

HISTOLOGIE DU TUBE DIGESTIF DE *MYZOSTOMUM CIRRIFERUM* (LEUCKART) (MYZOSTOMIDES)

par

Roland Platel

Laboratoire d'Anatomie et Histologie Comparées de la Faculté des Sciences de Paris,
et Station Biologique de Roscoff.

Résumé

L'étude histologique, cytologique et histochimique du tube digestif chez *Myzostomum cirriferum* (Leuckart) permet de donner une description détaillée des différentes régions de cet organe ; il est apporté en outre des précisions sur la nature exacte des glandes salivaires et le trajet de leurs canaux excréteurs, sur la structure de l'épithélium stomacal, ainsi que sur le rôle des épithéliums stomacal et caecal dans le phénomène d'excrétion.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Les Myzostomides constituent une classe de Métazoaires dont les affinités avec les Annélides et plus spécialement les Polychètes, sont admises aujourd'hui.

Les résultats des études faites depuis plus d'un siècle sur ce groupe, ont été rassemblés, une première fois par Stummer-Traunfels (1926) dans le Traité de Kükenthal et, plus récemment, par Prenant (1959), dans le Traité de Zoologie de Grassé.

M. le Professeur Prenant m'a signalé l'intérêt des problèmes posés par ce groupe dont l'histologie est imparfaitement connue et m'a proposé d'entreprendre sous la direction de Mlle Bobin, une étude précise du tube digestif de *Myzostomum cirriferum* (Leuckart) de l'ordre des Proboscidea, qui vit sur une Comatule *Antedon bifida* (Pennant).

L'anatomie du tube digestif des Myzostomides a été progressivement établie grâce aux études morphologiques et à la recherche de critères systématiques.

Löwen (1842) publie à propos de *M. cirriferum* une monographie basée sur le seul examen de l'animal vivant ; Semper (1858) décrit deux espèces : *M. cirriferum* et *M. tuberculatum* ; Graff (1877) donne les premières indications histologiques relatives à *M. cirriferum*, *M. glabrum*, ainsi qu'à deux espèces moins communes.

Les renseignements histologiques les plus précieux sont fournis par l'important ouvrage de Nansen (1885) ; l'auteur étudie en détail six espèces dont *M. cirriferum*. La grande taille de *M. gigas* (Lütken) lui a permis d'autre part (1887) de préciser l'anatomie du système nerveux déjà abordée par Wagner (1885).

De 1934 à 1940, Jägersten, par l'examen sur le vivant ou les techniques histologiques, publie pour plusieurs espèces du genre *Myzostomum* (dont *M. cirriferum*) des précisions importantes sur l'anatomie de l'appareil génital (1934, 1939 a.) et la morphogénèse des soies (1936) ; enfin son étude comparée du tube digestif chez *M. cirriferum* et *Protomyzostomum polynephris* (Fedotov) (1940 a.), apporte des éléments nouveaux sur la physiologie de l'excrétion chez les Myzostomides.

Après ses travaux sur le genre *Protomyzostomum* (1914, 1915, 1929 a. b.), Fedotov (1938) aborde l'étude histologique de quelques espèces du genre *Myzostomum* ; l'illustration relative surtout à *M. antennatum* (Graff) et *M. gigas* (Lütken) permet de mieux comprendre les rapports topographiques des différents organes.

En résumé, les données histologiques relatives au genre *Myzostomum* et, en particulier, à *M. cirriferum* se réduisent aux travaux de Graff (1877), Nansen (1885), et Jägersten (en particulier 1940 a.). Ce dernier a tiré quelques conclusions histo-physiologiques de l'observation *in vivo* et des colorations vitales, mais les techniques actuelles de la cytologie et de l'histochemie n'ont jamais été appliquées.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les échantillons de *M. cirriferum* (Leuckart) ont été récoltés en Manche, à la Station Biologique de Roscoff, sur *Antedon bifida* (Pennant).

La fréquence du commensalisme est nettement moins élevée que ne le signale Jägersten (1940.b.) à Naples, sur *Antedon mediterranea* (Lamarck) et, en Suède, sur *Antedon petasus* (Duben et Koren) ; j'ai constaté en outre qu'elle variait d'une saison à l'autre.

Les Comatules sont récoltées dans les bas niveaux à la faveur des grandes marées (coefficient de l'annuaire : 0,9 à 0,3) sous les gros blocs rocheux ou, de préférence, sur les souches de *Cystoseira*.

Au cours de deux années consécutives, j'ai trouvé, en février ou en avril, environ 1 myzostome pour 30 comatules examinées ; par contre en été le taux baisse considérablement : 5 myzostomes pour 750 comatules (septembre 1960), 3 individus pour plus d'un millier de comatules (septembre 1961).

J'ai trouvé généralement un seul myzostome par comatule-hôte ; dans les très rares cas où existaient deux commensaux, l'un d'eux venait d'être fécondé et n'avait pas encore résorbé le spermiophore.

La taille des animaux étudiés varie de 700 μ à 900 μ de long ; ils appartenaient tous à la seule espèce *M. cirriferum* (Leuckart).

Observations "in toto".

Plusieurs individus ont été colorés vitalement au rouge neutre et observés entiers ou après dissection sommaire du tube digestif. Des

montages in toto ont été réalisés après fixation au formol et coloration au vert sulfo-carmin boracique.

Le processus habituel de fixation a dû être adapté à la faible taille du matériel ; l'animal, isolé sur un fragment de comatule est plongé dans le fixateur ; il se détache alors facilement de son support et sa forme est modifiée au minimum.

La fixation doit être courte ; les temps usuels sont réduits à trois heures pour le Bouin, deux heures pour le Helly ou le Zenker, quinze minutes pour le Carnoy.

Histologie générale.

Fixateur : Bouin.

Coupes à 3 μ et 5 μ après double inclusion gélose-paraffine.

Colorations : Trichromes de Prenant ou de Masson et variante rapide de ces méthodes utilisant l'hématoxyline de Groat ; Azan selon Heidenhain ; Glychémalun, picro-indigocarmin.

Cytologie.

Chondriome : fixation au Champy (surfixation) ou au Helly (sui-vie de post-chromisation) ; colorations d'Altmann-Bensley-Cowdry, Altmann-Gabe et de Benda.

Corps de Golgi : Imprégnations argentiques après fixation par le liquide de Cajal.

Histochimie.

Acide désoxyribonucléique : après fixation au Flemming, Regaud, Helly, Zenker, réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck.

Acide ribonucléique : fixation au Carnoy ; colorations de Unna-Brachet, Mann-Dominici, au bleu de toluidine tamponné, à la gallo-cyanine ; des témoins ont subi l'hydrolyse chlorhydrique de Vendrely.

Lipides : fixation au Champy et au Flemming ; coupes à la paraffine pour la mise en évidence des lipides osmiophiles. Fixation au Ciaccio suivie de post-chromisation ; coloration au noir Soudan B pour la localisation des lipines.

Glycogène : fixation au Gendre ; coloration de Hotchkiss-MacManus ; contrôle par l'amylase salivaire.

Mucopolysaccharides acides : fixation au Bouin ; colorations de Hotchkiss-MacManus (P.A.S.), à la fuchsine paraldéhyde, au bleu Alcian, au mucicarmin ; métachromasie à l'Azur I de méthylène (d'après Lison, modifiée par Kramer et Windrum).

Composés mucoïdes : fixation au Bouin ; Glychémalun picro-indigocarmin.

Protéines : fixation au Bouin ; réactions de Salazar et de Chévremont, variante Schmorl.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

I. Description d'ensemble du tube digestif de *M. cirriferum*

Sur la figure 1, le tube digestif d'un individu de taille moyenne (800 μ) est schématisé dans sa position de repos. On y distingue

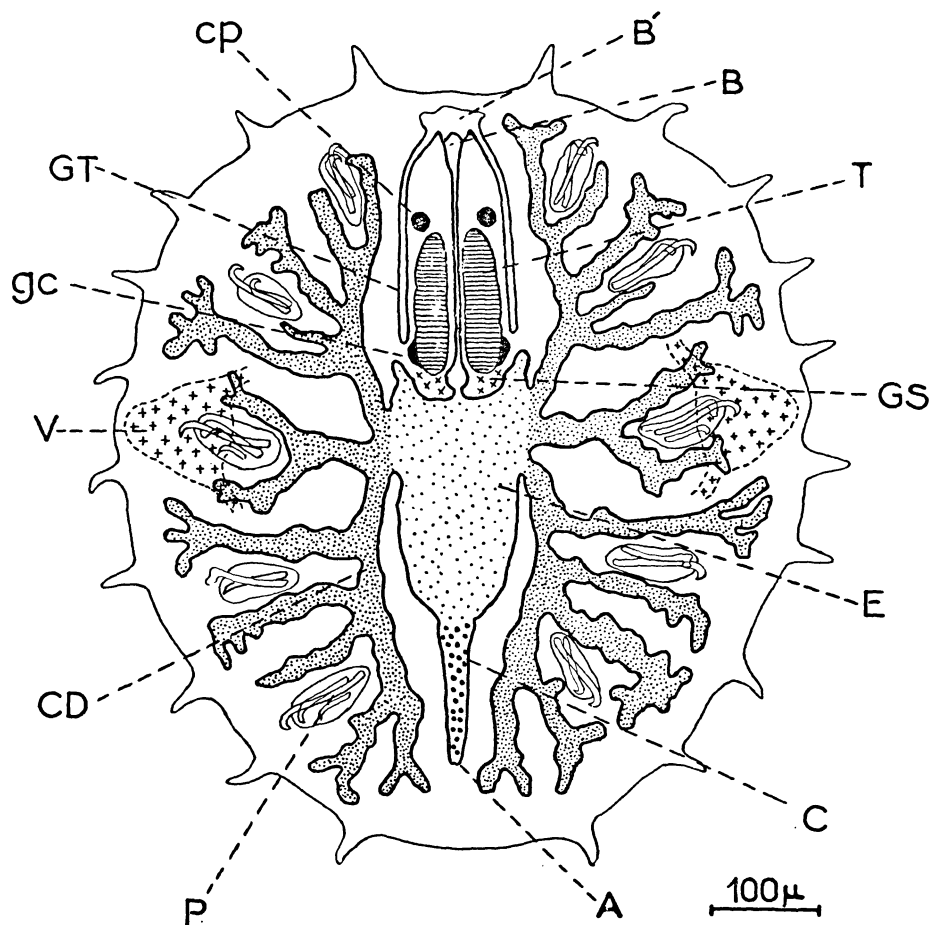


FIG. 1

Schéma d'un *Myzostomum cirriferum* entier, en vue ventrale (d'après un montage in toto).

A : anus - B : bouche - B' : fausse bouche - C : cloaque - CD : caecums digestifs - cp : collier nerveux prébulbaire - E : estomac - gc : ganglions cérébroïdes - GS : glandes salivaires - GT : gaine de la trompe - P : parapode et soies en crochet - T : trompe - V : vésicule séminale.

quatre parties : la *trompe* (T), rétractée ici, l'*estomac* (E), les *caecums digestifs* (CD), et l'*intestin terminal* ou *cloaque* (C).

La trompe est logée dans une *gaine* (GT), s'ouvrant ventralement par un orifice qualifié de *pseudo-bouche* (B') par Jägersten (1940.c).

