

55.376

1971

4

55376

1971

1

ÉVOLUTION DE LA MUSCULATURE
LONGITUDINALE DORSALE ET VENTRALE
AU COURS DE LA STOLONISATION
DE *SYLLIS AMICA* QUATREFAGES
(ANNÉLIDE POLYCHÈTE)

I. MUSCLES DU VER ASEXUE ET MUSCLES DU STOLON

Jean-Claude WISSOCQ

*Laboratoire de Biologie Animale et Centre de Recherches sur la Cellule, Faculté
des Sciences, B.P. 36, 59 - Lille*



Extrait du JOURNAL DE MICROSCOPIE — Vol. 9, n° 3 - 1970 - pp. 355 à 388

SCD LILLE 1



D 030 254722 0

JOURNAL DE MICROSCOPIE

Le « Journal de Microscopie », créé en 1962, est publié par les soins de la Société Française de Microscopie électronique avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique.

Le « Journal de Microscopie » fera paraître en 1970 huit numéros et publie des articles originaux portant sur la microscopie et ses applications (microscopie classique, électronique, ionique, X, etc.; applications à la cristallographie, à la biologie, à la métallographie, etc.). Le journal accepte des articles en *anglais* et en *allemand*.

Conseil scientifique international :

B. AFZELIUS, Stockholm	V.E. COSSLETT, Cambridge
T.F. ANDERSON, Philadelphia	F. GUBA, Budapest
A. BAIRATI, Milan	E. KELLENBERGER, Genève
P. BARTL, Prague	J.B. LE POOLE, Delft
E.L. BENEDETTI, Amsterdam	E.H. MERCER, Canberra
A. BIRCH-ANDERSEN, Copenhague	E. RUSKA, Berlin
M. BURGOS, Mendoza	R. UYEDA, Nagoya
A. CLAUDE, Bruxelles	

Comité de rédaction :

J. ANDRÉ	A. GUINIER
R. BERNARD	F. HAGUENAU
W. BERNHARD	P. LÉPINE
M. BESSIS	C. MAGNAN
R. BUVAT	A. OBERLIN
N. CARASSO	P. PÉRIO
R. CASTAING	F. PERRIER
R. COUTEAUX	J. PHILIBERT
G. DUPOUY	D. PICARD
E. FAURÉ-FREMIET	A. POLICARD
C. FERT	A. SAULNIER
S. GOLDSZTAUB	J.P. THIÉRY
P. GRIVET	

Le secrétariat de rédaction est assuré par A. OBERLIN et J. PHILIBERT, la rédaction en chef par P. FAVARD.

ABONNEMENTS

Volume 9, 1970, 8 numéros

Laboratoires et firmes	280, - F	57, - US \$
Particuliers, à titre strictement privé	195, - F	40, - US \$
Membres de la S.F.M.E., à titre strictement privé	110, - F	23, - US \$

Années anciennes disponibles. Se renseigner au siège.

La souscription doit être envoyée à la :
Société Française de Microscopie Electronique
Ecole Normale Supérieure — Laboratoire de Botanique
24, rue Lhomond - Paris (5^e).

Le paiement peut être fait :

par chèque bancaire, ou par virement postal (C.C.P. PARIS 10 797-33), établi au nom de la Société Française de Microscopie Electronique

Tous ces prix sont nets de toute remise.

55.376
1971
1

J. Microscopie (1970), 9, 355-388

55376

1971

1



ÉVOLUTION DE LA MUSCULATURE
LONGITUDINALE DORSALE ET VENTRALE
AU COURS DE LA STOLONISATION
DE *SYLLIS AMICA* QUATREFAGES
(ANNÉLIDE POLYCHÈTE)

I. MUSCLES DU VER ASEXUE ET MUSCLES DU STOLON *

Jean-Claude WISSOCQ

Laboratoire de Biologie Animale et Centre de Recherches sur la Cellule, Faculté
des Sciences, B.P. 36, 59 - Lille

INTRODUCTION

Au moment de la reproduction, certaines Annélides Polychètes, telles que les Néréidiens et les Syllidiens, subissent de profondes transformations somatiques. Leurs segments postérieurs modifiés, munis de soies natatoires, contiennent les produits génitaux. Chez les Néréidiens, l'ensemble de ces transformations, ou épitoque, aboutit à la formation d'*Heteronereis*, capables d'essaimer en pleine mer. Chez la plupart des Syllidiens, par contre, la région postérieure transformée constitue un stolon qui se détache des segments antérieurs inchangés et formant la souche. Cette évolution des Syllidiens est désignée par le terme de stolonisation. Ces modifications externes s'accompagnent de profondes transformations internes. La plupart des tissus sont le siège de remaniements importants. C'est le cas, en particulier, de la musculature.

* Ce travail fait partie d'une thèse de Doctorat d'Etat actuellement en cours de préparation.

Chez les Néréidiens, l'évolution musculaire, au cours de l'épitoque, a fait l'objet d'un certain nombre de travaux d'histologie et de cytologie de la part de Charrier (1921), Dehorne (1922), et surtout Defretin (1949).

Lindner et Fischer (1964), par la microscopie électronique, ont confirmé les observations de Defretin relatives à l'apparition de nombreuses mitochondries dans l'axe de la fibre hétéronéréidienne.

Une étude ultrastructurale sur les transformations de la musculature de *Nereis irrorata* Malmgren, lors de l'épitoque est en cours (Defretin et Wissocq, 1969).

Quant aux Syllidiens, en raison peut-être de la faible dimension des muscles, leur évolution au cours de la stolonisation n'a fait l'objet d'aucune étude précise. Malaquin (1893) signale seulement que les fibres du stolon sont « pointillées » ou finement « ponctuées », car elles renferment un contenu granuleux. Cet auteur rapproche cette observation de celle de Claparède (1870) qui constate, le premier, l'apparition de granules réfringents, assimilés plus tard par Dehorne (1926) et Defretin (1949) aux mitochondries, dans l'axe des cellules musculaires du Néréidien *Platynereis dumerilii* Aud. et M. Edw. épitoque.

Dans un travail préliminaire (Wissocq, 1967), nous avons confirmé, chez les individus asexués de *Syllis amica*, les observations que Bouligand (1966) avait faites sur la musculature d'un Syllidien asexué (*Haplosyllis depressa*) et avons exposé quelques résultats obtenus sur l'évolution des muscles de vers en stolonisation. Mattisson (1967), dans une étude en microscopie électronique, observe des transformations similaires dans le stolon d'un *Autolytus* (Syllidien).

Nous exposons ici l'ensemble des résultats d'un travail entrepris en microscopie électronique sur cette « métamorphose musculaire » pour laquelle aucune donnée n'avait encore été acquise.

Dans cette première publication, nous comparerons le muscle tel qu'il se présente dans un animal asexué ou dans la souche, non sexuée, d'un ver en stolonisation, au muscle du stolon.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les *S. amica* utilisés proviennent de la baie de Nacqueville, près de Cherbourg. Au laboratoire, ils sont isolés en boîtes de Pétri, et élevés à jeun, à la température constante de 18 °C, dans de l'eau de mer tyndallisée, renouvelée tous les 8 jours.

Nous avons étudié des *Syllis* en stolonisation naturelle ou expérimentale. La stolonisation naturelle intervient, chez cette espèce, en été. Mais on peut induire la formation de stolons à n'importe quelle époque de l'année en effectuant une ablation élective du proventricule pharyngien (Durchon, 1959).

Les techniques histologiques utilisées sont les suivantes : fixation par le Bouin alcoolique ou le Zenker formol (Helly), coloration par l'hémalum-éosine, la triple coloration de Prenant, l'hématoxyline selon Heidenhain et la fuchsine d'Altmann ; cette dernière méthode est utilisée pour la mise en évidence des mitochondries.

Des coupes semi-fines sur blocs d'Epon, ont été colorées par le bleu de toluidine à 1 % et montées dans l'Epon.

Pour la microscopie électronique, nous avons employé les fixations suivantes : 1. l'acide osmique, tampon Millonig (1962) pendant 30 à 60 mn, à la température du laboratoire ; 2. le glutaraldéhyde, à 3 % dans le tampon phosphate (Sabatini et al., 1963), à froid (4 °C) pendant 1, 2 ou 3 h, suivi d'un passage assez rapide dans le liquide de lavage, contenant du sucrose, puis une postfixation à l'acide osmique-tampon phosphate 0,1 M ou 0,2 M, pendant 1 h à froid (4 °C). Parfois, du sucrose a été ajouté au glutaraldéhyde à 3 %. Le glutaraldéhyde, tamponné au cacodylate, l'acide osmique-tampon véronal ont été essayés.

Les inclusions ont été faites dans l'Epon ou le mélange Epon-araldite. La coloration des coupes a été réalisée par l'acétate d'uranyle en solution alcoolique, suivi par le citrate de plomb selon Reynolds (1963).

Les observations ont été faites sur microscope électronique Siemens Elmiskop I A.

Par la glycération, suivant la méthode d'Huxley et Hanson (1957), nous avons pu isoler les fibres musculaires de *S. amica*. Les vers ou tronçons à étudier sont plongés dans une solution de glycérol (glycérol : 50 vol., eau distillée : 40 vol., tampon phosphate, 0,067 M ; 10 vol.) renouvelée 2 fois en 48 h à 4 °C. Puis, ils sont conservés à -20 °C pendant 6 semaines au maximum. Pour la dilacération proprement dite, nous immergeons pendant 1 h environ, les tronçons de *Syllis* dans une solution saline (0,1 M KCL, 0,001 M MgCl₂, 0,0067 M tampon phosphate pH 7) additionnée d'un peu de glycérol, puis dans la solution saline seule. L'épiderme est enlevé à l'aide de pinces fines ; une dilacération en plusieurs faisceaux de fibres est ensuite réalisée grâce à 2 aiguilles de tungstène affînées après passage dans le nitrite de soude bouillant. Pour obtenir des fibres intactes, le meilleur procédé est d'agiter vigoureusement les faisceaux de fibres dans une goutte de solution saline. Ces opérations de dilacération sont suivies à la loupe binoculaire. Les observations et photographies sont faites au microscope à contraste de phase Zeiss.

PROBLÈMES DUS A LA FIXATION

Le glutaraldéhyde donne de bons résultats sur le tissu musculaire en général, et il est le plus couramment employé pour l'étude du muscle. Cette fixation a été utilisée pour des travaux sur des muscles de Polychètes (*Syllis* : Bouligand, 1966 ; *Glycera* : Rosenbluth, 1968 ; *Nereis* : Defretin

et Wissocq, 1969). Chez *S. amica*, le glutaraldéhyde préserve les filaments secondaires dans les muscles des asexués uniquement (Pl. III, fig. c), mais provoque une dilatation importante des fibres, corrélative de fréquentes ruptures des membranes. En outre, il peut provoquer la formation de figures d'aspect myélinique dans les fibres en début d'évolution. D'une façon générale, ce fixateur ne s'est pas révélé favorable à l'étude des fibres en cours de transformation ou de celles du stolon. L'addition de sucrose n'a pas supprimé les inconvénients précités, aussi avons-nous réalisé la plupart de nos coupes sur pièces fixées à l'acide osmique-tampon Millionig, qui a le grand avantage de respecter la forme des fibres et la plupart des structures. Toutefois, les filaments fins disparaissent après fixation osmique des fibres de *S. amica*. Pour la mise en évidence des filaments fins, nous avons eu recours au traitement à la glycérine des muscles, suivi de la fixation au glutaraldéhyde. Grâce à cette technique, non seulement les filaments apparaissent plus nettement (Pl. V), mais encore sont-ils préservés dans les muscles du stolon (Pl. VII et Pl. IX).

RÉSULTATS

A. LA MUSCULATURE DES VERS ASEXUÉS

1. Disposition des fibres musculaires à l'intérieur des faisceaux longitudinaux dorsaux et ventraux

Les cellules musculaires de *S. amica* sont disposées en plusieurs couches, qui apparaissent nettement sur coupes transversales (Pl. I, fig. c et d).

Ventralement, on peut compter au moins 4 couches de fibres (Pl. I, fig. d), qui forment deux faisceaux de part et d'autre de la chaîne nerveuse (Pl. I, fig. a).

Dorsalement, les muscles sont moins épais mais sont plus étendus, car ils forment un arc de cercle épousant le contour arrondi de la partie dorsale du segment, et ils se terminent latéralement vers le milieu des parapodes (Pl. I, fig. a). Dans l'axe du ver, le nombre de fibres est faible et, de part et d'autre du mésentère dorsal, on ne trouve plus qu'une seule couche de fibres (Pl. I, fig. b). Plus latéralement, les fibres sont réparties sur deux ou trois couches environ (Pl. I, fig. c). Parmi les sections de fibres, on distingue des prolongements plus clairs de cellules mésodermiques de la pariétoleure qui envoient leurs ramifications entre les cellules musculaires, ramifications pouvant atteindre la basale (Pl. I, fig. c). Aux extrémités latéroventrales de l'arc musculaire dorsal, le nombre de strates de fibres augmente généralement.

Mais, qu'il s'agisse de la musculature longitudinale dorsale ou ventrale, on constate que la couche de fibres la plus externe, celle qui est

la plus proche de l'épiderme, est la plus fine. En effet, les sections de fibres qui la constituent sont en moyenne beaucoup plus faibles que les autres (Pl. I, fig. *c* et *d*). Cette couche externe, à cellules de petites dimensions, représente, selon nous, une véritable assise génératrice. Les fibres, au fur et à mesure de leur vieillissement, seraient repoussées vers l'intérieur, vers le coelome, et seraient remplacées par des éléments plus jeunes, sous-jacents. Les fibres les plus volumineuses, les plus âgées, sont d'ailleurs toujours situées dans la couche la plus interne. De plus, certaines figures de dégénérescence (sarcolytes) sont parfois rencontrées au niveau de la strate interne. Nous insistons sur ces observations, car, comme nous le verrons, cette assise génératrice prend une grande importance lors de la stolonisation (Wissocq, en préparation).

2. Forme et dimensions des fibres

Grâce à la technique de dilacération, précédemment décrite, il nous a été possible d'isoler des fibres entières (Pl. II, fig. *a*).

Il convient de préciser que les parapodes des tronçons de vers glycé-rinés ont été sectionnés avant dilacération, afin que la forme et les dimensions des fibres indiquées ci-dessous correspondent pour la plupart à celles de fibres longitudinales dorsales et ventrales. Certaines cellules musculaires parapodiales semblent en effet avoir une taille plus grande que les longitudinales (Pl. II, fig. *b*).

La fibre musculaire de *S. amica* correspond à une sorte de long ruban, effilé aux extrémités (Pl. II, fig. *a* et *g*). Elle est uninuclée et correspond bien à une cellule. Aucune preuve véritable n'ayant encore été donnée sur l'existence d'un seul noyau dans la fibre de *S. amica*, cette observation n'est pas sans intérêt.

Une étude en cours sur fibres isolées de Néréidiens nous conduit à des conclusions similaires. Hanson et Lowy (1957) avaient aussi montré l'existence d'un seul noyau sur fibres isolées de *Lumbricus terrestris*. Chez les Annélides Polychètes et Oligochètes, les fibres musculaires semblent donc être des cellules uninuclées.

En ce qui concerne les dimensions des fibres, nous avons considéré à la fois la longueur, la largeur et l'épaisseur de celles-ci (Figure 1). Les calculs concernant les deux dernières dimensions ont été effectués sur coupes au microscope électronique. Les résultats obtenus sur la longueur et l'épaisseur sont consignés dans les histogrammes de la Figure 2. Pour la longueur, celle-ci est comprise entre 0,20 mm et 0,60 mm. Comme la longueur d'un segment de *Syllis* est d'environ 0,20 à 0,25 mm, la plupart des fibres s'étendent sur plus d'un segment. Mais, certaines d'entre elles, les plus longues, peuvent se rencontrer dans trois métamères successifs (Figure 2). La longueur moyenne est de 0,40 mm environ. La largeur (Figure 2) de 4 μ en moyenne, est relativement faible. Les calculs portant

sur la largeur ont été faits sur coupes de muscle dorsal. S'ils avaient été effectués sur des fibres du muscle ventral, cette moyenne aurait été vraisemblablement plus élevée, car on trouve en effet un plus grand nombre de fibres de grande largeur dans ce muscle. Quelques cellules musculaires ont une largeur de 8 à 10 μ (Figure 2). Des fibres isolées, de largeur supérieures ont cependant été rencontrées (Pl. II, fig. b). Nous pensons qu'il s'agit de fibres parapodiales.

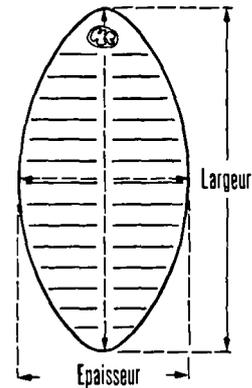


FIGURE 1. La section transversale d'une fibre musculaire de *Syllis* pouvant être plus ou moins assimilée à une ellipse, on considèrera que la largeur correspond au grand axe et l'épaisseur au petit axe de l'ellipse.

Enfin, l'épaisseur des fibres est de 1,5 μ en moyenne. Aux environs de 1 μ , pour les cellules musculaires les plus petites, sous l'épiderme, elle n'atteint guère plus de 2 μ dans les fibres les plus larges, situées vers le coelome.

La fibre musculaire s'accroît donc surtout en longueur et en largeur, mais très peu en épaisseur.

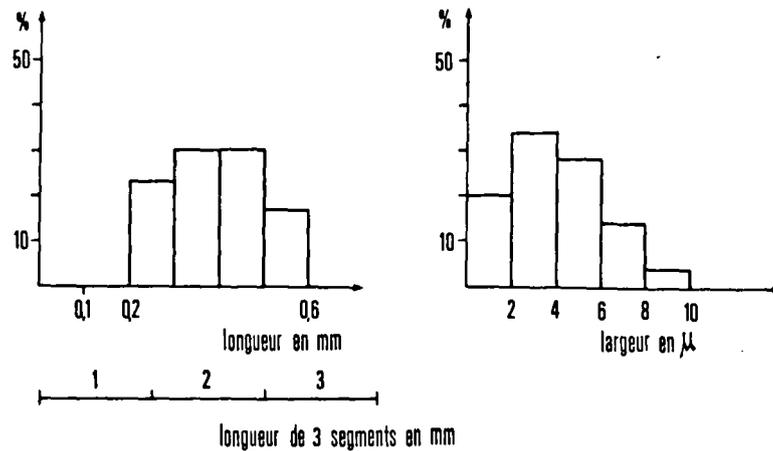


FIGURE 2. Histogrammes de la longueur et de la largeur des fibres musculaires des vers asexués.

3. Le matériel contractile

La fibre des *S. amica* asexués est semblable à toutes les fibres à double striation oblique décrites jusqu'à présent. Elle ressemble beaucoup à la fibre de la partie translucide du muscle adducteur de l'huître *Crassostrea* (Hanson et Lowy, 1961), de la musculature longitudinale de l'*Ascaris* (Rosenbluth, 1963, 1965, 1967), d'*Eisenia foetida* (Ikemoto, 1963 ; Chapron et Valembos, 1967), de *Lumbricus terrestris* (Hanson, 1957 ; Kawaguti, 1962 ; Staubesand et Kersting, 1964 ; Heumann et Zebe, 1967 ; Lanza-vecchia, 1967), de certaines Annélides Polychètes (Bouligand, 1966 ; Rosenbluth, 1968 ; Defretin et Wissocq, 1969), des Hirudinées (Pucci et Afzelius, 1962 ; Röhlich, 1962), de la musculature de la Planaire *Dugesia* (Mac Rae, 1963 ; Morita, 1965).

