donne des réactions plus facilement analysables que précédemment.

a) Application de signaux carrés de 5 volts à raison de 20 par seconde (délai = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

α) La stimulation de la colonne d'un autozoïde provoque non seulement sa rétraction mais aussi la réaction des autres polypes. Tout comme pour la stimulation lumineuse ce sont tout d'abord les tentacules qui montrent le spasme aboutissant au froissement et à leur réunion au-dessus de l'ouverture pharyngienne. Les polypes

(6) Nous soulignons cependant que les Vérétilles qui répondent à un seul signal carré sont celles qui, en début d'expansion, retournent provisoirement à l'aspect vermiforme durant la nuit (BUISSON, 1971). Ces animaux montrent souvent des réactions spontanées caractérisées par des flexions collectives des autozoïdes.

amorcent ensuite leur flexion, puis leur invagination dans le rachis (chez *Renilla*, PARKER, 1920 remarque la même succession). La réaction des autozoïdes précède celle de la masse commune. Cette dernière montre une élongation suivie d'une contraction globale. TITSCHACK (1964), avec sa méthode, n'obtient ni le phénomène lumineux, ni la rétraction des polypes voisins d'un autozoïde de *Veretillum* stimulé. Fait qui conduit l'auteur à reconnaître l'existence d'une polarité dans un système de transmission de *Veretillum*. PARKER (1920) remarque également qu'un courant faradique sur un autozoïde de *Renilla* laisse ses voisins sans réaction. Nous signalons cependant que ce dernier ne considère pas que les mouvements d'un polype adjacent puissent être imputés à l'extension de la stimulation. L'apposition des électrodes sur les tentacules d'un polype de *Veretillum* est délicate car elle est assortie d'une excitation mécanique non négligeable. Mais alors que cette dernière n'est pas transmise aux autres polypes la stimulation électrique leur parvient comme précédemment (7).

β) L'application légère d'une tige sur la surface de la masse commune ne provoquant pas de réaction collective de la part des autozoïdes, c'est sans précaution particulière que nous pouvons y

(7) La stimulation mécanique, par son imprécision, est d'un emploi rapidement limité chez *Veretillum*. Cependant nous devons souligner que la simple stimulation à l'aide d'une tige de verre conduit à la reconnaissance d'un certain nombre de faits particuliers.

Lorsque nous portons un choc léger sur un tentacule d'un polype décontracté il se recroqueville tout en se portant vers l'ouverture pharyngienne. Un choc plus fort entraîne généralement la réaction d'autres, sinon de tous les tentacules. La stimulation de la colonne d'un polype produit un mouvement de courbure après un choc et entraîne la rétraction après plusieurs. Les autozoïdes voisins demeurent immobiles. Lorsque nous coupons un polype, l'excitation qui en découle n'est pas transmise aux polypes adjacents. C'est également ce que constate PARKER (1920) après avoir sectionné un autozoïde de *Renilla*. Par contre, JOSEPHSON (1961), en pratiquant de la sorte, chez certains Hydrozoaires coloniaux, se rend compte que des polypes situés dans le voisinage de l'élément lésé sont saisis par une contraction.

Quand la tige de verre est appliquée sur le rachis de *Veretillum*, même plusieurs fois, les autozoïdes ne manifestent aucun mouvement. Chez *Renilla* (PARKER, 1920), les chocs mécaniques portés sur la masse commune aboutissent à l'invagination de plusieurs autozoïdes.

Il est difficile d'approcher l'extrémité de la baguette sur un tentacule, sur la colonne d'un polype et même sur le rachis d'une Vérétille en début d'expansion. A ce moment, rappelons-le, les polypes en cours de dévagination se chevauchent plus ou moins en cachant le rachis. Il est alors impossible de limiter l'action de la tige de verre au point souhaité. Quand nous balayons à l'aide d'une baguette de verre, soit les autozoïdes, soit le rachis, d'un bout à l'autre, des Vérétilles très turgescentes il n'y a pas non plus de mouvement collectif. Dans le premier cas les polypes montrent des actions locales aux endroits heurtés par la tige et dans le second l'extrémité effilée de la baguette déclenche souvent une traînée lumineuse sur la surface du rachis.

La stimulation légère du pédoncule, aussi bien chez les Vérétilles turgescentes que chez les Vérétilles en expansion, ne produit rien au niveau des polypes.

En augmentant la force du stimulus nous déformons localement l'animal et nous ne pouvons plus prétendre que nous dispensons un choc mécanique ponctuel.

poser l'extrémité des électrodes. Lorsque nous délivrons 20 signaux par seconde nous ne tardons pas à obtenir la rétraction de tous les polypes. Ceux-ci agissent aussi en rassemblant d'abord leurs tentacules. Puis après la séquence connue le coenenchyme se contracte à son tour.

L'excitation du rachis médian conduit également à la rétraction des autozoïdes situés de part et d'autre du point stimulé. Il y a donc eu conduction dans toutes les directions comme l'ont du reste observé PANTIN (1935) chez *Calliactis* et PARKER (1920) chez *Renilla*. TITSCHACK (1964) a aussi suivi la diffusion d'une excitation grâce à la luminescence produite chez *Veretillum*. Des chocs électriques dispensés au sommet du rachis ou sur le pédoncule de spécimens non implantés produisent les mêmes effets. C'est-à-dire que nous aboutissons à la contraction totale de la Vérétille selon les modalités décrites plus haut.

C'est afin de savoir si la transmission de l'excitation est strictement ectodermique que nous pratiquons des sections superficielles circulaires du rachis. Dans l'affirmative il n'y aurait pas conduction de l'autre côté de la coupure. Or l'application de chocs électriques d'un côté n'empêche pas la rétraction des polypes de l'autre.

Bien que la rétraction des polypes s'effectue généralement à partir du point stimulé, comme chez *Renilla* (PARKER, 1920) ou chez des Hydrozoaires coloniaux (JOSEPHSON, 1961), un autozoïde isolé, voire même tout un groupe de polypes éloignés du lieu stimulé peuvent amorcer leur rétraction avant d'être suivis par les autres. Ainsi en délivrant des signaux carrés sur le rachis médian le spasme peut d'abord concerner les polypes situés sur le rachis proximal. Ce qui semble indiquer que l'excitation a été transmise loin du point stimulé et que ce n'est qu'ultérieurement que nous assistons à la réponse des polypes.

Ces réactions apparaissent ainsi après un certain temps d'attente que nous retrouverons plus précisément en employant des stimulations sous des tensions différentes. Quand la stimulation est interrompue avant la contraction globale les effets sont généralement arrêtés. Plus rarement, après l'arrêt prématuré d'une excitation, les polypes peuvent être saisis par un spasme alors qu'ils étaient sur le point de retrouver leur aspect primitif. C'est ce qu'a observé JOSEPHSON (1961) chez quelques Hydrozoaires. Il s'agit en somme d'une post-décharge.

b) Application de signaux carrés de 5 volts à raison d'un pour 2 secondes (délai du premier choc = 25 ms, durée des chocs = 10 ms).

Les résultats sont obtenus aussi bien en stimulant les polypes qu'en stimulant la masse commune. Les sections superficielles cir-

culaires du rachis n'empêchent pas la propagation de ce type d'excitation.

