

148759

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek  
Institute for Marine Scientific Research

Prinses Elisabethlaan 69  
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

*Donoff. 8-VI-68*  
*de Looze*  
*u.*

TOPOGRAPHIE DU PLEXUS NERVEUX CUTANÉ  
D'*EPHESIA GRACILIS* RATHKE

---

NOTES SUR L'APPAREIL CIRCULATOIRE DES *NEREIS*

Extrait du *Bulletin de la Société zoologique de France*

Tome LII, 1927, page 524.

**TOPOGRAPHIE DU PLEXUS NERVEUX CUTANÉ  
D'*EPHESIA GRACILIS* RATHKE**

PAR

**Marcel PRENANT**

Le système nerveux d'*Ephesia gracilis* Rathke se colore en bleu par la benzidine et l'eau oxygénée, de façon analogue à ce que j'ai constaté pour le système nerveux des Némertiens, et à ce que ROMIEU a vu pour celui des Aphroditiens et des Phyllocociens. L'explication de ce fait semble être la même partout : présence, au voisinage des éléments nerveux plutôt que dans ces éléments, d'hémoglobine, qui a une action de peroxydase.

Chez *Ephesia* l'imprégnation par cette technique du système nerveux central est assez délicate, et ne réussit pas toujours. Mais la réaction met bien plus facilement en évidence un « plexus » nerveux cutané : celui, probablement, dont l'existence a été signalée sur coupes par RUDERMAN.

Quand l'imprégnation est complète, elle montre dans tout le tégument, et surtout à la face ventrale, un plexus ou réseau fin et irrégulier, dont la description de détail serait sans intérêt.

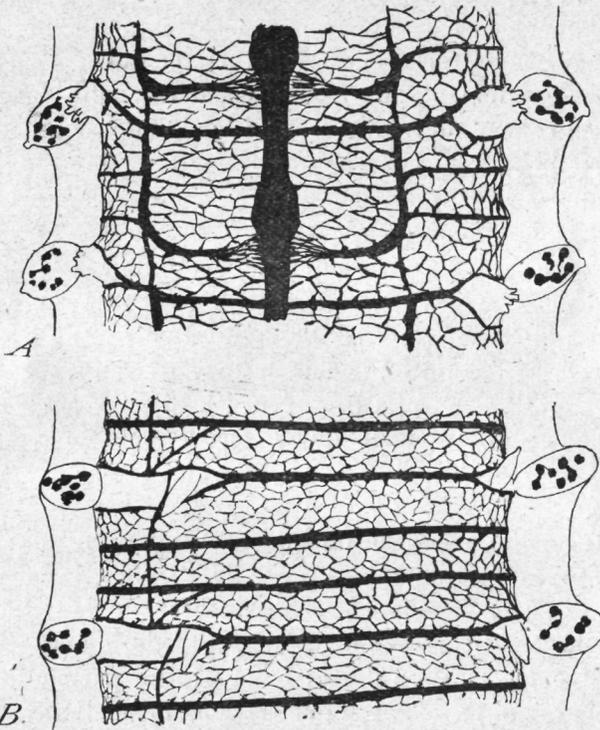


FIG. 1. — Le réseau nerveux cutané d'*Ephesia* coloré à la benzidine, dans la région moyenne du corps. A, face inférieure, vue de façon un peu asymétrique (on remarquera que les appendices ganglionnaires ne sont pas colorés, ce qui vient à l'appui de l'idée que l'hémoglobine n'est pas contenue dans les cellules nerveuses); B, face supérieure, vue aussi de façon un peu asymétrique.

Mais certaines travées de ce plexus, épaissies et mieux individualisées, peuvent être décrites.

A la face ventrale deux troncs courent longitudinalement, de part et d'autre de la chaîne nerveuse centrale, à la base des

parapodes. Ils sont reliés à la chaîne nerveuse, dans chaque segment, par trois paires de troncs transversaux, plus ou moins parfaitement tracés. L'un d'eux, exactement interganglionnaire, est le plus régulier et le plus puissant, et atteint presque toujours directement le connectif (<sup>1</sup>). Le suivant, si faible qu'il est à peine plus marqué que le fin plexus, aboutit à la partie antérieure du ganglion. Le troisième, quoique volumineux, s'épanouit en général médialement en filets plus fins qui s'étalent vers la partie postérieure du ganglion.