On observe, sur des fibres isolées (Pl. II, fig. *b* et *c*), une série de stries sombres, appelées myofibrilles, légèrement obliques par rapport à l'axe de la fibre, qui s'entrecroisent avec un autre système de myofibrilles d'obliquité inverse. En fait, il s'agit d'une striation hélicoïdale, car certaines myofibrilles d'une face sont en continuité avec celle de l'autre face. Nous avons pu le constater nettement sur des fibres isolées.

Sur coupes transversales, en microscopie photonique, les myofibrilles sont bien visibles. Elles sont réparties sur les deux faces opposées de la fibre, une ligne claire, axiale, les séparant nettement (Pl. III, fig. *a*).

En microscopie électronique, on s'aperçoit que les myofibrilles correspondent à des faisceaux de myofilaments épais et fins, c'est-à-dire aux bandes *A*. Ces filaments sont parallèles entre eux et à l'axe de la fibre. Ils sont étagés tout le long de la fibre (Pl. III, fig. *b*). Comme nous l'avons déjà indiqué (Wissocq, 1967), les myofilaments épais ont un diamètre de 300 à 360 Å environ, et les fins un diamètre de 70 à 80 Å. A l'intérieur d'un faisceau ou bande *A*, sur coupe transversale, les sections externes des myofilaments sont plus étroites que les internes. Les myofilaments primaires sont donc effilés aux extrémités, comme dans tous les muscles à double striation oblique décrits.

Les myofilaments épais des muscles fixés au glutaraldéhyde et, surtout, des muscles glycerinés, présentent, en coupe transversale, à de forts grossissements, un nombre assez élevé de sous-unités plus ou moins arrondies, de 25 Å environ de diamètre (Pl. V, fig. *b*). La quantité de ces sous-unités est variable suivant le diamètre des sections de myofilaments. Plus le diamètre est élevé, plus le nombre de sous-unités est important. Les sous-unités sont donc moins abondantes aux extrémités effilées des filaments et sont les plus nombreuses au milieu des filaments.

La longueur des myofilaments épais est difficile à préciser d'après les coupes longitudinales au microscope, car il est exceptionnel que le filament soit sectionné sur toute la longueur. Néanmoins, dans certains cas favorables (Pl. III, fig. *b*), on peut constater une longueur d'au moins 4 µ.

Nous avons cependant essayé de calculer la longueur des myofilaments épais d'une manière indirecte. On peut considérer qu'un filament épais quelconque représente un côté de l'angle droit d'un triangle rectangle, dont l'autre côté correspond à la largeur de la bande A et l'hypoténuse à l'obliquité de cette bande A (Figure 3). La largeur d'une bande A ou myofibrille est d'environ $0,2\mu$. L'angle α compris entre l'hypoténuse et le côté correspondant au filament épais est calculé d'après les fibres isolées.

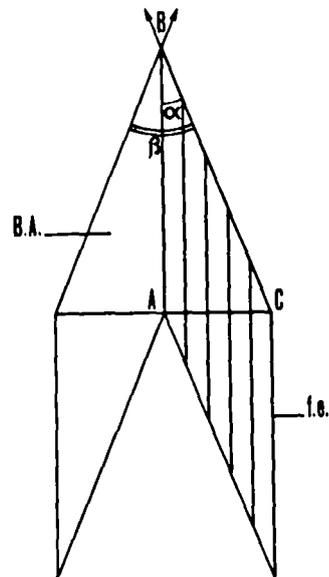


FIGURE 3. Mesure de la longueur d'un myofilament AB par le calcul de la largeur d'une myofibrille ou bande A (côté AC) et le calcul de l'angle α , que l'on peut estimer sur fibres isolées, à partir de l'angle β , formé par l'intersection de 2 fibrilles d'obliquité inverse. *f.e.*, filament épais.

L'angle β compris entre deux myofibrilles d'obliquité inverse (Figure 3) est de 10 à 12° . L'angle α , ou angle d'obliquité, est donc de 5 à 6° . AB , longueur d'un myofilament, est égal à : $\frac{AC}{\text{tga}}$, d'où : $AB \approx 2$ à $2,3\mu$.

Cette longueur est donc plus faible de moitié en comparaison de celle calculée sur coupes. Nous reviendrons sur ce point dans la discussion.

De même que dans les muscles striés transversalement, le centre des bandes A apparaît plus clair, sur coupe transversale. Cette zone claire, où les filaments fins sont absents, correspond à une bande H (Pl. III, fig. c). Les bandes I sont les espaces clairs, entre les myofibrilles (Pl. III, fig. c).

Il convient de remarquer que les myofibrilles ou bandes A des deux faces de la fibre, appartenant à chacun des systèmes d'obliquité inverse,

apparaissent soudées les unes aux autres dans l'axe (Pl. I, fig. c ; Pl. III, fig. c). Mais, dans certains cas, les deux systèmes sont mis en évidence (Pl. III, fig. a).

Les myofilaments des muscles d'Annélides n'ont pas la disposition régulière observée chez les Insectes. Les filaments fins sont dispersés parmi les filaments épais. Leur nombre pour un filament épais n'est pas fixe. Bouligand, chez *Haplosyllis depressa*, dénombre 5 à 7 filaments fins pour un épais. Nos observations, basées surtout sur le matériel glyceriné (Pl. IV, Pl. V) nous permettent d'avancer des chiffres comparables : 6 à 7 pour 1. On dénombre en effet le plus souvent 8 à 12 filaments fins autour d'un filament primaire. Il est assez courant d'observer 2 ou 3 filaments fins appartenant à deux orbites voisines (Pl. V, fig. a et b). Mais, il faut souligner que les orbites de filaments fins apparaissent très souvent incomplètes (Pl. V, fig. a). Elles comprennent alors entre 4 et 8 filaments fins. On rencontre aussi des filaments fins isolés, n'appartenant à aucune orbite (Pl. V, fig. b). Ils ne peuvent être assimilés à des extrémités de filaments épais, puisqu'on peut les trouver dans le milieu des bandes A.

Le traitement par la glycérine des cellules musculaires présente aussi l'avantage de mettre en évidence l'existence de ponts entre les filaments d'actine et ceux de myosine (Pl. IV). Sur certaines coupes transversales de muscles glycerinés on remarque le rétrécissement presque total des bandes I et l'élargissement corrélatif des bandes A qui contiennent un nombre accru de filaments fins et épais (Pl. IV). Comme Rosenbluth l'a bien montré chez l'*Ascaris* et le Glycère, il s'agit en réalité de muscles contractés. Au moment de la contraction, il y a non seulement déplacement longitudinal des filaments fins mais aussi des filaments épais. Le glissement des deux types de filaments, qui, selon Rosenbluth (1967), peut se réaliser grâce à la structure discontinue de la strie Z, augmente en même temps l'angle d'obliquité des myofibrilles.

Chez *S. amica*, cette strie Z est discontinue. Elle est représentée par une série d'éléments denses aux électrons, régulièrement espacés (Pl. III, fig. b). Ces éléments sont parfois discernables en contraste de phase, sur des fibres isolées. On peut alors distinguer une sorte de striation transversale dans les stries claires, entre les myofibrilles (Pl. II, fig. e et f). Primitivement désignés sous le terme de « particules J » par Kawaguti et Ikemoto (1957) et « corps denses » par Hanson et Lowy (1957) il est préférable de les appeler maintenant, comme l'a suggéré Bouligand (1966), éléments Z, d'autant plus que c'est à leur niveau que s'insèrent les filaments fins d'actine (Pl. IV).

4. Le réticulum sarcoplasmique

Comme nous l'avons déjà indiqué (Wissocq, 1967), dans le muscle de *S. amica* et des Annélides observées, il n'y a pas de système transverse.

Le sarcolemme ne donne pas naissance à des invaginations tubulaires. Sous la membrane, on observe des vésicules sous-sarcolemmiques (Pl. III, fig. c). Celles-ci, associées à la portion de sarcolemme qui les recouvre, forment de véritables dyades. Les vésicules sous-sarcolemmiques sont en relation avec des saccules du réticulum sarcoplasmique (Pl. VI, fig. a). Ces derniers se situent au milieu des bandes I (Pl. III, fig. c) et alternent régulièrement avec les éléments Z (Pl. III, fig. b).

5. Autres éléments

Évaginations du sarcolemme. Prolongements de fibres. Jonction neuromusculaires.

Des évaginations du sarcolemme, en forme de doigt de gant, de $0,4 \mu$ de long sur 200 \AA de large en moyenne, s'observent sur coupes transversales (Pl. VI, fig. a). Ces dispositifs serviraient à maintenir une plus grande cohésion entre les fibres musculaires. Sur le bord opposé à celui du noyau, on peut distinguer sur fibres isolées, au microscope à contraste de phase, un certain nombre d'étroits prolongements, plus ou moins sinueux, de longueur égale (Pl. II, fig. b et h). Nous avons retrouvé ces prolongements en microscopie électronique. Sur coupes transversales, on observe en effet, très souvent, des fibres présentant une étroite expansion toujours située vers l'extérieur et se dirigeant vers la basale (Pl. VI, fig. b). Cette expansion contient des fins filaments que l'on peut assimiler à des tonofilaments, car ils rejoignent des épaississements comparables à des hémidesmosomes, à l'extrémité du prolongement (Pl. VI, fig. d). Ces fins filaments peuvent se poursuivre à l'intérieur de la fibre, entre les bandes A et I d'une part, et le sarcolemme d'autre part (Pl. III, fig. c).

Sous la basale, au niveau de l'extrémité des prolongements, on distingue parfois des terminaisons nerveuses contenant de nombreuses vésicules synaptiques de 350 \AA environ de diamètre, à contenu clair, limitées par une membrane (Pl. VI, fig. d). Nous pensons qu'il s'agit de synapses neuromusculaires, car nous n'avons jamais vu d'axones le long des fibres musculaires. Cette observation est à rapprocher de celle de Dhainaut-Courtois et Warembourg (1969), qui constatent, chez le Polychète *Nereis pelagica*, la présence de fibres nerveuses et de terminaisons axonales uniquement dans les zones où le muscle est en contact avec le conjonctif, c'est-à-dire avec la lame basale.

Les prolongements des fibres de *S. amica*, à l'extrémité desquels se réalisent probablement les contacts synaptiques, ne sont pas sans présenter quelque analogie avec les jonctions neuromusculaires de *Ascaris*. Chez celui-ci, les étroits prolongements, provenant de la partie afibrillaire interne de la fibre musculaire, rejoignent les nerfs dorsaux et ventraux. Plusieurs prolongements, sans mitochondries, contenant des filaments,

entrent en contact avec un axone, au niveau d'une membrane basale de 350 à 500 Å de large (Reger, 1965 ; Rosenbluth, 1965b ; Auber Thomay, 1964). Chez *S. amica*, cette membrane intersynaptique basale d'environ 450 à 600 Å, est du même ordre de grandeur que chez l'*Ascaris*. Toutefois, une différence importante est à souligner : chez *S. amica*, les prolongements partent du bord externe, opposé au noyau, alors que chez l'*Ascaris*, ceux-ci sont issus du bord interne, nucléaire.

Il faut cependant ajouter que les cellules musculaires jeunes, situées contre la basale, ne semblent pas posséder de prolongements. La synapse se situerait au niveau d'une zone d'épaississement semblable à celle observée dans la Planche VI, fig. e. Il est à remarquer aussi que des filaments rejoignent l'épaississement, comme dans le cas des prolongements.

Les mitochondries

Tout au long du bord interne de la fibre musculaire glycinée et isolée, à l'intérieur d'une fine lame sarcoplasmique, on distingue un alignement de masses ovoïdes (Pl. II, fig. c), qui sont des mitochondries. En effet, des sections transversales de fibres, au microscope électronique, présentent toujours du même côté une, deux, parfois trois mitochondries, rarement plus, entourées d'une fine couche de sarcoplasme (Pl. I, fig. c et d). On n'en trouve qu'exceptionnellement sur le bord opposé. De plus, le bord mitochondrial de la cellule musculaire est toujours dirigé vers l'intérieur du ver, du côté coelomique (Pl. I, fig. c et d).

Le diamètre des mitochondries est de 0,20 µ. Leur longueur est difficile à préciser. Sur fibres isolées, glycinées, elles sont gonflées et leur longueur en est certainement diminuée.

Le noyau

Le noyau est situé latéralement, vers le milieu de la fibre (Pl. II, fig. a). Ses dimensions sont faibles : 3,5 µ de large sur 5 µ de long en moyenne. Un petit nucléole, de 1 µ environ est souvent présent (Pl. II, fig. b et d). Comme les mitochondries, le noyau est toujours situé du côté du coelome. La fibre a donc toujours une orientation précise. Elle présente son importante portion contractile vers l'épiderme, sa mince lame de sarcoplasme mitochondrial et son noyau vers le coelome.

Le sarcoplasme périnucléaire est très mince, et ne contient que quelques mitochondries (Pl. VI, fig. f). Il rejoint la fine lame sarcoplasmique, à mitochondries, qui parcourt le bord interne de la fibre.

Il est à remarquer que si, souvent, le noyau est accolé à la zone contractile, il peut aussi être situé à l'extrémité d'une sorte de long pédoncule sarcoplasmique, contenant quelques mitochondries (Pl. VI, fig. f). Nous avons retrouvé de telles fibres, à noyau éloigné, après glycinisation et dilacération (Pl. VI, fig. c). Ces fibres se trouvent plus fréquemment

au niveau des faisceaux ventraux, où les couches sont plus nombreuses. Mais leur portion contractile est située au niveau de la couche externe, et présente de faibles dimensions. Nous pensons donc que ces cellules musculaires pédonculées peuvent être considérées comme des éléments jeunes. Mais cette affirmation ne signifie pas que toutes les fibres jeunes ont un noyau à l'extrémité d'un pédoncule, car on peut rencontrer des fibres de faibles dimensions (supposées jeunes) avec un noyau accolé à la portion contractile (Pl. II, fig. d).

L'appareil de Golgi, les inclusions cytoplasmiques diverses (gouttelettes lipidiques, glycogène, vacuoles) sont pratiquement inexistantes.

B. LES MUSCLES DU STOLON

1. Disposition des fibres à l'intérieur du stolon

Alors que les fibres dorsales longitudinales formaient un arc de cercle complet chez les vers asexués, les fibres du stolon n'occupent que deux zones symétriques latéro-dorsales (Pl. VII, fig. a). La région axiale et les extrémités de l'arceau dorsal renferment toujours des fibres typiques des asexués (Pl. X, fig. a). De même, ventralement, les deux faisceaux présentent, à leurs extrémités, des fibres de type asexué. Cette disposition résulte du fait que les transformations n'affectent pas toute la musculature longitudinale, mais seulement certaines parties. Il existe donc des zones où l'on peut trouver côte à côte des fibres des deux types (Pl. X, fig. a).

D'autre part, chez la plupart des *Syllis* en fin de stolonisation, les fibres du type asexué qui persistent sont beaucoup moins nombreuses qu'à l'origine. On l'observe bien dans la Planche VII, fig. a, où l'on ne distingue plus qu'une fine couche musculaire en comparaison de la Pl. I, fig. a. Cela signifie qu'un certain nombre de fibres ont disparu au cours de la stolonisation.

Ces constatations importantes, fibres stoloniales dans certaines zones seulement et fibres du type asexué disparues, nous montrent que les phénomènes intervenant lors de la stolonisation sont plus complexes qu'on aurait pu le supposer de prime abord. Nous ne discuterons pas ces problèmes, car nous y reviendrons au cours des deux prochaines publications relatives à la différenciation et à la dégénérescence.

2. Forme et dimensions de la fibre stoloniale

La forme générale de la fibre n'a pas changé. Il s'agit toujours d'une cellule allongée, aux extrémités effilées, au noyau situé latéralement et vers le milieu de la fibre (Pl. VII, fig. c).

Par contre, les dimensions sont différentes. La fibre stoloniale est

plus petite en longueur. Celle-ci ne dépasse pas 0,50 mm, alors que les fibres « asexuées » peuvent atteindre 0,60 mm (Figure 4). Par ailleurs, la grande majorité d'entre elles ont une longueur de 0,20 à 0,30 mm, la moyenne se situant aux environs de 0,30 mm. En ce qui concerne la largeur, on ne trouve pratiquement pas de fibres stoloniales comprises entre 0 et 2 μ , ni supérieures à 8 μ (Figure 4). La majorité de la population (65 %) présente une largeur de 4 à 6 μ . 34 % seulement de la population des fibres des asexués étaient situés dans cet intervalle de grandeur. Enfin,

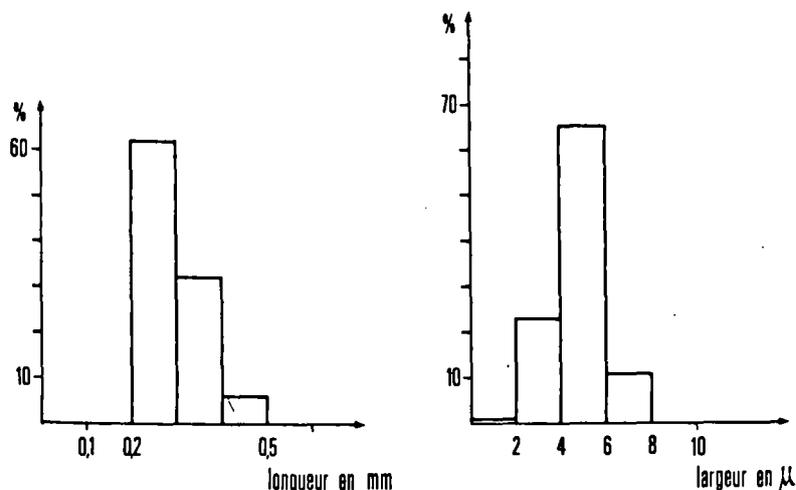


FIGURE 4. Histogrammes de la longueur et de la largeur des fibres musculaires stoloniales.

l'épaisseur est plus variable que chez les fibres des asexués. Les fibres stoloniales, en coupe transversale, ont une forme plus irrégulière et plus arrondie. Leur épaisseur est, de ce fait, légèrement plus élevée : 2 μ en moyenne.

3. Le matériel contractile

Celui-ci est très fortement réduit en comparaison de la fibre des asexués par suite de l'augmentation considérable du nombre des mitochondries dans l'axe de la cellule (Pl. VII, fig. d).

Sur fibre isolée, nous avons pu constater que la striation était oblique et double, comme chez les Néréidiens épitoques (Defretin et Wissocq, 1969). L'observation de la continuité entre les myofibrilles d'une face et celles de l'autre face permet d'affirmer qu'il s'agit de fibres de type hélicoïdal comme celles du ver asexué. La fibre du stolon de *S. amica* est donc très semblable à la fibre, à contractions rapides, du manteau des Céphalopodes (Hanson et Lowy, 1957).

Les deux couches opposées de myofibrilles sont nettement séparées l'une de l'autre par le chondriome axial considérablement développé. Au microscope photonique, les myofibrilles forment une couche continue, très mince, sous le sarcolemme (Pl. VII, fig. b).

En microscopie électronique, sur coupes transversales, on retrouve la même alternance entre bandes *A* (myofibrilles) et *I* (Pl. VII, fig. d). Dans les bandes *A*, les myofilaments épais ont un diamètre de 200 à 250 Å environ. Il y a donc une réduction importante de l'épaisseur des myofilaments primaires par rapport à ceux des muscles des asexués, puisqu'elle est de 100 Å environ. On remarque nettement cette différence de diamètre, lorsque des fibres du type asexué et du type stolonial sont situées sur la même coupe (Pl. IX, fig. c ; Pl. X, fig. a). Les myofilaments épais des muscles du stolon sont aussi effilées à leurs extrémités. Sur coupes transversales, en effet, les sections des filaments épais sont plus faibles sur les bords des bandes *A*.

