

L'ENCÉPHALISATION CHEZ LA MYXINE
(MYXINE GLUTINOSA L.).
ANALYSE QUANTIFIÉE
DES PRINCIPALES SUBDIVISIONS ENCÉPHALIQUES

par

Roland Platel et Christian Delfini

Université Paris 7 — Laboratoire d'Anatomie comparée
2, place Jussieu, 75221 Paris Cédex 05.

A la mémoire du Professeur Dertil Swedmark (Directeur de la Station biologique de Christineberg, Suède) qui nous avait amicalement apporté ce matériel à l'occasion de son dernier séjour en France. Nous désirons par cette dédicace associer sa mémoire au travail pour lequel il avait manifesté un bienveillant intérêt.

Résumé

Cette étude a été réalisée sur un échantillonnage de 22 individus (19 adultes, 3 juvéniles) de *Myxine glutinosa* L. (Cyclostomes, Myxinoïdés). Elle permet, par la mesure du poids du corps et du poids de l'encéphale, de déterminer le coefficient d'allométrie encéphalo-somatique propre à cette espèce. Sa valeur, 0,402, est discutée en regard de celles que l'on connaît déjà chez de nombreuses espèces de Vertébrés ; elle se place d'une façon déconcertante au sein d'une échelle de valeurs décroissantes que nous avons pu mettre en évidence des Chondrichthyens (0,566) aux Mammifères (0,23).

Comparée à d'autres Vertébrés anamniotes, la Myxine se singularise par un indice d'encéphalisation qui la situe parmi les Téléostéens et au voisinage des Amphibiens Urodèles les moins encéphalisés. En revanche, la Lamproie (*Petromyzon marinus*) apparaît bien comme le Vertébré dont le niveau d'encéphalisation est le plus bas.

La seconde partie de ce travail complète ce qui précède par une analyse détaillée du volume des principales **subdivisions** encéphaliques : bulbes olfactifs, hémisphères cérébraux, diencéphale, toit mésencéphalique, calotte et moelle allongée. Deux méthodes sont successivement retenues. La première conduit aux volumes relatifs (volume des subdivisions exprimé en pourcentage de celui de l'encéphale entier) : elle montre de grandes identités d'organisation entre la Myxine et la Lamproie de Planer. La seconde fait appel aux indices isopondéraux : elle confirme, au niveau de chaque subdivision encéphalique, le statut évolutif plus affirmé de la Myxine par rapport à la Lamproie.

Une étude identique menée chez d'autres espèces d'Agnathes (Pétromyzontidés et Myxinidés) doit permettre à l'avenir de développer d'une façon plus assurée les quelques hypothèses que nous proposons en guise de conclusion.

Introduction

Cette étude s'inscrit dans *un* ensemble d'investigations qui ont pour commun objet le calcul et l'analyse des paramètres a et k de la relation qui unit le poids de l'encéphale (E) au poids du corps (S) : $E = k S^a$ (Snell, 1892).

De nombreux groupes de Vertébrés ont déjà retenu notre attention, des Mammifères de la lignée Insectivores-Primates (Bauchot et Stéphan, 1964, 1966, 1969) aux Chondrichthyens, et plus particulièrement ceux qui appartiennent à l'ordre des Sélaciens (Bauchot, Platel et Ridet, 1976). Notre intérêt se porte ici sur un représentant de la classe des Agnathes (ou Cyclostomes).

Il semble aujourd'hui bien établi que ce n'est pas au sein des Agnathes actuels ni parmi les formes fossiles connues à ce jour qu'il faut rechercher l'origine des Gnathostomes (Janvier, 1980). Il faut cependant admettre que ce que l'on sait **de** leur organisation encéphalique révèle des dispositions que l'on doit considérer comme primitives. Cette observation est particulièrement vraie pour les Pétromyzontidés parmi lesquels la Lamproie « offre un point de départ satisfaisant dans l'étude du développement et de la différenciation du névraxe des Vertébrés » (Nieuwenhuys, 1977). Les avis sont cependant plus partagés en ce qui concerne les Myxinidés. Reconnu comme plus primitif encore que celui de la Lamproie (Larsell, 1967), l'encéphale de la Myxine propose également des « dispositions extraordinairement bizarres et aberrantes » selon Jansen (1930) qui lui reconnaît cependant de nombreuses similitudes avec celui de la Lamproie mais aussi avec celui des Amphibiens !

L'étude quantifiée que nous projetons de mener sur ce matériel est de nature à faire progresser un tel débat. A cet égard, la littérature ne prend en considération que la seule espèce *Petromyzon marinus* (Ebbesson et Northcutt, 1976). La disposition d'un échantillonnage d'individus d'une espèce de Myxinidés (*Myxine glutinosa* L.) nous permet de diversifier et d'approfondir cet aspect particulier du problème. On se propose par conséquent :

1. d'établir pour cette espèce les caractéristiques intraspécifiques de la relation E/S (c'est-à-dire le calcul de a et de k de la relation de Snell appliquée au sein de l'espèce) et de discuter les valeurs trouvées en regard de celles que l'on connaît chez d'autres espèces d'Anamniotes ;
2. après avoir défini les caractéristiques pondérales E et S de l'adulte moyen type de *Myxine glutinosa* L., de situer cette espèce par rapport à la Lamproie et par rapport aux autres Vertébrés étudiés selon le même protocole ;
3. de faire suivre l'étude des relations encéphalo-somaliennes par une analyse volumétrique des principales subdivisions de l'encéphale de la Myxine, d'en dresser un plan d'organisation quantifié et de le comparer à ceux que l'on connaît chez quelques autres espèces d'Anamniotes.

La synthèse de ces trois ensembles de résultats conduit à proposer quelques arguments permettant de mieux situer la Myxine au sein des Agnathes, d'une part et des Vertébrés Anamniotes, d'autre part.

Matériel et méthode

L'échantillonnage de *Myxine glutinosa* L. provient de la station de Christineberg (Suède). La récolte s'est effectuée au printemps et les animaux ont été acheminés vivants immédiatement vers notre laboratoire.

Le lot se compose de 22 individus de tailles diverses. Après avoir reçu un numéro de protocole, chaque animal est endormi par un bref séjour dans un bac dont l'eau a été additionnée de MS 222. Il est ensuite pesé (à 0,1 g près) et mesuré (au mm près) ; trois longueurs ont été retenues dans ce dernier cas : la longueur museau-cloaque *a* (de l'extrémité du museau à la limite antérieure du cloaque), la longueur totale *b* et la distance *e* qui sépare le bout du museau du niveau de l'orifice branchial (Fig. 1 a). Trois individus femelles ont pu être reconnus sans ambiguïté ; une indétermination subsiste sur le sexe des 19 autres.

Après décapitation, l'encéphale est mis à nu et fixé par immersion dans un excès de liquide de Bouin. On sectionne rostralement les fils olfactifs qui le réunissent à la muqueuse olfactive ; on le sépare caudalement de la moelle épinière en avant de la deuxième paire de nerfs rachidiens. La pesée de cet encéphale se fait à 0,1 mg près ; si cette opération est réalisée dans la demi-heure qui suit la première immersion dans le Bouin, on sait que la valeur trouvée diffère peu de celle du poids encéphalique frais (Bauchot, 1967). La pièce est ensuite replacée dans le fixateur pendant trois jours, puis conservée dans de l'alcool à 70°, renouvelé périodiquement. Les valeurs numériques obtenues sont réunies dans le tableau 1.

Description de l'encéphale

L'encéphale de *Myxine glutinosa* a déjà fait l'objet de descriptions morphologiques détaillées. Parmi les travaux anciens, on retiendra ceux de Retzius (1891, 1893) et de Jansen (1930); parmi les plus récents, ceux de Bone (1963) et de Crosby et Schnitzlein (1974). Quelques informations sont également fournies à propos d'autres Myxini-dés par Larsell (1947, 1967), en particulier pour *Bdellostoma stouti*.

On se contentera ici de commenter des schémas de vues dorsale, ventrale et latérale; on se réserve de donner plus loin des détails sur l'histologie des principales subdivisions encéphaliques et les limites que nous avons été conduits à y reconnaître.

La vue dorsale (Fig. 1 b) montre, en arrière des bulbes olfactifs, des hémisphères cérébraux ovoïdes auxquels font suite les formations diencéphaliques ; elles se composent, en position médiane, d'un volumineux nodule habénulaire flanqué de deux masses latérales qui représentent la portion dorsale de la formation thalamique. La séparation

