

# Contribution à l'étude de l'Appareil vasculaire de l'*Amphioxus*.

Circulation des parois du corps.

Par

**Robert Legros,**

Assistant à l'Institut d'Anatomie de Liège.

---

Avec les planches 20 à 23.

---

Les pages qui suivent étaient prêtes pour l'impression, lorsque j'ai eu connaissance, un peu tard, des recherches de BURCHARDT<sup>1</sup> sur l'anatomie de l'*Amphioxus*.

L'auteur a le mérite de rappeler l'attention des anatomistes sur des formations aperçues par les plus anciens observateurs et bien décrites dès 1879 par SCHNEIDER, mais à peu près perdues de vue depuis: les canalicules qui unissent la cavité du cœlome péri-hépatique au canal cœlomique des arcs branchiaux primaires droits. Il donne de ces canalicules une description minutieuse, et met de côté, définitivement il faut l'espérer, l'idée que ces canalicules ont la valeur de lymphatiques, idée radicalement fautive, introduite dans la science par SCHNEIDER à une époque où la cavité péribranchiale était encore confondue avec le cœlome, et reproduite ensuite sans contrôle par tous les auteurs.

Amené par ses recherches à examiner la vascularisation de la région hépatique, BURCHARDT signale au niveau de la racine du foie l'existence de deux troncs veineux communicants, l'un droit et l'autre gauche, qui recueillent le sang des Veines génitales de W. MÜLLER et le déversent dans la Veine sus-hépatique; cet

---

<sup>1</sup> E. BURCHARDT, Beiträge zur Kenntnis des *Amphioxus lanceolatus* nebst einem ausführlichen Verzeichnis der bisher über *Amphioxus* veröffentlichten Arbeiten. in: Jena. Zeit. Naturw. 34. Bd. 1900 pag. 719 ff. .

abouchement a lieu au point où cette dernière veine se recourbe pour se continuer dans l'Artère branchiale primaire, c'est-à-dire au point de l'appareil circulatoire qui représente morphologiquement la racine veineuse du cœur. Il homologue en conséquence les Veines génitales longitudinales de l'*Amphioxus* aux Veines cardinales des Craniotes, et les Veines communicantes du premier aux Sinus de CUVIER des seconds.

L'auteur eut pu ajouter à l'index bibliographique si complet qui accompagne son mémoire, la communication que je fis en Septembre 1899 au 28<sup>e</sup> Congrès de l'Association française pour l'avancement des Sciences, communication par laquelle je faisais connaître tous les faits relatifs aux Sinus de CUVIER de l'*Amphioxus*. On peut trouver un bref résumé des conclusions par lesquelles je terminais cet exposé dans les Comptes rendus du Congrès<sup>1</sup>; ce recueil étant malheureusement assez peu répandu en dehors des pays de langue française, je me permettrai de reproduire ici cette très courte note.

**Anatomie de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus*.** — M. R. LEGROS, de Liège, signale quelques faits nouveaux relatifs à l'anatomie de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus lanceolatus*, et en tire les conclusions suivantes:

- 1<sup>o</sup> Les troncs longitudinaux de LANGERHANS<sup>2</sup> ont la valeur de veines, ainsi que leurs affluents: les veines des dissépinements et les veines ovariennes ou testiculaires.
- 2<sup>o</sup> Les deux troncs veineux de LANGERHANS, symétriquement placés, représentent en réalité quatre veines: deux antérieures (où le sang circule d'avant en arrière) et deux postérieures (où le courant sanguin suit la direction opposée).
- 3<sup>o</sup> Les deux veines de LANGERHANS d'un même côté se branchent en forme de T sur un large sinus veineux transversal, qui débouche d'autre part à l'extrémité postérieure du cœur.
- 4<sup>o</sup> Il existe chez l'*Amphioxus* un double système veineux:
  - a) Un système veineux viscéral ramenant au cœur le sang de l'intestin par la veine sus-hépatique, dans le trajet duquel est intercalé le réseau hépatique;
  - b) Un système veineux pariétal, pair et symétrique, ramenant au cœur le sang des parois du corps et des glandes génitales par quatre veines longitudinales et deux sinus transversaux.
- 5<sup>o</sup> M. LEGROS fait remarquer l'étroite analogie entre cette disposition et celle que présentent les Vertébrés, où l'appareil veineux pariétal est constitué de même par quatre troncs longitudinaux (Veines cardinales antérieures et postérieures) s'unissant deux à deux pour former les Sinus de CUVIER.

<sup>1</sup> Assoc. franç. pour l'Avancement des Sciences, Compte rendu de la 28<sup>e</sup> session (Congrès de Boulogne s. M., Septembre 1899) Tome 1 pag. 272.

<sup>2</sup> Ou, plus justement, de W. MÜLLER, qui fut le premier à les signaler.

Ses observations, encore incomplètes, lui font croire que la séparation entre les deux appareils veineux de l'*Amphioxus* est parfaitement tranchée : tout le sang veineux qui circule entre la somatopleure d'une part, et l'ectoderme ou les organes nés des somites d'autre part, serait ramené au cœur par les veines de LANGERHANS et les sinus transversaux, tandis que tout le sang qui circule entre la splanchnopleure et les organes endodermiques reviendrait au cœur par la veine sus-hépatique. A la circulation veineuse pariétale ou «somatopleurale» appartiennent probablement les réseaux vasculaires qui entourent les canalicules rénaux, et probablement aussi le vaisseau externe des arcs branchiaux primaires; ce vaisseau, compris entre la somatopleure du canal cœlomique et l'ectoderme péribranchial, serait, dans ce cas, la veine de l'arc branchial<sup>1</sup>.

Il ne s'agit point, bien entendu, de soulever ici une très vaine question de priorité. Mais ces faits faisant partie d'un ensemble d'observations dont ils furent le point de départ, et étant entrés depuis plusieurs années dans l'enseignement à la Faculté de Liège<sup>2</sup>, on trouvera bon que je publie les présentes recherches sans y rien retrancher. Le travail de BURCHARDT, qui touche à divers points de la vascularisation des parois du corps, m'a obligé à contrôler un certain nombre de mes résultats qui ne cadrent pas avec ses descriptions. Vérification faite, je crois pouvoir laisser subsister mon texte tel qu'il fut primitivement conçu; lorsqu'il y aura lieu, je comparerai ses conclusions aux miennes et les discuterai dans des additions rejetées à la fin des chapitres.

Ce travail, entrepris il y a plusieurs années au Laboratoire d'Anatomie comparée de la Faculté de Médecine de Liège, puis longtemps interrompu, a été terminé à l'Institut d'Anatomie de la même Université. En publiant enfin, après ces longs délais, ces recherches poursuivies sous leurs yeux, je suis heureux de pouvoir réunir dans une même pensée de gratitude le nom de mes savants Maîtres, Messieurs les Professeurs A. SWAEN et C. JULIN.

---

Nous ne connaissons rien du développement de l'endothélium des vaisseaux chez l'*Amphioxus*, et la solution de ce point d'histogénèse paraît hérissée de telles difficultés techniques qu'on n'ose se flatter de posséder bientôt des renseignements précis sur ce sujet.

---

<sup>1</sup> Je reproduis cette note textuellement, mais je n'oserais plus, aujourd'hui, conclure comme je me croyais alors autorisé à le faire au sujet de la vascularisation des canalicules néphritiques et du vaisseau cœlomique des arcs primaires.

<sup>2</sup> Voir: C. JULIN, Programme autographié du Cours d'Anatomie comparée fait à la Faculté de Médecine de Liège 1896 pag. 69 et figs. 87, 88.

Quelque place que l'on accorde à l'*Amphioxus* dans le phylum des Chordés, qu'on en fasse une forme ancestrale, ayant eu d'ailleurs, pour emprunter l'expression de RABL, une phylogénèse individuelle, spécifique, extrêmement spéciale, ou qu'on en fasse un type profondément dégénéré, on doit reconnaître combien il importerait d'être fixé sur l'origine et la valeur de son appareil circulatoire, et quelle lumière pourrait jeter cette connaissance sur la morphologie de l'appareil circulatoire des Vertébrés.

Les cavités vasculaires de l'*Amphioxus* ont-elles pour origine la cavité de la blastula, sont-elles un protocèle, ou dérivent-elles au contraire de la cavité gastruléenne et sont-elles un deutéro-cèle? Quelque présomption qui puisse exister en faveur de la première hypothèse, nous ne pouvons actuellement l'étayer sur aucune donnée embryologique positive. Les descriptions anatomiques de l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus* que nous possédons nous apportent au contraire, sur les connexions de ses vaisseaux avec les cavités du cœlome, des renseignements qui, s'ils se vérifiaient, seraient singulièrement suggestifs.

D'après les auteurs les plus autorisés, l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus* s'ouvrirait en divers points, soit dans le splanchnocèle, soit dans le sclérocèle, et le courant sanguin, parvenu à l'extrémité des troncs vasculaires différenciés, emprunterait pour revenir à son point de départ la voie des cavités cœlomiques.

Cette conception, introduite dans la science par SCHNEIDER (20), date en réalité d'une époque où le mode de développement et l'origine ectodermique de la cavité péribranchiale étant encore inconnus, on la considérait comme représentant la cavité du cœlome. Les véritables espaces cœlomiques apparaissaient alors comme des espaces lymphatiques, interposés sur le trajet des vaisseaux sanguins proprement dits. C'est en se plaçant à ce point de vue que SCHNEIDER s'efforça de construire un schéma général de la circulation de l'*Amphioxus*. Cette tentative a fourni aux anatomistes qui étudient l'*Amphioxus* un ensemble de données dont la découverte de la valeur réelle des cavités péribranchiales et cœlomiques a en partie fait justice; mais l'idée d'une dépendance intime entre les vaisseaux de l'*Amphioxus* et ses cavités cœlomiques s'est cependant perpétuée, sans avoir jamais été remise radicalement en question.

L'autorité de LANKESTER a été pour beaucoup dans cette survivance. Après avoir constaté (9) que l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* « appears to be in a condition of degradation, since it presents

a certain limited development of vascular trunks, which do not appear to have a physiological significance in their present relations», il ajoute «. . . it is necessary to draw attention very emphatically to the continuity of the vascular trunks and lymphatic spaces of *Amphioxus* and their contents, which make it impossible to decide with certainty in all cases whether a given space with coagulable liquid contents is to be considered as blood-vessel or lymph-vessel. Such a communication is described by SCHNEIDER and figured by him, showing the free connection of the veins of the cœcum with the dorso-pharyngeal cœlom. Such a communication is suggested by LANGERHANS<sup>1</sup> in his description of the capillary network on the cœcum. I am inclined to think that there are no distinct capillaries and cœlomic space around the cœcum, but that the space is capillari-form» (pag. 379).

Plus loin, en décrivant le trajet des Aortes et leur extrémité céphalique, il termine ainsi: «Finally, the right-side vessel, like that of the left, appears to communicate with the cœlomic cavities of the anterior myotomes.»

Dans le paragraphe qu'il consacre aux cavités contenues dans le corps de l'*Amphioxus* (pag. 377), l'auteur revient plus expressément encore sur cette continuité des cavités vasculaires avec les cavités cœlomiques, et range sous la rubrique commune de «cavités hémolymphatiques»: (a) l'appareil vasculaire; (b) les portions supra-pharyngienne et périentérique du cœlome; (c) les espaces périvasculaires des aortes dorsales; (d) le cœlome périgonadial; (e) les espaces lymphatiques métapleuraux; (f) les espaces lymphatiques des nageoires dorsale et ventrale; (g) les canaux intranotochordaux supérieur et inférieur; (h) le canal neuraxial; (i) les poches myelocœlomiques ou espaces lymphatiques intramusculaires de la tête; (k) la série des espaces lymphatiques intrasquelettiques des myotomes.

WILLEY (24) n'est pas moins catégorique. Négligeant comme l'avait fait LANKESTER les branches, découvertes par SCHNEIDER, que l'Aorte fournit aux parois du corps, il conclut en ces termes: «Hitherto, we have only spoken of those blood-vessels which are related to some part or other of the alimentary canal. In point of

<sup>1</sup> LANGERHANS (7), qui décrit et figure le réseau capillaire périhépatique (Pl. 15, Fig. 51), se borne en réalité à constater qu'il a vu ce réseau se continuer avec les courtes branches de la Veine porte (sous-hépatique), mais que »ihren Übergang in die Lebervene habe ich nicht sicher feststellen können« (pag. 338).

fact, the parietal or somatic vessels of *Amphioxus*, if present at all, must have a very subordinate physiological significance. Their place is taken by lymph-spaces, of which there are a great number in various parts of the body (pag. 51).» Et il cite comme exemples la même série de cavités coelomiques dont LANKESTER avait fait état.

Ce ne sont là, il faut bien le constater, que l'écho de la théorie émise en 1879 par SCHNEIDER. Je ne trouve, en étudiant la bibliographie de la question, qu'un seul auteur qui émette, sans d'ailleurs y appuyer, quelques doutes sur le dogme de la continuité des cavités vasculaires et des cavités coelomiques de l'*Amphioxus*: WEISS (22), chez ses animaux nourris avec des particules colorantes, constate en passant que «the coelomic cavities were singularly free of carmine, so that it would seem as if the vascular system were more distinctly separated from the coelomic system than has hitherto been supposed» (pag. 492).

Le problème, on le voit, demande à être étudié de nouveau, et dans l'ignorance où nous sommes de l'origine embryonnaire des vaisseaux de l'*Amphioxus*, il pourra n'être pas sans intérêt d'essayer de montrer que son appareil vasculaire constitue chez l'adulte un système parfaitement indépendant des cavités coelomiques.

Il est, de plus, permis de s'étonner de l'oubli relatif où est resté enseveli l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus* au cours de ces vingt dernières années. La vascularisation de la branchie a fait, il est vrai, l'objet de nombreuses et minutieuses recherches, que BOVERI (2) couronna en y reliant la vascularisation des canalicules excréteurs; nous trouvons en outre dans les travaux de HATSCHKE (5) et de VAN WIJHE (23) des indications précises sur le mode de terminaison des Aortes et de l'Artère branchiale primaire dans la région céphalique. Mais, ces points spéciaux mis à part, le schéma traditionnel que se transmettent en termes presque identiques tous les traités n'est que le sommaire des anciennes observations de J. MÜLLER (13), STIEDA (21), LANGERHANS (7) et SCHNEIDER (20). Encore, cette description courante est-elle généralement incomplète, en ce qu'elle ne tient compte que des troncs vasculaires qui accompagnent les viscères, et laisse dans l'ombre comme «inexistants ou insignifiants» les vaisseaux pariétaux ou somatiques.

A côté du problème que je posais tantôt, il y a donc ici une lacune à combler, et je me suis efforcé de compléter et de coor-

donner autant que possible les données éparses que nous possédons sur la circulation des parois du corps de l'*Amphioxus*.

Par suite de l'insuffisance de quelques uns des résultats auxquels je suis parvenu, un exposé systématique n'en serait guère possible. Mieux vaudra traiter successivement chaque point comme je l'ai étudié, une question en amenant une autre. D'ailleurs, la disposition de l'appareil vasculaire est si intimement liée à la disposition des organes, que chaque chapitre devra être précédé de quelques considérations anatomiques préalables.

La disposition générale des grands troncs de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* est si connue qu'il est à peine nécessaire de nous attarder à la rappeler. Le schéma classique, reproduit Pl. 23, fig. 38, nous permettra d'être très bref, quitte à revenir par la suite sur les particularités qui présenteront à notre point de vue une importance spéciale.

A la voûte de la cavité branchiale, sous la corde, s'étendent de part et d'autre de la ligne médiane les deux Aortes, droite et gauche (*Ao.d*, *Ao.g*). Ces deux Aortes s'unissent à l'extrémité postérieure de la branchie en un tronc unique et médian qui, sous le nom d'Artère sus-intestinale (*A.i*), puis d'Artère caudale (*A.c*), s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de l'animal. Nous laissons de côté provisoirement le mode de terminaison des Aortes dans la région céphalique.

Dans tout son trajet, l'Artère sus-intestinale abandonne des rameaux qui se résolvent en capillaires baignant l'épithélium digestif.

Le sang artériel amené jusqu'à l'extrémité de la queue est repris par une Veine caudale (*V.c*), située immédiatement sous l'Artère caudale, et courant en sens inverse. Au niveau de l'anus, la Veine caudale abandonne l'Artère et poursuit son trajet d'arrière en avant à la face inférieure de l'intestin, où elle prend le nom de Veine sous-intestinale (*V.s.i*). La Veine sous-intestinale, formée de branches multiples largement et fréquemment anastomosées, recueille le sang fourni par l'Artère sus-intestinale au réseau capillaire qui entoure le tube digestif.

Arrivée à l'embouchure du cœcum hépatique dans l'intestin, la Veine sous-intestinale devenant Veine sous-hépatique (*V.P*) passe à la face inférieure du foie, qu'elle longe jusqu'à son extrémité antérieure. Dans toute la longueur de ce trajet, la Veine sous-hépatique abandonne une foule de rameaux qui s'anastomosent pour entourer l'organe d'un riche réseau capillaire périhépatique.

Le sang qui a traversé ce dernier est alors repris par une volumineuse Veine sus-hépatique (*V.s.h*) qui longe la face dorsale du foie en suivant une direction inverse de celle que suivait la Veine sous-hépatique: elle revient d'avant en arrière, c'est-à-dire de l'extrémité aveugle du diverticule hépatique vers son débouché intestinal.

En ce dernier point, elle se recourbe brusquement vers la gauche, décrit un arc de cercle à concavité antérieure et atteint le pharynx, sous l'endostyle duquel elle reprend une direction antéro-postérieure. Ce nouveau vaisseau est l'Artère branchiale primaire (*A.Br*); elle distribue le sang aux vaisseaux des arcs branchiaux, qui le ramènent aux Aortes après l'avoir mis en rapport avec le milieu extérieur. Le détail de la disposition des Vaisseaux dans les arcs branchiaux et de la vascularisation des canalicules excréteurs ne nous arrêtera pas, ne touchant pas à notre sujet.

Notons enfin que depuis les recherches de SCHNEIDER on admet généralement que le Cœur de l'*Amphioxus* est représenté par l'origine de son Artère branchiale primaire, c'est-à-dire par le point où la boucle de la Veine sus-hépatique atteint le plancher du pharynx. Si naturelle que soit cette idée, elle ne repose cependant, étant donnés les faits connus, que sur une analogie physiologique trop vague pour avoir grande valeur; de ce que l'*Amphioxus* est une forme ancestrale de l'organisme Vertébré, on pourrait conclure à la position virtuelle de son cœur, mais c'est là un renversement tautologique du procédé par lequel s'établissent les homologues.

Cet exposé général est pour nous suffisant; c'est à ces gros troncs artériels et veineux qu'aboutiront ou c'est d'eux que naîtront les vaisseaux des parois du corps, dont nous abordons l'étude.

---

**Technique.** Un mot d'abord sur la technique employée.

Les préparations banales, coupes à 10  $\mu$  d'individus colorés en masse, ne peuvent servir qu'à l'observation des troncs vasculaires volumineux; il est impossible d'y suivre avec certitude le trajet des rameaux grêles lorsqu'ils traversent la coupe un peu obliquement. Ces derniers exigent l'emploi de coupes minces, de 4 ou au plus 6  $\mu$  d'épaisseur; mais ces coupes minces ont un autre inconvénient: les noyaux endothéliaux y deviennent si rares qu'on est exposé à confondre les vaisseaux avec de simples lacunes du tissu conjonctif.

Il m'a paru prudent de contrôler toujours les données obtenues par l'examen de séries de coupes d'épaisseur différente.

Le carmin boracique, qui ne colore que les noyaux et laisse le tissu conjonctif à peu près incolore est naturellement souvent insuffisant. Le procédé de coloration qui m'a donné les meilleurs résultats est la double coloration par l'hématoxyline d'EHRlich et l'éosine; les noyaux cellulaires se teintent en bleu violacé, la charpente conjonctive en rose, les caillots en rose plus vif; la paroi propre des vaisseaux les plus déliés s'accuse avec une netteté remarquable. Le mélange de nigrosine et d'acide picrique discrètement employé après coloration assez forte par la safranine est un excellent procédé de contrôle; il a l'avantage de mettre en évidence la structure fasciculée du tissu conjonctif et de faire ressortir les lacunes et les interstices dus à l'écartement des faisceaux.

Il est à peine nécessaire d'insister sur le fait que les animaux employés doivent être dans un état de conservation irréprochable. La corde dorsale et les muscles de l'*Amphioxus* passent avec raison pour des organes dont il est difficile d'obtenir de bonnes préparations: mais dans bien des cas, c'est, je pense, au procédé d'enchâssement que doivent être attribués les insuccès. L'inclusion ne saurait être menée trop rapidement; un séjour trop prolongé dans le toluol ou le mélange usuel toluol-paraffine dispose en effet la gaine de la corde à se déformer et à disloquer les organes voisins pendant l'étalement des coupes. Il est à noter d'ailleurs que les coupes trèsminces sont généralement plus faciles à obtenir en parfait état que les coupes plus épaisses.

Enfin, et je crois devoir insister sur ce point en prévision d'un contrôle de mes observations, chez un *Amphioxus* donné, l'injection naturelle de l'appareil vasculaire n'est jamais uniforme; tantôt l'un, tantôt l'autre groupe de vaisseaux sont gorgés de sang, largement béants et faciles à observer, les autres étant vides et affaissés et, lorsqu'ils sont très grêles, complètement invisibles. Il est donc indispensable de s'adresser à toute une série d'individus. J'ai cru observer qu'il existe une relation constante entre le domaine vasculaire où le sang s'est amassé pendant l'agonie de l'animal et le réactif fixateur employé, sublimé acétique, Liquide de KLEINENBERG, Liquide de FLEMMING, etc. La rapidité avec laquelle le liquide tue est-elle ici en cause? Je ne puis que le supposer, n'ayant pas recueilli moi-même le matériel qui m'a servi; le détail serait assez curieux à élucider au point de vue de la physiologie de la circulation chez l'*Amphioxus*.