En distribuant un choc toutes les deux secondes à partir du sommet du rachis nous suivons la propagation de la rétraction des polypes. Un seul signal carré de 5 volts ne donne pas de réaction visible. En effet, après le second signal, la réaction concerne les polypes placés sur le centimètre de rachis voisin du lieu excité. Après le troisième choc la rétraction s'étend sur un second centimètre. Par la suite, dans la progression de la rétraction, il est difficile de dégager un rapport réel entre le nombre de chocs émis et la distance de réaction des polypes. Nous signalons, de plus, que la réponse est décroissante. En effet, à un moment donné, les polypes voisins du lieu stimulé entrent dans la voie de l'invagination tandis que ceux du rachis médian montrent seulement le froissement au niveau des tentacules. C'est ce que nous avons remarqué pendant la stimulation lumineuse latérale partielle du rachis d'une telle Vérétille (polypes insérés perpendiculairement au rachis).

Nous retenons également que ces animaux en expansion peuvent répondre après avoir reçu deux chocs électriques. Ce qui rejoint des données de PANTIN (1935) sur *Calliactis* et de HORRIDGE (1957) sur *Tubipora*. TITSCHACK (1964), pour sa part, relève un phénomène lumineux chez *Veretillum* après avoir dispensé trois chocs de 8 volts en courant alternatif.

3°) *Stimulation de Vérétilles turgescents* (polypes complètement épanouis, orientés vers le pédoncule).

a) Application de signaux carrés de 5 volts à raison de 20 par secondes (délai = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

La stimulation de tels animaux entraîne le plus souvent des réponses à partir de n'importe quel point stimulé. Mais les résultats ne sont pas aussi nets que dans les cas précédents.

Au cours de l'attente, plus longue, qui précède les mouvements nous notons souvent la rétraction d'un polype isolé. Cela suggère à nouveau, qu'en turgescence, la transmission de l'excitation a lieu en dépit de l'absence de la réponse collective des polypes. Ceci semble de plus confirmé par les Vérétilles dont le rachis médian est emprisonné dans un anneau en caoutchouc (BUISSON, 1971). Ces animaux sont susceptibles de présenter un rachis proximal déjà turgescents (polypes épanouis dirigés vers le pédoncule) et un rachis distal encore en voie d'expansion (polypes incomplètement dévaginés tournés vers le sommet du rachis). Dans ces conditions la stimulation de la base du rachis provoque tout d'abord la rétraction des autozoïdes du sommet.

D'autres Vérétilles turgescents présentent des réactions décroissantes à partir du point stimulé. Ainsi au cours de la stimula-

tion les polypes placés dans le voisinage de l'électrode sont en train de s'invaginer alors que d'autres, plus éloignés, montrent seulement le froissement des tentacules. Ces attitudes rappellent celles adoptées par les polypes de *Pennaria* stimulés électriquement (JOSEPHSON, 1961). En poursuivant l'excitation, chez *Veretillum*, nous provoquons aussi la contraction de la masse commune. L'arrêt de la stimulation, par contre, met fin à la poursuite des mouvements.

Des Vérétilles, du reste rencontrées pendant les expériences utilisant la stimulation lumineuse, refusent parfois toute réaction collective. En effet l'excitation du rachis ou d'un polype avec 20 chocs par seconde ne produit pas la contraction attendue. L'autozoïde choqué disparaît évidemment dans sa partie enfoncée dans la masse rachidale. La stimulation d'autres polypes aboutit au même résultat. Ce sont peut-être de telles Vérétilles qui ont fait dire à TITSCHACK (1964) que ce type de réaction pouvait être l'expression d'une polarité.

C'est généralement à l'issue de deux minutes que la stimulation est interrompue.

La contraction générale intervient parfois quelque temps après l'arrêt de cette longue excitation.

b) Application de signaux carrés de 5 volts à raison d'un pour 2 secondes (délai du premier choc = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

Les chocs sont dispensés à partir du sommet du rachis. Du 5° au 15° choc les mouvements observés sont le fait de polypes isolés voisins du lieu stimulé. Parfois il faut attendre le 30° choc pour distinguer un phénomène. La crispation des tentacules de polypes dispersés se remarque alors et rappelle les signes qui précèdent la contraction quotidienne. D'ailleurs, si la stimulation est maintenue, le phénomène finit par concerner les tentacules de tous les autozoïdes. L'animal ne tarde pas à être réduit à un cylindre lisse.

4°) *Stimulation de Vérétilles contractées.*

a) Application de signaux carrés de 5 volts à raison de 20 par seconde (délai = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

Les Vérétilles contractées qui reçoivent de telles impulsions, prennent, après la lente réduction de leurs dimensions, l'aspect d'une petite tige rigide.

Lorsque nous stimulons des animaux contractés dont quelques polypes font saillie (8), ces derniers répondent, et ce n'est qu'après

(8) Il s'agit de polypes qui n'ont pas eu le temps de s'enfoncer dans le rachis lors de la contraction quotidienne (Buisson, 1971).

un long laps de temps que nous remarquons la réaction décrite de la masse commune. Il y a eu, là aussi, transmission de l'excitation bien avant la manifestation de la réponse.

b) Application de signaux carrés de 5 volts à raison d'un toutes les 2 secondes (délai du premier choc = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms).

A un choc toutes les deux secondes, communiqué au niveau du rachis distal, la masse commune accuse une légère extension qui précède sa contraction. Cette dernière semble s'effectuer par palier.

L'expansion ultérieure de ces *Veretillum* contractés, après stimulation à raison de 20 chocs par seconde ou à raison d'un choc toutes les deux secondes, est généralement retardée. BATHAM et PANTIN (1950) font également état de la perturbation des activités ultérieures de *Metridium* après stimulation.

B) *Stimulation effectuée au cours des activités rythmiques de pulsations de la masse commune.*

Les activités de la masse commune étant enregistrées à l'aide d'un kymographe, c'est dire que ce sont les effets produits sur les pulsations qui sont envisagés.

20 chocs par seconde, produisant la contraction générale, aboutissent aussi à la disparition de la pulsation qui était en train de se manifester avant la stimulation. Dans ce qui suit, c'est au plus une impulsion électrique de 5 volts (délai = 25 ms, durée = 10 ms) qui est délivrée par seconde.

1°) *Stimulation au cours de l'expansion.*

Lorsque nous utilisons des Vérétilles en début d'expansion la chute du tracé kymographique caractéristique n'est pas tout de suite perturbée par la stimulation électrique. Les deux premiers chocs ont évidemment provoqué un spasme limité à l'extrémité distale des polypes. Le troisième entraîne le retrait de ces derniers et nous remarquons l'arrêt de la décontraction de la masse commune. Avec le dixième choc réapparaît une pulsation, comme nous l'avions du reste distingué au cours de la stimulation lumineuse. Si l'excitation électrique est interrompue à ce moment-là, la reprise de l'expansion est ou non (Fig. 9 C) tributaire de la manifestation préalable de quelques pulsations.

