

ÉTUDE DU SYSTÈME NERVEUX DE *DEROCHEILOCARIS REMANEI* DELAMARE ET CHAPPUIS 1951 (CRUSTACEA, MYSTACOCARIDA)

par

Selma Baccari et Jeanne Renaud-Mornant

Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au C.N.R.S., Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Résumé

Une description du système nerveux de *Derocheilocaris remanei* a été effectuée à l'aide de coupes histologiques comparées à des colorations *in toto* (imprégnations argentiques principalement), accompagnées de reconstitutions graphiques. Des précisions sont apportées sur la constitution des centres cérébroïdes (proto-, deut- et tritocérébron) et de la chaîne ventrale. L'absence des ganglions ventraux dans les deux derniers métamères est confirmée. Les organes céphaliques accolés au protocérébron sont décrits sans que des homologies aient pu être établies avec les organes sensoriels d'autres Crustacés. Une commissure tritocérébrale libre existe et se situe sous la courbure de l'œsophage. Une commissure libre est également présente pour chaque ganglion de la chaîne ventrale mais le fait qu'elle soit double ne peut être affirmé que pour les ganglions thoraco-abdominaux car les ganglions des pièces buccales sont si coalescents à leur base qu'il a été impossible dans ce cas de mettre en évidence une double commissure.

Certains nerfs, issus du système nerveux central, ont pu être localisés au départ des ganglions sur coupes histologiques (Palmgren), mais le réseau innervant les principaux organes n'a pu être révélé que par des imprégnerations argentiques *in toto*. L'innervation des appendices céphaliques et thoraciques a pu ainsi être mise en évidence de même que celle des glandes métamériques, infraproctodéales ventrales et furcales.

Introduction

Dès leur première publication sur les Mystacocarides, lors de leur découverte, Pennak et Zinn (1943) ont fait remarquer le caractère particulier et primitif de leur système nerveux. Ils constatent en effet une « fusion beaucoup moins importante des ganglions céphaliques que chez les autres groupes ». Plus tard, Dahl (1952) effectue une étude histologique sur une espèce du Pacifique *D. galvarini*; bien que ne disposant que de quelques exemplaires conservés dans du formol, il a pu cependant décrire les principales caractéristiques du système nerveux, en montrer la disposition archaïque et jeter les bases qui permettent les premières comparaisons avec d'autres groupes de Crustacés. Fize (1964) reprend quelques observations de Dahl et les applique à l'espèce méditerranéenne préalablement décrite par Delamare et Chappuis en 1951. Récemment, dans une note préliminaire, Cals, Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant (1971) donnent un schéma général de la disposition métamérique des ganglions chez *D. remanei* en s'appuyant sur des résultats obtenus à partir de coupes mais, sur-

tout, de colorations *in toto*. Cependant, la morphologie interne du cerveau, des ganglions céphaliques et thoraco-abdominaux demeurait très imparfaitement connue. L'innervation des appendices céphaliques, des pattes thoraciques et de l'abdomen n'avait pas été vue et l'absence des ganglions de la chaîne ventrale dans les deux derniers segments demandait à être vérifiée.

Matériel et techniques

Les adultes des deux sexes de *Derocheilocaris remanei* sont récoltés selon le procédé Karaman-Chappuis (Chappuis, 1942) sur la plage de Canet (Méditerranée occidentale) qui est la localité type (1). L'adulte, à maturité sexuelle, mesure environ 500 µ pour un diamètre de 40 à 50 µ, les mâles étant légèrement plus grands que les femelles.

Un début de congélation rapide dans une faible quantité d'eau de mer nous a paru la meilleure méthode pour éviter la courbure des animaux au moment de la fixation. Une fois morts, ils sont transférés aussitôt dans du fixateur frais.

Nous avons utilisé le Halmi pour les fixations destinées aux colorations suivantes : hématoxyline ferrique, hématoxyline chromique - phloxine de Gomori, azan selon Heidenhain et safranine-vert lumière.

Le liquide de Bouin a donné de bons résultats pour les colorations à l'hémalun picro-indigocarmine. Le Carnoy a été préféré pour la coloration à l'hématoxyline de Delafield, alors que le Maximow s'est révélé meilleur pour la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck.

Les imprégnations osmiques ont été effectuées *in toto* en fixant les animaux au Champy et en les laissant 24 heures à l'étuve dans le tétr oxyde d'osmium à 1 p. 100.

L'imprégnation argentique des coupes a été réalisée selon la méthode de Palmgren (1960) après fixation à l'AFA (alcool 95° - formol - acide acétique) et celle des animaux *in toto* selon Bodian (1937). Cette dernière technique, modifiée par Derouux et Tuffrau (1965), puis par Dragesco et Njiné (1971) a donné les meilleurs résultats pour la mise en évidence des fibres nerveuses (2).

Les coupes séries à 5 µ ont été réalisées après inclusion mixte gélose-paraffine ; cependant, les coupes ne sont pas suffisantes pour la localisation et l'observation de très petites structures, c'est pourquoi toutes les colorations topographiques citées plus haut ont été appliquées aux animaux *in toto* après adaptation des temps et des dilutions ; une meilleure compréhension des détails anatomiques a pu ainsi être obtenue (Cals *et al.*, o.c.).

Nous avons utilisé les méthodes de reconstruction graphique classiques, ainsi que de reconstitution plastique (Lison, 1937 et Gaunt, 1971), pour réaliser un dessin dans l'espace du système nerveux céphalique (Fig. 1).

SYSTÈME NERVEUX

Le système nerveux central s'étend de la partie acronale au huitième segment thoraco-abdominal. D'abord dorsal, il s'infléchit à la hauteur du collier péricœsophagien pour s'établir en position ventrale après la courbe de l'œsophage. Son volume est important, il occupe

(1) Les nombreux prélèvements ont été effectués par Mme Coineau, de Banyuls, que nous remercions bien sincèrement.

(2) Nous remercions MM. Tuffrau et Albaret de nous avoir fait profiter de leur expérience pour l'application de cette technique.

presque la totalité de la cavité générale jusqu'à la bouche et, ensuite, sa masse ganglionnaire remplit plus de la moitié des segments céphaliques postoraux et du postcéphalosome.

La chaîne thoracoabdominale scalariforme n'a de ganglions développés que jusqu'au troisième segment abdominal (Cals *et al.*, *o.c.*) mais nous avons pu voir qu'elle continue, par de larges ramifications, jusque dans les uropodes. L'ensemble est entouré d'une fine membrane conjonctive de soutien le rattachant aux plaques tergales, dans la région céphalique, et aux plaques pleurales, pour la chaîne ventrale thoraco-abdominale.

Protocérébron et organes céphaliques

Le protocérébron est situé dans la partie antérieure dorsale du céphalon (métamère antennulaire). Il est coiffé dans sa partie proximale par des organes logés dans les expansions rostrales antérieures et il est bordé de chaque côté par des organes rostraux latéraux (Cals *et al.*, 1968). Enfin, ventralement, il est accolé au deutocérébron (Planche I).

