

Vlaams Instituut voor de Zee  
Flanders Marine Institute

15706

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek  
Institute for Marine Scientific Research  
Prinses Elisabethlaan 69  
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 1

# EXTRAIT

DES

## ARCHIVES DE BIOLOGIE

FONDÉES PAR

Ed. VAN BENEDEN et Ch. VAN BAMBEKE

CONTINUÉES PAR

O. VAN DER STRICHT et A. BRACHET

puis par A. BRACHET et H. de WINIWARTER

PUBLIÉES PAR

H. de WINIWARTER

Professeur à l'Université  
de Liège.

et

P. GÉRARD

Professeur à l'Université  
de Bruxelles

Tome XLVI. — Fasc. 2

### Contribution à l'étude de la métamorphose de la tête de la Lamproie

PAR

H. DAMAS, Dr. Sc.

Assistant de zoologie  
(Inst. Ed. van Beneden, Liège)

(Planches V et VI)

LIÈGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMPR. DE L'ACADÉMIE

4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

1935

8206

*Ce Monnier le Professeur Gilson  
hommage respectueux de  
H. Damas*

**Contribution à l'étude  
de la métamorphose de la tête de la Lamproie**

PAR

H. DAMAS, Dr. Sc.

Assistant de zoologie  
(*Inst. Ed. van Beneden, Liège*)

---

(Planches V et VI)

---

La microphagie est considérée comme l'état ancestral des Chordés. Entre cet état biologique et la vie prédatrice, caractéristique des Gnathostomes, existe un très grand hiatus. Savoir comment il fut franchi, constitue un problème important mais encore mal élucidé à l'heure actuelle.

Les Lamproies sont les seuls Vertébrés possédant une larve microphage. Dans le cours du développement, une métamorphose survient, qui la transforme en un animal ectoparasite et suceur. Cette condition de vie si spéciale de la Lamproie adulte ne se rencontre, chez les Chordés, que dans le groupe des Cyclostomes. On s'accorde généralement à la considérer comme le résultat d'une déviation évolutive. Cependant, l'intérêt de cette métamorphose reste très grand, d'autant plus qu'elle constitue le seul exemple actuel de passage de la microphagie à un autre état.

**Bibliographie**

L'anatomie de la Lamproie et celle de sa larve sont fort bien connues. A cause de sa position zoologique, en effet, cet animal a été l'objet de nombreux travaux. Enumérer les auteurs qui s'y intéressèrent nous est évidemment impossible. Il serait déjà long de citer ceux qui étudièrent la struc-

ture de la tête du *Petromyzon*. Mais voici les travaux qui nous ont été les plus utiles.

Les premières recherches sur l'anatomie du *Petromyzon* sont celles de RATKHE (1825-27). Vinrent ensuite SCHNEIDER (1879) et FÜRBRINGER (1875) qui étudièrent de façon approfondie, surtout le dernier, le squelette, les muscles et les nerfs. Puis PARKER (1883) dont le travail sur le squelette des Cyclostomes est classique. Enfin, récemment, SEWERTZOFF (1913-17-27) et TRETJAKOFF (1925-29) ont repris l'étude du squelette et des muscles en contrôlant et en complétant les travaux de leurs prédécesseurs.

Ces auteurs ont comparé l'anatomie de la Lamproie avec celles de l'*Amphioxus* et des *Gnathostomes* afin de trouver entre eux des homologies. Mais sur ce point, ils ne s'accordent aucunement. C'est qu'en réalité, une donnée importante leur manque : l'origine des structures qu'ils décrivent. Beaucoup de pièces squelettiques, par exemple, se forment pendant la métamorphose et celle-ci, à l'heure actuelle, n'est presque pas connue.

Les travaux sur la métamorphose sont en effet peu nombreux. MÜLLER Aug. (1856) découvrit le fait, mais se borna à en décrire rapidement les aspects extérieurs. Une vingtaine d'années plus tard, SCHNEIDER (1879) étudie deux larves en métamorphose et en tire quelques renseignements peu précis. Puis, presque simultanément, KAENSCHKE (1890) et BUJOR (1891) publient deux travaux beaucoup plus importants et qui sont encore à l'heure actuelle les meilleurs sur ce sujet. Ils passent en revue presque tous les systèmes d'organes et arrivent à des conclusions assez semblables. Depuis eux, seul TRETJAKOFF (1926-29) a étudié les larves en métamorphose en se plaçant au point de vue que nous envisageons dans ce travail. On trouve dans ses travaux sur l'anatomie de l'*Ammocœte* et de la Lamproie des allusions aux phénomènes métamorphiques. Malheureusement, très souvent, ses conclusions sont opposées à celles de KAENSCHKE et BUJOR.

### Matériel

Ces auteurs seraient certainement arrivés à des conclusions définitives s'ils avaient possédé un matériel plus abondant. SCHNEIDER et TRETJAKOFF ne disposaient l'un et l'autre que de quelques larves en métamorphose. Il manquait à KAENSCHKE et à BUJOR les premiers stades des transformations. Comparer notre matériel au leur est donc intéressant.

Il est facile de se procurer des Ammocètes et des Lamproies. Nous avons pu recueillir dans la Berwinne, petit affluent de la Meuse, à 15 kilomètres en aval de Liège, des centaines d'Ammocètes. Chaque année, les Lamproies fluviatiles y remontent par troupes et s'y reproduisent. La Lamproie de Planer s'y rencontre également. D'autre part, nous avons reçu, à plusieurs reprises, des Lamproies capturées dans la Meuse hollandaise en dehors de leur période sexuelle. Notre matériel en Lamproies et en Ammocètes était donc surabondant <sup>(1)</sup>.

Il est moins commode de trouver des stades de métamorphose. Depuis 1912, et surtout depuis 1920, sous la direction du professeur DAMAS, l'Institut Ed. van Beneden exécute des recherches systématiques à ce sujet. Longtemps elles furent infructueuses. On constata un jour que cette transformation devait s'effectuer principalement en août et septembre. Depuis lors, en maintenant de nombreuses Ammocètes de grande taille en aquarium à l'époque critique, et en multipliant les pêches dans la Berwinne, on parvint à réunir environ 35 individus en métamorphose.

Ces spécimens constituent une série progressive très régulière. Ils ont été fixés au Bouin ou au Hollande et

---

(<sup>1</sup>) Une remarque importante à propos de ce matériel. Dans ce travail, nous ne distinguons pas la Lamproie fluviatile — *Lampetra* (Petromyzon) *fluviatilis* L. — de la Lamproie de Planer — *Lampetra planeri* Bloch. — La signification biologique de ces deux formes est un problème qui sort du cadre de cette étude. La seule chose intéressante pour nous est que, au point de vue que nous avons considéré, elles sont anatomiquement identiques.



parfaitement conservés. La région branchiale et la tête de 15 d'entre eux furent débitées en coupes microscopiques sériees, de 5 à 15  $\mu$  (en général 7,5  $\mu$ ). Elles ont été colorées à l'hématoxyline-éosine, au Biondi ou à la triple coloration suivant la méthode de Hubin. Dans certains cas, des colorations plus précises, le Heidenhain, la méthode de Parat, l'orcéine, ont été pratiquées sur des fragments de pièces.

Ces préparations ont été faites par M. L. JULIN, chef des travaux, M<sup>lle</sup> DELLOYE, conservateur adjoint, M<sup>lle</sup> KRAENTZEL, assistante, M<sup>lle</sup> V. DAMAS, préparateur, et nous-même.

Nous tenons à remercier publiquement le directeur de l'Institut Ed. van Beneden d'avoir bien voulu nous confier l'étude d'un matériel particulièrement important, ainsi que des conseils et des encouragements qu'il nous a prodigués. Nous voulons également exprimer notre gratitude envers tous ceux qui nous ont aidés dans la confection de ce travail, principalement envers M<sup>lle</sup> L. DELLOYE qui a refait quelques-uns de nos dessins.

### Formes extérieures

On peut résumer de la façon suivante ce que nous apprennent les travaux de MULLER, KAENSCHKE et BUJOR sur les modifications de formes extérieures de l'Ammocète pendant sa métamorphose.

Les deux lèvres de la larve s'unissent et constituent une bouche ovalaire très rétrécie, allongée d'avant en arrière. La tête est alors prolongée par une pointe émoussée. Entre les deux lèvres, la limite reste longtemps visible. Elle s'estompe à la fin de la métamorphose. A ce moment, la bouche s'ouvre largement en une ventouse bordée de barbillons et garnie d'odontoïdes. Pendant tout ce temps, l'œil s'accroît régulièrement et la longueur de l'extrémité antérieure de l'animal augmente progressivement.

Cette brève description montre que la métamorphose de l'Ammocète en Lamproie comporte 2 ordres de phénomènes : des involutions et des évolutions. Ces deux catégories ne

sont pas successives, mais simultanées. On peut cependant les considérer isolément.

Les phénomènes d'involutions comportent principalement un amaigrissement de la tête. La grande lèvre antérieure diminue considérablement de volume. Elle se raccourcit et ses bords latéraux se résorbent. Cette résorption des bords provoque la confluence des lèvres et transforme la région antérieure de l'animal en un museau pointu.

Pendant ce temps, un certain nombre de structures se développent. L'œil, qui était profondément enfoui sous les myomères, les refoule et s'approche de la surface du corps. La région préoculaire s'allonge. En dessous de l'œil, un grand muscle métamérisé, qui se marque à l'extérieur par un repli de la peau, se développe, augmentant ainsi l'espace sous-oculaire. Dans le pourtour des lèvres, des formations nouvelles, barbillons et odontoïdes, apparaissent. Enfin, la métamorphose se termine par un arrondissement des contours de l'animal dont la tête devient presque cylindrique.

Toutes ces modifications transforment complètement les proportions de l'animal. La tête de l'Ammocète est un cône tronqué. Celle de la Lamproie, un cylindre. Sa longueur est presque doublée. Elle dépasse maintenant celle de la région branchiale. Une conséquence importante est que l'orifice nasal situé chez la larve dans une position fort antérieure, est précédé, chez l'adulte, d'une portion assez longue comprenant la ventouse et ses muscles.

### La bouche

Par l'embryologie (VON KUPFFER) nous savons que chez l'Ammocète, le stomodeum s'étend jusqu'au vélum. Toute cette portion du tube digestif constitue donc la bouche.

Chez l'Ammocète, un treillis de papilles divise cette bouche en deux parties : l'espace délimité par les lèvres et le tube unissant l'orifice buccal à la région pharyngienne. La même disposition existe chez la Lamproie. La cavité de la ventouse communique par un orifice obstrué en grande partie

par le piston lingual avec un tube étroit. Ce dernier se continue dans l'aqueduc et l'œsophage.

On a donné successivement les noms les plus divers à ces deux parties de la bouche. Afin de posséder des termes également adéquats à la larve et à l'adulte, nous emploierons les termes de *vestibule buccal*, pour la portion visible de l'extérieur — la ventouse de la Lamproie et la portion entourée par les lèvres chez l'Ammocète — et d'*arrière bouche* pour le tube réunissant la première portion à la région pharyngienne. Et nous désignerons l'orifice faisant communiquer le vestibule et l'arrière bouche par le terme : *orifice vestibulaire*.

Nous décrirons successivement les transformations du vestibule, de l'arrière-bouche et du vélum.

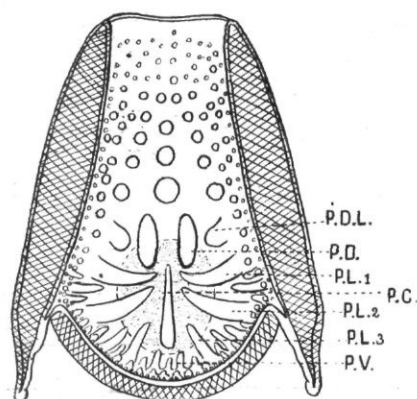
#### I. — *Vestibule buccal*

Chez l'Ammocète, c'est sur une coupe sagittale (fig. 1, pl. V) qu'on examine le plus aisément cette portion du tube digestif. En haut et sur les côtés, une épaisse lèvre antérieure en fer à cheval, en bas, une lèvre postérieure mince, quadrilatère, la délimitent. Au niveau des commissures, les deux lèvres se continuent l'une dans l'autre par une mince membrane.

En arrière, le vestibule buccal est fermé par un treillis de papilles. Ces formations arborescentes, digitées, sont situées principalement dans un plan vertical, au-dessus de la lèvre postérieure. Mais elles s'étendent également sur la concavité de la grande lèvre où nous avons donc à distinguer une zone lisse et une zone papilleuse.

La disposition de ces tentacules autour de l'orifice vestibulaire est constante. Elle n'a jamais été précisée. Ce point présente cependant quelque intérêt au point de vue des rapports existant entre les armatures buccales larvaires et définitives. Nous nous permettons d'y insister. Nous avons schématisé cette disposition dans un dessin (fig. 1) qui représente l'orifice vestibulaire vu obliquement, de bas en haut,

après enlèvement de la zone lisse des lèvres. Pour ne pas compliquer le croquis, nous avons indiqué uniquement l'axe des papilles.



(L. Delloye del.)

FIG. 1

Schéma de la disposition des papilles buccales chez l'Ammocete

Au milieu de l'orifice vestibulaire, légèrement ombré, se place un grand tentacule allongé dans le sens vertical. Cette *papille centrale* (P. C.) n'est que l'extrémité antérieure d'un repli médio-ventral parcourant l'arrière-bouche (fig. 1, pl. V). Elle porte sur ses côtés des digitations plus petites, constituant des sortes de papilles secondaires.

De chaque côté de l'orifice vestibulaire, s'élèvent trois grandes *papilles latérales* (P. L. 1, 2, 3) séparées par trois formations semblables mais de taille plus faible. Entre les deux P. L. 3, un certain nombre de tentacules de taille moyenne, en nombre variable, les *papilles ventrales* (P. V.). Au-dessus de l'orifice vestibulaire, deux très grosses *papilles dorsales* (P. D.) sont séparées des tentacules latéraux par les *papilles dorso-latérales* (P. D. L.).

Sur la lèvre antérieure, une aire trapézoïdale porte un certain nombre de rangées plus ou moins régulières de papilles à taille décroissant vers l'avant et le dehors. Le nombre de ces tentacules n'est évidemment pas fixe. Les

deux rangées les plus externes, composées de formations très petites, franchissent la commissure des lèvres et se continuent devant les papilles ventrales.

La structure de ces formations est assez simple. On s'en rendra compte par l'examen de la figure 5 (pl. V) qui représente une section transversale des lèvres de l'Ammocète, au niveau de la seconde papille latérale (P. L. 2). Au bord des lèvres, l'épiderme se continue dans la muqueuse vestibulaire en s'amincissant progressivement. Ajoutons qu'il perd les cellules en massue et les éléments dits cellules de Leidig. Sa couche superficielle est composée de cellules glandulaires, mais cependant à plateau strié épais. Cet épithélium recouvre une grande surface lisse, puis la base de papilles de petite taille, puis la grande papille P. L. 2. L'axe de cette dernière est constitué d'un tissu conjonctif lâche parcouru de vastes lacunes sanguines. Celles-ci se continuent jusque dans les plus petites digitations. La base de la papille est marquée par la section d'un grand muscle. Celui-ci suit l'insertion des grosses papilles sur la paroi et crée ainsi le repli marquant l'orifice vestibulaire.

Dans la bibliographie, on ne trouve que peu de renseignements sur les phénomènes qui transforment ces deux lèvres en la ventouse de la Lamproie. Nous avons rappelé tantôt ce qu'elle nous apprend sur les modifications de forme. Ajoutons que KAENSCHKE et BUJOR ont démontré que la papille centrale devient le piston lingual de l'adulte. Les mêmes auteurs ont décrit de façon exacte le développement de la glande salivaire. De chaque côté de la papille centrale, apparaît une prolifération épithéliale qui s'enfonce dans le tissu conjonctif. Ce cordon plein recule jusque sous l'œil où il se dilate légèrement. Dans cette ébauche en forme de massue, des fentes intercellulaires se créent, confluent et creusent une cavité. Nous ne pouvons que confirmer cette description.