Chez un animal, dont les polypes sont perpendiculaires au rachis, les pulsations sont habituellement bien définies. Après l'action provoquée par les premiers chocs au niveau des polypes, le battement du coenenchyme surpris dans sa phase ascendante (contraction) montre des modifications (Fig. 9 D). Marqué de paliers,

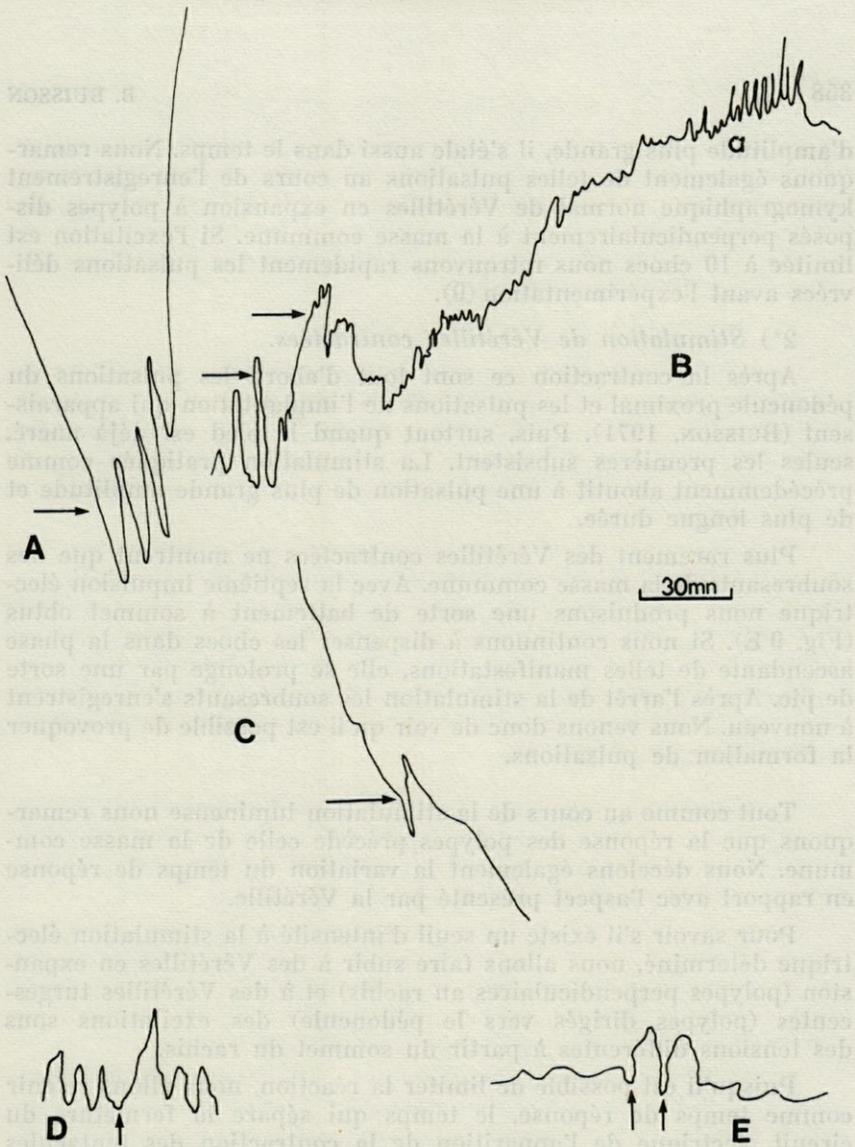


FIG. 9. — Stimulation lumineuse latérale au cours de la manifestation des activités rythmiques comportementales de pulsations.

- A. Stimulation lumineuse d'une Vérétille en début d'expansion. La flèche indique le début de la stimulation.
- B. Stimulation lumineuse d'une Vérétille amputée de la plus grande partie du rachis. La stimulation est portée durant le laps de temps compris entre les deux flèches. En « a » apparition des pulsations qui se manifestent normalement après la contraction naturelle.

Stimulation électrique au cours de la manifestation des activités rythmiques comportementales de pulsations.

- C. Stimulation électrique d'une Vérétille en début d'expansion. La flèche indique le début de la stimulation.
- D. Stimulation électrique d'une Vérétille dont les polypes sont perpendiculaires au rachis et dont la fréquence des pulsations est de l'ordre de 10 par heure. La flèche indique le début de la stimulation.
- E. Stimulation électrique d'une Vérétille contractée dont les activités de pulsations se traduisent par des soubresauts. Les flèches indiquent le début des stimulations.

d'amplitude plus grande, il s'étale aussi dans le temps. Nous remarquons également de telles pulsations au cours de l'enregistrement kymographique normal de Vérétilles en expansion à polypes disposés perpendiculairement à la masse commune. Si l'excitation est limitée à 10 chocs nous retrouvons rapidement les pulsations délivrées avant l'expérimentation (9).

2°) *Stimulation de Vérétilles contractées.*

Après la contraction ce sont tout d'abord les pulsations du pédoncule proximal et les pulsations de l'implantation qui apparaissent (BUISSON, 1971). Puis, surtout quand le pied est déjà ancré, seules les premières subsistent. La stimulation pratiquée comme précédemment aboutit à une pulsation de plus grande amplitude et de plus longue durée.

Plus rarement des Vérétilles contractées ne montrent que des soubresauts de la masse commune. Avec la septième impulsion électrique nous produisons une sorte de battement à sommet obtus (Fig. 9 E). Si nous continuons à dispenser les chocs dans la phase ascendante de telles manifestations, elle se prolonge par une sorte de pic. Après l'arrêt de la stimulation les soubresauts s'enregistrent à nouveau. Nous venons donc de voir qu'il est possible de provoquer la formation de pulsations.

Tout comme au cours de la stimulation lumineuse nous remarquons que la réponse des polypes précède celle de la masse commune. Nous décelons également la variation du temps de réponse en rapport avec l'aspect présenté par la Vérétille.

Pour savoir s'il existe un seuil d'intensité à la stimulation électrique déterminé, nous allons faire subir à des Vérétilles en expansion (polypes perpendiculaires au rachis) et à des Vérétilles turgescentes (polypes dirigés vers le pédoncule) des excitations sous des tensions différentes à partir du sommet du rachis.

Puisqu'il est possible de limiter la réaction, nous allons retenir comme temps de réponse, le temps qui sépare la fermeture du circuit électrique de l'apparition de la contraction des tentacules de tous les autozoïdes. La stimulation est alors aussitôt arrêtée. Les chocs sont appliqués toutes les dix minutes. Durant ce laps de temps les animaux retrouvent facilement leur aspect primitif.

(9) Chez les Vérétilles turgescentes, un plus grand nombre de chocs électriques est nécessaire, mais nous obtenons un phénomène qui se présente avec des modalités identiques.

III. STIMULATION SOUS DES TENSIONS DIFFÉRENTES (20 chocs par seconde de 2 à 10 volts — délai de chaque choc = 25 ms, durée de chaque choc = 10 ms — Fig. 10 B).

A) *Stimulation de Vérétilles en expansion* (polypes perpendiculaires au rachis).

La stimulation sous une tension de 2 volts ne provoque pas de réaction quelle que soit la durée de l'application.

Par contre les tentacules de tous les autozoïdes subissent pour la première fois le spasme avec des chocs de 3 volts. Chez la Vérétille il y a donc un seuil bien défini et le temps de « latence » est de l'ordre de 2,3 secondes.

A 5 volts ce temps est de 1,7 seconde tandis qu'il n'est plus que de 1,4 seconde à 10 volts. Avec ces deux dernières tensions l'effet recherché est parfois dépassé malgré l'arrêt de la stimulation.

La courbe obtenue donnant le temps de réponse en fonction de la tension rappelle le tracé issu de la stimulation lumineuse. Tous les temps sont ici inférieurs.

B) *Stimulation de Vérétilles turgescentes* (polypes dirigés vers le pédoncule).

