

SYSTÈME NERVEUX DE LA TROMPE DE *NOTOMASTUS LATERICEUS* (SARS) (ANNÉLIDE POLYCHÈTE SÉDENTAIRE, CAPITELLIDAE).

par

Catherine Michel

Laboratoire de Cytologie, Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

La trompe de *Notomastus latericeus* (Sars) est innervée par deux paires de nerfs longitudinaux provenant du collier périœsophagien. Ces quatre nerfs se ramifient plusieurs fois et sont reliés par un riche plexus sous-épithéial à fibres variqueuses longitudinales et transversales, en rapport avec les cellules neuro-sensorielles des papilles. A la limite de l'œsophage, les nerfs longitudinaux rejoignent un anneau nerveux d'où partent des neurones bipolaires, des filets innervant les glandes œsophagiennes et les muscles rétracteurs de la trompe, les nerfs de l'œsophage.

Notomastus latericeus (Sars), Polychète sédentaire, vit dans le sable vaseux de la zone intertidale, notamment à Roscoff. Sa trompe dévaginable, du second type anatomique défini dans le traité de Zoologie de Grasse, se compose de deux parties principales : l'introvert revêtu d'une cuticule et garni de nombreuses papilles et l'œsophage antérieur constitué essentiellement d'un épithélium cilié. A la jonction introvert-œsophage est située une couronne de glandes œsophagiennes faisant saillie dans la cavité coelomique et traversée par les branches des quatre muscles rétracteurs (C. Michel, 1967).

Eisig (1887), à propos de *Notomastus lineatus* (Eisig), donne un aperçu morphologique de l'innervation de la trompe des Capitellidae, signalant la présence d'une paire de nerfs dirigés des lobes postérieurs du ganglion suprœsophagien vers la musculature de la trompe et vers une structure qu'il décrit comme « ganglion de la trompe ». Il distingue également une paire de nerfs issus des commissures périœsophagiennes, innervant la région dorsale de l'introvert. En outre, il décrit des organes en forme de coupe (Becherformige Organen) dans la trompe et sur le prostomium ; chaque papille possèderait une telle différenciation décelable par un amincissement de la cuticule superficielle traversée par des « cils ou poils sensoriels » ; l'auteur ne peut toutefois affirmer la relation de ces organes avec le système nerveux.

Rullier (1950) précise la structure du ganglion suprœsophagien ou « cerveau » de *Notomastus latericeus*. Il constate, comme Racovitza (1896), l'absence du cerveau antérieur et la seule présence des cerveaux moyen et postérieur, en deux masses superposées. La masse inférieure

(cerveau moyen) donne naissance antérieurement à une paire de nerfs s'étalant dans la lèvre supérieure ; postérieurement, en partent des connectifs péricœsophagiens.

Whitear (1953) étudie le système nerveux stomatogastrique d'*Are-nicola marina* (Linné), Polychète sédentaire d'une famille voisine, dont la trompe est construite grossièrement sur le même plan anatomique que celle des Capitellidés. Chez cette Annélide, la masse buccale, le pharynx et le post-pharynx correspondent à l'introvert de *Notomastus* et sont innervés par des nerfs, en nombre variable, issus du ganglion supraœsophagien et des connectifs péricœsophagiens ; ces nerfs sont réunis par des anastomoses en un plexus et rejoignent vers l'arrière un ganglion annulaire entourant le tube digestif à la limite antérieure de l'œsophage ; de cet anneau partent des faisceaux nerveux organisés en un plexus œsophagien. Il existe des cellules neuro-sensorielles dans les papilles de la trompe.

J'ai donné (1964, 1966) une description détaillée du système nerveux de la trompe d'*Eulalia viridis* (Müller) (Phyllodocidae) ; l'organisation est légèrement différente de son équivalent chez *Notomastus* mais permettra des comparaisons utiles.

L'origine des nerfs de la trompe de *Notomastus latericeus* fut élucidée par une méthode de reconstruction (selon His) à partir de coupes histologiques transversales séries. Aux techniques histologiques habituelles (azan, trichrome de Prenant et de Masson) furent jointes des techniques plus spécifiques du système nerveux : imprégnation argentique de Palmgren après fixation à base de formol, acide acétique, alcool 95° (cf. Manaranche, 1966), imprégnations *in toto* au bleu de méthylène sur tissus frais, ultérieurement fixés puis montés au baume.

I. - Innervation de l'introvert.

A. Nerfs de la trompe (Fig. 1, reconstructions ; Fig. 2 ; Pl. I).

Outre la paire de nerfs innervant la lèvre supérieure (NLs), l'introvert proprement dit est pourvu de deux paires de nerfs issus des connectifs péricœsophagiens. La première paire, dorsale (Fig. 1 et 2, Nld), naît à une très courte distance du point où les connectifs péricœsophagiens (C) quittent le cerveau moyen (B). Ces nerfs correspondent à ceux que mentionne Eisig. Ils innervent d'abord l'embouchure de la trompe invaginée (Pl. I : 1, Em) puis la zone médiodorsale de l'introvert.