La véritable bouche (B), située à l'extrémité antérieure de la trompe, mène vers l'arrière à une cavité buccale (ou poche pharyngienne), prolongée en un canal pharyngien rectiligne, entouré sur les deux derniers tiers de sa longueur par un puissant bulbe musculaire ; ce canal offre une dilatation postérieure avant de déboucher dans l'estomac au niveau d'un sphincter.

En arrière du bulbe pharyngien et surtout dorsalement à lui, sont accumulées dans le conjonctif lâche, des cellules de nature glandulaire, dites « glandes salivaires » (GS).

L'estomac est une vaste poche tronc conique, dont la forme peut se modifier, soit temporairement par le jeu de la musculature circulaire et dorso-ventrale de l'animal, soit de façon plus permanente par le développement des organes voisins : testicules, ovaires, cavité coelomique centrale ou « utérus », oviducte. Vers le tiers antérieur, partent de chaque côté trois caecums digestifs abondamment ramifiés.

Le tube digestif s'achève par un intestin terminal ou cloaque, séparé de l'estomac par un sphincter ; le pore cloacal ou anus (A) et l'orifice de l'oviducte sont très voisins ; on les considère en général comme étant fusionnés.

II. Étude histologique, cytologique et histochimique

La description traitera successivement des régions antérieures (trompe et sa gaine, glandes salivaires), moyennes et postérieures (estomac, caecums digestifs, intestin terminal) dont les structures et les fonctions diffèrent profondément. La région antérieure constitue un appareil dont l'action mécanique assure, avant tout, la capture des particules alimentaires, le reste du tube digestif ayant bien entendu un rôle physiologique essentiel.

1° Région antérieure.

a. *Trompe.*

L'étude de cet organe a été exécutée d'après des coupes transversales, frontales ou sagittales.

C'est une masse cylindrique dont la cavité apparaît en section transversale comme une fente verticale. Sur une coupe frontale de la trompe au repos (fig. 2, I), on distinguera pour la clarté de l'exposé :

- une zone apicale comprenant la bouche, entourée de 6 papilles et prolongée postérieurement jusqu'au niveau du collier nerveux prébulbaire (cp) en une poche pharyngienne (PP) ou cavité buccale ;

- une zone englobant le bulbe musculieux, traversée par le canal pharyngien ;

- la zone des glandes salivaires, plongées dans un conjonctif lâche en arrière de la gaine, autour des ganglions cérébroïdes ;

- la zone du sphincter qui marque le passage de l'œsophage à l'estomac.

Bouche et cavité buccale.

La description qui suit concerne une trompe au repos vue en coupe transversale (fig. 3, I).

La lumière de la cavité buccale apparaît, en section, comme une

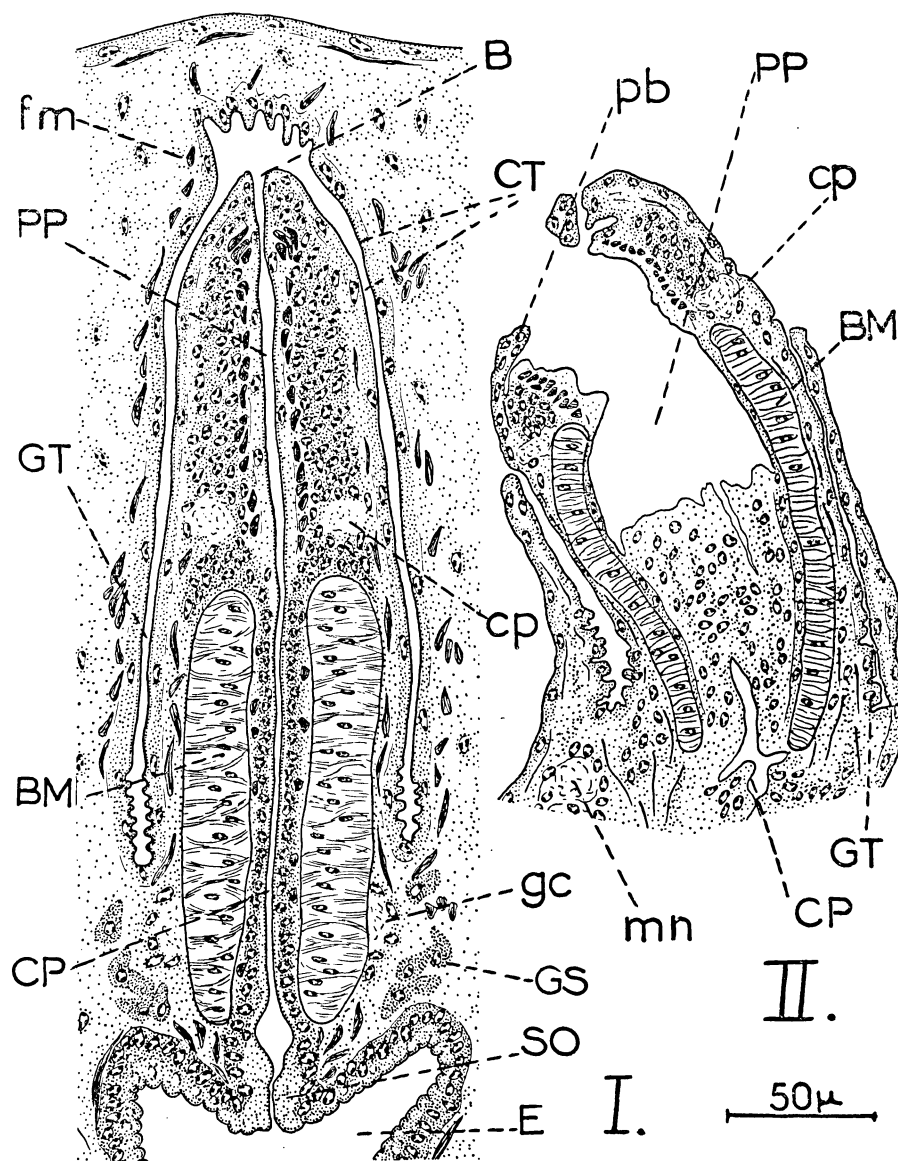


FIG. 2

Histologie générale de la trompe.

I. Coupe frontale de la trompe au repos. II. Coupe sagittale de la trompe dévaginée. B : bouche - BM : bulbe musculieux - cp : collier nerveux prébulbaire - CP : canal pharyngien - CT : cuticule - E : région antérieure de l'estomac - fm : fibre musculaire - gc : ganglions cérébroïdes - GS : glandes salivaires - GT : gaine de la trompe - mn : masse nerveuse ventrale - pb : papille buccale - PP : poche pharyngienne - SO : passage œsophage-estomac.

fente verticale à paroi contournée. L'épithélium des papilles est en continuité avec celui de la gaine et s'en différencie peu sinon qu'il est garni de touffes de cils, déjà mentionnées par différents auteurs, et dont j'ai pu mettre en évidence les corpuscules basaux (cb) (fig. 5, I).

L'épithélium de la cavité buccale proprement dite, dépourvu de cils, a un cytoplasme réticulé, limité vers la lumière par une cuticule (CT) cyanophile (Masson) ; les noyaux peu nombreux et clairs ont

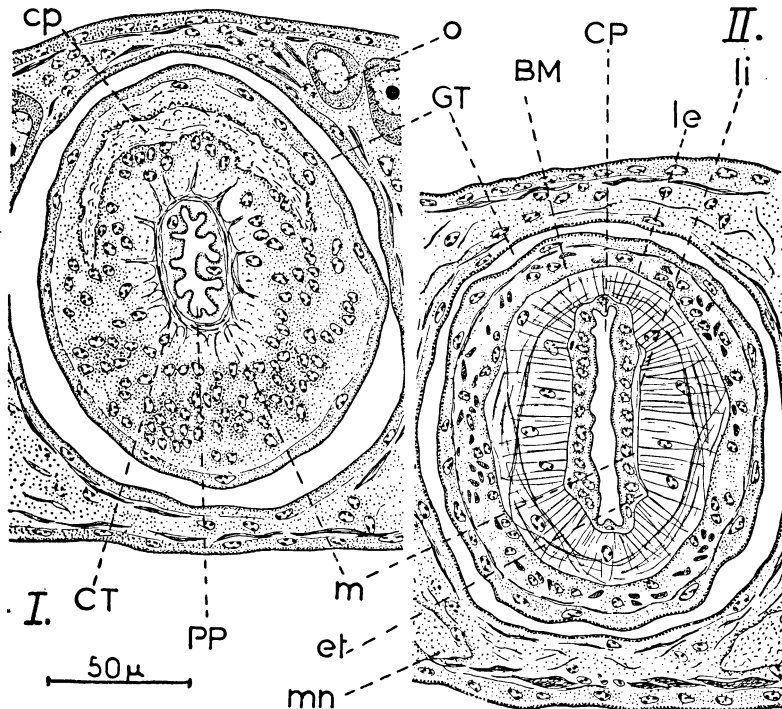


FIG. 3

Histologie générale de la trompe : coupes transversales.

I. région antérieure ; poche pharyngienne et collier nerveux prébulbaire.

II. région moyenne ; canal pharyngien et bulbe musculéux.

BM : bulbe musculéux - cp : collier nerveux prébulbaire - CP : canal pharyngien - CT : cuticule - et : espaces triangulaires - GT : gaine de la trompe - le : limitante externe du bulbe musculéux - li : limitante interne du bulbe musculéux - m : musculéuse circulaire - mn : masse nerveuse ventrale - o : ovocyte - PP : poche pharyngienne.

une chromatine répartie en petites mottes. Le chondriome (fig. 5, II), difficile à distinguer à cause de la fuschsinophilie des muscles voisins, se réduit à quelques mitochondries (M) plus ou moins alignées. Les corps de Golgi (fig. 5, III) en rares dictyosomes sont localisés de préférence sous la cuticule. Les ribonucléines (fig. 5, IV), se situent surtout autour des noyaux et à la base des cellules. La cuticule est colorée en rouge après la réaction d'Hotchkiss-MacManus ; elle est métachromatique après un bleu de toluidine. Le cytoplasme sous-cuticulaire offre les mêmes affinités, mais avec moins d'intensité.

Cet épithélium est entouré par une forte musculature composée de paquets de fibres circulaires et rayonnantes. Vient ensuite un parenchyme riche en noyaux, fortement colorables par l'hématoxyline ferrique. Le cytoplasme qui les sépare contient des fibres musculaires longitudinales, ainsi que des granulations ribonucléiques et d'autres Hotchkiss-positives. L'ensemble, enfin, est limité par l'épithélium externe de la trompe qui sera étudié plus loin, à propos de la gaine.

Sur coupe sagittale d'un individu fixé avec la trompe dévaginée (fig. 2, II), on voit la cavité buccale, en entonnoir très évasé, s'ouvrir à l'extérieur. Ceci confirme que la partie apicale de la trompe se singularise par rapport aux autres régions et qu'il est juste de fixer sa limite au niveau du collier nerveux prébulbaire.

Canal pharyngien et bulbe musculaire (fig. 3, II).

Le canal pharyngien est tapissé par un épithélium bordé d'une cuticule cyanophile (Masson) ; la lumière reste sinueuse et en mince fente. Les limites cellulaires sont invisibles et le cytoplasme légèrement réticulé ; les noyaux, assez gros et nombreux, situés aux deux tiers inférieurs des cellules, ont une chromatine en petites mottes serrées. Des mitochondries ponctiformes (M) garnissent le cytoplasme périnucléaire (fig. 5, V). De petits dictyosomes se situent au-dessus des noyaux et au voisinage de la cuticule (fig. 5, VI). Les ribonucléines se répartissent dans toute la cellule, surtout autour des noyaux, à l'exception d'une mince bande sous-cuticulaire (fig. 5, VII) ; cette bande renferme par contre, mais en faible quantité, des mucopolysaccharides à acidité marquée ; la cuticule offre cette même réaction mais très intensément. L'épithélium est bordé à sa base par une musculature circulaire mince et discontinue.

