

N° D'ORDRE : 71

50376
1949
4

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

René DEFRETIN,

Assistant à la Faculté des Sciences.

- 1° THÈSE. — Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoquie, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogénèse.
2° THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 29 mai 1947, devant la Commission d'examen.

MM. PRUVOST, *Président.*
DEHORNE, } *Examineurs.*
HOCQUETTE, }
MALAQUIN, }

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)
1949



CLAUDE DELATRE

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

Nom du candidat : **DEFRETIN**

Prénom : **(René)**.

Date de la soutenance : 29 mai 1947.

Numéro d'ordre : 71.

DEFRETIN (René). — Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoquie, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogenèse. — *Paris, Ann. Inst. Océan., 1949, 144 p., 26 fig., 3 pl.*
Th. Sc. Nat. Lille, 1947. N° 71.

DEFRETIN (René). — Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoquie, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogenèse. — *Paris, Ann. Inst. Océan., 1949, 144 p., 26 fig., 3 pl.*
Th. Sc. Nat. Lille, 1947. N° 71.

DEFRETIN (René). — Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoquie, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogenèse. — *Paris, Ann. Inst. Océan., 1949, 144 p., 26 fig., 3 pl.*
Th. Sc. Nat. Lille, 1947. N° 71.

DEFRETIN (René). — Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoquie, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogenèse. — *Paris, Ann. Inst. Océan., 1949, 144 p., 26 fig., 3 pl.*
Th. Sc. Nat. Lille, 1947. N° 71.

N° D'ORDRE : 71

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

René DEFRETIN,

Assistant à la Faculté des Sciences.

- 1^{re} THÈSE. — Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoquie, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogénèse.
2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 29 mai 1947, devant la Commission d'examen.

MM. PRUVOST, *Président.*
DEHORNE, }
HOCQUETTE, }*Examineurs.*
MALAQUIN, }

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1949

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

DOYEN M. PRUVOST.
 ASSESSEUR M. ROUELLE.

PROFESSEURS HONORAIRES :

MM.
 CHATELET. | PASCAL. | CHAZY. | SWYNGEDAUW. | CHAUDRON.
 BRUHAT. | PAUTHENIER. | PARISELLE. | MALAQUIN. | CAU.
 FOSSE. | BÉGHIN. | FLEURY. | JOUNIAUX. | MAZET.

MAITRE DE CONFÉRENCES HONORAIRE... M. QUINET.

PROFESSEURS :

MM.
 ARNOULT T Radioélectricité générale.
 CHAPELON T Analyse supérieure et Calcul des probabilités.
 DEHORNE T Zoologie générale et appliquée.
 DOLLE T Hydrogéologie, Hygiène de l'eau et du sol.
 DECARRIÈRE T Chimie et Physico-Chimie industrielles.
 DUPARQUE T Pétrographie des roches combustibles.
 FRANÇOIS T Chimie P. C. B.
 GALISSOT T Mathématiques appliquées et Astronomie.
 GAMBIER T Calcul différentiel et intégral.
 HOCQUETTE T Physiologie végétale et agricole.
 KAMPE DE FÉRIET..... T Mécanique des fluides.
 LEFEBVRE T Chimie appliquée et Chimie de la houille.
 LELONG T Mécanique rationnelle et Mécanique expérimentale.
 LERICHE T Géologie générale et Géographie physique.
 ROIG T Physique générale.
 WIEMANN T Chimie générale et Chimie organique.
 CORSIN Paléobotanique et Paléontologie houillère.
 HEIM DE BALSAC..... Zoologie.
 SAVARD Chimie.

MAITRES DE CONFÉRENCES :

MM.
 CORDONNIER Physique.
 DECUYPER Mathémat. appliquées.
 DELOFFRE Botanique.
 MARTINOT-LAGARDE... Mécanique des fluides.
 MATHIEU Physique générale.
 MICHEL Chimie appliquée et Métallurgie générale.

CHARGÉ DE COURS :

M. WATERLOT Géologie et Géographie physique.

CHEF DU SÉCRÉTARIAT..... M^{lle} BLANCARD DE LÉRY.

RECHERCHES
 SUR LA MUSCULATURE DES NÉRÉIDIENS
 AU COURS DE L'ÉPITOQUIE,
 LES GLANDES PARAPODIALES ET LA SPERMIOGÉNÈSE

par

RENÉ DEFRETIN,
Assistant à la Faculté des Sciences de Lille.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	119
MATÉRIEL ET TECHNIQUES	121

PREMIÈRE PARTIE

LA MUSCULATURE AU COURS DE L'ÉPITOQUIE

<i>Chapitre Premier.</i> — ANATOMIE DE LA MUSCULATURE NÉRÉIDIENNE ET DE LA MUSCULATURE HÉTÉRO-NÉRÉIDIENNE	124
Historique	124
I. Musculature néréidienne : Musculature longitudinale (p. 127). — Musculature circulaire (p. 131). — Musculature oblique (p. 131). — Musculature aciculaire et des bulbes sétigères (p. 135).	
II. Musculature hétéronéréidienne : Musculature longitudinale (p. 137). — Muscles circulaires (p. 139). — Muscles obliques (p. 140). — Muscles des acicules et des bulbes sétigères (p. 140).	
<i>Chapitre II.</i> — CYTOLOGIE MUSCULAIRE AU COURS DE L'ÉPITOQUIE	142
Historique (p. 142). Introduction (p. 144).	
Muscles longitudinaux dorsaux et ventraux : Individus atoniques (p. 145). — Individus pré-épitoques et épitoques : Dédifférenciation de la fibre néréidienne (p. 149). Redifférenciation de la fibre hétéronéréidienne (p. 151). — Interprétation et discussion (p. 156).	
Muscles circulaires : Individus atoniques (p. 159). — Individus pré-épitoques et épitoques (p. 159).	

Muscles parapodiaux : Individus atokes (p. 160). — Individus pré-éptoques et éptoques (p. 160) : Région antérieure (p. 161). Région postérieure (p. 161). - Parapodiaux postérieurs ou extenseurs (p. 161). - Parapodiaux antérieurs ou fléchisseurs (p. 161). - Stade syncytial (p. 163). - Appareil nucléaire du syncytium (p. 164). - L'apparition des fibrilles (p. 166). - Le chondriome (p. 167). - Vasculatisation et innervation (p. 170). - Interprétation et discussion (p. 171). - Parapodiaux dorsaux (p. 172).	
Muscles des lobes parapodiaux : Individus atokes (p. 172). - <i>Hétéronereis</i> : La part restée néréidienne (p. 173). La part devenue hétéronéréidienne (p. 173).	
Fibres musculaires des acicules et des bulbes sétigères : Individus atokes (p. 175). - Individus éptoques : Muscles des acicules (p. 176). Muscles des bulbes sétigères (p. 177).	
La néoformation dorsale	177
Les fibres paranerviennes	180
Le faisceau sus-nervien	181
Myogénèse dans un régénérat chez une <i>Hétéronereis</i>	183
Chapitre III. — LE PROBLÈME DES INSERTIONS MUSCULAIRES	185
Muscles longitudinaux dorsaux et ventraux (p. 185). — Muscles obliques (p. 186). — Muscles des acicules (p. 186). — Interprétation et discussion (p. 187).	
Chapitre IV. — STRUCTURE DE LA FIBRE HÉTÉRONÉRÉIDIENNE	188
Intervalles entre stries (p. 188). — Double striation (p. 190). — Examen en lumière polarisée (p. 191). — Double striation et contraction (p. 194). — Importance du sarcoplasme (p. 194). — Structure d'ensemble des fibres (p. 196).	
Chapitre V. — LA SARCOLYSE, LES SARCOLYTES, LEUR PHAGOCYTOSE	196
La sarcolyse, les sarcolytes amphioxes (p. 197). — La lycytose (p. 199). — La phagocytose (p. 199).	
Chapitre VI. — CYTOCHIMIE DU MUSCLE	201
Lipides (p. 201). — Le glycogène au cours de l'éptoquie : Glycogène musculaire (p. 202). — Les autres localisations du glycogène (p. 204). — Le glycogène du tissu nerveux. La neuro-sécrétion (p. 204). — Utilisation du glycogène (p. 207).	

DEUXIÈME PARTIE

SPERMIOGÉNÈSE. ÉMISSION DES SPERMATOZOÏDES.
OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

Chapitre Premier. — LES CONSTITUANTS CYTOPLASMIQUES DES SPERMATIDES ET LA SPERMIOGÉNÈSE DE <i>Nereis irrorata</i>	207
Les constituants cytoplasmiques des spermatocytes et des spermatides (p. 208). — La spermatide, la spermiogénèse (p. 210). — Le spermatozoïde (p. 211). — Interprétations (p. 212). — Les spermatozoïdes des autres Néréidiens (p. 214).	
Chapitre II. — ÉMISSION DES SPERMATOZOÏDES	214
La région pygidiale : Le segment anté-pygidial (p. 215). — Le disque pygidial et ses papilles (p. 216). — Valeur des cavités postérieures (p. 216). — Le processus de l'émission (p. 217).	
Chapitre III. — OBSERVATIONS BIOLOGIQUES AUX PÉRIODES DE MATURITÉ. EXPÉRIMENTATION	219
Périodes de maturité dans le Boulonnais (p. 220). — Expérimentation (p. 221). — Conservation à basse température : Influence sur les manifestations de l'éptoquie (p. 222). — Recul de la période de l'éptoquie (p. 223).	

TROISIÈME PARTIE

LES GLANDES TÉGUMENTAIRES ET PARAPODIALES

Historique	224
Chapitre Premier. — LA RÉPARTITION DES GLANDES DITES A MUCUS CHEZ LES NÉRÉIDIENS	227
Les types glandulaires (p. 227). — Le cas de <i>Nereis irrorata</i> . La tubicolisation (p. 227). — Le cas de <i>Leptonereis glauca</i> (p. 229).	

<i>Chapitre II.</i> — CYTOLOGIE DES CELLULES GLANDULAIRES	231
Cellules à mucus épidermiques (p. 231). — Cellules sphéruleuses (p. 233). — Cellules à fins granules (p. 235). — Organe spiral (p. 236).	
<i>Chapitre III.</i> — CYTOCHIMIE DES CELLULES GLANDULAIRES	237
Protides (p. 237). — Acide thymonucléique (p. 238). — Lipides (p. 238). — Glucides (p. 238). — Mucines (p. 239). — Fer (p. 240). — Réactions diverses (p. 240).	
<i>Chapitre IV.</i> — LES FERMENTS	241
Peroxydases (p. 241). — Phénolases (p. 242).	
Résumé et conclusions sur la sécrétion glandulaire	243
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	243
BIBLIOGRAPHIE	248
EXPLICATION DES PLANCHES	255

INTRODUCTION

Parmi les nombreux problèmes que suscite l'étude des Annélides, l'un des plus intéressants est sans contredit celui de l'épitoquie. Ce phénomène se présente, en effet, sous de multiples aspects : biologique, morphologique, histologique, cytologique, cytochimique, etc. Chez les Néréidiens, depuis que l'on a rattaché les *Hétéronereis* à des *Nereis* connues, de nombreux chercheurs ont décrit avec précision la morphologie des formes épitoques, les modifications que subissent les lamelles parapodiales. D'autres ont porté leurs efforts sur l'essaimage des formes hétéronéréidiennes et leur comportement biologique. Sur les transformations internes survenant au cours de l'hétéronéréidation, les données sont plus fragmentaires : peu de travaux sont relatifs aux importantes modifications de la musculature au cours de l'épitoquie.

Monsieur le Professeur A. DEHORNE m'a suggéré de faire une mise au point de cette évolution musculaire : c'était l'objet primitif du présent ouvrage. Mais le temps n'est plus où seules l'histologie et la cytologie peuvent suffire pour envisager les questions relatives à des remaniements de tissus, et j'ai été amené à utiliser, dans la mesure de nos connaissances actuelles, les techniques de la cytochimie.

Je me suis trouvé d'emblée devant une musculature complexe dans sa structure et ses transformations. A une étude cytologique rigoureuse, il fallait une base précise; aussi ai-je procédé d'abord à l'examen anatomique des faisceaux musculaires, à la fois des formes néréidiennes et des formes épitoques. C'est à la lumière de données nouvelles ainsi acquises que j'ai pu orienter mes recherches cytologiques.

Parmi les espèces récoltées dans ce but, *Nereis irrorata* m'a montré un spermatozoïde d'une taille et d'une structure inaccoutumées chez les Néréidiens; la série des stades rassemblés pour l'étude de la musculature m'offrait, en outre, la possibilité de m'intéresser à la spermiogénèse de ce singulier gamète.

Les techniques cytologiques et cytochimiques mises en œuvre, avec les résultats qu'elles apportaient concernant le muscle, me fournissaient, dans les nombreuses glandes de ces Polychètes, des aspects et des réactions qui m'ont incité à envisager d'aussi près que possible la nature des sécrétions glandulaires.

Enfin, disposant d'assez nombreux exemplaires vivants, j'avais pu réaliser quelques expériences biologiques sur des individus à maturité.

Le champ de mes investigations s'était, dans ces conditions, largement étendu et beaucoup de problèmes s'étaient trouvés posés. Un certain nombre sont restés sans solution. Une des raisons, et non la moindre, est la difficulté de rassembler chez ces espèces une série à coup sûr complète, avec toutes les transitions, de l'ensemble des stades de l'épitoque. Une autre réside dans les obstacles à une analyse chimique précise de certaines formations ou sécrétions. Mais j'ai préféré ne pas limiter mes recherches à une seule catégorie de tissus ou de phénomènes, car j'avais la conviction que les restreindre eut, sans doute, laissé subsister certaines de ces lacunes. Les quelques résultats acquis me donnaient, en outre, l'espoir d'en combler certaines par la suite, dès que je me trouverai en mesure de me procurer un matériel nouveau.

Ce travail comporte donc des recherches sur la musculature et l'exposé de mes observations relatives à d'autres catégories histologiques.

Dans une première partie, j'étudierai l'anatomie de la musculature néridienne et celle de la musculature hétéronéridienne, puis la cytologie des muscles au cours de l'épitoque et les problèmes qui s'y rattachent : celui des insertions musculaires, la structure de la fibre hétéronéridienne, ceux de la sarcolyse et la cytochimie du muscle.

Au cours d'une deuxième partie, j'examinerai la spermiogénèse chez *Nereis irrorata*, puis la question de l'émission des spermatozoïdes, ainsi que les particularités anatomiques et histologiques qui y correspondent; j'y joindrai les observations biologiques que j'ai pu réaliser sur les exemplaires à maturité.

La troisième partie aura pour objet les glandes tégumentaires. Après avoir passé en revue leur répartition, j'apporterai le résultat de mes observations cytologiques et de mes recherches cytochimiques.

Ce travail a été réalisé à l'Institut de Zoologie de la Faculté des Sciences de Lille et à la Station zoologique du Portel (Pas-de-Calais). J'ai récolté personnellement tout le matériel d'études, sauf quelques *Leptonereis glauca* que je dois à l'obligeance de mon collègue et ami, M. GOULLIART.

Avant de commencer l'exposé de mes recherches, il est pour moi un devoir d'adresser un souvenir reconnaissant à la mémoire de Monsieur le Doyen MAIGE, qui s'est toujours vivement intéressé à mes travaux; à mon retour de captivité, peu avant sa mort, il me procurait les plus vifs encouragements.

Il m'est agréable d'acquitter une dette de reconnaissance envers Monsieur le Doyen P. PRUVOST. Je n'oublierai ni l'intérêt qu'il m'a porté et le chaleureux réconfort qu'il m'a procuré dans la période difficile de ces dernières années, ni la bienveillance avec laquelle il a suivi l'achèvement de cette thèse.

Mes remerciements vont également à Monsieur le Professeur MALAQUIN, à qui je dois d'avoir été accueilli comme assistant au Laboratoire de Zoologie. Il s'est constamment intéressé à mes recherches et m'a toujours, je suis plus particulièrement redevable de A Monsieur le Professeur A. DEHORNE, prodigué les meilleurs conseils.

ma formation : en zoologie générale et en biologie marine, grâce à de nombreux séjours effectués sous sa direction sur les côtes du Boulonnais, et en cytologie, par la vive sollicitude avec laquelle il a guidé et dirigé mes recherches. C'est sur ses indications que ce travail a été entrepris, il n'a cessé de le suivre avec attention et d'encourager mes efforts. Je suis heureux de lui exprimer ici ma profonde gratitude.

Ma plus vive reconnaissance va également à Monsieur le Professeur FAGE : il a examiné ce travail avec bienveillance, a bien voulu le faire paraître dans les *Annales* de son Institut et s'est, en outre, activement intéressé à mon avenir.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

MATÉRIEL

Les recherches biologiques, anatomiques, cytologiques et cytochimiques présentées ici ont été réalisées sur six espèces de la famille des Néréidiens :

<i>Leptonereis glauca</i> (CLAPARÈDE).	<i>Nereis longissima</i> (JOHNSTON).
<i>Nereis fucata</i> (SAVIGNY).	<i>Nereis pelagica</i> (L.).
<i>Nereis irrorata</i> (MALMGREN).	<i>Périnereis cultrifera</i> (GRUBE).

Leptonereis glauca a été uniquement recueillie en pêche pélagique; tous les résultats relatifs à cette espèce sont donc ceux de formes hétéronéréidiennes mâles. Pour *Nereis fucata*, *Nereis longissima* et *Périnereis cultrifera*, je n'ai pu récolter qu'un nombre restreint d'individus des deux sexes de chaque espèce à divers stades de l'épitoquie (au total : 32). Par contre, je pouvais rassembler des quantités pratiquement illimitées de *Nereis pelagica* et de *Nereis irrorata*. Dans le port de Boulogne, j'ai trouvé *Nereis pelagica* dans son habitat normal : les crampons de Laminaires. *Nereis irrorata*, bien que commune, est une espèce très localisée; elle se trouve à un niveau très bas (comme *Nereis pelagica*, elle n'est découverte à Boulogne qu'aux plus basses mers); elle réclame, en outre, la présence d'un sable grossier, souvent coquillier pour la confection de son tube. Ces conditions sont réalisées devant le cap de la Crèche d'une part, et d'autre part dans le port de Boulogne, entre les blocs de béton et de pierre immergés en vue de la construction ultérieure des darses d'un port transatlantique. Dans ces deux stations, elle foisonne sur une surface très restreinte de quelques dizaines de mètres carrés. Il m'était possible d'aller y faire des prélèvements régulièrement espacés dans le temps; aussi ai-je pu recueillir pour ces deux dernières espèces des individus aux diverses phases de l'épitoquie. Outre les nombreux exemplaires utilisés pour les examens anatomiques et cytologiques sur le frais, 67 *Nereis pelagica* et 124 *Nereis irrorata* ont fait l'objet des observations qui suivent et pour lesquelles j'ai eu recours à des méthodes cytologiques et cytochimiques.

TECHNIQUES

1° EXAMENS SUR LE VIVANT ET COLORATIONS VITALES. — Chaque exemplaire fixé a fait l'objet d'une ponction préalable et de l'examen sur le frais du contenu de la cavité coelomique, particulièrement des éléocytes, des spermatocytes ou des spermatozoïdes. L'état de maturité des produits génitaux a pu ainsi me servir de repère au cours des manifestations de l'épitoquie. Ces examens sur le frais ont été complétés par des colorations vitales au rouge neutre et au vert Janus en solutions étendues.

2° FIXATIONS. — Outre quelques fixations dans le mélange alcool, formol, acide acétique, dans le Bouin ou le Duboscq Brasil, dans un but purement anatomique, j'ai surtout eu recours aux fixateurs cytologiques. Le Regaud, le Helly, le Benoît, ont été les plus employés et m'ont fourni des résultats comparables, ainsi que le Helly additionné d'un peu d'acide osmique (1 goutte d'acide osmique à 2 % par cc. de fixateur).

Les coupes à la paraffine ont été pratiquées, pour chaque exemplaire, à des épaisseurs variant de 2 à 10 μ : les coupes épaisses étant souvent nécessaires à la confirmation de certaines structures. Les colorations ont été réalisées soit pour l'anatomie par le mélange hémalum-éosine ou l'hématoxyline, soit pour l'histologie et la cytologie par la triple coloration de Prenant, l'hématoxyline de Regaud ou le Volkonsky. La nature mitochondriale de certains sarcosomes, en particulier, a été vérifiée par l'élective méthode de Benda.

3° IMPRÉGNATIONS. — La recherche de l'appareil de Golgi ou des dictyosomes a été pratiquée en ayant recours aux méthodes argentiques et osmiques. Le Da Fano n'a donné que des résultats médiocres. La technique d'Hirschler s'est révélée la meilleure, mais j'ai été conduit à des observations superposables en employant comme fixateurs avant l'imprégnation soit le mélange de Champy, soit le Benoît (B. O. S. U.), au lieu de la formule préconisée par HIRSCHLER.

4° CYTOCHIMIE. — J'ai mis en œuvre de très nombreuses techniques cytochimiques dans le but de préciser la richesse en glycogène du muscle, la nature de certaines sécrétions glandulaires et la structure curieuse du spermatozoïde de *Nereis irrorationata*. Je les citerai relativement aux divers constituants chimiques recherchés.

Fer. — Les pièces ont été fixées au Bouin que l'on s'accorde à reconnaître, dans ce cas, comme assurant une bonne fixation histologique et histochimique. J'ai utilisé la méthode au bleu de Prusse, en traitant les coupes par un mélange à parties égales et préparé extemporanément de ferrocyanure de potassium à 2 % et d'acide chlorhydrique à 2 %, coupes colorées ensuite au carmin. Parmi les méthodes des laques, celle à l'hématoxyline (Macallum) a été essayée. L'une et l'autre ont été appliquées directement et également après démasquage à l'alcool acide selon Macallum.

Protides. — Ils ont été caractérisés par la réaction xanthoprotéique, la réaction de Millon et la réaction à la ninhydrine. Pour cette dernière, après fixation au formol à 10 % et coupes à congélation, j'ai opéré à l'ébullition, dans une solution à 0,2 %, de l'hydrate de tricétohydrindène.

Nucléine. — La détection de l'acide thymonucléique a été pratiquée, par la méthode de Feulgen, dans les conditions précisées par Verne. J'ai constaté que l'extraction à la trompe de l'anhydride sulfureux en excès du réactif de Schiff, indiquée par Verne, est une condition indispensable à la bonne réalisation de la réaction. Le contrôle sur préparations non hydrolysées a toujours été effectué.

Lipides. — Ils ont été recherchés sur pièces fixées dans le formol à 10 % et coupées à congélation. Les colorants spécifiques utilisés ont été le Soudan III, le Scharlach, le bleu B. Z. L., le rouge soudane B, le noir soudane B; ces trois derniers suivant les indications proposées par LISON. Le bleu B. Z. L. et le rouge soudane B ont fourni des préparations particulièrement lisibles.

Glycides. — Pour le glycogène, les pièces ont été fixées à l'alcool absolu, au Bouin, au Bouin Allen, au dioxane picriqué. Le Bouin Allen s'est révélé le meilleur. Outre les réactions à l'iode : Lugol, xylol iodé, etc., la coloration par le carmin de Best et la réaction de Bauer ont été utilisées. Cette dernière méthode a fourni les préparations les plus démonstratives, les plus claires et qui, au surplus, sont durables. Elle a été contrôlée sur coupes non chromées et également après l'épreuve salivaire.

Chitine. — La recherche de la chitine a été effectuée en ayant recours à la technique de Schulze au diaphanol-chlorure de zinc iodé (Lison).

Mucus. — La nature mucoïde de la sécrétion de certaines glandes a été discutée après coloration au mucicarmine ou l'essai du virage méta-chromatique (bleu de toluidine ou bleu de thionine), conformément à la technique précisée par LISON. J'ai été amené, sur les mêmes glandes, à tenter d'autres réactions sur lesquelles je reviendrai en temps opportun.

Ferments. — Peroxydases. Elles ont été décelées soit par la réaction à la benzidine appliquée suivant les techniques de M. Prenant d'une part, et de Loele d'autre part, soit par l'élégante réaction aux zinc-leucos de Lison. Cette dernière technique donne des préparations fort démonstratives.

Phénolases. J'ai cherché à les identifier par le procédé au bleu d'indophénol, connu sous le nom de réaction de Röhmann et Spitzer, et dont la technique d'emploi a été précisée par GRÄFF sous le nom de « M. nadi oxydaseréaction ».

J'ajouterai à ces diverses réactions que l'usage de la lumière polarisée pour certains examens (muscle en particulier) m'a fourni de précieux résultats.

5° CONSERVATION DU MATÉRIEL VIVANT A BASSE TEMPÉRATURE. — L'habitat de *Nereis pelagica* et de *Nereis irrorata* à un niveau très bas, quelques décimètres seulement au-dessus du zéro hydrographique, ne permet leur récolte qu'aux périodes des fortes marées. J'ai été amené, dans ces conditions, à rechercher un procédé pratique de conservation. Après lavage soigné à l'eau de mer, les *Nereis* ont été placées isolément, chacune dans de petits cristallisoirs contenant 200 à 250 cc. d'eau de mer filtrée et recouverts d'un disque de verre pour éviter l'évaporation. Les cristallisoirs sont maintenus à une température comprise entre +6° et +8° dans une glacière électrique. De nombreux exemplaires recueillis à diverses époques de l'année ont été ainsi placés à basse température. J'ai constaté que les formes atoniques se conservaient mal; le plus souvent, la mort survenait au bout de 6 à 10 jours; je pense que cette mortalité est due à l'inanition.

Par contre, ce procédé s'est révélé efficace pour les formes épitoques et pré-épitoques. La conservation peut se prolonger plusieurs mois dans d'excellentes conditions. Il faut avoir soin de changer l'eau de mer chaque semaine en utilisant une réserve elle-même gardée en glacière. J'examinerai plus loin l'influence de cette longue conservation à basse température sur les manifestations de l'épitoquie. Le procédé a été extrêmement précieux : après des récoltes qui ne peuvent se faire que quelques jours par mois, il permet d'avoir à sa disposition des animaux pendant les jours qui suivent et de réaliser méthodiquement les examens sur le vif, les techniques cytochimiques et les fixations que réclame une étude suivie.

J'ajouterai qu'en vue de la cytologie et de la cytochimie, j'ai toujours choisi des exemplaires immédiatement après la récolte ou après une conservation très courte. HERPIN (1925) avait déjà signalé la méthode de conservation en cristallisoirs de faible capacité; mais, à la suite d'un transport rapide à Lille, l'utilisation d'une température fixe et basse m'a permis d'employer des moyens d'investigation dont je ne pouvais disposer sur les lieux de récolte.

PREMIÈRE PARTIE

LA MUSCULATURE AU COURS DE L'ÉPITOQUIE

CHAPITRE PREMIER

ANATOMIE DE LA MUSCULATURE NÉRÉIDIENNE
ET DE LA MUSCULATURE HÉTÉRONÉRÉIDIENNE

Historique.

Avant d'examiner les travaux relatifs à la musculature des Polychètes et plus spécialement des Néréidiens, je rappellerai brièvement quelques-uns des principaux mémoires relatifs à l'épitoquie.

MALMGREM (1864) fut le premier à soupçonner que les individus décrits par ses prédécesseurs, ou par lui-même, sous le nom d'*Hétéronereis* (ou des sous-genres *Hedyle*, *Iphinereis*), pouvaient, abstraction faite de quelques caractères, être rattachés à certaines espèces du genre *Nereis*. Il a entrevu le premier qu'une métamorphose était susceptible d'expliquer les affinités entre *Nereis* et *Hétéronereis*.

EHLERS (1868), par l'étude précise des rames pédieuses et grâce à des phases intermédiaires, apporte la preuve qui manquait à l'hypothèse de Malmgrem. Pour sept espèces de *Nereis*, il indique les formes hétéronéréidiennes correspondantes; il pense qu'à maturité sexuelle, la *Nereis* se transforme en *Hétéronereis*: cette dernière étant la forme épitoque provenant d'une forme atoque à la suite d'une évolution morphologique: l'épitoquie.

CLAPARÈDE (1870), dans son important mémoire sur les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples, arrive à des conclusions identiques pour *Nereis Dumerilii*. Il montre, pour cette *Nereis* polymorphe, que l'on n'a pas affaire à une espèce collective, mais bien à quatre formes d'une seule espèce: une forme sans phénomènes d'épitoquie, une forme hétéronéréidienne de petite taille pélagique, une forme hétéronéréidienne de plus grande taille non nageante, une forme hermaphrodite, observée par MECZNIKOW, cette dernière étant vraisemblablement la *Nereis massiliensis* décrite par MOQUIN TANDON (1869). Mais les travaux de CLAPARÈDE fournissent d'autres données importantes. Faisant état de la différence de consistance des tissus, il se proposait de combattre l'hypothèse de la liaison des Néréidiens et des Hétéronéréidiens, mais il fut conduit au résultat inverse. Alors que les travaux de MALMGREM et EHLERS, purement morphologiques, étaient relatifs à des individus conservés dans l'alcool, le naturaliste genevois étudiait sur le vivant. Aussi passe-t-il en revue les divers organes qui présentent d'importantes modifications au cours de la phase épigame. Il est le premier à affirmer: « Il n'y a pas une fibre musculaire de l'animal qui ne subisse une métamorphose importante dans le passage de la phase Néréide à celle de l'Hétéronéréide. » Je reviendrai, au cours de l'étude cytologique de la musculature, sur quelques-unes de ses remarquables observations.

DE SAINT-JOSEPH (1887-1898), dans les Annélides polychètes des côtes de Dinard,

donne des descriptions précises d'un certain nombre de *Nereis* et des formes hétéronéréidiennes correspondantes. Il observe, comme CLAPARÈDE, des fibres musculaires pointillées chez ces dernières. Il signale, en outre, chez un Phyllodocien, *Mystides limbata*, des soies natatoires qui rappellent celles des formes épitoques des Syllidiens.

MALAQUIN (1893-1896), chez les Syllidiens, apporte la preuve de l'épigamie chez les tribus des Exogonés et des Eusyllidés, et montre que la schizogamie est la règle parmi les deux tribus des Syllidés et des Autolytés. Il précise également l'existence des deux modes dans le cycle d'une même espèce : cas d'*Autolytus longiferens* et d'*Exogone gemmifera*. Il signale aussi qu'au moment de la maturité sexuelle, les fibres musculaires subissent une transformation semblable à celle décrite par CLAPARÈDE chez les *Hétéronereis*.

GRAVIER (1896), en faisant connaître les caractères morphologiques et anatomiques des Phyllodociens, confirme l'existence des soies épitoques et apporte d'intéressantes précisions anatomiques.

CAULLERY et MESNIL (1898), dans leur mémoire sur les formes épitoques des Cirratulidés, observent pour cette famille des transformations comparables. Chez *Dodecaceria concharum*, ils mettent en évidence l'existence de trois séries d'individus et sont conduits à la notion de polymorphisme évolutif. Ils signalent aussi l'intérêt du changement d'aspect des fibres musculaires, au cours de la période de maturation, chez les Annélides en général.

Mais déjà, alors que l'épitoquie est désormais une connaissance acquise en tant que phénomène morphologique, quelques auteurs, à la suite de CLAPARÈDE, ont observé qu'au processus externe correspondaient d'importantes modifications histologiques. Depuis, de très nombreux travaux, que j'examinerai et commenterai en temps voulu, ont apporté d'intéressantes précisions anatomiques, histologiques et cytologiques sur les transformations que l'on peut observer chez les Néréidiens au cours de l'épitoquie, tandis que d'autres avaient traité aux aspects biologiques du phénomène : essaimage, émission des produits génitaux, etc.

Sur l'anatomie topographique de la musculature des segments, les données sont en général éparses dans de nombreux travaux sur les Annélides : le muscle est souvent examiné d'une manière accessoire. Je relèverai plus spécialement les résultats apportés par les auteurs ci-dessous.

CLAPARÈDE figure, pour *Nereis Dumerilii*, les muscles des rames observés par transparence. Pour *Halla parthenopeia* (Eunicien), il donne une coupe transversale, mais les dénominations ne sont pas toujours précises : plancher musculaire horizontal à claire-voie, par exemple.

E. MEYER (1887) fournit, par ses dissections et ses coupes, de précieuses indications sur la musculature de quelques Térébellidés, Sabellidés et Serpulidés.

EISIG (1887), dans un important mémoire sur les Capitellidés, apporte de nombreuses précisions sur l'anatomie et l'histologie de leur musculature.

MALAQUIN (1896) figure des coupes transversales de plusieurs Syllidiens et décrit les divers faisceaux simples qu'il rencontre dans cette famille.

GRAVIER (1896) figure et décrit les divers faisceaux musculaires des Phyllodociens, en particulier ceux du bulbe sétigère et de l'acicule. Toutefois, pour la rame ventrale, il indique que sa mince couche de fibres musculaires se rattache à la musculature générale du corps, sans préciser davantage.

FAUVEL (1897), dans ses recherches sur les Ampharédiens, apporte une description complète de la musculature du corps et de celle des parapodes.

DE SAINT-JOSEPH (1898) fait parfois allusion à la musculature et, pour *Eunereis longissima*, figure une disposition des muscles longitudinaux ventraux qui lui « paraît être générale chez les Lycoridiens ».

K. C. SCHNEIDER (1902) décrit succinctement et figure la musculature de *Nereis diversicolor* dans son « Lehrbuch der vergleichenden Histologie ».

BENHAM (1901) donne une coupe très schématique du segment d'une *Nereis* et figure l'emplacement des divers muscles.

Il faut arriver au mémoire de CHARRIER (1920) pour trouver une description anatomique relativement complète de la musculature de *Nereis fucata*. Aussi rappellerai-je brièvement les données principales apportées par sa monographie.

La musculature d'un segment comprend une couche de muscles circulaires, mince du côté ventral, des muscles longitudinaux sous forme de gros cordons : deux dorsaux et deux ventraux ; les dorsaux ont leur partie latérale détachée de la couche des circulaires et renflée pour former un léger bourrelet plongeant latéralement dans la cavité générale ; les ventraux ont leur portion latéro-externe repliée vers l'intérieur, puis vers l'extérieur, constituant ainsi un double repli ; en outre, il existe, au-dessus de la chaîne nerveuse, un revêtement musculaire mince : le faisceau sus-nervien.

Pour les parapodes, CHARRIER signale chez *Nereis fucata* les deux rubans musculaires faisant partie du système de dissépiments. Dans la cavité du segment, il relève deux paires de muscles parapodiaux ou obliques, superposés à leur base élargie qui s'insère dans l'espace entre la chaîne nerveuse et le muscle longitudinal ventral correspondant. Le supérieur traverse le dissépiment et va s'insérer à la partie antérieure du parapode suivant : c'est un protracteur, il infléchirait le parapode vers l'avant. L'inférieur se termine à la face postérieure du parapode appartenant au même segment : c'est un rétracteur, il ramènerait le parapode vers l'arrière.

CHARRIER examine ensuite les variations de l'importance des faisceaux suivant les régions du corps. Dans la région antérieure, les muscles longitudinaux atteignent leur maximum, les dorsaux y étant plus largement développés que les ventraux. Dans les segments moyens, leur importance diminue, les ventraux l'emportant cette fois en épaisseur sur les dorsaux. Dans la région postérieure, la réduction s'accuse : les dorsaux deviennent très minces, les ventraux se réduisent également et leur repli latéral disparaît progressivement. Quant aux circulaires, ils sont également plus développés dans les segments antérieurs. Par contre, le faisceau sus-nervien, sans toutefois acquérir une importance notable, est maximum dans la région moyenne. Les parapodiaux obéissent à la règle générale.

Puis CHARRIER aborde les modifications morphologiques du système musculaire au cours de la maturité. Chez les *Hétéronereis* mâles, il montre que le faisceau sus-nervien s'est épaissi pour constituer deux bourrelets. Les longitudinaux dorsaux, développés en épaisseur, se prolongent vers le milieu du corps en plongeant dans la cavité générale pour constituer une formation nouvelle renflée à son extrémité en un léger bourrelet. Les longitudinaux ventraux tendent à avoir une section plan convexe et leur double repli se réduit considérablement ; ils présentent aussi des néoformations sur leur bord interne au voisinage de la chaîne nerveuse. Quant aux parapodiaux, ce ne sont plus deux bandes étroites, mais deux larges fuseaux s'insérant maintenant largement sur les flancs et à la base de la

chaîne nerveuse. Toutes ces transformations, CHARRIER les observe progressivement et il en marque les étapes successives (stades A, B, C, D). Chez les femelles, les modifications sont comparables; il observe les mêmes néoformations, bien que dans l'ensemble les muscles soient d'épaisseur moindre que chez les mâles.

Enfin, cet auteur développe ses résultats relatifs aux modifications histologiques; je les examinerai plus loin à propos de la cytologie de la musculature.

Le grand mérite de CHARRIER, dans les premiers chapitres de son travail, est d'avoir décrit avec soin les principaux muscles de *Nereis fucata*. Mais ses figures sont fort schématiques et n'ont pas la précision que laissait attendre le texte : pour les muscles parapodiaux, en particulier, leur insertion au voisinage de la chaîne nerveuse y est bien vague. Il n'examine pas les muscles aciculaires, ni ceux des bulbes sétigères.

A. PRENANT (1929), dans son important mémoire sur les muscles des Annélides, s'est avant tout proposé l'étude de la structure du muscle et la sarcolyse; aussi, aurai-je l'occasion d'y revenir lors de l'étude cytologique de la musculature.

PFLUGFELDER (1929) donne une figuration précise de la musculature d'un parapode, mais chez un Eunicien : *Diopatra amboinensis*.

Les données anatomiques les plus complètes sur la musculature des Néréidiens sont en définitive celles que CHARRIER a apportées à propos de *Nereis fucata*.

I. -- Musculature néréidienne.

L'étude systématique sur coupes et sur dissections de la musculature d'un très grand nombre d'exemplaires de *Nereis irrorata* m'a montré des différences notables, en ce qui concerne les muscles parapodiaux, avec la description qu'en a donnée CHARRIER pour *Nereis fucata*. Aussi, ai-je été amené à reprendre l'anatomie des divers faisceaux musculaires chez les espèces suivantes fréquentes dans le Boulonnais : *Nereis fucata*, *Nereis irrorata*, *Nereis longissima*, *Nereis pelagica*, *Périnereis cultrifera* et *Leptonereis glauca*.

A. — MUSCULATURE LONGITUDINALE

La description de la musculature longitudinale fournie par CHARRIER est valable, dans ses grandes lignes, pour les espèces que j'ai étudiées. J'ai observé deux muscles longitudinaux ventraux et deux dorsaux. Les dorsaux sont plus largement développés dans la région antérieure, tandis que les ventraux l'emportent dans la région moyenne et dans la région postérieure. Je décrirai les aspects observés dans la région moyenne destinée à subir les transformations de l'épitoquie, signalant en passant les particularités importantes pour chaque espèce, quitte à revenir ensuite sur les aspects différents constatés dans les autres régions.

Chez *Nereis irrorata*, les muscles longitudinaux dorsaux forment, en coupe transversale, deux bandes symétriques commençant au voisinage du vaisseau dorsal; leur épaisseur est sensiblement régulière pour la portion appliquée au tégument, mais elle s'accroît notablement dans la région latérale séparée de la paroi du corps. A ce niveau, les deux muscles font largement saillie du côté interne, vers la cavité générale.

Les muscles longitudinaux ventraux constituent deux masses importantes de part et d'autre de la chaîne nerveuse. Leur bord latéral se détache aussi du tégument au niveau qui correspond à la naissance du parapode et forme là un double repli assez général chez les Néréidiens, comme d'ailleurs l'a fait remarquer DE SAINT-JOSEPH. Chez *Nereis irrorata*, ce double repli est fort développé et il a une importance plus grande que chez *Nereis fucata* (fig. 1, 1).

Le faisceau ventral sus-nervien, observé par DE SAINT-JOSEPH chez *Eunereis longissima*, signalé également chez d'autres Polychètes par divers auteurs (MALAQUIN, DARBOUX, etc.), n'a pas une largeur constante. En dissection, il se présente comme une lame revêtant la chaîne nerveuse; mais, dans la région antérieure du corps, sa largeur diminue progressivement de l'avant vers l'arrière pour chaque métamère; il présente un véritable étranglement au niveau de la partie postérieure de chaque segment. A partir du 25^e métamère, cette lame musculaire se rétrécit encore légèrement dans chaque segment, mais cette réduction de largeur est beaucoup moins apparente (fig. 3, 1).

Chez *Nereis fucata*, dont les muscles longitudinaux ont été décrits par CHARRIER, je signalerai seulement que j'ai observé, comme chez *Nereis irrorata*, l'étranglement métamérique du cordon musculaire sus-nervien fortement marqué jusqu'au niveau du 21^e métamère (fig. 3, 2).

Chez *Nereis pelagica*, l'aspect de la musculature longitudinale est comparable à celui de *Nereis fucata*. Le double repli des muscles longitudinaux ventraux n'a pas l'ampleur observée chez *Nereis irrorata*: il a le même développement que celui de *Nereis fucata*. Quant au faisceau sus-nervien, examiné en dissection, il révèle aussi un étranglement au niveau de la partie postérieure de chaque métamère, et ce pour la région antérieure du corps seulement; à partir du 17^e segment, on n'observe plus qu'une légère diminution de largeur du cordon musculaire sus-nervien vers la partie postérieure de chaque segment.

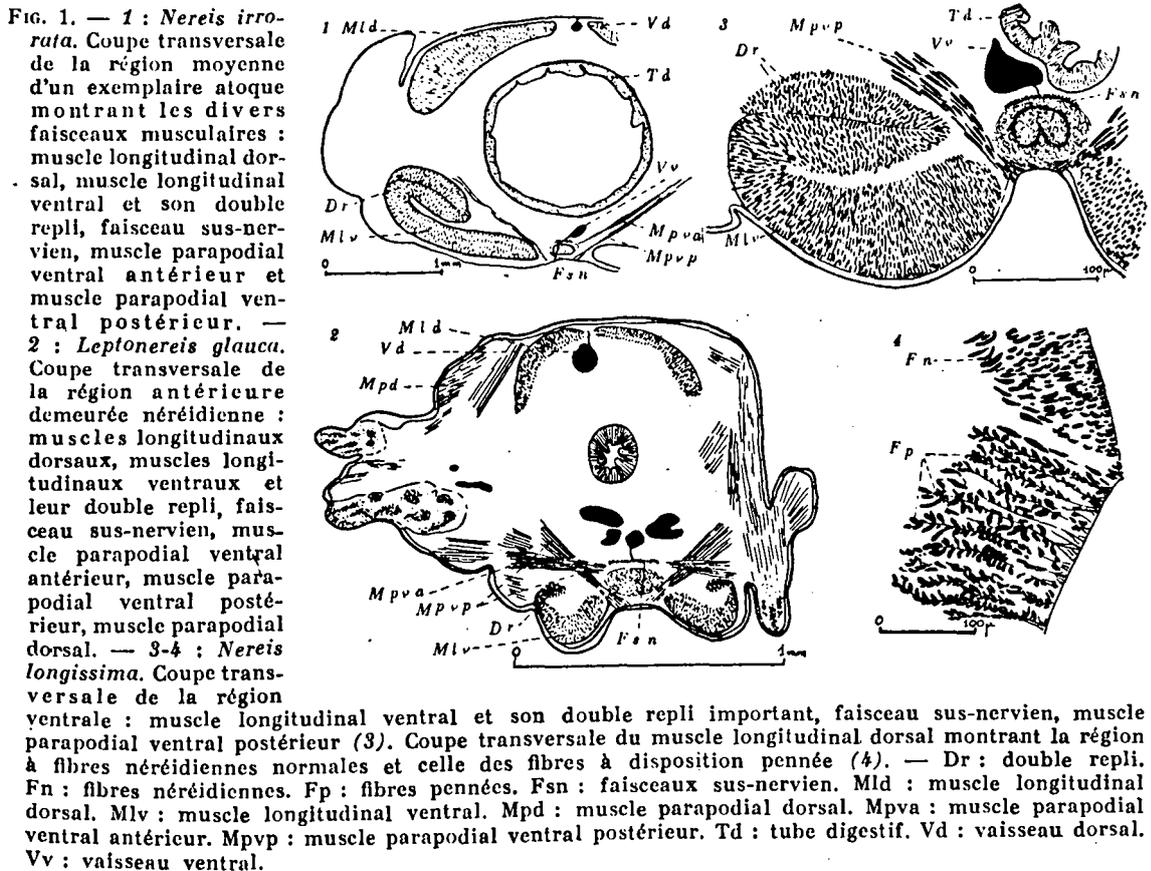
Notons en passant que le 25^e métamère chez *Nereis irrorata*, le 21^e chez *Nereis fucata*, le 17^e chez *Nereis pelagica*, correspondent au point de passage de la région néréidienne à la région hétéronéréidienne chez les formes épitoques.

Pour *Leptonereis glauca*, je n'ai eu à ma disposition que des formes épitoques pélagiques; je ne puis fournir de précisions sur l'anatomie des muscles longitudinaux de la forme néréidienne. Toutefois, l'épitoque n'apportant pas de changements notables à l'anatomie des faisceaux longitudinaux, ainsi que je le montrerai plus loin, on peut présumer, se basant sur la structure des formes hétéronéréidiennes, que *Leptonereis glauca* atoque présente également les muscles longitudinaux suivants: deux dorsaux dont les parties latérales se terminent en s'épaississant, deux ventraux dont le double repli est très réduit. Quant au faisceau sus-nervien, étant donné que je l'ai vu se confondre, chez l'*Hétéronereis* de cette espèce, avec l'insertion des muscles parapodiaux hétéronéréidiens, il serait aventuré d'imaginer son aspect chez la forme atoque (fig. 1, 2).

Chez *Nereis longissima*, les muscles longitudinaux dorsaux se présentent d'abord sous forme d'une bande étroite appliquée sous la musculature circulaire et le tégument dorsal: dans cette région, ils sont constitués par des fibres isolées comme celles que l'on observe chez les espèces citées ci-dessus. La partie latérale de ces muscles prend par contre une importance considérable, puisque son épaisseur atteint quatre fois celle de la bande dorsale. A ce développement extraordinaire correspond une différence capitale de structure: les fibres y ont, en effet, une disposition pennée. Les lamelles musculaires sont

disposées de part et d'autre de cloisons conjonctives sensiblement parallèles et agencées elles-mêmes perpendiculairement au bord latéral du faisceau dorsal (fig. 1, 4).

A. PRENANT (1929-30), considérant, comme type de structure normale des muscles des Polychètes, la musculature de *Serpula vermicularis*, a soigneusement décrit les muscles longitudinaux de cette espèce. Il a montré que les champs dorsaux et ventraux étaient décomposés par des cloisons conjonctives en compartiments, allongés radiairement en coupe transversale. D'autres cloisons secondaires subdivisaient incomplètement d'ailleurs chaque compartiment. Les lamelles musculaires adossées de part et d'autre de la cloison principale donnent à l'ensemble un aspect penniforme. Passant en revue



ensuite un certain nombre d'autres Polychètes, il ajoute que ce compartimentage « si accentué chez les Serpuliens est en général moins marqué ailleurs », et plus loin « ceux des Néréidiens encore vastes n'ont pas l'arrangement régulièrement radié qui était si remarquable chez les Serpuliens ». De fait, il ne cite, ni ne figure, de disposition pennée chez les Néréidiens. Or, cette particularité anatomo-microscopique se rencontre bien chez quelques-unes de nos espèces, en commençant par *Nereis longissima*, et j'en ferai plus loin l'étude cytologique. Soulignons pour le moment qu'elle n'est pas la règle chez les Néréidiens, et disons dès maintenant que lorsqu'elle existe, elle n'intéresse qu'une partie seulement des muscles longitudinaux.

En outre, cet aspect existe chez *Nereis longissima* dans les deux sexes. Je l'ai retrouvé également chez de très jeunes femelles. Le muscle longitudinal dorsal y est d'ailleurs moins épais que chez le mâle. Ceci semble être général chez les Néréidiens; CHARRIER l'avait fait remarquer pour *Nereis fucata*.

Les muscles longitudinaux ventraux de *Nereis longissima* sont comparables à ceux des espèces déjà décrites. Ils sont toutefois extrêmement puissants, plus volumineux proportionnellement que ceux de *Nereis irrorata*. Le double repli latéral est particulièrement développé dans la région moyenne du corps, plus encore peut-être que chez *Nereis irrorata* : il recouvre complètement la partie inférieure du muscle longitudinal, s'étend jusqu'à la chaîne nerveuse et son épaisseur dorso-ventrale est la même que celle du faisceau ventral qu'il recouvre et dont il n'est que le prolongement (fig. 1, 3).

Le faisceau musculaire sus-nervien n'a pas non plus ici une largeur constante : il est plus étroit également au voisinage de la partie postérieure de chaque métamère. L'étran-

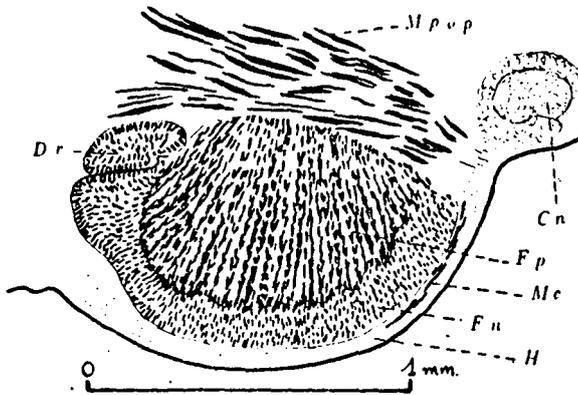


FIG. 2. — *Périnereis cultrifera*. Coupe transversale du muscle longitudinal ventral à fibres néréidiennes normales du côté externe, fibres à disposition pennée au centre du muscle et vers son double repli. Cn : chaîne nerveuse. Dr : double repli. Fn : fibres néréidiennes normales. Fp : fibres à disposition pennée. H : hypoderme. Mc : muscles circulaires. Mpvp : muscle parapodial ventral postérieur.

glement est nettement marqué dans les 43 premiers sétigères : ceux qui garderont la morphologie néréidienne au cours de l'épitoquie (fig. 3, 3).

Chez *Périnereis cultrifera*, les deux muscles longitudinaux sont extrêmement puissants : en coupe transversale, leur épaisseur est considérable. Ce sont deux masses musculaires dont les dimensions dans le sens latéral et dans le sens vertical sont sensiblement les mêmes. Les lamelles musculaires y sont assez largement espacées. Les muscles longitudinaux ventraux sont eux aussi très développés et offrent une section plan convexe. Mais ils présentent une structure fort complexe. La lame conjonctive externe qui, en se dirigeant vers le plan de symétrie vertical du corps, sert de support habituellement au double repli latéral, se subdivise en deux lames après un court trajet horizontal. L'une d'elles remonte en direction dorsale, puis se dirige latéralement ; elle délimite, avec la lame conjonctive principale dont elle est issue, un repli latéral (fig. 2). L'autre, plus importante, que j'appellerai la lame conjonctive interne, chemine parallèlement à la paroi ventrale du corps en se dirigeant vers le plan de symétrie de l'Annélide : elle compartimente le muscle longitudinal ventral en deux régions : a) un secteur externe compris entre la lame conjonctive externe et la lame conjonctive interne présentant des fibres musculaires isolées ; b) une région interne au-dessus de la lame conjonctive interne formée de muscles à disposition pennée. Sur la lame conjonctive interne s'insèrent, en effet, de nombreuses cloisons secondaires qui lui sont sensiblement perpendiculaires et à

direction dorsale. Les lamelles musculaires sont disposées de part et d'autre de ces cloisons secondaires et confèrent ainsi, à toute cette région interne du muscle longitudinal ventral, un aspect penniforme très accusé.

Le muscle sus-nervien présente les mêmes particularités que celles des autres espèces.

En résumé, chez les six espèces étudiées, la répartition des faisceaux longitudinaux est donc la même. *Nereis irrorata*, mais surtout *Nereis longissima* et *Périnereis cultrifera*, possèdent des muscles longitudinaux particulièrement puissants. Chez ces deux dernières espèces, en surplus, ils présentent partiellement des fibres à disposition pennée; il est d'ailleurs curieux de remarquer que, lorsque l'on manipule ces *Nereis* vivantes qui se débattent, on est frappé par la puissance de leurs mouvements et par une rigidité toute particulière qu'il est naturel de rapporter à une telle structure. Celle-ci, en outre, offre sans doute certaines possibilités vis-à-vis de plusieurs tropismes.

B. — MUSCULATURE CIRCULAIRE

Pour CHARRIER, elle forme, chez *Nereis fucata*, « une très mince couche » entre les muscles longitudinaux et l'hypoderme. Cette description sommaire, que n'accompagne d'ailleurs aucune figure, laisserait supposer l'existence d'un revêtement musculaire circulaire et continu le long du corps. Il est certain que l'examen rapide de coupes transversales favorables montre bien l'existence de fins faisceaux circulaires; mais, par contre, ils font totalement défaut dans d'autres coupes. C'est qu'en effet les muscles circulaires sont constitués par des séries de cordons parfois espacés les uns des autres (fig. 5, 5); les coupes sagittales montrent nettement leur disposition anatomique. Chez *Périnereis cultrifera*, j'ai compté 14 faisceaux circulaires ventraux largement espacés, séparés par des bandes d'hypoderme, tandis que dorsalement les faisceaux sont plus importants, contigus et en plus grand nombre: il y en avait 35 dans la même coupe. Chez *Leptonereis glauca*, il y avait 7 faisceaux ventraux séparés contre 18 dorsaux contigus. La répartition des fibres circulaires est identique chez les autres espèces que j'ai examinées.

C'est cette disposition anatomique en cordons nombreux et contigus du côté dorsal, en faisceaux parallèles, mais distants les uns des autres du côté ventral, qui a fait dire à CHARRIER que ventralement ils étaient difficiles à mettre en évidence, tandis que dorsalement leur présence était plus aisée à constater. Je puis ajouter que ces faisceaux circulaires sont, en outre, bien plus denses aux extrémités des métamères que dans leur région moyenne où s'insère le parapode.

C. — MUSCULATURE OBLIQUE

J'ai rappelé plus haut sommairement la description que CHARRIER avait donnée des muscles obliques de *Nereis fucata*. L'étude anatomique sur dissections, la recherche sur coupes des emplacements précis d'insertion des muscles parapodiaux m'a conduit à des résultats très différents.

CHARRIER distingue chez *Nereis fucata* un muscle parapodial supérieur et un parapodial inférieur. J'ai observé, chez certaines espèces, une musculature parapodiale plus complexe; j'ai constaté, au surplus, que certains faisceaux, dont le trajet semblait supérieur, se croisaient avec d'autres inférieurs au voisinage de leur zone d'insertion sur les côtés de la chaîne nerveuse, pour finalement prendre naissance au-dessous de ces derniers. Il y avait là une source de confusion que j'ai préféré éviter en tenant compte, pour leur dénomination, non de la répartition des faisceaux dans le sens vertical, mais de leur trajet dans le sens longitudinal.

J'ai donc distingué, pour ces muscles obliques qui prennent naissance ventralement sur les côtés de la chaîne nerveuse : des *muscles parapodiaux ventraux antérieurs* se dirigeant vers l'avant du segment et vers les faces antérieures des parapodes, des *muscles parapodiaux ventraux postérieurs* allant vers la partie postérieure du métamère ou du parapode correspondant, ou vers le métamère suivant. Enfin, j'ai appelé *muscles parapodiaux dorsaux antérieurs* des faisceaux musculaires importants qui s'insèrent, au niveau de chaque parapode, dans la région latéro-dorsale et antérieure de chaque métamère; leurs fibres à direction antérieure convergent vers la face antérieure du parapode. Ils ne sont pas signalés par CHARRIER, la dissection qu'il a figurée (p. 56) n'a pas été suffisamment poussée pour les montrer : on les retrouve aisément sur les coupes transversales et surtout sur les coupes longitudinales, qu'elles soient sagittales ou frontales, intéressant la région correspondante.

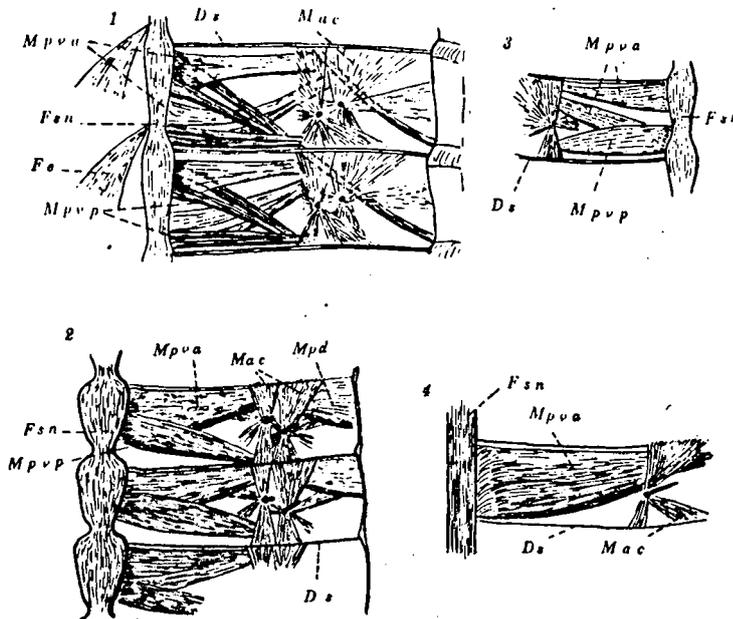
Chez *Nereis longissima*, la dissection montre le système musculaire parapodial suivant : a) Deux *muscles parapodiaux ventraux antérieurs* prenant tous deux naissance sur les côtés de la chaîne nerveuse : l'un dans la moitié antérieure du métamère, l'autre dans sa moitié postérieure. Ils sont largement étalés à leur base et se dirigent tous deux latéralement en se rétrécissant vers le bord antérieur du parapode. b) Dans la moitié postérieure du segment, on observe un *muscle parapodial ventral postérieur* semblant se superposer au second des deux précédents, mais ses fibres plongent profondément contre la chaîne nerveuse. Latéralement, ce dernier muscle chemine le long du dissépiment postérieur et se dirige vers le bord postérieur du parapode. Macroscopiquement, il ne paraît pas traverser le dissépiment pour se rendre dans le métamère suivant. c) Enfin, dorsalement, un muscle prend naissance contre le tégument dorsal de la moitié antérieure du métamère et se dirige vers la face antérieure du parapode, convergeant ainsi avec les parapodiaux ventraux antérieurs : c'est le *parapodial dorsal antérieur*. Sur la dissection étalée, on observe entre les parapodiaux ventraux et le parapodial dorsal les faisceaux musculaires, à disposition rayonnante, des acicules et des bulbes sétigères (fig. 3, 3).

Chez *Nereis fucata*, on observe bien deux muscles parapodiaux ventraux. Celui que CHARRIER a appelé supérieur se dirige bien vers le dissépiment postérieur, mais la totalité des fibres ne le traverse pas : la majeure partie du faisceau musculaire va vers la région postérieure et ventrale du parapode correspondant, tandis qu'un étroit faisceau, celui vu par CHARRIER, traverse le dissépiment et se dirige vers la région postérieure et dorsale du parapode suivant. Ce muscle supérieur est celui que j'appelle le *muscle parapodial ventral postérieur*. Quant au parapodial inférieur de CHARRIER, prenant également naissance sur les côtés de la chaîne nerveuse, il gagne la région antérieure et latérale du métamère, et se termine à la face antérieure du parapode et non à la postérieure comme il l'indique; sur sa dissection, il le figure dans sa région moyenne : je l'appelle

muscle parapodial ventral antérieur. Un parapodial dorsal antérieur prenant naissance sous le tégument latéro-dorsal converge ses fibres comme le précédent vers la face antérieure du parapode (fig. 3, 2).

Il y a donc des erreurs dans la description de CHARRIER. Elles sont, semble-t-il, imputables à une dissection incomplète, peut-être également à une orientation incorrecte de son dessin. En outre, il figure un faisceau sétigère en éventail superposé aux muscles parapodiaux. Je n'ai rien vu de comparable. On observe plus latéralement les lames rayonnantes en tous sens des fibres aciculaires. Un tel faisceau en éventail existe bien, toutefois, de chaque côté de la chaîne nerveuse; mais il est inséré tout contre l'axe nerveux, il s'épanouit dans chaque métamère sur les parois du tube digestif, à la limite

FIG. 3. — 1 : *Nereis irrorata*. Dissection des muscles parapodiaux des 58^e et 59^e segments montrant les dissépiements, le faisceau musculaire sus-nervien, le faisceau en éventail allant vers le tube digestif, les muscles aciculaires, les muscles parapodiaux ventraux antérieurs (celui de la seconde moitié du métamère formé de deux faisceaux), les muscles parapodiaux ventraux postérieurs constitués de trois faisceaux (deux d'entre eux prennent naissance au niveau de parapodiaux ventraux antérieurs). — 2 : *Nereis fucata* (hétéronereis). Dissection des muscles parapodiaux au niveau des 13^e et 14^e segments (région demeurée néridienne) montrant les dissépiements, le faisceau sus-nervien, le muscle parapodial ventral antérieur, le muscle parapodial ventral postérieur (dont un étroit faisceau masqué par les fibres aciculaires passe dans le métamère suivant), le muscle parapodial dorsal, les muscles aciculaires. — 3 : *Nereis longissima* mâle (hétéronereis mâle). Dissection du 41^e segment hétéronéréidien montrant le faisceau sus-nervien, les deux muscles parapodiaux ventraux antérieurs, le muscle parapodial ventral postérieur. — 4 : *Nereis irrorata* (hétéronereis mâle). Dissection au niveau du 8^e segment hétéronéréidien montrant le muscle parapodial ventral antérieur hétéronéréidien dont le développement considérable masque complètement l'étroit faisceau parapodial ventral postérieur. — Ds : dissépiment. Fe : faisceau en éventail métamérique allant au tube digestif. Fsn : faisceau sus-nervien. Mac : muscles aciculaires. Mpd : muscle parapodial dorsal. Mpva : muscle parapodial ventral antérieur. Mpvp : muscle parapodial ventral postérieur.



de chaque chambre métamérique de ce dernier. Ce muscle existe chez les six espèces que j'ai étudiées et il doit être constant chez les Néréidiens. Ce n'est pas un muscle du faisceau sétigère, mais un muscle intéressant la physiologie du tractus digestif.

Chez *Nereis irrorata*, la disposition des muscles parapodiaux est beaucoup plus complexe : les muscles parapodiaux ventraux antérieurs et postérieurs sont, en effet, formés de plusieurs faisceaux.

Déjà, chez *Nereis longissima*, on avait pu observer deux muscles parapodiaux antérieurs. Chez *Nereis irrorata*, il existe également deux muscles parapodiaux ventraux antérieurs, mais celui qui prend naissance dans la seconde moitié du métamère est

formé à son départ, sur les flancs de la chaîne nerveuse, de deux faisceaux séparés qui se réunissent ensuite (fig. 3, 1). Quant aux *parapodiaux ventraux postérieurs*, ils sont formés de trois faisceaux : deux d'entre eux naissent, l'un au-dessus, l'autre au-dessous du faisceau parapodial ventral antérieur de la première moitié du métamère; ces deux faisceaux se réunissent, traversent le dissépiment postérieur et se continuent par un ruban musculaire qui va vers la région dorsale et postérieure du parapode suivant. Le troisième sort entre les deuxième et troisième faisceaux parapodiaux ventraux antérieurs (toujours contre la chaîne nerveuse) et cheminant le long du dissépiment, qu'il ne semble pas traverser, se dirige vers la partie postérieure du parapode. Les muscles aciculaires importants forment des lames radiées occupant totalement les bords de la dissection. Dans chaque métamère on trouve également, de part et d'autre de l'axe nerveux, un faisceau en éventail montant verticalement vers la limite de chaque chambre intestinale. Il existe un *muscle parapodial dorsal antérieur* bien développé, comparable à celui des espèces précédemment décrites.

En définitive, les muscles parapodiaux ne sont pas comparables dans le détail chez les diverses espèces de Néréidiens. Toutefois, ils présentent un certain nombre de caractéristiques communes et il est possible de les grouper en trois catégories : 1° *Les muscles parapodiaux ventraux antérieurs*, toujours très développés, allant se fixer à la partie antérieure du parapode. 2° *Les muscles parapodiaux ventraux postérieurs*, beaucoup plus grêles que les précédents, dont les fibres vont à la partie postérieure du parapode, ou, traversant le dissépiment, se dirigent vers le parapode du métamère suivant. 3° *Les muscles parapodiaux dorsaux* situés dans la moitié antérieure du segment et se fixant comme les premiers à la face avant du parapode.

La dissection laisse toutefois des imprécisions sur les lieux précis d'insertion de ces muscles à leurs extrémités. Du côté de la chaîne nerveuse, on voit, comme c'est le cas chez *Nereis irrorata*, un faisceau à direction dorsale (le plus antérieur des faisceaux parapodiaux ventraux postérieurs) se glisser sous le premier des parapodiaux ventraux antérieurs et s'insérer sur le côté de la chaîne nerveuse en-dessous de celle-ci. Chez *Nereis fucata*, le parapodial ventral postérieur semble intriquer certaines de ses fibres avec celles du parapodial ventral antérieur contre la chaîne nerveuse. L'examen des coupes transversales lève cette imprécision. Les fibres des faisceaux à direction dorsale (ceux appelés supérieurs par CHARRIER) s'insèrent à la partie inférieure des flancs de la gaine péri-neurale, et certaines d'entre elles peuvent se suivre jusqu'au tégument sous la chaîne nerveuse. Elles croisent, après un court trajet, les faisceaux musculaires parapodiaux antérieurs, eux-mêmes insérés sur les côtés de la chaîne nerveuse, et continuent ensuite leur trajet au-dessus de ceux-ci. Cet aspect n'est démonstratif que pour les coupes intéressant les régions où les deux muscles sont superposés dans un même plan vertical (fig. 1, 2); aussi échappe-t-il à l'observation si l'on ne prend pas soin d'examiner soigneusement des séries complètes de coupes.