---

## Chapitre I.

### Veines cardinales et Sinus de Cuvier.

W. MÜLLER (14) fut le premier à signaler chez l'*Amphioxus* l'existence d'une paire de troncs longitudinaux dont la signification et l'importance ont jusqu'à présent passé inaperçues. Ces deux vaisseaux, l'un droit et l'autre gauche, courent à la face interne des parois du corps, dans toute l'étendue de la cavité péribranchiale. Logés sous l'épithélium péribranchial, ils longent la série des chambres génitales à la hauteur du hile des glandes sexuelles.

Dans son mémoire «sur l'Anatomie de l'*Amphioxus*», que l'on ne saurait trop citer comme un modèle de monographie anatomique, P. LANGERHANS (7) revint sur ces vaisseaux longitudinaux de MÜLLER, et en donna une figure (Pl. 14, fig. 37). Il renonça à déterminer dans quel sens s'y faisait la circulation, considérant que des injections seules pouvaient résoudre la question. Mais il reconnut qu'aux points où ces vaisseaux croisent un myosepte, il lui fournissent — ou en reçoivent — un grêle rameau ascendant, et qu'au niveau de chaque glande sexuelle, ils fournissent — ou reçoivent — une branche courte et volumineuse, parfois double, qui préside à la vascularisation du testicule ou de l'ovaire.

SCHNEIDER (20) revit bien les Vaisseaux de MÜLLER; à propos des «espaces lymphatiques» (qui sont les cavités cœlomiques), après avoir décrit leur disposition en arrière, il ajoute: »Plus en avant, cet espace se réduit, et se continue dans un vaisseau lymphatique qui court à la face interne des glandes sexuelles et peut encore être suivi en avant des organes génitaux. Ce vaisseau fournit dans chaque segment une branche à la paroi abdominale (Pl. 14, fig. 1, et surtout Pl. 15, Fig. 7 et 8 *Vg.*)»

Les travaux ultérieurs font à peine mention de ce vaisseau, d'une façon tout à fait incidente.

WILLEY (24), après avoir décrit l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus*, se borne à ajouter dans une note (pag. 98): «A genital artery, running above the genital pouches, has been figured by LANGERHANS, ROLPH, SCHNEIDER, LANKESTER and BOVERI, but its relations to the rest of the vascular system have not been made out. It is doubtful whether their presence is constant.»

Lorsque j'étudiais la structure et le développement des glandes génitales de l'*Amphioxus* (10), j'eus à examiner la vascularisation de ces glandes, et mon attention fut ainsi attirée sur les Vaisseaux de W. MÜLLER. Quelles sont les connexions de ces vaisseaux avec l'appareil vasculaire général de l'*Amphioxus*, tel que les auteurs nous ont appris à le connaître? Quelle est leur signification physiologique, et celle des branches qui s'en détachent pour se rendre aux glandes génitales et aux parois somatiques? Telles furent les questions que je me posai, et l'origine des recherches dont je publie aujourd'hui les résultats.

Le premier point à résoudre était de trouver l'embouchure des Vaisseaux de MÜLLER dans un tronc vasculaire de signification physiologique bien définie. Dans ce but, je les suivis d'abord jusqu'à leurs extrémités antérieure et postérieure, qui ne me donnèrent aucune réponse satisfaisante: la description de ces extrémités nous occupera plus loin. Il me restait à les interroger sur toute leur longueur; j'arrivai ainsi à l'extrémité postérieure de la région branchiale où je trouvai la solution désirée.

#### A. Sinus Veineux (Sinus de Cuvier).

Les figures 1 à 6, Pl. 20, représentent autant de coupes transversales d'un *Amphioxus* femelle, non encore à maturité sexuelle, long de 38 millimètres. Ces coupes sont choisies dans une série pratiquée d'avant en arrière, et si nous désignons par le numéro 1 la première figurée et la plus antérieure, les suivantes porteront respectivement les numéros 10, 15, 20, 24, 28. Nos coupes mesurant une épaisseur de 10  $\mu$ , la région qu'elles intéressent s'étend donc sur une longueur de 0,28 millimètre.

La coupe représentée fig. 1 passe immédiatement en arrière de l'extrémité postérieure du sac branchial, par l'origine du tube digestif, l'œsophage ou l'estomac des auteurs; une petite masse épithéliale tangentielle coupée est la dernière trace de l'extrémité postéro-inférieure du dernier arc branchial droit. A la voûte du tube digestif (*T.d*) et sous la corde dorsale (*c*) se voient de part et d'autre de la ligne médiane les deux Aortes (*Ao.d*, *Ao.g*). A son plancher, l'extrémité postérieure de l'Artère branchiale primaire (*A*) est suspendue par un repli de la splanchopleure à la gouttière qui prolonge en arrière l'endostyle.

Le diverticule hépatique (*Hep*) est coupé transversalement; à sa

voûte est la Veine sus-hépatique (*V.s.h*), tapissée par la splanchnopleure; à son plancher devrait se voir la Veine sous-hépatique, mais elle est vide et ses parois sont affaissées, de sorte qu'il est impossible de la distinguer.

Le tube digestif et le foie, recouverts par l'épithélium splanchnopleural, plongent dans la fente cœlomique périintestinale (*coe*); celle-ci est séparée elle-même de la cavité péribranchiale (*C.per*) par une cloison que forment la somatopleure en dedans et l'épithélium péribranchial en dehors; nous aurons à examiner cette cloison plus en détail par la suite; comme elle doit jouer un rôle important dans nos descriptions, nous la désignerons dès maintenant, par abréviation, sous le nom de cloison périentérique (*C.P*).

Les parties latérales de la figure montrent la coupe des somites et, inférieurement, la coupe de deux ovaires logés dans leur poche cœlomique périgonadiale (*G.coe*). Sur les poches génitales s'étale l'épithélium péribranchial et sous celui-ci se voit la coupe transversale des Vaisseaux de W. MÜLLER (*V.C.a*). L'ovaire de droite est intéressé précisément au niveau de son hile, et le Vaisseau de MÜLLER (*V.C.a*) lui fournit une Veine ovarienne (*V.or*).

Les figures 2 à 6 présentent la même disposition générale des organes, et ne demandent pas de description spéciale; nous pourrions y suivre simplement le trajet des vaisseaux. Il est à noter seulement que, comme on approche du point où le diverticule hépatique va s'ouvrir dans le tube digestif, le cœlome périintestinal prélude à cette réunion en se mettant en continuité avec le cœlome périhépatique (figs. 2 et suivantes). Il est aisé, en comparant les figures, de comprendre comment se fait cette union, et comment les feuilletts constitutifs de la cloison périentérique, somatopleure et épithélium péribranchial, se mettent respectivement en continuité avec la somatopleure et l'épithélium péribranchial de la cloison périhépatique.

Sur les Vaisseaux de MÜLLER droit et gauche se branche à angle droit un large sinus (fig. 1, à gauche, *S.Cu.g*; fig. 3, à droite, *S.Cu.d*) qui monte verticalement à la face interne des somites, sous l'épithélium péribranchial.

Arrivé à la hauteur du plancher du tube digestif, chacun de ces Sinus se recourbe brusquement en dedans et se dirige vers la ligne médiane; à sa première portion, ascendante, fait donc suite une 2<sup>e</sup> portion, transversale (figs. 1 à 4 *S.Cu.d*; figs. 2 à 5 *S.Cu.g*). Chez certains individus, le vaisseau dans cette partie de son trajet

est à peu près transversal; chez d'autres, il paraît plus ou moins oblique, et, généralement, oblique en arrière et en dedans; ces variations n'ont d'ailleurs aucune importance et ne modifient ni le point de départ ni le point d'arrivée du sinus; elles s'expliquent par le fait que le vaisseau, appliqué dans sa portion ascendante contre la paroi du corps, y est fixé par l'épithélium péribranchial, de telle façon que les rétractions consécutives à l'action des réactifs ne peuvent modifier sa position; son coude est donc fixe, tandis que l'extrémité interne de sa portion transversale est soumise avec le tube digestif à toutes les influences artificielles qui peuvent influencer sur la position des viscères lorsque l'animal est plongé dans les liquides fixateurs.

Ce qui modifie encore la transversalité des deux sinus, droit et gauche, c'est que chacun d'eux naît du vaisseau de W. MÜLLER au niveau de la 17<sup>e</sup> glande génitale de son côté; l'alternance d'un côté du corps à l'autre du corps des organes métamériques a donc pour conséquence que le sinus gauche naît à un demi-somite en avant de l'origine du sinus droit<sup>1</sup>. Cette avance est compensée à l'extrémité interne de la portion horizontale des sinus, et compensée par l'obliquité de cette portion horizontale.

Lorsque notre sinus abandonne la paroi du corps, l'épithélium péribranchial qui l'y maintenait accolé se soulève autour de lui, et lui forme un meso qui l'accompagne dans tout son trajet horizontal. Ce meso, plus ou moins transversal, est une lame triangulaire, verticalement tendue au travers de la cavité péribranchiale; son bord externe s'insère à la paroi du corps, son bord interne se fixe à la cloison périentérique (*C.P.*), son bord inférieur, libre, renferme dans son épaisseur le sinus.

Nos sinus droit et gauche (fig. 4, *S.Cu.d*; figs. 4 et 5, *S.Cu.g*) gagnent ainsi la cloison périentérique (*C.P.*); l'épithélium péribranchial qui les engainait se réfléchit dans l'assise externe de cette cloison; eux-mêmes y pénètrent et s'y trouvent dès lors logés sous la somatopleure<sup>2</sup>.

Or, à ce niveau la fente coelomique périhépatique s'est ouverte

<sup>1</sup> Les coupes représentées figs. 1 à 6, Pl. 20 sont pratiquées un peu obliques de droite à gauche et d'arrière en avant: au hile du 17<sup>e</sup> ovaire droit (somite 26) ne fait pas pendant la cloison entre les 17<sup>e</sup> et 18<sup>e</sup> poches génitales gauches (myosepte 26/27), mais l'extrémité postérieure du 17<sup>e</sup> ovaire gauche.

<sup>2</sup> Abstraction faite, pour le Sinus droit, de ses rapports avec le Muscle trapèze, que nous examinerons plus tard (pag. 515).

dans la fente cœlomique périintestinale, et la cloison périentérique se continue directement dans la cloison périhépatique. La Veine sus-hépatique (*V.s.h*) tapissée par la splanchnopleure n'est donc plus séparée de l'Artère branchiale primaire (*A*) également tapissée par la splanchnopleure que par l'espace cœlomique (*Coe*); et ce dernier seul la sépare aussi des sinus droit et gauche logés sous la somatopleure. Les sinus traversent la fente cœlomique et viennent déboucher à angle droit dans la Veine sus-hépatique (fig. 5, *S.Cu.d*; fig. 6, *S.Cu.g*). La somatopleure qui les entourait se continue avec la splanchnopleure qui recouvrait la veine.

Un peu en arrière du point représenté fig. 6, la Veine sus-hépatique, grossie de ses deux affluents, va se continuer dans l'Artère branchiale primaire; quelques coupes plus loin encore, le diverticule hépatique s'ouvrira dans l'intestin.

Cette première série d'observations nous permet de tirer dès à présent un certain nombre de conclusions; ces conclusions, j'ai eu l'occasion de les exposer à la 28<sup>e</sup> session de l'Association française pour l'avancement des sciences (Congrès de Boulogne, 1899) (11); si j'y reviens, c'est pour en élaguer quelques propositions que mes recherches m'ont fait par la suite rejeter comme sujettes à caution<sup>1</sup>:

- 1) Par leurs relations avec l'origine veineuse de l'Artère branchiale primaire, les Vaisseaux de W. MÜLLER ont la valeur de Veines.
- 2) Chaque Vaisseau de W. MÜLLER est en réalité formé de deux portions: une Veine antérieure où le sang doit circuler d'avant en arrière, et une Veine postérieure où le sang suit une direction opposée.
- 3) La Veine antérieure et la Veine postérieure d'un même côté du corps se jettent à angle droit, à la façon des branches d'un T, dans un vaste Sinus Veineux transversal.
- 4) Les deux Sinus Veineux droit et gauche se jettent dans la Veine sus-hépatique, immédiatement en amont du point où celle-ci se continue dans l'Artère branchiale primaire.
- 5) Les Sinus Veineux ramènent à l'Artère branchiale le sang provenant des parois du corps et des gonotomes, tandis que

---

<sup>1</sup> Ces conclusions ont été reproduites après coup dans notre introduction; on les y trouvera pag. 488.

la Veine sus-hépatique y ramène le sang qui a traversé les viscères, après passage par le réseau périhépatique.

- 6) Il y a donc étroite analogie entre les Veines antérieures et postérieures de W. MÜLLER et les Sinus Veineux de l'*Amphioxus* d'une part, les Veines cardinales antérieures et postérieures et les Sinus de CUVIER des Vertébrés d'autre part. Si l'étude de son développement pouvait démontrer que l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* est par son origine embryonnaire morphologiquement comparable à celui des Craniotes, l'homologie ne ferait aucun doute. Les faits anatomiques sont cependant assez probants pour que je ne croie pas téméraire de l'admettre, au moins à titre provisoire.

#### B. Terminaison antérieure des Veines Cardinales antérieures.

Le calibre des Veines cardinales antérieures se réduit progressivement d'arrière en avant; en avant de la 1<sup>ère</sup> poche génitale, qui répond à l'extrémité inférieure du 10<sup>e</sup> somite, elles se prolongent sous forme d'un grêle vaisseau que l'épithélium péribranchial applique directement à la paroi du corps.

Mais à l'extrémité antérieure de la branchie, les premiers arcs branchiaux se raccourcissent de plus en plus et le ligament denticulé s'abaisse; son bord externe, oblique en avant et en bas, croise l'extrémité inférieure du 6<sup>e</sup> somite (Pl. 21, fig. 7, *L.d*) pour passer sur le muscle transverse; à partir de ce point, il m'est impossible de suivre la Veine cardinale antérieure (*V.C.a*). Il est certain qu'elle ne continue plus son trajet à la face interne des somites, où la somatopleure a remplacé l'épithélium péribranchial. Mais il est également certain qu'elle s'étend jusqu'au 1<sup>er</sup> somite, où elle reçoit encore une Artère pariétale ventrale (voir plus loin). Suit-elle vers le bas les insertions pariétales du ligament denticulé? Reste-t-elle logée dans l'épaisse couche gélatineuse de la paroi buccale? Je n'ai pas pu le déterminer.

### C. Terminaison postérieure des Veines Cardinales postérieures.

Les Veines cardinales postérieures s'étendent en arrière jusqu'à l'anus, en recevant au niveau de chaque myosepte une Artère pariétale ventrale (voir plus loin pag. 527). Leurs rapports en arrière de la région génitale peuvent être étudiés sur les figures 8, 9 et 10, Pl. 21.

Jusqu'au niveau du pore atrial, les Veines cardinales postérieures (fig. 8, *V.C.p*) longent la face interne des somites à l'union du plancher et des parois latérales de la cavité péribranchiale (*C.Per*).

Entre le pore atrial et l'anus (fig. 9), la cavité péribranchiale ne présente plus que son prolongement du côté droit (*C.Per*); la cavité coelomique (*coe*) occupe tout le reste de la cavité du corps. La Veine cardinale postérieure du côté droit a conservé la même position qu'elle occupait plus en avant, et longe le bord inférieur du prolongement péribranchial. La Veine du côté gauche, extrêmement réduite, n'est plus qu'à peine visible.

Les figures 8 et 9 nous montrent en plus le tube digestif (*T.d*) entouré par le riche réseau des capillaires intestinaux, au milieu desquels la Veine sous-intestinale (*V.s.i*) divisée en branches multiples est difficile à distinguer.

Enfin, au niveau de l'anus (fig. 10, *An*) la Veine sous-intestinale, unifiée, se continue dans la Veine caudale (*V.Ca*), en passant à droite de l'orifice anal. C'est en ce point que se termine la Veine cardinale postérieure droite; comme le montre la figure, elle s'ouvre par son extrémité postérieure (*V.C.p*) dans l'origine de la Veine caudale. Quant à la Veine cardinale postérieure gauche, déjà si réduite sur la figure 9 (*V.C.p*), je n'ai pu déterminer avec certitude son mode de terminaison; s'ouvre-t-elle également à l'extrémité postérieure de la Veine sus-intestinale, c'est à présumer, mais dans ce cas, son débouché doit siéger dans un plan transversal antérieur à celui du débouché de la Veine droite, ce qui n'aurait rien d'étonnant, étant donné l'avance des somites du côté gauche sur ceux du côté droit.

Une remarque s'impose ici et plaide en faveur de l'homologie que nous avons admise entre la portion postérieure des Veines de W. MÜLLER et les Veines cardinales postérieures des Craniotes.

On sait qu'à un certain stade du développement de l'appareil vasculaire, la Veine sous-intestinale est chez les Sélaciens formée de deux troncs parallèles reliés par de nombreuses anastomoses, troncs qui s'unissent en arrière du cloaque en une Veine caudale unique. Par la suite, la Veine sous-intestinale s'unifie, sauf au niveau du cloaque, qui reste entouré par un anneau veineux unissant la Veine sous-intestinale en avant et la Veine caudale en arrière. Les deux Veines cardinales postérieures se sont cependant développées d'avant en arrière, et leur extrémité postérieure vient s'ouvrir dans l'anneau veineux péricloacal (Pl. 23, Schema 39 A). Plus tard encore, la Veine sous-intestinale disparaît, remplacée par la Veine de la valvule spirale, et la Veine caudale des Sélaciens ne se continue plus en avant qu'avec les deux Veines cardinales postérieures.

Chez l'*Amphioxus* (Schema 39B) la Veine sous-intestinale persiste, et sa subdivision en troncs multiples anastomosés rappelle la duplicité primitive de ce même vaisseau chez les Sélaciens. Au niveau de l'anus, la Veine sous-intestinale se continue dans la Veine caudale, et, comme nous l'avons vu, cette mise en continuité se fait à droite de l'orifice anal. La moitié droite de l'anneau veineux péricloacal de l'embryon de Sélacien existe seule chez l'*Amphioxus*; elle reçoit l'extrémité postérieure de la Veine de W. MÜLLER droite, qui se comporte ici encore exactement comme une Veine Cardinale postérieure. L'homologue de la moitié gauche de l'anneau veineux péricloacal me paraît faire défaut, et la terminaison postérieure de la Veine Cardinale postérieure gauche m'a échappé.

## Chapitre 2.

### Nerfs et Muscle de la région rétrobranchiale.

A l'étude de la vascularisation de la région rétrobranchiale se rattache étroitement celle de son innervation. Les coupes qui montrent le passage des sinus de CUVIER dans la cavité péribranchiale permettent également d'étudier le trajet suivi par les rameaux des racines nerveuses dorsales qui passent de la paroi du corps aux organes logés dans sa cavité.

Dans cette région s'étend en outre une vaste lame de fibres musculaires striées qui, je crois, n'a pas été signalée jusqu'à présent, et qui, par sa forme, mérite le nom de Muscle trapèze sous lequel je la désignerai.

Nous consacrerons donc un chapitre aux Rameaux viscéraux ascendants des Nerfs dorsaux et au Muscle trapèze. Mais la connaissance exacte de la région est ici absolument indispensable. Les Nerfs viscéraux ascendants, qui se répètent métamériquement de segment en segment, présentent des rapports importants avec les parois et surtout avec la voûte de la cavité péribranchiale; or cette voûte est différemment constituée dans la région branchiale, en arrière de cette région, et dans la zone intermédiaire entre les deux, et le trajet des Nerfs que nous devons examiner varie en conséquence.

a) Dans toute l'étendue de la région branchiale (Pl. 23, fig. schém. 40 A) la cavité péribranchiale (*c.per*) est séparée de l'espace coelomique subcordal (*coe'*) par une cloison antéro-postérieure et horizontale, le ligament denticulé (*L.d*). Formé par une lamelle conjonctive que tapissent à sa face supérieure l'épithélium coelomique et à sa face inférieure l'épithélium péribranchial, le ligament denticulé présente deux bords, l'un interne, l'autre externe. Par son bord interne, il s'attache à l'extrémité supérieure des arcs branchiaux; par son bord externe, il s'insère à la paroi du corps suivant une longue ligne antéro-postérieure sur laquelle nous aurons à revenir dans le chapitre suivant.

b) En arrière de la région branchiale, depuis l'extrémité postérieure du dernier arc branchial jusqu'au pore atrial (fig. 40 C), la cavité péribranchiale (*c.pér*) remonte beaucoup plus haut et s'étend jusque sous l'aorte; la cavité coelomique périintestinale (*coe*), refoulée en dedans, est réduite à une étroite fente entourant l'intestin (*t.d*) latéralement et du côté ventral. La cloison qui sépare ces deux cavités s'insère donc sous l'aorte d'un côté, descend sous forme d'une lame antéro-postérieure et plus ou moins verticale jusqu'au bord inférieur du tube digestif, contourne ce bord et remonte de nouveau verticalement jusqu'à sa ligne d'insertion sous l'aorte du côté opposé. Pour la commodité de la description, nous désignerons par la suite cette cloison tendue entre la cavité coelomique périintestinale et la cavité péribranchiale sous le nom de cloison périentérique.

c) A l'union de la région branchiale et de la région intestinale, le ligament denticulé, antéro-postérieur et horizontal, se continue sans interruption dans la cloison périentérique, antéro-postérieure et verticale. La ligne d'insertion externe, pariétale, du ligament

denticulé remonte jusque sous l'Aorte et se continue dans la ligne d'insertion supérieure de la cloison périéntérique. La ligne d'insertion interne, pharyngienne du ligament denticulé descend le long du bord postérieur de la dernière fente branchiale et se continue dans le bord inférieur de la cloison périéntérique; ce bord inférieur n'a toutefois qu'une existence théorique, attendu que les deux cloisons périéntériques droite et gauche se continuent l'une dans l'autre sous le plancher du tube digestif et la fente cœlomique unifiée.

