

**STRUCTURES ET ULTRASTRUCTURES DU MUSCLE PRO-
TRACTEUR DE L'APPAREIL MASTICATEUR CHEZ
ECHINOMETRA LUCUNTER, L. ***

Par ROGER LAVALLARD, RENATE SCHLENZ et GRETA BALAS

Universidade de São Paulo: Instituto de Biologia Marinha de São Sebastião, De-
partamento de Fisiologia Geral e Animal da Faculdade de Filosofia, Ciências e
Letras e Secção de Microscopia Eletrônica.

INTRODUCTION

Avec le développement des connaissances sur le tissu musculaire de plusieurs groupes d'Invertébrés, il semble que la notion de muscle lisse, jadis relativement homogène, doit comprendre maintenant une assez grande diversité de caractères, tant en ce qui concerne les structures et ultrastructures que les propriétés physiologiques (Cf.: 1, 40) Cependant, un nombre encore restreint de muscles lisses d'Invertébrés a été étudié jusqu'à présent avec les recours modernes. C'est ainsi que du point de vue morphologique, chez un grand phylum comme celui des Echinodermes où, à l'exception des petites fibres striées rencontrées par KIERNIK (21) dans les pédicellaires des Echinides, tous les muscles sont formés de matériel contractil lisse, il n'y a des données relativement récentes de cytologie que dans le cas des muscles des Holothuries. Encore sont-elles divergentes quand il s'agit de définir les unités musculaires fondamentales, puisque ce qui pour HALL (12) correspond à de grandes fibres musculaires renfermant des myofibrilles géantes, est considéré par OLSON (32) comme des faisceaux de fibres; les myofibrilles du premier deviennent les fibres musculaires du second avec cette particularité, à première vue singulière, qu'elles sont décrites comme homogènes, sans fibrillation.

Sur un ensemble musculaire aussi anciennement identifié que celui de la lanterne d'Aristote des Oursins, à notre connaissance, peu

* Reçu pour publication le 5 mai 1963.

de travaux récents ont paru depuis les observations des cytologistes de la fin du siècle dernier passées en revue dans le traité de BRONN (23) Aussi nous a-t-il semblé intéressant de reconsidérer le problème de la structure musculaire chez les Echinodermes, en étudiant le muscle protracteur de l'appareil masticateur d'un Echinide à l'aide de techniques cytologiques plus modernes et surtout, en utilisant le Microscope électronique qui est d'une grande efficacité pour reconnaître les véritables limites des cellules quand elles ne sont marquées que par des membranes plasmiques.

Le présent travail comprend donc en premier lieu, une série d'observations faites avec les techniques récentes de l'histologie et de la cytologie sur la structure du muscle protracteur de la lanterne d'*Echinometra lucunter* L.; elle comporte principalement la description, d'une part des revêtements et cloisons conjonctives du muscle, d'autre part de la distribution et de la morphologie des fibres musculaires. Les résultats obtenus grâce aux examens de la Microscopie électronique sont relatés également, avec la confirmation de certaines des observations de la Microscopie optique et la description de caractères nouveaux intéressant les ultrastructures du muscle étudié. Dans la discussion, l'ensemble des résultats est confronté avec les données des travaux antérieurs; une tentative d'interprétation est faite pour certains aspects encore imparfaitement compris et une comparaison de ce muscle d'Oursin avec d'autres muscles lisses d'Invertébrés est esquissée. Quatre planches comprenant 19 figures illustrent le texte.

MATERIEL ET METHODES

Les muscles étudiés ici proviennent d'un Oursin, *Echinometra lucunter* L., très abondant en certaines zones rocheuses du littoral de l'Etat de São Paulo. Ce sont les muscles protracteurs, au nombre de dix dans la lanterne d'Aristote, à raison d'une paire par pyramide. Chaque muscle est inséré par une extrémité sur la muraille du test, c'est-à-dire sur le repli calcaire formé par les dernières plaques interradiales, et se termine à l'autre extrémité, au niveau de l'épiphysse d'une pyramide.