Un puissant manchon musculaire s'étend sur les deux tiers de la longueur de la trompe ; il est limité sur ses faces interne et externe par une membrane cyanophile (Masson), Hotchkiss-positive (1e et 1i). Ce bulbe a été bien décrit par de nombreux auteurs ; rappelons seulement qu'il est formé principalement de fibres musculaires radiales reliant les deux limitantes ; à la périphérie s'ajoute une bande de fibres circulaires et tangentielles.

La limitante interne (li) du bulbe offre des replis longitudinaux qui circonscrivent entre eux et la musculature circulaire (m) des espaces de section triangulaire (et) (fig. 6, I) ; sur coupe transversale on peut en compter quatre ou six répartis de façon grossièrement symétrique autour de la lumière du canal pharyngien et en continuité les uns avec les autres. En effet, des granulations de mucopolysaccharides positifs au Hotchkiss et métachromatiques (bleu de toluidine), occupent ces espaces et passent à certains niveaux, d'un repli au voisin.

Le tissu compris entre le bulbe et l'épithélium externe de la trompe, est un conjonctif très lâche au sein duquel se trouvent les sections de nombreux paquets de fibres musculaires longitudinales et tangentielles constituant l'appareil rétracteur de la trompe (fig. 6, II). Des amas de granulations (ag), présentant les mêmes affinités que celles des espaces triangulaires décrits plus haut, sont localisés au voisinage du bulbe, d'une part, et de l'épithélium de la trompe, d'autre part.

J'ai pu suivre ces amas de granulations, aussi bien ceux des espaces triangulaires que ceux du tissu conjonctif, sur des coupes sérieées transversales ; la continuité des images, la constance de la localisation tout au long du bulbe, et la nature des sécrétions, évoquent des trajets canaliculaires.

Région des glandes salivaires (fig. 4, I).

En arrière du repli circulaire aveugle formé par la gaine de la trompe à l'état de repos, la trompe est encore représentée par son

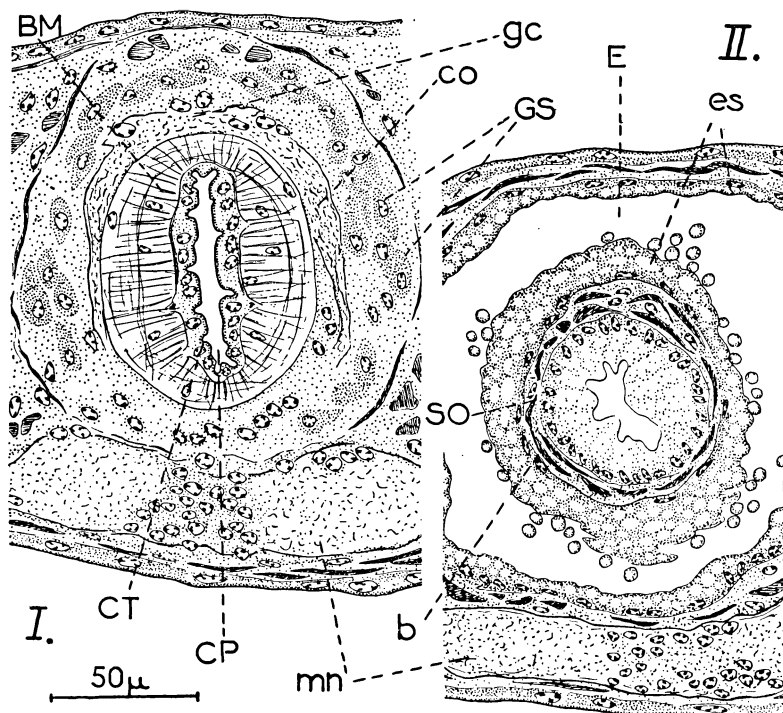


FIG. 4

Histologie générale de la trompe : coupes transversales.

I. région postérieure, ganglions cérébroïdes et glandes salivaires.

II. passage œsophage-estomac.

b : basale - BM : bulbe musculueux - co : collier périœsophagien - CP : canal pharyngien - CT : cuticule - E : estomac - es : épithélium stomacal - gc : ganglions cérébroïdes - GS : glandes salivaires - mn : masse nerveuse ventrale - SO : sphincter œsophage-estomac.

épithélium interne et son bulbe musculueux. Ce dernier est entouré par un manchon très développé de conjonctif lâche, séparé lui-même des tissus périphériques par une assise de fibres circulaires, en rapport avec la musculature générale de l'animal. A ce niveau se trouvent les ganglions cérébroïdes dorsaux (gc), appliqués au bulbe et le collier périœsophagien (co) qui les relie à la masse nerveuse ventrale (mn).

En arrière des ganglions cérébroïdes et au sein du conjonctif lâche, se logent de grosses cellules fusiformes groupées en un croissant à bras resserrés qui entoure presque complètement le bulbe,

dorso-latéralement ; une telle image vue en coupe transversale persiste sur une longueur de 50μ environ ; plusieurs auteurs ont décrit ces éléments sous le nom de « glandes salivaires ».

Après coloration de Masson, ces cellules montrent un cytoplasme cyanophile, ponctué par de fines granulations, noircies par l'héματοxyline ; le noyau, difficile à voir, est souvent en état de pycnose.

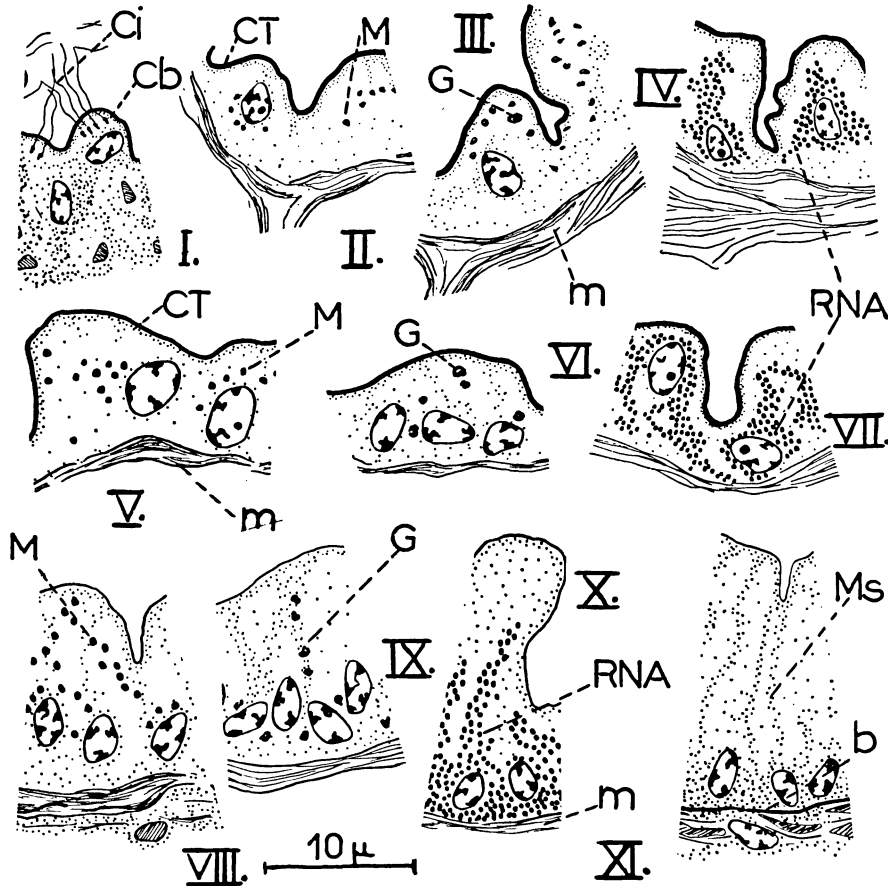


FIG. 5

Région antérieure du tube digestif : cytologie 1.

I,II,III,IV. Cavité (ou poche) pharyngienne ; V,VI,VII. Canal pharyngien ; VIII,IX,X,XI. Passage œsophage estomac.

I. ciliature de l'épithélium des papilles buccales (trichrome de Prenant) ; II,V,VIII. chondriome (Altmann-Cowdry) ; III,VI,IX corps de Golgi (imprégnation argentique) ; IV,VII,X. ribonucléines (Unna-Brachet) ; XI. mucopolysaccharides (Hotchkiss).

b : basale - cb : corpuscule ciliaire - Ci : cil - CT : cuticule - G : corps de Golgi - M : mitochondrie - m : musculuse - Ms : mucopolysaccharides - RNA : ribonucléines.

Les mitochondries (fig. 6, III) ponctiformes sont nombreuses, tandis que l'appareil de Golgi (fig. 6, IV) est réduit à quelques petits grains. Les ribonucléines (fig. 6, V) sont abondantes, principalement autour des noyaux ; l'utilisation du bleu de toluidine tamponné à pH 4,6

a permis de mettre en évidence (fig. 6, VI) les ribonucléïnes en bleu, d'une part, et le produit de sécrétion métachromatique, d'autre part. Diverses réactions histochimiques confirment que ce produit de sécré-

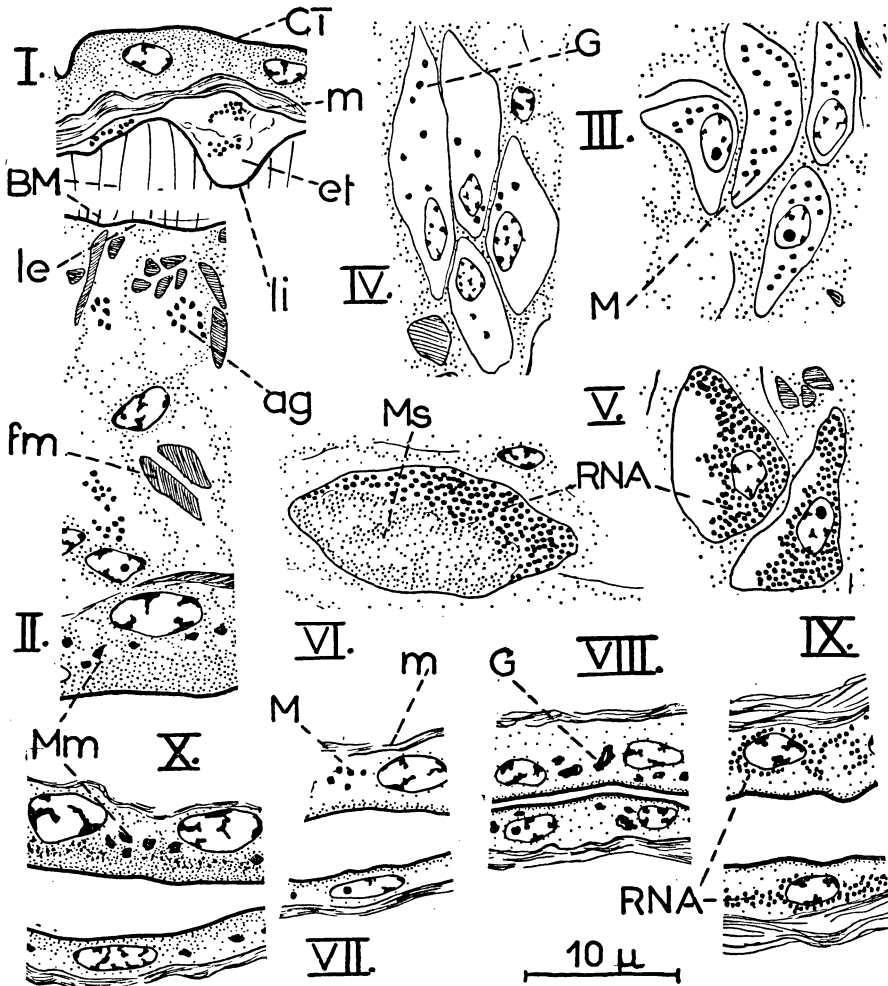


FIG. 6

Région antérieure du tube digestif : cytologie 2 (coupes transversales).