Ce passage s'effectuerait sans difficulté, n'était un recessus de la cavité péribranchiale qui complique un peu la disposition: nous voulons parler des «brown canals» ou «atriocœlomic funnels» de LANKESTER<sup>1</sup>. Ces euls-de-sac pigmentés sont deux diverticules creux, l'un droit et l'autre gauche, présentant la forme d'entonnoirs aplatis latéralement. Chacun d'eux est fixé à la paroi du corps à la face interne du 27<sup>e</sup> somite, le droit s'étendant plus loin en avant que le gauche. Leur sommet, clos, fait saillie en avant dans le cœlome subcordal (fig. schém. 40 A, *RL*); leur extrémité postérieure s'évase et s'ouvre largement dans la cavité péribranchiale (fig. 40 B, *R.L.*). La cavité de ces entonnoirs est tapissée par l'épithélium péribranchial, fortement pigmenté; leur paroi interne, qui les sépare de l'espace subcordal, est recouverte en dedans par la somatopleure; entre les deux lames épithéliales est une lamelle conjonctive, et cette paroi est donc constituée comme le ligament denticulé et comme la cloison périéntérique.

A son extrémité postérieure, le recessus de LANKESTER, s'élargissant vers le bas, atteint le ligament denticulé et s'ouvre dans la cavité péribranchiale (fig. schém. 40 B); sa paroi externe se continue avec le revêtement péribranchial de la paroi du corps; sa paroi interne se continue avec le ligament denticulé (*L.d*); il en résulte la formation d'une longue cloison insérée en haut sous la corde dorsale (bord supérieur de l'entonnoir) et insérée en bas à l'extrémité postéro-inférieure de la branchie (bord interne du ligament denticulé). Cette

<sup>1</sup> LANKESTER découvrit ces entonnoirs pigmentés en 1874 (8) et revint sur leur description en 1889 (9) en l'appuyant de figures. Il admit que ces entonnoirs s'ouvraient par leur sommet dans le cœlome subcordal, sans toutefois avoir pu constater avec certitude l'existence d'un orifice de communication, et émit au sujet de leur signification fonctionnelle une curieuse hypothèse: les atriocœlomic funnels serviraient à assurer l'égalité de pression entre les cavités cœlomique et péribranchiale, cette dernière représentant le milieu ambiant. Rappelons en passant que, pour l'auteur, le cœlome supra-pharyngien ou subcordal est d'autre part en communication avec l'appareil vasculaire.

cloison, d'abord coudée au niveau de l'union des deux lames qui la constituent (fig. 40 schém. *B*) s'égalise peu à peu (fig. 40 *C*): le ligament denticulé est devenu cloison périentérique.

Ces préliminaires nous permettent de passer à l'exposé des faits relatifs à l'innervation de la région et au Muscle trapèze qui double intérieurement l'extrémité antérieure de la cloison périentérique.

#### A. Branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux.

Comme on le sait, chaque nerf dorsal qui émerge de la moelle gagne le derme cutané en passant dans la cloison située derrière le segment auquel il appartient. C'est ainsi que le 1<sup>er</sup> nerf dorsal longe la cloison séparant le 1<sup>er</sup> somite du 2<sup>e</sup>, le 28<sup>e</sup> nerf dorsal longe la cloison entre les 28<sup>e</sup> et 29<sup>e</sup> somites, et ainsi de suite.

Avant d'arriver sous l'épiderme, chaque racine dorsale se divise en deux branches, une branche ventrale et une branche dorsale. La branche dorsale, purement sensible, ne nous occupera pas. La branche ventrale descend obliquement à la face externe des parois du corps; son obliquité étant moins forte que celle des somites, elle en croise plusieurs sur son trajet; ainsi, par exemple, le nerf dorsal du 27<sup>e</sup> somite, émergeant de la cloison qui sépare les 27<sup>e</sup> et 28<sup>e</sup> somites, atteint le bord inférieur des parois latérales du corps à la pointe du 25<sup>e</sup> somite; le nerf dorsal du 28<sup>e</sup> somite arrive à la fin de son trajet descendant à la pointe du 26<sup>e</sup> somite, et ainsi de suite.

Le détail des rameaux que fournit chaque branche ventrale en cheminant sous l'épiderme ne nous intéresse pas pour le moment; nous renvoyons en ce qui les concerne aux descriptions de HATSCHEK (5) et de HEYMANS & VAN DER STRICHT (6). Mais lorsqu'elle est parvenue au bord inférieur de la rangée des somites, et à l'insertion de la paroi externe du repli métapleurale, la branche ventrale de chaque nerf dorsal émet en dedans un rameau viscéral important.

Ce rameau viscéral contourne inférieurement la pointe du somite, et se divise dans l'épaisseur de la bande conjonctive qui sépare ce dernier du Muscle transverse en 2 branches: une branche transverse et une branche ascendante.

La branche viscérale transverse du nerf dorsal, découverte

par ROLPH (19), se dirige, comme son nom l'indique, transversalement en dedans, sous l'épithélium péribranchial qui tapisse la face supérieure du Muscle transverse. Elle forme à la surface de ce muscle, avec les branches correspondantes des nerfs du même côté et du côté opposé un plexus que nous ont bien fait connaître les recherches de ROHON (18), de FUSARI (3), et de HEYMANS & VAN DER STRICHT (6). Ainsi que le soutint FUSARI, ce plexus nerveux assure la sensibilité de la région; mais, en outre, les recherches de HEYMANS & VAN DER STRICHT démontrent qu'il préside à l'innervation motrice du Muscle transverse.

La branche viscérale ascendante fut étudiée par ROHON et FUSARI, mais ces auteurs ne l'observèrent que pour les nerfs dorsaux de la région branchiale, d'où le nom de nerf branchial qu'ils lui ont donné. Examinée dans la région branchiale, chaque branche viscérale ascendante contourne de dehors en dedans et de bas en haut la pointe d'un somite, passe entre lui et la poche génitale correspondante, atteint le bord supérieur de cette dernière, et monte à peu près verticalement sous l'épithélium péribranchial jusqu'à l'insertion du ligament denticulé. Dans tout ce trajet, le nerf n'a fourni que de grêles collatérales; arrivé au bord externe du ligament denticulé, il se coude brusquement en dedans, et se divise en plusieurs branches qui se ramifient à leur tour pour former un riche plexus dans l'épaisseur du ligament et jusque sur les arcs branchiaux (Voir FUSARI, Pl. 7, fig. 2, HEYMANS & VAN DER STRICHT, figs. 26, 27, Pl. 8; fig. 30, Pl. 5).

En arrière de la région branchiale, les nerfs dorsaux continuent à fournir des branches viscérales ascendantes, ainsi que HATSCHKE l'a démontré, et comme le confirment HEYMANS & VAN DER STRICHT, du moins jusqu'au niveau du pore atrial (39<sup>e</sup> paire).

Mais où vont ces branches viscérales ascendantes? La voie par laquelle elles gagnaient la branchie, c'est-à-dire le ligament denticulé, n'existe plus; comme nous le savons, la cloison périentérique lui a succédé, et ses insertions sont remontées jusqu'au tissu conjonctif sous-aortique. HEYMANS & VAN DER STRICHT n'ont pu trancher la question; «les nerfs viscéraux ascendants qui se trouvent en arrière des branchies remontent» disent-ils, «assez haut sur les myotomes, puis se divisent; nous n'avons pu encore jusqu'ici préciser leur terminaison proprement dite. Nous croyons que les branches s'infléchissent au niveau de la corde dorsale et viennent innerver les vaisseaux et le tube digestif. La branche du nerf viscéral ascendant

qui s'étend au delà du ligament dentelé<sup>1</sup> nous paraît avoir une destination analogue» (6, pag. 43).

La méthode de GOLGI, et surtout la méthode au bleu de méthylène s'imposent comme procédés de choix, et permettent seules d'étudier le trajet des nerfs jusque dans leurs plus délicates ramifications, la confection de longues séries de coupes au chlorure d'or n'étant guère praticable. L'étude de coupes sériées, fixées et colorées par les réactifs ordinaires, si elle fournit des images moins élégantes, a cependant un avantage lorsqu'on ne se propose point comme but de poursuivre les filets nerveux jusqu'à leur ultime terminaison sensible ou motrice: celui de mettre en évidence les alentours des nerfs, les organes entre lesquels ils se fraient une route, les vaisseaux qu'ils accompagnent, les couches conjonctives ou épithéliales qui les recouvrent; ce sont là autant de repères topographiques précieux, et dans bien des cas, lorsqu'il s'agit du système nerveux périphérique, la méthode des coupes sériées demeure le véritable procédé de recherche, ceux d'EURLICH et de GOLGI ayant plutôt une valeur de démonstration. L'idéal serait évidemment de pouvoir les employer à la fois, l'un servant de contrôle à l'autre. Dans le cas présent, les procédés au chromate d'argent et au bleu vital n'étaient pas à ma portée, faute de matériel frais; il m'a été cependant possible d'ajouter quelques faits nouveaux à notre connaissance des branches viscérales ascendantes de la région rétrobranchiale.

La dernière branche viscérale ascendante qui gagne la branchie en passant par le ligament denticulé appartient, du côté droit comme du côté gauche, au nerf dorsal du 26<sup>e</sup> somite. Ce nerf atteint le derme sous-cutané entre les 26<sup>e</sup> et 27<sup>e</sup> somites; sa branche ventrale contourne l'extrémité inférieure du 24<sup>e</sup> somite, et le rameau viscéral ascendant qui en naît atteint le ligament denticulé un peu en avant du point où le recessus péribranchial de LANKESTER s'ouvre dans la cavité péribranchiale.

La branche viscérale ascendante du 27<sup>e</sup> nerf dorsal droit ou gauche naît à l'extrémité inférieure du 25<sup>e</sup> somite. Comme toutes les branches correspondantes des nerfs précédents, elle remonte,

---

<sup>1</sup> «Outre les rameaux du N. viscéral ascendant qui se rendent directement aux branchies par le ligament dentelé, nous avons vu parfois le N. viscéral ascendant donner une grosse branche qui se continue au delà du ligament dentelé sur la surface interne du myotome et ne se ramifie qu'au voisinage immédiat de la corde dorsale» (6, pag. 43).

verticalement ou un peu obliquement, d'abord entre le somite et la poche génitale correspondante, puis à la face interne de la paroi du corps sous l'épithélium péribranchial.

Elle arrive ainsi au niveau où les branches précédentes rencontraient l'insertion pariétale du ligament denticulé. Mais le recessus péribranchial de LANKESTER s'est ouvert; le ligament denticulé, se continuant dans sa paroi externe, s'est détaché de la paroi du corps et est devenu cloison périentérique.

La branche viscérale ascendante du 27<sup>e</sup> nerf dorsal n'en suit pas moins le chemin qu'avaient suivi les branches des nerfs plus antérieurs (Pl. 21, fig. 11, *N.v.d.27*: br. visc. asc. du 27<sup>e</sup> N. dors.; fig. 13, *N.v.g.*: br. visc. asc. du 28<sup>e</sup> N. dors.). Elle s'incline en dedans, et se détache progressivement de la paroi du corps en soulevant autour d'elle l'épithélium péribranchial. Celui-ci forme ainsi un repli, constitué exactement comme celui que nous lui avons vu faire pour loger le sinus de CUVIER. La branche viscérale, obliquant de plus en plus vers la ligne médiane, perd bientôt toute relation avec la paroi du corps, et se trouve logée dans l'épaisseur du bord libre d'un meso irrégulièrement vertical et transversal (Pl. 21, fig. 13, *N.v.g.27*). Elle traverse ainsi la cavité péribranchiale (*C.per*) en se dirigeant obliquement en dedans et en haut, et arrive à la cloison périentérique à peu de distance de ses insertions supérieures. Nous l'y retrouverons par la suite.

La disposition est essentiellement la même pour la branche de droite et pour celle de gauche. Le septum que forme l'épithélium péribranchial est triangulaire: son bord externe se fixe à la paroi du corps; son bord interne, plus court, se jette sur la cloison périentérique; son bord inférieur, plus ou moins exactement transversal, est, comme le nerf qu'il loge, oblique en haut et en dedans.

Mais ce septum est parfois très incomplet; il peut se réduire à une gaine d'épithélium péribranchial entourant le nerf et, dans ce cas, celui-ci traverse librement la cavité péribranchiale à la façon d'un cordage. Cette disposition n'est pas rare; c'était le cas pour la branche viscérale du 27<sup>e</sup> nerf droit qui nous a fourni la figure 11 (*N.v.d*), et nous la retrouverons pour des branches viscérales ascendantes suivantes.

La branche viscérale ascendante du 28<sup>e</sup> nerf dorsal, remarquablement volumineuse, se détache de la branche ventrale de ce nerf à l'extrémité inférieure du 26<sup>e</sup> somite. (Pl. 20, figs. 1 à 6: *N.d.28*, branche ventrale du 28<sup>e</sup> nerf dorsal droit; *N.v.d.28*, sa

branche viscérale ascendante; *N.g.28*, branche ventrale du 28<sup>e</sup> nerf dorsal gauche; *N.v.g.28*, sa branche viscérale ascendante.)

Lorsqu'elle émerge au bord supérieur de la cloison qui sépare l'extrémité inférieure du somite de la poche génitale suspendue à sa face interne, la branche viscérale ascendante du 28<sup>e</sup> nerf dorsal, un peu oblique en avant et en haut, y rejoint le Sinus de CUVIER (figs. 1 et 2 à gauche *N.v.g.28*; fig. 5 à droite *N.v.d.28*). Elle l'accompagne dès lors, d'abord dans son trajet ascendant (fig. 3, *N.v.d.28*), puis, quand le sinus se coude et se dirige en dedans, elle s'engage avec lui dans le septum que lui forme l'épithélium péribranchial (figs. 2, 3, 4, à droite; figs. 2 et 3, à gauche). Elle arrive avec le sinus à la cloison périentérique (figs. 4, 5, 6 des deux côtés), et fournit à ce moment un rameau important, essentiellement moteur, que nous retrouverons en étudiant le Muscle trapèze (figs. 4, 5, 6, à droite, *N.m.tr*; fig. 4, à gauche, *N.r*). Plus en arrière, les sinus se fusionnent avec la Veine sus-hépatique, puis celle-ci se continue en U dans l'Artère branchiale primaire; les deux nerfs, droit et gauche, se divisent en branches volumineuses qui se répandent sur les vaisseaux et sur le diverticule hépatique. J'ai pu suivre de ces branches vers l'avant, à la surface du foie où elles se ramifient; j'en ai suivi d'autres vers l'arrière jusque dans l'angle dièdre formé par l'embouchure du foie dans le tube digestif; enfin, je crois avoir constaté qu'une branche du nerf gauche se jette sur l'origine de l'artère branchiale primaire et la longe d'arrière en avant. Mais ici mes moyens d'observation se trouvèrent insuffisants; la méthode de GOLGI ou le bleu de méthylène permettraient seuls d'établir avec une entière certitude le territoire d'innervation de la branche viscérale ascendante des 28<sup>èmes</sup> nerfs dorsaux. C'est pourquoi je m'abstiens de donner des figures, probablement fautives et en tous cas incomplètes; je ne puis qu'engager un chercheur qui aura à sa disposition des *Amphioxus* vivants à reprendre la question.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons entrevoir l'importance fonctionnelle considérable du rameau en question: il innerve le diverticule hépatique, il est le nerf des gros troncs veineux qui se réunissent pour constituer l'Artère branchiale primaire, et fournit très probablement un (ou plusieurs) filets «cardiaques»; enfin il donne le nerf du Muscle trapèze (voir chapitre suivant). Ce dernier rameau, essentiellement moteur, nous prouve la valeur physiologique mixte des branches viscérales ascendantes, au moins de celle des 28<sup>èmes</sup> nerfs dorsaux; cette démonstration était encore à faire, en raison de l'ab-

sence de muscles sur le trajet des branches viscérales ascendantes étudiées jusqu'à présent. D'autre part, le Muscle trapèze, que nous décrirons bientôt, doit être rangé à côté du Muscle transverse et des muscles du velum et de la bouche, tous muscles qui ne sont pas innervés par des racines nerveuses ventrales, mais par des racines dorsales.

Pour en finir avec la branche viscérale ascendante du 28<sup>e</sup> nerf dorsal, notons encore qu'ici, comme pour la branche du 27<sup>e</sup> nerf, le septum qui suspend Nerf et Sinus de CUVIER dans la cavité péribranchiale peut devenir très incomplet et se réduire à une simple gaine d'épithélium péribranchial. C'était le cas, du côté gauche, chez l'individu qui nous a fourni la figure 14, Pl. 21.

La branche viscérale ascendante du 29<sup>e</sup> nerf dorsal naît à l'extrémité inférieure du 27<sup>e</sup> somite; elle contourne cette extrémité et remonte à la face interne des parois du corps en suivant un trajet vertical ou oblique. Elle s'incline à son tour vers la ligne médiane, et un septum, ou, ce qui m'a paru plus fréquent, une simple gaine d'épithélium péribranchial la conduit à la cloison périentérique (Pl. 21, fig. 12, *N.v.d.29*).

Il serait bon de pouvoir indiquer avec précision à quelle hauteur les branches viscérales ascendantes abandonnent la paroi du corps; les somites dont elles croisent la face interne dans leur trajet ascendant fourniraient à ce point de vue un excellent repérage. Malheureusement, les branches nerveuses ne sont pas rigoureusement verticales et leur degré d'obliquité n'a rien de constant; de sorte que leur coude, reporté plus ou moins en avant ou en arrière, peut répondre franchement à la face interne d'un somite, mais peut aussi atteindre une cloison intersegmentaire, ou même, si sa courbe est très longue, empiéter sur le somite situé au dessus (et en arrière) (fig. 11, Pl. 21).

D'une façon générale, cependant, la branche viscérale ascendante du 27<sup>e</sup> nerf dorsal quitte la paroi du corps à la face interne du 27<sup>e</sup> somite, la branche du 28<sup>e</sup> nerf la quitte au niveau du 28<sup>e</sup> somite, la branche du 29<sup>e</sup> au niveau du 29<sup>e</sup> somite. La hauteur exacte où se fait ce passage ne peut être déterminée que par des mensurations, et c'est ainsi qu'a été construite la figure diagrammatique 30, Pl. 22; nous nous en occuperons plus loin, mais on peut dès à présent y étudier le trajet ascendant des branches viscérales des 26<sup>e</sup> à 31<sup>e</sup> nerfs et le niveau où elles effectuent leur coude.

La branche viscérale ascendante du 30<sup>e</sup> nerf dorsal,

née à l'extrémité inférieure du 28<sup>e</sup> somite, remonte plus haut que la branche du 29<sup>e</sup> nerf (fig. 30, Pl. 22); elle ne traverse la cavité péribranchiale que tout près de sa voûte, et atteint la cloison périentérique près de son insertion supérieure (figs. 15, 16, Pl. 21 *N.v.g.30*).

Enfin la branche viscérale ascendante du 31<sup>e</sup> nerf dorsal remonte jusqu'à la voûte de la cavité péribranchiale, et son passage n'y est plus marqué que par un léger repli transversal de l'épithélium péribranchial (fig. 30, Pl. 22); elle croise simplement les insertions supérieures de la cloison périentérique.

Cette disposition se conserve désormais pour les branches viscérales ascendantes suivantes; le repli épithélial, dernière trace du meso, s'efface lui même complètement.

Le diagramme fig. 30, Pl. 22, dressé au compas en combinant une série de dessins, représente la paroi droite du corps, vue par sa face interne au niveau de l'extrémité postérieure de la branchie. Les organes y ont leurs dimensions respectives et leurs relations topographiques exactes, mais une forme schématique. A la face interne des somites, numérotés en chiffres romains, s'étendent dorsalement la corde dorsale (*C*) et, sous elle, l'Aorte droite (*Ao.d*); à leur extrémité inférieure sont accolées les poches génitales (*g.coe*) sur lesquelles court la Veine de W. MÜLLER (Veine cardinale antérieure, *V.C.a*, Veine cardinale postérieure, *V.C.p*).

Entre l'Aorte droite en haut et les poches génitales (*g.coe*) en bas, s'étale la face interne des parois du corps; un système de lignes parallèles, obliques en bas et en arrière, y marquent le bord interne des myoseptes, que longe un vaisseau. Cette face est coupée à une hauteur variable suivant les points par l'insertion externe du ligament denticulé (*L.d*) en avant, et par l'insertion supérieure de la cloison périentérique (*C.P*) en arrière; comme transition entre ces deux formations, le recessus infundibuliforme de LANKESTER (*R.L*) est suspendu à la face interne du 27<sup>e</sup> somite. Un double trait<sup>1</sup> indique la ligne suivant laquelle épithélium péribranchial et épithélium coelomique abandonnent la paroi du corps et se réfléchissent dans le ligament denticulé, dans le recessus de LANKESTER et dans la cloison périentérique. En dessous de cette ligne règne la cavité péribranchiale; au dessus d'elle s'étend la cavité coelomique (cavité coelomique épibranchiale ou subcordale, *coe'*, au dessus du ligament

<sup>1</sup> L'épithélium péribranchial est représenté par un trait plein, l'épithélium coelomique par un trait interrompu.

denticulé; fente œolomique périintestinale, *coe*, au dessus et en dedans de la cloison périentérique).

Il est donc facile de concevoir le trajet des branches viscérales ascendantes de la région. Les branches ventrales des nerfs dorsaux sont supposées visibles à travers la paroi du corps, et nous les voyons courir obliquement depuis leur émergence au bord externe des myoseptes, jusqu'au bord inférieur de la rangée des somites. Ici naissent les branches viscérales ascendantes; elles remontent plus ou moins haut à la face interne des somites, puis elles se coudent pour se diriger vers la ligne médiane et ne sont pas représentées plus loin.

Comme on le voit, les coudes des branches viscérales ascendantes des nerfs de la région branchiale, jusqu'à celui du 26<sup>e</sup> somite inclusivement, siègent au niveau de l'insertion pariétale du ligament denticulé. Les coudes des branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux suivants sont disposés sur une ligne oblique en haut et en arrière, qui, prolongeant les insertions du ligament denticulé, se rapproche progressivement de la ligne d'insertion supérieure de la cloison périentérique, et l'atteint avec la branche du nerf du 31<sup>e</sup> somite. Un meso, que nous avons supposé complet pour chaque nerf, reçoit la branche viscérale ascendante au moment où elle quitte la paroi du corps; ce meso est formé d'un double feuillet d'épithélium péribranchial, qui se réfléchit en dehors sur la paroi du corps, en haut sur la cloison périentérique.

