

ANATOMIE DU GANGLION CÉRÉBROÏDE DE *GLYCERA CONVOLUTA* KEFERSTEIN (ANNÉLIDE POLYCHÈTE), AVEC QUELQUES REMARQUES SUR CERTAINS ORGANES PROSTOMIAUX.

par

Robert Manaranche

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

Résumé

L'étude, par une méthode d'imprégnation argentique, du ganglion cérébroïde de *Glycera convoluta* a permis de préciser l'anatomie générale de cet organe qui donne naissance à six paires de nerfs et à une racine simple de chaque côté du collier périœsophagien.

L'étude de la structure fine de la capsule enveloppante permet de la comparer à celle des Insectes dont elle semble beaucoup se rapprocher.

L'étude histologique a permis de dénombrer 17 nucléus dans le cerveau et d'établir la topographie des commissures et des tractus.

L'appareil sacculaire décrit précédemment chez *Glycera dibranchiata* a été retrouvé avec ses mêmes caractères chez *Glycera convoluta*.

Une fonction sécrétoire des amas cellulaires disposés tout au long du prostomium a été mise en évidence.

I. INTRODUCTION ET HISTORIQUE.

Le ganglion cérébroïde des Annélides Polychètes a fait l'objet de nombreuses descriptions. La position systématique de ce groupe, la complexité déjà remarquable des structures nerveuses et, en particulier du cérébroïde, la grande diversité des appendices et des récepteurs sensoriels prostomiaux dont la relation avec les structures du cerveau est étroite, font de cet organe un sujet d'étude particulièrement riche en aperçus physiologiques, éthologiques et phylogénétiques.

Les plus remarquables descriptions histologiques, dans la voie comparative, restent celles de Racovitza (1896), Holmgren (1916), Hansström (1927). De nombreux travaux, en outre, ont apporté des précisions partielles sur la plupart des familles « errantes » ou « sédentaires ». Cependant, les études utilisant des méthodes spécifiques du système nerveux restent extrêmement rares et l'on peut considérer que, seul, le genre *Nereis*, notamment par le travail d'Holmgren au bleu de

méthylène, a été l'objet d'un inventaire exhaustif des nucléus, des tractus et des nerfs.

Dans la perspective d'une étude comparative sur un certain nombre de familles, nous avons entrepris, à l'aide d'une méthode argentique sur coupes sériées, la description du cérébroïde de *Glycera convoluta* (Keferstein).

Les Glyceridae par leur prostomium conique et effilé, pourvu à son extrémité de 4 minuscules antennes, occupent une position systématique assez isolée et peut-être pas encore définitive, qu'on les place dans le vaste ensemble des Nereidiformia (Benham 1894), ou dans celui des Phyllococida (Dales 1962).

Le cerveau, à la base du prostomium, est bien isolé de l'épiderme, avec lequel cependant toute relation n'est pas rompue, comme nous le verrons plus loin. Cet organe a fait l'objet de nombreux travaux anciens : Ehlers (1864), Racovitza (1896) et surtout Gravier (1898). Hanström (1927) a apporté à l'aide de la méthode de Golgi des précisions sur l'histologie du cerveau et, surtout, de certaines structures prostomiales. Binard et Jeener (1928), dans leur travail comparatif, ont fourni, par des colorations à l'hématoxyline, des compléments sur la topographie des nerfs issus du ganglion cérébroïde. Stolte (1932), par des méthodes histologiques générales, a surtout étudié les organes sensoriels du prostomium. Beaucoup plus récemment, M. Simpson (1959) a décrit chez *Glycera dibranchiata* (Ehlers), une structure intracérébrale dont la fonction reste énigmatique : l'appareil sacculaire (saccular apparatus) qui avait curieusement échappé, malgré ses grandes dimensions relatives, à ses prédécesseurs, à l'exception de Ehlers (1864) qui l'avait figuré dans ses dessins sans s'attacher à le décrire.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES.

Notre étude a été effectuée sur l'espèce *Glycera convoluta* (Keferstein), commune à la grève dans les sables grossiers, à proximité de la Station biologique de Roscoff, d'où provient la totalité de notre matériel.

Ce travail descriptif a été, pour l'essentiel, réalisé grâce à la méthode décrite par Palmgren (1955), procédé C, dans laquelle nous avons modifié les conditions de fixation. Un fixateur composé de formol commercial : 10 cm³ ; alcool 95° : 45 cm³ ; acide acétique glacial : 2 cm³, nous a donné, pour le matériel envisagé, des résultats très supérieurs à ceux préconisés par l'auteur (Bouin, acide acétique sublimé, formol aqueux ou alcoolique, alcool absolu), la durée de fixation la meilleure paraissant être de deux à trois jours.

Les résultats sont malheureusement inconstants et il nous a fallu recourir à de nombreux essais pour obtenir des séries complètes dans les trois directions de l'espace, bien orientées et correctement imprégnées.

Les imprégnations argentiques, selon les méthodes de Golgi d'une part, de Gros-Bielchowsky d'autre part, nous ont permis de confirmer certains détails.

De très nombreux essais de coloration au bleu de méthylène, utilisé soit par injection dans la cavité coelomique, soit par immersion, à des concentrations variées, se sont toujours soldés par un échec total pour le cérébroïde, de toute évidence en raison de la barrière infranchissable qu'oppose la capsule enveloppante au colorant. Par immersion prolongée, d'intéressants détails sur les trajets des nerfs prostomiaux ont cependant été obtenus par cette coloration.

Nous avons recouru par ailleurs à des colorations histologiques courantes : Azan, Masson, hémalum-picro-indigocarmin.

Quelques réactions histochimiques ont été effectuées :

— fuchsine paraldéhyde selon Gabe (suivie du trichrome de Clark ou du picro-indigocarmin), pour la mise en évidence de la neuro-sécrétion ;

— PAS, réactions de Müller, de Hale, bleu Alcian pour la détermination sommaire de la nature du contenu de l'appareil sacculaire, de celle de la capsule enveloppante du cerveau, de la sécrétion des amas cellulaires prostomiaux ;

— Noir Soudan, pour la mise en évidence des lipides dans les différents organes prostomiaux.

Cette première étude topographique devant être suivie dans notre programme de travail d'une étude cytologique détaillée, nous poursuivons l'exploration du cérébroïde en microscopie électronique.

Les premiers résultats dus à cette technique seront évoqués çà et là, une publication ultérieure fournira le compte rendu détaillé de nos observations dans ce domaine.

III. OBSERVATIONS PERSONNELLES.

I. Anatomie générale du ganglion cérébroïde.

Les descriptions données par les auteurs précédents nous ayant paru ou fautives ou incomplètes, nous croyons indispensable de fournir tout d'abord le résultat de nos propres observations, à partir d'une reconstitution effectuée à l'aide de coupes frontales sériées de 7,5 μ d'épaisseur et vérifiée sur certains points par des coupes transversales et sagittales.

Le ganglion cérébroïde de *Glycera convoluta* se présente en vue dorsale (Fig. 1) sous la forme d'une masse ovoïde, bilobée vers l'avant, dont le grand axe mesure 500 μ chez un individu adulte et le petit axe 250 μ (dans sa plus grande dimension) ; la hauteur étant de 400 μ environ. Cette masse principale est flanquée antérieurement de 2 ganglions annexes, grossièrement sphériques, de 100 μ de diamètre. L'ensemble du cérébroïde, ganglions annexes compris, est enveloppé par une capsule de 2 μ d'épaisseur dont la structure est étudiée plus loin.

Dorsalement, une fibre hyaline issue de l'appareil sacculaire, relie le cerveau à la cuticule épidermique, traversant l'épaisse couche

musculaire qui le sépare de l'épithélium. Ventralement, un vaste sinus sanguin borde la masse du cérébroïde et se continue antérieurement par la « fente coelomique prostomiale », terme que nous utiliserons à la suite des auteurs qui nous ont précédé, sans pour cela vouloir préjuger de la nature embryologique de cet organe, une étude détaillée du développement des Glyceridae restant à faire.

Du cerveau se détachent ventro-latéralement, une de chaque côté, les deux branches du collier périœsophagien (c.p.). Sur le trajet de ce collier périœsophagien se dégagent, au nombre de 5 de chaque côté, intérieurement dans la boucle qu'il dessine, les nerfs probosciens qui vont innerver l'énorme trompe si caractéristique de cette famille.

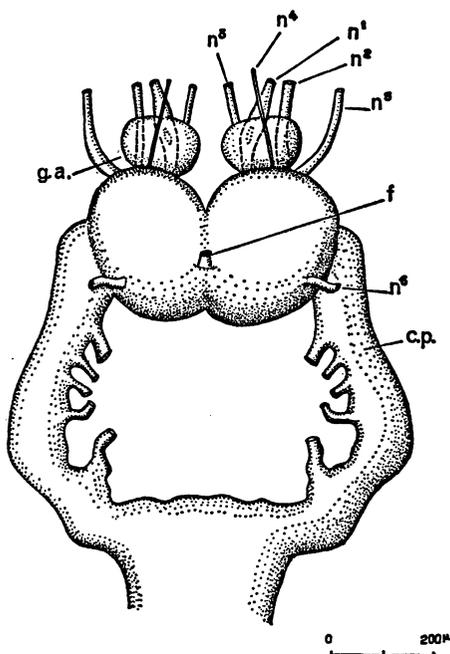


FIG. 1

Anatomie générale du cérébroïde, vue dorsale.

c.p. : collier périœsophagien. - f. : fibre hyaline de l'appareil sacculaire. - g.a. : ganglion annexe. - n¹ à n⁵ : nerfs cérébraux.

De l'avant vers l'arrière et de chaque côté, nous voyons successivement émerger du cerveau :

— deux nerfs antennaires n¹ et n² qui traversent le ganglion annexe et se rendent, en suivant un trajet rectiligne, aux antennes situées à l'extrémité du prostomium ;

— trois nerfs, l'un ventral par rapport au ganglion annexe (n³), le second beaucoup plus fin, dorsal par rapport à celui-ci (n⁴), le troisième, beaucoup plus gros que les deux autres, en position latérale (n⁵). Ces trois nerfs sont en relation avec les trois séries d'amas cellulaires distribués tout au long du prostomium dans les mêmes positions, ventrale, dorsale et latérale ;

— *un nerf postérieur* n° 6 enfin, se dégage du cerveau dorso-latéralement et le met en relation avec l'organe nuchal du côté correspondant. L'existence de cet organe mise en doute par Hanström et qu'il n'est pas dans notre propos de décrire, a bien toutes les caractéristiques d'un organe nuchal habituel, les microphotographies A et B, Pl. II, en montrant l'allure générale.