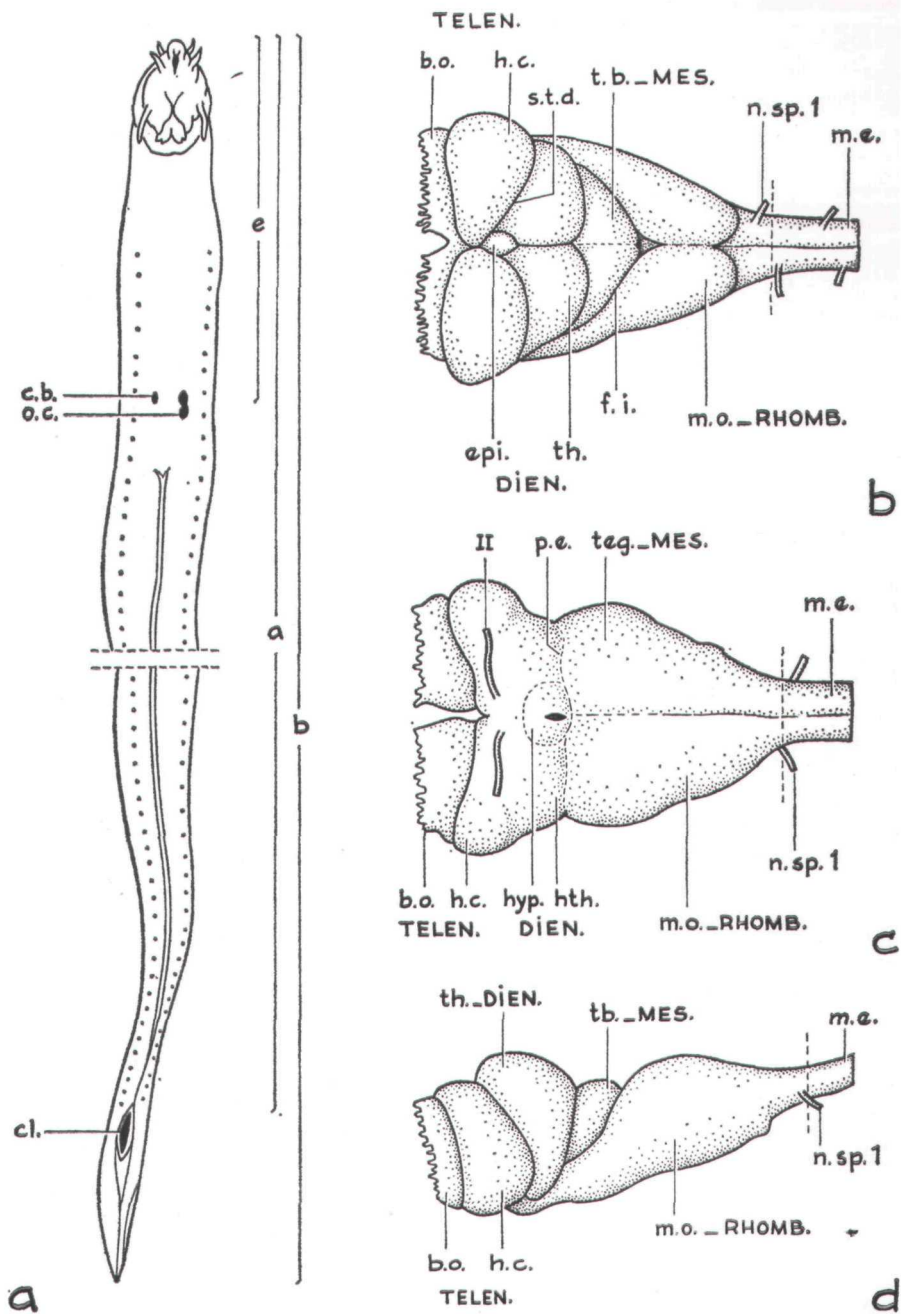


FIG. 1

Myxine glutinosa L.

1 a: Vue ventrale schématique sur laquelle sont rappelées les diverses longueurs mesurées, c.b.: orifice du canal branchial; cl.: orifice cloacal, o.c.: orifice du canal œsophago-cutané.

1 b, 1 c, 1 d. Schémas de l'encéphale en vue dorsale, ventrale et latérale, b.o.: bulbes olfactifs; epi.: épiphyse; f.i.: fissura isthmi; h.e.: hémisphères cérébraux; hth.: hypothalamus; hyp.: hypophyse; m.e.: moelle épinière; m.o.: moelle allongée (medulla oblongata); n.sp. 1: 1re paire de nerfs rachidiens; p.e.: plica encephalica; s.t.d.: sulcus telo-diencephalicus; t.b.: tubercules bijumeaux (tectum mesencephalicum); teg.: tegmentum; th.: thalamus; TELEN.: télencéphale; DIEN.: diencephale; MES.: mésencéphale; RHOMB.: rhombencéphale.

TABLEAU 1
Myxine glutinosa L.: Données numériques individuelles

Sexe	N°	b (cm)	e(cm)	d (cm)	E (0,1 mg)	S (g)
1	F	39,7	11,0	35,0	427	69,5
2	—	33,2	9,1	28,5	453	51,2
3	F	38,4	10,5	33,2	423	64,0
4	—	30,2	8,3	25,6	394	49,6
5	—	28,6	7,5	24,4	354	30,2
6	—	29,2	7,8	25,0	400	26,6
7	—	30,2	9,2	26,2	442	31,2
8	—	17,2	5,5	14,5	193	6,1
9	—	15,4	4,5	12,8	160	5,1
10		29,6	8,2	25,7	392	32,0
11	F	28,2	7,8	23,5	363	25,7
12		26,7	7,3	22,9	311	22,0
13	—	30,4	8,5	25,5	374	28,7
14	—	26,9	7,7	23,0	347	18,6
15	—	26,0	7,5	22,4	370	25,2
16		27,8	8,0	24,6	365	24,7
17		29,2	8,0	25,6	403	31,1
18		25,0	7,1	21,3	304	17,0
19	—	26,2	7,3	22,3	310	21,4
20	—	24,6	6,5	21,0	298	14,8
21	—	28,7	7,6	25,4	416	25,4
22	—	17,6	5,2	15,0	202	6,3

avec les hémisphères cérébraux plus rostraux est bien marquée par le *sulcus telodiencephalicus* (Jansen, 1930). Le mésencéphale apparaît comme une masse triangulaire formant le toit mésencéphalique (tubercules bijumeaux séparés par un sillon longitudinal d'ailleurs peu marqué). Les parois latéro-dorsales du mésencéphale sont masquées par les prolongements latéraux (en Y) du rhombencéphale. Un sillon profond (en V dirigé vers l'arrière) sépare ainsi le tectum de la partie dorsale de la moelle allongée (*fissura isthmi* — Jansen, 1930); il n'est en effet pas possible de reconnaître dans cette région l'expression d'une structure cérébelleuse et, plus en arrière, celle de la toile choroïdienne du quatrième ventricule. Larsell (1967) a fait le point sur cette indétermination à propos de laquelle le simple examen morphologique ne peut, pour l'instant, donner de réponse satisfaisante.

La vue ventrale (Fig. 1 c) ne montre pas de limites bien marquées. Seul un sillon transversal (*plica encephalica* — Jansen, 1930) permet de séparer la région prosencéphalique de la portion ventrale du tronc cérébral qui lui fait suite.

La vue latérale (Fig. 1 d) illustre bien l'aplatissement général qui affecte la forme de cet encéphale. Elle révèle l'importance des structures diencephaliques latérales (thalamiques); elle apporte, en revanche, peu d'informations sur l'éventuelle extension des formations mésencéphaliques.

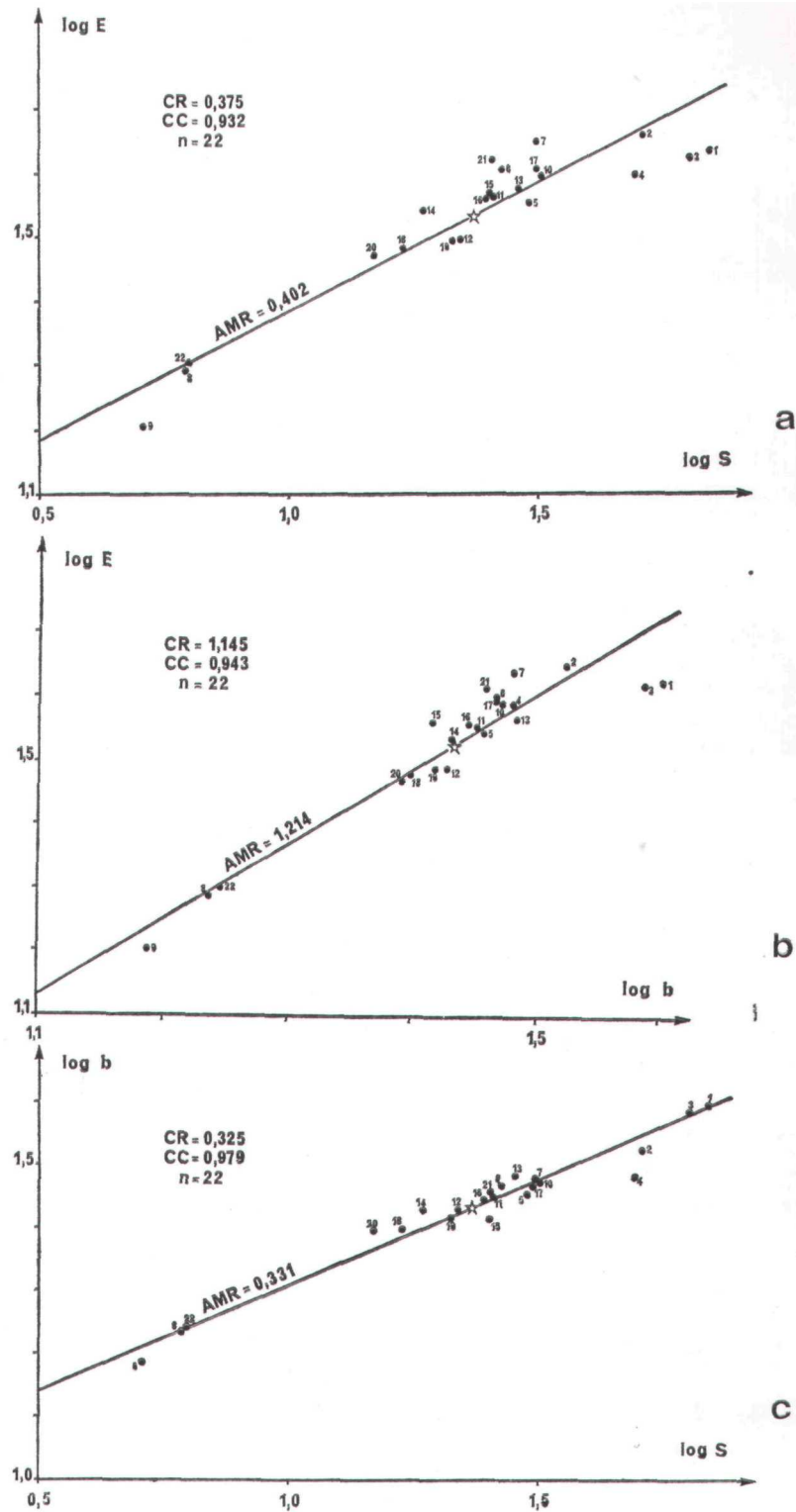


FIG. 2

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. La relation encéphalo-somatique pondérale

1. Étude intraspécifique

L'usage de la relation de Snell est plus aisée après transformation logarithmique : $\log E = a \log S + \log k$.