Il s'ensuit que les muscles appelés supérieurs par CHARRIER s'insèrent, après les avoir croisés, en-dessous de ceux qu'il appelle inférieurs. C'est l'une des raisons qui nous a fait choisir, comme critère de désignation des muscles parapodiaux, leur orientation dans le sens longitudinal.

Malgré la diversité des aspects des muscles parapodiaux chez les espèces étudiées, l'examen des coupes nous montre qu'en règle générale les muscles parapodiaux ventraux antérieurs s'insèrent sur les côtés de la chaîne nerveuse, les muscles parapodiaux ventraux

postérieurs croisent les premiers et ont leur insertion en-dessous de ceux-ci, parfois même en-dessous de la chaîne nerveuse.

Pour préciser l'insertion de ces muscles du côté parapodial, les coupes transversales sont insuffisantes, étant donné le trajet oblique des faisceaux et l'orientation souvent irrégulière des parapodes sur les pièces fixées. J'ai eu recours à l'examen des coupes frontales; ces dernières intéressent les muscles obliques sur d'assez longs trajets et ont, en outre, l'avantage de montrer nettement les faces antérieures et postérieures des parapodes. Leur examen a confirmé ce que la dissection laissait présumer.

Les parapodiaux ventraux antérieurs vont bien s'insérer sur les faces antérieures de la rame ventrale des parapodes correspondants, leurs fibres ne quittent pas le métamère. Cette face antérieure est d'ailleurs tapissée sous l'hypoderme d'un revêtement musculaire continu, mais non serré.

Les parapodiaux ventraux postérieurs forment des faisceaux beaucoup moins importants qui se terminent sur la face postérieure du parapode, à proximité immédiate de son insertion sur le segment.

Quant aux parapodiaux dorsaux, ils sont contenus dans les coupes transversales qui intéressent le bord avant du parapode. Leurs fibres vont à la face antérieure de la rame dorsale et s'y distribuent de la même manière que celles du parapodial ventral antérieur dans la rame ventrale.

On peut donc considérer, comme *fléchisseurs du parapode*, les *muscles parapodiaux ventraux antérieurs* et le *muscle parapodial dorsal*. Ces muscles, par leur contraction, amènent le parapode en position oblique arrière; j'ai préféré pour cette raison le terme *fléchisseur* à celui de *rétracteur*. CHARRIER désignait ainsi le même muscle qu'il faisait insérer sur la face arrière du parapode et l'on conçoit mal comment un muscle exerçant une traction vers l'avant sur la surface postérieure d'un parapode ramène celui-ci vers l'arrière. L'erreur anatomique l'a entraîné à fournir une explication physiologique contradictoire.

Quant aux *muscles parapodiaux ventraux postérieurs*, dont l'importance est beaucoup plus faible, il faut les considérer comme antagonistes des précédents. Leur contraction exerce une traction vers l'avant du parapode. J'estime préférable de les appeler *extenseurs du parapode* par opposition à *fléchisseur*. CHARRIER les avait désignés *protracteurs*. Rétracteur et protracteur impliquent, à mon sens, une idée d'invagination ou de rétraction et d'extrusion que les parapodes ne possèdent pas.

D. — MUSCULATURE ACICULAIRE ET DES BULBES SÉTIGÈRES

La dissection ne peut fournir que peu de renseignements sur cette catégorie de muscles. Ces faisceaux, en général petits et répartis au niveau des parapodes, sont difficilement accessibles à la dissection sous le binoculaire. Seuls de puissants faisceaux aciculaires s'observent aisément : ils rayonnent autour de l'extrémité interne de l'acicule et vont s'insérer sur le tégument. Vers l'avant et l'arrière, ils longent le dissépiment avant d'aboutir à l'épiderme; dorsalement et ventralement, ils s'insèrent au niveau des lords latéraux des muscles longitudinaux dorsaux et ventraux. Ils constituent un cône très aplati dont l'acicule serait l'axe et son extrémité interne le sommet.

Quant aux muscles des bulbes sétigères, l'examen des coupes permet d'en préciser la

répartition. Certains forment une véritable gaine autour du bulbe et se terminent contre le tégument; par leur contraction, ils provoquent le déplacement du bulbe vers l'extérieur: ce sont des protracteurs. D'autres disposés en arrière du bulbe se continuent le long de l'acicule jusqu'aux muscles aciculaires; leur contraction entraîne un mouvement inverse du bulbe: se sont les rétracteurs. GRAVIER a donné, pour le parapode unirainé des Phyllociens, une description précise de ces muscles; ceux de chaque rame des Néréidiens sont exactement comparables. Ce sont des faisceaux très étroits qu'il faut suivre très attentivement sur les coupes, car ils côtoient les parapodiaux. Pour GRAVIER, les muscles de l'acicule proviennent d'une partie dédoublée de la musculature circulaire chez les Phyllociens. Chez les diverses espèces de Néréidiens que j'ai examinées, les muscles aciculaires se terminent contre le tégument sur lequel ils s'insèrent; ils ne proviennent pas du dédoublement des faisceaux circulaires. J'examinerai plus loin d'ailleurs la question des insertions musculaires chez les Néréidiens.

L'étude anatomique des faisceaux musculaires des individus atokes, tout en apportant une confirmation à certaines observations de CHARRIER, m'a conduit à quelques résultats nouveaux: 1° Le faisceau sus-nervien possède une morphologie différente dans la région antérieure et dans celle qui est destinée à acquérir les caractères hétéronéréidiens. 2° Chez certaines espèces, les muscles longitudinaux ventraux ou dorsaux présentent partiellement une disposition pennée de leurs fibres. Cette particularité ne semble pas courante chez les Néréidiens. 3° J'ai précisé la nature et la répartition des muscles obliques et j'ai distingué, tout en indiquant leurs insertions: des muscles parapodiaux ventraux antérieurs intéressant la région antérieure du parapode, des muscles parapodiaux ventraux postérieurs allant vers leur face postérieure, des muscles parapodiaux dorsaux se terminant dans la région antérieure et dorsale des parapodes.

II. — Musculature hétéronéréidienne.

Les dissections des formes hétéronéréidiennes mûres de *Nereis fucata*, *Nereis irrorata*, *Nereis longissima*, *Nereis pelagica* et *Périnereis cultrifera* apportent des résultats comparables entre eux. A première vue, on ne trouve plus sur le fond de la dissection les faisceaux musculaires obliques en forme de lames minces, mais on observe entre les dissélements une masse musculaire importante épaisse et fuselée. L'examen attentif montre toutefois qu'il persiste quelques faisceaux étroits et plats comparables à ceux que montraient les formes néréidiennes. L'étude des insertions de ces deux catégories de muscles nous apprend que les faisceaux fuselés sont ceux des muscles parapodiaux ventraux antérieurs et des muscles parapodiaux dorsaux, et que les faisceaux plats et similaires à ceux des individus immatures sont ceux des muscles parapodiaux ventraux postérieurs.

Mais ces résultats ne sont que fragmentaires et l'examen systématique des coupes de formes épitoques conduit à l'observation de nombreux aspects nouveaux. Chez nos espèces, il n'y a pas de différence notable entre les deux sexes: j'ai seulement observé une musculature longitudinale ventrale et dorsale comparativement un peu plus faible chez les femelles. Cette réserve faite, j'examinerai successivement les divers muscles des formes épitoques.

A. — MUSCULATURE LONGITUDINALE

a) *Muscles longitudinaux dorsaux*. — Dans les segments moyens du corps, c'est-à-dire dans la région hétéronéréidienne, ces deux muscles sont plus épais chez les individus épitoques, la forme générale de leur section transversale s'est, en outre, sensiblement modifiée.

Le bourrelet qu'ils formaient à leur bord latéral et inférieur s'est estompé, absorbé par l'épaississement général. Ils ne se terminent plus au voisinage de la ligne médiane dorsale (entre leurs extrémités, on observait le vaisseau dorsal chez les *Nereis* atokes). Chez les individus épitoques, ces muscles se prolongent en plongeant verticalement vers le tube digestif. Ils forment chacun une lame terminée par un renflement sur son côté latéral; les lames de droite et de gauche sont séparées par une bande étroite de tissu d'allure conjonctive. Le vaisseau dorsal, refoulé en profondeur, y est appendu (fig. 4, 1). Je signalerai en passant que cette néoformation dorsale, indiquée par CHARRIER, n'est autre que la bande longitudinale dorsale morphologiquement observée par DE SAINT-JOSEPH chez la forme hétéronéréidienne mâle de *Nereis irrorata*. Il en décrit la deuxième région comme suit : « Elle est rouge avec une bande blanche longitudinale dorsale, sur laquelle le vaisseau dorsal se détache en rouge à chaque ondée sanguine. Il y a, à tous les segments, une glande blanche, ronde à la base du cirre dorsal et, entre cette glande et la ligne dorsale, une bande blanche transversale tournant au brun dans l'alcool » (DE SAINT-JOSEPH, p. 219, 1895). Cette description est valable en ce qui concerne les bandes blanches pour les espèces citées, et les ondées sanguines, tout en étant moins visibles que dans la région antérieure où le vaisseau dorsal est sous le tégument, se laissent malgré tout observer à travers le faisceau dorsal néoformé relativement transparent. Quant à la bande transversale, entre la ligne dorsale et le parapode, elle ne saurait être autre que le muscle parapodial dorsal. J'ajouterais que les techniques cytologiques confèrent à la néoformation dorsale une coloration très différente des faisceaux longitudinaux dorsaux. J'y reviendrai en examinant plus loin les aspects cytologiques des divers muscles. Il n'est pas sans intérêt de remarquer, dès à présent, que la néoformation dorsale semble présenter les mêmes réactions colorantes que les muscles des formes néréidiennes, alors que le muscle longitudinal dorsal proprement dit prend, dans les segments hétéronéréidiens, une coloration qui le différencie nettement des sections observées chez les exemplaires atokes.

J'ai constaté également que la néoformation dorsale n'existe que dans les métamères ayant subi les transformations de l'épitoquie. En avant, on retrouve les muscles longitudinaux dorsaux tels qu'ils existaient chez les *Nereis* atokes et ils gardent, en outre, la même coloration qu'avant l'épigamie.

J'ai montré que, chez *Nereis longissima*, une partie du muscle longitudinal dorsal présentait une disposition pennée de ses fibres; chez l'*Hétéronereis*, on retrouve difficilement cet aspect, mais il existe toujours. Les fibres, qui étaient disposées chez la *Nereis* de part et d'autre des cloisons conjonctives, formaient avec celles-ci un angle important; chez l'*Hétéronereis*, ces fibres ont leur section allongée et orientée dans le sens des cloisons, couchée sur celles-ci en quelque sorte; leur répartition penniforme y est par suite moins apparente.

b) *Muscles longitudinaux ventraux*. — Toujours dans les segments hétéronéréidiens, les muscles longitudinaux ventraux sont globalement plus épais dans le sens dorso-

ventral. Dans les métamères antérieurs, qui gardent l'aspect néréidien au cours de l'épitoque, ils ne changent ni de forme, ni de réaction vis-à-vis des colorants. Essentiellement variable, suivant les espèces et le niveau du corps, est, par contre, leur double repli.

Chez *Nereis fucata*, il ne change pas d'aspect dans la région néréidienne, mais ses dimensions se réduisent progressivement dans la région épitoque. Il n'apparaît plus que « comme un rudiment encastré dans la région externe du muscle », affirme CHARRIER. J'ajouterai que cette réduction n'est ainsi nettement marquée que dans le tiers postérieur du corps, où il finit même par disparaître totalement.

Chez *Nereis pelagica*, la réduction progressive de son importance en largeur et en épaisseur se poursuit régulièrement de l'avant vers l'arrière; sur des coupes intéressant les environs du 70° segment, on n'en trouve plus trace.

Chez *Nereis irrorata*, le double repli ne change ni dans la région néréidienne, ni dans

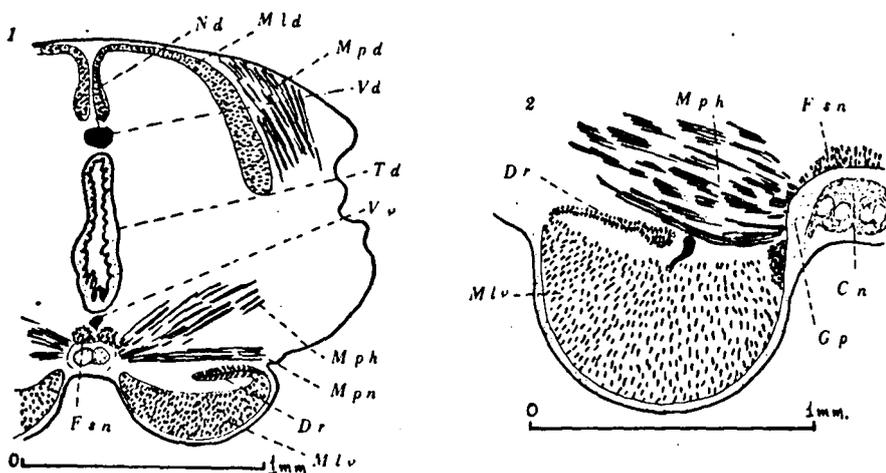


FIG. 4. — 1 : *Nereis pelagica* (hétéronereis mâle). Coupe transversale au niveau du 60° segment : muscles longitudinaux dorsaux et néoformation dorsale, muscles longitudinaux ventraux à double repli réduit, faisceau sus-nervien épais, muscles parapodiaux dorsaux, muscles parapodiaux ventraux antérieurs hétéronéréidiens, étroit faisceau (demeuré néréidien) du muscle parapodial ventral antérieur. — 2 : *Nereis longissima* (hétéronereis mâle). Coupe transversale du muscle longitudinal ventral au niveau du 75° segment : disparition progressive du double repli dans les métamères postérieurs. — Cn : chaîne nerveuse. Dr : double repli. Fsn : faisceau sus-nervien. Gp : gaine péri-neurale. Mld : muscle longitudinal dorsal. Mlv : muscle longitudinal ventral. Mpd : muscle parapodial dorsal. Mph : muscle parapodial ventral antérieur hétéronéréidien. Mpn : muscle parapodial ventral antérieur néréidien. Nd : néoformation dorsale. Td : tube digestif. Vd : vaisseau dorsal. Vv : vaisseau ventral.

la première moitié de la zone transformée où il garde l'importance que j'ai soulignée en examinant la musculature néréidienne. Il se réduit ensuite rapidement, à la fois en largeur et en épaisseur; au niveau du 80° segment, il est complètement disparu.

Chez *Nereis longissima*, la réduction du double repli, signalée par DE SAINT-JOSEPH, est aussi marquée dans la région postérieure, mais cette réduction affecte avant tout son épaisseur. Dès les premiers métamères hétéronéréidiens, ce n'est déjà plus qu'une formation constituée par la lame conjonctive axiale, flanquée de part et d'autre d'une simple rangée de fibres (fig. 4, 2). La réduction en largeur s'effectue ensuite progressivement dans les métamères postérieurs. L'amincissement est ici d'autant plus apparent que le double repli constituait une formation extrêmement puissante chez les formes néréidiennes.

Chez *Leptonereis glauca*, le double repli est bien marqué dans la région antérieure

néréidienne (fig. 1, 2); il s'atténue très rapidement dans la zone transformée pour disparaître totalement dans sa seconde moitié.

Comme pour les muscles longitudinaux dorsaux, les techniques cytologiques laissent apparaître des réactions différentes dans le muscle longitudinal ventral. Celui-ci se comporte dans la région néréidienne comme chez les formes atoques. Dans la région postérieure, la réaction du muscle est nettement différente : elle est identique à celle du muscle longitudinal dorsal au même niveau. Toutefois on observe, en coupe transversale, dans le muscle longitudinal ventral, au voisinage de la chaîne nerveuse, un faisceau sensiblement triangulaire dont la coloration rappelle celle des muscles des formes atoques ou encore celle de la néoformation dorsale. CHARRIER, chez *Nereis fucata*, considère ce faisceau comme une néoformation. Je dois faire, dès à présent, des réserves sur cette interprétation et je reviendrai là-dessus plus loin. Quoi qu'il en soit, ce faisceau existe chez toutes les espèces examinées; mais, chez *Leptonereis glauca*, il n'est représenté que par quelques fibres.

c) *Faisceau sus-nervien*. — Chez les exemplaires atoques, il présentait en dissection un étranglement métamérique dans la partie avant du corps, mais sa largeur devenait plus régulière dans la région destinée à subir les phénomènes de l'épitoquie. Son aspect macroscopique chez les *Hétéronereis* n'est guère modifié; néanmoins, il apparaît plus étroit dans la région hétéronéréidienne et des fibres obliques semblent émerger de ses bords latéraux.

En coupe transversale, dans la région antérieure non transformée, c'est un simple alignement de fibres fixées sur une lame conjonctive au-dessus de la chaîne nerveuse; cet aspect est en somme le même que chez les exemplaires atoques. Par contre, c'est un double faisceau important dans la région postérieure. On a, en effet, de part et d'autre du repli axial de l'épithélium cœlomique formant mésentère au vaisseau ventral, deux cordons volumineux formés de nombreuses fibres en couches superposées (fig. 14, 1). Enfin, sur les bords latéraux de ces faisceaux musculaires, des fibres semblent se détacher pour se joindre à l'important ensemble de muscles obliques (fig. 4, 1, 2, et 14, 1); des coupes sagittales confirment cette impression (fig. 14, 5). De tels aspects s'observent chez *Nereis fucata*, *Nereis irrorata*, *Nereis longissima* et *Nereis cultrifera*. Chez *Leptonereis glauca*, on ne trouve pas trace de ce double faisceau sus-nervien dans la région hétéronéréidienne, mais on observe à son emplacement le départ des fibres obliques des muscles parapodiaux ventraux antérieurs. Le faisceau sus-nervien serait-il totalement ou partiellement formé par les parties terminales des fibres des muscles obliques? On peut formuler cette hypothèse; j'y reviendrai en examinant les muscles obliques, leur insertion et les caractères cytologiques des fibres qui les constituent.

B. — MUSCLES CIRCULAIRES

Chez les exemplaires épitoques, on retrouve les mêmes faisceaux de fibres circulaires que chez les formes atoques. Toujours plus nombreux du côté dorsal que du côté ventral. Seule semble varier la densité des fibres dans chaque faisceau : chez les *Hétéronereis*, ils paraissent beaucoup plus pauvres. J'y reviendrai au cours de l'étude cytologique de ces fibres et de leur sarcolyse (chap. V).

C. — MUSCLES OBLIQUES

La dissection montre l'importance considérable que prennent les muscles parapodiaux ventraux antérieurs et les muscles parapodiaux dorsaux. L'examen des coupes transversales, sagittales et frontales apporte d'intéressantes précisions quant à leur trajet, leur importance et leur comportement vis-à-vis des méthodes cytologiques.

Les muscles parapodiaux ventraux postérieurs restent les faisceaux étroits que l'on connaît chez les formes nércéidiennes, et ils passent facilement inaperçus si l'on n'applique au matériel étudié que des techniques histologiques courantes. CHARRIER ne les a pas observés chez les *Hétéronereis*; il y décrit des muscles obliques et leurs modifications histologiques, sans faire de discrimination entre ceux qu'il avait appelés supérieurs et ceux qu'il avait dénommés inférieurs chez la forme nércéidienne.

J'ai donc retrouvé, chez les *Hétéronereis* mûres des six espèces que j'ai étudiées, les muscles parapodiaux ventraux postérieurs étroits (fig. 14, 1). Ils restent insérés au tégument ventral, dans la région voisine de la chaîne nerveuse, entre celle-ci et le muscle longitudinal ventral; si l'on a soin de traiter le matériel suivant les meilleures techniques cytologiques, on remarque que leur aspect tranche nettement avec celui des gros faisceaux des muscles parapodiaux ventraux antérieurs. Ils restent, en effet, homogènes et se comportent, vis-à-vis des colorants, comme ceux des formes nércéidiennes.

Tout autre est la réaction des muscles parapodiaux ventraux antérieurs et des parapodiaux dorsaux : on est immédiatement frappé par l'allure granuleuse de leur sarcoplasme. Lorsque l'on a affaire à des coupes transversales intéressant leurs fibres sur une grande longueur, ils présentent sensiblement le même aspect que les muscles longitudinaux ventraux et dorsaux coupés longitudinalement. Au surplus, ils constituent des faisceaux d'une importance considérable et occupent, dans les coupes transversales, une surface égale et parfois supérieure à celle du muscle longitudinal le plus voisin.

J'ajouterai que ces aspects sont valables seulement pour la région transformée; dans la région antérieure, qui a gardé la morphologie nércéidienne, la musculature oblique conserve en totalité les caractères qu'elle possédait chez l'Annélide atoque. Enfin, je n'ai pas constaté entre les deux sexes de différence notable dans les aspects de la musculature oblique chez *Nereis fucata*, *Nereis irrorata*, *Nereis pelagica*, *Nereis longissima*, *Périnereis cultrifera*. Pour *Leptonereis glauca*, je n'ai étudié que les *Hétéronereis* mâles : on sait que les femelles sont très rares en pêche pélagique (FAGE et LEGENDRE, 1924; GRAVIER et DANTAN, 1924; HERPIN, 1933).

D. — MUSCLES DES ACICULES ET DES BULBES SÉTIGÈRES

Chez les individus atokes, la musculature des acicules et celle des bulbes sétigères est uniquement constituée par des faisceaux minces, diversement orientés, ainsi que je l'ai rappelé plus haut (§ I. Musculature nércéidienne). Les coupes, quelle que soit leur orientation, n'en montrent toujours que des fragments. Il en est de même chez les formes hétéronércéidiennes. Mais ici le phénomène est plus complexe, car à la fin de l'épitoque apparaissent les nouvelles soies natatoires caractéristiques des formes épitoques. Je n'ai pas, dans ce travail, abordé le problème de la transformation des bulbes

sétigères, mais j'en ai rassemblé divers aspects et je me réserve ultérieurement de reprendre l'étude de la formation des bulbes à soies natatoires.

Quoi qu'il en soit, les dispositions anatomiques des muscles des acicules chez les *Hétéronereis* des espèces citées sont comparables à celles des individus atoques, les faisceaux musculaires semblent un peu plus importants et ils conservent les affinités colorantes des formes néréidiennes. Par contre, la musculature des bulbes sétigères, tout en gardant une disposition anatomique comparable, est beaucoup plus développée chez les formes épitoques; en outre, sa réaction vis-à-vis des colorants est changée: elle se comporte comme les muscles parapodiaux ventraux antérieurs et parapodiaux dorsaux.

L'étude anatomique des divers faisceaux musculaires des formes hétéronéréidiennes, réalisée dans les meilleures conditions de précision par l'emploi de techniques cytologiques (fixation au Zenker-formol, au Benoît, coloration de Volkonsky, etc.), m'a donc permis d'apporter quelques résultats nouveaux. Une technique histologique courante les eût laissés dans l'ombre:

1° La musculature de la région antérieure, restée morphologiquement néréidienne, ne se modifie pas au cours de l'épitoquie; elle garde pour les colorants les mêmes affinités que les muscles néréidiens.

2° Les muscles longitudinaux dorsaux de la région postérieure se prolongent bien à leur extrémité dorsale par une formation nouvelle. Mais si le muscle longitudinal dorsal accuse une réaction différente aux colorants, la néoformation présente les mêmes affinités que les muscles néréidiens.

3° Les muscles longitudinaux ventraux de la région hétéronéréidienne se comportent, comme les dorsaux, vis-à-vis des techniques cytologiques, sauf dans un petit secteur voisin de la chaîne nerveuse qui garde l'aspect néréidien.

4° Le faisceau sus-nervien, plus développé que chez les formes atoques, est le point de départ des fibres du parapodial ventral antérieur chez *Leptonereis glauca*, et d'une partie d'entre elles chez les autres espèces.

5° Les muscles parapodiaux ventraux postérieurs restent inchangés morphologiquement et ils gardent la même affinité pour les colorants.

Les muscles parapodiaux ventraux antérieurs et parapodiaux dorsaux prennent, par contre, un développement considérable et réagissent différemment aux colorants.

6° Les muscles aciculaires s'épaississent légèrement, tandis que ceux des bulbes sétigères se développent davantage et changent d'aspect.

Dès à présent, on constate chez les *Hétéronereis* l'existence de deux catégories de muscles: les uns ayant les mêmes affinités vis-à-vis des colorants que les muscles néréidiens; les autres, à sarcoplasme granuleux, se comportant différemment.

CHARRIER, étudiant les modifications morphologiques du système musculaire au moment de la maturité sexuelle, avait distingué les stades A, B, C, D, termes de passage de la forme néréidienne à l'*Hétéronereis* mûre. Pour ma part, je ne saisis pas la nécessité de compartimenter ainsi l'épitoquie. En effet, son stade A est celui de la forme immature, son stade D est celui de l'*Hétéronereis* achevée. Il ne reste, en définitive, que deux stades évolutifs: B, caractérisé surtout par l'aspect nouveau des muscles obliques, et C, qui ne diffère de l'*Hétéronereis* mûre que par l'absence de soies natatoires. Je reconnais que la transformation des muscles parapodiaux est le phénomène le plus pré-

coce. Mais l'étude cytologique précise m'a montré qu'en réalité les transformations sont complexes, que les stades évolutifs passent insensiblement de l'un à l'autre, qu'ils ne sont pas synchrones d'une catégorie de muscles à l'autre; il serait vain de vouloir les rattacher à une série rigide de stades.

Je n'envisagerai donc pas globalement les modifications au cours de l'épitoquie, mais je suivrai, chez les diverses espèces, l'évolution cytologique de chaque catégorie d'éléments musculaires en marquant à l'occasion, quand il sera possible, les étapes successives par rapport à l'état des éléments génitaux.

CHAPITRE II

CYTOLOGIE MUSCULAIRE AU COURS DE L'ÉPITOQUIE

Historique.

CLAPARÈDE (1870) a été le premier à signaler, chez *Nereis Dumerilii*, « que chaque fibre musculaire prend part à la métamorphose » et à montrer « l'apparition dans l'axe de chacune d'elle, au moment de la métamorphose, d'une série de granules réfringents ». C'était, par là même, poser le problème de la variabilité de la fibre musculaire, dans une espèce donnée, au cours de l'épitoquie. Par la suite, l'histologie des fibres musculaires des Annelides apportait les résultats les plus variés : la tendance de certains auteurs à généraliser pour la totalité des Vers annelés, leurs observations recueillies pour une famille donnée n'était pas faite pour clarifier la question.

Je citerai, pour montrer cette diversité d'aspects, quelques-unes des conclusions les plus précises.

CLAPARÈDE, exception faite pour la musculature de la forme hétéronéridienne, observe le plus souvent des fibres à structure homogène, certaines à noyau axial, d'autres à noyau accolé à la surface de la fibre.

De même, chez l'Ophélien *Polyophthalmus pictus*, E. MEYER (1882) figure le noyau à la surface de la fibre.

RHODE (1885), passant en revue un certain nombre d'Oligochètes et de Polychètes, observe des faisceaux tantôt plats, tantôt cylindriques ou prismatiques, et remarque que le noyau est le plus souvent interne.

Pour JOURDAN (1887), il existe deux types opposés de fibres : les rubanées et les cylindriques, mais aussi des types intermédiaires (cas de EUNICE) ; le noyau est dans le sarcoplasme entourant la fibre. Au surplus, JOURDAN fait allusion, chez le Serpulide *Protula intestinum*, à une fine striation transversale, d'autant plus surprenante que l'on s'est toujours accordé pour reconnaître les muscles des Annelides comme lisses.

Chez les Capitellides, EISIG (1887) figure les noyaux de *Notomastus*, de *Mastobranchus* à la fois à l'intérieur des fibres et à leur surface; les premiers à coup sûr musculaires, les seconds pouvant être nerveux.

Pour WIREN (1887), les fibres musculaires n'ont pas de noyau.

Chez *Nephtys*, EMERY (1887) figure le noyau latéral dans les fibres obliques et lon-

gitudinales. Il décrit, en plus du système musculaire que l'on rencontre habituellement chez les Annélides, un système de fibres striées dont la nature musculaire a été depuis mise en doute.

Chez *Branchioma* (Sabellide), BRUNOTTE (1888) observe le noyau à la surface des fibres.

MALQUIN (1893) montre chez les Syllidiens des fibres aplaties et rubanées; toutefois, chez *Trypanosyllis*, leur section est élargie. Il indique également que la musculature présente chez les Syllidiens, au moment de la maturité sexuelle, les modifications vues par CLAPARÈDE chez *Nereis Dumerilii*.

Chez les Phyllodociens, GRAVIER (1896) décrit des fibres lamelliformes, aplaties; le noyau est à la surface de la fibre.

Chez les Cirratulien, CAULLERY et MESNIL (1898) font peu allusion à la musculature; mais, envisageant d'une manière générale les modifications internes des Annélides au moment de la maturité sexuelle, attirent l'attention sur le changement d'aspect des fibres musculaires des Néréidiens.

Chez les Ampharctiens, FAUVEL (1897) montre les fibres circulaires fines et à section plus ou moins arrondie, tandis que les longitudinales sont rubanées; il constate, suivant le muscle, l'existence de noyaux à l'intérieur ou à l'extérieur des fibres.

Chez les Aphroditien, DARBOUX (1900) observe des fibres cylindriques à noyau axial.

Chez l'Arénicole, ASHWORTH (1904) indique également un noyau axial.

Chez le Sphærodorien *Ephesia gracilis*, L. RUDERMAN (1911) décrit des fibres aplaties à noyau externe.

Chez *Nereis fucata*, CHARRIER (1921) considère la fibre musculaire de la forme atoque homogène tantôt tubulaire, tantôt plus ou moins rubanée, mais à noyau axial, tandis que, chez la forme hétéronéréidienne, le noyau est latéral.

Chez *Magelona*, ROMIEU (1923) montre des fibres à noyau axial.

A. PRENANT (1930), dans son important mémoire posthume sur le muscle des Annélides, passe en revue les aspects observés; il considère d'ailleurs la situation du noyau comme un point secondaire. Il y discute l'assimilation des éléments musculaires à des fibres cellulaires.

Tous les aspects ont donc été observés: fibres rubanées et fibres ovales, fibres homogènes et fibres à axe granuleux, noyau interne, noyau latéral.

Mais j'insisterai plus spécialement sur les mémoires de CHARRIER et de A. PRENANT. Le premier, en effet, relate les transformations des fibres au cours de l'épitoquie. Le second y envisage tout ce qui se rattache à la structure du muscle, à la double striation, à la sarcoolyse, à la phagocytose.

CHARRIER consacre une importante partie de son mémoire à l'étude des modifications histologiques du système musculaire au moment de la maturité sexuelle. Pour les muscles obliques, on passe de la fibre homogène présentant un noyau axial et un sarcoplasme peu abondant à des éléments à myoplasme mince doublés intérieurement d'une épaisse couche de sarcoplasme qui, au niveau du noyau, forme une expansion. Il pense qu'il n'y a pas d'adjonction d'éléments nouveaux. Il montre qu'au cours de la différenciation des fibres, la taille du noyau augmente d'abord pour diminuer ensuite. Quant aux longitudinaux dorsaux et ventraux, ils offrent les mêmes phénomènes, sauf pour le bourrelet latéro-externe des muscles dorsaux et le double repli des ventraux qui con-

serveraient l'aspect néréidien après avoir eu tendance à se différencier. Pour les néoformations des muscles longitudinaux dorsaux et ventraux, il n'a pu préciser du point de vue histologique les phases de leur développement, et il présume que les fibres subiraient une différenciation avant de prendre leur aspect définitif. Le faisceau sus-nervien se comporterait comme les néoformations; les fibres passeraient aussi par une phase de différenciation. Enfin, il ajoute que chez les *Hétéronereis* femelles, il constate des modifications histologiques identiques. De même que pour la partie anatomique, CHARRIER a eu le mérite de préciser quelques-uns des aspects histologiques de la musculature au cours de l'épitoquie. Mais il n'a eu recours qu'à une technique histologique simple : fixations au perenyi, formol, sublimé acétique, Bouin, colorations à l'hémalun-éosine ou à l'hématoxyline-éosine, etc. Beaucoup d'aspects lui ont échappé; aussi recherche-t-on vainement, dans le texte et les figures, les phases successives de la différenciation musculaire, de l'histolyse et de l'histogénèse avec tout ce qu'elles comportent comme évolution du sarcoplasme et du myoplasme. Cette technique insuffisante ne lui a pas permis de soupçonner la persistance à l'état néréidien de certains muscles obliques au cours de l'épitoquie. Pour les mêmes raisons, il n'a pu apporter de résultats probants à l'étude des néoformations dorsales et ventrales, et du faisceau sus-nervien.

Le travail de A. PRENANT a un autre objet. Faisant le point de nos connaissances sur le muscle des Annélides et de ses travaux sur les Serpuliens, en particulier, il montre qu'il est conforme aux faits de considérer le muscle entier comme ayant une constitution syncytiale. Chaque compartiment musculaire contient un grand nombre de lamelles myoplasmiques, offrant souvent un arrangement penniforme, plongées dans un sarcoplasme semé de noyaux. Toutefois, chez les Néréidiens et les Nephtidiens, les lamelles auraient la valeur de fibres cellulaires. Abordant ensuite la striation double oblique, il l'explique par le déplacement en sens inverse des demi-lamelles. Il estime que les petites lamelles périphériques des couches longitudinales appartiennent à des éléments plus jeunes et représentent une zone génératrice. Il accorde ensuite une grande importance à l'évolution du tissu conjonctif chez les espèces où la maturité sexuelle s'accompagne de modifications internes sensibles et montre que ceci a échappé à beaucoup d'auteurs. L'étude de la sarcolyse conduit A. PRENANT à conclure que, si chez les Serpuliens il se produit des sarcolytes striés et en fuseau, partout ailleurs on assiste à une dégénérescence des lamelles qu'il qualifie de cirreuse et qui aboutit à leur chute dans le coelome. De toute manière, ces sarcolytes sont libres et ne sont pas englobés par des phagocytes quelconques : il n'y a pas de phagocytose, mais lyocytose. Telles sont, sommairement précisées, les observations et les conclusions de A. PRENANT. J'ai jugé utile de les rappeler, car certains aspects de la cytologie musculaire au cours de l'épitoquie des Néréidiens m'ont parfois conduit à des interprétations différentes.

Introduction.

J'ai entrepris pour les divers muscles, dont j'ai indiqué plus haut les caractéristiques anatomiques, une étude cytologique précise. Les techniques histologiques courantes ne pouvant fournir que des renseignements fragmentaires pour un tissu qui s'avérait extrêmement plastique au cours de l'épitoquie, j'ai eu recours à des techniques cytologiques rigoureuses. La presque totalité des résultats consignés ci-dessous a été fournie par du matériel fixé au Helly ou au B. O. S. U., et sur lequel j'ai appliqué soit la technique de Volkonsky, soit l'hématoxyline de

Regaud. Pour confirmer la nature mitochondriale de certains chondriosomes, j'ai eu recours à la technique élective de Benda. J'ai pratiqué également des imprégnations suivant la technique d'Hirschler. J'ajouterai que j'ai pu rassembler un matériel d'étude extrêmement abondant (particulièrement pour *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*), récolté à intervalles réguliers et rapprochés dans le temps, condition indispensable pour suivre sans hiatus toutes les transformations musculaires.

Pour cette étude cytologique, j'envisagerai successivement les divers faisceaux musculaires, examinant pour chacun d'eux l'aspect de leurs fibres chez les formes atoques, les modifications qu'elles subissent, leur structure chez les *Hétéronereis* mûres. Il me faudra, en outre, rattacher ces stades évolutifs de la musculature à ceux des produits génitaux. Les divers muscles ne subissent pas, en effet, une évolution comparable ni dans la forme, ni dans le temps : envisager l'état de tous les muscles à des stades successifs de l'épitoquie n'eût pas permis de dégager aussi aisément les faits essentiels.

Je commencerai par les muscles longitudinaux et obliques qui, au cours de l'épitoquie, présentent d'importantes transformations, pour aborder ensuite les faisceaux néoformés, ainsi que les muscles secondaires. J'examinerai également les questions importantes de l'insertion des fibres, de leur striation et de leur sarcolyse. Enfin, je rappellerai que beaucoup d'auteurs ont employé le terme de fibres sans pour cela impliquer la notion de cellule musculaire. A. PRENANT considère qu'il faut désigner par lamelles les éléments contractiles ou myoplasmiques; c'est uniquement chez les Néréidiens et les Néphthydiens qu'ils ont la valeur de fibres cellulaires. J'emploierai indifféremment les deux désignations puisqu'il ne peut y avoir aucune ambiguïté à cet égard chez les *Nereis*. Maints auteurs, tout en considérant l'élément musculaire comme un symplaste multinucléé rempli de myofibrilles, lui conservent d'ailleurs la dénomination de fibre en raison de son aspect physique et de sa longueur considérable.

A. — Muscles longitudinaux ventraux et muscles longitudinaux dorsaux.

1° INDIVIDUS ATOQUES

Les fibres des muscles longitudinaux dorsaux et ventraux présentent des aspects identiques et des phénomènes évolutifs exactement superposables; aussi les examinerai-je de pair, aussi bien à leur état atoque qu'à tous les stades transitoires, jusqu'à leur structure chez les formes hétéronéréidiennes.

Chez *Nereis fucata*, je ne reviendrai pas sur la description histologique qu'en a donnée CHARRIER : il les représente simplement avec un noyau axial, plus ou moins central, et avec très peu de sarcoplasme. J'ajouterai que toutes les techniques cytologiques m'ont montré les myofibrilles. CHARRIER ne les figure que pour les fibres de la néoformation dorsale; partout ailleurs, il se contente de distinguer seulement sarcoplasme et myoplasme. En section transversale, les fibres apparaissent formées de deux lamelles accolées; la cavité interlamellaire virtuelle est matérialisée par une ligne de part et d'autre de laquelle est disposée, à peu près perpendiculairement, une fine striation (fig. 5, 1).

Chez *Nereis irrorata* et chez *Nereis pelagica*, les fibres offrent le même aspect que chez *Nereis fucata*. Elles sont rubanées. En section transversale, ce sont de courts fuseaux dont la hauteur oscille entre 10 et 25 μ , la largeur entre 4 et 6 μ , plus effilés du côté tégumentaire; dans cette direction, elles présentent un prolongement parfois très long (fig. 5, 2 et 3). Ce prolongement n'est autre qu'un des nombreux trabécules qui, par groupes, réunissent de place en place chaque fibre aux sous-jacentes. Leur disposition apparaît nettement sur les coupes longitudinales. Ces trabécules anhistes ne semblent

pas être de nature myofibrillaire; je les considère comme faisant partie d'une fine armature de fibres conjonctives reliant entre eux tous les éléments du muscle (fig. 5, 5 et 6).

Du côté opposé, le bord de la fibre, moins aigu, est souvent obtus ou arrondi. Ici également, la cavité interne est rarement visible, la presque totalité des sections ne montre dans son axe qu'une simple ligne : celle-ci matérialise le plan de contact des deux demi-lamelles constitutives de la fibre. Dans chaque demi-lamelle, perpendiculairement à la ligne axiale, on peut observer une fine striation formée de raies régulièrement espacées et dont l'écartement, mesuré sur de nombreuses coupes de fibres, oscille autour de $0 \mu 5$ pour *Nereis pelagica*, entre $0 \mu 5$ et $0 \mu 6$ pour *Nereis irrorata*. Cette fine striation cor-

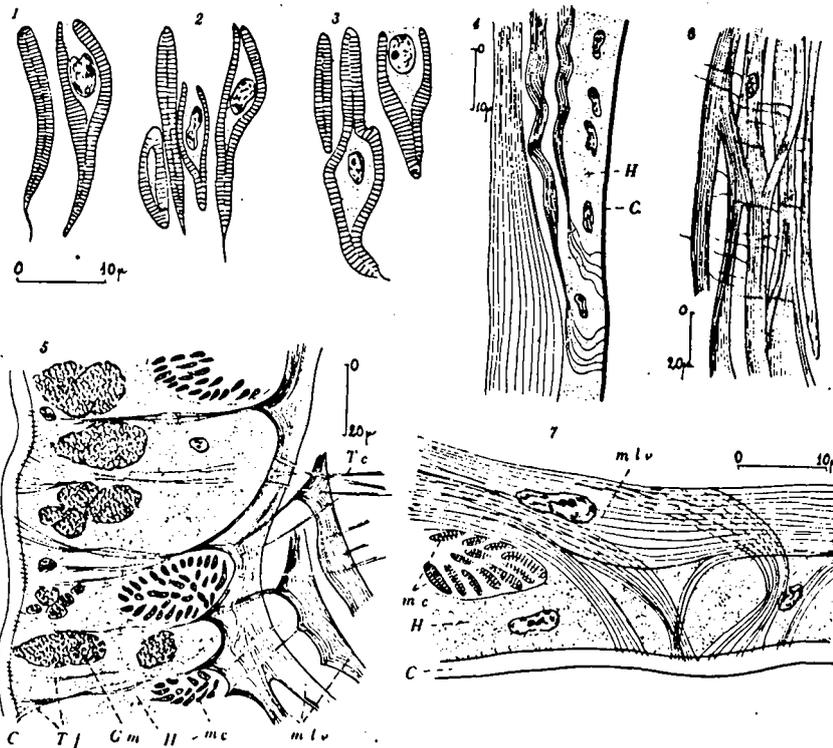


FIG. 5. — 1 : *Nereis fucata*. Coupe transversale des fibres néréidiennes du muscle longitudinal ventral (Helly-Volkonsky). — 2 : *Nereis pelagica* (atoque). Coupe transversale des fibres néréidiennes du muscle longitudinal ventral (Helly osmique-Volkonsky). — 3 : *Nereis irrorata* (atoque). Coupe transversale des fibres néréidiennes du muscle longitudinal ventral (Helly-Volkonsky). — 4 : *Nereis irrorata* (mâle). Coupe sagittale : effilement terminal des fibres néréidiennes du muscle longitudinal ventral et leur insertion sur la cuticule (Helly osmique-Volkonsky). — 5 : *Nereis irrorata* (mâle). Coupe sagittale : aspects des fibres du muscle longitudinal ventral, leurs insertions multiples

sur la cuticule (Helly-hématoxyline). — 6 : *Nereis irrorata*. Coupe frontale : fibres anastomosées du muscle longitudinal ventral néréidien accompagnées d'une trame conjonctive (Helly-Volkonsky). — 7 : *Nereis irrorata* (mâle). Coupe sagittale : insertion sur la cuticule des myofibrilles provenant des fibres du muscle longitudinal ventral néréidien (Helly-hématoxyline). — C : cuticule. Gm : glandes à mucus tégumentaires. H : hypoderme. mc : muscles circulaires. mlv : muscles longitudinaux ventraux. Tc : trame conjonctive. Tf : tonofibrilles.

respond à la section transversale des myofibrilles. De rares fibres présentent un noyau, il est alors souvent central; la cavité entre les deux lamelles cesse d'être virtuelle et l'on peut y voir un peu de sarcoplasme autour du noyau. Celui-ci est de petite taille, très chromophile, sa dimension transversale ne dépasse jamais 3μ ; rarement y ai-je observé un nucléole qui est alors petit ($0 \mu 5$) et peu chromatique. Parfois, le noyau occupe une position presque latérale, il est alors compris entre les extrémités des demi-lamelles du côté opposé au tégument; accompagné d'un peu de sarcoplasme, il fait quelquefois hernie à l'extérieur (fig. 5, 3). Quant au sarcoplasme, toujours peu abondant, il ne

recèle aucun chondriome. Sur le bord externe des muscles, les sections des fibres y sont très réduites : 1, 2 ou 3 μ en hauteur; 1 μ en largeur; jamais on n'y remarque de noyau.

Examinées dans des coupes sagittales ou frontales, les fibres sont longues, les myofibrilles y apparaissent formant une délicate striation disposée sensiblement dans le sens de l'allongement des fibres. Dans les régions courbées ou contractées des fibres, l'aspect est différent : la striation y est double et croisée; j'y reviendrai lorsque je traiterai spécialement la question de la striation (II^e partie, chap. IV).

Quelques observations importantes méritent d'être retenues. Ce sont d'abord les terminaisons de ces fibres au voisinage de l'épiderme : on les voit, en effet, s'effiler progressivement en côtoyant le tégument; à leur extrémité, elles sont en continuité avec les tonofibrilles épidermiques toujours abondantes dans les régions tégumentaires voisines des muscles. Les sections transversales de ces extrémités effilées ne sont autres que les petites fibres que j'ai signalées plus haut sur le bord externe des muscles examinés en coupe transversale.

L'examen des sections transversales pourrait laisser supposer que ces petites fibres marginales représentent les éléments d'une assise génératrice ou encore de jeunes fibres en formation. Mais elles sont toujours anucléées et leur observation longitudinale lève toute ambiguïté : on ne trouve pas d'étroites fibres marginales et longitudinales sur de telles coupes, mais bien des fibres de hauteur normale et qui s'effilent vers leur extrémité (fig. 5, 4).

Ces fibres longitudinales contractent en outre avec l'épiderme d'autres liaisons. Sur des coupes sagittales, j'ai observé certaines fibres ayant leur bord, côté tégumentaire, ouvert de place en place et prenant contact avec le tégument; là aussi, j'ai constaté que les myofibrilles, quittant la fibre par de telles anastomoses, sont en relation de continuité avec le système tonofibrillaire de l'épiderme (fig. 5, 5 et 7).

On découvre parfois des anastomoses assez comparables, mais entre deux fibres contiguës : il s'agit de véritables anastomoses de fibres qui ont, comme celles du bord tégumentaire, une large ouverture par laquelle leurs myofibrilles passent dans une fibre voisine identiquement ouverte (fig. 5, 6). Un tel aspect rappelle alors celui que FAUVEL a décrit et figuré (planche XVIII, fig. 38 et 39) dans les muscles longitudinaux des Ampharédiens. Ces anastomoses expliquent la curieuse particularité occasionnellement observée en coupe transversale de deux systèmes lamellaires plus ou moins fusionnés (fig. 6, 5). Il explique aussi l'impossibilité devant laquelle se sont trouvés un certain nombre d'auteurs qui ont tenté de les dissocier : d'aucuns y sont parvenus, mais au prix de déchirures. Il existe, en outre, de fines fibres conjonctives ne constituant pas des anastomoses de substance contractile, mais plutôt une fine trame conjonctive reliant entre elles les fibres du faisceau, ainsi que je l'ai signalé plus haut (fig. 5, 6).

J'ajouterai que certaines fibres longitudinales vues en long montrent le noyau accolé, mais en dehors du système myofibrillaire (fig. 6, 1 et 2). Ces figures sont à rapprocher de celles données plus haut à propos de la position latérale du noyau (fig. 5, 3). Celui-ci est allongé dans le sens de la fibre et mesure 4 à 5 μ dans sa plus grande dimension (fig. 6, 1 et 2).

Chez *Nereis longissima*; on observe les mêmes dispositions que chez les deux espèces précédentes. Les sections avec noyau sont toujours rares pour ces fibres longitudinales très longues. Dans la partie non pennée du muscle longitudinal dorsal, les noyaux sont rarement axiaux, mais très fréquemment en position latérale appliqués contre les deux

demi-lamelles myofibrillaires (fig. 6, 3). Ce sont des noyaux de 3μ environ chez lesquels le nucléole, quand il existe, est toujours petit et peu chromatique. En ayant recours aux techniques cytologiques, on observe aisément les myofibrilles dont l'écartement, à peine supérieur à celui de *Nereis pelagica*, oscille entre $0 \mu 55$ et $0 \mu 65$. Dans la région pennée, la structure des fibres est la même; on les voit disposées plus ou moins obliquement de part et d'autre des cloisons, insérées elles-mêmes perpendiculairement à la fine lame conjonctive qui borde le muscle longitudinal sur sa face tégumentaire (fig. 1, 4). J'ai toujours observé les rares noyaux musculaires appliqués sur le bord des deux lamelles myofibrillaires. Pas plus que chez *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*, on n'observe de chondriome dans le sarcoplasme.

Chez *Périnereis cultrifera*, l'étude des fibres longitudinales dorsales et ventrales conduit aux mêmes résultats généraux. Je signalerai une prépondérance marquée de la position latérale du noyau, le noyau axial est extrêmement rare (fig. 6, 4 et 5). Les mesures apportent des chiffres comparables : noyau en coupe transversale : 3μ ; inter-

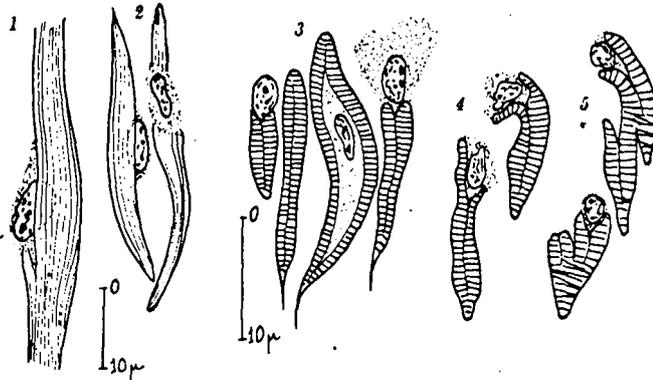


FIG. 6. — 1 : *Nereis irrorata*. Coupe frontale : fibres néréidiennes du muscle longitudinal ventral avec noyaux en position sub-latérale (Helly-Volkonsky). — 2 : *Nereis pelagica*. Coupe para-sagittale : mêmes aspects que fig. 6, 1 (Helly osmique - Volkonsky). — 3 : *Nereis longissima* (atoque). Coupe transversale des fibres néréidiennes du muscle longitudinal ventral, noyau fréquemment latéral (Helly-Volkonsky). — 4 : *Périnereis cultrifera* (atoque). Coupe transversale des fibres néréidiennes du muscle longitudinal ventral, prépondérance marquée de la position latérale du noyau (Helly-hématoxylinc). — 5 : *Périnereis cultrifera*

(atoque). Coupe transversale de fibres composées du muscle longitudinal ventral, région non pennée. Cet aspect correspond à une section passant par l'anastomose de deux fibres contiguës (fig. 5, 6) (Helly-Volkonsky).

valle des myofibrilles : $0 \mu 5$ à $0 \mu 6$. Dans la région du muscle longitudinal ventral à constitution pennée, les fibres disposées assez régulièrement ne m'ont jamais montré de noyau axial. Je signalerai en passant que si, dans le sarcoplasme, on n'observe pas de chondriome, on trouve, par contre, dans le tissu d'allure conjonctive formant les cloisons de la région pennée, d'épais et courts chondriocotes. Ils sont identiques à ceux que j'ai vus abondants dans l'épiderme de cette espèce.

En définitive, les fibres des muscles longitudinaux dorsaux et ventraux des formes atoques présentent un certain nombre de caractères communs chez nos espèces. Ce sont des fibres rubanées, aplaties, formées de deux demi-lamelles myoplasmiques accolées l'une contre l'autre sur la majeure partie de leur longueur : un tube myoplasmique, en quelque sorte, dont un laminage latéral aurait fait disparaître toute cavité centrale. Les lamelles myoplasmiques montrent des myofibrilles espacées d'environ $0 \mu 5$, disposées parallèlement dans le sens de l'allongement de la fibre. Le noyau est parfois axial, mais on l'observe souvent marginal et parfois même latéral : cette position, plus fréquente chez *Nereis longissima* et *Périnereis cultrifera*, semble même être la règle pour les fibres à disposition pennée de ces deux dernières espèces. Le sarcoplasme est très

réduit et ne présente aucun chondriome; de telles fibres s'effilent aux extrémités et, là où elles côtoient le tégument, elles s'anastomosent avec le système de tonofibrilles épidermiques. Leur caractère le plus marquant est la prépondérance du myoplasme : c'est ce qu'on est convenu d'appeler des fibres du *type néréidien*.

2° INDIVIDUS PRÉ-ÉPITOQUES ET ÉPITOQUES

a) *Dédifférenciation de la fibre néréidienne.*

Si l'on examine des exemplaires pendant la croissance des produits génitaux, au cours d'une période qui commence environ deux mois à deux mois et demi avant l'essaimage, on assiste non seulement à la série de modifications anatomiques des muscles précisée plus haut, mais aussi à d'importantes transformations cytologiques des fibres. CHARRIER les décrit comme identiques à celles des muscles obliques qu'il étudie au préalable longuement. Ce sont en réalité des processus extrêmement différents. L'insuffisance de ses méthodes techniques a pour une large part contribué à sa description erronée.

Région antérieure du corps. — Au cours de l'épitoquie, les fibres y restent du *type néréidien* même chez l'*Hétéronereis* mûre. Cette observation est valable pour *Nereis irrorata*, *Nereis longissima*, *Nereis pelagica*, *Périnereis cultrifera*, comme pour *Nereis fucata*, chez qui CHARRIER l'avait indiquée. Tout au plus observe-t-on, dans les deux derniers segments de cette région antérieure, quelques fibres qui évoluent comme dans la région hétéronéréidienne.

Région hétéronéréidienne. — Chez *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*, pour lesquelles je disposais d'un très grand nombre d'exemplaires, j'ai pu suivre de très près l'évolution des fibres longitudinales.

J'ai déjà signalé chez les formes atoques que la région externe des muscles longitudinaux se différencie sur coupes transversales par l'abondance de petites sections, et j'ai montré qu'il s'agissait non d'une zone génératrice, mais des extrémités effilées de fibres longitudinales. J'ai constaté, au cours de l'hétéronéréidation, que cette disproportion dans la taille des sections musculaires allait s'accroissant. Les fibres les plus internes du muscle longitudinal ventral, la totalité de celles des replis latéraux, les fibres internes du muscle longitudinal dorsal augmentent notablement de taille; leur largeur passe de 3 et 4 μ à 6, 7 et 8 μ , et leur hauteur atteint parfois 50 μ . Entre les fines sections périphériques et ces dernières hypertrophiées, il y a d'ailleurs des termes de passage. J'ai suivi le gonflement et l'évolution des fibres et rassemblé les observations suivantes.

On voit d'abord une amphophilie marquée du myoplasme dans chaque demi-lamelle le long de leur plan de contact, la striation est toujours apparente et le noyau est toujours petit et sans nucléole.

Puis les deux demi-lamelles semblent se détacher l'une de l'autre : il apparaît dans leur plan d'accolement de petites vésicules (1 à 2 μ), tantôt isolées, tantôt juxtaposées, mais toujours plus abondantes du côté interne et obtus de la fibre que du côté tégumentaire et effilé. Ces petites vésicules sont moulées sur les faces internes du myoplasme qui paraît ainsi comme rongé (fig. 7, 1, 2 et 3). La technique de Volkonsky montre que la zone de contact du myoplasme et des vésicules est amphophile, mais à tendance marquée pour la fuchsinophilie. On peut supposer que cette zone est le siège de modifications

chimiques de la substance myoplasmique, peut-être même d'échanges entre le myoplasme et les vésicules qui prennent naissance. Lorsque les coupes intéressent des noyaux, ceux-ci sont de plus grande taille (4 à 5 μ), ont acquis un nucléole et leur chromophilie s'atténue. On n'en rencontre plus en situation axiale, mais on les observe du côté obtus de la fibre entre les deux demi-lamelles ouvertes ou plus souvent encore faisant hernie à l'extérieur avec le sarcoplasme. Tout se passe comme si les noyaux axiaux émigraient vers l'extérieur des fibres.

Dès la formation des vésicules, première apparition d'un sarcoplasme interlamellaire, qui n'existait primitivement qu'au voisinage du noyau, le myoplasme se gonfle. Sa fine striation s'épaissit en s'estompant. Elle n'est plus apparente finalement que sur les faces externes des fibres où elle se montre par d'étroites excroissances à peine colorables. Sous cette forme, on pourrait prendre de telles fibres pour des sarcolytes à parois plus ou moins corrodées (fig. 7, 4, 5 et 6). Je ne le pense pas, quelques observations m'ont amené, en effet, à renoncer à une telle hypothèse : 1° A leur contact, je n'ai relevé que très exceptionnellement des éléments libres (éléocytes, amyocytes, etc.) susceptibles d'assurer pareil travail de destruction. 2° Ces sections de fibres gonflées se rencontrent toujours, aux stades successifs, du côté interne des muscles; je n'en ai jamais observées, entières ou fragmentées, libres ou flottantes dans la cavité du corps; par contre, on peut voir de nombreux sarcolytes fuselés et bien striés, sur l'origine desquels je reviendrai plus loin. 3° En coupes longitudinales, j'ai retrouvé de telles fibres en place, sur une grande longueur (200, 250 μ et plus); je n'ai pas remarqué sur leur longueur de traces d'un tronçonnement susceptible de les diviser en multiples sarcolytes.

Tandis que les myofibrilles s'estompent et disparaissent, l'espace entre lamelles prend plus d'importance : ce ne sont plus quelques vésicules, mais c'est à présent toute une zone axiale d'allure plus ou moins spumeuse, dont la chromophilie est de plus en plus marquée au fur et à mesure que celle des myofibrilles disparaît. On observe alors, au centre des fibres, une masse fortement sidérophile ou fuchsinophile au sein d'un myoplasme devenu homogène; son contact sinueux avec celui-ci indique bien son origine sous forme des vésicules observées précédemment. J'ajouterai également que la technique mitochondriale de Benda lui confère une coloration violette intense caractéristique.

Un sarcoplasme abondant se différencie donc au centre de chaque fibre, tandis que l'épaisseur du myoplasme diminue d'autant; il acquiert en masse une affinité élective pour certains colorants, affinité que perd en même temps le système myofibrillaire (fig. 7, 4, 5, 6 et 7).

Ce sarcoplasme déborde, en outre, largement à l'extérieur. Le noyau, qui a continué de croître progressivement, atteint 10 à 14 μ pour sa plus grande dimension, 5 à 6 pour l'autre; il renferme un ou deux grands nucléoles (2 μ). Ces noyaux musculaires de grande taille se reconnaissent aisément, tous sont situés latéralement, je n'en ai jamais vu aucun en position axiale; ils deviennent extrêmement clairs.

CHARRIER, sans donner de précisions cytologiques, admet que l'ensemble de la fibre s'est transformé en une masse protoplasmique. Il n'en est rien chez *Nereis pelagica* et *Nereis irrorata*; la fibre, arrivée au stade que je viens de décrire et que je considère comme stade de dédifférenciation maxima, garde encore une écorce myoplasmique mince, certes, mais apparente. Elle présente donc un aspect exactement inverse de la fibre néréidienne, le sarcoplasme est devenu prépondérant et semble être le résultat d'une fonte partielle du myoplasme. Le sarcoplasme déborde largement des fibres.

b) Redifférenciation de la fibre hétéronéréidienne.

Au sein du sarcoplasme dont la fuchsinophilie est plus diffuse, apparaissent de *longs chondriocotes* et des *grains*. Le chondriome des fibres hétéronéréidiennes a été signalé pour la première fois par A. DEHORNE (1926), chez *Nereis longissima*. Se posant la question de son origine, cet auteur écrit : « Il paraît juste d'admettre que les constituants chimiques du myoplasme résorbé et passé dans le sarcoplasme ont pris une part prépondérante dans sa genèse. » Concernant cette interprétation, A. PRENANT s'exprime ainsi : « Je ne puis me prononcer en toute sécurité... n'ayant eu à ma disposition que des exemplaires hétéronéréidiens de *Nereis rava* qui avaient été fixés simplement à l'alcool », et il ajoute, malgré cette restriction technique, à propos de la genèse du chondriome : « C'est là un résultat que les histologistes n'accepteront qu'avec quelque méfiance. » Quant aux grains apparus avec le chondriome, ils avaient été observés par CLAPARÈDE (1870) dans les fibres musculaires de l'*Hétéronereis Dumerilii*. Sur mes préparations, j'ai constaté qu'ils présentaient les mêmes affinités colorantes que le chondriome.

Il devenait particulièrement important, dans ces conditions, de rechercher d'abord l'évolution des uns et des autres et de montrer ensuite, à la lumière d'une technique cyto- logique précise, si le doute suggéré par A. PRENANT devait être maintenu ou levé. Les observations ci-dessous sont relatives à des formes pré-épitoques de *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica* fixées soit au Benoît, soit au Helly, soit au Helly additionné d'acide osmique (une goutte de solution à 2 % par cc. de fixateur); les coupes traitées suivant la technique de Volkonsky ou l'hématoxyline de Regaud.

Je rappellerai d'abord les observations indiquées plus haut. Au fur et à mesure que le myoplasme diminue d'épaisseur, le sarcoplasme prend sa place et il est bien admis que celui-ci résulte de la transformation de celui-là par un phénomène de dédifférenciation

En outre, il est particulièrement significatif de constater que la fuchsinophilie et la sidérophilie des fibrilles; perdues au moment où celles-ci s'estompent et disparaissent, se retrouvent dans un sarcoplasme formé à leurs dépens, sarcoplasme qui précédemment ne présentait pas de telles affinités. Il y a indiscutablement migration de la substance constitutive des fibrilles vers le sarcoplasme. Sa coloration à ce stade par la technique de Benda, signalée plus haut, en est une preuve évidente.

Or, c'est précisément au sein de ce sarcoplasme que s'élabore un abondant chondriome, au moment même où, à son tour, le sarcoplasme perd sa fuchsinophilie intense et son affinité pour le violet cristal de Benda, pour ne plus les présenter qu'à l'état faible et diffus. Le chondriome apparaît sous forme de *longs chondriocotes* formant un feutrage relativement dense et, *grosso modo*, concentrique autour du noyau avec lequel ils sont presque en contact. Ils sont plus ou moins enchevêtrés à ce niveau. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne du noyau et que l'on examine le sarcoplasme contenu dans l'intervalle entre les deux fines lamelles myoplasmiques d'une même fibre, on les voit quitter la disposition concentrique pour s'aligner plus ou moins dans le sens de l'allongement de la fibre (pl. I, 1). J'en ai observé d'extrêmement longs mesurant 40 μ et plus. A. DEHORNE (1925) a décrit des aspects analogues chez *Stylaria lacustris* : dans les muscles longitudinaux, il observe, autour du noyau, un feutrage dense de chondriocotes et le long des fibres des chondriocotes géants qui peuvent atteindre un demi-millimètre. Il les considère comme des *sarcoplastes*; ils peuvent facilement se résoudre

en tronçons et se cliver longitudinalement; ils peuvent se tordre en spirale assez lâche et prendre l'aspect de vrille. Les longs chondriocotes que j'ai vus chez les *Nereis* n'ont pas, tant s'en faut, les mêmes dimensions, mais ils révèlent les mêmes aspects d'enroulement, de torsion et de dédoublement longitudinal (fig. 7, 9).

J'ai surtout observé, dans le sarcoplasme interlamellaire, l'apparition de nombreux chondriocotes épais, parfois anastomosés, présentant une tendance marquée à se globuliser de place en place (fig. 7, 8). Le sarcoplasme extra-lamellaire, par contre, ne contient qu'un chondriome grêle, mais très colorable, dont les longs filaments, plus ou moins enchevêtrés, peut-être anastomosés, simulent ou réalisent un véritable réseau

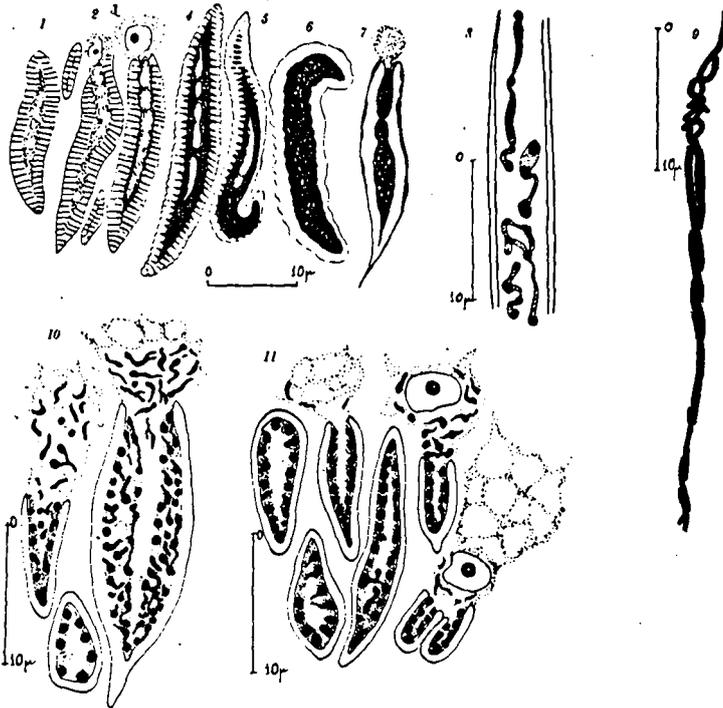


FIG. 7. — 1 à 7 : *Nereis pelagica*. Stades successifs de la dédifférenciation des fibres néridiennes des muscles longitudinaux dorsaux et ventraux. Amphophilie du myoplasme, séparation des deux demi-lamelles du myoplasme, apparition des vésicules axiales (1 à 3) (Helly-Volkonsky). Développement du sarcoplasme sidérophile axial, disparition de la fibrillation (4 à 6) (Helly-hématoxyline). Aspect ultime : sarcoplasme fuchsino-phile axial, persistance du myoplasme sans fibrillation apparente (7) (Helly-Volkonsky). — 8-9 : *Nereis irrorata* (pré-épitoke mâle). Formation des plastides dans le sarcoplasme des fibres du muscle longitudinal ventral au cours de leur redifférenciation (8) (Helly osmi-qué - Volkonsky). Longs chondriocotes du sarcoplasme des fibres du muscle longitudinal ventral au cours de leur redifférenciation (9) (Helly osmi-qué - Volkonsky). — 10-11 : *Nereis pelagica* (pré - épitoke mâle). Coupe transversale des

fibres des muscles longitudinaux dorsaux et ventraux au cours de leur redifférenciation : myoplasme dépourvu de fibrilles colorables, épaissement des plastides, leur accollement à la paroi myoplasmique de la fibre (10) (Helly-Volkonsky). Plastides appliqués contre l'écorce myoplasmique et assez régulièrement disposés; à noter deux fibres accolées coupées au voisinage de leur anastomose (11) (Benoît-Volkonsky).