Latéralement, chacun des deux troncs longitudinaux donne aussi par segment trois troncs transversaux, qui correspondent à peu près exactement aux trois précédents; cette correspondance n'est cependant rigoureuse que pour l'interganglionnaire. Celui-ci se dirige vers la base du parapode, s'y bifurque, et ses deux branches ne se rejoignent qu'à la face dorsale, après avoir encadré le parapode, le cirre dorsal et la papille volumineuse qui l'avoisine; après s'être réunies elles forment, à la face dorsale, un tronc très net, exactement transversal. Les deux autres troncs latéraux transversaux, étant situés entre les deux parapodes successifs, font simplement le tour du corps, par la face dorsale, parallèlement au précédent (<sup>2</sup>). C'est exactement sur les trois troncs transversaux qu'à la face dorsale sont situées les rangées de papilles à long pédoncule si caractéristiques d'*Ephesia*.

Notons encore à la face dorsale l'existence de deux paires d'anastomoses longitudinales entre les troncs transversaux. L'une de ces anastomoses part de la branche antérieure du tronc transversal correspondant au parapode, dans sa portion comprise entre le cirre dorsal et la papille particulièrement volumineuse qui l'avoisine, et se rend à un point plus médial de la même branche correspondant au parapode précédent. L'autre part du même point et va de là, en obliquant vers le plan médian, au tronc transversal immédiatement antérieur.

Telle est la topographie du réseau dans un segment moyen (<sup>3</sup>). Dans les premiers sétigères elle est beaucoup moins compli-

(<sup>1</sup>) Il semble avoir été vu par RUDERMAN.

(<sup>2</sup>) La continuité des troncs transversaux, d'un côté à l'autre du corps, atteste que, là tout au moins, on a affaire à un réseau fermé, et non à un plexus.

(<sup>3</sup>) L'imprégnation à la benzidine montre, dans les cirres dorsaux globuleux, des filaments irréguliers, renflés de distance en distance, qui se colorent en bleu, et dont je n'ai pu voir les rapports (s'ils existent) avec le réseau cutané.

quée, et l'on n'y trouve, par exemple, qu'un tronc transversal par segment.

Ni par imprégnation métallique, ni même par le bleu de méthylène je n'ai pu retrouver ce réseau révélé par la benzidine. Je ne doute cependant pas qu'il soit nerveux, en raison de sa colorabilité par ce réactif, identique à celle du système nerveux central, et en raison aussi, de ses rapports avec ce dernier; en outre, je le rappelle, RUDERMAN avait déjà signalé l'existence d'un « plexus » nerveux dans le tégument d'*Ephesia*. Quant à l'interprétation physiologique du développement exceptionnel de ce réseau, on en est réduit à des hypothèses: peut-être est-il en relation avec les papilles cutanées de cet animal; à l'appui de cette idée viendrait l'alignement régulier des papilles sur les troncs principaux du réseau, à la face dorsale du moins.

(Station Biologique de Roscoff).

#### OUVRAGES CITÉS

1924. PRENANT (M.). — Recherches histologiques sur les peroxydases animales. *Arch. Morph. Exp. Gén.*, fasc. 21.  
1922. ROMIEU (M.). — Méthode de coloration élective du système nerveux chez quelques Invertébrés. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXV.  
1911. RUDERMAN (L.). — Recherches sur *Ephesia gracilis* Rathke, Annélide Polychète de la famille des Sphérodorides. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, XXIV.

---

#### NOTES SUR L'APPAREIL CIRCULATOIRE DES NEREIS

PAR

Marcel PRENANT

Dans deux notes antérieures j'ai appliqué déjà à plusieurs espèces de *Nereis* le procédé de coloration des vaisseaux par la benzidine et l'eau oxygénée, que j'ai proposé; j'ai pu don-

ner ainsi quelques précisions sur le développement de l'appareil circulatoire chez les larves néreïdogènes de *Platynereis Dumerilii* Aud. et Edw., et sur l'irrigation des parapodes dans diverses espèces. Le même procédé m'a permis de faire quelques remarques nouvelles, qui complètent ou rectifient notre connaissance du tracé des vaisseaux chez les *Nereis*.