Par contre, les auteurs diffèrent fortement d'avis sur le rapport existant entre les papilles de la larve et les odontoïdes de la Lamproie. Aug. MÜLLER déclare que chez une Ammocète en transformation qu'il possède : « Le treillis de la

bouche s'est réduit à des papilles allongées ne présentant encore aucune armature cornée » (p. 380). Ce qui semble indiquer qu'il admet la transformation directe des unes dans les autres. BUJOR décrit le remplacement des papilles par de petits bourrelets transitoires, résultats de la prolifération de la muqueuse. Il ajoute que ces bourrelets « ne donnent pas naissance aux futures mâchoires, comme Aug. MÜLLER le croyait ». Si nous comprenons bien ce texte, les odontoïdes n'ont aucun rapport avec les tentacules larvaires.

Ajoutons que KAENSCHKE a décrit de façon parfaite l'histogénèse des odontoïdes. Nous confirmons sa description sans la refaire.

Comme on le verra dans les pages suivantes, la métamorphose du vestibule buccal comprend plusieurs phénomènes que les auteurs ont passés sous silence.

Chez une *Ammocœte* encore au début des transformations (fig. 2, pl. V) toutes les parties que nous avons décrites ont fortement diminué de volume. Le vestibule buccal s'est réduit en longueur et en hauteur. La zone lisse de la lèvre antérieure s'est repliée vers l'intérieur. Ce mouvement a causé l'apparition d'un sillon (S.) qui longe les papilles. Celles-ci sont flétries. Le tentacule central est devenu un tubercule arrondi. Les papilles dorsales, latérales et ventrales n'ont presque plus de digitations. Mais elles sont encore toutes reconnaissables. Par l'allongement de la tête qui a déjà commencé, les papilles sont poussées vers l'avant de telle sorte qu'elles ne constituent plus un angle dièdre, mais sont situées dans un plan fortement oblique. Seule la papille dorsale est restée en arrière. Elle se marque comme un tout petit tubercule pointu au plafond de l'orifice vestibulaire.

L'ensemble des papilles s'est fortement incliné vers l'avant. A ce stade, donc, une coupe transversale passant par la seconde papille latérale n'intéresse plus la lèvre postérieure (fig. 6, pl. V). On y constate également l'apparition d'un sillon par suite de l'inclinaison en dedans de la lèvre antérieure. Au-dessus du sillon, la muqueuse vestibulaire est très épaisse (plus de 20 couches cellulaires). Cette masse



porte des traces de petites papilles (P. M.). La diminution de volume des lèvres a donc amené la disparition de la zone lisse. L'épaississement de la muqueuse en résulte. A ce stade, les cellules superficielles sécrètent un mucus abondant qui obstrue complètement la cavité buccale.

La papille latérale s'est modifiée. Ses digitations sont beaucoup moins nombreuses. Dans son axe, il n'y a plus de vaisseaux sanguins ni de cellules conjonctives, mais un tissu composé de cellules arrondies. L'épithélium s'est fortement épaissi.

Dans un stade suivant (fig. 3, pl. V) ces transformations sont encore plus poussées. Le bord de la lèvre est arrondi. L'épiderme est séparé de la muqueuse par un sillon net dans lequel des tubercules arrondis marquent les ébauches des barbillons. Le gros tentacule central a pris l'allure du piston lingual. Une encoche déprime sa tête en deux lobes ; les autres papilles ont encore diminué de volume. Les P. V., P. L. 1, 2, 3, P. D. L., encore reconnaissables, sont disposées dans un plan très oblique sensiblement parallèle à celui des barbillons, approximativement aux endroits où apparaîtront les odontoïdes de la Lamproie.

Une coupe transversale de ce stade (fig. 7, pl. V) passant par la P. L. 2) montre que la grande épaisseur des lèvres est causée par la coexistence des muscles larvaires et définitifs. La limite épiderme-muqueuse est marquée par un sillon. Immédiatement en dedans de lui, le derme a poussé dans la muqueuse deux prolongements qui sont les premières ébauches des barbillons. La muqueuse vestibulaire s'est encore épaissie. La grosse papille latérale s'est réduite à un tubercule épithélial plein possédant encore quelques traces de digitations. Tout ce qui reste de son axe, c'est une légère excavation remplie d'un tissu précartilagineux. On trouve la même ébauche à la base des P. L. 1 et 3. Ce sont les ébauches des trois paires de cartilages dentaires.

Dans les stades suivants la ventouse s'édifie. Comme illustration de cette période, examinons une coupe transversale

du bord de la bouche chez une larve dont la métamorphose est presque achevée. Cette coupe (fig. 8, pl. V) passe par le second cartilage dentaire et est donc comparable aux précédentes.

L'accroissement des muscles définitifs a étalé le vestibule buccal et reporté en dehors le sillon limitant la muqueuse. En dedans du sillon, se trouvent trois barbillons dont l'axe est constitué de tissu conjonctif et de vaisseaux sanguins. Par étalement et desquamation, la muqueuse vestibulaire s'est amincie. Le second odontoïde latéral s'y est différencié. En face du second cartilage dentaire, le derme a soulevé l'épithélium en un cône : « le follicule dentaire » dont les limites sont indiquées par deux replis. L'ébauche de l'odontoïde est constituée d'une couche de Malpighi surmontée d'une zone de cellules claires chargées de kératohyaline. C'est la future plaque cornée. A ce stade, l'animal est presque une Lamproie.

*Comparaison avec la Lamproie.* — Examinons la figure 9 (pl. V) (coupe transversale de la ventouse d'une Lamproie de Planer). On y retrouve les mêmes parties. Sillon périphérique, barbillons, odontoïdes, cartilage dentaire sont plus nets. Mais leurs formes rappellent complètement celles constatées dans la figure précédente.

*Résumé.* — 1) La ventouse de la Lamproie correspond uniquement à la région papillaire du vestibule buccal de l'Ammocète. La zone lisse des lèvres, presque entièrement résorbée, sert à édifier les barbillons et le replis bordant la ventouse.

2) Il y a correspondance entre les armatures buccales de la larve et de l'adulte. Les odontoïdes se forment à la place anciennement occupée par les papilles. Leur ébauche apparaît à la base de l'épithélium épaissi provenant de la résorption des tentacules. Ce fait, nous l'avons démontré à propos des grosses papilles latérales. Nous aurions pu faire la même démonstration pour les papilles dorso-latérales (P. D. L.) qui s'unissent pour donner la grosse barre bituberculeuse ou dent antérieure (D. A.) ; pour les papilles

ventrales qui forment la rape ventrale ou dent postérieure (D. P.).

Nous avons la conviction qu'il existe le même rapport entre les petites papilles et les petites plaques cornées. La preuve nous manque parce que le point de repère du cartilage dentaire fait défaut. Mais la comparaison des figures 3 et 4 (pl. V) nous paraît à ce point de vue très instructive. Dans la figure 3, les P. L. 1, 2, 3 occupent sensiblement la place des odontoïdes latéraux ; l'ensemble des papilles ventrales répond à la dent postérieure ; les petites papilles antérieures qui se trouvaient sur la concavité de la grande lèvre et les petites papilles périphériques répondent respectivement aux plaques cornées antérieures et périphériques de la ventouse. Enfin, les petites digitations portées par la grande papille centrale, peuvent être comparées aux deux dents cornées et à la rape du piston lingual. Seule la papille dorsale (P. D.) de l'Ammocète, qui disparaît très tôt, ne donnerait naissance à aucune papille.

A cette exception près, il y a, non pas transformation des papilles en odontoïdes, mais substitution des unes aux autres.

3) Ajoutons, ce dont nous n'avons pas encore parlé jusqu'à présent, que le passage vestibulaire s'allonge éncrément pendant cette métamorphose. Chez l'Ammocète, cette région est limitée par deux replis partant de la base du tentacule central. On retrouve la trace de ces replis chez la Lamproie, de sorte que la comparaison des pièces anatomiques montre immédiatement l'allongement de la région (fig. 1 à 4, pl. V).

## II. — *L'arrière-bouche*

Chez l'Ammocète, l'arrière-bouche est très large. C'est un tube à peu près cylindrique qui unit le vestibule buccal au pharynx (fig. 1, pl. V). Une crête ventrale, médiane, qui fait suite au gros tentacule central, la parcourt dans toute sa longueur. Au-delà du vélum, cette saillie se continue entre

les deux premières poches branchiales et se termine entre les sinus cornaux, au-dessus de l'extrémité antérieure de la thyroïde.

Les transformations de l'arrière-bouche sont très simples. Elles ont été correctement interprétées par KAENSCHÉ et BUJOR. Celui-ci les décrit de la manière suivante : « La cavité de l'arrière bouche de l'Ammocète se rétrécit énormément pendant le passage, à cause du grand développement des muscles et du piston lingual. Elle est réduite à un simple canal : le pharynx. »

Les sections sagittales (fig. 1 à 4, pl. V) permettent de suivre la diminution du diamètre. Elles montrent que cette diminution est accompagnée par un allongement important de l'arrière bouche.

Nous ajouterons qu'à la fin de la métamorphose, un diverticule dorsal se creuse en avant des trabécules (fig. 3 et 4, pl. V). Chez la Lamproie, ce diverticule est fortement développé. Il est situé en-dessous de l'orifice nasal externe, immédiatement en arrière du cartilage qui forme le toit de la ventouse.

### III. — *Le vélum*

Dans le cours de la métamorphose, cet organe subit une importante réduction de volume que KAENSCHÉ et BUJOR ont déjà signalée. Ce phénomène s'aperçoit dans les sections sagittales d'Ammocète en métamorphose et de Lamproie (fig. 1 à 4, pl. V). On y voit que la grande membrane vélaire de l'Ammocète diminue progressivement de volume jusqu'à devenir la petite valvule qui garnit l'ouverture de l'aqueduc de la Lamproie.

Ces phénomènes ne suffisent pas pour expliquer la transformation du vélum. Lorsque ce processus de réduction de taille est achevé, l'extrémité des deux membranes vélares prolifère (fig. 3) deux bourgeons qui s'approchent l'un de l'autre et s'unissent dans la ligne médiane. L'extrémité postérieure de l'arrière-bouche se divise ainsi en deux con-

duits superposés. Le supérieur constitue l'extrémité antérieure, très courte, de l'œsophage <sup>(1)</sup>. L'inférieur, beaucoup plus vaste, est l'entrée de l'aqueduc. Puis, sur la face antérieure de cette membrane transversale, apparaissent cinq bourgeons, d'abord deux externes, puis deux moyens, puis un central, qui s'allongent en cinq tiges pendantes dans la cavité.

Ces modifications expliquent comment, chez la Lamproie, l'arrière-bouche se continue dans deux tubes superposés: l'œsophage et l'aqueduc. L'orifice de celui-ci est garni d'une petite valvule, reste du vélum. La membrane qui sépare œsophage et aqueduc porte cinq tentacules digitiformes. Cet appareil filtrant s'incline vers l'avant et obstrue l'ouverture de l'aqueduc.

### Le squelette

#### I. — *Le neurocrâne* <sup>(2)</sup>

Chez l'Ammocète, sa composition est très simple et fort bien connue. Le crâne, porté par l'extrémité antérieure de la notochorde, est constitué d'un rudiment de capsule crânienne — les *parachordaux*, les *trabécules*, complétés par la *gaine fibreuse du cerveau* — et de capsules sensorielles — les *capsules auditives*, rattachées aux parachordaux, et la *capsule nasale*, impaire et indépendante, située en avant des trabécules.

Pendant la métamorphose, ce neurocrâne persiste intégralement et se complète par apposition. C'est ce qu'ont décrit déjà KAENSCHKE et BUJOR. Mais, ainsi que le montre la reconstitution d'un crâne d'Ammocète au début des transformations, les portions nouvelles n'apparaissent pas simultanément.

---

<sup>(1)</sup> On sait que la plus grande partie de ce tube est formée aux dépens de la gouttière épipharyngienne (F. KRAENTZEL, 1933).

<sup>(2)</sup> Suivant la coutume des traités d'anatomie comparée, nous diviserons l'étude du crâne en deux sections relatives au neurocrâne et au splanchnocrâne.

Ce crâne (fig. 8) ne diffère pas énormément de celui de la larve. Le long de la notochorde, les parachordaux sont unis en arrière à la barre branchiale supérieure. Sur les côtés, une plaque cartilagineuse complète les unit aux capsules auditives (C. A.). Sur la face supérieure de cette plaque, deux petites fossettes sont destinées à loger les ganglions des nerfs VII, IX et X. L'ouverture de la capsule de l'oreille a été très légèrement rétrécie par l'apposition de nouveau cartilage.

Vers l'avant, les parachordaux sont prolongés par les trabécules (T.) qui délimitent un espace intertrabéculaire moins vaste que chez l'Ammocète : le développement de l'œil refoule les trabécules vers la ligne médiane. Dans la région antérieure, est apparue une plaque intertrabéculaire. En arrière de celle-ci, les trabécules portent une apophyse oblique en haut et en dehors : c'est le bord antérieur des parois latérales de la boîte crânienne.

Au-dessus de la barre d'union des trabécules, se trouve la capsule nasale (C. N.) : une sphère portant une large échancrure en avant et une ouverture postérieure triangulaire. Le bord de cette ouverture postérieure est marqué d'une apophyse percée d'un trou arrondi.

A ce stade, par conséquent, le neurocrâne ne diffère guère de celui de l'Ammocète. Il reste dans cet état pendant la plus grande partie de la métamorphose.

Les nouveaux cartilages se sont différenciés au contact des anciens, sans qu'il y ait pour cela de prolifération. C'est le périchondre et le tissu fibreux de l'enveloppe du cerveau qui se transforment. Pendant toute la métamorphose, le cartilage nouveau est nettement séparé des pièces larvaires. Leur limite est d'autant plus évidente qu'ils se colorent de façon très différente.

A la fin des transformations, le neurocrâne que nous avons décrit se complète et devient celui de l'adulte.

Chez une Lamproie, la notochorde est complètement gainée de cartilage de sorte que les parachordaux et la base des capsules auditives ne forment plus qu'une plaque. Sur



toute leur longueur, les trabécules portent les *parois latérales du crâne*, réunies dorsalement en un *tegmen cranii*. En arrière, ces parois s'appuient sur les capsules auditives. Elles sont fortement échancrées en avant et percées de deux orifices pour les nerfs II et V.

L'espace pituitaire est presque entièrement comblé par une plaque intertrabéculaire, trouée en deux endroits par les carotides. La capsule nasale est sphérique. Elle est coupée, en avant, d'une fente verticale pour les tubes nasaux antérieurs et postérieurs et porte en arrière deux orifices, pour les nerfs olfactifs. Sous ces orifices un petit tubercule mousse recouvre les lobes glandulaires annexés à l'organe nasal.

*Résumé.* — Le neurocrâne se modifie relativement peu. Il se complète par apposition, cependant que sa largeur est diminuée à la suite du développement de l'œil. Les nouvelles pièces squelettiques se forment dans le périchondre.

La simplicité des phénomènes observés dans le neurocrâne contraste violemment avec l'énorme remaniement subi par le splanchnocrâne qui, comme nous allons le voir, est entièrement remanié par la métamorphose.

## II. — *Le splanchnocrâne*

Chez l'Ammocète, cette portion du squelette ne comprend qu'une seule pièce cartilagineuse : une très petite apophyse transversale insérée sur les parachordaux, immédiatement en avant des capsules auditives. Elle est légèrement inclinée vers le bas et le dehors et ne débord pas la capsule de l'oreille. On l'a nommée successivement « quadratum » (FÜRBRINGER), « ptérigoïde » (PARKER), « ébauche de l'arc mandibulaire » (SEWERTZOFF). Elle sert d'attache à d'important muscles vélaire. Comme, d'autre part, elle s'agrandit fortement pendant la métamorphose, nous proposons de l'appeler : *barre vélaire primitive* <sup>(1)</sup>.

---

<sup>(1)</sup> Nous avons ici un exemple de la confusion apportée par les nomenclatures successives, basées sur l'anatomie comparée, pro-

En dehors de cette pièce, le splanchnocrâne est composé de formations membraneuses autrement importantes. Autour de la cavité buccale existe un système assez complexe de lames chargées de maintenir la forme des organes.