Une seconde paire de nerfs, issue des connectifs péricœsophagiens au point où ceux-ci amorcent leur courbure vers la face ventrale du corps, va innérer les zones latéro-ventrales de l'introvert (Pl. I : 2, Nlv). Eisig ne l'avait pas remarquée ; par contre, je n'ai pas retrouvé la paire qu'il situe entre les lobes postérieurs du ganglion supraœsophagien et la musculature de la trompe. Sans doute s'agit-il d'une confusion entre les commissures péricœsophagiennes et les nerfs de la trompe.

Les deux paires de nerfs ainsi définies sont, comme la commissure péricœsophagienne, constituées d'une substance fibrillaire semée de

quelques rares noyaux. Limités par une mince gaine conjonctive, ces quatre nerfs courent longitudinalement sous l'épithélium de l'introvert, plus précisément entre les deux faibles couches musculaires, longitudinale et circulaire (Pl. I : 3). Nets sur une courte distance, ils deviennent ensuite difficiles à distinguer car ils se divisent

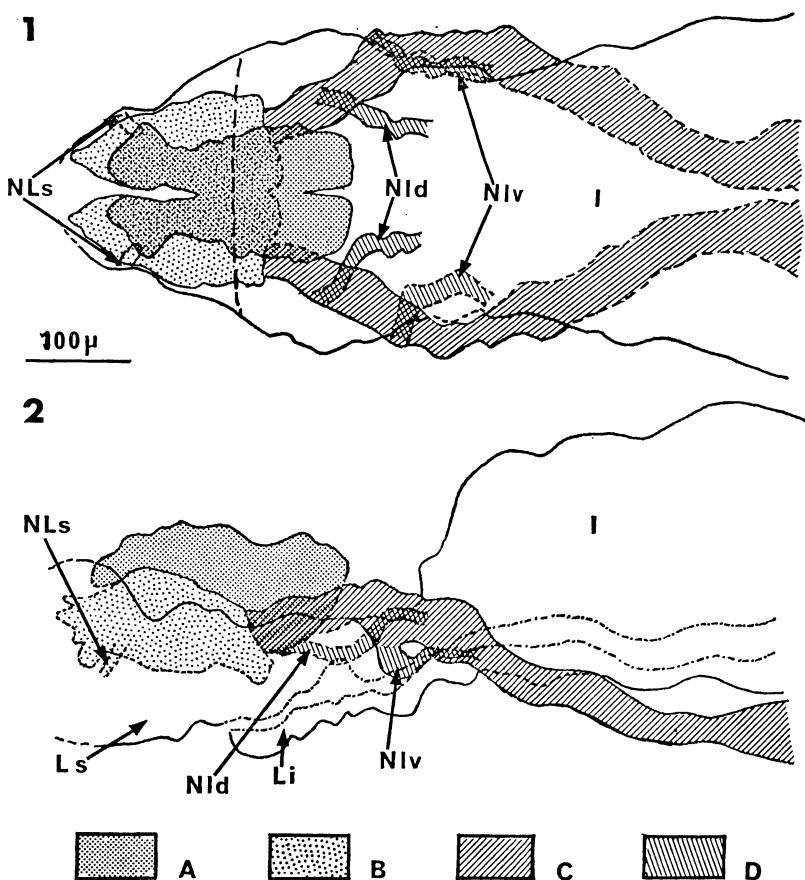


FIG. 1

Origine des nerfs de la trompe de *Notomastus latericeus* : reconstruction à partir d'une série de coupes transversales (Duboscq-Brazil, azan). (Seuls les nerfs intéressant la trompe sont représentés.)

1 : Vue dorsale (la ligne en tirets indique la limite antérieure de la lèvre inférieure).

2 : Vue latérale gauche (les lignes en points-trait indiquent la lumière de l'introvert).

A : cerveau postérieur. - B : cerveau moyen. - C : collier péricœsophagien. - D : nerfs de l'introvert. - I : introvert. - Li : lèvre inférieure. - Ls : lèvre supérieure. - NId : nerfs dorsaux. - Nlv : nerfs ventraux. - NLs : nerfs de la lèvre supérieure.

rapidement et s'amenuisent, tandis que leur gaine s'estompe. La photo 3 (Planche I) montre, en coupe transversale, l'un des nerfs ventraux qui vient de se partager en deux rameaux situés entre les deux couches musculaires. La photo 4 illustre ce phénomène après

imprégnation au bleu de méthylène. La figure 2 schématise la ramifications des nerfs longitudinaux qui, pour chacun, se répète au moins deux fois et parfois trois. Il est impossible de compter les rameaux dans la partie postérieure de l'introvert. A la jonction introvert-œsophage, ces nerfs rejoignent un anneau nerveux légèrement aplati.

