

Roscoff - 8-VI-68
[Signature]

Extrait du Bulletin de la Société zoologique de France

Tome XLIX 1924, page 611.

148763

NOTES SUR LES PARTIES CALCIFIÉES DES TÉGUMENTS
CHEZ *POLLICIPES CORNUCOPIAE* LEACH.

PAR

Marcel PRENANT

Chez *Pollicipes cornucopiae* Leach, comme d'ailleurs chez beaucoup d'autres Cirripèdes Pédonculés, on le sait, le tégument du pédoncule et le tégument externe du manteau présentent une épaisse couche de chitine (1), où sont enchassées des plaques calcaires nombreuses. Il ne semble pas que la structure histologique de ces téguments ait été décrite depuis les travaux de KOEHLER et de GRUVEL, qui sont peu explicites sur ce point.

(1) La nature chitineuse de ce tégument me semble établie par sa résistance à la potasse, même bouillante, et sa solubilité rapide dans l'acide chlorhydrique concentré et chaud, avec production d'un corps qui, comme le chlorhydrate de glucosamine, est réducteur et cristallise facilement par refroidissement. WESTER d'ailleurs, chez *Lepas anatifera* L., a conclu d'après la réaction de van Wisselingh que le tégument était chitineux.

1. *L'épiderme général.* — L'épiderme sous-jacent à la chitine a un aspect assez curieux : il est caractérisé, en effet, par la présence de faisceaux épais de tonofibrilles (fig. 1, 3 et 5) ; les fibres musculaires se terminent, au voisinage de l'épiderme, par des ramifications dont chacune paraît se prolonger par un faisceau de tonofibrilles. Le vert lumière met quelquefois en évidence une très fine membrane basale, et l'on peut alors s'assurer que les tonofibrilles sont bien intraépidermiques, et qu'il ne s'agit pas d'une insertion directe de la fibre sur la cuticule à travers l'épiderme ; les paquets de tonofibrilles sont d'ailleurs généralement plus larges que les ramifications des fibres. Ce mode d'insertion musculaire médiate répond, en somme, exactement à celui que l'on a décrit dans bien d'autres cas analogues.

Le même épiderme présente d'autres caractères intéressants : les noyaux sont assez petits et pourvus d'un nucléole très net ; les cellules renferment de nombreuses inclusions sphériques, qui ont la même colorabilité que la couche de chitine, et dans lesquelles il est difficile de ne pas voir l'origine de celle-ci, bien qu'elles semblent moins résistantes ; elles renferment enfin souvent de petits grains de pigment foncé, serrés en chaînettes et parfois allongés.

2. *Les plaques.* — Les plaques calcaires du capitule qui, on le sait, restent jusqu'au bout au contact de l'épiderme, n'ont pas, au microscope polarisant, de texture nette : elles semblent formées de nombreux et très fins cristaux de calcite, d'orientation absolument quelconque. Sur les corps décalcifiés (fig. 1) elles ont une structure stratifiée, déjà signalée par GRUVEL. Le calcaire y est mêlé en effet d'une importante quantité de matière organique, qui reste en place après décalcification, et marque la stratification par son abondance particulière au niveau des « zones godronnées » de GRUVEL. Mais, fait remarquable, la stratification n'est pas uniforme : les strates se décalent et s'imbriquent régulièrement, en quelque sorte, d'un côté à l'autre de la plaque, et chacune d'elles s'épaissit en même temps si l'on se déplace dans le même sens ; tout se passe, en somme, comme si le lieu qui correspond au maximum de la sécrétion calcaire se déplaçait à mesure que se fait la croissance de la plaque.