Ces membranes sont constituées d'un tissu assez spécial, décrit successivement comme du « Schleimknorpel » (SCHNEIDER), un tissu conjonctif rempli de fibres élastiques (BUJOR), une variété de « basophiles Gallertgewebe » (TRETJAKOFF). Dans les préparations ordinaires (Bouin suivi d'hématoxyline-éosine, par ex.), ce tissu paraît formé d'une substance fondamentale abondante et tout-à-fait homogène, où circulent de grosses fibres onduleuses. Les noyaux sont arrondis, de petite taille, peu nombreux et disséminés. Dans ce tissu, le Heidenhain fait apparaître de fines fibrilles anastomosées. D'autre part, après fixation au Helly suivie de post-chromisation — ce qui conserve particulièrement bien le protoplasme — on peut mettre en évidence un réseau protoplasmique dans la substance fondamentale, par la triple coloration, par ex. Ce réseau répond aux grosses fibres des préparations ordinaires. L'orcéine y révèle des fibrilles élastiques anastomosées.

Ces aspects très différents suivant les préparations et les colorations expliquent les noms proposés par les auteurs (1). En réalité, nous nous trouvons en présence d'une variété très spéciale de tissu élastique. Dans une substance fondamentale homogène très colorable, des élastoblastes, parcourus par des fibrilles élastiques, sont disposés en réseau.

Ces membranes squelettiques doivent être considérées

---

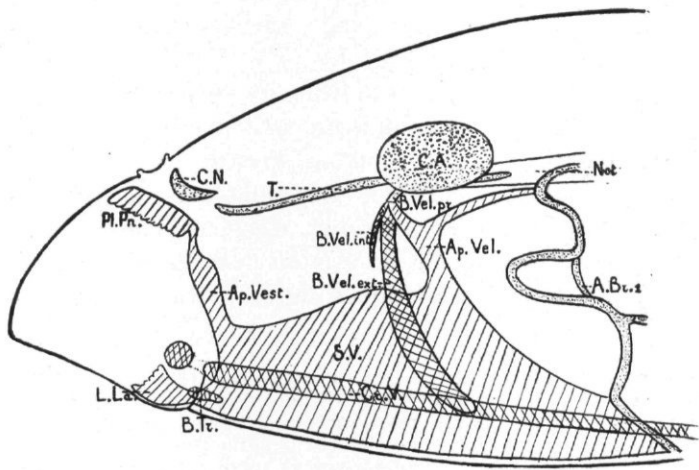
posées pour les différentes pièces du squelette. Pour désigner les parties du splanchnocrâne de signification encore douteuse, il nous semble préférable d'employer des termes uniquement topographiques. Nous emploierons presque complètement la nomenclature de TRETJAKOFF. Quand nous devrons la modifier, nous indiquerons, entre parenthèses, le terme employé par cet auteur.

(1) Le nom de « Schleimknorpel » proposé par SCHNEIDER ne convient absolument pas et doit donc être rejeté. Celui de « Gallertgewebe » est habituellement réservé à la mésogée des méduses, tissu beaucoup moins différencié. Il y a cependant une véritable ressemblance entre les deux espèces de tissus.

comme antagonistes des muscles. Leur élasticité ramène les organes à leur position primitive, après les contractions musculaires.

Ces structures ont été décrites principalement par SEWERTZOFF et TRETJAKOFF. Comme nous ne nous accordons pas entièrement avec ces auteurs sur leur disposition, ni surtout sur leur signification, nous les décrirons avec un peu de détail (Cf. fig. 2).

La partie la plus importante de ce squelette est une *sangle ventrale* (S. V.) (plaque prébranchiale de S. et T.), située immédiatement sous la peau, entre les myomères droits et gauches. Elle s'étend d'avant en arrière depuis l'orifice vestibulaire jusqu'au premier arc branchial. De forme générale pentagonale, elle possède un bord antérieur situé dans la lèvre postérieure, deux bords antéro-supérieurs marqués de trois saillies successives et deux bords postérieurs qui longent l'insertion du vélum et s'attachent en bas à l'arc branchial.



(L. Delloye del.)

FIG. 2. — Schéma du squelette de l'Ammocète  
(Le cartilage est indiqué en pointillé, les [membranes élastiques sont hachurées)

Les bords antéro-supérieurs et postérieurs s'unissent en un angle dorsal situé sous la capsule auditive. Cet angle est prolongé par une pointe bífide — ou *apophyse vélaire* (arc hyoïdien de S. et T.) — dont l'une des extrémités s'attache à la barre vélaire primitive et l'autre au premier arc branchial. Par conséquent, un anneau squelettique complet, cartilagineux et élastique, entoure le vélum.

Les trois saillies du bord antéro-supérieur sont : a) Une toute petite saillie arrondie située immédiatement devant l'apophyse vélaire. Nous ne la citerions pas si S. et T. ne l'avaient considérée comme répondant à l'arc mandibulaire. b) Une *apophyse vestibulaire* (ap. vest.) (arc prémandibulaire de S. et T.) bordant l'orifice vestibulaire. Un fin prolongement l'unit à une *plaque prénasale* (Pl. Pn.) médiane et dorsale. Cette union, observée par S. est niée par T., nous la retrouvons dans nos préparations. Il y a donc également un anneau élastique complet autour de l'orifice vestibulaire. c) Un lobe labial (L. La.) développé dans la lèvre antérieure.

Le bord antérieur de la sangle est doublé par une *bande transversale* (B. Tr.) située dans la lèvre postérieure immédiatement sous la muqueuse buccale.

La *crête ventrale* (Cr. V.) de l'arrière-bouche est soutenue par un axe étroit (plaque médiane de S. et T.). Son extrémité antérieure est reliée par deux prolongements latéraux à la grande sangle ventrale ainsi qu'à la bande transversale. L'axe du grand tentacule central est occupé par un noyau de tissu conjonctif dense.

Enfin, le vélum est également soutenu par des formations élastiques. Les extrémités des barres vélaire primitives sont réunies par une courte bande transversale. S'en détachent, de plus, deux paires de bandes. Dans la crête séparant les portions internes et externes des membranes vélaire, se place une *bande vélaire interne* (b. vel. int.) très courte, dirigée en bas et en avant. Une *bande vélaire externe* (b. vel. ext.) plus longue suit l'insertion du vélum sur la paroi. Elle n'est séparée de la grande sangle ventrale que par un sinus.

Dans la littérature zoologique, on ne trouve que des ren-

seignements incomplets et contradictoires sur la métamorphose du squelette.

PARKER a décrit deux squelettes de *Petromyzon marinus* qu'il considère comme des stades de métamorphose. Le premier (dit *nearly-metamorphosed*) appartient en réalité à une Ammocète de grande taille <sup>(1)</sup> Le second crâne (individu *newly metamorphosed*) est à peu près identique à celui d'une Lamproie.

KAENSCHÉ nous apprend que le tissu élastique du squelette membraneux se différencie, perd sa substance fondamentale et ses fibres. Les cellules de ce tissu remanié se multiplient et se transforment en cartilage.

Suivant BUJOR, « les nouvelles pièces squelettaires qui s'ajoutent au crâne, prennent naissance et se développent dans le tissu embryonnaire, qui apparaît à cette époque à la place du tissu conjonctif très répandu chez l'*Ammocetes* autour des poutres latérales et que SCHNEIDER appelle improprement cartilage muqueux ».

Par contre, TRETJAKOFF affirme : « dass bei der Entwicklung der knorpeligen Skelettteile im Kopfgebiet keine directe Umwandlung des Schleimknorpels in den Hyalinknorpel statt hat. Die Blastemanlage des Knorpelteils erscheint als eine selbständige Anlage, obwohl sie an entsprechenden Stellen dicht neben den Schleimknorpeln auftritt ».

Le degré de participation du squelette larvaire à la formation du splanchnocrâne définitif se constate aisément par l'examen de coupes sagittales de stades de métamorphose (fig. 3 à 7).

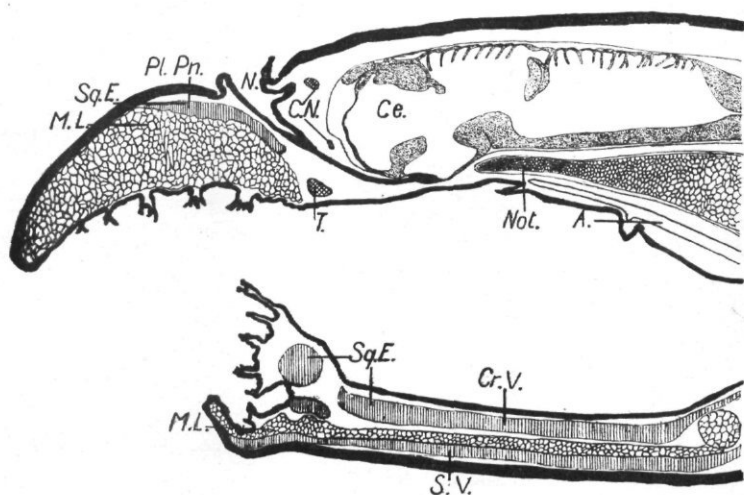
Le splanchnocrâne y est représenté :

1) Par la sangle ventrale élastique (S. V.) (fig. 3). Dès le stade suivant, elle n'est plus représentée. A sa place, se trouve un tissu conjonctif ordinaire d'épaisseur beaucoup

---

<sup>(1)</sup> Cette figure a été reprise dans le Bronn's Klassen comme représentant le crâne d'un *Petromyzon marinus* récemment (neulich) métamorphosé. Il y a eu confusion avec une autre figure de PARKER, se trouvant sur la même page.

plus forte. La membrane élastique s'est différenciée. Elle disparaît par creusement de sinus.



(H. Damas del.)

FIG. 3. — Section sagittale schématisée d'une Ammocète (15 ×)

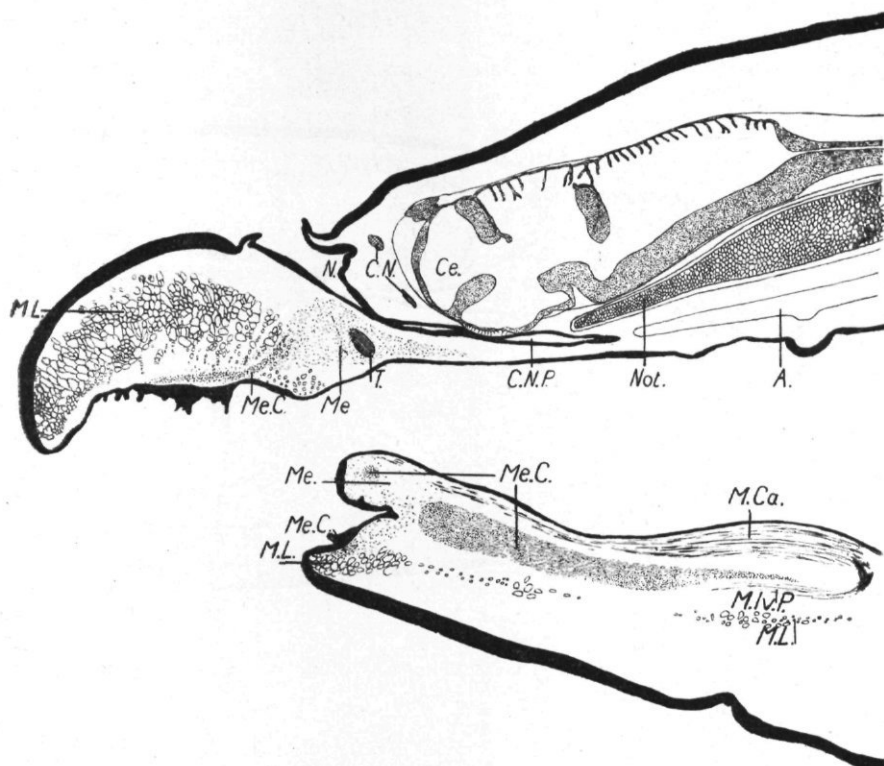
2) Par l'axe élastique de la crête ventrale de l'arrière-bouche (Cr. V.) (fig. 3). Dès le début de la métamorphose, il est transformé en tissu précartilagineux et constitue l'ébauche du cartilage de la langue (C. A., C. L.).

3) Par la bande transversale de tissu élastique occupant la lèvre postérieure (B. Tr.) (fig. 3). Il s'y différencie une pièce cartilagineuse : la copule (C.).

4) Par plaque pré nasale élastique : elle est poussée vers l'avant par l'accroissement des tissus voisins. Dès le stade représenté par la figure 4, elle est devenue un tissu conjonctif ordinaire. A la fin des transformations, elle est envahie par les vaisseaux et creusée de sinus.

5) Dès le début de la métamorphose, le tissu conjonctif prétrabéculaire se développe fortement, envahit la lèvre antérieure, repousse en avant la masse des muscles, s'insinue même dans ces muscles et entre eux et la muqueuse (fig. 5





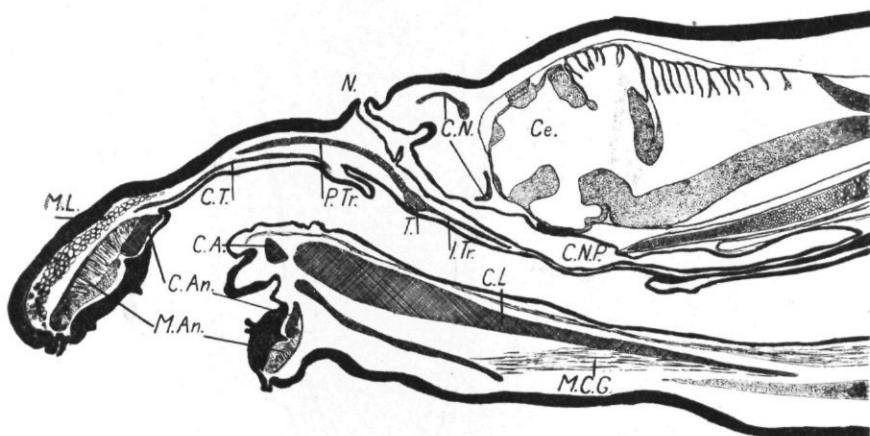
(H. Damas del.)

FIG. 4

Section sagittale schématisée d'une Ammocœte  
au début de la métamorphose (15 ×)

à 7). Dans ce tissu de néoformation apparaissent, outre des muscles, trois pièces cartilagineuses. Une ébauche fortement arquée s'appuie sur les trabécules : la plaque prétrabéculaire (P. Tr.). En avant de celle-ci et un peu plus ventralement, une étroite zone cartilagineuse est l'ébauche d'une pièce qui formera le toit de la ventouse (C. T.). Un peu plus en avant encore se trouve la section d'un cartilage qui entoure le suçoir (cartilage annulaire, C. An.). La section





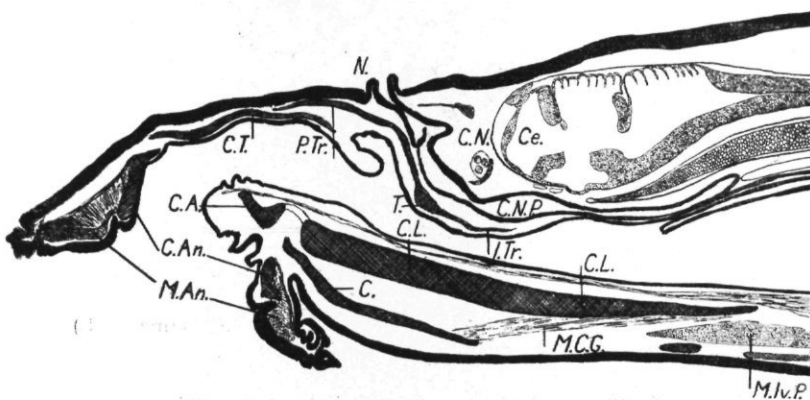
(H. Damas del.)

FIG. 6

Section sagittale schématisée d'une Ammocète  
à la fin de la métamorphose (15 ×)

transversale de cette pièce est située entre la muqueuse de la lèvre postérieure et les muscles larvaires.

Grâce à cet examen rapide de stades de métamorphose, nous pouvons affirmer que le splanchnocrâne cartilagineux



(H. Damas del.)

FIG. 7

Section sagittale schématisée d'une Lamproie de Planer (10 ×)

procède de deux origines : certaines pièces proviennent de la transformation du squelette membraneux, d'autres d'un tissu de néoformation. Nous avons donc à étudier successivement la dédifférenciation des membranes élastiques et les phénomènes de chondrification.

A. *Dédifférenciation des membranes.* — Dès le début de la métamorphose, on observe, à la place du tissu élastique si particulier qui les composaient, une structure très voisine du tissu conjonctif ordinaire.

