

(Communication présentée le 4 mars 1967.)

MORPHOLOGIE DE L'ORGANE BUCCAL VENTRAL
DE *MARPHYSA BELLII* (AUDOUIN & EDWARDS)
(POLYCHETE, EUNICIDAE)

par M. DESIÈRE,

Université de Liège, Institut Ed. Van Beneden,
Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animales.

Résumé. — Ce travail est consacré à l'armature maxillaire et à la musculature de l'organe buccal ventral de *Marphysa bellii* (AUDOUIN et EDWARDS).

Cet organe buccal est creusé de deux cavités distinctes : une cavité dorsale et une cavité ventrale. Le plancher de chaque cavité est occupé par un système de pièces maxillaires. Ces deux systèmes de pièces sont décrits en détail à la fois en position rétractée et en position extroversée. Les mouvements des pièces maxillaires sont caractérisés par l'indépendance relative qui existe entre les dents et mâchoires de la cavité dorsale et les pièces buccales ventrales.

L'étude détaillée de la musculature de l'organe buccal permet de distinguer les faisceaux musculaires qui correspondent à la cavité dorsale ou à la cavité ventrale ; ces muscles agissent comme protracteurs ou comme rétracteurs, ou commandent directement les mouvements des diverses pièces maxillaires.

La constitution différente de la musculature correspondant à chacune des deux cavités de l'organe buccal nous conduit à interpréter l'organe buccal ventral des Euniciens comme le résultat de deux évaginations distinctes, probablement formées à des stades d'évolution différents du groupe des Euniciens.

Ce travail est illustré de reconstitutions dans l'espace de l'ensemble des cavités, de l'appareil maxillaire et des muscles de l'organe buccal de *Marphysa bellii*.

(*English summary at the end of this article.*)

I. — INTRODUCTION.

De nombreux auteurs ont décrit l'anatomie de la trompe des Polychètes. Par contre, on ne possède que peu d'informations quant à la structure détaillée de l'organe buccal ventral des

Euniciens. A notre connaissance, seuls DE QUATREFAGES (1869), BONNIER (1893), HEIDER (1925) et PELSENEER (1899) se sont penchés sur l'anatomie de l'organe buccal des Euniciens. Plus précisément, DE QUATREFAGES a entrepris de débrouiller, très sommairement, la musculature et la vascularisation de l'organe. BONNIER a fourni des renseignements sur la structure de l'appareil maxillaire de *Ophryotrocha puerilis* CLAPAREDE et MECZNIKOV mais n'en a pas décrit la musculature. HEIDER s'est spécialement attaché à l'innervation de cette structure. PELSENEER, enfin, s'appuyant sur une étude fort complète du système nerveux stomatogastrique a émis l'hypothèse d'une homologie entre l'organe buccal des Euniciens et le bulbe radulaire des Mollusques Polyplacophores.

Comme on le constate, le système nerveux mis à part et, dans une moindre mesure, le système circulatoire, l'anatomie fine de l'organe buccal ventral des Euniciens, en d'autres mots, sa situation, la structure détaillée de son appareil maxillaire et de sa musculature, est restée fort mal connue. C'est cette lacune que nous avons tenté de combler.

II. — TERMINOLOGIE.

Bien des termes, empruntés à l'anatomie des Vertébrés, ont été appliqués avec plus ou moins de bonheur à des organes supposés analogues chez les Invertébrés. On devrait pouvoir s'attendre, à tout le moins, à ce que ces termes désignent toujours le même objet. Or, dans le cas particulier de l'armature maxillaire des Euniciens, beaucoup de termes identiques ont été appliqués à des structures diverses et vice-versa.

Nous proposons de généraliser cette terminologie et d'écartier les termes qui prêtent à confusion. Nous avons résumé, dans le tableau I, les différentes nomenclatures adoptées par les auteurs pour les diverses pièces maxillaires des Euniciens, en particulier celles de *Marphysa bellii*. On voit d'emblée, par l'examen de ce tableau, que la plus grande confusion règne dans l'emploi des termes « mâchoires », « dents », et « labre ». Il paraît logique de réserver le terme « mâchoire » à toute pièce cornée, mobile, actionnée par un ou plusieurs muscles propres. Le terme « dent » sera réservé pour désigner toute pièce maxillaire incapable d'aucun mouvement propre. Dents et mâchoires peuvent présenter sur leurs faces ou leurs tranchants des aspérités plus ou moins aiguës; ces aspérités recevront le nom de « den-

ticules ». Le terme « labre », utilisé par certains auteurs pour désigner les deux pièces paires longitudinales et ventrales de l'organe buccal, ne peut convenir, étant donné qu'il désigne déjà la lèvre supérieure des Insectes. Il n'y a donc aucune raison de conserver le même nom pour désigner deux structures complètement différentes; nous proposons de le remplacer plus judicieusement par la dénomination de « pièces buccales ventrales ».

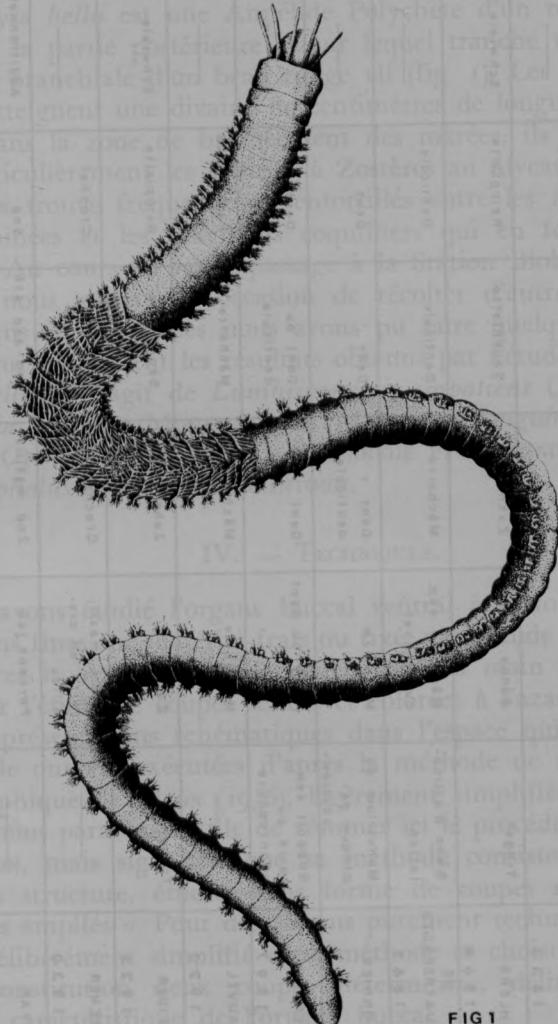


FIG 1

FIG. 1. — *Marphysa bellii* (Audouin et Edwards), individu adulte vu par sa face dorsale ($\times 6$).

TABLEAU 1. DIFFÉRENTES TERMINOLOGIES EMPLOYÉES POUR LES PIÈCES MAXILLAIRES DE
MARPHYSA bellii (AUDOUIN & EDWARDS).