(pl. I, 2). Sur pièces imprégnées (technique d'Hirschler), cette dernière formation qui pourrait être prise, en raison de sa morphologie, pour un appareil réticulaire de Golgi, ne réduit pas le tétroxyde d'osmium; le feutrage de chondriosomes périnucléaires, pas davantage d'ailleurs.

Les chondriocotes épais interlamellaires gardent une chromaticité intense au niveau de leurs renflements; ces derniers s'individualisent en grains, tandis que pâlisent les tronçons plus ou moins ondulés qui les unissent. De véritables plastides se constituent ainsi (fig. 7, 8).

J'ai, en outre, noté que ces chondriocotes, lorsqu'ils ne sont pas alignés dans le sens de la fibre, s'orientent suivant deux directions obliques; en même temps, leur

espacement sensiblement régulier confère à ces fibres longitudinales en plein remaniement un aspect vraiment caractéristique (pl. I, 2). Ces formes pachynétiques ne sont pas le résultat d'une technique insuffisante susceptible de modifier la morphologie de ces chondriosomes. Peu importe le fixateur cytologique employé, qu'il soit osmié ou non : les mêmes figures ont été obtenues aussi bien avec le Helly qu'avec le Benoît, le Regaud et le Champy.

Les sections transversales des fibres longitudinales peuvent laisser échapper de tels aspects, eu égard à leur disposition sub-longitudinale. Sur de telles coupes, le sarcoplasme paraît, en effet, bourré d'épais granules mitochondriaux, les portions filamenteuses n'y étant que très partiellement visibles (fig. 7, 10).

Or, cette tendance pachynétique s'accroît et le système se résout presque totalement en grains épais appliqués sur la paroi myoplasmique de la fibre (fig. 7, 11). En même temps, à leur contact étroit, j'ai vu réapparaître dans la mince pellicule de myoplasme une striation régulière comparable, dans une certaine mesure, à celle observée dans les fibres néréidiennes, et cette nouvelle striation est Benda-positive (pl. I, 5). C'est dans les sections transversales de fibres, montrant parfaitement la striation, que l'accolement des grains et des nouvelles myofibrilles m'est apparu le plus démonstratif. Mais déjà, précédemment, j'avais vu les épais chondriocontes alignés et assez régulièrement espacés dans les fibres examinées longitudinalement. Il est également frappant de constater que l'écartement des nouvelles myofibrilles soit compris entre $0 \mu 5$ et $0 \mu 6$, et que la moyenne des intervalles entre chondriocontes ait sensiblement la même valeur : $0 \mu 5$.

Enfin, bien que, chez quelques individus présentant les caractères de l'épitoquie (soies en particulier), j'ai encore pu observer de longs et fins chondriocontes, dans la grande majorité des cas, les formes allongées du chondriome disparaissent chez les *Hétéronereis* mûres. Un grand nombre de grains épais oblitère alors le sarcoplasme entre les lamelles myoplasmiques. Il est permis de supposer que l'exception signalée ci-dessus correspond peut-être à un état de maturité morphologique, mais non physiologique; celle-ci, en effet, n'apparaît qu'après celle-là.

Ces grains sont sans nul doute analogues à ceux que CLAPARÈDE a observés chez une *Hétéronereis Dumerilii*, et qu'il considère comme caractéristiques de la fibre hétéronéréidienne. Ils ne se colorent pas tous avec la même vigueur par la fuchsine, dans la technique de Volkonsky, et leur sidérophilie est parfois moins accusée pour les uns que pour les autres. La technique de Benda, que l'on s'accorde à reconnaître comme élective du chondriome, en colore certains en violet foncé, d'autres avec moins d'intensité.

Enfin, sur pièces imprégnées (technique d'Hirschler), d'aucuns noircissent plus ou moins vigoureusement, témoignant ainsi de leur teneur en lipides, sans pour cela présenter d'aspects dictyosomiques. J'ajouterai que la taille de ces sarcoplastes granuleux, riches en lipides, n'a rien à voir avec les importantes masses graisseuses des éléocytes. Il y a là un critère permettant une discrimination sûre entre sarcoplasme et éléocytes.

Les petites sections de la zone musculaire contre le tégument montrent une évolution comparable, bien que moins apparente, eu égard à leurs petites dimensions. Nous avons vu qu'elles n'étaient autres que les extrémités effilées des fibres longitudinales, non loin de leur point d'insertion contre le tégument. Leur section se différencie, outre la taille, par l'absence totale de noyau; on n'en trouve jamais, en effet, aux extrémités des fibres. Certaines sections de taille particulièrement exigüe ne montrent que le myoplasme avec

ses sections de myofibrilles sans sarcoplasme; elles correspondent à la portion sub-terminale des fibres, où la fermeture de la gouttière myoplasmique est totale, et l'on sait qu'aux extrémités le sarcoplasme est toujours absent (fig. 8, 1).

Pour *Nereis fucata*, *Nereis longissima* et *Périnereis cultrifera*, je n'ai pas rassemblé de matériel en aussi grande abondance que pour les deux espèces précédemment examinées. Mais, sans pouvoir suivre la dédifférenciation de la fibre néridienne et la reconstitution de la fibre hétéronéridienne avec la même précision, j'ai cependant retrouvé un certain nombre de stades exactement comparables à ceux que je viens de décrire.

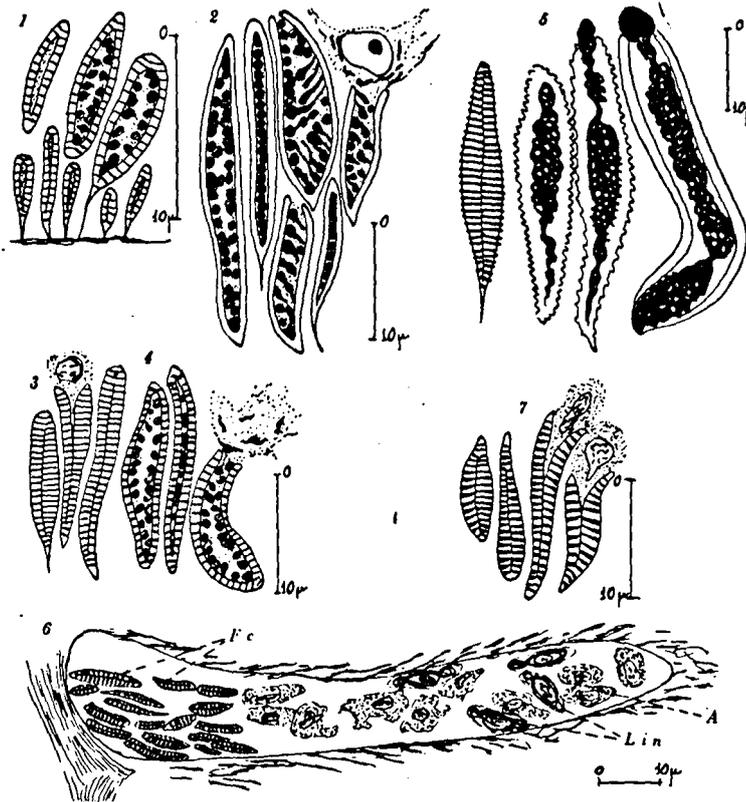


FIG. 8. — 1 : *Nereis pelagica* (sub-hétéronereis mâle). Coupe transversale du bord externe du muscle longitudinal ventral, les petites sections correspondant aux extrémités effilées des fibres (Benoit-hématoxyline). — 2 : *Nereis longissima* (sub-hétéronereis mâle). Coupe transversale des fibres du muscle longitudinal ventral au cours de leur redifférenciation (comparer à fig. 7, 10, 11) (Benoit-hématoxyline). — 3-4 : *Leptonereis glauca* (hétéronereis mâle). Fibres néridiennes du muscle longitudinal ventral de la région antérieure (3). Fibres hétéronéridiennes dans la région transformée, même muscle (4) (Helly-Volkonsky). — 5-6 : *Périnereis cultrifera*. Stades successifs de la dédifférenciation des fibres des muscles longitudinaux : gonflement des myofibrilles précédant leur disparition et formation du sarcoplasme fuchsinophile (5) (Helly-Volkonsky). Coupe sagittale chez un individu pré-épitoque : l'emplacement du faisceau circulaire coupé transversalement montre des fibres en nombre réduit, des amibocytes et linocytes dans le vide laissé par les fibres sarcolysées (6) (Helly-Volkonsky). — 7 : *Nereis pelagica* (atoque). Fibres néridiennes du muscle parapodial dorsal (Helly-Volkonsky). — A : amibocytes. Fc : fibres circulaires. Lin : linocytes.

Chez *Nereis longissima*, j'ai observé le noyau parfois en position axiale, mais bien souvent latéral. J'ai retrouvé de nombreux stades de dédifférenciation : amphophilie de la fibre, vésiculation de la partie centrale de la fibre et disparition de la striation. J'ai revu les aspects signalés par A. DEHORNE (1926) chez cette espèce : chondriome et plastes des fibres hétéronéridiennes (fig. 8, 2). Il semble bien, dans ces conditions, que les transformations doivent être les mêmes. Quant à la disposition pennée de la portion latérale du muscle longitudinal dorsal, je l'ai retrouvée chez l'*Hétéronereis*, bien que moins apparente. Les fibres sont presque couchées sur la cloison conjonctive, elle-même fortement amincie.

Chez *Périnereis cultrifera*, le noyau est presque exclusivement latéral. J'ai observé

des fibres gonflées présentant des myofibrilles fortement épaissies, mais encore colorables, alors que, chez les espèces précédentes, le renflement des myofibrilles allait de pair avec leur perte de colorabilité (fig. 8, 5); leur épaississement précède ici leur transformation chimique, au lieu d'en être synchrone. J'ai revu des fibres chez lesquelles le contour festonné était la seule trace laissée par les myofibrilles disparues, tandis que le sarcoplasme développé dans l'axe avait acquis la fuchsinophilie perdue par la substance contractile. Chez l'*Hétéronereis* mûre, les mêmes grains, doués des mêmes affinités, abondaient dans l'axe sarcoplasmique et présentaient de similaires contacts avec les néomyofibrilles. J'ajouterai enfin que j'ai observé, seulement chez cette espèce, des fibres du muscle longitudinal dorsal qui, du côté du cœlome, présentaient des phénomènes de dégénérescence comparables à ceux que A. PRENANT a attribués à une lyocytose. J'y reviendrai plus loin en étudiant plus spécialement la sarcolyse.

Nereis fucata m'a montré aussi la disparition de la fibrillation, la persistance d'une pellicule myoplasmique, l'existence de chondriocentes et de grains, et l'apparition de nouvelles fibrilles dans le muscle hétéronéréidien : en somme, les stades principaux observés chez les autres *Nereis*.

Chez *Leptonereis glauca*, je n'ai pu rassembler que des *Hétéronereis* mâles recueillies en pêche pélagique. Je n'ai donc pas examiné de stades transitoires. Dans la région antérieure non transformée, les fibres sont du type *néréidien* sans chondriome. Dans les métamères épitoques, les fibres longitudinales m'ont montré, comme chez les espèces précédentes, le même myoplasme pelliculaire avec d'identiques myofibrilles longitudinales et un sarcoplasme riche en plastes granuleux (fig. 8, 3 et 4). Dédifférenciation de la fibre néréidienne, redifférenciation d'une fibre hétéronéréidienne aux dépens de substances libérées par la dédifférenciation, semblent être des phénomènes comparables chez ces six espèces.

Chez ces *Nereis* les replis latéraux des muscles longitudinaux ventraux subissent un gonflement et une amphophilie qui marquent un début de dédifférenciation, mais on n'y voit pas d'autres stades évolutifs : le phénomène ne va pas plus loin. A l'épitoque, ces fibres ne révèlent ni chondriome, ni plastes; elles ont gardé la plupart des caractères néréidiens.

En définitive, lorsque les muscles longitudinaux ventraux et dorsaux ont achevé leur redifférenciation, ils sont constitués par des fibres à sarcoplasme prépondérant et à myoplasme réduit. Ce dernier, incomparablement plus mince qu'à l'état néréidien, présente des myofibrilles dont l'espacement est sensiblement le même que chez la *Nereis*, le sarcoplasme recèle des grains épais disposés en contact étroit avec les myofibrilles. L'aspect si différent révélé par les techniques cytologiques précise maintenant dans quelles conditions j'ai pu apporter, au cours du précédent chapitre, des données anatomiques que des techniques histologiques courantes ne pouvaient laisser soupçonner.

Au stade final, le volume total de ces muscles a subi un léger accroissement dont la cause certaine est non la formation de fibres nouvelles, mais l'augmentation de dimensions de chacune de celles préexistantes à l'état néréidien. Il faut noter que cet accroissement est dû principalement au gonflement du sarcoplasme, il va de pair avec un développement considérable de la vascularisation. C'est un aspect sur lequel je reviendrai en examinant les muscles obliques où il est encore plus marqué.

Le tissu conjonctif ne participe pas à l'épaississement de la musculature longitu-

dinale, les lames axiales des fibres à disposition pennée sont elles-mêmes amincies. Quant aux éléocytes si abondants dans le coelome, ils ne s'insinuent pas entre les lamelles musculaires longitudinales et n'interviennent en aucune façon dans l'épaississement des quatre muscles longitudinaux.

Les phénomènes de dédifférenciation musculaire décrits ci-dessus commencent chez les mâles lorsque les spermatogonies, d'assez grande taille, sont formés de spermatocytes de premier ordre. C'est lorsque débutent les processus cytologiques marquant la transformation des spermatogonies en spermatocytes de premier ordre, et décrits plus loin chez *Nereis irrorata*, qu'apparaissent les premiers signes de la dédifférenciation. Les fibres sont redifférenciées et ont acquis les caractères hétéronériens lorsque la spermiogénèse bat son plein. Lorsque les spermatozoïdes sont formés, le sarcoplasme apparaît, dans la plupart des cas, bourré de sarcoplastes globuliformes.

Chez les femelles, les processus s'échelonnent vers la fin de la période d'accroissement; lorsque les ovocytes ont atteint approximativement les $4/5^{\text{e}}$ de leur taille définitive, les muscles longitudinaux sont à l'état hétéronérien.

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

Comment interpréter les aspects observés? Sont-ils susceptibles d'apporter une solution au problème de la fibrillogénèse des fibres longitudinales hétéronériennes?

Il paraît d'abord indiscutable qu'au cours de l'épitoque, la fibre nérienne subisse une dédifférenciation qui a pour résultat la transformation en sarcoplasme d'une part importante de son myoplasme. Le fait a été démontré par CHARRIER et admis par A. PRENANT; il est mis en évidence par les techniques histologiques les plus simples. Mais ce qui est capital, à mon sens, c'est la disparition des myofibrilles nériennes ou d'une partie essentielle de leurs constituants, et l'apparition subséquente dans le néosarcoplasme de substances que je qualifierai de prochondriomales. L'affinité élective de ce sarcoplasme pour les colorants mitochondriaux (y compris le violet cristal de Benda) est d'autant plus suggestive que, peu après, un chondriome abondant se dégage, s'individualise en son sein.

Or, A. DEHORNE (1926), signalant le premier l'apparition de chondriomes dans les fibres hétéronériennes (*Nereis longissima*), ajoutait : « Il ne semble, à aucun degré, que ces chondriomes puissent être des fragments directs de fibrilles contractiles de la *Nereis*; par contre, il paraît juste d'admettre que les constituants chimiques du myoplasme résorbé et passé dans le sarcoplasme ont pris une part prépondérante dans la genèse du chondriome. Il y aurait une sorte de continuité entre la substance contractile reprise et transformée par ce dernier. »

Les faits rassemblés ci-dessus apportent, en faveur de cette hypothèse, des arguments positifs à défaut d'une démonstration que seules des analyses microchimiques précises, encore irréalisables actuellement, pourraient fournir.

La redifférenciation des myofibrilles est le second point majeur. Pas plus que les myofibrilles nériennes ne se fragmentent pour fournir au sarcoplasme un chondriome dont il était primitivement dépourvu, pas plus les néofibrilles qui manquaient dans la mince pellicule myoplasmique ne sont constituées par le chondriome hétéronérien lui-même, en forme et en substance. Mais c'est au contact étroit des plastes résultant du

chondriome fondamental que s'individualisent les néo-myofibrilles. Or, elles présentent à leur tour les réactions mitochondriales caractéristiques (technique de Benda), tandis que les plastes eux-mêmes ont tendance à pâlir.

Qu'il y ait une nouvelle migration chimique, que la néofibrillation soit le résultat d'un apport provenant des plastes, les observations ci-dessus semblent le prouver; il serait par contre inexact d'admettre que chondriocotes et plastes constituent morphologiquement l'ébauche des néomyofibrilles, car s'ils sont bien en contact avec la pellicule myoplasmique, ils n'y pénètrent point. C'est en définitive le sarcoplasme différencié au cours de la première phase qui constitue la partie myogène de la fibre hétéronéréidienne.

Cette interprétation s'accorde-t-elle avec les résultats de nombreux travaux parus sur la fibrillogénèse? J'ajouterai toutefois que la plupart ont trait à des fibres striées, beaucoup sont relatifs à la formation embryonnaire des muscles. Les examiner tous sortirait du cadre de ce travail: je citerai les plus marquants.

BÜTSCHLI (1891), MAC CALLUM (1897-98), pensent que le réseau sarcoplasmique se régularise et que la substance qui s'accumule aux nœuds du réseau donne naissance à des faisceaux longitudinaux qui deviennent chez l'adulte les faisceaux de fibres. A. PRENANT (1903-04-05) admet cette théorie réticulo-fibrillaire qui fait de la constitution fibrillaire le résultat de la différenciation d'une structure cellulaire fondamentale. Mais BENDA (1899), chez le têtard de Grenouille, avait cru que les mitochondries du sarcoplasme formaient exclusivement le disque anisotrope. MARCEAU (1903), dans les fibres cardiaques des Vertébrés, voit également un filament grêle à l'origine des fibrilles. MÈVES (1907) estime que les chondriocotes jouent un rôle dans la formation totale des fibrilles, et non des disques colorables seulement. GODLEWSKI (1901-1902) voit des granules en chaîne formant des filaments homogènes à l'intérieur desquels se différencient secondairement des stries transversales. Il assimile les granules aux mitochondries de BENDA. DUESBERG (1910), chez l'embryon de Poulet, conclut que les chondriosomes filamenteux se transforment en fibrilles. LUNA (1913) voit des mitochondries s'agréger en filaments dont la fragmentation donne naissance aux disques Q. Mais HAGGQWIST (1920) observe de délicats filaments anhistes et estime que les mitochondries ne peuvent former directement des myofibrilles. Pour NAVILLE (1922), les fines fibrilles anhistes servent de guide à l'orientation des plastosomes qui donnent naissance aux myofibrilles striées chez les embryons et têtards de *Rana temporaria*. HOSSELET (1931) pense que la future fibrille ne passe pas par le stade chondriocote, mais préexiste à l'utilisation du chondriome qui ne vient que comme appoint. Quant aux fibrilles anhistes, auxquelles font allusion ces derniers auteurs, elles pourraient se former au cours de la gélification de certains sols fibrillaires: de telles observations ont été faites par LAGUESSE (1926), HERINGA et LOHR (1926). CONKLIN (1931) expérimente sur des œufs d'ascidies par centrifugation, pour déplacer les mitochondries des cellules musculaires. Il conclut: « Les mitochondries ne sont pas transformées en myofibrilles, mais la matière granulaire dans laquelle les mitochondries sont normalement incluses est le matériel à partir duquel sont formées les myofibrilles. » HARVEY (1932-33), chez les Echinodermes, trouve également que les muscles peuvent se développer même si les mitochondries sont centrifugées. I. WEEDS (1936) montre chez le Poulet que les myofibrilles perdent leur réaction colorée caractéristique en même temps que les premières fibrilles apparaissent, mais ne peut affirmer si les mitochondries se transforment directement en myofibrilles ou non.

Mais les chondriocotes ne sont pas les seules inclusions qui aient été observées dans le sarcoplasme. Les grains interstitiels de KÖLLIKER, les sarcosomes d'ARNOLD (1887), de RETZIUS (1890), les « Sarkoplasmakörner » décrits par HOLMGREN (1907-1908) sont considérés par DUESBERG (1910) comme des restes de chondriosomes. REGAUD et FAVRE (1909) font dériver ces grains interstitiels du chondriome. HOSSELET (1931) chez *Culex*, en admettant leur nature partiellement mitochondriale, pense que des disques Q émane une partie de la substance formatrice des grains interstitiels.

Quant au Golgi du muscle, pour CAJAL (1890), FUSARI (1894), VERATTI (1902), c'est un délicat réseau ramifié dans le sarcoplasme en relation avec les myofibrilles; DUESBERG (1914), BOWEN (1926), sont de cet avis. HOLMGREN (1908) considère ce réseau Cajal-Fusari comme le trophosponge du muscle. Pour LUNA (1911), BEAMS (1929), MAC DOUGALD (1936), c'est un corps de forme irrégulière localisé à proximité du noyau de la cellule musculaire. I. G. WEED (1936) figure et décrit un Golgi localisé aux pôles du noyau et remarque que la fibrillogénèse coïncide avec l'hypertrophie du Golgi, du noyau et des nucléoles. Plus récemment, EASTLICK (1937), chez les Vertébrés, montre que le muscle strié ne contient pas de Golgi avec ramifications dans le sarcoplasme; le réseau de FUSARI serait dû à l'imprégnation des faisceaux de myofibrilles. Le véritable Golgi s'observe sous forme de croissants, branches, granules au pôle du noyau et sur ses bords latéraux.

Ainsi, la fibrillogénèse aux dépens du chondriome semble être assez généralement admise et, quand la fibrille ne passe pas par le stade chondriocote, le chondriome intervient indirectement. Quant aux grains interstitiels, les données les plus récentes s'accordent pour en souligner la nature mitochondriale totale ou partielle.

Au cours de la redifférenciation des fibres des muscles longitudinaux, je n'ai jamais vu de chondriocotes se transformer directement en myofibrilles, ils ne pénètrent pas dans le myoplasme. Mais ils s'épaississent appliqués contre ce dernier, ils évoluent en plastes qui participent à l'élaboration des néomyofibrilles; ceux-ci perdent partiellement leurs affinités colorantes, en même temps qu'apparaissent les fibrilles. Les observations que j'ai consignées ci-dessus rejoignent donc certaines des conclusions formulées par les auteurs cités, en particulier celles relatives à l'importance du rôle du chondriome dans la genèse des myofibrilles. Je n'ai pas observé avec certitude de fibrilles anhistes pré-existantes sur lesquelles s'aligneraient chondriocotes épais et plastes, mais le parallélisme de ces derniers et la régularité de leur espacement permettent d'en présumer l'existence. Peut-être même, au cours de la dédifférenciation, la myofibrille néreidienne ne fait que perdre une partie de sa substance et de sa colorabilité. Elle persisterait alors sous une forme difficilement décelable.

Quant aux plastes, j'ai montré qu'ils dérivait des chondriocotes et qu'ils représentaient le stade ultime du chondriome du sarcoplasme. Ils sont assimilables aux grains interstitiels décrits par divers auteurs; mais, ici, ils participent d'une manière indirecte à la fibrillogénèse.

Je n'ai pas vu d'appareil de Golgi : les formations réticulées du sarcoplasme étaient indiscutablement de nature mitochondriale. Tout au plus certains plastes en forme de grains épais étaient osmio-réducteurs, mais ne se présentaient jamais sous forme de vrais dictyosomes.

Je reviendrai sur cette question de la fibrillogénèse à propos des faisceaux musculaires nouveaux des formes épitoques, également dans le cas de phénomènes de régé-

nération chez les *Hétéronereis*. Je n'en ai pas, dans ce travail, abordé l'étude au cours de la myogénèse larvaire. Il serait particulièrement intéressant de rechercher si les muscles embryonnaires acquièrent leur fibrillation en présence de chondriome, l'origine de celui-ci, s'il existe, la part qu'il prendrait alors dans la fibrillogénèse des fibres musculaires néréidiennes qui n'en révéleront plus ensuite avant l'épitoquie.

B. — Muscles circulaires.

CHARRIER n'a fait, dans son étude de *Nereis fucata*, qu'une très brève allusion à la musculature circulaire, signalant seulement la difficulté de son observation.

J'ai précédemment montré que ces muscles ne formaient pas un revêtement continu, mais étaient constitués de fibres groupées en faisceaux, espacés du côté ventral, plus nombreux et souvent contigus du côté dorsal.

1° INDIVIDUS ATOQUES

Les coupes sagittales montrent des sections transversales de fibres circulaires comparables aux coupes transversales des fibres longitudinales. Elles apparaissent groupées dans une cavité canaliforme ménagée dans le tégument sous la musculature longitudinale. Ces fibres circulaires sont plus effilées du côté tégumentaire et se prolongent souvent de ce côté par une tonofibrille qui va jusqu'à la cuticule. Comme les fibres longitudinales, elles sont formées de deux lames contractiles accolées présentant, régulièrement disposées, les sections de leurs myofibrilles. Les noyaux sont extrêmement rares et j'en ai vu quelques-uns dans la mince couche sarcoplasmique faisant corps avec le myoplasme. Ce sont des fibres du *type néréidien*, mais à noyau en dehors du myoplasme.

2° INDIVIDUS PRÉ-ÉPITOQUES ET ÉPITOQUES

Chez l'*Hétéronereis*, la musculature circulaire est beaucoup moins importante. On trouve sur coupes transversales des aspects déjà signalés par A. DEHORNE et moi-même (1933) : tronçonnement de fibres et formation de sarcolytes. Ces aspects observés chez l'*Hétéronereis pelagica*, je les ai retrouvés chez *Nereis longissima*, *Nereis irrorata*, *Péridonereis cultrifera*. Des sarcolytes libres dans la cavité du corps ou phagocytés par des éléocytes, j'en ai vu chez leurs *Hétéronereis* et j'y reviendrai en étudiant plus spécialement la question de la sarcolyse (I^{re} partie, chap. V).

Les coupes sagittales sont particulièrement démonstratives quant à la disparition des fibres. La cavité canaliforme remplie de fibres serrées chez les individus atoques est maintenant occupée pour un tiers de son volume seulement par les muscles, deux tiers sont vides ou renferment des linocytes et des amibocytes (fig. 8, 6). Quant aux fibres restantes, elles ont gardé l'aspect néréidien et, tout au cours de l'épitoquie, je n'ai jamais observé de signes de dédifférenciation.

Les fibres circulaires subissent donc une sarcolyse importante pendant la phase épigame, mais celles qui persistent gardent leurs caractères et *restent néréidiennes*.

C. — Muscles parapodiaux.

1° INDIVIDUS ATOQUES

Les fibres des divers muscles obliques sont rubanés comme celles des muscles longitudinaux, ainsi que l'a montré CHARRIER. Le noyau y est également tantôt axial, tantôt latéral. Coupées transversalement ou longitudinalement, elles présentent des aspects similaires à ceux décrits pour les fibres longitudinales. Les techniques cytologiques révèlent une fibrillation longitudinale visible; on n'y observe pas de chondriome (fig. 8, 7).

Ce sont des fibres du type néridien classique. Sauf chez *Leptonereis glauca*, je les ai examinées chez les espèces déjà citées; elles sont comparables d'une espèce à l'autre et les détails cytologiques que j'ai donnés précédemment pour les fibres longitudinales sont valables pour les obliques.

2° INDIVIDUS PRÉ-ÉPITOQUES ET ÉPITOQUES

L'étude de la transformation des fibres obliques au cours de l'épitoquie constitue une partie importante du mémoire que CHARRIER a consacré à *Nereis fucata*. Après avoir décrit l'aspect néridien, il constate que, « chez l'*Hétéronereis* mâle, on observe en coupe transversale de longues trainées éosinophiles au milieu d'un réticulum à larges mailles ». En coupe longitudinale, il note le même réticulum parsemé de vaisseaux sanguins et des éléments musculaires en V rayonnant autour d'un point: c'est le myoplasme de chaque fibre qui affecte cette forme. Il est conduit à considérer ces fibres comme des éléments à myoplasme mince doublés intérieurement d'une épaisse couche de sarcoplasme. Plus loin, faisant état de leur hypertrophie, il explique le développement considérable de ces muscles obliques sans l'adjonction d'éléments nouveaux. Il décrit longuement l'accroissement progressif du sarcoplasme, la régression du myoplasme, le retour à l'état embryonnaire et, pour terminer, l'épaississement léger du myoplasme. Entre temps, il fait allusion à l'augmentation de taille du noyau, sans d'ailleurs la chiffrer, et fait état de quelques granulations dans le sarcoplasme au voisinage du noyau. Il éprouve quelque difficulté pour expliquer la modification du lieu d'insertion des muscles obliques qui, chez l'*Hétéronereis*, partiraient des flancs même de la chaîne nerveuse. Il suppose qu'au cours de la différenciation, les fibres se détachant de l'hypoderme ventral contracteraient une nouvelle attache. Pour lui, chaque fibre hétéronéridienne provient d'une fibre néridienne transformée. Or, en précisant la répartition des divers muscles obliques, j'avais été amené à discuter quelques interprétations anatomiques fournies par CHARRIER. Son étude histologique de la transformation des muscles obliques, telle que je viens d'en relever les données essentielles, m'est apparue comme très insuffisante. Elle n'apporte aucune précision cytologique, ne fait aucune allusion aux myofibrilles, est impuissante à expliquer le changement d'insertion.

Disposant d'un matériel très abondant, j'ai repris, à la lumière de techniques cytologiques rigoureuses, la question des fibres parapodiales. J'ai été amené à des résultats nettement différents de ceux de CHARRIER. Comme pour les muscles longitudinaux, une technique insuffisante lui a laissé échapper les stades les plus importants de la formation des parapodiaux.

De même que précédemment, *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica* m'ont fourni la série complète des phases évolutives : j'en ai retrouvé quelques-unes chez *Nereis longissima*, *Nereis fucata*, *Périnereis cultrifera*, pour lesquelles je disposais d'un petit nombre d'exemplaires. J'ai, pour cette étude, utilisé les mêmes techniques : fixations et colorations, que précédemment.

a) *Région antérieure.* — Chez toutes ces espèces, tous les muscles obliques gardent l'importance et la structure observées chez les individus atokes; si, pour les muscles longitudinaux, on observe dans les deux derniers métamères de la région néréidienne des fibres à caractère hétéronéréidien, il n'en va pas de même pour les fibres obliques: toutes sont néréidiennes et il y a un singulier contraste lorsqu'on observe le dernier métamère néréidien et le premier hétéronéréidien. Il est particulièrement frappant chez *Leptonereis glauca* qui, en raison de sa petite taille, montre, à grossissement faible, ces deux métamères dans le même champ microscopique.

b) *Région postérieure.* — J'ai montré antérieurement, au cours de l'étude anatomique des muscles obliques à l'état hétéronéréidien, que les techniques cytologiques révélaient un comportement différent des muscles parapodiaux ventraux postérieurs d'une part, des parapodiaux ventraux antérieurs et parapodiaux dorsaux d'autre part. Les premiers réagissent, vis-à-vis des colorants, comme des muscles néréidiens; les seconds présentent un aspect hétérogène. J'examinerai donc successivement ces deux groupes de muscles.

PARAPODIAUX VENTRAUX POSTÉRIEURS OU EXTENSEURS. — J'ai retrouvé, chez les *Hétéronereis* mûres mâles et femelles, l'étroit faisceau musculaire parapodial ventral postérieur. Ce faisceau musculaire garde la même disposition anatomique: il reste inséré à la partie latérale et inférieure de la gaine périneurale, entre celle-ci et les muscles longitudinaux ventraux. Ses fibres tranchent nettement avec les autres parapodiaux. A tous les stades de l'épitoquie, ces muscles gardent leur aspect homogène (fig. 9, 1). Tout au plus observe-t-on, au moment où les phénomènes de différenciation battent leur plein dans les autres faisceaux, une faible amphophilie de la région centrale de leurs fibres: il y a peut-être là une légère tendance à la dédifférenciation, mais le processus ne va pas plus loin. Le sarcoplasme reste réduit, il ne renferme aucun chondriosome, le noyau garde son aspect étroit et allongé, sa taille et sa chromaticité ne varieront pas au cours de l'épitoquie. Les fibres de ces muscles parapodiaux ventraux postérieurs apparaissent avec tous leurs caractères, non seulement dans les coupes transversales qui contiennent dans un même plan vertical les deux catégories de parapodiaux (fig. 9, 2), mais également dans les coupes frontales: on les voit s'insérer sur le bord postérieur du parapode, et leur cytologie s'oppose singulièrement à celle des parapodiaux qui se terminent sur le bord antérieur du parapode. Je reviendrai sur cet aspect en étudiant spécialement les insertions musculaires (IV^e partie, chap. III).

Les parapodiaux ventraux postérieurs se retrouvent donc chez l'*Hétéronereis* avec les mêmes caractères morphologiques et cytologiques que chez l'individu atoke. Ils restent néréidiens.

PARAPODIAUX VENTRAUX ANTÉRIEURS OU FLÉCHISSEURS. — J'ai observé, chez l'*Hétéronereis* de *pelagica*, inséré sur la partie latérale et supérieure de la gaine périneurale,

un étroit faisceau qui se comporte à tous les stades de l'épitoque comme les parapodiaux ventraux postérieurs. Même homogénéité, même noyau, etc. Son insertion, au voisinage et au contact du parapodial ventral antérieur, laisse présumer qu'il s'agirait de fibres de ce muscle n'ayant subi aucune modification et restant néréidiennes au cours de l'épitoque.

Mais, immédiatement au-dessus de cet étroit faisceau, on se trouve en présence, chez les *Hétéronereis*, de la masse importante et méconnaissable des parapodiaux ventraux antérieurs. Ce sont, chez les formes épitoques, des muscles volumineux qui oblitèrent presque totalement la moitié inférieure des métamères dans la partie comprise entre les muscles longitudinaux ventraux, le tube digestif et la paroi latérale du corps. Leur cytologie est totalement différente des précédents et ils apparaissent sous forme d'une masse sarcoplasmique importante dans laquelle cheminent des faisceaux de fibres (fig. 9, 2).

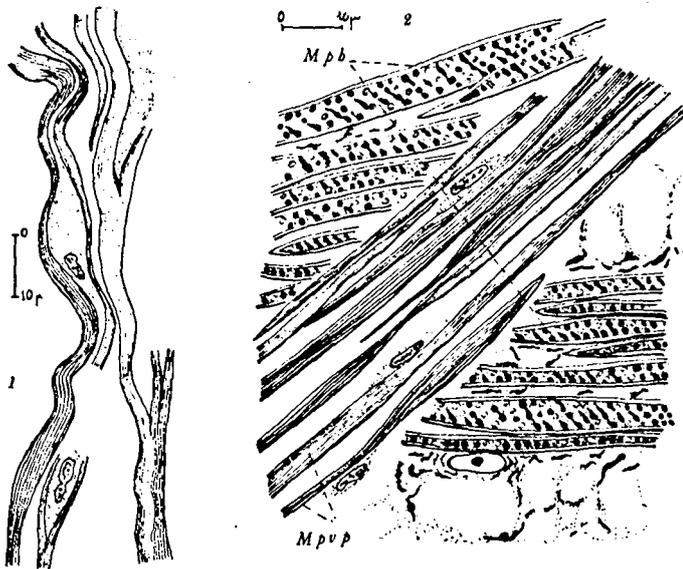


FIG. 9. — 1 : *Nereis pelagica* (pré-épitoque). Fibres demeurées néréidiennes du muscle parapodial ventral postérieur (Benoit-Volkonsky). — 2 : *Nereis longissima* (hétéronereis mâle). Entrecroisement des fibres néréidiennes du muscle parapodial ventral postérieur et des fibres hétéronéréidiennes du muscle parapodial ventral antérieur : les premières, insérées sur le bord latéro-inférieur de la chaîne nerveuse, sont à direction dorsale; les secondes, insérées sur la partie latéro-dorsale de la gaine péri-neurale, sont à direction latérale (Helly-Volkonsky). — Mpb : muscle parapodial ventral antérieur hétéronéréidien. Mpv : muscle parapodial ventral postérieur.

Le sarcoplasme est, comme celui des muscles longitudinaux hétéronéréidiens, riche en chondriome et plastes granuleux. Dans quelles conditions s'effectue la transformation ? Est-elle comparable à celle des muscles longitudinaux ?

Chez *Nereis fucata*, CHARRIER reconnaît que « l'étude des premiers stades est particulièrement difficile, étant donné la taille si réduite des éléments musculaires ». Il observe, « chez une Annélide où les phénomènes d'épitoque commençaient à se manifester (stade B) », que la taille des fibres n'a pas sensiblement changé, mais que l'écorce myoplasmique est devenue très mince et que sa section apparaît sous forme de V ou d'U. Or, il avait précédemment, dans sa définition du stade B, indiqué que les muscles obliques étaient déjà nettement différenciés. Antérieurement, au stade A, à propos de ces mêmes muscles obliques, il concluait : « Ils n'offrent rien à signaler. » Son étude de leurs transformations histologiques débute à un stade où déjà les muscles parapodiaux ont été le siège de phénomènes qui ont pris place entre A et B.

Il importait donc de rassembler des stades très précoces. A cet effet, j'ai effectué des récoltes à chaque lunaison aux périodes de vives eaux, *Nereis pelagica* et *Nereis*

irrorata ayant leur habitat au niveau de la zone des Laminaires, je les répétais quinze jours après quand les conditions hydrographiques le permettaient. J'ai toujours vérifié que les exemplaires les moins évolués d'une récolte étaient à des stades identiques à certains de ceux de la récolte précédente, et j'ai parfois observé des individus en retard de deux mois sur d'autres quant aux phénomènes d'épitoquie. Il n'y avait là rien qui puisse nous surprendre : on sait, depuis les observations de FAGE et LEGENDRE, et de HERPIN, que certains essaimages se poursuivent parfois sur de longues périodes de temps. Les conditions de récolte se trouvaient ainsi réalisées pour rassembler tous les termes de passage.

Tout en recueillant des *Nereis pelagica* et *irrorata* à des stades plus précoces que ceux décrits par CHARRIER, il me manque encore les aspects précurseurs. Mais les résultats rassemblés m'ont conduit à une tout autre interprétation. Je n'ai jamais vu, chez les deux espèces citées, dans la musculature oblique, les aspects de dédifférenciation si caractéristiques des muscles longitudinaux. Je n'y ai jamais remarqué de gonflement suivi d'une fonte du myoplasme au profit d'un sarcoplasme désormais prépondérant, ni de rassemblement de substance sidérophile ou fuchsinophile aux dépens de laquelle s'élaborent de nombreux chondriosomes. Mais j'ai observé aux stades les plus précoces, alors même que les muscles longitudinaux n'offrent pas encore leurs primitifs aspects de dédifférenciation, un syncytium important sans trace aucune de fibres à l'emplacement futur des muscles obliques hétéronéréidiens.

Est-il le résultat d'une dédifférenciation plus précoce des muscles parapodiaux néréidiens ? Le phénomène n'en intéresserait alors qu'une partie, puisque certaines fibres, les plus ventrales, persistent à l'état néréidien avec parfois un peu d'amphophilie, signe d'un début très discret de dédifférenciation. S'il en était ainsi, cette transformation des muscles parapodiaux antérieurs en un syncytium devrait être très rapide, et seul le hasard pourrait la faire rencontrer parmi de très nombreux exemplaires récoltés périodiquement.

Ou bien ce syncytium est-il constitué *de novo* par des myoblastes ? Les muscles obliques hétéronéréidiens seraient-ils des néoformations ? Les faisceaux parapodiaux antérieurs persistant à l'état néréidien, décrits plus haut, représenteraient-ils, dans ces conditions, la totalité du muscle parapodial antérieur de la forme atoque ?

Les observations que j'ai rassemblées ci-après ne m'autorisent pas à adopter avec certitude l'une ou l'autre de ces hypothèses.

STADE SYNCYTIAL. — Au stade le plus précoce, ce syncytium se présente sous forme d'une importante masse cytoplasmique au sein de laquelle on observe parfois la coalescence d'éléments cytoplasmiques plus ou moins globuleux. Ce cytoplasme est relativement homogène d'aspect, mais il n'a aucune compacité : il donne l'impression d'être gorgé d'une substance fluide. Peut-être se comporte-t-il comme un sol plutôt que comme un gel ? Peut-être est-il très riche en eau ? A ce stade, je n'y ai observé aucune trace de chondriome. Il ne renferme aucune enclave ; aucun élément de nature fibrillaire n'est visible (fig. 10, 1 et 2).

Un autre caractère que j'estime important est sa richesse en noyaux. Elle contraste singulièrement avec la pauvreté nucléaire des muscles obliques néréidiens. On avait alors affaire à des noyaux relativement longs, mais étroits (environ 6 à 8 μ de long, 1 μ 5 à 2 μ de large), disposés le plus souvent entre les deux bords de la gouttière myofibril-

laire, mais parfois aussi en position axiale. Ces noyaux étaient assez fortement chromophiles, riches en chromatine sous forme de mottes, croûtelles; parfois, on y observait un nucléole acidophile. Dans le syncytium, les noyaux sont plus volumineux (8 μ de long et 3 à 4 μ de large); ils sont également chromophiles, mais présentent un ou deux nucléoles volumineux (1 à 2 μ) fortement acidophiles (fig. 10, 1 et 2). Au voisinage du syncytium, et parfois à son contact, j'ai observé des éléocytes, mais le syncytium n'en dérive pas morphologiquement; les éléocytes déjà riches en lipides, à cytoplasme largement vacuolisé, en diffèrent totalement. Du côté parapodial, au delà de la masse syncytiale, j'ai vu rassemblés de nombreux amyobocytes et linocytes. Participent-ils eux-mêmes à sa formation? Morphologiquement, je ne le pense pas; mais leur abondance au voisinage de ce tissu en pleine évolution laisse présumer qu'ils pourraient jouer un rôle peut-être important, tel que sécrétion de ferment ou autre, par exemple.

Enfin, j'ai noté que ce syncytium est en contact étroit avec les nombreuses ramifications de l'appareil vasculaire; le système sanguin montre à ce stade un développement considérable et de nombreux capillaires prennent naissance dans cette région. On voit alors de véritables pelotons vasculaires s'appliquer sur le bord de la masse syncytiale sans toutefois y pénétrer. On peut supposer qu'au niveau de la zone de contact, il y ait des échanges entre le plasma sanguin et le cytoplasme (fig. 11, 8).

Mais ce syncytium continue à foisonner: son volume augmente encore et il finit par oblitérer tout l'espace compris entre les muscles longitudinaux, la chaîne nerveuse, le tube digestif et la paroi latérale du corps.

La densité des noyaux reste toutefois la même et je n'ai jamais vu de mitoses. Nombreux sont cependant les aspects que l'on peut interpréter comme des amitoses.

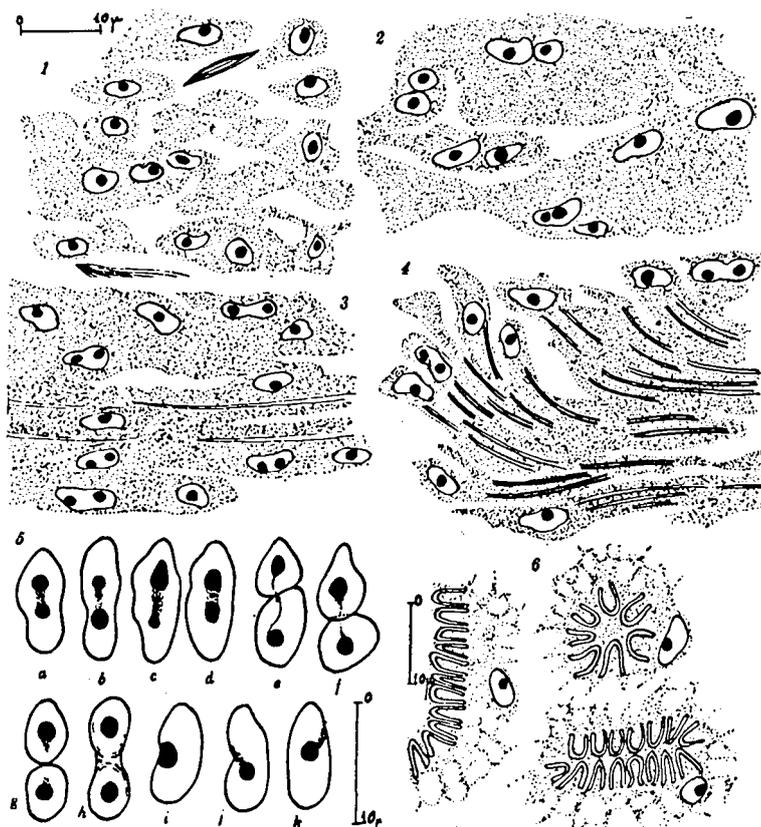
APPAREIL NUCLÉAIRE DU SYNCYTIUM. — J'ai montré plus haut que les noyaux du syncytium, plus volumineux que ceux des muscles néreidiens, étaient, ainsi que leurs nucléoles, très chromophiles. Lorsque le syncytium s'étale encore davantage, la taille des noyaux augmente (certains atteignent 10 μ de long et 5 à 6 μ de large) et l'on assiste à des figures caractéristiques de division nucléolaire (fig. 10, 5). On observe, en effet, des formes étirées en sablier toujours dans le sens du plus grand axe du noyau, l'étranglement de la partie médiane et la séparation de deux nucléoles fils; parfois, les figures sont un peu plus complexes: entre les deux nucléoles fils, on observe une traînée faiblement sidérophile présentant transversalement une raie avide d'hématoxyline (fig. 10, 5 b, c et d). Cette dernière a été appelée plaque internucléolaire par AIMÉ (1908), qui l'a observée dans des divisions amitotiques chez les grandes cellules de l'organe de Bidder de *Bufo calamita*. On observe, lorsqu'il y a division nucléolaire, l'allongement du noyau et l'apparition d'un étranglement médian. Il y a là toute une série d'aspects que l'on interprète habituellement comme ceux de la division directe (fig. 10, 5 e, f, g et h). Ces amitoses, précédées de division nucléolaire au cours de l'histogénèse du muscle, ont déjà été admises par un certain nombre d'auteurs: MORPURGO (1899) et NAVILLE (1922) en particulier. Parmi les très nombreuses études sur le noyau et les nucléoles, un processus analogue a été fréquemment constaté dans beaucoup d'autres cas.

Je n'ai, par contre, jamais observé de mitoses dans ce syncytium hypertrophique. A sa structure très spéciale que j'ai signalée correspondent peut-être des conditions physico-chimiques ne permettant pas les caryocinèses normales. L'amitose intervenant maintiendrait dans les limites voulues le rapport nucléo-plasmique au cours d'un

accroissement rapide du cytoplasme. Ces noyaux gardent leur grande taille (8 à 10 μ de long, 5 à 6 μ de large). La substance chromatique, relativement abondante au début, que l'on retrouvait parfois en fines trainées d'un nucléole à l'autre dans les aspects précurseurs de divisions directes, disparaît peu à peu. Finalement, le noyau se montre extrêmement clair et vide : on n'y observe plus qu'un ou deux gros nucléoles fortement fuchsinophiles (fig. 10, 5).

La réaction de Feulgen est positive uniquement pour les nucléoles qui rassembleraient donc à ce stade tout l'acide thymonucléique du noyau (pl. III, 7). Or, on sait

FIG. 10. — 1 à 4 : *Nereis pelagica*. Premiers aspects du syncytium aux dépens duquel se formeront les fibres parapodiales hétéronéréidiennes (1). Coalescence des éléments constitutifs du syncytium (2). Apparition du myoplasme sous forme de fines bandes anhistes (3). Différenciation des myofibrilles (4). — 5 : Noyaux du syncytium. Divers aspects de divisions nucléolaires chez *Nereis pelagica* (a, b, c, d) (Helly osmique - Volkonsky). Divers aspects d'amitoses des noyaux du syncytium chez *Nereis pelagica* (e, f, g, h) (Helly osmique - Volkonsky). Nucléoles au contact de la paroi nucléaire au cours de la formation des fibres hétéronéréidiennes parapodiales chez *Nereis irrorata* (i, j, k) (Benoît-Volkonsky). — 6 : *Nereis irrorata* (pré-épitoque mâle). Coupe transversale des fibres hétéronéréidiennes parapodiales : sections myoplasmiques en U, tantôt rayonnantes, tantôt contiguës, tantôt disposées en deux rangées opposées (Helly-Volkonsky).



que la réaction de Feulgen est fournie habituellement par les chromosomes qui sont seuls à renfermer de l'acide thymonucléique. Elle est en général négative dans le suc nucléaire et les nucléoles où l'on décèle l'acide ribonucléique. Toutefois, BAUER (1933) l'a signalée positive chez *Anopheles* et *Stegomyia*, et J. BRACHET (1933) l'a vue également positive pour des nucléoles commençant à se désagréger lors de la maturation chez la Grenouille. Dans le syncytium comme d'ailleurs dans les muscles longitudinaux au cours de la dédifférenciation et de la redifférenciation, l'accroissement de taille du noyau, son aspect clair et vide, l'apparition de volumineux nucléoles, sont les indices de modifications importantes et de transformations chimiques au sein de l'appareil nucléaire. La réaction positive des nucléoles au Feulgen apporte une première précision sur leur nature. Je n'ai pu, en raison des circonstances, préparer la ribonucléase, rechercher la

présence et la localisation de l'acide ribonucléique. Les résultats fournis par cette détection seraient particulièrement intéressants et importants, car CASPERSON et SCHULTZ (1939) ont établi que : la teneur en acide ribonucléique des nucléoles et du cytoplasme est sous la dépendance de la teneur en acide thymonucléique et de la composition chromosomiale du noyau (*loc. cit.*, J. BRACHET, 1944, p. 73).

Lorsque le noyau a acquis cet aspect, qu'il va garder au cours des phénomènes d'histogénèse dont la masse syncytiale est désormais le siège, on peut déceler les premières traces de fibrilles dans le syncytium. Même chez l'*Hétéronereis* achevée, il garde sa grande taille, son ou ses grands nucléoles et sa transparence qui le distinguent sans confusion possible de toutes les autres catégories de noyaux. L'appareil nucléolaire ne persiste pas au centre du noyau : lorsqu'apparaissent les fibrilles et tout au cours de l'histogénèse du muscle au sein du syncytium, il gagne la périphérie. On le voit alors appliqué à la limite de séparation du nucléoplasme et du cytoplasme, ou encore relié à cette surface limitante par un fin tractus chromatique (fig. 10, 5 i, j et k). Ces aspects sont révélés identiques tant par les techniques cytologiques que par la réaction nucléale de Feulgen-Verne. Mais bien qu'un étroit contact entre le nucléole et la membrane nucléaire soit indiscutable à ce stade, je n'ai pas vu sous forme figurée d'émission nucléolaire hors du noyau. La grande taille du nucléole et sa migration vers la membrane nucléaire, au moment où le cytoplasme du syncytium présente d'importants phénomènes d'histogénèse, permettent néanmoins de supposer qu'il joue un rôle dans l'activité d'un tissu en pleine organisation, peut-être même y déverse-t-il une sécrétion non figurée.

L'APPARITION DES FIBRILLES. — Tandis que le sarcoplasme syncytial garde son aspect fluide et homogène, toujours sans chondriome figuré, et que son appareil nucléaire, après les divisions directes, subit l'évolution que je viens de signaler ci-dessus, on voit apparaître les premières traces du myoplasme. Le syncytium montre des entailles qui délimitent des parties lobées contenant parfois un des volumineux noyaux décrits plus haut. Mais, vus transversalement, ces lobes sont coalescents à leur base et ne présentent encore aucune trace d'individualisation totale (fig. 10, 4). Longitudinalement, on observe de longues traînées syncytiales avec, de-ci de-là, un noyau sur le bord. Le myoplasme apparaît sous forme de fines bandes anhistes à peine visibles cheminant dans l'axe des traînées syncytiales, c'est-à-dire d'abord en direction latéro-dorsale à partir de la chaîne nerveuse, ensuite en direction latérale. Elles sont rassemblées par faisceaux, de sorte que l'ensemble ne présente pas un aspect totalement fibrillaire, mais garde son allure syncytiale coupée par des bandes myoplasmiques assez régulièrement espacées (fig. 10, 3). Examiné transversalement, le syncytium que l'on peut désormais considérer comme sarcoplasmique montre le myoplasme sous forme de sections en U. Ce myoplasme est pelliculaire, peu apparent, il achève de fragmenter le syncytium et chaque gouttière myoplasmique en U correspond aux lobes transversaux déjà signalés.

Ces sections ne sont pas isolées, elles sont groupées, tantôt rayonnantes, tantôt alignées côte à côte, jointives par leurs bords latéraux, tantôt enfin opposées ou alternantes par leur base le long et de part et d'autre d'un axe virtuel. Il n'y a, en effet, à la base de ces U myoplasmiques, aucun tissu conjonctif qui pourrait servir de lame axiale à cette dernière disposition (fig. 10, 6). Les colorants électifs du collagène, vert lumière compris, n'y révèlent aucune fibre conjonctive. Ce n'est pas une véritable struc-

ture penniforme avec rachis conjonctif, comme celle que l'on peut parfois observer dans certains muscles d'Annélides.

Ces groupes sont d'importance très variable : d'aucuns, à forme rayonnante, sont formés par la juxtaposition de 2 à 10 sections ; d'autres, constituant des alignements linéaires tous orientés d'un même côté, rassemblent 10 à 25 sections d'U myoplasmiques et ils sont les moins nombreux ; enfin, les plus fréquents, formés de sections disposées de part et d'autre d'un axe fictif, groupent de 8 à 42 sections de fibres (fig. 10, 6). J'ai détaillé l'examen de ces groupements, car ils s'opposent nettement à la structure des muscles obliques néréidiens, et j'ajouterai que la coupe d'un seul muscle oblique parapodial ventral antérieur ne m'a pas révélé moins de 763 sections en U chez une *Nereis irrorata* mâle en pleine période pré-épitoque.

Les capillaires sanguins pénètrent maintenant dans ce syncytium ; il n'est plus, comme à son stade initial, tout d'une venue, mais décomposé en bandes sarcoplasmiques au sein desquelles se sont individualisés des faisceaux de myoplasme anhiste et encore peu colorable. Cet aspect est en somme le premier décrit par CHARRIER (p. 80) chez l'Annélide au stade B. Pour l'expliquer, il lui semble que le myoplasme de la fibre néréidienne s'est simplement aminci. Faute de stades précoces et d'une série suffisante de phénomènes évolutifs, il n'a pu qu'essayer d'interpréter un état en réalité déjà fort avancé dans l'histogénèse des muscles obliques.

LE CHONDRIOME. — C'est à ce moment que se manifeste pour la première fois dans ce muscle un chondriome que nous n'avions pu déceler jusqu'à présent. Il apparaît dans le sarcoplasme sous forme de grains et de très courts bâtonnets, et il est relativement peu dense. Je n'ai pu résoudre la question de son origine. Le syncytium primitif en était exempt ; quand s'individualisent les minces lamelles myoplasmiques, rien n'indique encore dans le sarcoplasme la présence de substances susceptibles d'en fournir les éléments. Faut-il lier son apparition, d'emblée à ce stade, à la taille considérable des nucléoles signalés plus haut et à leur migration à la périphérie nucléaire ? Je ne puis que suggérer cette hypothèse ; les aspects observés ne permettent pas de l'affirmer.

Il y aurait là un phénomène un peu comparable à l'accroissement, la pulvérisation et à la migration vers la membrane nucléaire des nucléoles de l'ovocyte : on estime qu'ils contiendraient des substances pouvant jouer un rôle dans le métabolisme de ce dernier pendant sa période d'accroissement (WILSON, 1928, p. 354). J'ajouterai que cette apparition du chondriome dans la musculature oblique a lieu en même temps que les premiers phénomènes de différenciation des muscles longitudinaux ; on assiste, chez les individus mâles de *Nereis irrorata* et *pelagica*, aux toutes premières phases des divisions de maturation ; chez les femelles, les ovocytes sont loin d'avoir achevé leur période d'accroissement. Les premiers stades de l'histogénèse des muscles obliques sont donc beaucoup plus précoces que les transformations des faisceaux longitudinaux. Mais ce chondriome sarcoplasmique s'enrichit rapidement et bientôt on peut observer des chondriocotes et des plastes (fig. 11, 3). J'ai retrouvé, dans le muscle parapodial ventral antérieur en formation, des aspects identiques à ceux indiqués plus haut pour les muscles longitudinaux. J'ai vu des chondriocotes longs et flexueux allongés dans le sens de la fibre. Le long de ces chondriocotes, des épaisissements granuleux se marquent, tandis que le chondriocote formateur s'estompe peu à peu : ce n'est plus qu'un filament ténu qui persiste quelque temps et disparaît. Les sarcoplastes ainsi

formés sont disposés assez régulièrement, sont alignés par groupes parallèles et souvent légèrement obliques par rapport à l'axe de la fibre. Ils sont de grande taille, certains dépassent 1μ (fig. 11, 2, et pl. I, 3). En coupe transversale, on les voit s'appliquer contre l'U myoplasmique (fig. 11, 1). Comme dans les fibres longitudinales, j'ai observé

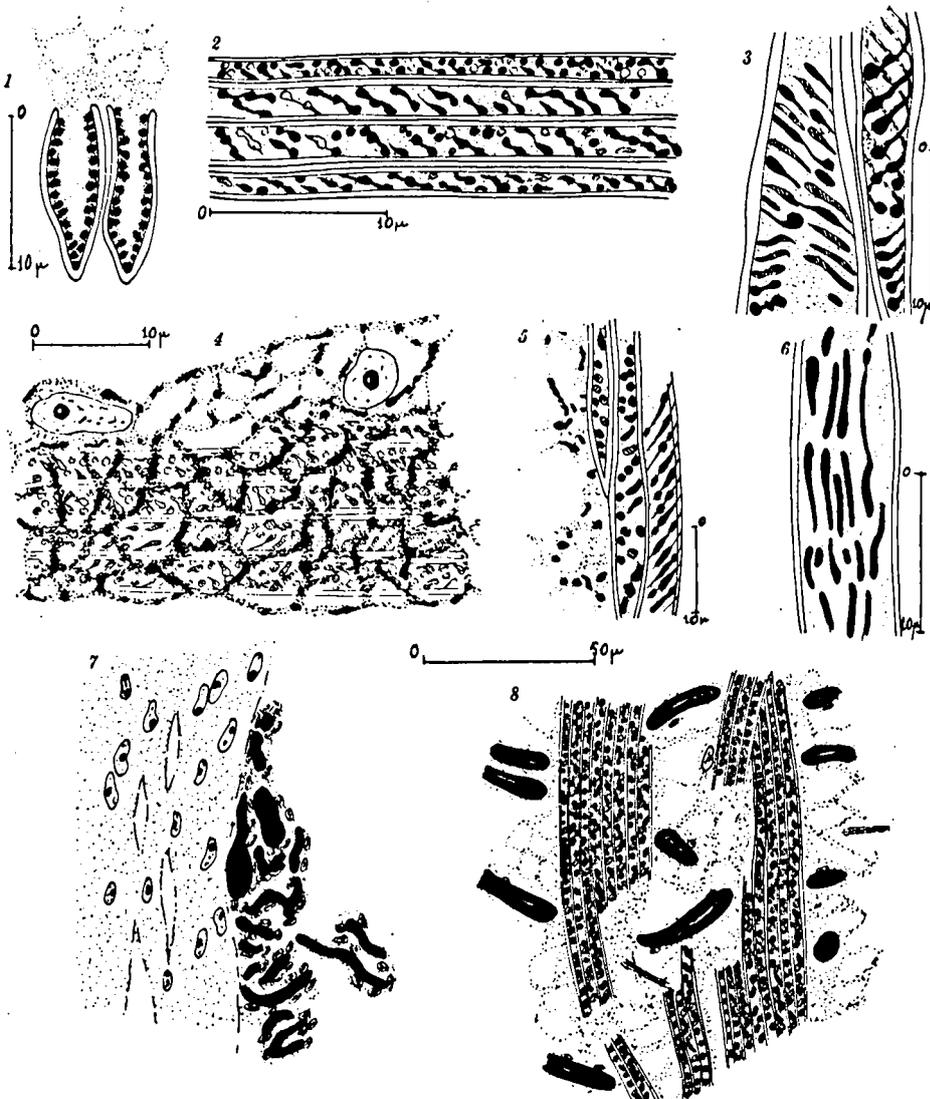


FIG. 11. — 1 à 4: *Nereis pelagica* (pré - épitoque mâle). Coupe transversale des fibres du muscle parapodial ventral antérieur; plastes contre l'écorce myoplasmique (1) (Helly osmiqué-hématoxyline). Coupe longitudinale des fibres hétéronéréidiennes du muscle parapodial; plastes disposés parallèlement (2) (Benoît-Volkonsky). Agencement hélicoïdal des chondriocotes et plastes dans les fibres hétéronéréidiennes du muscle parapodial ventral antérieur (3) (Benoît-Volkonsky). Faisceau de fibres parapodiales hétéronéréidiennes entourées d'un fourreau sarcoplasmique réticulé (4) (Benoît-Volkonsky). — 5: *Nereis longissima* (hétéronereis mâle). Coupe longitudinale des fibres parapodiales hétéronéréidiennes; chondriocotes et plastes au contact des myofibrilles à

l'apparition de celles-ci (Helly-hématoxyline). — 6: *Leptonereis glauca*. Sarcoplastes allongés et épais des fibres parapodiales hétéronéréidiennes (Helly-Volkonsky). — 7: *Nereis irroration*. Réseau vasculaire au contact du syncytium au début de l'épitoque (Helly-hématoxyline). — 8: *Nereis longissima* (hétéronereis mâle). Pénétration de nombreux capillaires dans la musculature parapodiale hétéronéréidienne (Helly osmiqué - Volkonsky).

que cette disposition des sarcoplastes correspondait à une affinité nouvelle du myoplasme pour les colorants cytologiques ou mitochondriaux. C'est à ce moment que l'on observe les myofibrilles colorables au contact des plastes (fig. 11, 3); ceux-ci perdent alors partiellement leur fuchsinophilie et certains d'entre eux sont singulièrement pâlis. Tout

se passe comme si, sur un substratum formé de fibrilles anhistes à peine visibles, se déposait une substance émanant des chondriosomes granuleux. Ces fibres obliques ont désormais acquis leur cytologie hétéronéréidienne avec un myoplasme réduit et un sarcoplasme prépondérant.

Le muscle parapodial ventral antérieur est alors formé par de très nombreuses fibres groupées en faisceaux cylindriques (cas des sections rayonnantes) ou lamellaires (cas des sections en disposition linéaire). Chaque fibre est formée d'une lamelle myoplasmique mince à section transversale en forme d'U, et il y apparaît une fibrillation régulière à $0 \mu 5$ d'intervalle environ. Le sarcoplasme déborde largement de chaque fibre et les sarcoplasmes des fibres voisines sont plus ou moins coalescents et anastomosés. L'examen de coupes suffisamment épaisses contenant ces faisceaux sur une certaine longueur montre nettement leur structure. On y observe, certes, le faisceau de fibres matérialisées par leur mince écorce myoplasmique, mais on y analyse avec une particulière précision le manchon sarcoplasmique formant une véritable gaine aux lamelles musculaires (fig. 11, 4). Au voisinage du point d'insertion, le sarcoplasme disparaît et la fibre ne paraît plus formée que par les deux demi-lames myoplasmiques accolées. L'ensemble garde encore une allure syncytiale. Les noyaux se retrouvent dans l'expansion sarcoplasmique qui s'observe sur la majeure partie de la longueur de chaque fibre : ils ne sont jamais internes, mais toujours franchement latéraux; ils gardent leur grande taille et leur volumineux nucléole acidophile. Quant au chondriome, apparu donc assez tardivement, formé de chondriocontes et de plastes, il est en étroit contact avec le myoplasme au moment où apparaissent les myofibrilles colorables. L'insertion de ce muscle sur les parties latérales et dorsales de la gaine périneurale, et sur laquelle je reviendrai plus loin (I^{re} partie, chap. III), est nettement plus dorsale que celle du parapodial ventral antérieur néréidien.