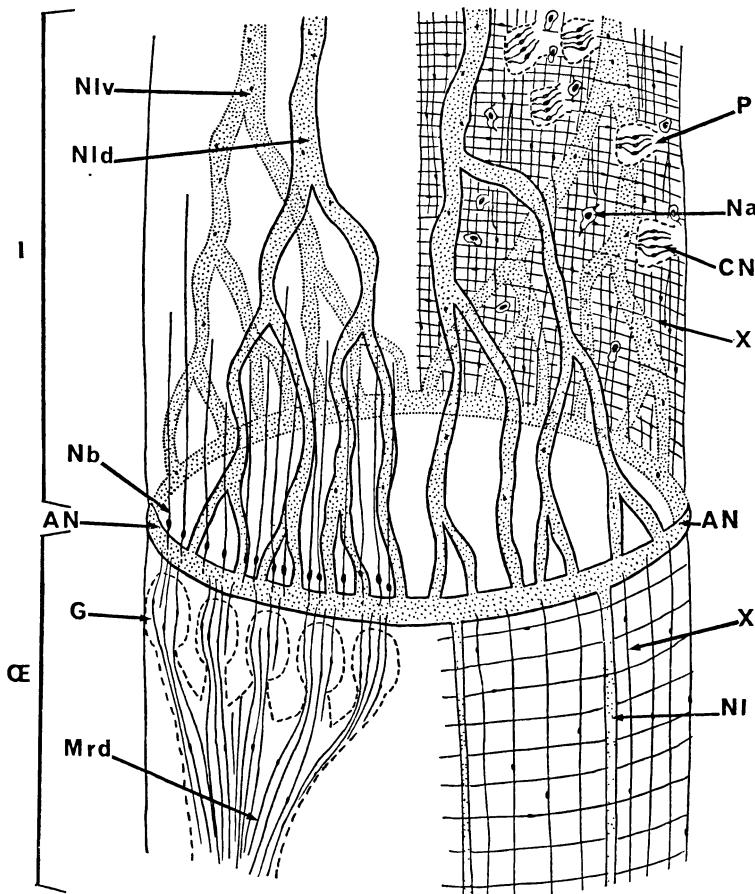


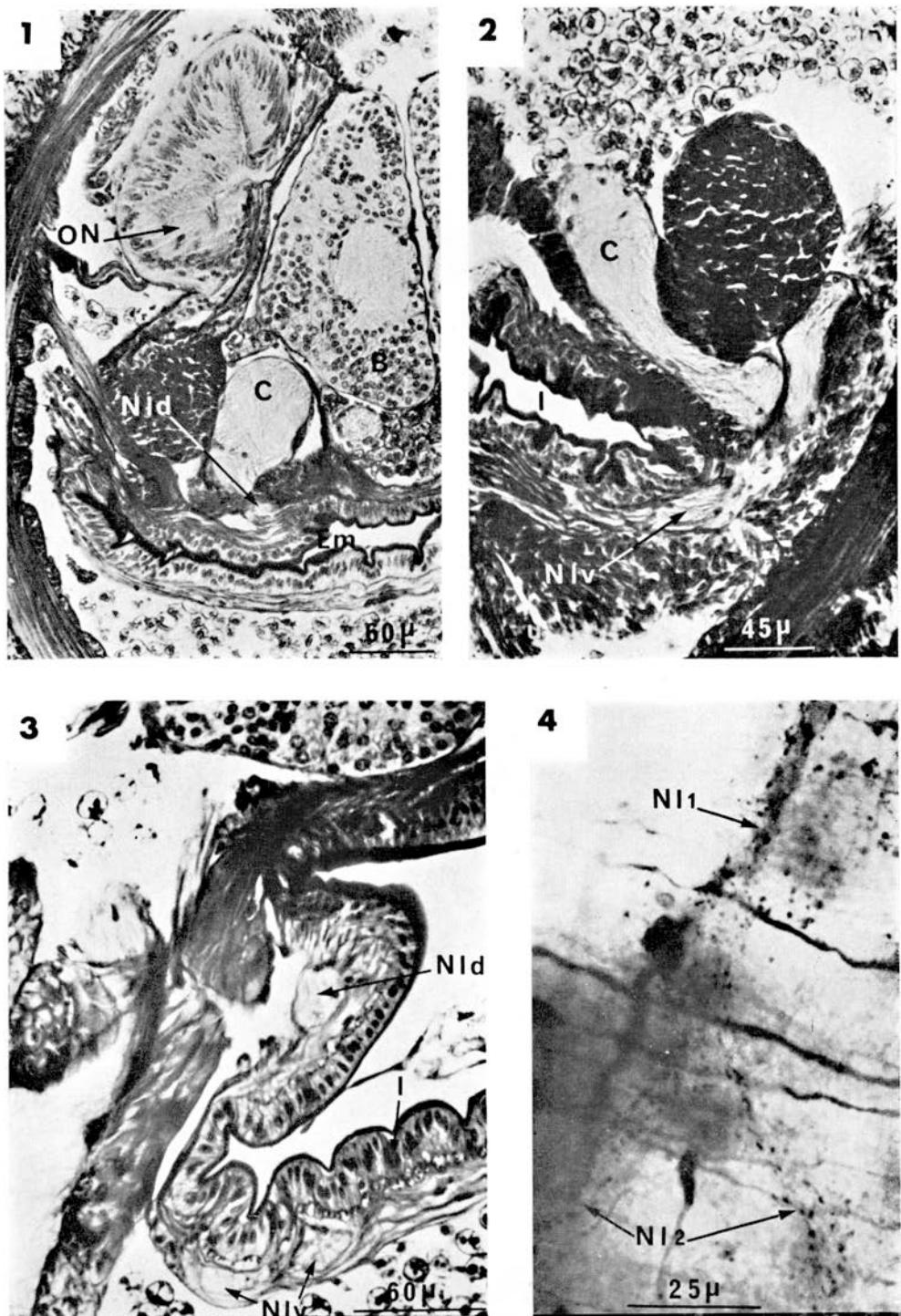
FIG. 2

Notomastus latericeus : schéma de l'organisation du système nerveux stomatogastrique (à gauche partie coelomique, à droite partie épithéliale).

AN : anneau nerveux. - CN : cellule neurosensorielle. - G : glande œsophagiennne. - I : introvert. - Mrd : muscle rétracteur dorsal. - Na : neurone multipolaire du plexus. - Nb : neurone bipolaire. - Nl : nerf longitudinal de l'œsophage. - Nld : nerf longitudinal dorsal. - Nlv : nerf