AUTEURS							
AUDOUIN et EDWARDS 1833	Tige cornée	Mâchoire	Mâchoire	Mâchoire	Mâchoire	—	Lèvre sternale
EHLERS 1864	Träger	Zange	Zahn	Sägeplatte	Reibplatte	Schwiele	—
DE QUATREFAGES 1865	Base d'articulation	Mâchoire sup. ou crochet	Mâchoire inf.	Denticule	Denticule	—	Lèvre ou labre
BONNIER 1893	Manubrium ou plaque de soutien	Mâchoire	Dent + denticules	Dent	Dent	—	Mâchoire inf. ou labre
PERRIER 1897	Support dentaire ou odontophore	Pince ou dent	Dent	Dent ou denticule	Dent ou denticule	—	Mâchoire inf. ou labre
FAUVEL 1923	—	Mandibule	Mâchoire	Mâchoire	Paragnathe	—	Mâchoire inf. ou labre
HEIDER 1925	Träger	Zange	Zahn	Sägeplatte	Reibplatte	Schwiele	—
JEENER 1930	—	pièce maxillaire en ciseailles	Crochet	Crochet	Crochet	—	Labre
AIYAR 1931	—	Forceps jaw	2nd maxilla	3rd and 4th maxilla	5nd maxilla	Additional plate	Mandibule
FAUVEL 1959	—	Maxille	Mâchoire	Mâchoire	Paragnathe	—	Mâchoire inf.
ORIGINAL 1967	Plaque de soutien P	Mâchoire Ma1	Mâchoire Ma2	Dent D1 D2	Dent D3	Callosité C	Pièces buccales ventrales PbV

III. — MATÉRIEL BIOLOGIQUE.

Notre étude a porté essentiellement sur l'espèce *Marphysa bellii* (AUDOUIN et EDWARDS). Les exemplaires ont été recueillis à la Station Biologique de Roscoff, fixés sur place ou ramenés et conservés vivants à la Station Biologique de Wimereux d'abord, à Liège ensuite.

Marphysa bellii est une Annélide Polychète d'un rose teinté de gris à la partie postérieure et sur lequel tranche nettement la région branchiale d'un beau rouge vif (fig. 1). Les individus adultes atteignent une dizaine de centimètres de longueur. Cannonnés dans la zone de balancement des marées, ils affectionnent particulièrement les prairies à Zostères au niveau desquelles on les trouve fréquemment entortillés entre les racines de ces graminées et les gravillons coquilliers qui en forment le substrat. Au cours de notre passage à la Station Biologique de Roscoff, nous avons eu l'occasion de récolter d'autres espèces d'Euniciens sur lesquelles nous avons pu faire quelques observations qui confirment les résultats obtenus par l'étude de *Marphysa bellii*. Il s'agit de *Lumbriconereis impatiens* CLAPAREDE, d'*Arabella iricolor* (MONTAGU), de *Marphysa sanguinea* (MONTAGU), d'*Ophryotrocha puerilis* CLAPAREDE et MECZNIKOV et de *Staurocephalus kefersteini* MC. INTOSH.

IV. — TECHNIQUES.

Nous avons étudié l'organe buccal ventral à la fois par des dissections fines sur matériel frais ou fixé, par l'étude des pièces maxillaires isolées, par l'étude de coupes « à main levée » et enfin par l'étude de coupes séries et colorées à l'azan.

Les représentations schématiques dans l'espace qui illustrent cet article ont été exécutées d'après la méthode de reconstruction graphique de LISON (1936), légèrement simplifiée.

Il ne nous paraît pas utile de résumer ici le procédé préconisé par LISON, mais signalons que sa méthode consiste à reconstruire la structure, étudiée sous forme de coupes minces, en « disques empilés ». Pour des raisons purement techniques nous avons délibérément simplifié cette méthode et choisi pour chaque reconstitution deux coupes déterminées, délimitant un tronçon caractéristique de l'organe buccal.

Partant de la méthode de LISON, nous dessinons ces deux coupes en vue perspective sous un angle d'environ 37°. Nous

reconstruisons ensuite les diverses structures internes s'échelonnant entre ces deux niveaux en nous aidant principalement des observations sur les dissections fines et les coupes à main levée.

V. — FORME GÉNÉRALE ET DIMENSIONS DE L'ORGANE BUCCAL.

Cet organe consiste en un diverticule aveugle sous-œsophagienn. Il se présente sous la forme d'une masse allongée dans le sens antéro-postérieur, légèrement aplatie dorso-ventralement. Il s'étend depuis le péristomium jusqu'au niveau du cinquième segment parapodial, ce qui correspond chez un individu adulte à une longueur d'environ 3,5 mm. Son plus grand diamètre se situe en sa portion moyenne où il atteint environ 2,8 mm. Cette masse allongée comprend : une série de mâchoires et de dents; une série de muscles et de nappes musculaires; elle est creusée dans sa portion postérieure de deux cavités communiquant entre elles et avec l'œsophage dans toute la moitié antérieure de l'organe buccal. Elle s'ouvre par un orifice unique au niveau du plancher buccal de l'œsophage.

VI. — DESCRIPTION DE L'APPAREIL MAXILLAIRE.

L'appareil maxillaire de *Marphysa bellii*, représenté en position rétractée dans la figure 2, se compose de deux parties distinctes, relativement indépendantes l'une de l'autre.

A. — La première partie est constituée par un ensemble de pièces disposées dorsalement et formant le plancher de la cavité dorsale de l'organe buccal. Nous distinguons de l'arrière vers l'avant :

— une première paire de mâchoires (Ma 1, fig. 2); celles-ci ont pris un développement considérable; elles sont constituées de deux grandes pièces arquées en forme de pinces, pointues à leur extrémité et opposées l'une à l'autre;

— une deuxième paire de mâchoires (Ma 2, fig. 2), sous-jacentes aux précédentes; elles se présentent comme deux plaques triangulaires dont le bord interne est découpé en denticules dirigés obliquement vers le haut et vers l'arrière. Ces denticules sont au nombre de 7 pour la mâchoire gauche et au nombre de 8 pour la mâchoire droite. Ces deux pièces maxillaires, Ma 1 et Ma 2, sont les seules pièces creusées d'une cavité au sein de laquelle s'enfonce un puissant muscle propre;

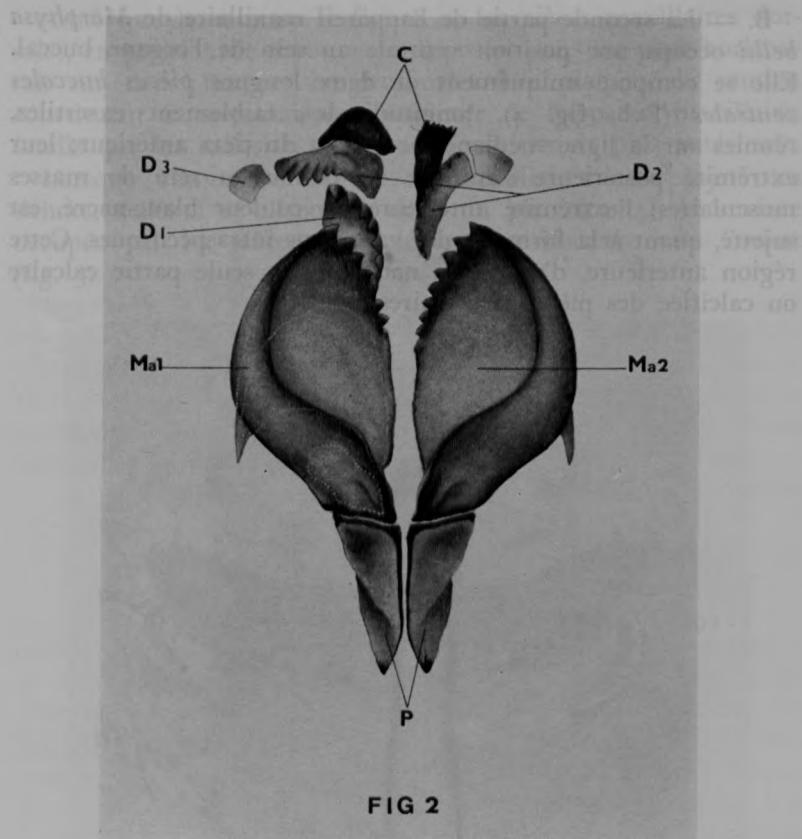


FIG 2

Fig. 2. — Pièces maxillaires dorsales de l'organe buccal de *Marphysa bellii*, en position de repos (vue dorsale) ($\times 80$).