Déjà, j'avais observé aux stades précoces que la masse syncytiale s'appliquait sur les bords latéro-dorsaux et même dorsaux de l'axe nerveux. Or, c'est au sein de ce syncytium que se forment les fibres; leur insertion à ce niveau n'a donc rien qui puisse surprendre. J'ai noté, en outre, certaines fibres contiguës à leur naissance au faisceau sus-nervien, et d'autres semblant même en émerger (fig. 14, 4 et 5). Je reviendrai sur ces aspects au cours de l'étude des insertions musculaires.

Pour *Nereis longissima*, *Nereis fucata*, *Périnereis cultrifera* disposant d'un matériel beaucoup moins abondant, récolté plus irrégulièrement, certains stades me manquent, en particulier les plus précoces. Toutefois, j'ai retrouvé chez ces trois espèces un identique arrangement de fibres, tantôt rayonnantes, tantôt en rangées linéaires simples ou doubles. Leur sarcoplasme renferme de semblables chondriocontes et plastes appliqués également sur la paroi myoplasmique au moment où les myofibrilles y apparaissent (fig. 11, 5). Les noyaux sont aussi volumineux et clairs, les nucléoles de grande taille, énergiquement fuschsinophiles ou sidérophiles. L'insertion de ce muscle parapodial est également plus dorsale. La différenciation des fibrilles paraît s'opérer de la même façon que chez *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*, et ce parallélisme laisse présumer qu'ici aussi un état syncytial précède la formation des fibres.

Chez *Leptonereis glauca*, je n'ai observé que des *Hétéronereis* mâles recueillies en pêche pélagique. Les muscles parapodiaux ventraux postérieurs étaient restés néréidiens, et j'ai vu des parapodiaux ventraux antérieurs ayant pris un développement considérable. Leur cytologie est sensiblement la même que celle détaillée ci-dessus. Le myo-

plasme y est pelliculaire, le sarcoplasme prépondérant et riche en chondriome, les sarcoplastes y sont plus allongés et il semble que les chondriocotes se soient ici épaissis sur toute leur longueur (fig. 11, 6). Les noyaux sont volumineux : 7 μ de long sur 4 à 5 de large, alors que ceux des mêmes muscles de la région néréidienne font 5 μ en longueur et 2 à 2 1/2 en largeur.

La petite taille de cette espèce rend particulièrement aisée la numération des fibres des faisceaux musculaires, surtout si l'on s'adresse à des coupes sagittales, à peu de distance de la chaîne nerveuse, les faisceaux y sont bien rassemblés. Dans le dernier métamère néréidien, toutes les fibres parapodiales obliques se répartissent en deux groupes de faisceaux musculaires : l'un contenait 80 fibres, l'autre 121 fibres, le tout du type néréidien; au total : 201 fibres. Dans le premier métamère hétéronéréidien, j'ai compté : un groupe de 82 fibres du type néréidien et un volumineux ensemble de 561 fibres du type hétéronéréidien.

Les 82 fibres néréidiennes correspondent au muscle parapodial ventral postérieur resté néréidien, représenté dans le métamère antérieur par 80 fibres. Je n'ai pu vérifier ici l'existence de fibres parapodiales antérieures restées néréidiennes; cela importe peu d'ailleurs. En effet, il semble évident que les 561 fibres hétéronéréidiennes ne proviennent pas de la simple transformation de chacune des fibres du muscle parapodial antérieur de la forme néréidienne, car ce muscle devait compter dans ce segment un nombre très voisin de 121. Ces 561 fibres sont toutes identiques et l'on ne conçoit pas que, parmi elles, il y en eût provenant de fibres néréidiennes transformées, tandis que d'autres seraient néoformées. Il est plus juste d'admettre que le faisceau de fibres néréidiennes antérieures se soit différencié en un syncytium ou que celui-ci se soit constitué *de novo*. En son sein se seraient organisées les quelque 561 fibres nouvelles.

Leptonereis glauca serait le siège au cours de l'épitoquie de phénomènes comparables à ceux observés chez *Nereis irrorata* et *pelagica*. Enfin, particularité importante de *Leptonereis glauca*, les muscles hétéronéréidiens parapodiaux s'insèrent tous au-dessus de la chaîne nerveuse, ceux de droite et de gauche se rejoignent sur la ligne médiane à l'endroit où se détache le mince épithélium cœlomique formant méso au vaisseau ventral. Il n'y a plus trace ici de faisceau musculaire sus-nervien. Tout au plus, dans les petits intervalles entre deux muscles obliques consécutifs, trouve-t-on quelques fibres musculaires au-dessus de la chaîne nerveuse, mais elles ne persistent pas au niveau des fibres hétéronéréidiennes. J'examinerai ce point particulier au chapitre des insertions musculaires.

VASCULARISATION ET INNERVATION. — J'ai montré qu'à l'état syncytial, le futur muscle parapodial hétéronéréidien était en contact étroit avec d'importants pelotons vasculaires nouvellement développés (fig. 11, 7). Au cours de l'histogénèse des fibres parapodiales, les nombreux capillaires qui en émergent pénètrent dans les muscles : on les observe cheminant à peu près perpendiculairement à l'axe des fibres, et leurs plus fines ramifications vont se perdre au niveau du sarcoplasme. Cette vascularisation extrêmement poussée contraste singulièrement avec la pauvreté en vaisseaux sanguins du système musculaire néréidien, et témoigne d'échanges importants en rapport avec l'activité métabolique des nouveaux muscles hétéronéréidiens (fig. 11, 8).

Entre les fibres relativement rectilignes pénètrent également les ramifications nerveuses. Elles sont, elles aussi, perpendiculaires aux fibres musculaires et ont pris un

développement considérable si on les compare à celles des formes néréidiennes. J'ai vu leurs fines ramifications ultimes au niveau du sarcoplasme : les techniques cytologiques employées au cours de ce travail sont toutefois insuffisantes pour préciser la nature de leur contact. A l'aide de techniques appropriées, je me réserve d'étudier leur évolution au cours de l'épitoquie et d'examiner leurs ultimes terminaisons.

Les noyaux des éléments vasculaires et nerveux pénétrant dans le muscle hétéronéréidien ont un aspect fort différent des noyaux musculaires : taille plus petite, chromaticité plus élevée, nucléole de très petite taille lorsqu'il existe; mais, disséminés au niveau de l'important sarcoplasme musculaire, on pourrait croire qu'ils appartiennent à ce dernier. Aussi lorsque CHARRIER estime que les noyaux s'accroissent au début des transformations musculaires pour diminuer ensuite et reprendre leur taille néréidienne à la fin de l'épitoquie, il paraît vraisemblable qu'il ait interprété les noyaux nerveux et vasculaires comme de nature musculaire.

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION. — J'ai montré que le muscle parapodial ventral antérieur de structure hétéronéréidienne se formait à un stade plus précoce que celui envisagé par CHARRIER chez *Nereis fucata*. Cet auteur n'a pas vu l'état syncytial et il lui a semblé, en examinant ce muscle possédant déjà des lames myoplasmiques en U, qu'elles ne pouvaient provenir que de l'amincissement du myoplasme néréidien : il devait alors admettre qu'à chaque fibre néréidienne correspondait une fibre hétéronéréidienne. Quant à l'ampleur prise par le muscle oblique épitoque, il n'en voyait l'explication que dans le développement du sarcoplasme.

Les faits que j'ai rassemblés vont à l'encontre de cette opinion : faute de stades plus précoces, mais probablement très fugaces, je n'ai pu mettre en évidence l'origine du syncytium. En conséquence, il ne m'a pas été possible de prendre parti : soit pour une dédifférenciation totale, et non ménagée comme le pense CHARRIER, d'une portion du muscle parapodial ventral antérieur de la *Nereis*, soit pour une néoformation aux dépens de myoblastes fusionnant d'abord en une masse semi-fluide sans structure.

Mais cette difficulté de rassembler des stades plus précoces peut être surmontée : elle réside surtout dans la quasi impossibilité d'identifier morphologiquement les individus susceptibles de les présenter; aucun indice externe ne signale, en effet, les *Nereis* présentant les toutes premières modifications musculaires.

J'ai pu néanmoins montrer qu'avant toute différenciation fibrillaire, le muscle oblique hétéronéréidien passait par un premier état syncytial. D'autre part, il ne peut être question de dédifférenciation partielle des fibres néréidiennes, chacune pour son propre compte, avec simple amincissement du myoplasme, car le nombre de fibres hétéronéréidiennes est hors de proportion avec celui des fibres néréidiennes préexistantes. Les chiffres que j'ai fournis plus haut, pour *Nereis irrorata* et pour deux métamères voisins de *Leptonereis glauca*, sont suffisamment significatifs.

L'examen des noyaux de ce syncytium m'a montré que, corrélativement à l'augmentation rapide du cytoplasme, on assistait à une croissance marquée de leur taille, puis à des phénomènes de bipartition nucléolaire et enfin à la division directe de ces noyaux. De nombreux auteurs ont déjà observé des phénomènes comparables dans divers tissus, y compris le muscle. J'estime, dans le cas présent, que deux facteurs sont susceptibles de provoquer ces divisions amitotiques : d'abord la rapidité avec laquelle s'effectue l'accroissement de la masse syncytiale, ensuite ses propriétés physico-chimiques. Tout

semble indiquer chez ces noyaux un rôle très important dans le métabolisme du muscle en formation.

Sur l'origine du chondriome, je n'ai pu apporter de précision, mais j'ai noté son apparition. Il se comporte dès lors comme celui des muscles longitudinaux. Je ne reviendrai donc pas sur le problème de la fibrillogénèse qui se présente pour les muscles parapodiaux ventraux antérieurs de la même façon que pour les longitudinaux. Chondriocentes et plastes participent, non morphologiquement, mais vraisemblablement par apport de substances, à l'édification des myofibrilles.

PARAPODIAUX DORSAUX. — Ce sont les faisceaux musculaires signalés plus haut dans la partie anatomique : je rappelle qu'ils prennent naissance sous le tégument latéro-dorsal, au niveau des muscles longitudinaux dorsaux, s'en détachent pour se diriger obliquement vers les parapodes.

Ils s'organisent exactement comme les muscles parapodiaux ventraux que je viens d'examiner. Au stade le plus précoce, qu'il m'ait été donné d'observer, ils sont également sous la forme syncytiale. On retrouve de même, au contact de ce syncytium latéro-dorsal, d'importants amas vasculaires et, dans son voisinage immédiat, du côté parapodial, amibocytes et linocytes richement groupés. Les quelques fibres nérédiennes que l'on observait chez les individus totalement atokes sont désormais disparues. Le nombre élevé de néo-fibres différenciées dans ce syncytium n'a aucun rapport avec la pauvreté du faisceau nérédienn. Les phénomènes sont exactement synchrones de ceux qui affectent le muscle parapodial ventral antérieur : aussi, n'ai-je point de stades plus précoces.

Les mêmes hypothèses sur l'origine de ce syncytium restent valables. Les mêmes conclusions relatives à l'évolution des noyaux, à l'apparition, à la morphologie et au rôle du chondriome, à la différenciation des fibrilles, gardent leur valeur et restent les corollaires d'observations identiques.

Il m'a semblé superflu de retracer à nouveau toute la série des aspects relatifs à la formation de ces muscles parapodiaux dorsaux nérédiens; les figures qui s'y rapportent sont exactement superposables à la figure 10, 1, 2, 3 et 4, relative au muscle parapodial ventral antérieur. Insérés d'autre part sur le bord antérieur des lobes de la rame dorsale du parapode, exactement comme les parapodiaux ventraux antérieurs le sont sur les lobes plus ventraux, il me paraît juste d'admettre qu'à une telle similitude de structure doit correspondre une physiologie de la contraction identique pour ces deux groupes musculaires.

D. — Muscles des lobes parapodiaux.

1° CHEZ LES INDIVIDUS ATOQUES, la musculature des languettes parapodiales est relativement peu développée et il faut surtout avoir recours aux coupes frontales pour l'analyser correctement. On remarque d'abord que le dissépiment n'est pas, sur le côté, exactement à la limite de deux parapodes consécutifs; il va buter sur la face postérieure des languettes, non loin de leur articulation avec le bord latéral du corps (fig. 12, 1).

La face antérieure et la face postérieure des languettes montrent un revêtement musculaire interne de fibres assez largement espacées et formant une seule couche. Elles sont, suivant le niveau horizontal de la coupe, sectionnées obliquement ou transversalement: c'est qu'en effet elles constituent, pour une part, la terminaison des muscles para-

podiaux examinés plus haut : leurs fibres arrivent obliquement, puis se redressent verticalement. Ces fibres sont formées de deux lamelles de myoplasme accolées et, lorsqu'elles sont coupées transversalement, montrent les sections de leurs myofibrilles suivant une disposition qui rappelle assez bien celle des muscles longitudinaux. Certaines d'entre elles se poursuivent vers la cavité du parapode par un épanchement sarcoplasmique relativement important contenant parfois un noyau; je n'en ai jamais vu en position axiale, mais toujours ainsi franchement latéral.

Parmi ces fibres des languettes parapodiales, certaines ne proviennent pas des muscles parapodiaux; ce sont des fibres propres à la languette : elles vont d'un point à un autre du bord et, par leur contraction, en provoquent la torsion, le gauchissement (fig. 12, 2).

Outre ce revêtement, il existe des fibres antéro-postérieures disposées en quelques étroits faisceaux : elles montrent aussi une saillie sarcoplasmique allongée contenant les noyaux : ceux-ci paraissent nombreux et sont relativement grands (8 à 12 μ de long, 2 μ de large). Ils renferment un ou deux gros nucléoles acidophiles.

2° CHEZ LES HÉTÉRONEREIS, il n'y a rien de changé dans la région antérieure où la musculature reste du type atoque. Mais, dans la région hétéronéréidienne, je note un important remaniement et l'identité des aspects est telle chez les espèces examinées que je ne citerai pas l'une plutôt que l'autre.

Les techniques cytologiques révèlent immédiatement qu'il y a lieu de faire deux parts de cette musculature des lobes parapodiaux : la part demeurant néréidienne, la part devenue hétéronéréidienne (fig. 12, 3).

a) Les fibres antéro-postérieures des languettes restent homogènes sans chondriome, la technique de Volkonsky les laisse à peine colorées. Elles ne subissent aucune différenciation même partielle. Mais leur noyau, par sa taille et par la présence de volumineux nucléoles, est similaire à celui des fibres obliques en histogénèse; il ne change pas au cours de l'épitoquie et on le retrouve, sans modifications morphologiques ou cytologiques notables, chez l'Hétéronereis (fig. 12, 4).

Toutes les fibres revêtant la face postérieure des lobes parapodiaux restent également néréidiennes. Les sections de ces fibres sont plus ou moins espacées : ce sont les terminaisons des muscles parapodiaux restés néréidiens, signalés plus haut. J'ai indiqué, ci-dessus, que le dissépiment se terminait vers la base de la face postérieure de la languette parapodiale : les fibres néréidiennes de cette face postérieure se continuent de l'autre côté du dissépiment en direction de la paroi du corps, et on en trouve encore quelques-unes appliquées au tégument latéral au delà de l'articulation de la rame. Toutes ces fibres sont de dimensions diverses, les plus petites sections correspondant à des extrémités de fibres (fig. 12, 5).

Cette musculature restée néréidienne ne m'a jamais montré, au cours de l'épitoquie, aucun indice de différenciation.

b) La face antérieure des lamelles parapodiales offre, par contre, une musculature hétéronéréidienne typique avec un myoplasme mince, un sarcoplasme particulièrement développé et d'une grande richesse en chondriome. Les mêmes fibres s'observent sur la paroi latérale du corps contiguë aux rames et s'y continuent avec les muscles parapodiaux hétéronéréidiens (fig. 12, 3). Ces fibres sont étroitement serrées les unes contre les autres. Leurs lamelles myoplasmiques pelliculaires, mais montrant bien les sections

de myofibrilles, sont perpendiculaires au tégument et étroitement accolées deux à deux (fig. 12, 6).

On pourrait croire que les deux demi-lamelles représentent les deux branches refermées et fusionnées d'un U ou V myoplasmique : la fibre serait alors dépourvue de cavité et se comporterait, quant au myoplasme, comme une quelconque fibre longitudinale néréidienne. Cette interprétation serait erronée. Deux demi-lamelles ainsi accolées appartiennent en réalité à deux fibres voisines. J'indiquerai d'abord que l'on observe, entre ces couples de demi-lamelles, un sarcoplasme se poursuivant assez loin dans la cavité para-

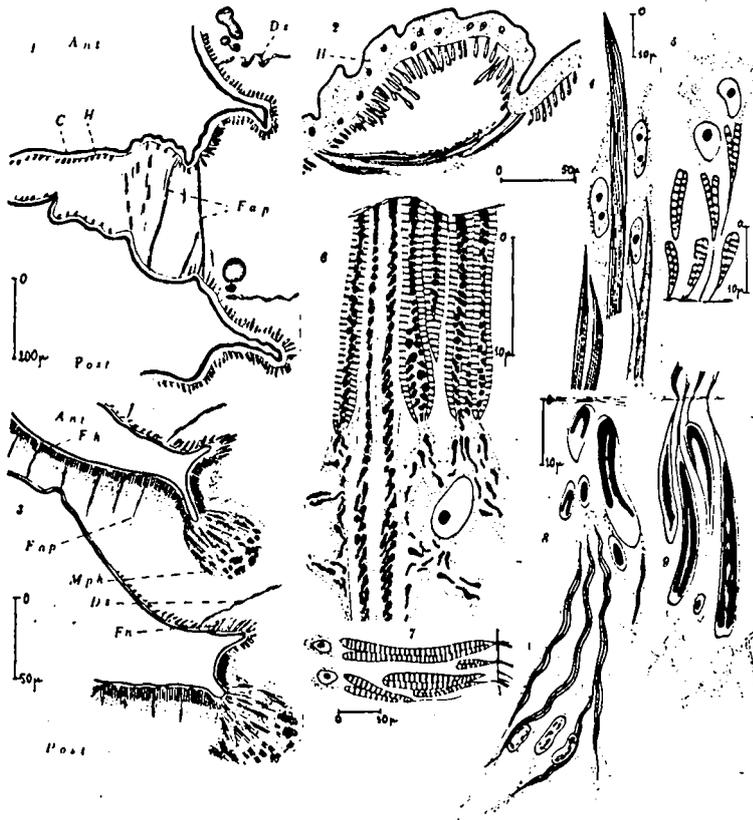


FIG. 12. — 1 : *Nereis longissima* (jeune femelle atoque). Coupe frontale passant par un parapode. — 2 à 5 : *Nereis irrorata* (hétéronereis femelle). Fibres de gauche du parapode (2). Coupe frontale à la base d'un parapode : répartition des fibres hétéronéréidiennes et des fibres demeurées néréidiennes (3). Fibres antéro-postérieures du parapode demeurées néréidiennes (4) (Helly-Volkonsky). Fibres demeurées néréidiennes revêtant la face postérieure du parapode (5) (Helly-Volkonsky). — 6 : *Nereis irrorata* (hétéronereis mâle). Fibres hétéronéréidiennes de la face antérieure du parapode : alignement régulier des plastas au niveau des myofibrilles (Helly-Volkonsky). — 7 à 9 : *Perinereis cultrifera* (pré-épitoke). Fibres aciculaires demeurées néréidiennes (7). Apparition de nouvelles fibres néréidiennes au voisinage des fibres aciculaires (8). Début d'histolyse et de différenciation des fibres aciculaires (9) (Benolt-hématoxyline). — C : cuticule. Ds : dissépiement. Fap : fibres antéro-postérieures. Fh : fibres hétéronéréidiennes. Fn : fibres demeurées hérédiennes. H : hypoderme. Mph : muscle parapodial ventral antérieur hétéronéréidien.

podiale en un réseau bien développé ; un chondriome particulièrement dense charge, dans l'espace interlamellaire, le réticulum sarcoplasmique. Or, deux demi-lamelles accolées ne se prolongent pas l'une par l'autre à leur base, contre le tégument ; du côté de la cavité parapodiale, elles sont parfois divergentes ; enfin, deux demi-lamelles successives appartenant à deux couples voisins se réunissent parfois du côté interne pour former un V serré, étroit et renversé (fig. 12, 6). Il est donc plus juste d'admettre que l'on a affaire soit à un syncytium formé d'un sarcoplasme très développé dans lequel on observe un myoplasme constitué de demi-lamelles indépendantes l'une de l'autre, mais accolées par paires, soit plus vraisemblablement d'éléments myoplasmiques en V, mais dont les demi-lamelles peuvent s'écarter, se séparer et s'accoler à celles des fibres voisines (fig. 12, 6).

La dernière opinion me paraît la plus justifiée ; à son appui, je signalerai que cette

musculature constitue en réalité la terminaison des *fibres parapodiales ventrales antérieures* ou *parapodiales dorsales* (suivant le plan horizontal de la coupe envisagée). Ces dernières ont bien une section en V ou U plus ou moins ouverts et sont accolées côte à côte; mais il s'en faut que toutes aient cette forme rigide, beaucoup sont arrondies et ont la forme d'un arc de courbe, d'autres sont complètement déroulées dans un plan et leur section paraît à peu près rectiligne. C'est, à mon avis, ce processus de déroulement des lames myoplasmiques, porté à son maximum au niveau de leurs extrémités, qui confère aux fibres musculaires des lobes parapodiaux l'aspect très particulier que je viens de signaler.

Toutes ne sont pas les terminaisons des fibres obliques, certaines d'entre elles sont propres à la languette parapodiale, elles vont alors d'un point à un autre du bord antérieur (fig. 12, 2) : leur contraction permettrait un gauchissement de la lame parapodiale; l'étude cinématique des mouvements des rames au cours de la natation permettrait probablement de contrôler des variations de courbure des lamelles parapodiales.

Du côté de la cavité du parapode, les lamelles myoplasmiques sont surmontées d'un épais réseau de sarcoplasme; il est identique à celui des fibres obliques décrites plus haut; il en est la continuation dans le parapode, au même titre que le myoplasme. On pourrait penser que des éléocytes, serrés les uns contre les autres, constituent cette masse largement réticulée: ils offrent parfois un aspect un peu comparable. Cette opinion serait erronée, car les fixations osmiées n'y révèlent pas d'inclusions lipidiques caractéristiques, comme on est accoutumé à les rencontrer dans les éléocytes du liquide coelomique; le chondriome interlamellaire se continue dans ce réticulum où l'on retrouve de longs chondriocotes flexueux et des plastes globuleux (fig. 12, 6).

Enfin, comme pour les fibres obliques hétéronéréidiennes examinées antérieurement, les noyaux ne sont pas intralamellaires, mais on les retrouve dans ce sarcoplasme réticulé; ils présentent les mêmes caractéristiques : faible chromaticité, grande taille, nucléole acidophile.

Je n'ai pas étudié le développement de ces fibres dans les lamelles parapodiales, mais elles apparaissent très tôt et elles sont achevées quand les fibres des muscles obliques hétéronéréidiens le sont. Elles s'organisent à coup sûr en même temps et dans les mêmes conditions que ces dernières dont elles constituent les extrémités.

Enfin je cite, pour mémoire, la présence des fibres hétéronéréidiennes des bulbes sétigères sur lesquelles je reviendrai au prochain paragraphe.

Dans les parapodes de l'*Hétéronereis*, il existe donc : une *musculature nérédienn*e composée des terminaisons des fibres des *muscles obliques restés nérédiens* au cours de l'épitoquie ainsi que des *fibres antéro-postérieures* propres aux lamelles parapodiales, et une *musculature hétéronéréidienne* que l'on trouve sur la seule *face antérieure* du parapode, et qui est en majeure partie la terminaison des *fibres obliques hétéronéréidiennes* examinées précédemment.

E. — Fibres musculaires des acicules et des bulbes sétigères.

Chez les INDIVIDUS ATOQUES, les fibres musculaires des acicules et des bulbes sétigères sont du type nérédienn déjà envisagé maintes fois. Le myoplasme prépondérant est formé de lames accolées; les myofibrilles dans le sens de l'allongement de la fibre,

ont un écartement semblable à celui des autres muscles. Ici, non plus, il n'est pas possible de considérer le noyau comme ayant une position fixe. Parfois, il est axial; mais le plus souvent, sans être parfaitement latéral, il occupe une position marginale et fait plus ou moins hernie avec le sarcoplasme entre les deux demi-lames entr'ouvertes du myoplasme (fig. 12, 7).

Les fibres aciculaires se prolongent par un puissant système de tonofibrilles que l'on observe en particulier dans la gaine de l'acicule : mais j'examinerai plus spécialement ces aspects lors de l'étude des insertions musculaires.

Chez les INDIVIDUS ÉPITOQUES, les muscles de l'acicule gardent leur aspect néridien dans la *région antérieure* non transformée. Il n'y a là aucune apparition nouvelle, ni aucun signe de différenciation. Pour la *région postérieure*, j'examinerai séparément les fibres des muscles aciculaires et celles des bulbes sétigères, les deux catégories se comportant différemment au cours de l'épitoquie.

Chez les espèces déjà citées, les fibres aciculaires ne diffèrent pas beaucoup, à première vue, dans l'*Hétéronereis* de celles observées dans la *Nereis*. Elles sont toutefois un peu plus chromophiles et le noyau y paraît toujours extérieur. Au cours de l'épitoquie, certaines d'entre elles présentent des indices de différenciation : elles sont alors légèrement gonflées, on y observe une fonte partielle du myoplasme et la formation d'amas sarcoplasmiques vésiculeux en leur centre (fig. 12, 9). La fuchsinophilie et la sidérophilie de leur région axiale n'est pas sans rappeler les premiers stades de la différenciation des fibres longitudinales. Mais, ici, le processus n'intéresse que quelques fibres et il ne va pas plus loin. Chez l'*Hétéronereis* mûre, ces aspects ne s'observent plus et toutes les fibres ont repris le faciès néridien; peut-être sont-elles un peu plus chromophiles.

Mais, autour des fibres aciculaires rayonnantes, on observe un tissu lâche et largement développé. G. BOBIN (1944), étudiant la musculature de l'acicule et du bulbe chez *Eulalia viridis*, signale un réseau sarcoplasmique comparable et ajoute : « S'agit-il d'une région particulièrement nucléée du sarcoplasme, ou plus vraisemblablement de la zone génératrice musculaire décrite par A. PRENANT chez plusieurs Annélides, à la base des parapodes, dans son travail sur les muscles des Polychètes ? », et elle conclut : « Sans toutefois l'affirmer, il m'a semblé voir des cellules étirées former des fibres. »

Chez *Périnereis cultrifera*, ce tissu syncytial est extrêmement riche en noyaux dont il est curieux de constater l'étonnante similitude d'aspect avec ceux des fibres en histogénèse : les parapodiales, par exemple (fig. 12, 8). Ils sont également de grande taille, très clairs, renferment un volumineux nucléole. Dans ce tissu, se différencient de fines fibrilles. La musculature de l'acicule se renforce donc au cours de l'épitoquie par l'adjonction d'éléments nouveaux. Les phénomènes de différenciation signalés plus haut sont-ils intervenus pour libérer un sarcoplasme au sein duquel s'organisent de nouvelles fibres ? cela est possible, mais celles-ci sont du *type néridien*. A vrai dire, il ne s'agit pas d'une assise génératrice comme l'entend A. PRENANT, cité par G. BOBIN à propos d'*Eulalia*. A. PRENANT, en effet, considère comme assises génératrices les régions contenant des petites sections musculaires souvent polyédriques, visibles le plus souvent à la périphérie des muscles. Or, ces fines sections sont, comme nous l'avons vu, des extrémités effilées de fibres au voisinage de leur insertion et non des fibres nouvelles (fig. 5, 4, et 8, 1). L'aspect que je signale ci-dessus, et qui est vraisemblablement comparable à celui vu par G. BOBIN, est une véritable différenciation de longues fibrilles au sein d'un

syncytium: elles s'y produisent sans qu'aucun chondriome ne soit décelable, comme se sont d'ailleurs constituées les fibrilles anhistes des fibres parapodiales. Mais, ici, ces nouvelles fibres aciculaires restent du type *néréidien*.

Tandis que, pour l'acicule, on ne constate qu'un simple renforcement de son appareil musculaire néréidien, on observe, par contre, pour les bulbes à soies natatoires de l'*Hétéronereis*, une musculature en tous points comparable à celle des muscles parapodiaux. J'ai retrouvé des fibres à myoplasme mince, à sarcoplasme développé et riche en chondriocentes et plastes. Le bulbe à soies natatoires, formation typiquement épitoque, possède une musculature *hétéronéréidienne*.

F. — La néoformation dorsale.

J'ai rappelé, au cours de l'étude anatomique des faisceaux musculaires, que, chez les individus épitoques, les muscles longitudinaux dorsaux ne se terminaient plus au voisinage de la ligne médiane dorsale, mais se prolongeaient en plongeant verticalement vers le tube digestif. Ils forment chacun une lame terminée par un renflement du côté latéral. Une bande étroite de tissu d'allure conjonctive sépare les deux lames constitutives de ce bourrelet musculaire (fig. 4, 1). Cette *néoformation dorsale hétéronéréidienne* a été décrite chez *Nereis fucata* par CHARRIER, lequel s'exprime ainsi : « Morphologiquement, nous en avons noté les premières phases du développement ; mais, histologiquement, la question est plus difficile à résoudre. Nous n'avons pu en reconnaître les tout premiers stades, suivre la formation des fibres à partir de myoblastes. » Plus loin, il constate, sans apporter de figuration d'ailleurs, que ces fibres « n'existent point d'emblée avec leurs caractères définitifs. Peut-être apparaissent-elles avec le type néréidien?... » Il y aurait un remaniement indiqué par des variations de coloration, puis « édification d'une masse d'abord homogène et chromatique qui se décompose ensuite en lamelles contractiles ».

J'ai étudié cette néoformation dorsale chez : *Nereis fucata*, *Nereis irrorata*, *Nereis longissima*, *Nereis pelagica*, *Périnereis cultrifera* et *Leptonereis glauca*. Chez toutes, elle existe exclusivement dans la région hétéronéréidienne.

Chez *Nereis irrorata*, j'ai pu suivre l'édification de ce bourrelet musculaire dorsal : en aucune manière, mes observations ne rejoignent celles de CHARRIER, ni en ce qui concerne son origine, ni dans son évolution.

A un stade très précoce, alors que les deux muscles longitudinaux dorsaux ne présentent encore que de discrets aspects de différenciation, il apparaît dans chacun d'eux, au sein d'une large zone vers leur bord dorsal, de très nombreuses cellules amiboïdes. Cette portion du muscle longitudinal prend ainsi un aspect inattendu et contraste singulièrement avec les parties latérales. Habituellement, on ne voit, en coupe transversale, dans ces muscles, que des sections de fibres accompagnées de rares noyaux; or, au stade observé, les cellules amiboïdes insinuées entre les fibres confèrent à cette région une richesse nucléaire inaccoutumée et très apparente (fig. 13, 1). D'identiques éléments sont visibles contre l'endothélium coelomique voisin; certains y sont appendus et semblent s'en détacher (fig. 13, 1). Quant au bord de chaque muscle longitudinal dorsal, il n'arrive pas à la ligne médiane, de sorte que le vaisseau dorsal est direc-

tement sous le tégument et la musculature circulaire, dans l'espace libre entre les muscles de droite et de gauche (fig. 1, 1).

Sur des individus un peu plus âgés, chez lesquels la dédifférenciation des muscles longitudinaux commence, j'ai observé dans cet espace libre dorsal un tissu mésenchymateux riche en noyaux. Le vaisseau dorsal n'est plus appendu au tégument, mais se trouve refoulé légèrement, en direction ventrale, par ce tissu nouveau dont les bords vers la cavité du corps sont lobés. L'un des lobes est médian, le vaisseau dorsal lui est appendu; les deux autres lobes sont latéraux et en contact chacun, d'une part avec le lobe médian, d'autre part avec le bord terminal des muscles longitudinaux (fig. 13, 2).

Les éléments constitutifs de ce tissu nouveau offrent une frappante similitude

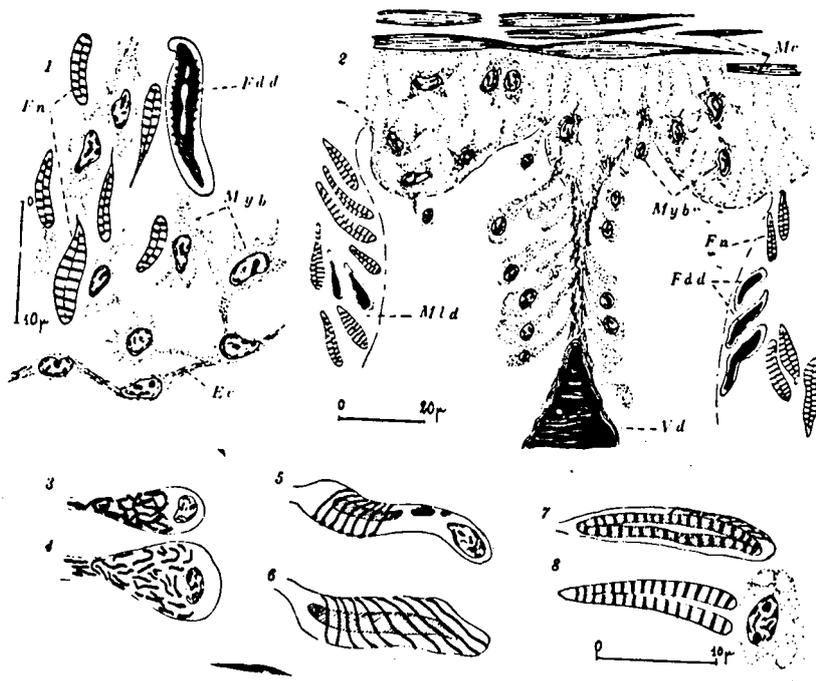


FIG. 13. — 1 à 8 : *Nereis irrorata*. Apparition de cellules amiboïdes au sein du muscle longitudinal dorsal et se détachant de l'épithélium coelomique (1). Formation d'un massif cellulaire trilobé : origine de la néoformation dorsale, myoblastes (2) (Benoît-hématoxyline). Myoblastes de la néoformation dorsale et leur chondriome (3-4) (Benoît-hématoxyline). Stades successifs de la formation des fibres (5-6-7). Fibres néréidiennes définitives de la néoformation dorsale lorsque celle-ci est totalement édifiée (8) (Helly-Volkonsky). — Ec : épithélium coelomique. Fdd : fibres du muscle longitudinal dorsal au début de leur dédifférenciation. Fn : fibres encore néréidiennes. Mc : muscles circulaires. Mld : muscle longitudinal dorsal. Myb : myoblastes. Vd : vaisseau dorsal.

d'aspect avec les cellules insérées entre les fibres musculaires au stade précédent. Il est non moins curieux de constater, que, lorsque les trois lobes sont constitués, la portion musculaire dorsale envisagée précédemment a repris sa physionomie normale et les cellules amiboïdes ne s'y rencontrent plus. Aussi, ai-je présumé qu'elles jouaient un rôle dans la formation de ce massif cellulaire trilobé et qu'elles sont à son origine.

A ses dépens, j'ai vu ensuite s'organiser la néoformation musculaire dorsale. Les cellules de ce tissu nouveau prennent une allure pyriforme et se groupent vers le bas à la limite de séparation des lobes médians et latéraux; les plus inférieures plongent vers la cavité coelomique. Ces cellules pédiculées constituent la première ébauche de deux lames presque contiguës. A leur extrémité se trouve appendu le vaisseau dorsal. Ces éléments amiboïdes sont des myoblastes dont l'évolution conduit aux fibres de la néoformation dorsale.

Dans chaque cellule pendant vers la cavité coelomique, le noyau est à l'extrémité; en arrière, apparaissent dans le cytoplasme mitochondries et courts bâtonnets. Puis,

suivant la plus grande dimension du myoblaste, se matérialisent une ou plusieurs plages homogènes, fortement fuchsinophiles, dont l'importance croît avec l'allongement du myoblaste. On a finalement un long fuseau acidophile entouré d'une mince pellicule cytoplasmique. Un très grand nombre de chondriocotes périphériques grêles et longs entourent alors la jeune fibre; en même temps apparaît une striation dans le fuseau fuchsinophile, tandis que la chromaticité générale du fuseau s'estompe. Le myoplasme se trouve constitué (fig. 13, 3 à 8).

Le processus se poursuit par l'apport de nouveaux éléments provenant du massif cellulaire dorsal et la néoformation s'accroît en profondeur et en épaisseur. Le lobe médian indiqué plus haut se poursuit vers le bas et constitue la mince bande d'aspect conjonctif entre les deux lames musculaires nouvelles. Des néofibres s'organisent aussi dans les lobes latéraux identiques à celles qui en ont émergé. Quand l'histogénèse de l'ensemble est achevée, la néoformation musculaire se raccorde aux bords médians et dorsaux des muscles longitudinaux. J'ai pu alors observer, au voisinage l'une de l'autre, les fibres longitudinales et celles dont je viens de décrire la formation.

Entre temps, les premières ont subi les phénomènes de différenciation que j'ai étudiés précédemment. Elles apparaissent avec un myoplasme réduit à une fine pellicule striée par les sections des myofibrilles; le sarcoplasme riche en chondriome et sarcoplastes déborde largement et on observe de place en place un gros noyau latéral (allant jusqu'à 10 μ) contenant un ou deux volumineux nucléoles acidophiles.

Les nouvelles fibres, par contre, sont quasi néréidiennes. Le myoplasme forme un fuseau avec une ligne médiane à peine marquée; de part et d'autre de cet axe, une fine striation y apparaît perpendiculaire. Le noyau est latéral, tel que je l'ai signalé au cours de l'histogénèse; il ne mesure que 6 μ environ pour sa plus grande dimension; il est loin d'atteindre les 10 μ de ceux des fibres longitudinales hétéronéréidiennes. En outre, il ne présente pas le nucléoplasme clair et optiquement vide que l'on observe dans ces derniers. Les néofibres se présentent donc avec l'aspect classique des *fibres néréidiennes*, mais j'ai toujours vu leur noyau latéral, tandis que, dans les fibres néréidiennes, il apparaissait parfois axial. Quant à la striation, elle est différente: alors que l'intervalle des myofibrilles est voisin de 0 μ 7 chez les fibres néréidiennes, il varie ici entre 0 μ 9 et 1 μ 2, il est sensiblement égal à 1 μ (fig. 13, 8). J'ai examiné ces fibres sur des coupes sagittales, on peut alors les observer sur une grande longueur dans le plan de la coupe: elles s'insèrent sous le tégument et elles plongent obliquement dans la nouvelle formation musculaire qu'elles constituent en s'entrecroisant les unes les autres.

J'ai vainement recherché des traces de différenciation. A aucun moment, ces fibres ne subissent les phénomènes que j'ai relevés pour les fibres longitudinales. L'aspect homogène qu'a décrit CHARRIER chez *Nereis fucata* est, à mon avis, celui qui correspond à l'apparition dans le myoblaste des plages sidérophiles ou fuchsinophiles révélées par les techniques cytologiques. C'est une des phases de leur histogénèse et non un stade de différenciation: il n'est en rien précédé par des fibres déjà formées et dont le sarcoplasme s'hypertrophierait. Sans prétendre généraliser, il y a lieu de relever que les phénomènes d'histogénèse et leurs aspects cytologiques étudiés antérieurement se révèlent comparables, dans chaque catégorie de muscles, chez les diverses espèces étudiées, et il est infiniment probable qu'il en va de même pour la néoformation dorsale. Je présume,

pour ces espèces où elle existe, une histogénèse identique de cette néoformation dorsale. Les fibres n'y apparaissent pas d'emblée avec le caractère néréidien pour se différencier ensuite. Cet aspect n'est que le stade ultime de leur histogénèse.

Je n'ai pas pour les autres espèces, faute d'un matériel suffisamment abondant, rassemblé tous ces stades; néanmoins, j'ai retrouvé, chez *Nereis longissima*, des fibres du type néréidien à noyau latéral et dont le sarcoplasme contient un chondriome peu abondant, formé de mitochondries et de courts bâtonnets, dépourvu de chondriocontes et de sarcoplastes; les fibres des muscles longitudinaux ont des fibrilles espacées de $0 \mu 6$ à $0 \mu 7$ environ; celles de la néoformation dorsale, de 1μ . Chez *Nereis pelagica*, l'intervalle entre les fibrilles est compris entre $0 \mu 5$ et $0 \mu 6$ pour la plupart des muscles, mais il est de $0 \mu 8$ à $0 \mu 9$ pour la néoformation dorsale. Chez *Leptonereis glauca*, j'ai mesuré des intervalles de $0 \mu 5$ à $0 \mu 6$ pour tous les muscles, et $0 \mu 8$ pour la néoformation. Je rappellerai, à propos de cette néoformation dorsale, une suggestion de A. PRENANT. Après avoir constaté que CHARRIER fait dériver la fibre hétéronéréidienne à noyau extérieur de la fibre néréidienne à noyau axial par une série de transformations, il ajoute : « Au lieu de partir de la fibre à type axial de la *Nereis* et d'en faire sortir le noyau et le sarcoplasme pour réaliser la fibre à type latéral de l'*Hétéronereis*, on peut inversement, et peut-être avec plus de raison, considérer comme primitif le type externe, parce qu'il est représenté chez tous les autres Polychètes, et comme secondaire le type axial de la *Nereis* en faisant rentrer le noyau et le sarcoplasme dans l'élément musculaire. » Pour intéressante que soit cette hypothèse à un point de vue comparatif et spéculatif, elle ne semble pas s'accorder avec les faits : il s'en faut, en effet, que toutes les fibres du type néréidien soient à noyau axial; les fibres néréidiennes de la néoformation dorsale, entre autres, ont un noyau toujours latéral.

En définitive, chez *Nereis irrorata* et chez les autres espèces, la néoformation musculaire dorsale des formes épitoques ne comporte que des fibres à myoplasme du type néréidien, mais à fibrillation plus largement espacée, indice probable d'une contractilité différente sur laquelle je reviendrai plus loin (chap. IV, § 1^{er}); leur noyau reste toujours latéral. Elles se différencient à partir de myoblastes rassemblés dans une zone génératrice située sous le tégument, entre les bords médians des muscles longitudinaux dorsaux. Les myoblastes proviennent, très vraisemblablement, de la prolifération active de l'épithélium cœlomique revêtant la face interne des muscles longitudinaux dorsaux, dans la zone médio-dorsale de ces derniers. C'est cette prolifération qui se traduit par l'accumulation d'un important matériel mésenchymateux dans la région correspondante des muscles longitudinaux.

G. — Les fibres paranerviennes.

CHARRIER, observant de chaque côté de la chaîne nerveuse « une plage chromatique en forme de coin », constate que « cette plage est formée d'éléments identiques à ceux des bourrelets des muscles dorsaux », et il ajoute : « Leur nature de néoformation est moins évidente », et il ne lui est pas possible de suivre leur évolution.

J'ai observé chez les formes hétéronéréidiennes de *Nereis fucata*, *Nereis irrorata*, *Nereis longissima*, *Nereis pelagica*, *Périnereis cultrifera*, cette soi-disant néoformation (fig. 14, 1 et 2); elle existe également chez *Leptonereis glauca*, bien que, chez cette espèce, elle soit réduite à quelques fibres.

Ce sont, en réalité, des *fibres restées néréidiennes* au cours de l'épitoquie. Pendant toute la période des phénomènes de dédifférenciation des muscles longitudinaux, ce faisceau de fibres persiste sans subir aucune modification. Je n'ai jamais observé dans cette région le rassemblement de myoblastes, comme celui visible entre les deux muscles longitudinaux dorsaux. Aucun indice de formations nouvelles ne m'est jamais apparu dans cette région, même chez *Nereis irrorata* et chez *Nereis pelagica* dont je possédais une succession relativement complète de formes évolutives. La striation de leur section transversale reste toujours la même au cours de l'épitoquie et elle persiste à l'écartement habituel de l'espèce considérée. Cette série d'observations me semble suffisante pour admettre que ces deux faisceaux triangulaires de fibres ne sont formés que de fibres restées néréidiennes.

Or, à leur contact se détachent les fibres restées néréidiennes de certains muscles obliques. Les faisceaux en question appartiennent-ils aux muscles longitudinaux ventraux ou sont-ils formés par des fibres parapodiales groupées et côtoyant le tégument ventral avant de prendre une direction oblique ? Je ne puis l'affirmer; mais un examen systématique de coupes sériées transversales me permettra, sans doute, de résoudre ultérieurement cette question d'ailleurs secondaire. Si cette plage se sépare, en partie, du muscle longitudinal par une fissure, je crois qu'il faut voir là un artifice de préparation. A la disparité cytologique des deux catégories de fibres néréidiennes et hétéronéréidiennes, correspondent sans aucun doute une physiologie et particulièrement une contractilité dissemblables. Il est fort possible que l'action du liquide fixateur ne soit pas la même sur les fibres néréidiennes de ce faisceau et sur les fibres hétéronéréidiennes des muscles longitudinaux, d'où la fissure qui paraît bien artificielle sur les coupes.

H. — Le faisceau sus-nervien.

Chez *Nereis fucata*, ce muscle a été également examiné par CHARRIER. Il rappelle que, chez les formes néréidiennes, il est d'une grande minceur, formé de fibres petites. Chez l'*Hétéronereis*, il constate qu'elles sont de taille plus grande et analogues à celles des néoformations dorsale et ventrale. Sans avoir trouvé la série des stades évolutifs, il les compare à ces dernières et admet également leur dédifférenciation.

Chez les *Nereis* atoques, ce faisceau sus-nervien ne comporte qu'une seule couche de fibres plus ou moins espacées fort peu nombreuses et de petite taille : ce sont des fibres typiquement néréidiennes (fig. 1, 3).

Chez les *Hétéronereis*, ce muscle est divisé en deux cordons séparés par l'épithélium cœlomique axial formant méso au vaisseau ventral (fig. 14, 1). Il est constitué par de très nombreuses fibres disposées sur une certaine épaisseur et souvent groupées. Elles semblent du type néréidien, mais parfois accompagnées de très peu de sarcoplasme; je n'y ai jamais vu de noyau.

Malgré la dissemblance des deux faisceaux chez la *Nereis* et chez l'*Hétéronereis*, je ne puis admettre qu'il s'agisse d'une néoformation analogue à celle du double repli dorsal, ainsi que l'imagine CHARRIER. Chez *Nereis irrorata* et chez *Nereis pelagica*, dont j'ai suivi de très près l'épitoquie, je n'ai jamais observé le matériel histogénétique susceptible de participer à une telle néoformation dans les mêmes conditions que la dorsale. Bien que ce faisceau soit formé de fibres dont certaines sont plus volumineuses

chez l'*Hétéronereis* que chez la *Nereis*, la striation des sections transversales reste la même; l'écartement des myofibrilles est identique chez la *Nereis* et chez l'*Hétéronereis*.

Enfin, chez *Nereis irrorata*, j'ai compté dans des coupes, pratiquées entre les 25^e et 30^e métamères, 35 fibres chez un individu atoque et 293 chez une *Hétéronereis* mûre; il ne s'agit donc pas de différenciation de chaque fibre pour son propre compte, puisque l'on en observe un nombre au moins huit fois supérieur chez l'individu épitoque. Il ne saurait, non plus, être question dans ces conditions de fibres néreïdiennes ayant persisté.

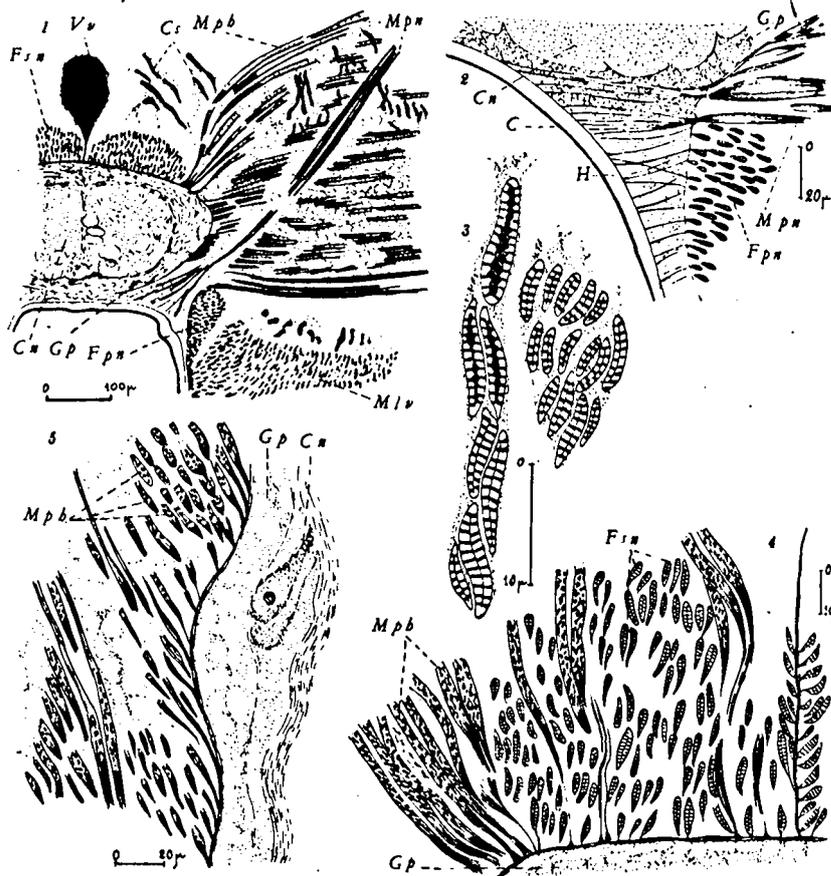


FIG. 14. — 1 : *Nereis longissima* (hétéronereïds mâle). Coupe transversale : détail des divers faisceaux musculaires au voisinage de la chaîne nerveuse, en particulier le muscle parapodial ventral antérieur hétéronereïdien croisé par les fibres néreïdiennes du muscle parapodial ventral postérieur. — 2 à 5 : *Nereis pelagica* (hétéronereïds mâle). Section transversale du faisceau de fibres paranerviennes demeurées néreïdiennes et insertion des fibres demeurées néreïdiennes du muscle parapodial ventral antérieur (2). Faisceaux de fibres du muscle sus-nervien, certaines d'aspect hétéronereïdien (3) (Helly-hématoxyline). Coupe transversale du muscle sus-nervien et insertion des fibres parapodiales hétéronereïdiennes (4) (Helly-osmique - hématoxyline). Coupe sagittale du même faisceau sus-nervien (5) (Benoît-hématoxyline). — C : cuticule. Cn : chaîne nerveuse. Cs : capillaires sanguins. Fpn : fibres para-nerviennes. Fsn :

faisceau sus-nervien. Gp : gaine péri-neurale. Mlv : muscle longitudinal ventral. Mph : muscle parapodial ventral antérieur hétéronereïdien. Mpn : Muscle parapodial ventral postérieur néreïdien. Vv : vaisseau ventral.

Sur l'origine d'un faisceau d'une telle importance, j'ai rassemblé les observations suivantes : j'ai déjà fait remarquer plus haut que le syncytium observé aux stades les plus précoces de la formation du muscle parapodial ventral antérieur allait jusqu'aux bords latéro-dorsaux et même dorsaux de la gaine péri-neurale. Dans ce faisceau sus-nervien de l'*Hétéronereis*, on observe les fibres, non plus isolées comme chez la *Nereis*, mais groupées; souvent on en voit une dizaine côte à côte, en disposition plus ou moins oblique, comme le sont les muscles parapodiaux hétéronereïdiens coupés transversalement (fig. 14, 3). Les coupes transversales montrent des départs de muscles parapodiaux obliques contre ce faisceau sus-nervien et parfois même en son sein (fig. 14, 4).

Quant aux coupes sagittales, elles montrent que les fibres parapodiales hétéronéréidiennes cheminent à ce niveau le long de l'axe nerveux pour s'en détacher ensuite et prendre une direction oblique (fig. 14, 5).

De tels aspects ne laissent aucun doute et le grand nombre de fibres du faisceau sus-nervien est à rapprocher de l'importance du faisceau parapodial hétéronéréidien. Je rappellerai que, dans une coupe sagittale, sensiblement au même niveau que les transversales citées précédemment, un muscle parapodial hétéronéréidien ne m'a pas montré moins de 763 fibres. Que l'on n'en retrouve pas un nombre aussi important au-dessus de la chaîne nerveuse n'a rien de surprenant, car une partie d'entre elles s'insère sur les côtés de la gaine péri-neurale et, parmi celles qui participent au faisceau sus-nervien, d'aucunes, fixées en avant du plan de coupe, ne sont pas visibles. Je n'ai jamais observé de noyaux musculaires dans ce faisceau, les sections de fibres sont uniquement formées de deux lamelles myoplasmiques sans sarcoplasme : ce sont là des aspects habituels de fibres vers leur extrémité.

A cet ensemble d'observations concordantes recueillies chez *Nereis fucata*, *Nereis irrorata*, *Nereis longissima*, *Nereis pelagica*, *Périnereis cultrifera*, il faut ajouter l'aspect qu'offre la même région chez *Leptonereis glauca*. Ainsi que je l'ai déjà signalé (I^e partie, chap. I^e, § 2), le faisceau sus-nervien y est normalement développé dans la région antérieure néréidienne (fig. 1, 2), mais il fait totalement défaut dans la partie transformée. On voit alors la totalité des fibres parapodiales s'insérer presque normalement sur le bord dorsal de la gaine péri-neurale; à la surface de celle-ci, il n'y a plus aucune section transversale de fibres (fig. 15, 1).

Cette série d'observations dissipe toute ambiguïté sur la nature du double et épais cordon sus-nervien des *Nereis* épitoques. Il est constitué, sinon en totalité, au moins pour une très forte proportion, par les extrémités des fibres obliques des *muscles parapodiaux hétéronéréidiens*. On ne l'observe plus lorsque ces fibres quittent perpendiculairement leur lieu d'insertion (cas de *Leptonereis glauca*).

I. — Myogénèse dans un régénérat chez une Hétéronereis.

La régénération et les conditions dans lesquelles elle s'opère ont fait l'objet de très nombreux travaux chez les Annélides et l'on trouvera, en particulier, un historique et une bibliographie de la question dans un mémoire de PFLUGFELDER (1929). Je ne signalerai ici que les aspects relatifs à la formation des fibrilles dans un régénérat postérieur chez un individu épitoque de *Périnereis cultrifera*. La partie régénérée, d'une longueur de 5 mm., comportait 14 segments.

L'épiderme, le tissu nerveux, les lobes parapodiaux, le tube digestif, étaient déjà normalement constitués, soies et acicules étaient formés; seul, le système musculaire semblait en retard dans l'organogénèse des nouveaux segments; toutefois, les muscles circulaires étaient déjà régulièrement développés. J'ai observé deux régions où l'histogénèse battait son plein : 1° Au niveau des dissépiments, on y observait une prolifération abondante de linocytes suivant le processus décrit tout récemment par A. DEHORNE (1946) chez *Glycera*. Ils s'y formaient nombreux et serrés les uns contre les autres, conférant à la cloison cœlomique une épaisseur non accoutumée. 2° Au niveau des muscles longitudinaux dorsaux et ventraux, des myoblastes longs, pédiculés, insérés sur l'épiderme,

dans lequel ils se prolongent jusqu'à la cuticule par un système de tonofibrilles, s'enfonçaient vers la cavité coelomique (fig. 15, 2). Se glissant normalement à l'épiderme, entre les faisceaux de fibres circulaires, ils s'orientaient ensuite en direction longitudinale. Sur coupes longitudinales, on pouvait les observer sur la presque totalité de leur longueur. Le noyau était à leur extrémité profonde: noyau d'assez grande taille ($8 \mu \times 4 \mu$) avec un ou deux gros nucléoles. En arrière, se différenciaient de fines fibrilles sensiblement parallèles dans le sens de l'allongement des myoblastes.

Je n'ai pu délimiter les contours de ces myoblastes coalescents, et l'ensemble avait l'allure d'un syncytium dans lequel il n'était pas possible de séparer les fibres. Aucun chondriome n'était décelable dans de telles formations. Je considère de tels aspects comme correspondant à la formation des fibrilles au sein des myoblastes, celles-ci n'étant pas encore groupées en fibres. Ce serait un stade précurseur de l'organisation de ces dernières. J'ai rapproché ces figures de celles fournies par certains stades de l'histogé-

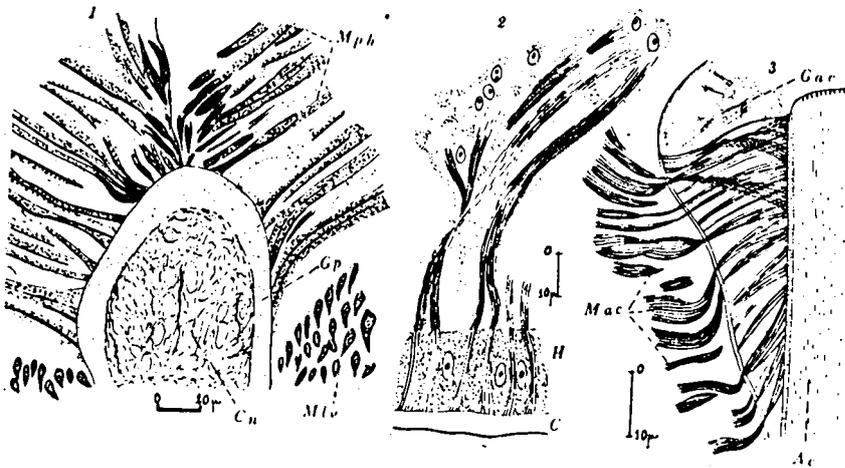


FIG. 15. — 1 : *Leptonereis glauca* (hétéronereis mâle). Coupe transversale : insertion des muscles parapodiaux hétéronéréidiens sur la gaine péri-neurale, disparition du faisceau sus-nervien. — 2 : *Perinereis cultrifera*. Coupe sagittale d'un régénérat : formation de fibres néréidiennes aux dépens de myoblastes syncytiaux fixés à la face interne du tégument (Benoit-hématoxyline). — 3 : *Nereis longissima*. Insertion des fibres aciculaires sur l'acicule : les tonofibrilles de la gaine aciculaire sont constituées par le prolongement des myofibrilles hors de la fibre (Helly-hématoxyline). — Ac : acicule. Cn : chaîne nerveuse. Gac : gaine aciculaire. Gp : gaine péri-neurale. Mac : muscle aciculaire. Mlv : muscle longitudinal ventral. Mph : muscle parapodial ventral antérieur hétéronéréidien.

nère de la néoformation dorsale, toutefois chez ces dernières, un chondriome grêle et filamenteux était décelable.

Lorsque la coupe n'intéresse que la région sous-épidermique et qu'elle est en direction frontale par rapport à ces myoblastes, la structure syncytiale est plus apparente. On voit alors le syncytium parcouru par des myofibrilles non encore agencées en fibres, les noyaux y sont très nombreux, on n'y observe pas davantage de chondriome. Un tel aspect confirme l'opinion exprimée plus haut et permet de présumer qu'il s'agit bien d'un stade précurseur de la formation des fibres. Avant leur individualisation, le myoplasme apparaîtrait d'abord sous forme de fibrilles se différenciant au sein d'un sarcoplasme syncytial en l'absence de tout chondriome figuré. Il est également intéressant de constater que, dans ce régénérat postérieur, les muscles en formation s'acheminent vers le *type néréidien*, alors que, dans les segments antérieurs, les muscles sont hétéronéréidiens. Parmi quelques fibres déjà individualisées, je n'en ai vu aucune qui soit à myoplasme réduit et à sarcoplasme développé avec chondriome abondant. En s'adres-

sant à des régénérats plus évolués, peut-être assisterait-on aux transformations de l'épitoquie étudiées plus haut ? Quoi qu'il en soit, si elles ont lieu, elles sont précédées d'un stade néréidien de la musculature. Dans l'évolution de la fibre, il faudrait considérer ici comme plus primitif le type néréidien, car il précéderait alors le type hétéronéréidien; je rappellerai que A. PRENANT avait formulé une hypothèse inverse déjà discutée à propos de la néoformation dorsale.

Je n'ai pu rassembler de régénérats à divers degrés de leur développement : une série complète permettrait sans doute de mettre en évidence les stades successifs de la myogénèse au cours de la régénération. Je n'ai pu ici qu'en examiner l'un des aspects. En outre, il serait intéressant, par l'étude de formes larvaires et jeunes, de rechercher dans quelles conditions s'effectue la première myogénèse des *Nereis*.

CHAPITRE III

LE PROBLÈME DES INSERTIONS MUSCULAIRES

J'ai déjà fait allusion plus haut aux insertions musculaires, mais c'était, le plus souvent, en indiquant les régions de départ des divers faisceaux de fibres. Toutefois, lors de l'étude des muscles longitudinaux, j'avais observé la continuité qui semblait exister entre les myofibrilles et les tonofibrilles épidermiques, tant au niveau des extrémités des fibres qu'aux emplacements où ces dernières prennent contact avec le tégument (I^{re} partie, chap. II, § A). J'ai vu également de semblables aspects de continuité entre myofibrilles et tonofibrilles au voisinage des acicules et des bulbes sétigères; aussi, ai-je cherché à préciser l'ultime insertion des myofibrilles.

A. — Muscles longitudinaux dorsaux et ventraux.

Les coupes sagittales montrent que les fibres voisines du tégument n'ont pas un bord rectiligne, mais ont leur côté extérieur irrégulièrement dentelé (fig. 5, 5). A ce niveau, certaines myofibrilles ont quitté leur parallélisme si bien marqué dans les portions de fibres rectilignes, pour converger vers le sommet des saillies acuminées; de sorte que là aussi, en raison de la structure bilamellaire de la fibre, on rencontre une striation double oblique. Mais chaque délicat faisceau de myofibrilles émergeant ainsi de la fibre se poursuit jusqu'à la cuticule: leur ensemble constitue dans le tégument l'abondant réseau de tonofibrilles. Celles-ci sont bien connues, ont été de nombreuses fois figurées, maints auteurs ont attiré l'attention sur l'ampleur de leur développement; mais, à ma connaissance, leur liaison avec les myofibrilles n'a pas encore été envisagée chez les *Nereis*. Ces tonofibrilles ne se terminent pas à la cuticule; elles y pénètrent, mais en perdant progressivement leur affinité pour les colorants, d'où la difficulté de leur observation; il n'y a rien de surprenant que ces ultimes terminaisons n'aient pas encore été explicitement décrites.

Sur des coupes transversales, on voit les tonofibrilles se rassembler en faisceaux dans l'épiderme et aborder la cuticule normalement à sa paroi. A ce niveau, chaque

fibrille présente un épaissement sidérophile en forme de grain, de sorte que l'alignement de ces derniers délimite nettement le contact épiderme-cuticule. Puis chaque tonofibrille pénètre dans la cuticule où elle se poursuit à travers toute son épaisseur, mais sa colorabilité diminue progressivement : on les observe encore dans l'exocuticule sur des coupes colorées énergiquement. Il est assez curieux de constater que l'écartement des prolongements fibrillaires dans la cuticule est de $0 \mu 5$, c'est-à-dire le même que celui des myofibrilles. Mais là ne s'arrête pas la structure fine de ces éléments. On observe, régulièrement disposée jusqu'à la surface externe de la cuticule tégumentaire, une striation perpendiculaire à la première et de même amplitude. Tout se passe comme si d'autres fibrilles coupaient les premières rectangulairement ou comme si chaque fibrille émettait, de part et d'autre, à intervalles réguliers, de fines ramifications.

B. — Muscles obliques.

De semblables aspects s'observent dans les zones d'insertion des muscles obliques (pl. I, 6). Chez les formes nécrédiennes, j'ai observé, en continuité avec les myofibrilles, des tonofibrilles se poursuivant dans l'épiderme et s'étalant en éventail jusque sous la chaîne nerveuse.

La même disposition apparaît identique chez les *Hétéronereis* pour les fibres obliques restées nécrédiennes, et témoigne de leur pérennité à travers les remaniements musculaires de l'épitoquie (fig. 14, 1 et 2). Aussi ne semble-t-il guère concevable, comme CHARRIER l'avait supposé, que des fibres musculaires puissent, au cours de l'épitoquie, côtoyer la chaîne nerveuse et « contracter de nouvelles attaches ».

Cette étude précise du mode d'insertion m'a permis, au cours des chapitres précédents, d'indiquer pour chaque muscle son point de départ exact. C'est également cette continuité des myofibrilles et des tonofibrilles qui m'a autorisé à préciser, pour certaines fibres des muscles obliques, leur insertion à un niveau plus ventral que d'autres après les avoir croisées.

C. — Muscles des acicules.

Les muscles des acicules s'appuient sur la limite externe de la gaine aciculaire, comme les longitudinaux ou les obliques sur l'épiderme. Mais la gaine aciculaire est traversée par de puissants faisceaux de tonofibrilles allant s'étaler en éventail sur les parois de l'acicule. Comme pour les muscles précédents, j'ai pu démontrer la continuité entre les myofibrilles et les tonofibrilles (fig. 15, 3). Ces dernières pénètrent-elles profondément dans l'acicule, comme celles des muscles longitudinaux qui traversent l'endo et l'exo-cuticule ? Je ne le pense pas et je n'ai jamais vu, dans l'épaisseur de l'acicule, de fines fibrilles perpendiculaires à son axe. Tout au plus peut-on les suivre dans la mince couche périphérique.

Interprétation et discussion.