La plaque est, de plus, typiquement recouverte d'une pellicule chitineuse très condensée, appelée souvent et improprement « épiderme », qui la sépare complètement, et de l'eau, et de la

chitine générale du tégument. Cette pellicule peut être enlevée par érosion sur les parties les plus externes des vieilles plaques, mais elle existe toujours sur les plaques jeunes, et en tous cas au voisinage de l'épithélium, là où elle est protégée par la chitine générale. Elle joue, en somme, le rôle d'un périostracum, mais il est à remarquer qu'alors que le périostracum des Mollusques a exactement la nature de la matière organique mêlée au calcaire, et se prolonge par elle de façon continue, la pellicule des plaques de *Pollicipes* diffère nettement, par ses réactions de coloration et par certaines propriétés chimiques, et de la chitine générale, et de la matière organique des plaques calcaires, qui

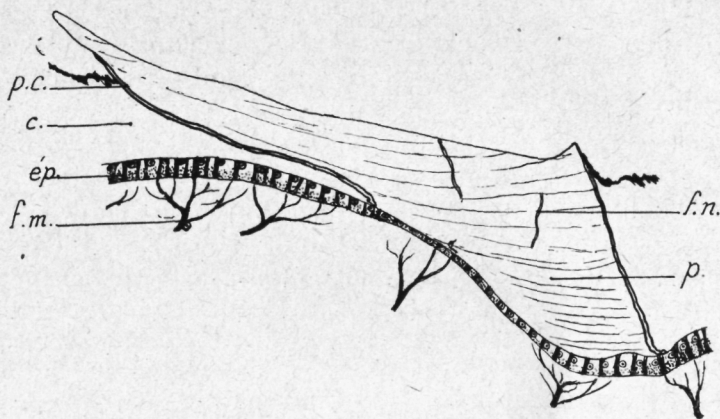


FIG. 1. — Jeune *Pollicipes cornucopiae* Leach. Coupe à travers une plaque capitulaire $\times 350$. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert lumière. — c., cuticule générale; ép., épiderme; f. m., fibre musculaire; f. n., fibre nerveuse; p., plaque capitulaire; p. c., pellicule chitineuse.

ressemble tout-à-fait à cette dernière : elle est en général moins colorable, mais prend pourtant plus facilement la fuchsine ou la safranine, alors que la chitine générale prend électivement le vert lumière ; elle est bien plus résistante à l'acide chlorhydrique concentré et chaud, bien qu'elle finisse par s'y dissoudre en donnant un corps qui a les caractères du chlorhydrate de glucosamine ; enfin elle est nettement délimitée sur les coupes, extérieurement aussi bien qu'intérieurement.

L'épithélium sous-jacent aux plaques capitulaires diffère assez peu de l'épithélium sous-jacent à la chitine, et son histoire paraît simple. Les noyaux ont même structure ; les tonofibrilles, et souvent le pigment, y subsistent. Mais, dans les régions les plus

agées de la plaque, celles où l'on ne trouve pas les strates les plus internes, l'épithélium est extrêmement bas (jusqu'à 6 ou 7 fois plus que l'épithélium général), et vidé d'inclusions sphériques. Si on le suit de là vers les régions les plus jeunes, où se trouvent les strates internes, on le voit de plus en plus haut et de plus en plus rapproché du type de l'épithélium général. Il est ainsi à peu près évident que ce dernier, quand il se met à sécréter le calcaire des plaques capitulaires, s'épuise peu à peu, et diminue de hauteur, jusqu'au moment où la sécrétion cesse ; à aucun moment son activité ne se traduit cependant par des caractères bien particuliers.

Sur les bords de la plaque, la pellicule qui le recouvre est au contact de l'épiderme, et c'est évidemment là qu'elle est sécrétée par lui. Mais le contact n'est pas de même nature sur tous les bords. Au bord supérieur, c'est-à-dire à celui vers lequel se trouvent les cellules épuisées, la pellicule n'est en rapport qu'avec une rangée de cellules épidermiques, et se termine, soit normalement à l'épiderme, soit même obliquement, de façon à faire un angle obtus avec la base de la plaque. A l'autre bord, c'est-à-dire à celui où se trouvent des cellules d'aspect à peu près normal, la pellicule se termine au contraire tangentiellement à l'épiderme, et se trouve en rapport avec plusieurs cellules épidermiques.

A ce point de vue, comme au point de vue du calcaire, on retrouve donc dans la plaque une dissymétrie nette : sa croissance, limitée sur un bord par la couche chitineuse, se fait par l'autre bord, de façon presque illimitée. Il est probable que de ce dernier côté, les unes après les autres, des cellules épithéliales indifférentes se mettent à sécréter la couche chitineuse, puis le calcaire, puis arrivent à s'épuiser, l'ensemble du processus rappelant ainsi un peu ce qui se passe sur le bord des coquilles de Lamellibranches.