Chacun de ces nerfs est entouré par une gaine en continuité avec la capsule enveloppante du cerveau, gaine qui va en s'amenuisant au fur et à mesure que l'on s'éloigne de celui-ci.

En différents points de la périphérie du cerveau, il arrive de rencontrer, en position inconstante, quelques filets nerveux qui franchissent la capsule enveloppante et se dirigent vers le tégument.

Notons que cette description correspond assez bien à la figure publiée par Simpson (1959), sans commentaire dans le texte, pour l'espèce américaine *Glycera dibranchiata* (Ehlers).

2. Histologie du ganglion cérébroïde.

La description histologique du cérébroïde peut se subdiviser en quatre parties que nous étudierons successivement :

- la capsule enveloppante,
- les neurones géants,
- les nucléus,
- les commissures et tractus.

a) LA CAPSULE ENVELOPPANTE.

L'absence d'irrigation sanguine à l'intérieur du cerveau et la présence d'une épaisse capsule qui isole celui-ci des lacunes sanguines dans lesquelles il baigne ventralement et antérieurement, posent le problème physiologique des échanges de cette masse nerveuse avec le milieu intérieur. Une étude détaillée histochimique, ultrastructurale et expérimentale semble ici s'imposer. Nous ne pouvons, au stade actuel de nos investigations, que rendre compte de nos premières observations.

Une grande indécision de vocabulaire règne dans les descriptions des enveloppes du système nerveux central (cerveau et chaîne ventrale) des Invertébrés supérieurs. Les plus récentes ont été faites : chez les Insectes par B. Scharrer (1939), A. Hess (1958), D.E. Ashhurst (1959), Wigglesworth (1959) ; chez les Hirudinae, par Hagadorn-Bern et Nishioka (1963), Coggeshall et Fawcett (1964).

Nous adopterons la terminologie, proposée après une étude critique, par Ashhurst (1959). La microscopie optique, confirmée par la microscopie électronique, permet de distinguer chez *Glycera convoluta*, comme chez les Insectes, deux couches distinctes composant l'ensemble de la capsule enveloppante : la lamelle neurale (neural lamella) et les cellules de l'enveloppe (sheath cells) que nous étudions successivement.

— La lamelle neurale.

Elle se présente en microscopie optique sous la forme d'une

couche anhiste d'une épaisseur assez uniforme de 2 μ , prenant les colorants habituels du tissu conjonctif.

La microscopie électronique permet de distinguer une zone externe assez homogène de forte densité électronique de 0,25 à 0,5 μ d'épaisseur et une zone interne fortement vacuolisée, structure très comparable à celle observée chez *Periplaneta americana* par Hess (1958).

Les imprégnations argentiques montrent dans la zone interne un feutrage de courtes fibres que la microscopie électronique nous a permis d'identifier comme étant composées de collagène dont elles ont la périodicité caractéristique.

Les colorations à la fuchsine paraldéhyde présentent, dans cette zone interne, de très petites taches fuchsinophiles qui nous laissent penser que certaines vacuoles, au moins, sont remplies d'un produit de neurosécrétion qui transiterait par cette voie à travers la lamelle neurale.

Tout contre la limite interne de la lamelle neurale, nous observons en microscopie optique de rares noyaux, petits et très allongés, que nous n'avons pas jusqu'ici retrouvés en microscopie électronique. L'examen de plus nombreuses préparations par cette dernière technique nous permettra sans doute de connaître la relation exacte de ces noyaux et de la lamelle neurale, dont l'ensemble est toutefois limité par une membrane propre.

— *Les cellules de l'enveloppe* (Sheath cells).

Entre la lamelle neurale et le tissu nerveux associé intimement à la névroglie, existe un remplissage de cellules, de nature encore indéterminée, dont la distinction avec les cellules névrogliales a toujours préoccupé, depuis Scharrer (1939), les auteurs qui avant nous se sont intéressés à cette question. Certaines colorations, le PAS (sans digestion salivaire) notamment, permettent optiquement de distinguer assez nettement des cellules de remplissage, du tissu névroglial proprement dit. L'épaisseur de ce tissu varie de 2 à 20 μ chez *Glycera convoluta*, les cellules qui le composent sont extrêmement contournées, présentant un enchevêtrement inextricable avec çà et là quelques noyaux arrondis. La microscopie électronique, là encore, nous a permis de confirmer ce que la microscopie optique ne fait que suggérer et d'observer, en outre, une densité de mitochondries en général plus grande vers l'extérieur que vers l'intérieur et d'assez nombreux desmosomes sur les limites cellulaires très sinueuses. Les relations avec la névroglie sous-jacente paraissent assez intimes, d'importantes invaginations de celle-ci s'enfonçant par endroits dans la couche des « sheath-cells ».

La comparaison des colorations au P.A.S. avec et sans digestion salivaire permet d'affirmer l'abondance de glycogène dans cette couche cellulaire. Le noir Soudan montre l'abondance d'inclusions lipidiques dans le cytoplasme des « sheath-cells », cependant que la lamelle neurale en paraît dépourvue.

b) LES NEURONES GÉANTS.

Gravier, dès 1898, signalait chez *Glycera convoluta* la présence de neurones géants dans le ganglion cérébroïde, sans en préciser le

nombre ou la position exacte. Hanström (1927) semble n'avoir observé qu'une seule paire postéro-ventrale de cellules de ce type. L'un et l'autre de ces deux auteurs mettaient en relation ces cellules avec les fibres géantes de la chaîne ventrale, cependant que Nicol (1948) ne pouvait établir la relation entre neurones et fibres géantes.

L'examen des coupes sériées de nombreux échantillons, imprégnés à l'argent selon Palmgren, nous permet d'affirmer la présence très constante de 4 paires de neurones géants dans le cérébroïde de *G. convoluta*, dont la Fig. 2 indique schématiquement la position moyenne.

Les corps cellulaires ont une forme globuleuse tout à fait remarquable dont le diamètre varie de 35 à 55 μ , les plus grands appartenant à la paire postéro-ventrale $N_2 N'_2$, les plus petits à la paire postéro-

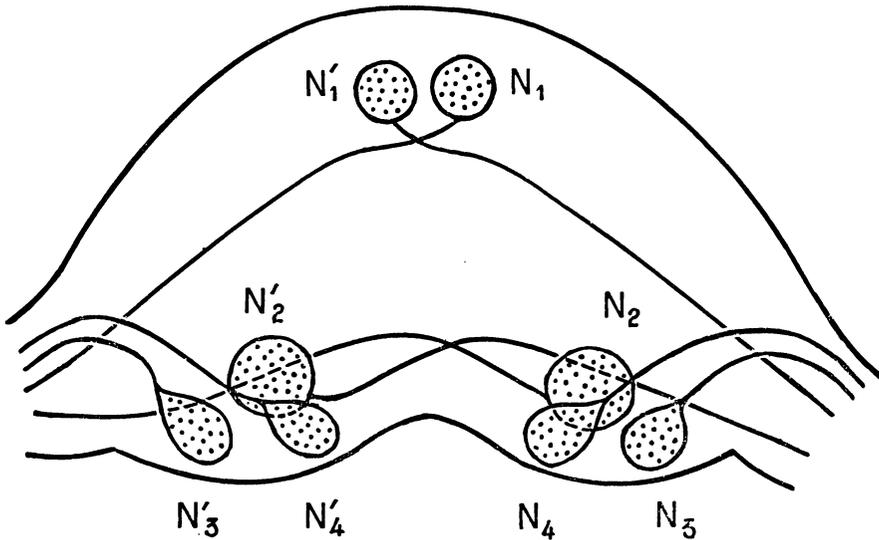


FIG. 2

Neurones géants, vue transversale schématique.

$N_1 N'_1$: paire postéro-dorsale. - $N_2 N'_2$: paire postéro-ventrale. - $N_3 N'_3$ et $N_4 N'_4$: paires antéro-ventrales.

dorsale $N_1 N'_1$. L'argyrophilie intense de leur cytoplasme les fait repérer immédiatement sur les coupes, cependant que leurs noyaux restent remarquablement clairs au contraire de ceux des autres neurones.

Le caractère le plus intéressant de ces structures réside sans doute dans la décussation des fibres émanant des paires $N_1 N'_1$ et $N_2 N'_2$.

Les axones de ces deux paires se dirigent en effet du côté opposé où sont situés les corps cellulaires et les fibres se croisent dans le plan sagittal du cérébroïde pour s'acheminer ensuite dans les branches du collier périœsophagien, à droite pour les neurones du côté gauche, à gauche pour ceux du côté droit. La microscopie optique ne nous permet pas d'affirmer s'il y a synapse au point de décussation mais, tant dans le plan frontal que dans le plan transversal, le contact

paraît intime. Nous nous proposons de vérifier en microscopie électronique l'existence et la nature de la synapse, si toutefois elle existe comme nous le supposons.

Les axones des neurones du nucléus IV (voir ci-dessous) se rassemblent en un faisceau qui suit un cours parallèle à celui des fibres géantes en provenance de N_1 et N'_1 (Fig. 3, C), sans que nous puissions affirmer qu'il existe un rapport entre ces fibres « accessoires » et les axones géants.

Nous n'avons pas pu repérer de fibres associées aux axones de N_2 et N'_2 , lesquels sont confondus dans l'énorme commissure ventrale. Les axones issus des paires latérales antérieures N_3 , N'_3 et N_4 , N'_4 , par contre, se dirigent vers la branche du collier œsophagien située du même côté que les corps cellulaires. Là encore nous ne pouvons affirmer, en raison de l'enchevêtrement des très nombreuses fibres qui participent au collier périœsophagien, si des axones issus de tel ou tel noyau sont associés à ceux de ces neurones géants.