Il nous reste, pour en finir avec les branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux, à dire quelques mots de leur destination. Celle des branches de la région branchiale est bien connue, elles forment dans le ligament denticulé un plexus qui s'étend jusque sur la branchie. Mais que deviennent les branches de la région rétrobranchiale? Il ne peut s'agir, naturellement, de les suivre jusqu'à leurs dernières ramifications, les méthodes de GOLGI ou du bleu vital étant pour cela indispensables; mais les méthodes de fixation et de coloration usuelles fournissent déjà quelques indications.

Un premier fait dont il est facile de s'assurer, c'est qu'il existe dans toute l'étendue de la cloison périentérique un plexus nerveux comparable à celui du ligament denticulé, quoique notablement moins développé; je ne pense pas qu'il ait été examiné par les auteurs qui ont appliqué les procédés d'élection à l'étude du système nerveux de l'*Amphioxus*. Ce plexus a pour origine les branches viscérales ascendantes des nerfs des somites 27 et suivants. Les plus antéri-

eures de ces branches (27 à 31) gagnent la cloison périentérique à l'aide d'un meso et l'atteignent à un niveau de plus en plus élevé; les suivantes ne font plus que croiser l'insertion supérieure de la cloison périentérique.

Adressons-nous d'abord, pour la facilité de la démonstration, à une disposition intermédiaire; examinons la branche viscérale ascendante du nerf du 30<sup>e</sup> somite (figs. 15, 16, *N.vg.30*). La branche viscérale, entourée d'une gaine d'épithélium péribranchial, atteint la cloison périentérique (*C.P*) près de son bord supérieur (fig. 15); à ce niveau précisément naît une Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) qui, tout près de son origine, fournit un rameau à la cloison. Nous voyons des fibres nerveuses, reconnaissables aux petits noyaux cellulaires disséminés sur leur trajet, remonter entre la somatopleure (*so*) et le rameau vasculaire vers la racine de l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*). Un peu plus en avant (fig. 16), ce rameau nerveux a contourné la voûte du cœlome périintestinal (*coe*) et descend entre l'Aorte gauche (*Ao.g*) et la splanchnopleure (*spl*); il se divise, et ses ramifications passent entre la splanchnopleure et l'épithélium du tube digestif (*T.d*) où je les perds de vue. Le reste de la branche viscérale est logé dans l'épaisseur de la cloison périentérique; elle se ramifie vers l'avant (fig. 16, *N.vg.30*), vers l'arrière et vers le bas, et entre dans la composition du plexus indiqué plus haut.

Les branches viscérales appartenant aux somites situés plus en arrière (31<sup>e</sup> et suivantes) croisent simplement le bord supérieur de la cloison; elles lui abandonnent des rameaux destinés à son plexus et se dirigent directement en dedans pour gagner la face latérale de l'Aorte, puis du tube digestif. Les branches viscérales appartenant aux somites situés plus en avant (29<sup>e</sup>, 28<sup>e</sup> et 27<sup>e</sup>) atteignent la cloison périentérique, s'y ramifient dans toutes les directions et y entrent dans le plexus. Certaines de leurs branches ascendantes se retrouvent au bord supérieur de la fente cœlomique périintestinale, qu'elles contournent de dehors en dedans.

Nous avons parlé de la distribution spéciale de la branche pariétale ascendante du 28<sup>e</sup> somite, et du rameau moteur qu'elle fournit au Muscle trapèze. Les branches viscérales du 27<sup>e</sup> et du 29<sup>e</sup> somite atteignent respectivement la cloison périentérique au bord antérieur et au bord postérieur du Muscle trapèze, mais je n'ai pu en voir naître de rameau musculaire.

## B. Muscle trapèze.

A la face interne de la cloison périentérique s'étale une large et mince nappe de fibres musculaires striées, verticalement étendue dans le sens antéro-postérieur, que nul auteur, à ce que je sache, n'a encore signalée.

Fait digne de remarque, et que j'indiquerai avant toute description, ce muscle n'est développé que du côté droit, chez tous les individus que j'ai examinés; à gauche, il fait totalement défaut ou est représenté par quelques courts trousseaux disséminés, implantés sur la lamelle conjonctive de la cloison périentérique. A quoi tient cette différence, je l'ignore, comme j'ignore si elle est primitive ou si le muscle gauche commence par se développer à l'égal de son congénère du côté droit et ne s'atrophie que secondairement. Il serait intéressant de connaître l'histogénèse de ces fibres striées sous-somatopleurales, mais je ne possède jusqu'à présent aucun renseignement à ce sujet; chez les jeunes animaux de 5 à 10 millimètres où je l'ai recherché, je n'ai pu trouver encore aucune trace du muscle, pas plus à droite qu'à gauche.

Notre description s'appliquera donc au muscle du côté droit, que l'on pourra étudier sur nos figures 1 à 6, 11, 12 et 18 (*M.Tr.*: Muscle trapèze).

Le Muscle trapèze présente la forme d'un vaste triangle isocèle à sommet inférieur fortement tronqué, d'où le nom que nous proposons de lui donner.

Sa base, supérieure, s'insère horizontalement à la masse squelettique axiale, immédiatement en dessous et en dehors de l'Aorte droite (*Ao.d.*), en longeant les insertions de la cloison périentérique (*C.P.*). Ce bord supérieur s'étend en avant jusqu'au point où, le recessus péribranchial de LANKESTER s'ouvrant dans la cavité péribranchiale, sa paroi interne se continue dans le ligament denticulé, c'est-à-dire jusqu'au point où le ligament denticulé devient cloison périentérique (fig. schém. 40 *B.*). L'angle antéro-supérieur du muscle atteint ainsi un plan transversal passant entre l'origine des Artères pariétales ventrale et dorsale destinées à la cloison qui sépare les 27<sup>e</sup> et 28<sup>e</sup> segments du côté droit. Son angle postéro-supérieur s'étend plus ou moins loin en arrière, mais ne s'éloigne guère des racines des Artères pariétales de la cloison qui sépare les 30<sup>e</sup> et 31<sup>e</sup> segments.

De cette longue base, la lame musculaire descend en se rétrécissant progressivement, toujours logée entre la lamelle conjonctive de la cloison périentérique (sur laquelle s'insèrent ses fibres) et la somatopleure qui tapisse la face interne de cette cloison. Le bord antéro-inférieur du muscle est donc oblique en bas et en arrière; chez un animal intact examiné par la face latérale droite, il se projetterait sur la paroi de la portion du tube digestif qui fait suite à la cavité branchiale, en arrière du dernier arc branchial et parallèlement à lui. Le bord postéro-inférieur du muscle est au contraire oblique en bas et en avant.

Au point de vue topographique, ces bords sont bien indiqués par le point où le rameau viscéral ascendant de certains nerfs dorsaux passe de la paroi du corps à la cloison périentérique: le rameau du 27<sup>e</sup> nerf dorsal droit effectue son passage et gagne la cloison périentérique au bord antéro-inférieur du muscle (Pl. 21, fig. 11, *N.v.d* 27; la coupe passe un peu trop en arrière); le rameau du 29<sup>e</sup> nerf dorsal droit atteint la cloison périentérique au bord postéro-inférieur du muscle (Pl. 21, fig. 12, *N.v.d* 29).

Dans la figure d'ensemble demi-schématique Pl. 22, fig. 30, les limites du Muscle trapèze sont indiquées par une ligne pointillée; le muscle est censé projeté sur la paroi du corps. Les rapports de ses bords avec les 27<sup>e</sup> et 29<sup>e</sup> branches viscérales ascendantes y sont faciles à saisir.

Reste à considérer le petit côté du trapèze, le bord inférieur du muscle. Reportons-nous aux figures 1 à 6, Pl. 20. La fig. 1 nous présente le muscle (*M.Tr*) au niveau de l'extrémité postérieure du dernier arc branchial; son bord antérieur descend déjà très bas, mais est encore simplement logé sous la somatopleure, à la face interne de la cloison périentérique. Quelques coupes plus en arrière (figs. 2 à 5), le muscle est intéressé dans toute sa hauteur; nous voyons son bord inférieur se détacher de la cloison périentérique, traverser l'espace cœlomique qui entoure le tube digestif et s'insérer au bord de la gouttière qui prolonge en arrière l'endostyle pharyngien.

La figure 18, Pl. 22, nous montre à un grossissement plus fort le détail de ces insertions: la somatopleure (*som*) forme une gaine au muscle dans son trajet à travers la fente cœlomique, et se réfléchit dans la splanchnopleure (*spl*). La mince lamelle conjonctive interposée entre l'épithélium splanchnopleural et le tube endodermique s'épaissit et s'étale, pour constituer une lamelle tendineuse où s'attachent les fibres musculaires.

Par son bord inférieur, le Muscle trapèze s'insère donc à la paroi du tube digestif. Cette ligne d'insertions inférieures, beaucoup plus courte que la ligne d'insertions supérieures, est, comme elle, antéro-postérieure et horizontale; elle s'étend depuis l'extrémité postéro-inférieure du dernier arc branchial (fig. 1) jusque immédiatement en arrière du point où le Sinus de CUVIER droit (*S.Cu.d*) débouche dans la Veine sus-hépatique (*V.s.h*). En arrière de ce point (fig. 6), le muscle perd ses attaches au tube digestif et se retire sous la somatopleure de la cloison périentérique: son bord postérieur commence.

Reste à considérer l'innervation du Muscle trapèze. Comme nous le savons déjà, la branche viscérale du 28<sup>e</sup> nerf dorsal rejoint le Sinus de CUVIER au bord supérieur de la rangée des poches génitales, et l'accompagne dans son trajet (figs. 1 à 6, *N.v.d* 28). Après un trajet ascendant à la face interne de la paroi du corps, elle traverse la cavité péribranchiale, logée côte à côte avec le sinus dans le bord inférieur du septum que forme aux deux organes une duplication de l'épithélium péribranchial. Lorsque ce septum atteint la cloison périentérique (fig. 4) et s'y fixe par son bord interne, la branche viscérale ascendante du 28<sup>e</sup> nerf dorsal abandonne un rameau volumineux, *N.m.tr*. Ce rameau remonte dans l'épaisseur du septum, gagne la cloison périentérique (*C.P*) et se ramifie à la face externe du Muscle trapèze (Pl. 20, figs. 5 et 6; Pl. 22, fig. 18, *N.m.tr*).

Le nerf du Muscle trapèze est donc un rameau de la branche viscérale ascendante du 28<sup>e</sup> nerf dorsal droit.

Le 28<sup>e</sup> nerf dorsal gauche fournit de même un rameau volumineux à la cloison périentérique (fig. 5, *N.x*), mais il m'a été impossible d'en établir la destination.

Au point de vue histologique, le Muscle trapèze est composé de lamelles striées; je n'ai pas pu déterminer avec certitude si les noyaux que l'on trouve disséminés çà et là dans l'épaisseur du muscle (Pl. 22, fig. 18) lui appartiennent en propre ou sont des noyaux de l'épithélium somatopleural; cette dernière hypothèse me paraît cependant la plus exacte.

### Addition aux chapitres 1 et 2.

Je regrette de n'être pas complètement d'accord avec BURCHARDT (voir Introduction, pag. 487) sur la plupart des points où ses observations

et les miennes se rencontrent, — sauf, naturellement, sur l'existence des Sinus de CUVIER et sur la valeur des Veines de W. MÜLLER. Mon regret est d'autant plus vif que l'auteur a parfaitement pressenti la portée du problème des communications entre l'appareil vasculaire et les cavités coelomiques, et qu'il opte sans hésitation pour la solution à laquelle me conduit l'étude des vaisseaux des parois du corps. Il est même à noter la singulière exactitude avec laquelle coïncident nos deux exposés historiques de la question.

Au point de vue de la bibliographie, je me plais d'ailleurs à reconnaître qu'il relève chez divers auteurs, J. MÜLLER, STIEDA, ROLPH, GEGENBAUR, des indications sur les Sinus de CUVIER qui m'avaient complètement échappé.

Je signalerai aussi brièvement que possible les points de mes recherches que BURCHARDT a également étudiés, et les différences qui séparent ma manière de voir de la sienne.

### I. Topographie des Sinus de CUVIER et des Septa.

BURCHARDT voit de chaque côté du corps deux septa traversant plus ou moins transversalement la partie supérieure de la cavité péribranchiale; l'un est au bord antérieur, l'autre au bord postérieur du 28<sup>e</sup> segment. D'après lui, le Sinus de CUVIER droit passerait par le septum droit postérieur, et le Sinus de CUVIER gauche passerait par le septum gauche antérieur. De plus, il ajoute dans une note (pag. 766): »... Ich habe noch nach Abschluss der Arbeit einige Thiere untersucht. Bei einem derselben von 38 mm Länge fanden sich drei Septenpaare, beide Venen verlaufen im vordersten Septum, die linke sehr groß, die rechte sehr klein. Bei dem zweiten Thiere, von 42 mm Länge, fanden sich rechts 9, links 7 Septen. Die meisten derselben sind sehr reducirt« ... (et réduits à un cordon représentant leur bord inférieur).

Nous reviendrons dans un instant sur la structure que BURCHARDT assigne aux septa. Examinons d'abord le côté topographique de la question. Jamais je n'ai constaté entre les deux sinus de CUVIER droit et gauche l'écartement d'une longueur de somite et demie qu'ils présenteraient si les données de BURCHARDT étaient exactes. Chez tous les animaux que j'ai examinés, les sinus droit et gauche naissent à la face interne ou au bord postérieur du 17<sup>e</sup> gonotome (somite 26) et leur coude siégeait à la face interne du somite 28, à une distance variable du myosepte 28—29. De même, le Nerf viscéral ascendant 27 naît à l'extrémité inférieure du so-

mite 25, et s'engage dans son septum à la face interne du somite 27, et ainsi de suite; nous avons indiqué plus haut les légères variations qui pouvaient s'observer dans le trajet des branches viscérales 29, 30 et 31. Le diagramme fig. 30, Pl. 22, dont l'exactitude a été contrôlée chez une série d'individus, pourrait à ce point de vue s'appliquer aussi bien au côté gauche qu'au côté droit de l'animal.

## II. Le tissu conjonctif spécial des septa.

L'auteur n'accorde aucune importance physiologique aux septa situés en avant et en arrière des Sinus de CUVIER. Nous savons qu'ils logent dans l'épaisseur de leur bord libre les branches viscérales ascendantes de nerfs dorsaux.

Cette remarque nous dispense d'insister sur la nature de ce tissu conjonctif spécial »längsstreifig, grobfaserig, eher kernreich« qui occuperait le bord libre de tous les septa, et sur les hypothèses de BURCHARDT à propos de son origine. Ses figures 6 et 7, Pl. 19, représentent, l'une en coupe longitudinale, l'autre en coupe transversale, avec une netteté parfaite, la branche viscérale ascendante du nerf dorsal du 28<sup>e</sup> somite qui accompagne le Sinus de CUVIER.

---

## Chapitre 3.

### Branches aortiques pariétales.

La nature veineuse des troncs vasculaires longitudinaux qui courent à la face interne des poches génitales ressort déjà avec évidence de leurs connexions avec l'origine de l'Artère branchiale primaire. Elle ne nous sera cependant complètement démontrée que lorsque nous connaîtrons les voies par lesquelles leur est amené le sang qu'elles charrient.

La question qui se pose est donc celle-ci: quels sont les vaisseaux afférents qui aboutissent aux Veines cardinales? Et nous sommes amenés à examiner la circulation des parois du corps.

A. SCHNEIDER (20) a le premier décrit les branches artérielles qui naissent de l'Aorte. »Von der Aorta gehen dreierlei Zweige ab:

1) Arterien nach oben für die Muskeln der Leibeshöhle; 2) Arterien an der Innenfläche der Bauchhöhle; 3) Capillaren für den Darm. Obgleich die Zweige der ersten und zweiten Gruppe in ihrem Verlauf den Arterien höherer Thiere gleichen, lassen sich doch Muskeln an ihnen nicht wahrnehmen.

»Von der ersten Gruppe entspringt je ein Zweig in einem Myocomma ungefähr in der Mitte desselben. Man kann ihn nach oben verfolgen bis über die Mitte der Chorda, am weitesten in dem Kopfteil (Taf. 14 Fig. 1 *Ar* rechts). Er scheint der Gallertschicht zu folgen. Ob er sich dann fortsetzt, konnte ich nicht ermitteln. In jedem Myocomma findet sich zur Seite des Rückenmarks ein mit Blut gefüllter Raum (Taf. 14 Fig. 1 *Vm*). Dieser Raum ist jedoch, so weit ich beobachten kann, von dem entsprechenden der benachbarten Myocommata getrennt; ich habe denselben auch nicht mit der Arterie in Verbindung gesehen. Eben so wenig habe ich den Lymphraum, welcher auf der Innenseite jedes Myocomma liegt, in Verbindung mit den Arterien gesehen. Doch brauche ich wohl nicht erst zu bemerken, dass die Beobachtung dieses Punktes mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft ist.

»Die zweite Gruppe, die Arterien der Bauchhöhlenwand, entspringen an jedem Ligament und laufen auf der Innenkante des Ligamentes nach unten. Diese Zweige kann man sowohl auf Querschnitten als auch in ihrem ganzen Verlauf beobachten, wenn man ein Stück der Bauchwand durch Abreißen der Muskeln isolirt. Jede Arterie giebt mehrfach Zweige ab, welche sich jedoch nicht weit verfolgen lassen (Taf. 15 Fig. 7 *Ar*). Eine Auflösung dieser Arterien in Capillaren findet nicht statt.

»Die Zweige der dritten Gruppe sind die Capillaren des Darmes etc.; ces rameaux intestinaux ne devant pas nous occuper, nous pouvons borner ici notre citation. J'ai tenu à reproduire textuellement les paroles de l'auteur; ses observations, dont on ne saurait trop admirer la délicatesse et la précision, sont, en effet, les seules que nous possédions sur les branches aortiques pariétales.

LANGERHANS (7) avait bien noté que le vaisseau génital longitudinal «abandonne un rameau à chaque segment musculaire», rameau «qui devient impossible à suivre après un court trajet ascendant, et qu'accompagne un nerf aplati et délicat» (pag. 325). Mais la figure d'ensemble où l'auteur représente ces rameaux (Pl. 14 fig. 37) ne permet pas d'y reconnaître l'extrémité inférieure des branches aortiques descendantes de SCHNEIDER, attendu qu'elle les montre obliques en

haut et en arrière, croisant presque à angle droit la direction des septa intersegmentaires. Il s'agirait plutôt ici des Veines pariétales inférieures (voir plus loin).

LANKESTER (9) cite les observations de SCHNEIDER au sujet des branches fournies par les Aortes aux arcs branchiaux, mais il ne fait aucune mention des branches aortiques pariétales. WILLEY (24) les passe également sous silence et semble en nier implicitement l'existence.

WEISS (22) seul les a revues chez ses *Amphioxus* dont les vaisseaux s'étaient injectés de particules colorées absorbées par la voie intestinale: «Besides the branches of the Aorta I was able to confirm SCHNEIDER's statement that branches are given off to the muscles of the body, passing up to the side of the notocord, and other branches to the inner face of the body-wall; these latter branches run beneath the cœlomic epithelium and more ventrally beneath the atrial epithelium; they connect the dorsal Aorta with a longitudinal vessel described by MÜLLER as running on the inner body-wall above the gonads.»

Nous laisserons de côté dans notre description les branches de l'Aorte destinées aux viscères, c'est-à-dire les capillaires de l'intestin et le réseau vasculaire des canalicules de BOVERI avec les vaisseaux branchiaux qui y aboutissent.

#### A. Origine des Artères pariétales ventrales et dorsales.

L'Aorte, double dans l'étendue de la cavité branchiale, unique en arrière, est logée sous la corde dorsale, dont elle suit le trajet horizontal et antéro-postérieur. Sa direction est donc croisée obliquement par l'insertion des myoseptes sur la masse squelettique péri-cordale. Les Artères pariétales qui naissent de l'Aorte gagnent le bord interne du myosepte auquel elles sont destinées en se dirigeant transversalement en dehors; mais les artères dorsales sont obliques vers le haut, et les artères ventrales obliques vers le bas; il en résulte, comme on s'en rendra compte par un coup d'œil jeté sur la figure demi-schématique 30, Pl. 22, que l'Artère pariétale dorsale (*A.p.d*) et l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) destinées à un même myosepte ne naissent pas de l'Aorte sur un même plan transversal: chaque artère dorsale naît en avant de l'artère ventrale correspondante.

Cette alternance des racines artérielles dorsales et ventrales qui naissent de chaque Aorte, se combinant avec l'alternance des

myoseptes d'un côté du corps à l'autre, il suffit qu'une coupe d'*Amphioxus* soit légèrement oblique sur le plan transversal pour que l'on puisse voir naître d'un côté une Artère pariétale dorsale, de l'autre une Artère pariétale ventrale: ainsi s'explique la figure 19, Pl. 22.

## B. Artères pariétales ventrales.

Les rapports et la distribution de ces Artères varient suivant la région du corps où on les considère. En les décrivant avec quelque détail dans la région branchiale, où elles sont le plus intéressantes, nous pourrions nous borner à quelques remarques sur leur disposition dans les autres régions.

### 1. Région branchiale.

Les Artères pariétales ventrales, obliques à leur origine en bas et en dehors, gagnent le bord interne du myosepte auquel elles sont destinées en se glissant à la voûte du cœlome épibranchial; une mince lamelle conjonctive de la masse squelettique axiale les sépare de la somatopleure (fig. 19, Pl. 22, *A.p.v.*).

Lorsqu'elle atteint son myosepte, l'Artère descend obliquement en bas et en arrière le long de son bord interne, sans plus s'écarter notablement de la ligne médiane. Elle gagne ainsi l'insertion externe ou pariétale du ligament denticulé (Pl. 22, figs. 20 à 23).