— une dent (D 1, fig. 2), impaire, gauche, au bord interne découpé en 7 denticules;

— une paire de dents (D 2, fig. 2); celle de gauche est orientée perpendiculairement à celle de droite; le bord interne de la dent droite comporte 9 denticules, le bord postérieur de la dent gauche en comporte 6;

— latéralement, au même niveau que D 2, nous trouvons deux dents (D 3, fig. 2), lisses cette fois, en forme de plaques quadrangulaires à concavité interne;

— en avant de D 2, une paire de callosités (C, fig. 2) lisses et de couleur noire.

B. — La seconde partie de l'appareil maxillaire de *Marphysa bellii* occupe une position ventrale au sein de l'organe buccal. Elle se compose uniquement de deux longues *pièces buccales ventrales* (Pvb, fig. 4), longitudinales, faiblement exsertiles, réunies sur la ligne médiane au niveau du tiers antérieur; leur extrémité postérieure s'enfonce en pointe au sein de masses musculaires; l'extrémité antérieure, de couleur blanc-nacré, est sujette, quant à la forme, à des variations intraspécifiques. Cette région antérieure, d'un blanc nacré, est la seule partie calcaire ou calcifiée des pièces maxillaires.

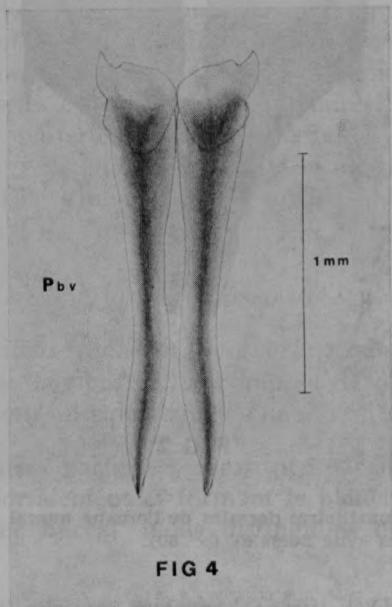


FIG. 4. — Pièces buccales ventrales de l'organe buccal de *Marphysa bellii*, vues de dessus.

Il est intéressant de détailler les changements de position que subissent les diverses pièces mandibulaires au cours de leur protrusion. Le premier fait à signaler consiste en ce que l'ensemble des pièces maxillaires dorsales peut faire protrusion au dehors sans pour autant que les pièces buccales ventrales quittent leur position de repos, ce qui indique déjà l'indépendance relative de la musculature des pièces maxillaires vis-à-vis de celle des pièces buccales ventrales.

Ainsi que le montre la figure 2, les pièces maxillaires dorsales, en position de repos, sont disposées dans un plan horizontal, sur deux rangées longitudinales. Les plaques de soutien constituent la terminaison postérieure de l'appareil maxillaire, tandis que les callosités occupent la position la plus antérieure.

Lorsque l'ensemble des pièces maxillaires est projeté au dehors, celles-ci se disposent dans un plan frontal, la surface occupée par les pièces étant légèrement concave vers l'avant (fig. 3).

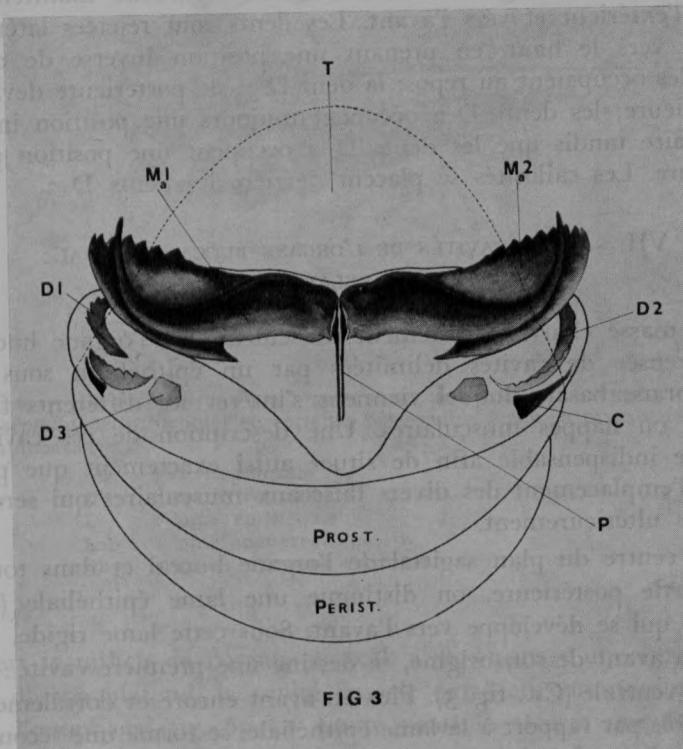


FIG. 3

FIG. 3. — Pièces maxillaires dorsales de l'organe buccal de *Marphysa bellii*, en position extroversée.

La tête a été enlevée; ces pièces mandibulaires sont vues dorsalement.

C	: callosités
D1	: dent impaire gauche
D2	: dents de la seconde paire
D3	: dents de la troisième paire
Ma1	: première paire de mâchoires
Ma2	: seconde paire de mâchoires
P	: plaques de soutien

Les plaques de soutien, en position médiane, sont rabattues l'une contre l'autre dans le plan sagittal. Les mâchoires Ma 1 occupent une position avancée. Elles ont en outre subi une double rotation : une première rotation de 90°, dans un plan horizontal, vers l'extérieur, autour d'un axe perpendiculaire à leur extrémité postérieure articulée avec les plaques de soutien, et une seconde rotation de 90° également, dans un plan perpendiculaire au précédent, autour de leur axe longitudinal. Les mâchoires Ma 2, sous-jacentes aux mâchoires Ma 1, ont subi un mouvement analogue ; leurs denticules regardent maintenant vers l'extérieur et vers l'avant. Les dents sont rejetées latéralement vers le haut, en prenant une position inverse de celle qu'elles occupaient au repos ; la dent D 1, de postérieure devient antérieure ; les dents D 2 occupent toujours une position intermédiaire tandis que les dents D 3 occupent une position postérieure. Les callosités se placent derrière les dents D 2.

VII. — LES CAVITÉS DE L'ORGANE BUCCAL VENTRAL : LEURS RELATIONS.

La masse charnue, fortement musculeuse de l'organe buccal est creusée de cavités délimitées par un épithélium sous la membrane basale duquel viennent s'insérer les différents faisceaux ou nappes musculaires. Une description de ces cavités s'avère indispensable afin de situer aussi exactement que possible l'emplacement des divers faisceaux musculaires qui seront décrits ultérieurement.

Au centre du plan sagittal de l'organe buccal et dans toute sa partie postérieure, on distingue une lame épithéliale (L., fig. 5) qui se développe vers l'avant. Sous cette lame rigide, un peu en avant de son origine, se dessine une première cavité : la cavité ventrale (Cv., fig. 5). Plus en avant encore et dorsalement cette fois par rapport à la lame épithéliale, se forme une seconde cavité : la cavité dorsale (Cd., fig. 5). C'est aux dépens de la cuticule d'origine épithéliale, tapissant ces deux cavités, que se différencient les pièces maxillaires. En avant du tiers postérieur de l'organe buccal, ces deux cavités, symétriques par rapport au plan sagittal de l'organe, sont mises en communication par l'intermédiaire d'une nouvelle cavité creusée au sein de la lame épithéliale. Celle-ci, en effet, se creuse en son milieu (L., fig. 9), et émet, dans une région plus antérieure, deux évaginations :

l'une dorsale, l'autre ventrale (L., fig. 10) allant à la rencontre des deux cavités; la communication entre celles-ci est rapidement réalisée (fig. 6, 11).