Pour obtenir que la longueur du muscle fixé soit voisine de celle du muscle vivant au repos, le meilleur procédé nous a semblé l'im-

mersion de l'appareil masticateur entier dans un grand volume de fixateur après ouverture du test de l'animal. De cette façon, tous les tissus sont exposés simultanément à l'effet de rétraction provoqué par la fixation, et l'antagonisme de certains muscles s'oppose ainsi à un raccourcissement important des muscles protracteurs. Dans certains cas, une anesthésie au Chlorure de Magnésium, selon la technique de HANSON et LOWY (15) fut appliquée avant la fixation.

Durant la réalisation des préparations de la Microscopie optique, nous avons utilisé les liquides de BOUIN avec eau de mer, de HELLY, de SUSA, de HALMI (13) et obtenu les meilleurs résultats avec le HELLY. Pour l'étude des insertions musculaires sur le squelette calcaire, certaines pièces ont été décalcifiées par l'Acide Trichloracétique en solution à 5%. Le procédé d'inclusion mixte à la celloidine-paraffine selon PETERFI fut nécessaire pour une bonne conservation de la disposition des fibres musculaires dans le muscle, principalement dans le cas des coupes transversales. Deux muscles protracteurs provenant d'un animal de très petite taille et deux autres appartenant à un animal adulte, ont été débités complètement en coupes sériées de 4 microns d'épaisseurs, dans chaque cas, l'un dans le sens transversal, l'autre dans le sens longitudinal. Comme colorations, nous avons employé l'Hématoxyline-Picro-Indigocarmin (10), la Trichrome de MASSON, l'Azan, et la réaction de MAC MANUS (26) pour la mise en évidence des fines membranes sarcolemmales.

Pour les examens avec le Microscope électronique, nous avons essayé des solutions osmiques avec tampon Acétate-Véronal ou avec tampon Phosphates et addition de sucrose dans le but de réaliser une relative isotonicité entre le muscle et le fixateur, mais nous avons obtenu les meilleurs résultats par action d'une solution à 1% de Tetroxyde d'Osmium dans l'eau de mer à température ambiante. En raison d'un important revêtement conjonctif du muscle, en certains cas, nous avons soumis le matériel à un traitement préalable, de très courte durée, par l'Hyaluronidase en solution dans l'eau de mer, selon la technique préconisée par PALLIE et PEASE (33), ce qui a permis une meilleure pénétration du fixateur osmique, en provoquant toutefois certaines altérations dans les structures conjonctives du muscle.

Les muscles d'abord conservés "in situ" ont été immergés pendant quinze minutes dans le fixateur, puis, détachés de leurs insertions, ils ont été découpés en petits fragments qui ont été replacés environ une heure dans une solution fraîche de Tétroxyde d'Osmium. Après déshydratation dans la série des alcools éthyliques, les pièces ont été incluses dans l'Epon 812 selon le procédé de LUFT (24). Les coupes, effectuées avec couteau de verre sur ultramicrotome PORTER-BLUM, ont été teintées par la solution de KARNOVSKY (17) et observées avec un appareil SIEMENS ELMISCOP aux grossissements originaux variant de 3.000 à 15.000.

R E S U L T A T S

STRUCTURE DU MUSCLE.

Généralités. La structure du muscle protracteur présentant quelques variations avec l'âge de l'animal, deux tailles bien différentes ont été considérées qui peuvent être caractérisées par les principales dimensions de la lanterne d'Aristote. La plupart des descriptions de ce travail concernent un animal adulte dont la largeur de base de la lanterne (= distance entre un angle radial du pentagone formé par les cinq pyramides et le milieu de la face opposée interradiale) est de 22 millimètres; la hauteur de la lanterne (= distance entre la base des pyramides et l'extrémité des dents) est égale à 32 millimètres. Dans les conditions de fixation déjà décrites, le muscle fixé a une longueur de 15 millimètres, une largeur de 4 millimètres en son milieu et de 6 millimètres au niveau de ses insertions.

Les différences structurales rapportées pour un petit animal, ont été observées sur un muscle de 4,8 millimètres de longueur, de 1,4 millimètre de largeur, provenant d'une lanterne ayant 6,5 millimètres de largeur à la base et 8 millimètres de hauteur.

En coupe transversale, à faible grossissement optique, l'aspect du muscle est caractéristique (Fig. 1) comprenant, orienté parallèlement à la face externe de la pyramide, un plan musculaire (P.m) qui, au niveau du bord de cette dernière décrit un repli (R) en forme de virgule. Le plan musculaire envoie vers l'axe (Ax) de la lanterne quatre lobes (L_1 à L_4) allongés, d'importance décroissante à partir de la zone médiane de la pyramide.