1° *Vascularisation de la région antérieure.* — On sait, par les travaux de RATHKE, MILNE-EDWARDS, KEFERSTEIN, EHLERS, SCHRÖDER, que le vaisseau dorsal se prolonge en ligne droite jus-

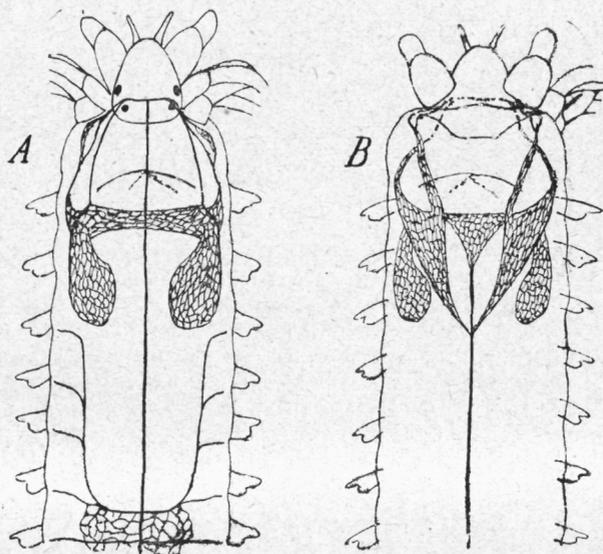


FIG. 1. — Vascularisation de la région antérieure chez *Platynereis Dumerilii*.  
A, vue par la face dorsale; B, vue par la face ventrale.

qu'au prostomium. Le vaisseau ventral, lui, se termine dès le 3<sup>e</sup> ou 4<sup>e</sup> sétigère, par un double système de réseaux admirables qui s'étalent au niveau de la trompe et le relie au vaisseau dorsal à son extrémité prostomiale. Ces faits sont exacts, mais dans les précisions données par certains de ces auteurs plusieurs erreurs doivent être relevées.

SCHRÖDER figure le vaisseau transversal auquel se raccorde à son extrémité antérieure le tronc dorsal, sous la forme d'un anneau, qui paraît même entourer la trompe (ses fig. 19 et 20). Cette relation avec la trompe est impossible, puisque ce vaisseau est dans le prostomium, comme l'indique dans le texte

SCHRÖDER lui-même. De plus le vaisseau en question n'est pas annulaire : il forme tout au plus un arc de cercle à convexité dorsale, qui met en rapport le vaisseau dorsal avec 4 paires de vaisseaux provenant des réseaux admirables, et par eux du tronc ventral (fig. 1). Chez *N. pelagica* L., seule parmi les espèces que j'ai étudiées, il est un peu plus complexe, mais sans rien avoir d'annulaire : sa forme particulière, que la fig. 2 fait mieux comprendre que toute description, paraît en rapport avec le remarquable allongement du prostomium chez cette espèce.

Les réseaux admirables postérieurs sont assez exactement décrits (fig. 1 et 2). Vers le 3<sup>e</sup> ou le 4<sup>e</sup> sétigère le vaisseau ventral émet latéralement une paire de vaisseaux qui se portent sur le côté et s'y étalent presque aussitôt en réseau. Au niveau du 1<sup>er</sup> sétigère le réseau se bifurque ; de ses deux cornes la supéro-externe se porte en dedans et va rejoindre, en se condensant, le vaisseau transverse prostomial ; l'inféro-externe, elle, se porte en dehors, se condense en un vaisseau, qui se bifurque encore une fois dans le segment buccal, et dont les deux moitiés aboutissent au vaisseau transverse prostomial, à son extrémité latérale.