Comme dans les muscles des asexués, les myofilaments épais, en coupe transversale, à grossissements élevés, se montrent constitués de nombreuses sous-unités, de 25 Å environ de diamètre (Pl. IX, fig. a).

La longueur des filaments épais de fibres stoniales, calculée d'après certaines coupes longitudinales favorables, s'élève à 2 μ. Par la méthode indirecte basée sur $AB = \frac{AC}{\text{tg}\alpha}$, nous avons obtenu une longueur de 2 μ. La largeur d'une bande *A* est en effet proche de 0,2 μ et l'angle d'obliquité, calculé sur les fibres isolées, s'élève à 6° environ. Il n'y a donc pas ici de différence entre le résultat des deux méthodes, comme dans le cas du muscle asexué.

Quant aux filaments fins, ils ne sont pas mis en évidence par la fixation osmique ou glutaraldéhydrique. Seul, le traitement à la glycérine permet de les conserver (Pl. VIII, fig. b et c ; Pl. IX). Le nombre approximatif de filaments fins pour un épais est de 4 à 5 (Pl. IX, fig. a, b, c). On compte généralement de 8 à 10 filaments fins autour d'un épais. Mais, comme pour les fibres des asexués, il est fréquent de rencontrer des orbites incomplètes (Pl. IX, fig. a et b).

Les éléments *Z* sont présents au milieu des bandes *I*. Sur coupes longitudinales, ils sont régulièrement espacés (Pl. VIII, fig. b).

4. Le réticulum sarcoplasmique

Comme dans le muscle des *Syllis* asexués, le système transverse est absent et le réticulum sarcoplasmique (*RS*) est représenté par des vésicules sous-sarcolemmiques, en relation avec des saccules du *RS* (Pl. VIII, fig. a). Cependant, il est apparu un certain nombre de saccules du *RS*, situés contre les faces internes des myofibrilles, entre celles-ci et les mitochondries (Pl. VIII, fig. a). Ce nouveau système interne que nous avons

déjà observé (Wissocq, 1967) est en liaison avec les éléments du réticulum des bandes I (Pl. VIII, fig. a).

5. Autres éléments

Evaginations en doigt de gant. Prolongement de fibres. Synapses neuromusculaires.

Nous n'avons retrouvé aucun de ces éléments décrits dans la fibre de type asexué. Les évaginations comme les prolongements disparaissent. Nous n'avons pas rencontré de jonctions neuromusculaires.

Mitochondries.

Alors que ces organites étaient en quantité extrêmement faible dans les cellules musculaires normales (0,5 %) ; leur nombre s'est accru si fortement qu'ils occupent à présent environ 47 % du volume de la fibre (Pl. VII, fig. d).

Leur section transversale a légèrement augmenté. Quant à leur longueur, nous n'avons pu l'estimer avec exactitude, car, sur fibres isolées, elles sont fortement gonflées par le traitement au glycérol (Pl. VII, fig. c).

Autres inclusions cytoplasmiques.

L'appareil de Golgi presque inexistant dans les muscles des asexués, est bien développé dans le sarcoplasme périnucléaire de la fibre du stolon (Pl. X, fig. b).

De nombreuses particules de glycogène (de 180 à 240 Å environ), en très faible quantité dans la fibre du type asexué, envahissent les espaces intermitochondriaux, à la fois dans la médulla (Pl. VII, fig. d) et dans le sarcoplasme périnucléaire (Pl. X, fig. b). Cet accroissement considérable de la quantité de glycogène a également été constaté par Defretin (1949) chez de nombreux Néréidiens épitoques, grâce à des techniques histochemiques spécifiques.

Le noyau.

Comme dans les fibres des asexués, le noyau est placé latéralement, au milieu de la fibre (Pl. VII, fig. c). Il est de taille un peu plus faible (3/4.5 µ) et son nucléole est plus développé (2 µ). Le sarcoplasme périnucléaire est souvent plus important que dans la fibre des asexués (Pl. X, fig. b).

C. LA MUSCULATURE DU STOLON SÉNESCENT

Nous consacrons ici un chapitre particulier à cette fibre, qui, au cours des derniers jours de son existence, subit encore une évolution équivalant à une sorte de sénescence rapide de la cellule avant sa mort. A ce moment-là, le stolon est animé de mouvements sinusoïdaux très rapides,

interrompus par de courtes périodes de repos. Ses cellules musculaires sont encore fonctionnelles à ce stade, mais leurs mitochondries ont subi une rapide et considérable augmentation de volume. Le diamètre moyen des mitochondries passe de $0,30\ \mu$ à $0,8-1\ \mu$. Quoique le nombre de crêtes mitochondriales soit encore important (Pl. XI) il peut parfois devenir beaucoup plus faible dans des mitochondries à matrice moins dense (Pl. XII, fig. a). En outre, on observe quelquefois des sortes de taches relativement denses entre les crêtes (Pl. XII, fig. b).

Le matériel contractile est encore bien organisé (Pl. XI) et on retrouve tous les éléments de la fibre du stolon.

Le glycogène a considérablement diminué en quantité. Cependant, ces fibres ne tardent pas à dégénérer dès que le stolon a expulsé ses gamètes. Les myofilaments, avant de disparaître, se désorganisent, et les mitochondries ne restent plus confinées à la zone axiale, mais se répartissent dans toute la fibre par suite de l'élimination du cortex contractile (Pl. XII, fig. c). Les éléments du RS sont également éliminés.

DISCUSSION

Les *Syllis* asexués, de même que les *Nereis* atokes, sont relativement lents dans leurs déplacements. Par contre, la stolonisation, comme l'épitoquie, les transforment en individus à mouvements très rapides et soutenus. Le stolon en essaimage est agité de mouvements sinusoidaux frénétiques et prolongés. La plupart des fibres musculaires à contractions lentes (slow), au départ, ont laissé place à des fibres du type rapide (twitch-fast).

A l'heure actuelle, grâce à de nombreuses études sur la musculature de divers Vertébrés et Invertébrés, on a pu faire des rapprochements entre la structure et la physiologie de la fibre musculaire. Mais il est difficile de dégager des faits suffisamment généraux. Le critère essentiel pour reconnaître une fibre « rapide » d'une « lente » réside-t-il dans le réticulum sarcoplasmique, le système T, les myofilaments, les jonctions myoneurales ou l'ensemble ? Malgré des études comparatives récentes (Peachey et Huxley, 1962 ; Page, 1965 ; Cohen et Hess, 1967 ; Fahrenbach, 1967 ; Hoyle et Mc Neill, 1967 ; Jahromi et Atwood, 1967, 1969a et b ; Reger, 1967 ; Reger et Cooper, 1967) sur ce problème et la mise en évidence d'un certain nombre de faits d'aspect général, il est impossible de connaître la base morphologique essentielle de la « rapidité » ou de la « lenteur » d'une fibre. Encore faut-il rappeler, en outre, qu'il existe toute une gradation entre les fibres très toniques, comme les adducteurs de Mollusques, et les fibres à contractions extrêmement rapides, comme les muscles alaires des Insectes.

L'intérêt de notre matériel réside dans le fait que le même muscle passe d'un état « lent » à un état « rapide ».

Pour plus de clarté, et avant de reprendre, point par point, chaque organite de la fibre, nous avons consigné dans le Tableau I les principales analogies et différences existant entre les cellules musculaires du ver asexué et celles du stolon. De même, avons-nous placé côte à côte deux schémas (Figures 5 et 6) de portion de fibre « asexuée » et stoloniale, pour faciliter les comparaisons.

1. LE MATÉRIEL CONTRACTILE

La disposition des myofilaments

Celle-ci est irrégulière, que ce soit dans les muscles des asexués ou des stolons. Il en est de même pour tous les muscles hélicoïdaux. Or, comme

TABLEAU I. — Comparaison entre les fibres musculaires des asexués et celles du stolon.

Caractéristiques	Fibres « asexuées »	Fibres stoloniales
Myofilaments épais - Diamètre	300 à 360 Å	200 à 250 Å
Myofilaments épais - Diamètre des sous-unités	25 Å	25 Å
Myofilaments fins - Diamètre	70 à 80 Å	70 à 80 Å
Longueur myofilaments épais	4 μ ?	2 μ ?
Nombre de filaments fins pour 1 épais	6-7 Orbites complètes : 10-12	4-5 Orbites complètes : 8-10
Pourcentage de la fibre occupé par le matériel contractile	95,5 %	50 %
Pourcentage de la fibre occupé par les mitochondries	0,5 %	47 %
Mitochondries - Nombre moyen de sections transversales par fibre	1 à 2	20
Mitochondries - Diamètre moyen	0,20 μ	0,25 à 0,30 μ (0,8 à 1 μ pour les fibres du stolon sénéscent)
Noyau	3,5/5 μ	3/4,5 μ
Nucléole	1 μ	2 μ
Appareil de Golgi	—	+
Glycogène	—	++

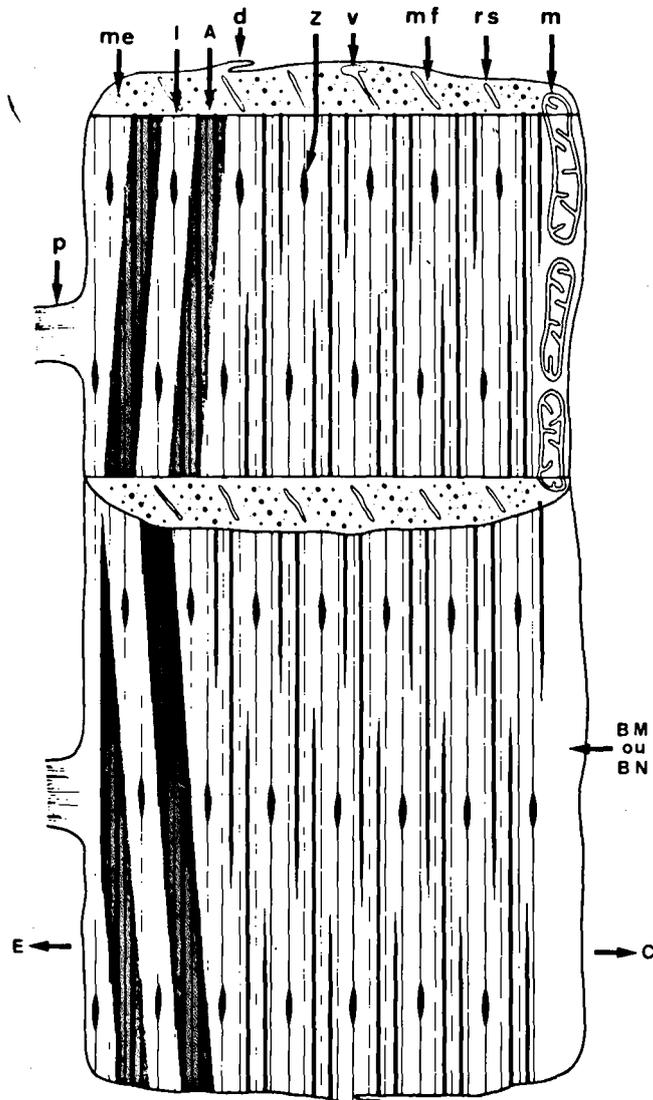


FIGURE 5. Schéma d'une portion de fibre musculaire du type « asexué ». Pour la clarté du dessin, nous avons accentué l'obliquité des bandes A, réduit le nombre de myofilaments et n'avons pas représenté les tubules du RS en coupe longitudinale.

Les bandes A ou myofibrilles colorées en gris sombre, à gauche, permettent de mettre en évidence plus nettement l'obliquité inverse de celles-ci. *p*, prolongement à tonofilaments; *me*, myofilament épais; *mf*, myofilament fin; *I*, bande I; *A*, bande A; *d*, évagination en doigt de gant; *Z*, élément Z; *v*, vésicule sous-sarcolemmique; *rs*, réticulum sarcoplasmique; *m*, alignement de mitochondries sur le bord mitochondrial ou nucléaire (*Bm* ou *Bn*), vers le coelome (*C*). Le bord opposé est dirigé vers l'épiderme (*E*).

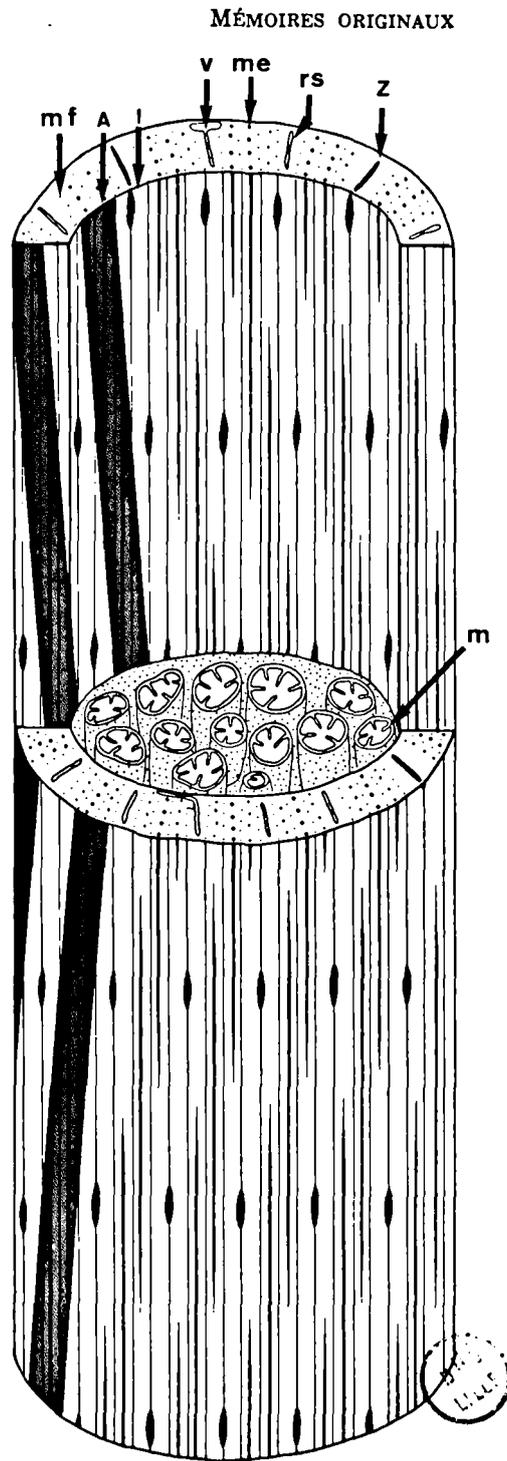


FIGURE 6. Schéma d'une portion de fibre musculaire stoloniale. Mêmes remarques et abréviation que pour la Figure 5. Le pointillé entre les mitochondries axiales représente les particules de glycogène.

J.-C. Wissocq

le fait remarquer Peachey (1968), les muscles d'Invertébrés, à disposition irrégulière des filaments, sont « lents », contrairement à ceux dont l'arrangement est très régulier, comme les muscles alaires des Insectes. Selon cet auteur, cette régularité serait une adaptation à de hautes vitesses de contraction.

Dans le cas des muscles hélicoïdaux, la disposition hexagonale régulière des filaments dans les fibres d'Arthropodes ou de Vertébrés ne peut y être réalisée, car les filaments sont disposés dans des plans superposés et non dans l'espace à trois dimensions, comme c'est le cas pour les muscles à striation transversale.

La proportion des filaments fins par rapport aux épais

La plupart des muscles lents d'Invertébrés présentent des orbites de 9 à 12 filaments fins autour d'un épais (proportion : 5/1 et 6/1), alors que les muscles alaires des Insectes et les muscles squelettiques de Vertébrés ont des orbites de 6 filaments fins (proportion 3/1 et 2/1). Chez les Insectes, les fibres viscérales « lentes » appartiennent à la première catégorie (6/1) (Smith, Gupta et Smith, 1966 ; Hagopian, 1966, 1968), alors que les fibres alaires correspondent à la seconde (Huxley et Hanson, 1957, 1960 ; Smith, 1961a et b ; Shafiq, 1963a). Auber (1967) constate que dans les muscles alaires de Diptères ou de Lépidoptères, comme *Abraxas*, chaque filament primaire est entouré par 6 secondaires. Mais, dans des muscles alaires d'autres Insectes, comme les papillons *Pieris* et *Vanessa*, il y a des orbites de 7 à 9 filaments fins. Or, la fréquence des battements alaires est, chez ces deux espèces, 5 à 6 fois moindre que chez d'autres Lépidoptères et 20 fois moindre que chez *Calliphora*. Chez les Crustacés, les muscles squelettiques, « rapides » ont une proportion de 3/1 (Bouligand, 1962, 1964 ; Fahrenbach, 1963). Certains muscles, comme ceux du pédoncule oculaire (Hoyle et Mc Neill, 1968), les muscles viscéraux (Jahromi et Atwood, 1967, 1969), ont une proportion de 6/1 (muscles « lents »). Ceci est également net pour une même espèce de Crustacé (fibre de la patte ambulatoire du crabe : *Cancer magister* [Fahrenbach, 1967]).

Chez *S. amica*, la proportion des filaments fins semble quelque peu diminuer puisqu'elle passe de 6-7 chez l'individu asexué, à 4-5 chez le stolon (Tableau 1), et l'on peut faire un rapprochement avec les exemples décrits ci-dessus, où la proportion des filaments fins par rapport aux épais diminue dans les muscles « rapides ».

La longueur des sarcomères

Dans la plupart des cas, la longueur des sarcomères, et, corrélativement, celle des filaments myosiniques est beaucoup plus faible dans les muscles « rapides » que dans les muscles « lents ». Il apparaît donc que plus un muscle a des propriétés de tonicité élevées, plus la longueur de ses filaments

épais est forte, tout au moins chez les Invertébrés. Chez les Vertébrés, il ne semble pas que ce soit le cas général. Par exemple, les sarcomères de muscles de grenouille ont à peu près la même longueur dans les fibres « lentes » et « rapides » (Peachey et Huxley, 1962).

Nous avons vu qu'il existait une différence du simple au double dans la longueur des myofilaments de fibres « asexuées » de *Syllis* suivant la méthode utilisée pour le calcul. Il est évidemment plus vraisemblable d'admettre le résultat du calcul fait directement sur photographie au microscope électronique. La raison pour laquelle la longueur est de 2μ au lieu de 4μ dans la méthode indirecte résulte de la valeur, assez élevée, de l'angle d'obliquité des myofibrilles. La largeur de ces dernières est en effet à peu près constante. Il est donc possible que les fibres isolées observées étaient légèrement contractées puisque l'on sait que leur contraction provoque une augmentation de l'angle. S'il n'en était pas ainsi, il faudrait alors admettre que les myofilaments épais ne sont pas tout à fait parallèles à l'axe de la fibre, mais sont aussi légèrement obliques. Dans l'état actuel de nos recherches, nous considérons donc que la longueur des myofilaments épais de la fibre « asexuée » s'élève à 4μ , longueur peu différente de celle (3μ) observée par Rosenbluth chez *Glycera dibranchiata* (1968). Par contre, il y a concordance dans les résultats des deux méthodes concernant la fibre stoloniale : la longueur obtenue est de 2μ . Dans ce cas, la longueur des myofilaments, et, par conséquent, des sarcomères, semble donc diminuer de moitié dans les fibres « rapides » du stolon de *S. amica*.

La similitude entre ces observations faites chez *S. amica* et celles réalisées sur la musculature d'autres Invertébrés serait alors des plus frappantes s'il ne fallait pour le moment être très réservé quant à l'exactitude des calculs établis chez *Syllis*. Seuls, les isollements de myofilaments nous permettront d'infirmes ou de confirmer ces résultats.