Les Vérétilles turgescentes sont susceptibles de montrer le spasme des tentacules à partir de 3 volts. La réaction est par contre moins intense que chez les animaux en expansion. Devant la négativité de la réponse de certaines Vérétilles nous arrêtons la stimulation. Il est parfois de même à 5 et à 10 volts. Comme au cours des stimulations lumineuses sous des intensités différentes nous retrouvons donc les Vérétilles turgescentes qui répondent et celles qui refusent de le faire.

Dans les cas favorables nous relevons bien ce seuil de 3 volts mais le temps de réponse est plus élevé que chez une Vérétille en expansion (3,5 secondes au lieu de 2,3 secondes).

Il est également possible d'obtenir des temps de réponse à 5 et 10 volts. Ils sont de l'ordre de 2,3 et de 1,7 secondes.

Ainsi les temps de réponse des Vérétilles turgescentes aux différentes tensions sont plus élevés que ceux des Vérétilles en expansion.

Comme nous l'avons vu la Vérétille est à même de manifester une réponse après avoir reçu deux chocs électriques. Il s'agit du

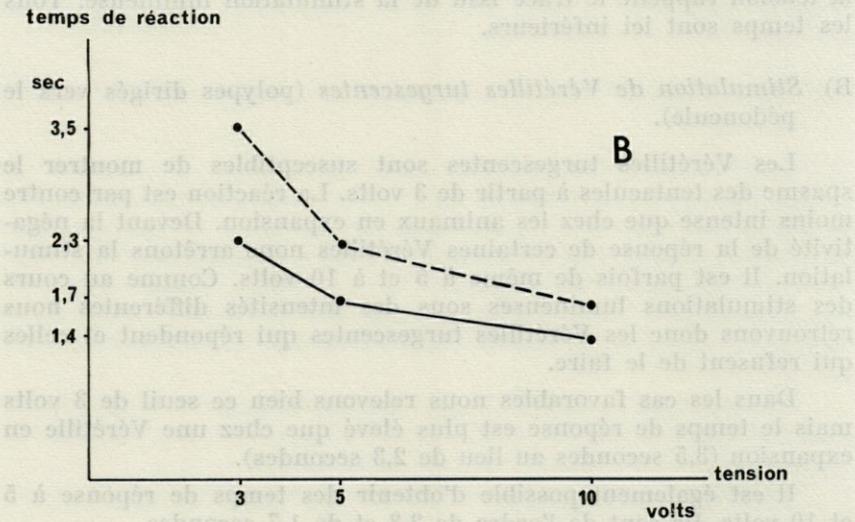
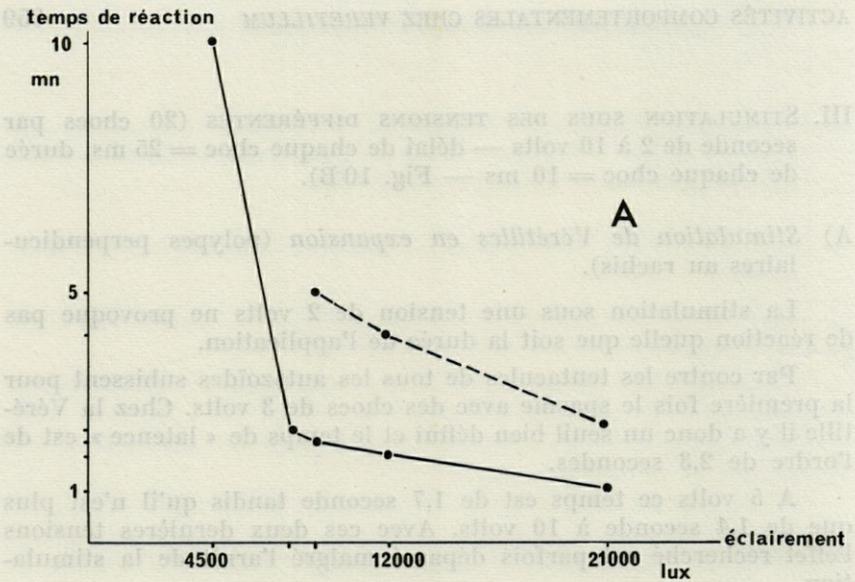


FIG. 10. — A. Stimulation lumineuse latérale sous des intensités différentes. En abscisses figurent les intensités lumineuses utilisées et en ordonnées les temps de réaction en rapport avec la réponse simultanée de l'extrémité distale de tous les autozoïdes.

- en trait plein : Vérétille en expansion à polypes perpendiculaires au rachis.
 - en pointillé : Vérétille turgescente à polypes inclinés vers le pédoncule.

B. Stimulation électrique sous des tensions différentes. En abscisses figurent les tensions utilisées et en ordonnées les temps de réaction en rapport avec la réponse simultanée des tentacules de tous les autozoïdes.

- en trait plein : Vérétille en expansion à polypes perpendiculaires au rachis.
 - en pointillé : Vérétille turgescente à polypes inclinés vers le pédoncule.

spasme des tentacules des autozoïdes. Il est alors possible de dégager une période réfractaire.

IV. MISE EN ÉVIDENCE DE LA PÉRIODE RÉFRACTAIRE.

La stimulation est portée à proximité du sommet du rachis et nous recherchons la réaction simultanée des tentacules de tous les autozoïdes (10) (Pl. 2 A-B). Tout comme HORRIDGE (1957), nous envoyons deux chocs dont l'intensité est bien supérieure au seuil de stimulation. Nous choisissons donc deux chocs de 10 volts (11).

Le générateur d'impulsions est réglé comme suit :

- tension = 10 volts,
- délai de déclenchement du 1^{er} choc = 10 ms,
- durée du premier choc = 10 ms,
- délai de déclenchement du 2^e choc = variable,
- durée du second choc = 10 ms.

La série de deux chocs est dispensée toutes les dix minutes seulement, afin de permettre aux animaux de retrouver au moins l'aspect présenté avant l'excitation.

L'expérience porte sur des Vérétilles montrant des aspects différents. Parmi les postures prises quotidiennement par les *Veretillum* (BUISSON, 1971), nous retenons ici :

- autozoïdes dévaginés au quart de leur longueur, dirigés vers le sommet,
- polypes dévaginés au tiers de leur longueur, même orientation,
- polypes décontractés aux deux tiers de leur longueur, même orientation,
- polypes épanouis insérés perpendiculairement au rachis,
- polypes turgescents dirigés vers la base du rachis.

Pour chacune des attitudes, que nous découvrons progressivement au cours d'une soirée, nous émettons donc des séries de deux chocs.

Le second est d'abord émis à 1 000 ms après le premier. Il y a une réponse. Puis, après chaque essai, nous réduisons le délai jusqu'à ce que nous ne relevions plus rien. La période réfractaire est alors atteinte.

(10) Nous obtenons le même résultat lorsque la stimulation est portée par l'intermédiaire d'un autozoïde.

(11) Quelques Vérétilles répondant parfois à un seul choc électrique nous vérifions toujours, au préalable, qu'un signal de 10 volts n'est pas suivi d'effet apparent.

Les résultats obtenus permettent d'établir un tracé donnant l'évolution de la période réfractaire au cours du temps (les aspects pris par la Vérétille sont en effet fonction du temps). Les points figurant sur la courbe sont des points individuels moyens (Fig. 11).