I. = Epithélium du canal pharyngien ; espaces triangulaires ; II. = Conjonctif péribulbaire ; amas de granulations ; III.IV.V.VI. = Cellules glandulaires ; glandes salivaires ; VII.VIII.IX.X. = Gaine de la trompe.

I.II.X. mucopolysaccharides (Hotchkiss) ; III.VII. chondriome (Altmann-Gabe) ; IV.VIII. corps de Golgi (imprégnation argentique) ; V.IX. ribonucléïnes (Unna-Brachet) ; VI. ribonucléïnes et métachromasie (bleu de toluidine tamponné). ag : amas de granulations - BM : bulbe musculieux - CT : cuticule - et : espaces triangulaires - fm : fibres musculaires - G : corps de Golgi - le : limitante externe du bulbe musculieux - li : limitante interne - m : musculieuse - M : mitochondrie - Mm : mottes de mucopolysaccharides - Ms : mucopolysaccharides.

tion est constitué par des mucopolysaccharides possédant une acidité marquée.

Le même contenu se retrouve dans les trajets canaliculaires dé-

crits plus haut ; une telle identité permet de supposer que ces derniers correspondent aux canaux salivaires observés sur le vivant par Jägersten ; ils débouchent dans la lumière du tube digestif au niveau du collier nerveux prébulbaire.

Passage œsophage-estomac (fig. 4, II).

Ce niveau apparaît sur coupes transversales comme un îlot au centre de la cavité de l'estomac, dont la partie antérieure forme un repli circulaire saillant autour de la base de la trompe. Le tube pharyngien, après un léger renflement et une dilatation de sa lumière (fig. 2, I), se rétrécit et présente en coupe transversale une section sinueuse mais arrondie. Les cellules épithéliales très modifiées, hautes et pyramidales, présentent un noyau ovale et basal plongé dans le cytoplasme clair en travées rayonnantes ; la cuticule a disparu ; le chondriome, réduit à quelques grains (fig. 5, VIII) et les corps de Golgi, encore plus rares (fig. 5, IX), sont localisés le long des travées. Les ribonucléines sont abondantes autour des noyaux et à la base des cellules (fig. 5, X). La réaction de Hotchkiss confirme l'absence de cuticule, mais révèle la présence d'une basale (b) paraissant discontinue (fig. 5, XI).

Cet épithélium est entouré par un important sphincter et par quelques fibres longitudinales. Le passage dans l'estomac s'opère brusquement après un rétrécissement tel que la lumière est infime.

b. *Gaine de la trompe* (fig. 2, 3).

La trompe glisse dans une gaine (GT) qui, au repos, s'étend sur les deux tiers de sa longueur et s'ouvre ventralement par la fausse bouche (B'). La gaine se termine en arrière par un repli annulaire, au niveau duquel s'affrontent son revêtement proprement dit et celui de la paroi externe de la trompe. Ces deux épithéliums, d'ailleurs en continuité et de structure équivalente, ne diffèrent que par leur emplacement et l'extrême minceur de celui de la gaine. Le revêtement externe de la trompe étant beaucoup plus haut et, partant, plus lisible, servira de support à la description.

Limité par une cuticule cyanophile, il est doublé à sa base par une musculature circulaire peu épaisse (m) ; le cytoplasme moyen et basal est souvent alvéolaire ; les noyaux, clairs, volumineux, ovoïdes et répartis régulièrement ont une chromatine en mottes. De rares mitochondries (fig. 6, VII) et de gros dictyosomes (fig. 6, VIII) sont logés entre les noyaux et les ribonucléines forment un cordon granuleux parallèle à la basale (fig. 6, IX).

Les réactions appropriées révèlent la présence de mucopolysaccharides très acides au niveau de la cuticule et à l'état diffus dans la bande cytoplasmique sous-jacente. La même substance en grosses inclusions (Mm), occupe une zone périnucléaire et basale (fig. 6, X).

2° Régions moyennes et postérieures.

J'envisagerai successivement l'estomac, l'intestin terminal et les caecums, et fournirai quelques données sur le contenu du tube digestif pris dans son ensemble.

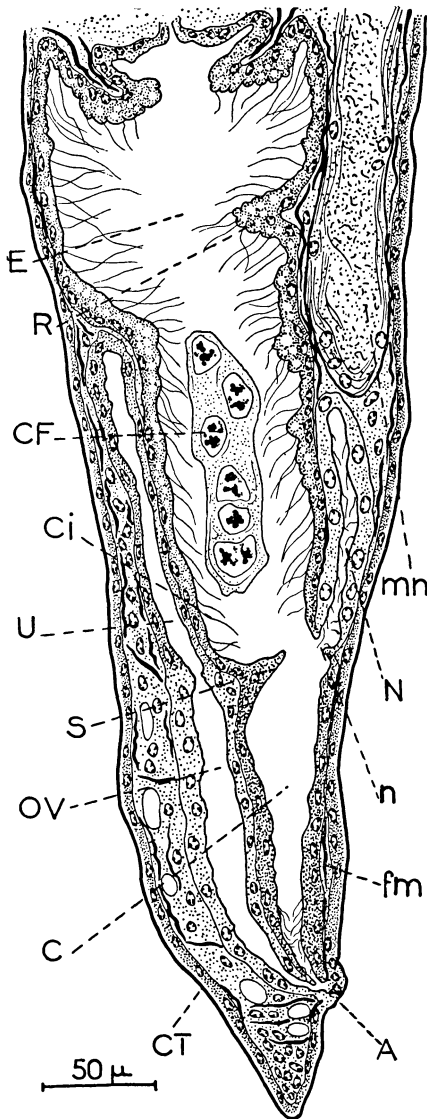


FIG. 7

Myzostomum cirriferum : coupe sagittale montrant l'estomac et l'intestin terminal ou cloaque.

A : pore cloacal ou anus - C : Cloaque - CF : corps excréteur en forme de fuseau - Ci : cils - CT : cuticule - E : estomac - fm : fibres musculaires - mn : masse nerveuse ventrale - n : néphropore impair commun - N : néphridie - OV : oviducte - R : repli ventral de la paroi de l'estomac - U : utérus ou cavité coelomique centrale - S : sphincter estomac-cloaque.

La partie apicale offre des cils longs, flexueux, souvent orientés dans une même direction ; la fixation les conserve mal en place, mais

a. Estomac (fig. 7, 8 et 9, I).

L'estomac, vaste poche médiane, allongée, représente près de la moitié de la longueur du tube digestif ; sa lumière, grossièrement circulaire en coupe transversale, est plus importante en avant qu'en arrière. On y distingue deux portions, l'une antérieure (1/3 de la longueur de l'organe), séparée de la postérieure par un repli (R) de la paroi ventrale (fig. 7 et 8, I). Un sphincter (S) marque la jonction entre l'estomac et l'intestin terminal.

La nature et la forme de l'épithélium stomacal sont très variables. La description qui suit se rapporte aux images les plus souvent rencontrées. Certains points plus exceptionnels seront repris lors de la discussion.

L'épithélium de l'estomac d'animaux adultes peut revêtir deux aspects fondamentaux, liés sans doute à des états physiologiques déterminés, soit purement digestifs, soit en rapport avec des phénomènes biologiques plus larges, de caractère externe (saison, température) ou interne (par exemple maturation de produits génitaux, excrétion, etc.).

L'épithélium peut être relativement bas ou au contraire surélevé ; j'ai trouvé cependant un certain nombre d'individus chez qui les deux types coexistent ; dans ce cas, ils présentent le long de l'estomac une répartition relativement constante.

L'épithélium plat montre des noyaux ovoïdes, peu chromatiques, rejetés à la base des cellules ; la musculature qui enveloppe l'estomac est représentée, sur coupe, par quelques fibres musculaires circulaires généralement discontinues.

leur existence est confirmée par la présence constante d'une rangée de corpuscules basaux (fig. 10, I). Le cytoplasme, riche en ribonucléines, localisées de préférence vers la lumière de l'épithélium (fig. 10, VI), renferme sporadiquement des gouttes lipidiques osmiophiles (fig. 10, VII) ; la dissolution de celles-ci après les techniques histologiques usuelles, crée un aspect vacuolaire. De nombreuses mitochondries, sont rassemblées autour du noyau (fig. 10, IV) et l'appareil de Golgi est représenté par de rares dictyosomes (fig. 10, V).

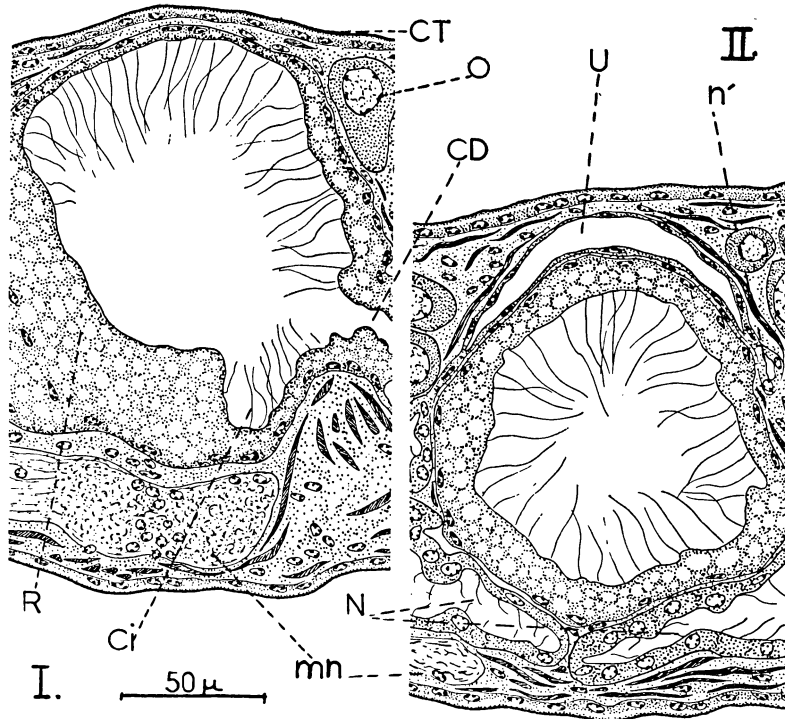


FIG. 8

Histologie générale de l'estomac : coupes transversales.

I. région antérieure ; coupe légèrement oblique montrant le repli ventral de la paroi de l'estomac et latéralement l'origine des caecums digestifs de la moitié droite du corps. II. région moyenne ; utérus et néphridies.

CD : caecum digestif - Ci : cils - CT : cuticule - mn : masse nerveuse ventrale - N : néphridie - n' : néphrostome de la néphridie droite - O : ovocyte - R : repli ventral de la paroi de l'estomac - U : utérus ou cavité coelomique centrale.