Le muscle d'un petit animal ne se montre formé, en coupe transversale, que par une seule lame musculaire représentant l'ébauche du plan musculaire du muscle adulte. Le repli en virgule et les lobes à direction axiale se différencient progressivement au cours de la croissance.

Enveloppes du muscle protracteur Le muscle protracteur est enveloppé par deux formations superposées de nature bien différente, l'une, la plus externe, formant un épithélium qui correspond à la paroi de la cavité coelomique, l'autre, directement appliquée sur le muscle, est une couche de fibres conjonctives souvent très épaisse qui envoie des cloisons entre les faisceaux de fibres musculaires.

Bien que l'épithélium ne soit pas une formation spécifique du muscle protracteur, il est toujours présent sur toutes les coupes histologiques avec des particularités de structure qu'il conserve à tous les niveaux et que nous décrirons brièvement. D'une épaisseur moyenne de 8 à 10 microns, cet épithélium (Ep, Figs. 2, 3, 4, 5 et 10) réalise autour du muscle une couche de noyaux très densément distribués (N. Ep, Figs. 2 à 5 et Fig. 10) Ces noyaux ont une forme caractéristique, constatée tant en Microscopie optique (Figs. 3 et 4) qu'en Microscopie électronique (Fig. 5) Ils sont en général aplatis contre la surface du muscle, leur épaisseur ne dépassant pas 1,5 micron. Leur contour est assez irrégulier; le plus souvent ils montrent deux lobes en massue se recourbant l'un vers l'autre, dont les extrémités se rejoignent et se soudent fréquemment, en donnant dans ce dernier cas un noyau en forme d'anneau aplati; les Figs. 3 et 5 offrent des exemples de ces noyaux avec une lumière centrale (Lu) que l'on retrouve en coupe longitudinale sur deux noyaux de la Fig. 4. Leur plus grande dimension dépasse rarement 6 microns quand il s'agit de noyaux allongés, mais ils ont presque toujours un contour d'ensemble arrondi, avec un diamètre moyen de 4 microns. Ils présentent une chromatine bien différenciée (Fig. 5) en un réseau mêlé d'amas d'importance variable; il n'a pas été possible d'observer la présence de structure rappelant un nucléole.

Au Microscope électronique, l'épithélium (Ep, Fig. 5) apparaît limité du côté du muscle comme sur sa face externe par une membrane basale (m.b), c'est-à-dire une couche de matériel dense doublant extérieurement la membrane plasmique et qui est ici d'une

épaisseur variant entre 0,2 et 0,3 micron quand elle est coupée perpendiculairement. Le contour de cellules épithéliales éventuelles, délimitées par des membranes plasmiques autour de chaque noyau, n'a pas été observé avec netteté, mais il s'agit peut-être d'une altération liée à l'emploi de l'Hyaluronidase, à l'action de laquelle cette couche cellulaire superficielle a été la première exposée.

L'enveloppe conjonctive (E.c, Fig. 10), qui est particulièrement développée dans le cas du muscle protracteur, doit être une structure assez fréquente chez les Echinodermes car il y a dans la littérature plusieurs allusions à son sujet, principalement pour les muscles longitudinaux des Holothuries. Ainsi HALL (12) chez *Cucumaria* et OLSON (32) chez *Thyone* relèvent la présence de fibres de tissu conjonctif particulièrement grosses et denses à la périphérie des muscles.

L'enveloppe du muscle protracteur n'a pas le même développement tout autour du muscle. Elle est beaucoup plus épaisse et plus dense sur la face externe du muscle que du côté orienté vers l'axe de la lanterne d'Aristote. Sur la face externe, elle est d'une épaisseur moyenne de 20 à 30 microns, pouvant augmenter considérablement par endroits. Elle est constituée par une alternance de couches de grosses fibres conjonctives, les unes à prédominance longitudinale, les autres à prédominance transversale. A ces grosses fibres relativement parallèles se mélange, sans ordre, une trame de fibres beaucoup plus fines qui rappellent les fibres de réticuline du tissu conjonctif des Vertébrés. Quelques noyaux, très distants les uns des autres, sont intercalés entre les couches des fibres conjonctives. Ils sont facilement reconnaissables des noyaux de l'épithélium par leur position plus interne, leur grande dispersion, leur forme arrondie ou ovoïde, ne présentant jamais de lumière centrale.

