

NOTES HISTOLOGIQUES
SUR *TEREBRATULINA CAPUT-SERPENTIS* L.

148760

PAR

Marcel PRENANT

Il ne semble pas y avoir eu d'études histologiques récentes sur les Térébratules. Le mémoire de VAN BEMMELEN date de 1883, et doit être complété et rectifié sur bien des points. Ceux

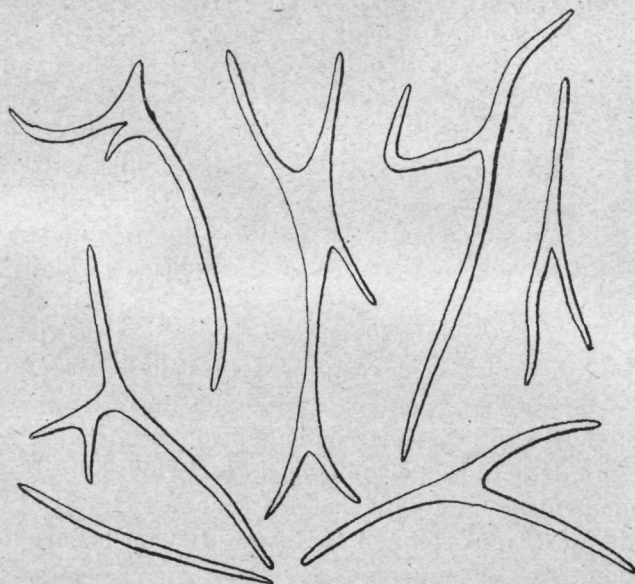


FIG. 1. — Quelques formes très simples de spicules dans le manteau de *Terebratulina caput-serpentis*. Beaucoup d'entre elles rappellent les formes jeunes des spicules des pluteus.

de JOUBIN (1885) et de BLOCHMANN (1892 et 1900), plus récents, sont relatifs à *Crania*, *Discina*, *Lingula*, et leurs résultats ne peuvent être rapportés aux Térébratules sans modifications de détail. La note de JOUBIN sur *Waldheimia* n'effleure pas l'histo-

logie de ce genre. C'est ainsi que, étudiant les spicules chez *Terebratula vitrea* Born. et *Terebratulina caput-serpentis* L., j'ai été amené à étendre un peu, chez cette dernière espèce, le champ de mes observations histologiques.

1° *Spicules.*

On sait que chez certains Brachiopodes, et, notamment, les Térébratules, il existe dans le tissu de soutien du manteau et des bras des spicules calcaires dont la forme, quoique très variée chez un même individu, suivant les régions considérées, peut, avec quelques précautions, être utilisée en systématique, comme l'a montré BLOCHMANN (1908). Dans les bras ils sont fréquemment en bâtonnets, parfois avec de courtes apophyses ; dans le manteau leur forme peut être bien plus compliquée. J'en ai représenté (fig. 1) quelques formes particulièrement simples, chez *Terebratulina caput-serpentis*.

SCHMIDT a fait voir, et je puis confirmer, que les spicules des Brachiopodes sont faits de calcite, et que chacun d'eux a, dans toute son étendue, une orientation optique unique, comme s'il était taillé dans un seul cristal. A ma connaissance, seuls les spicules des Eponges calcaires et ceux des Echinodermes possèdent cette caractéristique ; il y a à tous égards, d'ailleurs, une remarquable analogie entre les spicules des Echinodermes et ceux des Brachiopodes ; parmi ces derniers les uns, relativement simples, rappellent de très près les baguettes des plutéus et présentent même, comme elles, des épines dont les formes de détail sont identiques ; les autres, plus complexes, ont des mailles fermées tout comme les plaques des Echinodermes adultes ; leur régularité est seulement moins grande. A mon sens, le problème du déterminisme de la forme doit être traité simultanément pour les spicules des Brachiopodes et ceux des Echinodermes. Nous sommes malheureusement encore loin de sa solution.