Les différences apparues entre les Vérétilles en décontraction et les Vérétilles turgescents se retrouvent aussi dans cette étude. Nous assistons à la modification de la période réfractaire. Ainsi au cours de la manifestation des différentes postures retenues nous relevons successivement une période réfractaire de 190 ms, de 40 ms, de 280 ms, de 440 ms et de 600 ms. C'est en effet lorsque les polypes sont dévaginés au tiers de leur longueur que la valeur de la période réfractaire est la plus basse. Chez *Tubipora*, HORRIDGE (1957), trouve

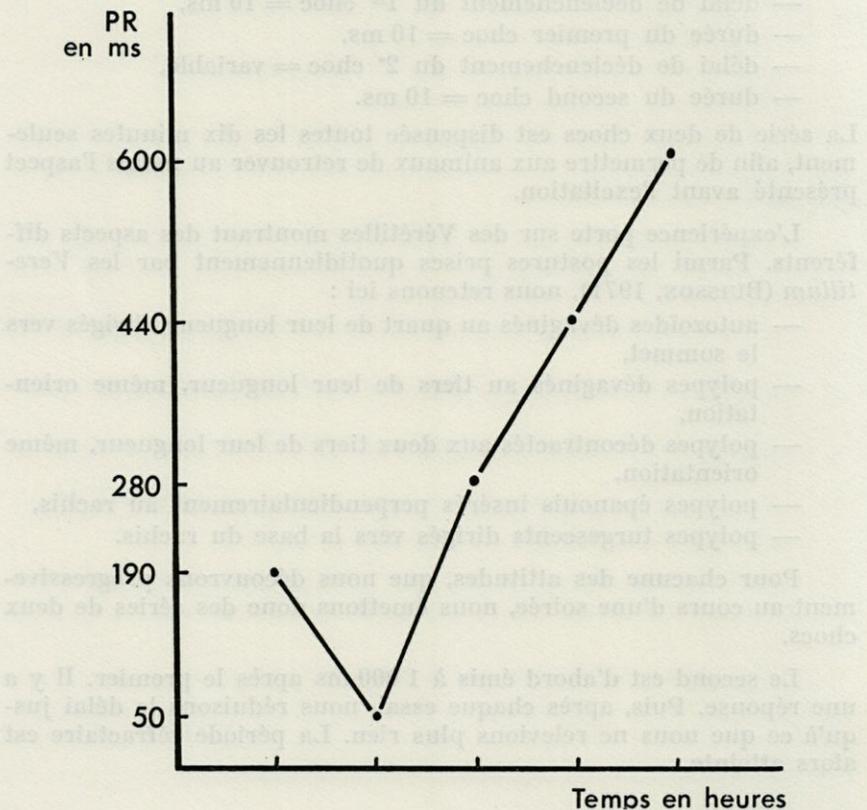


FIG. 11. — Evolution de la période réfractaire en rapport avec le spasme de tous les tentacules des autozoïdes. Les stimulations sont effectuées au cours des différentes postures montrées par les polypes.

20 ms, tandis que chez *Calliactis*, PANTIN (1935) trouve entre 20 et 200 ms. La réponse est aussi plus lente à se manifester au cours de la turgescence. Parfois il est impossible de provoquer la réponse souhaitée.

Cette augmentation de la période réfractaire étant obtenue à partir de Vérétilles stimulées au même endroit, nous pouvons nous demander s'il n'y a pas eu adaptation. Des Hydrozoaires, pour ne citer qu'eux, stimulés pendant de longues périodes sont en effet sujets à des modifications de seuil au voisinage de la zone excitée (JOSEPHSON, 1961). Il n'en est rien chez *Veretillum*. En changeant fréquemment le lieu d'application des électrodes nous aboutissons aux mêmes résultats. De plus des Vérétilles stimulées pour la première fois sous un aspect donné, répondent comme celles qui, suivies dès le début de la décontraction, présentent la même posture.

Par ailleurs, lorsque nous sommes au voisinage de la période réfractaire, le spasme peut se limiter à la contraction des tentacules d'une partie des autozoïdes seulement. Ces derniers sont placés aussi bien à proximité que loin du territoire stimulé. Cela semble indiquer que la transmission des chocs a lieu de toute façon.

Un polype isolé étant à même de tressaillir dès le premier choc, alors que tous ceux qui l'entourent demeurent sans mouvements, il n'est pas hasardeux de reconnaître que ce premier signal a dû traverser tout le système de transmission qui met en rapport tous les autozoïdes.

DISCUSSION

C'est au cours de l'expression des activités rythmiques comportementales de contraction-décontraction quotidienne, que nous avons pu enregistrer une activité électrique spontanée à partir de la masse commune (12). L'électrode externe utilisée capte des potentiels dont l'aspect suggère des origines diverses et dont l'amplitude variable indique des origines territoriales différentes (JOSEPHSON et MACKIE, 1965).

L'évolution de la fréquence des impulsions permet de tracer une courbe de Gauss entre le début de l'expansion et la turgescence. La cadence des signaux est la plus élevée quand les polypes sont tournés vers le sommet du rachis et la plus faible quand ils sont tournés vers la base du pédoncule.

(12) Nous n'avons rien observé au cours de la manifestation des activités rythmiques comportementales de pulsations et d'ondes péristaltiques.

Une salve électrique spontanée pourrait provoquer la contraction quotidienne après une éventuelle augmentation de la fréquence des impulsions en fin de turgescence.

Il ne paraît donc pas impossible de rattacher la partie la plus importante de cette activité électrique spontanée à l'expansion et d'y voir le reflet des centres d'expansion propres au rachis, précédemment évoqués (BUISSON, 1971). Par ailleurs, le pédoncule isolé ne présentant pas les signes de la décontraction, nous pouvons en déduire que l'augmentation de la fréquence des impulsions qu'il montre au cours de l'expansion, dans le contexte de l'animal entier, lui a été communiquée par le rachis. Il y a donc eu conduction. Il s'agit là d'une simple indication sur la transmission et c'est, ici, grâce à la stimulation lumineuse et à la stimulation électrique que nous pouvons dégager des systèmes de conduction suivis par ces signaux spontanés chez *Veretillum*. L'utilisation de ces deux techniques permet, de plus, de confirmer les changements d'état. Ils se traduisent en particulier par une réponse positive ou négative selon que l'excitation est appliquée sur un animal susceptible, selon son aspect, de produire ou non des impulsions électriques spontanées. En effet, un système inerte n'est pas excitable.

La stimulation lumineuse n'est efficace que sur la hampe rachidale garnie de polypes. Il en découle donc une compétence sensorielle particulière susceptible d'être rapportée au système nerveux. Celle-ci ne semble pas limitée aux polypes puisque le rachis en début d'expansion (polypes non encore visibles) répond également à l'excitation lumineuse.

Chez les Vérétilles en décontraction, dont les autozoïdes sont perpendiculaires au rachis, la réaction commence par les tentacules mais elle ne semble pas y prendre naissance. Le phénomène paraît donc transmis dans un système qui aboutit à une réponse décrémenteuse à partir du territoire stimulé. La masse commune suit ensuite de la même façon. Avec JOSEPHSON (1966) nous devons alors reconnaître l'existence de systèmes de transmission montrant une facilitation interneurale. Ces systèmes possèdent, chez *Veretillum*, un seuil défini.