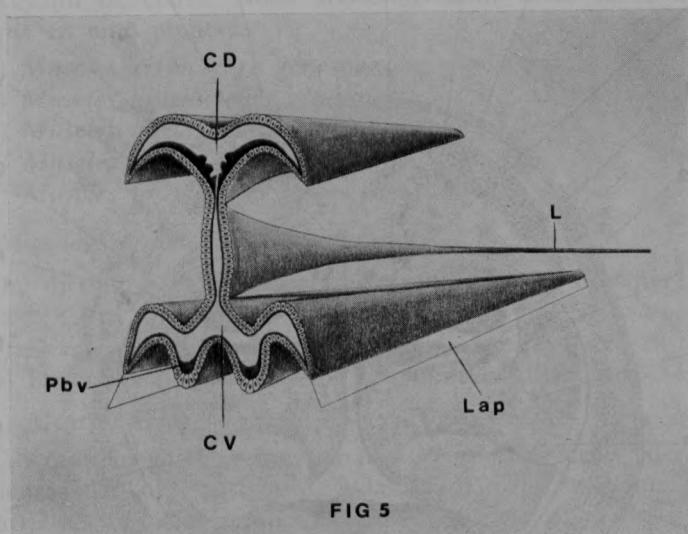


FIG 5

FIG. 5. — Dessin schématique représentant les cavités de l'organe buccal de *Marphysa bellii*, depuis leur origine postérieure jusqu'au niveau de leur communication.

- CD : cavité dorsale
- CV : cavité ventrale
- L : lame épithéliale
- Lap : lame aponévrotique
- Pbv : pièces buccales ventrales

Vers le milieu de l'organe buccal, aux dépens d'une évagination de son plafond, la cavité dorsale entre en communication avec l'œsophage (fig. 6). La cavité ventrale affecte une forme particulière; son plancher se creuse en deux gouttières au niveau desquelles se disposent les pièces buccales ventrales (Pbv., fig. 5). Ses parois latérales se présentent comme deux cornes prolongées chacune par une forte lame aponévrotique (Lap., fig. 5), courant tout le long de l'organe buccal et sur laquelle s'insèrent différents faisceaux musculaires. Ces deux cornes, vers l'avant de l'organe, se redressent progressivement et de latérales deviennent dorsales.

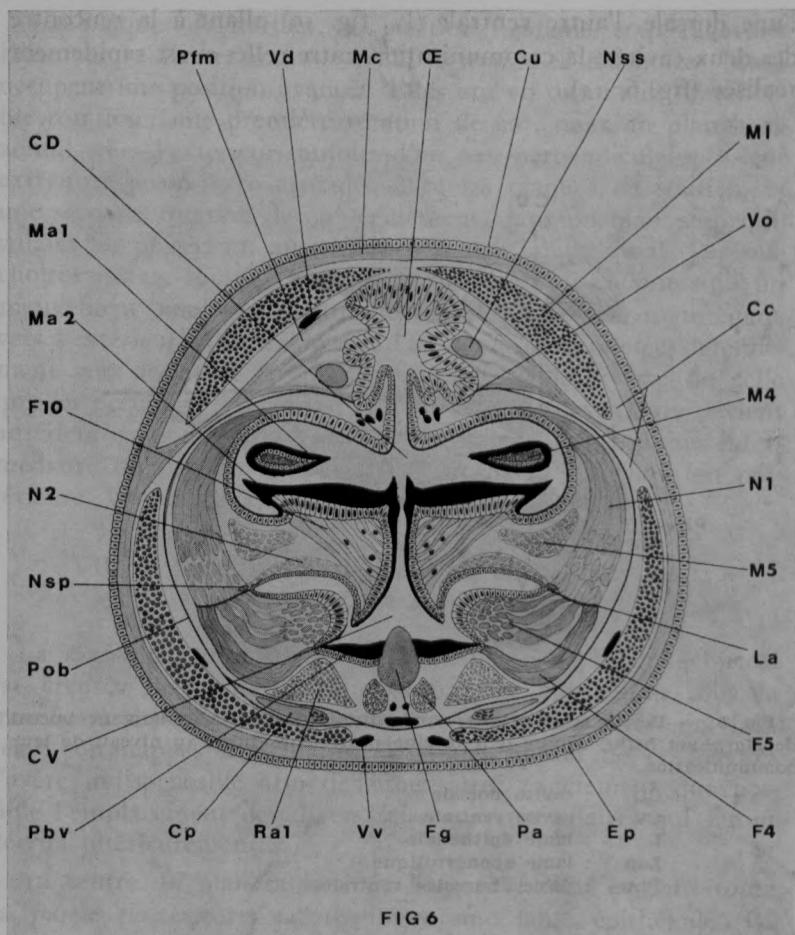


FIG. 6

FIG. 6. — Coupe transversale schématique au niveau du péristomium de *Marphysa bellii*.

CD	: cavité dorsale de l'organe buccal
Cc	: cavité coelomique
Cp	: collier péricœsophagien
Cu	: cuticule
CV	: cavité ventrale de l'organe buccal
Ep	: épiderme
Fg	: formation glandulaire
La	: lame aponévrotique
Mc	: muscles circulaires
MI	: muscles longitudinaux
Nsp	: nerf sympathique pharyngien
Nss	: nerf sympathique supraœsophagien
Oe	: œsophage
Pfv	
Ra1	
Vv	
Fg	
Pa	
Ep	
F4	

VIII. — MUSCULATURE DE L'ORGANE BUCCAL VENTRAL.

Une observation attentive de l'organe buccal permet de moraliser la description de sa musculature afin de lui donner un maximum de clarté. Nous diviserons donc cette étude anatomique en cinq points :

- 1) *Muscles rétracteurs généraux;*
 - 2) *Muscles protracteurs généraux;*
 - 3) *Muscles de la face dorsale;*
 - 4) *Muscles de la face ventrale;*
 - 5) *Muscles propres des pièces maxillaires.*
- 1) *Muscles rétracteurs généraux.*

On distingue deux catégories de muscles rétracteurs généraux :

- a) Des rétracteurs postérieurs, au nombre de deux;
 - b) Des rétracteurs antérieurs, au nombre de quatre.
- a) *Muscles rétracteurs postérieurs.*

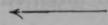
Ces muscles pairs prennent naissance sur les parois latéro-postérieures de l'organe buccal, à la hauteur du troisième et du quatrième segment parapodial (Rp., fig. 7).

Ils s'épanouissent en de nombreux faisceaux qui se dirigent obliquement en arrière : ils vont se confondre avec la musculature longitudinale au niveau du sixième segment parapodial.

- b) *Muscles rétracteurs antérieurs.*

DE QUATREFAGES (1869) signale comme rétracteurs antérieurs : « deux grands plans musculaires qui, des parois latérales de l'anneau buccal, se portent en avant et en dedans et vont s'attacher à la fois sur la ligne médiane de la portion la plus antérieure de la trompe et au fort repli ligamenteux qui sépare la tête de l'anneau buccal ».

Ces deux grands plans musculaires dont parle DE QUATREFAGES, ne sont en réalité que la terminaison antérieure des faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux. Nous avons pu cons-



Pfm	: plèvre fibro-musculaire
Pob	: plèvre circonscrivant l'organe buccal
Vd	: vaisseau dorsal
Vo	: vaisseaux de l'organe buccal
Vv	: vaisseaux ventraux

Pour les indications concernant les muscles et les pièces maxillaires de l'organe buccal, voir le texte.

tater qu'ils s'attachent au repli ligamenteux qui sépare la tête de l'anneau buccal mais nous n'avons observé aucune trace d'insertion de ces faisceaux sur la ligne médiane antérieure de l'organe buccal. Ces deux faisceaux musculaires ont pour fonction de relever et d'entraîner la tête vers l'arrière lors de leur con-