Chaque spicule est enveloppé totalement par un mince syncytium. Le fait a été indiqué déjà par VAN BEMMELEN. Il est très net sur des préparations totales du manteau, fixées au formol, débarrassées de leur épiderme, puis imprégnées au nitrate d'argent avec révélation à l'hydroquinone, et enfin colorées par le bleu d'aniline. On constate ainsi (fig. 2, A, B) que la position des noyaux et des masses protoplasmiques qui les entourent n'a pas de rapport avec la ramification du spicule. Tout au plus

peut-on remarquer que jamais les noyaux ne sont à l'extrémité des branches, mais ceci s'explique facilement par de simples considérations statiques. On remarque encore que jamais le syncytium ne se prolonge au delà des pointes des branches, ni ne forme là des sortes de fibres dont on pourrait supposer qu'elles guident la croissance, comme je l'ai fait voir précédemment chez le pluteus d'Oursin ; il semble mouler le spicule, purement et simplement, et s'accroître avec lui, à des stades

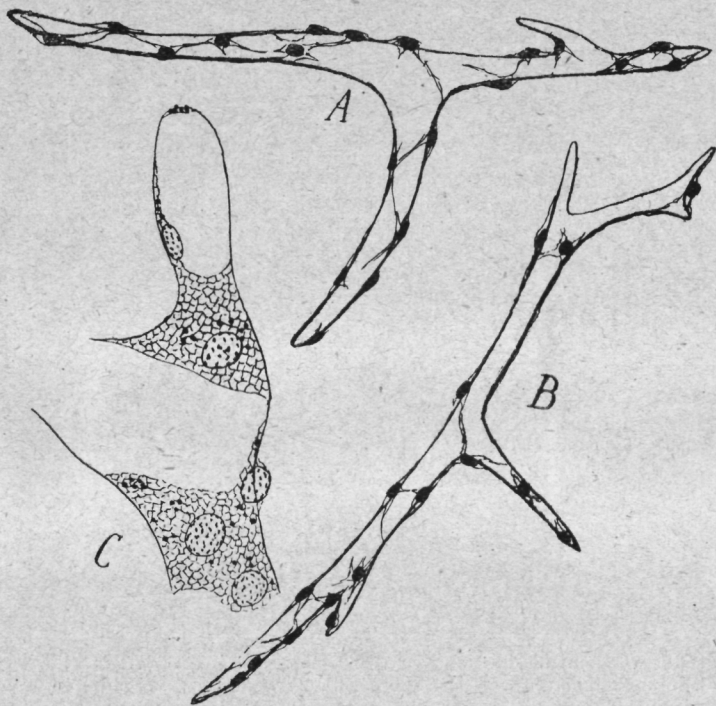


FIG. 2. — Rapports du spicule et du syncytium scléroblastique. A, B, spicules du manteau de *Terebratula vitrea*, après imprégnation à l'argent et bleu d'aniline. $\times 600$. C, coupe d'un spicule du manteau de *Terebratulina caput-serpentis* ; Flemming ; hématoxyline ferrique, éosine ; $\times 1500$.

avancés de sa croissance tout au moins. Ici, comme dans le cas de bien d'autres formes spiculaires (Opisthobranches, Alcyonaires, Spongiaires, Echinodermes, etc.), l'examen histologique de l'animal mort semble échouer à nous donner des précisions sur la genèse de la forme spiculaire ; il faudrait pouvoir suivre celle-ci sur l'animal vivant, et rares sont les matériaux qui permettent de telles observations.

On retrouve, bien entendu, sur les coupes décalcifiées, le mince revêtement syncytial qui enveloppe le spicule (fig. 2, C). Il est un peu plus épais seulement au voisinage des noyaux. A cet égard il y a, ici encore, une différence notable avec le cas des pluteus d'Oursin, où les énergides du syncytium sont bien plus nettement individualisées. Le cytoplasme présente le même aspect que j'ai déjà noté dans bien des scléroblastes (Aleyonaires, Eponges calcaires, Opisthobranches, larves