3. *Les écailles pédonculaires.* — La structure des écailles calcaires du pédoncule est, en principe, à peu près la même que celle des plaques capitulaires : elles sont formées de nombreux et petits cristaux sans orientation commune. Cependant, ici, il y a une tendance à l'alignement des cristaux suivant certaines directions privilégiées, ce qui produit au microscope polarisant des extinctions incomplètes suivant ces directions : c'est ainsi que

les cristaux sont en partie alignés, d'une part sur la pointe de l'écaille, d'autre part sur la papille centrale (fig. 2).

Au sujet de ces écailles, GRUVEL a exprimé successivement deux opinions : après avoir considéré (1893) qu'elles sont très différentes des plaques capitulaires, ces dernières étant des productions du manteau, alors que les écailles du pédoncule ne seraient « rien autre chose que des productions de la chitine même qui recouvre le pédoncule », il admet au contraire (1903) que « anatomiquement comme phylogénétiquement, les plaques ne sont autre chose que des écailles qui se sont développées et

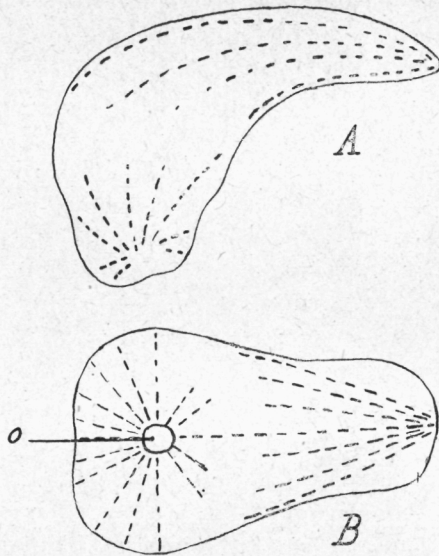


FIG. 2. — Schéma de l'orientation des cristaux dans une écaille pédonculaire de *Pollicipes cornucopiæ* Leach, vue de profil (A) et par dessous (B) : en o, l'emplacement de l'organe de Koehler.

adaptées à des fonctions de protection ». D'autre part, au sujet d'un petit organe intérieur à l'écaille adulte, aperçu d'abord par KOEHLER, et auquel GRUVEL a donné pour cette raison le nom d'organe de Koehler, GRUVEL a toujours admis que c'était un organe nerveux ; mais alors qu'en 1893 il le décrivait comme formé d'une seule et « belle cellule nerveuse, fortement granuleuse, portant un petit noyau vers sa partie inférieure », en 1903 il le décrit et le figure comme constitué par un grand nombre de cellules nerveuses réunies en un ganglion.

Les opinions récentes de GRUVEL sont certainement plus exactes que les anciennes. Mais il reste que GRUVEL semble continuer à admettre, comme il le faisait explicitement auparavant, la naissance des écailles à leur emplacement définitif. Il méconnaît là le fait signalé très brièvement, mais à deux reprises (p. 32 et 293), par DARWIN, de la production des écailles dans la région supérieure du pédoncule, au contact du capitule, région d'où elles sont entraînées ensuite vers le bas par la croissance du pédoncule lui-même.

Ce fait est pourtant à peu près évident, même à l'examen extérieur de l'animal. On constate facilement, en effet : que jamais on ne trouve, dans les régions inférieures du pédoncule, de petites écailles en voie de croissance mêlées aux écailles plus grandes et achevées ; que les verticilles tout à fait supérieurs sont formés au contraire de petites écailles inachevées ; que les écailles de la base du pédoncule sont écartées les unes des autres, alors que celles du sommet sont contiguës ; que les écailles de la base sont plus petites que celles du sommet ; qu'elles sont en nombre beaucoup plus faible sur une même section transversale. Tout ceci s'explique facilement si l'on admet que la zone génératrice des écailles est située au contact du capitule (au contact, d'ailleurs, de la zone génératrice des plaques capitulaires accessoires), qu'ensuite, au bout d'un temps assez court, les écailles cessent de croître, mais que la cuticule qui leur est interposée continue à s'accroître en épaisseur et en surface. DARWIN fixe comme limite approximative jusqu'à laquelle les plaques continuent à s'accroître le 10^e verticille environ : c'est en effet à ce niveau qu'est atteint le maximum de dimensions des plaques pédonculaires de tout l'animal.