Les réseaux, ou plutôt le réseau admirable antérieur, ont été inexactement décrits et figurés par MILNE EDWARDS, par KEFERS-TEIN et par SCHRÖDER. Ces auteurs admettent que le vaisseau ventral se bifurque vers le 3<sup>e</sup> ou le 4<sup>e</sup> segment, que ses deux branches s'étalent en deux réseaux sur les côtés de la trompe, puis se condensent à nouveau en deux vaisseaux qui aboutissent au vaisseau transverse prostomial.

Ces deux derniers vaisseaux, dorsaux par rapport à la trompe, existent bien, et partent en effet du vaisseau prostomial en situation médiale par rapport aux autres. Ils s'étalent bien sur la trompe en deux réseaux admirables, mais les rapports de ceux-ci avec le vaisseau ventral ont certainement été supposés, et non vus, par les auteurs précédents ; il est difficile d'ailleurs d'apercevoir les rapports réels, et la benzidine rend là de grands services. En réalité, le vaisseau ventral s'étale simplement en un réseau admirable triangulaire collé à la face ventrale du corps, puis se réfléchit le long de la trompe et rejoint là, par ses deux angles latéraux, les réseaux provenant des vaisseaux antérieurs : l'aspect qui résulte de là a été

figuré par SCHRÖDER incomplètement, comme une anastomose transversale ventrale entre les réseaux. Les figures que je donne (fig. 1 et 2), résultant d'observations par transparence, sont corroborées par des dissections faites chez *Perinereis cultrifera* (Grube). Elles confirment, d'ailleurs, les anciennes descriptions de RATHKE et d'EHLERS.

D'une espèce à l'autre les réseaux varient peu ; ils sont cependant très peu développés chez *N. irrorata* (Malmgr.), où j'ai eu du mal à les voir par dissection.

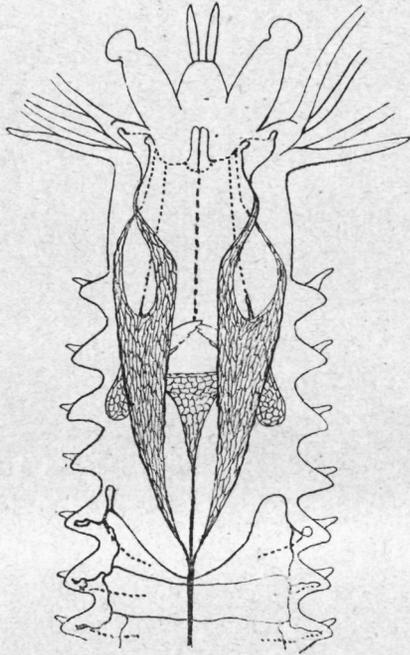


FIG. 2. — Vascularisation de la région antérieure chez *Nereis pelagica*, vue par la face ventrale.

Pour en finir avec la vascularisation céphalique, il faut dire un mot de l'irrigation des appendices. MILNE-EDWARDS a annoncé que le vaisseau dorsal envoyait des branches aux antennes. Le fait est inexact. Ni les antennes, ni les palpes, ni les cirres tentaculaires ne sont irrigués, pas plus que ne le sont, dans tout le corps, les cirres dorsaux et ventraux. Chez quelques espèces seulement (*N. pelagica*, *N. diversicolor* O. F. Müll.) le rameau le plus externe fourni par le réseau admirable postérieur se contourne, avant d'arriver au

vaisseau prostomial, en une anse vers les cirres tentaculaires, et pénètre même jusque dans leur base (fig. 2). Rien de pareil n'existe chez *Platynereis Dumerilii* (fig. 1), mais EHLERS a décrit des conditions analogues chez *Perinereis cultrifera*.

2° *Origine des réseaux admirables.* — J'ai fait voir, dans une de mes notes précédentes, que chez les larves néreïdogènes de *Platynereis Dumerilii* les réseaux capillaires n'apparaissent guère que vers le stade de 25 sétigères, et que leur place est occupée jusque-là par des vaisseaux ordinaires. Il en est de

même, probablement, en général, et sûrement chez *Leptonereis glauca* Clap., où je l'ai observé. Ici (fig. 3), jusque vers le stade de 25 sétigères <sup>(1)</sup>, le tracé des vaisseaux est tel que je l'ai figuré chez une larve de 14 sétigères de *Platynereis*.