L'épithélium élevé est formé de cellules hautes, bombées en forme de massue, chargées de gouttes de lipides osmiophiles ; la partie apicale des massues peut se détacher et tomber dans la lumière de l'estomac (fig. 10, VIII).

Les noyaux ovoïdes sont orientés suivant le grand axe de la cellule et les mitochondries très nombreuses, réparties sur toute l'étendue du cytoplasme (fig. 10, III) ; les ribonucléines occupent encore la partie apicale.

Cet épithélium est privé de cils et de corpuscules basaux ; il peut persister cependant entre des groupes de cellules en massue des plages épithéliales moins modifiées encore ciliées et conformes à un épithé-

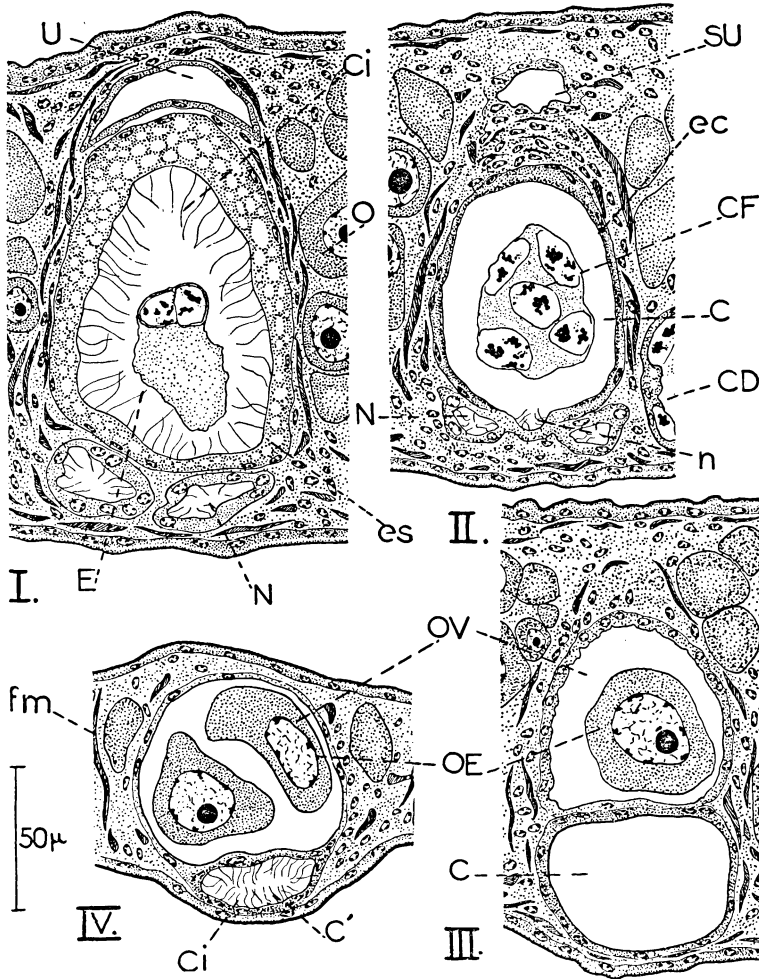


FIG. 9

Histologie générale de l'estomac et du cloaque : coupes transversales.

I. Estomac ; région postérieure contenant un corps excréteur en forme de fuseau ; II. Sphincter estomac-cloaque dilaté par ce corps en fuseau ; III. Cloaque ; région moyenne ; oviducte déformé par des œufs ; IV. Cloaque ; portion terminale ciliée. C : cloaque - C' : portion terminale ciliée du cloaque - CD : caecum digestif - CF : corps en forme de fuseau - Ci : cils - E : estomac - ec : épithélium cloacal - es : épithélium stomacal - fm : fibres musculaires - n : néphropore cilié impair - N : néphridie - O : ovocyte - OE : œuf - OV : oviducte - SU : passage utérus-oviducte - U : utérus.

lium plat typique (fig. 10, II et III) ; je propose pour une telle structure le terme d'*épithélium mixte* qui évoque à la fois un état transitoire et une forme de transition entre les deux aspects fondamentaux, plat et élevé.

Compte tenu de la structure de l'épithélium stomacal, la majorité des individus observés peuvent être répartis dans trois catégories :

1° l'estomac est revêtu dans sa totalité par un épithélium élevé (cellules en massue) ;

2° l'estomac montre partout un épithélium plat et cilié, sauf

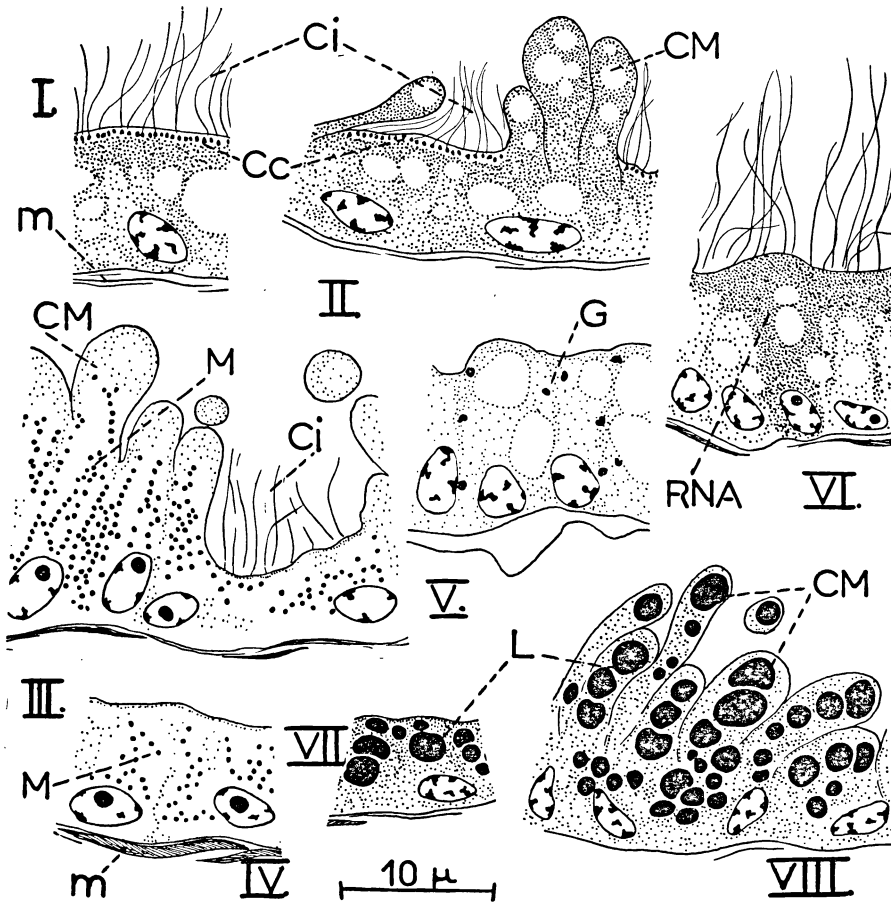


FIG. 10

Cytologie de l'épithélium de l'estomac.

I.II. Ciliature ; mise en évidence des corpuscules ciliaires (trichrome de Prenant) ; III.IV. chondriome (Altmann-Gabe) ; V. corps de Golgi (imprégnation argentique) ; VI. ribonucléines (Unna-Brachet) ; VII.VIII. lipides osmiophiles (fixation au Champy).

I.III.V.VI.VII. = épithélium plat, cilié ; VIII. = épithélium élevé, cellules en massue ; II.IV. = épithélium mixte.

Cc : corpuscules ciliaires - Ci : cils - CM : cellules en massue - G : corps de Golgi - L : lipides osmiophiles - M : mitochondries - m : musculature - RNA : ribonucléines.

une zone de cellules en massue entourant la base de la trompe ; cette région subit des déplacements notables lors des mouvements de la trompe ;

3° l'estomac possède un épithélium où se reconnaissent les types cellulaires fondamentaux, plat et élevé, ainsi que le type mixte. Je

qualifierai d'individus à épithélium stomacal intermédiaire tous ceux qui révèlent un tel arrangement du tube digestif. Chez de tels animaux, épithéliums plat, élevé et mixte présentent une répartition relativement constante le long de l'estomac :

— le bourrelet stomacal qui cerne la base de la trompe est toujours composé de hautes cellules en massue, riches en lipides osmiophiles ;

— la partie antérieure proprement dite, jusqu'au repli ventral, est tapissée par un épithélium plat et cilié ;

— la région postérieure (jusqu'au sphincter) comporte des cellules hautes en massue pour la portion ventrale et des cellules de type mixte pour les parois latérales et dorsale ;

— le sphincter délimite en général un anneau de cellules stomacales en massue.

Dans tous les cas, l'épithélium stomacal doit son extrême colorabilité à la présence d'abondantes ribonucléines qui envahissent même complètement certaines cellules ; les mucopolysaccharides sont extrêmement discrets à tous les niveaux et n'apparaissent que par une légère teinte rosée du cytoplasme après réaction de Hotchkiss.

La méthode de Ciaccio et l'emploi du noir Soudan B confèrent une tonalité sombre à l'ensemble de l'épithélium. On peut se demander si le cytoplasme est vraiment riche en lipines à l'état diffus, ou si des granules graisseux n'ont pas été détériorés par une post-chromisation trop poussée.

b. *Intestin terminal ou cloaque* (fig. 7, 9, II, III, IV et 14).

L'intestin terminal prend naissance après le sphincter (s) ; sa section circulaire, de taille voisine de celle de l'estomac, diminue rapidement jusqu'au pore anal (A). Sur bien des individus, le sphincter a été fixé dilaté par le passage d'un « corps excrété en forme de fuseau » (CF) (fig. 14, I) ; mais même dans ce cas, la présence du sphincter et la modification des cellules à ce niveau ne permettent pas de méprise malgré la vaste lumière en continuité avec celle de l'estomac.

L'intestin terminal prend le nom de cloaque, soit dans sa totalité, soit à partir du niveau où la paire de néphridies s'y ouvre par un néphropore impair (n), cilié, ventral et médian. De plus, la portion postérieure du cloaque est commune avec l'oviducte (OV) dorsal au tube digestif ; l'anus (A) est ventral, médian et subterminal par rapport au corps de l'animal. De tout le cloaque, seule la région immédiatement voisine du pore génito-anal est limitée par une cuticule en continuité avec celle du tégument externe (fig. 14, V). L'anus est entouré de touffes de cils dont les corpuscules basaux sont groupés en plaques sous la cuticule.

L'épithélium de l'intestin terminal est durant 4/5 de sa longueur environ, si plat que ses noyaux ovoïdes semblent faire saillie dans la lumière (fig. 14, II, 2) ; le cytoplasme, clair, paraît d'une extrême pauvreté en mitochondries, corps de Golgi et ribonucléines ; seule la méthode de Ciaccio révèle la présence inconstante de petites granulations noires. Cet épithélium est cerné par une musculature (m) discontinue et d'épaisseur variable.

La partie postérieure du cloaque possède un épithélium cubique, à gros noyaux ronds, occupant toute la hauteur de la cellule (fig. 14, II, 3). Il existe une garniture apicale de cils courts dont j'ai pu déceler les corpuscules basaux (fig. 14, III). A part de rares dictyosomes (fig. 14 IV) et des traces de ribonucléines, ces cellules ne contiennent rien de caractérisé.

c. *Caecums digestifs* (fig. 11, 12 et 13).