Dans ces conditions il devient clair, dès la lecture des descriptions de GRUVEL (1905) relatives aux variations de conformation des écailles vers le sommet du pédoncule, qu'il s'agit là, non pas d'états définitifs des écailles, comme l'admet cet auteur, mais de stades jeunes. L'organe de Koehler, de plus, pourra ainsi nous apparaître, en partie du moins, comme le reste d'une papille formatrice de l'écaille. En somme, les faits décrits par GRUVEL en 1905 sont exacts, mais leur interprétation reste imparfaite.

Les origines premières des écailles pédonculaires sont plus faciles à trouver que celles des plaques capitulaires, celles-ci se forment peu activement. Tout à fait au sommet du pédoncule,

dans la zone définie plus haut, il n'est pas rare de trouver un groupe de cellules épidermiques directement recouvertes par une pellicule de chitine condensée, semblable à celle que nous connaissons dans les plaques capitulaires, pellicule qu'elles sécrètent évidemment. Ces cellules ne se distinguent pas des éléments sous-jacents à la chitine générale.

Plus bas (fig. 3) on trouve des écailles où le calcaire a commencé à apparaître, et distend en son milieu la pellicule, qui reste au contact de l'épiderme sur les bords. A la place du calcaire, dans les coupes décalcifiées, subsiste un réseau de matière organique certainement identique à celle des plaques capitulaires, c'est-à-dire à la chitine générale, mais bien moins compacte que cette dernière.

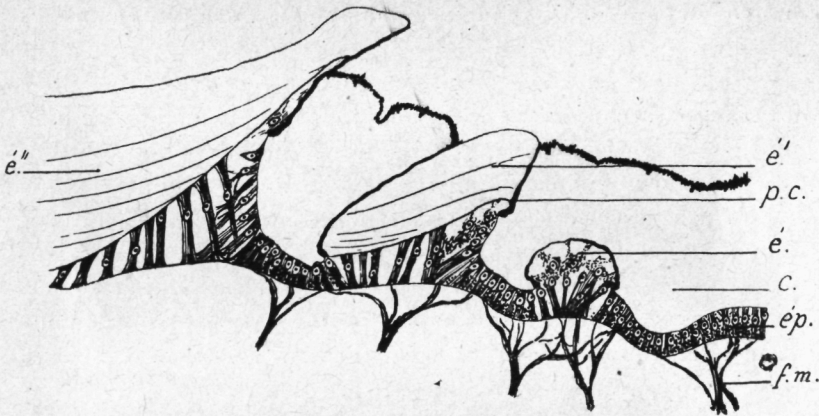


FIG. 3. — Jeune *Pollicipes cornucopiae* Leach. Coupe à travers les téguments du sommet du pédoncule $\times 350$. Bouin. Hématoxyline ferrique. — Trois écailles pédonculaires *e*, *e'*, *e''* à des stades différents, avec vacuolisation des cellules sous-jacentes, et formation d'une papille saillante. Les autres lettres comme dans la fig. 1.

A partir d'une certaine distance de la zone génératrice, la base des écailles, qui restait au contact de l'épiderme, commence à se rétrécir progressivement. La chitine générale s'insinue alors sous l'écaille, séparée d'elle toujours par la pellicule chitineuse, et finit par l'isoler à peu près entièrement. A partir de ce moment, la chitine générale continuant à s'accroître en épaisseur, l'écaille se trouve éloignée de plus en plus de l'épiderme, et perd presque tout rapport avec lui. Ce sont les figures obtenues à partir de ce niveau qui avaient amené KOEHLER et GRUVEL à conclure que les écailles étaient des formations de la chitine.

En réalité les écailles ne s'opposent guère aux plaques capitulaires que par le caractère suivant : ce sont des formations à croissance limitée, et non indéfinie comme celle des plaques. Et ce fait lui-même est nettement en rapport, de la façon suivante, avec les conditions histologiques.