longitudinal ventral. - OE : œsophage. - P : papille. - X : plexus sous-épithélial.

B. Plexus nerveux de l'introvert (Fig. 2 et 3 : 1, 2, 3 ; Pl. II : 1, 2).

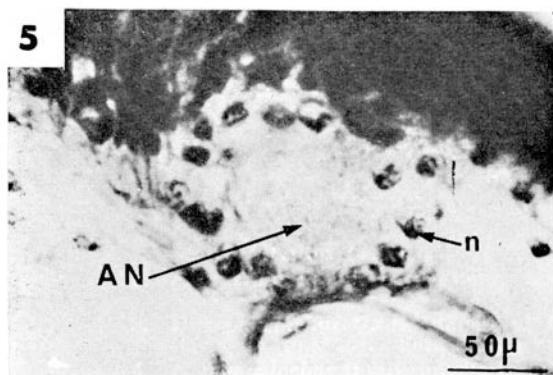
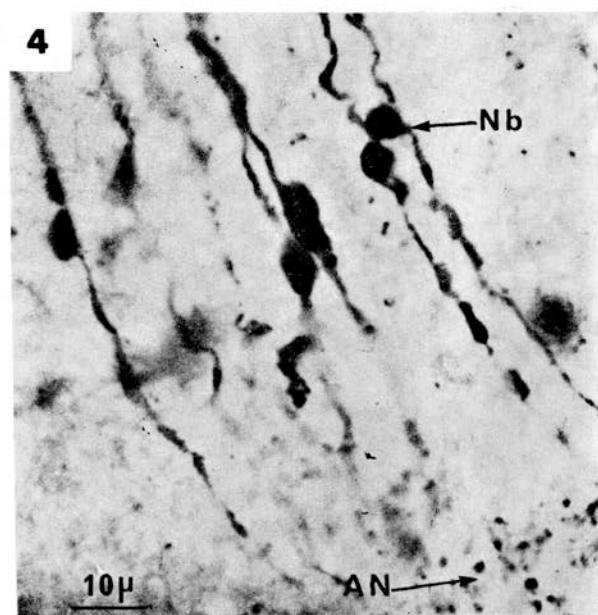
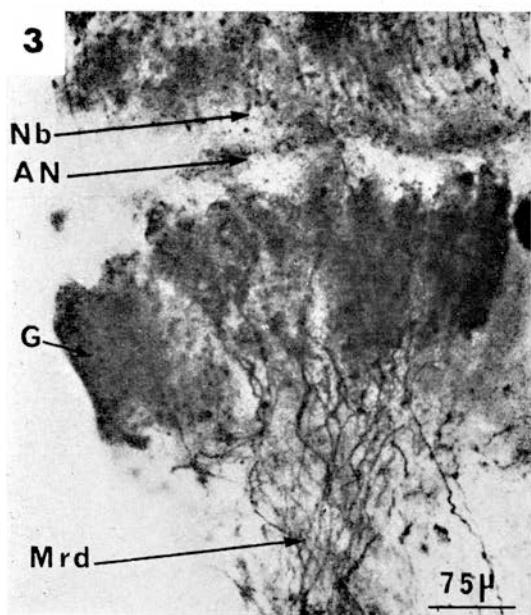
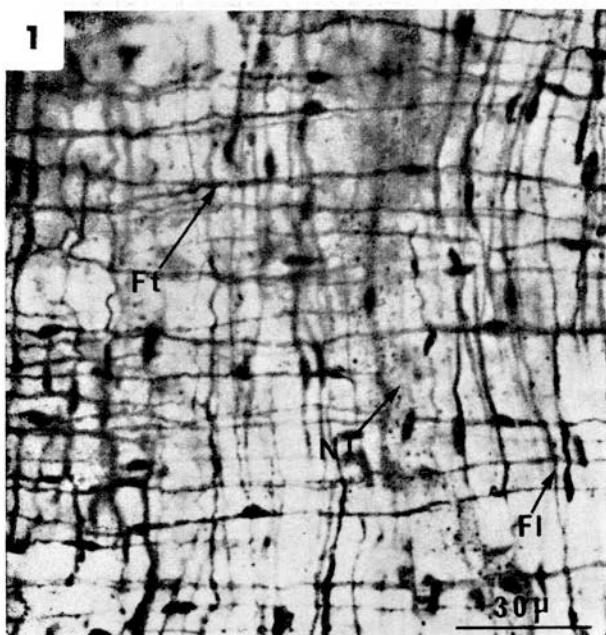
Les imprégnations au bleu de méthylène (Pl. II, 1) ont révélé dans l'introvert un plexus nerveux sous-épithélial extrêmement dense, établissant une relation entre les nerfs longitudinaux. Ce plexus