Sur les faces du muscle orientées vers l'axe de l'appareil masticateur, la formation conjonctive intercalée entre l'épithélium et les membranes basales des fibres musculaires périphériques est nettement plus mince, ne dépassant pas 5 microns, souvent réduite à 1 micron ou moins d'épaisseur. Les grosses fibres conjonctives y sont rares et ce sont principalement les fibres fines en réseau qui forment l'essentiel de l'enveloppe conjonctive en un feutrage beaucoup moins dense. Les noyaux sont encore plus dispersés et il semble que

l'altération provoquée par l'Hyaluronidase est plus marquée, sans doute à cause de la pénétration plus facile de cette substance.

Autour du muscle protracteur d'un animal de petite dimension, l'épithélium présente le même aspect que chez l'animal adulte, mais les formations conjonctives sont encore très peu développées. Il est cependant déjà possible de noter une différence de la densité dans la trame conjonctive entre la face externe et la face interne du petit muscle.

Subdivisions du muscle. Le muscle protracteur est d'abord subdivisé en un certain nombre de grands compartiments de contour et d'importance variables, par des cloisons conjonctives épaisses qui prolongent, vers l'intérieur, l'enveloppe conjonctive périphérique dont elles présentent sensiblement les mêmes caractères fondamentaux de structure. Ce type de subdivision est complètement irrégulier et ne détermine pas l'individualisation de zones pouvant être considérées comme des unités du muscle. Il n'existe d'ailleurs pas chez les petits animaux et apparaît au fur et à mesure de la croissance avec l'augmentation du volume du muscle.

Un autre type de subdivision permet de considérer séparément les fibres musculaires périphériques de celles du centre du muscle selon qu'elles sont incorporées ou non dans un faisceau de fibres. En effet, dans la partie centrale, les fibres sont groupées dans des compartiments de contours polygonaux, limités par des fines membranes fortement colorées par la réaction de MAC MANUS (M.Fs, Figs. 8 et 9) Dans une zone plus externe du muscle, ce groupement des fibres n'apparaît pas. Une telle différence a déjà été soulignée par OLSON (32) dans le muscle rétracteur de *Thyone*; il insiste sur le fait que les faisceaux de 2 à 15 fibres de la partie interne du muscle ne se retrouvent pas dans la partie externe et fait de cette observation, en toute raison, un argument pour rejeter l'interprétation de HALL (12) Ce dernier considérait en effet les faisceaux de fibres comme des fibres musculaires et les fibres musculaires comme des myofibrilles géantes. Chez *Cucumaria*, POPLÉ et EWER (36) concluant de leur examen histologique que le muscle rétracteur du pharynx est semblable à celui décrit par OLSON, écrivent pourtant que l'apparence des fibres musculaires et l'organisation des faisceaux de fibres

est uniforme dans tout le muscle. Dans l'ensemble, d'après les travaux de HALL, de OLSON, de POPLÉ et EWER, il semble que le muscle protracteur de *Echinometra lucunter* présente beaucoup d'analogies avec les muscles rétracteurs des Holothuries, la plupart des caractères cités par ces auteurs s'appliquant dans le cas présent. Avec la réaction de MAC MANUS, qui permet une observation bien sélective des membranes basales des cellules et des fines cloisons conjonctives, et par une reconstitution topographique à partir de coupes sériées longitudinales et transversales du muscle protracteur, il est possible de faire un certain nombre de remarques supplémentaires.

En ce qui concerne les fibres de la périphérie, elles se distinguent d'abord de celles des faisceaux par leurs plus petites dimensions transversales. Elles se distinguent surtout par le fait que chacune est entourée d'une membrane basale (m.b) bien colorée par le réactif de SCHIFF, formant une séparation distincte des fibres voisines. Les Figs. 10 et 15 présentent ces fibres (F.m 1) respectivement en coupes transversale et longitudinale.