A ce moment, dans la bifurcation antérieure du vaisseau ventral, celui-ci se prolonge en la bissectant, et s'accroît vers l'avant. Plus tard cette croissance cesse, et le vaisseau se bifurque, à peu près à la limite postérieure du 1<sup>er</sup> sétigère ; ses deux

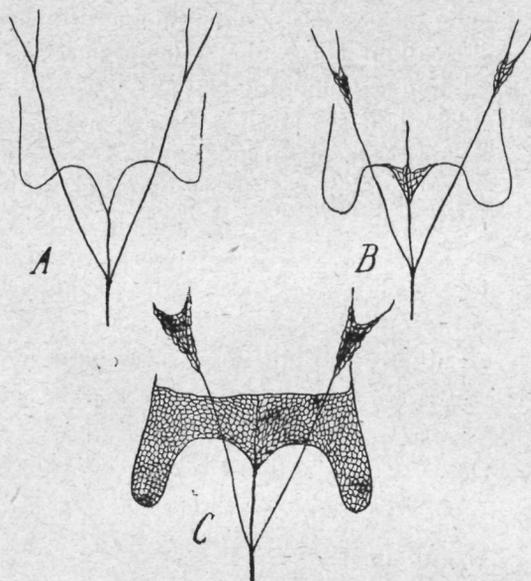


FIG. 3. — Figures demi-schématiques, montrant le développement des réseaux admirables chez *Leptonereis glauca*. Vue par la face ventrale. A, stade de 20 sétigères ; B, stade de 25 sétigères ; C, stade de 45 sétigères.

branches se portent latéralement, et vont rejoindre celles issues de la bifurcation précédente, à l'endroit où celles-ci, après avoir décrit une anse à convexité postérieure, se portent à nouveau vers l'avant. Ces deux paires de branches circonscrivent ainsi, vers le stade de 40 sétigères, une aire fermée qu'envahit complètement et peu à peu le réseau admirable. Celui-ci est apparu au sommet de la bifurcation, dès le début du processus, et s'est étendu progressivement à partir de là,

(1) Ces stades ne sont indiqués que comme repères approximatifs, car il y a, à cet égard, bien des variations individuelles.

jusqu'à occuper toute l'aire en question, vers le stade de 45 sétigères, mais sans le dépasser. Lorsque le réseau est constitué, c'est par lui que se fait toute la circulation, si bien que le vaisseau ventral médian s'atrophie et devient méconnaissable entre les deux bifurcations, et que les anciennes branches vasculaires limites du réseau ne se distinguent plus des capillaires de celui-ci.

Le développement des réseaux postérieurs est un peu plus tardif que celui du réseau antérieur : il ne semble pas débiter avant le stade de 35 sétigères. A ce moment apparaissent, au niveau des bifurcations correspondantes, quelques capillaires ; ils se montrent, non seulement dans l'angle même de la bifurcation, mais aussi dans les angles adjacents. Progressivement le réseau qu'ils forment s'étend le long des vaisseaux ; à 45 sétigères encore ceux-ci n'ont rien perdu de leur importance, et le réseau est loin d'être aussi développé que chez l'adulte ; il est certain, bien que je ne l'aie pas vérifié directement, que par la suite il continue à s'étendre jusqu'à ses dimensions définitives, et que les vaisseaux qui lui ont servi en quelque sorte d'armature se réduisent jusqu'à ne plus se distinguer des capillaires du réseau.

3° *Irrigation superficielle des parapodes moyens* (fig. 4). — Un lapsus s'est glissé dans ma note de 1923, relative à l'irrigation des parapodes. J'y ai considéré comme afférent le vaisseau ventral intersegmentaire, qui en réalité est efférent, comme il est facile de le voir, et comme d'ailleurs EHLERS l'a bien décrit.

Cette rectification faite, je puis ajouter à mes descriptions quelques détails qui concernent des espèces non examinées alors : *Leptonereis glauca* Clap., *Nereis fucata* (Sav.), et la forme *heteronereis* ♂ de *Nereis irrorata* (Malmgr.).