Graphiquement chaque individu fournit un point représentatif ($\log E$, $\log S$) ; l'ensemble de ces points forme un nuage pour lequel on recherche une droite d'ajustement. Notre choix (qui a été justifié par ailleurs : Platel, 1974) se porte sur l'Axe Majeur Réduit : A.M.R. (Teissier, 1948). Le calcul de sa pente fournit a ; $\log k$ correspond à son ordonnée à l'origine. On complète ces informations par le calcul du coefficient de corrélation r . La figure 2 a fourni une illustration de ces différentes notions.

Notre échantillonnage de *Myxine glutinosa* conduit à un a de 0,402 (avec un coefficient de corrélation de 0,932, donc très significatif à 99 p. 100).

Si l'on s'en tient à la simple comparaison des valeurs numériques (sans faire appel en particulier à un test de significativité par ailleurs difficile à concevoir), on constate que la Myxine par sa valeur $\log$ fournit le niveau le plus bas d'une série où l'on trouve ensuite :

- Les Poissons Téléostéens : 0,487 — moyenne pondérée pour 36 espèces (Ridet *et al.*, 1977);
- les Amphibiens Urodèles : 0,498 — moyenne pondérée pour 9 espèces (Thireau, 1975) ;
- les Chondrichthyens : 0,566 avec *Scyliorhinus canicula* (Ridet *et al.*, 1973) ;
- ou encore : 0,545 — moyenne pondérée pour 2 espèces (Bauchot *et al.*, 1976).

Cette enumeration nous conduit à formuler les deux remarques qui suivent.

FIG. 2
Myxine glutinosa L.

Corrélations entre le poids encéphalique et le poids somatique (E/S), le poids encéphalique et la longueur totale du corps (E/b), la longueur totale du corps et le poids somatique (b/S) chez *Myxine glutinosa* L. Doubles coordonnées logarithmiques. AMR: Axe majeur réduit; C.R.: coefficient de régression; CC: Coefficient de corrélation. Le point figuratif de chaque individu est accompagné de son numéro de protocole. Le centre de gravité du nuage de points est indiqué par une étoile blanche.

Remarque 1

A la suite d'une esquisse d'étude quantitative portant sur les couples de valeurs E/S, Ebbesson et Northcutt (1976) reconnaissent chez les Anamniotes trois niveaux d'organisation encéphalique. Le niveau le plus bas est celui des Agnathes (représentés par *Petromyzon marinus*) ; viennent ensuite deux autres niveaux, un intermédiaire avec les Ostéichthyens et les Amphibiens, un supérieur avec les Chondrichthyens. Le classement des coefficients d'allométrie intraspécifique E/S que nous venons de proposer semble être en accord avec cette hypothèse — les Agnathes étant ici représentés par la Myxine.

Il faut toutefois reconnaître que les valeurs numériques qui sous-tendent ce raisonnement sont en contradiction avec un tout autre point de vue que nous avons défendu lors d'un travail antérieur (Ridet *et al.*, 1977) : nous y avons en effet mis l'accent sur la nature *décroissante* des valeurs d' α (intraspécifiques) lorsqu'on s'adresse successivement à des Chondrichthyens (0,566), à des Amphibiens Urodèles (0,498), à des Poissons Téléostéens (0,487) puis à des Reptiles Squamates (0,43 — Platel, 1979), à des Oiseaux (0,365 — Platel *et al.*, 1972) et à des Mammifères (0,23 - - Beauchol et Guersstein, 1970 ; Bauchot et Diagne, 1973). La valeur que l'on vient de trouver pour la Myxine (0,402) prend une place déconcertante dans cette échelle numérique où nous avions cru voir le reflet d'un processus évolutif. Inversement les Chondrichthyens, qu'on ne peut plus raisonnablement considérer comme un groupe sous-évolué (Bauchot *et al.*, 1976 ; Northcutt, 1977), présentent un coefficient d'allométrie élevé, ce qui remet également en question nos précédentes conclusions.

Ce double désaccord nous semble être une indication suffisante pour dissocier à l'avenir les Anamniotes des Amniotes et pour considérer — a priori — que les mécanismes qui s'exercent au niveau de la croissance encéphalique (pondérale relative) ne s'expriment pas nécessairement de la même façon dans ces deux ensembles de Vertébrés. L'étude d'un nombre plus élevé d'espèces d'Agnathes (et de Chondrichthyens) est cependant souhaitable pour étayer un tel point de vue. Il se peut aussi, comme on le verra plus loin sous d'autres aspects, que la Myxine tienne une place originale au sein des Agnathes (en relation avec les particularités d'une biologie encore mal connue) ; la valeur de son coefficient α (intraspécifique) risque d'en être affectée. On s'efforcera dans un proche avenir d'apporter des éléments de réponse à cette question en étudiant l'allométrie pondérale E/S chez une espèce de Lamproie.

Remarque 2

Au sein des Anamniotes, il est possible de trouver des espèces pour lesquelles le coefficient α (intraspécifique) est très voisin de celui de la Myxine. C'est, par exemple, le cas d'*Anguilla anguilla* (0,428) mais aussi d'*Abramis brama* (0,412) et d'*Esox lucius* (0,426) chez les Poissons Téléostéens (Ridet *et al.*, 1977), d'*Euproctes asper castelmouliensis* (0,406) et de *Batrachoseps attenuatus* (0,440) chez les Amphibiens Urodèles (Thireau, 1975). Il ne semble pas possible d'attribuer à une particularité commune (forme du corps, type de locomotion ou mode de vie) la proximité de ces différentes valeurs.

Une étude complémentaire des particularités allométriques intra-spécifiques a été réalisée en prenant en compte les diverses longueurs relevées sur l'animal. Les calculs montrent que c'est la longueur totale (b) qui présente la corrélation la plus étroite avec le poids encéphalique (E) : $r = 0,943$; viennent ensuite, dans l'ordre la longueur museau-cloaque (a) et la longueur museau-orifice branchial (e). Ce sera donc la longueur b qui sera retenue comme variable indépendante lorsqu'il ne sera pas possible de faire usage du poids somatique : par exemple, pour l'analyse d'une population comprenant un certain nombre de femelles mûres dont le poids somatique est plus ou moins modifié par la présence des ovocytes. Des études comparables menées sur la Truite Arc-en-ciel (Bauchot *et al.*, 1973) et sur la Roussette (Ridet *et al.*, 1973) nous avaient conduits dans le premier cas à choisir la distance museau-cloaque, dans le second cas la longueur totale. La figure 2 *b* donne une représentation graphique de cette relation E/b chez la Myxine.

Le coefficient de corrélation élevé (0,979) ainsi que la valeur du coefficient d'allométrie (0,331 — peu différent de la valeur théorique de $1/3$) à propos de la relation b/S lèvent une hypothèque sur la validité de notre mesure du poids somatique (S). En effet, la littérature fait état de la faculté que possèdent les Myxines de produire une quantité très abondante de mucus, ce phénomène étant intensifié lors de la captivité (Jensen, 1966). Il semble bien cependant que cette production soit négligeable en regard du poids somatique mesuré, les énormes quantités de mucus que nous avons pu observer dans notre bac résultant plutôt d'une réaction secondaire des produits muqueux émis par les animaux avec l'eau environnante. La figure 2 *c* donne une représentation graphique de la relation b/S chez la Myxine.

L'étude de ces différentes relations fournit des valeurs moyennes de E , de S et de b ; elles trouvent leur représentation graphique (en doubles coordonnées logarithmiques) dans le centre de gravité du nuage de points qui correspond à l'échantillonnage (étoile blanche des figures 2 *a*, 2 *b* et 2 *c*). Nous leur préférons par la suite celles **qui** proviennent d'un échantillonnage plus réduit ($n = 19$), c'est-à-dire diminué des valeurs qui appartiennent aux trois individus de petite taille (numéros 8, 9 et 22) qui sont très vraisemblablement des juvéniles. Nous adopterons donc pour *Myxine glutinosa* L. — adulte moyen type — les valeurs suivantes : $S = 32,0$ g ; $E = 37,6$ mg et $b = 29,4$ cm.