La substance fondamentale y est devenue moins abondante et moins colorable. Les élastoblastes sont transformés en cellules conjonctives ordinaires. Leur protoplasme ne tranche plus par sa forte colorabilité, comme chez l'Ammocète, sur la substance fondamentale. Les fibrilles élastiques ont disparu. Elles sont remplacées par des fibres minces, sinueuses, tout à fait semblables aux fibres conjonctives ordinaires. Toutes ces modifications se font très rapidement : on les trouve achevées chez les Ammocètes présentant le moindre symptôme de transformation. Elles doivent donc s'effectuer très brutalement et nous ne pouvons que décrire les résultats de cette première altération.

En même temps, les cellules se sont multipliées abondamment ; rares chez l'Ammocète, elles deviennent très nombreuses dans les stades de métamorphose.

Ces phénomènes s'accompagnent d'une augmentation du volume du tissu. Seule, une faible portion de la couche ainsi constituée se transformera en cartilage. Nous décrirons plus loin ce processus. La plus grande partie est enlevée, à la fin des transformations, par le creusement des sinus sanguins.

Pour cela, les capillaires envahissent le tissu (fig. 14, pl. VI). Ils semblent dissoudre la substance fondamentale qui se désorganise à leur contact. Les vaisseaux deviennent de plus en plus vastes et nombreux. Ils confluent finalement, créant, par leur union, les sinus sanguins.

Leur action histolytique doit être aidée par les leucocytes. En effet, on trouve dans le tissu conjonctif destiné à être enlevé et uniquement dans celui-ci, de nombreux globules

blancs (fig. 16, pl. VI). Malheureusement, leur faible taille nous a empêché de faire à ce sujet des observations précises.

B. *Chondrification du squelette*. — Certaines pièces cartilagineuses apparaissent dans le squelette membraneux différencié, redevenu semblable au tissu conjonctif, d'autres, dans le tissu conjonctif ordinaire. Les phénomènes de chondrification sont les mêmes dans les deux cas.

Les cellules en forte multiplication se ramassent sur elles-mêmes et leur noyau devient peu à peu globuleux. Les fibres conjonctives sont en désordre. Elles s'estompent de plus en plus, jusqu'à devenir tout à fait invisibles. Le tissu prend ainsi rapidement l'aspect d'un mésenchyme tout à fait embryonnaire.

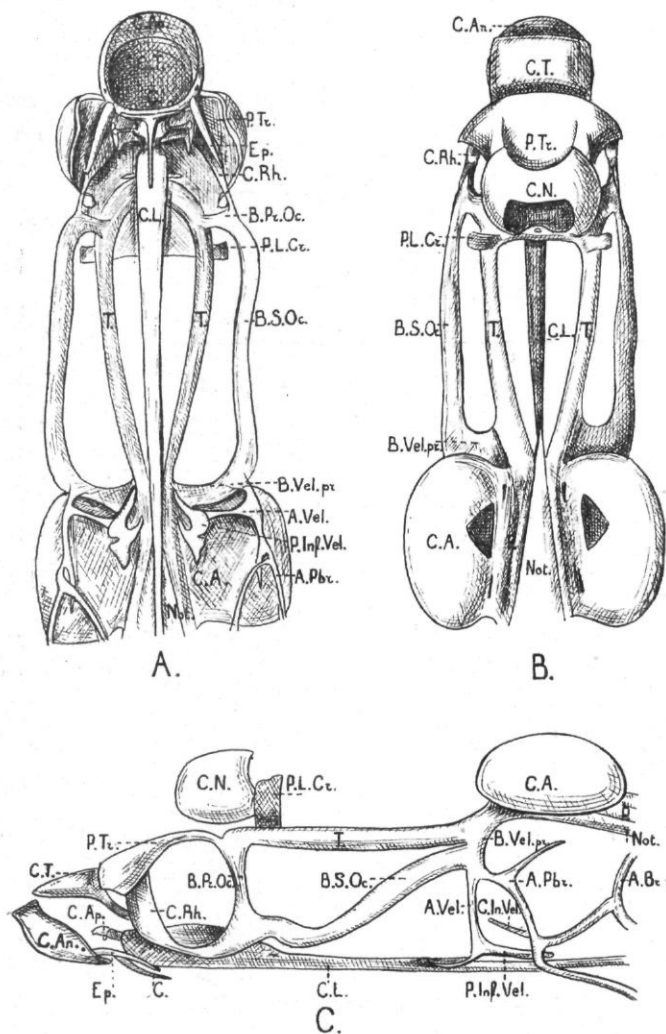
Cette première phase est suivie d'un accroissement du volume du noyau (fig. 10, pl. VI). Comme les cellules augmentent en nombre et en taille, il en résulte une sorte de condensation du mésenchyme.

Les cellules de ce précartilage s'arrondissent. Leur membrane s'affirme. Le noyau se vacuolise et sa colorabilité devient plus forte. Les ébauches squelettiques sont alors formées de chondroblastes typiques, que l'épaississement de leur membrane transforme en cellules cartilagineuses ordinaires (fig. 11, pl. VI).

L'ébauche a immédiatement la forme du cartilage définitif. Le mésenchyme qui l'entoure, devient le périchondre. Pour cela, les cellules s'allongent et se disposent en files autour de l'ébauche (fig. 11, pl. VI).

C. *Description du splanchnocrâne d'une Ammocète en métamorphose*. — La destruction des membranes élastiques et la formation du cartilage, s'accomplissent à des stades précoces de la métamorphose. Dès que la bouche a pris une forme arrondie, le splanchnocrâne définitif est substitué au squelette larvaire. Une reconstitution, par la méthode de Born, du squelette d'une Ammocète arrivée à ce stade permet de le constater (fig. 8). Nous la décrirons, en signalant, à propos de chaque pièce, le tissu dont elle dérive. Cette comparaison entre les membranes squelettiques de la larve

et les pièces cartilagineuses du splanchnocrâne de l'adulte est importante, car elle seule permettra, plus tard, d'envisager la signification, au point de vue de l'anatomie comparée, des diverses structures.



(L. Delloye del.)

FIG. 8

Reconstitution du squelette d'une Ammocète en métamorphose.  
(A = vue ventrale, B = vue dorsale, C = vue latérale) (20 ×)



Ce splanchnocrâne est relié au neurocrâne en deux endroits : aux deux extrémités des trabécules. En arrière, cette union se fait par l'intermédiaire de la *barre velaire primitive* du squelette larvaire (B. Vel. pr.). Celle-ci est prolongée vers le bas par un arc qui s'est formé dans la sangle ventrale, le long de l'insertion du vélum, l'*arc vélaire définitif* (A. Vel.) (cart. styloïde de T.). Cet arc est terminé par une plaque triangulaire, apparue dans le tissu conjonctif sous le vélum : cette *plaque infravélaire* (P. Inf. Vel.) (cart. cornual de T.) se prolonge en avant par deux pointes très inégales.

A l'arc vélaire s'attache, en arrière, un arc qui sert d'union entre le splanchnocrâne et le squelette branchial. Cet *arc prébranchial* (A. Pbr.) (hyoïde de T.) se termine en haut, au milieu des muscles par une pointe aiguë. En bas, il est uni dans la ligne médiane à son semblable du côté opposé et à l'extrémité inférieure du premier arc branchial. Il s'est formé dans l'apophyse vélaire postérieure et le long du bord postérieur de la sangle élastique ventrale. Cet arc est encore attaché au premier arc branchial, à mi-hauteur, par une barre horizontale, qui est une néo-formation.

Une barre épaisse quitte l'arc vélaire vers le bas et vers l'avant. Cette *barre suboculaire* (B. S. Oc.) s'est ébauchée dans le tissu conjonctif de néoformation. Elle s'attache en avant, à l'extrémité inférieure d'une tige verticale ou *barre préoculaire* (B. P. Oc.) qui s'unit, d'autre part, à l'angle inférieur des trabécules formant ainsi une fenêtre suboculaire.

L'angle inférieur de la barre préoculaire est prolongé vers l'avant par une tige mince qui aboutit à l'angle postérieur et inférieur d'une plaque rectangulaire verticale : le *cartilage rhomboïde* (C. Rh.). Celui-ci est une néoformation.

En avant des trabécules, séparée d'eux en partie par un orifice transversal, s'étend une plaque en forme de dôme, à bord antérieur circulaire et dont la face supérieure est marquée de deux crêtes. Cette *plaque prétrabéculaire* (P. Tr.) (portion des trabécules de T.) s'est formée dans le tissu conjonctif. Elle est totalement indépendante de la plaque pré-nasale de la larve.

Légèrement recouverte par la plaque prétrabéculaire, est une plaque concave vers le bas, terminée en arrière par deux pointes très obliques. Cette plaque, située au-dessus de la ventouse, est le *cartilage du toit* (C. T.). Elle recouvre un *cartilage annulaire* (C. An.) situé dans le sucoir. Cet anneau s'articule par ses angles postérieurs avec deux tiges dirigées en dehors, en bas et en arrière : les *épines* (Ep.). Cartilage du toit, cartilage annulaire, et épines proviennent du tissu conjonctif de néoformation.

Une pièce cartilagineuse en T, la *copule* (C.) se trouve derrière l'anneau. La barre transversale du T est antérieure. Elle est située au-dessus du bord postérieur du cartilage annulaire et provient de la bande élastique transversale de la lèvre postérieure de l'Ammocète. La barre longitudinale a poussé de l'avant vers l'arrière dans le tissu conjonctif.

Le cartilage de la langue est bien formé. Il se prolonge jusqu'au milieu de la seconde poche branchiale, comme chez l'adulte, beaucoup plus loin que le dessin, par conséquent. Il se compose d'une tige (*cartilage lingual*, C. L.) et d'une tête globuleuse (*cartilage apical*, C. A.) réunies par une zone étroite de précartilage. La tête porte deux tubercules antérieurs qui dépassent le cartilage annulaire, et deux tigelles latérales terminées par deux tubercules arrondis. La tige du cartilage lingual provient de l'axe de la saillie ventrale de l'arrière-bouche. Le cartilage apical et ses deux tubercules latéraux proviennent du tissu conjonctif qui soutenait le tentacule central.

Enfin, le squelette est complété par une paire de baguettes parallèles, le début des *cartilages intravélaires* (C. In. Vél.). Ces baguettes, inclinées en arrière et en bas, sont situées en dedans de l'arc prébranchial. Elles se sont formées dans la bande élastique vélaire externe.

D. *Comparaison avec la Lamproie adulte.* — Ce squelette en cours d'édification se caractérise par sa brièveté. Les trabécules forment plus de la moitié de la longueur totale du crâne. Les pièces sont bien individualisées et leur forme rappelle assez celle des pièces définitives.

Mais, chez une Lamproie, le squelette est beaucoup plus long. Les trabécules n'en forment plus qu'environ la cinquième partie. La portion prétrabéculaire s'est fortement allongée. Cet accroissement se fait durant la métamorphose, après que toutes les pièces se sont individualisées.

Signalons encore que les tubercules latéraux portés par le cartilage apical chez l'Ammocète en métamorphose, deviennent indépendants chez la Lamproie. Ils forment les *cartilages latéraux* (C. Lat.).

Les deux pointes de la plaque infravélaire s'allongent. La pointe interne, rudimentaire à son apparition, devient très longue chez la Lamproie, où elle constitue un guide pour les mouvements du piston lingual.

Le cartilage intravélaire est complété chez l'adulte. Il devient un V ouvert vers l'arrière. La branche médiane, antérieure, porte cinq pointes soutenant les tentacules filtrants. Aux extrémités des deux branches postérieures existe une petite apophyse dirigée vers l'avant, qui s'appuie sur le cartilage infravélaire.

Enfin, dans la muqueuse buccale, au-dessous du cartilage annulaire, on trouve 3 paires de *cartilages dentaires*. Ils se sont différenciés dans le tissu conjonctif sous-muqueux.

*Résumé.* — 1) Le squelette viscéral est complètement remanié pendant la métamorphose. Les membranes élastiques sont détruites et remplacées par des pièces cartilagineuses. Ce sont les capillaires et les leucocytes qui dissolvent le tissu élastique.

2) Le splanchnocrâne de la Lamproie provient en partie de la transformation du squelette membraneux de l'Ammocète, après remaniement de celui-ci, et en partie du tissu conjonctif ordinaire après prolifération.

3) Les homologues établies par SEWERTZOFF entre les arcs mandibulaire et hyoïde des Gnathostomes et les arcs vélaire et prébranchial de la Lamproie, d'une part, l'apophyse vélaire et la saillie la plus postérieure de la sangle ventrale élastique de l'Ammocète, d'autre part, ne peuvent être soutenues, au moins en ce qui concerne la larve. Car les

deux arcs vélaire et prébranchial de la Lamproie se forment dans la seule apophyse vélaire du splanchnocrâne membraneux larvaire.

4) TRETJAKOFF nie la transformation du squelette larvaire en cartilage, en se basant sur le fait que les nouveaux cartilages sont toujours séparés des anciens par une zone nette de cellules nombreuses, très différentes du tissu élastique. Cependant certaines pièces du squelette définitif se forment à l'intérieur du squelette membraneux. La couche de cellules nombreuses décrite par TRETJAKOFF provient d'une première transformation du tissu élastique.

5) Quelle que soit l'origine des cartilages nouveaux, les phénomènes de chondrifications sont les mêmes. Ils débutent par la transformation du tissu en un mésenchyme d'allure tout à fait embryonnaire. Puis, la multiplication des cellules condense ce mésenchyme. Vient ensuite une phase d'accroissement qui transforme ces cellules en cartilage.

6) La comparaison du squelette de la Lamproie adulte avec la reconstitution que nous avons faite de celui d'un stade précoce de la métamorphose, montre que le crâne est immédiatement formé dans toutes ses parties. A ce moment, il diffère principalement de celui de l'adulte par ses proportions.

### Système musculaire

#### I. — *Musculature pariétale* <sup>(1)</sup>

Dans la région antérieure du corps, la métamérisation de l'Ammocète est très anormale : les myomères épitrémiques sont beaucoup plus nombreux que les myomères hypotrémiques (SCHNEIDER).

Les premiers segments épitrémiques sont fendus horizontalement à mi-hauteur. Leur portion dorsale dépasse

---

<sup>(1)</sup> Nous étudierons successivement les musculatures pariétales et viscérales. Il existe une troisième catégorie de muscles : les muscles de l'œil. Il nous paraît qu'on ne peut séparer leur étude de celle de cet organe et nous ne nous en préoccupons pas dans ce chapitre.

l'œil et se termine à côté de la capsule nasale en s'attachant au derme. Le restant, ou portion latérale, du premier segment s'avance en-dessous de l'œil jusqu'à la commissure des lèvres <sup>(1)</sup>. Déjà par transparence, à travers la peau, on peut remarquer ce grand muscle rectangulaire. Son bord postérieur s'appuie sur l'extrémité du premier myomère hypotrématique. Quelques unes de ses fibres les plus supérieures s'insèrent sur la capsule de l'oreille. Les autres se terminent dans le derme.

Les myomères hypotrématiques ne dépassent guère la région branchiale. Ils s'attachent au bord postérieur de la sangle ventrale élastique et à son apophyse vélaire.

La littérature zoologique n'apprend rien sur la métamorphose de ces muscles. SCHNEIDER et TRETJAKOFF ont émis l'hypothèse que la portion latérale des myomères épitrématiques devient le muscle suboculaire de la Lamproie (voir plus loin). Cette supposition est tout à fait erronée.

La métamorphose ne modifie guère les myomères hypotrématiques. A cause de l'allongement de la tête, leur portion antérieure s'étire légèrement. Leur insertion antérieure change : à la fin des transformations, ce muscle s'insère sur le périchondre du cartilage prétrabéculaire (*muscle suboculaire* de la Lamproie) <sup>(2)</sup>.

En grandissant, l'œil divise en deux la moitié latérale des myomères épitrématiques. Les fibres les plus supérieures, celles qui s'insèrent sur la capsule de l'orbite, s'isolent (*muscle cornéal*). Le reste de la portion latérale est refoulé dans la profondeur et ces fibres s'attachent aux gaines des muscles viscéraux (*muscle prébranchial*).

---

<sup>(1)</sup> TRETJAKOFF a donné à la portion dorsale des myomères épitrématiques le nom de muscle supraoculaire, et à la portion latérale, celui de muscle suboculaire. Ces termes sont repris de l'anatomie de la Lamproie. L'étude de la métamorphose montre que si le muscle supraoculaire de l'Ammocète devient bien celui de l'adulte, il n'en est pas de même du muscle suboculaire. Nous préférons, pour cette raison, employer les termes de portions dorsale et latérale des myomères hypotrématiques.