Chez *Leptonereis glauca* l'irrigation parapodiale est très simple, et rappelle beaucoup celle de *Platynereis Dumerilii* ou de *Nereis pelagica*. Elle ressemble même plutôt à cette dernière par l'absence des réseaux capillaires que j'ai appelés précédemment segmentaire antérieur et ventral postérieur. Nous retrouvons ici, chez une petite forme, l'extrême simplicité de l'irrigation respiratoire du parapode.

Chez l'hétéronéris ♂ de *N. irrorata* l'irrigation diffère par quelques points de ce qu'elle est dans la forme néréidienne.

Le plan général est le même, mais les pelotons de capillaires que j'ai précédemment signalés à la face dorsale de la rame dorsale sont modifiés : l'un d'eux surtout, situé en deçà de la base du cirre, et qui irriguait un petit tubercule dans la forme néreïdienne, est transformé en un système de capillaires étalé

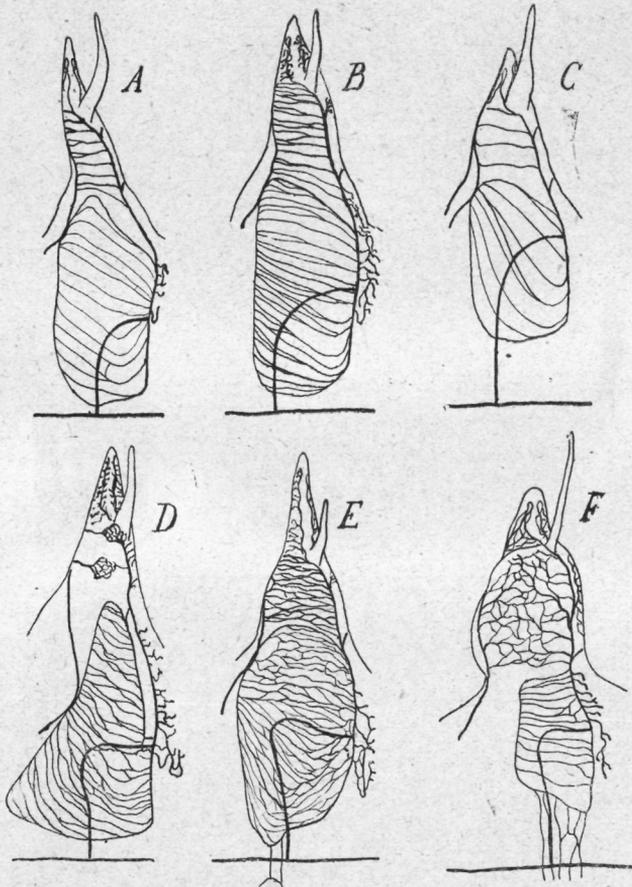


FIG. 4. — Vascularisation superficielle d'un segment moyen, vue par la face dorsale chez plusieurs *Nereis*. A, *Platynereis Dumerilii*; B, *Perinereis cultrifera*; C, *Leptonereis glauca* ou *Nereis pelagica*; D, *Nereis irrorata*; E, *Nereis diversicolor*; F, *Nereis fucata*.

sur toute la lamelle foliacée dorsale; le deuxième peloton capillaire, situé juste à la base du cirre, irrigue de même une petite expansion lamellaire qui occupe le même emplacement. La lamelle foliacée inférieure de la rame dorsale et les lamel-

les foliacées de la rame ventrale sont irriguées par des vaisseaux rayonnants assez développés, mais le plan d'ensemble de ces vaisseaux ne diffère pas essentiellement de la vascularisation des portions de tégument correspondantes dans la forme néréidienne.

Enfin chez *Nereis fucata* la vascularisation superficielle est une des plus complexes qui soient. Si le réseau segmentaire dorsal est relativement simple, et peu différent, en somme, de celui de *Platynereis dumerilii*, le réseau parapodial dorsal est d'une richesse et d'une complication exceptionnelles, de même que celui de la languette dorsale; le réseau segmentaire antérieur est très développé; le réseau ventral postérieur l'est autant que chez *N. cultrifera*. Enfin les anastomoses transversales, dorsales et ventrales, sont bien mieux constituées même que chez *N. diversicolor*. Grande espèce, *N. fucata* présente une irrigation respiratoire en rapport avec sa taille.