Un peu au dessus du bord externe du ligament (*L.d*), l'Artère pariétale ventrale abandonne un premier rameau, dont l'existence m'a paru parfaitement constante dans toute la région branchiale; il est facile de l'observer chez les animaux dont cette partie de l'appareil vasculaire est pleine de sang. La figure 20 en montre l'origine; c'est l'Artère supérieure du ligament denticulé (*R.l.d.s*); elle se dirige d'abord horizontalement en arrière, et nous allons y revenir dans un instant.

L'Artère pariétale ventrale continue ensuite à descendre obliquement vers le ligament denticulé. Mais celui-ci recule devant elle, et se déprime en entonnoir: il reproduit ainsi en petit (et métamériquement) à son bord externe la disposition réalisée à son bord interne au niveau de chaque arc branchial primaire. Si nous comparons les figures 20 à 23, Pl. 22, il semblerait à première vue que l'Artère supérieure du ligament denticulé (*R.l.d.s*), qui

naît, sur la plus antérieure des quatre coupes représentées (fig. 20), immédiatement au dessus du ligament denticulé (*L.d*), s'en éloigne ensuite en remontant vers l'arrière à la face interne de la paroi du corps (figs. 21, 22), et redescend enfin le rejoindre plus en arrière encore (fig. 23). Mais il n'en est rien, comme le démontrent les mensurations sur croquis sériés: le trajet de l'Artère supérieure du ligament denticulé est parfaitement horizontal; c'est l'insertion externe du ligament qui s'abaisse et s'éloigne du vaisseau, puis remonte et le rejoint. A l'extrémité postérieure de la dépression infundibuliforme du ligament, son Artère supérieure quitte la paroi du corps et se dirige en dedans; je la perds de vue à la face supérieure du ligament denticulé, entre l'épithélium somatopleural et la lamelle conjonctive de soutien.

Revenons à présent au tronc de l'Artère pariétale ventrale; elle a atteint (fig. 21, *A.p.v*) le fond de la dépression dont nous parlions il n'y a qu'un instant. Pour continuer son trajet descendant, elle devrait, semble-t-il, percer le ligament denticulé (*L.d*); mais celui-ci ne lui oppose en réalité aucun obstacle. La dépression qu'il forme devant elle ne se termine en effet pas en cul-de-sac: elle se prolonge vers le bas en un étroit Canal cœlomique pariétal (figs. 22 à 24, *C.coe.p*) qui suit fidèlement le bord interne du myosepte. L'Artère pariétale ventrale s'engage dans ce canal (fig. 22); l'épithélium somatopleural qui la tapissait et la fixait à la paroi du cœlome subcordal, continue à la tapisser et la fixe à la paroi du canal cœlomique pariétal.

L'insertion pariétale du ligament denticulé n'oppose donc à l'Artère pariétale ventrale qu'une barrière apparente. Au moment où elle la franchit, elle fournit un nouveau rameau, aussi constant que le premier, l'Artère inférieure du ligament denticulé (figs. 20 à 22, *R.l.d.i*)<sup>1</sup>; cette branche se dirige en avant et en dedans, gagne la face inférieure du ligament, et s'y ramifie sous l'épithélium péribranchial. Il ne m'est pas possible de la suivre entre les rameaux du plexus nerveux que forment les branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux.

Enfin, au point où l'Artère pariétale ventrale s'engage dans le canal cœlomique pariétal, on voit le tissu conjonctif du myosepte

<sup>1</sup> Ce rameau naissait trois coupes en arrière de celle que j'ai représentée fig. 22 et croisait le bord postéro-supérieur du canal cœlomique pariétal.

parcouru par des lacunes dans lesquelles l'hématoxyline-éosine révèle souvent la présence d'un caillot sanguin (fig. 22<sup>bis</sup>, Pl. 22, l.s). Ces lacunes sont simplement dues à l'écartement des faisceaux de fibrilles qui constituent la charpente du myosepte, comme on peut s'en assurer par la coloration de VAN GIESON, et je ne suis pas parvenu à me convaincre qu'elles possèdent une paroi propre nucléée. Cependant, il est hors de doute que ces lacunes communiquent avec l'Artère pariétale ventrale, et je ne crois pas que l'on puisse, en raison de leur localisation, les confondre avec les fissures artificielles que l'action des réactifs produit si facilement dans la cutis de l'*Amphioxus*. J'avais cru voir ces lacunes aboutir d'autre part au muscle droit sous son revêtement sclérotomial (feuillelet aponévrotique), mais cette interprétation me paraît aujourd'hui douteuse. Nous verrons des lacunes semblables s'ouvrir dans l'Artère pariétale dorsale, et nous reviendrons alors sur leur signification.

Où va le canal cœlomique, et où va l'Artère pariétale ventrale ?

L'animal auquel sont prises les figures 20 à 24 est un mâle arrivé presque à maturité sexuelle. C'est chez les individus dont les glandes génitales sont très développées qu'il est le plus facile d'étudier la première partie du trajet des Artères pariétales ventrales, et les branches qui en naissent: ces vaisseaux sont chez eux généralement gorgés de sang.

Mais les glandes génitales volumineuses emplissent et distendent leur poche périgonadiale; elles s'appliquent contre leurs voisines, et la paroi qui les sépare n'épouse pas l'obliquité des myoseptes mais se rapproche de la verticale. Les glandes s'étendant de plus en plus dans le sens vertical ne tardent pas à déborder le bord postéro-supérieur de leur somite originaire, et à empiéter largement sur la face interne du somite suivant. Elles décollent ainsi l'épithélium péribranchial et refoulent au dessus d'elles le canal cœlomique pariétal qui longeait le myosepte primitivement situé derrière elles.

Il en résulte que chez les animaux à glandes génitales très développées, le canal cœlomique pariétal se présente dans sa partie inférieure tel qu'il est représenté fig. 24 (*C. coe.p*). On peut le suivre horizontalement plus ou moins loin au dessus de la poche génitale distendue, mais on finit toujours par le perdre; le plus souvent, la cloison qui le sépare du cœlome périgonadial, amincie et distendue, s'est rompue; fut-elle même demeurée intacte, l'accolement des

glandes à leurs voisines ne permettrait pas d'étudier la destinée du canal coelomique pariétal, et on va comprendre pourquoi.

Adressons nous donc à des individus à glandes génitales peu développées, où rien ne masque la disposition primitive. Tel est le jeune mâle qui nous a fourni les figures 25 à 29.

Figure 25, nous trouvons notre Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) au bord interne du myosepte, logée dans son canal coelomique pariétal (*C.coe.p*); une distance considérable sépare encore le vaisseau et le canal de la voûte du coelome périgonadial (*G.coe.IV*, 4<sup>e</sup> poche génitale gauche).

L'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) et le canal coelomique (*C.coe.p*) continuent leur trajet descendant au bord interne du myosepte (*Ms*), et atteignent la voûte du coelome périgonadial (fig. 26, *G.coe.IV*); ils l'atteignent immédiatement en avant de la cloison qui sépare la 4<sup>e</sup> poche génitale de la 5<sup>e</sup>: l'extrémité antéro-supérieure de cette cloison, oblique en bas et en arrière apparaît en effet coupée tangentielllement deux coupes plus loin (fig. 27).

Le vaisseau abandonne le canal coelomique et le myosepte (fig. 26, *A.p.v*); il descend le long du bord interne de la cloison qui sépare les deux poches génitales, et se jette (fig. 27) dans la Veine cardinale (*V.C.a*): dans la Veine cardinale postérieure s'il s'agit d'une artère située en arrière du 26<sup>e</sup> somite, dans la Veine cardinale antérieure s'il s'agit (comme c'est le cas sur nos figures) d'une artère située en avant de ce 26<sup>e</sup> somite.

Le canal coelomique pariétal (*C.coe.p*) croise le bord supérieur de la cloison intergonadiale (fig. 27); derrière cette cloison il s'élargit brusquement vers le bas et s'ouvre dans la 5<sup>e</sup> poche génitale (fig. 28, *G.coe.V*).

La figure 30, Pl. 22, résume les données que nous avons acquises sur le trajet des Artères pariétales ventrales, sur leurs relations avec les canaux coelomiques pariétaux, et sur les relations de ces derniers avec le splanchnocèle d'une part et le coelome périgonadial d'autre part. Il est inutile de nous attarder à des redites; si le lecteur a bien voulu nous suivre jusqu'ici pas à pas, un simple coup d'œil sur la figure 30 groupera les faits dans son esprit mieux que toute description.

**Canaux coelomiques pariétaux.** Il résulte de ces observations que les Artères pariétales ventrales sont, dans toute la partie de leur trajet qui s'étend depuis le ligament denticulé jusqu'au bord

supérieur des poches génitales, logées dans un long et étroit canal coelomique. Ces canaux se répètent métamériquement au bord interne de chaque myosepte dans l'étendue de la région du corps où existent des gonotomes. Chacun d'eux met en communication la cavité du coelome épibranchial ou subcordal avec une cavité coelomique péri-gonadiale.

Cette communication n'a rien qui doive étonner; les auteurs qui, comme HATSCHEK (4), firent des poches génitales une portion segmentée détachée du coelome épibranchial, avaient théoriquement admis l'union morphologique de ces deux cavités; BOVERI (1, 2) constata cette union d'une façon positive. «Entre les chambres génitales et la portion du coelome située à droite et à gauche au dessus de la cavité péribranchiale, on peut» dit-il «suivre dans la couche dermique gélatineuse recouverte par l'ectoderme péribranchial une double couche de cellules plates . . . A l'angle inférieur du coelome subcordal, cette lame mésodermique se termine dans l'épaisseur de la lamelle de soutien et ne paraît pas se continuer avec l'épithélium du coelome.» Les figures 5*a*, *b*, *c* de l'auteur représentent l'extrémité supérieure de la trainée cellulaire en question (*ml*), et, chose à noter, précisément au point où un myosepte vient de croiser le bord externe du ligament denticulé et où, par conséquent, devrait passer une Artère pariétale ventrale.

La double couche de cellules plates de BOVERI délimite, comme nous l'avons vu, une cavité, et cette cavité communique en certains points bien définis avec la cavité du coelome subcordal. La question qui se pose est donc celle-ci: la lame cellulaire décrite par BOVERI est-elle continue ou participe-t-elle à la métamérisation des poches génitales? Il résulte de nos observations que cette seconde alternative est la vraie: l'union entre le coelome subcordal et les poches génitales est réalisée par une série de canaux coelomiques pariétaux métamériquement disposés au bord interne des myoseptes. On trouve, il est vrai, d'autres noyaux dans la charpente conjonctive entre la voûte des poches génitales et l'insertion pariétale du ligament denticulé, et ces noyaux ne sont pas localisés au bord interne des septa, mais s'observent également à la face interne des myotomes. Seulement, ils ont une toute autre signification: il ne faut pas oublier, en effet, que sous l'épithélium péribranchial montent à ce niveau les rameaux viscéraux ascendants des nerfs dorsaux, et que ces nerfs, larges et minces, étalés sous l'épithélium, possèdent sur leur trajet de nombreux noyaux cellulaires.

Afin de conserver au présent travail son caractère descriptif, je n'insisterai pas ici sur la valeur morphologique des canaux coelomiques pariétaux. J'aurai dans une très prochaine note l'occasion de revenir sur ces communications entre la cavité des protovertèbres et la cavité des lames latérales, et d'en examiner la disposition métamérique.

## 2. Région rétrobranchiale.

Le ligament denticulé se continue en arrière dans la cloison périentérique; aux insertions externes du premier font suite les insertions supérieures de la seconde. La cavité coelomique péri-intestinale est réduite à une fente étroite entourant le tube digestif, et la cavité péribranchiale remonte jusque sous l'Aorte.

Les Artères pariétales ventrales, se détachant de l'Aorte et se glissant transversalement à la face inférieure de la masse conjonctive axiale, croisent donc près de leur origine l'insertion supérieure de la cloison périentérique. Chaque artère fournit à cette cloison un rameau qui rejoint les branches nerveuses venues des nerfs viscéraux ascendants (Pl. 21, figs. 15 et 16<sup>1</sup>). Ces rameaux vasculaires correspondent évidemment aux branches que nous avons décrites dans la région branchiale sous le nom d'Artères du ligament denticulé.

L'Artère pariétale ventrale descend alors le long du bord interne de son myosepte et se termine dans la Veine cardinale postérieure. Là où existent des poches génitales, on en voit partir un canal coelomique pariétal, mais il ne remonte à l'état de canal perméable que jusqu'à peu de distance de son origine; plus haut, il se réduit à une trainée cellulaire qu'il est difficile de suivre sans la confondre avec les noyaux des Nerfs viscéraux ascendants; je doute qu'elle s'étende jusqu'à l'épithélium du coelome périintestinal.

## 3. Région céphalique.

Je l'ai peu examinée; on trouve une artère pariétale ventrale au niveau de chaque myosepte, jusqu'au premier. Là où règne le glomus, c'est lui qui fournit les Artères du côté droit.

Comme je le disais au premier chapitre, il m'a été impossible de suivre la Veine cardinale antérieure au delà du point où le

<sup>1</sup> La coupe représentée fig. 16 passe par un plan un peu antérieur à celui de la coupe représentée fig. 15.

cœlome subcordal s'étendant de plus en plus vers le bas à mesure que la hauteur des arcs branchiaux diminue, le ligament denticulé atteint par son bord externe le bord inférieur des somites (Pl. 21, fig. 7, *V.C.a*). La Veine cardinale reçoit à ce niveau l'Artère pariétale ventrale du myosepte 6—7. Plus en avant, je ne retrouve plus la Veine, et ne puis suivre les Artères jusqu'à leur extrémité inférieure.

### C. Artères pariétales dorsales.

SCHNEIDER (20) ne réussit à suivre les branches pariétales ascendantes de l'Aorte que jusqu'à mi-hauteur de la corde dorsale, c'est-à-dire jusqu'à leur arrivée au bord du myosepte auquel elles se rendent. Leur trajet ultérieur ne peut en effet être étudié qu'à l'aide de coupes sériées très minces et parfaitement réussies, chez des individus fixés et conservés de façon irréprochable. C'est ici avant tout une question de technique, mais encore, si l'on dispose même d'un matériel aussi favorable qu'on le peut désirer, cette recherche ne va-t-elle pas sans quelque difficulté.

Ce qui fait de l'étude et de la description des Artères dorsales le chapitre le plus laborieux de notre travail, c'est la topographie assez compliquée de la région qu'elles traversent. Quelques remarques préliminaires sont encore une fois nécessaires, afin de rendre nos figures 31 à 35, Pl. 23, facilement intelligibles.

1. On connaît la disposition en V largement ouvert vers l'arrière des somites de l'*Amphioxus*; les deux branches de ce V s'unissent à angle obtus au niveau de la corde dorsale, de telle façon que chaque segment reçoit dans la concavité de son coude le sommet du segment qui le suit, son propre sommet s'emboîtant comme un coin dans la concavité du segment qui le précède.

Sur une coupe transversale passant un peu en arrière du coude d'un somite, celui-ci apparaît coupé deux fois (figs. 33 à 35, Pl. 23, 18° somite droit, *XVIII*), et entre ses deux bras, supérieur (*XVIII s*) et inférieur (*XVIII i*), est intéressé le sommet du somite suivant (*XIX*). Plus en avant (fig. 32) les deux bras du somite 18 convergeant de plus en plus, le sommet du somite 19 se réduit d'autant. Plus avant encore (fig. 31) nous passons par le sommet du somite 18, dont les deux bras sont réunis.

Mais il faut noter que la cloison mitoyenne qui sépare deux somites consécutifs n'est pas transversale, mais oblique en arrière et

en dehors. Ainsi s'explique l'aspect de la figure 32: les deux bras du somite 18 se rejoignent déjà en dehors, alors qu'en dedans s'étend encore le somite 19. L'extrême pointe de ce dernier se voit encore fig. 31. L'obliquité des myoseptes a pour conséquence que le coude de chaque somite se prolonge en s'effilant vers l'avant, sous forme d'une pyramide à trois faces, accolée par sa face interne à la corde dorsale, et interposée entre cette dernière en dedans et le coude du somite précédent en dehors.

2. La masse musculaire du somite s'insère à ses parois antérieure et postérieure; elle est séparée de la paroi conjonctive externe du somite par une fente virtuelle (*Mcl*), reste du myocèle embryonnaire; elle est séparée de la paroi conjonctive interne du somite par un espace coelomique, le sclérocoèle (*scl*), que délimite une couche d'épithélium plat.

La plus grande partie des éléments musculaires du somite appartiennent au Muscle pariétal (*M.Pa*) dont les lamelles constituantes s'étendent horizontalement de la cloison antérieure à la cloison postérieure. Mais à la face interne du Muscle pariétal, s'étend une lame musculaire spéciale, le Muscle droit de SCHNEIDER (*M.Dr*). Ce Muscle droit, comme on le sait, n'existe que dans le bras inférieur du segment; ses lamelles, verticales, s'y insèrent ventralement à la paroi antérieure (ici en même temps inférieure) et dorsalement à la paroi postérieure (et supérieure). Au niveau du coude du somite, la paroi postérieure qui montait obliquement en haut et en avant s'incline brusquement en arrière; le Muscle droit n'y trouvant plus de point d'attache s'arrête et forme un bord libre oblique en bas et en avant. Sur les coupes représentées figs. 34 et 35, le Muscle droit (*M.dr*) est intéressé dans toute sa hauteur et s'insère à la paroi postéro-supérieure du somite; fig. 33, on le voit s'écarter un peu de cette paroi, à laquelle le relie une bande de tissu conjonctif faisant office de tendon; enfin figs. 32 et 31 son bord supérieur est devenu libre.

Remarquons en passant que le feuillet d'épithélium sclerotomial qui tapisse la face interne du Muscle droit se réfléchit au niveau de son bord libre pour tapisser toute l'étendue de sa face externe, et remonter ensuite à la face interne du Muscle pariétal (figs. 31 à 35). Une fente coelomique dépendant du sclérocoèle (*scl*) sépare donc les deux masses musculaires; c'est dans cette fente que descendent les fibres inférieures de la racine nerveuse ventrale (*N.V*), engainées elles aussi par l'épithélium plat du sclerotome.

Ce fait est pour nous important, car il touche, comme nous le verrons, à la question des communications entre l'appareil vasculaire et les cavités coelomiques: la substance musculaire du somite est renfermée dans un sac clos; les espaces compris entre les lamelles musculaires ne communiquent en aucun point avec le sclérocoele, et le sang que les Artères déversent dans les fentes intramusculaires n'arrive nullement par ce fait dans une cavité coelomique.

3. Nous n'avons pas à insister sur le trajet du Nerf ventral. L'inspection des figures 31 et 32 renseigne suffisamment sur les relations du Nerf ventral du Somite 18 (*N.V*) avec le prolongement antérieur du somite 19. Le tunnel fibreux dans lequel s'engagent à leur origine les fibres nerveuses de la racine ventrale n'est qu'une dépendance du sclérocoele; c'est ce tunnel que LANKESTER (9) représente dans sa fig. 1, Pl. 36A (côté gauche) avec l'indication: «clot». Une gaine d'épithélium sclérotomial accompagne le nerf et ses branches dans la fente coelomique qui sépare les Muscles droit et pariétal.

Ces quelques détails anatomiques étant rappelés, l'intelligence des figures 31 à 35, Pl. 23 ne présente plus de difficulté, et il sera facile d'y tracer le trajet des Artères pariétales dorsales.

Chaque Artère pariétale dorsale naît de l'Aorte, comme nous l'avons dit, en avant de la racine de l'Artère ventrale correspondante. Elle se dirige alors en haut et en dehors à travers le tissu conjonctif sous-cordal, et gagne le bord interne d'un myosepte. Mais l'Artère appartient au somite situé en avant de la cloison à laquelle elle se rend: l'Artère pariétale dorsale représentée sur nos figures 31 à 35, qui gagne le myosepte 18—19, se distribuera au somite 18. Aussi voyons-nous l'Artère aborder ce myosepte par sa face antérieure («inférieure» sur une coupe transversale, puisque nous sommes au niveau du bras inférieur du somite); elle s'insinue entre la lame conjonctive du septum et l'épithélium sclérotomial de sa face antérieure (fig. 33, *A.pd*), au point où la paroi postérieure du somite se continue dans sa paroi interne.

**Artère du Muscle droit.** C'est précisément au niveau où l'Art. pariétale dorsale atteint le myosepte, que le Muscle droit s'arrête et perd ses insertions supérieures (fig. 33, *M.Dr*); le tissu conjonctif du myosepte se soulève et forme une petite crête prismatique à laquelle se fixent les fibres les plus antérieures du Muscle. La coupe qui précède immédiatement celle représentée fig. 33, nous a donné la figure 36, dessinée à un grossissement plus fort. Le Muscle droit

(*M.Dr*) est presque complètement détaché du myosepte; la lamelle conjonctive, qui l'y fixait encore largement fig. 33, est très amincie et va s'interrompre. L'Artère pariétale ascendante (*A.p.d*) passe précisément dans le myosepte à la base de cette lamelle tendineuse: elle abandonne dans l'épaisseur de son bord antérieur une branche destinée au Muscle droit (*A.md*). Ce rameau, très court, s'ouvre et déverse le sang dans les interstices qui séparent les lamelles musculaires; sur les coupes en parfait état, colorées à l'hématoxyline-éosine, on voit s'étendre à partir de l'artère de longues trainées de plasma sanguin coagulé qui descendent entre les lamelles jusqu'à l'extrémité inférieure du muscle.

Il est une disposition assez fréquente qui permet de constater avec une singulière netteté l'existence de l'Artère du Muscle droit; la fig. 37 nous en offre un exemple. Parfois, le Muscle droit (*M.dr*) s'arrête un peu plus bas que de coutume; il reste alors relié à la paroi interne du somite par un mince meso formé de deux feuillettes d'épithélium sclérotomial adossés. L'Artère pariétale dorsale (*A.p.d*) abandonne dans ce cas son rameau pour le Muscle droit (*A.md*) avant d'atteindre le bord interne du myosepte, et cette artériole gagne les espaces interlamellaires du muscle en traversant le meso dont nous venons de parler. Sa paroi propre est parfaitement nette sous l'épithélium coelomique qui l'engaine, et un noyau cellulaire nous montre qu'il s'agit ici d'un endothélium. Sur la coupe qui précède immédiatement celle représentée fig. 37, l'Artère pariétale dorsale, continuant son trajet ascendant, atteint le bord interne du myosepte.