Les formations céphaliques, localisées dans les expansions rostrales antérieures de part et d'autre de l'échancrure médiane, sont considérées comme deux organes distincts. Elles comprennent un organe trilobé contenant plusieurs globules sphériques décrit comme un œil par les premiers auteurs et un organe pair situé de chaque côté du premier, interprété comme un homologue des organes frontaux par Dahl (1952). Ces deux formations ont été l'objet de controverses entre les chercheurs spécialisés dans l'étude des organes sensoriels des Crustacés, sans qu'ils aient pu aboutir à trouver des analogies valables avec les organes étudiés en détail dans les groupes voisins.

En ce qui concerne l'organe trilobé à globules, Pennak et Zinn, dans la description originale, suggèrent qu'il s'agit d'yeux, suivis en cela par Dahl (1952) qui le décrit comme un dérivé de l'œil nauplien. Delamare et Chappuis pensent aussi qu'il s'agit peut-être d'un appareil visuel, «bien que cela ne paraisse pas certain» (1954). En ce qui concerne l'organe pair situé en bordure de l'organe trilobé et duquel se détachent des nerfs vers des soies sensorielles, Dahl (1953), après étude sur les Copépodes, doute qu'il puisse être considéré comme l'homologue des organes frontaux des Copépodes ou des Phyllopodes.

Récemment, Elofsson (1966), dans une étude détaillée des yeux naupliens et des organes frontaux des Crustacés non-Malacostracés, a donné une définition et les principales caractéristiques de ces organes dans chaque groupe. Il décrit en détail les yeux naupliens et définit les organes frontaux comme des yeux frontaux régressés. Ses conclusions générales montrent qu'une analogie entre les différents organes est impossible parmi les quatre groupes de non-Malacostracés (Phyllopoda, Anostraca et Maxillipodia-Ostracoda). Au sujet des Mystacocarides, après examen des préparations histologiques de *D. galvarini* et *D. remanei* fournies par Dahl, il conclut que les premiers organes ne sont pas des yeux et que les seconds ne peuvent être des organes frontaux. Il renonce temporairement à les nommer.

Il est bien entendu que, pour pouvoir éventuellement homologuer les formations présentes chez les Mystacocarides avec d'autres organes bien définis dans d'autres groupes, il faut d'abord connaître dans quelle partie du cerveau se fait leur innervation et pouvoir ensuite les distinguer par des caractéristiques cellulaires bien établies. Il semble que les possibilités du microscope photonique soient trop limitées pour donner une solution satisfaisante à ce problème. Cependant, nous ajouterons quelques observations sur ces organes que nous nommerons respectivement organe A et organes B pour pouvoir les distinguer provisoirement.

a) **L'organe A** est formé de trois lobes distincts : un lobe basai (17μ de large et 7μ de long), légèrement scindé en deux et surmonté de deux lobes antérieurs de 12μ de long et 9 à 10μ de large. Dans chacun des lobes antérieurs, un gros globule de $3,2$ à 4μ est toujours présent et symétrique par rapport à l'échancrure médiane, alors que dans la partie postérieure basale, d'autres globules plus petits ($2,4$ à $1,6 \mu$) et plus nombreux (5 à 6) sont distribués sans ordre apparent. Dahl (o.c.) note une taille plus grande de ces globules chez les mâles, mais nous ne l'avons pas remarquée dans l'espèce méditerranéenne. Tous ces corps sphériques d'apparence homogène se colorent : en rouge par l'azan et la safranine et en vert au trichrome de Ramon y Cajal. Ils sont non éosinophiles, A.P.S. et Feulgen - négatifs. Une différence de structure s'observe entre les gros globules antérieurs et les plus petits postérieurs ; en effet, sur des coupes au Palmgren, on voit nettement un corps lenticulaire interne très sombre, entouré d'une fine pellicule plus claire dans les globules antérieurs. Dahl (o.c.) avait fait la même observation sur *D. galvarini* imprégné par la méthode de Bodian. Ces globules lenticulaires ne sont pas au contact de la cuticule externe mais sont enrobés comme les autres dans un réseau fibrillaire très dense qui occupe les trois parties définies plus haut et dont la mise en évidence a été faite par sa cyanophilie (azan), sa teinte vert pâle à la safranine-vert lumière et rose à l'A.P.S. Cette substance tissulaire présente un réticule anastomosé qui converge vers de courtes lignes médianes ($0,8$ à 1μ).

L'innervation de cet organe n'a pas pu être observée sur coupes ; on constate seulement qu'il est séparé de la masse interne centrale du protocérébron par une couche de cellules ganglionnaires, le passage de nerfs n'ayant pu être localisé entre les cellules. Cependant, les imprégnerations argentiques et osmiques *in toto* montrent que deux nerfs de 5 à 6μ de large relient la partie basale de cet organe au centre du protocérébron.

b) **Les organes B** forment une sorte de croissant autour des lobes antérieurs de l'organe A, sur une épaisseur de 2 à 4μ .

Les deux paires de soies subterminales externes, situées sur chacune des expansions rostrales antérieures, semblent reliées par un nerf à cet ensemble cellulaire (7 à 8 cellules). Mais l'innervation même de ces organes n'a pas été vue et il est alors impossible d'émettre des hypothèses afin de trouver des homologues de ces organes avec ceux décrits dans les groupes voisins.

c) **Le protocérébron**, de forme plus ou moins rectangulaire, est aplati dorso-ventralement ; il mesure 35μ de large et 18μ de long

(Planche II, 1). Sur l'animal entier, on voit que les parois frontales, latérales et dorso-ventrales sont constituées par les cellules ganglionnaires arrangeées en forme de fer à cheval. Sur coupes transversales, le protocérébron se présente comme une large plage de cellules ganglionnaires de 1,6 μ . (hématoxyline, safranine) possédant des noyaux de 0,4 μ (Feulgen, azan). Cette plage de cellules est traversée en son centre par un large tronc de fibres nerveuses qui se divise vers l'avant en deux faisceaux (de 5 à 6 μ de diamètre) de fibres séparées par 2 μ . environ sur une longueur de 5 μ et qui représentent vraisemblablement l'innervation de l'organe A. Dans la masse fibrillaire médiane, nous n'avons pu remarquer la présence d'un corps central ou d'un pont protocérébral quelconque. Les lobes latéraux du protocérébron, formés de cellules ganglionnaires, se continuent vers l'arrière de la plaque rostrale sur une longueur d'environ 6 μ . De chaque côté du lobe latéral du protocérébron, part un court nerf vers une soie externe de l'expansion rostrale latérale postérieure. Dahl (*o.c.*) interprète ces deux soies latérales comme des organes frontaux latéraux. Cals *et al.* (1968) considèrent l'ensemble soies et glandes comme des organes rostraux latéraux. Accolées aux lobes latéraux du protocérébron, on remarque la présence de granulations qui se colorent à l'hématoxyline chromique-phloxine de Gomori et à la fuchsine paraldéhyde (Planche I, 1).