Les faisceaux de la partie centrale comportent 2 à 20 fibres musculaires qui, sur coupe transversale, sont contenues dans une loge polygonale dont la limite est une fine membrane présentant le même aspect et la même épaisseur que la membrane basale cellulaire des fibres musculaires périphériques (M.Fs, Figs. 8, 9 et 15). A l'intérieur de cette membrane, les fibres musculaires (F.m) sont dépourvues de membrane basale; elles apparaissent seulement limitées par les membranes plasmiques ce qui permet des zones de contact étroit entre les cellules voisines (Fig. 9) comme le confirme le Microscope électronique dont les résultats sont rapportés plus loin. Cette donnée rappelle une observation faite par OLIVEIRA FILHO (29) dans le muscle longitudinal d'*Holothuria grisea*, d'une membrane basale commune à plusieurs cellules musculaires. Par ailleurs, il est notable que le nombre de fibres par faisceau est d'autant plus grand que le faisceau considéré est davantage localisé vers le centre du muscle. Chez les très jeunes animaux, il y a d'abord une grosse majorité de fibres musculaires du type isolé par la membrane basale; ce caractère a été relevé par HALL (12) qui indique que chez *Cucumaria*, l'apparence de la coupe transversale du muscle très jeu-

ne est uniforme, en contraste avec la différence entre le bord et le centre d'un muscle plus vieux.

L'observation de coupes transversales sériées montre que le nombre de fibres par faisceau n'est pas constant sur toute la longueur de ce dernier. Cela ne veut pas nécessairement indiquer, comme le déduit OLSON de coupes longitudinales, que les fibres passent d'un faisceau à l'autre; nous verrons dans la discussion que plusieurs interprétations sont possibles. Quant à l'existence de noyaux conjonctifs indépendamment des noyaux musculaires démontrée par OLSON, elle est également incontestable dans le cas du muscle protracteur. Les noyaux conjonctifs sont facilement reconnaissables sur coupe longitudinale par leur forme arrondie ou ovoïde. Ils sont localisés, soit entre les faisceaux pour la partie interne du muscle, soit entre les fibres musculaires pour la zone périphérique.

STRUCTURE DE LA FIBRE MUSCULAIRE.

Formes et dimensions des fibres musculaires.

Le Microscope électronique apporte un argument définitif dans la discussion établie entre HALL et OLSON sur la définition de l'unité qui dans le muscle des Echinodermes, représente la fibre musculaire. Les Figs. 12, 18 et 19, électromicrographies de coupes ultrafines du muscle protracteur, confirment pleinement les résultats de OLSON. La Fig. 12 montre un des faisceaux que HALL interprétait, en Microscopie optique, comme une fibre musculaire où chacune des subdivisions correspondait à une myofibrille géante; la partie conjonctive entourant le faisceau a été altérée par la Hyaluronidase mais les membranes plasmiques subsistent; il est évident que chaque "myofibrille géante" est une cellule musculaire (F.m) remplie de matériel contractil et entourée d'une fine membrane plasmique (m.p) L'électromicrographie de la Fig. 18 présente la coupe transversale d'une fibre musculaire au niveau d'un noyau (N.m) plaqué contre le matériel contractile à l'intérieur de la membrane plasmique. Sur la Fig. 19, une coupe longitudinale met en évidence l'existence de membrane plasmique autour de colonnettes de matériel contractil, avec un espace extracellulaire (Ex) entre deux membranes plasmiques voisines.

Depuis les premières observations cytologiques sur les muscles des Echinodermes, la majorité des travaux s'accordent à conclure que les fibres musculaires sont longues. Il est remarquable qu'à l'exception de GEROULD (11) et de PROSSER (37) qui estiment la longueur des fibres, l'un chez *Caudinia* à 0,6-0,7 millimètre, l'autre chez *Thyone* à 1,0-1,2 millimètre, les auteurs ne précisent pas d'ordre de grandeur des dimensions longitudinales des fibres musculaires. OLSON (32) insiste sur la difficulté de déterminer la longueur des fibres qu'on ne peut isoler, mais il affirme qu'elles ne s'étendent pas sur toute la longueur du muscle car en différents points, il peut voir des extrémités naturelles, longues et effilées dans les fibres en extension, courtes et arrondies dans les fibres en contraction. Pour la plupart des auteurs, la forme des fibres musculaires est celle d'un long fuseau, tant chez les Holothuries (7, 11, 12, 31, 32, 47) que dans les muscles de la lanterne des Echinides (22). Pourtant HAMANN (14) dans le cas du muscle protracteur de *Sphaerechinus*, décrit les fibres comme insérées par leurs deux extrémités, ayant une longueur de plus de 1 centimètre et souligne que cela les classe parmi les plus grandes fibres musculaires lisses connues à cette époque.