2. Étude interspécifique

L'étude interspécifique se réalise en appliquant la formule de Snell à des couples de valeurs (E , S) qui appartiennent à différentes espèces d'Anamniotes. C'est ainsi que nous retiendrons :

- pour les Agnathes : la Myxine (individu adulte moyen type défini plus haut) et la Lamproie (*Petromyzon marinus*) (d'après les données d'Ebbesson et Northcutt, 1976);
- pour les Téléostéens : le polygone enveloppe des 547 espèces répertoriées par Ridet *et al.*, 1977);

— quelques représentants des autres groupes d'Osteichthyens : *Polyp-
terus senegalensis*, *Amia calva*, *Lepistosteus platystomus*, *Acipen-*

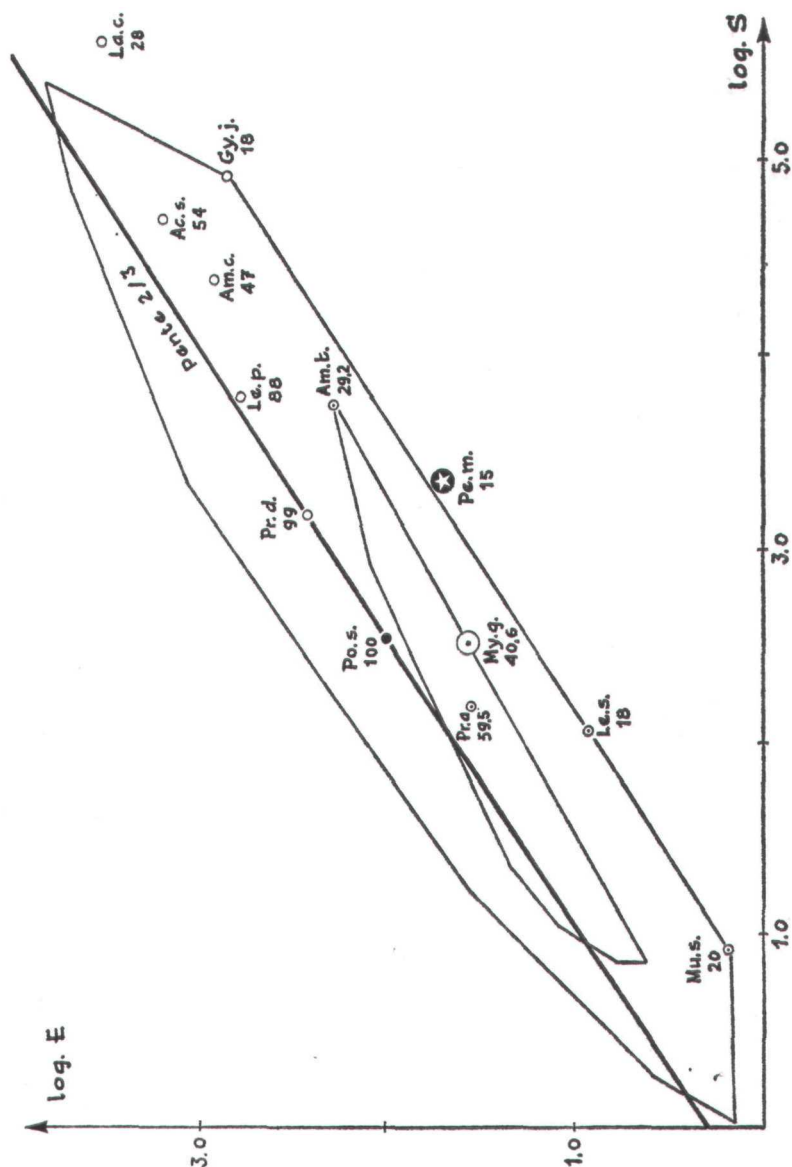


FIG. 3

Localisation du point représentatif ($\log E$, $\log S$) de *Myxine glutinosa* L. (My.g.) en regard du polygone des Urodèles (d'après Thireau, 1977) et celui des Poissons Téléostéens (d'après Ridet et al., 1977). Quelques autres espèces de Vertébrés Anamniotes ont été figurées sur ce graphique: le Polyptère (Po.s.), le Protoptère (Pr.d.), le Lépisostée (Le.p.), l'Amie (Am.c.), l'Esturgeon (Ac.s.), le Coelacanthé (La.c.) et la Lamproie marine (La.m.). Chaque point figuratif est accompagné de la valeur de son indice d'encéphalisation.

Acs.: *Acipenser stellatus*; Am.c.: *Amia calva*; Am.t.: *Amphiuma tridactylum*; Gy.j.: *Gymnothorax javanicus*; La.c.: *Latimeria chalumnae*; Le.p.: *Lepistosteus platystomus*; Le.s.: *Leiuranus semicinctus*; Mu.s.: *Muraenichthys species*; My.g.: *Myxine glutinosa*; Pe.m.: *Petromyzon marinus*; Po.s.: *Polypterus senegalensis*; Pr.a.: *Proteus anguinus*; Pr.d.: *Protopterus dolloi*.

ser stellatus, *Latimeria chalumnae*, *Protoptenis dolloi* (Platel et al., 1977);

- pour les Amphibiens Urodèles : le polygone enveloppe des 40 espèces étudiées par Thireau (1975) complété ultérieurement avec la couple de valeurs trouvée chez *Amphiuma tridactylus* (Thireau, 1977).

La figure 3 nous offre une interprétation graphique (en doubles coordonnées logarithmiques) des points représentatifs de ces différentes espèces. Comme cela a déjà été observé chez de nombreux groupes de Vertébrés, on constate que la répartition de l'ensemble des points admet grossièrement une droite d'ajustement de pente 2/3.

On choisit de prendre pour référence la droite d'ajustement de pente 2/3 qui passe par le point représentatif du Polyptère. L'ordonnée à l'origine de cette droite a pour valeur $\log k_0$; par chaque point représentatif on peut également faire passer une droite de pente 2/3 dont l'ordonnée à l'origine est alors $\log k_1, \log k_2, \dots, \log k_j$. On définit l'indice d'encéphalisation i de l'espèce J par la valeur $i = (k_j/k_0) \cdot 100$, l'indice d'encéphalisation du Polyptère étant alors égal à 100.

Les espèces figurées sur le graphique de la figure 3 auront un indice supérieur ou inférieur à 100 selon que leur point représentatif est placé au-dessus ou en dessous de la droite de référence.

Petromyzon marinus s'individualise par son indice le plus bas (15) ; aucune espèce n'est moins encéphalisée que la Lamproie marine. Ce résultat confirme l'opinion généralement admise à propos des Agnathes, sur leur nombre limité de neurones encéphaliques et sur leur absence (relative) de complexité dans le traitement des informations sensorielles et le contrôle de la motricité (Jerison, 1973).

Myxine glutinosa montre en revanche un indice (40,6) qui la distingue de la Lamproie et la place à l'intérieur du polygone enveloppe des Téléostéens, à la limite inférieure de celui des Amphibiens Urodèles. Cette situation lui confère un statut d'encéphalisation supérieur à une quarantaine d'espèces de Téléostéens ; parmi celles-ci, fournissant la base inférieure du polygone des Téléostéens, on trouve *Muraenichthys species* (indice 20), *Leiuranus semicinctus* (indice 18) et *Gymnothorax javanicus* (indice 18), c'est-à-dire des Anguilliformes que l'on range parmi les Téléostéens primitifs. On constate enfin que l'indice de la Myxine est également supérieur à celui de *Latimeria chalumnae* (28) et, chez les Urodèles, à celui de l'Amphiume (29,2) (Fig. 3).

Cet ensemble de résultats montre que *Petromyzon* et *Myxine* se situent à deux niveaux d'encéphalisation distincts. Toutes deux pourtant ne diffèrent pas fondamentalement par leur forme générale ou par leur mode de vie : toutes deux sont parasites ; la Lamproie est un ectoparasite ; la Myxine pratique l'endoparasitisme, les avis étant encore partagés sur les modalités réelles de ce parasitisme, s'il s'adresse à des poissons morts, mourants ou encore en pleine vitalité (Fontaine, 1958). Quoiqu'il en soit, il faut admettre que la forme générale du corps et/ou le parasitisme semblent avoir un écho différent au niveau de l'encéphalisation de ces deux espèces. Cette distinc-

tion peut être considérée comme l'indication d'une « distance systématique » plus importante qu'on ne le croit entre ces deux espèces. Elle peut renforcer l'hypothèse du diphylétisme des Cyclostomes actuels défendus par Stensiö dès 1927 ; elle peut aussi illustrer l'interprétation actuelle que vient d'en donner Janvier (1980), en se déclarant en faveur d'un regroupement des Pétromyzontidés et des Gnathostomes en un ensemble monophylétique et de l'isolement des Myxinidés dans une lignée paraphylétique.

En revanche, la ressemblance proposée par Jansen (1930) avec les Amphibiens Urodèles ne trouve aucun élément de confirmation au niveau des indices d'encéphalisation. Cette idée avait cependant trouvé un écho dans les résultats de Ross (1959) sur *Ichthyophis glutinosus* et Hawes (1945) sur *Proteus anguinus* avec la mise en évidence chez ces deux espèces de la réduction des organes des sens et l'existence d'une sensibilité dermique à la lumière. Ross (1963) a en effet montré ensuite des identités entre l'équipement sensoriel de la Myxine et celui de ces Amphibiens fouisseurs ou cavernicoles. On ne retrouve qu'un médiocre reflet de cette similitude au niveau des indices d'encéphalisation puisqu'ils se dispersent de 59,5 (*Proteus anguinus*) à 29,2 (*Amphiuma tridactylus*) autour de celui de la Myxine (40,6). Peut-être l'étude plus détaillée des étages encéphaliques permettra-t-elle de lever une telle indétermination.

La figure 4 résume ces diverses notions et illustre les trois niveaux d'organisation encéphalique proposés par Ebbesson et Northcutt (1976) : les Agnathes (représentés par *Petromyzon marinus*), les Ostéichthyens et les Amphibiens, les Chondrichthyens. On met en même temps l'accent sur la place particulière que tient la Myxine en se situant au sein des Ostéichthyens et à proximité immédiate des Amphibiens.

II. Étude volumétrique des principales subdivisions encéphaliques

1. Exposé de la méthode

L'étude des principales subdivisions encéphaliques se fait à partir de coupes histologiques exécutées sur un des encéphales de l'échantillonnage : le numéro 13. Le choix de cet individu se fonde sur la double particularité suivante :

— son point représentatif ($\log E$, $\log S$) est très proche de la droite de régression qui convient à l'ensemble du lot (Fig. 2 a) ;

— ses caractéristiques pondérales (E et S) et linéaire (b) sont très voisines de celles qui appartiennent à l'individu adulte moyen type défini plus haut.

L'encéphale est coupé transversalement à 14 μm d'épaisseur et les coupes sont colorées au violet de crésyl selon la méthode de Nissl.

La mesure des volumes encéphaliques se fait à l'aide de photogrammes réalisés à partir des coupes ; un résultat satisfaisant peut être obtenu en utilisant 50 photogrammes équidistants pour la totalité de l'extension rostro-caudale de l'encéphale ; un découpage plus serré n'est pas nécessaire si l'on s'en tient aux grandes subdivisions

(Bauchot et Platel, 1971). Pour l'encéphale n° 13 cela revient à photographier une coupe sur 10, l'intervalle entre chaque photogramme étant alors de 140 μ m.