CATHERINE MICHEL

PLANCHE I
Notomastus latericeus : introvert.

- 1 : Arrivée d'un nerf dorsal de l'introvert. Coupe transversale azan.
 - 2 : Arrivée d'un nerf ventral de l'introvert. Coupe transversale azan.
 - 3 : Division d'un nerf ventral. Coupe transversale trichrome de Masson.
 - 4 : Division d'un nerf longitudinal. Imprégnation au bleu de méthylène.
- B : cerveau moyen. - C : collier périoesophagiens. - Em : embouchure de la trompe invaginée. - NI1 : nerf longitudinal de l'introvert. - NI2 : rameau du nerf longitudinal. - Nld : nerf dorsal. - Nlv : nerf ventral. - ON : organe nucal.



dessine un véritable quadrillage avec ses fibres à directions longitudinales (Fl) et transversales (Ft) ; ces deux types de fibres occupent des niveaux légèrement différents : les fibres longitudinales semblent situées dans le plan des muscles longitudinaux, immédiatement sous l'épithélium ; les fibres circulaires se logeraient plutôt dans le plan

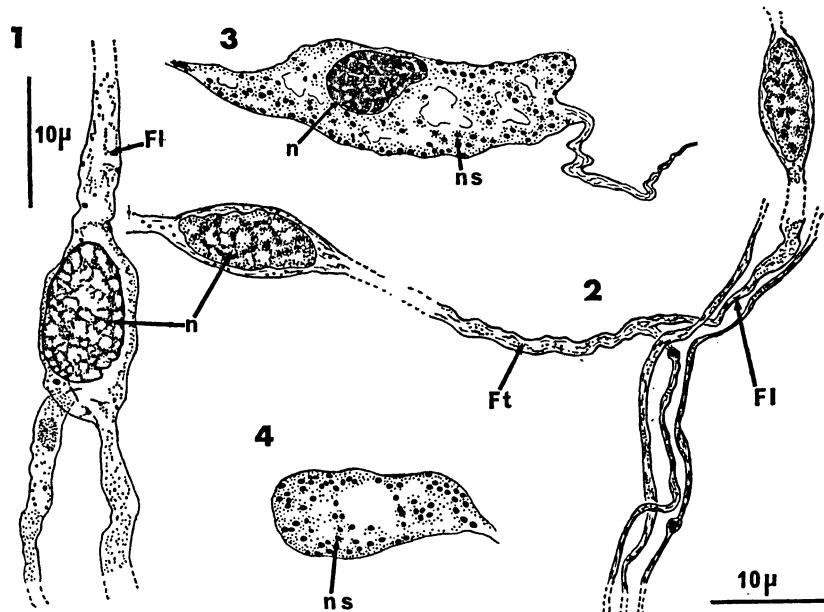


FIG. 3
Notomastus latericeus : imprégnations au bleu de méthylène.

- 1, 2, 3 : Plexus sous-épithéial de l'introvert.
 1 : Division d'une fibre longitudinale.
 2 : Anastomose d'une fibre longitudinale et d'une fibre transversale.
 3 : Cellule nerveuse du plexus.
 4 : Reste cellulaire des glandes œsophagiennes.
 Fl : fibre longitudinale. - Ft : fibre transversale. - n : noyau. - ns : corps de Nissl.

moins superficiel des muscles circulaires. Entre ces deux couches de fibres courent les ramifications des nerfs longitudinaux (Nl). Il existe de nombreuses anastomoses entre les fibres transversales et longitudinales du plexus (Fig. 3 : 2), ainsi qu'avec les nerfs longi-

PLANCHE II
Notomastus latericeus.

- 1, 2, 3, 4 : Imprégnations au bleu de méthylène.
 1 : Plexus sous-épithéial de l'introvert.
 2 : Fibre longitudinale ramifiée du plexus de l'introvert.
 3 : Vue d'ensemble de la zone de l'anneau nerveux : paroi coelomique.
 4 : Neurones bipolaires.
 5, 6 : Coupes transversales, trichome de Masson.
 5 : Anneau nerveux.
 6 : œsophage.
 AN : anneau nerveux. - Fl : fibre longitudinale. - Ft : fibre transversale. - G : glande œsophagiennes. - Mrd : muscle rétracteur dorsal. - Nb : neurone bipolaire. - Nl : nerf longitudinal de l'œsophage. - OE : épithélium œsophagien.

tudinaux. Il semble également que les fibres longitudinales soient en relation avec le plexus nerveux sous-épithéial du corps au niveau de l'embouchure de la trompe invaginée.