Le diamètre des filaments épais

Selon nous, la modification la plus importante concerne la réduction, de près de 100 Å, du diamètre des filaments primaires dans les fibres stoloniales. Il s'agit bien d'une différence réelle puisque nous avons toujours comparé des muscles fixés par le même fixateur : l'acide osmique ou le glutaraldéhyde après traitement à la glycérine. On sait en effet que le glutaraldéhyde a tendance à accroître le diamètre des filaments myosiniques, tandis que le tétr oxyde d'osmium le réduirait quelque peu (Huxley, 1964 ; Franzini-Armstrong et Porter, 1964). Cette diminution du diamètre, indéniable chez *S. amica*, a été également constatée dans les fibres musculaires de *Nereis*, au cours de l'épitoquie (Defretin et Wissocq, 1969).

En comparant les muscles « rapides » aux muscles « lents » chez les

Invertébrés et les Vertébrés, on constate que les filaments primaires des muscles toniques sont plus épais que ceux des muscles « rapides ». L'épaississement peut atteindre des valeurs considérables dans certains muscles paramyosiniques : 600 Å dans la partie translucide, hélicoïdale (Hanson et Lowy, 1961), 1 500 Å dans la partie opaque lisse (Elliott, 1964), de l'adducteur de l'huître.

Mais il est aussi intéressant de remarquer une différence nette de diamètre dans les deux types de fibres à l'intérieur d'une même espèce. Ainsi, chez le crabe, les fibres « rapides » du fléchisseur accessoire ont des filaments de 190 Å de diamètre, alors que les « lentes » ont des filaments de 250 Å (Fahrenbach, 1967). Chez les Insectes, la différence est aussi frappante entre les muscles alaires et les muscles viscéraux, beaucoup plus lents (Smith, 1961b, 1962 ; Smith, Gupta et Smith, 1966 ; Hago-pian, 1966, 1968 ; Reger et Cooper, 1967). Les muscles du manteau de *Loligo*, à contractions très rapides, à mitochondries centrales, comme les muscles du stolon, ont des myofilaments épais à diamètre très faible (Hanson et Lowy, 1957). Par contre, chez les Vertébrés, la réduction du diamètre ne semble pas intervenir (Peachey et Huxley, 1962).

On peut donc supposer qu'il existe un rapport entre l'épaisseur des filaments myosiniques et la tension supportée par ceux-ci. Ainsi, les muscles adducteurs des Mollusques peuvent supporter des tensions jusqu'à 100 fois plus élevées que le sartorius de grenouille par exemple (Hanson, 1966). Or, ces muscles sont parmi ceux qui possèdent les filaments (paramyosiniques) les plus gros : 600-1 500 Å. Comme l'ont suggéré Hanson et Lowy (1961), un tel épaississement les renforce, afin qu'ils puissent supporter l'effet de tension transmis par les nombreux ponts d'actomyosine. Ces ponts sont d'autant plus nombreux que les filaments paramyosiniques sont très longs et entourés d'un nombre élevé de filaments d'actine.

Dans les muscles à paramyosine, la fonction de soutien est dévolue à la tropomyosine A ou tropomyosine insoluble dans l'eau, qui occuperait l'axe du filament, alors que la myosine recouvrirait la surface. La tropomyosine A, à fonction mécanique passive, n'a pas d'activité ATPasique et est incapable de se lier à l'actine (Ruegg, 1957). Dans les muscles d'Oligochètes, à filaments épais de 300-350 Å de diamètre, ainsi que chez l'*Arenicole*, il a été trouvé de la tropomyosine A. Il est très possible qu'elle existe dans les filaments primaires des Annélides Polychètes, d'autant que leur diamètre est aussi élevé. On peut penser qu'elle est présente dans l'axe des filaments. Dans ce cas, l'amincissement des filaments primaires dans le muscle du stolon qui refléterait un affaiblissement de la tonicité de ce muscle, s'expliquerait par la disparition d'une certaine quantité de protéine structurale axiale, à rôle de soutien, peut-être la tropomyosine A. Cette hypothèse pourrait quelque peu s'appuyer sur les observations de sections transversales de filaments épais à fort grossissement. Nous avons

montré que les filaments épais des fibres « asexuées » et stoloniales semblaient être constitués de sous-unités de 25 Å environ de diamètre. Dans certains cas favorables, pour les sections les plus larges, nous avons pu compter environ 40 à 50 sous-unités dans les filaments des cellules musculaires « asexuées » et 25 à 35 dans les filaments des fibres stoloniales. Ces sous-unités sont donc en nombre plus faible dans les filaments plus étroits du muscle du stolon. Il en est d'ailleurs de même au niveau des extrémités effilées des filaments. Des sous-unités, du même ordre de grandeur, ont été décrites dans les myofilaments épais de divers muscles d'Invertébrés (Baccetti, 1965 ; Gilev, 1966 ; Reger, 1967) et de Vertébrés (*Rana pipiens*) (Sjöstrand et Anderson-Cedergren, 1957). D'autre part, on sait que la partie filamenteuse (L-meromyosine) de la molécule de myosine a un diamètre d'environ 20 Å (Huxley, 1963 ; Rice, 1963 ; Zobel et Carlson, 1963) et que la molécule de tropomyosine A a également un diamètre d'environ 20 Å (Cohen et Holmes, 1963 ; Lowey, Kucera et Holtzer, 1963). Il est donc possible que les sous-unités observées dans les filaments épais des muscles de *Syllis* correspondent aux molécules de myosine et de tropomyosine A. Dans ce cas, la diminution du nombre de sous-unités dans les filaments épais des fibres stoloniales correspondrait à une réduction de la quantité de molécules de tropomyosine A.

Il ressort de ces comparaisons que la tonicité des muscles semble être une propriété des myofilaments. L'expérience de Costantin, Podolsky, Tice (1967) a démontré cette propriété : des fibres « lentes » de grenouille, privées de sarcolemme, et plongées dans des solutions de calcium, ont des contractions lentes. De même, Jewell et Ruegg (1966), en immergeant dans un milieu approprié contenant du calcium et de l'ATP, des fibres alaires asynchrones de punaise (Hémiptère) ont constaté que celles-ci subissaient des modifications de longueurs oscillatoires et prolongées. Or, le réticulum était détruit.

En conclusion, la stolonisation, comme l'épitoquie, permettent d'observer des différences entre fibres d'un même muscle, alors que ces comparaisons portent habituellement sur deux types de muscles de la même espèce ou d'espèces très différentes.

2. RÉTICULUM SARCOPLASMIQUE

Nous avons souligné précédemment que les muscles d'Annélides en général, de *Syllis* en particulier, ne possédaient pas de système T. La stolonisation, comme l'épitoquie, ne provoque pas l'apparition de ce système T. Mais l'épaisseur d'une fibre de *Syllis*, comme chez les autres Annélides, est très faible : 1,5 µ environ. Par contre, dans les muscles de Vertébrés, les fibres ont entre 10 et 100 µ d'épaisseur, celles des ailes d'Insectes ont entre 100 et 150 µ de large. Les muscles de Crustacés possèdent des fibres de 100 à 500 µ de diamètre. Ces cellules musculaires, dont les fibrilles

ont entre 1 et 5 μ de large, possèdent en général un réseau de tubules transverses (système T) très développé, permettant à l'onde de dépolarisation de parvenir rapidement jusqu'aux sites de stockage du calcium : les vésicules du *RS*. Dans les fibres d'Insectes ou de Vertébrés, une distance d'un μ sépare les tubules du système T du centre du matériel fibrillaire (Smith, Gupta et Smith, 1966). Cette distance est égale et même supérieure à celle qui sépare le sarcolemme du centre de la fibre musculaire de *Syllis* (largeur de la fibre : 1,5 μ en moyenne). Autrement dit, le système T est représenté par le sarcolemme lui-même, et les vésicules sous-sarcolemmiques avec le sarcolemme sus-jacent sont homologues des dyades. Dans le muscle du stolon, l'épaisseur du matériel contractile est seulement de 0,3 μ . Le système T est donc aussi représenté par le sarcolemme qui forme avec les vésicules sous-sarcolemmiques des sortes de dyades. Mais, dans le stolon, il se forme un certain nombre de saccules du *RS* sur les faces internes des myofibrilles. Ils sont en relation avec les éléments situés au milieu des bandes *I* et ont vraisemblablement pour rôle de raccourcir la distance de diffusion et de reprise du calcium, favorisant ainsi la rapidité de contraction et de relâchement.

En général, on assiste aussi à un accroissement des éléments du système T et du *RS* dans les muscles à contractions rapides. Le calcium libéré atteindrait les filaments plus vite dans les fibres « rapides », en raison du taux élevé de *RS* par rapport au matériel contractile. Ce serait l'inverse pour les fibres « lentes ». Ainsi, chez les Insectes, les muscles alaires (Smith, 1961a et b, 1965, 1966) ont un système T et un *RS* plus développés que les muscles viscéraux par exemple (Smith et coll., 1966). De même, chez les Crustacés, les fibres distales « rapides » du fléchisseur accessoire du crabe (Fahrenbach, 1967 ; Cohen et Hess, 1967) ont un *RS* abondant alors que les fibres proximales du même muscle ont un *RS* plus réduit. Récemment, Rosenbluth (1969) a décrit un *RS* particulièrement développé dans le muscle synchrone « remoteur » de la seconde antenne du homard. Ce muscle est très rapide car il est responsable de la production de sons à des fréquences de 100 à 130 cycles par seconde.

Chez les Vertébrés, le cricothyroïde de Chauve-Souris (Revel, 1962), à fréquence de contractions extrêmement élevée, présente un développement considérable du *RS*.

L'accroissement du *RS* dans le muscle du stolon de *Syllis*, dû à l'apparition d'un système interne, serait donc lié aussi à l'augmentation de fréquence des contractions.

3. LES MITOCHONDRIES

L'apparition d'un grand nombre de mitochondries dans la medulla de la fibre musculaire du stolon est le phénomène le plus frappant. Nous avons montré (Wissocq, 1967) que les granulations décrites par Malaquin (1893)

étaient des mitochondries, comme Dehorne (1926) et Defretin (1949) l'avaient aussi prouvé chez les Néréidiens.

L'augmentation du volume du chondriome n'est pas dû à un accroissement du volume de quelques mitochondries, mais, au contraire, à une élévation considérable de leur nombre. Le volume de la mitochondrie n'augmente fortement qu'à la fin de la vie du stolon, lorsque celui-ci est proche de la période d'essaimage ou d'évacuation des produits génitaux. Cette hypertrophie précède donc la dégénérescence de la fibre. Chez la Mouche *Lucilia*, un gonflement des mitochondries a été observé (Gregory, Lennie et Birt, 1968) dans le muscle alaire en début de dégénérescence.

Le développement important du chondriome est lié très vraisemblablement à la capacité que possèdent les muscles du stolon de soutenir pendant de longs moments un rythme de contractions élevé. Chez les Céphalopodes, les cellules musculaires, à double striation oblique du manteau, sont très actives. Or, elles ont une structure très semblable à celle des fibres stoloniales du *Syllis* (Hanson et Lowy, 1957). On trouve également de nombreuses et volumineuses mitochondries, encore appelées sarcosomes, dans les muscles alaires des Insectes. Dans ce cas, le rapport du volume mitochondrial/volume de l'appareil contractile est proche de 1. L'oxygène est consommé en grande quantité par ces muscles, et leurs sarcosomes contiennent des taux élevés de cytochromes. Des fibres à hautes capacités oxydatives, comme celles du cœur de Vertébrés, possèdent aussi de nombreuses mitochondries.

4. LE GLYCOGÈNE

Comme les mitochondries, le glycogène, qui était presque inexistant dans la fibre du type « asexué », devient très abondant dans la fibre stoloniale. Cette apparition d'une grande quantité de glycogène avait déjà été mise en évidence chez les Néréidiens épitoques à l'aide de techniques histochimiques spécifiques (Defretin, 1949). Récemment, nous avons pu confirmer cette observation, grâce à une étude ultrastructurale entreprise sur *Nereis irrorata* (Defretin, Wissocq, 1969). Mais le glycogène est, d'une part, plus abondant que chez *Syllis*, et, d'autre part, il se présente sous forme de rosettes (forme α selon Drochmans). Chez *Syllis*, par contre, le glycogène a l'aspect de granulations de 200 Å de diamètre correspondant aux granules élémentaires ou particules β . Dans les fibres sénescences du stolon, la rareté des granulations de glycogène suggère que ce dernier a été utilisé pendant la période d'essaimage.

Il est assez rare de rencontrer une telle abondance de glycogène dans le muscle. Le plus souvent, des accumulations semblables se rencontrent dans les fibres en différenciation, en particulier dans les myotubes de Mammifères (Couteaux, 1941 ; Boyd, 1960 ; Engel, 1961 ; Bergman, 1962 ; Heuson-Stiennon et Drochmans, 1967), dans les fibres d'embryons de

poulet (Allen et Pepe, 1965 ; Dessouky et Hibbs, 1965). L'abondance du glycogène semble donc liée à un stade précoce de développement des fibres musculaires, lorsqu'elles sont en différenciation.

L'accumulation de glycogène dans les fibres musculaires semble donc corrélative d'un stade embryonnaire des fibres. Or, chez *S. amica*, nous verrons (Wissocq, publication II) que lors des processus de stolonisation, les cellules musculaires retrouvent des caractéristiques embryonnaires.

5. L'INNERVATION

Les jonctions myoneurales ont fait l'objet d'une attention particulière en ce qui concerne la distinction entre fibres « lentes » et « rapides ».

Chez le crabe, dans le même muscle (fléchisseur accessoire), les fibres « rapides » ont beaucoup plus de terminaisons nerveuses que les « lentes » (Cohen et Hess, 1967). Il en est de même chez d'autres Crustacés (Hoyle et Mc Neill, 1968). Mais on ne peut détecter de différences structurales entre les jonctions neuromusculaires des fibres « lentes » et « rapides ».

Chez *S. amica*, il semble qu'il y ait une transformation importante au niveau des synapses neuromusculaires. Nous avons précédemment montré que les expansions basales des fibres musculaires « asexuées » de *Syllis* avaient quelques analogies avec les prolongements des cellules musculaires d'*Ascaris*. Ces expansions sont en effet en rapport avec des terminaisons nerveuses, au niveau de la basale. Or, dans les muscles du stolon, nous n'avons pas retrouvé ces prolongements sarcoplasmiques. Les fibres isolées du stolon n'en présentent pas. En outre, nous n'avons pas observé de synapses neuromusculaires chez le stolon.

CONCLUSION

L'étude des fibres musculaires de *Syllis* asexués d'une part, des fibres des stolons d'autre part, nous a permis de mettre en évidence un certain nombre de faits d'importance générale pour la physiologie musculaire. Les résultats obtenus sont d'autant plus intéressants qu'ils portent sur un même muscle, qui passe d'un état de « lenteur » relative à un nouvel état plus « rapide », lors de la sexualisation de l'Annélide.

La fibre du stolon se caractérise par la diminution du diamètre des filaments épais, corrélative semble-t-il, d'une réduction de leur longueur, par la diminution du nombre de filaments fins. Il est donc vraisemblable que la « rapidité » ou la « lenteur » d'une cellule musculaire soit liée à la structure, au nombre des filaments. On assiste par ailleurs à une augmentation des structures du *RS* (*RS* interne) dans la fibre stoloniale. Or, on sait que le *RS* joue un rôle dans la régulation de la vitesse de contraction. Enfin, l'abondance du chondriome et du glycogène permet

à la fibre stoloniale d'entretenir un rythme de contractions élevé pendant de longues périodes. Ces résultats peuvent être rattachés à de nombreuses autres observations sur divers muscles d'Invertébrés ou de Vertébrés.

Remerciements

Nous tenons à remercier M. Himpens, dessinateur, pour l'aide qu'il nous a apportée dans la réalisation des figures et M. Bouchequet, photographe, pour l'élaboration des planches.

Nous remercions vivement M. Saussey, Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Caen, qui a eu la grande amabilité de nous procurer une partie de ce matériel.

RÉSUMÉ

Les muscles de vers asexués sont constitués par de très longues fibres, rubannées et uninucléées. Les jonctions neuromusculaires semblent se réaliser par l'intermédiaire de prolongements étroits, contenant des tonofilaments. Les fibres sont du type hélicoïdal ou à double striation oblique. Les filaments épais ont un diamètre de 300 à 360 Å, et présentent des sous-unités de 25 Å environ de diamètre. Le rapport du nombre de filaments fins pour un épais est de 6-7 environ. Le système T est inexistant. Le RS se compose de vésicules sous-sarcolemmiques et de tubules. Les mitochondries sont peu nombreuses.

Chez les stolons, les fibres, moins longues en général, sont rubannées et uninucléées. Elles sont du type hélicoïdal. Mais elles diffèrent profondément des fibres « asexuées » par : l'apparition de très nombreuses mitochondries et de particules β de glycogène dans leur axe, le rejet à la périphérie du matériel contractile, la réduction de 100 Å environ du diamètre des filaments épais, la diminution du nombre de filaments fins (4-5 pour un épais), l'apparition de saccules internes du RS.

La fibre « asexuée » est du type lent, alors que la fibre stoloniale est du type rapide. Les différences structurales sont discutées en liaison avec cette transformation physiologique du muscle. Elles sont comparées en fonction des connaissances ultrastructurales acquises sur les muscles « lents » et « rapides » d'Invertébrés et de Vertébrés.

SUMMARY

The muscles of asexual worms are formed by very long, ribbonshaped and uninucleated fibers. The neuromuscular junctions seem to be realised by the mean of slender tonofilaments - containing processes. Double oblique striation or helicoidal pattern occur in the fibers. The thick filaments, 300-360 Å in diameter, show sub-units, 25 Å in diameter. The ratio of thin to thick filaments is about 6-7/1. The T-system is absent. The RS is composed with subsarcolemmal cisternae and tubules. There are very few mitochondria.

In the stolons, the fibers, generally shorter, are ribbonshaped and uninucleated. Fibers are helicoidal. But, they deeply differ from "asexual" fibers by :

the appearance of very numerous mitochondria, and glycogen β -particles in the fiber's core, the contractile material, thrown back to the periphery, the reduction of approximately 100 A in diameter of the thick filaments, the diminution of the number of the thin filaments (4-5 to one thick), the appearance of internal cisternae of the R S.

The "asexual" fiber is slow, while the stolon fiber is fast. The structural differences are discussed in relation to this physiological transformation of muscle. They are compared in connexion with ultrastructural knowledge about the slow and twitch Invertebrate and Vertebrate muscles.

BIBLIOGRAPHIE

1. ALLEN E.R. et PEPE F.A., 1965. Ultrastructure of developing muscle cells in the early embryo. *Amer. J. Anat.*, 116, 115-147.
2. ANDERSON W.A. et ELLIS R.A., 1967. A comparative electron microscope study of visceral muscle fibers in *Cambarus*, *Drosophila* and *Lumbricus*. *Z. Zellforsch.*, 79, 581-591.
3. AUBER J., 1967. Distribution of the two kinds of myofilaments in insect muscles. *Am. Zool.*, 7, 451-456.
4. AUBER-THOMAY M., 1964. Structure et innervation des cellules musculaires de Nématodes. *J. Microscopie*, 3, 105-109.
5. BACCETTI B., 1965. Nouvelles observations sur l'ultrastructure des myofilaments. *J. Ultrastructure Res.*, 13, 245-256.
6. BERGMAN R., 1962. Observations on the morphogenesis of rat skeletal muscle. *Bull. Johns Hopk.*, 110, 187-201.
7. BOULIGAND Y., 1962. Les ultrastructures du muscle strié et de ses attaches au squelette chez les Cyclops (Crustacés Copépodes). *J. Microscopie*, 1, 377-394.
8. BOULIGAND Y., 1964. Les ultrastructures du muscle squelettique chez les Copépodes. *Vie et Milieu*, supp. 17, 263-282.
9. BOULIGAND Y., 1966. La disposition des myofilaments chez une Annélide Polychète. *J. Microscopie*, 5, 305-322.
10. BOYD J.D., 1960. Development of striated muscle. Dans *The structure and function of muscle*, Bourne, ed., Acad. Press., 1, 63-85.
11. CHAPRON C. et VALEMOIS P., 1967. Infrastructure de la fibre musculaire pariétale des Lombriciens. *J. Microscopie*, 6, 617-626.
12. CHARRIER H., 1921. Recherches sur la *Nereis fucata*. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 72, 5-142.
13. CLAPARÈDE, 1870. Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève*, 20.
14. COHEN M.J. et HESS A., 1967. Fine structural differences in "fast" and "slow" muscle fibres of the crab. *Amer. J. Anat.*, 121, 233-260.
15. COHEN C. et HOLMES K.C., 1963. X-ray diffraction evidence for α -helical coiled-coils in native muscle. *J. Mol. Biol.*, 6, 423-432.