<sup>(2)</sup> Les noms des muscles somatiques de la Lamproie sont empruntés à la description très soignée de TRETJAKOFF.

Par contre, les myomères hypotrématisques se développent très fort. Les muscles progressent vers l'avant et dépassent largement l'œil.

Il existe, chez l'Ammocète, en avant du premier muscle ventral, une ébauche qui jusqu'ici est restée inaperçue. Le long du bord antérieur du premier myomère hypotrématisque, en un point très ventral, nous avons pu trouver un petit amas de cellules particulières (fig. 12, pl. VI). Dans nos préparations cette ébauche se remarque dans 5 coupes successives (à 7,5 microns). Ces cellules sont petites, allongées. Leur noyau est relativement volumineux. Il occupe à peu près toute la cellule, est très colorable et possède un gros nucléole.

Dès le début de la métamorphose, cette ébauche est remplacée par un cordon plein, situé dans le tissu conjonctif, à peu de distance de l'épiderme et parallèlement à lui (fig. 13, pl. VI). Ces cellules sont identiques à celles de l'ébauche primitive.

Quand ce cordon a atteint une certaine longueur, il se transforme en muscle. Cette différenciation est illustrée par les figures 14 à 16 (pl. VI). Les deux premières représentent, à deux grossissements différents, une coupe frontale d'Ammocète au début de la métamorphose. La troisième est le croquis d'une coupe transversale de l'extrémité antérieure d'une ébauche au même stade.

Dans la figure 14, les myomères hypotrématisques sont précédés par un muscle déjà segmenté. Dans les segments postérieurs, des fibres musculaires à direction antéro-postérieure sont déjà différenciées. Entre les segments existe un tractus cellulaire non spécialisé ; les segments sont d'autant plus petits qu'ils sont plus antérieurs.

Le muscle est terminé (fig. 15) par des cellules semblables à celles de l'ébauche initiale. Dans ce massif sont creusées deux cavités. Du côté interne de ces cavités, — côté droit du dessin — les cellules sont allongées.

Le segment suivant (segment 3) est déjà plus évolué. De dehors en dedans, on observe une couche de cellules ordi-



naïres, séparées d'une zone épaisse de cellules allongées, véritables myoblastes, par une limite nette. Une couche de cellules indifférentes sépare ce segment des voisins. Les autres segments (segments 4, 5, etc.) sont beaucoup plus longs. Les myoblastes ont toute leur longueur. La couche qui borde les myoblastes du côté externe est très étroite et comme laminée.

En coupe transversale, (fig. 16), l'ébauche est composée d'une couche externe de cellules indifférentes bordant une zone interne de cellules étroites ayant toute la hauteur de l'ébauche. Ce sont les sections des myoblastes qui ont donc non seulement la longueur, mais aussi la hauteur des segments.

La signification de ces images est évidente. L'ébauche, d'abord unique, se divise en un certain nombre d'éléments qui équivalent à autant de myomères. Dans ces myomères se creuse une cavité, véritable myocœle. Nous en voyons se former deux à l'extrémité antérieure du muscle. Les cellules de la paroi interne du myocœle deviennent des myoblastes, tandis que les parois externes constituent le feuillet pariétal du myomère. Les deux parois antérieure et postérieure donnent les myoseptes. On constate le fait dans trois segments de la même figure.

A partir de ce moment, la transformation en fibres musculaires se fera très rapidement. Les myoblastes s'allongent et leur allongement lamine le feuillet pariétal. Le phénomène s'aperçoit dans les segments 4, 5 et suivants (fig. 14, pl. VI). La longueur et la hauteur de ces cellules nous montrent qu'elles se transforment en cassettes musculaires. Des myofibrilles y apparaissent. Visibles d'abord uniquement dans le pourtour des fibres, elles finissent par envahir la cellule tout entière.

De cette manière, il se forme 10 à 13 myomères de taille inégale. Les uns ont toute la hauteur de l'espace suboculaire, d'autres seulement la moitié. Dans la région postérieure, il en existe même toujours un ou deux très petits. Les grands myomères sont pliés en angle obtus ouvert vers l'avant.

Ces segments nouveaux constituent une lame musculaire,



triangulaire : le muscle suboculaire. En arrière, ils sont en contact avec le bord antérieur des myomères hypotrématisques. En avant, cette lame se rétrécit. Elle est prolongée par un tendon fusionné avec celui de l'anuloglosse et inséré sur le bord supérieur du cartilage annulaire.

*Résumé.* — Tandis que les myomères épitrématisques ne se modifient guère, les muscles hypotrématisques s'accroissent très fort. Une petite ébauche, restée indifférenciée chez la Lamproie, se développe en un cordon plein qui se divise ensuite en segments et devient le muscle suboculaire. Celui-ci se forme suivant le processus de différenciation des myomères. Mais, chose extraordinaire, il se développe d'arrière en avant, en sens inverse donc du sens normal.

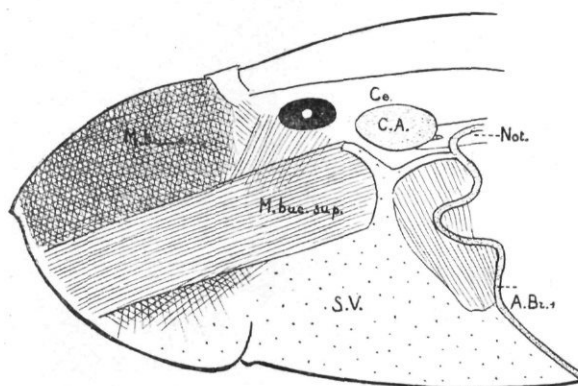
## II. — *Muscles viscéraux*

SCHNEIDER et TRETJAKOFF ont décrit de façon très différente leur disposition chez l'Ammocète. Tandis que SCHNEIDER y voit des fibres musculaires isolées, parfois disposées en réseau, le plus souvent entrecroisées, TRETJAKOFF y trouve de véritables muscles, à limites peu nettes, il l'accorde.

Dans une dissection, on peut séparer des masses musculaires, sans qu'il soit possible de les isoler complètement. Pour la description, il est cependant commode de les considérer comme des muscles. Mais nous ne nous accordons pas avec TRETJAKOFF sur la disposition et la fonction de ces muscles. Nous les décrivons donc à nouveau. Nous serons même obligé de changer fréquemment les noms proposés par cet auteur, car il les a souvent repris de l'anatomie de la Lamproie. Or, nous montrerons que les muscles viscéraux larvaires et définitifs sont choses essentiellement différentes.

a) *Muscles de la lèvre antérieure* (fig. 9 et 10). — Le premier muscle viscéral qu'on rencontre dans une dissection est le *muscle buccal superficiel* (M. buc. sup.) (buccal postérieur superficiel de T.). Ses fibres partent de la région de l'œil et se dirigent vers le bord de la lèvre antérieure.

Ses insertions postérieures se font sur le bord antérieur de l'apophyse vélaire antérieure de la sangle ventrale et le tissu conjonctif voisin des trabécules et de l'œil. Dans la lèvre antérieure, ses fibres s'éparpillent en s'entrecroisant avec les autres muscles. Par sa rétraction ce muscle relève les lobes de la lèvre supérieure et les étale.



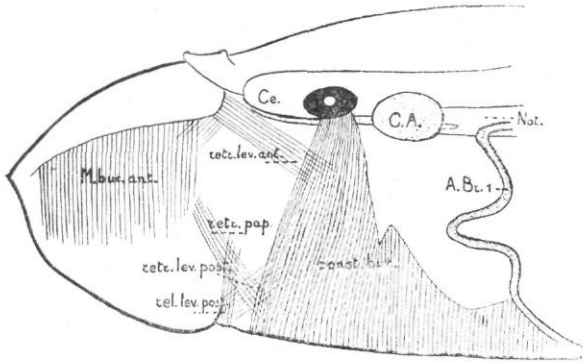
(L. Delloye del.)

FIG. 9. — Muscles viscéraux superficiels de l'Ammocète

Le *muscle buccal antérieur* (M. buc. ant.) (buccaux antérieurs externe et interne de T.) forme la masse de la lèvre antérieure. Ses fibres sont entrecroisées, les unes obliques, inclinées d'arrière en avant et de haut en bas, ou perpendiculairement, d'autres sensiblement verticales, d'autres encore diagonales, dirigées de droite à gauche et d'avant en arrière, ou dans le sens perpendiculaire. La couche profonde est composée de fibres transversales. Ces faisceaux s'attachent soit à la plaque élastique pré nasale, soit au lobe labial de la sangle ventrale, soit simplement au derme de la muqueuse vestibulaire. La fonction de cette masse musculaire est complexe. Elle est certainement en grande partie cause de la contraction de la lèvre supérieure.

Deux faisceaux musculaires obliques se croisent en avant du nez. Leurs insertions antérieures se font dans la lèvre

antérieure contre la muqueuse vestibulaire. De là, les fibres se dirigent obliquement en arrière, franchissent la ligne médiane et vont se terminer en-dessous de l'œil contre la muqueuse buccale. La contraction de ce muscle abaisse la lèvre antérieure. C'est pourquoi nous le nommerons : *rétracteur de la lèvre antérieure* (rétr. lèv. ant.) (labio-pharyngien de T.).



(L. Delloye del.)

FIG. 10. — Muscles viscéraux profonds de l'Ammocète (Après ablation des muscles somatiques, viscéraux superficiels et de la sangle élastique ventrale).

b) *Muscles de la lèvre postérieure* (fig. 10). — Un faisceau musculaire qui provient à la fois des fibres antérieures, presque verticales, du muscle buccal superficiel et des fibres postérieures du muscle buccal antérieur, descend dans la lèvre postérieure. C'est le *releveur de la lèvre postérieure* (rel. lèv. post.) (dépresseur de la lèvre supérieure de T.).

Une dizaine de courtes fibres musculaires sont disposées obliquement dans la lèvre postérieure. Elles sont comprimées entre la sangle élastique et la sangle musculaire que nous allons décrire. Elles retirent la lèvre postérieure en arrière et en bas, aidant par conséquent à ouvrir la bouche. Nous les nommerons : *muscle rétracteur de la lèvre postérieure* (retr. lèv. post.).

c) *Muscles de l'arrière-bouche* (fig. 10). — Une grande sangle musculaire à fibres transversales enserre la cavité de l'arrière-bouche. La plupart de ses fibres s'insèrent autour de l'œil, dans le tissu conjonctif et sur les trabécules. Les fibres postérieures s'attachent au bord postérieur de la sangle élastique ventrale et sur le premier arc branchial. La fonction de ce *muscle constricteur buccal* (const. buc.) (pharyngien de T.) est de rétrécir le diamètre de la cavité.

d) *Muscles des tentacules* (fig. 10). — La crête ventrale de l'arrière-bouche est parcourue par des fibres longitudinales. A la base du tentacule central, ces fibres quittent la crête et pénètrent dans la lèvre supérieure où elles suivent la série des grosses papilles latérales. Ce faisceau musculaire retire vers l'arrière le tentacule central et comprime l'orifice vestibulaire en rapprochant les papilles latérales les unes des autres. Nous l'appellerons *muscle rétracteur des papilles* (rétr. pap.) (sublabial de T.).

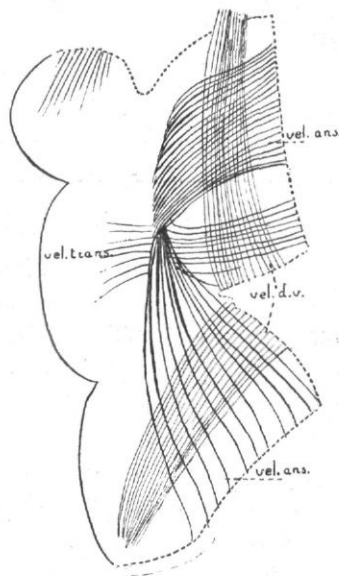
Tous ces muscles sont du type histologique habituel : longues fibres contenant beaucoup de myofibrilles et très peu de sarcoplasme.

e) *Muscles du vélum* (fig. 11). — Dans cet organe, les fibres musculaires sont disposées de façon assez complexe en deux lames.

Le long de la face antérieure, uniquement dans la moitié externe de la lame vélaire, se trouvent des fibres à direction dorso-ventrale. En haut, elles s'insèrent dans le tissu conjonctif qui entoure l'oreille, sur les trabécules et sur la barre supravélaire. En bas, elles s'attachent, sur la face supérieure du premier arc branchial. Un faisceau très court, inséré sur les trabécules, s'isole rapidement et pénètre dans la moitié interne de la membrane où il se termine presque immédiatement. Toutes ces *fibres dorso-ventrales* (vel.d.v.) (véliothyroïdien de T.) doivent, pour gagner leur insertion, traverser un vaste sinus.

Une seconde lame musculaire suit la face postérieure du vélum. Les fibres qui la composent ont d'abord une direc-

tion transversale. Mais, arrivées à l'angle séparant les deux portions externe et interne de la membrane vélaire, elles se tordent les unes sur les autres et descendent verticalement le long de l'angle. Après un court trajet dans cette direction, elles redeviennent transversales. Ces fibres musculaires sont donc disposées *en anse* (vel. ans.) (vélo-cranial de T.) et s'insèrent par leurs deux extrémités sur la grande sangle élastique ventrale et son apophyse vélaire.



(L. Delloye del.)

FIG. 11. — Muscles du vélum de l'Ammocète

(La valve gauche du vélum a été séparée de la paroi et étalée ; pour cela, on a dû sectionner en travers la lamelle externe et détacher l'extrémité supérieure de la lamelle interne ; les sections sont indiquées en pointillé.)

Il existe de plus le long de la face postérieure, un faisceau *vélaire transversal* (vel. transv.) dont les fibres passent dans la moitié externe de la membrane vélaire et s'y terminent dans le tissu conjonctif.

Les fibres musculaires dorso-ventrales et en anse sont

d'un type spécial : sarcoplasme abondant, myofibrilles striées peu nombreuses disposées à la périphérie de la cellule, noyaux sphériques, vacuoleux, occupant le centre de la fibre. Le faisceau vélaire transversal, par contre, est du type histologique habituel.

La contraction des fibres en anse rapproche de la paroi le bord du vélum et ouvre donc la valvule. Celle des fibres dorso-ventrales diminue la concavité de l'organe et chasse l'eau dans les poches branchiales. Mais l'action de ces lames musculaires n'explique pas complètement le mouvement rythmique du vélum. Celui-ci comporte une période d'extension que l'élasticité seule ne peut causer. Ici doivent intervenir les vastes lacunes sanguines que contient le vélum. Car les battements vélaire sont synchroniques des contractions cardiaques. Ils doivent être provoqués par un afflux sanguin.

Chez des Ammocètes en métamorphose, SCHNEIDER, KAENSCHKE et BUJOR ont constaté la présence contiguë des muscles viscéraux larvaires et définitifs. Les deux derniers auteurs ont décrit la formation des muscles nouveaux à partir d'un tissu conjonctif d'allure jeune provenant de la différenciation du squelette élastique.

Par contre, à cause de l'identité des innervations, TRETJAKOFF conclut à la transformation des muscles de l'Ammocète en ceux de la Lamproie.

En se référant aux dessins 3 à 7, on constatera que les muscles définitifs s'édifient en dehors des muscles larvaires. Ceux-ci sont détruits pendant la métamorphose.

a) *Destruction des muscles larvaires.* — Cette histolyse s'opère en plusieurs phases. La première consiste en la multiplication des cellules conjonctives. Celles-ci s'insinuent entre les fibres musculaires, les isolent les unes des autres. Elles pénètrent même dans les grosses fibres et les fractionnent en éléments plus petits.

Vient ensuite un envahissement par les capillaires. Les vaisseaux pénètrent dans les masses musculaires et les dis-

loquent. Ils deviennent très nombreux, relativement vastes et sont toujours gonflés de sang (fig. 19, pl. VI). Bientôt, toutes les fibres musculaires sont isolées les unes des autres et entourées par du tissu conjonctif et des capillaires.

La dégénérescence proprement dite va maintenant commencer. Nous devons malheureusement être assez bref sur ce sujet si intéressant. A cause du nombre relativement peu important des spécimens dont nous disposions, nous avons été obligé de les utiliser principalement dans des buts anatomiques. Toutefois, nous avons pu faire les constatations suivantes.