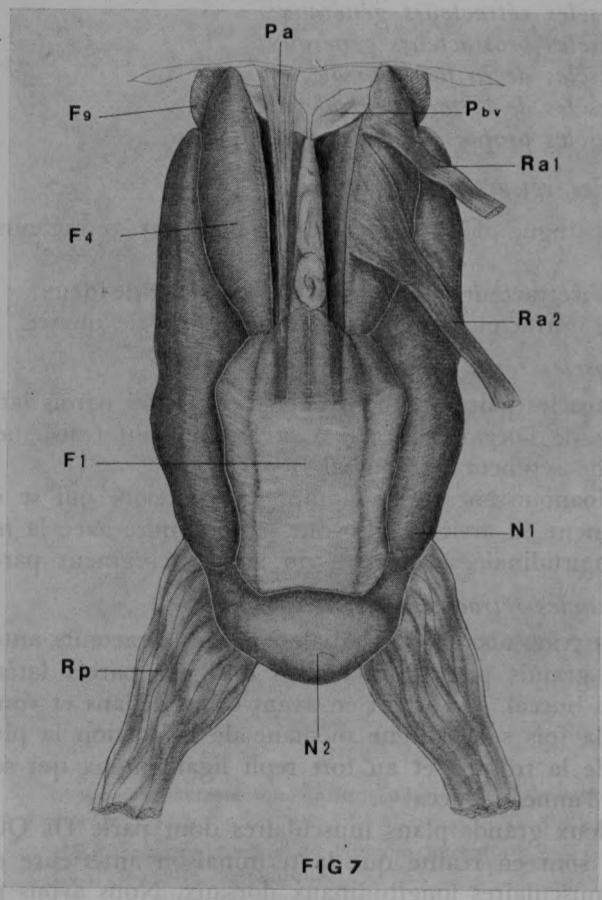


FIG 7

FIG. 7. — Vue ventrale de l'organe buccal de *Marphysa bellii*. Les muscles rétracteurs antérieurs droits et le muscle protracteur antérieur gauche ont été enlevés.

- F1 - F4 - F9 : faisceaux musculaires correspondant soit à la cavité ventrale, soit à la cavité dorsale (pour description, voir texte)
- N1 - N2 : nappes musculaires
- Pa : muscle protracteur antérieur
- Pbv : pièces buccales ventrales
- Ra1 - Ra2 : muscles rétracteurs antérieurs
- Rp : muscles rétracteurs postérieurs

traction et par le fait même de faire apparaître au dehors l'extrémité antérieure de l'organe buccal. On voit donc que ces deux plans musculaires ne peuvent, à notre avis, être considérés comme des rétracteurs propres à l'organe buccal.

Par contre, nous avons pu mettre en évidence la présence de deux paires de rétracteurs antérieurs, situés à la face ventrale de l'organe.

La première paire (Ra 1, fig. 7), prend naissance sous la cavité ventrale, juste au niveau de la portion triangulaire blanchâtre des pièces buccales ventrales; ces deux muscles se dirigent obliquement en arrière vers la paroi latérale antérieure du péri-stomium.

La seconde paire (Ra 2, fig. 7), postérieure à la première, naît sous la cavité ventrale, tout au long du tiers antérieur externe de celle-ci; comme les muscles précédents, ils se dirigent obliquement en arrière vers la paroi latérale du deuxième segment parapodial au niveau duquel ils se confondent avec la musculature longitudinale.

On peut signaler, quoiqu'il ne s'agisse pas, à proprement parler, de muscles rétracteurs ou protracteurs, la présence d'une mince couche fibreuse dorsale qui, partant des parois latérales de l'œsophage, se clive en deux feuillets dont l'un entoure complètement l'organe buccal à la manière d'une plèvre et dont l'autre s'étale obliquement vers les parois latérales du corps sur toute la longueur de l'organe buccal (Pl., fig. 6). Cette disposition permet de maintenir en place l'organe buccal et l'œsophage au sein de l'extrémité antérieure du corps.

2) *Muscles protracteurs généraux.*

Il est quelque peu étonnant de constater que les puissants muscles rétracteurs, décrits ci-dessus, ne possèdent que de faibles antagonistes. En effet, nous n'avons pu mettre en évidence aucun muscle protracteur propre à l'organe buccal entier. Il existe cependant une paire de protracteurs antérieurs (Pa., fig. 7) mais dont l'action se limite aux pièces buccales ventrales. Ces deux muscles prennent naissance sous les pièces buccales ventrales à leur extrémité postérieure, et s'insèrent en avant sous la lèvre inférieure de l'orifice buccal.

Deux autres paires de protracteurs, particuliers aux pièces maxillaires dorsales, seront décrits dans le chapitre réservé aux muscles propres de ces pièces. Il est certain que le liquide coelomique joue un rôle important dans la protrusion de l'organe

buccal. Cette constatation avait déjà été faite par DE QUATREFAGES (1869). En effet, l'organe buccal étant logé dans une chambre bien distincte, le liquide cœlomique peut donc s'y mouvoir en toute liberté. La contraction simultanée des couches musculaires de la paroi du corps provoque une poussée de ce liquide, ce qui tend à porter en avant l'organe buccal. Cependant, les seuls mouvements généraux de l'animal, lorsqu'ils sont quelque peu énergiques et alors même que l'Annélide n'a aucune raison de se servir de son armature maxillaire, ont tendance, par l'intermédiaire de la poussée du liquide cœlomique à porter continuellement vers l'avant cet organe buccal. Cette constatation suffit pour justifier l'existence des puissants muscles rétracteurs dont nous avons parlé précédemment.

En outre, le faible développement des muscles protracteurs rend compte du pouvoir d'extroversion très limité de l'organe buccal. D'autre part, la localisation de ces muscles témoigne de l'indépendance relative dont jouissent les pièces maxillaires dorsales vis-à-vis des pièces buccales ventrales. En effet, comme nous avons pu le constater sur des Marphyses vivantes, l'extroversion des pièces maxillaires dorsales n'entraîne pas nécessairement celle des pièces buccales ventrales.

3) *Muscles de la face dorsale de l'organe buccal.*

La plupart de ces muscles prennent naissance sous l'épithélium bordant la cavité dorsale et s'insèrent, soit sur la lame épithéliale, soit sur le plafond de la cavité ventrale ou sur le prolongement latéral de cette cavité qui constitue la lame aponevrotique (Lap., fig. 6).

D'autres muscles s'insèrent directement au niveau des pièces buccales dorsales; leur étude fera l'objet d'un chapitre spécial. Limitons-nous actuellement à la description des muscles originaires de la région dorsale, qui n'interviennent pas directement dans le mouvement des pièces buccales.

Une première nappe musculaire (NI, fig. 7, 8, 9, 10, 11), la plus externe, part de la forte aponevrose qui borde latéro-ventralement l'organe buccal depuis la limite postérieure de l'insertion des rétracteurs postérieurs et enveloppe tout l'organe buccal jusqu'à son extrémité antérieure. Les fibres qui la composent sont réparties en nombreux faisceaux à direction semi-circulaire, obliques vers l'avant. Elles s'attachent dorsalement à la membrane basale de l'épithélium dont dépendent les pièces maxillaires dorsales, depuis les plaques de soutien jusqu'aux callosités.

Cette première nappe est discontinue au niveau de l'extrémité postérieure de l'organe buccal; plus exactement elle ne recouvre pas la surface comprise entre les deux rétracteurs postérieurs; de ce fait elle laisse à découvert une deuxième nappe musculaire (N₂, fig. 7, 8, 9, 10, 11) sous-jacente à la première; celle-ci, impaire dans la région la plus postérieure, devient paire et symétrique par rapport à la lame épithéliale au niveau de laquelle elle s'insère; elle constitue l'extrémité postérieure de l'organe buccal. Ses fibres tirent leur origine perpendiculairement de la plèvre délimitant l'organe et se dirigent obliquement vers l'avant en convergeant vers la lame épithéliale. La partie antérieure de cette nappe se situe au niveau de la première paire de mâchoires, c'est-à-dire, légèrement avant le niveau de la communication entre les deux cavités.

Les faisceaux de la première nappe N₁ en se contractant tendent à écarter les unes des autres les deux rangées de pièces maxillaires dorsales. La seconde nappe, N₂, par sa disposition au centre de l'organe buccal, rend compte de l'indépendance des mouvements d'extroversion des pièces dorsales par rapport aux pièces buccales ventrales et réciproquement.