Nicol (1946), chez *Myxicola* et Bullock (1953), chez *Protula* ont signalé la décussation de fibres géantes dans le cerveau d'Annélides Polychètes. Nos observations chez *Glycera convoluta* montrent une grande analogie avec ce que Bullock a observé chez *Protula*, cependant, ce dernier auteur qui n'a, pas plus que nous, pu observer la réalité anatomique de la synapse au point de décussation, en a démontré physiologiquement l'existence. Il nous paraît particulièrement opportun de rechercher chez les espèces où l'existence des neurones géants intracérébraux est déjà connue si des dispositifs analogues, qui ne peuvent être suivis que grâce à de bonnes préparations argentiques, existent.

c) LES NUCLÉUS.

La délimitation des nucléus dans un ganglion cérébroïde tel que celui des Glycères présente de sérieuses difficultés, en raison de l'enchevêtrement des structures dans des dimensions aussi réduites. La méthode argentique que nous avons utilisée pour ce travail permet une correcte imprégnation des fibres et des corps cellulaires, aussi avons-nous retenu comme unique critère pour décider de la définition d'un nucléus, le fait que toutes les cellules dont les axones convergent en un faisceau appartiennent à un même nucléus. Des reconstructions partielles, effectuées à la fois dans des séries de coupes transversales et saggitales, nous ont permis de limiter au maximum les risques d'erreur. Il n'en demeure pas moins que, dans certains cas, notre description peut être appelée à des retouches de détail ; d'autres observations pourront amener à ne voir qu'un nucléus, là où nous avons cru pouvoir en définir deux et inversement.

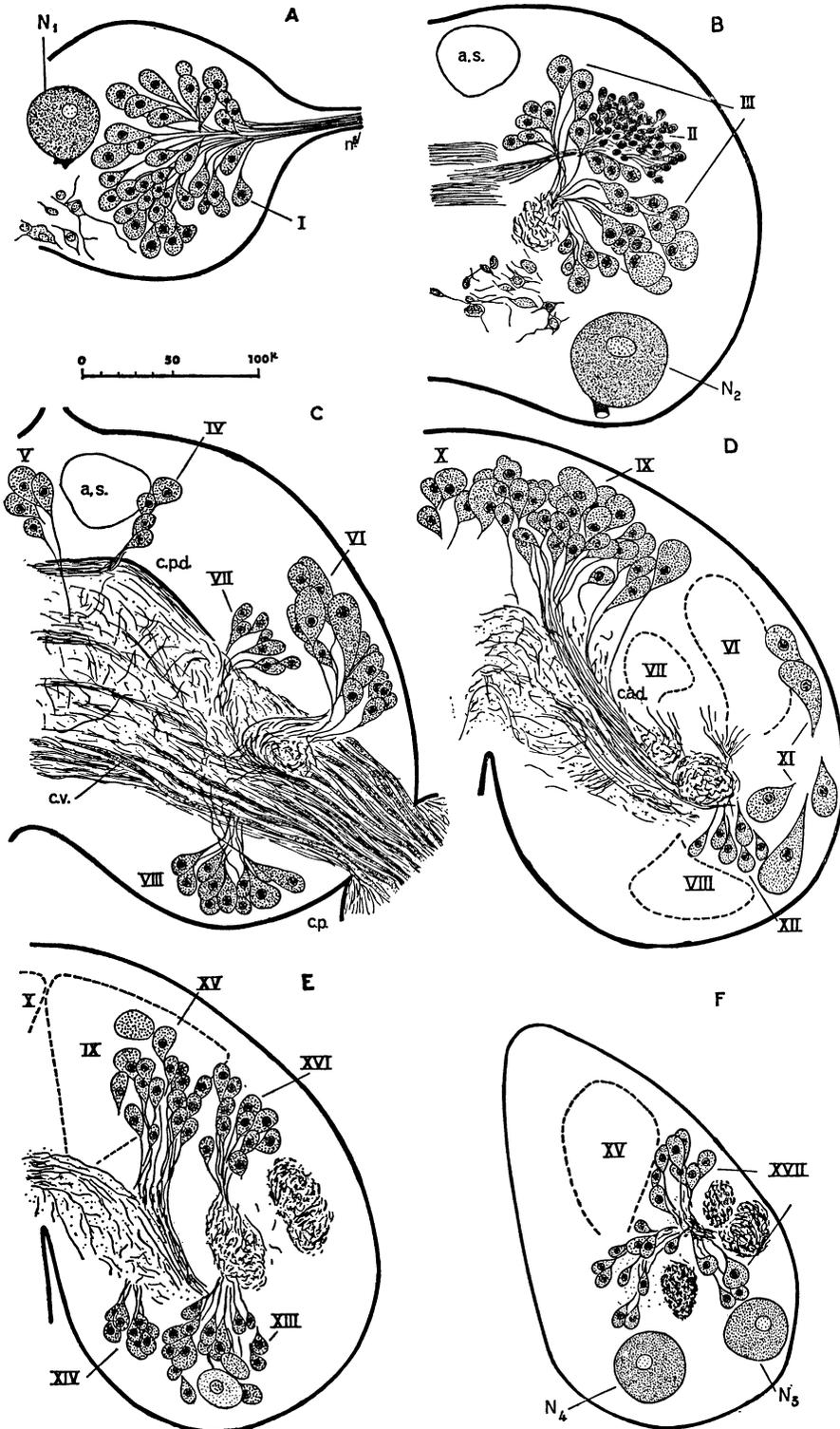
FIG. 3

Coupes transversales du cérébroïde (moitié gauche).

De A à F, de l'arrière vers l'avant.

Chaque figure représente la synthèse de plusieurs coupes dont l'ensemble est représenté par les lettres correspondantes dans la figure 5.

a.s. : appareil sacculaire. - c.a.d. : commissure antéro-dorsale. - c.p. : collier périœsophagien. - c.p.d. : commissure postéro-dorsale. - c.v. : commissure ventrale. - N_1 à N_4 : neurones géants. - n^o : nerf nuchal. - I à XVII : nucléus.



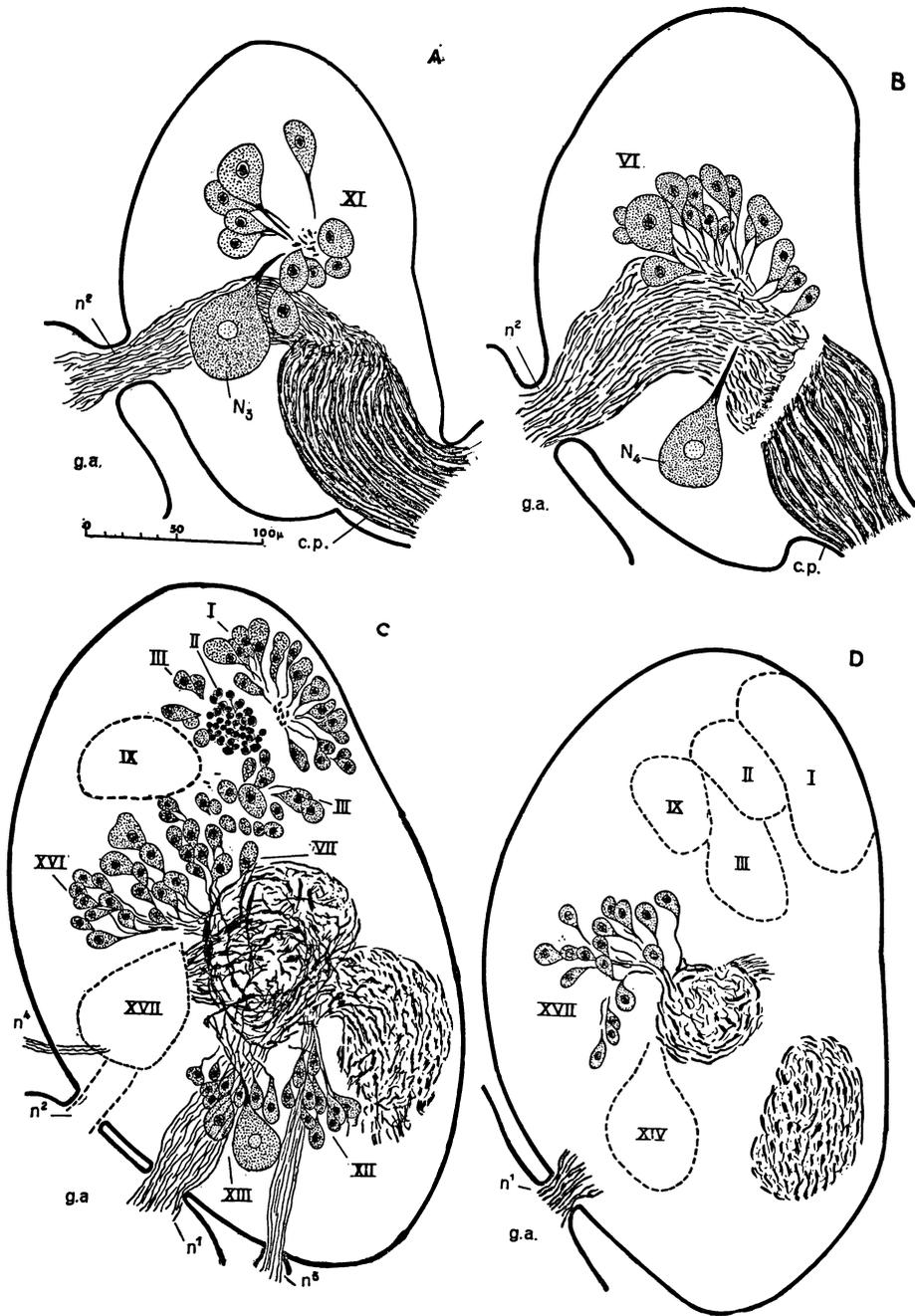


FIG. 4

Coupes parasagittales du cérébroïde (moitié gauche).

De A à F, de l'extérieur vers le plan sagittal.

Mêmes remarques et légendes que pour la figure 3. — g.a. : ganglion annexe. — n¹ à n⁴ : nerfs cérébraux.