La question des insertions musculaires, et plus particulièrement celle des rapports entre la cuticule et les faisceaux musculaires, n'est pas neuve. Je n'en donnerai pas une bibliographie complète que l'on trouvera dans une mise au point de E. KOSRSCHULT (1938):

« Cuticularsehne und Bindgewebssehne. » Chez les Annélides, c'est uniquement sur les liaisons musculaires avec les soies et les dents qu'ont porté quelques rares travaux.

LIEBERMANN (1932), chez *Stylaria lacustris*, ne peut reconnaître « si les éléments fibrillaires de la musculature terminale s'approchent eux-mêmes de la fin des soies », cependant que, par ailleurs, il ajoute : « Les muscles genouillés se dispersent eux-mêmes directement à la soie. » Il s'agit d'un aspect qui n'est autre que celui que j'ai décrit et figuré plus haut (fig. 15, 3) en examinant les terminaisons musculaires au niveau des acicules. Le genou du muscle est au niveau de la gaine de l'acicule et l'éventail de tonofibrilles que j'ai figuré à l'intérieur de la gaine, chez *Nereis longissima*, correspond à la dispersion du muscle au delà du genou chez l'Oligochète *Stylaria lacustris* étudié par LIEBERMANN.

D'autres travaux de SCHEPOTIEFF (1903), SAJOVIC (1907), L. DEHORNE (1916-1918), PFLUGFELDER (1929), n'avaient d'ailleurs pas établi une connection histologique certaine entre le muscle et la soie. Plus récemment, G. BOBIN (1944) a fait allusion aux tonofibrilles dans la gaine de l'acicule, mais n'a pas établi leur liaison avec la musculature.

Les observations ci-dessus relatives à l'acicule m'ont montré qu'il y avait continuité entre les fibrilles musculaires et les tonofibrilles, celles-ci ne sont que les terminaisons de celles-là.

Quant aux rapports de la musculature segmentaire avec la cuticule, la question ne semble pas avoir été abordée. Certaines figures laissent présumer qu'elle a peut-être été soupçonnée par quelques auteurs, mais elles ne sont pas interprétées et je ne pense pas que la preuve ait été fournie. Seule, à ma connaissance, F. LANGDON (1900), étudiant les organes des sens de *Nereis virens*, a coloré au bleu de méthylène des éléments qu'elle qualifie « Anchorings cells ». De leur terminaison périphérique, elle voit un grand nombre de fins tractus s'incrétant dans la couche interne de la cuticule. « Apparemment, les « anchoring cells » servent à la fixation des muscles à la cuticule. » Ce que la zoologiste américaine appelait cellule-ancrage n'est en réalité qu'un faisceau de tonofibrilles empâté par le bleu de méthylène; les prolongements qu'elle figure dans la cuticule sont granuleux, irréguliers et imprécis. Une technique cytologique rigoureuse lui eût permis probablement de préciser la nature exacte de cette formation. Il n'y a pas de cellule en réalité; les noyaux que l'on observe sont ceux de l'épiderme et sont toujours en dehors de tels systèmes fibrillaires; mais il y a bien un dispositif d'ancrage à la cuticule: il est assuré par les myofibrilles elles-mêmes. Celles-ci traversent l'épiderme, s'étalent souvent en éventail — c'est ce qu'on appelle habituellement les tonofibrilles — et pénètrent perpendiculairement dans la cuticule qu'elles traversent. Elles sont équidistantes et à un intervalle identique à celui des myofibrilles dans le muscle.

Quant à la striation qui lui est perpendiculaire, je ne pense pas qu'elle soit due à d'autres fibrilles pénétrant tangentiellement dans la cuticule et se croisant avec les premières. Il s'agit plus vraisemblablement de fines ramifications latérales régulièrement et finement disposées de part et d'autre des fibrilles dont elles proviennent. Il y aurait là une structure sensiblement analogue à celle que l'on observe dans la cuticule des insectes.

Ces diverses observations sur les insertions musculaires au niveau de la cuticule sont assez comparables aux aspects observés chez les Arthropodes. PEREZ (1910), chez les Muscides, montre les tonofibrilles, en continuité avec les myofibrilles, traversant l'hypoderme et constituant dans l'endocuticule un faisceau conique se terminant contre l'exo-

ticule. CASPER (1913), chez la larve de *Dytiscus marginalis*, figure les tonofibrilles en prolongement des myofibrilles traversant l'hypoderme et butant contre l'endocuticule, où il les termine par une granulation.

Chez les *Nereis*, la musculature est donc solidaire de la paroi du corps dans laquelle elle se trouve finement et largement, sinon totalement, insérée. Il y a là une disposition qui rappelle celle des Arthropodes.

Enfin, j'ajouterai que tous ceux qui ont manipulé des *Nereis* vivantes ont toujours été frappés par la rigidité, la consistance dure et les puissantes réactions qu'elles manifestent lorsqu'on les tient entre les doigts. Que la pression du liquide cœlomique y participe, la chose est certaine; mais l'étroite solidarité du tégument et de la puissante musculature, matérialisée par les terminaisons fibrillaires que je viens de décrire, n'est pas une des raisons les moins importantes de leur comportement.

CHAPITRE IV

STRUCTURE DE LA FIBRE HÉTÉRONÉRÉIDIENNE

Les observations cytologiques précédentes conduisent à une vue d'ensemble sur la fibre hétéronéréidienne. Je rappellerai, en confirmant les conclusions des quelques auteurs ayant abordé cette question, que ces fibres sont à sarcoplasme prépondérant, à myoplasme très réduit et à noyau extérieur. Mais j'insisterai sur quelques-uns des résultats signalés plus haut relatifs aux intervalles entre myofibrilles, à la double striation : ils sont de nature à préciser la structure de la partie contractile des fibres; de même, les résultats ayant trait au sarcoplasme me permettent de faire une juste discrimination entre ce qui est musculaire et ce qui est conjonctif.

I. — Les intervalles entre stries.

J'ai indiqué que CHARRIER n'avait pas, à l'unique exception des fibres de la néoformation dorsale, fait allusion à la striation qui apparaît sur les sections transversales des fibres. A. PRENANT (1929) rappelle cet aspect et souligne qu'il est dû aux myofibrilles constitutives de la lamelle: on les voit en lignes d'un parallélisme parfait sur les coupes longitudinales; mais il ne précise pas la grandeur de l'écartement interfibrillaire.

Certains auteurs indiquent une décomposition des stries, vues en coupe transversale, en deux grains et parfois même en quatre. Mais avec CAPPE DE BAILLON (1911), dont les observations sont relatives à l'*Ascaris*, je ne pense pas que ces grains représentent eux-mêmes la section des myofibrilles. En réalité, ils apparaissent lorsque la différenciation est poussée au point de faire disparaître partiellement la coloration de la substance d'origine mitochondriale imprégnant les myofibrilles.

Chez les Nématodes également, on a décrit des stries plus fines alternant avec les précédentes; chez les Annélides, la même observation a été faite par A. PRENANT qui, sans leur donner une signification définitive, ni s'attacher à la fine structure des lamelles, est « disposé à y voir les cloisons sarcoplasmiques interfibrillaires ou intercolumnaires ».

Chez les *Nereis* étudiées, les examens les plus soignés sur des pièces à colorations diversement différenciées ne m'ont pas révélé une telle structure. Lorsque l'on a l'impression de déceler des stries secondaires entre les stries normales, on le fait toujours avec une mise au point différente : elles ne sont pas au même niveau. Il s'agit en réalité uniquement des stries normales que l'on voit d'abord en section dans le plan supérieur de la coupe, puis ensuite dans le plan inférieur : les coupes des fibres ne sont, en effet, qu'exceptionnellement perpendiculaires à l'axe de ces dernières (fig. 16, 1). Certaines sections ne montrent pas une telle dualité de stries, elles correspondent à des coupes de fibres rigoureusement transversales. Aussi m'est-il apparu important de rechercher l'ordre de grandeur de l'intervalle entre les stries, et de relever sa constance ou sa variation suivant les muscles et les espèces examinées.

Je me suis adressé à des exemplaires anesthésiés avant fixation, et j'ai effectué les mesures sur des coupes orientées de manière à présenter les sections transversales des fibres envisagées. L'amplitude de 10 intervalles était chaque fois mesurée à $0 \mu 5$ près. Les chiffres relevés ci-dessous donnent la valeur moyenne de l'intervalle entre myofibrilles avec la précision du $1/10^{\circ}$ de μ . Pour chaque espèce et chaque catégorie de muscle, il a été procédé à de nombreuses mesures. Lorsque les résultats n'étaient pas strictement concordants pour les différentes fibres d'un même muscle, j'ai indiqué les limites entre lesquelles oscillaient les distances interfibrillaires.

Les résultats de ces mesures sont consignés dans le tableau I.

TABLEAU I. — Distances interfibrillaires exprimées en μ .

	Muscle longitudinal ventral	Muscle longitudinal dorsal	Faisceau sus-nervien	Fibres obliques parapodiales	Néoformation dorsale
<i>Nereis fucata</i> :					
atoque	0,55 à 0,65	0,6	0,7		
épitoque	0,5 à 0,6	0,55 à 0,65			0,85 à 1 μ
<i>Nereis irrorata</i> :					
atoque	0,55 à 0,65	0,5 à 0,6		0,5 à 0,6	
épitoque	0,55 à 0,6	0,6	0,5 à 0,6	0,5 à 0,6	1 μ à 1,1
<i>Nereis longissima</i> :					
atoque	0,55 à 0,65	0,5		0,55 à 0,6	
épitoque	0,6	0,5 à 0,6		0,6	0,9 à 1 μ
<i>Nereis pelagica</i> :					
atoque	0,5	0,5 à 0,6	0,55	0,5 à 0,55	
épitoque	0,5	0,5 à 0,6	0,55 à 0,6	0,5 à 0,6	0,8 à 0,9
<i>Périnereis cultrifera</i> :					
atoque	0,5	0,5 à 0,6	0,5	0,7	
épitoque		0,6			0,7
<i>Leptonereis glauca</i> :					
région antérieure	0,5 à 0,6	0,5			
région épitoque	0,5	0,5 à 0,6		0,5 à 0,6	0,8

La confrontation des résultats obtenus pour les divers faisceaux musculaires chez ces six espèces conduit aux conclusions suivantes : 1° Pour un muscle donné, l'intervalle entre fibrilles reste le même au cours de l'épitoque ; 2° Exception faite pour le muscle

longitudinal dorsal néoformé, l'intervalle entre fibrilles est sensiblement le même pour tous les muscles; 3° Le muscle dorsal néoformé a ses fibrilles plus espacées que les autres muscles, néréidiens ou non. Cette augmentation de l'intervalle interfibrillaire, à peine marquée chez *Périnereis cultrifera*, l'est beaucoup plus pour les autres espèces et atteint son maximum chez *Nereis irrorata*.

Dès lors, on pourrait être tenté de faire un rapprochement avec les travaux de BRENNER (1939) qui a confirmé, par un certain nombre de mesures effectuées chez les Arthropodes, la théorie de VON STUDNITZ. Le muscle se contracterait avec une fréquence d'autant plus grande que les possibilités d'échanges entre les éléments isotropes et anisotropes de la fibre seraient plus grandes. Les muscles à striation serrée présenteraient une fréquence de contraction plus rapide.

Toutefois les mesures, rassemblées dans le tableau comparatif ci-dessus, ne doivent pas être considérées en valeur absolue. En effet, bien qu'effectuées sur des animaux préalablement anesthésiés, il est possible que les agents fixateurs aient provoqué une contraction des éléments musculaires. De plus, chez les Néréidiens, les stries que l'on observe sur les coupes transversales des fibres correspondent à l'écartement des myofibrilles et non à une striation qui leur serait propre (cas des fibres d'Arthropodes étudiées par BRENNER). A un écartement plus grand correspond, chez nos *Nereis*, une densité plus faible de myofibrilles par unité de surface de la section. Il est logique dès lors de présumer que les fibres de la néoformation dorsale, à myofibrilles plus espacées, ne se contractent pas de la même façon que les autres : leur contraction étant peut-être moins énergique et moins rapide.

II. -- La double striation.

On observe fréquemment, sur les sections longitudinales des fibres hétéronéréidiennes, une double striation. Les myofibrilles sont disposées à intervalles réguliers en lignes rigoureusement parallèles, ou suivant deux systèmes formant entre eux un angle plus ou moins grand; c'est à ce dernier arrangement que l'on a donné le nom de striation double oblique. Elle a été signalée non seulement chez les Annélides, mais aussi chez les Mollusques pour lesquels elle a fait l'objet de nombreux travaux.

Pour les uns, SCHWALBE (1869) en particulier, elle correspondrait à la structure même de la fibre et serait une structure propre à ce genre de fibres, tout comme le muscle strié des insectes en est une autre. Pour d'autres, cette double striation est bien due aux myofibrilles, mais celles-ci seraient disposées suivant deux systèmes hélicoïdaux se croisant; telle est l'opinion d'ENGELMANN (1881). Enfin, plus récemment, on a pensé que, dans le cas de lames musculaires suffisamment minces, la possibilité d'observer en même temps les myofibrilles des deux faces, myofibrilles disposées en un seul système hélicoïdal, serait responsable de cet aspect; c'est l'interprétation de TURCHINI (1921). C'est aussi celle de MARCEAU (1908) qui croit que l'on peut également en rendre responsables des fibrilles striées occupant des niveaux différents les unes par rapport aux autres. L'opinion de A. PRENANT (1929) se rattache à la conception des myofibrilles des deux faces disposées en un seul système hélicoïdal. Mais, sans s'engager à fond dans la question qu'il considère en dehors de son sujet, il imagine que, lors du déplacement en sens inverse des deux feuillets d'une fibre, les myofibrilles normalement longitudinales deviennent

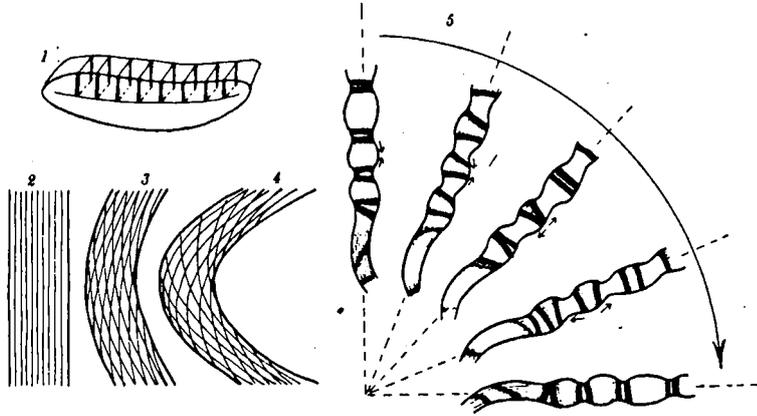
obliques, et que celles de l'une des demi-lamelles s'entrecroisent avec celles de l'autre.

Mes observations confirment cette manière de voir. Une rigoureuse mise au point ne montre jamais, en effet, à très fort grossissement, qu'un seul système de fibrilles parallèles; le déplacement de l'objectif, faible, mais nécessaire pour la vision précise de l'autre système de fibrilles, indique bien que les deux striations entrecroisées n'appartiennent pas à la même face de la fibre.

C'est ainsi que, pour les muscles des lobes parapodiaux, où l'on a affaire à des demi-lamelles accolées au niveau du tégument, la distance séparant les fibrilles mesurées sur coupes transversales est de l'ordre de $0 \mu 5$; la mise au point successive sur les deux systèmes de stries vus en coupe longitudinale se fait par un déplacement de l'objectif inférieur à 1μ ; elle est de l'ordre de grandeur de l'intervalle entre les fibrilles appartenant à deux demi-lamelles contiguës.

J'ai en outre remarqué, sur de long fragments dissociés, une variation de l'angle des deux systèmes fibrillaires allant de pair avec la courbure et la contraction.

FIG. 16. — 1 : Schéma d'une coupe légèrement oblique d'une fibre néréidienne : le plan supérieur montre les sections des myofibrilles, le plan inférieur présente les mêmes sections décalées par rapport aux premières et simulant des stries secondaires. — 2-3-4 : Disposition des myofibrilles dans les fibres rectilignes et dans les fibres ondulées, ces dernières offrant une double striation dont l'angle des stries constitutives est fonction de la courbure de la fibre. — 5 : Schéma des fibres observées entre nicols croisés. Dédoublement des zones d'extinction et leur déplacement dans les parties ondulées à double striation oblique; extinction totale dans les parties non ondulées à striation parallèle.



Les fibres vraiment rectilignes ne présentent que des myofibrilles toutes parallèles (fig. 16, 2). Sur les fibres légèrement ondulées, la double striation apparaît, mais l'angle des deux systèmes est faible; sa valeur est identique à celui formé par les parties rectilignes de la fibre de part et d'autre de l'ondulation (fig. 16, 3). Si la courbure de la fibre s'accroît, l'angle augmente (fig. 16, 4). Enfin, chez les fibres littéralement coudées, chez lesquelles la courbure atteint son maximum, la double striation montre deux systèmes fibrillaires disposés presque à angle droit.

La striation double oblique se manifeste donc uniquement sur des fibres ondulées, et l'angle que font les deux systèmes de stries est d'autant plus grand que la courbure de la fibre est plus accentuée.

III. — L'examen des fibres en lumière polarisée.

L'examen des muscles en lumière polarisée est ancienne. On trouvera, dans l'important mémoire de VLÈS (1912), une bibliographie très complète de la question. Parmi les travaux antérieurs à ceux de VLÈS, il faut surtout signaler ceux d'ENGELMANN (1907), qui

a cherché à établir un rapport entre la contractilité et les propriétés optiques. Ses conclusions sont les suivantes. La contractilité, sous n'importe quelle forme, est liée à la présence de la biréfringence. Il faut rechercher l'origine de la biréfringence dans l'existence de particules biréfringentes uniaxes et contractiles alignées. ENGELMANN invoque des phénomènes de tension pour expliquer la biréfringence des particules. Enfin, il pense que la contraction est due à l'échauffement de cette substance biréfringente.

Mais VLÈS (1912) a apporté des précisions capitales et, parmi les résultats de ses expériences et observations, je relèverai plus spécialement ceux relatifs à la biréfringence vraie et à la dépolarisation. Il a montré en particulier qu'il existait : 1° des éléments dont l'éclairement entre nicols croisés varie avec le rapport des indices et dont la réaction est due exclusivement à la dépolarisation par des substances isotropes : c'est le cas des cils vibratiles, des flagelles, des spermatozoïdes, etc.; 2° des éléments dont l'éclairement entre nicols croisés ne varie pas avec le rapport des indices et dont la réaction est due à la biréfringence vraie de substances anisotropes : c'est le cas des muscles lisses, des disques Q des fibres striées, du spironème de la Vorticelle. Il conclut : « 1° Les organes contractiles forment, au point de vue de leurs réactions optiques, deux classes bien distinctes : les organes du type ciliaire étant dépolarisants, et les éléments du type myoïde étant vraiment biréfringents (en totalité ou en partie). 2° On n'est nullement en droit d'admettre l'existence de substances anisotropes générales à tous les organes contractiles. 3° Dans ces conditions, et contrairement à la théorie d'Engelmann, des liaisons générales entre la contractilité et la biréfringence deviennent problématiques. »

C'est à la lumière de ces données que j'ai cherché à préciser quelques-unes des propriétés optiques des muscles des *Nereis*. J'ai constaté la biréfringence de toutes les fibres musculaires des *Nereis* : fibres longitudinales ou obliques, qu'elles soient néreïdiennes ou hétéronéreïdiennes. Cette biréfringence est la propriété exclusive du myoplasme, le sarcoplasme ne la possède pas.

Comme VLÈS l'a montré, l'éclairement en lumière polarisée ne suffit pas à démontrer l'anisotropie. J'ai donc eu recours aux techniques permettant de faire la discrimination entre la biréfringence vraie et la dépolarisation par une substance isotrope; ce dernier cas est celui qui porte actuellement le nom dans beaucoup d'ouvrages de biréfringence par diffraction. J'ai obtenu les résultats suivants : a) La variation de la teinte avec l'épaisseur s'observe comme pour les fibres striées, première preuve de l'anisotropie. b) La méthode d'immersion m'a montré également que l'éclairement était indépendant de l'indice du milieu extérieur.

J'ai employé les liquides d'immersion suivants :

Eau	Indice 1,33
Alcool éthylique absolu	» 1,34
Glycérine	» 1,46
Huile de ricin	» 1,49
Essence de cèdre	» 1,51
Essence de cèdre + Essence de girofle en parties égales.....	» 1,52
Essence de girofle	» 1,53
Bromure de naphthaline	» 1,66

L'égalité d'indices entre le muscle et le médium a lieu au voisinage de 1,52. Je n'ai observé aucune variation de l'éclairement au moment de l'égalité d'indices de la fibre et du médium d'immersion. Les fibres dans le médium essence de cèdre + essence de

girofle, réalisant l'égalité d'indices, sont aussi éclairées que dans n'importe quel autre médium d'indice supérieur ou inférieur.

Les myofibrilles des muscles des *Nereis* sont donc constituées par une substance anisotrope, et l'éclairement entre nicols croisés est bien dû à une biréfringence vraie et non à un phénomène de dépolarisation, c'est-à-dire de biréfringence par diffraction.

Enfin, il n'est pas sans intérêt de remarquer que l'aspect varie avec la disposition des myofibrilles. Si l'on a affaire à une fibre droite, à myofibrilles parallèles, l'extinction est totale lorsque l'axe de la fibre est dans le plan de polarisation, l'éclairement maximum à 45°; en outre, l'extinction ou l'éclairement ont lieu pour toute la fibre en même temps.

Si l'on s'adresse, par contre, à des fibres ondulées il apparaît une série de bandes éteintes et éclairées (fig. 16, 5, et 17). La rotation de la fibre montre le dédoublement des



FIG. 17.

Nereis irrorata (atoque). Fibres musculaires néréidiennes examinées entre nicols croisés. Dédoublement des bandes d'extinction au niveau des portions de fibres ondulées et à myofibrilles croisées; extinction totale, puis éclairement total des portions de fibres droites à myofibrilles parallèles. (× 112.)



surfaces éteintes, le déplacement inverse des bandes sombres dédoublées, puis la reconstitution par fusion d'une plage d'extinction unique aux dépens des deux précédentes. Cet aspect curieux, qui s'observe en lumière parallèle, n'a rien à voir avec les isogyres en branches d'hyperboles que peuvent révéler les examens en lumière convergente. La seule explication possible, à mon sens, est à rechercher dans l'orientation différente des myofibrilles des deux demi-lamelles accolées et superposées lorsque l'on examine des fibres disposées longitudinalement.

J'ai indiqué plus haut que, sur les fibres ondulées, s'observe la double striation et que, d'autre part, l'angle formé par les myofibrilles des deux demi-lamelles est d'autant plus grand que la courbure de la fibre est plus accentuée. Or, la disposition signalée ci-dessus est particulièrement nette dans les régions où la fibre est fortement ondulée, et l'espace entre les bandes éclairées et entre les bandes sombres est d'autant plus petit que les ondulations de la fibre sont plus serrées. Le dédoublement des surfaces éclairées ou sombres (suivant l'orientation de la fibre par rapport aux nicols) correspond aux deux systèmes de fibres obliques accolées, l'une pour la demi-lamelle inférieure, l'autre pour la supérieure de la préparation.

L'étude de ce muscle en lumière polarisée apporte donc indirectement un argument nouveau sur la double striation oblique. Elle montre que celle-ci est bien due à des myofibrilles parallèles dans chaque demi-lamelle, mais celles de l'une sont orientées différemment de celles de l'autre.

IV. — Double striation et contraction.

Que les myofibrilles soient parallèles dans les fibres droites, obliques dans celles ondulées, ne fait aucun doute. Mais l'ondulation correspond à un raccourcissement de la fibre et toute fibre ondulée est une fibre contractée. Or, les mêmes aspects s'observent aussi bien sur des *Nereis* plongées directement dans le fixateur que sur celles anesthésiées au préalable : ils sont identiques, que la contraction soit naturelle (cas des *Nereis* anesthésiées) ou artificielle et brutale (cas des *Nereis* plongées directement dans le fixateur).

Les myofibrilles elles-mêmes se raccourcissent-elles ? Cela est possible, mais il me semble difficile d'infirmer ou de confirmer une telle hypothèse.

Il me paraît, par contre, démontré par tout ce qui précède que la contraction des fibres se traduit par une torsion des myofibrilles, comme le sont les brins d'un cordage : une telle torsion entraîne une disposition hélicoïdale des éléments fibrillaires constitutifs et un raccourcissement de la longueur totale. Plus la torsion est accentuée, plus la diminution de longueur est importante et la contraction énergique.

En définitive, les fibres musculaires des *Nereis* se contractent par torsion de leurs myofibrilles et la double striation oblique n'est que la manifestation de la contraction ; plus celle-ci est importante, plus grand est l'angle entre les fibrilles constitutives des deux demi-lamelles.

V. — Importance du sarcoplasme.

J'ai montré l'existence d'un tissu conjonctif formant une lame limitante externe aux muscles longitudinaux et constituant l'axe du double repli des longitudinaux ventraux. Chez les espèces possédant certains muscles à disposition penniforme, il existe d'autres cloisons radiaires sensiblement perpendiculaires aux premières. Nombreux sont les auteurs ayant fait allusion à cette charpente conjonctive des muscles longitudinaux des Annélides.

A. PRENANT (1929) ne se contente pas de ces éléments fixes, mais il classe dans le tissu conjonctif tous les éléments libres plus ou moins agglomérés que l'on trouve dans la cavité coelomique et qui s'insinuent entre les fibres musculaires. Il tient pour éléments du conjonctif les amibocytes, linocytes et éléocytes ; il lie leur prolifération intense au cours de l'épitoquie aux phénomènes d'histolyse musculaire. Mais, en critiquant le mémoire de CHARRIER (1921), il reproche à ce dernier de n'avoir utilisé ni réactions électives du tissu conjonctif, ni réactifs osmiques : « Chacune des mailles de son réseau sarcoplasmique lui serait apparue comme un éléocyte typique », et, plus loin, il ajoute : « Si le muscle prend un développement considérable c'est parce que, de nu et de sec que le tissu conjonctif était chez la *Nereis*, ce tissu se complique et se gorge, à la maturité sexuelle, d'éléments leucocytaires de toutes sortes. »

J'admets l'assimilation à du tissu conjonctif des éléments libres, bien que les éléocytes constituent des cellules très particulières par leurs propriétés de néphrophagocytes, de cellules à réserves graisseuses et aussi, comme nous le verrons plus loin (chap. VI), de cellules à réserves glucidiques. Mais le réseau sarcoplasmique existe indiscutablement. Il faut toutefois établir, à cet égard, une distinction entre les muscles longitudinaux et les muscles obliques.

Pour les premiers, le tissu conjonctif de soutien reste chez les *Hétéronereis* ce qu'il était chez les *Nereis*; le volume total du muscle reste pratiquement inchangé et peu d'éléments libres s'insinuent entre les fibres. Le sarcoplasme déborde légèrement des fibres et, s'il prend alors une allure réticulée, aucune confusion n'est possible avec les éléocytes en particulier : on voit rarement ceux-ci insinués entre les fibres et ils sont aisément reconnaissables par leurs inclusions osmio-réductrices.

Par contre, les muscles obliques prennent un développement considérable et, comme je l'ai montré précédemment, ils se présentent chez les *Hétéronereis* sous forme d'un syncytium réticulé dans lequel on trouve les fibrilles. Or, le développement n'est pas dû à l'introduction d'éléments leucocytaires. Il y a eu un foisonnement du sarcoplasme et des noyaux au cours de leur histogénèse, et il s'est formé un nombre de fibres hétéronéréidiennes hors de proportion avec celui que révèlent les individus atoniques.

Que les éléments leucocytaires s'insinuent entre les faisceaux de fibres, cela est exact; mais la part qu'ils prennent à l'hypertrophie des muscles obliques est extrêmement faible. Quant au réticulum cytoplasmique observé contre les myofibrilles obliques, aussi bien dans les segments qu'au niveau des terminaisons musculaires dans les lobes parapodiaux, il est indiscutablement de nature sarcoplasmique. Il ne recèle pas les gouttelettes graisseuses osmio-réductrices que l'on trouve dans les éléocytes. Il est en continuité avec le sarcoplasme compris entre chaque demi-lamelle du V myoplasmique. Il présente un chondriome comparable à celui du sarcoplasme juxta-fibrillaire (fig. 7, 11; fig. 12, 6, et pl. I, 2, 3, 4 et 5). Comme je le montrerai plus loin (chap. VI), le glycogène y affecte le même aspect. J'ajouterai, au surplus, que chez les individus épitoques les éléocytes, toujours abondants, sont assez fréquemment chargés de sarcolytes à divers stades de digestion, alors que rien de tel ne s'observe dans l'important réticulum formant en quelque sorte manchon à chaque faisceau de fibres.

Enfin examiné en long, sur des coupes suffisamment épaisses, un faisceau de fibres se présente à l'observation sous une forme qui ne laisse aucun doute sur la nature du réseau en question (fig. 11, 4). Le sarcoplasme forme, en effet, une véritable enveloppe autour du faisceau de fibres et en épouse régulièrement la forme. Il n'y a aucune irrégularité dans le contour, ce qui ne manquerait pas de se produire si l'on avait affaire à des éléocytes plus ou moins régulièrement empilés autour des fibres musculaires. Par ses mailles irrégulières et garnies d'un chondriome caractéristique, sur lequel j'ai déjà maintes fois insisté, cet épais cordon cytoplasmique n'offre aucun aspect susceptible de l'apparenter à un agrégat d'éléocytes.

En définitive, les muscles obliques sont constitués par des faisceaux de fibres : chaque faisceau est lui-même formé par un certain nombre de fibres myoplasmiques associées et entourées d'un épais réseau sarcoplasmique. Une telle contexture des muscles hétéronéréidiens, dans laquelle le sarcoplasme prend une place importante, a d'ailleurs été exprimée antérieurement, au cours de l'étude cytologique de leur formation.

VI. — La structure d'ensemble des fibres.

J'ai précisé antérieurement le mode d'insertion des fibres musculaires, les rapports des myofibrilles avec la cuticule tant à l'extrémité des fibres que dans leur portion voisine du tégument, ainsi que les anastomoses fréquentes que l'on rencontre entre fibres d'un même muscle. On sait qu'en raison de cette structure, il n'est pas possible de dissocier des fibres entières.

Bien que l'examen des sections transversales laisserait supposer que les fibres musculaires des *Nereis* se comportent comme des fibres cellulaires indépendantes, je ne puis adopter cette opinion, sur laquelle quelques réserves s'imposent. Je considère, plus volontiers, que ces muscles sont formés par un réseau contractile dans lequel les myofibrilles associées en longs faisceaux lamellaires plats et doubles constituent les fibres (fig. 5, 6; fig. 10, 6, et fig. 11, 4); ces myofibrilles constitutives n'appartiennent pas en propre et exclusivement à chaque fibre, elles participent par le jeu des anastomoses à la contexture des fibres voisines. L'effilement et la réduction de calibre des fibres au voisinage de leurs extrémités sont dus à la diminution du nombre des myofibrilles, elles quittent progressivement la fibre pour participer à de nombreuses insertions tégumentaires (fig. 5, 4, 5 et 7). D'autre part, bien que les noyaux soient rares, on ne peut prouver l'existence d'un seul par faisceau fibrillaire. Cette incertitude jointe à une grande variabilité dans leur position par rapport au myoplasme, ne permet pas, non plus, de considérer les fibres musculaires des *Nereis* et des *Hétéronereis* comme des éléments cellulaires distincts.

CHAPITRE V

LA SARCOLYSE, LES SARCOLYTES, LEUR PHAGOCYTOSE

Outre les fibres persistant à l'état néréidien au cours de l'épitoque, outre celles présentant les phénomènes de différenciation que j'ai précisés plus haut, il en existe qui sont le siège de phénomènes d'histolyse sans réédification ultérieure.

J'ai déjà, à plusieurs reprises, fait allusion aux sarcolytes. J'y reviens plus spécialement, car la question des sarcolytes et de leur phagocytose a suscité de très nombreux travaux. A. PRENANT (1929), dans son important mémoire sur le muscle des Annélides, a donné un aperçu très complet des opinions des divers auteurs relatives aux sarcolytes et à la sarcolyse chez divers groupes de Vertébrés et d'Invertébrés. Je ne retracerai donc pas l'historique de la question et je me bornerai uniquement à analyser les travaux récents relatifs aux Annélides et aux Néréidiens en particulier.

A. DEHORNE (1922) a étudié les processus de destruction musculaire chez plusieurs espèces de Néréidiens à maturité; il constate dans le cœlome des fuseaux de nature musculaire, et pense qu'il y a eu un morcellement précoce de fibres musculaires. Les éléocytes à cristoïdes signalés par ROMIEU (1921) seraient des éléocytes contenant des fuseaux myolytiques. Chez *Lipobranchus intermedius*, il signale des phénomènes analogues (1922) et montre que les muscles sont, parmi les organes différenciés, ceux qui

sont les moins résistants. Chez *Hediste diversicolor* (1922), réputée sans épitoquie, il constate également « la destruction et la phagocytose de fibres musculaires, et les sarcolytes des fibres longitudinales prennent l'aspect de fuseaux striés à l'intérieur des myophages ». ROMIEU a admis, par la suite, que les enclaves cristalloïdes des éléocytes étaient bien des débris musculaires.

A. PRENANT pense que l'histolyse musculaire existe chez certaines catégories de Polychètes (Néréidiens, Serpuliens, Sabelliens et Eunicien); mais, constatant en même temps le développement du tissu conjonctif, il y voit une relation de cause à effet. Puis, examinant le travail de CHARRIER, il rappelle que cet auteur ne fait pas expressément mention de phénomènes d'histolyse musculaire, de dégénérescence, de sarcolyse, moins encore de phagocytose, qu'il ne tient pas compte du tissu conjonctif et qu'enfin, si la dédifférenciation est admissible, les modalités proposées par CHARRIER le semblent moins. A. PRENANT est d'accord pour reconnaître chez les Serpuliens, comme A. DEHORNE chez les Néréidiens, l'existence de phénomènes de destruction musculaire aboutissant à la formation de corps en fuseau ou sarcolytes anucléés, et ce, sans l'intervention de leucocytes. Mais, se basant particulièrement sur ses observations chez *Serpula*, il reste sceptique quant à la phagocytose qu'il considère comme un phénomène exceptionnel et sans importance. Il ne trouve pas d'histolyse dans les muscles annulaires qu'il considère comme dissemblables des muscles longitudinaux. Son opinion sur les Néréidiens est surtout fondée sur l'observation de *Périnereis cultrifera* : il y décrit et figure des fragments musculaires creusés de lacunes et assiégés en quelque sorte par des cellules étrangères. En définitive, il y aurait pour A. PRENANT lyocytose et non digestion intra-cellulaire après phagocytose véritable.

Chez des exemplaires sub-épitoques et épitoques de *Nereis pelagica*, A. DEHORNE et R. DEFRETIN (1933) ont, par la suite, montré et figuré l'histolyse des fibres annulaires, la formation de sarcolytes amphioxes sans intervention phagocytaire. Ces sarcolytes, par leur forme et leur consistance, glissent hors de leur lieu de production et gagnent le cœlome. Ces mêmes auteurs (1933) ont observé et figuré, chez *Hétéronereis pelagica*, la phagocytose des sarcolytes par des néphrophagocytes encore fixés sur les vaisseaux sanguins. Ces néphrophagocytes accrus, accumulant de la graisse, se détachent et deviennent des éléocytes libres encore capables d'ingérer à l'occasion un sarcolyte flottant. On peut, dans les vacuoles digestives, suivre les phases successives de la myolyse. L'histolyse des fibres annulaires et la phagocytose des sarcolytes se trouvaient démontrées chez une *Hétéronereis*, contrairement au scepticisme qui avait été manifesté à leur égard.

Au cours de mes recherches cytologiques sur les transformations des muscles pendant l'épitoquie, j'ai pu rassembler, pour les six espèces que j'ai examinées, un certain nombre d'observations qui confirment en tous points celles résumées ci-dessus chez *Nereis pelagica*. J'en citerai les plus marquantes ou celles susceptibles d'apporter des preuves nouvelles.

A. — La sarcolyse, les sarcolytes amphioxes.

J'ai précédemment montré, en étudiant les muscles circulaires des formes épitoques, que la cavité canaliforme contenant ces muscles n'était plus, comme chez les formes atoques, remplie de sections de fibres circulaires (fig. 8, 6). Cet aspect est particulièrement net sur les coupes sagittales. Les fibres musculaires qui persistent occupent à

peine le tiers de l'espace qu'elles emplissaient chez les *Nereis* immatures. Elles sont toujours du côté interne; mais la partie libérée par le départ des fibres histolysées, les plus externes, n'est pas libre : elle est bourrée d'amibocytes et de linocytes. Les mêmes coupes montrent que la cavité contenant les muscles circulaires est oblique par rapport au plan vertical dorso-ventral de la *Nereis*. Cette précision n'est pas sans intérêt : elle permet de comprendre pourquoi certaines coupes transversales passant par les faisceaux musculaires persistants peuvent laisser croire qu'il n'y a aucune histolyse de la musculature circulaire, tandis que d'autres, intéressant la région sarcolysée et riches en linocytes, permettent de supposer une disparition totale de la musculature annulaire. Ce dernier cas est celui de la figure 2 de A. DEHORNE et R. DEFRETIN (1933). Ainsi pourraient s'expliquer des divergences de vues quant à l'histolyse des muscles circulaires. J'ai retrouvé, dans ces mêmes coupes sagittales, les débris pigmentaires signalés par les auteurs ci-dessus.

La sarcolyse de la musculature annulaire ne peut faire aucun doute, mais elle est partielle et non totale, même chez les *Hétéronereis* mûres effectuant leur danse nuptiale, on retrouve encore des faisceaux circulaires.

Parmi les arguments de A. PRENANT à l'encontre de l'histolyse musculaire dans les muscles annulaires, je relèverai « la différence qui sépare à cet égard les muscles longitudinaux des muscles annulaires par la constitution dissemblable de ces deux sortes de muscles ». Il considère, en effet (p. 62), « la musculature longitudinale, la seule dont la substance myoplasmique et contractile soit individualisée sous forme de lamelles musculaires ». Plus loin, il ajoute : « La couche musculaire annulaire, composée de véritables cellules musculaires, échappe à la sarcolyse et n'aurait pu fournir d'ailleurs, si elle en avait été frappée, que des sarcolytes nucléés. »

Or, j'ai montré que la structure cytologique des fibres circulaires des *Nereis* examinées était très comparable à celle des muscles longitudinaux. La confrontation des coupes longitudinales et transversales des unes et des autres ne laisse aucun doute à cet égard.

Sur coupes sagittales, les fibres circulaires coupées transversalement se présentent aussi comme formées de deux demi-lamelles accolées, laissant entre elles une cavité virtuelle représentée par une simple ligne ; de part et d'autre, une fine striation matérialise les sections des myofibrilles à un écartement sensiblement le même que celui des myofibrilles des muscles longitudinaux (fig. 8, 6).

Quant au noyau, il occupe une position extrêmement variable: tantôt axial, tantôt marginal ou latéral chez les fibres longitudinales, le plus souvent marginal chez les circulaires. Cette grande variabilité de la position du noyau semble montrer que celle-ci ne doit pas avoir grande importance; c'est aussi l'avis de A. PRENANT. Il faut seulement tenir compte qu'à l'épitoquie tous passent en position latérale.

En définitive, un examen très précis des muscles circulaires ne révèle aucune différence essentielle de structure avec les muscles longitudinaux: ils ne constituent pas plus que ces derniers de véritables cellules musculaires. Comme, par ailleurs, les noyaux y sont aussi rares que dans les fibres longitudinales, on ne voit pas pourquoi leur tronçonnement devrait conduire à des sarcolytes nucléés, comme le croit A. PRENANT.

Est-ce à dire que les sarcolytes proviendraient uniquement des fibres circulaires ? Je ne le pense pas. En effet, j'ai vu parfois des fibres longitudinales présentant en long un aspect moniliforme, prélude probable d'un tronçonnement (fig. 18, 2) et qui précéderait

le stade figuré par A. DEHORNE et R. DEFRETIN (1933) pour les muscles circulaires, et décrit antérieurement par A. DEHORNE (1922). Les fibres longitudinales gonflées et amphophiles, puis fuchsinophiles, observées au cours de la dédifférenciation des muscles longitudinaux, ne participent pas à cette sarcolyse. Nous avons vu que leurs fibrilles disparaissent, tandis que les sarcolytes montrent toujours des fibrilles avant leur digestion dans les éléocytes.

B. — La lyocytose.

Parmi les nombreuses *Nereis* que j'ai examinées au cours des phases de l'épitoquie, j'ai toujours rencontré des sarcolytes libres dans le cœlome ou ingérés par des éléocytes. C'est un mode que l'on est en droit de considérer comme normal.

J'ai, par contre, rencontré une seule fois, chez *Nereis longissima*, un aspect à rapprocher de ceux que A. PRENANT a décrit chez *Périnereis cultrifera* sous forme de lamelles plus ou moins rongées.

Cet exemplaire de *Nereis longissima* était aux premiers stades de dédifférenciation de la musculature longitudinale. Dans les muscles dorsaux, un certain nombre de fibres situées vers la cavité cœlomique étaient fortement gonflées et, si leur extrémité effilée semblait intacte, leur bord opposé se décomposait en sphérules de tailles variées que l'on voyait libres dans le cœlome à proximité. Il s'agissait d'une désagrégation de leur cytoplasme gonflé, mais de structure compacte. Quant au myoplasme encore intact, il montrait nettement la section des myofibrilles, apportant la preuve que de telles figures correspondaient bien à du muscle (fig. 18, 6). J'ai exceptionnellement constaté un noyau dans de tels aspects d'histolyse : jamais je ne les ai vus multinucléés.

Le développement important de l'appareil circulatoire et l'amphophilie du contenu des vaisseaux, à un moment où précisément les fibres musculaires, en pleine dédifférenciation, sont elles-mêmes amphophiles, risquent de prêter à confusion. Aussi, je présume que des aspects comme ceux figurés par A. PRENANT (fig. XXVII, A) correspondent non à de la sarcolyse, mais bien à un vaisseau sanguin entouré d'éléocytes : les noyaux nombreux qu'il y figure ne seraient pas des noyaux destructeurs du sarcolyte, mais les éléments du sang auxquels ils s'identifient à tous égards ; la forme générale du soi-disant sarcolyte ne laisse aucun doute. La multiplicité des noyaux dans un vaisseau sanguin est dans ces conditions tout à fait normale.

La destruction de fibres par leur désagrégation sphéruleuse existe certainement, mais je la considère comme tout à fait exceptionnelle et accidentelle, ne l'ayant rencontrée qu'une seule fois parmi de très nombreux exemplaires. Il s'agit là d'un aspect de lyocytose, sous l'influence probable d'une substance hystolysante, peut-être d'origine parasitaire. Mais je ne considère comme sarcolytes authentiques que les éléments chez lesquels une trace de fibrillation colorable ou non est encore décelable ; aussi, m'adressant à de véritables sarcolytes provenant de fibres musculaires, je n'y trouve que rarement un noyau, jamais plusieurs.

C. — La phagocytose.

Il est indiscutable que de nombreux sarcolytes flottent dans le cœlome des *Nereis* au cours des phases de l'épitoquie. A. DEHORNE (1922) a montré leur phagocytose, et ROMIEU (1923) a assimilé également à des sarcolytes les cristalloïdes qu'il avait décrits

dans les éléocytes. A. DEHORNE et R. DEFRETIN (1933) ont levé le doute formulé par A. PRENANT (1929) sur la réalité de la phagocytose. Je me contenterai d'étendre à quelques espèces les observations qui, chez *Nereis pelagica*, en ont apporté la preuve indubitable; j'y joindrai quelques arguments nouveaux en faveur de l'origine musculaire des sarcolytes libres ou phagocytés.

Je signalerai d'abord que, dans l'exemplaire de *Nereis longissima* qui m'a révélé l'aspect curieux de la lyocytose de certaines fibres longitudinales dorsales, j'ai retrouvé, dans des éléocytes, des boules sarcolytiques en tous points comparables à celles qui se détachent des fibres histolysées (fig. 18, 7). Ceci semblerait montrer que quel que soit le processus de destruction du muscle, quelle que soit la forme des débris musculaires, ceux-ci sont finalement la proie des éléocytes. J'ai observé, chez une forme hétéronéridienne mâle et mûre de *Nereis longissima*, de très nombreux sarcolytes aux formes les

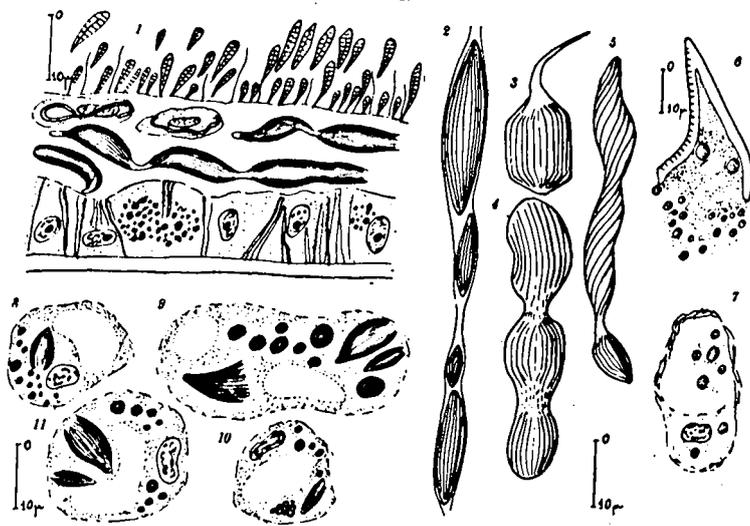


FIG. 18. — 1 : *Nereis pelagica* (pré-épitoque femelle). Formation de sarcolytes par tronçonnement des fibres circulaires (Helly-hématoxyline). — 2 : *Nereis irrorata* (pré-épitoque mâle). Tronçonnement d'une fibre du muscle longitudinal dorsal (Benoît-Volkonsky). — 3-4-5 : *Nereis longissima* (hétéronereis mâle). Diverses formes de sarcolytes à fibrillation apparente (Helly osmique-Volkonsky). — 6-7 : *Nereis longissima*. Désagrégation sphérulaire de certaines fibres du muscle longitudinal dorsal (6). Élécocytes ayant phagocyté des boules sarcolytiques (7) du type figuré précédemment (Helly-hématoxyline). — 8 à 11 : Divers aspects d'éléocytes avec sarcolytes : chez *Leptonereis glauca* (8)

(Helly-Volkonsky), chez *Perinereis cultrifera* (9) (Benoît-hématoxyline), chez *Nereis longissima* (10) (Benoît-hématoxyline), chez *Nereis irrorata* (11) (Benoît-hématoxyline).

plus variées, mais en général d'assez grande taille (fig. 18, 3, 4 et 5). La fibrillation était particulièrement nette et permettait la mesure des intervalles entre stries. Opérant dans les mêmes conditions que précédemment pour le muscle, c'est-à-dire effectuant la mesure de 10 intervalles et la répétant sur d'assez nombreux sarcolytes, j'ai constaté que l'espace inter-fibrillaire oscillait entre $0 \mu 6$ et $0 \mu 75$. Or, ce sont là des valeurs qui sont de l'ordre de grandeur de celles relevées pour les divers muscles de *Nereis longissima*. Il n'y a certes pas identité absolue, puisque la valeur moyenne pour les muscles normaux était de $0 \mu 6$; mais il n'est pas aventuré de supposer que les débris musculaires aient subi un léger gonflement au cours de la sarcolyse. Les formes des sarcolytes observés s'accordent avec cette dernière hypothèse, car certains d'entre eux présentent des régions notablement renflées.

L'aspect tordu qu'ils présentent parfois, observé aussi bien chez *Nereis longissima* que chez les autres espèces, s'accompagne d'une torsion hélicoïdale des fibrilles, comme on a coutume de l'observer au niveau des ondulations des fibres musculaires. Enfin,

quelques-uns révèlent une double striation oblique qui ne laisse plus aucun doute sur leur nature.

J'ai observé de tels sarcolytes libres ou inclus dans des éléocytes. J'ai revu chez *Nereis irrorata*, *Nereis longissima*, *Périnereis cultrifera*, les divers stades de la phagocytose, décrits antérieurement par A. DEHORNE et R. DEFRETIN (1933), chez *Hétéronereis pelagica*. La figure 18, 8, 9, 10 et 11, relative à ces diverses espèces, offre les mêmes aspects caractéristiques. L'emploi de fixateurs osmiés est particulièrement précieux pour cette démonstration. Ils apportent la preuve indiscutable, par la mise en évidence des graisses osmio-réductrices, que l'on a bien affaire à des éléocytes; la fixation correcte qu'ils assurent permet de montrer que les sarcolytes ne sont pas extérieurs et entourés par de quelconques pseudopodes, mais bien inclus au sein du cytoplasme lui-même. Le pouvoir phagocytaire des éléocytes ne fait d'ailleurs plus aucun doute et a été démontré par ROMIEU (1923).

Les quelques observations rassemblées ci-dessus confirment les résultats des recherches de A. DEHORNE sur la sarcolyse; elles apportent quelques preuves nouvelles sur celle des muscles circulaires et montrent que ce phénomène semble général chez les *Néréidiens*. Elles apportent quelques arguments nouveaux (striation, intervalles inter-fibrillaires) sur l'origine musculaire des sarcolytes libres et phagocytés. Sur la phagocytose, elles confirment son existence chez les espèces examinées et montrent que ce sont bien les éléocytes qui assurent la digestion des débris musculaires.

CHAPITRE VI

CYTOCHIMIE DU MUSCLE

Je me suis limité, dans l'étude cytochimique du muscle, à la recherche des graisses et à celle du glycogène.

I. — Lipides.

Au cours de l'étude cytologique du muscle, pendant les phénomènes de l'épitoquie, j'ai montré que certains sarcoplastes granuleux noircissaient plus ou moins intensément par l'acide osmique, signe probable de leur teneur en lipides. J'ai signalé également que la taille de ces grains sarcoplasmiques était totalement différente des importantes masses graisseuses des éléocytes. Mais le noircissement, en présence d'acide osmique, ne constitue pas une réaction cytochimique: d'autres substances sont osmio-réductrices, certains corps gras ne le sont pas; aussi ai-je eu recours à l'emploi de techniques plus précises. Après une courte fixation au formol à 10 %, les pièces ont été coupées à congélation, puis colorées soit par le bleu B. Z. L., soit par le rouge soudane B ou le noir soudane B.

Les fibres néréidiennes ne présentent que de très fins granules disposés à la surface externe des lamelles; ils sont à peine décelables. Lorsque les fibres musculaires montrent une cavité sarcoplasmique, je n'y ai jamais observé de réaction par le bleu B. Z. L.

Les fibres hétéronéréidiennes sont, par contre, relativement riches en corps gras.

Le bleu B. Z. L. colore dans le sarcoplasme de nombreux granules. Certains sont sphériques et d'une taille comparable à celle des sarcoplastes mis en évidence par les techniques cytologiques. D'autres aspects, plus ou moins en massue (pl. III, 8), sont à rapprocher des formes mitochondriales signalées antérieurement : des chondriocotes s'épaississaient à une extrémité où s'individualisait un gros grain fortement colorable (pl. I, 2). Ce sont ces formations qui semblent se caractériser par leur richesse en corps gras décelables par le bleu B. Z. L.; je présume que la pachynèse du chondriome et la formation des sarcoplastes correspondent à des transformations chimiques au sein du sarcoplasme, à des migrations de substances se traduisant, en définitive, par la ségrégation de lipides sous forme figurée.

II. — Le glycogène au cours de l'épitoquie.

A. — LE GLYCOGÈNE MUSCULAIRE

BRAND (1927) a étudié la composition des tissus d'un certain nombre d'animaux marins et de Polychètes en particulier. Il fournit dans son travail de nombreuses données numériques relatives aux pourcentages de matières sèches, de cendres, aux taux des substances extraites par l'éther et l'éther de pétrole. Il étudie également la répartition du glycogène par dosage et fournit sur ce glucide quelques observations histologiques. Quantitativement il précise, en particulier, la haute teneur en glycogène de la musculature chez *Spirographis* (40 % du glycogène total). Histologiquement, il figure des granules de glycogène dans les éléocytes et dans le tissu conjonctif intermusculaire de *Spirographis*, autour des faisceaux musculaires longitudinaux et dans les muscles moteurs des parapodes chez *Halla Parthenopeia*.

Cette richesse musculaire en glycogène chez les Annélides m'a incité à rechercher dans quelles conditions le glucide était réparti dans les différents muscles et s'il présentait des variations au cours de l'épitoquie : j'ai étendu ensuite les mêmes investigations aux autres tissus.

Ces détections histochimiques ont été réalisées sur *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*. Les fixateurs suivants ont été employés : alcool absolu, Bouin, Bouin Allen, Pasteels, Léonard. J'ai utilisé, pour déceler le glycogène, plusieurs des méthodes à l'iode (lugol, xylol iodé, etc.), la coloration au carmin de Best, la réaction de Bauer. Les réactions de contrôle (épreuve salivaire et, dans le cas de la technique de Bauer, la coloration sans oxydation préalable par l'acide chromique) ont été effectuées. Mais la fixation au Bouin Allen et la technique de Bauer m'ont fourni des préparations durables et les plus lisibles; je les ai employées de préférence.

1° MUSCLES LONGITUDINAUX. — Les exemplaires atoniques ne présentent que peu de glycogène figuré.

Chez les individus pré-épitoques, le glucide n'est pas abondant. J'ai observé quelques croûtes, bâtonnets et granules de 1 à 3 μ dans le sarcoplasme, tout contre le myoplasme. Il ne forme jamais de gros amas et on n'en voit pas coloré à l'état diffus (fig. 21, 3).

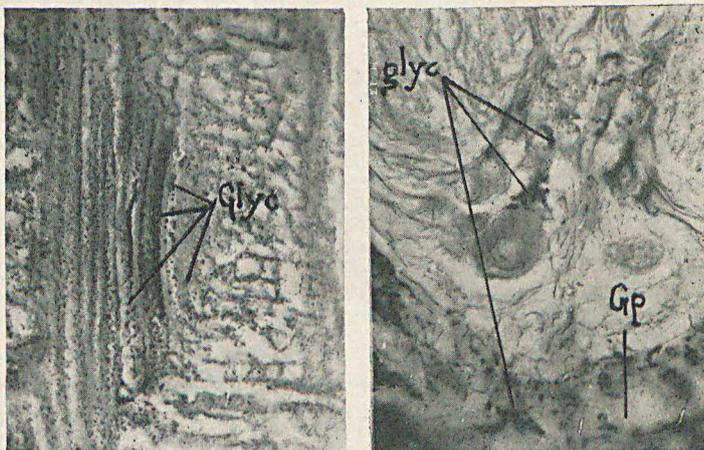
Bien qu'on puisse le déceler pareillement chez les formes hétéronériennes, les divers aspects examinés montrent que les muscles longitudinaux sont extrêmement pauvres en glycogène.

2° MUSCLES OBLIQUES OU PARAPODIAUX. — Dans les muscles obliques des exemplaires atoques et dans les muscles obliques restés néréidiens au cours de l'épitoquie, le glycogène est exceptionnel, comme dans les muscles longitudinaux des immatures.

Par contre, les muscles parapodiaux hétéronéréidiens dorsaux et ventraux, ainsi que leurs terminaisons dans les lobes parapodiaux, et d'une manière générale toute la musculature transformée, acquièrent une richesse remarquable en glucide. Ce sont d'abord, chez les formes commençant l'épitoquie, de très fins granules parsemant tout le réseau sarcoplasmique, puis la taille augmente : on observe des formes filamenteuses plus ou moins anastomosées et rappelant celles des chondriocotes, et aussi des sphérules ayant jusqu'à 4 μ . Chez les *Hétéronereis* mûres, j'ai observé, sur des coupes longitudinales, d'importantes masses sphéruleuses de 6 à 8 μ , agglomérées les unes aux autres sur une longueur atteignant parfois 50 μ (fig. 19; fig. 21, 1 et 2). Les aspects figurés par BRAND (1927), chez *Spirographis* et *Halla parthenopeia*, sont loin d'atteindre une telle densité de glycogène; ils s'apparentent plutôt à ceux que j'ai observés au tout début de l'épitoquie.

FIG. 19 (à gauche). — *Nereis irrorata* (Hétéronereis mâle). Glycogène des fibres hétéronéréidiennes parapodiales (Bouin-Allen réaction de Bauer). (\times 380.)

FIG. 20 (à droite). — *Nereis irrorata* (mâle à spermatozoïdes). Glycogène de la gaine péri-neurale et des cellules ganglionnaires (Bouin-Allen - réaction de Bauer) (\times 368). — Glyc : glycogène. Gp : gaine péri-neurale.



J'ai noté, autour du noyau des fibres obliques, une auréole dépourvue de glycogène : c'est la région qui, chez les exemplaires traités par les techniques cytologiques, s'est révélée riche en chondriocotes filamenteux et plus ou moins concentriques au noyau (pl. I, 1, et fig. 21, 2).

On assiste, en définitive, au cours de l'épitoquie, à une accumulation progressive de glycogène figuré dans les muscles hétéronéréidiens.

Faut-il lier cette richesse en glycogène à l'activité particulière des noyaux et des nucléoles du tissu musculaire hétéronéréidien ? J'ai montré plus haut leur augmentation de taille considérable et suggéré qu'ils étaient le siège d'importantes modifications chimiques. Or, on sait que « certains dérivés de l'acide ribonucléique jouent un rôle essentiel dans les oxydations cellulaires et la glycolyse » (*loc. cit.*, J. BRACHET, 1944, p. 66). Il se peut que les modifications morphologiques et cytochimiques du noyau et du nucléole soient en rapport avec la haute teneur du sarcoplasme en glycogène et son utilisation au cours de la danse nuptiale.

De semblables aspects s'observent également dans la musculature des lames parapodiales : les fibres que l'on y observe ne sont d'ailleurs que les portions terminales des fibres obliques.

3° AUTRES MUSCLES. — Le muscle dorsal néoformé, les muscles aciculaires ne montrent que peu ou pas de glycogène. Le glucide paraît à peu près uniquement localisé sur la musculature hétéronéréidienne : c'est ainsi que la musculature des bulbes sétigères se trouve en être particulièrement riche.

B. — LES AUTRES LOCALISATIONS DU GLYCOGÈNE

J'ai passé systématiquement en revue les divers organes et tissus des deux *Nereis* citées.

L'épiderme n'en contient que très peu; on y observe quelques rares granules et peut-être en recèle-t-il à l'état diffus. Aucune des glandes tégumentaires et parapodiales, sur lesquelles j'aurai l'occasion de revenir plus loin (III^e partie), n'en révèle. J'en ai observé dans toutes les cellules sétigères et j'ai remarqué qu'il était bien plus abondant dans celles des soies hétéronéréidiennes que dans celles des exemplaires atokes : il revêt chez celles-là la forme de granules et de plages plus ou moins étendues.

Le tube digestif présente de larges localisations dans la région basale de son épithélium et c'est pour cet organe une donnée classique.

Je n'en ai pas observé dans le sang vasculaire, même à l'état diffus. Mais la lymphe périviscérale constitue après le muscle une autre et indiscutable réserve de glycogène : on l'observe sous forme de fins granules de 1 μ à peine, parsemant toute la cavité coelomique; mais ce sont surtout les éléocytes qui s'en montrent particulièrement riches : ils sont chargés de granules de toutes tailles, de masses atteignant 15 μ et occupant jusqu'au tiers du volume total de l'éléocyte (fig. 21, 4). Cette localisation histologique est d'autant plus intéressante que BRAND (1927), dans ses tableaux d'analyses, indique chez *Spirographis* 40 % du glycogène total dans la cavité du corps, soit un chiffre identique à celui de la musculature. Ce glycogène cavitaire est certainement comparable à celui que j'ai décelé dans les éléocytes et la lymphe périviscérale.

Mais cette propriété des éléocytes d'accumuler une part importante de la réserve glucidique de l'*Hétéronereis* s'ajoute à d'autres déjà connues et mises en évidence dans leur cycle évolutif. A. DEHORNE (1930) a montré que « les éléocytes des *Nereis* sont donc des cellules rénales libres, de véritables néphrocytes flottants, et non pas seulement des cellules graisseuses qui pratiquent en outre la phagocytose, le cas échéant ». Il a proposé pour eux le terme synthétique plus satisfaisant de néphro-éléocytes. Les aspects observés et l'ampleur des localisations de glycogène révélées laissent en plus présumer que ces singuliers éléments jouent, aux approches de la maturité, le même rôle que des cellules hépatiques : mise en réserve de glycogène et peut-être aussi glycorégulation.

Comme pour les fibres musculaires hétéronéréidiennes, c'est au moment où l'épitoquie est en pleine réalisation que les éléocytes montrent la plus grande densité de glucide. Il existe en abondance dans les organes pigmentés à urates de la région dorsale et on en trouve dans les organes ciliés coelomiques (fig. 21, 5 et 6).

LE GLYCOGÈNE DU TISSU NERVEUX. LA NEUROSÉCRÉTION. — Je ferai une mention spéciale du glycogène nerveux non seulement pour son évolution au cours de l'épitoquie, mais aussi en raison des problèmes qu'il soulève.

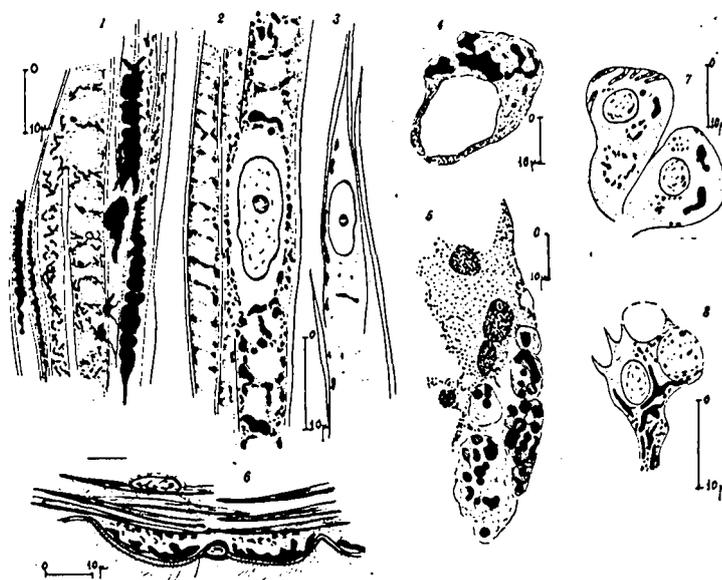
1° Chez les individus atokes, presque toutes les cellules nerveuses ganglionnaires montrent du glycogène sous forme de fines granulations, tantôt dispersées, mais aussi

souvent rassemblées dans d'assez grandes vacuoles que l'on observe dans le neuroplasma. Ce dernier glycogène envacuolé se présente en granules plus gros et même en masses sphéruleuses atteignant 3μ , le plus souvent disposés près de la paroi vacuolaire (fig. 21, 7 et 8; fig. 20). Les prolongements des cellules névrogliales, dont les ramifications cheminent entre les cellules nerveuses et en enveloppent le corps cellulaire, montrent également de fines granulations de glycogène (fig. 21, 7). Cette localisation du glycogène soulève deux problèmes d'ailleurs liés : celui de la présence du glycogène dans le neuroplasma et celui de la neurosécrétion.

a) La présence du glycogène dans les cellules nerveuses a, en effet, été niée. HAVET (1937), qui a étudié sa répartition dans les centres nerveux chez les Vertébrés (*Souris*, *Chat*, *Rat*) et chez les Invertébrés (*Limace*), pense qu'il est uniquement porté sous forme

FIG. 21. — 1 à 8 : *Nereis irrorata*.

Glycogène du muscle parapodial hétéronéréidien chez une hétéronéréis mâle (1) (Bouin - Allen - réaction de Bauer). Glycogène du muscle parapodial ventral antérieur chez une hétéronéréis mâle (2) (Bouin - Allen - réaction de Bauer). Glycogène du muscle longitudinal dorsal chez une pré-épitoque mâle (3) (Bouin - Allen - réaction de Bauer). Elécocyte chargé de glycogène chez une hétéronéréis mâle (4) (Bouin - Allen - carmin de Best). Portion latérale d'un organe pigmenté à urates de la région dorsale de la cavité coelomique : nombreux granules de glycogène et localisations massives (5) (Bouin - Allen - réaction de Bauer). Glycogène à la base des organes ciliés coelomiques chez un mâle à spermatoctes II (6) (Bouin - Allen - réaction de Bauer). Cellule nerveuse ganglionnaire à glycogène envacuolé, trophosponge chez une pré-épitoque mâle (7) (Bouin - Allen - réaction de Bauer). Autre aspect de cellule ganglionnaire (8) (Bouin - Allen - réaction de Bauer).



de fins granules par les gliofibrilles. Il soumet, en outre, ses animaux à de fortes injections d'insuline ; l'hypoglycémie provoquée déclenche une sécrétion d'adrénaline intervenant dans la transformation du glycogène en glucose. Il voit alors la proportion des granules de glycogène diminuer considérablement. Il ne figure pas de glycogène dans le neuroplasma et il conclut : « Ce sont les cellules névrogliales qui recueillent tout ou presque tout le glycogène dans les centres nerveux. » HAVET semble vouloir étendre sa conception à tous les tissus nerveux.