Deux muscles (F 8, fig. 8) partent de l'extrémité distale des cornes dorsales de la cavité ventrale; ils se portent obliquement vers le haut et vers l'arrière, contournent l'ouverture œsophagienne, traversent la musculature générale du corps et s'attachent sous les téguments. Leur contraction provoque l'élargissement de la cavité ventrale tout en la maintenant en place.

A la face supérieure, en avant des callosités, un large muscle pair (F 9, fig. 8), à fibres transversales de direction semi-circulaire, naît d'une forte aponévrose adhérente aux téguments qu'elle semble continuer et qui s'enfonce à l'intérieur de la tête; ce muscle pair contourne l'extrémité antérieure de l'organe buccal et vient s'insérer sur la partie terminale de la lame aponévrotique. Sa fonction consiste à ramener les pièces buccales ventrales vers le haut et vers l'avant.

Un faisceau musculaire pair (F 10, fig. 6), à fibres transversales, tire son origine de l'épithélium des pièces maxillaires dorsales depuis la deuxième paire de mâchoires jusqu'aux callosités et s'insère sous l'épithélium reliant les deux cavités entre elles. Sa fonction est d'élargir le passage entre celles-ci.

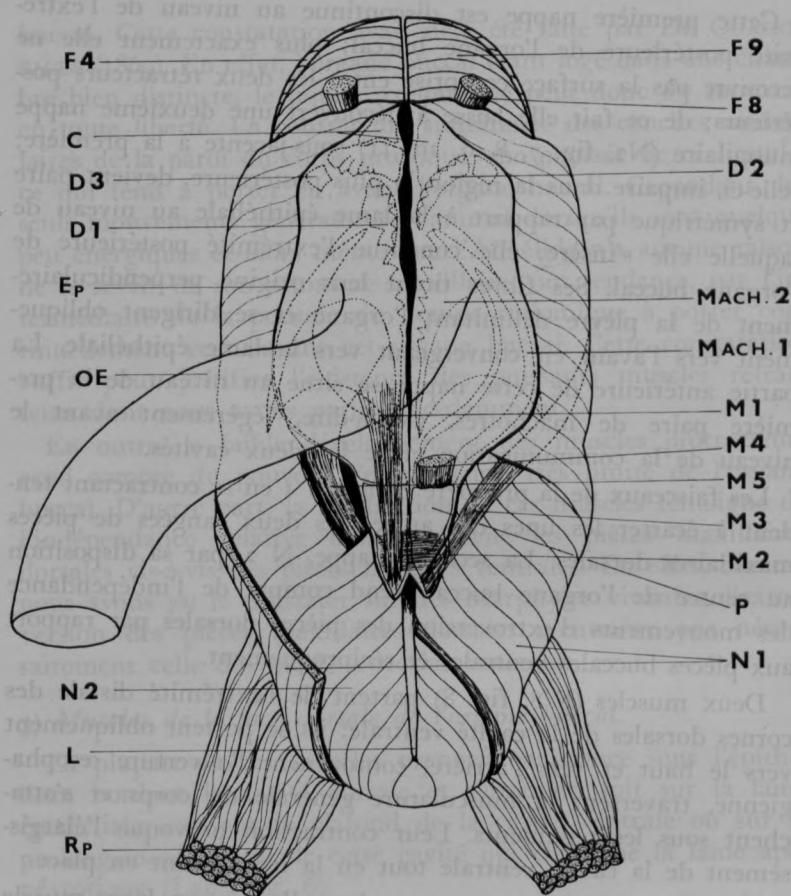


FIG 8

FIG. 8. — Vue dorsale de l'organe buccal de *Marphysa bellii*. Plusieurs muscles n'ont pas été représentés sur la figure afin de donner plus de clarté à celle-ci. Ce sont les muscles suivants : le muscle M1 droit;

le muscle M3 gauche;

le muscle M4 gauche;

le muscle M5 droit.

La nappe musculaire gauche N1 a été coupée afin de montrer la nappe musculaire sous-jacente N2; une portion de cette dernière n'a pas été représentée pour figurer le muscle gauche M5.

C : callosités

D1 - D2 - D3 : dents de l'appareil maxillaire dorsal

Ep : épiderme de la cavité dorsale

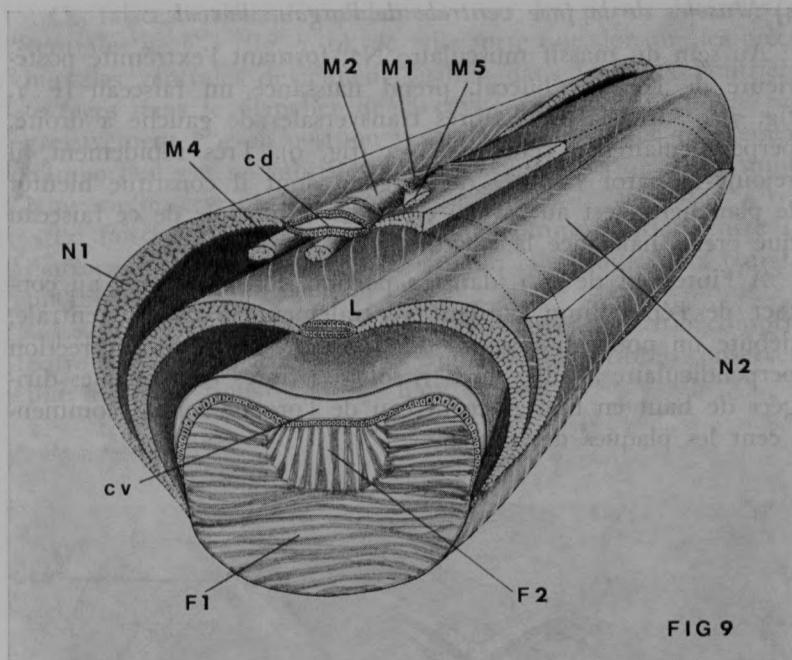


FIG 9

FIG. 9. — Représentation en vue perspective de l'extrémité postérieure de l'organe buccal de *Marphysa bellii*.

Une portion de la nappe musculaire gauche N1 a été enlevée afin de rendre plus visible la nappe N2 sous-jacente.

Les muscles M3 n'ont pas été représentés, de même que le muscle droit M5.

CD	: cavité dorsale
CV	: cavité ventrale
F1 - F2	: faisceaux musculaires correspondant à la cavité ventrale
L	: lame épithéliale
M1 - M2 - M4 - M5	: muscles propres des pièces maxillaires dorsales
N1 - N2	: nappes musculaires

F4 - F8 - F9 : faisceaux musculaires correspondant soit à la cavité ventrale, soit à la cavité dorsale (pour description, voir texte)

L : lame épithéliale
 N1 - N2 : nappes musculaires
 M1 à M5 : muscles propres des pièces maxillaires dorsales (pour description, voir texte)

Mâch.1 - Mâch.2: première et seconde paires de mâchoires

P : plaque de soutien
 Rp : muscle rétracteur postérieur

4) *Muscles de la face ventrale de l'organe buccal.*

Au sein du massif musculaire N₂, formant l'extrémité postérieure de l'organe buccal, prend naissance un faisceau (F₁, fig. 7, 9), très large, à fibres transversales de gauche à droite, perpendiculaires à celles de N₂ (fig. 9). Très rapidement, il rejoint la paroi ventrale de l'organe dont il constitue bientôt le plancher. C'est au niveau de la partie dorsale de ce faisceau que prend naissance la cavité ventrale.

A l'intérieur de F₁, dans sa portion dorso-médiane, au contact de l'épithélium bordant ventralement la cavité ventrale, débute un nouveau faisceau de fibres (F₂, fig. 9) à direction perpendiculaire à celles de F₁, soit des fibres transversales dirigées de haut en bas. A ce niveau de l'organe buccal commencent les plaques de soutien.