Sur coupes (surtout à l'hématoxyline ferrique et à l'azan), on observe que le protocérébron est traversé par une paire de muscles rattachés dorsalement aux plaques tergales et ventralement à la base des antennes (Planche II, 2).

Deutocérébron

Le deutocérébron est d'un volume beaucoup moins important que le protocérébron ; il lui fait suite et le prolonge ventralement sur une longueur de 10 μ environ. Les cellules ganglionnaires (1,5 μ , noyau 0,5 μ) enveloppent la partie ventrale et latérale du tronc de fibres nerveuses sur une épaisseur d'environ 8,4 μ , ce qui représente en moyenne cinq couches de cellules ventrales et deux couches latérales.

Après l'innervation des antennules, des cellules ganglionnaires sont encore présentes de chaque côté du tronc fibrillaire sur une longueur de 5 à 6 μ . Quelques cellules ganglionnaires dorsales sont aussi présentes sur 15 μ mais en nombre beaucoup moins grand au-dessus de ce tronc fibrillaire. Celui-ci, très épais, de forme ovaire (en coupe dm. 13 et 16 μ) est issu du protocérébron et se poursuit jusqu'au collier péricesophagien sur une longueur de 30 μ , avant sa division en connectifs péricesophagiens ; à ce niveau, son diamètre se réduit à 8 et 11 μ . Cette masse fibreuse n'est pas rectiligne, elle s'incurve très nettement vers la face dorsale et, au point d'infexion, elle est maintenue à la plaque tergale par plusieurs groupes de fibres conjonctives. La longueur considérable de cette masse fibreuse est tout à fait remarquable. Elle s'étend entre le deutocérébron et le tritocérébron sur une distance encore plus grande qu'il n'apparaît dans l'espèce décrite par Dahl. Ce dernier soulignait déjà que l'éloignement des centres cérébreux était un caractère primitif chez les Mystacocarides.

Innervation des antennules (Planche II, 2 et 3).

L'innervation des antennules a pu être mise en évidence sur coupes transversales à l'azan et à la safranine-vert lumière et *in toto*, après imprégnation selon Bodian. La partie ventrale du deutocérébron, occupée par des cellules ganglionnaires, s'étend en un lobe central ($8\ \mu$) alors que, de chaque côté, partent des nerfs de $2\ \mu$ de diamètre, accompagnés de quelques cellules ganglionnaires se dirigeant vers la base des antennules pour former le ganglion basai. Ces nerfs ont pu être suivis sur des coupes séries et leur présence dans les antennules a été confirmée par imprégnation osmique *in toto*.

Tritocérébron. Système nerveux stomatogastrique.

Le tritocérébron se situe à une assez grande distance (environ $20\ \mu$) de la partie antérieure du cerveau, constituée par l'ensemble protocérébron-deutocérébron. Cette localisation est en relation directe avec l'absence de céphalisation et l'écartement considérable des pièces buccales chez *D. remanei* (Planche II, 5 et 6).

Le tritocérébron commence à un niveau légèrement antérieur à l'organe prémandibulaire et s'étend jusqu'à l'épaississement sternal post-buccal sur lequel s'insèrent un faisceau de muscles longitudinaux des antennes et certains muscles transversaux des mandibules. Cette partie du système nerveux forme un amas médian de fibres qui se sépare en deux faisceaux pour donner les connectifs péricœsophagiens, reliés entre eux par la commissure libre post-orale. Antérieurement à la courbure de l'œsophage, le tronc nerveux fibrillaire donnant naissance aux connectifs est surmonté d'un ganglion conique formé de deux ou trois couches de cellules ganglionnaires de $1,6\ \mu$ et dont le noyau mesure $0,5\ \mu$. L'ensemble est relié par une enveloppe de tissu membraneux à la plaque tergale (Planche III, 1 et 2). Ce ganglion conique et à base bilobée se prolonge latéralement par une couche de cellules ganglionnaires qui, passant par-dessus les fibres des connectifs péricœsophagiens (diamètre : 5 à $6\ \mu$) et les cavités dans lesquelles se logent les muscles longitudinaux antennulaires, s'épaissit ventralement pour former un ganglion de $7\ \mu$ d'épaisseur et $15\ \mu$ de largeur. Ce ganglion est en contact étroit avec les cellules ganglionnaires labrales mais indépendant du ganglion labral.

Innervation de l'antenne.

Latéralement, à la moitié antérieure des connectifs péricœsophagiens, se détachent des fibres nerveuses d'environ $2,5\ \mu$ de diamètre, entourées à leur départ de cellules ganglionnaires ; elles se dirigent dans le sens antéro-ventral et vont innérer les antennes. L'innervation des antennes a pu être suivie *in toto* après une imprégnation selon la méthode de Bodian, à l'hématoxyline de Delafield et, sur coupes transversales, à la safranine-vert lumière. Deux fibres de $2\ \mu$ environ de diamètre pénètrent dans la base des antennes.

In toto, sur imprégnations osmiques de même que sur coupes frontales au Palmgren, l'innervation de la région buccale se présente sous forme de courts nerfs issus de la partie antérieure des connectifs