La stimulation lumineuse chez une Vérétille en début d'expansion (polypes tournés vers le sommet du rachis) provoque la rétraction simultanée des polypes et même de la masse commune. L'augmentation du seuil d'excitabilité avec la turgescence ne concerne pas le seul territoire illuminé mais toute la Vérétille. Nous constatons aussi l'absence de réponse chez des *Veretillum* turgescents. Cependant des réactions isolées de quelques polypes placés en dehors des faisceaux lumineux suggèrent la transmission de l'excitation en dépit de l'absence de la réaction collective. Les mouvements contractiles

qui se produisent parfois après l'arrêt de la stimulation lumineuse évoquent un phénomène de post-décharge.

La stimulation lumineuse agit aussi sur les activités comportementales de pulsations en modifiant souvent des séquences ultérieures. Elle peut même faire apparaître un comportement inhérent au pied alors que celui-ci ne montre pas de réactions directes à la lumière.

La transmission de chocs électriques par la masse commune ou par les autozoïdes de Vérétilles en expansion à polypes perpendiculaires provoque d'abord la rétraction de ces derniers, simultanément ou non, et ensuite la contraction de la masse commune. Ceci diffère des indications de PARKER (1920) sur *Renilla* et de TITSCHACK (1964) sur *Veretillum* lui-même, pour qui, la stimulation d'un autozoïde n'est pas suivie par l'invagination de polypes voisins. Nous reconnaissons néanmoins que la stimulation mécanique d'un polype de *Veretillum* n'aboutit qu'à sa seule rétraction dans le rachis. Ce fait est l'expression d'un système de transmission local (BULLOCK et HORRIDGE, 1965). Il peut aussi correspondre à une compétence sensorielle du polype à l'égard d'une stimulation mécanique, que ne possède, du reste pas la masse commune de la Vérétille.

L'excitation électrique étant conduite dans toutes les directions cela nécessite des systèmes de transmission. Ils présentent un seuil défini. Selon les caractéristiques de la stimulation électrique, comme chez d'autres Cnidaires (BULLOCK et HORRIDGE, 1965), il est possible de les différencier. Lorsque nous envoyons 20 chocs par seconde la réponse commence par le spasme simultanée des tentacules de tous les autozoïdes et lorsque nous envoyons un choc toutes les deux secondes nous remarquons une réaction décrementielle de la part des polypes à partir du point stimulé. Dans un cas comme dans l'autre la contraction de la masse commune fait suite à l'invagination des autozoïdes.

Il y aurait donc un système de transmission impliquant une "through conduction" et un système impliquant une facilitation interneurale. Un système à "through conduction" est généralement parcouru par le premier choc de l'excitation. C'est, en particulier, ce qu'a pu confirmer PICKENS (1969) en enregistrant une activité électrique provoquée chez *Calamactis*. Il semble aussi, chez *Veretillum*, que le premier choc ait pu traverser tout le système à "through conduction". En particulier, quand nous faisons l'étude de la période réfractaire liée au spasme simultanée des tentacules de tous les autozoïdes, des polypes éloignés de l'électrode de stimulation réagissent parfois avec le premier choc. De plus, comme il faut au moins deux chocs pour obtenir le spasme des tentacules de tous les autozoïdes, le phénomène de facilitation que nous observons

paraît se situer au niveau des jonctions des systèmes et des effecteurs (13).

Dans ces modalités différentes de la réponse à la stimulation électrique, il est possible de voir une excitation sélective; propriété susceptible d'être rapportée au système nerveux. Après l'arrêt de la stimulation, la brusque et éventuelle apparition de réactions peut-être interprétée en terme de post-décharge.

Tout comme au cours de la stimulation lumineuse nous remarquons donc des changements de seuils d'excitabilité à tous les niveaux avec la turgescence. Ils ne sont pas dus à des adaptations territoriales successives, se produisant entre autres chez des Hydrozoaires (JOSEPHSON, 1961), puisque la stimulation d'une autre région aboutit aussi au même résultat. Certaines Vérétilles turgescentes excitées par la masse commune, refusent aussi toute réponse non seulement au niveau des polypes mais aussi au niveau de la masse commune. Ce qui se conçoit, car certaines d'entre elles ne montrent aucune activité électrique spontanée (14).

La réaction de polypes éloignés de la zone de stimulation signale malgré tout, que la transmission de l'excitation électrique a eu lieu. Les changements, au cours de la prise de turgescence, ne paraissent donc pas se placer dans les systèmes à "through conduction". Par ailleurs l'augmentation parallèle de la valeur de la période réfractaire traduit des modifications au niveau des systèmes de transmission et des effecteurs des tentacules et des autres parties de la Vérétille.

Les mouvements provoqués au niveau des activités rythmiques comportementales de pulsations quotidiennes par la stimulation électrique suivent ceux des autozoïdes. Le cours des séquences ultérieures est souvent modifié. Ce qui rejoint les observations de BATHAM et PANTIN (1950) sur *Metridium*.

En définitive, la réaction de la Vérétille, débutant toujours par les polypes, est fonction de l'activité électrique spontanée de la masse commune. La transmission des stimuli lumineux et électriques à basse fréquence semble s'effectuer au travers d'un système montrant une facilitation interneurale tandis que la propagation de stimuli électriques à moyenne fréquence (ou intense) paraît se produire dans un système à "through conduction". JENNINGS (1905), combattu par PARKER (1919) avait invoqué des changements d'état physiologique chez les Cnidaires. Si de toute évidence les modifica-

(13) Nous avons vu que des Vérétilles en début d'expansion sont à même de répondre à un seul choc. Il s'agit des animaux qui se contractent provisoirement en cours d'expansion (BUISSON, 1971).

(14) La stimulation électrique de polypes de telles Vérétilles provoque quand même leur invagination. Leurs systèmes de transmission ne sont donc pas inhibés.

tions observées ne se situent pas au niveau des systèmes à "through conduction", elles semblent particulièrement se placer entre les systèmes de transmission et les effecteurs.

Ainsi après avoir présenté les activités rythmiques comportementales de *Veretillum* et grossièrement localisé les centres qui les supportent (BUISSON, 1971) et après avoir dégagé, ici même par l'expérimentation, des systèmes de conduction et des changements d'état, il en découle un certain nombre de faits susceptibles d'être rapportés à des structures nerveuses, décrites par ailleurs (BUISSON, 1970).

RÉSUMÉ

Au cours du déroulement des activités rythmiques comportementales de contraction-expansion quotidienne une activité électrique spontanée est enregistrée à partir de la masse commune de la Vérétille. La fréquence des impulsions augmente avec l'expansion et diminue fortement avec la turgescence. La contraction qui suit pourrait être due à une salve électrique. Aucune activité électrique particulière n'a été relevée au cours de l'observation des ondes péristaltiques et des pulsations de la masse commune.

La manifestation de ces activités nécessite des systèmes de transmission, que les stimulations lumineuse et électrique mettent particulièrement en évidence. Des changements d'état sont de plus confirmés. La stimulation lumineuse n'est efficace que sur le rachis. Ce qui implique une compétence sensorielle. Bien que débutant par les tentacules l'excitation est transmise dans des systèmes présentant une facilitation interneurale. Les réponses sont souvent difficiles à obtenir avec des animaux turgescents. Les séquences des pulsations sont modifiées, quoique souvent tardivement, par la lumière. La stimulation électrique, aboutissant d'abord à la réponse des tentacules, permet, selon sa fréquence, de dégager des systèmes différents. L'un à facilitation interneurale, l'autre à "through conduction". Une période réfractaire liée au spasme simultané des tentacules de tous les autozoïdes est également révélée. Les animaux turgescents refusent souvent toute réponse collective. Mais la transmission s'effectuant malgré tout, c'est en particulier, au niveau des jonctions neuro-effectrices que le changement d'état semble prendre place. La stimulation électrique provoque aussi des modifications au niveau des pulsations.