Loin de sécréter le calcaire sans prendre des caractères cytologiques spéciaux, les cellules sous-jacentes aux jeunes écailles sont très différentes de l'épiderme banal, surtout dans la région supérieure de l'écaille : elles y sont comme distendues par d'énormes vacuoles, et forment ainsi une papille de cellules larges et hautes, dont les autres caractères ne sont cependant pas modifiés : le noyau reste petit et nucléolé, les tonofibrilles, le pigment et même les sphérules subsistent, les inclusions étant seulement bien plus clairsemées par suite du développement des vacuoles.

Or la couche chitineuse qui dès le début recouvre les écailles se présente, au contact de l'épiderme et sur tout le pourtour, comme elle fait au bord supérieur des plaques capitulaires : c'est-à-dire qu'elle se termine normalement à l'épiderme, et au contact d'une seule série de cellules qui la sécrètent. C'est dire que, contrairement au cas des plaques, le nombre des cellules qui interviennent dans la sécrétion du calcaire ne doit pas augmenter à mesure que l'écaille croît ; on peut vérifier en effet que ce nombre est sensiblement constant dans les diverses écailles, prises à des stades successifs. Dès lors l'accroissement de volume des cellules sécrétantes doit se traduire par un élargissement progressif de la surface occupée par la couche chitineuse, soit que celle-ci s'étire, soit plutôt qu'elle continue à être sécrétée par les cellules qui sont à son contact.

Mais l'activité des cellules à calcaire, marquée par leur accroissement de volume, est trop intense pour être durable. Rapidement elle cesse, et le volume de ces éléments diminue. Comme leur nombre est constant, la surface qu'ils occupent décroît, et comme la pellicule chitineuse reste toujours au contact des mêmes éléments, sans qu'aucun nouvel apport cellulaire renouvelle la sécrétion, contrairement au cas des plaques, l'écaille ne peut que se rétrécir en profondeur, la chitine générale s'insinuant au-dessous. Il est possible, d'autre part, que la papille formatrice soit maintenue à distance constante de la surface de l'écaille par les tractus probablement nerveux dont il va être

question. Le tout fait que finalement l'écaille est presque totalement détachée de l'épiderme, n'y restant unie que par un paquet de cellules presque squelettiques (fig. 4) : c'est là l'origine de l'« organe de Koehler ».

4. *L'organe de Koehler*. — GRUVEL voit dans l'organe de Koehler un organe nerveux, et il semble probable qu'il a raison en partie, bien que jamais on n'y ait appliqué les techniques spécifi-

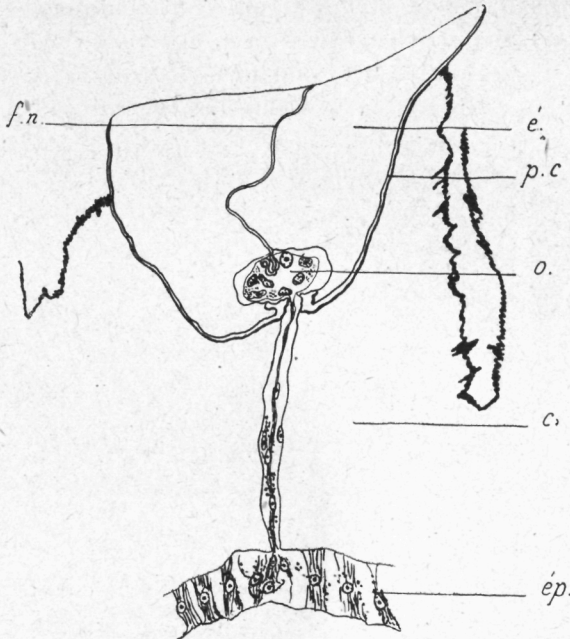


FIG. 4. — *Pollicipes cornucopiae* Leach. Coupe à travers une écaille pédonculaire adulte $\times 500$. Bouin, Giemsa. — La coupe intéresse l'organe de Koehler, o, montre sa cellule nerveuse, la fibre f. n. qui part de celle-ci dans un canalicule de l'écaille, et le canal garni de cellules en dégénérescence qui relie l'organe de Koehler à l'épiderme. Les autres lettres comme dans la fig. 1.

ques du système nerveux, et que cette application soit à peu près impossible, en raison de la décalcification nécessaire. De l'organe (fig. 4) partent en effet quelques prolongements qui rayonnent dans des canaux de l'écaille, et qui ressemblent beaucoup à ceux qui parcourent les plaques capitulaires du même animal, et aussi à ceux qui traversent la chitine générale des *Scalpellum* et se rendent à des soies tactiles (fig. 5) : ce sont donc à peu près sûrement des fibres nerveuses.