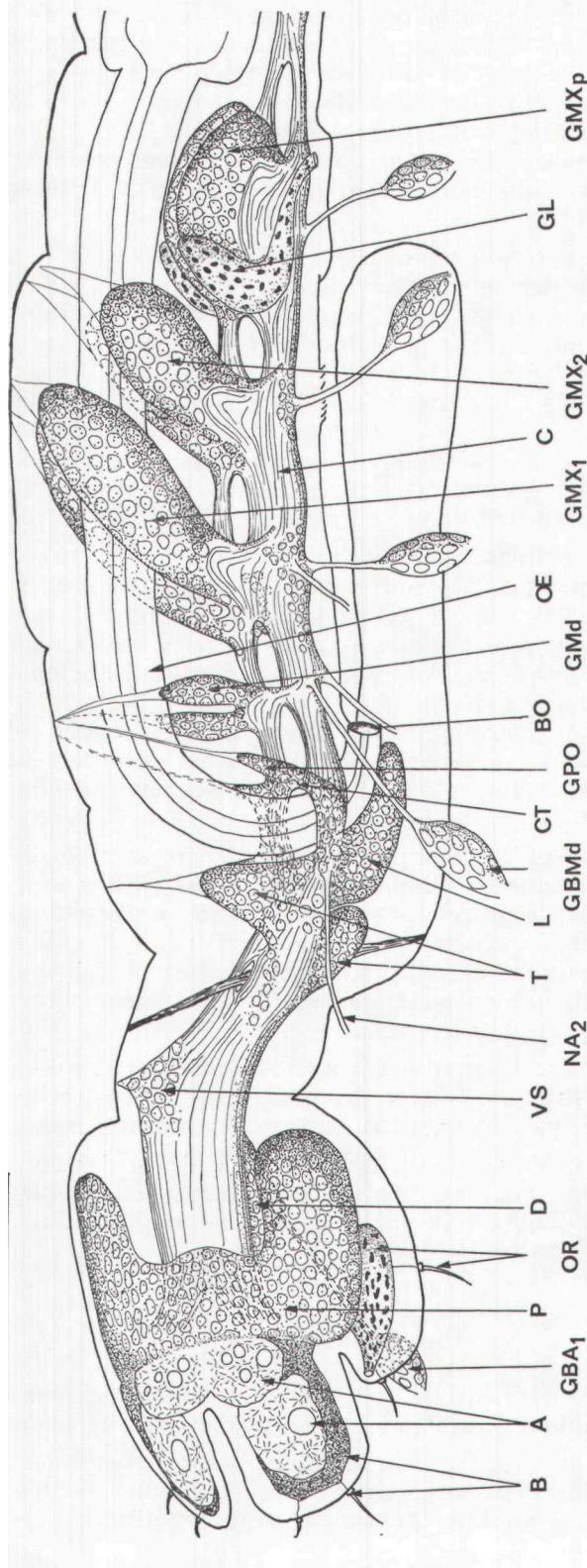


FIG. 1
Derocheilocaris remanei

A_a, B_a : organe A, organe B ; BO : bouche ; C : connectif ; CT : commissure tritocéphrale ; D : Deutocéphalon ; GBA₁ : ganglion basal antennaire ; GBM_a : ganglion basal mandibulaire ; GL : glande maxillipodale ; GMd : glande de la mandibule ; GMX_a : ganglion maxillaire ; GMXP : ganglion maxillaire ; GPO : ganglion post-cesophagien ; L : ganglion labral ; NA_a : nerf antennaire ; OE : oesophage ; OR : organe rostral ; P : Protocéphalon ; T : Tritocéphalon ; VS : ganglion ventriculus *superius*.

périœsophagiens qui se dirigent vers le stomodéum. C'est à ce niveau que, ventralement, se détachent de courts nerfs qui pénètrent dans le ganglion labral. Le ganglion labral en forme de fer à cheval se situe dans la région antérieure du labre, de part et d'autre de la bouche. Il forme une masse bilobée importante, d'environ 22 μ de longueur sur 7 μ d'épaisseur. Les cellules et leurs noyaux semblent avoir la même taille que ceux observés dans la partie antérieure du tritocérébron (Planche III, 3 et 4).

Les connectifs périœsophagiens sont réunis au-dessus de la bouche et sous l'œsophage par une commissure tritocérébrale post-œsophagienne libre, colorée *in toto* par les imprégnations argentiques et osmiques et, sur coupes, par la méthode de Palmgren. Elle mesure 1,6 μ de large. Dahl évoque le conflit qui s'est établi entre divers auteurs au sujet de la commissure tritocérébrale libre des Copépodes ; il a pu vérifier qu'elle existe chez *Diaptomus* et confirmer ainsi l'exactitude des vues de Richard (1891). Nous pouvons affirmer que cette commissure est libre également chez *D. remanei* et qu'elle est située à une distance appréciable de la commissure mandibulaire (10 μ).

Des cellules ganglionnaires recouvrent dorsalement les connectifs circumœsophagiens dans leur partie postérieure. Situées de part et d'autre de l'œsophage, elles se rejoignent postérieurement au-dessus de la bouche et forment deux masses ganglionnaires qui se réunissent sous l'œsophage et que nous désignons sous le nom de ganglion « post-œsophagien ». Il est impossible de voir s'il donne naissance à des nerfs en liaison avec l'œsophage mais, dorsalement, on peut voir que cette masse ganglionnaire se sépare en deux lobes rattachés par une membrane de soutien à la plaque tergale du segment mandibulaire (Fig. 1).

Il semble que l'on peut rapporter au système stomatogastrique la présence d'une chaîne de cellules ganglionnaires situées tout à fait dorsalement et se dirigeant en avant de la crosse de l'œsophage vers la partie antérieure du cerveau. Cette double chaîne de 10 μ de long et composée d'une trentaine de cellules, semble pouvoir être homologuée à un ganglion gastrique ou ganglion *ventriculi superius* observé par Dahl (*o.c.* p. 8, Fig. 4) chez *D. galvarini*.

Les diverses colorations utilisées n'ont pu montrer la présence de nerfs issus de ce ganglion ; seule une membrane le rattachant à la plaque tergale a été vue. Sa fonction demeure donc indéterminée.

Il faut noter qu'entre ce « ganglion » et le début des connectifs périœsophagiens, se trouvent deux muscles traversant la masse de fibres nerveuses et joignant la partie antérieure médiane du labre à la plaque tergale (Planche IV, 1).

Chaîne ventrale

La chaîne nerveuse ventrale inclut les ganglions s'étendant depuis le segment mandibulaire jusqu'au septième segment thoracoabdominal.

A l'exclusion du ganglion mandibulaire, les ganglions des pièces buccales sont extrêmement développés ; ceux du thoracoabdomen sont moins importants et vont en diminuant régulièrement de longueur

et d'épaisseur vers l'arrière du corps. Les ganglions sont absents dans les deux derniers segments abdominaux, mais l'innervation se poursuit jusque dans le telson et les uropodes.

I) Ganglions des pièces buccales.

Ils comprennent les ganglions céphaliques des segments mandibulaires, maxillulaires, maxillaires, et le ganglion maxillipodial du postcéphalosome.

Ces ganglions sont très développés et occupent presque toute la cavité générale sous-oesophagienne. Les connectifs sont relativement épais (6μ de diamètre) et ne fusionnent pas. Ils sont presque accolés et se renflent jusqu'à une hauteur de 10 à 12μ au niveau de chaque commissure au-dessus de laquelle se trouve la masse de cellules ganglionnaires.

L'arrangement général des ganglions et de leurs connectifs a pu être figuré par reconstitution de coupes colorées à l'azan ou à la safranine-vert lumière. L'innervation des pièces buccales a été observée ou vérifiée *in toto* par imprégnerations argentique et osmique.

Ganglion mandibulaire.

C'est le moins volumineux, il est situé à 10μ de la commissure tritocérébrale. Paraissant impair à sa base (11μ), il surmonte la commissure dont il a été impossible de voir si elle était simple ou double. Dorsalement, le ganglion se divise et forme deux lobes composés de cellules ganglionnaires et disposés de part et d'autre de l'œsophage ; ces deux lobes (20μ de longueur, 4μ d'épaisseur) sont maintenus au tégument dorsal du segment mandibulaire par des fibres conjonctives et musculaires. Légèrement en avant de la masse ganglionnaire, deux nerfs se détachent de chaque côté des connectifs ; le plus antérieur longe le connectif vers l'avant puis s'en détache et, après un parcours de 10μ environ, pénètre dans le ganglion basai de la mandibule (6μ sur 12μ) ; le nerf postérieur est rectiligne et se rapproche du ganglion basai sans y pénétrer (Planche IV, 3).