Notre description est effectuée de l'arrière vers l'avant pour des raisons de commodité, les coupes transversales, les plus précises pour ce travail, étant plus lisibles dans ce sens en raison de la direction très générale « vers l'avant » des faisceaux de fibres.

Les figures 3, 4 et 5 et les planches I et II permettent de suivre la description ci-dessous.

Nucléus I.

Situé dans la partie tout à fait postérieure du cerveau, ce nucléus est composé d'une soixantaine de neurones de dimensions assez uni-

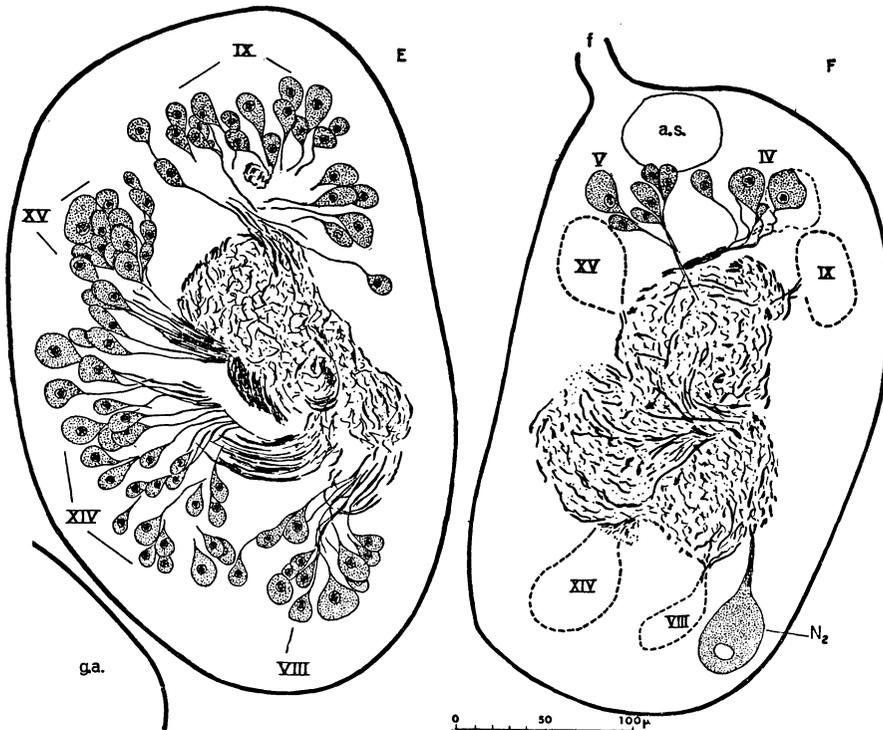


FIG. 4 bis

Coupes parasagittales du cérébroïde (moitié gauche).

(Suite de la figure 4.)

formes, variant de 7 à 15 μ pour la plus petite et de 15 à 30 μ pour la plus grande. Les corps cellulaires sont disposés en un bouquet de forme grossièrement sphérique, les axones convergeant en un faisceau étroit qui constitue le nerf n⁶, lequel abandonne le cerveau latéralement dans sa partie postéro-dorsale.

Nucléus II.

Situé au cœur du précédent, ce nucléus est constitué de cellules d'aspect et de dimensions tout à fait exceptionnelles. Au nombre d'une centaine, ces cellules sont d'une dimension moyenne de 5 μ ,

le cytoplasme très réduit est peu argyrophile alors que le noyau relativement volumineux et bien colorable semble constituer l'essentiel de la cellule. Les axones, très fins et difficiles à suivre, se groupent en un tractus transversal dans le plan horizontal dirigé vers le centre du cérébroïde où il se perd après un court trajet dans la partie dorsale du neuropile. Ce sont sans doute ces cellules qui ont été qualifiées par Hanström (1920) de bipolaires chez *Glycera dibranchiata*. Malgré tous nos efforts, nous n'avons pu, chez *G. convoluta*, mettre en évidence dans cette partie du cerveau de cellules de ce type.

Nucléus III.

Disposé en éventail au-dessus et au-dessous des nucléus I et II et en position plus interne que ceux-ci, il est composé d'une soixantaine de cellules de dimensions moyennes $7-15 \mu \times 15-30 \mu$. Les axones se rassemblent en un point voisin de la commissure postéro-dorsale à laquelle ils semblent participer.

Nucléus IV.

Petit nucléus composé de 4 à 6 cellules de taille $15 \times 20 \mu$, situé en position latéro-externe par rapport au neurone géant N_1 . Les fibres issues de ces cellules participent de toute évidence à la commissure postéro-dorsale dans laquelle elles s'associent aux fibres géantes issues de N_1 N'_1 .

Nucléus V.

Nucléus impair composé d'une dizaine de cellules de dimensions $10-15 \mu \times 15-30 \mu$, situé dorsalement entre les deux éléments constitutifs de l'appareil sacculaire. Les axones, dirigés ventralement, se confondent dans la commissure postéro-dorsale en position plus ventrale que ceux du nucléus IV.

Nucléus VI.

Situé latéralement, dorsal par rapport à la racine du collier péri-œsophagien, ce nucléus est composé de 4 à 6 grandes cellules de forme très allongée dont les dimensions sont comprises entre $10-15 \mu \times 40-50 \mu$ et d'une trentaine de petits neurones de $10 \mu \times 15 \mu$. L'ensemble des axones, après un trajet « en virgule », vient se confondre dans l'épais tractus constituant la racine du collier péri-œsophagien.

Nucléus VII.

Petit nucléus dorsal, interne par rapport au précédent, composé d'une dizaine de neurones de $5-7 \mu \times 15-20 \mu$ dont les fibres convergent après un trajet dorso-ventral et se confondent rapidement dans la puissante commissure ventrale reliant les deux racines du collier péri-œsophagien.

Nucléus VIII.

En position ventrale, en avant du neurone géant N_2 , ce nucléus est constitué par 20 à 30 cellules de dimensions $10-15 \mu \times 20-30 \mu$, les axones dirigés ventro-dorsalement participent à la commissure ventrale.

Nucléus IX.

Volumineux nucléus constituant l'essentiel de la partie dorsale de la couronne de cellules qui entoure le neuropile, composé de 60 à 70 cellules d'une taille variant de $10 \times 15 \mu$ à $20 \times 30 \mu$. Les axones, après un assez long trajet dorso-ventral, participent à la constitution de la commissure dorsale antérieure dont ils sont l'élément majeur.

Nucléus X.

Ce nucléus est le second élément impair du cérébroïde, en position dorsale et dans l'axe saggital de cet organe, il est constitué d'une dizaine de cellules globuleuses de dimensions $10 \times 15 \mu$. Les axones, dirigés dorso-ventralement, se perdent rapidement dans le neuropile.

Nucléus XI.

En position tout à fait latérale, externe par rapport au nucléus VI, ce nucléus est composé de 5 à 10 cellules d'assez grandes dimensions pouvant atteindre $20 \times 50 \mu$ pour les plus grandes, les plus petites n'excédant pas $15 \times 30 \mu$. Les axones convergent en un point situé dans la partie dorsale de la racine du collier péri-oesophagien, où la racine commune des nerfs, antennaire n^2 et latéral n^5 , se dégage de la commissure ventrale.

Nucléus XII.

Petit nucléus ventral composé de 10 à 15 cellules de dimensions moyennes $10 \times 15 \mu$, situé au-dessus et un peu en avant du noyau VIII. Les axones de ces cellules, après un trajet ventro-dorsal assez rectiligne, viennent se confondre dans le neuropile non loin du point où la racine du nerf ventral n^3 s'individualise.

Nucléus XIII.

Tout à fait ventral, en arrière des neurones géants N_3 et N_4 , ce nucléus est composé de 20 à 30 cellules dont la plupart ont pour dimensions $10 \times 15 \mu$; quelques-unes, beaucoup plus grosses, pouvant atteindre $25 \times 40 \mu$. L'ensemble de ces axones, dirigés ventro-dorsalement, vient se confondre dans le neuropile non loin du point où le nerf antennaire n^1 se dégage de celui-ci.

Nucléus XIV.

Nucléus ventral, interne par rapport au précédent; ses corps cellulaires, au nombre d'une trentaine, disposés en éventail ont pour dimensions $10-15 \mu \times 15-25 \mu$. Les axones viennent se confondre dans le neuropile en un point situé à proximité de celui où le nerf antennaire n^1 s'individualise.

Nucléus XV.

Nucléus dorsal composé d'une trentaine de cellules assez uniformes de dimensions $10 \times 15 \mu$ dont les axones après un assez long trajet dorso-ventral viennent se confondre avec la commissure dorsale antérieure non loin du point où celle-ci rejoint la commissure ventrale.

Nucléus XVI.

Egalement dorsal et en position latéro-externe par rapport au précédent, ce nucléus compte de 20 à 30 cellules de dimensions moyennes $10 \times 15 \mu$ cependant que quelques-unes atteignent $20 \times 30 \mu$; les axones, dirigés dorso-ventralement, viennent se perdre dans le neuropile où ils semblent se mêler aux fibres issues du nucléus XIII avec lesquelles ils pourraient participer au tractus du nerf antérieur n^1 .

Nucléus XVII.

Nucléus le plus antérieur, situé au-dessus des neurones géants N_3 et N_4 , composé de 25 à 30 cellules de taille moyenne $10-15 \mu \times 15-20 \mu$. Les axones convergent vers le point d'émergence des fibres du nerf latéral n^5 auquel ils semblent participer.

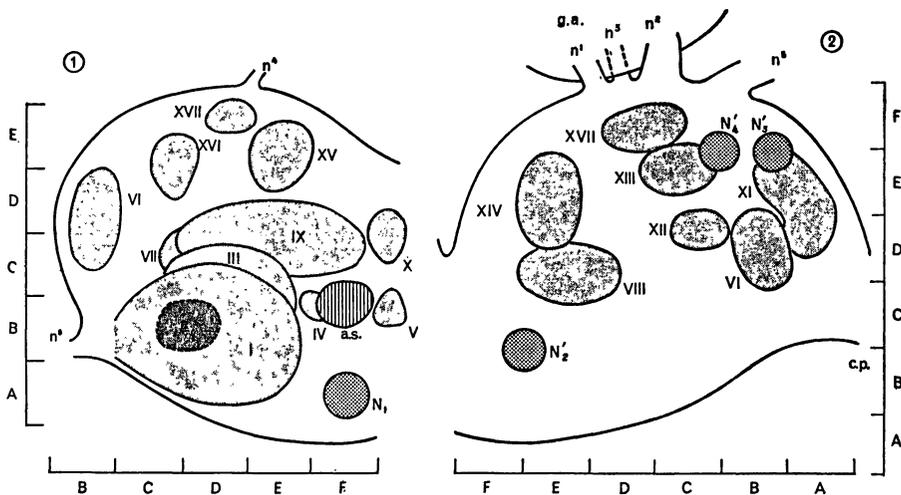


FIG. 5

Schéma en vue frontale des nucléus.