**Rameaux du Muscle pariétal.** L'Artère pariétale dorsale, à son arrivée dans le myosepte, fournit également un ou plusieurs rameaux au Muscle pariétal (fig. 36, *A.mp*). Ces rameaux courent dans le tissu conjonctif du myosepte sous l'épithélium sclérotomial, et atteignent le muscle à son bord interne, après avoir croisé les fibres descendantes du Nerf ventral (*N.V*). La fig. 36 nous montre un de ces rameaux débouchant entre les lamelles musculaires; l'hématoxyline-éosine met en évidence entre les lamelles du M. pariétal les mêmes trainées de sang coagulé que dans le Muscle droit, et ces trainées, divergeant à partir du vaisseau, parcourent toute la hauteur du muscle.

D'après ces observations, les Muscles droit et pariétal nous apparaissent comme des sacs clos, dans lesquels les lamelles musculaires baignent de toutes parts au milieu du liquide sanguin. L'artère du Muscle droit, le ou les rameaux du Muscle pariétal y amènent

le sang; nous aurons à nous demander par la suite quelle voie il suit pour rejoindre les veines des parois du corps.

Dans toute la largeur du myosepte, de son bord interne à son bord externe, sont, à ce même niveau, creusées des lacunes, souvent vides et affaissées, parfois pleines de sang et bien visibles (fig. 36, *l.s.*). On peut, en examinant attentivement de nombreuses Artères pariétales dorsales à leur entrée dans les myoseptes, y voir s'ouvrir de ces lacunes. La même question se pose ici, qui se posait déjà au sujet des lacunes que nous avons vues naître des Artères pariétales ventrales à leur entrée dans les Canaux céloïques pariétaux. Un examen très attentif ne m'a pas permis de leur reconnaître une paroi endothéliale, cependant la nature vasculaire de ces espaces qui sillonnent le tissu conjonctif des septa à certains niveaux bien déterminés ne me semble pas douteuse.

Reprenons à présent le tronc de l'Artère pariétale dorsale, et poursuivons-la dans son trajet ascendant. Les figures 33, 32, 31 nous la montrent (*A.p.d*) montant obliquement le long du bord interne du myosepte, en compagnie du Nerf ventral (*N.V*). Au dessus d'elle, le somite de rang suivant (XIX sur nos figures) va se réduisant progressivement; sur la coupe fig. 31, il n'en reste plus que quelques fibres musculaires et une étroite fente de sclérocèle. Le Nerf ventral (*N.V*) contournant la pointe de ce somite (XIX) atteint le système nerveux central (*S.N*). L'artère, comme le somite 18 tout entier, effectue son coude, que nous montre la fig. 31. Nous l'avons suivie d'arrière en avant de la figure 33 à la figure 31, nous allons devoir la suivre d'avant en arrière de la figure 31 à la figure 35. Sur la fig. 32, nous la retrouvons, toujours dans l'épaisseur du myosepte 18—19, au dessus du sommet du 19<sup>e</sup> somite, et sous le tunnel fibreux qui loge la racine nerveuse ventrale à sa sortie de la moelle. Figure 33, ses rapports sont les mêmes, mais elle s'est élevée à mesure que le 19<sup>e</sup> somite s'épaissit. Figure 34, le myosepte 18—19 est coupé tangentiellement, et l'artère y monte verticalement pour atteindre la racine nerveuse dorsale (*N.D*), qu'elle rejoint près de sa terminaison à la moelle, fig. 35.

A partir de ce point, l'Artère pariétale dorsale devient extrêmement difficile à suivre, et je ne suis pas parvenu à me faire de sa destinée ultérieure une idée parfaitement sûre. Les faits qui suivent demanderaient donc à être contrôlés.

Tout d'abord, il me paraît certain qu'au point où l'Artère rejoint la racine nerveuse dorsale, elle donne naissance à un nouveau sy-

stème de lacunes comparables aux lacunes déjà étudiées à propos des myoseptes. J'ai pu voir de ces espaces s'ouvrir dans l'artère, et les suivre jusqu'au dos du système nerveux central et à la base de la nageoire dorsale, mais leur terminaison m'est restée inconnue.

Mais que devient l'Artère elle-même? Je crois qu'elle s'unit au nerf dorsal, de telle façon que les fibres nerveuses baignent dans le plasma sanguin, comme y baignent, ainsi que nous l'avons vu, les lamelles des Muscles droit et pariétal. L'artère accompagnerait ainsi le nerf dorsal (ou du moins sa branche ventrale, seule examinée) dans tout son trajet, et cela nous expliquerait ce fait, relevé par différents auteurs, que l'*Amphioxus* ne possède pas — ou plutôt paraît ne pas posséder — de vaisseaux cutanés.

Je ne présente toutefois cette interprétation que comme une hypothèse que les faits me font considérer comme extrêmement vraisemblable, mais qui demanderait à être vérifiée sur le vif en alimentant des animaux avec des particules colorées, comme le firent WEISS et BOVERI. Elle cadre assez bien avec les observations de différents auteurs, et mes propres observations plaident vivement en sa faveur.

On a décrit, et décrit assez différemment, divers systèmes de canaux qui parcourent les couches conjonctives sous-épidermiques de l'*Amphioxus*. Dès 1845, QUATREFAGES (15) crut voir, chez l'*Amphioxus* vivant, un mouvement circulatoire se produire dans des lacunes creusées en différents points du corps, notamment sous l'épiderme. MARCUSEN (12), reprenant ces observations, décrivit sous le nom de capillaires et rattacha à l'appareil circulatoire une foule de canaux et d'espaces sous-cutanés de nature évidemment très différente. REICHERT (17) et STIEDA (21), qui étudièrent de très près ces formations, ne les virent en communication nulle part avec des vaisseaux et nièrent, ou du moins mirent en doute la nature vasculaire que leur attribuait MARCUSEN.

Il est bien démontré aujourd'hui que certaines des cavités au sujet desquelles le doute était encore permis alors (cavités métapleurales, cavités de la nageoire dorsale, etc.) n'ont rien à voir avec la circulation; cependant les observations de QUATREFAGES et une partie de celles de MARCUSEN restent debout, et il n'est pas permis de nier a priori l'existence de courants sanguins sous l'épiderme. Quel trajet suivent-ils, c'est le point à examiner.

D'autre part, sans entrer dans la question, si obscure et si controversée, de la structure et de la genèse des racines nerveuses dor-

sales de l'*Amphiorus*, nous rappellerons qu'il semble aujourd'hui bien établi que les nombreux noyaux cellulaires disséminés sur leur trajet sont d'origine névroglie. HEYMANS & VAN DER STRICHT (6), qui en fournirent la preuve embryologique, n'excluent cependant pas la possibilité, pour un bon nombre de ces noyaux, d'être d'origine différente, mésodermique.

C'est ce que mes observations m'amènent également à conclure. Lorsqu'on examine attentivement sur des coupes transversales les racines nerveuses postérieures ou leur branche descendante, on peut y constater l'existence de noyaux de deux espèces. Les uns, très petits, très chromophiles, interposés entre les fibres nerveuses, représentent certainement les éléments névroglie propres au nerf; les autres, moins nombreux, moins chromophiles, sont irrégulièrement disséminés à la périphérie du nerf, auquel ils semblent constituer une gaine. Le fait est surtout facile à observer lorsque le nerf est légèrement rétracté. Les fibres nerveuses, pâles, homogènes et légèrement onduleuses forment un faisceau au milieu duquel sont répandus les noyaux de névroglie, et ce faisceau lui-même est logé dans un espace dont nos noyaux de la seconde espèce tapissent la paroi. Ces noyaux appartiennent-ils à une gaine endothéliale et l'espace qu'ils délimitent autour du nerf revenu sur lui-même peut-il être considéré comme un canal se rattachant à l'appareil circulatoire? Cela me paraît vraisemblable; ce serait le long de ces espaces périnerveux que se produiraient les courants de liquide plasmatique observés par QUATREFAGES et MARCUSEN. A vrai dire, je n'y ai constaté que rarement la présence de coagula vivement colorés par les réactifs, tels qu'on les observe dans le tronc de l'Artère pariétale dorsale. Leur présence, d'ailleurs, ne prouve, comme on sait, rien en faveur de la nature vasculaire d'une cavité.

Lorsque l'Artère pariétale dorsale atteint la racine nerveuse postérieure, elle semble, avons-nous dit, se perdre dans cette racine; le nerf permet déjà de distinguer à ce niveau les deux espèces de noyaux que nous avons distingués plus haut. Dans son trajet sous-épidermique, la branche descendante du nerf dorsal croise, en raison de sa faible obliquité, le bord externe de plusieurs myoseptes; en ces points, le canal qui la loge me paraît se dilater et fournir dans l'épaisseur du myosepte des lacunes comparables aux lacunes que nous avons vues naître de l'artère pariétale ventrale lorsqu'elle croise le ligament denticulé, ou de l'artère pariétale dorsale à son arrivée au myosepte. Enfin, lorsque le nerf atteint le bord inférieur de la

rangée des somites et y abandonne sa branche viscérale ascendante, je vois apparaître sur les coupes, en rapport immédiat avec l'origine de ce rameau viscéral, un vaisseau qui se trouve représenté sur les figures 27, 28, 29 de notre Plaque 22 (*V.pi*). Cette Veine pariétale inférieure passe, dans la région génitale où elle est surtout bien observable, par la cloison intergonadiale (fig. 28) et se jette dans la Veine cardinale (fig. 27).

Rapprochons ces différents faits: fusion de l'Artère pariétale dorsale avec la racine nerveuse dorsale correspondante, structure spéciale de cette racine logée dans une gaine endothéliale, existence de lacunes qui se détachent du canal entourant le nerf au point où celui-ci croise des myoseptes, et s'enfoncent dans leur épaisseur, enfin relations intimes de la Veine pariétale avec le nerf. Il me semble éminemment probable que nous sommes ici partout en présence de l'Artère pariétale dorsale: lorsqu'elle a rejoint la racine nerveuse dorsale, elle s'y joint, l'accompagne dans le myosepte, accompagne sa branche descendante dans tout son trajet sous-cutané, et ne l'abandonne qu'à l'extrémité inférieure des somites pour se jeter dans la Veine cardinale.

Un point resterait à éclaircir dans cette description du trajet et du mode de distribution des branches aortiques pariétales. Nous savons par quelle voie le sang est amené aux muscles des somites: les Artères du Muscle droit et du Muscle pariétal le déversent comme dans un sac clos entre les lamelles musculaires. Mais je n'ai pas réussi à déterminer avec certitude par quelle voie le sang quitte ces muscles et regagne la Veine cardinale. Je serais tenté de considérer comme jouant le rôle de vaisseaux musculaires efférents les lacunes, creusées dans l'épaisseur du tissu conjonctif, qui se détachent à différents niveaux des Artères pariétales et s'enfoncent dans l'épaisseur des myoseptes.

### Addition au Chapitre 3.

Veine Communicante antérieure accessoire de BURCHARDT (loc. cit., pag. 338 sqs.).

En étudiant la façon dont se termine à son extrémité antérieure le cœlome périhépatique, BURCHARDT signale une modalité à laquelle il attache une importance morphologique considérable. Chez un tiers des individus examinés, il voit l'extrémité antérieure du cœlome périhépatique se prolonger vers l'avant en un tube, qui s'accôle à

la paroi du corps après un trajet plus ou moins long et s'ouvre à l'angle externe du cœlome subcordal. Ce canal («parietaler Längscanal») conduit un rameau vasculaire, prolongement antérieur de la Veine sus-hépatique, et dans un cas «exceptionnellement favorable», ce vaisseau, gorgé de sang, pouvait être suivi non seulement jusqu'à la paroi du corps mais jusqu'à la Veine de W. MÜLLER droite: il établissait donc une communication entre la Veine sus-hépatique et la Veine de W. MÜLLER droite, comme le fait plus en arrière le Sinus de CUVIER droit: d'où le nom de Veine communicante antérieure accessoire que lui donne l'auteur.

Je ne suivrai pas l'auteur dans ses considérations sur l'ontogénèse possible ou probable du canal cœlomique en question, et je m'abstiendrai de discuter la fragile homologie qu'il croit apercevoir entre sa «Veine communicante accessoire» et une Veine vitelline de Vertébré. A ce rapprochement et aux conclusions qu'il en tire au sujet de la phylogénèse de l'œuf alécithique de l'*Amphioxus* s'opposent un certain nombre de questions préalables.

Le «parietale Längscanal», s'il n'est pas rare, est cependant une disposition anormale; cette disposition résulte-t-elle d'une anomalie de développement, auquel cas elle pourrait avoir une valeur morphologique, ou n'est-elle qu'un accident pathologique? Le travail de BURCHARDT ne permet pas de se prononcer. Ces adhérences accidentelles, ces brides qui traversent la cavité péribranchiale, accompagnées toujours d'un développement anormal de la vascularisation et parfois de la formation de véritables laes sanguins<sup>1</sup> sont fréquentes chez les *Amphioxus* adultes; c'est ainsi, je dois l'avouer, que j'avais considéré le «parietale Längscanal» lorsqu'il me tomba deux ou trois fois sous les yeux, et je n'y avais pas attaché plus d'importance qu'aux adhérences que j'observai une fois entre l'extrémité antérieure du cœlome périhépatique et la face inférieure du ligament denticulé.

BURCHARDT ne nous indique pas à quel niveau son «parietaler Längscanal» atteint la paroi du corps. Il semblerait d'après ses figures qu'il n'y eut à ce point de vue aucune fixité, l'union se faisant indifféremment au milieu de la face interne d'un somite ou au bord interne d'un myosepte; j'ai moi-même contrôlé cette varia-

---

<sup>1</sup> Laes dépourvus d'endothélium. BURCHARDT ne représente nulle part de noyaux dans la paroi de ses vaisseaux, ce qui augmente la difficulté d'interpréter ses figures.

bilité, et puis ajouter que ce n'est même pas toujours au niveau du même somite ou du même myosepte que se termine le canal, ce qui est difficile à concilier avec une valeur phylogénétique quelconque du vaisseau qu'il accompagne.

Le »parietale Längscanal« ne s'ouvre en réalité pas dans le coelome subcordal, mais se termine en cul-de-sac; l'auteur me semble avoir confondu son extrémité externe avec le canal coelomique pariétal qui longe le bord interne des myoseptes et sur lequel son attention n'était pas attirée.

Quant au cas unique où le vaisseau logé dans le «Canal longitudinal pariétal» pouvait être suivi jusqu'au Vaisseau de MÜLLER, il est difficile de l'apprécier, l'auteur n'ayant nulle part dans ses figures tenu compte des artères pariétales ventrales; le vaisseau tel qu'il est figuré Pl. 25, série 10, fig. 9<sup>a</sup> atteint la paroi du corps au point où un myosepte croise le bord externe du ligament denticulé, c'est-à-dire précisément là où une artère pariétale ventrale doit s'enfoncer dans un canal coelomique pariétal. Qu'est donc le vaisseau représenté fig. 9<sup>a</sup>, qu'est l'espace qui l'entoure, il est difficile de le dire; mais il semble bien qu'on soit ici en présence d'une anastomose en tout cas anormale et vraisemblablement pathologique entre le rameau vasculaire du »parietalen Längscanal« et une Artère pariétale ventrale.

En résumé, il me paraît extrêmement douteux que la «Veine communicante accessoire» de BURCHARDT doive rentrer dans un schéma de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus*.

---

## Chapitre 4.

---

### Vascularisation des Glandes génitales.

Dans la cloison mitoyenne qui sépare deux poches génitales voisines descend une Artère pariétale ventrale, et monte une Veine pariétale inférieure, extrémité d'une Artère pariétale dorsale. Ces deux vaisseaux se jettent dans la Veine cardinale, et n'ont aucun rapport avec les glandes sexuelles.

Vers le milieu de la longueur de chaque poche génitale, la Veine

cardinale (antérieure ou postérieure suivant le numéro du gonotome examiné) passe sur le hile d'une glande sexuelle. Elle est à ce niveau directement en contact avec l'épithélium germinatif, et fournit à l'organe ses vaisseaux ovariens ou testiculaires.

LANGERHANS (7) a très exactement décrit le mode de distribution de ces vaisseaux. Pour le testicule en particulier, il signale la façon dont les branches de division de la « Veine testiculaire » rayonnent en se ramifiant et s'anastomosant à la face interne de la glande, en contournent les bords, et se répandent à sa face externe. J'ai moi-même (10) confirmé ses observations à propos de l'ovaire, et précisé quelque peu, au point de vue histologique, les relations des rameaux vasculaires avec la glande et avec le feuillet viscéral de l'épithélium coelomique qui la tapisse. Je renvoie pour le détail à ces descriptions.

Mais il est un point sur lequel il nous faut arrêter un instant. C'est en vain qu'on chercherait une artère amenant au testicule ou à l'ovaire le sang qu'à première vue on en peut supposer emmené par les Vaisseaux génitaux, affluents des Veines cardinales. Ce vaisseau afférent n'existe pas, et la vascularisation des ovaires comme des testicules est exclusivement sous la dépendance des Veines cardinales. L'examen d'une foule de glandes, tant mâles que femelles, à tous les stades de leur développement, ne m'a laissé aucun doute à ce sujet.

Comment donc les Veines cardinales, auxquelles les glandes sexuelles sont suspendues par un court pédicule vasculaire, peuvent-elles, à elles seules, en assurer la vascularisation? Je ne suis pas parvenu à trancher la question. Peut-être faut-il admettre l'existence d'une circulation collatérale, d'un courant sanguin greffé sur la Veine cardinale au niveau de chaque glande? En ce qui concerne les testicules, la disposition des vaisseaux est très favorable à cette hypothèse; en effet, la Veine cardinale fournit à chaque glande mâle quatre à cinq branches, branches qui naissent isolément du tronc veineux, et s'échelonnent sur toute la longueur de l'organe; la plus antérieure en atteint l'extrémité antérieure, la plus postérieure (Pl. 22 fig. 26, *V.t*) en atteint l'extrémité postérieure. Mais il n'en est pas de même pour les ovaires: la Veine cardinale ne donne à chaque ovaire qu'un seul vaisseau ovarien, ou, au maximum, deux vaisseaux qui naissent côte-à-côte; admettre une circulation collatérale est donc ici difficile ou impossible.

#### Addition au Chapitre 4.

BURCHARDT (loc. cit. pag. 769): »Diese Arterien [pariétales inférieures] habe ich wiederholt auf Schnitten, wenn auch nicht bis an die Gonaden, so doch bis dicht oberhalb derselben verfolgen können. Für ihren Eintritt in die Gonaden giebt es nur eine mögliche Stelle, d. i. der am hinteren Pole befindliche Stiel derselben, mit dem sie an die innere Bauchfascie befestigt ist. Es ist nicht richtig, wenn LEGROS (1895) die Keimdrüse nur an ihrer inneren, atrialen Seite, dort wo ihre Sammelvene in die Lateralvene übertritt, fixirt sein lässt. Der hintere Stiel lässt sich an geschlechtsreifen sowohl wie noch unreifen Thieren erkennen. Bei letzteren habe ich wiederholt die birnförmigen Drüsen, wahrscheinlich Hoden, offenbar in Folge des Härtens, in der Weise zerrissen gesehen, dass der größere Theil der Drüse dem inneren subatrialen Blatte anlag, während der kleine Stiel außen an der inneren Bauchwand hing, und das an einer ganzen Reihe von Drüsen.«

Mon étude de la vascularisation des glandes génitales m'ayant mal satisfait, c'est avec joie que j'aurais accueilli cette rectification de BURCHARDT, et je me suis empressé d'en vérifier l'exactitude. Une révision attentive de mes préparations ne me permet malheureusement pas de me rendre à son avis.

L'Artère pariétale ventrale, qu'il suppose aboutir à la glande, sans d'ailleurs l'avoir suivie jusqu'à son extrémité, longe, comme nous l'avons vu, le bord interne de la cloison intergonadiale, et se jette dans la Veine cardinale. Le »kleine Stiel« suspendu à la paroi du corps ne lui appartient donc pas.

Et ce pédicule vasculaire, lui même, va-t-il à la glande génitale? Mes coupes répondent négativement; mais elles nous expliqueront, je pense, ce qui a pu en imposer à l'auteur. Son »kleiner Stiel« que l'action des réactifs aurait rompu, la figure 29, Pl. 22, nous le montre saillant sous le feuillet épithélial pariétal du gonotome (*V.p<sub>2</sub>*), et je le retrouve sur toute une série de poches génitales: c'est, coupée obliquement, notre Veine pariétale inférieure, au moment où elle vient d'abandonner le nerf dorsal au bord inférieur du somite, et où elle va s'engager dans la cloison intergonadiale. Comme cette dernière, elle est oblique en avant et en dedans, de sorte qu'il faut pour la suivre jusqu'à son embouchure dans la Veine cardinale (fig. 27) remonter la série des coupes.

Quand mes figures ont été choisies et dessinées, je ne prévoyais pas l'objection; sinon, j'aurais représenté une coupe intermédiaire entre les figures 26 et 27, pour montrer qu'il n'y a rien de commun entre le Vaisseau testiculaire, *V.t* (fig. 26) et la Veine pariétale inférieure, *V.pi* (fig. 27). Le doute n'est du reste possible que pour les jeunes testicules, qui reçoivent des branches multiples de la Veine cardinale, jusqu'à leur extrémité postérieure: la dernière de ces branches y est immédiatement en avant de la cloison intergonadiale et de la Veine pariétale inférieure. Le jeune ovaire, dont le hile très réduit ne reçoit qu'un ou deux Vaisseaux ovariens, ne permettrait aucune confusion.