16. COSTANTIN L.L., PODOLSKY R.J. et TICE L.W., 1967. Calcium activation of frog slow muscle fibres. *J. Physiol.*, 188, 261-271.
17. COUTEAUX R., 1941. Recherches sur l'histogenèse du muscle strié des Mammifères et la formation des plaques motrices. *Bull. Biol. France-Belg.*, 75, 101-239.
18. DEFRETIN R., 1949. Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoquie, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogénèse. *Ann. Inst. Océan.*, 24, 117-257.
19. DEFRETIN R. et WISSOCQ J.C., 1969. La musculature longitudinale dorsale et ventrale des *Nereis irrorata Malmgren* (Annélides Polychètes) atiques et épitoques. *C.R. Acad. Sc.*, 269, 2117-2120.
20. DEHORNE A., 1922. Histologie et phagocytose musculaire dans le coelome des Néréides à maturité sexuelle. *C.R. Acad. Sc.*, 174, 1043-1046.
21. DEHORNE A., 1926. Intérêt de la fibre musculaire hétéronéréidienne. *C.R. Soc. Biol.*, 94, 706-708.
22. DESSOUKY D.R. et HIBBS R.G., 1965. An electron microscope study of the development of the somatic muscle of the chick embryo. *Amer. J. Anat.*, 116, 523-566.
23. DHAINAUT-COÛRTOIS N. et WAREMBOURG M., 1969. Etude ultrastructurale des neurones de la chaîne nerveuse de *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). *Z. Zellforsch.*, 97, 260-273.
24. DROCHMANS P., 1962. Morphologie du glycogène. Etude au microscope électronique de colorations négatives de glycogène particulaire. *J. Ultrastructure Res.*, 6, 151-163.
25. DURCHON M., 1959. Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens (Annélides Polychètes). I. Syllinae. *Bull. Biol. Fr.-Belg.*, 93, 155-219.
26. ENGEL W.K., 1961. Cytological localization of glycogen in cultured skeletal muscle. *J. Histochem. Cytochem.*, 9, 39-43.
27. FAHRENBACH W.H., 1963. The sarcoplasmic reticulum of striated muscle of a cyclopoid copepod. *J. Cell Biol.*, 17, 629-640.
28. FAHRENBACH W.H., 1967. The fine structure of fast and slow crustacean muscles. *J. Cell Biol.*, 35, 69-79.
29. FRANZINI-ARMSTRONG C. et PORTER K.R., 1964. Sarcolemmal invaginations constituting the T system in fish muscle fibers. *J. Cell Biol.*, 22, 675-696.
30. GILEV V.P., 1966. The ultrastructure of myofilaments. II. Further investigation of the thick filaments of crab muscle. *Biochem. Biophys. Acta*, 112, 340-345.
31. GREGORY D.W., LENNIE R.W. et BIRT L.M., 1968. An electron-microscopic study of flight muscle development in the blowfly *Lucilia cuprina*. *J. Roy. Microscop. Soc.*, 88, 151-175.

32. HAGOPIAN M., 1966. The myofilament arrangement in the femoral muscle of the cockroach, *Leucophaea maderae* Fab. *J. Cell Biol.*, **28**, 545-562.
33. HAGOPIAN M., 1968. The filament lattice of cockroach thoracic muscle. *J. Cell Biol.*, **36**, 433-442.
34. HANSON J., 1957. The structure of the smooth muscle fibres in the body wall of the earthworm. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **3**, 111-122.
35. HANSON J. et LOWY J., 1960. Structure and function of the contractile apparatus in the muscles of Invertebrates Animals. Dans *Structure and function of muscle*, éd. par Bourne G.H., **1**, 265-335.
36. HANSON J. et LOWY J., 1961. Structure of the muscle fibers in the translucent part of the adductor of the oyster. *Crassostrea angulata*. *Proc. Roy. Soc. B.*, **154**, 173-196.
37. HEUMANN H.G. et ZEBE E., 1967. Über Feinbau und Funktionsweise der Fasern aus dem Hautmuskelschlauch des Regenwurms, *Lumbricus terrestris* L. *Z. Zellforsch.*, **78**, 131-150.
38. HEUSON-STIENNON J.A. et DROCHMANS P., 1967. Morphogenèse de la cellule musculaire striée, étudiée au microscope électronique. II. Localisation et structure du glycogène. *J. Microscopie*, **6**, 639-656.
39. HOYLE G. et MC NEILL P.A., 1968. Correlated physiological and ultrastructural studies on specialised muscles. Ib. Ultrastructure of white and pink fibres of the levator of the eyestalk of *Podophthalmus vigil* (Weber). *J. Exp. Zool.*, **167**, 487-522.
40. HUXLEY H.E., 1963. Electron microscope studies on the structure of natural and synthetic protein filaments from striated muscle. *J. Mol. Biol.*, **7**, 281-308.
41. HUXLEY H.E., 1964 paru 1966. The fine structure of striated muscle and its functional significance. *The Harvey Lectures*, ser. 60, Acad. Press, 85-118.
42. HUXLEY H.E. et HANSON J., 1957. Quantitative studies on the structure of cross-striated myofibrils. I. Investigations by interference microscopy. *Biochim. Biophys. Acta*, **23**, 229-249.
43. HUXLEY H.E. et HANSON J., 1960. The molecular basis of contraction in cross-striated muscles. Dans *The structure and function of muscle* (Bourne G.H., ed), **1**, 183-227.
44. IKEMOTO N., 1963. Further studies in electron microscopic structures of the oblique striated muscle of the earthworm *Eisenia foetida*. *Biol. J. Okayama Univ.*, **9**, 81-126.
45. JAHROMI S.S. et ATWOOD H.L., 1967. Ultrastructural features of crayfish phasic and tonic muscle fibers. *Canad. J. Zool.*, **45**, 601-606.
46. JAHROMI S.S. et ATWOOD H.L., 1969a. Correlation of structure, speed of contraction, and total tension in fast and slow abdominal muscle fibers of the lobster (*Homarus americanus*). *J. Exp. Zool.*, **171**, 25-38.

47. JAHROMI S.S. et ATWOOD H.L., 1969b. Structural features of muscles fibres in the cockroach leg. *J. Insect Physiol.*, **15**, 2255-2262.
48. JEWELL B.R. et RÜEGG J.C., 1966. Oscillatory contraction of insect fibrillar muscle after glycerol extraction. *Proc. Roy. Soc. B*, **164**, 248-259.
49. KAWAGUTI S., 1962. Arrangement of myofilaments in the oblique-striated muscles. *Proc. 5th Int. Congr. Electron Mic.*, Philadelphie, **2**, M-11.
50. LANZAVECCHIA G., 1968. Studi sulla muscolatura elicoidale e paramiosinica. I. Morfologia ultrastrutturale dei muscoli longitudinali di *Lumbricus terrestris*. *Acad. Naz. Lincei. Rend. Sc. Fis. Mat. et Nat.*, **44**, 448-454.
51. LINDNER E. et FISCHER A., 1964. Zur Feinstruktur nereider und heteronereider Muskulatur von *Platynereis dumerilii*. *Naturwissensch.*, **17**, 1-3.
52. LOWEY S., KUCERA J. et HOLTZER A., 1963. On the structure of the paramyosin molecule. *J. Mol. Biol.*, **7**, 234-244.
53. LOWY J., HANSON J., ELLIOTT G.F., MILLMAN B.M. et MC DONOUGH M.W., 1966. The design of contractile systems. Principles of Biomolecular Organization. *In Ciba Found. Sympos.*, 229-258.
54. MAC RAE E.K., 1963. Observations on the fine structure of pharyngeal muscle in the planarian *Dugesia tigrina*. *J. Cell Biol.*, **18**, 651-662.
55. MALAQUIN A., 1893. Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, Anatomie, Reproduction, Développement. *Mém. Soc. Sc. Agr. Arts, Lille*, **18**, 1-477.
56. MATTISSON A.G., 1967. The ultrastructure of the parapodial muscles of the epitokal *Autolytus* (Syllidae, Polychaeta). *J. Ultrastructure Res.*, **20**, 296.
57. MILLONIG G., 1962. Further observation on a phosphate buffer for osmium solution in Fixation. *5th Intern. Congr. Electr. Micr.*, Philadelphia, Acad. Press., **2**, p. 8.
58. MORITA M., 1965. Electron microscopic studies on planaria. I. Fine structure of muscle fiber in the head of the planarian *Dugesia dorotocephala*. *J. Ultrastructure Res.*, **13**, 383-395.
59. PAGE S.G., 1965. A comparison of the fine structure of frog slow and twitch muscle fibers. *J. Cell Biol.*, **26**, 477-497.
60. PEACHEY L.D., 1968. Muscle. *Ann. Review of Physiol.*, **30**, 401-440.
61. PEACHEY L.D. et HUXLEY A.F., 1962. Structural identification of twitch and slow striated muscle fibers of the frog. *J. Cell Biol.*, **13**, 177-180.
62. PRENANT A., 1929. Recherches sur la structure des muscles des Annélides Polychètes et sur leur sarcolyse. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **69**, 1-135.

63. PUCCI I. et AFZELIUS B.A., 1962. An electron microscope study of sarcotubules and related structures in the leech muscle. *J. Ultrastructure Res.*, **7**, 210-214.
64. REGER J.F., 1965. The fine structure of neuromuscular junctions and contact zones between bodywall muscle cells of *Ascaris lumbricoides* (var. Suum). *Z. Zellforsch.*, **67**, 196-210.
65. REGER J.F., 1967. A comparative study on striated muscle fibers of the first antenna and the claw muscle of the crab *Pinnixia spec.* *J. Ultrastructure Res.*, **20**, 72-82.
66. REGER J.F. et COOPER D.F., 1967. A comparative study on the fine structure of the basalar muscle of the wing and the tibial extensor muscle of the leg of the lepidopteran *Achalarus lyciades*. *J. Cell Biol.*, **33**, 531-542.
67. REVEL J.P., 1962. The sarcoplasmic reticulum of the bat cricothyroid muscle. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **12**, 571-588.
68. REYNOLDS E.S., 1963. The use of lead citrate of high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, **17**, 208-212.
69. RÖHLICH P., 1962. The fine structure of the muscle fiber of the leech *Hirudo medicinalis*. *J. Ultrastructure Res.*, **7**, 399-408.
70. ROSENBLUTH J., 1963. Fine structure of the body muscle and neuromuscular junction in *Ascaris lumbricoides*. *J. Cell Biol.*, **19**, 198-82 A.
71. ROSENBLUTH J., 1965a. Ultrastructural organization of obliquely striated muscle fibers in *Ascaris lumbricoides*. *J. Cell Biol.*, **25**, 495-515.
72. ROSENBLUTH J., 1965b. Ultrastructure of somatic muscle cells in *Ascaris lumbricoides*. II. Intermuscular junctions, neuromuscular junctions, and glycogen stores. *J. Cell Biol.*, **26**, 579-591.
73. ROSENBLUTH J., 1967. Obliquely striated muscle. III. Contraction mechanism of *Ascaris* body muscle. *J. Cell Biol.*, **34**, 15-33.
74. ROSENBLUTH J., 1968. Obliquely striated muscle. IV. Sarcoplasmic reticulum, contractile apparatus, and endomysium of the body muscle of a Polychaete, *Glycera*, in relation to its speed. *J. Cell Biol.*, **36**, 245-259.
75. ROSENBLUTH J., 1969. Sarcoplasmic reticulum of an unusually fast-acting crustacean muscle. *J. Cell Biol.*, **42**, 534-547.
76. RÜEGG J.C., 1957. Die Reinigung der myosin ATP-ase eines glatten Muskels. *Helv. Physiol. Acta*, **15**, C33, 295.
77. SABATINI D.D., BENSCH K.G. et BARNETT R.J., 1963. Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell Biol.*, **17**, 19-58.
78. SHAFIQ S.A., 1963. Electron microscopical studies on the indirect flight muscles of *Drosophila melanogaster*. I. Structure of the myofibrils. *J. Cell Biol.*, **17**, 351-362.

79. SJÖSTRAND F.S. et ANDERSON-CEDERGREN E., 1957. The ultrastructure of the skeletal muscle myofilaments at various states of shortening. *J. Ultrastructure Res.*, 1, 74-108.
80. SMITH D.S., 1961a. The structure of insect fibrillar flight muscle. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 10, suppl., 123-158.
81. SMITH D.S., 1961b. The organization of the flight muscle in a dragonfly, *Aeschna* sp. (Odonata). *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 11, 119-146.
82. SMITH D.S., 1966a. The organization of flight muscle fibres in the Odonata. *J. Cell Biol.*, 28, 109-126.
83. SMITH D.S., 1966b. The structure of intersegmental muscle fibers in an insect, *Periplaneta americana* L. *J. Cell Biol.*, 29, 449-459.
84. SMITH D.S., GUPTA B.L. et SMITH U., 1966. The organization and myofilaments array of insect visceral muscles. *J. Cell Science*, 1, 49-57.
85. STAUBESAND J. et KERSTING K.H., 1964. Feinbau und Organisation der Muskelzellen des Regenwurm. *Z. Zellforsch.*, 62, 416-442.
86. WISSOCQ J.C., 1967. Etude ultrastructurale de l'évolution des muscles longitudinaux lors de la stolonisation expérimentale de *Syllis amica* Quatrefages (Annélide Polychète). *Z. Zellforsch.*, 83, 449-467.
87. WISSOCQ J.C. Evolution de la musculature longitudinale dorsale et ventrale de *Syllis amica* Quatrefages (Annélide Polychète) lors de la stolonisation. II. Les processus évolutifs (en préparation).

Manuscrit reçu le 16 décembre 1969

Appendice

Nous tenons à signaler la récente publication de A.G. Mattisson : "The Ultrastructure of the parapodial muscles of the spawning male of *Autolytus* (Syllidae, Polychaeta)", 1969, *Arkiv F. Zool.*, 22, 201-223, dont nous avons eu connaissance trop tardivement pour en discuter dans le texte. Cet auteur décrit des fibres musculaires épitoques de stolon d'*Autolytus*, très comparables à celles observées par nous-mêmes dans le stolon de *S. amica*. En particulier, de très nombreuses mitochondries occupent la moitié environ du volume cellulaire. Cependant, nous n'avons jamais vu, à l'inverse de Mattisson, de mitochondries à paroi interrompue du côté des myofilaments, ni des filaments épais tubulaires.

Planche I. — *Syllis* asexués. Disposition des fibres.

Fig. a. — Section transversale de *Syllis* asexué. La musculature longitudinale dorsale (*md*) forme un arc de cercle. La musculature ventrale (*mv*) est représentée par 2 faisceaux, de part et d'autre de la chaîne nerveuse (*cn*). *td*, tube digestif ; *pa*, parapode.

Les zones délimitées par les cercles *b*, *c* et *d* correspondent à celles représentées sur les fig. *b*, *c* et *d* en microscopie électronique ; $\times 90$.

Fig. b. — Zone axiale de l'arceau musculaire dorsal, en microscopie électronique (section transversale). *b*, basale ; *me*, mésentère ; *coel.*, coelome. On ne distingue à ce niveau qu'une seule couche de fibres ; $\times 20\ 000$.

Fig. c. — Région latéro-dorsale (cercle *c* de la fig. *a*). On peut compter environ 3 couches de cellules musculaires. La plus externe (*flèche ep.*, vers l'épiderme) comprend des sections les plus petites. Les 2 autres renferment des fibres plus larges. Les espaces relativement clairs, apparaissant parfois vides, correspondent aux prolongements des cellules mésodermiques (*pm*) qui s'insinuent entre les fibres. Remarquez la cellule mésodermique (*mes*), contenant des inclusions sombres, qui recouvre une portion de la musculature et envoie des prolongements clairs ; $\times 13\ 000$.

Fig. d. — Musculature ventrale. Le nombre de strates de fibres est supérieur à celui de la musculature dorsale. La couche la plus externe renferme les fibres les plus étroites. Certaines fibres de cette couche présentent une disposition assez irrégulière de leurs filaments épais. *fc*, fibres circulaires, situées entre l'épiderme et la musculature longitudinale. *b*, basale ; *p*, prolongement de fibre ; *m*, mitochondrie. Les mitochondries sont toujours situées du même côté de la fibre vers le coelome (*flèche coel.*, vers le coelome) ; $\times 8\ 400$.

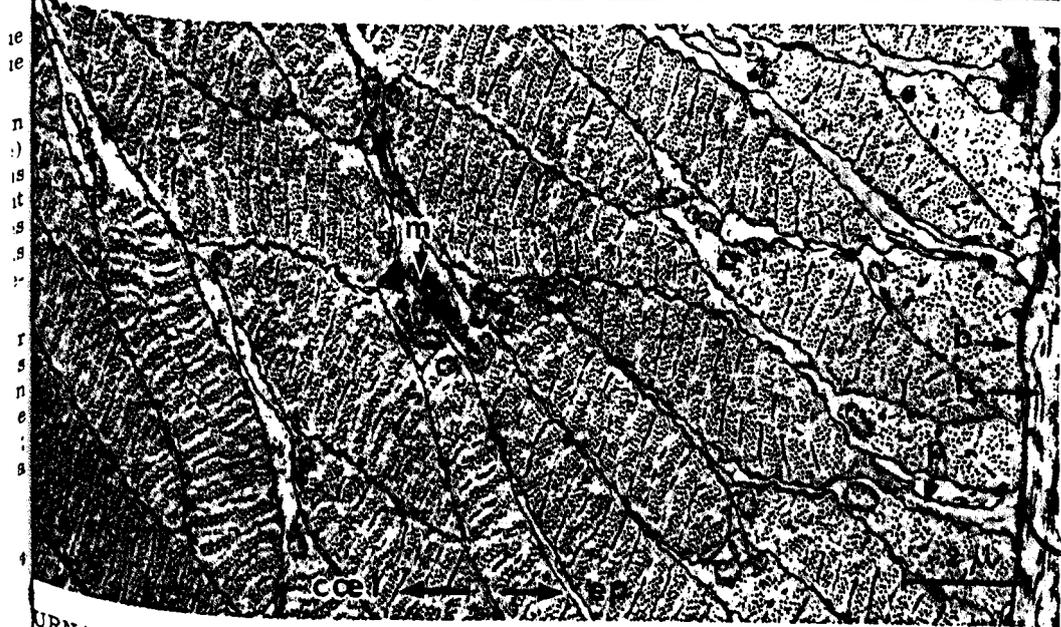
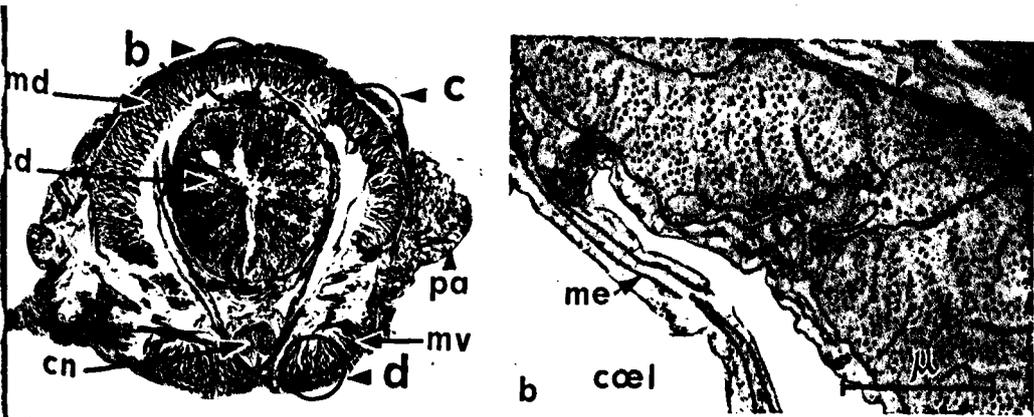


Planche II. — Fibres musculaires isolées, après traitement à la glycérine et dilacération.