Ainsi dans certaines activités, reconnaissons-nous des propriétés du système nerveux, par ailleurs analysé morphologiquement (BUISSON, 1970), en relation avec les rythmes comportementaux (BUISSON, 1971).

SUMMARY

During the manifestation of rhythmical behavioural activities of daily contraction-expansion, a spontaneous electrical activity is given by the coenenchyme of *Veretillum*. The frequency of the pulses increases with the expansion and strongly decreases with the turgidness. An electrical burst seems to provoke the contraction. No peculiar electrical activity is shown by peristaltic waves and pulsations.

Transmission systems are necessary for these activities and light and electrical stimulations are used to reveal them. State changes are also confirmed. The light stimulation only acts on the rachis. So a sensory capability is involved. Though the reaction begins with the tentacles, systems which present an interneural facilitation conduct the excitation. Responses are often difficult to observe with turgid animals. Pulsation sequences are modified, though often with a delay, by light. The electrical stimulation, causing at first the reaction of the tentacles, demonstrates, according to its frequency, the existence of different systems. One showing interneural facilitation and the other a "through conduction". A refractory period, linked with the simultaneous contraction of the tentacles of whole polyps, has been revealed. General responses are often refused by fully expanded animals. But the transmission occurs. So state changes especially seem to take place on neuro-effector junctions. Pulsations modifications are also provoked by electrical stimulation.

So properties of the nervous system, elsewhere analysed (BUISSON, 1970), are recognized in some of these activities related to behavioural rhythms (BUISSON, 1971).

ZUSAMMENFASSUNG

Während der rhythmischen Verhaltensaktivitäten der täglichen Kontraktionen und Ausdehnungen zeichnet man eine spontane elektrische Aktivität der Totalmasse der Veretille auf. Die Frequenz der Impulsionen erhöht sich während der Ausdehnung und wird durch Turgeszenz wieder erheblich vermindert. Die darauffolgende Kontraktion wird wahrscheinlich durch eine elektrische Salve ausgelöst. Im Laufe der Beobachtungen der peristaltischen Wellen und der Pulsationen der Totalmasse wurde keine besondere elektrische Aktivität aufgezeichnet.

Die Äusserungen dieser Tätigkeiten benötigen Transmissions-systeme, die besonders durch elektrische und Lichtreize hervor-gehoben werden. Zustandsschwankungen der Tiere sind in Betracht zu ziehen. Nur die Rachis wird vom Lichtreiz beeinflusst, was eine sensorielle Kompetenz bedingt. Dieser Reiz wird von einem interneuronalen Facilitationssystem geleitet, obwohl er bei den Tentakeln beginnt. Die Tiere, die die Turgeszenz erreicht haben, reagieren erheblich träger auf diesen Reiz. Die Pulsationssequenzen werden bei Lichteinfluss, obwohl mit etwas Verspätung, verändert. Der elektrische Reiz, der die Reaktion in den Tentakeln auslöst, erlaubt, je nach seiner Frequenz, verschiedene Systeme zu erkennen. Das Eine mit interneuronalen Facilitation, das Andere mit "through conduction". Wir beobachten eine Refraktärperiode, die an eine gleichzeitige Kontraktion der Tentakeln aller Polypen gebunden ist. Die Tiere in Turgeszenz versagen öfters « vis-à-vis » eines Kollektivreizes. Falls eine Transmission erfolgt, findet der Zustandswechsel vor allem in den neuroeffektorischen Verbindungen statt. Der elektrische Reiz verursacht ebenfalls Veränderungen der Pulsationen.

So erkennen wir in gewissen Aktivitäten Charakteristika des Nervensystems (Morphologie, BUISSON, 1970) in Verbindung mit den Verhaltensrhythmen (BUISSON, 1971).

BIBLIOGRAPHIE

- BATHAM, E.J. and C.F.A. PANTIN, 1950. Phases of activity in the sea-anemone, *Metridium senile* (L.), and their relation to external stimuli. *J. exp. Biol.*, 27 : 377-399.
- BULLOCK, T.H. and G.A. HORRIDGE, 1965. Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. Freeman and Co, vol. I et II.
- BUISSON, B., 1970. Les supports morphologiques de l'intégration dans la colonie de *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaria Pennatularia). *Z. morph. Okol. Tiere.*, 68 : 1-36.
- BUISSON, B., 1971. Les activités rythmiques comportementales de la colonie de *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaire Pennatulidae). *Cah. Biol. mar.*, 12 : 11-48.
- BUISSON, B., R. TRICOCHÉ et S. FRANC, 1967. Activités électriques spontanées chez *Veretillum cynomorium* Pall. (Cnidaire Pennatulidae). *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 161 : 2606-2609.
- HORRIDGE, G.A., 1957. The co-ordination of the protective retraction of coral polyps. *Phil. Trans. R. Soc. (B)*, 240 : 495-529.
- HORRIDGE, G.A., 1968. Interneurons. Freeman and Co.
- JENNINGS, H.S., 1905. Behavior of sea-anemones. *J. exp. Zool.*, 2 : 447-472.
- JOSEPHSON, R.K., 1961. Colonial responses of hydroid polyps. *J. exp. Biol.*, 38 : 559-577.

- JOSEPHSON, R.K., 1966. Mechanisms of pacemaker and effector integration in Coelenterates. Nervous and hormonal mechanisms of integration. Cambridge : at the University press, 33-47.
- JOSEPHSON, R.K. and G.O. MACKIE, 1965. Multiple pacemakers and the behaviour of the hydroïd *Tubularia*. *J. exp. Biol.*, 43 : 293-332.
- MCCULLOUGH, C.B., 1965. Pacemaker interaction in *Hydra*. *Amer. Zool.*, 499-504.
- MORI, S., 1960. Influence of environmental and physiological factors on the daily rhythmic activity of a sea-pen (*Cavernularia obesa*). Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 25 : 333-344.
- NORTH, W.J. and C.F.A. PANTIN, 1958. Sensivity to light in the sea-anemone *Metridium senile* (L.). Adaptation and action spectra. *Proc. R. Soc. (B)*, 148 : 385-396.
- PANTIN, C.F.A., 1935. The nerve net of the Actinozoa. I. Facilitation. *J. exp. Biol.*, 12 : 119-138.
- PARKER, G.H., 1919. The elementary Nervous System. Lippincott, Philadelphia.
- PARKER, G.H., 1920. Activities of Colonial animals. II. Neuro-muscular movements and phosphorescence in *Renilla*. *J. exp. Zool.*, 31 : 475-515.
- PASSANO, L.M. and C.B. MCCULLOUGH, 1963. Pacemaker hierarchies controlling the behaviour of Hydras. *Nature, Lond.*, 199 : 1174-1175.
- PAVANS DE CECCATTY, M. and B. BUISSON, 1965. Reciprocal behavior of the rachis and peduncle in colonies of *Veretillum cynomorium* Pall. *Amer. Zool.*, 5 : 531-535.
- PAVANS DE CECCATTY, M., B. BUISSON et Y.M. GARGOUIL, 1963. Rythmes naturels et réactions motrices chez *Alcyonium digitatum* Lin. et *Veretillum cynomorium* Pall. *C. Séanc. Soc. Biol.*, 157 : 616-618.
- PICKENS, P.E., 1969. Rapid contractions and associated potentials in a sand dwelling anemone. *J. exp. Biol.*, 51 : 513-528.
- RUSHFORTH, N.B., A.L. BURNETT and R. MAYNARD, 1963. Behavior in *Hydra*; Contraction responses of *Hydra pirardi* to mechanical and light stimuli. *Science, N.Y.*, 139 : 760-761.
- RUSHFORTH, N.B., I.T. KROHN, and L.K. BROWN, 1964. Behavior in *Hydra* : inhibition of the contraction responses of *Hydra pirardi*. *Science, N.Y.*, 145 : 602-604.
- SINGER, R.H., N.B. RUSHFORTH and A.L. BURNETT, 1963. The photodynamic action of light on *Hydra*. *J. exp. Zool.*, 154 : 169-174.
- SOLLBERGER, A., 1965. Biological rhythm research. Elsevier publishing company. Amsterdam.
- TARDENT, P. and E. FREI, 1969. Reaction patterns of dark- and light-adapted *Hydra* to light stimuli. *Experientia*, 25 : 265-267.
- TITSCHACK, H., 1964. Untersuchungen über das Leuchten der Seefeder *Veretillum cynomorium* (Pallas). *Vie Milieu*, 15 : 547-563.
- VENKATACHARI, S.A.T. and P. MURALIKRISHNA DASS, 1968. Cholinesterase activity rhythm in the ventral cord of scorpion. *Life Sciences*, 7 : 617-621.