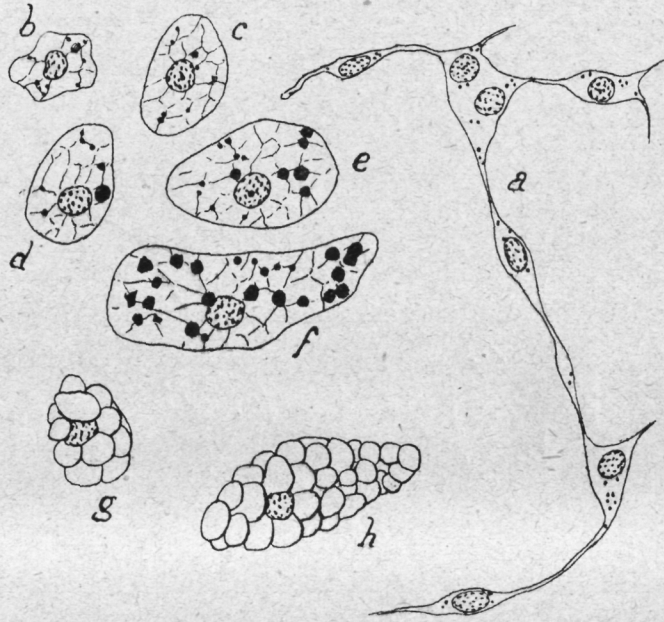


FIG. 3. — Divers éléments du tissu de soutien, chez *Terebratulina caput-serpentis*; Flemming, hématoxyline ferrique, éosine, $\times 1500$. *a*, syncytium mésenchymateux; *b-f*, série d'éléments allant du leucocyte *b* à la cellule vacuolaire *c* et à la cellule adipeuse *f*; *g-h*, leucocytes éosinophiles.

d'Agromyzides) : il est très vacuolaire, après fixation, riche en chondriome, et renferme quelques fines granulations grasses. Les noyaux sont fréquemment un peu hypertrophiés par rapport à ceux des éléments environnants : ceci encore est un caractère fréquent, sinon constant, dans les cellules à calcaire. En somme, à des stades avancés tout au moins (car je n'ai pas eu à ma disposition d'animaux très jeunes), la sécrétion du calcaire semble se faire suivant le même processus que j'ai décrit ailleurs.

2° *Tissu de soutien.*

La paroi du corps de la Térébratule, le manteau et les bras sont soutenus par une lame plus ou moins épaisse d'une substance à laquelle certains auteurs ont donné le nom de « cartilage ». Je préfère l'appeler substance de soutien, car si sa consistance est à peu près celle du cartilage elle n'en a pas les réactions chromatiques, ni, certainement, la composition chimique : elle se colore par les réactifs ordinaires du collagène : vert lumière, bleu de méthyle, bleus d'aniline, fuchsine acide du van Gieson ; la digestion artificielle tryptique la respecte aussi, comme le collagène, alors que la digestion peptique la détruit. On n'y trouve cependant pas de fibres conjonctives différenciées : tout au plus une fine fibrillation, dont il n'est pas sûr qu'elle ne soit pas artificielle, et due à la fixation.

Dans la substance de soutien sont plongés des éléments cellulaires divers (fig. 3), assez épars d'ailleurs, si bien que parfois l'ensemble a l'air d'une basale peuplée secondairement, plutôt que d'un tissu conjonctif proprement dit : l'étude de son développement, seule, pourrait trancher cette question. Parmi ces éléments je citerai pour mémoire les syncytiums scléroblastiques, dont il vient d'être question. Il existe d'ailleurs d'autres éléments syncytiaux (fig. 3, *a*), bien connus déjà de VAN BEMMELLEN, et qui sont si l'on veut, par rapport aux scléroblastes, ce que sont par rapport à eux, chez les larves d'Oursin, les autres cellules du mésenchyme secondaire. Ces éléments forment souvent des cordons peu ramifiés et à énergides peu distinctes ; dans ce cas ils ont généralement une activité sécrétrice, manifestée par la présence d'inclusions sphériques, de tailles et de colorabilités assez diverses, et de quelques fines granulations de graisse. Souvent aussi leur cytoplasme est moins développé, et accumulé surtout autour du noyau ; les cellules ne sont alors en relation que par des prolongements assez fins, et ont l'aspect de fibroblastes d'ordre banal. Toutes les transitions existent d'ailleurs entre ces divers éléments.

Mais le tissu de soutien contient en outre des cellules non syncytiales, généralement chargées d'inclusions. Les plus répandues sont les cellules vacuolaires et adipeuses (fig. 3, *b-f*), qu'il est bien difficile de séparer. Arrondies et volumineuses, elles ont un noyau central, un protoplasma réticulé à larges mailles, et rappellent beaucoup les cellules vésiculeuses de type

chordal, si fréquentes dans d'autres groupes. Toutes contiennent de la graisse, mais dans les plus petites la graisse n'est représentée que par de fines granulations, pas plus abondantes que dans les scléroblastes, par exemple. Les plus volumineuses, au contraire, renferment de grosses gouttes ou mottes de graisse,