Fig. a. — Aspect d'une fibre, à faible grossissement. *N*, noyau situé vers le milieu de la fibre ; $\times 200$.

Fig. b. — Fibre de grande largeur (vraisemblablement parapodiale). Les myofibrilles (*my*) sont légèrement obliques et entrecroisées, apportant la preuve que les fibres de *Syllis* sont du type à double striation oblique. A partir de l'un de ses bords, la fibre envoie un certain nombre de prolongements (*p*). Sur le bord opposé se trouve le noyau (*N*) entouré par un sarcoplasme (*s*) peu développé. *n*, nucléole ; $\times 1900$.

Fig. c. — Fibre appartenant à la musculature longitudinale dorsale ou ventrale. Sa largeur, d'environ 7μ , montre qu'elle appartient aux couches les plus internes. Les myofibrilles forment également un réseau losangique. Son bord interne ou nucléaire est situé à gauche, car on y distingue une série d'éléments globuleux, ne pouvant être assimilés qu'à des mitochondries (*m*) ; $\times 1900$.

Fig. d. — Fibre de largeur réduite (4μ environ) appartenant probablement à la couche la plus externe (assise génératrice). On ne distingue pas l'entrecroisement des myofibrilles. *N*, noyau ; *n*, nucléole ; $\times 1900$.

Fig. e et f. — Dans les stries claires, entre les myofibrilles, on peut observer une striation transversale (*fig. e* et cercle de la *fig. f*). Celle-ci correspond à la présence des éléments *Z*, régulièrement étagés au milieu des bandes *I* ; $\times 1900$.

Fig. g. — Extrémité d'une fibre ; $\times 1900$.

Fig. h. — Nombreux prolongements (*p*) partant du bord externe de la fibre. Le bord interne, nucléaire et mitochondrial est situé à droite ; $\times 1900$.

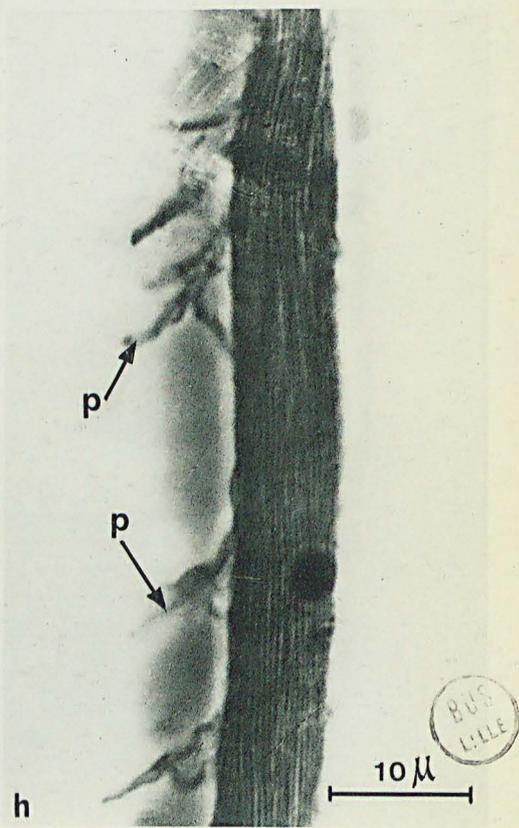
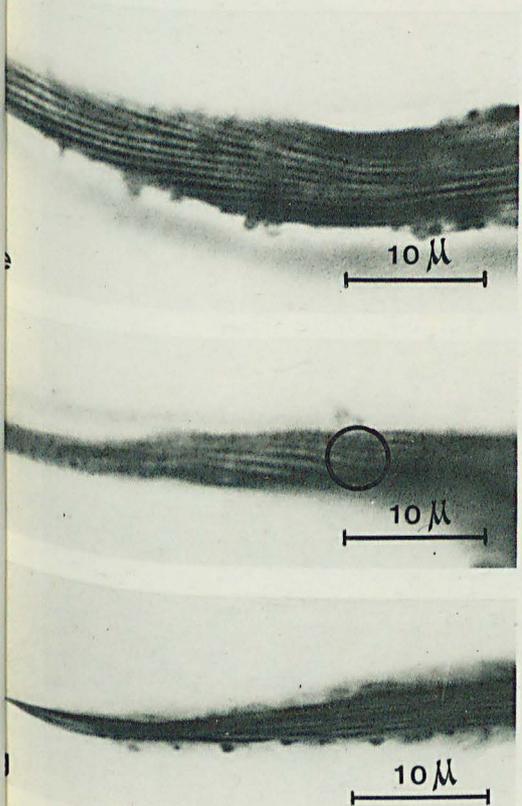
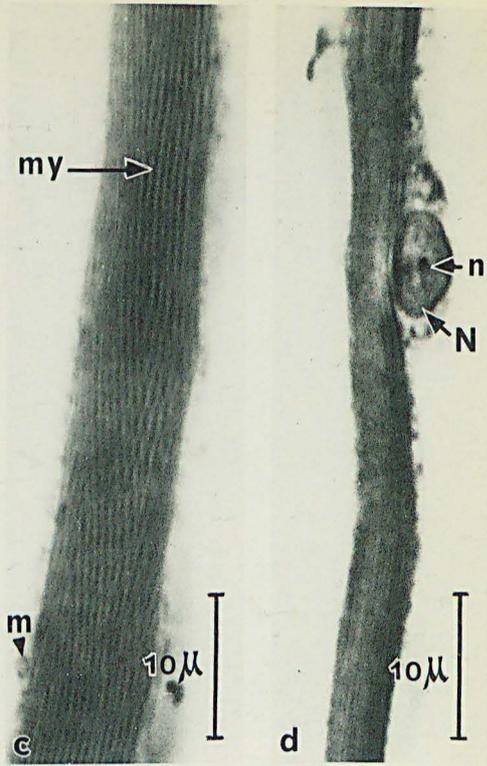
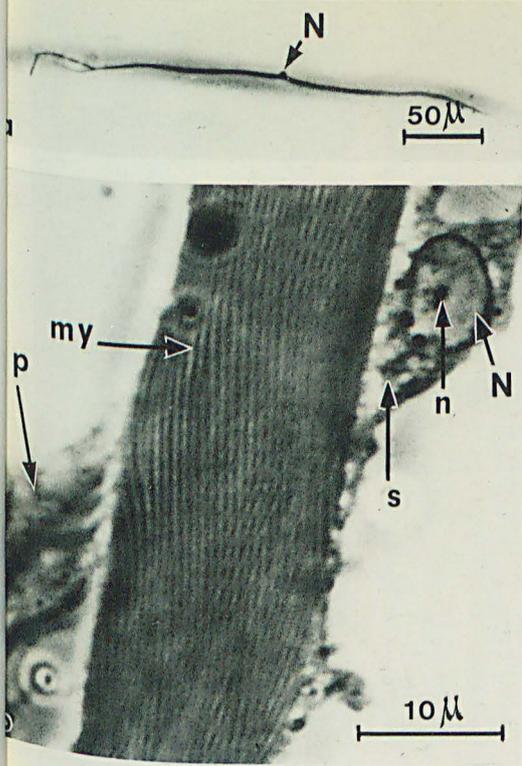


Planche III. — Fibres des asexués.

Fig. a. — Portion dorso-latérale du muscle dorsal. Coupe semi-fine (col. au bleu de toluidine). Les 2 couches de myofibrilles (*my*) sont bien visibles dans chacune des fibres ; $\times 1\ 600$.

Fig. b. — Section longitudinale. Les éléments Z (*Z*) alternent avec le réticulum sarcoplasmique (*rs*). L'étagement des myofilaments épais (*me*) est net. On peut constater que certains filaments épais ont au moins $4\ \mu$ de longueur ; $\times 21\ 000$.

Fig. c. — Section transversale. Les bandes A (*A*) sont constituées de filaments épais (*me*) et fins (*mf*). En leur milieu, se situe la zone H (*H*) sans myofilaments fins. Au milieu des bandes I (*I*) se trouvent les éléments Z (*Z*) et ceux du réticulum sarcoplasmique (*rs*). Noter la présence de filaments très fins sous le sarcolemme (*f*, en bas de la photographie) et dans le prolongement (*p*) d'une fibre (*f*, au-dessus de *p*). *v*, vésicule sous-sarcolemmique ; *m*, mitochondrie ; $\times 51\ 200$.

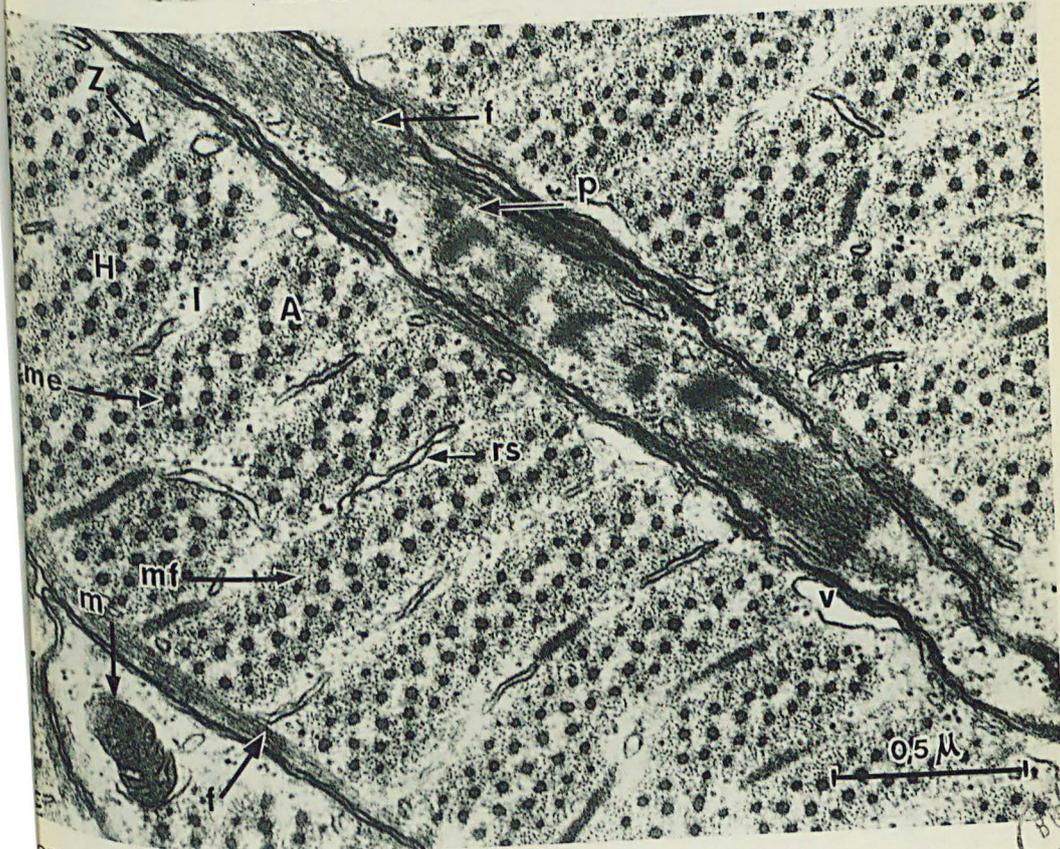
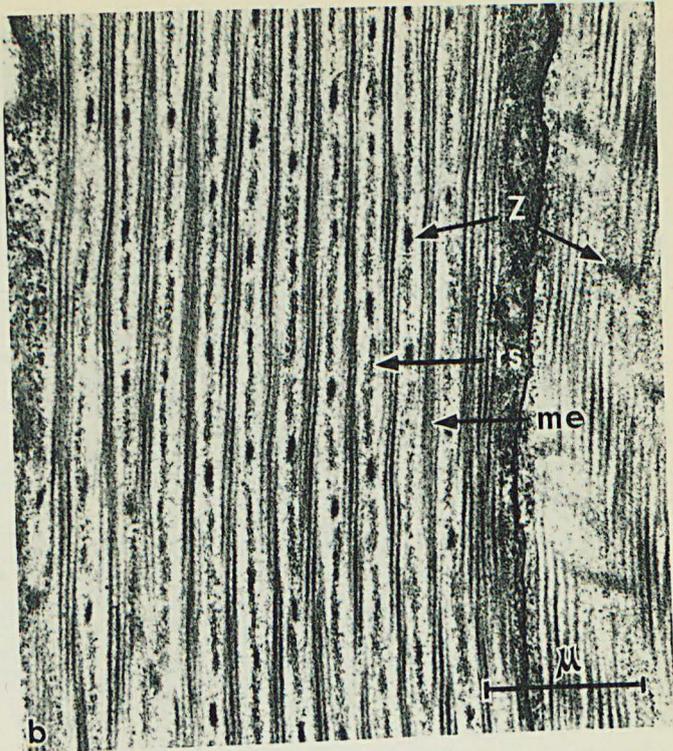
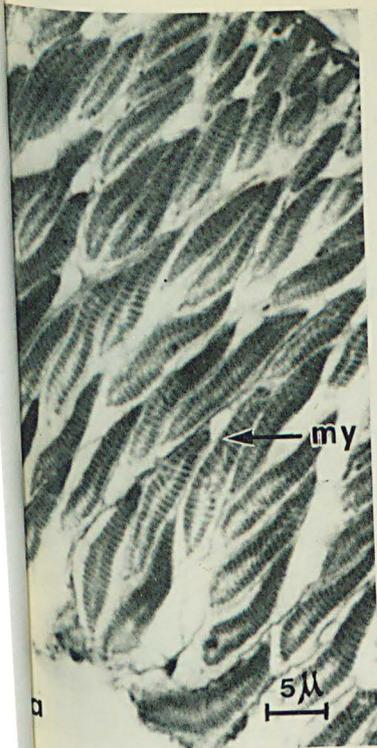


Planche IV. — Fibres de vers asexués après traitement à la glycérine.

Les myofilaments fins (*mf*) apparaissent beaucoup plus nets. On peut en compter entre 8 et 12 autour d'un filament épais (*me*). Dans les fibres sectionnées transversalement, en haut de la photographie, les bandes *I* semblent pratiquement absentes. Par contre, les bandes *A* sont élargies et contiennent beaucoup plus de filaments qu'à l'ordinaire. Ceci est dû à la contraction de ces fibres au moment de leur fixation. Les éléments *Z* (*Z*) conservent leur aspect normal, mais le réticulum sarcoplasmique et les vésicules sous sarcolemmiques (*v*) apparaissent dilatés. Vers le bas, dans les fibres sectionnées longitudinalement, on distingue des ponts entre filaments épais et fins (*cercle*). Dans ces fibres on distingue la réunion aux éléments *Z* des filaments fins d'actine ; $\times 62\ 000$.

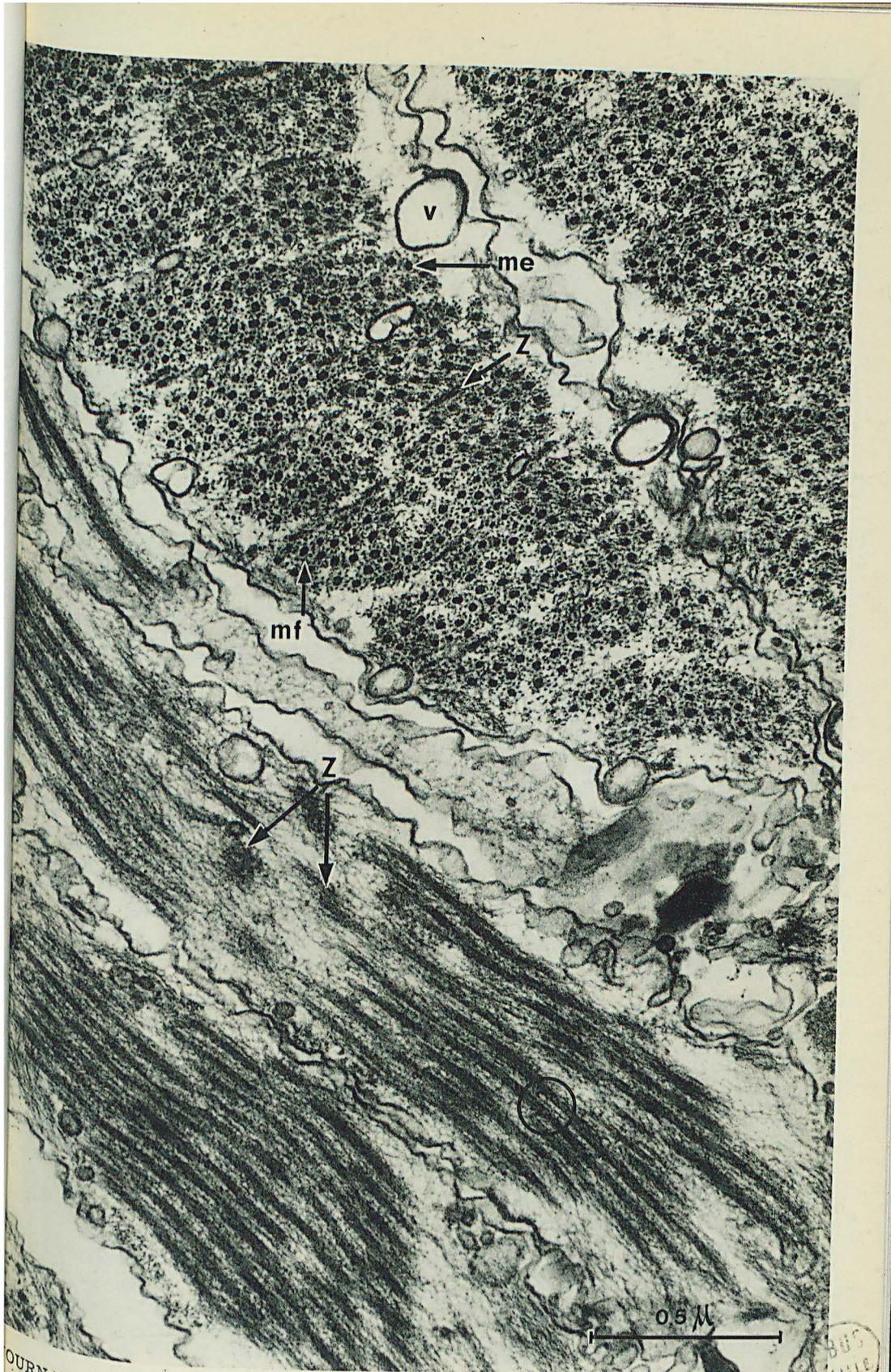


Planche V. — Fibres de vers asexués (traitement à la glycérine).