1 : moitié dorsale gauche. - 2 : moitié ventrale droite.
Même légende que pour la figure 3.

En résumé, les relations des 17 nucléus que nous venons de décrire, avec les tractus et nerfs cérébraux, peuvent être ainsi envisagées :

- le nucléus I participe sans conteste au nerf nuchal n^6 ;
- le nucléus II fournit les fibres d'une commissure transversale qui établit une relation possible avec le nucléus correspondant du côté opposé ;
- les nucléus III, IV, V participent à la commissure postéro-dorsale ;
- le nucléus VI fournit une partie des fibres de la racine du collier péri-œsophagien située du même côté ;
- les nucléus VII et VIII participent à la commissure ventrale ;

- les nucléus IX et XV et, peut-être, X constituent l'essentiel des fibres de la commissure antéro-dorsale ;
- le nucléus XI participe au tractus commun des nerfs antennaire n¹ et latéral n⁵ ;
- le nucléus XII participe probablement à la constitution du nerf ventral n³ ;
- les nucléus XIII et XVI et, peut-être, XIV participent à la constitution des nerfs antennaires n¹ et n² ;
- le nucléus XVII, enfin, semble fournir une partie des fibres du nerf latéral n⁵.

Toutes ces cellules appartenant aux nucléus que nous venons d'énumérer sont du type monopolaire et nous nous proposons d'en étudier l'ultra-structure par ailleurs. Cependant nous devons signaler, dans la portion postéro-ventrale notamment, la présence de petites cellules multipolaires (Fig. 3, A-B), disposées sans ordre. En outre, il nous est arrivé de rencontrer dans la partie antérieure, à proximité des ganglions annexes, quelques cellules bipolaires tout à fait semblables à celles que nous signalons plus loin à l'intérieur des ganglions annexes.

4. COMMISSURES ET TRACTUS.

La description que nous venons de donner des nucléus composant le cérébroïde de *G. convoluta* conduit à exposer de la façon suivante les trajets de fibres que nous avons pu identifier dans ce cerveau.

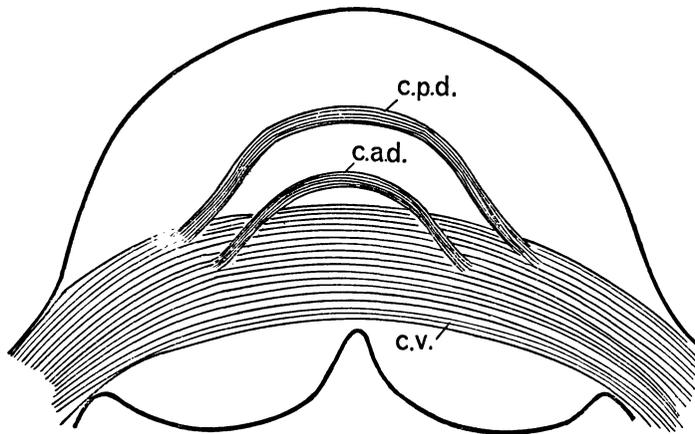


FIG. 6

Commissures du collier péri-œsophagien (vue transversale schématique).

c.a.d. : commissure antéro-dorsale. - c.p.d. : commissure postéro-dorsale. - c.v. : commissure ventrale.

Une puissante commissure ventrale (Fig. 6, c.v.), unique et à peu près rectiligne, relie les deux racines du collier péri-œsophagien situées de chaque côté du cérébroïde. Deux commissures dorsales, l'une antérieure (c.a.d.), l'autre postérieure (c.p.d.), viennent rejoindre la

commissure ventrale après un trajet en arc de cercle sensiblement parallèle au bord dorsal du cerveau.

Dans la partie antérieure se dégagent, de la masse confuse du neuropile, les tractus donnant naissance aux nerfs antennaires n^1 et n^2 , ventral n^3 , dorsal n^4 et latéral n^5 . Les racines de n^2 et n^5 s'isolant à partir d'un tractus commun bien individualisé.

Dans la partie postérieure, nous trouvons le tractus latéral et dorsal du nerf nuchal n^6 et une commissure transverse mettant sans doute en relation les nucléus II situés de chaque côté.

5. AUTRES STRUCTURES CÉRÉBRALES.

Nous devons ici envisager rapidement deux structures appartenant également au cérébroïde, l'une typiquement et exclusivement nerveuse, extérieure au cerveau sensu stricto : les ganglions annexes ; l'autre sécrétoire et intracérébrale : l'appareil sacculaire. Enfin, nous devons également décrire une structure qui a été rattachée au « cerveau antérieur » par les anciens auteurs : les amas cellulaires prostomiaux.

Les ganglions annexes.

Dans notre description anatomique générale, nous avons déjà signalé plus haut la présence de ces éléments (Fig. 1, g.a.) ; ajoutons que leur enveloppe est en continuité avec la capsule enveloppante du cerveau et que seuls les traversent les nerfs antennaires n^1 et n^2 . Dans les ganglions annexes s'observent, autour et entre les fibres des nerfs antennaires, de 150 à 200 petites cellules pauvres en cytoplasme, de 5 μ en moyenne dans leur plus grande dimension. Une partie de ces cellules est bipolaire, l'autre monopolaire ; les unes et les autres mêlent leurs axones aux fibres provenant du cérébroïde proprement dit.

Ces ganglions sont sans doute des dépendances du cérébroïde et ne font, semble-t-il, qu'ajouter quelques fibres aux tractus des nerfs antennaires provenant de la partie principale du cerveau.

L'appareil sacculaire.

Ce curieux organe a été décrit pour la première fois par M. Simpson (1959) chez l'espèce américaine *Glycera dibranchiata* (Ehlers) ; nous avons retrouvé les mêmes structures chez *G. convoluta*. Nous nous contenterons de rappeler les traits généraux d'organisation de ce

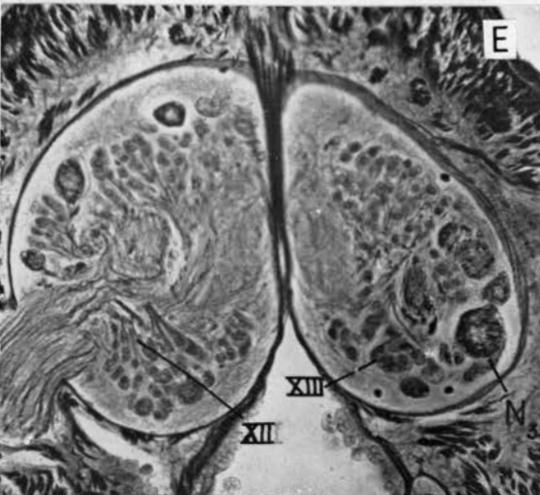
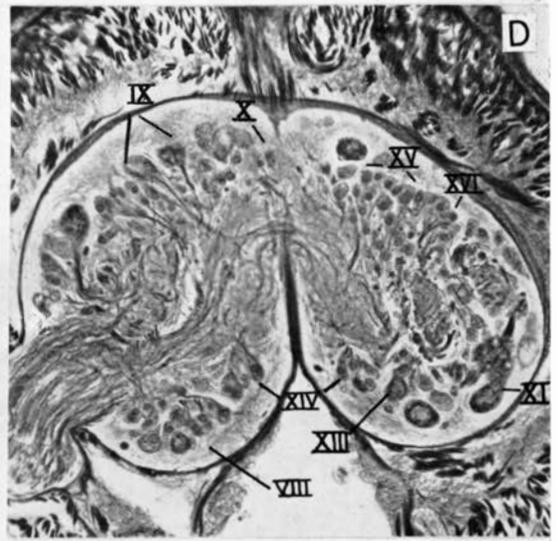
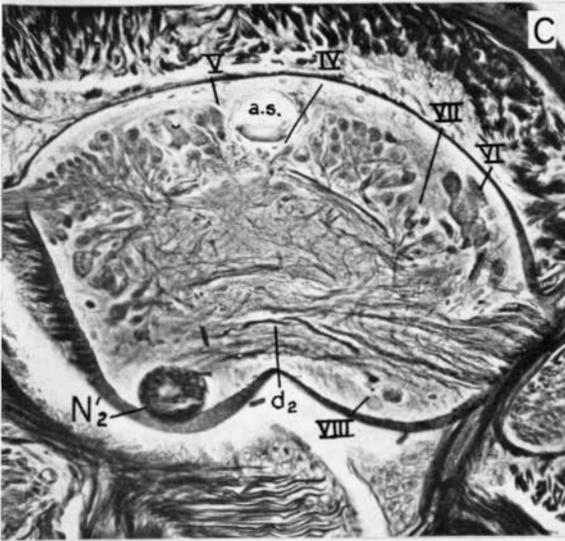
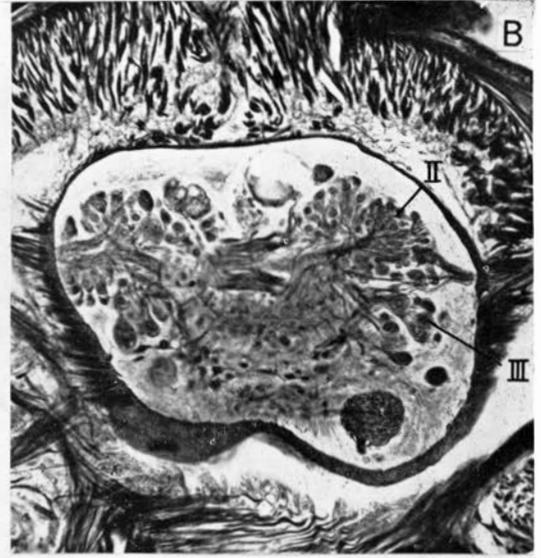
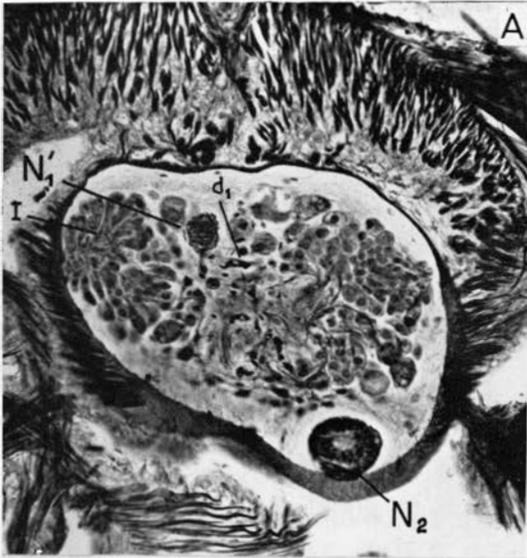
PLANCHE I