Ganglion maxillulaire.

Après une nouvelle séparation des connectifs (8μ de long), ceux-ci sont raccordés par une autre commissure ($5,2 \mu$), au-dessus de laquelle est placé le ganglion de mxl. Etroitement fusionnés à leur base, les deux lobes ganglionnaires sont très volumineux et se séparent nettement de part et d'autre de l'œsophage. Leur masse est si importante (28μ sur 10μ) qu'elle arrive à remonter plus haut que l'œsophage et à recouvrir également vers l'arrière le ganglion du segment suivant. Une coupe transversale au niveau des maxillules montre le départ, à la hauteur de la commissure, d'une paire de nerfs non accolés, l'un dorsal et l'autre ventral, ce dernier se dirigeant vers le ganglion basai ($3,6 \mu$ sur 10μ) de la patte mxl, après un parcours de 14μ . Dans la région ventrale des connectifs, au niveau commissural, on trouve quelques cellules ganglionnaires sur la ligne médiane et de chaque côté, longeant vers l'avant les connectifs sur quelques microns (Planche IV, 4 et 5).

Ganglion maxillaire.

Après une séparation des connectifs, sur une distance de $8\text{ }\mu$, se trouve le ganglion maxillaire. Il est court ($16\text{ }\mu$) et plus trapu que le précédent, bien que ses deux lobes dorsaux recouvrent encore une partie de l'œsophage ; la base du ganglion est située sur la commissure, masse de fibres qui mesure $11\text{ }\mu$ de long, $7,5\text{ }\mu$ de large et $10\text{ }\mu$ d'épaisseur. Au-dessus, 7 à 10 couches de cellules ganglionnaires ($1,5\text{ }\mu$) forment deux lobes étirés dorsalement et perforés en leur centre par une cavité de $7\text{ }\mu$ de diamètre au maximum. *In toto*, à l'imprégnation osmique ou sur coupe à l'azan, on peut voir l'innervation de la maxille. Légèrement en avant de la base du ganglion, un nerf se dirige obliquement et vers l'arrière, pour rejoindre le ganglion basal ($5,5\text{ }\mu$ sur $9\text{ }\mu$). De même que pour le ganglion de mxl, on trouve quelques cellules ganglionnaires, situées ventralement à la base de la commissure, mais en beaucoup moins grand nombre (Planche IV, 5).

Ganglion maxillipodial.

A la suite du ganglion maxillaire, les connectifs libres peuvent être suivis sur une longueur de $6\text{ }\mu$, puis ils sont réunis par une commissure de $5,5\text{ }\mu$ de large. Le ganglion de mxp possède une base de fibres beaucoup plus volumineuse ($9\text{ }\mu \times 9\text{ }\mu$) que celle des ganglions précédents et sa forme générale est plus massive. Les lobes restent accolés ; cependant, ils se séparent dans leur partie supérieure pour former une gouttière au-dessous de l'œsophage ; leur extrémité postérieure est rejetée vers l'arrière (Planche IV, 6 ; Fig. 1).

La masse de cellules ganglionnaires est formée de cinq à six couches de cellules de $1,2\text{ }\mu$. Au centre des deux lobes, il a été possible de noter sur certaines coupes la présence d'une cavité de $2\text{ }\mu$ de diamètre. Ventralement, on trouve encore des cellules ganglionnaires entre les connectifs postcommissuraux. De chaque côté du ganglion, au niveau de sa partie antérieure, se trouve une glande qui se prolonge latéralement à la commissure et vient s'ouvrir à l'extérieur sur le sternite du postcéphalosome (voir p. 595). Cette glande se colore en rouge à l'azan et à la safranine.

L'innervation du maxillipède a pu être suivie *in toto* à l'imprégnation osmique. Le départ du nerf s'effectue à la hauteur de la commissure. Puis, il se dirige perpendiculairement aux connectifs vers la base de mxp.

A la description du système nerveux céphalique, nous pouvons ajouter quelques remarques générales :

chacun des lobes centraux des ganglions de md, mx1 et mx2 est retenu par un tissu de soutien à la plaque tergale du segment correspondant ;

l'espace intercommissural entre chaque ganglion céphalique est occupé par un épaississement sternal où s'insèrent les muscles transversaux responsables des mouvements des pièces buccales ;

le nombre des cellules ganglionnaires diminue du ganglion de mx1 au ganglion de mxp (Planche IV, 2).

2) Chaîne nerveuse thoraco-abdominale.

La disposition scalariforme de cette chaîne a été plus facilement mise en évidence que dans les métamères précédents et son aspect primitif est donc plus apparent.