4° *Irrigation des parapodes antérieurs* (fig. 5). — Les descriptions précédentes, je l'ai dit, se rapportent aux segments moyens et postérieurs. Dans les sétigères antérieurs, les modifications que subit le schéma général sont assez considérables. Il y a, tout d'abord, rejet vers l'arrière des origines des vaisseaux qui les irriguent : ceux des sétigères 3 à 6 arrivent ainsi à quitter les vaisseaux longitudinaux dans le 7° sétigère ; mais il s'agit là d'un déplacement purement topographique, dû à l'accroissement de la trompe. Des particularités plus marquées sont dues aux conditions même du développement des vaisseaux.

On remarque facilement, chez *Platynereis Dumerilii* par exemple, que les trois premiers sétigères n'ont pas de vaisseaux superficiels, qu'au 4°, la rame inférieure du parapode est seule irriguée. A partir du 5° apparaissent dans la rame dorsale quelques vaisseaux irréguliers, dont l'importance augmente graduellement dans les segments suivants. Mais c'est au 11° sétigère seulement que le vaisseau efférent commence à former, tout à fait rudimentaire, l'anse vasculaire qui ébauche le réseau segmentaire dorsal ; ce réseau lui-même ne commence à comprendre des capillaires qu'au 13° sétigère ; à partir de ce moment il prend, de segment en segment, un développement de plus en plus grand, jusque vers le 40° sétigère (chez des animaux de 60 segments environ); c'est-à-dire le dernier qui soit adulte. C'est vers le 20° sétigère à peu près qu'apparaît le réseau segmentaire antérieur.

L'absence de tous vaisseaux aux trois premiers parapodes s'explique facilement par l'absence de vaisseaux annulaires à ce niveau. Ceci est vrai, du moins, pour les deux premiers parapodes. Au 3<sup>e</sup>, qui devrait régulièrement être vascularisé, intervient le phénomène secondaire qui règle aussi les particularités des sept segments suivants.

Il s'agit du développement considérable qu'acquièrent dans

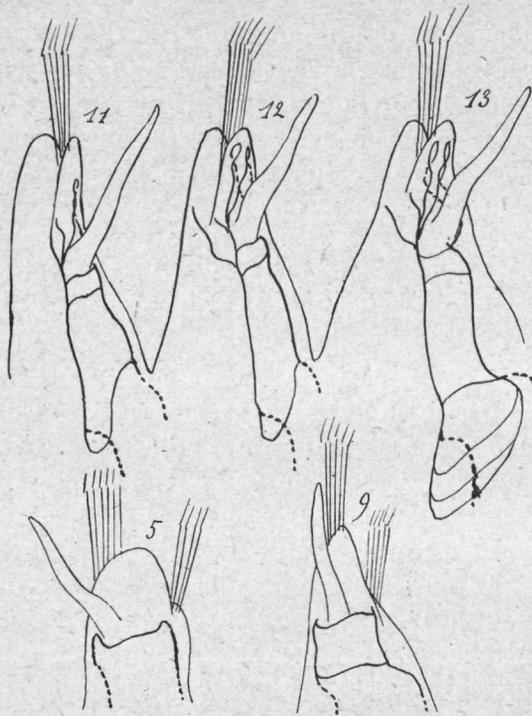


FIG. 5. — Vascularisation des parapodes antérieurs chez *Platynereis Dumerilii*, vue par la face dorsale. Les numéros indiquent le rang du parapode.