Le reste de l'opération suit un protocole que nous avons déjà longuement décrit par ailleurs (Platel, 1976). Il conduit à la connaissance des volumes sur coupe, puis à celle des volumes frais en les

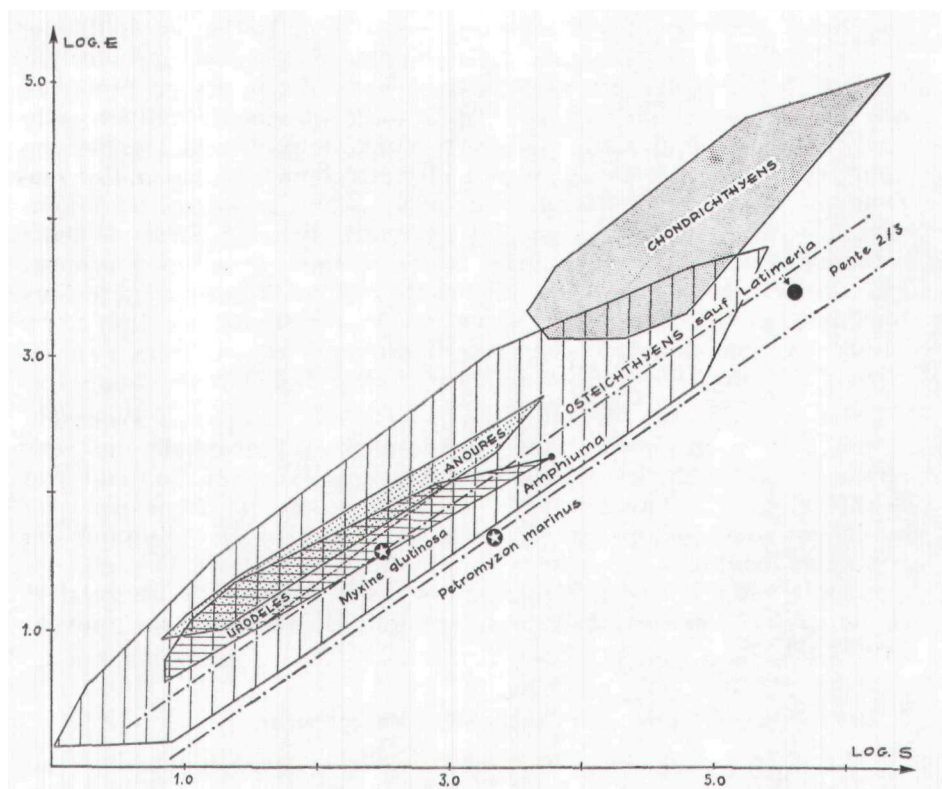


FIG. 4

Localisation des points figuratifs (Jog E, log S) de la Myxine (*Myxine glutinosa* L.) et de la Lamproie (*Petromyzon marinus*) parmi les polygones représentatifs des Ostéichthyens (d'après Platel *et al.*, 1977 et Ridet *et al.*, 1977), des Chondrichthyens (d'après Bauchot *et al.*, 1976), des Urodèles (d'après Thireau, 1977) et des Anoures (d'après les données de la littérature). La Lamproie apparaît bien comme le Vertébré dont le niveau d'encéphalisation est le plus bas; la Myxine se situe en revanche au sein des espèces représentatives des autres groupes d'Anamniotes.

multipliant par un coefficient de rétraction (due aux techniques histologiques) propre à chaque encéphale; il est ici égal à 1,754, ce qui le situe dans l'intervalle moyen ($2 +$ ou $- 0,3$) obtenu pour de nombreux encéphales de Vertébrés étudiés de cette façon. Les valeurs numériques des volumes frais sont également celles des poids frais car on sait que le poids spécifique de l'encéphale est peu différent de l'unité : 1,04 chez les Poissons par exemple (Chen, 1931).

On calcule pour chaque subdivision son *volume relatif*, exprimé en pourcentage du volume de l'encéphale. Nous avons déjà démontré que ce procédé est entaché d'erreur (Bauchot et Platel, 1971; Platel,

1976) ; rappelons brièvement qu'il sous-entend que les diverses subdivisions encéphaliques ont une croissance relative qui est isométrique : ce n'est en réalité que très exceptionnellement le cas. Il est alors bien préférable de faire intervenir le coefficient d'allométrie intraspécifique somatique propre à chaque structure étudiée, ou tout au moins de faire appel à celui de l'encéphale entier qui en est la résultante.

Notre première appréciation du plan d'organisation encéphalique de la *Myxine* devra cependant s'accommoder de cette imperfection car les éléments de comparaison dont nous disposons ne font état que des seuls volumes relatifs. Mais on peut ensuite affiner cette analyse en calculant pour chaque structure (tant chez la *Myxine* que pour les autres espèces auxquelles elle est comparée) un *indice isopondéral* analogue à celui que nous avons défini plus haut pour l'encéphale entier. En toute rigueur, il y aurait lieu, ici aussi, de tenir compte des différentes allométries interspécifiques somatiques propres à chaque structure ; pour des raisons de commodité on prendra dans tous les cas la valeur $2/3$ qui en est la résultante. Le Polyptère, comme précédemment, nous servira de référence et ses diverses subdivisions encéphaliques auront 100 pour valeur indiciaire.

La connaissance détaillée des poids frais est aussi l'occasion d'apprécier ce qui revient plus précisément à l'encéphale (au sens strict) à partir de la pièce anatomique prélevée sur l'animal. On définit alors un nouveau poids encéphalique E qui correspond au poids encéphalique mesuré lors de la dissection (E) diminué du poids des méninges, des plexus choroïdes, des racines nerveuses, des vaisseaux sanguins périphériques, des rares éléments ventriculaires et de la fraction de moelle épinière qui accompagne très souvent l'encéphale.

2. Délimitation des principales subdivisions encéphaliques

La délimitation des principales subdivisions encéphaliques se fait sur les photogrammes. La littérature nous apporte une première somme d'informations ; la monographie de Jansen (1930) est une incomparable référence que complètent les travaux de Bone (1963), Adam (1963) et, dans une moindre mesure, de Crosby et Schnitzlein (1974). Un certain nombre de repères topographiques ont été définis en s'aidant aussi de séries histologiques réalisées sur d'autres encéphales de notre échantillonnage (en coupe transversale, horizontale et sagittale) colorées au violet de crésyl ou traitées par la technique au protéinate d'argent selon Bodian (neurofibrillaire).

Le découpage de l'encéphale en 50 niveaux est trop grossier pour donner lieu à de délicats problèmes de limites ; on se contentera de préciser, pour chaque subdivision quelles sont les principales caractéristiques topographiques qui permettent de la circonscrire dans la succession des photogrammes.

Les bulbes olfactifs (b.o.) sont aisément reconnaissables à leur stratification très comparable à celle que l'on rencontre chez les *Gnathostomes* (Allison, 1954). La couche la plus profonde (stratum magnocellulare de Jansen, 1930; couche des cellules mitrales et granulaires de Crosby et Schnitzlein, 1974) est remplacée caudalement

par la partie bulbaire du *nucleus olfactorius anterior* ; cette substitution est marquée par une nouvelle disposition des noyaux cellulaires qui se regroupent en amas de trois ou quatre (clusters) (Jansen, 1930).

A partir de ces niveaux, en même temps que le *nucleus olfactorius anterior*, on assiste à la mise en place progressive des autres structures des hémisphères cérébraux (h.c.) :

— à la périphérie et dorsalement, les zones « corticales » de Jansen (1930) ou *Cortex piriforme primordial* (prim. pir.) de Crosby et Schnitzlein (1974) ;

— en profondeur et latéralement, le *Paléostriatum* (Crosby et Schnitzlein, 1974) ou *area basalis* (Bone, 1963) ; médialement, le *primordium hippocampi* (Jansen, 1930) surmontant les noyaux septaux (Crosby et Schnitzlein, 1974).

La limite caudale des hémisphères cérébraux est marquée :

— dorsalement, par l'apparition de la commissure interbulbaire (Jansen, 1930 ; Bone, 1963) ;

— dorsolatéralement par la disparition des couches corticales caudales = noyau amygdaloïde cortical primordial (nuc. amyg. cort.) de Crosby et Schnitzlein (1974) ;

— en profondeur, par l'apparition de l'*eminencia thalami* (Jansen, 1930) = *thalamus dorsalis* de Crosby et Schnitzlein (1974) et, ventralement, par celle de la commissure postoptique (Jansen, 1930 ; Bone, 1963).

Bien que son analyse soit faite d'une façon globale, il nous a été possible de reconnaître un certain nombre des éléments constitutifs du diencéphalc. Il se compose dorsalement de la région habénulaire qui est particulièrement développée chez la Myxine. Immédiatement en dessous, on reconnaît l'*eminencia thalami* bordée latéralement et latéro-ventralement par le *thalamus dorsal*, d'une part, et le *thalamus ventral*, d'autre part. Les structures ventrales appartiennent à l'hypothalamus que parcourt une importante commissure postoptique. Sur les niveaux les plus rostraux, un noyau entopédonculaire (Jansen, 1930) prend place entre le *thalamus ventral* et les aires hypothalamiques.

Les limites postérieures du diencéphale sont marquées par :

— dorsalement, la disparition des noyaux de l'habénula et la présence des fibres de la commissure postérieure ;

— médialement, par le trajet des fibres du faisceau habénulo-interpédonculaire (*fasciculus retroflexus*) ;

— ventralement, par le *recessus hypothalamique* et les premières images du noyau interpédonculaire.