### Résumé et Conclusions.

Les nombreux détails topographiques sur lesquels j'ai dû m'appesantir pour préciser le trajet et les rapports des vaisseaux, objet principal de ces recherches, m'ont fourni l'occasion de relever en passant un certain nombre de faits qui peuvent n'être pas dénués d'intérêt: Muscle trapèze, canaux coelomiques pariétaux, trajet particulier de la branche viscérale ascendante de certains nerfs dorsaux, nerfs «cardiaques», etc.

Mais ces observations à côté et la forme analytique que la nature même du sujet imposait à mon exposition ne peuvent qu'avoir nuï à cette dernière, et rendront, je le crains, la lecture de ce travail assez fastidieuse.

Il ne sera donc pas inutile de résumer très brièvement les faits acquis.

#### I. Appareil vasculaire.

1. La question théorique qui se posait était celle-ci: les cavités vasculaires sont-elles, ou non, chez l'*Amphioxus*, en communication avec les cavités coelomiques? Le fait de cette communication n'autoriserait, à vrai dire, aucune conclusion sur la valeur morphologique de l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus*, vu notre ignorance absolue de son ontogénèse, mais il aurait cependant une certaine importance. LANKESTER y vit une preuve de l'état d'extrême dé-

gradation du système vasculaire, et il pourrait, par extension, apporter un appui à la thèse de la dégradation de tout le type Céphalochordé.

Les communications de ce genre, jadis admises chez un certain nombre d'animaux, sont devenues de plus en plus problématiques; toutes les recherches ont abouti à démontrer que chez toutes les formes où un doute avait pu subsister, ou bien les orifices de communication autrefois décrits n'existent pas, ou bien les cavités dans lesquelles ces orifices permettent au sang de se déverser n'ont rien à voir avec le cœlome.

L'indépendance anatomique et embryologique des cavités vasculaires et cœlomiques paraît aujourd'hui hors de question. Cette indépendance, H. E. ZIEGLER la formula nettement, au point de vue embryologique, dans son intéressante revue<sup>1</sup>: «chez les animaux où il existe un deutérocoele et un appareil vasculaire, ce dernier est une dépendance de la cavité du corps primaire et non de la secondaire». SEDGWICK conclut de même au point de vue anatomique dans son traité d'embryologie; il déclare à propos des observations faites chez certaines Hirudinées: «A continuity between the vascular System and the undoubted Cœlom of the Sinuses [de la Sangsue] would be a unique phenomenon in the structure of the animal kingdom.»

Les Gnathobdellides, qui inspirent à l'auteur anglais cette prudente réserve, ont été récemment l'objet d'une étude très consciencieuse et très délicate de GOODRICH<sup>2</sup>. Pour autant que j'en puisse juger, il n'est guère possible de douter de l'exactitude des faits décrits par l'auteur, et il faut admettre avec lui que chez les formes qu'il a examinées, *Aulostoma* et *Hirudo*, vaisseaux sanguins, sinus et canaux du tissu botryoidal communiquent librement.

Seule, l'interprétation de ces faits reste chanceuse. La valeur d'«undoubted cœlom» des sinus est-elle bien démontrée? GOODRICH lui-même hésite à prendre parti, et s'il accorde, à la suite de BÜRGER, une valeur cœlomique vraie au sinus ventral et aux sinus périnéphrostomiaux, il tend à admettre que le sinus dorsal des Gnathobdellides est de nature vasculaire. On voit combien les faits établis par GOODRICH restent difficiles à interpréter, et combien il serait

<sup>1</sup> H. E. ZIEGLER, Über den derzeitigen Stand der Cœlomfrage. in: Verh. D. Z. Ges. S. Vers. 1898.

<sup>2</sup> E. S. GOODRICH, On the communication between the cœlom and the vascular System in the Leech. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 42 1899.

téméraire d'invoquer contre la thèse de l'indépendance formulée par ZIEGLER, l'exemple des Hirudinées.

Resterait donc, comme exception à la règle, l'*Amphioxus*. En ce qui le concerne, la difficulté n'est plus la même; l'embryologie nous permettant de définir nettement ce qui chez lui est coelome et ce qui ne l'est pas, la seule question à trancher est celle-ci: les vaisseaux s'ouvrent-ils ou ne s'ouvrent-ils pas en certains points dans ce coelome?

Malgré les trop nombreuses lacunes de mes observations, je crois pouvoir répondre négativement: nulle part je n'ai vu une branche vasculaire s'ouvrir dans un espace coelomique; aux endroits où de telles communications avaient été admises, j'ai pu m'assurer qu'elles n'existent pas.

Au point de vue anatomique et, vraisemblablement, aussi par son développement, l'*Amphioxus* rentre dans la loi générale. En certains points des parois du corps, il est vrai, l'appareil vasculaire s'ouvre dans un système de lacunes interstitielles, l'endothélium vasculaire s'arrête (ou du moins n'est plus constatable) et le sang déversé par les artérioles court, jusqu'à l'origine des veinules qui doivent le reprendre, entre les éléments propres des tissus. A cette circulation lacunaire se rattachent les fentes qui séparent les lamelles des muscles droits et pariétaux, les lacunes creusées en certains points déterminés de la charpente conjonctive des myoseptes, et, je le crois du moins, les espaces où baignent les fibres des nerfs dorsaux.

Mais toutes ces lacunes sont absolument indépendantes du coelome et appartiennent morphologiquement au protocèle. Il est donc simplement permis de dire que l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* se compose d'un certain nombre de troncs artériels et veineux bien définis, délimités par une couche endothéliale continue, et que le réseau capillaire qui, chez un Craniote, établirait la communication entre l'extrémité périphérique de ces vaisseaux est, chez lui, représenté par un système d'espaces blastocéliens.

Est-ce là un caractère de dégradation? La question vaut d'être examinée. L'appareil vasculaire des Invertébrés, envisagé au seul point de vue de l'anatomie comparée, y fournit une réponse péremptoire.

Chez les Arthropodes, il faut, comme on le sait, mettre de côté les Arahnides et les Insectes, chez lesquels la réduction de l'appareil vasculaire est une conséquence du développement de plus

en plus grand de l'appareil aérifère des trachées; le liquide sanguin perdant de plus en plus chez eux son rôle vecteur d'oxygène, la régression des vaisseaux est parallèle à l'adaptation plus parfaite et au perfectionnement même de l'organisme. Mais les Crustacés sont instructifs: abstraction faite des formes nettement aberrantes ou dégradées par le parasitisme (Copépodes, Lernéens, Cirripèdes etc.), nous voyons chez eux que dans les groupes les plus inférieurs les troncs vasculaires différenciés sont réduits au minimum, et l'appareil lacunaire extrêmement développé; à mesure qu'on s'élève dans la série, les vaisseaux se développent, le système des lacunes diminue (Amphipodes, Isopodes), jusqu'à ce qu'enfin, tout au haut de l'échelle, les artères parfaitement différenciées se prolongent dans des capillaires bien développés, qui aboutissent à un système lacunaire très réduit (Podophtalmes).

Le même envahissement progressif par des vaisseaux différenciés, du territoire primitivement occupé par l'appareil lacunaire s'observe également chez les Mollusques, lorsqu'on s'élève des formes les plus primitives, des Amphineures, aux formes les plus élevées.

Mais l'extension progressive des vaisseaux et la réduction progressive des espaces lacunaires creusés dans ou entre les tissus ne sont nulle part, peut-être, aussi nettes que dans le groupe si spécial et si naturel des Némertiens; toutes les transitions existent entre l'appareil circulatoire presque exclusivement lacunaire d'un Palæonémertien inférieur, les troncs bien développés d'un Schizonémertien et l'appareil vasculaire complètement clos des Hoplonémertes.

L'extension considérable de la portion lacunaire du circuit sanguin nous apparaît donc comme un caractère des formes les plus primitives de tous les groupes d'Invertébrés.

Si nous nous en tenions aux données de la seule anatomie comparée, il serait au moins aussi légitime de voir dans l'appareil circulatoire de l'*Amphioxus* un état primitif que les signes d'une dégradation. Mais l'embryologie nous oblige à poser ici une question préalable, à laquelle l'état actuel de nos connaissances ne permet pas de répondre: Jusqu'à quel point est-il légitime de comparer l'appareil vasculaire des Invertébrés avec celui des Vertébrés? Et quelle place occupe entre ces deux groupes l'*Amphioxus*, que tant de caractères anatomiques, que la disposition même de ses principaux troncs artériels et veineux rattachent d'autre part si étroitement aux Craniotes? Nous l'ignorons, et nous ne pouvons que déplorer de

nouveau l'obscurité complète où les difficultés techniques laissent plongée la question si importante de l'origine des endothéliums vasculaires de l'*Amphioxus*.

2. Un caractère de dégradation de l'appareil vasculaire dont il est plus aisé de juger et qui échappe à la critique embryologique, est la réduction de cet appareil, chez une forme donnée, à quelques uns des principaux troncs vasculaires des formes types de sa classe.

Les Invertébrés nous en fournissent les exemples les plus variés: nous voyons, chez les espèces parasites notamment, disparaître certaines portions de l'appareil vasculaire, d'autres portions n'étant plus directement en continuité avec l'organe central de la circulation.

C'est cette disposition qui a pu paraître réalisée chez l'*Amphioxus*. Les Vaisseaux de W. MÜLLER, par exemple, semblaient ne communiquer avec aucun des troncs artériels et veineux bien connus; de plus, leur constance a pu être mise en doute (WILLEY 24); or, comme nous l'avons montré depuis longtemps, c'est là une double erreur, et cette erreur une fois corrigée nous permettra d'esquisser dans ses grandes lignes la disposition de l'appareil circulatoire dans les parois du corps de l'*Amphioxus* et de reconnaître dans cette disposition les traits fondamentaux d'un appareil circulatoire de Vertébré.

3. Dans le schéma qui suit, schéma malheureusement incomplet comme mes observations, je ferai abstraction des données bibliographiques et n'insisterai plus sur la part qui revient à chaque auteur.

a. La circulation des parois du corps est assurée de chaque côté par deux troncs longitudinaux: l'Aorte (ou l'une des Aortes, suivant la région), et un Vaisseau de W. MÜLLER. Ce dernier collecte le sang qui a baigné les somites et les glandes génitales de son côté; ce sang est recueilli au niveau de l'extrémité postérieure de la branchie par un vaste Sinus transversal qui va le déverser à l'origine du «cœur», c'est-à-dire au point où la Veine sus-hépatique se recourbe pour se continuer dans l'Artère branchiale primaire.

Il semble éminemment probable que ce Sinus transversal est homologue au Sinus de CUVIER des Craniotes; la partie du Vaisseau de MÜLLER située en avant de lui répondrait donc à la Veine cardinale antérieure, la portion du Vaisseau de MÜLLER derrière lui, à la Veine cardinale postérieure des Craniotes.

J'ai, dans le cours de ce travail, traité du mode de terminaison postérieure des Vaisseaux de MÜLLER et j'ai comparé la disposition

observée au niveau de l'anus avec celle que présentent, à un moment de leur développement, les Sélaciens. Je n'insiste plus sur ce point, qui plaide vivement en faveur de l'homologie proposée.

b. L'Aorte ou l'une des Aortes fournit à chaque myosepte deux artères: une Artère pariétale ventrale et une Artère pariétale dorsale.

c. Dans la région branchiale, plus particulièrement examinée, chaque Artère pariétale ventrale descend le long du bord interne de son myosepte sous la somatopleure du cœlome subcordal. Arrivée au bord externe du ligament denticulé, l'Artère le traverse en s'engageant dans le canal cœlomique pariétal dont nous parlerons plus loin; elle fournit à ce niveau:

une Artère supérieure du ligament denticulé;

une Artère inférieure du ligament denticulé;

des lacunes vasculaires creusées dans l'épaisseur du myosepte.

L'artère pariétale ventrale, continuant son trajet au bord interne du myosepte, atteint une cloison interposée entre deux poches périgonadiales; elle longe le bord interne de cette cloison et se jette dans la Veine cardinale (antérieure ou postérieure, suivant le numéro du segment).

Les Artères pariétales ventrales situées plus en arrière, entre l'extrémité postérieure du ligament denticulé et l'anus, fournissent simplement des lacunes aux myoseptes et se terminent dans la Veine cardinale postérieure de leur côté. Les rameaux que l'Aorte abandonne à la cloison périentérique sont assez variables; ils naissent souvent par un tronc commun avec l'Artère pariétale ventrale correspondante; je me demande si on ne devrait pas dire qu'ils naissent de cette Artère et correspondent aux Artères du ligament denticulé.

Les Artères pariétales ventrales situées en avant du premier arc branchial sont encore à étudier, spécialement celles du côté droit qui naissent au niveau du glomus.

d. Les Artères pariétales dorsales fournissent, en atteignant le bord interne de leur myosepte:

une Artère du Muscle droit;

un ou des rameaux artériels du Muscle pariétal;

des lacunes vasculaires pour le myosepte.

Elles longent ensuite le bord interne du myosepte, obliques comme lui d'abord en avant et en haut, puis en haut et en arrière, et atteignent la racine nerveuse dorsale un peu en dehors de son

point d'émergence. Leur trajet devient ici plus difficile à déterminer avec certitude. De mes observations, il résulterait qu'elles fournissent des lacunes à la région du système nerveux et de la nageoire dorsale, puis qu'elles se joignent au nerf dorsal, en lui formant une gaine endothéliale qui accompagne sa branche descendante jusqu'au bord inférieur des somites; ces faits devraient être vérifiés par la méthode des injections physiologiques.

e. Au bord inférieur des somites naissent des veinules, formées de la confluence de lacunes vasculaires et continuant vraisemblablement le trajet des Artères pariétales dorsales. Ces Veines pariétales inférieures, métamériques, s'engagent de dehors en dedans dans une cloison intergonadiale et vont s'ouvrir dans la Veine cardinale (antérieure ou postérieure suivant l'endroit).

f. Il reste des doutes au sujet de la vascularisation des glandes génitales; elles sont suspendues à la Veine cardinale par des Veines ovariennes ou testiculaires volumineuses dont LANGERHANS a parfaitement décrit le mode de ramification à la surface de l'épithélium germinatif. Mais il n'existe pas de vaisseaux afférents venant de l'Aorte ou des Artères pariétales.

## II. Muscle Trapèze.

A l'extrémité postérieure de la région branchiale, les deux ligaments denticulés droit et gauche perdent leurs insertions internes à l'extrémité supérieure des arcs branchiaux, tandis que leurs insertions externes remontent jusque sous l'Aorte. Ils se continuent ainsi dans la longue cloison en forme de sangle qui sépare la fente cœlomique périintestinale de la cavité péribranchiale.

La portion verticale de cette «cloison périentérique» est, dans sa partie antérieure, doublée à sa face interne par une large et mince lame musculaire striée, le Muscle trapèze.

Ce Muscle trapèze n'existe que du côté droit; à gauche il fait totalement défaut ou est atrophié, sans que j'aie pu déterminer si cette différence est primitive ou secondaire. Ses limites sont indiquées par une ligne pointillée dans la figure d'ensemble fig. 30 Pl. 22. Sa base s'insère à la masse squelettique axiale sous l'Aorte droite; son sommet traverse la fente cœlomique périintestinale et s'attache au tube digestif par l'intermédiaire d'un repli splanchnopleural.

Son action, comme sa signification morphologique me sont inconnues. Il est innervé par un volumineux rameau de la branche viscérale ascendante du 28<sup>e</sup> nerf dorsal droit.

### III. Canaux cœlomiques pariétaux.

Le cœlome subcordal de la région branchiale est uni aux cavités cœlomiques périgonadiales par une série de canaux cœlomiques métamériques.

Ces canaux débouchent dans le cœlome subcordal au point où le bord interne des myoseptes croise la ligne d'insertion pariétale du ligament denticulé. Ils descendent obliquement en bas et en arrière, et chacun d'eux s'ouvre dans la poche génitale située derrière le myosepte dont il a longé le bord interne.

J'ai rappelé plus haut la lame cellulaire que BOVERI décrit entre les poches génitales et le cœlome subcordal, et l'interprétation qu'il en donna. Cette lame est en réalité discontinue: ce sont des canaux de réunion métamériques, perméables encore chez l'adulte, qui unissent au splanchnocèle l'extrémité inférieure du cœlome segmenté représentée par les poches génitales.

### IV. Branche viscérale ascendante des nerfs dorsaux.

Beaucoup des détails que j'ai pu ajouter à notre connaissance de la branche viscérale ascendante de certains nerfs dorsaux (27<sup>e</sup> à 31<sup>e</sup>) ne présentent encore d'intérêt que pour l'anatomiste qui s'occupe spécialement de l'*Amphioxus*, et pour qui des renseignements topographiques précis sont toujours précieux.

Je m'abstiens donc de résumer ces faits. Quelques uns seulement ont une portée plus générale et doivent trouver place ici.

1. La branche viscérale ascendante du 28<sup>e</sup> nerf dorsal droit innerve le Muscle trapèze; ce fait démontre la nature physiologiquement mixte de cette branche. Les nerfs viscéraux ascendants renferment des fibres motrices, de même que les nerfs viscéraux transverses qui, comme on le sait, fournissent au Muscle transverse.

2. La branche viscérale ascendante du 28<sup>e</sup> nerf dorsal, tant droit que gauche, fournit, si mes observations sont exactes, des rameaux importants aux vaisseaux de la région, c'est-à-dire à la boucle de la Veine sus-hépatique et à l'origine de l'Artère

branchiale primaire. La méthode de GOLGI ou le bleu vital devraient être employés pour fixer exactement le domaine d'innervation de ces rameaux «cardiaques».

### Index bibliographique.

1. Boveri, Th., Über die Niere des *Amphioxus*. in: Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München 6. Bd. 1890.
2. id., Die Nierencanälchen des *Amphioxus*. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 5. Bd. 1892.
3. Fusari, R., Beitrag zum Studium des peripherischen Nervensystems von *Amphioxus lanceolatus*. in: Internat. Monatschr. Anat. Phys. 6. Bd. 1889.
4. Hatschek, B., Über den Schichtenbau des *Amphioxus*. in: Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888 pag. 662.
5. id., Die Metamerie des *Amphioxus* und des *Ammocoetes*. ibid. 7. Jahrg. 1892.
6. Heymans, J. F., & O. van der Stricht, Sur le système nerveux de l'*Amphioxus* et en particulier sur la constitution et la genèse des racines sensibles. in: Mém. Cour. Acad. Belg. Tome 56 1898.
7. Langerhans, P., Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. in: Arch. Mikr. Anat. 12. Bd. 1876.
8. Lankester, E. Ray, On some new points in the Structure of *Amphioxus* and their bearing on the Morphology of Vertebrata. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 15 1875.
9. id., Contributions to the knowledge of *Amphioxus lanceolatus*. ibid. Vol. 29 1889.
10. Legros, R., Sur la morphologie des glandes sexuelles de l'*Amphioxus lanceolatus*. in: Congrès Internat. Z. 3. Sess. 1896 pag. 487.
11. id., Anatomie de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus* (Comm. prélim.). in: C. R. 28<sup>e</sup> Congrès Ass. Franç. Av. Sc. 1899 pag. 272.
12. Marensen, M. J., Sur l'anatomie du *Branchiostoma lubricum*. in: C. R. Acad. Sc. Paris Tome 58 et 59 1864.
13. Müller, Joh., Über den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum*, Costa, *Amphioxus lanceolatus*, Yarrel. in: Abh. Akad. Berlin 1842.
14. Müller, W., Über das Urogenitalsystem des *Amphioxus* und der Cyclostomen. in: Jena. Zeit. Naturw. 2. Bd. 1875.
15. Quatrefages, A. de, Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostome ou *Amphioxus*. in: Ann. Sc. N. (3) Tome 4 1845.
16. Rathke, H., Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*, eines Fisches aus der Ordnung der Cyclostomen. Königsberg 1841.

17. Reichert, C. B., Zur Anatomie des *Branhiostoma lubricum*. in: Arch. Anat. Phys. 1870.
18. Rohon, J. V., Untersuchungen über *Amphioxus lanceolatus*. in: Denkschr Math. Nat. Klasse Akad. Wien 45. Bd. 1882.
19. Rolph, W., Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. in: Morph. Jahrb. 2. Bd. 1876.
20. Schneider, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1. *Amphioxus lanceolatus*. Berlin 1879.
21. Stieda, L., Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. in: C. R. Acad. Sc. Pétersbourg 1872.
22. Weiss, F. E., Exeretory tubules in *Amphioxus lanceolatus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 31 1890.
23. Wijhe, J. W. van, Über *Amphioxus*. in: Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.
24. Willey, A., *Amphioxus* and the ancestry of the Vertebrates. in: Columbia Univ. Biol. Ser. New York Vol. 2 1894.

## Explication des figures.

### Abréviations générales.

Les somites sont numérotés en chiffres romains, de même que les gonotomes.

Les nerfs ou leurs branches portent en chiffres arabes le numéro du somite auquel ils appartiennent.