cette région les vaisseaux efférents secondaires, intersegmentaires, qui sont d'abord beaucoup plus développés que les vaisseaux principaux. Leur prédominance s'atténue peu à peu du 3<sup>e</sup> sétigère au 10<sup>e</sup>, où les deux vaisseaux sont à peu près équivalents, puis ce sont les vaisseaux principaux qui prennent le dessus. Il résulte de là, tout d'abord, que le 3<sup>e</sup> sétigère, dont le vaisseau efférent principal est particulièrement réduit, et qui ne reçoit pas de vaisseau efférent secondaire, puisqu'il ne se

forme pas de vaisseau annulaire en avant de lui, n'a pas d'irrigation parapodiale. Il en résulte aussi que dans les segments suivants l'irrigation de la région dorsale, fournie par les vaisseaux efférents principaux, devient de plus en plus importante, s'établissant d'abord sur le parapode, puis s'étendant sur le segment lui-même ; en rapport avec ce fait le vaisseau efférent, qui d'abord ne touchait le tégument que dans le parapode, s'incurve de plus en plus et le touche finalement comme je l'ai décrit.

Il est évidemment difficile de dire si le rapport des diamètres des deux vaisseaux efférents détermine les particularités de l'irrigation superficielle, ou si l'inverse est vrai. Il vaut mieux dire que les deux phénomènes sont liés. Ils me paraissent d'ailleurs déterminés par l'individualisation progressive des vaisseaux annulaires par rapport au réseau périintestinal. Dans les larves néreïdogènes de *P. Dumerilii*, en tous cas, c'est précisément vers le 10<sup>e</sup> sétigère que, dès la période larvaire, les vaisseaux annulaires deviennent à peu près autonomes ; dans ce cas particulier, de même, l'absence de vaisseaux annulaires aux trois premiers segments est peut-être en rapport avec le fait qu'au stade précoce où devraient se faire ces vaisseaux il existe à ce niveau une importante masse vitelline.

Pour terminer la description de l'irrigation superficielle des parapodes il suffit d'ajouter que dans les segments antérieurs il s'établit entre les vaisseaux afférents et les vaisseaux efférents secondaires des anastomoses longitudinales assez irrégulières qui existent jusqu'au 12<sup>e</sup> sétigère environ ; il s'y fait de plus des vaisseaux supplémentaires, sans valeur morphologique sérieuse, puisqu'ils ne sont souvent pas même symétriques d'un côté à l'autre.

Chez toutes les *Nereis* examinées, les segments antérieurs présentent, dans leur irrigation superficielle, des variations du même ordre. Partout les trois premiers parapodes sont dépourvus de vaisseaux ; partout l'irrigation de la rame ventrale s'établit avant celle de la rame dorsale ; partout il existe dans les segments antérieurs des anastomoses longitudinales. Les différences portent sur l'étendue des régions ainsi modifiées ; encore ne sont-elles guère supérieures aux variations individuelles, et je ne les décrirai pas. Je noterai seulement que chez *Perinereis cultrifera* le réseau ventral postérieur, quoique de

valeur morphologique très secondaire, apparaît dès le 5<sup>e</sup> sétigère, bien avant le réseau segmentaire dorsal, alors que chez *Platynereis Dumerilii* son ébauche ne se montre que vers le 30<sup>e</sup> segment.

## OUVRAGES CITÉS

- EHLERS. — Die Borstenwürmer, t. II, 1868.
- KEFERSTEIN. — Untersuchungen über niedere Seethiere. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XII, 1862.
- MILNE EDWARDS. — Recherches pour servir à l'histoire de la circulation du sang chez les Annélides. *Ann. Sc. Nat. Zool.* [2], X, 1838.
- PRENANT (M.). — Sur une technique de coloration des vaisseaux. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, XLVI, 1921.
- PRENANT (M.). — Notes anatomiques sur le développement de l'appareil circulatoire chez *Nereis Dumerilii* Aud et Edw. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, XLVIII, 1923.
- PRENANT (M.). — Topographie et développement des réseaux capillaires respiratoires chez quelques *Nereis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, XLVIII, 1923.
- RATHKE. — De Bopyre et Nereide commentationes anatomico-physiologicae duæ. *Riga et Dorpat*, 1837.
- SCHRÖDER. — Anatomisch-histologische Untersuchung von *Nereis diversicolor* O. F. Müll. *Inaug. diss. Kiel*, 1886.
-