La fibrillation transversale disparaît brusquement. Au niveau du vélum, par exemple, où les images sont particulièrement nettes, on observe de grands myoblastes striés longitudinalement, à noyaux nombreux et protoplasme granuleux (fig. 17 et 18, pl. VI). C'est le premier symptôme de l'histolyse.

Avec les capillaires, sont arrivés de nombreux leucocytes. Ils quittent les vaisseaux, passent dans le tissu conjonctif et pénètrent dans les cellules musculaires. Nous donnons une image de cette pénétration leucocytaire au niveau des muscles du vélum. On voit, à l'intérieur de la membrane cellulaire, dans le protoplasme granuleux, des noyaux sombres, beaucoup plus petits que les noyaux vacuoleux des cellules musculaires : ce sont les globules blancs, dont la taille, chez la Lamproie, est très faible (fig. 17 et 18, pl. VI).

Le protoplasme des fibres musculaires devient homogène, très fortement colorable, principalement par l'éosine. Les noyaux se frippent, perdent leur structure et leur chromatine se rassemble en gros grains. Finalement, ils sont expulsés par pycnose. Une coupe dans un muscle à ce stade (fig. 20, pl. VI) montre une masse à peu près sans structure. On y reconnaît de place en place, de grosses fibres tout à fait homogènes, très avides de couleur. Dans le tissu, on remarque, outre les cellules conjonctives, des grains noirs de chromatine expulsée et de nombreux leucocytes. Ces cellules sanguines sont entourées d'une alvéole claire. Il est donc probable qu'elles dissolvent les débris musculaires.



Ce processus de dégénérescence n'atteint pas toutes les cellules en même temps. Il est beaucoup plus hâtif dans le vélum qu'ailleurs.

Les grosses masses musculaires sont attaquées par la surface. Celle-ci peut être déjà complètement dégénérée que le centre est encore normal. Au niveau de la lèvre antérieure, on peut observer ainsi côte à côte presque toutes les étapes de la dégénérescence (fig. 7 et 8, pl. V).

Pendant, alors que toutes les autres fibres disparaissent, deux petits muscles du vélum restent intacts. Le muscle vélaire transversal ne se modifie absolument pas. Il devient le vélaire descendant de l'adulte. De même, le faisceau dorso-ventral, très court, qui, partant des trabécules, s'irradie dans la lamelle interne du vélum, se retrouve chez la Lamproie. Mais ses fibres sont maintenant bourrées de myofibrilles. C'est le muscle vélo-cranial de la Lamproie.

*b) Formation des muscles définitifs.* — Pendant que les muscles larvaires se détruisent, le tissu conjonctif prolifère. Nous avons signalé ce phénomène à propos du squelette. Les ébauches musculaires nouvelles apparaissent uniquement dans ce tissu nouveau. Au contraire de ce qu'ont affirmé KAENSCHKE et BUJOR, le squelette élastique n'intervient en rien. Les figures 3 à 7 (dans le texte) illustrent ce fait en ce qui concerne les muscles de la ventouse et du piston lingual. Les premiers se forment dans le tissu apparu entre les muscles larvaires et la muqueuse buccale, les autres entre le squelette élastique de la crête ventrale et la muqueuse.

Quant aux autres muscles, si nombreux, on constate toujours que leur ébauche, à son apparition, est séparée du tissu provenant de la différenciation de la sangle ventrale élastique, par les débris du muscle constricteur buccal. Le squelette élastique ne se transforme donc nulle part en muscles.

Avant de devenir musculaire, le tissu conjonctif prolifère, puis il devient mésenchymateux. Ces premiers phénomènes sont semblables à ceux qu'on constate au niveau du squelette (voir plus haut).

Les ébauches de cartilage sont encore formées d'un tissu précartilagineux, et, par conséquent, à peine reconnaissables, lorsqu'on voit s'ordonner les cellules en dehors d'elles. Ces cellules s'allongent très fort et se disposent parallèlement les unes aux autres (fig. 10, pl. VI, voir au niveau du muscle annulaire externe coupé longitudinalement). L'examen de fibres musculaires coupées transversalement montre que toutes les cellules ne se transforment pas. Certaines demeurent des cellules conjonctives ordinaires. Elles deviendront la gaine des fibres musculaires. En même temps que les cellules s'allongent, leur protoplasme devient strié longitudinalement. En coupe transversale, il apparaît comme ponctué.

Un stade un peu plus avancé nous montrera la différenciation réelle des fibres musculaires (fig. 21, pl. VI). Les fibres prennent toute la longueur du muscle, mais leur diamètre reste très étroit. Chaque cellule contient trois ou quatre noyaux allongés. En coupe transversale (fig. 22, pl. VI), on voit que les fibres sont réunies en paquets par du tissu conjonctif. Les fibrilles se différencient d'abord dans le pourtour de la cellule.

Il ne faudra pas beaucoup de modifications pour faire de ces cellules des fibres musculaires ordinaires. En effet, les fibres des muscles de la Lamproie sont de longues cellules étroites à 3 ou 4 noyaux aplatis, bourrées de myofibrilles. Il suffit donc d'une augmentation du nombre des fibrilles, ce qui se produit à la fin de la métamorphose.

Les muscles viscéraux nouveaux apparaissent immédiatement après les ébauches des cartilages sur lesquels ils s'insèrent. Tous se forment à la place qu'ils occupent chez l'adulte, sauf le cardio-apical. Ce dernier s'étend de la capsule fibreuse du cœur au cartilage apical. Comme les autres muscles du piston lingual, il se forme aux dépens du tissu conjonctif de la saillie ventrale de l'arrière-bouche (fig. 3 à 7 dans le texte).

Cette saillie s'étend en arrière entre les poches branchiales jusqu'à l'extrémité antérieure de l'endostyle. Naturelle-

ment, les ébauches qui s'y forment ont la même longueur que la saillie. Elles s'arrêtent donc au niveau de la seconde poche branchiale.

Au fur et à mesure que l'endostyle diminue de volume (F. KRAENTZEL), l'extrémité postérieure du muscle cardio-apical recule. Finalement, dépassant en arrière la thyroïde, il vient s'insérer sur la capsule du cœur.

Le muscle infra-vélaire postérieur qui enveloppe la portion moyenne du cardio-apical, l'accompagne un peu dans son trajet vers l'arrière. Mais il s'arrête bientôt, à peu près au niveau de la quatrième poche branchiale.

Les muscles viscéraux de la Lamproie forment un ensemble des plus complexes, décrit d'une manière parfaite par FÜRBRINGER et TRETJAKOFF. Nous chercherons à compléter les descriptions de ces auteurs en groupant les muscles d'après leurs fonctions.

L'anatomie de la Lamproie est basée sur le régime parasitaire et suceur de cet animal. Toute sa portion antérieure est construite en fonction de la ventouse. Nous envisagerons les muscles sous cet angle, en nous aidant du travail récent de REYNOLDS (1931). Grâce aux rayons X, cet auteur a pu comprendre les mouvements de déglutition de la Lamproie. Il y distingue 4 phases :

*Première phase.* — La ventouse s'étale sur l'objet. La langue s'abaisse. L'arrière-bouche et la ventouse communiquent. Le volume de la ventouse est aussi réduit que possible.

*Deuxième phase.* — La langue s'applique contre le plafond de la cavité buccale, ce qui sépare la ventouse de l'arrière-bouche. La ventouse se redresse, créant ainsi un vide relatif.

*Troisième phase.* — L'hydrosinus dorsal, ouvert à peu près à mi-longueur dans l'arrière-bouche, se contracte et expulse l'eau qu'il contient dans l'aqueduc.

*Quatrième phase.* — Par fermeture de la valvule de l'aqueduc, tout reflux d'eau est empêché. L'hydrosinus se gonfle à nouveau, déterminant un vide relatif dans l'arrière-

bouche. La langue retombe. La communication entre la ventouse et l'arrière-bouche est rétablie. L'animal adhère à son support grâce à la dépression créée de cette manière. Les dents de la langue peuvent maintenant attaquer la paroi de l'hôte de la Lamproie.

Cette analyse de la déglutition nous permet de proposer une classification des muscles viscéraux de la Lamproie <sup>(1)</sup>.

1. Le muscle *annulaire* est le muscle suceur. Le fonctionnement de la ventouse comporte trois sortes de mouvements. Le suçoir s'étale : c'est l'action des fibres externes, dites longitudinales. La contraction des fibres moyennes, radiaires, crée la dépression. Enfin, dans la seconde phase de la déglutition, la ventouse peut se redresser grâce à une réduction de son ouverture produite par les fibres les plus internes, circulaires.

2. La ventouse de la Lamproie peut, soit se placer perpendiculairement à la longueur de l'animal, quand celui-ci s'attache à un objet, soit se reporter vers le bas, dans la nage par exemple. Les muscles qui orientent le suçoir formeront notre seconde catégorie. Ce sont l'*annuloglosse*, qui abaisse le suçoir, le *tectospineux antérieur*, le *spinocopulaire*, et le *tectovélaire* qui le poussent vers l'avant.

3. Au cours de la déglutition, l'orifice vestibulaire est un moment fermé par relèvement de la langue et abaissement du toit du suçoir. De ces deux mouvements, le premier est produit par les muscles : *tendino-apical* et *apical-latéral*, et le second par le *tecto-latéral*.

---

(<sup>1</sup>) Récemment, TRETJAKOFF (1926), a très bien étudié les muscles viscéraux de la Lamproie et leur fonction. Les noms qu'il a employés pour désigner ces muscles indiquent leurs insertions. Or, nous avons été amené à modifier quelques-uns des noms des cartilages. Pour nous conformer à notre nomenclature, nous devons donc également modifier certains noms de muscles. C'est ainsi que nous remplacerons le préfixe : *mandibulari*, par *vélari*, puisque l'arc mandibulaire de TRETJAKOFF est pour nous l'arc vélaire. De même, les muscles dénommés *mandibulaires* par TRETJAKOFF et qui s'insèrent sur la plaque infravélaire, seront appelés par nous *infravélares*. Enfin, les muscles *vélo-mandibulaires* de TRETJAKOFF seront pour nous les muscles *vélares*. Ces derniers muscles s'insèrent sur l'arc vélaire et se terminent dans le vélum. A l'exception de ces modifications, d'ailleurs minimes, nous employons la nomenclature de TRETJAKOFF.

4. Le mouvement antagoniste est causé par la contraction des muscles : *copuloglosse oblique*, qui abaisse la langue, et *tectospineux postérieur*, qui élève le cartilage du toit.

5. La langue peut être projetée en avant par les muscles : *basilariglosse*, *copuloglosse droit* et *vêlariglosse*. Ce mouvement est aidé par la contraction des muscles *infravélaires inférieur et postérieur*, qui compriment les sinus entourant les muscles du piston lingual et favorisent leur allongement.

6. La rétraction de la langue est produite par la contraction des muscles *cardio-apical* et *vêlari-apical*.

7. La contraction de l'hydrosinus est produite principalement par l'action des sinus veineux qui l'entourent. Mais elle est aidée par le muscle *tectospineux postérieur* qui repousse légèrement vers le haut le cartilage du toit.

8. Dans la cavité de l'arrière-bouche, le vide est produit non seulement par le gonflement de l'hydrosinus, mais aussi par l'écartement des parois latérales de la cavité buccale, résultat de la contraction des muscles *basilaires* qui attirent vers l'extérieur les cartilages rhomboïdes et, par eux, la paroi de l'arrière-bouche.

9. Enfin, un certain nombre de muscles bordant l'extrémité postérieure de la cavité buccale servent à ouvrir et fermer l'œsophage et l'aqueduc. Les muscles : *vêlocranial* et *vêlaire descendant* ouvrent l'aqueduc et sa valvule. En même temps, le *vêlocranial* aidé du *protractor œsophagii* et du *pharyngien postérieur* ferment l'entrée de l'œsophage.

10. Le mouvement inverse, fermeture de l'aqueduc et, par contre-coup, ouverture de l'œsophage, est le résultat de la contraction des muscles : *vêlaribranchial*, *pharyngien* et *vêlaire descendant*.

*Résumé.* — Pendant la métamorphose, le système musculaire viscéral de l'Ammocète est presque entièrement détruit. Il n'en subsiste que deux petits faisceaux appartenant à la musculature du vélum.

Les nouveaux muscles apparaissent dans un tissu conjonctif de néo-formation. Les muscles viscéraux de l'adulte ont, dès leur apparition, la forme définitive. Il nous paraît intéres-

sant de rapprocher cette constatation du fait analogue observé à propos du squelette. Les portions viscérales de ces deux systèmes s'ébauchent de façon relativement brusque et ont immédiatement la constitution qu'elles auront chez l'adulte.

### **La métamorphose de la Lamproie considérée au point de vue histologique**

Dans l'étude précédente, la complexité des processus métamorphiques chez la Lamproie a été mise en évidence. On n'y observe pas, comme dans d'autres métamorphoses, une méthode unique de destruction et de construction. Au contraire, certains organes passent, sans se modifier, de la larve à l'adulte, tandis que d'autres encore se différencient pour se spécialiser à nouveau. De ces faits ressort une première constatation : les organes définitifs ne sont pas représentés chez la larve par des ébauches particulières ou des structures spéciales.

La métamorphose comporte la destruction d'un certain nombre de structures et le développement de nouvelles. En réalité, ces phénomènes sont simultanés et intriqués. Il est cependant plus commode de les considérer séparément.

1. *Histolyse*. — Une première phase de la dégénérescence des tissus est d'apparence spontanée. Dès le début de la métamorphose, les membranes élastiques ont perdu leurs fibrilles et leur importante substance fondamentale. De même, la striation transversale des muscles disparaît brusquement.

Après cette première histolyse, se produit un second phénomène : la pénétration des capillaires. Ceux-ci creusent le squelette membraneux et enveloppent les fibres musculaires. A ce moment, le tissu se désorganise très fort. Les membranes squelettiques semblent décomposées au contact des capillaires. Le protoplasme des fibres musculaires devient granuleux, puis homogène. La chromatine des noyaux se rassemble en nucléoles et est expulsée par pycnose.

Un troisième processus, l'infiltration leucocytaire, termine l'histolyse. Dans le tissu conjonctif provenant de la désintégration du squelette membraneux s'observent de nombreux globules blancs. Il en est de même au niveau des muscles viscéraux larvaires. A cause de leur faible taille, il est fort peu probable que ces cellules sanguines phagocytent réellement les débris conjonctifs ou musculaires. Mais dans les muscles tout au moins, on observe autour des leucocytes une auréole se colorant moins fortement. Peut-être sécrètent-ils des ferments qui dissolvent les tissus déjà fortement altérés.

Comparons ces processus à ceux observés dans d'autres métamorphoses mieux étudiées.

Les recherches de PEREZ et POYARKOFF ont montré que, chez les Insectes supérieurs (Muscides) au moins, les mécanismes d'histolyse sont beaucoup plus énergiques. Les tissus larvaires apparemment encore sains, sont attaqués et disloqués par les leucocytes. Les débris ainsi produits sont phagocytés.

Chez les Amphibiens, d'après BATAILLON et MERCIER, les leucocytes n'attaquent les éléments musculaires qu'après que ceux-ci offrent des troubles histolitiques appréciables. Les leucocytes isolent les fibres musculaires, y pénètrent, les disloquent en sarcolytes qu'ils absorbent.

Comparant les images publiées par les auteurs avec ce que nous avons observé, nous constatons que chez la Lamproie l'invasion leucocytaire est très tardive. Les tissus sont déjà fortement altérés lorsqu'elle se produit. D'autre part, il ne survient pas de véritable phagocytose. Les processus histolytiques de la métamorphose de la Lamproie sont donc beaucoup moins brusques que ceux de la métamorphose des Insectes supérieurs. Ils se rapprochent de ceux décrits chez les Amphibiens.

2. *Histogénèse.* — Les processus d'histogénèse sont tout aussi complexes et ne se ramènent guère aux processus mis en œuvre dans d'autres métamorphoses. On peut y distinguer 3 types de signification très différente au point de vue embryologique : perfectionnement d'un dispositif



larvaire, développement d'une ébauche latente, remaniement total d'un organe embryonnaire.

a) Le premier cas trouve son exemple typique dans la formation du neurocrâne définitif. Celui-ci se complète par chondrification de l'enveloppe fibreuse du cerveau qui représente, en fait, le périchondre. C'est un développement normal, suspendu pendant la période larvaire.

b) La formation du muscle suboculaire est le seul cas de développement subit d'une ébauche latente. Quelques petites cellules restées embryonnaires semblent se réveiller au début de la métamorphose. Par les processus normaux de la formation des myomères elles donnent naissance à un muscle.