Peut-être en est-il ainsi chez les Gastéropodes et en particulier chez *Limax*, le seul Invertébré dont il fasse état dans son mémoire, mais il est hors de doute que, chez les Néréidiens, le glycogène coexiste à la fois dans les cellules névrogliales et dans le neuroplasma des cellules ganglionnaires.

b) Cette présence de vacuoles et de grains de glycogène pose d'ailleurs un autre problème : celui de la neurosécrétion. NAGEOTTE (1909) a montré des phénomènes de sécrétion dans le protoplasme des cellules névrogliales, et HAVET (1937) pense

d'ailleurs que NAGEOTTE a confondu les granules de glycogène avec des grains de sécrétion.

Mais les cellules nerveuses ganglionnaires elles-mêmes sont-elles susceptibles de jouer un rôle sécréteur ?

Chez les Néréidiens, une telle activité glandulaire a déjà été observée. B. SCHARRER (1936) décrit et figure, chez *Nereis virens*; des cellules nerveuses glandulaires fuselées dans la région des nerfs oculaires postérieurs : la sécrétion y apparaît sous forme de granules de tailles variées; elle figure aussi des cellules ganglionnaires caudales dont le neuroplasma montre de larges vacuoles contenant une substance finement granuleuse. Or, ces vacuoles sont comparables à celles dans lesquelles j'ai décelé le glycogène chez *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*. SCHAEFER (1939), chez *Nereis diversicolor*, montre également dans la même région, en arrière de la deuxième paire d'yeux, des cellules nerveuses glandulaires : il figure des vacuoles sans sécrétion figurée et des cellules avec de gros grains de sécrétion. L'emploi d'une technique cytochimique de détection du glycogène eut sans doute permis à ces deux auteurs de mettre en évidence le glucide au niveau des vacuoles. Enfin, plus récemment, E. SCHARRER (1945), en rappelant les travaux de PALAY (1943) sur la neurosécrétion dans les cellules nerveuses des poissons, étudie le cas de plusieurs Téléostéens et de *Bufo*. Il montre que, si l'on observe un corps de Nissl, il n'y a pas de grains de sécrétion; lorsque le corps de Nissl s'estompe, des granules acidophiles apparaissent; ils sont particulièrement développés lorsque la cellule nerveuse ne présente plus de corps de Nissl. Les grains de sécrétion et le corps de Nissl sont Feulgen-négatifs. Il en conclut que la neurosécrétion paraît avoir pour origine la substance du corps de Nissl. Ces résultats obtenus à la suite d'une technique rigoureuse (en particulier fixation par perfusion) ne semblent pas devoir être mis en doute.

Ces divers travaux apportent la preuve de la propriété que possèdent certaines cellules nerveuses de jouer un rôle sécréteur, en particulier chez les Néréidiens. La présence de glycogène, sous forme granuleuse dans le neuroplasma, ou plus ou moins sphéruleuse dans les vacuoles, apporte ainsi un argument nouveau en faveur de la neurosécrétion.

Chez les Néréidiens, la chaîne nerveuse est entourée par une épaisse gaine d'origine épidermique, traversée à sa base par de nombreuses tonofibrilles signalées précédemment et assurant l'insertion des muscles obliques. Cette gaine péri-neurale est une région extrêmement riche en glycogène. On y observe des granules plus ou moins épais et des plages à contours irréguliers atteignant 15 à 20 μ ; il est curieux de constater que l'épiderme voisin est, par contre, comme je l'ai indiqué plus haut, extrêmement pauvre.

2° Chez les *Nereis* en pleine spermiogénèse ou ovulogénèse, la teneur en glycogène du tissu nerveux augmente encore. Les granulations neuroplasmiques sont plus denses, les masses de glycogène intra-vacuolaires sont compactes à bords plus ou moins bosselés et semblent provenir de la coalescence de nombreux petits sphérules. Comme précédemment, j'ai observé des grains épars sur les fines digitations du trophosponge. Il continue donc à coexister, au cours de l'épitoquie, à la fois dans les cellules nerveuses et dans les cellules gliales.

Quant à la gaine péri-neurale, son aspect est à peu près comparable à celui des formes atoniques; toutefois, les granules s'y épaississent et les masses compactes plus ou moins lobées augmentent aussi de taille (fig. 20).

C. — UTILISATION DU GLYCOGÈNE

Chez les formes ayant essaimé, que devient le glycogène ?

J'ai procédé uniquement par voie expérimentale pour rechercher le comportement du glycogène après l'activité musculaire intense que constitue la danse nuptiale.

Lorsque les *Hétéronereis* mûres nageaient activement en cercles étroits, je les ai isolées et j'ai laissé la nage hétéronéréidienne se poursuivre 24 heures, afin d'être assuré de la maturité absolue des individus soumis à l'expérimentation. J'ai ensuite procédé à la fixation de ces animaux. J'ai également laissé des couples en expérience pendant 48 à 72 heures; j'ai obtenu, dans ces conditions, des individus complètement vidés de leurs produits génitaux; ils restent alors sur le fond du cristalliseur, leurs mouvements étant définitivement ralentis.

J'ai constaté que le glycogène emmagasiné dans les divers tissus : muscles, gaine péri-neurale, etc., diminue progressivement; les aspects massifs, en particulier des éléocytes et de la gaine péri-neurale, deviennent moins abondants et la régression porte également sur leur taille : ils dépassent rarement 5 μ .

Chez les exemplaires vidés de leurs produits génitaux après une danse nuptiale de plusieurs jours, le glycogène disparaît presque totalement, sauf au niveau des muscles longitudinaux où, par contre, il en persiste au moins autant que pendant l'épitoquie.

Le glycogène est donc largement répandu chez les *Nereis* au cours de l'épitoquie et ce en proportion croissante. Il joue un rôle d'épargne et, après cette mise en charge, il s'use en grande partie, progressivement au cours de la natation nuptiale. Outre la musculature et les éléocytes, il est également localisé à la fois dans les cellules névrogliales et dans les cellules nerveuses ganglionnaires. Il constitue là l'un des aspects les plus significatifs de la neurosécrétion.

DEUXIÈME PARTIE

SPERMIOGÉNÈSE. ÉMISSION DES SPERMATOZOÏDES.

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

CHAPITRE PREMIER

LES CONSTITUANTS CYTOPLASMIQUES DES SPERMATIDES
ET LA SPERMIOGÉNÈSE DE *NEREIS IRRORATA*

Les travaux sur la spermiogénèse et sur la structure du spermatozoïde des Néréidiens sont peu nombreux. La très petite taille de ces éléments permet difficilement une étude précise. Le spermatozoïde de *Nereis pelagica* n'a que 3 μ de long et à peine plus de 1 μ 5 de large; celui de *Nereis longissima*, 2 μ 5 de long et moins de 1 μ 5 de large. La tête a le plus souvent la forme d'un ovoïde tronqué à l'arrière.

Il faut toutefois retenir la description des spermatozoïdes de *Nereis pelagica* et de *Nereis diversicolor*, par RETZIUS (1909). Les figures relatives à la première espèce

(Taf. XXIV, fig. 14 à 16) ne donnent aucun détail de structure; par contre, pour *Nereis diversicolor*, la figure 18 (Taf. XXIV) montre l'acrosome, un filament axial antérieur et des grains basaux. Aucune précision n'est fournie sur le noyau.

KOLTZOFF (1909) figure (Taf. I, fig. 7 *a-b-c*) le spermatozoïde globuleux d'une *Nereis* dont l'espèce n'est pas indiquée. La forme et certains détails sur lesquels je reviendrai plus loin me font présumer qu'il s'agit vraisemblablement de celui de *Nereis irrorata*. Comme RETZIUS, KOLTZOFF a vu un filament axial, un perforateur; mais, au surplus, il y voit des anneaux « skelettringen » auxquels il attribue un rôle de squelette céphalique. Cette interprétation a d'ailleurs été discutée depuis par TUZET (1930).

LILLIE (1912), dans ses études sur la fécondation chez *Nereis*, n'apporte rien de neuf sur la cytologie des gamètes.

Enfin, POPA et MARZA (1932) décrivent, dans le spermatozoïde de *Nereis*, deux *sensillæ amœboïdæ*, dans un travail que je n'ai pu me procurer, mais qui est cité par TUZET et BESSIÈRE (1941), à propos de deux prolongements réfringents du spermatozoïde de *Iulus hospitelli*.

Par contre, la littérature est extrêmement riche sur un très grand nombre de spermatogénèses et de spermiogénèses en général. Les passer en revue sortirait du cadre de cet exposé; mais l'on trouvera, dans les « Recherches sur la spermatogénèse des Prosobranches », par O. TUZET (1930), une bibliographie complète sur tout ce qui y est relatif. Toutefois, je ferai allusion par la suite aux opinions et observations qui présentent des points communs ou des similitudes avec celles que j'exprime ci-dessous.

Parmi les espèces récoltées, *Nereis irrorata* m'a montré des gamètes mâles d'une taille et d'une structure inaccoutumées chez les Néréidiens. Le grand nombre de stades rassemblé pour l'étude des muscles me fournissait également le matériel nécessaire à des recherches sur la spermatogénèse et la spermiogénèse de cette espèce.

Je ne décrirai pas ici la spermatogénèse proprement dite, les figures que je possède sont encore insuffisantes pour établir une sériation précise de tous les stades. La disposition au hasard de ces derniers dans le cœlome constitue d'ailleurs une difficulté considérable; mais j'ai rassemblé sur l'évolution du cytoplasme de la spermatide suffisamment d'aspects pour retracer la spermiogénèse.

Les constituants cytoplasmiques des spermatocytes et des spermatides.

Au cours de la période d'accroissement des auxocytes, on observe, dans leur cytoplasme, l'existence de granulations ou courts bâtonnets nombreux, énergiquement fuchsinophiles ou sidérophiles, colorés en violet par le Benda; on peut, je crois, dans ces conditions, les considérer comme de nature mitochondriale. Leur taille augmente progressivement avec celle du spermatocyte de premier ordre, et la paroi de ces gros granules devient encore plus avide de colorant que leur région centrale. Juste avant les divisions de maturation, ils atteignent 1μ et de tels sphérules saturent presque totalement le cytoplasme du spermatocyte (pl. II, 1, 2, 3, 4 et 5). Ils sont, en outre, visibles sur le frais, grâce à leur forte réfringence (pl. II, 6). Sur pièces imprégnées (technique d'Hirschler), ces sphérules réduisent l'acide osmique; leur paroi, très chromophile, se comporte presque comme l'écaille d'un dictyosome, tandis que la partie centrale est chromophobe

(pl. II, 7). Le Volkonsky suivant une fixation au Benoit les montre toujours énergiquement fuchsinophiles. Doit-on les considérer comme de véritables dictyosomes ? Faut-il, au contraire, admettre qu'ils résultent d'une évolution du chondriome ?

Ils ne proviennent pas, à coup sûr, de dictyosomes préexistants, mais bien d'un chondriome, primitivement en très courts bâtonnets; tous les stades de passage sont suffisamment démonstratifs pour l'admettre (pl. II, 1, 2, 3, 4 et 5). La technique de détection des lipides par le rouge soudane B ne les colore pas, tandis que dans leur voisinage on trouve des inclusions avides de colorant (pl. II, 35); mais celles-ci sont homogènes et de tailles très diverses, tandis que les sphérules décrits précédemment sont sensiblement tous de même grandeur et ont une paroi différenciée. Ultérieurement, pendant la spermiogénèse, on assistera à la coalescence de ces sphérules, à la perte de leur colorabilité; on pourra aussi mettre en évidence, d'autre part, des aspects tout à fait comparables à de véritables dictyosomes.

Malgré leur comportement vis-à-vis de l'acide osmique, il me paraît dès lors peu admissible de considérer ces sphérules comme appartenant à un appareil de Golgi. En réalité, ils coexistent certainement, dès les premiers stades de la spermatogénèse, avec de vrais dictyosomes; mais ils les masquent en raison de leur développement considérable et de leur énergique avidité, aussi bien pour la fuchsine et l'hématoxyline que pour l'acide osmique. Je les considère plutôt comme résultant de l'évolution d'un chondriome fortement enrichi en lipoides.

Au cours des divisions de maturation, ces sphérules chromophiles se répartissent dans les spermatocytes de deuxième ordre, puis dans les spermatides, sans se diviser eux-mêmes. Dans la spermatide, on assiste à leur coalescence: ils fusionnent et leur nombre diminue, mais leur taille augmente corrélativement: elle atteint 1μ 5 et 2μ ; c'est à ce moment que les spermatides se détachent des spermatogemmes et flottent librement dans le coelome. Puis le processus de fusion se poursuivant, l'ensemble des gros sphérules se résout en une masse unique approximativement sphérique de 4μ environ, toujours intensément colorable par la fuchsine et l'hématoxyline (pl. II, 8, 9 et 10). Cette avidité pour les colorants rend d'ailleurs délicate l'étude des mitoses de maturation. L'existence d'une telle sphère volumineuse, d'origine mitochondriale, me paraît originale chez les Polychètes.

Mais un tel processus a déjà été observé. GATENBY et BHATTACHARYA (1925), dans la spermatogénèse d'un scorpion des Indes *Palamneus bengalensis*, voient des mitochondries granuleuses groupées qui s'accroissent. Devenues sphériques, elles montrent une substance chromophile et une substance chromophobe. Il y a six sphères mitochondriales de ce type dans la spermatide, elles s'unissent et donnent le segment intermédiaire du spermatozoïde.

Il en va de même dans la spermiogénèse de certains Prosobranches. O. TUZET (1930) décrit, dans celle de *Cerithium vulgatum*, des granules mitochondriaux qui se soudent et forment 8 à 10 sphères éparses, puis celles-ci s'unissent probablement 2 par 2 pour donner 4 à 5 sphères plus grosses; finalement, on a 2 masses situées de part et d'autre de la centrodesmose unissant les deux centrosomes postérieurs: à leurs dépens se forme le manchon mitochondrial. Chez *Columbella rustica*, cet auteur observe aussi un développement exceptionnel de mitochondries dans le spermatocyte I qui se trouve ainsi bourré d'énormes granules; ceux-ci fusionnent 2 par 2 pour donner 4 à 5 sphères mitochondriales de grande taille.

Bien que sa destinée soit, comme nous le verrons plus loin, assez différente de celles des Gastéropodes Prosobranches, la sphère mitochondriale de la spermatide de *Nereis irrorata* paraît bien s'être formée dans les mêmes conditions.

La spermatide. La spermiogénèse.

L'affinité très particulière pour la fuchsine ou l'hématoxyline des sphérules décrits précédemment masque dans la spermatide toute autre structure. J'ai eu recours, pour suivre l'évolution de l'appareil nucléaire, des dictyosomes et des centrosomes, à diverses techniques : en particulier, l'imprégnation seule, la réaction nucléaire de Feulgen suivie d'une coloration au vert Lumière sur des pièces fixées au Helly osmique.

La spermatide, longue de 6 à 7 μ , large de 5, contient un noyau qui, peu après la deuxième mitose de maturation, a pris une allure réniforme : il mesure 2 à 3 μ dans sa plus petite dimension, 3 à 4 dans sa plus grande qui est perpendiculaire à l'axe du futur spermatozoïde. En avant se trouve l'importante masse chromophile examinée précédemment. Cette dernière perd son affinité pour le colorant en même temps qu'elle se vésiculise dans la région opposée au noyau. Il se forme, en effet, quatre vésicules claires, bien visibles lorsqu'on examine la spermatide par son pôle antérieur (pl. II, 13 et 14); de profil, elles paraissent légèrement piriformes. Elles ne sont pas coalescentes dans l'axe de la spermatide où une colonne cytoplasmique centrale persiste (pl. II, 15).

En même temps, le noyau s'est aplati dans le sens antéro-postérieur; il pâlit, tandis que son bord postérieur devient très chromatique comme si la chromatine s'y condensait. Sa section paraît en croissant; en réalité, il affecte la forme d'un ménisque dont la concavité est tournée vers l'avant et la convexité vers l'arrière. Mais le centre de la face concave présente une excroissance qui est à la base de la colonne cytoplasmique axiale se dirigeant vers l'avant, entre les vésicules décrites plus haut. Au moment où le noyau prend cette forme, la face convexe est nettement distincte grâce à sa particulière sidérophilie (pl. II, 15, 18, 20, 21 et 27).

A ce stade, dans un cytoplasme épuré par la formation des vésicules antérieures, il est plus commode de mettre en évidence centrosomes et idiozome. Contre la face interne du noyau réniforme, deux centrosomes, résultant peut-être de la division d'un centrosome unique, gagnent son bord latéral (pl. II, 16). Puis leur déplacement se poursuit et on les retrouve, lorsque le noyau a pris la forme d'un ménisque, au centre de la face convexe. Certains aspects me permettent de penser que l'un d'entre eux donne naissance, en traversant le noyau, à un délicat filament chromatique. Ce dernier émerge dans le cytoplasme au niveau de l'excroissance nucléaire, située au centre de la face concave du noyau (pl. II, 19). Il se poursuit dans l'axe de la colonne cytoplasmique décrite précédemment. L'autre centrosome, postérieur, se dédouble probablement. Je n'ai pas observé une telle division, mais les aspects vus chez le spermatozoïde mûr permettent de le supposer.

Outre ces deux centrosomes, correspondant l'un au filament chromatique intra-nucléaire, l'autre au flagelle, on en observe un troisième situé comme les précédents en avant du noyau réniforme; mais il accompagne un idiozome volumineux. Celui-ci se comporte comme un unique et large dictyosome (1 μ). Le centrosome est relié à l'idiozome par un mince et court tractus, sur lequel s'observe souvent un second grain, à

mi-chemin entre centrosome et idiozome. Est-ce le résultat du dédoublement du centrosome initial ? Je ne puis qu'en émettre l'hypothèse (pl. II, 22 et 24).

D'autres figures d'aspect dictyosomique, moins avides d'acide osmique, agglomérées en une masse qui occupe une part importante de la spermatide, sont les reliquats des sphérules d'origine mitochondriale décrits précédemment. Les techniques d'imprégnation révèlent, en effet, dans la masse sphérique mitochondriale, des écailles osmiophiles, plus ou moins fusionnées, correspondant aux parois fort chromophiles et légèrement osmiophiles des sphérules fuchsinophiles qui sont à l'origine de sa formation. Ce ne sont pas, à mon sens, d'authentiques dictyosomes, mais une part lipoïde des sphères mitochondriales (pl. II, 22 à 27).

L'idiozome et le centrosome qui lui est annexé, simple ou dédoublé, occupent une position périphérique dans la spermatide et se déplacent vers le pôle antérieur, le premier en avant de l'autre (pl. II, 22). Puis, sur l'idiozome, apparaît un petit cône légèrement fuchsinophile qui le coiffe : c'est la première ébauche de l'acrosome qui semble émaner de la substance chromophobe (pl. II, 26 et 27). Arrivé dans la région antérieure, le cône constitue l'acrosome; la substance chromophile perd sa vive affinité pour l'acide osmique et persiste sous forme d'un petit tore supportant l'acrosome (pl. II, 28). Cet anneau n'est autre, à mon avis, que le « sklettringen » antérieur figuré par KOLTZOFF (1909) (Taf. I, fig. 7 a).

Tout l'idiozome paraît donc participer à la formation du perforateur et du tore sous-jacent, et je n'ai pas vu de rejet d'une quelconque de ces parties constitutives.

Quant au cytoplasme de la spermatide, il en persiste : une mince pellicule périphérique; une colonne axiale, évasée au-dessus de l'excroissance centrale et antérieure du ménisque nucléaire, et se terminant à l'opposé sous l'acrosome; enfin, un petit lobe sous le noyau à la naissance du flagelle.

Le spermatozoïde.

Le spermatozoïde achevé se trouve alors constitué (pl. II, 21 et 28). On lui trouve :

1° Un noyau homogène en forme de ménisque concave-convexe peu épais (1 μ), fortement aminci sur ses bords. D'une légère excroissance du centre de sa face antérieure concave émerge un filament qui a traversé le noyau et qui se dirige vers l'avant jusqu'à l'acrosome : ce filament chromatique peut être considéré comme un flagelle proximal. La réaction de Feulgen montre d'une manière indiscutable que, dans la tête de ce spermatozoïde, le noyau est bien le mince ménisque.

2° En avant de ce noyau un appareil complexe approximativement sphérique, d'un diamètre de 5 μ , résultat de l'évolution des sphérules cytoplasmiques et de l'idiozome. Il comporte de l'avant à l'arrière : un acrosome en cône émoussé à son extrémité; un anneau provenant de l'idiozome (ces deux formations ont au total à peine 1 μ de haut); des vésicules claires, non colorables, résultant d'une transformation du système sphérolaire de la spermatide : elles occupent sensiblement 1 μ 5 dans le sens de la longueur; le reliquat du cytoplasme et de la sphère mitochondriale forment d'une part un mince revêtement au spermatozoïde, et d'autre part une colonne axiale largement évasée du côté nucléaire; cette dernière renferme dans son centre le filament chromatique antérieur et, contre la face inférieure des vésicules, un ensemble de granulations osmio-réductrices

qui constituent à coup sûr l'aboutissement des écailles osmio-réductrices des sphérules fuchsinophiles de la spermatide.

3° En arrière du noyau, un petit corps cytoplasmique représentant une pièce intermédiaire de petites dimensions; sa longueur n'excède pas 1 μ . Il en émerge un flagelle plat, qui affecte l'aspect d'une étroite lame ondulante.

A sa base le centrosome postérieur dédoublé m'a semblé avoir donné deux anneaux, mais la taille particulièrement exiguë de cette formation ne me permet pas d'être affirmatif.

Les dimensions du spermatozoïde achevé sont alors les suivantes: tête: largeur, 5 μ ; longueur, 6 μ dont 1 μ 5 pour le noyau; — pièce intermédiaire : 2 μ de large et 1 μ de long; — flagelle : largeur, 1 μ ; longueur, 35 μ .

Examens sur le frais. — L'examen sur le frais a révélé un certain nombre des aspects précisés ci-dessus. Ainsi que je l'ai signalé, les sphérules mitochondriales de la spermatide apparaissent nettement sur le vivant grâce à leur réfringence (pl. II, 6). Le spermatozoïde paraît plus nettement sphérique et son système vacuolaire antérieur est plus spacieux que sur pièces fixées (pl. II, 31). La rétraction due au fixateur l'affecte plus que toute autre partie du spermatozoïde, mais elle retentit également sur tout ce qui est en avant du noyau. Ce dernier, qui paraît le moins touché, subit parfois un léger décollement de ce qui le précède (pl. II, 30). Je considère ce dernier aspect comme dû à l'action du fixateur et ne correspondant pas à la structure réelle.

En coloration vitale par le vert Janus, le contenu des vésicules antérieures prend une teinte vert pâle, tandis que se colorent énergiquement les granules de l'axe cytoplasmique contre ce système vésiculaire. L'anneau antérieur sous l'acroosome prend aussi avec avidité le vert Janus (pl. II, 36).

Ce système vésiculaire est extrêmement sensible à la composition du milieu dans lequel se trouve le spermatozoïde : la mince pellicule qui le sépare du milieu ambiant peut se détruire instantanément, entraînant ainsi la disparition totale des vésicules. La forme du spermatozoïde est alors singulièrement modifiée : en avant du noyau, suivi du flagelle, on n'observe plus qu'une colonne cytoplasmique largement étalée à sa base sur la concavité nucléaire et se terminant à l'opposé par l'anneau idiozomique et l'acroosome (pl. II, 37).

Je n'ai pu examiner la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule, mais il est assez vraisemblable que, chez cette espèce, l'organe complexe situé en avant du noyau doit jouer un rôle important dans ce phénomène. Je compte l'étudier dès que les stations à *Nereis irrorata* du Boulonnais seront de nouveau accessibles.

Interprétations.

La description ci-dessus diffère notablement de celles données par RETZIUS (1909) et KOLTZOFF (1909). On peut objecter que la figure 18 de la planche XXIV de RETZIUS correspond à un spermatozoïde de *Nereis diversicolor*, et que les figures 7 a à 7 c de la planche I de KOLTZOFF sont indiquées seulement comme celles d'un spermatozoïde de *Nereis* (sans autre précision). Mais si RETZIUS a représenté le spermatozoïde de *Nereis diversicolor* qui, bien que de taille plus réduite, présente certaines similitudes de struc-

ture avec celui de *Nereis irrorata*, il me paraît fort probable que celui qui a été figuré par KOLTZOFF appartient à l'espèce *irrorata*. Il faut noter, en effet, que le diamètre transversal du spermatozoïde dessiné par ce dernier mesure, d'après le grossissement de 3.500 indiqué, environ $4 \mu 5$; cette taille est bien voisine des 5μ de celui de notre espèce, alors que, chez les autres *Nereis*, la dimension correspondante oscille souvent autour de $1 \mu 5$.

Quoi qu'il en soit, je rappellerai que RETZIUS montre l'acrosome, l'anneau sous-jacent, un filament axial et un croissant postérieur qui doit probablement représenter le noyau. Je ne pense pas qu'il l'ait interprété comme tel, puisqu'il y figure des grains basaux : il les assimile au Nebenkern de VON LA VALETTE SAINT-GEORGES ou aux grains mitochondriaux de BENDA. Chez *Nereis irrorata*, j'ai vérifié, par la réaction nucléale, que le croissant postérieur représentait seul le noyau. En outre, j'ai vainement recherché les grains basaux : je n'ai toujours observé là que de très petits centrosomes.

Quant à KOLTZOFF, il figure schématiquement un noyau sphérique central, alors qu'il est postérieur et en forme de ménisque. Mais la partie la plus importante de sa description a trait à des anneaux squelettiques. Il en figure deux : un antérieur et un postérieur. L'anneau antérieur existe bien sous l'acrosome et j'ai montré qu'il provenait de l'idiozome. Mais, pour l'anneau postérieur de KOLTZOFF, ce sont en réalité les granulations que l'on retrouve contre les vésicules antérieures décrites précédemment, et elles proviennent des sphérules mitochondriales.

Ces formations ne semblent pas être des tégosomes. O. TUZET (1930) a montré que ces derniers sont appliqués contre le noyau, et a signalé qu'il faut considérer comme tégosomes les formations spiralées et les grains figurés par KOLTZOFF. Je crois que le spermatozoïde de *Nereis irrorata* fait exception à cette conclusion. Certes, l'anneau sous-acrosomien et les grains infra-vacuolaires se comportent positivement vis-à-vis des colorants du chondriome et des techniques de détection des dictyosomes, leur nature lipoïde ne fait aucun doute; mais, pour les homologuer à des tégosomes, il faudrait, en plus, trouver ces formations appliquées sur le noyau; or, elles n'y touchent pas chez *Nereis irrorata*.

J'ai indiqué antérieurement que les sphérules mitochondriales étaient assez comparables à ceux qui furent signalés par GATENBY et BHATTACHARYA (1925), et par O. TUZET (1930). KOLTZOFF (1906) a figuré, dans la spermiogénèse de *Pagurus striatus*, un processus assez voisin : dans la spermatide, des grains encapsulés s'agglomèrent en une sphère unique qui participera à l'édification de la capsule du curieux spermatozoïde de ce Décapode; mais il ne considère pas ces grains comme mitochondriales.

Chez le Myriapode *Pachyiulus varius*, CÆTTINGER (1909) étudie la spermatogénèse et la spermiogénèse. Le spermatozoïde y présente un appareil dérivant du noyau; il n'est pas sans offrir une certaine similitude morphologique avec la région qui coiffe le noyau chez *Nereis irrorata*. Il y figure toutefois un flagelle qu'il considère comme caudal; ceci a pour effet d'orienter vers l'arrière un appareil qui, à peu près comparable, est antérieur chez *Nereis irrorata*. Mais O. TUZET et BESSIÈRE (1942) ont montré, en étudiant la spermatogénèse d'un autre Iule : *Schizophyllum albolineatum*, que ce flagelle est en réalité antérieur et qu'il régressait. L'acrosome en forme de cône réfringent provient aussi de la substance chromophobe du dictyosome. Dans ces conditions, l'homologie avec les figures de CÆTTINGER reprend sa valeur.

Bien que se singularisant par sa forme et sa structure, le spermatozoïde de *Nereis irrorata* présente, au cours de sa spermiogénèse, des phases évolutives apparentées à celles

observées dans des spermiogénèses de groupes zoologiques très différents, tels que les Gastéropodes, les Scorpionides, les Myriapodes. Mais son caractère propre est la part réduite que prend le noyau dans la constitution de sa volumineuse tête sub-sphérique.

Les spermatozoïdes des autres Néréidiens.

Chez les autres espèces que j'ai étudiées, on ne trouve pas les formations que j'ai décrites chez *Nereis irrorata*.

D'une manière générale, la tête est oviforme, mais tronquée à l'arrière (pl. II, 32, 33 et 34). Elle est presque totalement occupée par un noyau homogène que révèlent les techniques cytologiques et la réaction de Feulgen. Seule une mince pellicule cytoplasmique l'entoure. En avant, un petit acrosome est difficilement analysable. En arrière, faisant suite à une légère excavation du noyau, une courte pièce intermédiaire présente un anneau traversé par le flagelle. Ils sont tout à fait comparables à celui du *Chætoptère* dont ROMIEU (1921) a donné une description cytologique précise. Il considère l'anneau du segment intermédiaire comme un corps mitochondrial.

Je n'ai pas trouvé, chez ces *Nereis*, les volumineux grains que l'on signale souvent au niveau de la pièce intermédiaire du spermatozoïde des Annélides et qui ont été figurés chez *Sabellaria spinulosa* par A. DEHORNE (1911). L'anneau décrit par ROMIEU, chez le *Chætoptère*, celui que j'ai vu chez *Nereis longissima*, *Nereis pelagica*, etc., sont probablement de même nature.

CHAPITRE II

ÉMISSION DES SPERMATOZOÏDES

Je reviendrai plus loin sur les importants travaux de FAGE et LEGENDRE (1923-1927) relatifs aux essaimage, à leur périodicité et à leurs rapports avec les phases lunaires, sur ceux de F. LILLIE et JUST (1913) ayant trait aux conditions physiologiques de la fécondation.

Parmi les auteurs ayant particulièrement recherché le mode d'émission des produits génitaux, il faut signaler HERPIN (1926-1929), GRAVIER et DANTAN (1928). Il était alors habituellement admis que l'émission des spermatozoïdes se faisait par l'anus chez les Néréidiens.

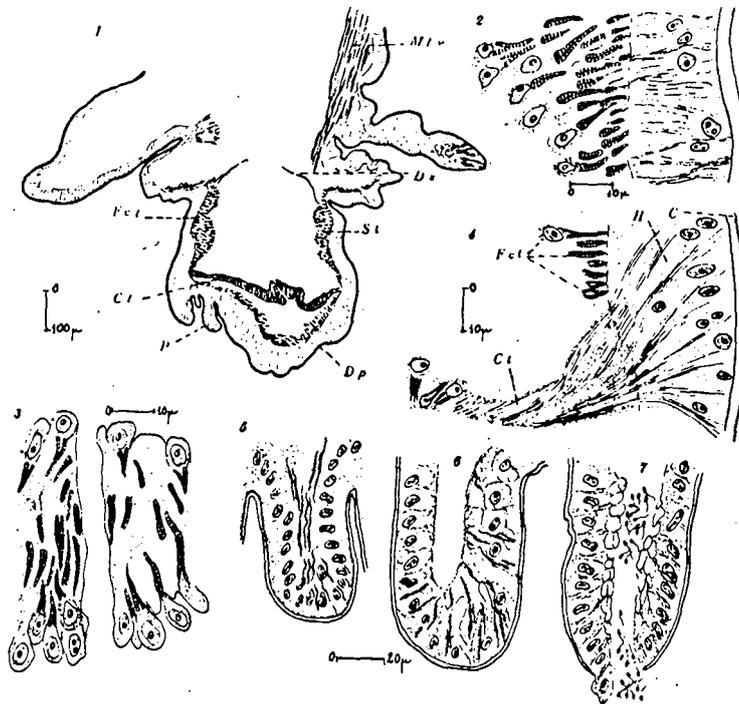
GRAVIER et DANTAN (1928) sont les premiers à préciser que l'émission du sperme se fait par l'extrémité des papilles de la rosette pygidiale ou, chez certaines espèces, par un orifice percé à l'extrémité des poches génitales; leurs observations se rapportent à *Nereis icosiensis*, *Nereis funchalensis*, *Nereis longissima*, *Périnereis macropus*, *Platynereis Dumérilii*. HERPIN (1929) complète ces données en montrant un processus identique chez *Périnereis cultrifera* et *Leptonereis glauca*. J'ai déjà indiqué (1939) qu'il en était de même pour *Nereis pelagica* et *Nereis irrorata*. J'ai recherché si cette émission des spermatozoïdes correspondait à une structure anatomique particulière et à une cytologie propre aux tissus de la région pygidiale.

I. — La région pygidiale.

A. — LE SEGMENT ANTÉ-PYGIDIAL

En arrière du métamère portant la dernière paire de parapodes se trouve un segment terminal, sub-cylindrique, sans rames, sur lequel est inséré le disque pygidial. Chez *Nereis pelagica*, il se différencie nettement quant à la musculature. On n'y observe pas de muscles obliques, les muscles longitudinaux n'y pénètrent pas; mais on trouve, au delà du dernier

FIG. 22. — 1 à 4 : *Nereis pelagica* (hétéronereis mâle). Coupe frontale de la région postérieure : fibres circulaires du segment terminal, diaphragme perforé, disque pygidial (1). Fibres musculaires circulaires à myoplasme néréidien du segment terminal (2). Structure du diaphragme perforé entre le segment terminal et le disque pygidial : nombreuses fibres musculaires à myoplasme néréidien (3). Fixation de cette cloison transversale au tégument (4). — 5-6 : *Nereis irrorata*. Papilles pygidiales à tégument riche en noyaux chez un mâle atoque (5). Vacuolisation de l'hypoderme dans la région terminale des papilles pygidiales chez une hétéronereis mâle (6). — 7 : *Nereis pelagica* (hétéronereis mâle). Rupture de l'extrémité des papilles et sortie des spermatozoïdes chez une hétéronereis mâle fixée au cours de l'émission du sperme. — Ct : cloison transversale perforée séparant le segment terminal du disque pygidial. Dp : disque pygidial. Ds : dissépiement. Fct : fibres circulaires du segment terminal. Mlv : muscle longitudinal ventral. P : papilles pygidiales. St : segment terminal.



dissépiement normal, un revêtement musculaire très particulier (fig. 22, 1) : il est formé de fibres circulaires appliquées côte à côte sur la face interne de l'épiderme, donc très différentes des fibres circulaires des autres segments où on les rencontre en faisceaux intra-épidermiques sous la musculature longitudinale. Cette musculature circulaire anté-pygidiale est formée de fibres du type néréidien à myoplasme prépondérant, mais le noyau ressemble à celui des fibres hétéronéréidiennes : il est volumineux et possède un gros nucléole, il est latéral et fait hernie avec un peu de sarcoplasme (fig. 22, 2).

Ce segment est limité en arrière par une cloison transversale qui sépare sa cavité de celle du disque pygidial proprement dit. Mais cette cloison n'a pas l'allure d'un dissépiement : elle est très épaisse et atteint jusqu'à 40 μ . Elle est formée de fibres musculaires assez comparables à celles du segment qu'elles terminent, bien que moins colorables; elles paraissent aussi néréidiennes, mais à noyau en dehors du myoplasme. Comme précédem-

ment, l'appareil nucléaire est formé d'éléments de grande taille, identiques en tous points à ceux de la musculature hétéronéréidienne et possédant en particulier un volumineux nucléole. On trouve autant de noyaux du côté antérieur que du côté postérieur de la cloison, mais j'ai recherché en vain une lame axiale conjonctive servant de support. Il n'en existe certainement pas, les fibres sont d'ailleurs fort entremêlées et disposées sans régularité (fig. 22, 3).

Ce diaphragme se distingue en outre d'un dissépinement par l'absence totale de toute ramification vasculaire. A son contact avec le tégument, il s'y articule par un large cordon myofibrillaire se prolongeant jusqu'à la cuticule par un faisceau de tonofibrilles (fig. 22, 4). Ce diaphragme présente des ouvertures sous forme de conduits de 3 μ de diamètre faisant communiquer la cavité segmentaire, qu'il limite postérieurement, avec celle du disque pygidial qui suit (fig. 22, 3).

B. — LE DISQUE PYGIDIAL ET SES PAPILLES

Le disque pygidial a également la face interne de son tégument revêtue d'une couche de fibres circulaires serrées et entre-croisées analogues à celles du segment qui précède. Il présente, en outre, de nombreuses digitations externes : ce sont les papilles pygidiales dont le rôle était resté inconnu chez les *Nereis* jusqu'aux publications de GRAVIER et DANTAN (1928). Ces digitations sont creuses et constituent une duplicature du tégument, très mince à leur niveau. L'hypoderme possède, dans cette région, une remarquable capacité d'extension : les noyaux y sont extrêmement nombreux et j'y ai observé des aspects pouvant se rattacher à l' amitose.

C. — VALEUR DES CAVITÉS POSTÉRIEURES

La cavité du disque pygidial, qui se poursuit jusque dans l'axe des papilles chez les *Hétéronereis* mâles, se retrouve chez d'autres *Nereis*, même chez les individus atokes. Je ne me propose pas ici d'en rechercher la nature exacte : il faudrait pour cela en suivre le développement de bout en bout. Mais cette cavité du disque pygidial s'oppose nettement à celles qui précèdent par la nature de son contenu : chez une *Hétéronereis* mûre, par exemple, mais n'ayant pas encore émis son sperme, on n'y trouve ni spermatozoïdes, ni éléocytes, ni aucun des éléments de la lymphe périviscérale.

Par contre, dans le dernier segment du corps, la cavité, limitée en arrière par le diaphragme décrit plus haut, contient spermatozoïdes, éléocytes, linocytes, etc., tout comme dans les cavités coelomiques des segments antérieurs. Il semble donc qu'il faille considérer ce segment, bien que ne portant pas de parapodes, comme l'ultime métamère du corps. Il se peut que le disque pygidial soit une formation de ce métamère et non un métamère lui-même. Mais cette hypothèse ne peut être vérifiée que par l'étude de son développement et la détermination de la nature de sa cavité.

Enfin, j'ai indiqué que la musculature du dernier segment était uniquement circulaire, mais en outre du *type néréidien* : on aurait là un dernier segment non modifié par l'épitoquie; le fait n'est pas nouveau. Il existe des espèces chez lesquelles la métamorphose est incomplète et ne se poursuit pas jusqu'à l'extrémité postérieure du corps : c'est le cas, comme nous l'avons vu plus haut, de *Leptonereis glauca*; c'est aussi celui de *Périnereis Marionii*, chez laquelle les 9 à 10 derniers sétigères ne sont pas modifiés, ainsi que FAUVEL l'avait signalé dès 1911.

II. — Le processus de l'émission.

J'ai recherché si, à l'émission des spermatozoïdes ne correspondaient pas, outre les données que je viens d'exprimer, d'autres particularités anatomiques et histologiques, et j'ai indiqué quelques observations qui y sont relatives (1939-1941). J'ai vu depuis un certain nombre d'autres aspects chez *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*, avant la danse nuptiale ou après l'émission des spermatozoïdes.

Je rappellerai d'abord que le critère de la maturité n'est pas uniquement morphologique. Comme HERPIN (1926), je pense « qu'un mâle présentant toutes les apparences de la maturité complète peut cependant ne pas être excitable ». Il existe, par contre, un comportement physiologique qui correspond à l'excitabilité instantanée du mâle et à l'émission du sperme en présence d'une femelle ou de sa sécrétion : c'est la natation rapide et en cercles très étroits au voisinage de la surface. Tout mâle qui nage dans ces conditions est morphologiquement et physiologiquement mûr. Chez de tels mâles, j'ai pu rassembler les observations ci-dessous :

1° On assiste à une large vacuolisation de l'épiderme de la région terminale des papilles, mais la cavité du disque pygidial est toujours vide d'éléments génitaux (fig. 22, 6).

2° On peut voir de larges déplacements de sperme d'avant en arrière et inversement, suivant les contractions de l'*Hétéronereis*, comme s'il n'y avait plus de dissépiments et une continuité cavitaire d'une extrémité à l'autre de l'Annélide. Or, sur coupes parasagittales, il devient impossible de retrouver trace des dissépiments dans la région dorsale.

3° On sait, depuis les travaux de FAGE (1906), que les néphridies des Néréidiens sont très évoluées en vue de l'excrétion. Faisant exception à une règle à peu près générale, elles ne se modifient pas au cours de l'épitoquie dans cette famille où ce phénomène se présente pourtant avec une plus grande constance que partout ailleurs. Leur néphrostome étroit ne laisse passer que des substances solubles. Les excréments solides sont eux accumulés dans des organes phagocytaires spéciaux (V. WILLEM et A. MINNE, 1900).

Chez *Nereis irrorata*, où ils sont particulièrement importants, ils forment deux masses disposées symétriquement de part et d'autre de la ligne médiane sous les muscles longitudinaux dorsaux. Chez les individus pré-épitoques, ces organes sont fort volumineux et montrent, outre des concrétions uratiques et du glycogène, de nombreux éléments cellulaires dégénérés : la réaction de Feulgen y révèle en particulier des noyaux pycnotiques. Sur l'animal vivant, la transparence du tégument et de la musculature sous-jacente les laisse apparaître sous forme de deux petites taches sombres disposées symétriquement dans chaque métamère. Or, ces masses sont flottantes dans chaque cavité coelomique.

Chez des *Hétéronereis irrorata* mâles fixées au cours de la danse nuptiale, on les retrouve rassemblées dans les derniers métamères. Un tel déplacement n'est rendu possible, étant donné leur taille, que par une disparition ou une destruction des dissépiments dans la région dorsale.

A la suite de ce déplacement, vers la région d'émission des spermatozoïdes, y a-t-il élimination de ces importantes masses d'excréments ? Je ne puis l'affirmer, n'ayant jamais vu, dans la partie postérieure des *Hétéronereis*, des ouvertures ou des déchirures susceptibles par leur taille d'en permettre le passage. La question reste posée. Leur expulsion pourrait être considérée comme un processus épurateur survenant au cours de l'émission des produits génitaux.

4° Chez les mâles ayant émis leurs spermatozoïdes, on retrouve ces derniers à la fois dans la cavité pygidiale, dans la cavité canaliforme et axiale des papilles et enfin sortant à l'orifice que ces dernières présentent à leur extrémité (fig. 22, 7). On n'en trouve jamais dans le tube digestif.

Chez les formes hétéronéridiennes nageantes, celui-ci est presque complètement dépourvu de matières alimentaires; l'Annélide cesse de se nourrir pendant les quelques jours qui précèdent la danse nuptiale. Son étude cytologique et cytochimique, chez les formes pré-épitoques et épitoques, ne m'a pas révélé de différences notables avec son aspect chez les individus atokes.

Je rappellerai, à ce propos, que E. PERRIER avait indiqué que l'*Hétéronereis* paraissait formée de deux êtres différents placés bout à bout, la partie antérieure demeurait chenille, la postérieure devenait papillon. Les transformations musculaires examinées antérieurement permettent d'étendre sur le plan histologique une telle comparaison. Mais la quasi-immobilité et l'absence de toute alimentation pendant la période précédant l'essaimage montrent qu'elle est également valable sur le plan biologique : il y a là une certaine analogie avec le sommeil nymphal des Insectes.

Il résulte de ces diverses observations qu'à maturité se trouvent réalisées des conditions anatomiques permettant des déplacements très rapides du sperme d'une extrémité à l'autre du corps de l'Annélide. Ils s'observent d'ailleurs aisément sur le vif.

Comme je l'ai suggéré antérieurement (R. DEFRETIN, 1941), il se peut que le muscle dorsal néoformé, de striation différente des autres, et dont on aperçoit par transparence les contractions ondulatoires, en même temps que le va-et-vient du sperme dans la cavité du corps, intervienne dans la poussée des spermatozoïdes vers la partie postérieure du corps. Il se peut aussi que l'appareil ciliaire joue un rôle actif dans ce mouvement. Les travaux d'histophysiologie de A. MEYER (1927-1929) ont montré l'importance de ces organes ciliés cœlomiques.

5° Quant au diaphragme musculaire perforé, situé à la fin du dernier métamère, la musculature circulaire de ce segment et celle du disque pygidial interviennent certainement au cours de l'émission du sperme. Le diaphragme musculaire se comporte peut-être comme une valvule et serait alors comparable à celle qui existe à l'extrémité de la vésicule séminale de l'*Ascaris megalocephala*.

Or, au cours de la danse nuptiale, l'émission du sperme ne se fait pas d'une manière continue, mais par à-coups, chaque fois que le mâle passe à proximité des œufs et au cours d'un temps d'arrêt très bref, ainsi que je l'ai déjà indiqué (R. DEFRETIN, 1941). Il y a, au même moment, un raccourcissement général du corps de l'Annélide, une sorte de tassement, indice d'une contraction générale des muscles longitudinaux. Il me paraît juste d'admettre, dans ces conditions, une augmentation de pression du liquide cavitair, ainsi que le passage des spermatozoïdes à travers le diaphragme musculaire, lequel s'opposerait, en outre, à leur retour en sens inverse.

Il se peut aussi que, sous l'influence de la contraction des muscles du disque pygidial, l'excès de pression réalisé soit suffisant d'une part pour provoquer la rupture des extrémités vacuolisées des papilles au cours de la première émission, d'autre part pour assurer les émissions successives.

C'est également cette augmentation de pression qui serait, selon moi, la cause du phénomène érectile dont les papilles sont alors le siège. HERPIN (1926) suppose qu'un organe sensitif récepteur spécial au mâle, qu'il imagine dans les papilles anales ou dans

les cirres dorsaux, serait le point de départ du réflexe commandant cette turgescence. Je ne pense pas qu'il soit dans les papilles où je n'ai décelé aucun organe sensoriel ou nerveux.

Mais on sait aussi que certaines espèces, en particulier *Nereis irrorata*, sont capables de retenir énergiquement leur sperme : HERPIN (1926) signale, chez *Périnereis cultrifera*, que la section du pygidium n'amène l'évacuation que d'une très petite fraction de sperme.

Sa viscosité et l'exiguïté des orifices de sortie aux extrémités des papilles sont susceptibles d'expliquer partiellement l'arrêt de l'émission lorsque la pression interne devient insuffisante. Il me paraît vraisemblable de supposer que le diaphragme musculaire et un arrêt de la contraction de l'importante musculature des cavités terminales du corps soient aussi responsables d'une telle rétention, en particulier dans le cas signalé par HERPIN de la section du disque pygidial. On l'expliquait autrefois en imaginant l'agglutination du sperme dans le rectum; on n'a pas, à ma connaissance, fourni d'éclaircissements à ce sujet depuis que l'on sait que les spermatozoïdes n'empruntent pas la voie rectale, mais sortent par les papilles pygidiales.

CHAPITRE III

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES AUX PÉRIODES DE MATURITÉ.

EXPÉRIMENTATION

Depuis les expériences désormais classiques de F. LILLIE et JUST (1913) sur la fécondation chez *Nereis limbata*, on sait qu'une substance excitatrice sécrétée par la femelle provoque l'émission du sperme chez le mâle.

Des auteurs français ont ensuite précisé divers aspects de l'essaimage si curieux des Néréidiens.

CH. GRAVIER (1923) a apporté de nombreuses observations sur la ponte et l'incubation des Annélides Polychètes; je ne les analyserai pas, car elles ne se rapportent pas directement aux questions traitées ici.

R. HERPIN (1925) a fourni d'intéressantes observations sur les Néréidiens en répétant les expériences de LILLIE et JUST sur *Périnereis cultrifera*. Il étudie ensuite les époques de reproduction et les relations entre les essaimages et les phases de la lune. Il complète, par des recherches sur l'essaimage de *Nereis irrorata* (1926), les données de son mémoire.

FAGE et LEGENDRE (1927) effectuent de nombreuses pêches pélagiques nocturnes en utilisant une lampe spécialement conçue. Parmi les résultats de leurs recherches méthodiques, ils précisent, pour les Néréidiens, les conditions suivant lesquelles se font les essaimages et établissent, pour beaucoup d'entre eux, une concordance avec les phases lunaires. En particulier, ils trouvent : *Nereis pelagica* au dernier quartier de la lune de janvier et février; *Périnereis cultrifera* à la pleine lune de mai; *Nereis irrorata* au dernier quartier et à la nouvelle lune d'août et septembre.

Mais, en Méditerranée, GRAVIER et DANTAN (1928) ne discernent pas de relation nette entre les phases lunaires et les périodes d'essaimage.

HERPIN (1929), tenant compte des observations de GRAVIER et DANTAN, pense que la

périodicité dans l'Atlantique et la Manche est due à l'action directe ou indirecte des marées.

Il faut noter que certains des résultats de HERPIN (1926) ne correspondent pas à ceux de FAGE et LEGENDRE. Le premier constate que si *Périnereis cultrifera* essaime à Concarneau deux jours avant la pleine lune, au même moment à Cherbourg, où il effectue ses observations, leur habitat est à sec toute la nuit; il y voit la raison pour laquelle l'essaimage de cette espèce a lieu au premier quartier à Cherbourg et en conclut que les influences locales peuvent jouer un rôle important. FAGE et LEGENDRE estiment que les recherches à marée basse ne peuvent fournir que des présomptions et non des certitudes; les observations apportées par HERPIN ont besoin d'être appuyées de pêches en surface.

Au cours des récoltes effectuées pendant plusieurs années pour rassembler le matériel nécessaire à mes recherches, j'ai pu, non seulement, observer les périodes de maturité des espèces étudiées, mais aussi procéder à quelques essais expérimentaux. Les données que j'apporte ci-dessous sont assez fragmentaires, elles permettent néanmoins quelques comparaisons sur le comportement de ces *Nereis* dans le Boulonnais et sur les côtes Ouest, d'après les conclusions des auteurs précédents.

Je n'ai pu réaliser de pêches pélagiques et, dans ces conditions, il ne saurait être question de dates d'essaimage. J'examinerai donc les périodes de maturité : époques auxquelles les espèces considérées ont été recueillies à maturité dans leur habitat normal. Je considère comme mûrs les exemplaires morphologiquement hétéronécidiens et effectuant, lorsqu'ils sont mis dans l'eau, la natation en cercles étroits si caractéristiques. Il est évident que la période de maturité, ainsi envisagée, est extrêmement voisine de celle de l'essaimage et la précède de fort peu.

I. — Périodes de maturité dans le Boulonnais.

Nereis pelagica. — Je n'ai jamais rencontré d'*Hétéronereis* vraies avant la fin de février. Au cours de la première quinzaine de mars, on observe à la fois des formes pré-épitoques et des *Hétéronereis* mûres; on en recueille encore au cours de la seconde quinzaine de mars, mais en avril elles sont exceptionnelles.

Les observations répétées au cours des années 1937-1938-1939, basées sur la présence ou l'absence des formes épitoques mûres dans les crampons de Laminaires et sur leur densité, me laissent supposer que les essaimages auraient eu lieu pour cette espèce : pas avant la N. L. du 12 mars 1937, et certainement peu après la P. L. du 26 mars 1937; peu après la P. L. du 16 mars 1938; aux environs de la N. L. du 21 mars 1939.

A Concarneau, FAGE et LEGENDRE ont observé les essaimages aux derniers quartiers des lunes de janvier et février. Or, dans le Boulonnais, on ne rencontre pas, dans les Laminaires, d'*Hétéronereis* vraies avant février; les stades de transformations musculaires sont toujours relatifs à des exemplaires récoltés de fin janvier à mars. Mais, chez cette espèce à large dispersion géographique, l'époque de reproduction paraît, selon FAGE et LEGENDRE, être fonction de la latitude : ainsi s'expliquerait le décalage observé.

Dans la zone intercotidale aux environs de Boulogne, *Nereis pelagica* est donc à maturité en mars et les essaimages y ont lieu probablement à la fin de mars, peu après la pleine lune.

Nereis irrorata. — Au début d'août, tous les exemplaires recueillis sont pré-épitoques et l'on observe chez les mâles les stades de la spermiogénèse. Les premières transformations musculaires peuvent être décelées dès le début de juillet. Au cours de la deuxième quinzaine d'août, la proportion d'*Hétéronereis* vraies augmente.

En 1937, les exemplaires recueillis aux environs du 25 août étaient tous mûrs, j'en ai encore rassemblé quelques-uns le 10 septembre, soit 6 jours après la nouvelle lune. L'essaimage semble s'être placé ici aux environs de la N. L. de septembre.

En 1938, le 27 août, 2 jours après la N. L., on pouvait recueillir non seulement de nombreuses *Hétéronereis* mûres, mais aussi des formes pré-épitoques. Il se peut qu'il y ait eu un essaimage peu après la N. L. d'août, mais les formes pré-épitoques observées n'ont pu acquérir la maturité et essaïmer que beaucoup plus tard à la fin septembre: aux environs de la N. L. du 23.

En 1939, les dernières récoltes, que j'ai effectuées cette année-là le 17 août (2 jours après la N. L.), m'ont procuré uniquement des exemplaires pré-épitoques.

Dans la zone intercotidale du Boulonnais, *Nereis irrorata* n'arrive à maturité que pendant la deuxième quinzaine d'août et les essaimages doivent se placer en septembre, rarement à la fin d'août.

Nereis longissima. — Toutes les formes hétéronéréidiennes récoltées l'ont été fin mai. La période de maturité pour cette espèce correspond aux observations des auteurs relatives à son essaimage.

Nereis fucata. — Les *Hétéronereis* mûres de cette espèce ont été trouvées en avril dans le Boulonnais. H. CHARRIER indique qu'à Arcachon, la maturité sexuelle semble avoir lieu de février à mai.

Périnereis cultrifera. — Je l'ai recueillie sous forme hétéronéréidienne mûre, en fin avril et début mai. FAGE et LEGENDRE (1927) à Concarneau, HERPIN (1926) à Cherbourg, constatent l'essaimage en mai.

II. — Expérimentation.

On sait que lorsque les *Hétéronereis* à maturité quittent leur galerie ou leur tube pour nager, les mâles sont extrêmement sensibles à l'action d'une substance sécrétée par l'*Hétéronereis* femelle : c'est la fertilisine mise en évidence par F. LILLIE et E. JUST (1913) chez *Nereis limbata*. HERPIN (1926) a réalisé un certain nombre d'expériences sur *Nereis pelagica*, *Périnereis cultrifera*, *Nereis irrorata* : il n'a obtenu l'émission des spermatozoïdes en présence de la femelle ou de sa sécrétion que si cette dernière est épitoque; il constate aussi que certains mâles, malgré leur apparence de maturité, peuvent ne pas être excitables.

J'ai répété à maintes reprises les observations de HERPIN et j'ai opéré de la manière suivante : a) Dans le cristalliseur contenant un mâle mûr, j'ai ajouté tantôt la femelle elle-même, tantôt des ovules, tantôt l'eau dans laquelle ceux-ci avaient séjourné, tantôt l'eau dans laquelle la femelle elle-même se trouvait; cette eau, utilisée immédiatement ou après un temps plus ou moins long, eau filtrée ou non. b) Dans un cristalliseur où se trouvait une femelle mûre, j'ai placé tantôt un mâle mûr, tantôt l'eau dans laquelle il avait nagé, tantôt des spermatozoïdes.

J'ai déjà montré (1941), en confirmant les résultats de HERPIN, que l'apparence de la maturité ne suffit pas pour que le mâle soit excitable. Mais j'ai ajouté qu'un mâle sur lequel n'agit aucune cause d'excitation et qui nage, en cercles étroits, au voisinage de la surface, est instantanément excitable quelle que soit l'heure, de jour comme de nuit. Le critère de la maturité physiologique me semble être cette natation rapide en cercles de 10 cm. de diamètre environ.

Les expériences réalisées avec *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*, suivant les conditions précisées ci-dessus, m'ont conduit à quelques observations, certaines confirment celles des auteurs cités précédemment, d'autres les complètent : a) la sécrétion de la femelle, qui déclenche chez le mâle l'émission du sperme, se détruit rapidement : elle ne persiste que quelques heures, comme l'ont montré ces auteurs; — b) la réaction des mâles physiologiquement mûrs et l'émission des spermatozoïdes est toujours quasi instantanée : elle a lieu en un temps inférieur à 3 secondes : soit en présence de la femelle, soit par addition de l'eau filtrée ou non dans laquelle a séjourné une femelle mûre ; — c) en présence d'ovules soigneusement lavés ou de l'eau dans laquelle ils ont séjourné, l'émission n'est pas réalisée; — d) comme l'a montré HERPIN, l'émission des spermatozoïdes par le mâle détermine la ponte chez la femelle; — e) l'eau dans laquelle a séjourné un mâle est sans action sur la femelle; — f) l'apport de spermatozoïdes dans l'eau contenant une femelle provoque la ponte, mais la réaction de la femelle n'est pas instantanée : elle a toujours lieu, mais en un temps plus ou moins long qui est souvent de plusieurs minutes, même si les spermatozoïdes sont placés à la pipette au voisinage de la femelle. Or, si le mâle est placé dans le même cristalliseur, la ponte a lieu immédiatement. Il semble, dans ces conditions, que la présence des spermatozoïdes soit nécessaire pour provoquer la ponte, mais celle du mâle réalise une action plus rapide, bien qu'il ne semble y avoir aucune sécrétion de sa part.

III. — Conservation à basse température.

A. — INFLUENCE SUR LES MANIFESTATIONS DE L'ÉPITOQUIE

J'ai indiqué, au début de ce travail, la nécessité dans laquelle je m'étais trouvé de rechercher un procédé pratique de conservation des *Nereis* vivantes. J'ai montré que l'isolement de chaque Annélide dans un petit cristalliseur contenant 200 à 250 cm. d'eau de mer, placé dans une glacière entre + 6° et + 8°, m'avait donné les meilleurs résultats pour les formes épitoques et pré-épitoques. Les *Nereis* atoques se conservent mal : 6 à 10 jours au maximum; la mortalité semble due à l'inanition. L'expérience serait à reprendre en procurant aux Annélides les algues dont elles font habituellement leur nourriture.

Les *Hétéronereis* mûres, ainsi placées à basse température, ralentissent leurs mouvements natatoires en-dessous de + 6°, la natation reprend si la température est ramenée aux valeurs supérieures à + 8°. Au bout d'une période plus ou moins longue, l'*Hétéronereis* émet ses produits génitaux sans que la présence de l'autre sexe soit nécessaire. Cet état critique a une durée variable. Il ne dépasse pas toutefois certaines limites et la valeur maximum observée a été de 55 jours pour une *Hétéronereis irrorata* mâle qui, mise en glacière le 24 août 1937, a émis ses spermatozoïdes sans nager le 18 octobre :

cette émission était lente et continue; je noterai en passant que la pleine lune avait lieu le lendemain 19 octobre.

Les *Hétéronereis* qui paraissent mûres morphologiquement, mais qui, du point de vue physiologique, ne le sont pas, construisent immédiatement un tube au fond du cristallin; elles y achèvent leur maturité. Celle-ci réalisée, elles quittent leur tube et nagent la nuit; je l'ai maintes fois constaté par des observations échelonnées de demi-heure en demi-heure, jusqu'à 22 et parfois 23 heures. Cette natation nuptiale nocturne en glacière, donc chez des *Nereis* séjournant constamment à l'obscurité, a été observée dans les quelques jours autour d'une pleine ou d'une nouvelle lune. Dans la nature, les essayages ont lieu dans les mêmes conditions, ainsi que l'ont montré les travaux de HERPIN (1926), et de FAGE et LEGENDRE (1927). Il ne peut s'agir ici de l'influence de la marée.

B. — REcul DE LA PÉRIODE D'ÉPITOQUIE

Les *Nereis*, qui ne sont pas morphologiquement épitoques, construisent un tube et continuent lentement leur évolution; en général, elle s'échelonne sur plus d'un mois. Puis, brusquement, les parapodes acquièrent leur morphologie hétéronéréidienne, les métamères se tassent et l'on passe en une huitaine de jours de la forme pré-épitoque à l'*Hétéronereis*. Celle-ci, quelques jours après, quitte son tube et nage. Cette évolution peut être longue: j'ai observé une durée maximum de 74 jours pour une *Nereis irrorata* récoltée le 27 août 1938, ayant poursuivi sa métamorphose jusqu'aux premiers jours de novembre et qui a quitté son tube pour nager le 10 novembre au soir; or, la pleine lune avait lieu le 7.

Pour les individus chez lesquels les transformations de l'épitoque sont seulement commencées, il y a donc un recul de la période d'épitoque. Est-il dû uniquement à la température basse? Ou bien, le jeûne intervient-il dans le ralentissement des modifications internes chez des individus n'ayant pas encore cessé totalement de s'alimenter? Ces observations sont trop fragmentaires pour qu'il me soit possible d'avoir une opinion précise. L'expérience est à reprendre avec de nombreux exemplaires divisés en plusieurs lots, dont les uns seraient maintenus à jeun, tandis que des algues appropriées seraient fournies à d'autres; il faudrait aussi disposer de plusieurs enceintes froides réglées à des températures échelonnées, afin de déterminer l'influence exacte du froid suivant son intensité et rechercher s'il n'existe pas un seuil à cette action des températures plus basses que celles du milieu naturel.

Mais il est curieux de constater que le rythme lunaire semble se maintenir pour des *Nereis* soumises à de telles conditions expérimentales. A première vue, on pourrait être tenté de rapprocher ce synchronisme de celui mis en évidence par G. BOHN (1903-1905-1928) chez les *Convoluta*. Cet auteur a montré, en effet, que ses planaires conservent en tube ou en aquarium le rythme de marée qui domine leur biologie. A vrai dire, le cas des *Hétéronereis* est assez différent, puisqu'il ne s'agit pas de la persistance d'un rythme acquis et qui se maintient une fois l'animal extrait de son milieu naturel; on a affaire ici à une manifestation sexuelle retardée probablement par le froid et qui garde un rapport probable avec les phases lunaires.

Chez *Convoluta*, G. BOHN a fait la preuve que de nombreux facteurs intervenaient dans leur comportement.

La sortie des *Convoluta* correspond, en effet, à un changement de sens périodique de leur géotropisme. Mais c'est aussi une exaltation du phototropisme, et l'action de substances désensibilisantes comme le cyanure de potassium fait disparaître la sensibilité à la lumière. Les *Convoluta* présentent, en outre, une polarité électrochimique mise en évidence par des réactions différentes de la tête et de l'extrémité postérieure au rouge neutre. Elles résistent assez bien à l'eau de pluie, mais la dessalure produite entraîne un changement de sens du phototropisme. Mais si le rythme se conserve bien, G. BOHN (1928) fait remarquer que la fatigue lumineuse l'inhibe : la lumière prolongée est désensibilisatrice.

De multiples facteurs peuvent donc entrer en jeu dans de tels phénomènes biologiques ; aussi, c'est à la lumière de résultats comme ceux rappelés ci-dessus qu'il faut rechercher, sinon les causes de la persistance du rythme lunaire, tout au moins quelques explications.

Il est indéniable que les phases lunaires constituent dans la nature le facteur principal lié à l'essaimage : les résultats apportés par FAGE et LEGENDRE (1927) sont à ce sujet particulièrement éloquents, le facteur marée paraît être négligeable. Mais on sait, depuis HERPIN (1926), que l'absence de tout courant violent est nécessaire, que la pluie et le vent ont une influence empêchante, que l'apparition de la lumière lunaire est suffisante pour interrompre un essaimage commencé. Chez les *Convoluta*, la fatigue lumineuse inhibe aussi leur rythme.

Or, la conservation en glacière, à l'obscurité totale, réalise la suppression de nombreux facteurs perturbateurs ou empêchants. L'eau y est rigoureusement immobile, le facteur marée se trouve supprimé, la lumière ne peut exercer son action inhibitrice.

Parmi les facteurs extrinsèques à l'*Hétéronereis*, seules les phases lunaires peuvent continuer à se manifester. C'est, à mon avis, la raison importante pour laquelle les *Nereis*, soumises par moi aux conditions expérimentales exprimées plus haut, gardent, bien qu'en dehors de leur milieu naturel et malgré un important recul de la période d'épitoquie, un rythme nuptial toujours lié aux phases lunaires.

TROISIÈME PARTIE

LES GLANDES TÉGUMENTAIRES ET PARAPODIALES

Historique.

Il a été maintes fois fait allusion aux glandes tégumentaires dans les mémoires relatifs aux Annélides ; mais, le plus souvent, il n'a été tenu compte que de leur disposition anatomique et de l'aspect de leur sécrétion. Le côté chimique a été fréquemment délaissé. Je rappellerai, parmi les travaux désormais classiques, ceux dans lesquels une mention spéciale des glandes à mucus a été faite.

CLAPARÈDE (1870), prenant pour type *Nereis Dumerilii*, distingue trois espèces de glandes cutanées : les grosses masses glandulaires des pieds déjà décrites par EHLERS et par RATHKE ; les petits follicules isolés ou groupés semés sur toute la surface du corps,

surtout du côté ventral; enfin, chez l'*Hétéronereis*, à la face ventrale, des follicules dendritiques convergeant vers des plaques cuticulaires.

EISIG (1887), dans sa monographie sur les Capitellides, a figuré de nombreux aspects anatomiques et anatomo-microscopiques.

DE SAINT-JOSEPH (1888) a fréquemment précisé la situation des amas glandulaires épidermiques.

SOULIER (1891) étudie soigneusement l'épiderme des Annélides, et montre l'existence de fibro-cellules épithéliales à mucus et en figure d'autres dans la couche sous-épidermique.