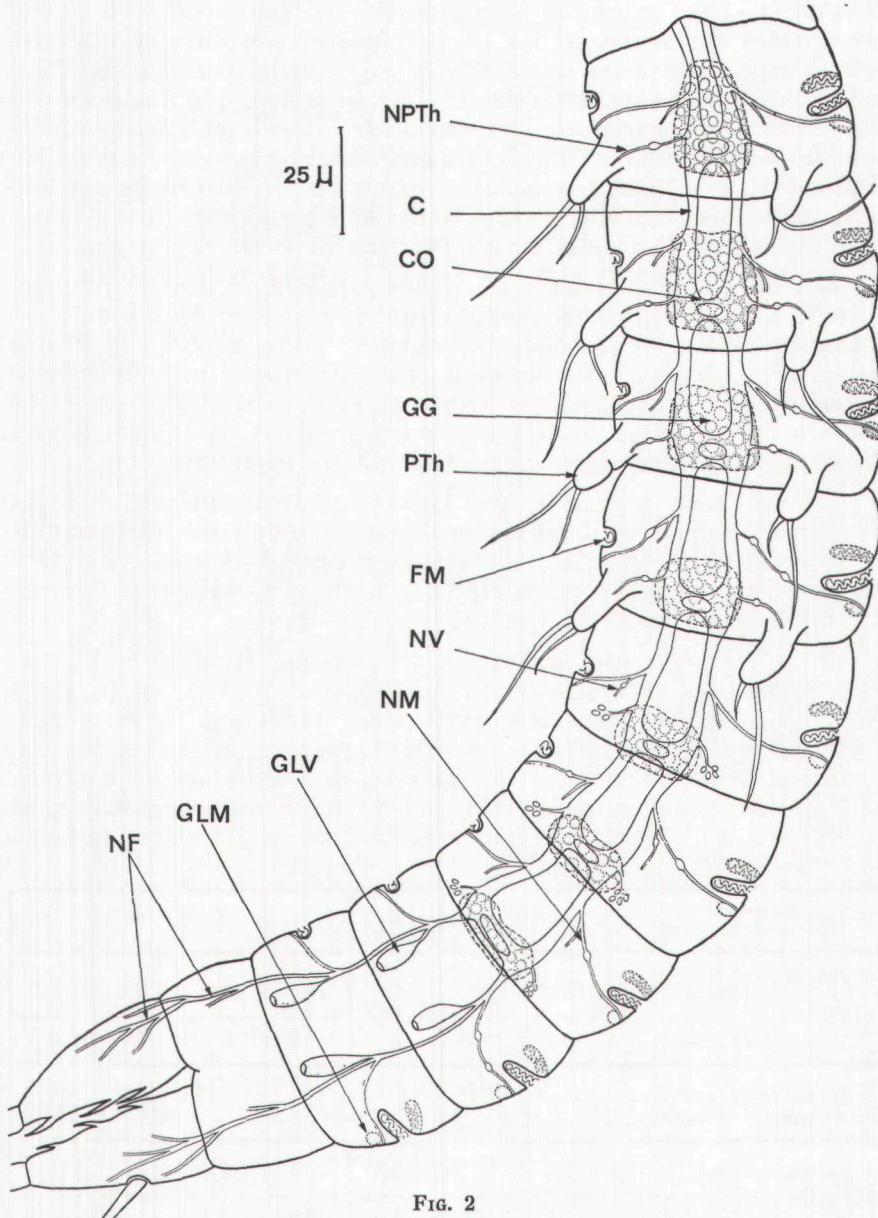


FIG. 2
Derocheilocaris remanei

Vue ventrale (de 3/4) de la chaîne nerveuse thoraco-abdominale.

C : connectif ; CO : double commissure ; FM : fente métamérique ; GG : ganglion métamérique ; GLM : glande métamérique ; GLV : glande ventrale ; NF : nerf innervant les glandes furcales ; NM : nerf innervant les glandes métamériques ; NPTh : nerf innervant les pattes thoraciques ; NV : nerf ventral ; PTh : patte thoracique.

Le volume des ganglions est moins important et leur forme plus aplatie. Leur largeur est à peu près constante mais leur longueur et leur épaisseur diminuent régulièrement jusqu'au troisième segment abdominal (Fig. 2).

Chaque ganglion est formé d'un certain nombre de cellules ganglionnaires ($1,2\mu$) entourant les connectifs qui sont renflés au niveau des doubles commissures. En coupe transversale, on voit quelques cellules logées entre les connectifs et une couche ventrale enrobant latéralement leur base. Dorsalement, on ne trouve que quelques cellules surmontant la région commissurale. *In toto*, l'imprégnation argentique révèle la présence d'une double commissure pour chaque ganglion (Planche V, 3 ; Fig. 2) ; la branche commissurale antérieure est toujours deux fois plus épaisse que la branche postérieure, mais toutes deux diminuent de diamètre vers l'arrière du corps.

Dans la partie antérieure de chaque ganglion, se trouve une paire de nerfs issue de chaque connectif et qui se divise en deux branches : la branche antérieure s'écarte latéralement et va innérer la glande métamérique située au-dessous de la fente correspondante ; la branche postérieure est beaucoup plus courte et reste ventrale. De la partie médiane du ganglion, un nerf très court se dirige ventralement vers un groupe de cellules tégumentaires disposées en rosette.

L'innervation des pattes thoraciques se fait par un nerf issu des ganglions à la hauteur de la commissure. Dans l'espace intercommisural, en avant de chaque ganglion, se situent deux épaississements sternaux sur lesquels sont insérés des muscles rattachés aux fentes métamériques (Planche V, 1 et 2).

Dans les segments postérieurs thoraco-abdominaux 8 et 9 où les ganglions du système nerveux central sont absents, on trouve à leur place une paire de glandes ventrales, reliées aux derniers ganglions par un cordon nerveux important, prolongeant les connectifs. Ce cordon se subdivise en nerfs rattachés à chaque glande ventrale, alors qu'une subdivision latérale innervé les glandes métamériques situées sous les fentes. Une branche postérieure pénètre dans la furca

Métamères thoraco-abdominaux	1	2	3	4	5	6	7
longueur ... ganglions	32	20	20	18	16	8,8	7,5
épaisseur ...	10	9,2	8	7,2	6	6	4
distance entre ganglions de chaque métamère ...	8	6,4	8	8	20	22	
diamètre ant. des commissures	2,5	2	2,5	1,2	1,4	1	0,6
post.	1,6	1,6	1,8	0,8	0,8	0,5	0,4
largeur des connectifs au niveau commissural.	10,8	12	14,4	16	17,2	17,2	20
longueur des connectifs	11	16	20	27,6	24,8	24	

et innervé quatre glandes dans chacune des branches furcales (uro-podes) (Planche V, 4).

Le schéma général de l'innervation du thoraco-abdomen est donné par la figure 2 et les mesures (en μ) des principaux éléments de la chaîne ventrale sont rassemblés dans le tableau ci-contre.

CONCLUSION

Au cours de ce travail, nous avons pu confirmer que, chez *Derocheilocaris remanei*, l'absence de céphalisation des premiers métamères entraîne une disposition très archaïque des ganglions nerveux et que la chaîne ventrale conserve une allure scalariforme avec double commissure entre les ganglions. Ces faits rapprochent les Mystacocarides de certains Branchiopodes et les différencient nettement des Copépodes, l'hypothèse d'Armstrong (1949) étant ainsi rejetée. Néanmoins, la mise en évidence d'une commissure libre tritocérébrale pourrait permettre à ce niveau une comparaison avec certains Copépodes (Calanoïdes) étudiés par Richard. Cependant, nous avons pu montrer qu'il existe un ganglion sous-œsophagien individualisé chez *D. remanei*.

L'innervation des appendices céphaliques et des pattes thoraciques est figurée ici pour la première fois ainsi que celle des derniers segments abdominaux, du telson et des uropodes.

La mise en évidence d'un important réseau nerveux pénétrant dans les glandes métamériques latérales et ventrales souligne l'intérêt du système glandulaire chez cette espèce. Ce système pourrait être comparé à celui décrit chez les Copépodes Cyclopoides par Richard et Harpacticides par Fahrenbach (1962).

Les organes associés au protocérébron et considérés par les premiers auteurs comme des organes sensoriels n'ont pu être homologués à aucune des formations éventuellement comparables chez d'autres Crustacés non-Malacostracés. Etant donné la taille des organes, une meilleure connaissance de la cytologie et de l'ultrastructure est nécessaire pour que des comparaisons valables puissent être effectuées avec d'autres groupes. Nous souhaitons que les documents apportés ici servent de base à de telles recherches et permettent d'élucider ainsi le problème des affinités systématiques et de la phylogénie des Mystacocarides.