Fig. a. — Les myofilaments fins forment souvent des orbites incomplètes autour des filaments épais. Les orbites complètes comprennent généralement une dizaine de filaments fins (*cercle*). *rs*, réticulum sarcoplasmique ; $\times 92\ 000$.

Fig. b. — A plus fort grossissement, on peut distinguer à l'intérieur des filaments épais un certain nombre de sous-unités, de 25 Å environ de diamètre.

Quelques filaments d'actine ne sont pas inclus dans une orbite autour d'un filament épais et apparaissent isolés (*flèche*) ; $\times 240\ 000$.

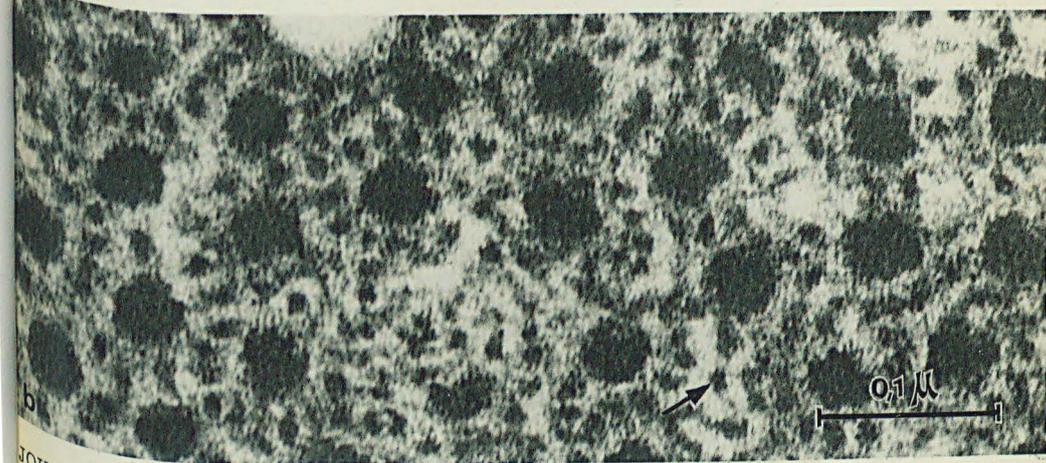
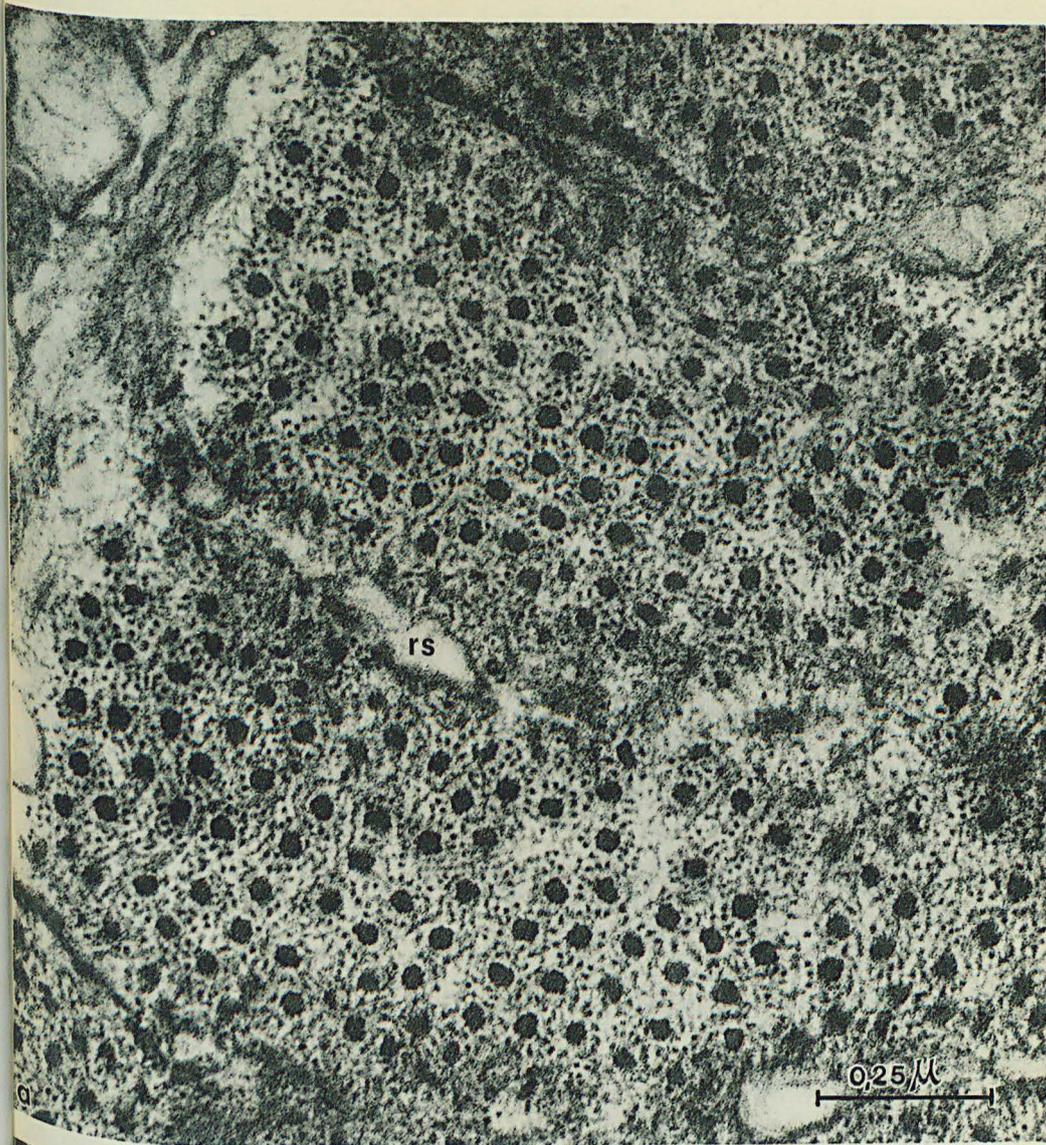


Planche VI. — Fibres des asexués.

Fig. a. — Des dispositifs d'engrènement, en doigt de gant (*d*), se rencontrent le long des fibres. Les vésicules sous-sarcolemmiques (*v*) sont en liaison avec les saccules du R.S. (*cercle*) ; $\times 26\ 000$.

Fig. b. — Prolongements (*p*) de fibres partant du bord externe de celles-ci et rejoignant la basale (*b*). Ces prolongements renferment des filaments (*f*). Au niveau de la basale, la membrane du prolongement s'épaissit (*e*). *m*, mitochondrie, sur le bord interne de la fibre ; $\times 12\ 500$.

Fig. c. — Fibre isolée, présentant un noyau (*N*) éloigné de la partie fibrillaire (*m f*). Un long pédoncule sarcoplasmique (*p s*) relie le sarcoplasme périnucléaire au reste de la fibre ; $\times 1\ 500$.

Fig. d. — Extrémité d'un prolongement. Au niveau de la basale, on rencontre souvent un épaississement ressemblant à un hemidesmosome. Les filaments (*f*) du prolongement, comparables à des tonofilaments rejoignent l'épaississement. Sous la basale, terminaison nerveuse (*t n*) contenant de nombreuses vésicules synaptiques ; $\times 42\ 000$.

Fig. e. — Filaments (*f*) rejoignant un épaississement (*e*) au niveau de la basale, dans une fibre appliquée directement à la basale ; $\times 40\ 000$.

Fig. f. — Une fibre présente un long pédoncule sarcoplasmique (*p s*) contenant des mitochondries. La portion contractile est très externe, située dans l'assise génératrice, alors que le noyau (*N*) est très interne. D'autres fibres, appartenant le plus souvent à la couche la plus interne (vers le coelome), possèdent un noyau proche de la portion contractile. Autour de ce noyau, on rencontre quelques mitochondries (*m*) ; $\times 12\ 000$.

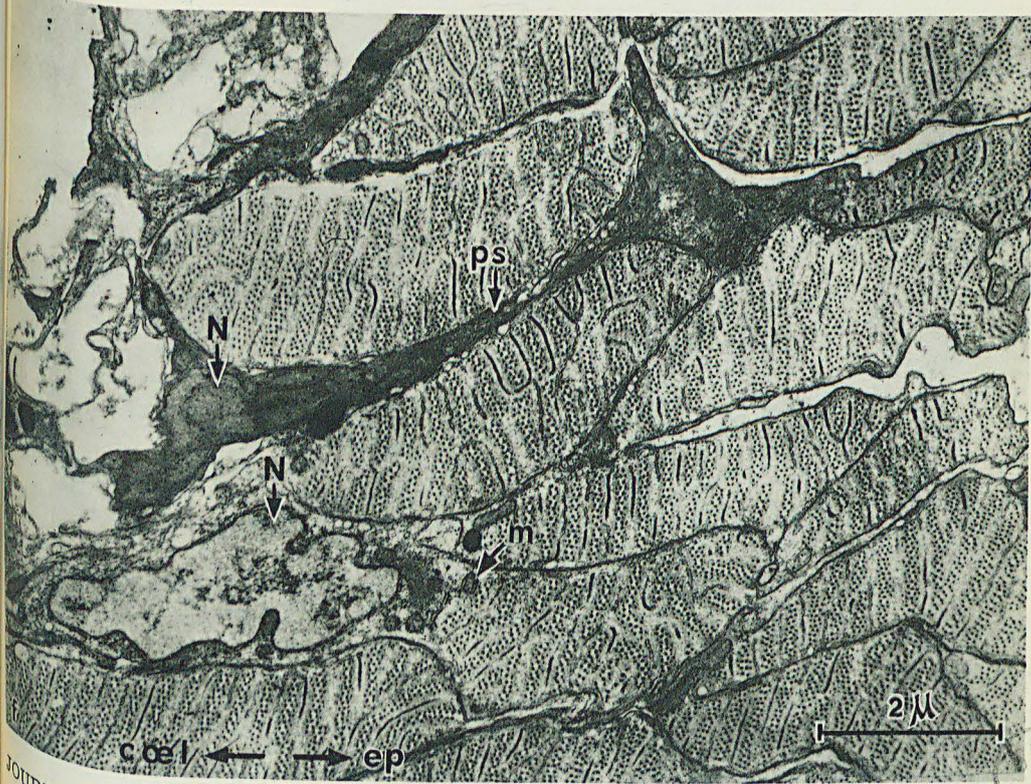
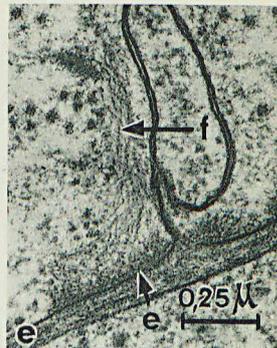
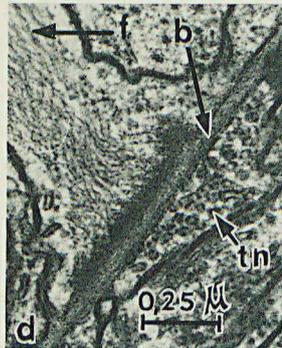
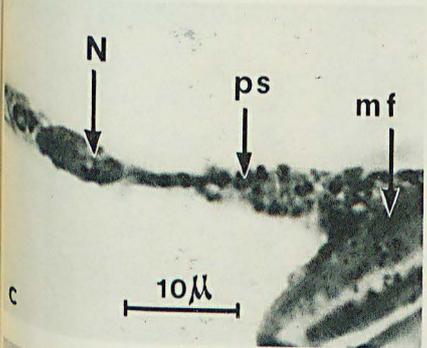
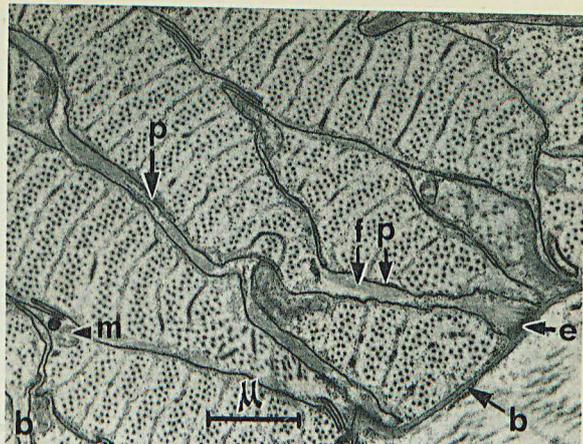
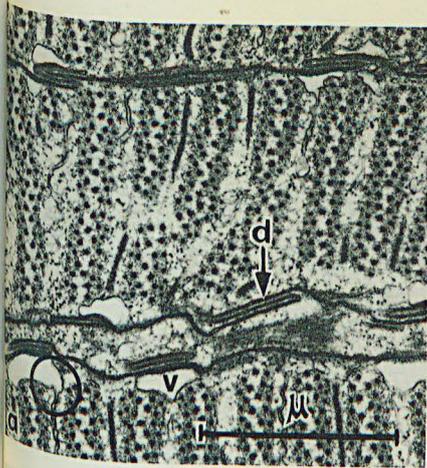


Planche VII. — Musculature du stolon.

Fig. a. -- Section transversale d'un stolon (préparation histologique). La musculature dorsale (*md*) est réduite. *g*, gamètes mâles ; *td*, tube digestif ; $\times 330$.

Fig. b. -- Vue à fort grossissement d'une portion de la musculature dorsale transformée. La périphérie des fibres, contractile, apparaît sous forme d'une ligne sombre (*f*), alors que l'intérieur présente des granulations, correspondant aux mitochondries (*m*). *g*, gamètes mâles ; $\times 1\ 000$.

Fig. c. — Fibre stoloniale isolée. Le noyau (*N*) présente un gros nucléole (*n*). Les mitochondries sont bien visibles et ont une forme globuleuse ; $\times 1\ 000$.

Fig. d. — Coupe transversale en microscopie électronique. Les fibres sont réparties en 2 couches. Leur axe est occupé par de nombreuses mitochondries (*m*). Celles-ci sont abondantes dans le sarcoplasme périnucléaire (*sp*). La périphérie renferme les myofibrilles formant les bandes *A* et *I*, les éléments *Z* (*Z*) et du réticulum sarcoplasmique (*rs*). *coel.*, coelome ; $\times 14\ 000$.

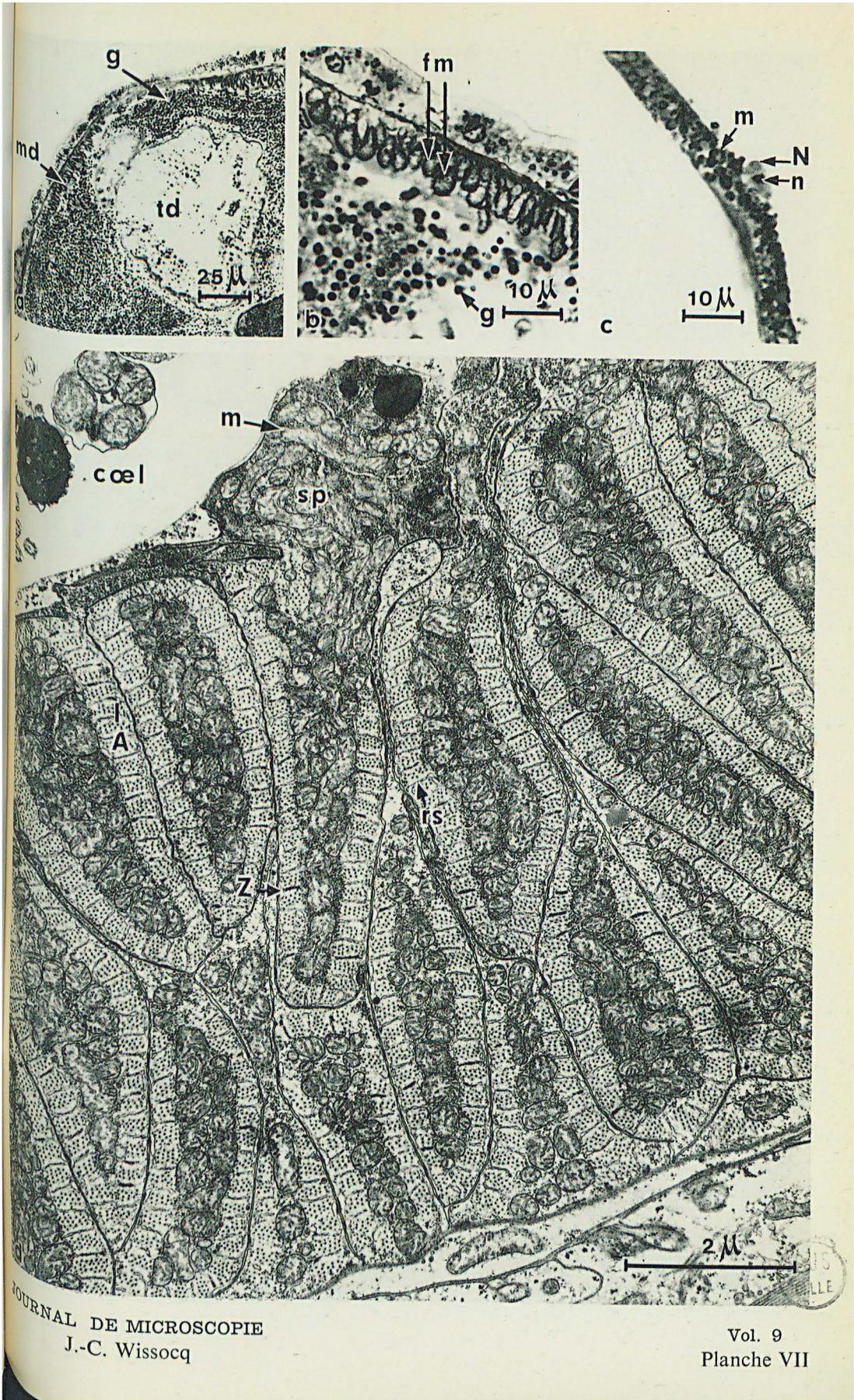


Planche VIII. — Fibres du stolon.

Fig. a. — Le réticulum sarcoplasmique interne est bien visible (*flèches*). Les vésicules sous-sarcolemmiques (*v*) sont en liaison avec les tubules du réticulum (*cercle*). *m*, mitochondrie. Fixation glutaraldéhydrique ; $\times 32\ 000$.

Fig. b. — Traitement à la glycérine. Section longitudinale. On distingue nettement l'obliquité des bandes *A* et *I*, l'axe de la fibre étant parallèle aux myofilaments. Les éléments *Z* (*Z*) et les tubules du réticulum sarcoplasmique (*rs*) sont en alternance comme dans la fibre « asexuée ». Les filaments fins s'insèrent sur les éléments *Z* (*flèche*) ; $\times 80\ 000$.

Fig. c. — Traitement à la glycérine. Les mitochondries (*m*) sont dilatées et la plupart des crêtes internes ont disparu. Les filaments fins sont bien mis en évidence. Le réticulum et les vésicules sous-sarcolemmiques (*v*) sont fortement gonflés. En haut de la photographie, on remarque 2 fibres de type asexué (*fa*) ; $\times 32\ 000$.