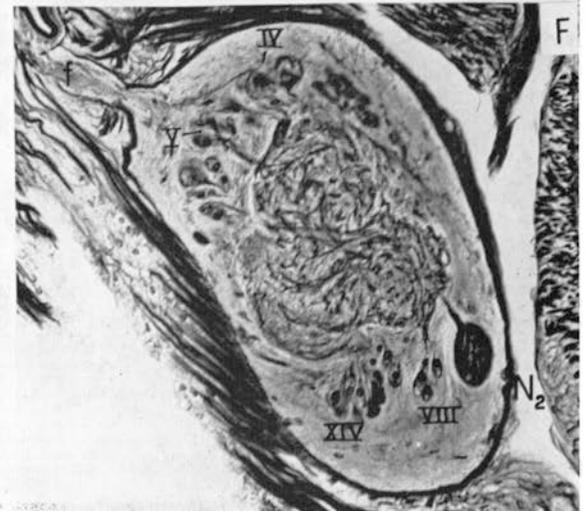
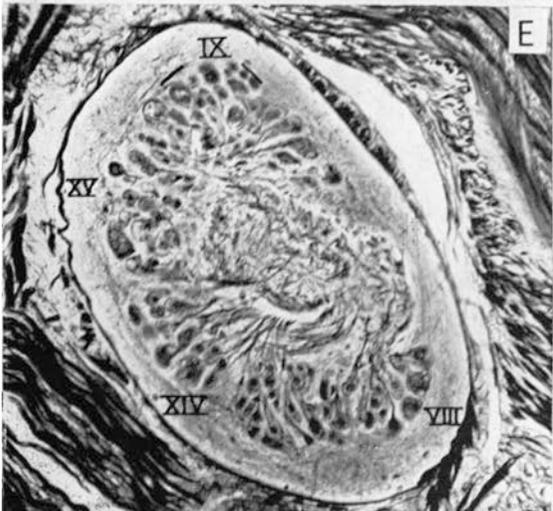
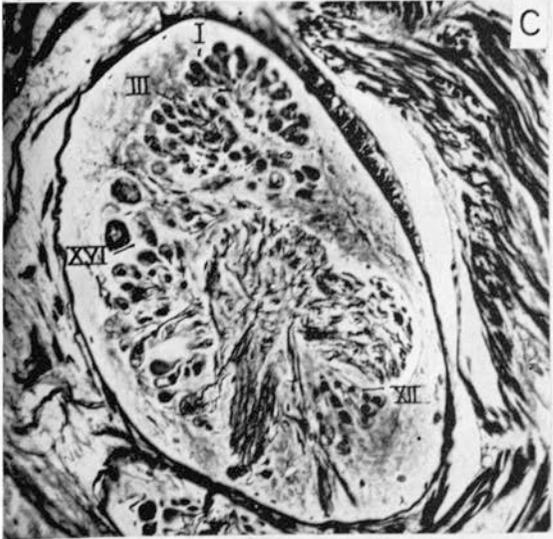
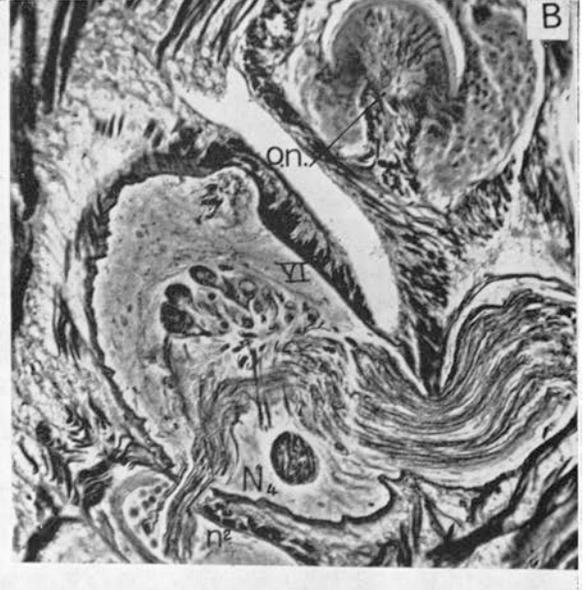
Coupes transversales du cérébroïde.

De A à F, de l'arrière vers l'avant.

d1 à d2 : décussation des fibres de N_1 N'_1 et N_2 N'_2 .

Chaque microphotographie correspond à la coupe médiane des dessins synthétiques de la figure 3 (même légende).





dispositif tel qu'ils résultent de la description de M. Simpson et de nos propres observations. Dans la partie postéro-dorsale du cérébroïde, au niveau de la paire de neurones géants N_1 N'_1 et un peu en avant de ces derniers, se trouve une paire de grandes vésicules creuses conservant plus ou moins bien, selon la fixation utilisée, la trace d'un contenu apparemment liquide chez le vivant. Ces vésicules creuses ont été dénommées sacs par M. Simpson. Comme cet auteur, nous avons trouvé un sac unique chez certains individus mais nous n'avons pas eu l'occasion d'en observer 3 ou même 4 comme il a été donné de le faire chez *G. dibranchiata*.

Les dimensions moyennes des sacs, de forme grossièrement ovoïde, sont de 70 μ pour le grand axe et de 40 pour le plus petit, donc moindres que celles mesurées chez *G. dibranchiata* : 70-100 \times 60-70 μ . Le tissu formant la paroi de ces sacs semble être de nature conjonctive, avec participation d'éléments névrogliaux et peut-être nerveux.

De chacun des sacs prend naissance dorsalement une sorte de canal (fibre hyaline de M. Simpson qui, après un court trajet dans le plan frontal, vient fusionner avec le canal correspondant de l'autre sac pour former une « fibre hyaline » unique et médiane qui s'élève dans le plan saggital du cerveau, traverse la capsule enveloppante, les couches musculaires qui séparent le cerveau de l'épiderme, pour venir aboutir à la cuticule dans laquelle elle débouche. La « fibre hyaline » est entourée tout au long de son trajet entre la capsule enveloppante du cerveau et l'épiderme, par une gaine qui est en continuité avec la membrane basale de l'épithélium, réalisant ainsi une relation évidente entre eux.

Dans la partie ventrale de chaque sac se détache, selon M. Simpson, un fin filament aboutissant à une petite vésicule dont la structure a été précisée par cet auteur. La ténuité chez *Glycera convoluta* de ces éléments en rend l'observation fort difficile par la microscopie optique. Cependant, des coupes transversales favorables, colorées à l'Azan, nous ont permis de retrouver cette disposition chez l'espèce européenne mais nous n'avons pas pu vérifier sa structure. Les quelques tests histochimiques que nous avons utilisés confirment également les conclusions de M. Simpson sur la nature biochimique du contenu des « sacs » et des « fibres hyalines ». En effet, cette substance est PAS positif, métachromatique au bleu de toluidine, fortement positive au bleu Alcian, au fer dialysé de Hale, à la fuchsine paraldéhyde après oxydation, à la réaction de Müller, ce qui nous permet de conclure qu'il s'agit d'un mucopolysaccharide acide.

Il reste à poursuivre sur l'appareil sacculaire une étude ultra-structurale et histochimique plus poussée qui permettra de préciser l'histologie fine de ces différentes parties et le processus d'élaboration des produits de sécrétion et, par suite, de mieux comprendre la signification de cet organe.

PLANCHE II

Coupes parasagittales du cérébroïde.

De A à F, de l'extérieur vers le plan sagittal.

o.n. : organe nual.

Chaque microphotographie correspond à la coupe médiane des dessins synthétiques de la figure 4 (même légende).

Les amas cellulaires prostomiaux.

On sait, depuis le travail de Gravier (1898), que tout au long du prostomium de *Glycera convoluta* sont disposés des amas de petites cellules au noyau très colorable et au cytoplasme très réduit. Hanström (1927) reprenait de façon détaillée l'étude de ces amas cellulaires chez *Glycera dibranchiata* et établissait leur correspondance avec les anneaux du prostomium. Chaque double anneau, selon cet auteur, serait en relation avec l'amas cellulaire correspondant par l'intermédiaire d'une paire de nerfs composés de cellules sensorielles bipolaires.

Malgré de très nombreux essais à l'argent et au bleu de méthylène, nous n'avons pu mettre en évidence des cellules nerveuses typiques dans ces amas. La présence de poils sensoriels dans le bourrelet postérieur de chaque anneau, bien visibles en contraste de phase sur le vivant, ne nous fait cependant pas douter de l'existence de récepteurs, au moins au niveau de l'épithélium.

Par contre, les colorations au PAS et à la fuchsine paraldéhyde nous ont permis de montrer la fonction sécrétoire des cellules composant ces amas et de préciser leur topographie. Nous avons déjà signalé que ces amas cellulaires sont répartis en trois groupes : dorsaux, ventraux et latéraux. Une activité sécrétoire fuchsinophile a été observée dans chacun d'eux et leur innervation par trois nerfs (n^3 , n^4 , n^5) issus du cerveau et indépendante du ganglion annexe, nous paraît évidente.