Les caecums digestifs sont des diverticules latéraux et symétriques de l'estomac, prenant naissance en arrière du repli ventral ;

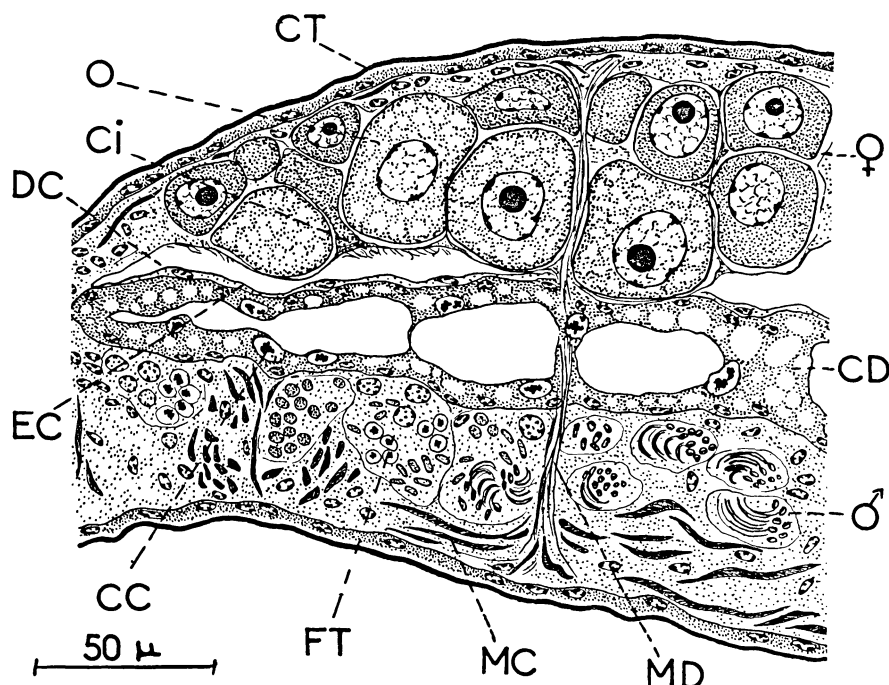


FIG. 11

Histologie générale des caecums digestifs : vue d'ensemble, coupe transversale.

CC : cellule à concrétions - CD : caecum digestif - Ci : cils - CT : cuticule - DC : diverticule coelomique - EC : épithélium coelomique - FT : follicule testiculaire - MC : musculature circulaire générale - MD : musculature dorso-ventrale - O : ovocyte - ♀ : ovaire - ♂ : testicule.

chaque diverticule se ramifie très vite en trois branches importantes, elles-mêmes subdivisées ; le tout envahit le corps de l'animal entre l'ovaire et le testicule.

Suivant les niveaux, la lumière des caecums offre des sections très allongées, elliptiques ou circulaires.

La plupart des auteurs ont distingué une paroi dorsale doublée extérieurement par le mince épithélium coelomique (EC) (fig. 11 et 12), et une paroi ventrale reposant directement sur les paquets de spermatogonies (FT) du testicule.

L'épithélium d'un caecum est souvent aplati, à noyaux ovoïdes,

chromatiques, et rejetés à la base des cellules. Le bord libre ne présente aucune différenciation particulière. Le cytoplasme très chromophile, surtout au voisinage de la lumière (fig. 12, I) semble creusé, après les fixations ordinaires, de nombreuses vacuoles de taille variée, qui correspondent en réalité à des gouttes lipidiques osmiophiles (fig. 12, II). Il faut signaler la présence de certaines cellules curieusement modifiées et considérées par Jägersten comme des vésicules excrétrices (VE) ; chaque cellule de ce type, hypertrophiée, possède un noyau pycnotique (Py), rejeté à la base, et est envahie par une

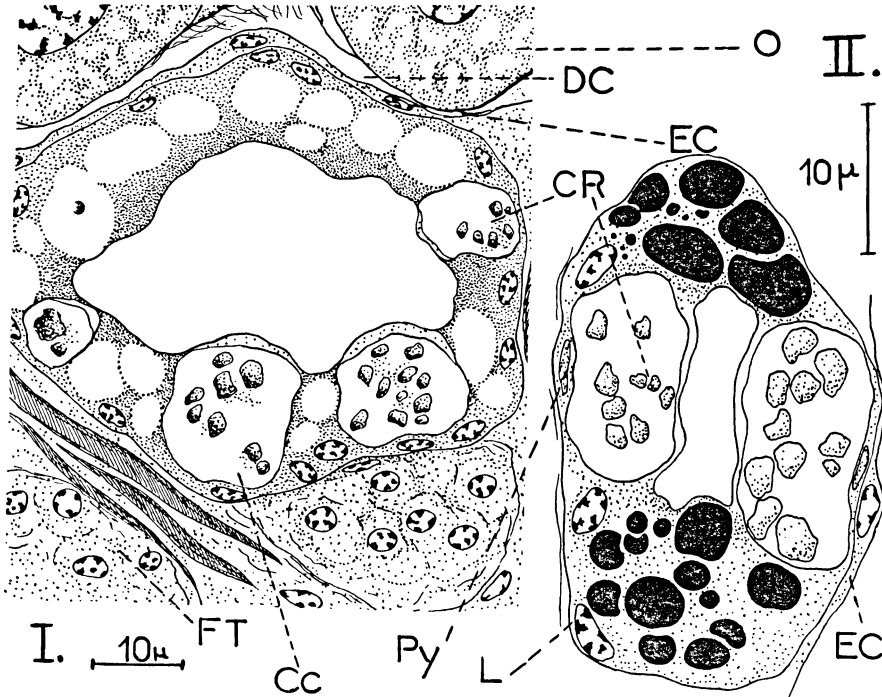


FIG. 12

Histologie générale des caecums digestifs : coupes transversales.

I. après les techniques histologiques ordinaires. II. après fixation au Champy ; mise en évidence des lipides osmiophiles.

CC : cellules à concrétion - CR : concrétion - DC : diverticule coelomique - EC : épithélium coelomique - FT : follicule testiculaire - L : lipides osmiophiles - O : ovocytes - Py : noyau en pycnose.

énorme vacuole bordée à sa périphérie d'une fine zone cytoplasmique. Les vésicules excrétrices ainsi définies, contiennent chacune, sur le vivant, une concrétion (CR) verdâtre et compacte ; elle semble morcelée par l'action des techniques histologiques et présente peu d'affinités tinctoriales sauf pour le Hotchkiss-MacManus ; de texture d'ailleurs hétérogène, elle englobe dans sa substance fondamentale quelques granules métachromatiques, fuchsinophiles, ou argentophiles. Au terme de son évolution, la vésicule fait progressivement saillie au-dessus de l'épithélium ; elle est finalement libérée dans la lumière du caecum.

L'épithélium des caecums contient, mis à part les lipides osmio-
philes, les ribonucléines assez denses à l'apex des cellules (fig. 13, IV),
quelques dictyosomes (fig. 13, II) et des mitochondries (fig. 13, I)
répartis sans ordre. Enfin, la méthode de Ciaccio confère au cyto-
plasma un noircissement général (noir Soudan B) et diffus, celle de
Hotchkiss une légère teinte rose. Des amœbocytes toujours visibles
entre la paroi dorsale des caecums et l'épithélium coelomique, sont
très sensibles aux méthodes de détection des mucopolysaccharides
acides.

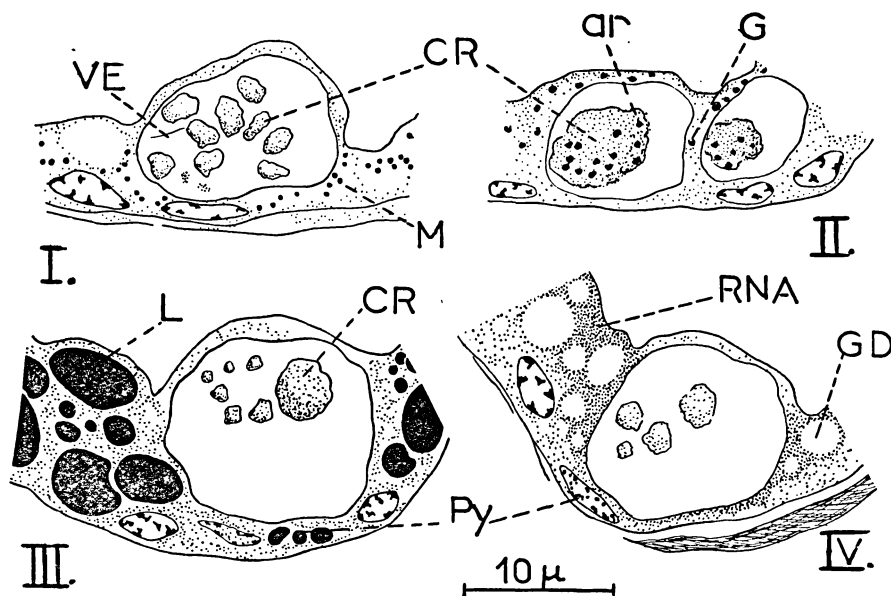


FIG. 13

Cytologie des caecums digestifs.

I. chondriome (Altmann-Gabe) ; II. Corps de Golgi (imprégnation argentique) ;
III. lipides osmiophiles (fixation au Champy) ; IV. ribonucléines (Unna-Brachet).
ar : granulations argentophiles - CR : concrétion - G : corps de Golgi - GD :
graisses dissoutes - L : lipides osmiophiles - M : mitochondries - Py : noyau
pycnotique - RNA : ribonucléines.

d. *Le contenu du tube digestif* (fig. 7 - 8, I - 9, I, II et 14, I).

La lumière de l'estomac, des caecums et de la portion distale de
l'intestin terminal est occupé par une bouillie très fine, bleutée après
les colorations à l'Azan ou de Masson, rose après une réaction de
Hotchkiss ; elle est présente surtout dans les zones ciliées. Aucune
particule alimentaire déterminable n'y figure (dans un seul cas j'ai
reconnu des fragments de diatomée).

Dans l'estomac de certains individus sont repérables de petits
globules libres faits d'une goutte de lipide osmiophile bordée d'un
liseré de cytoplasme ; ils proviennent de la décapitation de cellules
stomacales en masse.

Les vésicules excrétrices, libérées des caecums, se réunissent dans
la partie postérieure de l'estomac, en avant du sphincter où elles cons-
tituent le « corps excrété en forme de fuseau » (Jägersten). Si celui-ci

n'est pas expulsé au moment de la fixation, il peut se situer avant le sphincter (fig. 7), à son niveau même (fig. 9, I, II) ou dans le cloaque (fig. 14, I). Il comporte des vésicules excrétrices garnies de leur concrétion, plongées dans un ciment de même colorabilité que la bouillie stomacale et où l'on reconnaît de nombreux débris de cils.

La forme d'un tel fuseau est conditionnée par les mouvements imprimés au contenu digestif par les régions ciliées.

La connaissance des structures fines du tube digestif ajoutée aux examens sur le vivant m'ont permis de mieux comprendre le mode de nutrition de *Myzostomum cirriferum*.