Summary

Nervous system of *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis 1951
(Crustacea, Mystacocarida)

A detailed description of the nervous system of *Derocheilocaris remanei* is given. Data were obtained from histological sections compared with silver impregnated whole mounts. Cephalic organs located near the protocerebrum are described but homologization with any similar structure among other Crustacea was found impossible. The main cerebral center topography and the presence of free tritocerebral commissure are established. Innervation of cephalic appendages are shown and the nervous pathways are followed from each related ganglion. A graphic reconstruction of ganglia and nerves arrangement is drawn. Evidence of

a double commissure connecting the thoraco-abdominal chain ganglia is given. Absence of ventral chain ganglia in the last two metameres is confirmed. Innervation of thoracal legs, metameric glands and ventral glands has been revealed as well as that of the two last segments and the uropods.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARMSTRONG, J.C., 1949. — The systematic position of the genus *Derocheilocaris* and the status of the subclass Mystacocarida. *Am. Mus. Novit.* 1413, pp. 1-6.
- BEKLEMISHEV, V.N., 1952. — Base d'Anatomie comparée des Invertébrés, Sovetskaya nauka, Moscou (en russe), 432 pp.
- BODIAN, D., 1937. — The staining of paraffin sections of nervous tissues with activated protargol. The role of fixatives. *Anat. Rec.* 69, pp. 153-162.
- BULLOCK, T.H. et HORRIDGE, G.A., 1965. — Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. Freeman, San Francisco, Vol. 1 et 2 : 1.719 pp.
- CALS, P., DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et RENAUD-MORNANT, J., 1968. — Nature et adaptation à un mode de vie en milieu interstitiel des structures cuticulaires céphaliques chez *Derocheilocaris remanei*, Delamare D. et Chappuis (Crustacea, Mystacocarida). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 266, pp. 126-129.
- CALS, P., DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et RENAUD-MORNANT, J., 1971. — Caractères anatomiques des Mystacocarides (Crustacea). Etude de *Derocheilocaris remanei* Delamare Deboutteville et Chappuis, 1951. *C. R. Acad. Sc. Paris* 272, pp. 3.154-3.157.
- CHAPPUIS, P.A., 1942. — Eine neue Method zur Untersuchung der Grundwasser-fauna. *Acta Sci. Math. Kolozsvár*, 6, pp. 1-7.
- CLAUS, C., 1863. — Die freilbenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung Fauna. Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. Engelmann, Leipzig, 230 pp.
- DAHL, E., 1952. — Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-1949. 7. Mystacocarida. *Lunds Univ. Arssk.* 48, 6, pp. 1-40.
- DAHL, E., 1953. — Frontal organs in free-living Copepods. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund.* 23, pp. 32-38.
- DAHL, E., 1956. — On the differentiation of the topography of the Crustacea head. *Acta zool. Stockholm* 37, pp. 123-191.
- DAHL, E., 1965. — Frontal organs and protocerebral neurosecretory systems in Crustacea and Insecta. *Gen. Comp. Endocrinol.* 5, pp. 614-617.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1954 a. — Recherches sur l'écologie et la répartition du Mystacocaride *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis en Méditerranée. *Vie Milieu* 4, pp. 321-380.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1954 b. — Révision des Mystacocarides du genre *Derocheilocaris* Pennak et Zinn. *Vie Milieu* 4, pp. 459-469.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1960. — Biologie des eaux souterraines. Hermann, Paris, 740 pp.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et CHAPPUIS, P.A., 1951. — Présence de l'ordre des Mystacocarida Pennak et Zinn dans le sable des plages du Roussillon : *Derocheilocaris remanei* n. sp., *C.R. Acad. Sc. Paris* 233, pp. 437-439.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et CHAPPUIS, P.A., 1954. — Recherches sur les Crustacés souterrains. II. Morphologie des Mystacocarides. *Arch. Zool. exp. gén.* 91, pp. 7-24.
- DEROUX, G. et TUFFRAU, M., 1965. — *Aspidisca orthopogon* n. sp., révision de certains mécanismes de la morphogenèse à l'aide d'une modification de la technique au Protargol. *Cah. Biol. Mar.* 6, pp. 293-310.
- DRAGESCO, J. et NJINÉ, T., 1971. — Compléments à la connaissance des Ciliés libres du Cameroun. *Ann. Fac. Sc. Cameroun*, 7-8, pp. 97-140.
- ELOFSSON, R., 1965. — The nauplius eye and frontal organs in Decapoda (Crustacea). *Sarsia*, 19, pp. 1-54.
- ELOFSSON, R., 1966. — The nauplius eye and frontal organs of the non-Malacostraca Crustacea. *Sarsia*, 25, pp. 1-128.
- FAHRENBACH, W.H., 1962. — The biology of Harpacticoid Copepod. *La Cellule*, 62, pp. 303-376, 9 pl.
- FAHRENBACH, W.H., 1964. — The fine structure of a nauplius eye. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 66, pp. 182-197.