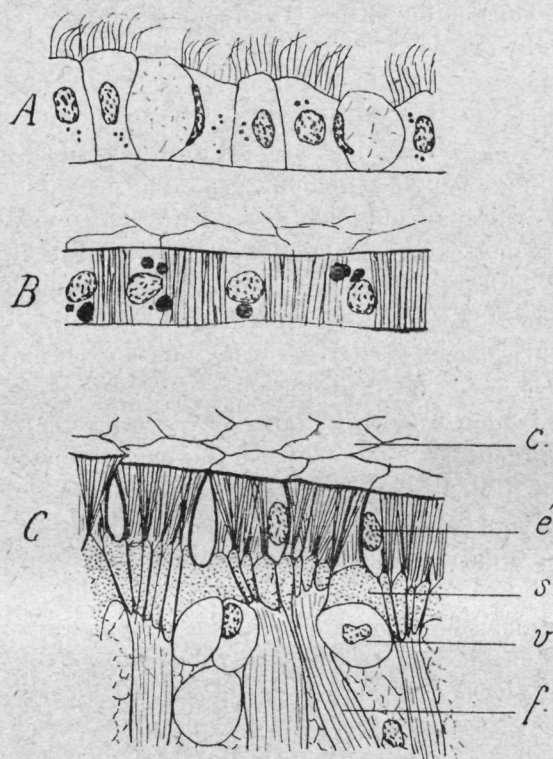


FIG. 4. — Epiderme du manteau chez *Terebratulina caput-serpentis*. A, épiderme de la face palléale, montrant les cellules ciliées et deux cellules à mucus; Flemming, safranine-vert lumière, $\times 1600$. B, épiderme de la face coquillière, montrant les tonofibrilles; même préparation. C, insertion d'un muscle adducteur; Flemming, hématoxyline, Mann, $\times 1500$; c, coquille; é, épiderme; s, substance de soutien; f, fibre musculaire; v, cellule vacuolaire.

et méritent d'être appelées cellules adipeuses. Toute cette série se relie d'ailleurs, par la base, aux leucocytes du tissu de soutien et de la cavité générale ⁽¹⁾; les plus petites cellules vacuo-

⁽¹⁾ Les leucocytes m'ont paru avoir tous un protoplasma abondant et richement vacuolisé. Je n'en ai jamais vu un que l'on pût qualifier de lymphocyte.

lares n'en diffèrent guère, en colorations ordinaires, que par une turgescence plus marquée.

D'autres éléments libres, moins abondants, mais très frappants, sont de volumineux leucocytes éosinophiles (fig. 3, *g-h*), à granulations énormes, que l'on rencontre surtout dans le manteau et vers la base des bras. Je ne connais pas leur origine; leurs dimensions varient à peu près dans les mêmes limites que celles des cellules vacuolaires.

3° *Épiderme du manteau.*

A moins que l'épiderme de *Crania* ne soit différent de celui de *Terebratula*, je ne comprends pas exactement ce que veut dire BLOCHMANN lorsqu'il donne comme caractère général de l'épiderme, chez les Brachiopodes, d'avoir des cellules effilées à la base et laissant entre elles des intervalles. Je n'ai trouvé ces caractères qu'aux insertions musculaires. Il en sera question plus loin.

L'épiderme du manteau, tourné vers la cavité palléale (fig. 4, A), est formé de cellules ciliées cubiques, où les seules inclusions visibles sont de très fines granulations de graisse. De place en place on y voit des cellules à mucus, sphériques par turgescence, où le noyau, fait assez curieux, est régulièrement situé, non pas à la base, mais sur le côté.

L'épiderme de la face coquillière (fig. 4, B) est plus remarquable, par la présence de nombreuses tonofibrilles qui traversent les cellules. Le fait a été noté par BLOCHMANN, chez *Crania*, au niveau des insertions musculaires; ici, au moins, il est général à tout l'épiderme sous-jacent à la coquille. Sur le flanc du faisceau de tonofibrilles il existe, dans chaque cellule, une masse cytoplasmique indifférenciée où se trouve le noyau et où l'on aperçoit parfois quelques granulations de sécrétion; on y trouve aussi, en général, de petites masses de graisse, plus importantes que celles des autres tissus du Brachiopode, cellules adipeuses et ovocytes exceptés ⁽¹⁾. Les rapports des tonofibrilles et du reste de la cellule sont très analogues à ceux que j'ai signalés précédemment dans l'épiderme, coquillier aussi, sous-jacent aux écailles et aux plaques calcaires de *Pollicipes*. Vers le bord du manteau, les cellules épidermiques sont bien

(1) Je noterai en passant, dans les ovocytes, une remarquable dualité d'inclusions de réserves: vers le centre ce sont des graisses, mais à la périphérie il existe une zone à vitellus.

plus allongées, et les tonofibrilles y sont plus rares. Je n'ai vu nulle part les cellules glandulaires caractérisées signalées par BLOCHMANN dans l'épiderme coquillier de *Crania*, et je crois qu'elles n'existent pas chez la Térébratule.