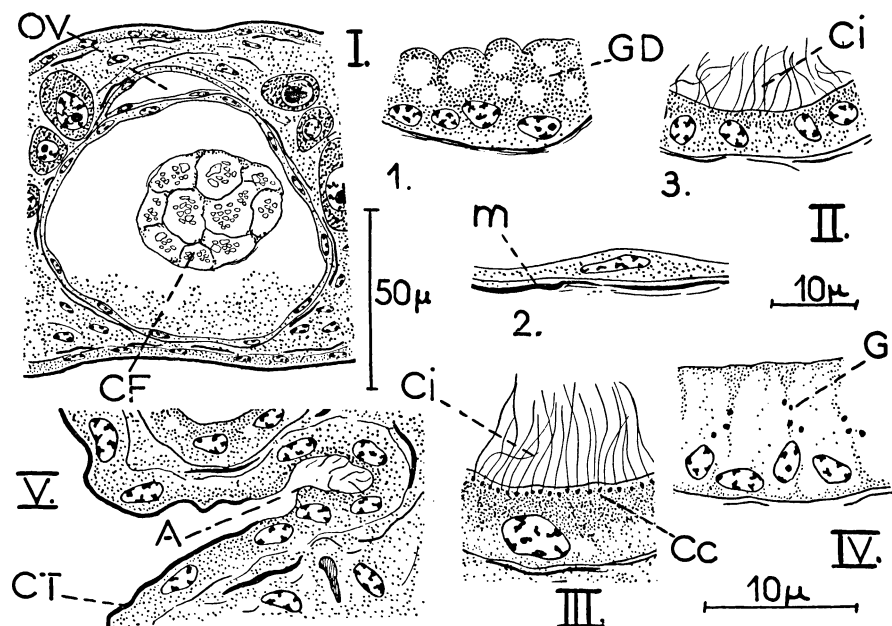


FIG. 14

Histologie générale et cytologie du cloaque; coupes transversales.

I. vue d'ensemble; région moyenne occupée par un corps excrété en forme de fuseau; II. Epithélium cloacal: 1. région du sphincter estomac-cloaque; 2. région antérieure et moyenne; 3. région terminale, ciliée; III. ciliature de la région terminale (trichrome de Prenant); IV. Corps de Golgi (imprégnation argentique); V. Anus ou pore cloacal.

A: anus - Cc: corpuscules ciliaires - CF: corps en fuseau - Ci: cils - CT: cuticule - G: corps de Golgi - GD: graisses dissoutes - m: musculature - OV: oviducte.

Le sphincter estomac-cloaque étant fermé, il y a absorption par action de la trompe dévaginée et dilatée, d'une grande quantité d'eau chargée de particules alimentaires microscopiques; cette eau remplit l'estomac puis les caecums digestifs au moment de la rétraction de la trompe. Après quelques minutes, des contractions musculaires chassent l'eau des caecums alors chargée de nombreuses vésicules excrétrices, dans la cavité centrale de l'estomac. Les vésicules se regroupent dans la région postérieure, en arrière du repli ventral. Un tassement des particules non assimilées et des vésicules excrétrices s'opère en avant du sphincter et le corps en fuseau s'organise. De

violentes contractions de la musculature générale contraignent le corps en fuseau à forcer le sphincter ; parvenu dans le cloaque, il est ensuite très rapidement rejeté à l'extérieur.

Le processus dure 15 à 30 minutes et peut se répéter plusieurs fois de suite ; après quoi l'animal redevient passif.

DISCUSSION - CONCLUSION

Ce travail est une étude préliminaire à des recherches plus approfondies sur le tube digestif et les phénomènes de nutrition chez les Myzostomides.

Les renseignements relatifs à ce sujet étant dispersés et portant généralement sur des espèces ou des genres très différents, je me suis limité pour l'instant à *Myzostomum cirriferum* (Leuckart) sur lequel j'ai réalisé une étude détaillée d'anatomie microscopique en m'efforçant de donner les images histologiques qui font défaut dans la majorité des publications antérieures.

L'utilisation des techniques cytologiques et l'application de quelques réactions histochimiques m'ont permis d'éclaircir certains points obscurs concernant, en particulier, les glandes salivaires et leurs canaux excréteurs, et la structure réelle de l'épiphélium stomacal.

Glandes salivaires

Nansen (1855), le premier, a décrit et précisé la localisation de ces amas de grosses cellules fusiformes, très chromatiques, noyées dans le parenchyme qui entoure le bulbe musculueux de la trompe au niveau des ganglions cérébroïdes (fig. 2, I et 4, I). Il les intègre à son étude consacrée surtout au système nerveux et les interprète comme des cellules nerveuses ganglionnaires.

La nature glandulaire de ces éléments n'échappe pas à Stummer-Traunfels (1926) qui les nomme glandes salivaires et les fait déboucher par des canaux dans la région antérieure de l'estomac.

Jägersten (1940.a.), conteste ces rapports avec l'estomac, et décrit à la suite d'examens *in vivo*, de fins canaux salivaires aboutissant au tube pharyngien en avant du bulbe musculueux ; il distingue deux ensembles de canaux qui correspondraient à un amas dorsal et un amas latéro-ventral moins important de cellules glandulaires.

Ce résultat constitue un argument de poids en faveur de la séparation systématique en *Proboscidea* et *Pharyngidea*, mais n'est malheureusement illustré que par le schéma succinct d'une vue dorsale.

J'ai pu mettre en évidence deux éléments nouveaux dans les glandes salivaires ; leur extrême richesse en ribonucléines, et la nature chimique du produit de sécrétion, mucopolysaccharide acide. Les cellules salivaires forment des assemblages bien localisés, mais on ne peut pas parler d'organe à contours définis. Il s'agit plutôt de

groupements de glandes unicellulaires baignant dans un parenchyme lâche et dont la forme est souvent modifiée par les mouvements de la trompe ; il paraît difficile de distinguer comme le fait Jägersten, un amas dorsal et un amas latéro-ventral ; j'ai constaté sur coupes l'absence de limites nettes et remarqué seulement des variations locales de volume de l'ensemble glandulaire.

Les canaux salivaires sont mis en évidence, sur coupe transversale, par leur contenu sous forme d'îlots de petites granulations (ag) (fig. 6, I et II), présentant les mêmes affinités que le produit élaboré par les cellules salivaires. Les images observées confirment l'existence des canalicules salivaires décrits par Jägersten et révèlent de plus un cheminement selon deux groupes de trajets : les uns s'étirent dans le parenchyme lâche entourant le bulbe musculieux sur toute sa longueur et se répartissent d'une part à proximité de la limitante externe du bulbe (le) (fig. 6, II), d'autre part au voisinage de l'épithélium externe de la trompe ; les autres occupent une place mieux définie, à savoir les replis longitudinaux compris entre la musculieuse de l'épithélium pharyngien et la limitante interne du bulbe (li) (fig. 6, I). Ces replis que j'ai désignés en section transversale comme espaces triangulaires (et), sont également parcourus par des nerfs unissant les ganglions cérébroïdes au collier nerveux prébulbaire.

Quelle que soit la voie empruntée, tous les canalicules débouchent dans le tube pharyngien, au niveau du collier nerveux prébulbaire, à la limite entre la poche et le canal pharyngien.

Epithélium stomacal

La structure de l'épithélium stomacal n'a pas posé de problème pour les auteurs les plus anciens ; Beard (1884), en effet, admet les données histologiques dues à Semper (1858) et Graff (1877) : l'estomac possède un épithélium cylindrique simple qui tend à devenir cubique dans la partie dorsale.

Nansen (1885) distingue deux régions séparées par un repli ventral, et précise que l'épithélium est fait de cellules prismatiques ciliées, légèrement bombées au pôle apical ; il écrit en outre : « Dans toutes les régions de l'estomac les cellules varient beaucoup aussi bien en hauteur qu'en forme ».

Jägersten (1940.a.) estime ces connaissances histologiques insuffisantes et sujettes à critique ; pour lui, l'aspect en massue n'est qu'un artefact dû à une contraction générale du corps au moment de la fixation. Son étude sur le matériel vivant révèle un épithélium pavimenteux simple dont les cellules sont ornées « d'apophyses plasmi-ques » apicales, surtout dans la région antérieure de l'estomac ; il insiste sur le fait que ces apophyses ne sont pas des cils puisqu'elles sont immobiles et qu'elles ne possèdent ni corpuscule basal, ni racine ciliaire.

J'ai défini dans la paroi stomacale, deux types fondamentaux d'épithéliums : l'un plat et cilié, l'autre haut à cellules en massue ; de plus j'ai nommé *épithélium mixte* un type de transition où se juxtaposent des plages appartenant aux deux types fondamentaux.

— J'ai pu confirmer l'existence réelle des cils en mettant en évidence des corpuscules basaux, sans pouvoir toutefois déceler des racines ciliaires (fig. 10, I).

Grâce à une dissection sommaire de l'estomac j'ai pu examiner sur le vivant les lents battements des longs cils ; ceux des diverticules coelomiques sont plus courts et battent beaucoup plus rapidement.

— Les cellules en massue ne sont pas un artefact ; elles sont l'apanage de tout ou partie de la paroi stomacale selon les individus et leur présence en plus ou moins grand nombre est certainement liée à un état physiologique donné. Souvent d'ailleurs, elles coexistent avec des cellules basses et ciliées (fig. 10, II) (épithélium mixte), et se singularisent par la densité ou la position de leurs constituants, tels leurs noyaux et mitochondries orientés selon le plus grand axe de la cellule (fig. 10, III).

Elles ont également la propriété de libérer par décapitation des sphérules à lipides osmiophiles qui s'accumulent dans la lumière de l'estomac.

D'après la nature de la paroi stomacale, j'ai pu définir trois catégories d'individus :

— *Catégorie I* : animaux dont l'estomac est tapissé par un épithélium de type plat et cilié dans sa presque totalité.

— *Catégorie II* : animaux dont l'estomac est tapissé par un épithélium formé de cellules en massue, dans sa totalité.

— *Catégorie III* : animaux dont l'estomac réunit les trois types d'épithéliums : plat cilié, en massue et mixte ; la répartition des divers types de paroi est alors presque constante dans certaines régions de l'estomac.

Ces résultats partiels interdisent encore toute hypothèse valable ; cependant, le fait d'avoir pu observer les trois types de structure stomacale dans des lots d'animaux pris à des périodes très différentes de l'année, conduit à penser qu'il s'agit de processus digestifs individuels et non de phénomènes saisonniers pouvant dépendre de facteurs liés à la température, la maturité sexuelle ou la croissance ; tous les spécimens étudiés étaient d'ailleurs de taille comparable.

Dans le cadre d'un simple cycle digestif, la catégorie I correspondrait à un individu à jeun, la catégorie II à un individu repu ; la catégorie III à la période qui précède ou qui suit un repas. L'aspect de l'estomac serait donc étroitement lié aux phénomènes d'assimilation.

A côté de ces résultats, il faut encore signaler quelques remarques :

Jägersten (1940.a.) conteste le rôle excréteur des néphridies et considère l'épithélium des caecums comme étant le siège réel de ce processus ; les vésicules excrétrices et leur concrétion seraient le signe visible de l'activité excrétrice de cet épithélium.

Les néphridies sont de simples canaux ciliés sur toute leur longueur, qui font communiquer la cavité coelomique centrale (ou utérus) avec la région antérieure de l'intestin terminal ; le cytoplasme de cet épithélium cubique est clair, dépourvu de toute inclusion, et sans

activité particulière, si ce n'est une très légère réaction positive après un Hotchkiss.

Je suppose donc comme Jägersten, que les néphridies ne jouent pas de rôle prépondérant dans l'excrétion et servent uniquement de canaux évacuateurs des produits génitaux excédentaires (ovules non fécondés, ou avortés, spermatozoïdes inutilisés du spermiophore du conjoint).