Ces fibres nerveuses, traitées par le bleu de méthylène, offrent une substance assez dense et granuleuse dont les élargissements sporadiques renferment des noyaux allongés de teinte très sombre (n). Les fibres longitudinales se divisent, souvent au voisinage du noyau (Fig. 3 : 1), en deux branches dirigées soit vers l'avant, soit vers l'arrière, gagnant ainsi ou l'embouchure de la trompe, ou l'oesophage. Les fibres transversales se divisent dans une autre direction. Certaines fibres longitudinales, à ramifications très courtes et rapidement effilées (Pl. II : 2), paraissent contracter des rapports avec la musculature ; j'en formule seulement l'hypothèse.

C. *Cellules nerveuses du plexus* (Fig. 2 : Na ; Fig. 3 : 3).

On observe parfois de gros neurones situés dans le plexus sous-épithéial ; leur noyau (n), assez volumineux, se colore fortement au bleu de méthylène, leur cytoplasme clair englobe de nombreux corps de Nissl (ns). Ces neurones, arrondis ou allongés, émettent souvent plusieurs prolongements. Il semble qu'on puisse les rapprocher des neurones d'association que j'ai eu l'occasion de décrire (1966) dans le plexus sous-épithéial de la trompe du Phyllodocidae *Eulalia viridis*.

D. *Cellules neurosensorielles des papilles* (Fig. 2 et 4 : 1, 2).

Les papilles de l'introvert possèdent chacune un groupe de cellules neurosensorielles correspondant à l'organe en forme de coupe de Eisig. Les préparations histologiques banales (Fig. 4 : 1) montrent une accumulation de noyaux (nn) au centre de la papille ; ils sont reliés par des fibrilles au plexus sous-épithéial (X). Parfois apparaît au sommet de la papille, comme l'avait noté Eisig, un amincissement cuticulaire garni de sortes de « cils ».

Après coloration au bleu de méthylène (Fig. 4 : 2) et dans les cas favorables, on observe un groupe de cellules neurosensorielles bipolaires (CN) dont le processus central (pc) est en relation avec le plexus sous-épithéial. Le corps cellulaire lui-même, assez gros, contient un noyau (nn) très colorable ; le processus périphérique (pp), plus long et grêle, se termine par une extrémité renflée en cupule (KN) d'où s'échappe un panache de « cils » (cln) extrêmement fragiles. En effet, au cours même d'une observation, ils peuvent se gonfler, former une boule à leur extrémité, devenir turgescents et disparaître. Cette structure des cellules neurosensorielles des papilles, entrevue chez différentes Polychètes, correspond aux images que j'ai déjà précisées (1964) chez *Eulalia viridis* à propos des papilles de la trompe. Les organes en forme de coupes de Eisig sont en réalité constitués d'un groupe de cellules neurosensorielles, ce qui confirme la supposition de cet auteur ; leur rôle n'est pas encore démontré. Des cellules neurosensorielles comparables se localisent également dans le tégument des premiers segments thoraciques et sur le prostomium.