Reçu le 16 avril 1971.

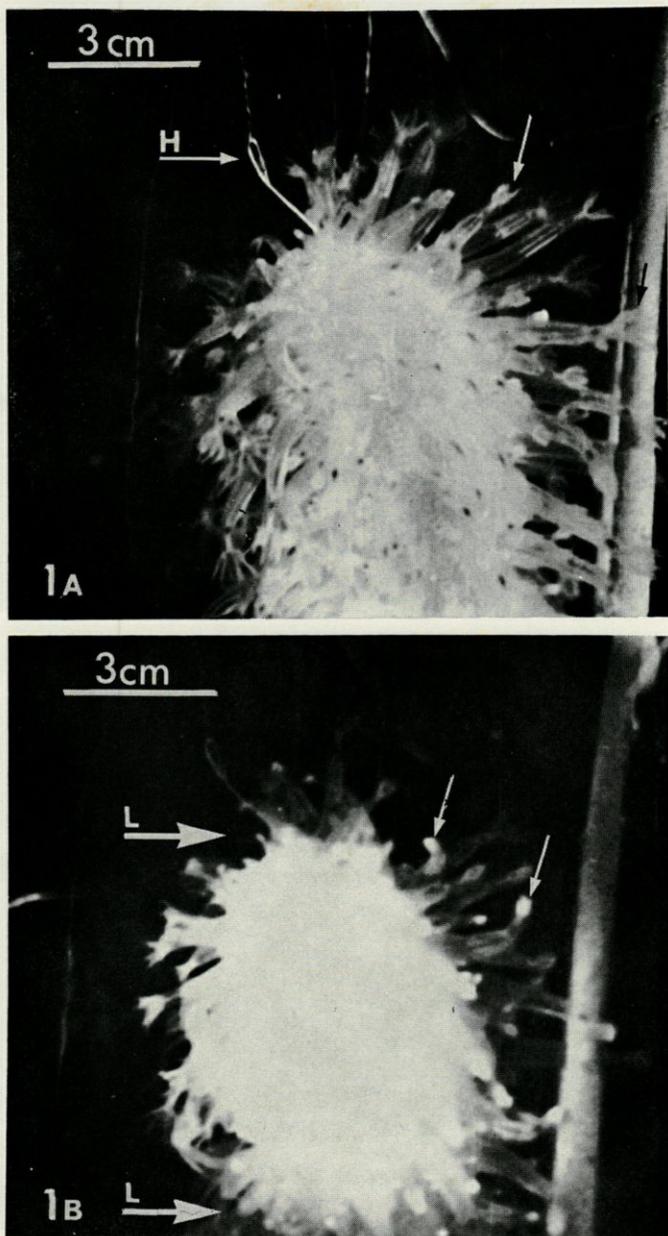


PLANCHE 1

Stimulation lumineuse latérale. A : avant la stimulation; B : pendant la stimulation. Les flèches indiquent l'aspect des mêmes polypes avant et pendant la stimulation.

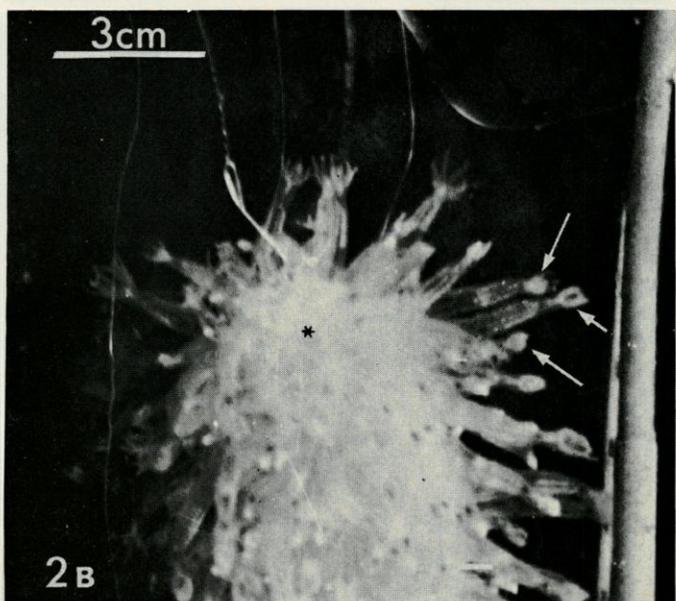
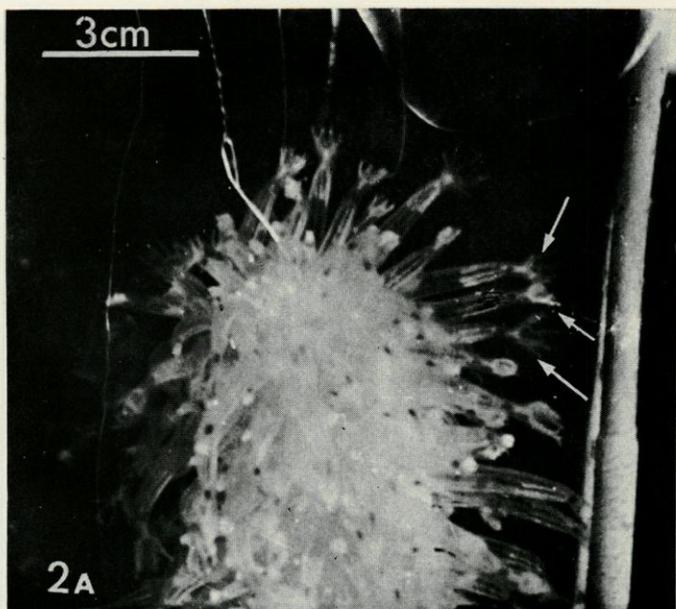


PLANCHE 2

Stimulation électrique pour l'étude de la période réfractaire en rapport avec le spasme des tentacules de tous les autozoïdes. A : avant la stimulation; B : après la stimulation. Les flèches indiquent l'aspect des mêmes polypes avant et après la stimulation.