L'impossibilité de retenir une limite précise entre la calotte (*tegumentum*) et la moelle allongée nous conduit à isoler le *tectum mesencephalicum* (t.m.) (toujours aisément reconnaissable) du reste du tronc cérébral et à regrouper toutes les autres structures (ventrales) en une même subdivision (*tegumentum* + *medulla oblongata*).

Les deux tubercules bijumeaux sont réunis par un certain nombre de commissures tectales dont la plus caudale a peut-être

valeur de commissure cérébelleuse (Jansen, 1930). L'éventuelle présence de structures métencéphaliques identifiables est une question qui reste encore sans réponse en ce qui concerne l'encéphale de la Myxine (Bone, 1963 ; Larsell, 1967) ; cette absence très probable de cervelet serait sans doute liée à la profonde réduction du système acoustico-latéral (Ross, 1963).

On se limitera par conséquent à la mesure du volume des bulbes olfactifs et des hémisphères cérébraux (qui composent le Télencéphale), du Diencéphale, du Tectum et de l'ensemble Tegmentum + Moelle allongée. L'examen des coupes les plus caudales permet de reconnaître le passage du rhombencéphale à la moelle épinière (aplatissement des sections, mise en évidence du point d'attache de la première paire de nerfs spinaux) et de compter à part les structures qui n'appartiennent pas à l'encéphale.

Les cavités ventriculaires sont particulièrement réduites chez l'adulte de Myxine. Elles participent cependant à la définition de certaines de nos limites. Avec Adam (1963), il a été possible d'y reconnaître trois éléments distincts :

- un recessus préoptique ;
- un ventricule hypothalamique ventral ;
- un ventricule composite qui s'étend de la limite diencéphalo-mésencéphalique (en formant la cavité de l'organe sous-commissural) jusqu'à l'extrémité du rhombencéphale.

3. Résultats et discussion

Les valeurs numériques (poids frais en mg) des différentes subdivisions encéphaliques de la Myxine (individu n° 13) sont indiquées en haut du tableau 2. Les autres lignes donnent ensuite les volumes relatifs de ces différentes subdivisions (exprimés en pourcentage du volume encéphalique corrigé E_0) chez la Myxine mais aussi chez quelques autres espèces déjà étudiées par ailleurs (Platel *et al.*, 1977) (Thireau, 1977) ; il s'y ajoute une série de valeurs que nous avons pu obtenir à partir d'un second représentant des Agnathes : *Lampetra planeri*.

a. Les volumes relatifs

Le télencéphale tient une place non négligeable dans l'organisation encéphalique de la Myxine (28,0 p. 100) ; elle est supérieure à celle que l'on a pu estimer chez l'Esturgeon (20,3 p. 100) et les 3 Téléostéens retenus (le Labre, 24,1 p. 100, la Truite, 12,7 p. 100 et la Carpe, 10,8 p. 100), inférieure cependant à ce qu'on relève chez les autres espèces de Gnathostomes, en particulier le Protée (54,6 p. 100) et l'Amphiume (58,3 p. 100). L'examen plus détaillé montre cependant que les bulbes olfactifs y participent pour une large part (11 p. 100), ce qui fournit la valeur la plus élevée en regard des autres espèces qui nous servent de comparaison (à l'exception des 2 Amphibiens). La part des hémisphères cérébraux n'en n'est pas pour autant négligeable puisqu'avec un pourcentage de 17 p. 100, la Myxine se place avant l'Esturgeon, la Truite et la Carpe ! Peut-être cependant faut-il faire des réserves sur la validité d'une comparaison entre ce

que certains auteurs appellent « les hemispheres cérébraux » des Agnathes et l'étage encéphalique qui porte le même nom chez les Ostéichthycns d'une part et les Amphibiens d'autre part.

Le diencéphale participe pour plus d'un cinquième au volume encéphalique. La Myxine (et la Lamproie) présentent à cet égard la valeur la plus élevée de toutes celles qui ont été obtenues chez les autres espèces. Il faut cependant noter que les écarts sont moins marqués que pour les pourcentages télencéphaliques : ceux du diencéphale varient, selon les espèces, de 10 p. 100 à 20 p. 100 du volume encéphalique total.

Le toit mésencéphalique (tubercules bijumeaux) tient une place discrète dans l'organisation encéphalique de la Myxine (5,4 p. 100). On sait le rôle que jouent certaines de ces structures mésencéphaliques (toit optique) dans la vision ; chez la Myxine, les yeux n'ont ni iris ni cristallin et la rétine, très mince, ne semble pas être fonctionnelle. En revanche, le pourcentage plus élevé que l'on observe chez la Lamproie (9,1 p. 100) est en accord avec l'existence d'yeux non régressés et d'une fonction visuelle comparable à celle des Vertébrés plus évolués.

TABLEAU 2
POIDS FRAIS (en mg) des principales subdivisions encéphaliques chez *Myxine glutinosa* L

E	E ₀	Télen	b.o.	h.c.	Dien	t.m.	tegm. +m.o.	m.e.	X	Méten
37,4	34,4	9,636	3,792	5,844	7,347	1,840	15,578	1,495	1,504	—

VOLUMES RELATIFS (en pourcentage de E₀) chez les diverses espèces étudiées (d'après les valeurs numériques de Platel *et al.*, 1977 (1) et Thireau, 1977 (2))

	E ₀	Télen	b.o.	h.c.	Dlen	t.m.	tegm. +m.o.	m.e.	X	Méten
<i>Myxine glutinosa</i>	100	28,0	11,0	17,0	21,3	5,4	45,5	—	—	—
<i>Lampetra planeri</i>	100	26,1	8,5	17,6	27,1	9,1	36,6	—	—	1,1
<i>Polypterus senegalensis</i> (1)	100	40,6	5,7	34,9	11,2	8,9	26,9	—	—	12,4
<i>Amia calva</i> (1)	100	31,6	8,5	23,1	16,4	12,4	29,1	—	—	10,5
<i>Lepisosteus platystomus</i> (1)	100	34,9	7,1	27,8	10,0	13,1	22,1	—	—	19,9
<i>Acipenser stellatus</i> (1)	100	20,3	8,7	11,6	12,0	6,4	34,9	—	—	26,4
<i>Salmo gairdneri</i> (1)	100	12,7	2,3	10,4	14,5	24,7	22,7	—	—	25,4
<i>Cyprinus carpio</i> (1)	100	10,8	4,2	6,6	9,6	8,8	38,9	—	—	31,9
<i>Labrus berggylta</i> (1)	100	24,1	0,6	23,5	20,6	22,8	12,7	—	—	19,8
<i>Proteus anguinus</i> (2)	100	54,6	13,5	41,1	10,0	—	35,4	—	—	—
<i>Amphiuma tridactylus</i> (2)	100	58,3	16,2	42,1	8,8	—	32,6	—	—	0,3

L'ensemble du Tegmentum et de la moelle allongée représente près de la moitié du volume encéphalique (45,3 p. 100). Ce pourcentage est le plus élevé parmi ceux qui concernent cette subdivision encéphalique. Seuls quelques commentaires prudents peuvent être donnés à son sujet en raison surtout du peu d'informations que l'on a de sa structure et de sa fonction. (Bone, 1963; Peters, 1963). Ils ont trait d'abord à l'existence dans le tegmentum et la moelle allongée de gros neurones (de 75 à 80 μm de diamètre) qu'on ne peut cependant pas assimiler aux cellules de Müller de la Lamproie (Bone, 1963) et qui doivent intervenir dans la motricité si particulière de la Myxine ; certaines analogies structurales ont été retrouvées à ce sujet chez *Anguilla* par Stefanelli et Camposano (1946).

La moelle allongée est composée des noyaux d'un certain nombre de nerfs crâniens. Parmi ceux-ci, Peters (1963) souligne le développement particulièrement important des structures qui appartiennent au nerf V (trijumeau) ; celles-ci assurent une large part de la sensibilité cutanée qui semble intervenir d'une façon prépondérante dans la biologie de la Myxine (vie dans la boue ou à l'intérieur de cadavres de poissons, 2 tentacules oraux, 4 tentacules nasaux, sensibilité corporelle à la lumière) (Ross, 1963).

Seuls, quelques éléments d'une discrète commissure acoustico-latérale autorisent Larsell (1967) à parler de structures cérébelleuses chez *Bdellostoma stouti*. L'absence de tout élément de cette nature conduit Bone (1963) à négliger cette subdivision encéphalique chez la Myxine. La Lamproie, en revanche, présente des éléments métencéphaliques reconnaissables puisqu'ils participent pour 1,1 p. 100 au volume de l'encéphale. Il est intéressant de noter que cette indigence cérébelleuse ne se retrouve que chez les 2 Amphibiens retenus dans notre étude comparée : le Protée et l'Amphiume ; cette analogie est à porter au crédit des hypothèses de Jansen (1930), de Ross (1959) et de Hawes (1945) qui vont dans le sens d'un rapprochement (ou d'un pont) entre les Agnathes — les Myxinidés — et les Amphibiens Apodes.

L'étude comparée peut enfin s'en tenir aux deux seules espèces d'Agnathes étudiées. Les valeurs numériques ne diffèrent pas de façon radicale entre la Myxine et la Lamproie. Toutefois avec des bulbes olfactifs relativement plus volumineux, l'olfaction semble tenir une place plus importante chez la Myxine qui se distingue également par le singulier développement de sa moelle allongée. Le toit mésencéphalique est en revanche mieux représenté chez la Lamproie qui dispose en outre de structures cérébelleuses observables. Ces différences ne permettent toutefois pas d'expliquer l'écart des niveaux d'encéphalisation dénoncé plus haut ; l'étude des indices isopondéraux des structures nous permettra peut-être de progresser dans ce sens ?

b. Les indices isopondéraux

L'analyse comparée des indices isopondéraux au niveau des structures permet de porter un jugement sur le niveau de développement de celles-ci chez la Myxine et chez les autres espèces retenues. Les diverses valeurs numériques sont données dans le tableau 3 où sont indiqués également les indices qui correspondent à l'encéphale diminué du poids des méninges, des ventricules et du fragment de moelle

épinière prélevée lors de la dissection (E_o). Disons simplement à ce sujet que, si les valeurs numériques diffèrent un peu de celles qui correspondent aux indices d'encéphalisation étudiées plus haut (à partir de la valeur E), le classement et les proportions des différentes espèces restent les mêmes.