Aux insertions des muscles adducteurs, les caractères de l'épithélium (fig. 4, C) changent un peu. Les cellules ont, en surface, une sorte de plateau plus net qu'ailleurs, qui les sépare brutalement de la coquille. Les tonofibrilles y sont, en outre, plus volumineuses et plus visibles qu'ailleurs, et c'est pourquoi, sans doute, elles n'ont été vues que là. On a décrit, généralement, une insertion médiate des fibres musculaires sur l'épiderme : les fibres s'inséreraient sur la substance de soutien, elle-même adhérente à l'épiderme. Cet aspect tient à l'emploi de colorations insuffisamment électives : après celles qui différencient nettement le protoplasme et le collagène, la coloration de Mann par exemple, on s'aperçoit que chaque fibre musculaire se divise vers son extrémité en plusieurs chefs rapidement effilés, que ces chefs pénètrent dans la substance de soutien, la traversent de part en part, et vont se mettre en contact avec les cellules épithéliales, chaque fibre entrant ainsi en rapport avec plusieurs cellules. Celles-ci, de leur côté, sont étirées en pointes à leur base, chaque pointe correspondant à un chef musculaire. Les tonofibrilles, au lieu d'être normales à la surface épithéliale, comme elles le sont dans le reste de l'épiderme coquillier, forment des faisceaux divergents à partir des régions de la base interposées à ces pointes, et ces faisceaux peuvent être entrecroisés dans chaque cellule. Le noyau est situé sur le côté, dans un espace clair, plus net que ne sont les espaces analogues dans le reste de l'épiderme.

Outre l'absence de coloration spécifique, ce qui a pu faire croire à l'insertion des fibres musculaires sur la substance de soutien, c'est que celle-ci aussi est étirée, le long des chefs musculaires, en pointes qui reproduisent, en somme, celles des cellules épidermiques. Mais la traction exercée sur la substance de soutien doit être bien faible, car sa fibrillation est indépendante de l'orientation des chefs musculaires. Entre les fibres, au contact même de la substance de soutien, et logées dans les creux de celle-ci, on trouve fréquemment des cellules vacuolaires, du type décrit plus haut ; il est probable qu'elles jouent le rôle de coussinets élastiques, et résistent aux pressions latérales exercées par les fibres en contraction.

4° Papilles du manteau.

Il est bien connu que chez certains Brachiopodes la surface externe du manteau envoie dans l'épaisseur de la coquille des papilles qui se terminent à peu de distance du périostracum ou à son contact. Ces papilles sont assez difficiles à étudier, en raison de leur situation, et c'est pourquoi elles sont encore mal connues, malgré les descriptions de VAN BEMMELLEN, de SOLLAS (chez *Waldheimia*), de JOUBIN et de BLOCHMANN (chez *Crania*).