On serait tenté de comparer cette ébauche à un disque imaginal d'Insecte. Il n'en peut être question cependant. Les ébauches imaginaires sont des masses cellulaires isolées très tôt au cours du développement et destinées à remplacer un organe après destruction de celui-ci. Il n'existe chez l'Ammocète rien de comparable au muscle suboculaire de la Lamproie. Son ébauche n'est donc pas un disque imaginal. C'est une portion de muscle qui ne s'est pas développée au cours du développement larvaire.

c) Le remaniement complet d'un organe larvaire est le processus observé avec la plus grande extension. Certains tissus, le squelette membraneux et le tissu conjonctif, par exemple, se différencient pour se spécialiser à nouveau. Dans ses débuts cette différenciation est, en fait, une forme de l'histolyse. Tous les éléments « nobles », caractéristiques des tissus : substance fondamentale, fibrilles, sont enlevés. Cette première phase se passe très brusquement.

Les cellules ainsi remaniées se regroupent, se multiplient et donnent naissance à un blastème compact qui se transforme par place en cartilage, en muscles, en tissu conjonctif, en tendons, en aponévroses, etc.

Ces phénomènes sont essentiellement différents de ceux observés par les métamorphoses des Insectes. Il est probable que des processus analogues sont mis en œuvre dans les

métamorphoses des Amphibiens. Mais il nous a été impossible de trouver, dans la littérature zoologique, le moindre renseignement à ce sujet.

En l'absence de ces renseignements, pour trouver des phénomènes comparables, nous devons nous adresser à la blastogénèse chez les Tuniciers. Les travaux de DE SÉLYS et de BRIEN ont montré que chez les Ascidies, les individus nés par bourgeonnement se forment au sein d'un blastème mésenchymateux de prolifération subite. C'est là un procédé assez analogue à celui observé chez l'Ammocète. Mais, chez les Tuniciers, son extension est beaucoup plus grande puisqu'il donne naissance à tous les organes internes du corps.

### **La métamorphose de la Lamproie considérée au point de vue biologique**

Dans les chapitres précédents, nous avons étudié les modifications importantes qui transforment la tête de l'Ammocète en celle de la Lamproie. Envisageons maintenant leur répercussion sur l'animal et la signification de la métamorphose au point de vue de l'espèce.

Par rapport à la Lamproie, cette période de sa vie se caractérise par un changement radical dans son mode d'existence. L'Ammocète, animal microphage, vit enfouie dans la vase des ruisseaux. Elle se nourrit des particules en suspension dans l'eau, qu'elle capture grâce aux mouvements rythmiques de son vélum. La Lamproie adulte, poisson migrateur, aux mouvements énergiques, s'attache aux poissons et leur ronge les chairs.

Certes, ce sont là deux types d'existence essentiellement différents, tout à fait opposés. Les dispositifs nécessités par l'un ne sont pas ceux qu'exige l'autre. Dans la bouche de la larve passe continuellement un courant d'eau important, amenant à l'animal l'oxygène et la nourriture. Sa cavité buccale est un vaste tube toujours large ouvert. Pour permettre à la Lamproie de s'attacher aux flancs de sa victime, le fonctionnement parfait de sa ventouse est indispensable.

Ceci nécessite le tronçonnement du tube digestif en sections séparées, dans lesquelles le vide, nécessaire à l'adhésion, se fera successivement. Il est impossible d'imaginer la transformation progressive d'un type dans l'autre.

Pendant la métamorphose, nous observons, de fait, la destruction quasi totale du système viscéral larvaire et l'édification d'une anatomie toute nouvelle, à côté de l'ancienne et presque sans intervention de celle-ci.

Les lèvres de l'Ammocète changent de forme. Sa cavité buccale se rétrécit. Le pharynx se sépare de l'intestin avant que l'œsophage ne soit perméable. Le squelette et les muscles viscéraux sont presque entièrement détruits. A cause de la dégénérescence de ses muscles, le vélum cesse d'entretenir le courant d'eau respiratoire et nutritif. Le mucus s'accumule dans la cavité buccale et la bloque. L'animal est réduit au jeûne. La dégradation de l'épithélium branchial et l'engorgement des vaisseaux branchiaux montrent que ce jeûne est accompagné d'une asphyxie partielle.

L'animal passe par une phase critique. La lenteur de ses mouvements, ses faibles réactions aux excitations, sa tête injectée de sang, lui donnent l'apparence d'un animal malade. Entre les deux termes de la métamorphose, en effet, l'écart est tel que seul un bouleversement radical peut le faire franchir. C'est cette révolution interne que notre étude a mise en évidence.

Mais la signification de ces faits au point de vue phylogénique est plus difficile à dégager. Il est impossible d'imaginer que, dans l'évolution des Cyclostomes, un animal conformé comme l'Ammocète, se serait modifié lentement et serait ainsi devenu un animal bâti comme la Lamproie, en utilisant les processus observés dans la métamorphose. Ce serait en effet admettre l'existence, pendant de nombreuses générations, d'êtres incapables de se nourrir.

D'autre part, sans aucun doute, l'Ammocète se rapproche d'avantage des formes ancestrales que la Lamproie. Son caractère d'être microphage — qu'elle partage avec les Chordés les plus inférieurs, l'Amphioxus et les Tuniciers — est indubitablement primitif.

A cause de la brièveté et de la brutalité de la métamorphose, il semble demeurer peu d'espoir de découvrir comment a pu s'effectuer le passage de cette microphagie à l'ecto-parasitisme. En serrant les faits de plus près, cependant, on peut relever quelques indices d'importance appréciable.

C'est par résorption et confluence des lèvres de l'Ammocète que la ventouse de la Lamproie s'édifie. Dans le bord ainsi remanié le tissu conjonctif prolifère et se transforme, par endroits, en cartilages et muscles, tandis que le squelette et les muscles larvaires se détruisent. A certains stades, les deux systèmes, larvaire et définitif coexistent.

Pendant ces transformations, les odontoïdes se substituent aux papilles filtrantes, chaque plaque cornée apparaissant à la base d'une papille.

Les glandes salivaires se forment par exagération des plis latéraux du tentacule central. Aux dépens de ce tentacule et de la saillie qui lui fait suite, s'édifie le piston lingual.

Enfin, le vélum de l'Ammocète devient la valvule de l'aqueduc de la Lamproie. Il est intéressant de constater que, de tout le squelette et des muscles viscéraux, seuls subsistent intégralement et sans modifications, une partie du squelette et deux muscles du vélum. Or le vélum est le seul organe viscéral dont la fonction soit partiellement conservée pendant la métamorphose : chez la larve comme chez l'adulte, il doit empêcher le reflux de l'eau du pharynx dans la bouche.

Ces quelques faits sont des exemples de l'utilisation d'un dispositif larvaire chez l'adulte. Ils sont d'autant plus intéressants qu'ils sont moins nombreux. Mais, ils ne suffisent pas à nous faire comprendre la transformation passée. Il subsiste à cela plusieurs obstacles dont le plus considérable est certes l'existence de deux systèmes musculaires viscéraux différents. Il n'y a pas utilisation des muscles viscéraux de l'Ammocète chez la Lamproie et il est impossible d'imaginer la transformation d'une de ces structures dans l'autre.

En réalité, ces deux groupes de muscles viscéraux font partie du même système. Ce sont des différenciations de la



tunique musculaire du tube digestif dans sa région buccale. Doit-on nécessairement les considérer comme dérivant l'un de l'autre ? Ne peut-on, au contraire, admettre qu'ils représentent des portions différentes du même ensemble utilisées à des périodes successives de la vie et qui, par conséquent, ne coexistent pas.

Ceci revient à supposer que l'Ammocète n'est pas un état ancestral parfait, mais déjà une spécialisation. Cette hypothèse s'accorde-t-elle avec les faits ? Remarquons que la microphagie de l'Ammocète — son caractère le plus primitif — n'est pas du même type que celle de l'Amphioxus et des Tuniciers. Chez ces animaux, le courant d'eau respiratoire et nutritif est entretenu par les mouvements des cils vibratiles de la portion pharyngienne du tube digestif. Chez l'Ammocète, le même appel d'eau est causé par les battements d'un volumineux organe musculaire : le vélum. Il y a là une différence fondamentale, tant anatomique que physiologique.

D'autre part, il est indubitable que l'Ammocète présente quelques indices de dégradation, dans la structure rudimentaire de l'œil incapable de servir à la vision, par exemple.

Par ces considérations, on est amené à admettre que l'Ammocète ne présente pas que des caractères primitifs, mais en certains points, au moins, est une déviation. Dès lors, il devient possible de tenter d'imaginer un état plus primitif encore, intermédiaire entre la larve et l'adulte. On peut supposer que les premiers Cyclostomes, quoique microphages, capturaient leur nourriture par des mouvements combinés, et assez étendus, de succion des lèvres et d'ouverture et de fermeture du vélum. A partir de ce point, la Lamproie aurait évolué dans deux directions divergentes, caractéristiques des deux époques de sa vie.

Dans la période juvénile, à la suite de la vie enfouie, elle se serait dégradée par la diminution de la fonction visuelle et l'utilisation exclusive du vélum comme organe d'appel d'eau. D'autre part, par suite des nécessités du rapprochement sexuel, le stade adulte aurait repris la vie vagabonde.

Le mode de creusement du nid l'aurait amené à perfectionner de plus en plus ses dispositions suçèuses, jusqu'à arriver au stade actuel, à la vie ectoparasitaire, spécialisation secondaire, qui exige une adaptation parfaite.

Ce perfectionnement en deux directions si séparées aurait provoqué un écart de plus en plus marqué entre les deux phases, écart que la métamorphose est chargée de compenser. La spécialisation vers deux types d'existence si différents que la microphagie et l'ectoparasitisme, aurait amené les muscles viscéraux à s'ordonner en deux groupes distincts : muscles larvaires et définitifs, organisés chacun pour un mode de capture de la nourriture.

L'Ammocète ne devrait donc plus être considérée comme représentant parfait d'un stade ancestral. Mais elle emprunterait à un état plus compliqué, des structures qu'elle utilise, en les simplifiant, pour un mode de vie primitif.

## EXPLICATIONS DES PLANCHES

### PLANCHE V.

FIG. 1. — Section sagittale d'*Ammocoetes branchialis*.

FIG. 2 et 3. — Sections sagittales de stades de la métamorphose.

FIG. 4. — Section sagittale de *Petromyzon Planeri* (Bloch).

FIG. 5. — Ammocète. — Coupe transversale du bord des lèvres, passant par la seconde papille latérale (30 ×).

FIG. 6. — Début de la métamorphose. — Coupe transversale du bord de la lèvre antérieure, passant par la seconde papille latérale (37 ×).

FIG. 7. — Milieu de la métamorphose. — Coupe transversale du bord de la bouche, montrant l'ébauche du second cartilage dentaire à la base de la seconde papille latérale (37 ×).

FIG. 8. — Fin de la métamorphose. — Coupe transversale du bord de la bouche, passant par le second cartilage dentaire (37 ×).

FIG. 9. — Jeune Lamproie de Planer. — Coupe transversale du bord de la ventouse, passant par le second cartilage dentaire (37 ×).

### PLANCHE VI.

FIG. 10. — Tissu mésenchymateux précartilagineux et prémusculaire. Coupe transversale dans le cartilage annulaire (335 ×).

FIG. 11. — Ebauche du cartilage de la langue. Coupe transversale (335 ×).

FIG. 12. — Ebauche du muscle suboculaire chez Ammocète. Coupe frontale. Côté gauche (185 ×).

FIG. 13. — Muscle suboculaire au début de la métamorphose. Ebauche en cordon plein. Coupe frontale côté droit (185 ×).

FIG. 14. — Muscle suboculaire au début de la métamorphose. Différenciation des myomères. Coupe frontale côté gauche (37  $\times$ ).

FIG. 15. — Id. (185  $\times$ ).

FIG. 16. — Id. Coupe transversale (185  $\times$ ).

FIG. 17 et 18. — Phagocytose dans les muscles du vélum (335  $\times$ ).

FIG. 19. — Pénétration des capillaires dans les muscles des lèvres (185  $\times$ ).

FIG. 20. — Histolyse des muscles des lèvres. Infiltration leucocytaire et picnose (335  $\times$ ).

FIG. 21. — Différenciation des muscles viscéraux. Coupe dans le muscle annulaire moyen (335  $\times$ ).

FIG. 22. — Id. Coupe dans le muscle annulaire interne (335  $\times$ ).

### LISTE DES ABRÉVIATIONS

A	= aorte.
A. Br. 1.	= premier arc branchial.
A. Pbr.	= arc prébranchial.
Ap. Vel.	= apophyse vélaire de la sangle ventrale.
Ap. Vest.	= apophyse vestibulaire de la sangle ventrale.
A. Vel.	= arc vélaire.
B.	= barbillons.
B. Pr. Oc.	= barre préoculaire.
B. S. Oc.	= barre sous-oculaire.
B. Tr.	= bande transversale élastique.
B. Vel. ext.	= bande élastique vélaire externe.
B. Vel. int.	= bande élastique vélaire interne.
B. Vel. pr.	= barre vélaire primitive.
C.	= copule.
Cap.	= capillaires.
C. A.	= capsule auditive.
C. An.	= cartilage annulaire.
C. Ap.	= cartilage apical.
C. B.	= cavité buccale.
C. Dent.	= cartilage dentaire (1, 2 ou 3).
Ce.	= cerveau.
C. In. vel.	= cartilage intravélaire.
C. L.	= cartilage lingual.
C. Lat.	= cartilage latéral.
C. N.	= capsule nasale.
C. N. P.	= canal nasal postérieur.
C. Rh.	= cartilage rhomboïde.
Cr. V.	= crête ventrale.
C. T.	= cartilage du toit.
D.	= derme.
D. A.	= odontoïde antérieur.
D. L.	= odontoïde latéral (1, 2 ou 3).
D. M.	= odontoïde marginal.
D. P.	= odontoïde postérieur.
E.	= épiderme.
Ep.	= épines.
Hys.	= hydrosinus.
I. Tr.	= plaque intertrabéculaire.
L. A.	= lèvre antérieure.
Leuc.	= leucocytes.