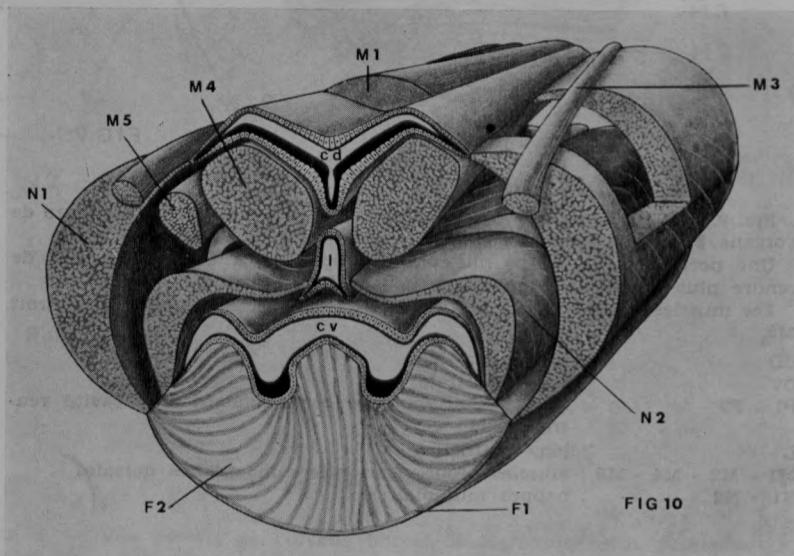


FIG 10

FIG. 10. — Représentation en vue perspective d'une portion de l'organe buccal de *Marphysa bellii* faisant suite à la figure précédente.

Le muscle gauche M5 n'a pas été représenté.

CD	: cavité dorsale
CV	: cavité ventrale
F1 - F2	: faisceaux musculaires correspondant à la cavité ventrale
L	: lame épithéliale
M1 - M3 - M4 - M5	: muscles propres des pièces maxillaires dorsales
N1 - N2	: nappes musculaires

Ce faisceau s'étend rapidement vers les parois latérales et ventrales de F 1 (fig. 7, 9), de telle sorte que, lorsque les pièces buccales ventrales deviennent visibles dans les deux gouttières formées dans le plancher de la cavité ventrale, il refoule progressivement F 1 en position ventrale. F 1 diminue rapidement d'importance et ne subsiste plus que sous la forme d'une mince lame circonscrivant F 2 (fig. 10).

Le faisceau F 2, au niveau de la communication entre les deux cavités (fig. 11), se scinde en cinq faisceaux : deux pairs et un impair.

Le faisceau impair (F 3, fig. 11) occupe la partie comprise entre les deux pièces buccales ventrales; ses fibres conservent une direction transversale de haut en bas.

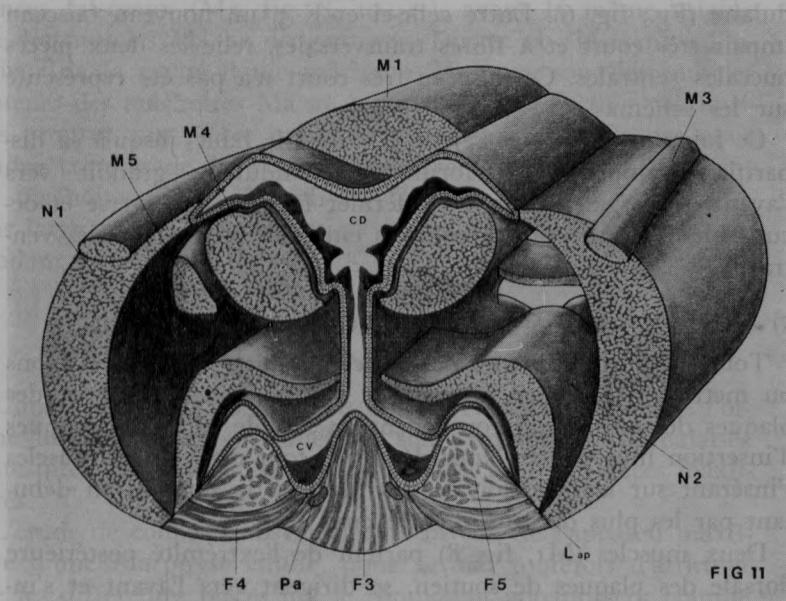


FIG 11

FIG. 11. — Représentation en vue perspective d'une portion de l'organe buccal de *Marphysa bellii* faisant suite à la figure précédente.

Le muscle gauche M5 n'a pas été représenté.

- | | |
|-------------------|--|
| CD | : cavité dorsale |
| CV | : cavité ventrale |
| F3 - F4 - F5 | : faisceaux musculaires correspondant à la cavité ventrale |
| Lap | : lame aponévrotique |
| M1 - M3 - M4 - M5 | : muscles propres des pièces maxillaires dorsales |
| N1 - N2 | : nappes musculaires |
| Pa | : muscle protracteur antérieur |

Deux autres faisceaux (F 4, fig. 7, 11) prennent origine sur la lame aponévrotique et s'insèrent sous l'épithélium des deux pièces buccales ventrales; leurs fibres ont une direction transversale semi-circulaire gauche droite.

Les deux derniers faisceaux (F 5, fig. 11), internes par rapport aux précédents, ont même origine; ils s'insèrent sur les parois latérales externes des deux gouttières; la direction des fibres est légèrement oblique vers l'avant.

Presque au même niveau, là où F 2 se subdivise, débutent deux faisceaux (Pa., fig. 7, 11), longitudinaux, semi-cylindriques, situés juste sous les pièces buccales ventrales sous lesquelles ils s'insèrent; ces muscles ne sont autres que les protracteurs de ces pièces signalés précédemment. Un peu en avant de l'origine de Pa, sous F 3 qui s'amenuise, apparaît une formation glandulaire (Fg., fig. 6). Entre celle-ci et F 3, un nouveau faisceau impair très court et à fibres transversales, relie les deux pièces buccales ventrales. Ce faisceau très court n'a pas été représenté sur les schémas.

Ce faisceau transverse rejette F 3 vers le haut jusqu'à sa disparition complète. La formation glandulaire grandit vers l'avant de l'organe, refoule ce dernier faisceau transverse et occupe bientôt tout l'espace compris entre les pièces buccales ventrales.

5) *Muscles propres des pièces maxillaires.*

Tous les muscles propres des pièces maxillaires que nous avons pu mettre en évidence, tirent leur origine, sans exception, des plaques de soutien qui constituent en fait de véritables plaques d'insertion musculaire. Nous décrirons tout d'abord les muscles s'insérant sur la face dorsale des plaques de soutien, en débutant par les plus dorsaux d'entre eux.

Deux muscles (M₁, fig. 8) partent de l'extrémité postérieure dorsale des plaques de soutien, se dirigent vers l'avant et s'insèrent sous l'œsophage; ces muscles sont des rétracteurs de l'œsophage et des protracteurs des plaques de soutien ainsi que des mâchoires qui leur sont associées.

Sous-jacent aux muscles M₁, un muscle impair (M₂, fig. 8) relie les deux plaques de soutien et tend par sa contraction à les rapprocher dans un plan sagittal.

Entre les faisceaux musculaires M₁ et le muscle M₂, deux larges muscles (M₃, fig. 8, 9, 10, 11) partent des bords latéro-postérieurs des plaques de soutien; ils se dirigent obliquement

vers l'avant en pénétrant sous la nappe musculaire N₁ (fig. 8, 9, 10, 11). Ils envoient de nombreux rameaux aux dents 1, 2 et 3 ainsi qu'aux callosités, sous l'épithélium desquelles ils s'attachent. Ils passent donc en avant des muscles M₄ et M₅ qui s'attachent aux mâchoires Ma 1 et Ma 2. Leur contraction, simultanée au mouvement de protrusion de l'organe buccal, a pour effet de rejeter latéralement vers le haut les pièces sous lesquelles ils s'insèrent.

Deux autres faisceaux musculaires, pairs tous les deux, prennent naissance sous la face ventrale des plaques de soutien.