Là où GRUVEL me semble s'écarter des faits, c'est quand il admet que toutes les cellules de l'organe de Koehler, et même celles de son pédoncule, sont des cellules nerveuses. Toutes les cellules n'en sont en effet pas équivalentes : au début toutes se ressemblent, et ressemblent aux cellules épidermiques, tant par la structure du noyau que par le pigment qu'elles peuvent renfermer ; mais au bout d'un certain temps, quand le pédoncule de la papille s'est assez rétréci, la plupart d'entre elles, à en juger par leur noyau qui devient plus chromatique, changent de caractère ; une seule garde le noyau caractéristique ; c'est celle qui est en relation avec les fibres nerveuses de l'écaille et qui contient dans son cytoplasma une sorte de boyau pelo-

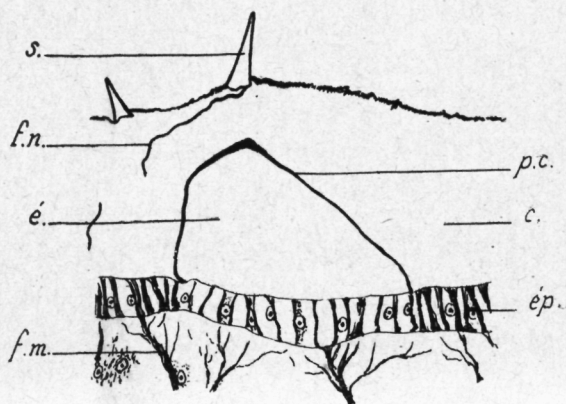


FIG. 5. — *Scalpellum vulgare* Leach. Coupe à travers une jeune écaille pédonculaire $\times 350$. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert lumière. — Dans l'écaille les cellules sont vacuolisées, mais ne forment pas de papille. Les soies tactiles *s.* reçoivent des fibres probablement nerveuses *f. n.* Les autres lettres comme dans la fig. 1.

tonné prolongeant certaines de ces fibres ; on a donc toutes raisons de la croire nerveuse. Les autres cellules ne sont au contraire, à mon sens, que des cellules épidermiques entraînées dans la papille et plus ou moins en voie de dégénérescence.

Pour compléter mes observations j'ai cru utile de considérer le cas de *Scalpellum vulgare* Leach, dont les écailles pédonculaires, d'après GRUVEL, n'ont pas d'organe de Koehler. Le fait est exact. Elles ne renferment pas non plus de fibres nerveuses, celles-ci étant au contraire comprises dans la chitine générale et se rendant à des soies tactiles. Enfin, sous les jeunes écailles du sommet du pédoncule, les cellules épithéliales sont

simplement distendues et vacuolaires, sans former de papille à aucun moment (fig. 5).

Il semble donc que l'organe de Koehler, s'il a une fonction nerveuse à peu près certaine par un de ses éléments, doit être considéré aussi comme le reste atrophié d'une papille épidermique qui a formé l'écaille. La constitution de cette papille est en rapport, d'une part avec la distension extrême des cellules au moment de la sécrétion du calcaire, d'autre part, probablement, avec l'existence même de la cellule nerveuse qui y est comprise, les fibres de celle-ci maintenant la cellule à une distance définie du sommet de l'écaille.

(Laboratoire de zoologie de l'Ecole normale supérieure,
et Station biologique de Roscoff).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1851. DARWIN. — A monograph of the subclass Cirripedia (London).
1893. GRUVEL. — Contribution à l'étude des Cirrhipèdes (Thèse Paris, et *Arch. Zool. Exp.* (3), 1).
1905. GRUVEL. — Monographie des Cirrhipèdes ou Thécostracés (Paris).
1890. KOEHLER. — Recherches sur l'organisation des Cirrhipèdes (*Arch. Biol.*, X).
1910. WESTER. — Ueber die Verbreitung und Lokalisation des Chitins im Tierreiche (*Zool. Jahrb., Syst.*, XXVIII).
-