<p><i>A</i> Artère branchiale primaire.  <i>A.m.d</i> Artère du Muscle droit.  <i>A.m.p</i> Artère du Muscle pariétal.  <i>Ao</i> Aorte; <i>Ao.d</i> Aorte droite; <i>Ao.g</i> Aorte gauche.  <i>A.p.d</i> Artère pariétale dorsale.  <i>A.p.v</i> Artère pariétale ventrale.  <i>C</i> Corde dorsale.  <i>C.coe.p</i> Canal cœlomique pariétal.  <i>Coe</i> Splanchnocèle périintestinal ou périhépatique.  <i>Coe'</i> Splanchnocèle subeordal.  <i>C.P</i> Cloison périentérique.  <i>C.per</i> Cavité péribranchiale.  <i>Ep.per</i> Epithelium péribranchial.  <i>G.ep</i> Gouttière épibranchiale.  <i>G.coe</i> Cœlome périgonadial.  <i>Hep</i> Diverticule hépatique.  <i>L.d</i> Ligament denticulé.</p>	<p><i>ls</i> lacunes vasculaires du tissu conjonctif.  <i>Mel</i> Myocèle.  <i>Mct</i> Repli métapleurale.  <i>M.dr</i> Muscle droit.  <i>M.pa</i> Muscle pariétal.  <i>Ms</i> Myosepte.  <i>M.Tr</i> Muscle trapèze.  <i>M.v</i> Muscle transverse.  <i>N.D</i> Racine nerveuse dorsale, ou sa branche ventrale.  <i>N.m.tr</i> Nerf du Muscle trapèze.  <i>N.V</i> Racine nerveuse ventrale.  <i>N.v.d</i> Branche viscérale ascendante d'un nerf dorsal droit.  <i>N.v.g</i> Branche viscérale ascendante d'un nerf dorsal gauche.  <i>R.L</i> Recessus péribranchial de LANKESTER.</p>
--	--

<i>R.lds</i> Artère supérieure du ligament denticulé.	<i>Spl</i> Splanchnopleure.
<i>R.ldi</i> Artère inférieure du ligament denticulé.	<i>T</i> Testicule.
<i>R.N</i> Rayon de la nageoire dorsale.	<i>T.d</i> Tube digestif en arrière de la branchie.
<i>ScI</i> Sclérocoèle.	<i>V.C.a</i> Veine cardinale antérieure.
<i>S.Cu.d</i> Sinus de CUVIER droit.	<i>V.C.p</i> Veine cardinale postérieure.
<i>S.Cu.g</i> Sinus de CUVIER gauche.	<i>V.ov</i> Veine ovarienne.
<i>S.N</i> Système nerveux central.	<i>V.p.i</i> Veine pariétale inférieure.
<i>So</i> Somatopleure.	<i>V.s.h</i> Veine sus-hépatique.
	<i>V.t</i> Veine testiculaire.

### Planche 20.

Figures 1 à 6. *Amphioxus* femelle, long de 38 millimètres. Coupes transversales de la région rétrobranchiale. Ces coupes, épaisses de 10  $\mu$ , sont choisies dans une série pratiquée d'avant en arrière; la première et la plus antérieure (fig. 1) étant numérotée 1, les suivantes porteraient respectivement les numéros 10, 15, 20, 24, 28.

(Sublimé acétique, carmin boracique. — Grossissement environ 55.)

Ces coupes montrent:

- Sinus de CUVIER (droit, *S.Cu.d*; gauche, *S.Cu.g*): Leur origine au confluent des Veines cardinales antérieure (*V.C.a*) et postérieure (*V.C.p*) (fig. 1, *S.Cu.g*; fig. 3, *S.Cu.d*). — Leur trajet ascendant à la face interne de la paroi du corps (figs. 1, 2, *S.Cu.g*; figs. 3, 4, *S.Cu.d*). — Leur coude et leur trajet transversal à travers la cavité péribranchiale *C.Per* (figs 1 à 4, *S.Cu.d*; figs. 2 à 5, *S.Cu.g*). — Leur embouchure dans la Veine sus-hépatique, *V.s.h* (fig. 5, *S.Cu.d*; fig. 6, *S.Cu.g*).
- Branche viscérale ascendante du nerf dorsal du 28<sup>e</sup> somite (Branche du nerf droit, *N.v.d.28*; branche du nerf gauche, *N.v.g.28*). Naît de la branche ventrale du nerf dorsal (*N.D.28*) à la pointe du 26<sup>e</sup> somite (fig. 5, *N.v.d.28*). Rejoint le Sinus de CUVIER et l'accompagne jusqu'à son embouchure dans la Veine sus-hépatique.  
*N.m.tr* (figs. 4, 5, 6). Rameau de *N.v.d.28* destiné au Muscle trapèze.  
*N.x* (fig. 4). Son congénère du côté gauche, branche de *N.v.g.28*.
- Muscle trapèze (*M.Tr*) doublant intérieurement la cloison péri-entérique (*C.P*) du côté droit.

### Planche 21.

Figure 7. *Amphioxus* long de 32 millimètres. Coupe transversale. Extrémité antérieure de la Veine cardinale antérieure gauche (*V.C.a*) au niveau

de l'extrémité inférieure du 6<sup>e</sup> somite. Elle reçoit l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) du myosepte VI—VII.

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. Grossissement 120.)

Figs. 8 et 9. *Amphioxus* long de 34 millimètres. Coupes transversales montrant les rapports des Veines cardinales postérieures (*V.C.p*) au niveau du pore atrial (fig. 8) et entre le pore atrial et l'anus (fig. 9). La veine gauche s'amincit et disparaît; la veine droite longe l'union du plancher et de la paroi latérale de la cavité péribranchiale (fig. 8), puis le bord inférieur du prolongement postérieur de cette cavité.

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. Grossissement 75.)

Fig. 10. *Amphioxus* long de 13,5 millimètres. Coupe transversale passant par l'anus (*An*). — *Man* Muscle anal.

La Veine cardinale postérieure gauche a disparu. La Veine cardinale postérieure droite (*V.C.a*) s'ouvre dans la racine de la Veine caudale (*V.cd*), à droite de l'anus.

(Sublimé acétique, carmin boracique. Grossissement 220.)

Figs. 11 à 16. *Amphioxus* long de 34 millimètres. Coupes transversales de la région rétrobranchiale. Trajet à travers la cavité péribranchiale des branches viscérales ascendantes des nerfs dorsaux des 27<sup>e</sup> à 30<sup>e</sup> somites.

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. Grossissement 160.)

Fig. 11. Branche du Nerf du 27<sup>e</sup> somite droit (*N.v.d.27*). — *M.tr* Muscle trapèze dont *N.v.d.27* va atteindre le bord antérieur.

Fig. 12. Branche du Nerf du 29<sup>e</sup> somite droit (*N.v.d.29*). — *M.tr* Muscle trapèze, dont *N.v.d.29* atteint le bord postérieur.

Fig. 13. Branche du Nerf du 27<sup>e</sup> somite gauche (*N.v.g.27*); son meso est complet.

Fig. 14. Branche du Nerf du 28<sup>e</sup> somite gauche (*N.v.g.28*). — *S.Cu.g* Sinus de CUVIER gauche.

Figs. 15 et 16. Branche du Nerf du 30<sup>e</sup> somite gauche (*N.v.g.30*). La figure 15 montre le nerf traversant la cavité péribranchiale (*C.Per*) près de sa voûte, et atteignant la cloison périentérique (*C.P*) près de son bord supérieur. La figure 16 montre, trois coupes plus en avant, les filets nerveux qui ont contourné la voûte du cœlome (*Coe*) et redescendent sous la splanchnopleure (*Spl*), et les filets nerveux qui restent dans la cloison périentérique pour y former plexus. — *A.p.d* Artère pariétale dorsale. *A.p.v* Artère pariétale ventrale naissant de l'Aorte gauche (*Ao.g*).

Fig. 17. *Amphioxus* long de 45 millimètres, coupe transversale. Arrivée à la paroi périentérique (*C.P*) du Sinus de CUVIER gauche (*S.Cu.g*) et de la branche viscérale ascendante du Nerf dorsal du 28<sup>e</sup> somite gauche (*N.v.g.28*). — *Ep* Epithélium péribranchial; *So* Somatopleure.

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. — Grossissement 525.)

## Planche 22.

Fig. 18. Même animal qui a fourni les figs. 1 à 6. Coupe transversale passant immédiatement en arrière de celle représentée fig. 5, Pl. 20. Insertions du Muscle trapèze (*M.Tr*) à la paroi du tube digestif. La somatopleure (*So*) l'entoure et se continue avec la splanchnopleure (*Spl*). Le Sinus de CUVIER droit (*S.Cu.d*) s'ouvre dans la Veine sus-hépatique (cf. fig. 5, Pl. 20); la branche viscérale (*N.v.d.28*) a fourni le Nerf du Muscle trapèze (*N.M.tr*) qui se ramifie dans la cloison périentérique sous la lame musculaire.

(Grossissement 160.)

Fig. 19. *Amphioxus* long de 28 millimètres. Coupe transversale, un peu oblique d'avant en arrière et de droite à gauche, passant à la fois par l'origine d'une Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) à l'Aorte droite (*Ao.d*) et par l'origine d'une Artère pariétale dorsale (*A.p.d*) à l'Aorte gauche (*Ao.g*).

(Sublimé acétique, carmin boracique. — Grossissement 150.)

Figs. 20 à 24. *Amphioxus* mâle, à maturité sexuelle. Longueur 40 millimètres. Les figures représentées, prises dans une série de coupes transversales pratiquées d'avant en arrière montrent les rapports et le mode de distribution d'une Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) au niveau des insertions externes du ligament denticulé (*L.d*), et ses relations avec le Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*).

(Sublimé acétique, hématoxyline-éosine. — Grossissement 260.)

Fig. 20. L'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) fournit son Rameau supérieur du ligament denticulé (*R.l.ds*).

Fig. 21. Le rameau (*R.l.ds*) court horizontalement vers l'arrière; le ligament denticulé (*L.d*) se déprime en entonnoir devant l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) qui poursuit son trajet descendant le long du bord interne du myosepte (*Ms*).

Fig. 22. Fond de l'entonnoir formé par le ligament denticulé, et origine du Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*), ouvert dans le cœlome subcordal (*coe'*). L'Artère pariétale ventrale s'engage dans ce canal. Elle abandonne à ce niveau son Rameau inférieur du ligament denticulé (*R.l.di*), qu'on retrouve sur les figures 21 et 20.

Fig. 23. La direction horizontale du rameau *R.l.ds* n'a pas varié; le ligament denticulé le rejoint en se relevant au bord postérieur de son entonnoir. Le myosepte (*Ms*) a continué son trajet descendant; l'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) accompagne toujours son bord interne, sous l'épithélium du Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*).

Fig. 24. L'artère (*A.p.v*) et le canal (*C.coe.p*) abandonnent le bord interne du myosepte (*Ms*) et courent horizontalement à la voûte d'une poche génitale très distendue (*G.coe*).

Fig. 22<sup>bis</sup>. Même animal, au niveau d'un autre myosepte. Coupe correspondant à celle représentée fig. 22, mais où sont très visibles la structure

fasciculée du tissu conjonctif et les lacunes vasculaires (*L.s*) naissant de l'Artère pariétale ventrale.

(Sublimé acétique, safranine et nigrosine. — Grossissement 260.)

Figs. 25 à 29. *Amphioxus* mâle, à testicules peu développés. Longueur 28 millimètres. Les figures sont empruntées à une série de coupes transversales pratiquées d'avant en arrière. Elles montrent la destinée d'une Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) et du Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*) qui l'accompagne, au niveau du gonotome où ils aboutissent.

(Sublimé acétique, carmin boracique. — Grossissement 220.)

Fig. 25. L'artère (*A.p.v*) et le canal (*C.coe.p*) descendent au bord interne du myosepte (*Ms*), encore haut au dessus de la 4<sup>e</sup> poche génitale (*G.coe.IV*).

Fig. 26. Extrémité postérieure du testicule, auquel arrive une branche vasculaire (*V.t*) détachée de la Veine cardinale antérieure (*V.C.a*). L'Artère pariétale ventrale (*A.p.v*) et le Canal cœlomique (*C.coe.p*) ont atteint la voûte du 4<sup>e</sup> gonotome. L'Artère commence à descendre immédiatement en avant du septum qui sépare les poches génitales IV et V.

Fig. 27. L'extrémité antéro-supérieure du septum est coupée tangentiellement. L'Artère (*A.p.v*) descend le long de son bord interne et se jette dans la Veine cardinale antérieure (*V.C.a*).

Fig. 28. Le septum intergonadial continue son trajet oblique en bas et en arrière; au dessus de lui s'étend la 5<sup>e</sup> poche génitale (*G.coe.V*), dans laquelle s'est ouvert le Canal cœlomique pariétal (*C.coe.p*). Dans l'épaisseur du septum passe la Veine pariétale inférieure (*V.p.i*).

Fig. 29. Le septum est coupé tangentiellement près de son extrémité postéro-inférieure. — *V.p.i* Veine pariétale inférieure.

Fig. 30. Figure diagrammatique construite à l'aide de mensurations, et représentant la paroi droite du corps vue par sa face interne, dans la région des 24<sup>e</sup> à 31<sup>e</sup> somites. Voir description dans le texte, pag. 512. Y sont récapitulées au point de vue de la topographie, nos observations sur: le Sinus de CUVIER (portion ascendante) (*S.Cu.d*), les Artères pariétales ventrales (*A.p.v*) avec les Canaux cœlomiques qu'elles accompagnent (*C.coe.p*), les branches viscérales ascendantes des Nerfs dorsaux des 26<sup>e</sup> à 31<sup>e</sup> somites (numérotées en chiffres arabes). Le Muscle trapèze (*M.tr*) est supposé projeté sur la paroi du corps, et ses limites y sont indiquées par une ligne ponctuée.

### Planche 23.

Figs. 31 à 35. *Amphioxus* long de 30 millimètres. Les figures sont empruntées à une série de coupes transversales pratiquées d'avant en arrière. Elles montrent le trajet d'une Artère pariétale dorsale (*A.p.d*) depuis son origine à l'Aorte (fig. 33, *Ao.d*) jusqu'à la racine nerveuse dorsale (fig. 35, *N.D*). Pour la description de la région, assez compliquée, du coude des somites, voir le texte.

Fig. 33 sont indiqués les rameaux que l'Artère pariétale dorsale fournit au Muscle pariétal et au Muscle droit.

(Liquide de KLEINENBERG, hématoxyline-éosine. — Grossissement 75.)

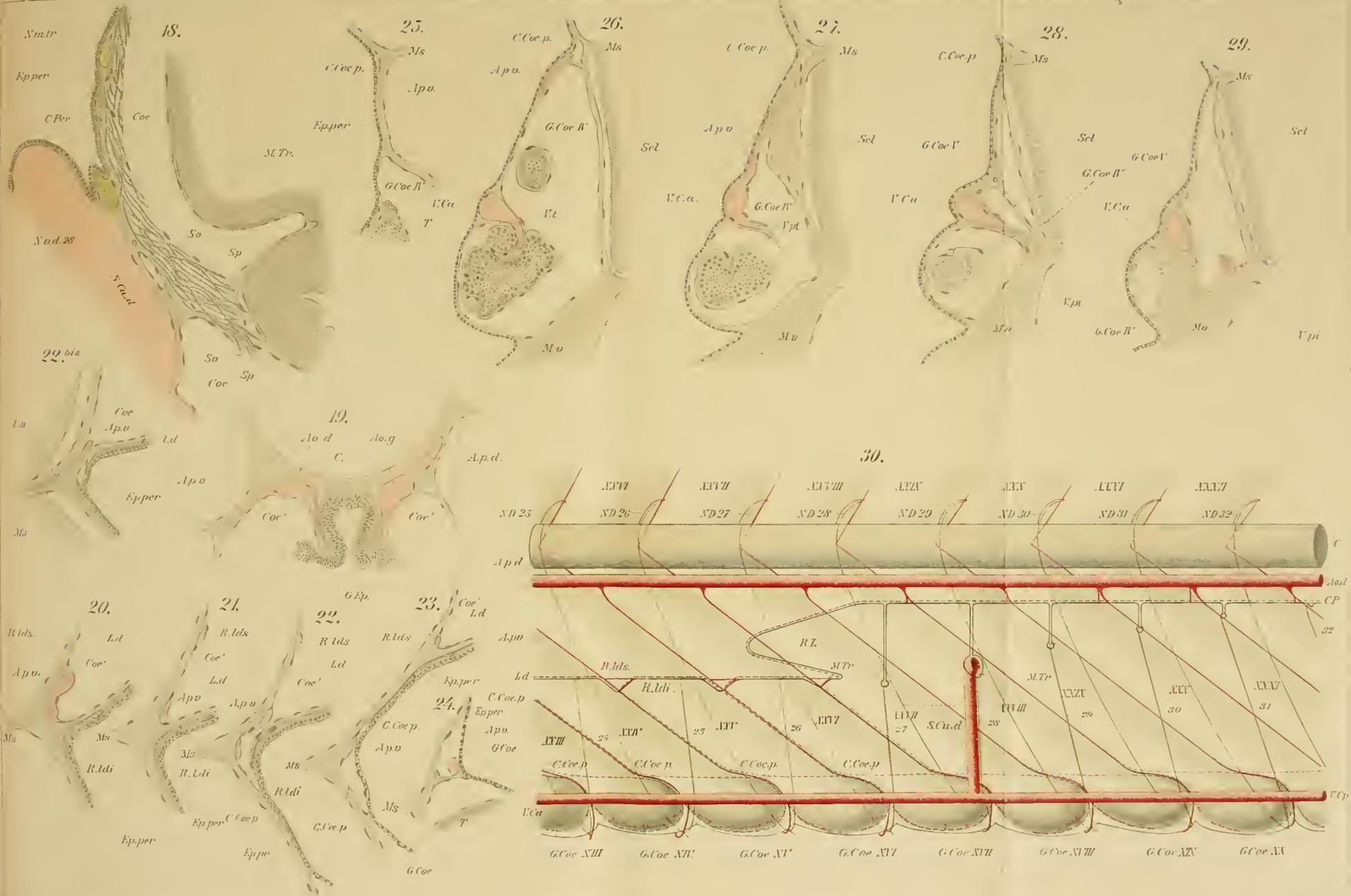
- Fig. 36. Fragment d'une coupe du même animal; montre, à un grossissement plus fort que celui de la figure 33, l'Artère du Muscle pariétal (*A.m.p*) et l'origine de l'Artère du Muscle droit (*A.m.d*).  
(Grossissement 265.)
- Fig. 37. *Amphioxus*, 34 millimètres, coupé transversalement. Disposition spéciale, montrant avec une netteté particulière le trajet de l'Artère du Muscle droit (*A.m.d*) et sa paroi propre, s'observe lorsque le Muscle droit (*M.dr*) s'étend un peu moins loin en avant et moins haut que de coutume.
- Fig. 38. Schema de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus*, d'après NUHN, modifié pour tenir compte du Glomus de VAN WIJHE.
- Figs. 39 *A, B*. Schema des connexions des veines cardinales postérieures avec les veines sous-intestinale et caudale au niveau de l'anus. — *A*. Embryon de Sélacien (imité de RABL). — *B*. *Amphioxus*.
- Figs. 40 *A, B, C*. Constitution et relations du ligament denticulé (*L.d*), du recessus péribranchial de LANKESTER (*R.L*) et de la cloison périentérique (*C.P*). Figures réelles schématisées. Voir explications dans le texte, pag. 504—505.
-



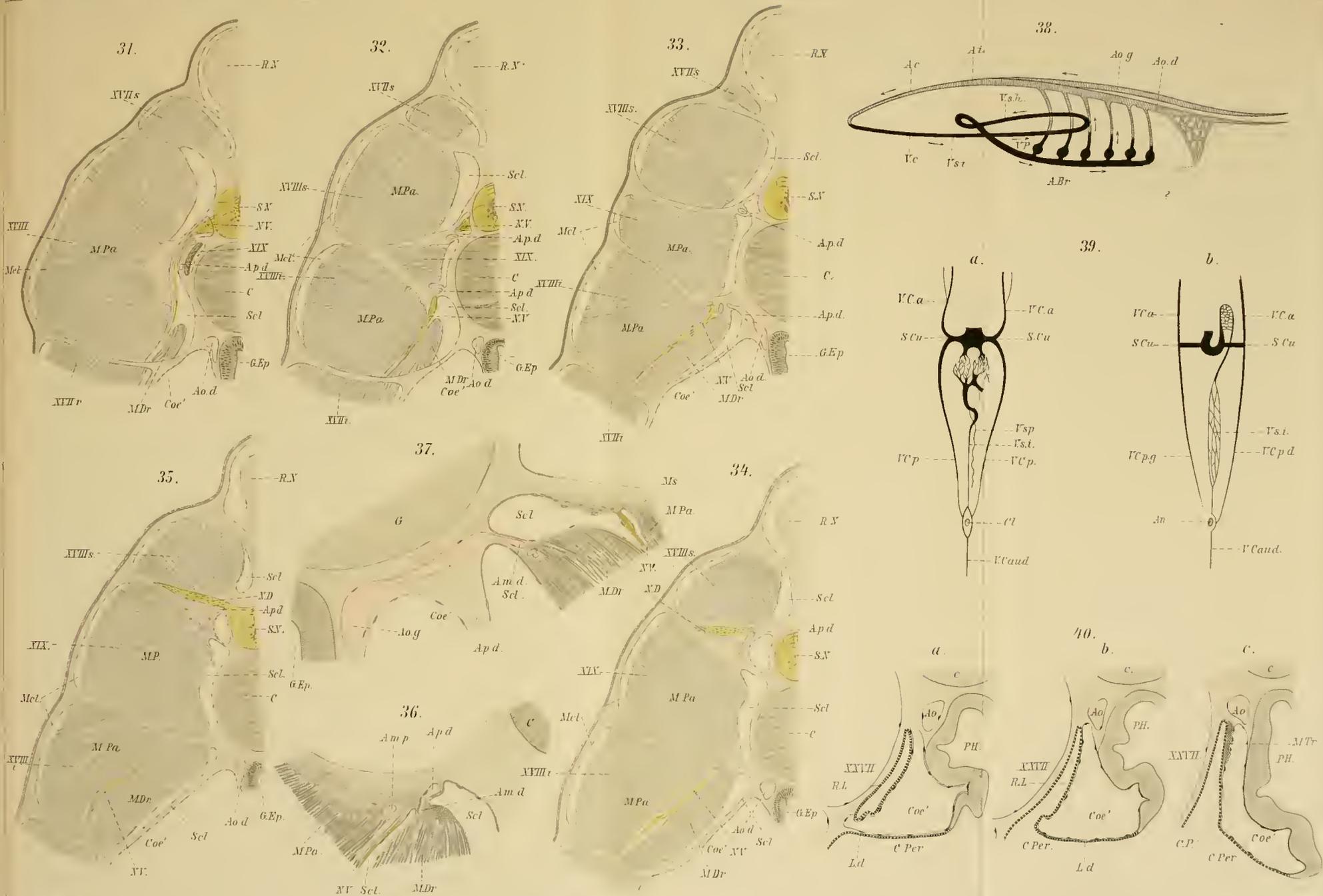












# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Legros Robert

Artikel/Article: [Contribution à l'étude de l'Appareil vasculaire de l'Amphioxus. 487-554](#)