MALAQUIN (1893), chez les Syllidiens, décrit également les différents types de cellules à mucus et attire l'attention sur la diversité des aspects observables, imputables à l'état physiologique, à des stades successifs de la sécrétion.

FAUVEL (1897), dans ses recherches sur les Ampharctiens, précise la répartition des cellules à mucus et insiste sur leur développement particulier dans les boucliers thoraciques. Certaines d'entre elles présentent une ampleur considérable et font hernie dans la cavité thoracique. J'ai fait allusion à cette description, car j'ai retrouvé une disposition comparable chez *Nereis irrorata*. En outre, FAUVEL distingue quatre espèces de cellules glandulaires, d'après la réaction de leur contenu vis-à-vis des colorants. Il a apporté également, dans de très nombreuses notes de faunistique sur les Annélides, des précisions sur la position anatomique des glandes à mucus.

GRAVIER (1896) a décrit les nombreuses cellules et glandes épidermiques dans la famille des Phyllodociens dont la capacité de production de mucus est considérable.

CAULLERY et MESNIL (1898) ont constaté, chez les Cirratuliens, que l'affinité pour l'hématéine correspond à l'existence de caractères chimiques spéciaux et auraient remarqué la multiplication des cellules glandulaires épidermiques lors de la métamorphose.

Les mérites de ces divers travaux sont les suivants : ils apportent des précisions sur la répartition des glandes; ils découvrent de nombreuses catégories; plusieurs auteurs attirent l'attention sur la diversité d'aspects que peuvent présenter certaines cellules glandulaires suivant leur état physiologique.

Mais, dans les groupes zoologiques les plus variés, la sécrétion a fait l'objet de recherches cytologiques très poussées et, parmi les mémoires relatifs aux glandes à mucus ou apparentées, je relèverai quelques-unes des opinions les plus marquantes.

Les glandes salivaires des Gastéropodes, et en particulier celles de l'*Helix*, ont constitué un matériel de choix. Après les travaux de LEYDIG (1857) et de SEMPER (1867), NALEPA (1883) émet l'opinion que la glande serait formée de cellules à contenu variable, suivant les stades de la sécrétion. BARFURTH (1885) pense que toutes les cellules élaborent du mucus provenant de la désagrégation de boules de sécrétion, les « speichelkugeln ». LANGE (1902) croit également que toutes les cellules sont muqueuses et il essaye de reconstituer le cycle de la sécrétion.

PACAUT et VIGIER (1906) sont les premiers à faire une étude cytologique : ils précisent et décrivent, chez les cellules sécrétrices, divers aspects : ponctué, muqueux, granuleux, alvéolaire, cystique. Ils sont amenés à constater l'élaboration par la glande de deux produits figurés différents : la boule de mucus et le grain de ferment; ils en concluent l'existence de deux évolutions cellulaires au moins. Ils distinguent la cellule à mucus ou mucocyte, la cellule à ferment ou zymocyte. A la première catégorie se rattachent les aspects ponctué et muqueux; à la seconde, les cellules granuleuses et alvéolaires; la cellule cystique représentant un accident au cours de l'évolution du zymocyte : c'est un état de la cellule granuleuse par rétention.

Du point de vue cytologique, les cellules ponctuées offrent une structure alvéolaire, les travées dessinant un réseau formé de ponctuations ; mais, contre le noyau, il existe un croissant chromophile à réaction acide. Les cellules muqueuses ont une mince couche cytoplasmique périphérique acidophile, le reste est occupé par des boules de mucus hyalines dont la surface est colorable. Les cellules granuleuses ont leur cytoplasme réduit à des travées minces cloisonnant les interstices entre les grains. Ces derniers, contenus chacun dans une vacuole, sont réfringents, souvent vacuolaires, énergiquement acidophiles ou sidérophiles : ce sont des grains de zymogène. Quant aux cellules alvéolaires, peu colorables, leur charpente cytoplasmique est creusée de vacuoles ; les travées sont acidophiles et granuleuses. Mais elles renferment toujours des formations chromophiles très particulières : les parasomes. Ces derniers, situés à distance du noyau, colorables par les techniques mitochondriales, ont une structure concentrique. Autour d'un globule central homogène, des filaments disposés en couches constituent des capsules emboîtées les unes dans les autres ; il existe des parasomes composés. Les formations ergastoplasmiques (bandelettes chromophiles, parasomes) disparaissent en confondant leur substance avec le cytoplasme. PACAUT et VIGIER les considèrent comme « des formations transitoires dont le rôle serait lié à l'augmentation et à la réparation de la masse cytoplasmique ». BOWEN (1926) montre que, dans les cellules glandulaires séreuses et muqueuses, l'appareil de Golgi est largement développé aux premiers stades de la sécrétion. Il est plus compact et plus périphérique dans les cellules à mucus. Dans la glande salivaire de *Limax*, il a une structure dispersée. BOWEN conclut : « Dans tous les types de cellules glandulaires, il y a une relation topographique étroite entre le matériel de Golgi et le développement des granules de sécrétion. »

VOÏNOV (1934), étudiant l'évolution des ergastoblastes, place, à l'encontre de PACAUT et VIGIER, la cellule ponctuée en tête de la série zymogène et range à part la cellule cystique qu'il fait précéder d'un stade jeune à chondriocotes géants.

Il distingue des ergastoblastes primaires et des secondaires. Les premiers sont formés d'une enveloppe lipoïdique, d'un contenu à structure délicate se colorant faiblement et d'un globule réfringent incolore contenant lui-même un granule chromatique. Le granule chromatique peut se diviser et quitter l'ergastoblaste ; par la suite, à ses dépens, se constitue un ergastoblaste secondaire. Pour VOÏNOV, le mucus est un produit de l'activité de l'ergastoblaste secondaire dont la paroi lipoïdique crève pour mettre en liberté la boule de mucus. Dans les zymocytes, les grains de sécrétion sont également d'origine ergastoblastique et procèdent de l'activité non seulement du globule central, mais également de la substance non différenciée et de l'enveloppe lipoïdique. Pour VOÏNOV, le chondriome ne subirait pas d'importantes modifications au cours des cycles sécrétoires. Il considère d'ailleurs le chondriome et les dictyosomes comme des constituants cellulaires distincts. L'examen d'autres catégories cellulaires, particulièrement des éléments génitaux, avait déjà conduit de nombreux auteurs, PERRONCITO (1910) le premier, à formuler une opinion identique.

La conception de l'appareil de Golgi, sous forme de dictyosomes, jouant un rôle dans la sécrétion, au sens le plus large du mot, a été confirmée, depuis les travaux de PERRONCITO, par ceux de BOWEN (1926), GATENBY (1929), HIRSCHLER (1927-1928), TUZET (1928-1929), etc.

Tel est l'essentiel des données actuelles sur la sécrétion en général et sur les glandes à mucus en particulier.

Peu de travaux font allusion à la cytologie des glandes à mucus des Annélides. Toutefois A. DEHORNE (1937 et 1938) décrit, chez *Nereis diversicolor*, des glandes parapodiales à corps cellulaire massif. De longs chondriocotes y montrent la transformation graduelle pachynétique en autant de lépidosomes qui acquièrent la forme dictyosomique vraie. Ces dictyosomes régressent ensuite, tandis que, dans leur voisinage, s'élaborent de nombreux grains de sécrétion, probablement aux dépens de substances libérées par les premiers. Dans d'autres cellules en forme de boyaux fuchsinophiles, on observe de longs chondriocotes évoluant en lépidosomes, puis en dictyosomes ; les boules de sécrétion

seraient produites par la partie chromophobe et seraient homologues des grains prozymogènes de VOÏNOV. En définitive, les stades de sécrétion sont comparables à ceux observés par VOÏNOV chez *Helix*, mais ici chaque dictyosome dérive de l'évolution d'un chondrioconte. Un certain nombre de chondriocontes périphériques cependant ne subissent pas cette transformation.

CHAPITRE PREMIER

LA RÉPARTITION DES GLANDES DITES A MUCUS CHEZ LES NÉRÉIDIENS

Les types glandulaires.

Outre les techniques cytologiques indiquées au début de ce travail, j'ai eu recours au mucicarmin après coloration préalable des noyaux à l'hémalum et du fond au jaune de métanile acétifié; j'ai également effectué un certain nombre de recherches cytochimiques dont je donnerai les résultats en envisageant l'aspect chimique de la sécrétion.

Mais, avant d'examiner en détail les diverses formations glandulaires, il faut noter trois points importants que l'observation révèle d'emblée : 1° La densité et la répartition des glandes sont très variables d'une espèce à l'autre. 2° L'appareil glandulaire est généralement beaucoup plus développé dans la région antérieure. 3° Les glandes semblent appartenir à plusieurs grandes catégories; les unes, le plus souvent contenues dans l'épiderme, sont fortement azurophiles et prennent, en outre, le mucicarmin. D'autres, formées de longs tubes s'enfonçant profondément dans la cavité du parapode ou du corps, sont incolores par le mucicarmin et montrent une énergique affinité pour la fuchsine. Enfin, certaines glandes volumineuses, également réfractaires au mucicarmin, présentent des éléments tantôt faiblement azurophiles, tantôt chargés de fines granulations acidophiles.

Le cas de *Nereis irrorata*. La tubicolisation.

J'examinerai d'abord cette espèce en raison du développement exceptionnel de son appareil glandulaire. L'examen morphologique révèle, en effet, pour chaque segment de la région antérieure, un véritable anneau glandulaire faisant le tour du corps. Outre les grosses glandes parapodiales situées sur la crête dorsale du parapode, on constate une surface blanche qui se poursuit dans le tégument dorsal, se continue d'autre part dans les languettes parapodiales et sur la face ventrale de chaque segment. Une coupe transversale montre l'extraordinaire développement en profondeur de ce système sécréteur.

Dans le tégument dorsal, les glandes sont courtes, restent épidermiques et ne franchissent pas la musculature circulaire. Les grosses glandes parapodiales dorsales, signalées par de nombreux auteurs, forment un ensemble compact s'enfonçant dans la cavité du parapode (fig. 24, 1). Dans les languettes, on voit de longs amas glandulaires que l'on suit vers la cavité du corps jusqu'au-dessus des muscles longitudinaux. Le tégument ventral est bourré d'éléments sécréteurs épidermiques compris entre la cucule et les muscles circulaires. Enfin, une paire de glandes volumineuses, situées de part

Bien que les Néréidiens soient indiscutablement des Polychètes errantes, ainsi qu'en témoignent la similitude des segments du corps d'une part, un prostomium et un pygidium bien différenciés d'autre part, il faut souligner que beaucoup d'espèces sécrètent un tube. Par sa morphologie, par l'existence de boucliers thoraciques et de glandes ventrales particulièrement développées, *Nereis irrorata* montre une tendance évidente à la *tubicolisation*.

Je ferai plus loin l'étude cytologique et cytochimique des diverses formations glandulaires, mais je signalerai, dès à présent, la répartition des divers types de glandes de cette espèce.

Les glandes azurophiles, petites, avides de mucicarmin, se trouvent dans l'épiderme dorsal et dans l'épiderme ventral. Les longues glandes tubulaires énergiquement fuchsinophiles, incolores par le mucicarmin, s'observent en gros amas sur la crête dorsale du parapode. Enfin, les glandes ventrales, les longues masses glandulaires des languettes parapodiales qui pénètrent profondément dans la cavité du corps sont réfractaires au mucicarmin et sont les unes à peine azurophiles, tandis que d'autres recèlent de fins granules acidophiles (fig. 24, 2). Dans la région moyenne et dans la région postérieure, ces dernières catégories disparaissent; il ne persiste plus que les glandes de l'épiderme dorsal et ventral, ainsi que les volumineuses glandes fuchsinophiles parapodiales dorsales.

Le cas de *Leptonereis glauca*. — Les autres espèces.

Cette espèce présente un système glandulaire assez comparable à celui de *Nereis irrorata*. Chez les *Hétéronereis* mâles, la région antérieure non transformée, demeurée atoque, offre la même tendance à la *tubicolisation*. Ici aussi, il existe un bouclier thoracique et des glandes ventrales faisant hernie de part et d'autre de la chaîne nerveuse (fig. 24, 4). De nombreuses glandes se répartissent dans le tégument, tant dorsal que ventral, et les languettes parapodiales ont leur cavité presque totalement oblitérée par des formations glandulaires. La répartition est identique : glandes réagissant au mucicarmin dans le tégument, réfractaires ailleurs. Mais les glandes tubulaires fortement fuchsinophiles y forment des sacs glandulaires beaucoup moins importants que chez *Nereis irrorata*. La région hétéronéréidienne voit disparaître la majeure partie de cet important appareil sécréteur : seules persistent les glandes de l'épiderme ventral, celles de l'épiderme dorsal et les glandes tubulaires fuchsinophiles. Dans la troisième région, restée néréidienne, on n'observe plus que quelques-unes de ces dernières.

Chez *Nereis pelagica*, dans l'épiderme ventral et dans l'épiderme dorsal, il y a des glandes azurophiles de petite taille. Dans la languette supérieure de la rame dorsale, dans la languette inférieure de la rame ventrale, on observe de longues glandes tubulaires dont les gros sphérules de sécrétion ne prennent pas le mucicarmin, mais sont fortement fuchsinophiles (fig. 24, 3). *Nereis pelagica* montre beaucoup moins de glandes que les deux espèces précédentes.

Chez *Nereis fucata*, la grande languette supérieure de la rame dorsale et la languette cylindrique de la rame ventrale renferment des glandes tubulaires contenant des sphérules fortement fuchsinophiles et ne réagissant pas au mucicarmin. Ces glandes sont en tous points comparables aux gros amas glandulaires dorsaux de *Nereis irrorata*. Outre

et d'autre de la chaîne nerveuse, l'enveloppe totalement, fait hernie dans le cœlome et atteint presque la moitié de la hauteur du segment. A ce niveau, l'épithélium ventral, fort épaissi, est lui-même presque totalement glandulaire (fig. 24, 2).

En dissection, ces glandes ventrales apparaissent sous forme de masses importantes disposées métamériquement de part et d'autre de la ligne médiane ventrale; les quatre premiers métamères en semblent dépourvus, elles se poursuivent ensuite jusqu'aux environs du 25^e segment (j'en ai observé jusqu'au 27^e segment chez une femelle sub-épitoque); mais elles ont leur taille maxima du 13^e au 18^e sétigère (fig. 23).

Ces aspects sont superposables à ceux fournis par divers auteurs à propos du

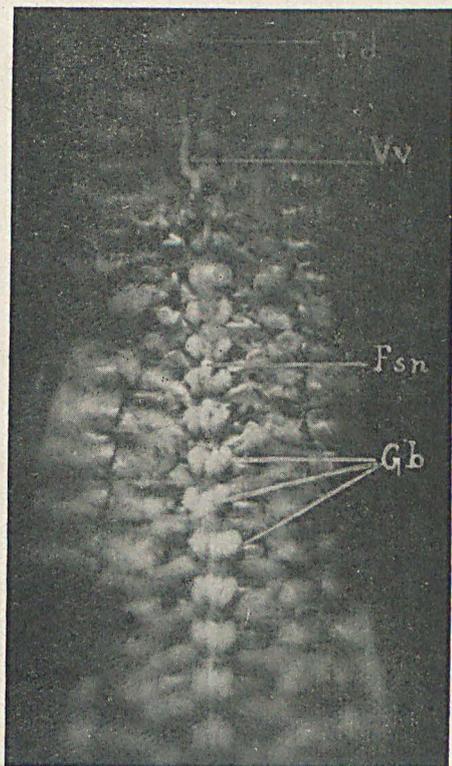


FIG. 23.

Nereis irrorata, Dissection des glandes du bouclier thoracique situées de part et d'autre de la chaîne nerveuse : le vaisseau ventral et le tube digestif ont été sectionnés ($\times 5$). — Fsn : faisceau sus-nervien, Gb : glandes du bouclier thoracique, Td : tube digestif, Vv : vaisseau ventral.

bouclier thoracique et des glandes ventrales de certains Polychètes sédentaires. Qu'il me suffise de rappeler les glandes du bouclier chez *Amphitrite rubra* décrites et figurées (p. 601) par E. MEYER (1886-87); le bouclier ventral de *Spirographis*; les glandes du bouclier de *Polymnia nebulosa* et d'*Amphitrite rubra* représentées (pl. IX, fig. 3 et 7) par SOULIER (1891); les mêmes formations (pl. XIX, fig. 58, 59, et pl. XXII, fig. 100 et 102), chez *Ampharete Grubei*, précisées par FAUVEL (1897).

La face ventrale de la région antérieure de *Nereis irrorata* montre une ressemblance curieuse avec celle de nombreuses Annélides tubicoles. *Nereis irrorata* offre, à première vue, une dilatation d'un certain nombre de ses segments antérieurs rappelant le renflement que l'on observe à l'avant du corps chez certaines Annélides sédentaires telles que les Ampharétidés, certains Térébellidés et Sabellidés. Or, la forme atôque de *Nereis irrorata* vit dans un tube qui, extrait du sable, n'est pas sans une certaine analogie avec celui de *Lanice conchylega*, par exemple.

ces deux groupes, il y a dans le tégument quelques glandes azurophiles dispersées (fig. 24, 5).

Chez *Périnereis cultrifera*, l'épiderme ventral et l'épiderme dorsal montrent, comme c'est aussi le cas chez *Nereis longissima*, peu de glandes azurophiles. On rencontre, dans la languette supérieure de la rame dorsale, dans la languette inférieure de la rame ventrale et dans la région voisine de la base du cirre ventral, des glandes plus ou moins fuchsinophiles; par leur aspect, celles de la languette supérieure de la rame dorsale

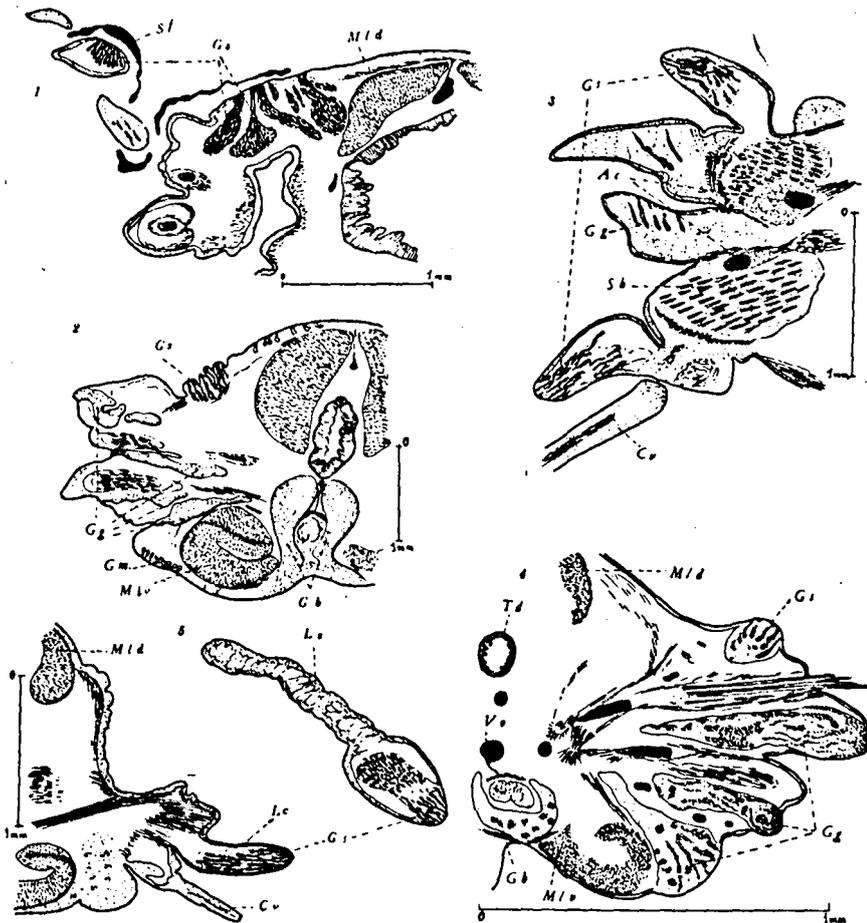


FIG. 24. — 1 : *Nereis irrorata* (femelle au début de l'épitoque). Coupe transversale de la région latéro-dorsale à la naissance du parapode : glandes à sphérules fuchsinophiles (Benoit-Volkonsky). — 2 : *Nereis irrorata* (pré-épitoque mâle, région antérieure). Glandes du bouclier thoracique, glandes à mucus du tégument, glandes à granules fuchsinophiles des languettes parapodiales (Helly-Volkonsky). — 3 : *Nereis pelagica* (hétéronereis mâle). Répartition des glandes à granules et des glandes à sphérules fuchsinophiles. (Benoit-Volkonsky). — 4 : *Leptonereis glauca* (hétéronereis mâle). Coupe transversale de la région antérieure demeurée néreïdienne : répartition des divers massifs glandulaires (Helly-Volkonsky). — 5 : *Nereis fucata* (hétéronereis mâle).

Glandes à sphérules fuchsinophiles de la languette dorsale de la rame dorsale et de la languette cylindrique de la rame ventrale (Helly osmiqué-Volkonsky). — Ac : acicule. Cv : cirre ventral. Gb : glandes du bouclier thoracique. Gg : glandes à granules fuchsinophiles. Gm : glandes à mucus tégumentaires. Gs : glandes à sphérules fuchsinophiles. Lc : languette cylindrique de la rame ventrale. Ls : languette dorsale de la rame dorsale. Mld : muscle longitudinal dorsal. Mlv : muscle longitudinal ventral. Sf : sécrétion fuchsinophile des glandes à sphérules. Sh : soies hétéronéréidiennes.

s'apparentent aux longues glandes à sphérules fuchsinophiles de *Nereis irrorata*, aux glandes des languettes de *Nereis fucata*; les autres, à contenu faiblement azurophile ou à fins granules fuchsinophiles, bien que faiblement développées, ont des réactions identiques aux glandes ventrales et des languettes parapodiales de *Nereis irrorata*.

Chez *Nereis longissima*, le tégument ventral et le tégument dorsal contiennent quelques rares glandes azurophiles, du type décrit dans les espèces précédentes. Dans

les languettes parapodiales dorsales, il existe quelques glandes dont la sécrétion granuleuse est fort peu colorable; elles ne prennent pas le mucicarmin et semblent se comporter comme les glandes faiblement azurophiles signalées chez *Nereis irrorata*. La pauvreté glandulaire de cette espèce contraste nettement avec la richesse de *Nereis irrorata* et de *Leptonereis glauca*.

Il résulte de ce rapide examen anatomique que, malgré une densité différente suivant les espèces, les diverses catégories de glandes se retrouvent dans des régions homologues chez ces quelques Néréidiens.

Les glandes azurophiles s'observent dans l'épithélium ventral et dans le dorsal, elles sont rares dans les languettes parapodiales. Celles à gros sphérules fuchsinophiles se trouvent uniquement sur la crête dorsale de la languette supérieure de la rame dorsale et parfois dans la languette inférieure de la rame ventrale. Les glandes à contenu finement granuleux sont réparties, suivant les espèces, dans les languettes parapodiales et parfois constituent les importants appareils glandulaires métamériques disposés de part et d'autre de la chaîne nerveuse dans la région antérieure. D'ores et déjà, les petites glandes intra-épidermiques apparaissent comme de véritables glandes à mucus.

Enfin, une autre remarque générale découle de l'examen systématique de ces diverses catégories glandulaires, tant chez les formes atokes que chez les individus pré-épitoques et épitoques. Les multiples observations effectuées au cours des stades successifs de l'épigamie m'ont montré qu'aucune de ces glandes n'est spéciale à un quelconque état de maturité de la *Nereis*; on les retrouve toutes, quel que soit le degré d'évolution des produits génitaux et l'état de transformation de la musculature : elles restent inchangées pendant que se déroule la métamorphose. On observe bien des déplacements des glandes parapodiales les unes par rapport aux autres, mais ils ont pour cause le développement considérable des languettes parapodiales et ils ne correspondent pas à des formations nouvelles.

L'*Hétéronereis* possède les mêmes glandes que la *Nereis* et l'épitoque n'est marquée ici, ni par l'apparition d'un nouveau système sécréteur, ni par une plus grande densité de glandes. L'appareil glandulaire offre une persistance et une stabilité remarquables au cours de l'hétéronéréidation.

CHAPITRE II

CYTOLOGIE DES CELLULES GLANDULAIRES

J'ai utilisé pour l'étude des diverses catégories glandulaires dont je viens d'examiner la répartition, des techniques cytologiques précises : fixations au Helly, au Benoit simple, au Benoit suivi d'une courte osmiation, fixation au liquide d'Hirschler suivi d'imprégnation. J'examinerai successivement les aspects fournis par chaque type de cellule sécrétrice.

A. — Glandes à mucus épidermiques.

Ce sont celles qui, souvent, apparaissent fortement azurophiles et montrent une avidité marquée pour le mucicarmin. Leur corps cellulaire est volumineux, d'assez grande taille (30 à 40 μ), situé profondément contre la couche des fibres circulaires ou même non

loin des longitudinaux, lorsqu'elles sont comprises entre deux faisceaux circulaires. Elles se poursuivent, vers la cuticule, par un tube excréteur plus ou moins ondulé, parfois relativement étroit (2 à 3 μ), qui se rétrécit davantage encore au niveau de son orifice. Leurs aspects étant similaires dans les diverses espèces, je les examinerai globalement pour les quelques *Nereis* étudiées.

Lorsqu'elles sont fortement azurophiles, elles sont en pleine sécrétion, car c'est un contenu totalement spumeux qui montre cette avidité pour l'azur du Volkonsky; c'est également sous cette forme que le mucicarmin les colore. Mais on en observe à divers stades.

Certaines cellules présentent dans un cytoplasme homogène, mais compact et sans affinités colorantes, un chondriome formé uniquement de chondriocotes flexueux (pl. III, 1). Dans d'autres, on observe une tendance marquée au raccourcissement et à l'épaississement des chondriocotes; quelques-uns sont appariés et plus ou moins tordus entre eux. Mais contre ce chondriome, désormais court et épais, on voit apparaître une substance légèrement chromophile qui confère à l'ensemble un véritable aspect de dictyosome (pl. III, 2). Cette bande peu colorable, appliquée contre le court chondriocote, n'est pas une vacuole, elle se présente exactement comme la substance chromophobe des dictyosomes. Or, sur pièces imprégnées, certaines cellules glandulaires révèlent de véritables dictyosomes relativement abondants (pl. III, 3). Je n'ai jamais observé, par contre, de grains ou des aspects osmio-réducteurs susceptibles de donner naissance à un tel appareil de Golgi dispersé. Aussi me paraît-il juste d'admettre que ces figures, ci-dessus signalées, correspondent à une évolution du chondriome, à des prodictyosomes dont l'origine mitochondriale semble certaine. Le cytoplasme prenant, peut-être, une part active, mais non figurée, à cette transformation. Certaines cellules contiennent des formations osmio-réductrices plus complexes que le simple dictyosome : ce sont des écailles plus ou moins concentriques, parfois en assez grand nombre (pl. III, 3), que j'homologue aux parasomes de PACAUD et VIGIER, et aux ergastoblastes de VOÏNOV. Toutefois, il faut noter qu'il n'y a pas de grain central dans de telles formations; ni ailleurs dans la cellule, et qu'il ne saurait être question de multiplication de l'appareil ergastoblastique ou de formation de nouveaux dictyosomes. Le chondriome qui persiste dans de tels aspects est rare et limité à quelques sporadiques et courts chondriocotes périphériques. Il faut toutefois en souligner la présence : la coexistence du chondriome et des dictyosomes constituant pour certains auteurs, HIRSCHLER (1924) en particulier, un critère de l'authenticité du Golgi.

Au cours de cette évolution de la cellule, le cytoplasme présente lui-même d'importantes modifications de structure. Il est homogène dans la cellule à chondriocotes; mais lorsque les dictyosomes sont décelables, on voit apparaître des vésicules dont le contenu fluide et transparent tranche singulièrement avec le cytoplasme primitivement compact (pl. III, 4). Elles sont de tailles très variées; tantôt extrêmement réduites (0 μ 5), tantôt aussi grandes que le noyau (5 à 6 μ). La cellule à ce stade est assez comparable à la cellule alvéolaire décrite par PACAUD et VIGIER. Mais ces formations vésiculaires augmentent en importance au fur et à mesure que l'appareil dictyosomique disparaît. En même temps, les mailles inter-vacuolaires acquièrent une colorabilité que la cellule jeune ne possédait pas : une amphophilie à tendance marquée pour l'azurophilie. Au stade ultime, formations ergastoblastiques et dictyosomes sont disparus et la presque totalité du contenu cellulaire est à l'état spumeux, avide de bleu azur ou de mucicarmin. La sécrétion des glandes de ce type apparaît comme un véritable mucus (pl. III, 6).

Ces divers aspects sont assez comparables à ceux que A. DEHORNE (1937) a décrits et interprétés pour certaines cellules à mucus des sacs glandulaires parapodiaux de *Nereis diversicolor*. Il pense que les dictyosomes sont le terme de l'évolution d'un chondriome figuré.

Une telle opinion, qui est aussi la nôtre, peut s'accorder avec les conceptions actuelles du chondriome et de l'appareil de Golgi : beaucoup d'auteurs admettent une parenté chimique entre ces deux types d'enclaves vivantes. Dans une revue de nos connaissances actuelles sur l'appareil de Golgi, à la suite de leur mémoire sur l'appareil parabasale des Flagellés, DUBOSCQ et GRASSÉ (1933) précisent (p. 554) : « Les deux substances (il s'agit de la chromophile et de la chromophobe) sont souvent plutôt accolées qu'incluses l'une dans l'autre, et ceci différencie les corps de Golgi des mitochondries » ; mais ils ajoutent : « Les uns comme les autres seraient de nature à la fois lipoidique et protéique. » L. LESPERON (1937), à propos des imprégnations de l'appareil de Golgi, conclut : « Dans une préparation correcte, la réduction de l'acide ou du sel métallique se fait exclusivement sur l'appareil de Golgi et dans divers cas sur le chondriome. »

Dès lors s'expliquent les aspects que j'ai qualifiés de prodictyosomes ; leurs réactions permettent de les classer indifféremment dans le chondriome ou le Golgi. Aucune autre formation susceptible d'être à l'origine des dictyosomes n'est d'ailleurs décelable.

Enfin, pour A. DEHORNE (1937), la production de grains de sécrétion a lieu sous l'influence déterminante (et peut-être aux dépens) de substances libérées par la dissolution des dictyosomes. J'ajouterai que certaines vésicules sont en contact direct avec les dictyosomes et les ergastoblastes (pl. III, 4). Il n'est pas impossible, dès lors, que la sécrétion soit, comme l'a montré VOÏNOV, le résultat direct de l'activité de l'appareil osmio-réducteur.

B. — Glandes sphéruleuses.

Ce sont des glandes très longues, en forme de tube à calibre sensiblement constant (10 μ environ), sauf une dilatation au niveau du corps cellulaire (15 μ) et une notable diminution de diamètre au voisinage de l'orifice cuticulaire (2 à 5 μ). Elles sont fortement chargées de sphérules énergiquement fuchsinophiles de 3 à 4 μ environ, sauf au niveau de leur cul-de-sac cytoplasmique terminal. Les cellules de ce type constituent la totalité des sacs glandulaires de la crête dorsale de la languette supérieure et dorsale du parapode de *Nereis irrorata* ; on en retrouve d'identiques aux languettes supérieures de la rame dorsale et à la languette inférieure de la rame ventrale chez les espèces passées en revue précédemment (fig. 24, 1, 3, 5, et fig. 25, 1). Elles sont totalement réfractaires au mucicarmin, mais absorbent avidement le jaune de métanile. Je n'ai pas, pour cette catégorie cellulaire, observé une évolution superposable à celle des glandes épidermiques.

Chez certaines d'entre elles, très rarement, j'ai vu de très courts chondriocotes ; exceptionnellement, certains d'entre eux pourraient être homologués à des prodictyosomes. Mais je ne saurais être affirmatif, de tels aspects étant très rares. Je n'ai pas vu dans ces glandes de véritables dictyosomes. Par contre, dans le corps cytoplasmique, au voisinage des sphérules de sécrétion, il existe une zone à très fines ponctuations fuchsinophiles (fig. 25, 2). Est-ce un chondriome à un état extrême de dispersion ? Je le pense. Je ne crois pas qu'il faille y voir le premier état figuré de la sécrétion, car on trouverait alors

des stades intermédiaires entre ces points chromophiles et les sphérules, et il n'en existe pas.

Sur des pièces soigneusement fixées au Benoît, j'ai observé des aspects que je considère comme démonstratifs de la sécrétion. Dans le cytoplasme cheminent des canalicules étroits et incolores allant s'ouvrir à l'extrémité du corps cytoplasmique, dans la lumière du canal glandulaire (fig. 25, 2, 3 et 4). Ils sont disposés assez concentriquement, imbriqués autour du noyau comme le sont les écailles d'un bulbe (fig. 25, 3). C'est dans ces canalicules que se forme la sécrétion. De taille d'abord réduite, ce sont des grains mats et peu colorables ($1\ \mu$ environ), assez comparables à ceux de la cellule granuleuse décrite par PACAUD et VIGIER chez l'escargot ou au zymocyte de VOÏNOV. Nourris progressivement par un apport de substance non figurée, leur taille s'accroît et ils atteignent une

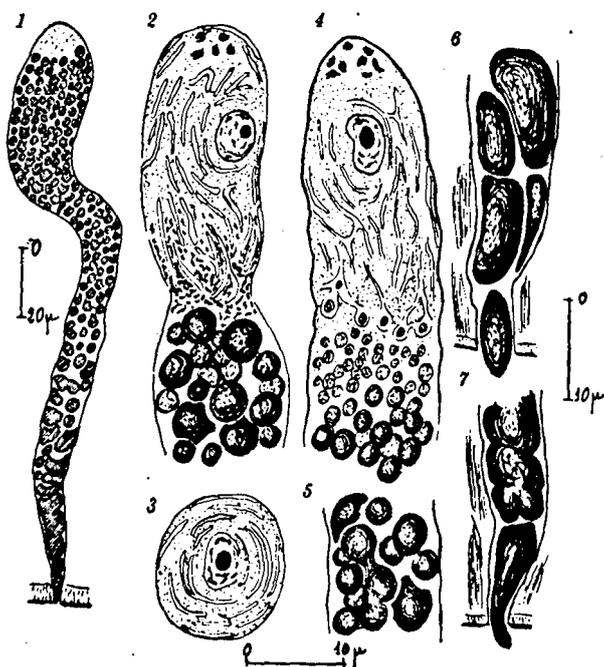


FIG. 25.

1 à 7 : *Nereis irrorata* : glandes à sphérules fuchsinophiles. — 1 : Vue d'ensemble d'une cellule glandulaire (Helly-hématoxyline). — 2 : Canalicules du corps cytoplasmique, chondriome abondant mais divisé, sphérules fuchsinophiles (Helly-Volkonsky). — 3 : Coupe transversale : disposition sub-concentrique au noyau du système de canalicules (Helly-Volkonsky). — 4 : Canalicules du cytoplasme ; apparition des petits sphérules non réfringents (Helly-Volkonsky). — 5 : Coalescence de certains sphérules dans le tube glandulaire (Benoît-Volkonsky). — 6-7 : Coalescence des sphérules au voisinage de l'orifice glandulaire (Benoît-Volkonsky).

taille maxima de $4\ \mu$, en même temps que leur avidité pour la fuchsine acide s'affirme et qu'ils deviennent partiellement réfringents (fig. 25, 4). Les sphérules ainsi formés sont étroitement serrés les uns contre les autres et oblitèrent totalement la lumière du tube glandulaire. On les retrouve identiques dans toute l'étendue du long boyau glandulaire (fig. 25, 1).

Qu'il y ait un chondriome figuré au départ de l'activité glandulaire, cela me semble possible ; mais, dans cette catégorie de cellules, il n'évolue pas vers la forme dictyosome et les aspects de prodictyosomes y sont vraiment exceptionnels. Par contre, on assiste à la pulvérisation du chondriome et à son rassemblement dans la zone de sécrétion ; sans y participer directement, il prend probablement une part active aux transformations chimiques qui aboutissent à l'élaboration des sphérules caractéristiques de ce type glandulaire.

Ces sphérules ne sont pas de texture homogène, ils semblent souvent formés d'une substance finement granuleuse. Ils sont parfois anastomosés entre eux par des ponts

de même nature et se présentent alors sous l'aspect de bissac, d'haltère (fig. 25, 5). Ils sont, en outre, éminemment plastiques et élastiques, se déformant les uns les autres par contact, ainsi qu'en témoignent les coupes transversales de ces glandes : on les voit alors prendre des formes polyédriques. Le calibre du tube glandulaire se réduisant parfois considérablement, on voit les mêmes sphérules se déformer et se glisser dans les régions rétrécies. Enfin, à l'orifice même de la glande, ils se moulent et se soudent en un cône, à pointe dirigée vers l'extérieur, épousant ainsi la forme du conduit terminal et évacuateur (fig. 25, 6 et 7).

De telles glandes ne prennent jamais le mucicarmin, quel que soit le stade de sécrétion où elles se trouvent et quelles que soient les régions de la glande examinées.

J'ajouterai que les espaces intersphérulaires se colorent faiblement par la fuchsine ou par l'hématoxyline, montrant ainsi que les sphérules de sécrétion sont en suspension dans une substance fluide et anhiste.

Enfin, la surface elle-même de la cellule glandulaire, sa très mince paroi, présente sur pièces traitées par des fixateurs osmiés un délicat réseau osmio-réducteur qui épouse la forme des sphérules, la paroi de ceux-ci noircissant elle-même légèrement.

C. — Les glandes à fins granules.

Les glandes ventrales du bouclier thoracique de *Nereis irrorata* et de *Leptonereis glauca*, ainsi que certaines glandes incluses dans les languettes parapodiales de ces deux espèces et de quelques autres (voir plus haut la répartition des glandes) sont d'une autre nature. Elles ne se colorent jamais par le mucicarmin et ne présentent pas de sphérules de sécrétion de taille comparable à ceux des glandes précédentes. Ce sont de très longues glandes dont le corps cellulaire est situé profondément dans la cavité du corps : au-dessus de la chaîne nerveuse pour les ventrales, au-dessus du muscle longitudinal ventral pour celles des languettes parapodiales. Le corps cellulaire est de grande taille (30 à 40 μ), à bords plus ou moins lobés et se poursuit vers l'orifice excréteur par un conduit étroit, souvent de diamètre moindre que celui des glandes à sphérules (fig. 26, 5, 6, 7 et 8). Elles se présentent toujours sous l'un des deux aspects suivants.

Tantôt leur contenu total paraît homogène et leur cytoplasme très clair, sans grande affinité pour les colorants, et se teinte très légèrement en bleu verdâtre par la technique de Volkonsky (fig. 26, 1). Tantôt elles sont, sur toute leur longueur, bourrées de granulations fuchsinophiles, sauf au niveau de leur corps cytoplasmique (fig. 26, 2).

J'examinerai ce dernier état, le seul qui soit susceptible d'être interprété. Le cytoplasme a une structure alvéolaire et les travées sont chargées de très fines ponctuations fuchsinophiles (fig. 26, 2), de sorte que, sur le fond pâle et faiblement basophile, se détache un réseau matérialisé par les dites ponctuations. On a, en somme, une cellule qui se présente, à ce stade, comme les cellules ponctuées de la glande salivaire de l'*Helix*. J'y ai cherché vainement du chondriome sous forme filamenteuse. La fine ponctuation représente-t-elle un état très dispersé de celui-ci ? Je ne puis l'affirmer. L'étude de très nombreuses pièces, imprégnées ou également osmiées après fixation au Benoît, ne m'a jamais révélé aucune formation pouvant s'apparenter aux dictyosomes ou aux ergastoblastes. Sauf cet aspect finement ponctué, parfois observé, le cytoplasme se montre toujours vide de tout corps figuré. Il ne contient pas, non plus, de bandelette chro-

mophile juxta-nucléaire comme celle que PACAUD et VIGIER ont décrite chez l'Escargot. Le rapprochement que j'ai fait avec les cellules ponctuées des glandes salivaires des Gastéropodes ne peut être qu'une simple homologie d'aspect.

Au contact même de ce cytoplasme alvéolaire et ponctué, commence la zone à grains fuchsinophiles serrés; elle intéresse tout le reste de la cellule, y compris son long conduit. Dans une même cellule glandulaire, tous les grains ont la même taille, mais celle-ci varie d'une cellule à l'autre. Tantôt, c'est une très fine ponctuation; le plus souvent, ce sont des grains parfois sphériques, parfois naviculaires; les plus gros ont $2\ \mu$ et n'atteignent jamais les 4 et $5\ \mu$ des sphérules précédemment décrits (fig. 26, 4, 5, 6, 7 et 8). Ils saturent toute la cavité du tube glandulaire et fusionnent souvent en une seule masse compacte et homogène au voisinage de l'orifice de la glande. L'hématoxyline colore

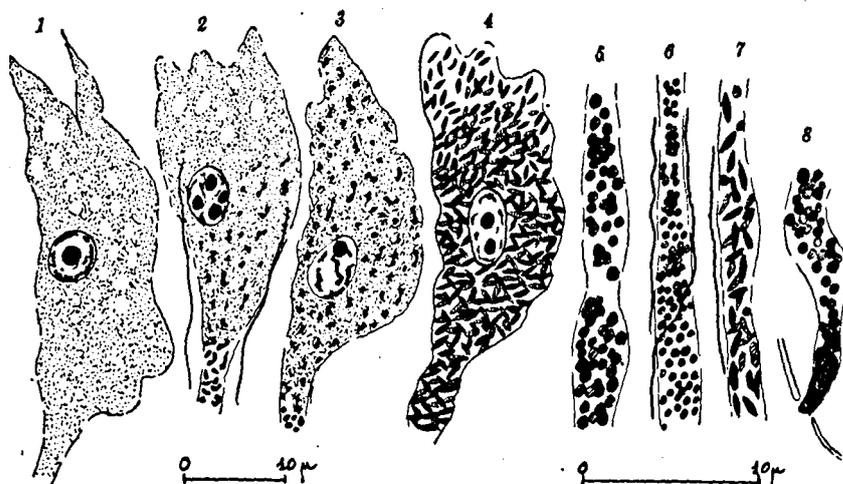


FIG. 26. — 1 à 8 : *Nereis irrorata* : glandes à petits granules fuchsinophiles des parapodes et du bouclier thoracique (Helly - Volkonsky). — 1 : Stade de repos glandulaire à cytoplasme plus ou moins alvéolaire. — 2 : Apparition des grains fuchsinophiles envacuolés. — 3 : Autre aspect, grains isolés et grains coalescents. — 4 : Cellule à grains de sécrétion fuchsinophiles fusiformes. — 5 à 8 : Coupes longitudinales du canal excréteur et divers aspects de la sécrétion (Helly

osmiqué - Volkonsky) : petits sphérules (5), grains sphériques de taille réduite (6), grains naviculaires (7), coalescence des grains au voisinage de l'orifice glandulaire (8). Les canaux excréteurs de cette catégorie glandulaire sont souvent accompagnés de fibres de nature musculaire.

vivement les grains, comme le fait la fuchsine acide anilinée, mais aucune technique cytologique ne m'a jamais révélé d'autres constituants cytoplasmiques.

Dans ces conditions, je ne vois guère comme interprétation plausible que la suivante : les cellules à cytoplasme clair et homogène seraient à l'état de repos, celles à contenu granuleux seraient en pleine activité. Ces grains apparaissent spontanément, leur production pourrait être considérée comme ayant lieu sans la présence de chondriome; il vaut mieux admettre, selon nous, l'existence d'un chondriome véritable, mais son état est tellement dispersé dans les mailles du réseau cytoplasmique qu'il n'est pratiquement pas décelable.

D. — Organe spiral.

Dans une étude sur les organes des sens de *Nereis virens*, F. LANGDON (1900) décrit sommairement un organe spiral constitué d'un tube, à peu près perpendiculaire au tégument, et sur lequel sont insérées en hélice de longues cellules que l'auteur appelle processus périphériques. Ces organes se trouvent à la base des palpes et des

cirres céphaliques, dans les lobes branchiaux des parapodes et sont cités par F. LANGDON à la fois chez *Nereis virens* et chez *Nereis limbata*.

Je les ai retrouvés à plusieurs reprises, en particulier chez *Nereis irrorata*, débouchant à la base de la rame ventrale du parapode, non loin de l'insertion du cirre ventral. Je n'en ferai pas ici l'étude. Je signalerai toutefois que les éléments constitutifs de tels organes sont intriqués avec des glandes de la catégorie précédente. On les trouve, en effet, entremêlés de conduits plus ou moins étroits riches en fins granules fuchsinophiles. L'auteur américain émettait plusieurs hypothèses sur leur fonction : glandes composées, organes phosphorescents ou organes oculaires. Il me semble que l'absence de tout pigment soit de nature à faire rejeter la dernière supposition.

CHAPITRE III

CYTOCHIMIE DES CELLULES GLANDULAIRES

Il ressort de l'étude cytologique qui précède que les deux dernières catégories de glandes (à sphérules et à grains fuchsinophiles) sont très différentes des cellules à mucus tégumentaires. Au surplus, elles sont réfractaires au mucicarmine. Dans le but d'apporter quelques précisions sur la nature de leur sécrétion, j'ai eu recours à un certain nombre de techniques cytochimiques. J'en donnerai les résultats comparatifs pour les authentiques cellules à mucus du tégument, et pour les glandes à gros sphérules fuchsinophiles particulièrement développés chez *Nereis irrorata* et *Leptonereis glauca*. Les réactions ont été réalisées sur des exemplaires de *Nereis irrorata* coupés à congélation soit sur le frais, soit après fixation préalable au formol à 10 %. Certaines observations ont déjà fait l'objet de notes préliminaires (R. DEFRETIN, 1939, 1941, 1942).

1° PROTIDES

Sur les deux catégories de glandes, la réaction xanthoprotéique ne m'a pas donné de résultat; la réaction de Millon n'a pas permis davantage de déceler des substances protéiques, ni dans l'une, ni dans l'autre.

Le traitement des coupes par la ninhydrine (hydrate de tricétohydrindène) m'a fourni, dans un cas, pour une glande à sphérules fuchsinophiles, une coloration violette peu intense. Bien que cette réaction m'ait paru positive, il ne m'est pas possible, sur ce cas unique, d'affirmer à coup sûr la présence de protéides. On sait que cette réaction est essentiellement caractéristique des α amino-acides et que, pour certains auteurs, elle ne serait positive qu'au niveau des produits de désintégration des albumines et des protéides inférieurs.

J'indiquerai, à la fin de ce chapitre, quelques autres réactions colorantes qui ne sont pas spécifiquement cytochimiques, mais dont certaines confirment la présence d'acides aminés.

2° ACIDE THYMONUCLÉIQUE

La réaction de Feulgen-Verne, réalisée pour l'étude de certains aspects de la spermiogénèse, n'a fourni, dans les glandes fuchsinophiles, aucun aspect à retenir spécialement. Elle n'a montré aucune figure susceptible d'être interprétée comme une activité particulière du noyau au cours de la sécrétion.

3° LIPIDES

Ils ont été recherchés sur coupes à congélation de petits fragments, fixés au préalable par le formol à 10 %. Le Scharlach, le bleu B. Z. L., le noir soudane B, le rouge soudane B, ont été employés; mais, comme pour l'étude cytochimique du muscle, c'est le dernier cité qui a fourni les préparations les mieux lisibles. Dans les petites glandes du tégument dorsal et ventral, on observe des grains inférieurs à 1 μ et parfois des sphérules atteignant 4 μ ; leur paroi offrant d'ailleurs une avidité plus grande pour le réactif que la masse elle-même dont la coloration reste diffuse. Dans les longues glandes tubulaires parapodiales et fuchsinophiles, le corps cytoplasmique montre également des petits granules lipoïdes. C'est à leur voisinage que s'observent les petits grains de sécrétion mats et peu colorables dont la formation a été décrite dans l'étude cytologique précédente; ces petits grains de sécrétion sont exempts de lipides. Nous avons vu qu'un peu plus loin, dans la glande, ils augmentaient de taille et devenaient brillants. Or, il est curieux de constater qu'à leur périphérie apparaît une écaille lipoïde extrêmement avide de colorant (pl. III, 9 et 10). Les grains lipoïdes observés dans le corps cytoplasmique et que l'on retrouve plus bas semblent participer à la formation des écailles lipoïdes : certains d'entre eux leur sont accolés et font corps avec elles. Les sphérules de sécrétion, ainsi entourés d'une mince pellicule lipoïde, se teignent eux-mêmes d'une manière diffusée. Cette écorce lipidique n'est pas une formation durable; au voisinage de l'orifice de la glande, on ne l'observe plus et la sécrétion, peu avant son expulsion, ne semble plus recéler de lipides qu'à l'état diffus et en très faible quantité (pl. III, 10).

J'avais suggéré, antérieurement (R. DEFRETIN, 1941), que l'écaille lipoïde observée ainsi pouvait appartenir à des dictyosomes. Des examens systématiques effectués depuis me permettent d'affirmer qu'il n'en est rien. Dans cette catégorie de glandes, les dictyosomes sont, comme je viens de le montrer précédemment, exceptionnels; lorsqu'on en observe, ils sont dans le corps cytoplasmique, tandis que l'écaille lipoïde entoure des sphérules déjà formés plus loin dans le tube glandulaire. Il est toutefois permis de supposer que l'aspect brillant, sur le frais, des sphérules est dû à la présence d'une pellicule lipoïde à leur surface.

4° GLUCIDES

a) GLYCOGÈNE. — Les recherches d'ensemble poursuivies en vue de préciser les localisations du glycogène au cours de l'épitoquie ne m'en ont pas révélé dans les glandes, qu'elles soient tégumentaires ou parapodiales.

b) CELLULOSE. — Le traitement par le Lugol, puis par l'acide sulfurique dilué, ne donne aucune coloration bleue. Le chlorure de zinc iodé ne fournit pas de coloration violette. Ces réactions sont négatives pour toutes les glandes.

c) CHITINE. — J'ai recherché si la sécrétion des longues glandes tubulaires n'était pas une chitine et j'ai eu recours à la réaction de Schulze : traitement préalable au diaphanol (acide chlor-dioxy-acétique), suivi de l'action du chlorure de zinc iodé. Le résultat a été négatif.

5° MUCINES

J'ai déjà, à plusieurs reprises, attiré l'attention sur le comportement des glandes vis-à-vis du mucicarmine. Les petites glandes du tégument dorsal et du tégument ventral sont les seules à se colorer par ce réactif habituel du mucus. Toutes les autres glandes, au contraire, restent rebelles à l'action du colorant. Je relèverai toutefois en passant l'affinité très poussée des sphérules pour le jaune de métanil (colorant plasmatique) utilisé en appliquant la coloration au mucicarmine suivant la technique de Masson.

L'usage voulant qu'on appelle glandes à mucus toutes les formations glandulaires débouchant à la surface du corps, il importait, dans le doute que suggèrent les réactions du mucicarmine, d'en recouper les résultats par une autre méthode. J'ai eu recours à la *métachromasie*. LISON (1935) a montré que certains colorants dits métachromatiques colorent en une teinte normale les éléments orthochromatiques, tandis que d'autres dits chromotropes ou métachromatiques se colorent en une teinte différente de la teinte normale du colorant. Or, la métachromasie est une véritable réaction histo-chimique des mucoprotides. La réaction n'a sa valeur que si elle est effectuée avec des solutions diluées de colorant ou dans un milieu nettement défavorable à la forme métachromatique. J'ai utilisé des solutions très diluées de bleu de toluidine et de bleu de thionine (2 gouttes de solution aqueuse saturée de colorant pour 5 cc. d'eau). J'ai aussi, suivant la technique proposée par LISON, coloré en solution aqueuse concentrée (0,5 %), puis monté dans le sirop d'Apathy : ce milieu montre en quelques heures les éléments orthochromatiques en bleu, les chromotropes en violet ou pourpre. Les résultats ont confirmé ceux fournis par le mucicarmine. Seules ont viré au pourpre les petites glandes du tégument. On y voit de longues travées anastomosées et colorées entourant des vacuoles claires ; l'aspect est le même que dans les préparations cytologiques ; mais ici la preuve de la nature chimique de la sécrétion est faite : ce sont de véritables glandes à mucus. Par contre, les longues glandes à sphérules fuchsinophiles sont restées totalement incolores. La sécrétion de telles glandes n'est pas douée des propriétés chromatiques du mucus.

FILHOL (1938) a également observé des cellules à granulations fuchsinophiles dans les glandes annexes de l'oviducte des Gastéropodes. Il interprète ces granulations comme des grains de mucigène qui « se gonflent, mûrissent, se transforment en mucus » ; il assiste, en outre, à cette transformation, mais ces grains de mucigène sont déjà colorables par le mucicarmine. Serions-nous en présence d'une sécrétion comparable ? Je ne le pense pas. Le sphérule fuchsinophile représente indiscutablement la forme définitive de la sécrétion, il se retrouve sur toute la longueur de la glande et, à l'orifice de sortie, la substance qui se moule dans l'étroit canal évacuateur en émerge avec la même et énergique avidité pour la fuchsine. On trouve aussi, à l'extérieur de la coupe, des

traînées de même origine douées des mêmes affinités (fig. 24, 1). Il apparaît peu vraisemblable qu'une fois formé, le sphérule voie sa nature chimique se modifier. A n'importe quel niveau et quel que soit leur état, ces longues glandes ne se colorent jamais par les colorants spécifiques des mucoprotides. Quelques essais effectués sur les glandes du bouclier thoracique ont été également négatifs.

Il faut en conclure que, les cellules à mucus tégumentaires mises à part, les *glandes parapodiales* et du *bouclier thoracique* des Néréidiens ne sécrètent pas un mucus au sens chimique du mot.

6° FER

La présence de fer, sous forme d'hémoglobine, a déjà été signalée, dans les glandes à mucus des Annélides, par C. RAPHAËL (1937-1939). Je l'ai recherché par la méthode du bleu de Prusse et par la méthode des laques, directement d'une part et également après traitement à l'alcool acide pour réaliser son démasquage. Les résultats ont été négatifs. Or, on sait que les méthodes de détection du fer sont facilement entachées d'erreurs dues à la contamination par les réactifs; il suffit de citer le fer que l'on décelait autrefois dans les noyaux; or, les analyses les plus précises et la micro-incinération ont depuis prouvé qu'ils n'en renfermaient pas.

Toute présence de fer dans les glandes tégumentaires ou parapodiales des *Nereis* me paraît, dans ces conditions, discutables. Les réactions à la benzidine et autres précisent la présence d'une peroxydase qui n'est pas forcément liée à celle d'une hémoglobine et du fer. Seules les micro-incinérations et l'analyse spectroscopique peuvent apporter une certitude (1).

7° RÉACTIONS DIVERSES

J'ai recherché enfin si la sécrétion des longues glandes tubulaires fuchsinophiles ne se rapportait pas à l'un des corps de la série : fibrine, élastine, éléidine, kératohyaline, et j'ai employé dans ce but des techniques qui ne sont pas spécifiquement cytochimiques, mais plutôt histologiques.

La fibrine a été recherchée par la méthode de Weigert au violet de gentiane : dans les glandes, rien ne se colore.

Pour l'élastine, j'ai eu recours à l'orcéine azotique; le résultat a été négatif.

Le rouge Congo en solution aqueuse à 1 %, colorant électif de l'éléidine, n'a rien donné dans les glandes tubulaires.

Enfin, on sait que la kératohyaline, entrant chez les Vertébrés dans la constitution des phanères, se colore en bleu noir par l'hémalun suivi de l'action du permanganate à 0,05 %, et que, d'autre part, cette kératohyaline, en raison de sa richesse en acides aminés réducteurs, fixe énergiquement l'acide picrique. Or, les glandes tubulaires se colorent intensément dans les fixateurs à base d'acide picrique, tels le Bouin, le Duboscq; elles montrent aussi une avidité certaine pour l'hémalun. Ces affinités n'ont aucune valeur cytochimique et, à mon sens, ne sont pas suffisantes pour affirmer la présence d'une substance voisine de la kératohyaline dans cette sécrétion glandulaire. Elles constituent néanmoins une indication qui est à rapprocher du résultat positif donné par la réaction à la ninhydrine signalé précédemment, et laissent soupçonner la présence d'acides-amino.

(1) Depuis, BLOCH RAPHAËL a vérifié et complété par ces méthodes les résultats signalés antérieurement.

CHAPITRE IV

LES FERMENTS

Les résultats apportés par l'étude cytologique et les réactions cytochimiques sont donc insuffisants pour préciser la nature de la sécrétion de certaines glandes des Néréidiens. Je me suis alors proposé de rechercher si certains ferments n'intervenaient pas au cours des processus sécrétoires. Les réactions mises en œuvre ont été relatives aux deux grands groupes : peroxydases et phénolases.

1° PEROXYDASES

J'ai utilisé pour la recherche des peroxydases divers réactifs : la réaction à la benzidine suivant la technique de M. Prenant, la réaction à l' α -naphthol (Loele), la réaction aux zinc-leucos d'après Lison. Cette dernière fournit une coloration stable et donne des résultats superposables aux deux autres; aussi, ai-je utilisé de préférence cette technique au leuco-dérivé de la fuchsine acide.

Les peroxydases avaient déjà été signalées chez les Annélides par M. PRENANT (1924). Ce dernier les avait décelées dans les cellules conjonctives et épithéliales, dans les cellules nerveuses, etc. Le même auteur, se fondant sur la propriété de l'hémoglobine et de la chlorocruorine de fonctionner comme peroxydases, avait aussi proposé (1921) une technique rapide de coloration des vaisseaux des Annélides. J'ajouterai, à ce propos, que la réaction aux zinc-leucos m'a fourni, pour les vaisseaux des lamelles parapodiales des *Hétéronereis*, des résultats comparables à ceux obtenus par la technique à la benzidine de M. Prenant.

Dans les petites glandes à mucus tégumentaires, il n'y a pas de localisations peroxydasiques. Par contre, les longues glandes à sphérules fuchsinophiles, décrites plus haut, se montrent particulièrement riches en ferment (pl. III, 12). L'extrémité proximale de la cellule glandulaire, où l'on trouve le noyau, en est dépourvue; mais les sphérules de sécrétion, même de petite taille (1 μ), et disséminés dans la région voisine du corps cytoplasmique, sont déjà extrêmement avides du réactif. Entre eux, on observe des masses déchiquetées, anfractueuses, d'assez grande taille (8 μ parfois), donnant la réaction avec le maximum d'intensité (pl. III, 12). Dans leurs excavations sont, comme enchâssés, les sphérules de sécrétion. J'ai indiqué précédemment (III^e partie, chap. II) que la taille des sphérules augmentait ensuite progressivement pour atteindre une dimension constante (environ 4 μ). Corrélativement, la proportion des plages lobées, riches en peroxydase, diminue en même temps que la réaction peroxydasique des sphérules s'atténue. Dans la partie distale, au voisinage de l'orifice, il n'y a plus de figures anfractueuses; les sphérules isolés ou fusionnés n'ont plus qu'une faible avidité pour le réactif.

Cette série d'aspects dans une même glande laisse supposer que le ferment oxydant se trouve localisé primitivement dans les masses déchiquetées, c'est-à-dire dans la substance fluide tenant en suspension les sphérules et au sein de laquelle ces derniers se

forment et s'accroissent. Ce ferment charge alors les sphérules. Quand ces derniers ont atteint leur taille maximum et définitive, leur avidité plus faible pour le réactif indique une richesse diminuée en peroxydase; celle-ci est peut-être utilisée au cours de la constitution définitive des sphérules de sécrétion. De toute façon, la peroxydase semble bien n'être élaborée qu'aux premiers stades de la sécrétion glandulaire et être utilisée au cours de l'édification des sphérules de sécrétion.

2° PHÉNOLASES

Je me suis servi pour rechercher ces ferments, chez *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*, de la réaction au bleu d'indophénol de Röhmman et Spitzer (1895) que l'on désigne actuellement sous le nom de « Myelo-nadi-oxydaseréaction ». Les pièces fixées au formol sont coupées à congélation et traitées immédiatement par le mélange nadi de naphthol- α et de diméthyl-para-phénylène diamine.

La réaction n'a toujours été positive que pour les petites glandes à mucus tégumentaires. Toutes les autres glandes se sont montrées réfractaires chez *Nereis irrorata* et *Nereis pelagica*. Ces Annélides ont été examinées à divers stades de la vie sexuelle : soit à l'état immature, soit au cours de l'épitoquie, soit enfin chez les *Hétéronereis* vraies. Les figures observées l'ont été indifféremment aux divers états de maturité laquelle semble bien n'avoir aucun retentissement sur l'activité de ce ferment.

J'ai vu d'assez nombreux aspects qui marquent assez vraisemblablement une évolution du support du ferment (pl. III, 11). Parfois, le bleu d'indophénol colore des grains petits et nombreux : ils sont isolés, ou en groupes de deux ou trois réunis par de fins tractus, ou encore localisés en groupes très denses. On en voit également dont la paroi se colore plus vivement que le centre, fusionnés en amas approximativement sphériques. Des filaments simulant des chondriocotes donnent aussi une réaction positive. Je soulignerai trois aspects qui ont particulièrement attiré mon attention en raison de leur analogie avec des figures cytologiques vues antérieurement (III^e partie, chap. II).

Dans l'un d'entre eux, une masse d'allure spumeuse au voisinage de l'orifice excréteur était énergiquement colorée par le mélange nadi. Il s'agissait sans nul doute de mucus riche en phénolase, des figures identiques ayant été révélées tant par les colorations cytologiques que par le mucicarmine.

Un autre rappelait à s'y méprendre le stade à dictyosomes et ergastoblastes décrit et figuré antérieurement (pl. III, 3 et 11). Le bleu d'indophénol se localisait énergiquement sur des écailles, tandis qu'à leur contact intime un sphérule bleu pâle simulait la substance chromophile. Ces formes dictyosomiques nadi positives étaient soit isolées, soit groupées. Certaines formations plus complexes, colorées également par le réactif, étaient comparables par leurs dimensions et par leur structure à des figures ergastoblastiques. Dans une même cellule, on pouvait d'ailleurs observer tous les aspects décrits ci-dessus : grains isolés ou en amas, grains réunis par des tractus, filaments d'allure chondriosomique, sphérules à écaille chromophile et masses spumeuses avides de réactif.

Un troisième aspect très fréquent était celui où le mélange nadi colorait énergiquement un support spumeux occupant la totalité de la cellule glandulaire : le comportement du réactif était le même que celui du mucicarmine ou de l'azur de la coloration de Volkonsky.

Or, à part les grains, les autres aspects ont été révélés par les préparations cytologiques des mêmes glandes. Aussi, me paraît-il juste d'admettre que chondriocentes et dictyosomes participent à l'élaboration d'une phénolase qui, au surplus, imprègne leur substance même. C'est cette phénolase que l'on retrouverait dans le mucus qui se montre, lui-même, extrêmement avide du bleu d'indophénol.

Résumé et conclusions sur la sécrétion glandulaire.

L'étude cytologique des cellules glandulaires des Néréidiens m'a montré qu'il en existait des catégories nettement distinctes. Les examens cytochimiques et la recherche des ferments ont confirmé cette manière de voir.

1° *Les glandes de l'épiderme* ventral et dorsal, parfois aussi sporadiquement réparties dans les languettes parapodiales, de petite taille, à corps cellulaire relativement massif et azurophile, *sont les seules glandes à mucus au sens chimique du mot*. Certains des aspects cytologiques qu'elles présentent sont apparentés à ceux que l'on observe dans des cellules glandulaires d'autres embranchements. Toutefois, je soulignerai pour ces glandes tégumentaires la formation de dictyosomes, dans des cellules qui en sont précédemment dépourvues, par l'évolution d'un chondriome primitivement filamenteux et l'existence d'un stade transitoire à prodictyosomes dont les affinités chimiques sont à la fois celles du chondriome et du Golgi. Il me semble important aussi de retenir que ces glandes sont le siège de l'élaboration d'une phénolase. Ce ferment a son origine au niveau des corps figurés du cytoplasme (chondriome, dictyosomes) et il imprègne finalement tout le mucus.

2° *Toutes les autres cellules glandulaires* (cellules à sphérules fuchsinophiles des sacs parapodiaux, cellules à granules des parapodes et du bouclier ventral) *ne sont pas des glandes à mucus*. Leur cytologie, leur cytochimie révèlent des différences notables avec les précédentes. Les sphérules ou granules de sécrétion apparaissent sans qu'il soit possible d'identifier à coup sûr un chondriome ou des dictyosomes. Les glandes à sphérules semblent avoir une sécrétion renfermant des protides et les globules sécrétés sont entourés d'une mince enveloppe lipoïde.

Enfin, cette dernière catégorie glandulaire se différencie aussi des glandes à mucus par le ferment annexé à la substance qu'elles élaborent : c'est, en effet, une peroxydase qui est localisée dans la région où apparaissent les sphérules et elle semble jouer un rôle dans leur formation.

Les diverses techniques mises en œuvre ne me permettent pas de préciser la nature chimique de cette sécrétion. Les circonstances récentes m'ont empêché de résoudre cette question qui reste posée; mais je me réserve, dès qu'il me sera possible de rassembler un matériel nouveau, d'en faire une analyse chimique rigoureuse.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Je rassemble ici les principaux résultats obtenus au cours de mon travail. Ils concernent les espèces suivantes : *Nereis fucata*, *Nereis irrorata*, *Nereis longissima*, *Nereis pelagica*, *Périnereis cultrifera* et *Leptonereis glauca*.