Les amas latéraux sont de loin les plus importants et une coupe frontale (Pl. III, Ph.D) les met parfaitement en évidence et permet de bien comprendre leur structure. Chaque amas est composé de 100 à 150 cellules dont le noyau seul est bien visible ; il possède deux prolongements dont les parois en continuité avec la basale de l'épithélium, les mettent en relation, à travers l'épiderme, avec la cuticule. Quelques cellules sont bourrées de sécrétion et l'écoulement de celle-ci vers la cuticule est évidente (Pl. III, Ph.E.). Il semble que tour à tour les différentes cellules soient en activité. Quelques tests histochimiques nous ont permis de préciser la nature de cette sécrétion. Elle est PAS positive avant et après digestion salivaire, métachromatique au bleu de toluidine, positive : au fer dialysé selon Hale, à la réaction de Müller et au bleu Alcian ainsi qu'à la fuchsine paraldéhyde après oxydation. Toutes ces réactions étant d'ailleurs identiques pour la couche cuticulaire. Il semble hors de doute que le produit de sécrétion soit un mucopolysaccharide acide qui participe à la constitution et sans doute au renouvellement de la couche cuticulaire.

PLANCHE III

A, B, C : de l'arrière vers l'avant.

Paire de neurones géants N_1 N'_1 et fibres géantes correspondantes ; la décussation s'effectue en d (B).

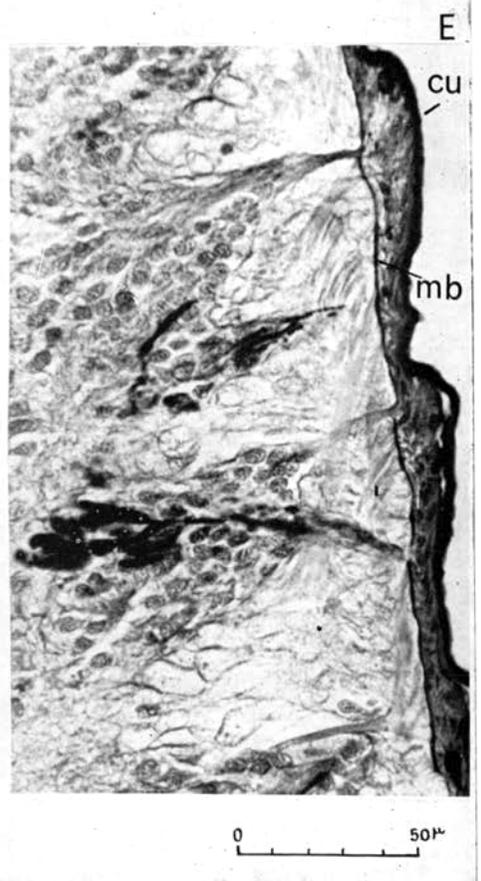
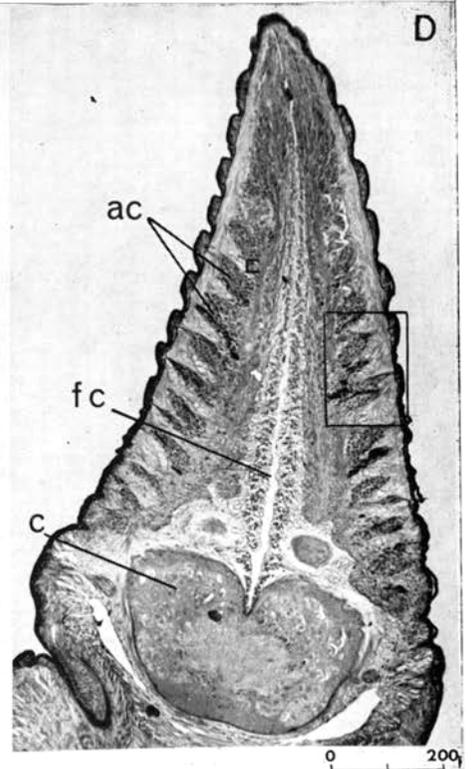
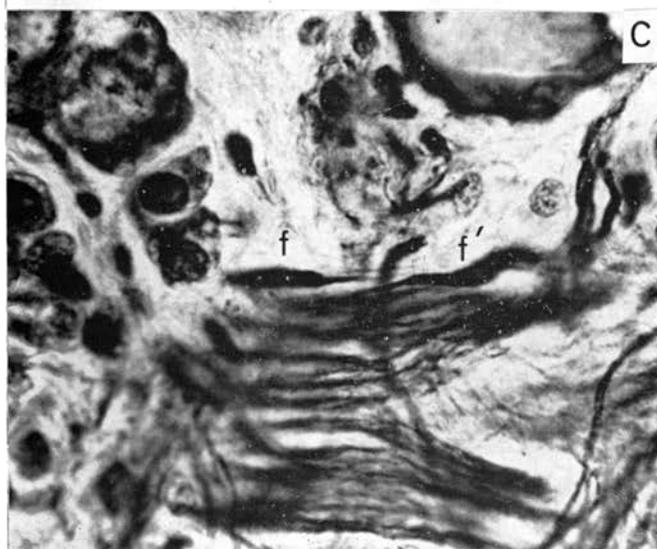
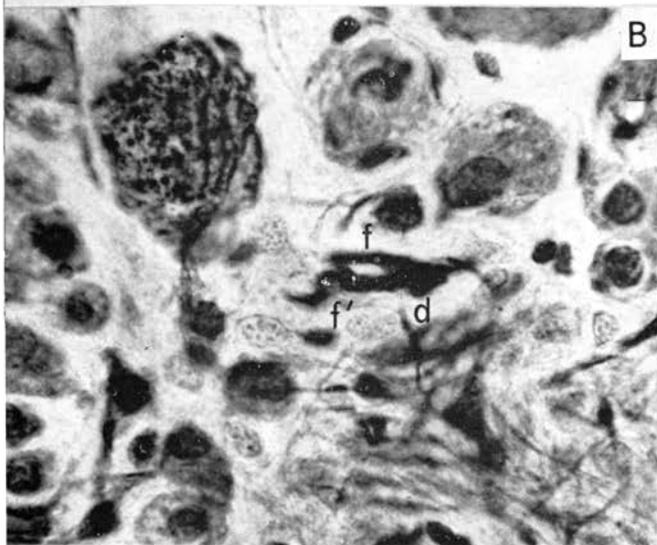
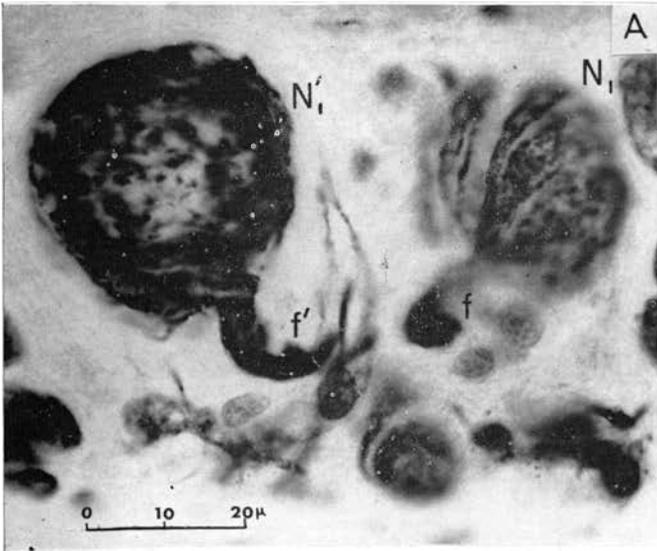
f. : axone du neurone N_1 . - f' : axone du neurone N'_1 .

D : coupe frontale de l'ensemble du prostomium montrant l'activité sécrétoire des amas cellulaires (fuchsine paraldéhyde-picroindigocarmin).

a.c. : amas cellulaires. - 6. : cérébroïde. - f.c. : « fente coelomique » prostomiale.

E : détail des amas cellulaires (agrandissement partiel de la figure D).

cu. : cuticule. - m.b. : membrane basale.



CONCLUSIONS

L'étude que nous avons faite du cérébroïde et des structures prostomiales de *Glycera convoluta* nous conduit à souligner les traits originaux des Glyceridae. En reprenant les différents points de notre étude, nous essaierons de mieux cerner la singularité du prostomium dans cette famille, tout en suggérant quelques hypothèses d'homologie.

Anatomie générale.

La mise en évidence de 3 nerfs : n³, n⁴ et n⁵, participant à l'innervation du prostomium en plus des deux nerfs antennaires n¹ et n² renforce l'hypothèse d'Hanström (qui n'avait vu chez *Glycera dibranchiata* que le nerf latéral n⁵). Cet auteur homologuait les deux éléments du prostomium séparés par une fente « coelomique » aux palpes des autres « errantes ». On sait en effet que chez *Nereis* notamment, Holmgren a montré que les palpes sont innervés par 3 nerfs principaux nVI, nVII, nVIII.

Par ailleurs, les 2 nerfs antennaires n¹ et n² et le nerf nucal n⁶ sont à notre avis homologues des nerfs correspondants nI et nII d'une part et nXV d'autre part décrits par Holmgren chez *Nereis diversicolor*.

Capsule enveloppante.

A notre connaissance aucune étude ultra-structurale de cet élément n'a encore été publiée chez les Polychètes. Il serait intéressant de savoir si la structure que nous avons décrite sommairement est générale dans l'ensemble de l'ordre. Notons pour le moment que cette structure semble tout à fait comparable à celle vue chez les Insectes, notamment chez *Periplaneta americana* par Hess (1958), alors qu'elle semble différer profondément de celle observée par I.R. Hagadorn, H.A. Bern et R.S. Nishioka (1965) chez la Sangsue *Theromyzon rude*.

Neurones géants.

La présence de neurones de ce type a été signalée dans le cérébroïde de diverses familles : Sigalionidae, Spionidae, Magelonidae, Sabellidae, Serpulidae, avec quelque incertitude parfois, les auteurs n'ayant pas toujours utilisé des méthodes de coloration spécifiques. Au stade actuel de nos connaissances, c'est avec la structure décrite par Bullock (1953) dans le genre *Protula* (Serpulidae) que nous avons trouvé les plus grandes analogies. Il serait étonnant que des dispositifs de cette sorte ne se retrouvent pas dans des familles moins éloignées phylogénétiquement. En tout cas, le système de neurones et de fibres que nous avons décrit chez *Glycera convoluta* semble être inconnu ailleurs à un tel niveau de complexité.