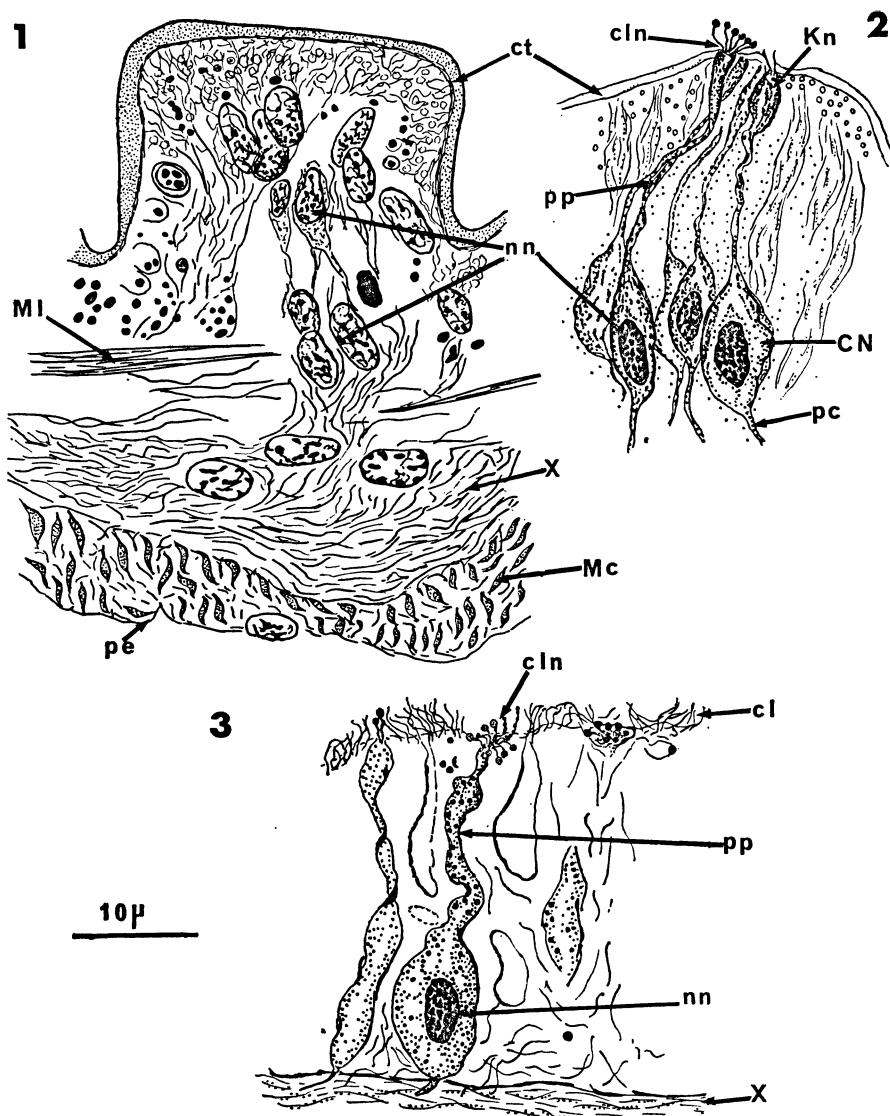


FIG. 4
Notomastus latericeus.

1 : Papille de l'introvert, trichrome de Masson, coupe longitudinale.
 2 : Papille, imprégnation au bleu de méthylène.
 3 : Epithélium œsophagien, imprégnation au bleu de méthylène.
 cl : ciliature épithéliale. - cln : «cils» nerveux. - CN : cellule neurosensorielle. - ct : cuticule. - KN : cupule nerveuse. - Mc : muscles circulaires. - MI : muscles longitudinaux. - nn : noyaux des cellules neurosensorielles. - pc : processus central. - pp : processus périphérique. - X : plexus sous-épithélial.

II. - Jonction introvert-œsophage.

A. *Un anneau nerveux* (Fig. 2 ; Pl. II : 3, 4, 5, AN) a la même position, à la jonction des deux parties de la trompe, que le ganglion

décrit par Whitear (1953) chez *Arenicola marina*, où cet auteur constate la présence de nombreux neurones périphériques. Chez *Noto-mastus*, l'anneau est constitué surtout de substance fibrillaire ; les techniques histologiques font apparaître des noyaux situés à la surface de l'anneau (Pl. II : 5, n) qui sont peut-être homologues des neurones du ganglion de l'Arénicole ; toutefois le bleu de méthylène met en évidence, à ce niveau, une accumulation de granulations sombres indiquant bien la présence de l'anneau nerveux, mais je n'ai pas pu, par cette méthode, déceler de neurones proprement dits dans le nerf ou contre le nerf lui-même. Cependant, sur de telles préparations, il existe des neurones bipolaires (Nb) dont une courte fibre provient du nerf circulaire, à proximité duquel se trouve le noyau, tandis que l'autre fibre, très longue, se dirige sans se ramifier vers la région antérieure de l'introvert et peut atteindre jusqu'à 300 μ de long. Ces neurones sont situés en position superficielle par rapport au plexus, c'est-à-dire dans la zone coelomique.

B. Glandes œsophagiennes et muscles rétracteurs (Fig. 2 et 3 : 4 ; Pl. II : 3).

A faible distance de l'anneau nerveux (AN), est située la couronne de glandes œsophagiennes (G) dont j'ai décrit le rapport avec les quatre muscles rétracteurs de la trompe (Mrd). Cette proximité a conduit Eisig à les interpréter comme « ganglions de la trompe » ; or j'ai pu montrer que ces structures sont glandulaires et sécrètent une association de mucopolysaccharides acides complexes et de lipides hétérophasiques. Après coloration au bleu de méthylène, j'ai pu voir parfois dans ces glandes des restes cellulaires à contour flou (Fig. 3 : 4) et pourvus de nombreuses granulations comparables aux corps de Nissl (ns) des neurones multipolaires du plexus de l'introvert ; leur noyau presque incolorable laisse un vide au sein du cytoplasme, aussi ne peut-on, sur de telles données, conclure à la présence ou à l'absence de neurones dans les glandes œsophagiennes.

Cependant, ces glandes et les muscles rétracteurs qui les traversent avant de s'insérer sur l'épithélium œsophagien au voisinage de l'anneau nerveux, sont richement innervés par des filets provenant de ce dernier (Pl. II : 3). Il n'est pas non plus impossible que les muscles rétracteurs reçoivent aussi des filets nerveux provenant du plexus sous-tégumentaire lorsque ces muscles rejoignent la musculature longitudinale du corps au niveau du premier septum thoracique.