A. — Etude anatomique de la musculature.

1° Chez les formes hétéronéréidiennes, les régions non atteintes par l'épitoque gardent leur musculature néréidienne.

2° La musculature oblique est souvent constituée de multiples faisceaux que l'on peut classer en trois groupes distincts : les muscles parapodiaux ventraux postérieurs, les muscles parapodiaux ventraux antérieurs, les muscles parapodiaux dorsaux.

3° L'anatomie microscopique pratiquée à l'aide de techniques cytologiques apporte des indications que de simples techniques histologiques laissent inaperçues. Elle fait présumer que, dans la région hétéronéréidienne, il faut distinguer : des muscles ayant acquis le caractère hétéronéréidien, des muscles gardant l'aspect néréidien.

4° Chez certaines espèces, elle révèle l'existence d'une disposition pennée des fibres, dans des zones limitées de la musculature longitudinale.

5° Les muscles circulaires ne forment pas un revêtement continu, mais sont rassemblés en faisceaux espacés du côté ventral, plus serrés du côté dorsal.

B. — Cytologie de la musculature.

Elle m'a permis de préciser la part de la musculature restée néréidienne dans la région hétéronéréidienne d'une part, et d'examiner, d'autre part, dans quelles conditions se forment les muscles hétéronéréidiens.

1° Les muscles longitudinaux dorsaux et ventraux restent à l'état néréidien dans les régions non transformées où, au surplus, on ne constate aucune néoformation.

Dans les métamères épitoques, leurs fibres se différencient partiellement. Le cytoplasme devient prépondérant grâce à l'apport de substances provenant de la fonte de la majeure partie du myoplasme et aux dépens desquelles se constitue un important appareil mitochondrial.

La fibrillation disparue au cours de la différenciation réapparaît dans la pellicule de myoplasme au contact étroit des chondriocentes et des plastes : ces derniers ne forment pas les myofibrilles hétéronéréidiennes, mais participent indirectement à leur constitution par un apport de substances dues à leur activité ou à leur nature.

Contre la chaîne nerveuse, un petit faisceau de fibres longitudinales, envisagé par certains auteurs comme une néoformation, paraît être en réalité formé de fibres restées néréidiennes.

2° Les muscles circulaires demeurent néréidiens, mais certaines de leurs fibres subissent une sarcolyse.

3° Les muscles parapodiaux ventraux postérieurs restent néréidiens, même dans les segments épitoques; certaines fibres des parapodiaux ventraux antérieurs de même.

On voit apparaître, au cours de l'épitoque, un volumineux syncytium aux dépens duquel vont se différencier les importants muscles parapodiaux hétéronéréidiens. Je ne puis me prononcer sur son origine : c'est soit une formation nouvelle, soit le résultat de la différenciation de certaines fibres parapodiales néréidiennes. Beaucoup d'aspects observés sont en faveur de la première hypothèse. Le foisonnement de la masse syncytiale est accompagné de phénomènes nucléaires dont les principaux sont des divisions amitotiques et l'augmentation de taille des noyaux. Ceux-ci se singularisent par l'existence

de volumineux nucléoles acidophiles, riches en acide thymonucléique, tandis que le nucléoplasme devient extrêmement clair.

Le myoplasme apparaît ensuite sous forme de fibres en U et un chondriome, dont je n'ai pu préciser l'origine, participe comme dans les muscles longitudinaux à l'édification définitive des myofibrilles.

Les muscles parapodiaux dorsaux hétéronéréidiens se forment dans les mêmes conditions.

Dans les lobes parapodiaux, les fibres antéro-postérieures des languettes restent néréidiennes; les fibres insérées sur la face postérieure du parapode sont également néréidiennes, elles constituent les extrémités des muscles parapodiaux ventraux postérieurs, eux-mêmes restés néréidiens; les fibres des faces avant des languettes parapodiales sont extraordinairement développées et du type hétéronéréidien; elles constituent la terminaison des muscles parapodiaux ventraux antérieurs hétéronéréidiens.

4° Les fibres musculaires des acicules gardent la structure néréidienne au cours de l'épitoquie, mais les fibres musculaires des bulbes sétigères sont hétéronéréidiennes.

5° Dans la région transformée, et seulement dans celle-là, apparaît une néoformation musculaire dorsale de structure néréidienne, mais à striation plus espacée: elle se différencie à partir de myoblastes dont l'origine vraisemblable est une prolifération de l'épithélium coelomique.

6° Le faisceau sus-nervien, particulièrement développé dans la région hétéronéréidienne, est le point de départ des fibres obliques du muscle parapodial ventral antérieur hétéronéréidien. Les extrémités des fibres de ce dernier participent, sinon en totalité, au moins pour une large part, à la constitution du muscle longitudinal surplombant l'axe nerveux.

7° L'étude cytologique de ces divers muscles et de leurs transformations m'a conduit à préciser leurs insertions et à montrer que la musculature est solidaire de la cuticule. Les tonofibrilles constituent le prolongement des myofibrilles et elles se poursuivent jusque dans la cuticule.

8° De nombreuses mesures de l'intervalle entre les fibrilles m'ont permis de conclure que cet écartement n'est pas modifié par l'épitoquie; il présente de faibles variations d'une espèce à l'autre et il est très voisin de $0 \mu 5$. Dans la néoformation dorsale, il est nettement plus élevé, indice probable d'une physiologie différente.

9° Par des examens en lumière polarisée, j'ai montré que la biréfringence de tels muscles est bien due à l'anisotropie et non à une biréfringence par diffraction. Les aspects observés prouvent en outre que la double striation oblique est le fait de myofibrilles orientées différemment dans chaque demi-lamelle musculaire.

10° J'ai confirmé l'existence de la sarcolyse des muscles circulaires, la formation des sarcolytes et leur phagocytose par des éléocytes.

11° Les recherches cytochimiques ont eu pour résultat le plus important la mise en évidence d'un glycogène musculaire particulièrement abondant dans la musculature hétéronéréidienne.

J'ai reconnu également l'existence du glucide dans les cellules sétigères, le tube digestif et en quantité importante dans les éléocytes.

J'ai décelé le glycogène dans les cellules nerveuses ganglionnaires et rattaché sa présence au problème de la neuro-sécrétion. Ce glycogène d'épargne est utilisé au cours de la natation nuptiale, pendant laquelle il s'use progressivement.

C. — Spermiogénèse chez *Nereis irrorata*.

Les spermatocytes de *Nereis irrorata* sont caractérisés par la présence dans leur cytoplasme de granulations fuchsinophiles de nature probablement mitochondriale, et dont la taille atteint 1 μ au moment des mitoses de maturation. Bien que réduisant l'acide osmique, il ne semble pas que l'on puisse les assimiler à des dictyosomes. Dans la spermatide, elles fusionnent en une sphère unique, volumineuse, qui me paraît originale chez les Polychètes.

Dans la spermatide, on peut mettre en évidence : un noyau en forme de lentille convexe-concave; la masse sphérique et très colorable que je viens d'indiquer; un centrosome qui se dédouble en gagnant le côté convexe et arrière du noyau; un autre centrosome accompagnant un idiozome volumineux; un idiozome, en forme de gros dictyosome, à la surface duquel se forme l'acrosome.

Le spermatozoïde achevé comporte de l'avant vers l'arrière : l'acrosome, le reste de l'idiozome ayant pris la forme d'un tore sous l'acrosome, des vésicules claires provenant d'une transformation de la sphère chromophile primitive, un noyau homogène dont la section sagittale est en croissant, deux centrosomes postérieurs et un flagelle rubanné émergeant d'un court segment intermédiaire.

Chez les autres espèces examinées, le spermatozoïde très petit ne renferme que le noyau homogène entouré d'une mince pellicule cytoplasmique, surmonté d'un petit acrosome à l'avant et terminé à l'arrière par une petite pièce intermédiaire suivie d'un flagelle.

D. — Emission des spermatozoïdes.

J'ai montré, chez les espèces possédant une rosette pygidiale, l'existence d'une importante musculature circulaire qui tapisse la cavité du disque terminal. Cette cavité ne contient pas d'éléments figurés, comme on en trouve habituellement dans la cavité cœlomique. Elle est séparée du cœlome du dernier métamère, lui-même sans parapodes, par un épais diaphragme musculaire percé d'orifices. Quant à ce dernier segment, il renferme des spermatozoïdes, des éléocytes, linocytes, etc., comme dans les sétigères antérieurs. Cependant, on n'y observe ni muscles longitudinaux, ni muscles obliques, mais une musculature circulaire importante revêtant la face interne de l'épiderme.

A maturité, l'extrémité des papilles pygidiales s'histolyse par vacuolisation de son épiderme. Le sperme et les grosses masses métamériques d'excrétats cheminent librement d'avant en arrière indiquant la rupture dorsale des dissépiments. Il se peut que la musculature importante de la région terminale, diaphragme compris, joue un rôle dans l'émission brusque et saccadée des spermatozoïdes ainsi que dans leur rétention.

E. — Périodes de maturité. Influence des températures basses.

a) Dans le Boulonnais, les périodes de maturité semblent comparables à celles signalées pour la côte Atlantique et pour celle de Bretagne. Toutefois, pour *Nereis pelagica*, elle paraît être exclusivement limitée au mois de mars, alors que, sur les côtes Ouest, elle est souvent signalée de janvier à mars; mais on sait que, chez cette espèce cosmopolite, l'époque de reproduction peut être fonction de la latitude.

b) Le déterminisme de l'émission des ovules est bien la présence de spermatozoïdes; j'ai vérifié que celui de l'émission des spermatozoïdes est la présence de la femelle ou d'une sécrétion émanée d'elle dans l'eau où elle a séjourné.

c) Les températures basses ralentissent les manifestations de l'épitoquie, en particulier chez les formes pré-épitoques qui n'achèvent plus que très lentement leur métamorphose. On peut enregistrer un retard allant jusqu'à deux mois et demi environ. Le rythme lunaire de la natation nuptiale semble maintenu dans ces conditions expérimentales.

F. — Glandes tégumentaires et parapodiales.

Il existe trois types de glandes : les glandes tégumentaires proprement dites dans l'épiderme ventral et dans l'épiderme dorsal; les glandes parapodiales en forme de longs tubes, énergiquement fuchsinophiles; les glandes à fins granules des languettes médianes des parapodes et du bouclier thoracique des *Nereis* qui présentent une telle formation.

Les glandes tégumentaires sont de véritables glandes à mucus, azurophiles, métachromatiques et réagissant au mucicarmine.

Les glandes fuchsinophiles ne sont pas des glandes à mucus : elles ne prennent pas le mucicarmine, ne sont pas métachromatiques. Elles révèlent un très fin chondriome. Des espaces ou canalicules disposés en zones concentriques au noyau, constituent le lieu où apparaissent, à la limite du corps cytoplasmique, les sphérules de sécrétion. Ces derniers s'épaississent; la sécrétion définitive est formée par des masses sphériques serrées remplissant intégralement le tube glandulaire, à la seule exception du corps cytoplasmique.

Le troisième type glandulaire ne contient que de fins granules fuchsinophiles, il est rebelle au mucicarmine et sa sécrétion n'est pas, non plus, un mucus. On n'y observe ni chondriome, ni dictyosomes.

Du point de vue cytochimique, la première catégorie se sépare nettement des deux autres :

1° Les glandes tégumentaires prennent seules le mucicarmine : ce sont d'authentiques glandes à mucus; 2° Les glandes tégumentaires renferment des phénolases localisées sur des formations d'allure dictyosomique ou ergastoblastique comparables aux aspects cytologiques décelés. Les autres glandes ne contiennent pas de phénolases, mais des peroxydases qui paraissent n'être élaborées et ne persister qu'aux premiers stades de la sécrétion glandulaire; 3° Seules les glandes à gros sphérules fuchsinophiles donnent une réaction à la ninhydrine et semblent avoir une sécrétion riche en protides.

J'ai noté la présence chez *Nereis irrorata*, et également chez *Leptonereis glauca*, d'un bouclier thoracique, limité aux segments restés néréidiens au cours de l'épitoquie. On trouve chez *Nereis irrorata*, en particulier, des formations glandulaires identiques à celles qui sont observées chez un certain nombre de sédentaires. Une région antérieure élargie, la sécrétion d'un tube très comparable à celui des tubicoles vrais, la structure et la richesse glandulaire des premiers segments permettent de noter que *Nereis irrorata*, bien qu'Annélide errante, possède des signes certains de tubicolisation.

Enfin, aucune de ces formations glandulaires n'est particulière à un quelconque état de maturité des *Nereis*. Il n'y a aucune apparition nouvelle de glandes pendant l'épitoquie. L'appareil glandulaire offre une persistance et une stabilité remarquables au cours de l'hétéronéréidation.

BIBLIOGRAPHIE

Cette liste est celle des auteurs cités dans le texte. Une bibliographie complète des diverses questions envisagées dans ce mémoire eût donné trop d'importance à cet index; mais celle des travaux signalés par un astérisque sera utilement consultée.

1908. AIMÉ (P.). — Figures de division dans les nucléoles des grandes cellules de l'organe de Bidder. *C. R. Assoc. des Anatom.*, X^e session.
1887. ARNOLD (J.). — Ueber Teilungsvorgänge an der Wanderzellen, ihre progressive und regressive Metamorphose. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXX.
1902. ASHWORTH. — The Anatomy of Scalibregma inflatum. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, vol. 45.
1885. BARFURTH (D.). — Vergleichendhistochemische Untersuchungen über das Glycogen. *Arch. f. micr. Anat.*, Bd. XXV.
1933. BAUER (H.). — Die wachsenden oocytenkerne einiger Insekten in ihrem Verhalten zur Nuklealfärbung. *Zeits. f. Zellf.*, Bd. 18.
1929. BEAMS (H. W.). — Studies on the Golgi apparatus of insect muscle. *Anat. Rec.*, t. XLII.
1899. BENDA (C.). — 1. Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. *Verh. der phys. Gesellsch. zu Berlin* (1898-1899).
1899. — Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihre Verhältnisse zu Secretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. *Ibid.* (1899-1900).
1901. — Die Mitochondriefärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. *Verh. der Anat. Gesellsch.*, Bonn.
1902. — Die Mitochondria. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch.*, Bd. XII.
1901. BENHAM (W. B.). — Polychaet worms. *The Cambridge Natural history*.
- *1944. BOBIN (G.). — Morphogénèse des soies chez les Annélides polychètes. *Ann. Inst. Océan.*, Paris, t. XXII.
1903. BOHN (G.). — Sur les mouvements oscillatoires des *Convoluta roscoffensis*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXXXVII.
1905. — Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière. *Mém. Inst. gen. Psych.*, t. 1.
- *1928. BOHN (G.) et DRZEWINA (A.). — Les *Convoluta*. Introduction à l'étude des processus physico-chimiques chez l'être vivant. *Ann. Sc. Nat.*, 10^e sér., Zool. 11.
1926. BOWEN (R. H.). — Notes on the form and function of the Golgi apparatus in striated muscle. *Biol. Bull.*, t. 50.
1926. — Studies in the Golgi apparatus in Gland-cells, I-IV. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, t. 70.
- *1944. BRACHET (J.). — *Embryologie chimique*. Masson, Paris.
1927. BRAND. — Stoffbestand und Ernährung einiger Polychaeten und andere Marine Wurmer. *Zeits. f. vergl. Physiol.*, Bd. V.
1939. BRENNER (H.). — Die Beziehung zwischen Muskelreaktion und Querstreifung. *Zeits. f. Zellfors. und mikr. anat.*, t. 29.
1888. BRUNOTTE (C.). — Recherches anatomiques sur une espèce du genre *Branchiomma*. *Trav. Stat. zool. Cette*.
1891. BUTSCHLI et SCHWIAKOFF. — Ueber den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Arthropoden. *Biol. Centralbl.*, XI.
1890. CAJAL (R. Y.). — Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des Insectes. *Zeits. Mikr.*, t. VII.
1911. CAPPE DE BAILLON. — Etude sur les fibres musculaires de l'*Ascaris*. I. Fibres pariétales. *La Cellule*, t. XXVII.
1913. CASPER (A.). — Die Körperdecke und die Drüsen von *Dytiscus marginalis*. *Zeits. f. wiss. Zool.*, t. 107.
1939. CASPERSON (T.) et SCHULTZ (J.). — *Nature*, London.
1898. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — Les formes épitoques et l'évolution des Cirratulien. *Ann. Univ. Lyon*, fasc. XXXIX.

1913. CHARRIER (H.). — Sur quelques modifications du tissu musculaire au moment de la maturité sexuelle de *Nereis fucata* SAV. *C. R. Acad. Sc., Paris*, t. CLVI.
1917. — Sur l'existence de phénomènes de dédifférenciation musculaire pendant la transformation de la *Nereis fucata* SAV. en *Hétéronereis*. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXX.
- *1920. — Recherches sur la *Nereis fucata*, *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, t. LXXII.
- 1868-1870. CLAPARÈDE (ED.). — Recherches sur les Annélides présentant deux formes sexuelles distinctes. *Arch. des Sc. Phys. et Nat. Genève*, t. XIX et XX.
1870. — Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*, t. XX.
1870. — Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. Supplément. *Idem*.
1873. — Recherches sur la structure des Annélides sédentaires. *Genève*.
1869. CLAPARÈDE (ED.) et MECZNIKOW. — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Anneliden. *Zeits. f. wiss. Zool.*, t. XIX.
1931. CONKLIN (E. G.). — The development of centrifuged eggs of ascidians. *Journ. of Exp. Zool.*, t. 60.
1900. DARBOUX. — Recherches sur les Aphroditiens. *Bull. Sc. France et Belgique*, t. XXXIII.
1939. DEFRETIN (R.). — Emission des spermatozoïdes chez quelques Néréidiens. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. LXIV.
1939. — Sur la présence de phénoloxydases dans certaines glandes à mucus de *Nereis irrorata* et de *Nereis pelagica*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXXII.
1941. — Rupture des dissépiments et émission du sperme chez quelques Néréidiens. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. LXVI.
1941. — Lipides des glandes à mucus de *Nereis irrorata*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXXV.
1941. — Sur la présence de peroxydases dans les glandes à mucus parapodiales de *Nereis pelagica* et de *Nereis irrorata*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXXV.
1942. — A propos des glandes parapodiales de *Nereis irrorata*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXXVI.
1942. — Sur le glycogène des Néréidiens au cours de l'épitoquie. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXXVI.
1943. — Conservation de *Nereis* vivantes en glacière. Influence des températures basses sur les manifestations de l'épitoquie. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXXVII.
1944. — Le glycogène du tissu nerveux, des cellules névrogliales et de la gaine péri-neurale chez les Néréidiens. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXXVIII.
1946. — Genèse de la néoformation musculaire dorsale chez *Nereis irrorata*. *Congrès Ass. fr. avanc. des Sc. Nice*.
1946. — Dédifférenciation des muscles longitudinaux au cours de l'épitoquie chez *Nereis pelagica* et *Nereis irrorata*. *Idem*.
1911. DEHORNE (A.). — Recherches sur la division de la cellule. II. Homéotypie et hétérotypie chez les Annélides polychètes et les Trématodes. *Arch. Zool. exp.*, 5^e sér., t. IX.
1922. — Histolyse et phagocytose musculaire dans le cœlome des Néréides à maturité sexuelle. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXIV.
1922. — Sur la formation de fuseaux myolytiques et leur phagocytose dans le cœlome de *Lipobranchus*. *Idem*.
1922. — Destruction et phagocytose des fibres musculaires à la fin de la maturation des ovocytes chez *Hediste diversicolor*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 87.
1925. — Aspects du chondriome chez *Stylaria lacustris* LINN. *La Cellule*, t. XXXVI, Vol. jubil. V. GRÉGOIRE (2^e partie).
1926. — Intérêt de la fibre musculaire hétéronéréidienne. *C. R. Soc. Biol.*, t. 94.
1930. — La grande vacuole des éléocytes chez les Néréides, les Néphro-éléocytes. *C. R. Soc. Biol.*, t. 103.
1930. — Néphrocytes à boules cristallines chez *Flabelligera*. *Idem*.
1937. — Chondriocotes et dictyosomes dans une catégorie de cellules à mucus des glandes parapodiales chez *Nereis diversicolor*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXV.
1939. — Un exemple de modification du chondriome dans le sens d'un apport figuré à la prosécrétion. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXXX.
1946. — Origine des linocytes chez *Glycera*. *Congrès Ass. fr. avanc. des Sc. Nice*.

1933. DEHORNE (A.) et DEFRETIN (R.). — Histolyse des muscles annulaires chez *Hétéronereis pelagica*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXIII.
1933. — Phagocytose active des sarcolytes amphioxes chez *Hétéronereis pelagica*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXIII.
- 1916-1918. DEHORNE (L.). — Les Naïdomorphes et leur reproduction sexuée. *Arch. Zool. exp.*, t. 56.
- *1933. DUBOSCQ (O.) et GRASSÉ (P.). — L'appareil parabasal des Flagellés avec des remarques sur le trophosome, l'appareil de Golgi, les mitochondries et le vacuome. *Arch. Zool. exp.*, t. 73.
1910. DUESBERG (J.). — Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles. *Arch. f. Zellforsch.*, t. IV.
1914. — Trophospongien und Golgischer Binnenapparat. *Anat. Anz. Erg. H.*, zum t. 46.
1937. EASTLICK (H. L.). — A cytological study of the Golgi substance of striated muscle of vertebrates. *Journ. of Morph.*, t. 61.
- 1864-1868. EHLERS (E.). — Die Borstenwürmer. Leipzig.
1887. EISIG (H.). — Die Capitelliden des Golfes von Neapel. *Monographie*, 16.
1887. EMERY (C.). — Interna alla muscolatura liscia e striata della *Nephtys scolopendroides*. *Mitt. aus. der zool. Stat. zu Neapel*, Bd. VII.
1875. ENGELMANN. Kontraktilität und Doppelbrechung. *Pflügers's Archiv.*, Bd. XI.
1881. — Ueber den faserigen Bau der Kontraktilen Substanzen, mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schraäggestreiften Muskelfasern. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, t. XXXV.
1907. — Zur Theorie des Kontraktilität. *Arch. f. Anat. und Physio.*
1906. FAGE (L.). — Recherches sur les organes segmentaires des Annélides polychètes. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 9^e sér., t. III.
1923. FAGE (L.) et LEGENDRE (R.). — Essais de pêche à la lumière dans la baie de Concarneau. *Bull. Inst. Océan.*, n° 431.
1923. — Rythmes lunaires de quelques néréidiens. *C. R. Acad. Sc.*, t. 177.
1923. — Les danses nuptiales de quelques Néréidiens. *Ibid.*
1925. — Essaimages du *Scalibregma inflatum* РАТНИКЕ, observés pendant les pêches à la lumière. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXX.
1925. — Essaimage d'une Annélide polychète (*Polyophthalmus pictus* DUJ.) observé pendant les pêches à la lumière. *Ibid.*
1926. — Essaimage et rythme lunaire d'un Phyllodocien (*Eulalia punctifera* GR.). *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXXII.
1927. — Sur le rythme lunaire des essaimages de *Nereis irrorata* MALM. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LII.
- *1927. — Pêches planctoniques à la lumière effectuées à Banyuls-sur-Mer et à Concarneau. I. Annélides polychètes. *Arch. Zool. exp.*, t. 67.
1897. FAUVEL (P.). — Recherches sur les Ampharédiens. *Bull. Scient. France et Belgique*, t. XXX.
1911. — Sur quelques Néréidiens. *C. R. Ass. fr. av. Sc. Dijon*.
1914. — Annélides polychètes non pélagiques provenant des campagnes de l'« Hirondelle » et de la « Princesse-Alice ». *Résultats sc. des camp. du Prince Albert I^{er} de Monaco*, t. XLVI.
1916. — Annélides polychètes pélagiques provenant des campagnes de l'« Hirondelle » et de la « Princesse-Alice ». *Ibid.*, t. XLVIII.
- *1923. — Polychètes errantes. *Faune de France*, fasc. 5.
1938. FILHOL (J.). — Recherches sur la nature des lépidosomes et les phénomènes cytologiques de la sécrétion chez les Gastéropodes pulmonés. *Arch. Anat. micr.*, t. XXXIV.
1894. FUSARI (R.). — Étude sur la structure des fibres musculaires striées. *Arch. ital. biol.*, t. 22.
1922. GATENBY (J. BR.). The cytoplasmic inclusions of the germcells. Part. X. The gametogenesis of *Saccocirrus*. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, t. 66.
1929. — Study of Golgi apparatus and vacuolar system of *Cavia*, *Helix* and *Abraxas* by intravital methods. *Proc. Roy Soc.*, t. CIV.

1925. GATENBY (J. BR.) et BHATTACHARYA (D. R.). — Notes on the cytoplasmic inclusions spermatogenesis of the Indian scorpion *Palamnæus Bengalensis*. *La Cellule*, t. XXXV, Vol. jubil. V. GRÉGOIRE.
1901. GODLEWSKY (E.). — Ueber die Entwicklung des quergestreifen muskulösen Gewebes. *Bull. internat. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*.
1902. — Die Entwicklung des Skelet und Herzmuskel gewebes der Säugetiere. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. 60.
1926. GRAFF. — Mikro-morphologische Methode der Fermentforschung. Abderhalden Handbuch der Biologische Arbeitsmethode.
1926. GRASSÉ (P.). — Contribution à l'étude des Flagellés parasites. *Arch. zool. exp.*, t. LXV.
1929. — Sur la spermiogénèse du Crapaud accoucheur. Les constituants cytoplasmiques des éléments mâles du crapaud accoucheur. *C. R. Soc. biol.*, t. CI.
1927. GRASSÉ (P.) et TUZET (O.). — Sur le bâtonnet chromatique de la tête des spermatozoïdes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXXV.
1929. — Origine et nature du prétendu squelette céphalique des spermies. *Ibid.*, t. CLXXXVIII.
1929. — Les tégosomes de la spermatogénèse des Mollusques prosobranches et leurs rapports avec le noyau. *Ibid.*, t. CLXXXIX.
1896. GRAVIER (CH.). — Recherches sur les Phyllocociens. *Bull. Scient. France et Belgique*, t. XXIX.
1924. — La ponte et l'incubation chez les Annélides polychètes. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 10^e sér., t. VI.
1924. GRAVIER (CH.) et DANTAN (J. L.). — Sur deux Néréidiens de la baie d'Alger. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, t. XXX.
1925. — Sur une forme hétéronéréidienne femelle (*Leptonereis glauca* CLPD.) et sur le dimorphisme sexuel chez les Néréidiens. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, t. XXXI.
1928. — Sur quelques résultats obtenus au cours de pêches nocturnes dans la baie d'Alger. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXXVI.
1928. — Sur quelques points de la biologie des Annélides polychètes de la famille des Néréidiens. *Ibid.*, t. CLXXXVI.
1928. — Pêches nocturnes à la lumière dans la baie d'Alger. *Ann. Inst. Océan. Paris*, N. sér., t. V.
1920. HAGGQWIST (G.). — Ueber die Entwicklung der quergestreiften myofibrillen beim Frosche. *Anat. Anz.*, Bd. LII.
1932. HARVEY (E. B.). — The development of half and quarter eggs of *Arbacia punctulata* and of strongly centrifuged whole eggs. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole*, t. 62.
1933. — Development of the parts of sea urchin eggs separated by centrifugal force. *Ibid.*, t. 64.
1937. HAVET (J.). — Le glycogène dans les centres nerveux : Vertébrés et Invertébrés. *La Cellule*, t. XLVI.
1941. — Contribution à l'étude du glycogène dans les tissus. *La Cellule*, t. XLIX.
- *1929. HEMPELMANN (F.). — Archiannelida und Polycheata. Handbuch der Zoologie. Kükenthal, Leipzig.
1926. HERINGA (G. C.) et LOHR (H. A.). — Origine et structure ultra-microscopique de la substance collagène. *C. R. Ass. des Anat.*
1923. HERPIN (R.). — Sur les relations sexuelles chez *Périnereis cultrifera* GR. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXVI.
1923. — Comparaison entre le comportement sexuel de quelques Néréidiens des côtes de la Manche. *Ibid.*, t. CLXXVI.
1923. — La ponte et le développement chez quelques Néréidiens et Syllidiens. *C. R. Ass. fr. Av. Sc. Bordeaux*.
1924. — Les périodes d'épitoque et leur relation avec les phases de la lune. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXVIII.
1924. — L'essaimage chez *Périnereis Marionii*. Le cycle évolutif de *Platynereis Dumerilii*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXIX.
1924. — Essaimage et développement d'un Eunicien et d'un Syllidien. *Ibid.*, t. CLXXIX.
- *1926. — Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides polychètes. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France*, 4^e sér., t. V.
1928. — Etude sur les essaimages des Annélides Polychètes. *Bull. biol. de Fr. et Belgique*, t. LXII.

1929. — Etude sur les essaimages des Annélides Polychètes. Note complémentaire. *Ibid.*, t. LXIII.
1933. — La reproduction de l'annélide polychète *Leptonereis glauca* CLPD. serait-elle parthénogénétique ? *Ibid.*, t. LXVII.
1927. HIRSCHLER (J.). — Studien über die sich mit osmium schwarzendenden Plasmakomponenten (Golgi-Apparat, Mitochondrien) einiger Protozoenarten. *Zeits. f. Zellf. und Mikr. Anat.*, t. V.
1928. — Appareil de Golgi, vacuome au cours de la spermatogénèse chez *Macrothylacia rubi*. *C. R. Soc. biol.*, t. XCVIII.
1928. — Relations topographiques entre l'appareil de Golgi et le vacuome au cours de la spermatogénèse chez *Phalera bucephala* et *Dasichyra selenitica*. *Ibid.*, t. XCVIII.
1929. — Studien über die Plasmakomponenten (Golgi-Apparat u. a.) an vital gefärbten männlichengeschlechtszellen einiger tierarten. *Zeits. f. Zellfors. u. Mikr. Anat.*, VII.
1907. HOLMGREN (E.). — Ueber die Trophosphongien der quergestreiften Muskelfasern nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXXXI.
1907. — Ueber die Sarkoplasmakörner quergestreiften Muskelfasern. *Anat. Anz.*, Bd. XXXI.
1908. — Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern. *Skand. Archiv. für Physiol.*, Bd. XXI.
1910. — Untersuchungen über die morphologische nachweisbaren stofflichen Umsetzungen der quergestreiften Muskelfasern. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXX.
1913. — Von den Q und I Körnern der quergestreiften Muskelfasern. *Anat. Anz.*, Bd. XLIV.
1931. HOSSELET (C.). — Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes (Culicidés et Phryganides). *Arch. Zool. exp.*, t. LXXII.
1887. JOURDAN. — Sur la structure des fibres musculaires de quelques annélides polychètes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CIV.
1887. — Histologie du genre *Eunice*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 7^e sér., t. II.
1914. JUST (E. E.). — Breeding habits of the Heteronereis form of *Platynereis megalops* at Woods Hole. *Biol. bull. Woods Hole*, t. XXVII.
1922. — On rearing sexually mature *Platynereis megalops* from eggs. *The American Naturalist*, Philadelphie, t. LVI.
1888. KOLLIKER. — Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfasern. *Zeits. für wiss. Zool.*, Bd. XLVII.
1906. KOLTZOFF (N. K.). — Studien über die gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden als einleitung in das Problem der Zellengestalt. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXVII.
1909. — Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen spermiums. *Arch. f. Zellf.*, Bd. II.
1938. KORSCHOLT (E.). — Cuticularsehne und Bindgewebsehne. *Zeits. f. Wiss. Zool.*, t. 150.
1926. LAGUESSE. — La première ébauche des fibrilles conjonctives provient-elle du chondriome ? *Arch. Anat. Micr.*, t. XXII.
1926. — L'histogénèse des fibrilles de la cornée dans ses rapports avec le chondriome. *Ibid.*, t. XXII.
1900. LANGDON (F.). — The sense organs of *Nereis virens*. *Journ. of comp. Neuro.*, t. X.
1902. LANGE (A.). — Ueber den Bau und die Funktion der Speicheldrüsen bei den Gasteropoden. *Anat. Hefte*, t. XIX.
1937. LESPERON (L.). — Recherches cytologiques et expérimentales sur la sécrétion de la soie et sur certains mécanismes excréteurs chez les Insectes. *Arch. Zool. exp.*, t. LXXIX.
1857. LEYDIG (FR.). — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere.
1932. LIEBERMANN (A.). — Studien über die topographie und Bewegungs mechanik der ventralen Borstenfollikel von *Stylaria lacustris*. *Zool. Jahrb. (Physiol.)*, Bd. L.
1911. LILLIE (F. R.). — Studies on fertilization in *Nereis*. *Philadelphia Journ. of Morph.*, t. XXII.
1913. LILLIE (F. R.) et JUST (E. E.). — Breeding habit of *Hétéronereis* form of *Nereis limbata* at Woods Hole. *Biol. bull. Woods Hole*, t. XXIV.
1935. LISON (L.). — Etudes sur la métachromasie. Colorants métachromatiques et substances chromotropes. *Arch. de Biol.*, t. XLVI.
1936. — Histochimie animale. Méthodes et problèmes. Gauthier-Villars, Paris, 1936.

1911. LUNA (E.). — Sulla fina struttura delle fibra muscolare cardiata. *Arch. f. Zellf.*, Bd. VI.
1913. — Sulla importanza dei condriosomi nella genesi delle miofibrille. *Arch. f. Zellf.*, Bd. IX.
1897. MAC CALLUM (J. B.). — On the histology and histogenesis of the heart muscle cell. *Anat. Anz.*, Bd. XIII.
1898. — On the histogenesis of the striated muscle fibre and the growth of human sartorius muscle. *J. Hopkins Hosp. Bull.*, t. IX.
1936. MAC DOUGALD (T. J.). — Studies on the cytology of muscle. Part I. The Golgi apparatus in the fibres of cardiac muscle. *Zeits. f. Zellf.*, Bd. XXIV.
1893. MALAQUIN (A.). — Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, Anatomie, Reproduction, Développement. *Mém. Soc. Sc. Agr. Arts, Lille*, 4^e sér., t. XVIII.
1896. — Epigamie et schizogamie chez les Annélides. *Zool. Anz.*, Bd. XIX.
1865. MALMGREN (A. J.). — Nordiska Hafs-Annulater. *K. Vet. Akad. Förh. Stockholm*, t. XXII.
1867. — Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae. Helsingfors.
1903. MARCEAU (F.). — Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés. *Thèse Sciences Paris*.
1908. — Sur les fibres musculaires dites doublement striées obliquement. *Biblio. Anatom.*
- 1886-1887. MESNIL (F.). — Etudes de morphologie externe des Annélides. *Bull. Sc. France et Belg.*, t. XXIX et XXX.
1907. MEVES (FR.). — Ueber Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. *Anat. Anz.*, Bd. XXXI.
1927. MEYER (A.). — Ueber Cölombewimperung und Cölomatische Kreislauf system. *Zeits. f. Wissensch. Zool.*, Bd. 129.
1929. — Cölombewimperung und Cölomatische kreislaufsystem bei Wirbellosen. II. Sipunculoide, Polych. errantia. *Zeits. f. Wissensch. Zool.*, Bd. 135.
1882. MEYER (E.). — Zur Anatomie und Histologie von *Polyopthalmus pictus*. *Arch. f. mikr. anat.*, Bd. XXI.
- 1886-1887-1901. — Studien über der Körperbau der Anneliden 1 bis. III. *Mitteil. aus der Zool. Stat. zu Neapel*, Bd. 7, 8, 14.
1869. MOQUIN TANDON. — Notes sur une nouvelle Annélide chétopode *Nereis Massiliensis*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 5^e sér., XI.
1899. MORPURGO (B.). — Ueber die postembryonale Entwicklung der quergestreiften Muskeln von weissen Ratten. *Anat. Anz.*, Bd. XV.
1909. NAGEOTTE (J.). — Phénomènes de sécrétion dans le protoplasme des cellules névrogliales. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVII.
1883. NALEPA (A.). — Beiträge zur Anatomie der Stylomatophoren. *Kais. Akad. Wiss. Wien*, Bd. LXXXVII.
1920. NAVILLE (A.). — L'origine des mitochondries chez les embryons de Batraciens anoures. *C. R. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*, vol. XXXVII.
1921. — L'évolution des phénomènes de division nucléaire au cours du développement du muscle chez les Batraciens anoures. *Ibid.*, vol. XXVIII.
- *1922. — Histogénèse et régénération du muscle chez les Anoures. *Arch. de Biol.*, t. XXXII.
1909. OETTINGER (R.). — Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei *Pachyiulus varius*. *Arch. f. Zellf.*, Bd. III.
- *1906. PACAUT (M.) et VIGIER (P.). — Les glandes salivaires de l'Escargot (*Helix pomatia* L.). Anatomie, Physiologie. Contribution à l'histophysiologie glandulaire. *Arch. Anat. micr.*, t. VIII.
1943. PALAY. — The origin of neurosecretory granules from the nuclei of nerve cells in fishes. *Journ. of comp. Neuro.*, t. 79.
1910. PÉREZ (CH.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des muscides. *Arch. Zool. Exp.*, 5^e sér., t. IV.
1881. PERRIER (ED.). — Les colonies animales et la formation des organismes. Paris.
1910. PERRONCITO. — Contributo allo studio della biologia cellulare. Mitochondri, Cromidii e Apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. *Rend. C. R. Acc. O. Lincei*, Referat in *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXVII.

1929. PFLUGFELDER (O.). — Histogenetische und organogenetische Prozesse bei des Regenerat polychaeter Anneliden. I. Vorderende von Diopatra. *Zeits. f. wiss. Zool.*, Bd. 133.
1932. POPA (GR. T.) et MARZA (V. D.). — Biologie des spermatozoïdes. *Arch. roumaines de Path. exp. et de microbiol.*, vol. IV.
- 1903-1904-1905. PRENANT (A.). — Questions relatives aux cellules musculaires. *Arch. Zool. exp.*, t. I, II, III (N. et R.).
1912. — Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude des cellules musculaires. *Journ. Anat. et Physiol.*, t. XLVIII.
- *1929-1930. — Recherches sur la structure des muscles des Annélides polychètes et sur leur sarcolyse. *Arch. Zool. exp.*, t. LXIX.
1921. PRENANT (M.). — Sur les localisations cytologiques d'une peroxydase et sur sa présence dans les cellules sexuelles. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXV.
1921. — Sur une technique de coloration des vaisseaux. Sur la répartition d'une peroxydase chez les Invertébrés. *Bull. Soc. Zool. France*, t. XLVI.
1922. — Sur une nouvelle série de pigments animaux. *Ibid.*, t. XLVII.
- *1924. — Etudes histologiques sur les peroxydases animales. *Arch. Morph. gén. et exp.*
1937. RAPHAËL (CL.). — Les pigments respiratoires chez les Annélides polychètes. *C. R. 70^e Congrès Soc. Sav.*
1939. BLOCH RAPHAËL (CL.). — Localisations, formation et destruction de l'hémoglobine chez les Annélides polychètes. *Ann. Inst. Océan. Paris*, t. XIX, et *Thèse Sciences Paris*.
1843. RATHKE (H.). — Beiträge zur Fauna Novogens. *Nov. Act. Acad. Leop. Carol. Nat. Cur. Halle*, t. XX.
1909. REGAUD et FAVRE. — Démonstration de mitochondries dans les fibres musculaires striées. *C. R. Assoc. des Anatom. Nancy*.
1890. RETZIUS (G.). — Muskelfibrille und Sarkoplasma. *Biologische Untersuchungen*. Neue Folge I.
1904. — Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. *Ibid.*, XI.
1909. — 4. Die Spermien der Nereiden. *Ibid.*, XIV.
1910. — 3. Weiteres Beiträge zur Kenntniss der Spermien und besonderer Berücksichtigung der Kernsubstanz. *Ibid.*, XV.
1885. RHODE (E.). — Die Muskulatur der Chaetopoden. *Zool. Anz.*, t. VIII.
1921. ROMIEU (M.). — Observations cytologiques sur les leucocytes de *Périnereis cultrifera*. *C. R. Ass. Anat. Paris*, t. 82.
1921. — Sur les éléocytes de *Périnereis cultrifera*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXXIII.
1921. — Les inclusions cristallines des éléocytes de *Nereis* et leurs relations avec la granulation éosinophile. *Ibid.*, t. CLXXIII.
1921. — Morphologie du spermatozoïde du Chétopère. *Ibid.*, t. CLXXIII.
1923. — Histologie du muscle strié de *Magelona*. *Ibid.*, t. CLXXVI.
1923. — Recherches histophysiologiques sur le sang et le corps cardiaque des Annélides Polychètes. *Arch. Morph. gén. et exp.*, fasc. 17.
1911. RUDERMANN (L.). — Recherches sur *Ephesia gracilis*. Morphologie, Anatomie, Histologie. *Mém. Soc. Zool. de France*, t. XXIV.
- 1887-1906. SAINT-JOSEPH (Baron de). — Annélides Polychètes des côtes de France. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 7^e sér., t. I, V, XVII, XX; 8^e sér., t. V; 9^e sér., t. III.
1907. SAJOVIC (G.). — Anatomie, Histologie und Ersatz der Borstenorgane bei *Lumbricus*. *Arb. Zool. Inst. Wien.*, t. 17.
1939. SCHAEFER. — Lage und Sekretion der Drüsenervenzellen von *Nereis diversicolor*. *Zool. Anz.*, t. CXXV.
1936. SCHARRER (B.). — Ueber Drüsen Nervenzellen in Gehirn von *Nereis virens*. *Ibid.*, CXIV.
1940. SCHARRER (E.). — Neurosecretory cells in cockroach. *Biol. Bull.*, t. 79.
1945. — Neurosecretion : The Nissl substance in secreting nerve cells. *Anat. Record*, t. 92.
1946. — Cytoplasmic inclusions in peripheral autonomic ganglion cells of the monkey. *Ibid.*, t. 94.
1945. SCHARRER (E. et B.). — Neurosecretion. *Physiol. Reviews*, vol. 25.
- 1903-1904. SCHEPOTIEFF (A.). — Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chaetopoden und Brachiopoden. *Zeits. Wiss. Zool.*, t. 74 et 77.
1902. SCHNEIDER (K. C.). — Vergleichende Histologie der Tiere. Jena, 1902.

1869. SCHWALBE. — Ueber den feineren Bau der Muskelfasern Wirbellosen Tiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. V.
1867. SEMPER (C.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. *Zeits. f. wiss. Zool.*, Bd. VIII.
1891. SOULIER (A.). — Etude sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles. *Trav. Inst. Zool. Montpellier et Cette*.
1930. THOMAS (J. A.). — Etude d'un processus néoplasique chez *Nereis diversicolor* O. F. M. dû à la dégénérescence des oocytes et quelquefois des soies. *Arch. Anat. micr.*, t. XXVI.
1921. TURCHINI. — Etude histologique de la poche du noir des Céphalopodes dibranchiaux. *Arch. Anat. Micr.*, t. XVIII.
1928. TUZET (O.). — Observation sur le vivant des composants cytoplasmiques des éléments mâles typiques du Mollusque Prosobranchie *Polia orbigny*. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVIII.
1928. — Sur la spermatogénèse de *Theodoxia fluviatilis*, *Bythinia tentaculata* et *Cyclostoma elegans*. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCIX.
1929. — Spermiogénèse dans la lignée mâle atypique de *Murex trunculus*. *C. R. Ass. Anat. Bordeaux*, 24^e session.
1930. — Recherches sur la spermatogénèse des Prosobranches. *Arch. Zool. exp.*, t. 70.
1941. TUZET (O.) et BESSIÈRE (CH.). — Sur la spermiogénèse de *Iulus hospitelli*. *Ibid.*, t. 82, N. et R.
1942. — La spermiogénèse de *Schizophyllum albolineatum* et la présence d'un flagelle antérieur transitoire dans la spermatide. *Ibid.*, t. 83, N. et R.
1902. VERATTI (E.). — Ricerche sulla fina struttura delle fibra muscolare striata. *Mém. Inst. Lombardo Sci. e Let.*, t. 19.
1927. VERNE (J.). — La détection histochimique des nucléines. *Bull. Hist. Appl.*, t. IV.
- *1912. VLÈS (F.). — Propriétés optiques des muscles. *Thèse Sciences Paris*.
1928. VOÏNOV (D.). — Les parasomes sont des ergastoblastes (dictyosomes). *C. R. Soc. Biol.*, t. XCIX.
- *1934. — Structures ergastoblastiques, Dictyosomes (ergastoblastes), Parasomes, Corps vitellin de Balbiani. Interprétation de l'appareil réticulaire interne de Golgi. *Arch. Zool. exp.*, t. 76.
- *1936. WEEDS (I. G.). — Cytological studies of developing muscle with special reference to myofibrils, mitochondria, Golgi material and nuclei. *Zeit. f. wiss. Biol. Abt. B. Zeits. f. Zellf.*, t. 25.
1900. WILLEM (V.) et MINNE (A.). — Recherches sur l'excrétion chez quelques Annélides. *Mém. cour. et Mém. Sav. étr. Acad. Roy. Belgique*, vol. LVIII.
- *1928. WILSON (E.). — The cell in development and heredity. New-York.
1887. WIREN. — Om en os eremitkräftor leftvande annel. *Bih. Till. K. Svensk. Vet. Akad. Handl.*, t. XIV.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Nereis irrorata : FIG. 1. — Coupe frontale de la musculature longitudinale ventrale d'un mâle pré-épitoque. Apparition dans le sarcoplasme d'un abondant chondriome péri-nucléaire; dans le sarcoplasme inter-lamellaire, les chondriocotes ont tendance à s'aligner dans le sens de l'allongement des fibres (Helly osmique - Volkonsky).

FIG. 2. — Chondriome des fibres du muscle longitudinal ventral au cours de leur redifférenciation : longs chondriocotes plus ou moins anastomosés dans le sarcoplasme extérieur aux fibres, plastes globuleux dans le sarcoplasme interlamellaire (Benoît-Volkonsky).

FIG. 3. — Coupe longitudinale des fibres hétéronéréidiennes du muscle parapodial ventral antérieur d'une *Hétéronereis* mâle; groupements orientés et assez régulièrement espacés de chondriocotes dans le sarcoplasme interlamellaire, abondant sarcoplasme riche en chondriome et extérieur au myoplasme (Benoît-hématoxyline).

FIG. 4. — Aspects des fibres parapodiales hétéronériennes sur pièces imprégnées : le noircissement partiel des chondriocentes et plastes précise leur richesse en lipoides (technique d'Hirschler).

Nereis pelagica : FIG. 5. — Coupe transversale des fibres du muscle longitudinal ventral à la fin de leur redifférenciation. Apparition des myofibrilles dans le myoplasme au contact des plastes sarcoplasmiques, certains perdent partiellement leur affinité pour les colorants mitochondriaux (Benoît-hématoxyline).

Nereis longissima : FIG. 6. — Insertion sur la cuticule des muscles parapodiaux, les tonofibrilles pénètrent dans la cuticule et sont particulièrement visibles dans sa moitié interne (Helly-hématoxyline).

N.-B. — La tache, en bas et à droite de la figure 1, ne correspond pas à la cytologie de la fibre, mais résulte d'un accident survenu à la pellicule au cours de la reproduction de la planche originale.

PLANCHE II

Nereis irrorata : FIG. 1. — Courts bâtonnets et grains mitochondriaux dans le spermatocyte I (Helly-hématoxyline).

FIG. 2. — Epaissement du chondriome (Helly-hématoxyline).

FIG. 3. — Chondriome totalement transformé en grains (Helly-Volkonsky).

FIG. 4. — Epaissement des grains (Flemming-Benda).

FIG. 5. — Formes sphéruluses et aspects de pseudo-dictyosomes (Benoît-Volkonsky).

FIG. 6. — Observation sur le frais, aspect comparable à la figure 5.

FIG. 7. — Paroi osmio-réductrice des sphérules de la spermatide (imprégnation, technique d'Hirschler).

FIG. 8 à 10. — Formation de la sphère d'origine mitochondriale de la spermatide : coalescence progressive des sphérules (Benoît-Volkonsky).

FIG. 11-12. — Vésiculation de la sphère mitochondriale, aplatissement du noyau et chromophilie de son bord convexe (Helly osmique-hématoxyline).

FIG. 13-14. — Vésicules antérieures de la spermatide vues par le pôle antérieur (Champy-hématoxyline).

FIG. 15. — Vésicules antérieures et noyau (Champy-hématoxyline).

FIG. 16. — Les deux centrosomes contre le noyau encore réniforme de la spermatide (Helly osmique-hématoxyline).

FIG. 17. — Les deux centrosomes gagnent le bord externe accompagnés d'un lobe cytoplasmique, complexe idiozome-centrosome (Helly osmique-hématoxyline).

FIG. 18. — Passage des deux centrosomes vers la face convexe du noyau (Helly osmique-hématoxyline).

FIG. 19. — Un noyau isolé vu par sa face concave, son excroissance centrale et le flagelle antérieur qui en émerge (Helly osmique-hématoxyline).

FIG. 20. — Coupe d'un noyau isolé : excroissance au centre de la face antérieure concave, bord convexe chromophile, apparence d'un étroit canal traversant le noyau (Helly osmique-hématoxyline).

FIG. 21. — Spermatozoïde voisin de la maturité, position des centrioles à la base d'un flagelle rubané (Helly osmique-hématoxyline).

FIG. 22 à 24. — Stades successifs de la migration de l'idiozome; dans la sphère antérieure d'origine mitochondriale, des formations osmio-réductrices affectant la forme de dictyosomes sont les reliquats des sphérules fuchsinophiles figurés précédemment (fig. 4, 5, 6, 7) (Benoît suivi d'osmiation-Volkonsky).

FIG. 25. — La spermatide vue par son pôle antérieur (Benoît suivi d'osmiation-Volkonsky).

FIG. 26-27. — Fin de la migration de l'idiozome et apparition du perforateur (Benoît suivi d'osmiation-Volkonsky).

FIG. 28. — Spermatozoïde mûr, acrosome, vésicules antérieures et granulations osmio-réductrices à leur contact, flagelle antérieur, noyau, lobe cytoplasmique postérieur, centrosome dédoublé (?), flagelle postérieur rubané (Helly osmique suivi d'osmiation-Volkonsky).

FIG. 29. — Spermatozoïde vu obliquement du côté antérieur (mêmes techniques).

FIG. 30. — Aspect anormal, décollement du noyau provoqué par une rétraction de la région antérieure sous l'influence du fixateur (mêmes techniques).

FIG. 31. — Spermatozoïde mûr, observation sur le frais.

FIG. 35. — Lipides des spermatocytes II. Les grains brillants, réfringents, non colorés, correspondent aux sphérules à réaction mitochondriale des figures 5, 6, 7 (formol : 10 % ; rouge soudane B).

FIG. 36. — Spermatozoïde (coloration vitale par le vert Janus).

FIG. 37. — Spermatozoïde après rupture du système vésiculaire antérieur (coloration vitale par le vert Janus).

Leptonereis glauca : FIG. 32. — Spermatozoïde (Helly osmique - hématoxyline).

Nereis pelagica : FIG. 33. — Spermatozoïde (Helly-hématoxyline).

Nereis longissima : FIG. 34. — Spermatozoïde (Benoît-hématoxyline).

PLANCHE III

Nereis pelagica : FIG. 1. — Glandes à mucus du tégument, chondriocotes flexueux (Benoît-hématoxyline).

Nereis irrorata : FIG. 2. — Glandes à mucus du tégument, chondriocotes flexueux accompagnés d'une zone moins chromophile : productyosomes (Helly-Volkonsky).

FIG. 3. — Dictyosomes et formations du type ergastoblaste (imprégnation, technique d'Hirschler).

FIG. 4-5. — Apparition du mucus au contact des formations osmio-réductrices, disparition de celles-ci (Benoît-hématoxyline).

Nereis longissima : FIG. 6. — Glandes tégumentaires au stade final de la sécrétion (Benoît-hématoxyline).

Nereis irrorata : FIG. 7. — Noyau du syncytium musculaire parapodial (Feulgen-Verne).

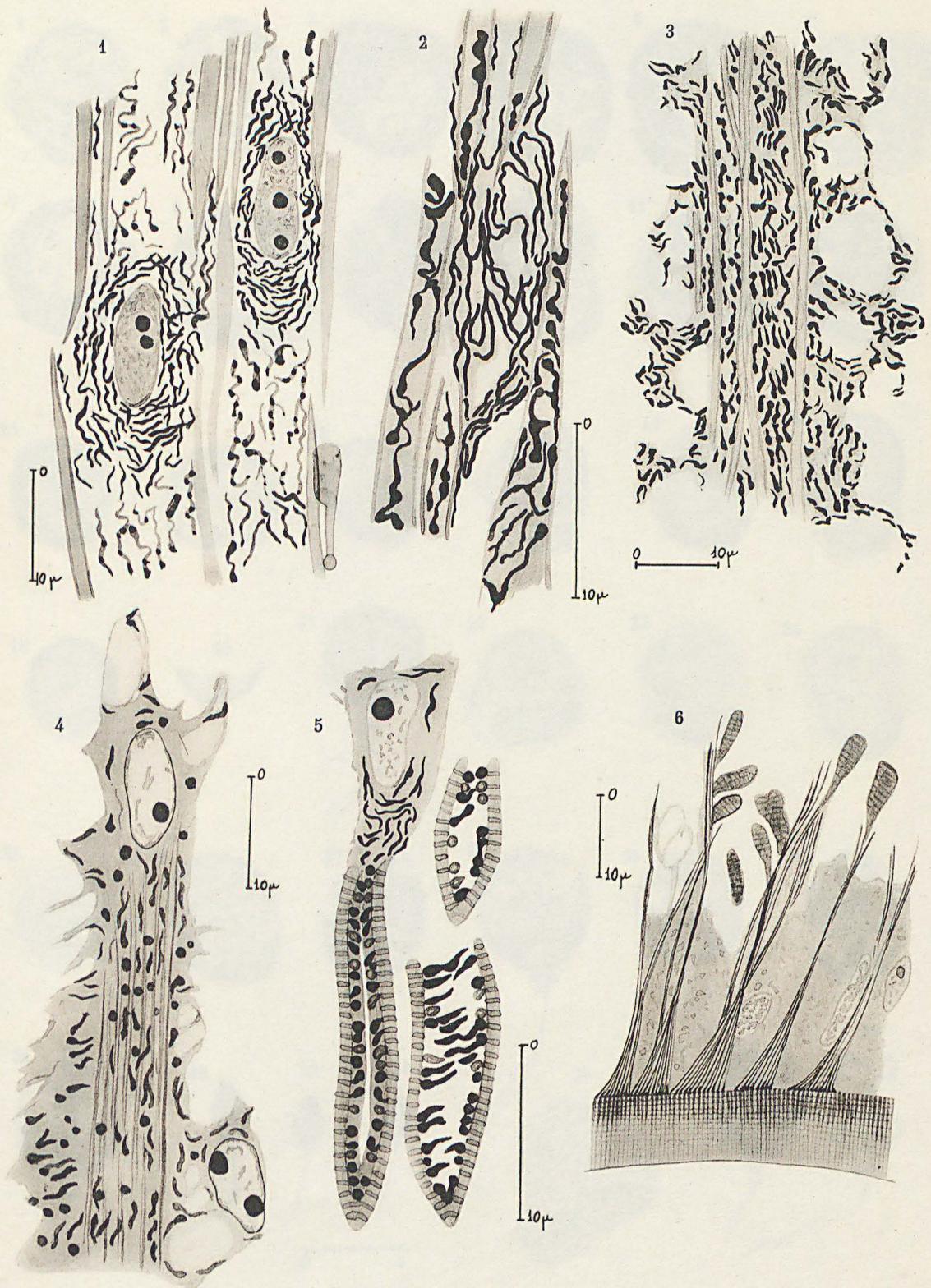
FIG. 8. — Lipides des muscles hétéronéréidiens; section longitudinale des fibres du muscle parapodial ventral antérieur (formol : 10 % ; bleu B. Z. L.).

FIG. 9. — Coupe transversale des glandes parapodiales à sphérules fuchsinophiles : lipides (formol : 10 % ; bleu B. Z. L.).

FIG. 10. — Coupe longitudinale des glandes parapodiales à sphérules fuchsinophiles. Les lipides décelables dans la zone cytoplasmique à chondriome dispersé (où se forment les sphérules de sécrétion) ne se retrouvent plus loin que sous forme d'écaillés autour des sphérules; ils diffusent faiblement ensuite dans les boules de sécrétion (formol : 10 % ; rouge soudane B).

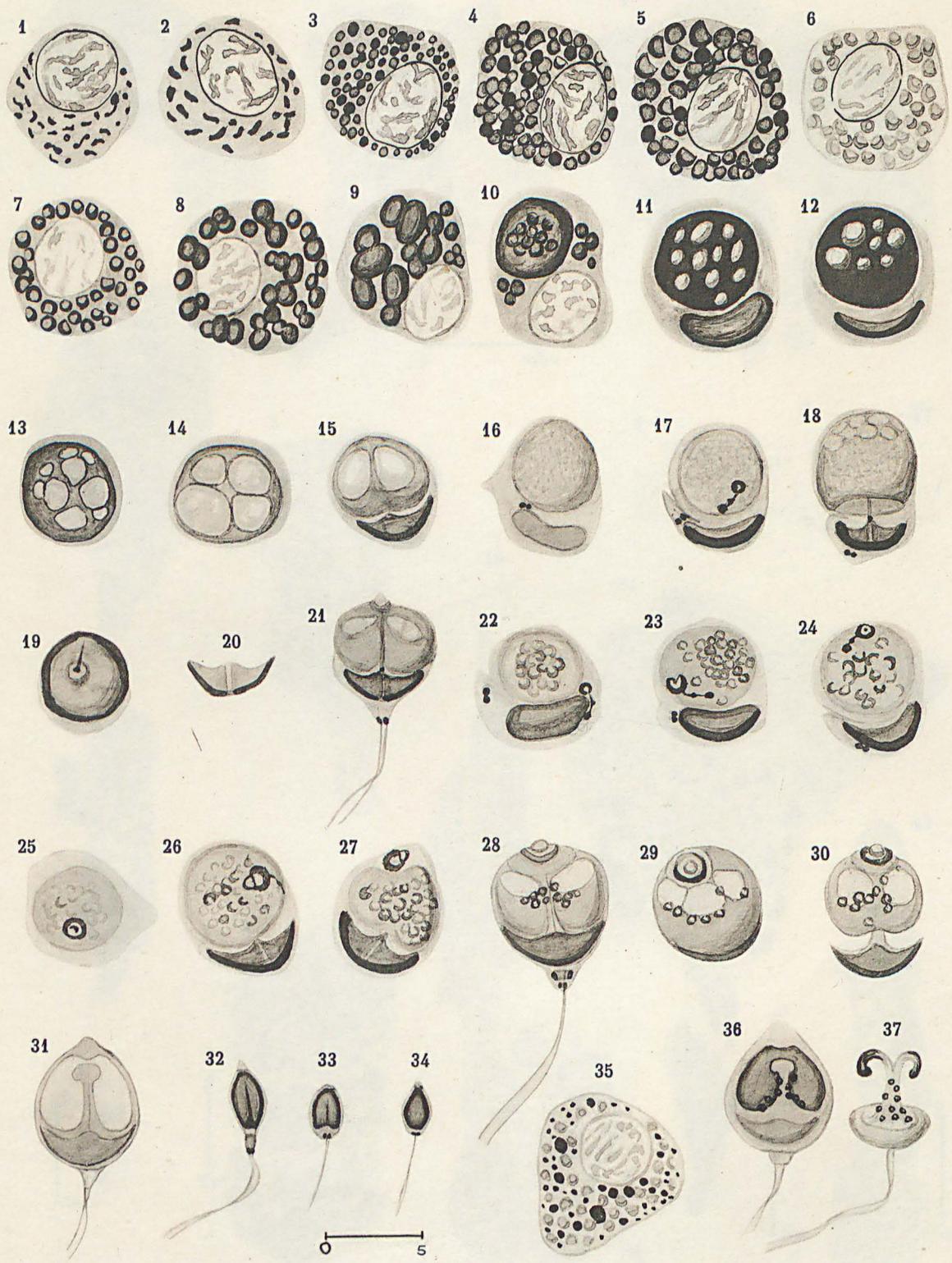
FIG. 11. — Glande à mucus tégumentaire. Phénolases. Formes diverses de localisation du ferment : grains isolés ou en amas; sphérules, formes du type dictyosome et ergastoblaste (ces dernières à rapprocher des aspects fournis par les techniques cytologiques, pl. III, fig. 3) (formol : 10 % ; M Nadi oxydaseréaction).

Nereis pelagica : FIG. 12. — Glandes parapodiales à sphérules fuchsinophiles. Peroxydases. Ferment localisé dans la région où se forment les sphérules, il n'apparaît ensuite que d'une manière diffuse (formol : 10 % ; réaction des zinc-leucos).



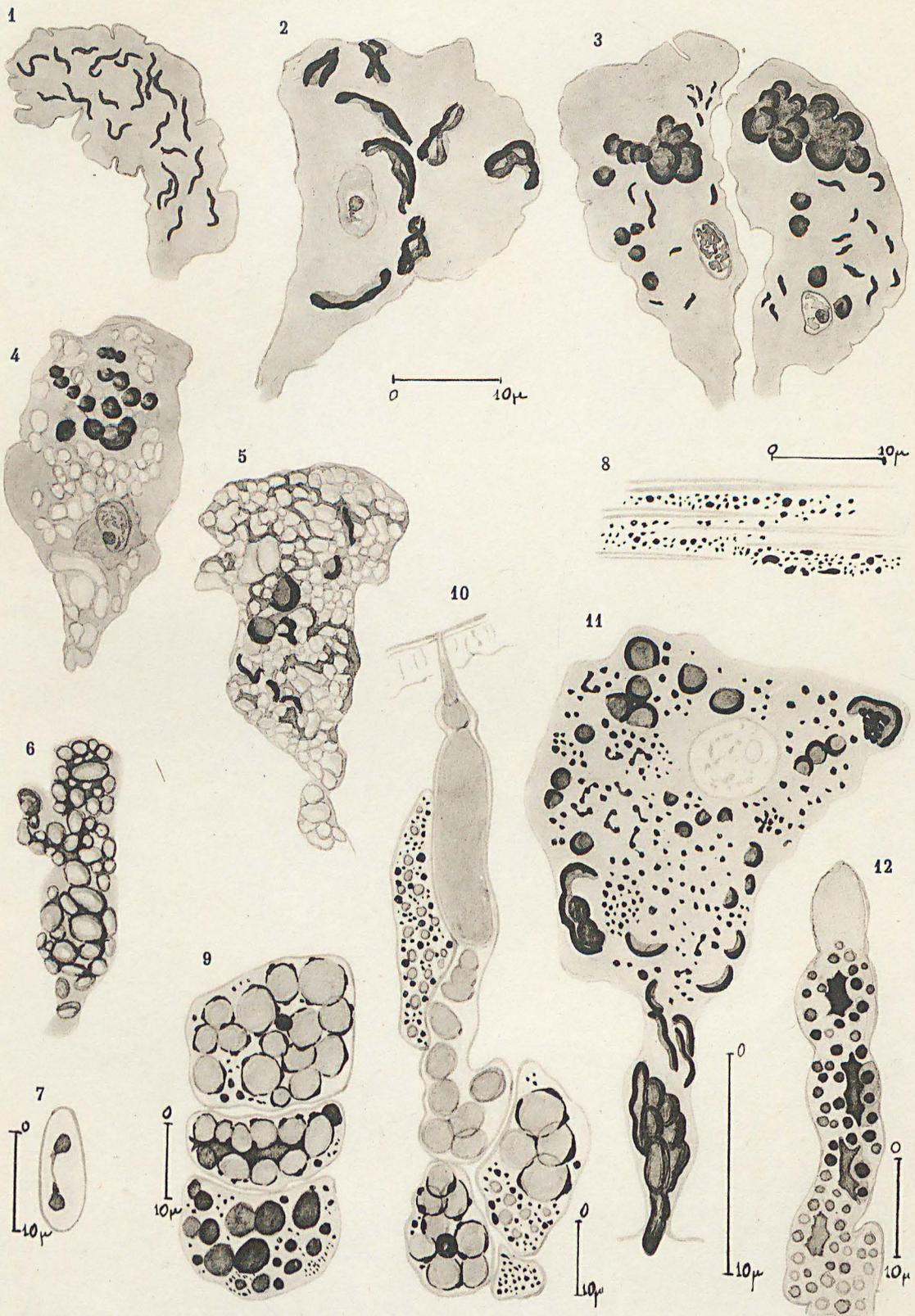
Defretin, del.

MYOFIBRILLES HÉTÉRONÉREIDIENNES



Defretin, del.

SPERMIOGENÈSE DE NEREIS IRRORATA



Defretin, del.

CYTOLOGIE DES GLANDES TÉGUMENTAIRES
CYTOCHIMIE

bun 20201553

55375
1949
4

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

1. — ***INFLUENCE DU MILIEU AQUATIQUE SUR LA FORME
ET LA STRUCTURE DES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS.***
2. — ***LE PROBLÈME DE L'ORIGINE DES PÉTROLES***

VU ET APPROUVÉ :

Lille, le 22 février 1947.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
P. PRUVOST.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Lille,
M. SOURIAU.