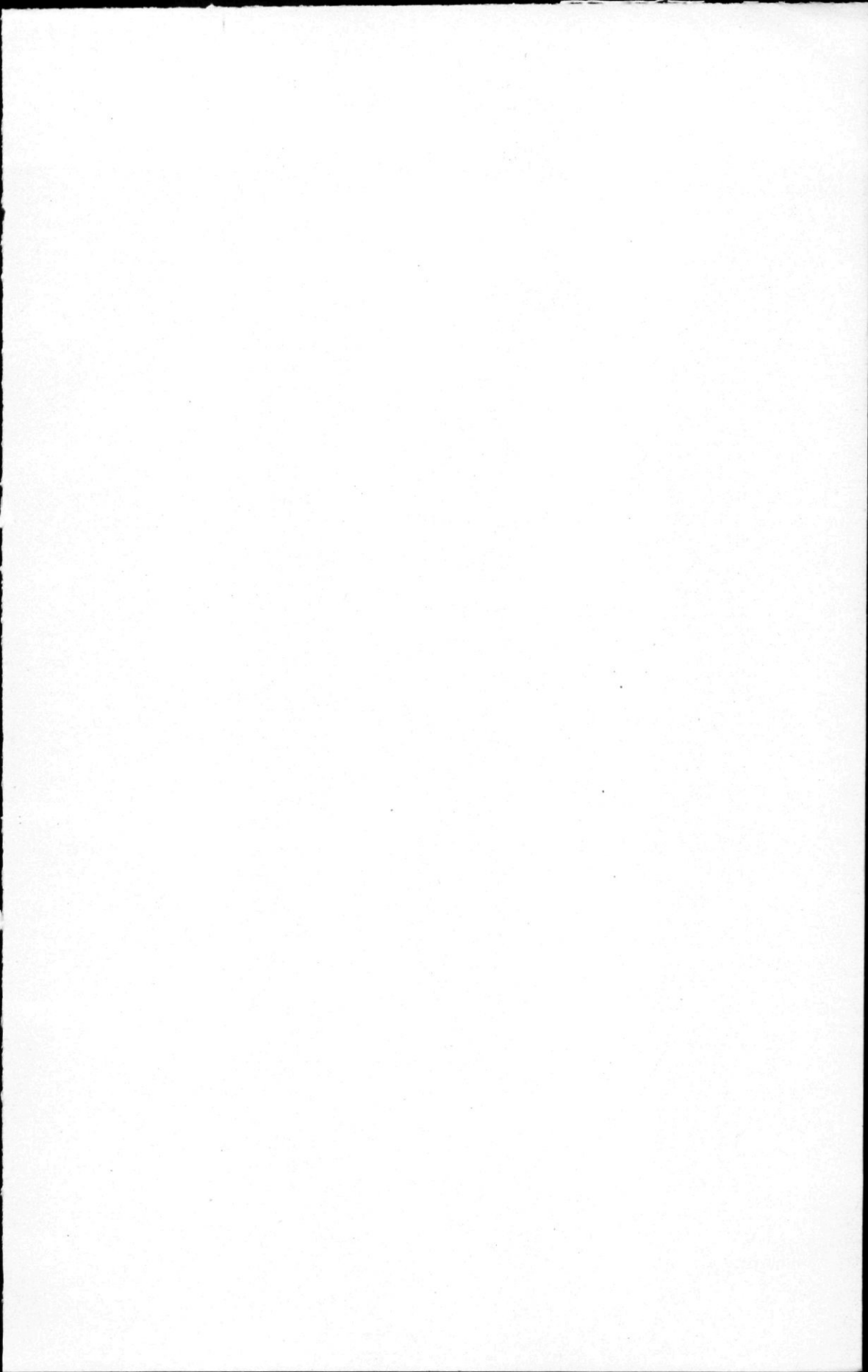


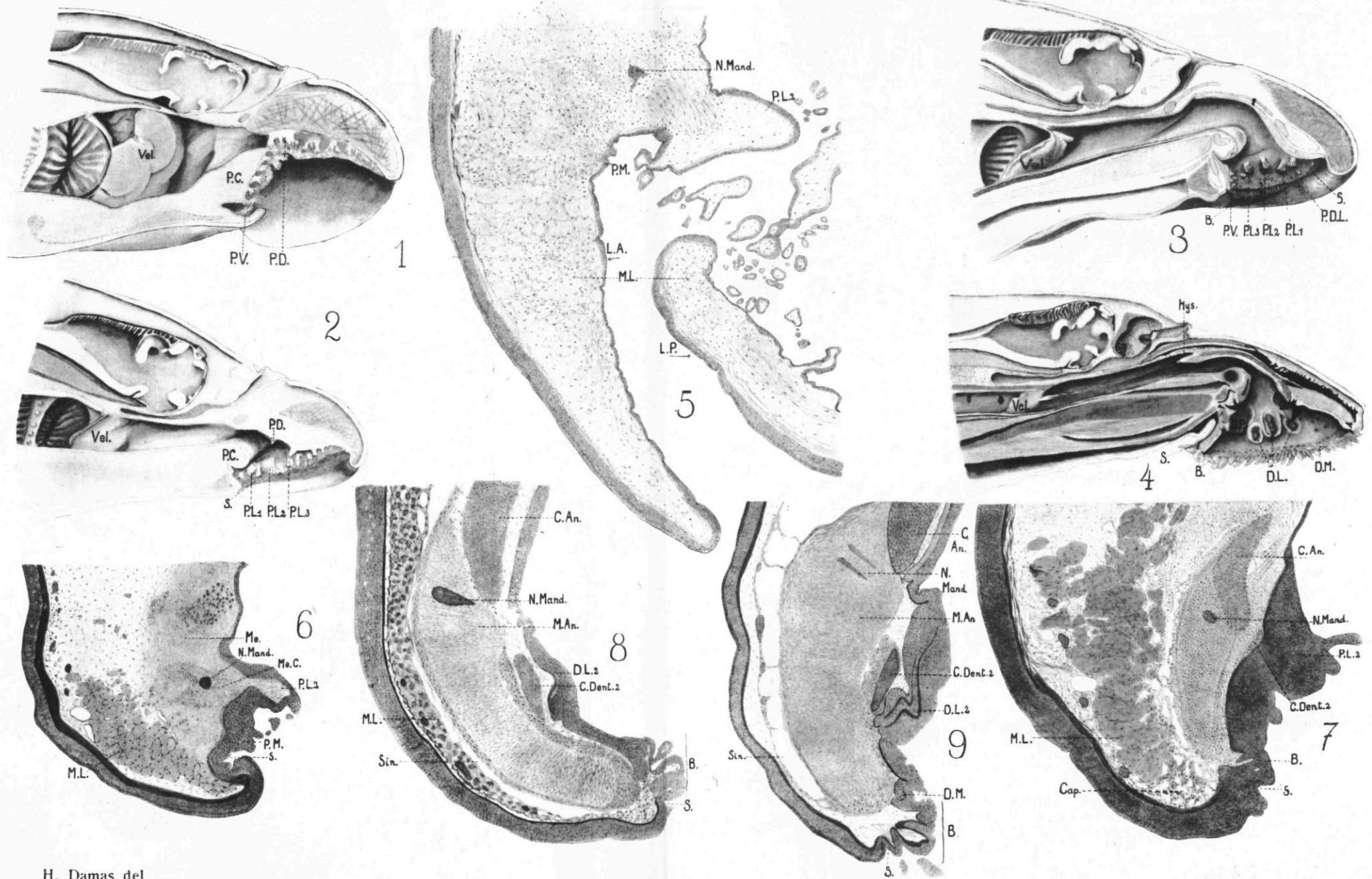
L. La.	= lobe labial.
L. P.	= lèvre postérieure.
M. An.	= muscle annulaire (externe, moyen ou interne).
M. buc. ant.	= muscle buccal antérieur.
M. buc. sup.	= muscle buccal supérieur.
M. Ca.	= muscle cardioapical.
M. const. buc.	= muscle constrictor buccal.
Me.	= mésenchyme.
Me. C.	= mésenchyme condensé.
M. Iv. p.	= muscle infravélaire postérieur.
M. L.	= muscles larvaires.
M. S. Oc.	= muscle sous-oculaire.
Mu.	= muqueuse.
M. Vel.	= fibres musculaires du vélum.
My. Hy.	= myomères hypotrématisques.
N.	= nez.
N. Mand.	= nerf mandibulaire.
Not.	= notochorde.
Oe.	= œsophage.
P.	= parachordaux.
P. C.	= papille centrale.
P. D.	= papille dorsale.
P. D. L.	= papille dorso-latérale.
P. Inf. Vel.	= plaque infravélaire.
P. L.	= papille latérale.
P. L. Cr.	= paroi latérale du crâne.
Pl. Pn.	= plaque élastique prénasale.
P. M.	= papille marginale.
P. Tr.	= plaque prétrabéculaire.
P. V.	= papilles ventrales.
rel. lev. post.	= releveur de la lèvre postérieure.
retr. lev. ant.	= rétracteur de la lèvre antérieure.
retr. lev. post.	= rétracteur de la lèvre postérieure.
retr. pap.	= rétracteur des papilles.
S.	= sillon périphérique de la ventouse.
seg.	= segment.
Sin.	= sinus sanguin.
Sq. E.	= squelette élastique.
S. V.	= sangle ventrale élastique.
S. V. d.	= sangle ventrale différenciée.
T.	= trabécules.
T. conj.	= tissu conjonctif.
Vel.	= vélum.
vel. ans.	= muscle vélaire en anse.
vel. d. v.	= muscle vélaire dorso-ventral.
vel. trans.	= muscle vélaire transverse.

## BIBLIOGRAPHIE

1. BATAILLON. — *Ann. Univ. Lyon.* **2**, 2 (1891).
2. BRIEN. — *Arch. Biol.* **35** (1925).
3. ID. — *Arch. Biol.* **37** (1927).
4. BUJOR, P. — *Rev. biol. Nord France.* **4** (1881).
5. DE SÉLYS, M. — *Bull. biol. France Belgique.* **50** (1921).

6. KAENSCHÉ, C. — *Zool. Beitr. Breslau*. **2** (1890).
  7. KRAENTZEL, F. — *Arch. Biol.* **43** (1933).
  8. MERCIER. — *Arch. Zool. exp. gen.* (4) **5** (1906).
  9. MOZEJKO. — *Cyclostomen in Bronn's Klassen und Ordnungen*. **6**, 1 (1901-24).
  10. MÜLLER, Aug. — *Müller's Arch. f. Anat.* (1856).
  11. PARKER, W. K. — *Philosophical Trans.* (1883).
  12. PEREZ, C. — *Arch. Zool. exp. gen.* (5), **4**, 1 (1910).
  13. POYARKOFF. — *Arch. Anat. micrs.* **12** (1910).
  14. RATHKE, M. H. — Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke oder des Petromyzon fluviatilis des Linneus. Dantzig (1825).
  15. ID. — *Neueste Schriften d. naturf. Ges. Danzig*. **2**, 2 (1827).
  16. REYNOLDS, F. E. — *Univ. Calif. Publ. Zool.* **33**, 2 (1931).
  17. SEWERTZOFF, A. N. — *Anat. Anz.* **45** (1913).
  18. ID. — *Arch. russes Anat.* **1**, 1 (1917).
  19. ID. — *Arch. russes Anat.* **3**, 2 (1927).
  20. SCHNEIDER, Ant. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin (1879).
  21. TRETJAKOFF, D. — *Zeit. wiss. Zool.* **128**, 2 (1926).
  22. ID. — *Zeit. wiss. Zool.* **133**, 3 (1929).
  23. VON KUPFFER. — *Arch. mikr. Anat.* **35** (1880).
- N. B. — Il nous a été impossible de nous procurer les travaux de SEWERTZOFF numérotés 18 et 19. Nous les connaissons d'après les analyses qu'en donne TRETJAKOFF.

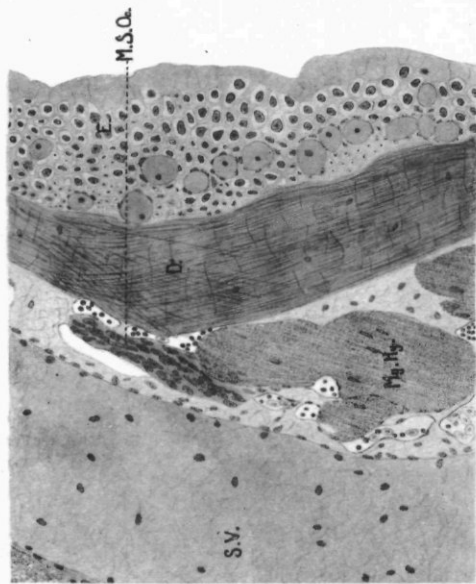




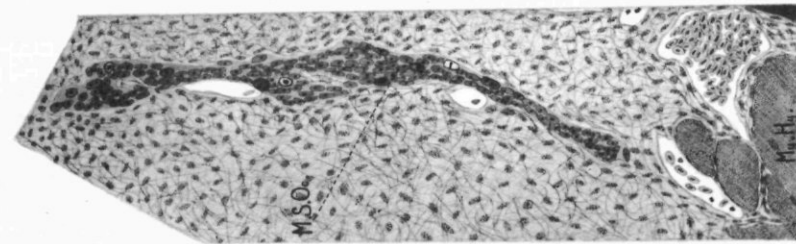
卷之三

卷之三

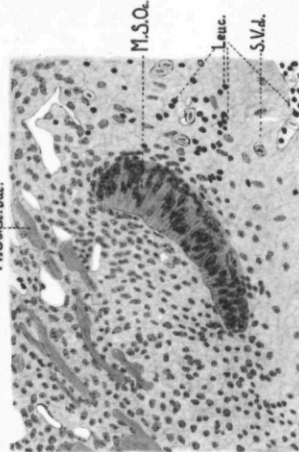




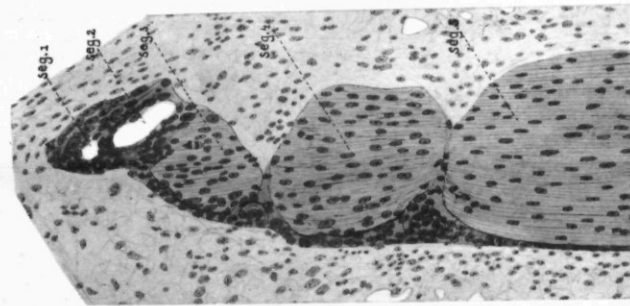
12



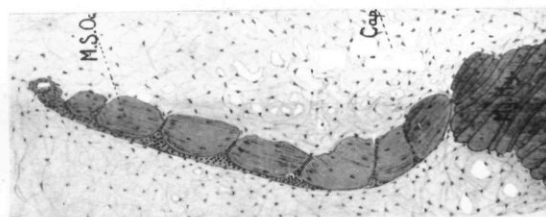
13



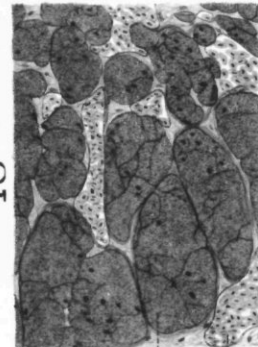
16



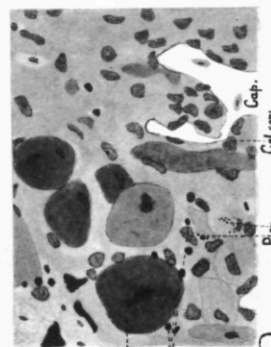
15



14



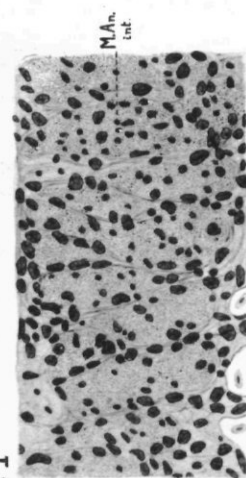
19



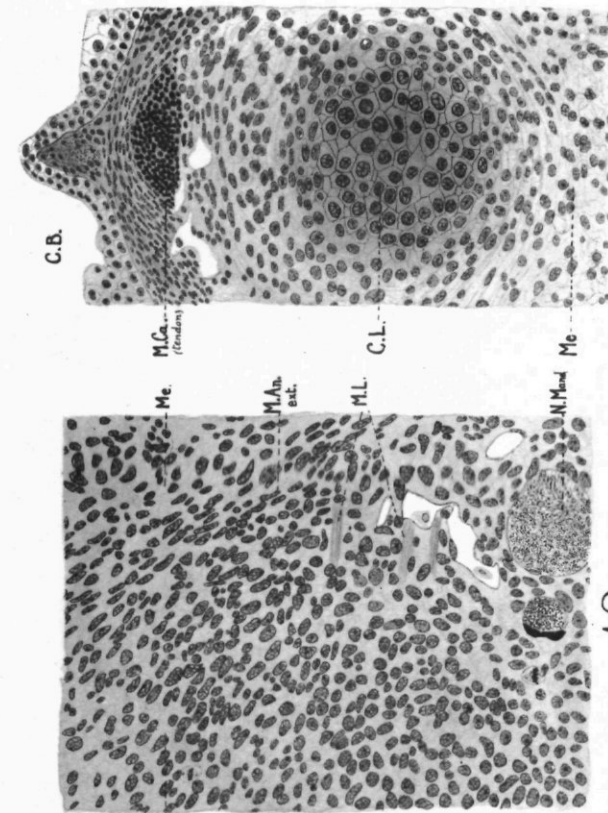
20



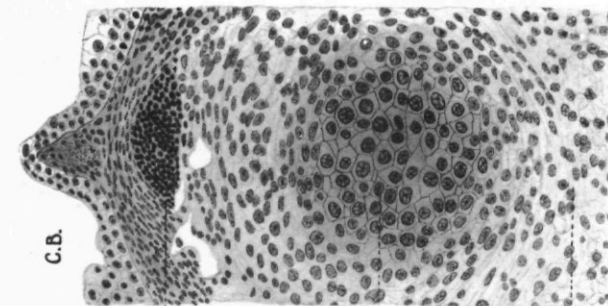
21



22



10



11