III. - Œsophage. (Fig. 2 et 4 : 3 ; Pl. II : 6).

L'œsophage a une innervation plus pauvre que l'introvert et les nerfs œsophagiens issus de l'anneau nerveux sont de calibre plus faible, difficiles à discerner et à dénombrer ; ils sont situés sous l'épithélium dont ils longent la membrane basale (Pl. II : 6, NI). En coupe transversale, on les voit seulement lorsque la musculature est contractée et que l'épithélium est plissé. Le plexus qui relie ces nerfs est beaucoup plus lâche que celui de l'introvert et se colore

difficilement par le bleu de méthylène. L'épithélium œsophagien renferme encore, mais en ordre dispersé, quelques cellules neurosensorielles semblables à celles des papilles (Fig. 4 : 3). Il est probable, d'autre part, que les régions postérieures de l'œsophage reçoivent une innervation viscérale provenant des ganglions de la chaîne nerveuse.

Conclusion.

Cette étude a permis de préciser et de compléter les données d'Eisig sur l'innervation de la trompe des Capitellidés et de signaler les homologies de structure du système nerveux stomatogastrique de *Notomastus latericeus* et d'*Arenicola marina* (Whitear, 1953). En effet, chez ces deux Polychètes sédentaires, dont les trompes appartiennent au même type anatomique, on retrouve :

1° dans l'introvert de *Notomastus*, correspondant à l'ensemble masse buccale, pharynx et post-pharynx d'*Arenicola*, une ramification comparable des nerfs longitudinaux et un plexus très développé en relation avec les cellules neurosensorielles ;

2° un anneau nerveux de nature plus ou moins ganglionnaire à la jonction de cette première partie et de l'œsophage ;

3° une innervation analogue de l'œsophage : nerfs moins bien individualisés que dans l'introvert et réunis en un plexus sous-épithélial.

Cette similitude de schéma général n'exclut pas quelques différences : présence chez *Notomastus* de neurones bipolaires en relation avec l'anneau nerveux et surtout existence de glandes œsophagiennes richement innervées en rapport avec quatre muscles rétracteurs puissants.

Summary

The proboscis of *Notomastus latericeus* (Sars) is provided with two pairs of nerves issuing from the circumoesophageal connectives. These four nerves ramify several times; they are connected by a rich subepithelial plexus with longitudinal and transversal varicose fibers in connection with the neurosensory cells of the papillae. To the oesophageal bound the longitudinal nerves join a nervous ring from which are issued bipolar neurons, nervous filaments providing oesophageal glands and retractor muscles of proboscis and the oesophageal nerves.

Zusammenfassung

Der Rüssel von *Notomastus latericeus* (Sars) wird durch zwei longitudinale Nervenpaare innerviert, die vom perioesophagealen Ring ausgehen. Diese vier Nerven verzweigen sich mehrmals und sind durch einen dichten subepithelialen Plexus verbunden, der aus longitudinalen und transversalen krampfaderartigen Fasern besteht, und der mit den neurosensoriellen Zellen der Papillen in Beziehung steht. An der Grenze des Oesophags münden die longitudinalen Nerven in einen Nervenring, von dem bipolare Neuronen ausgehen, Fasern die die œsophagiernen Drüsen und die Rückziehmuskeln des Rüssels innervieren, sowie die Nerven des Oesophags.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- EISIG, H., 1887. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel. T. 16. Capitelliden. *Berlin, R. Friedländer.*
- MANARANCHE, R., 1966. — Anatomie du ganglion cérébroïde de *Glycera convoluta* Kéferstein (Annélide Polychète), avec quelques remarques sur certains organes prostomiaux. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 259-280.
- MICHEL, C., 1964. — Histologie, histo chimie et innervation de la trompe d'*Eulalia viridis* (Müller) (Polychètes Errantes, Phyllodocidae). *Lab. Dinard*, 49-50, pp. 62-95.
- MICHEL, C., 1966. — Sur la présence de cellules nerveuses multipolaires dans la gaine de la trompe d'*Eulalia viridis* (Müller) (Phyllodocidae). *Bull. Soc. Zool. France*, 91 (2), pp. 149-153.
- MICHEL, C., 1967. — Muscles rétracteurs et glandes œsophagiennes de la trompe de *Notomastus latericeus* (Sars) (Capitellidae, Annélide Polychète Sédentaire). *Bull. Soc. Zool. France* (sous presse).
- PALMGREN, A., 1955. — Staining nerve fibers in the central nervous system of *Myxicola* (Polychaeta, Sabellidae). *Quart. J. micr. Sc.*, 89 (2), pp. 1-45.
- RACOVITZA, E., 1896. — Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes. *Arch. Zool. exp. gén.* 3^e sér., 4 (2), pp. 177-343.
- RULLIER, F., 1950. — Etude morphologique et physiologique de l'organe nucal chez les Annélides Polychètes sédentaires. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, 25 (3), pp. 207-341.
- WHITEAR, M., 1953. — The stomatogastric Nervous System of *Arenicola*. *Quart. J. micr. Sc.*, 94 (3), pp. 293-302.