A l'exception du cervelet, il semble bien que, chez la Myxine, aucune des subdivisions de l'encéphale ne soit marquée par un retard ou une régression des processus évolutifs. Cette espèce d'Agnathes se situe donc bien, à cet égard, au même niveau que celui des Gnathostomes ainsi que l'avait déjà laissé pressentir la valeur de son indice d'encéphalisation. Son télencéphale (33,7) a un indice voisin de celui de la Truite (37,3), celui de ses bulbes olfactifs (94,8) est voisin de celui du Polyptère (100) ; l'indice de ses hémisphères cérébraux (23,7) est proche de ceux de l'Amie (25,6) ou de la Carpe (19,7). Il en va de même pour le diencéphale (dont l'indice — 93,2 — est peu éloigné de celui de la Carpe — 89,8 —). Le toit mésencéphalique a certes un indice plus faible (29,4) mais il dépasse cependant celui de l'Esturgeon (16,2). L'ensemble tegmentum associé à la moelle allongée se situe enfin dans un intervalle qui va du Lépisostée (47,5) à la Truite (68,7).

La comparaison avec la Lamproie de Planer montre en revanche des différences plus radicales ; aucune similitude d'indice ne peut être observée à quelque étage que ce soit : toutes les structures présentent un indice plus bas chez la Lamproie ; l'écart le plus remarquable se situe cependant, à notre avis, au niveau des hémisphères cérébraux. On peut en conclure que malgré de grandes simi-

TABLEAU 3

Indices isopondéraux des principales subdivisions encéphaliques chez *Myxine glutinosa* L., chez *Lampetra planeri* et chez diverses espèces de Vertébrés Anamniotes (d'après les valeurs numériques de Platel *et al.*, 1977 (1) et Thireau, 1977 (2).

	Télen	b.o.	h.c.	Dien	t.m.	tegm. +m.o.	E.	Méten
<i>Myxine glutinosa</i>	33,7	94,8	23,7	93,2	29,4	56,1	48,7	—
<i>Lampetra planeri</i>	16,3	78,7	6,1	61,4	25,9	23,6	25,3	2,3
<i>Polygpterus senegalensis</i> (1)	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
<i>Amia calva</i> (1)	30,2	58,3	25,6	57,0	54,0	28,6	38,7	32,7
<i>Lepisosteus platystomus</i> (1)	72,4	105,0	67,0	75,8	125,0	47,5	84,3	134,6
<i>Acipenser stellatus</i> (1)	11,2	34,4	7,5	24,0	16,2	19,9	22,5	47,8
<i>Salmo gairdneri</i> (1)	37,3	48,8	35,4	154,5	331,2	68,7	118,9	242,1
<i>Cyprinus carpio</i> (1)	27,9	78,4	19,7	89,8	104,3	104,0	105,0	267,3
<i>Labrus berggylta</i> (1)	72,3	12,7	81,9	224,4	312,6	39,5	121,9	194,1
<i>Proteus anguinus</i> (21)	91,8	162,9	80,4	61,4	— 50,0	—	68,2	—
<i>Amphiuma tridactylus</i> (2)	42,8	85,1	35,9	23,5	— 20,2	—	29,8	0,8

litudes dans la forme du corps et dans le mode de vie, la Myxine possède un encéphale qui est globalement, mais aussi au niveau de ses principales subdivisions, fondamentalement plus évolué que celui de la Lamproie. Des réserves cependant doivent accompagner cette constatation. Le spécimen de Lamproie de Planer à partir duquel nous avons obtenu ces résultats nous a été fourni après un traitement qui ne correspond pas au protocole habituel (fixation prolongée in situ de l'encéphale dans du formol à 10 p. 100) ; une indétermination subsiste sur les valeurs de E, S et l'importance du coefficient de rétraction des coupes (malgré l'établissement d'un certain nombre de termes correctifs). Comme cela a déjà été exprimé plus haut, l'étude approfondie d'un échantillonnage satisfaisant d'individus de *Lampetra planeri* est tout à fait souhaitable. Ce sera également l'occasion de tenter d'expliquer les singulières similitudes que l'on relève entre les divers indices chez la Lamproie et chez l'Esturgeon.

Le tableau 3 fournit enfin quelques valeurs d'indices relatives au Protée et à l'Amphiume (d'après les valeurs numériques de Thireau, 1977). Aucun point commun ne peut être observé entre chacune de ces deux espèces d'Amphibiens et la Myxine. L'Amphiume, qui à tous les étages montre des indices inférieurs à ceux du Protée, est peut-être le moins éloigné de la Myxine au niveau télencéphalique, mais les indices du diencéphale et de l'ensemble tegmentum + moelle allongée l'en séparent radicalement.

CONCLUSION

Les différentes étapes de notre étude quantifiée de l'encéphale de la Myxine nous apportent des résultats que nous allons rappeler avant de proposer quelques réflexions finales sur le statut encéphalique de cette espèce d'Agnathes.

La relation encéphalo-somatique intraspécifique est caractérisée par un coefficient d'allométrie (A.M.R.) de 0,402. Cette valeur remet en question notre hypothèse antérieure qui liait ce coefficient au niveau évolutif des différentes classes de Vertébrés. Elle s'accorde en revanche avec les trois niveaux évolutifs que proposent Ebbesson et Northcutt (1976) : par ordre d'évolution encéphalique croissante : les Agnathes, les Ostéichthyens et les Amphibiens, les Chondrichthyens. On peut se demander toutefois si la seule Myxine est bien représentative des Agnathes ; la suite des résultats nous conduit à faire des réserves à ce sujet et une étude des relations encéphalo-somatiques pondérales intraspécifiques est tout à fait souhaitable chez une espèce de Pétromyzontidés.

L'indice d'encéphalisation de la Myxine est relativement élevé ; il correspond à un point représentatif (log E, log S) qui le place dans le polygone des Téléostéens, à la limite inférieure de celui des Amphibiens. Il est surtout bien supérieur à celui de la Lamproie marine. Ce résultat est en accord avec l'hypothèse de Janvier (1980)

qui propose de dissocier les Myxinidés du reste des Agnathes et de leur accorder un statut paraphylétique.

L'étude plus approfondie de l'encéphale de la Myxine s'opère ensuite en estimant le volume de ses principales subdivisions. L'étude des volumes relatifs (en pourcentage de l'encéphale entier) souligne l'importance des bulbes olfactifs (++), du diencéphale (+) et de l'ensemble tegmentum + moelle allongée (+++), mais aussi la discrétion du tectum et l'absence des structures cérébelleuses. L'importance du rhombencéphale trouve une explication dans le développement des noyaux de certains nerfs crâniens (en particulier le nerf V) en relation avec le rôle déterminant que joue la sensibilité cutanée dans la biologie de la Myxine. C'est aussi le siège de grosses cellules qui interviennent dans la motricité particulièrement complexe de l'animal (Jensen, 1966). La réduction des structures tectales trouve en revanche son explication dans la régression très poussée des yeux et de la fonction visuelle.

Les pourcentages des volumes relatifs diffèrent peu chez la Myxine et chez la Lamproie. Il n'en va pas de même au niveau des indices isopondéraux. Alors que, pour chaque subdivision encéphalique, la Myxine présente des valeurs qui la range au voisinage des autres espèces d'Anamniotes, la Lamproie montre pour tous les étages encéphaliques les indices les plus bas — et plus particulièrement au niveau des hémisphères cérébraux. Certaines indéterminations nous conduiront prochainement à compléter cette étude de la Lamproie. Il n'en reste pas moins assuré que la Myxine présente au plan de son organisation encéphalique un niveau d'évolution qui s'accorde mal avec l'idée qu'on se fait généralement des Agnathes dans ce domaine.

Le surprenant rapprochement qu'avait pu faire Jansen (1930) avec les Amphibiens trouve peut-être ici une discrète illustration par le voisinage du point figuratif de la Myxine (log E, log S) avec ceux de certaines espèces de ce groupe (Fig. 3). Les analogies mentionnées par Ross (1959) à propos de la réduction des organes des sens mais aussi de l'existence d'une sensibilité dermique à la lumière, entre la Myxine et les Amphibiens Apodes terricoles trouve aussi un écho dans notre tableau d'indices isopondéraux (tableau 3). À défaut de répondre en termes précis aux interrogations que nous posons au début de ce travail, les résultats que nous venons de présenter nous autorisent au moins à formuler le problème d'une façon différente. La Myxine est un Agnathe dont l'encéphale ne peut être pris comme un arcnétype ; son analyse quantifiée permet d'y mettre en évidence certaines particularités évolutives dont l'expression interfère avec d'autres modifications plus étroitement liées au mode de vie de l'animal. La connaissance de la biologie de la Myxine reste encore, à l'époque actuelle, très fragmentaire. Plusieurs possibilités nous sont cependant offertes de pallier le manque d'informations à ce sujet : par l'analyse plus détaillée des différents constituants de l'encéphale, par l'analyse comparée de diverses espèces de Myxinidés qui diffèrent peu ou prou par leur mode de vie et par la mise en évidence enfin, de façon plus aigüe des différences que nous venons de révéler avec la Lamproie.

Summary

This study has been carried out on a sample of 22 individuals (19 adults, 3 juveniles) of *Myxine glutinosa* L. (Cyclostomata — Myxinoidea). The knowledge of the brain weight (S) leads to determination of the brain-body weight coefficient of allometry belonging to this species. Its numerical value (0,402) is discussed in comparison with those previously known for a lot of various species of Vertebrates; it gives to the Hagfish a surprising localisation in our classement which decreases from Chondrichthyes (0,566) to Mammals (0,23).