Déjà Nansen (1885) considérait ces néphridies comme des oviductes latéraux ou accessoires.

L'épithélium des caecums m'est apparu conforme aux descriptions antérieures ; je n'ai cependant pas trouvé de différence notable entre l'épithélium de la paroi dorsale et celui de la paroi ventrale, selon l'avis de Beard (1884) et de Nansen (1885).

Jägersten (1940.a.), de son côté, affirme que les vésicules excrétrices se forment exclusivement sur la paroi ventrale. J'ai pour ma part constaté que si cette localisation est fréquente, elle n'est pas générale ; souvent, en effet, de telles vésicules se forment à partir de cellules de la paroi dorsale (fig. 12, II).

Enfin, les quelques réactions histochimiques tentées m'autorisent seulement à confirmer l'hétérogénéité des concrétions sans en préciser la nature exacte ; tout au plus puis-je exprimer que l'ensemble des éléments de ces concrétions est englobé dans un ciment Hotchkiss positif.

Il apparaît que l'épithélium des caecums est bien par un phénomène de compensation le siège d'une excrétion ; même chez les individus très jeunes où les caecums sont peu développés, l'épithélium stomacal joue déjà ce rôle et les vésicules excrétrices garnies de leur concrétion y sont fréquentes. Chez l'adulte, l'excrétion semble assurée en plus des vésicules à concrétions, par les sphérules à contenu lipidique provenant de la décapitation périodique des cellules en massue de l'épithélium stomacal. Ces sphérules qui s'ajoutent aux produits non assimilables du contenu stomacal, sont le signe évident du rejet de substances devenues inutiles, en l'occurrence des lipides surtout.

Jägersten (1940.a.) fait état de deux types d'inclusions cellulaires :

Les granulations chromophiles des vésicules excrétrices des caecums.

Les granules blancs de l'épithélium des caecums et de l'estomac.

Les granulations chromophiles semblent détruites par les techniques histologiques ; je les ai seulement observées sur le vivant après coloration au rouge neutre.

D'autre part au cours des deux années de récolte, je n'ai pu observer que quatre individus porteurs de granules blancs dans l'épithélium de l'estomac.

J'ai, dans ces quelques cas, vérifié les observations de Jägersten et noté le manque total d'affinités de ces granules pour les colorants usuels. Il semble que les spécimens à granules blancs soient plus rares en Manche que dans les stations explorées par Jägersten, et que les animaux récoltés à Roscoff appartiennent à ce que l'auteur suédois désigne comme type « à estomac et à caecums digestifs clairs ».

Je compte me pencher plus tard sur ce problème qui reste actuellement sans réponse. Tout au plus pourrait-on émettre la supposition qu'il s'agit d'individus parvenus au terme ultime de leur évolution biologique et que l'accumulation de granules blancs serait la phase extrême d'une excrétion du type rein d'accumulation.

Summary

The histological, cytological and histochemical study of the alimentary canal of *Myzostomum cirriferum* (Leuckart) makes it possible to give an accurate description of this organ, to define the specific nature of the salivary glands—precisely stating the double course of their excretory ducts—and to study the real basic structure of the stomachal epithelium, defining its two most important flat and upper aspects, together with a mixed one, those three aspects reflecting the inward process of assimilation.

Fragmentary information on the inclusions of stomachal and caecal epitheliums corroborate Jägersten's hypothesis ascribing to them an essential part in the process of excretion.

Lastly, through a close observation of the living animal one can see how the particles of food are caught and how they travel along the alimentary canal.

Гистологическое, цитологическое и гистохимическое исследование кишечника у *Myzostomum cirriferum* (Leuckart) позволяет подробное описание этого органа, определение точной природы слюнных желез и двойного направления их выделительных каналов, более глубокое изучение действительной структуры желудочного эпителия, в котором различаются два основных вида, один плоский, другой высокий, и один смешанный вид, причем эти три вида отражают внутренние процессы ассимиляции.

Фрагментарные сведения о включениях в эпителиях желудка и слепой кишки подтверждают гипотезу Jägersten'a, по которому они играют важнейшую роль в выделении.

Наконец наблюдение живого животного показывает способ приема пищи и ее проход в кишечник.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BEARD, J., 1884. — On the life history and development of the genus *Myzostoma* (F.S. Leuckart). *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 5, pp. 544-580.
- BEARD, J., 1894. — The nature of the hermaphroditism of *Myzostoma*. *Zool. Anz.*, 17, 1894, pp. 399-404.
- BEARD, J., 1898. — The sexual conditions of *Myzostoma glabrum* (F.S. Leuckart). *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 13, pp. 293-324.
- CARAZZI, D., 1904. — Ricerche embriologiche e citologiche sull' uovo di *Myzostoma glabrum* (Leuckart). *Monit. Zool. Ital.*, 15, pp. 1-30.
- FAUVEL, P., 1927. — Annélides Sédentaires, ..., Myzostomaires. *Faune de France*, 16, 496 p. Myzostomaires pp. 446-450.
- FEDOTOV, D.M., 1914. — Die Anatomie von *Protomyzostomum polynephris* (Fedotov). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 109, pp. 631-696.
- FEDOTOV, D.M., 1915. — *Protomyzostomum polynephris* (Fedotov) und seine Beziehungen zu *Gorgonocephalus eucnemis*. *M. u. Tr.* 240 p. Petrograd. (en russe).

- FEDOTOV, D.M., 1929.a. — Beiträge zu Kenntnis der Morphologie der Myzostomiden. *Zeitsch. Morphol. Okol. der Tiere*, 15, pp. 156-1961.
- FEDOTOV, D.M., 1929. — The morphology and systematic position of Myzostomides. *X^e Cong. Int. Zool. Budapest 1927-1929*.
- FEDOTOV, D.M., 1938. — Spezialisierung und Degradation im Körperbau der Myzostomiden in Abhängigkeit von der Lebensweise. *Acta Zoologica*, 19, pp. 353-385.
- GRAFF, L. von, 1877. — Das Genus *Myzostoma* (F.S. Leuckart). *Leipzig*.
- GRAFF, L. von, 1884. — Report on the Myzostomida collected during the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Report Challenger Expedition*, 10, pp. 1-72.
- GRAFF, L. von, 1887. — Report on the Myzostomida. - Supplement. *Report Challenger Expedition*, 20, pp. 1-16.
- JÄGERSTEN, G., 1934. — Studien über den histologischen Bau der männlichen Geschlechtsorgane und die Ausbildung des Spermiums bei *Myzostomum*. *Zool. Bidrag. Uppsala*, 15, pp. 1-22.
- JÄGERSTEN, G., 1936. — Zur Kenntnis der Parapodialborsten bei *Myzostomum*. *Zool. Bidrag. Uppsala*, 15, pp. 1-22.
- JÄGERSTEN, G., 1938. — Ueber den Befruchtungsmechanismus der Myzostomiden. Vorläufige Mitteilung. *Arkiv f. Zool.*, 30, B, n° 7, 4 p.
- JÄGERSTEN, G., 1939.a. — Ueber die Morphologie und Physiologie des Geschlechtsapparats und den Kopulationsmechanismus der Myzostomiden. *Zool. Bidrag. Uppsala*, 18, pp. 163-242.
- JÄGERSTEN, G., 1939.b. — Zur Kenntnis der Larvenentwicklung bei *Myzostomum*. *Arkiv f. Zool.*, 31, A, n° 11, 21 p.
- JÄGERSTEN, G., 1940.a. — Zur Kenntnis der Histologie und Physiologie (besonders der Exkretion) des Darmes der Myzostomiden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 153, pp. 83-107.
- JÄGERSTEN, G., 1940.b. — Beobachtungen über *Myzostomum cirriferum*. *Arkiv f. Zool.*, 32, B, 6 p.
- JÄGERSTEN, G., 1940.c. — Zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Taxonomie der Myzostomida. *Nova Acta Regiae Soc. Uppsaliensis* (4), 11, n° 8, 84 p.
- KATO, K., 1952. — On the development of *Myzostomum*. *Sc. Rep. Saitama University*, Sér. B, 1, 16 p.
- KOSTANECKI, K., 1897. — Die Befruchtung des Eies von *Myzostoma glabrum*. *Arch. Mikr. Anat.*, 51, pp. 461-480.
- LÖVEN, S., 1842. — *Myzostoma cirriferum* (Leuckart), ein parasitischer Wurm. *Erichson's Arkiv f. Naturg.*, 8^e année, 1942 (en français dans les *Annales des Sciences Naturelles*, 2^e série, *Zoologie*, 18, 1842, pp. 291-298).
- MARENZELLER, E., 1895. — *Myzostoma asteriae* n. sp., ein Endoparasit von *Asterias*-Arten. *Anz. Akad. Wiss. Wien*, 18, pp. 192-195.
- MECZNIKOW, E., 1866. — Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Myzostomum*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 16, pp. 236-244.
- NANSEN, F., 1885. — Bidrag til Myzostomernes anatomi og histologi. (Bergen) pl. I-IX et résumé en anglais.
- NANSEN, F., 1887. — Anatomie und Histologie des Nervensystems der Myzostomen. *Jena. Zeitschr. f. Naturw.*, 21, pp. 267-321.
- OKADA, Y., 1930. — Early development of Myzostome, parasitic on *Comanthus*. *Zool. Mag.*, 42, en japonais, résumé en anglais.
- PASTEELS, J., 1934. — Recherches sur la morphogenèse et le déterminisme des segmentations inégales chez les Spiralia. 2. *Myzostoma*. *Arch. Anat. Microsc.*, 30, pp. 161-192.
- PRENANT, M., 1959. — Classe des Myzostomides. *Traité de Zoologie de Grassé*, V, pp. 714-784.
- PROUHO, H., 1895. — Dioicité et hermaphroditisme chez les Myzostomes. *Zool. Anz.*, 17, année 1895, pp. 392-395.
- REMSCHIED, E., 1916. — Beiträge zur Kenntnis der Myzostomiden. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.*, 35, pp. 179-226.
- SEMPER, C., 1858. — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Gattung *Myzostoma* (Leuckart). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 9, pp. 48-65.
- STUMMER-TRAUNFELS, R. von, 1903. — Beiträge zu Anatomie und Histologie der Myzostomen. I. *Myzostoma asteriae* (Marenzeller). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 85, pp. 495-595.
- STUMMER-TRAUNFELS, R. von, 1926. — Myzostomida. In *Kükenthal, Handbuch der Zoologie*, Band III, 1^{re} partie, pp. 132-210.
- WAGNER, F., 1886. — Das Nervensystem von *Myzostoma* (Leuckart). *Graz*, 52 p.

- WHEELER, W.M., 1894. — Protandric hermaphroditism in *Myzostoma*. *Zool. Anz.*, 17, pp. 177-182.
- WHEELER, W.M., 1895. — The behavior of the centrosomes in the fertilized eggs of *Myzostoma glabrum* (Leuckart). *Journ. Morph.*, 10, n° 1, pp. 305-311.
- WHEELER, W.M., 1896. — The sexual phases of *Myzostoma*. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 12, pp. 227-302.
- WHEELER, W.M., 1898. — The maturation, fecundation and early cleavage of *Myzostoma glabrum* (Leuckart). *Arch. Biol.*, 15, pp. 177.
- WHEELER, W.M., 1899. — J. Beard on the sexual phases of *Myzostoma*. *Zool. Anz.*, pp. 281-288.