Les nucléus.

La carte de distribution des nucléus que nous avons tenté d'établir est difficilement comparable à celles réalisées notamment chez *Nereis diversicolor* par Holmgren et chez diverses espèces de *Nephtys* par Clark. Là, plus qu'ailleurs, une étude comparative étendue fait cruellement défaut. Si nous acceptons le très ancien principe posé par Kleinenberg (1896) que « le centre nerveux est produit par l'organe des sens qu'il innerve », nous admettrons aisément qu'il est difficile de rapprocher le cerveau de la Néréis et celui de la Glycère, tant l'équipement sensoriel est différent chez l'une et chez l'autre.

On sait que, chez la plupart des Polychètes errantes, et en particulier chez *Nereis*, le collier péri-œsophagien offre, de chaque côté, une racine double. Chez les Glycères, au contraire, il n'existe qu'une racine unique très puissante. On comprend que, par là encore, la structure d'ensemble du cérébroïde soit profondément bouleversée.

Enfin, une structure très volumineuse du cerveau des *Nereis*, les *corpora pedunculata*, est absente chez les Glycères, ceci retentit encore évidemment sur la topographie des nucléus.

Il est intéressant toutefois de signaler le développement considérable que prend le ganglion nucal I chez *Glycera*, que nous pouvons homologuer au très petit ganglion 18 des *Nereis* et V des *Nephtys*. Il semble y avoir comme une compensation dans le développement de certains centres qui ne trouvent pas là les limites imposées ici par les autres centres sensoriels.

Commissures et tractus.

On retrouve chez *Glycera convoluta* la double commissure dorsale qui aboutit aux racines du collier péri-œsophagien ; cette disposition étudiée par Gustafson chez les Amphinomidae et Euphrosynidae a été généralisée par le même auteur à l'ensemble des « errantes ».

Par contre, la commissure ventrale est unique chez les Glycères et elle prend un considérable développement qui est sans doute à mettre en relation avec celui du système proboscidien qui s'enracine dans le collier péri-œsophagien.

L'appareil sacculaire.

Cet organe, ignoré jusqu'à une date relativement récente, accuse encore l'originalité du cerveau des Glycères. On ne voit pas *a priori* quelle structure peut lui être homologuée dans les autres familles de Polychètes ; il n'est pas exclu cependant que le jour où nous aurons une connaissance plus étendue du cérébroïde dans l'ensemble de l'ordre, nous découvrirons des rapprochements que nous ne pouvons envisager aujourd'hui. M. Simpson, en conclusion de son travail, émet l'hypothèse que l'appareil sacculaire représenterait une zone primitivement épidermique à activité sensorielle et sécrétoire, entraînée par le cerveau durant sa migration interne ; elle suggère des analogies avec l'organe rétro-cérébral des Chaetognathes, de certains Rotifères, l'organe cérébral des Némertes, les lobes postérieurs des *Nephtyidae*. Il semble bien que, tant que la structure fine et la fonction

de ces différents organes aussi bien que de l'appareil sacculaire resteront inconnues ou mal précisées, il sera difficile d'étayer sérieusement des homologies.

Les amas cellulaires prostomiaux.

La nature sécrétoire de ces formations que nous avons mise en évidence, entraîne à rechercher des homologies auxquelles on ne pouvait songer tant qu'elles étaient considérées comme strictement sensorielles. Clark (1955) a décrit sur les bords du prostomium des *Nephtys* des amoncellements de cellules à mucus (mucus cells) dont les caractères histochimiques sont identiques à ceux des amas cellulaires prostomiaux de *Glycera* ; il semble bien que nous pouvons homologuer ces formations dans les deux familles.

Summary

Cerebral ganglion of *Glycera convoluta* has been studied by silver-impregnation technics; this method enabled the author to describe the general anatomy of this organ which gives rise to six pairs of nerves and to a single root on each side of the circum-oesophageal connective.

The fine structure of the outer wrapping capsule seems to be very close to this described in the Insects and induces further comparison in this prospect.

Seventeen nuclei were numbered in the brain after histological technics, the arrangement of commissures and tractus was also demonstrated.

The saccular apparatus as previously described in *Glycera dibranchiata* was found to present the same characteristics in *Glycera convoluta*.

The cellular bundles lying alongside the total length of the prostomium were found to present secretory activity.

Zusammenfassung

Das Studium des Gehirns von *Glycera convoluta* (Keferstein) mittels Silber-Imprägnation hat es ermöglicht, die allgemeine Anatomie dieses Organs, das sechs Nervenpaare und eine einfache Wurzel an jeder Seite besitzt, zu präzisieren.

Das Studium der Feinstruktur der umgebenden Kapsel gestattet es, sie mit derjenigen der Insekten zu vergleichen, der sie nahe steht.

Das histologische Studium hat uns erlaubt, im Gehirn 17 Nuclei zu zählen und die Topographie der Kommissuren und Traktus darzustellen.

Der Saccularapparat, der bereits für *Glycera dibranchiata* (Ehlers) beschrieben worden ist, hat bei *Glycera convoluta* die gleichen Kennzeichen.

Es wurde eine Sekretionsfunktion nachgewiesen für die Zellgruppen, die längs dem Prostomium angeordnet sind.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ASHHURST, D.E., 1959. — The connective tissue sheath of the locust nervous system: a histochemical study. *Quart. J. micr. Sci.*, 100, pp. 401-412.
- ASHHURST, D.E. et CHAPMAN, J.A., 1961. — The connective tissue sheath of the nervous system of *Locusta migratoria*: an Electron microscope study. *Quart. J. micr. Sci.*, 102, pp. 463-467.
- BINARD, A. et JEENER, R., 1926. — Recherches sur la morphologie du système nerveux des Annélides. *Bull. Acad. Belg. Cl. Sc.* (5), 12, pp. 437-448.
- BULLOCK, T.H., 1953. — Properties of some natural and quasi-artificial synapses in Polychaetes. *J. Comp. Neurol.*, 98, pp. 37-68.

- CLARK, R.B., 1955. — The posterior lobes of the brain of *Nephtys* and the mucous glands of the prostomium. *Quart. J. micr. Sci.*, 96, pp. 545-565.
- CLARK, R.B., 1958. — The micromorphology of the supra-oesophageal ganglion of *Nephtys*. *Zool. Jb (Allg. Zool.)*, 68, pp. 261-296.
- CLARK, R.B., 1958. — The gross morphology of the anterior nervous system of *Nephtys*. *Quart. J. micr. Sci.*, 99, pp. 205-220.
- COGGESHALL, R.E. et DON FAWCETT, W., 1964. — The fine structure of the central nervous system of the leech, *Hirudo medicinalis*. *J. neurophysiol.*, 27, pp. 229-289.
- DALES, R.P., 1962. — The Polychaete stomodeum and the inter-relationships of the families of Polychaeta. *Proc. Zool. Soc. London*, 139, pp. 289-328.
- EHLERS, E.H., 1864-1868. — Die Borstenwürmer (Annelida chaetopoda) nach Systematischen und Anatomischen Untersuchungen Dargestellt. Engelmann. Leipzig.
- GRAVIER, C., 1898 a. — Etude du prostomium des Glycériens suivie de considérations générales sur le prostomium des Annelides polychètes. *Bull. Sc. France-Belgique*, 31, pp. 159-184.
- GRAVIER, C., 1898 b. — Contribution à l'étude de la trompe des Glycériens. *Bull. Sc. France-Belgique*, 31, pp. 421-445.
- GUSTAFSON, G., 1930. — Anatomische Studien über die Polychäten Familien Amphinomidae und Euprosynidae. *Zool. Bidr. Uppsala*, 12, pp. 305-471.
- HAGADORN, I.R., BERNE, H.A. et NISHIOKA, R.S., 1963. — The fine structure of the supraoesophageal ganglion of the Rhynchobdellia Leech, *Theromyzon rude* with special reference to neurosecretion. *Z. Zellforsch.*, 58, pp. 714-758.
- HANSTRÖM, B., 1927. — Das zentrale und periphere Nervensystem des Kopfklappens einiger Polychäten. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 7, pp. 543-596.
- HESS, A., 1958. — The fine structure of nerve cells and fibers, neuroglia and sheaths of the ganglion chain in the Cockroach (*Periplaneta americana*). *J. Biophys. biochem. cytol.*, 4, pp. 731-742.
- HOLMGREN, N., 1916. — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden, und Insekten. *K. svenska Vetensk Akad. Handl.*, 56, pp. 1-303.
- NICOL, J.A.C., 1948 a. — The giant axons of Annelids. *Quart. Rev. Biol.*, 23, pp. 291-323.
- NICOL, J.A.C., 1948 b. — The giant nerve fibres in the central nervous system of *Myxicola* (Polychaeta, Sabellidae). *Quart. J. micr. Sc.* (2), 89, pp. 1-45.
- PALMGREN, A., 1955. — Staining nerve fibers after sublimate acetic and after Bouin's fluid. *Stain technology*, 30, pp. 31-36.
- RACOVITZA, E.G., 1896. — Le lobe céphalique et l'encéphale des Annelides Polychètes (Anatomie, morphologie, histologie). *Arch. Zool. exp. gén.* (3), 4, pp. 133-343.
- SCHARRER, B., 1939. — The differentiation between neuroglia and connective tissue sheath in the cockroach. *J. Comp. Neurol.*, 70, pp. 77-88.
- SIMPSON, M., 1959. — The saccular apparatus in the brain of *Glycera dibranchiata*. *J. Morph.*, 104, pp. 561-590.
- STOLTE, H.A., 1932. — Untersuchungen über Bau und Funktion der Sinnesorgane der Polychätengattung *Glycera* Sav., *Z. Wiss. Zool.*, 140, pp. 421-538.
- WIGGLESWORTH, V.B., 1959. — The histology of the nervous system of an insect *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). II - The central ganglia. *Quart. J. micr. Sc.*, 100, pp. 299-314.