According to its index of encephalization, the Hagfish takes place in the vicinity of a large number of Teleosts as at the level of the less-encephalized Urodeles. The Lamprey (*Petromyzon marinus*) shows in return the lowest level of encephalization amongst the Vertebrates.

The second part of the study is a detailed analysis of the volume of the main subdivisions of the brain (i.e. olfactory bulbs, cerebral hemispheres, diencephalon, tectum mesencephalicum + medulla oblongata). In a first time, the use of the relative volumes (volume of each subdivision expressed in percentage of the volume of the whole brain) allows us to establish the brain volumetric pattern of the Hagfish which shows some close analogies with those of *Lampetra planeri*. In a second time, the knowledge of the isoponderal index of each subdivision of the brain shows high numerical values for a great number of them, which corroborate the result previously given by the way of the index of encephalization. In the same time, the Lamprey (*Lampetra planeri*) gives the lowest values for many corresponding parts of the brain.

Further studies carried on other species of Cyclostomes will be necessary to support the various hypothesis suggested in conclusion of this first paper.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADAM, H., 1963. — Brain ventricles, Ependyma and related structures. In Brodai, A. et Fänge, R. : *the biology of Myxine*. Universitetsforlaget : Oslo, pp. 137-149.
- allison, A.C., 1953. — The morphology of the olfactory system in the Vertebrates. *Biol. Rev.*, 28, pp. 195-244.
- BAUCHOT, R., 1967. — Les modifications du poids encéphalique au cours de la fixation. *J. Hirnforsch.*, 9, pp. 253-283.
- BAUCHOT, R. et DIAGNE, M., 1973. — La croissance encéphalique chez *Hemicentetes semispinosus* (Insectivora, Tenrecidae). *Mammalia*, 37, pp. 468-477.
- BAUCHOT, R. et GUERSTEIN, M.-M., 1970. — Evolution de la taille et de la densité neuronique au cours de la croissance postnatale chez le Rat blanc, *Rattus norvegicus* (Berkenhout). *J. Hirnforsch.*, 12, pp. 255-265.
- BAUCHOT, R. et PLATEL, R., 1971. — Aspects quantitatifs de l'encéphale de *Scincus scincus* (L.) (Reptilia, Sauria, Scincidae). Etude de la variabilité intraspécifique. *Zool. Anz.*, 187, pp. 147-174.
- BAUCHOT, R., PLATEL, R. et RIDET, J.-M., 1976. — Brain-body weight relationships in Selachii. *Copeia*, 2, pp. 305-310.
- BAUCHOT, R., PLATEL, R., RIDET, J.-M. et THIREAU, M., 1973. — L'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson (Truite Arc-en-eiel) (Pisces, Teleostei, Salmonidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Acta Zool.*, 54, pp. 53-64.
- BAUCHOT, R. et STEPHAN, H., 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta Zool.*, 45, pp. 63-75.
- BAUCHOT, R. et STEPHAN, H., 1966. — Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens. *Mammalia*, 30, pp. 160-196.
- BAUCHOT, R. et STÉPHAN, H., 1969. — Encéphalisation et niveau évolutif chez les Simiens. *Mammalia*, 33, pp. 225-275.
- BONE, Q., 1963. — The central nervous system. In Brodai, A. et Funge, Π: *the biology of Myxine*. Universitetsforlagets: Oslo. pp. 50-91.
- CHEN, C., 1931. — The specific gravity of various body (parts, organs and tissues) of wild and domesticated goldfish (*Carassius auratus*). *Biol. Gen.*, 7, pp. 555-574.

- STENSIÖ, E.A., 1958. — Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. In Grassé, P.-P.: *Traité de Zoologie*, Masson: Paris, XIII, 1, pp. 173-425.
- TEISSIER, G., 1948. — La relation d'allométrie; sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 4, pp. 14-53.
- THIREAU, M., 1975. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. nat. Hist., nat.*, 297, Zool. 207, pp. 483-502.
- THIREAU, M., 1977. — Analyse volumétrique comparée de l'encéphale, et en particulier du télencéphale, des Amphibiens Urodèles. *Thèse Doctorat d'Etat, Université Paris 7* (1 fascicule photocopié 230 pages).

- CROSBY, E.C. et SCHNITZLEIN, H.N., 1974. — The comparative anatomy of the telen cephalon of the hagfish, *Myxine glutinosa*. *J. Hirnforsch.*, 15, pp. 211-236.
- EBBESSON, S.O.E. et NORTH CUTT, R.G., 1976. — Neurology of anamniotic vertebrates. In Masterton, R.B., Bitterman, M.E., Campbell, C.B.G. et Hotton, N.: *evolution of brain and behaviour in Vertebrates*. L. Erlbaum Assoc. : Hillsdale, New Jersey, pp. 115-146.
- FONTAINE, M., 1958. — Classe des Cyclostomes. Formes actuelles. Biologie. In Grassé, P.-P. *Traité de Zoologie*. Masson éd. Paris. XIII, 1, pp. 144-151.
- HAWKS, R.S., 1945. — On the eyes and reaction to light of *Proteus anguinus*. *Quart. J. micr. Sci.*, 86, pp. 1-53.
- JANSEN, J., 1930. — The brain of *Myxine glutinosa*. *J. comp. N enrol.*, 49, pp. 359-507.
- JANVIER, p., 1980. — Les Osteostraci de la formation de Wood Bay (Dévonien inférieur, Spitsberg) et le problème des relations phylogéniques entre Agnathes et Gnathostomes. (1 fascicule photocopié texte 404 pages; 1 fascicule photocopié figures.)
- JENSEN, D., 1966. — The hagfish. *Sci. Amer.*, 214, pp. 82-90.
- JERISON, H.J., 1973. — Evolution of the brain and intelligence. Acad. Press: New York, 482 pp.
- LARSELL, O., 1947. — The cerebellum of Myxinoids and Petromyzonts including developmental stages in the Lampreys. *J. comp. Neurol.*, 86, pp. 395-445.
- LARSELL, O., 1967. — The comparative anatomy and histology of the cerebellum from Myxinoids through Birds. University of Minnesota Press: Minneapolis, Minn., 291 pp.
- NIEUWENHUYIS, R., 1977. — The brain of the Lamprey in a comparative perspective. *An. X.Y. Acad. Sc.*, 199, pp. 97-145.
- NORTH CUTT, R.G., 1977. — Elasmobranch Central Nervous System Organization and its possible evolutionary significance. *Amer. Zool.*, 17, pp. 411-429.
- PETERS, A., 1963. — The peripheral nervous system. In Brodai, A. et Fänge, R.: the biology of *Myxine*. Universitetsforlaget: Oslo, pp. 92-123.
- PLATEL, R., 1974. — Poids encéphalique et indice d'encéphalisation chez les Reptiles Sauriens. *Zool. Anz.*, 192, pp. 332-382.
- PLATEL, R., 1976. — Analyse volumétrique comparée des principales subdivisions encéphaliques chez les Reptiles Sauriens. *J. Hirnforsch.*, 17, pp. 513-537.
- PLATEL, H., 1979. — Brain Weight — Body Weight Relationships. In Gans, C., Northcutt, R.G. et Ulinski, P.: *biology of the Reptilia*, Acad. Press.: Londres et New York, 9 A, pp. 147-171.
- PLATEL, R., bauchot, R. et DELFINI, C., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez *Callus domesticus* L. (Galliformes, Phasianidae). Analyse au cours de l'incubation et de la période postnatale. *Z. wiss. Zool.*, 185, pp. 88-
- PLATEL, R., ridet, j.-m., bauchot, r. et DIAGNE, M., 1977. — L'organisation encéphalique chez *Amia*, *Lepisosteus* et *Polypterus*: morphologie et analyse quantitative comparées. *J. Hirnforsch.*, 18, pp. 69-73.
- RETZIUS, G., 1891. — Zur Kenntnis des Centralen Nervensystems von *Myxina glutinosa*. *Biol. Untersuch. N.F.*, 2, pp. 47-53.
- RETZIUS, G., 1893. — Das Gehirn und das Auge von *Myxine*. *Biol. Untersuch. N.F.*, 5, pp. 55-68.
- RIDET, J.-M., BAUCHOT, R., DELFINI, C., PLATEL, B. et THIREAU, M., 1973. — L'encéphale de *Scyliorhinus canicula* (Linné 1758) (Chondrichthyes, Selacii, Scyliorhinidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Cah. Biol. Mar.*, 14, pp. 11-28.
- RIDET, J.-M., BAUCHOT, R., DIAGNE, M. et PLATEL, H., 1977. — Croissance ontogénétique et phylogénétique de l'encéphale des Téléostéens. *Cah. Biol. Mar.*, 18, pp. 163-176.
- ROSS, D.M., 1959. — The response to light of *Ichthyophis* (Amphibia — Apoda) from Ceylon. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 132, pp. 83-98.
- ROSS, D.M., 1963. — The sense organs of *Myxine glutinosa* L. In Brodai, A. et Fänge, R.: the biology of *Myxine*. Universitetsforlaget: Oslo, pp. 150-160.
- SNELL, O., 1892. — Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Ark. Psychiatrie Nervenkr.*, 23, pp. 436-446.
- STEFANELLI, A. et CAMPOSANO, A., 1946. — I centri tegimentali dell'Auguilla e le relazioni degli elementi giganti del tegmento dei Ciclostomi, dei Pesci e degli Anfibi; ricerche sul sistema mauthneriano. *Pubbl. Staz., zool. Napoli*, 20, pp. 19-44.
- STENSIÖ, E.A., 1927. — The devonian and downtonian vertebrates of Spitsbergen. 1. Family Cephalaspidae. *Skr. Svalb. Ishav.*, 12, pp. 1-391.