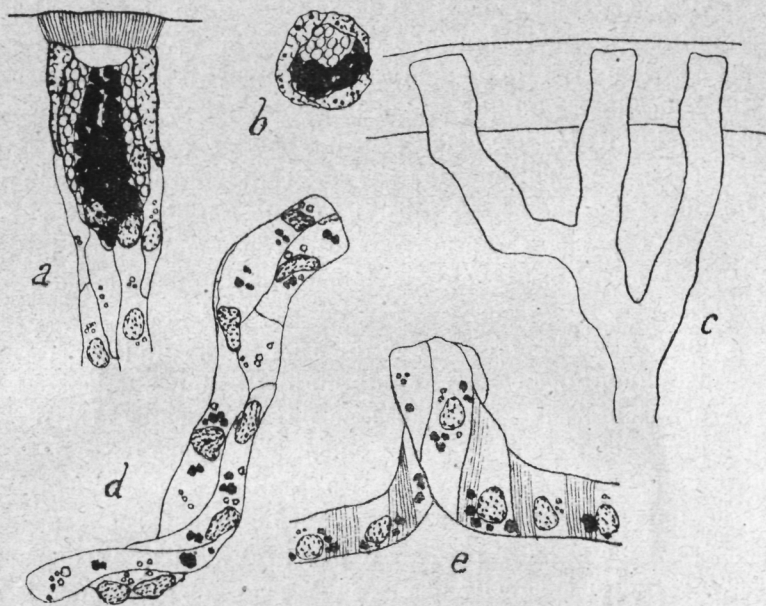


FIG. 5. — Papilles palléales de *Terebratulina caput-serpentis*. a, coupe longitudinale de l'extrémité d'une papille; b, coupe transversale de l'extrémité d'une papille; d, coupe longitudinale de la portion moyenne d'une papille; e, coupe longitudinale, à 1 μ , de la base d'une papille; toutes ces figures après Flemming, safranine, vert lumière, $\times 1500$. c, ramification d'une papille; $\times 750$; les limites figurées sont la limite externe de la coquille et la limite de ses deux couches calcaires

Les papilles de *Crania* diffèrent d'ailleurs de celles de *Terebratula* en ce qu'elles sont divisées et comme plumeuses vers leur extrémité, alors que celles de *Terebratula* sont simples, ou tout au plus, et assez rarement, divisées en deux ou trois rameaux équivalents (fig. 5, C).

Les papilles, chez la Térébratule, sont purement épidermiques, conformément à l'opinion de BLOCHMANN, et n'admettent

pas à leur intérieur de prolongement réel de la substance de soutien ni d'une cavité quelconque, comme VAN BEMMELEN et JOUBIN l'ont décrit, et comme SOLLAS semble avoir voulu le figurer. Contrairement à BLOCHMANN, cependant, je vois à leur origine la base de l'épithélium (fig. 5, *e*), soulevée, former comme une sorte d'entonnoir, si bien qu'il ne s'agit pas d'une simple colonne de cellules épidermiques, mais plutôt d'une évagination étirée à cavité virtuelle; il y a, en même temps, torsion de l'ensemble, ce qui sans doute a pour effet précisément de rendre virtuel le prolongement de la substance de soutien. Ces conditions compliquées font que des coupes à 3μ sont insuffisantes pour s'en rendre un compte exact, même sur les jeunes papilles marginales, et que pour voir l'entonnoir basilair il est indispensable d'abaisser l'épaisseur des coupes à 2, voire 1μ , ce qui n'est pas sans difficulté dans une coquille plus ou moins parfaitement décalcifiée. De plus il n'existe pas de basale au-dessous de l'épiderme, ou, si l'on veut, la basale n'est pas distincte de la substance de soutien, si bien qu'on ne peut la suivre à l'intérieur de la papille.

Sur une grande hauteur les cellules de la papille (fig. 5, *d*) ne se distinguent des cellules épidermiques banales, outre leur forme extérieure, que par l'absence de tonofibrilles. On n'y trouve pas, bien entendu, contrairement à ce qui se passe chez *Crania* d'après BLOCHMANN, de cellules glandulaires semblables à celles de l'épiderme, puisque ces éléments n'existent pas. Mais, à l'extrémité de la papille, à peu près à partir du point où celle-ci quitte la couche des prismes pour pénétrer dans la couche dite « granuleuse » ⁽¹⁾ de la coquille, les cellules sont nettement différenciées.

La papille s'arrête là ⁽²⁾, non pas au contact du périostracum, mais un peu au-dessous. Son extrémité, tronquée (fig. 5, *a* et *b*), en est séparée seulement par une couche de fibres calcaires qui divergent légèrement à partir d'elle, et n'ont donc pas tout

(¹) Bien plutôt que de granulations calcaires, cette couche est faite de fibres calcaires très fines, normales à la surface. De plus s'il est exact qu'elle soit, comme on le dit, très labile à la décalcification, elle n'en a pas moins un constituant organique important, orienté de même, comme on le voit après décalcification très prudente.

(²) Pour bien voir ces rapports, il est bon d'utiliser, comme je l'ai fait, des Térébratules revêtues d'Eponges; celles-ci protègent les papilles, même pendant la destruction de la couche granuleuse, et en tous cas les extrémités papillaires y restent adhérentes.

à fait la même orientation que celles de la couche granuleuse générale, même les plus voisines de la papille. Après décalcification il reste là, rayonnant de même, des filaments de substance organique qui simulent des cils par leur régularité ; mais il me paraît plus probable qu'il s'agit des restes de substance organique interposée aux fibres calcaires disparues.