- FAHRENBACH, w.H., 1965. — The micromorphology of some simple photoreceptors. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 66, pp. 233-254.
- FIZE, A., 1964. — Contribution à l'étude de la microfaune des sables littoraux du golfe d'Aigues-Mortes. *Vie Milieu*, 14, pp. 667-774.
- GAUNT, W.A., 1971. — Microreconstruction. Pitman, London, 108 pp.
- GICKLHORN, J., 1930 a. — Zur kenntnis der Frontalorgane von *Cyclops strenuus* Fischer. *Zool. Anz.*, 90, pp. 209-216.
- GICKLHORN, J., 1930 b. — Notiz über die sogennanten «Cornealinsen» von *Cyclops strenuus* Fischer. *Zool. Anz.*, 90, pp. 250-258.
- HANSTRÖM, B., 1924. — Beitrag zur Kenntnis der zentralen Nervensystems der Ostracoden und Copepoden. *Zool. Anz.*, 61, pp. 31-38.
- HANSTRÖM, B., 1947. — The brain, the sense organs and the incretory organs of the head in the Crustacea Malacostraca. *Acta Univ. Lund Avd.*, 43, pp. 1-44.
- HESSLER, R., 1969. — A new species of Mystacocarida from Maine. *Vie Milieu A*, 20, pp. 105-116.
- HIS, w., 1887. — Referat über die Methoden der plastischen Rekonstruktion und über deren Bedeutung für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. *Anat. Anz.*, 2, pp. 382-394.
- ITO, T., 1973. — Ventral nerve cord of *Tigriopus japonicus* Mori (Copepoda, Harpacticoidae). *Annales Zool. Jap.*, 46, pp. 45-48.
- KAURI, T., 1962. — On the frontal filaments and nauplius eye in *Balanus*. *Crustaceana*, 4, pp. 131-142.
- KAURI, T., 1966. — On the sensory papilla X-organ in Cirriped larva, *Crustaceana*, 11, pp. 115-122.
- LANG, K., 1948. — Monographie der Harpacticiden. Nordiska Bokhandeln, Stockholm, 896 pp.
- LISON, L., 1937. — Les méthodes de reconstruction graphique en technique microscopique. *Act. Se. Ind.*, Hermann Paris, 553, 46 pp.
- LOWE, B., 1935. — On the anatomy of a marine Copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 58, pp. 561-603.
- NOWIKOFF, M., 1905. — Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. *Z. wiss. Zool.*, 79, pp. 432-464.
- PALMGREN, A., 1960. — Specific silver staining of nerve fibers. *Acta Zool.*, 41, pp. 239-265.
- PENNAK, R.W. et ZINN, D.J., 1943. — Mystacocarida, a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut. *Smithson. Misc. Coll.*, 103, pp. 1-11.
- REMANE, S., 1951. — Die Besiedelung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Verh. Dt. Zool. Ges.*, 35, pp. 327-359.
- RICHARD, J., 1891. — Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des Copépodes libres d'eau douce. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 12, pp. 113-270, pl. 5-8.
- SANDERS, H., 1955. — The Cephalocarida, a new subclass of Crustacea from Long Island Sound. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 41, pp. 61-66.
- SNODGRASS, R.E., 1951. — Comparative studies on the heads of mandibulate Arthropods. Cornell St. Entomol. Comstock, Ithaca, 118, pp.
- SWEDMAH, B., 1964. — The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, 39, pp. 1-42.
- TUFFRAU, M., 1967. — Perfectionnement et pratique de la technique d'imprégnation au protargol des Infusoires Ciliés. *Protistologica*, 3, pp. 91-98.
- TUZET, o. et FIZE, A., 1958. — La spermatogénèse de *Derocheilocaris remanei* Delamare et Chappuis (Crustacea Mystacocarida). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, pp. 3.669-3.671.
- VAISSION, R., 1961. — Morphologie et histologie comparées des yeux des Crustacés Copépodes. *Arch. Zool. exp. gen.*, 100, pp. 1-126.
- WARREN, H.S., 1930. — The central nervous system of the adult *Artemia*. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 49, pp. 189-209.
- WATERMAN, T.H., 1960. — The physiology of Crustacea. I. Metabolism and growth, Academic Press, New-York, London, 670 pp.
- WATERMAN, T.H., 1960. — The physiology of Crustacea. II. Sense organs, integration and behaviour, Academic Press, New-York, London, 681 pp.

Abréviations des planches

A, B : organe A, organe B ; b : bouche ; c : connectifs ; cg : cellules ganglionnaires ; cn : cellule nerveuse bipolaire ; co : commissure ; cp : collier et connectifs périœsophagiens ; ct : commissure tritocérébrale ; D : deutocérébron ; erl : expansion rostrale latérale et glande ; fn : fibres nerveuses ; g : globule lenticulaire ; g₃ : ganglion de la troisième paire de pattes thoraciques ; gf : glande furcale ; gbm_d : ganglion basai mandibulaire ; gl : ganglion labral ; gmd : ganglion mandibulaire ; gm_{xl} : ganglion maxillaire ; gm_{x2} : ganglion maxillaire ; gm_{xp} : ganglion maxillipodial ; gn : gnathobase de la mandibule ; gpo : ganglion post-œsophagien ; gl : ganglion labral ; gmd : ganglion mandibulaire ; grl : glande rostrale latérale ; gv : glande ventrale ; i : innervation des antennules ; l : fabre ; lp : lobes latéraux du protocérébron ; m : muscles transversaux ; ml : muscles longitudinaux des antennules ; n : nerfs innervant le stomodéum ; nal : nerf antennulaire ; nt : nerf et cellules tégumentaires ; o : œsophage ; opm : organe prémandibulaire ; P : protocérébron ; s : soie sensorielle ; T : tritocérébron ; tn : tronc nerveux ; vs : ganglion *ventriculi superius*.

PLANCHE I *Derocheilocaris remanei*

1 : système nerveux céphalique et organes A et B ; coloration à l'hématoxyline chromique-phloxine de Gomori *in toto* (vue dorsale) ; 2 : vue de profil de la région céphalique, système nerveux coloré *in toto* à la safranine-vert lumière ; 3 : vue ventrale *in toto* de cette même région, hématoxyline chromique-phloxine de Gomori ; 4 : profil *in toto* coloré à l'hémalun-picro-indigocarmine mettant en évidence les cellules ganglionnaires de cette même partie céphalique.

PLANCHE II *Derocheilocaris remanei*

1 : coupe transversale du protocérébron (azan) ; 2 : coupe transversale du deutocérébron avec les lobes latéraux du protocérébron et les nerfs antennulaires (azan) ; 3 : innervation des antennules au départ du deutocérébron. Section transversale colorée à la safranine-vert lumière ; 4 : coupe transversale au niveau du tronc de fibres nerveuses reliant le deutocérébron au tritocérébron (safranine-vert lumière) ; 5 : vue frontale dorsale du tritocérébron coloré *in toto* à l'hémalun-picro-indigocarmine ; 6 : ganglion labral *in toto*, hématoxyline de Delafield.

Même échelle pour 1, 2, 3, 4 ; même échelle pour 5 et 6.

PLANCHE III *Derocheilocaris remanei*

1 : coupe transversale du tritocérébron (azan) ; 2 : section transversale au niveau de la courbure œsophagienne montrant les connectifs périœsophagiens (azan) ; 3 et 4 : collier périœsophagien. Coupes frontales colorées selon la méthode de Palmgren ; 5 : ganglions céphaliques vus *in toto* de profil et colorés à l'hémalun-picro-indigocarmine ; 6 : ganglion post-œsophagien et ganglions céphaliques ; vue frontale *in toto*, colorée à l'hématoxyline de Delafield.

Même échelle pour 1 et 2 ; même échelle pour 3, 4, 5 et 6.

PLANCHE IV *Derocheilocaris remanei*

1 : coupe sagittale de la région céphalique antérieure à l'œsophage (hématoxyline ferrique) ; 2 : coupe sagittale, colorée à l'azan, montrant les trois derniers ganglions céphaliques ; 3 : coupe transversale au niveau du ganglion mandibulaire (azan) ; 4 : coupe transversale faisant suite à la précédente, passant par les connectifs post-mandibulaires (azan) ; 5 : ganglion maxillaire en section transversale dans sa partie antérieure, colorée à l'azan ; 6 : coupe transversale du postcéphalosome, colorée à l'azan, montrant le ganglion maxillipodial.

Même échelle pour 1 et 2 ; même échelle pour 3, 4, 5 et 6.

PLANCHE V *Derocheilocaris remanei*

1 : ganglions des pattes thoraciques (P₂, P₃, P₄) colorés à l'hématoxyline ferrique *in toto* ; 2 : connectifs et doubles commissures des 2^e et 3^e segments abdominaux (imprégnation argentique, méthode de Bodian) ; 3 : imprégnés à l'argent *in toto* : connectifs et commissures des trois derniers ganglions thoraco-abdominaux ; 4 : ramifications nerveuses dans la furca (imprégnation argentique).