Deux puissants muscles (M₄, fig 8, 9, 10, 11), plus ou moins cylindriques, partent sous les plaques de soutien; chacun va s'insérer à l'intérieur de la cavité d'une mâchoire Ma 1; ce sont les muscles moteurs des mâchoires Ma 1. Deux larges et très minces faisceaux (M₅, fig. 8, 10, 11), ayant la même origine que les muscles M₄, se dirigent vers l'avant et s'insèrent à l'intérieur de la cavité d'une mâchoire Ma 2; ce sont les muscles moteurs des mâchoires Ma 2. A noter ici, que l'action des muscles propres aux pièces maxillaires dorsales ne suffit pas pour rendre compte de la pression, relativement forte, qu'exercent les mâchoires de la Marphyse. On doit l'attribuer, pour la plus large part, à la contraction des nappes musculaires correspondant à la cavité dorsale.

IX. — FORMATION DES PIÈCES MAXILLAIRES DE L'ORGANE BUCCAL VENTRAL.

L'absence de documents concernant l'embryogénèse de l'organe buccal et en particulier de son armature rend malaisée toute interprétation sur le mode de production des pièces maxillaires.

L'étude de coupes transversales au niveau de l'appareil maxillaire d'une Marphyse adulte, nous permet toutefois d'affirmer que les différentes pièces qui le composent apparaissent comme des différenciations locales de la cuticule sécrétée par l'épithélium tapissant toutes les cavités de l'organe buccal.

X. — DISCUSSION.

L'étude anatomique du système musculaire de l'organe buccal ventral de *Marphysa bellii* nous permet de discuter la signification morphologique de cette structure, remarquable tant par sa complexité que par son originalité.

Le fait le plus intéressant à retenir est certes la division de l'organe buccal ventral en deux parties distinctes, à la fois anatomiquement et fonctionnellement.

En effet, les deux cavités dorsales et ventrales se présentant comme deux entités distinctes, chacune possédant son système musculaire propre et ne communiquant avec l'autre que dans la moitié antérieure de l'organe buccal.

Elles sont séparées l'une de l'autre par une plèvre; le fait est surtout bien visible dans la moitié postérieure de l'organe où le système musculaire entourant la cavité ventrale et actionnant les pièces buccales ventrales est très distinctement isolé, par l'intermédiaire de cette plèvre, des nappes musculaires N₁ et N₂ (fig. 7, 8, 9, 10, 11) faisant partie de la musculature dorsale de l'organe.

Les deux systèmes de pièces maxillaires sont, de ce fait, doués d'une indépendance certaine; ces pièces maxillaires fonctionnent et font protrusion soit simultanément, soit au contraire indépendamment les unes des autres, étant actionnées par des systèmes musculaires indépendants.

Les deux systèmes de pièces semblent de plus remplir des fonctions différentes. D'une part, les deux rangées de dents et de mâchoires de la cavité dorsale ont pour fonction de capturer les proies et de les ramener vers l'entrée de l'œsophage; elles ont donc un rôle préhensile en rapport avec l'activité prédatrice. D'autre part, nos observations de Marphyses et d'autres Euniciens vivants, dans leur milieu naturel, révèlent que les pièces buccales ventrales fonctionnent surtout à la manière de deux longues cisailles et peuvent être employées, notamment, pour couper les racines de Zostères au sein desquelles vivent ces Annélides : leur rôle serait donc en relation avec des particularités éthologiques de ces animaux.

L'indépendance des deux cavités de l'organe buccal et des deux systèmes de pièces maxillaires nous conduit à formuler l'hypothèse d'une origine différente de ces deux structures.

Il paraît logique de supposer que les deux cavités, dorsale et ventrale, sont le résultat d'évaginations successives dans le temps. Une première évagination, aux dépens du plancher de l'œsophage, aurait constitué ce que nous avons appelé la cavité dorsale, cavité au sein de laquelle se seraient différenciées les pièces maxillaires, probablement par épaissement de la cuticule ectodermique. En effet, celles-ci ont conservé, chez les Euniciens

primitifs comme *Staurocephalus*, une symétrie parfaite et une structure peu spécialisée.

Une seconde évagination se serait ensuite formée aux dépens cette fois du plancher de la première cavité et aurait donné la cavité ventrale avec ses deux formations particulières : les pièces buccales ventrales qu'on retrouve chez tous les Euniciens et seulement chez eux.

REMERCIEMENTS.

L'auteur tient à exprimer sa sincère gratitude à Monsieur le Professeur Charles Jeuniaux qui lui suggéra cette étude et le guida tout au long de la réalisation du présent travail.

SUMMARY.

The purpose of this article is chiefly devoted to the morphological study of the muscular and jaws systems of the ventral proboscis of the Eunicid *Morphysa bellii* (AUDOUIN and EDWARDS).

This buccal ventral organ extends back as a muscular sac underneath the oesophagus and is hollowed out into two cavities : dorsal and a ventral.

On the floor of the dorsal cavity, lie the dorsal jaws and teeth while that on the ventral cavity contains a single pair of buccal ventral pieces (« mandibles of English authors »). These two-paired systems of maxillar are described thoroughly, in retracted or fully everted position. The movements of the teeth and jaws lying in the dorsal cavity are relatively independent from those of the buccal ventral pieces.

The detailed study of the muscular system of the ventral proboscis reveals the existence of several layers of differently oriented muscles which either arise from the dorsal cavity or from the ventral cavity. These muscles, act as powerful retractors or protractors, or are directly responsible for the jaws systems.

This completely distinct anatomy of the muscular and maxillar systems of the ventral and dorsal cavities gives rise to a modified interpretation of the buccal ventral proboscis of Eunicids which could be considered as being the result of two distinct and consecutive evaginations.

This paper is illustrated by figures in which cavities, jaws systems and muscles of the buccal ventral proboscis of *Morphysa bellii* are spatially designed.

de nombreuses formes solitaires et aggrégées de *Thalia longicanda* Quoy et Gaimard. Les tentacules (fixés au formol ou parfois à l'éprouve) ont été étudiés après traitement par le rouge colorantine Ciba qui met en évidence la musculature sans colorer exagérément la cuticule.

BIBLIOGRAPHIE.

- AIYAR, G.M.A. (1931). — An account of the development and breeding habits of a brackish-water Polychaete worm of the genus *Marpysa*. *Journ. Lin. Soc.*, **37**, n° 253, 387.
- AUDOUIN & EDWARDS M. (1832). — Classification des Annélides et description de celles qui habitent les côtes de France. *Ann. Sci. Nat.*, **27**, 337.
- BINARD, A. & JEENER, R. (1930-31). — Rapports morphologiques entre le système nerveux des Polyplacophores avec celui des Annélides Polychètes errantes. *Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, **3**, 5.
- BONNIER, M.J. (1893). — Note sur les Annélides du Boulonnais. 1) *L'Ophryotrocha puerilis* (CLAPAREDE & MECZNIKOV) et son appareil maxillaire. *Bull. Sci. Fr. et Belg.*, **25**, 198.
- DALES, R.P. (1963). — *Annelids*. (1. édition). H. Munro Fox éd., London.
- FAUVEL, P. (1924). — *Polychètes errantes*. In *Faune de France*, **5**. P. Le chevalier, éd., Paris.
- FAUVEL, P. (1959). — *Annélides Polychètes*. In GRASSE, P.P., *Traité de Zoologie*, **5**, (Fasc. 1), 14. Masson, éd., Paris.
- HEIDER, K. (1925). — Über Eunice. Systematisches, Kiefersack, Nervensystem. *Zeits. f. Wiss. Zool.*, **125**, 55.
- JEENER, R. (1932). — Evolution morphologique et fonctionnelle du stomodeum des Polychètes. *Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, **4**, (1), 5.
- PELSENEER, P. (1899). — Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. *Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, publiés par l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, **57**, fasc. 3), 1-112.
- DE QUATREFAGES, A. (1869). — Note sur les systèmes musculaire, vasculaire et nerveux de la trompe chez la Marphyse sanguine. *Ann. Sci. Nat.*, **11**, 303.