L'extrémité de la papille comprend à sa périphérie une couronne de 3 ou 4 cellules manifestement dégénérées, où le noyau a disparu, et dont le contour cellulaire, très apparent et très irrégulier, se colore électivement par la safranine et par l'éosine ; à l'intérieur de ces éléments on ne voit que quelques granulations de même colorabilité. Au milieu de cette couronne, au fond d'une dépression, aboutissent deux ou trois cellules glandulaires, à granulations volumineuses ellipsoïdales, dont une partie au moins sont très basophiles, et se colorent électivement par la safranine et le bleu de méthylène.

Pour les raisons qu'a données BLOCHMANN, et aussi parce que les papilles n'arrivent même pas au périostacum, il semble exclu qu'elles servent, comme le voulait VAN BEMMELEN, à l'absorption de l'eau. Pour BLOCHMANN, ce sont des voies servant à la nutrition de la coquille ; mais on peut se demander pourquoi des coquilles bien plus épaisses de nombreux Mollusques et même de Brachiopodes seraient alors dépourvues de telles papilles. De plus, sauf à l'extrémité des papilles, rien, dans l'orientation de la cristallisation calcaire, ne dénote qu'elles exercent la moindre influence sur la formation de la coquille.

SOLLAS, chez *Waldheimia*, considère les papilles comme nerveuses. Sa figure est très schématique. Il n'y a pas de doute, à mon sens, malgré le matériel un peu différent, que sa cellule granuleuse terminale ne soit identique à mes cellules glandulaires. Je n'ai pu, par les procédés courants (les seuls cependant que SOLLAS ait dû employer), déceler la fibre nerveuse qu'il figure tout au long de la papille ; je la rechercherai ultérieurement par des procédés spéciaux.

Les papilles des Brachiopodes, à mon sens, ne sont pas des organes entièrement isolés. Leur situation est comparable à celle de l'organe de Koehler des *Pollicipes*, qui est certainement, en partie du moins, un organe nerveux. SCHRÖDER les a déjà comparées aux papilles épidermiques du manteau de *Cyclas*, dont il ne peut décider si elles sont nerveuses ou glandulaires.

Mais la comparaison me paraît fructueuse surtout avec les esthètes des Chitons, qui présentent à leur extrémité d'abondantes cellules bien caractérisées comme glandulaires, qui ne sont séparés de la surface que par une coiffe chitineuse d'épaisseur comparable à celle de la couche calcaire recouvrant la papille de la Térébratule, et qui enfin peuvent être soit simples, soit ramifiés en micresthètes, de façon assez comparable à la ramification des papilles de *Crania*.

OUVRAGES CITÉS

- BEMMELEN (J.-F. van). — Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardinia. *Jen. Zeitsch. f. Naturw.*, XVI, 1883.
- BLOCHMANN (F.). — Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. I. Die Anatomie von *Crania anomala* O. F. M. *Iena*, 1892.
- BLOCHMANN (F.). — Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. II. Die Anatomie von *Disciniscia lamellosa* (Broderip) und *Lingula anatina* Bruguière. *Iena*, 1900.
- BLOCHMANN (F.). — Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XC, 1908.
- JOUEIN (L.). — Recherches sur l'anatomie des Brachiopodes inarticulés. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, [2], IV, 1886.
- PRENANT (M.). — Observations sur les porocytes de *Clathrina coriacea* Mont. *Trav. Stat. Biol. Wimereux*, IX, 1925.
- PRENANT (M.). — Contributions à l'étude cytologique du calcaire. III. Observations sur le déterminisme de la forme spiculaire chez les larves pluteus d'Oursins. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, LX, 1926.
- PRENANT (M.). — Contributions à l'étude cytologique du calcaire. IV. La vatérite chez les animaux (à l'impression, *Bull. Biol. Fr.-Belg.*).
- SCHMIDT (W.-J.). — Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Lichte. *Bonn*, 1924.
- SCHRODER (O.). — Beiträge zur Histologie des Mantels von *Calymene (Cyclas) lacustris* Müller. *Zool. Anz.*, XXXI, 1907.
- SOLLAS (W.-J.). — The coecal processes of the shells of Brachiopods interpreted as sense-organs. *Proc. Roy. Soc. Dublin*, V, 1887.