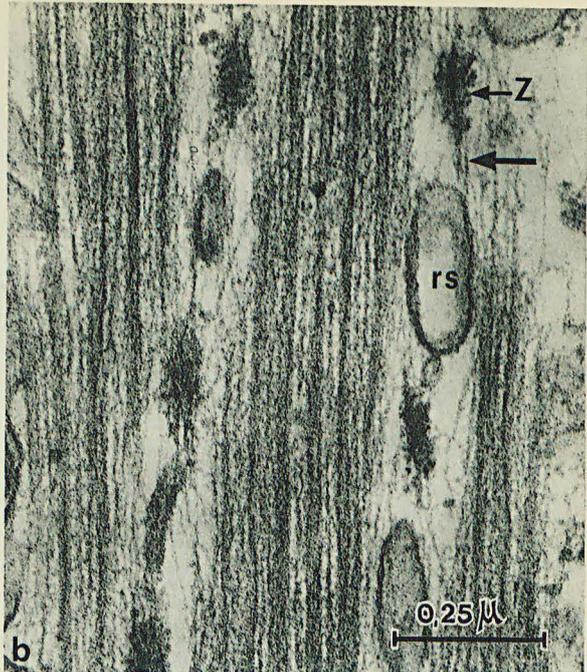
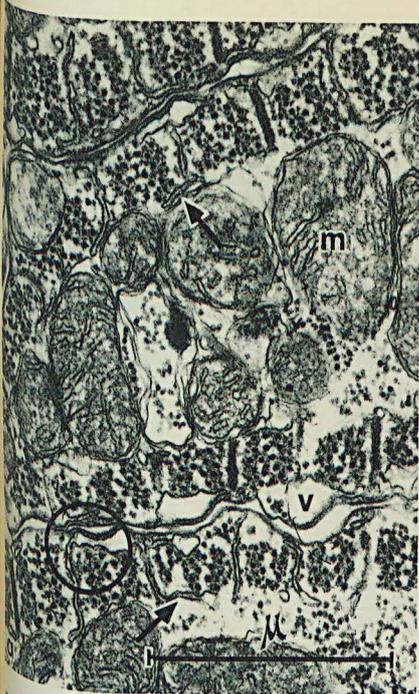


Planche IX. — Fibres du stolon. Traitement à la glycérine.

Fig. a. — Les myofibrilles épais du muscle stolonial ont un diamètre nettement plus faible que ceux du muscle « asexué » (comparez avec la *fig. b*, Pl. V, prise au même grossissement). Ils contiennent aussi des sous-unités d'environ 25 Å de diamètre. Les filaments fins forment des orbites incomplètes ou complètes autour des filaments épais. *rs*, réticulum sarcoplasmique ; $\times 240\ 000$.

Fig. b. — Zone périphérique, contractile d'une fibre stoloniale. La comparaison avec la *fig. a*, Pl. V fait ressortir la diminution du nombre de filaments fins. *m*, mitochondrie ; $\times 110\ 000$.

Fig. c. — Portions de fibre stoloniale, à gauche, de fibre « asexuée », à droite, montrant la différence de diamètre entre les filaments épais des 2 types de fibres ; $\times 160\ 000$.

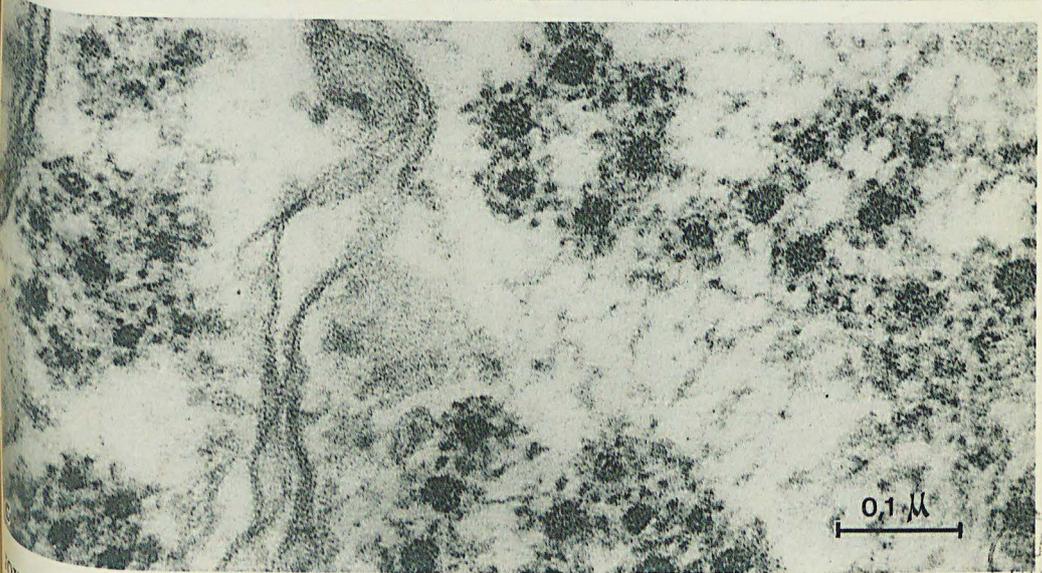
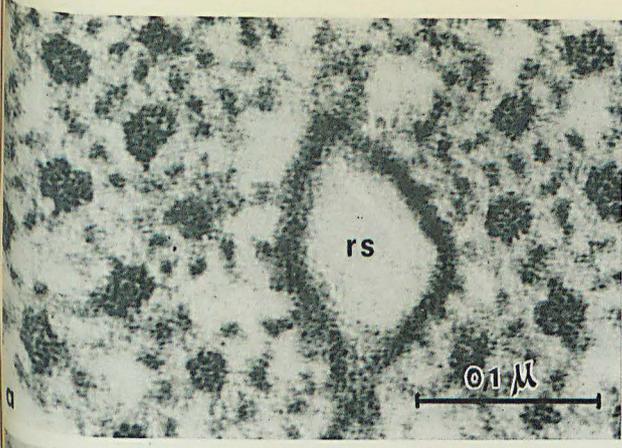


Planche X. — Fibres du stolon.

Fig. a. — Limite entre les fibres transformées (*ft*) et les fibres restées normales (*fn*) dans la musculature dorsale du stolon ; $\times 15\ 000$.

Fig. b. — Région nucléaire d'une fibre stoloniale. Remarquer l'abondance du glycogène (*gl*), des dictyosomes (*G*). Le réticulum sarcoplasmique comprend des saccules situés au milieu des bandes *I* (*rs*) et sur la face interne des bandes *A* et *I* (*rsi*). *m*, mitochondrie ; *Z*, élément *Z* ; $\times 33\ 600$.

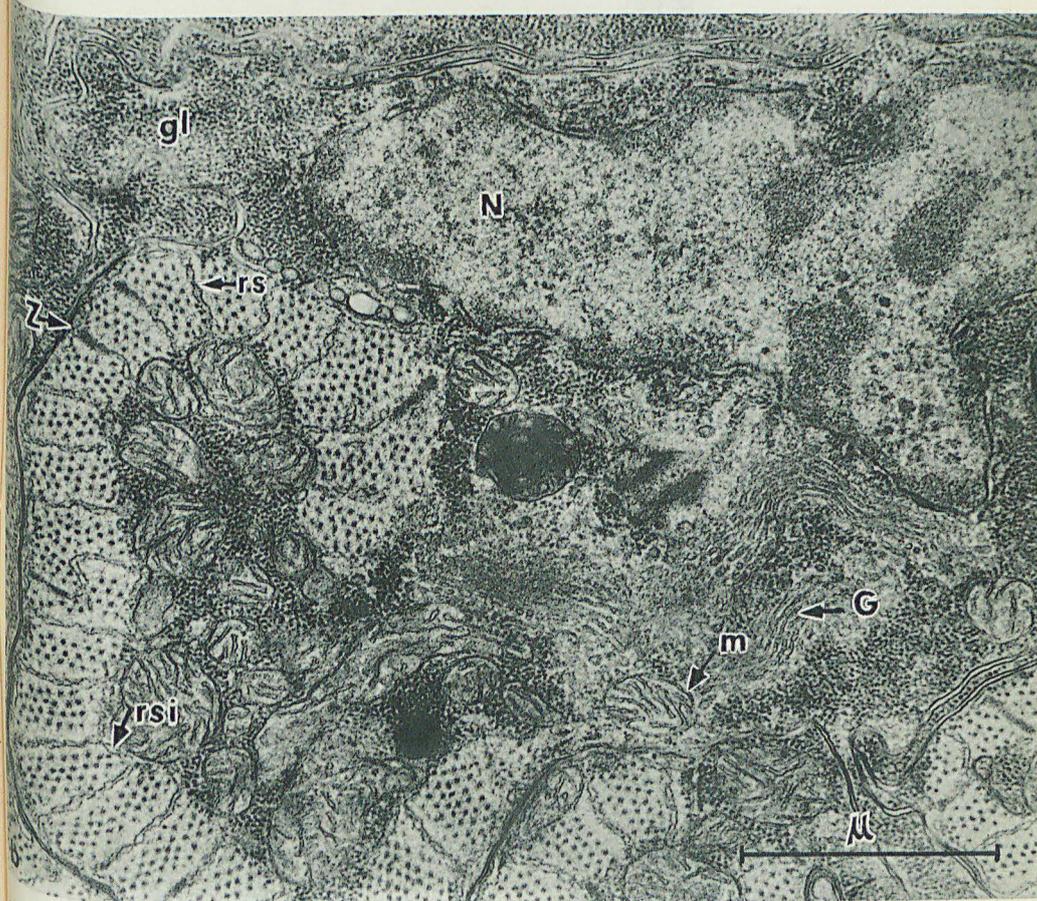


Planche XI. — Fibres de stolon sénescant.

Les mitochondries (*m*) se sont considérablement accrues. Les myofibrilles épais (*me*), les éléments Z (*Z*) et du réticulum sarcoplasmique (*rs*), les vésicules sous-sarcolemmique (*v*) semblent intacts. La quantité de glycogène (*gl*) a diminué ; $\times 33\ 000$.

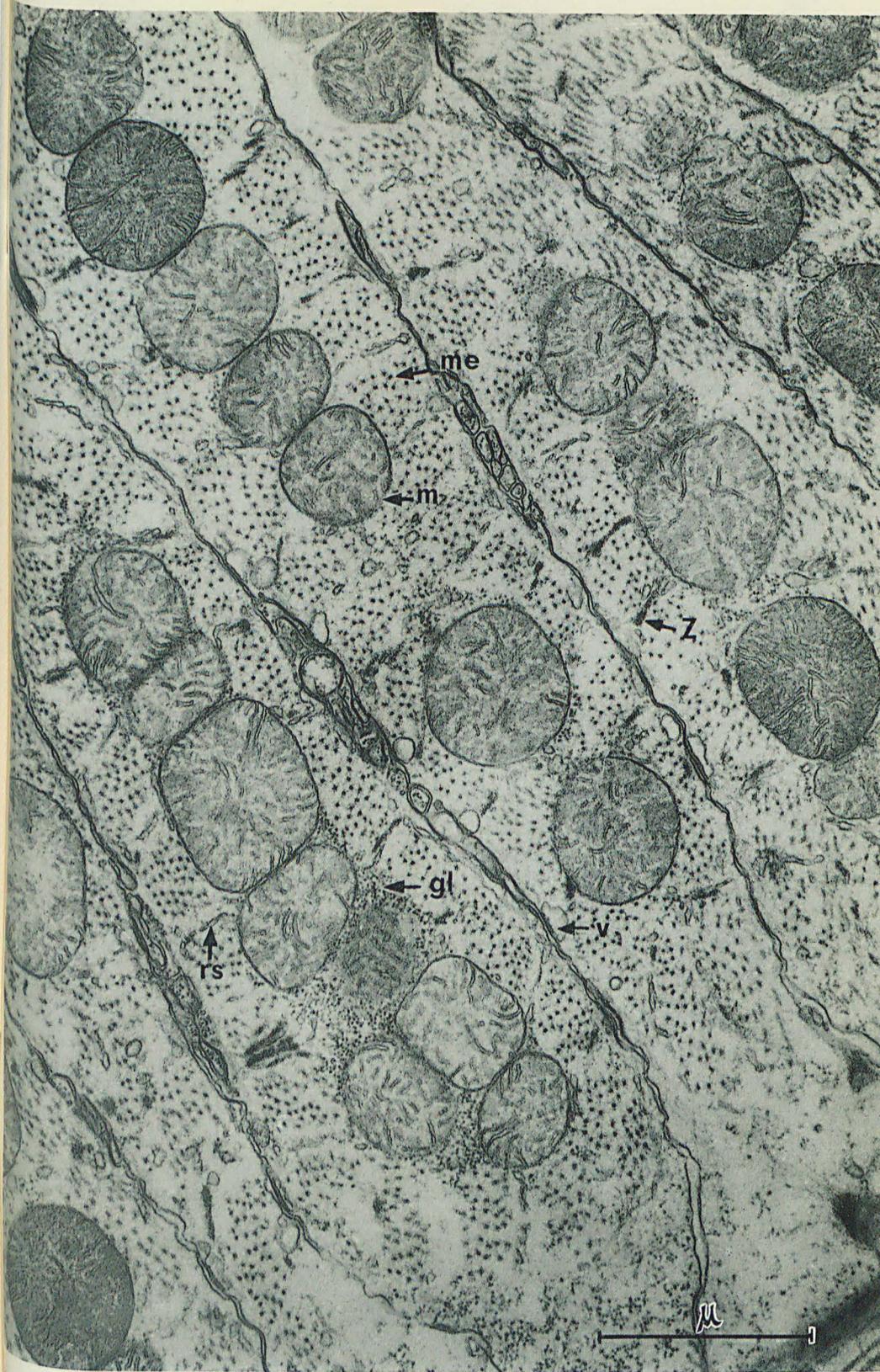
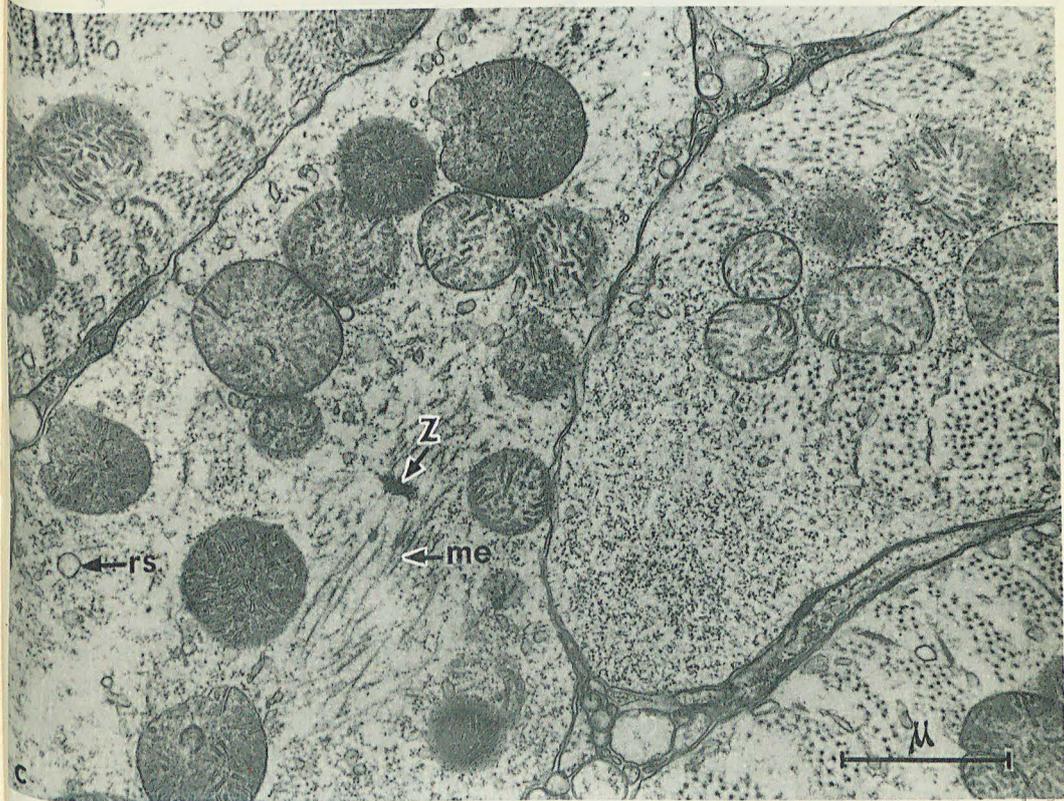


Planche XII. — Fibres du stolon sénéscent.

Fig. a. — Volumineuse mitochondrie à matrice claire, à crêtes peu nombreuses ; $\times 52\ 000$.

Fig. b. — Mitochondries à nombreuses crêtes (*c*). Entre ces crêtes, on distingue de larges plages relativement denses (*t*) ; $\times 44\ 000$.

Fig. c. — Fibres vraisemblablement en cours de dégénérescence. On n'observe plus que quelques rares filaments épais (*me*), éléments *Z* du R.S. dans la fibre de gauche. Les mitochondries n'occupent plus une position axiale ; $\times 22\ 000$.



094111324

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

MANUSCRITS. Les manuscrits doivent être envoyés à la Société Française de Microscopie Electronique, Journal de Microscopie, 24, rue Lhomond, Paris (5^e), en double exemplaire.

Bien que la langue officielle soit le *français*, le journal accepte les articles en *anglais* ou en *allemand*.

Les manuscrits doivent être dactylographiés à interligne double.

Les mémoires ne peuvent en général dépasser 20 pages imprimées, soit 50 000 caractères environ. Les lettres à l'éditeur : deux pages imprimées, soit 5 000 caractères.

ILLUSTRATIONS PHOTOGRAPHIQUES. Les photographies sont reproduites sur des planches hors texte par phototypie sur papier Kromekote pelliculé ; celles-ci sont placées à la fin de l'article ; la justification des planches est de 140 X 210 mm. Elles sont numérotées en chiffres romains ; si une planche comporte plusieurs micrographies, celles-ci sont désignées par les lettres : a, b, c, etc., à l'intérieur de chaque planche. Il est demandé aux auteurs de faire parvenir deux jeux de photographies : un jeu où les photographies sont assemblées et lettrées selon les désirs de l'auteur, un second jeu non monté, non lettré et cadré très largement. Le montage des planches et le lettrage sont faits par les éditeurs, ceci afin de rendre plus homogène la présentation des documents. Le journal offre quatre planches hors textes gratuites par mémoire. Les lettres à l'éditeur ne comportent qu'une planche gratuite. Les planches supplémentaires sont aux frais de l'auteur au prix de 300 F chacune.

FIGURES AU TRAIT. Les figures et schémas au trait ainsi que leurs légendes sont reproduits dans le texte et leur place doit être indiquée sur le manuscrit. Elles sont numérotées en chiffres arabes.

BIBLIOGRAPHIE. Les références des auteurs cités dans le texte sont placées à la fin de l'article et disposées par ordre alphabétique. Elles peuvent alors être numérotées pour faciliter les renvois du texte à la bibliographie.

Le titre de l'article, le journal, le volume, la première et la dernière page doivent être indiqués.

La ponctuation doit être placée selon le modèle :

1. FAURÉ-FREMIET E., 1961. Le cytoplasme stomo-pharyngien des Ciliés cytophores. *C.R. Acad. Sc.*, 253, 357-362.
2. GIBBONS I.R. et GRIMSTONE A.V., 1960. On flagellar structure in certain flagellates. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 7, 697-716.
3. WISSENBERGER E., 1958. Die Anwendung Mikrochemischer Nachweisverfahren in der Elektronenmikroskopie. *Quatrième Congrès International de Microscopie Electronique*. Springer, ed., Berlin, I, 769-778.

RÉSUMÉS. Il est demandé deux résumés : un résumé en français et un autre en anglais qui sont placés à la fin de l'article. Chacun de ces résumés ne doit pas dépasser une quinzaine de lignes soit 1 000 caractères environ. Il n'est pas demandé de résumé pour les lettres à l'éditeur.

TIRÉS À PART. En même temps que l'envoi de son manuscrit, il est demandé à l'auteur de préciser le nombre de tirés à part désiré. Ceux-ci lui sont facturés au prix coûtant. Pour des raisons techniques dues au procédé de reproduction par phototypie, le nombre de tirés à part ne peut être inférieur à 200. Au-delà de ce nombre, les tirés à part sont fournis par multiple de 100.