La détermination de la longueur et de la forme des fibres musculaires pose un problème technique assez délicat. En effet, sur coupe longitudinale, il est pratiquement impossible d'avoir dans un même plan de 4 microns d'épaisseur, une fibre de quelques microns de diamètre qui aurait plusieurs millimètres de long. Cela implique une rectitude parfaite de la fibre musculaire et un parallélisme rigoureux avec le fil du rasoir qui sont tout à fait improbables. C'est-à-dire qu'au delà d'une certaine longueur, toute fibre en coupe longitudinale est recoupée obliquement. D'autre part, il est pratiquement impossible de distinguer la véritable extrémité d'une fibre en fuseau de l'image donnée par la coupe un peu oblique d'une autre fibre. Dans les deux cas, on observe en effet des terminaisons de fibres en pointe plus ou moins effilées. C'est seulement l'examen patient de la succession des coupes contenant toute la fibre considérée, tant dans le sens longitudinal que dans le sens transversal qui permet de conclure dans une certaine mesure.

D'après nos observations, il y a incontestablement dans le muscle protracteur des fibres en forme de fuseau allongé dont les extrê-

mités n'atteignent pas les insertions. Dans la série des coupes transversales d'un faisceau, on assiste souvent à la disparition d'une fibre après réduction progressive de son diamètre, ce qui correspond bien à une extrémité en forme de cône allongé. La longueur des fibres en fuseau semble assez irrégulière, depuis quelques centaines de microns jusqu'à des fibres occupant une grande partie de la longueur du muscle. Mais il y a également des fibres qui vont d'un bout à l'autre du muscle et qui ont probablement leurs deux extrémités insérées sur le squelette de l'appareil masticateur. Trois sortes d'arguments conduisent à cette donnée: 1 — il est possible de suivre, sur des coupes longitudinales sériées, une même fibre tout au long du muscle; 2 — la reconstitution topographique de certains faisceaux à grosses fibres a montré sur près de trois cents coupes transversales successives la permanence de certaines fibres sans variation de leur diamètre; 3 — au niveau des insertions, les fibres musculaires s'insèrent directement, par toute leur largeur, sur le squelette dermique de l'animal, sans intermédiaire de formations tendineuses: Figs. 6 et 7; leur aspect correspond bien à la description de HAMANN (14) sur l'extrémité des fibres effilochée au niveau des insertions musculaires dans les coupes décalcifiées.

Il faut donc conclure à l'existence dans le muscle protracteur, d'une grande variété de la longueur des fibres, depuis des cellules en fuseau relativement court jusqu'à de très longues fibres rejoignant peut-être les insertions par leurs deux extrémités, représentant sans doute ces fibres lisses de plus d'un centimètre de long signalées par HAMANN dans le protracteur de *Sphaerechinus*. Entre ces deux cas extrêmes, il y a aurait tous les intermédiaires possibles.

Les données concernant la forme et les dimensions transversales des fibres musculaires dépendent beaucoup de l'état de contraction du muscle; celles qui sont maintenant rapportées proviennent de muscles fixés à une longueur voisine de l'état de repos. En coupe transversale, le contour des fibres des faisceaux est en polygone irrégulier; celui des fibres de la périphérie du muscle est généralement plus arrondi. Par la valeur des dimensions transversales, on distingue de nouveau les deux catégories de fibres; les fibres de la partie externe du muscle sont fines, d'un diamètre de l'ordre de 1,5 à 2 microns; les fibres des faisceaux de la partie centrale sont nettement

plus grosses, de 5 à 10 microns de diamètre. Les Figs. 10 et 15 illustrent cette différence de taille des deux types de fibres respectivement en coupe transversale et en coupe longitudinale.

Chez les jeunes animaux, on rencontre surtout des fibres de petit diamètre; il y a quelques grosses fibres au centre, mais leur diamètre est inférieur à celui des grosses fibres des adultes et ne dépasse pas 7 microns. Les fibres de gros diamètre des faisceaux sont plus larges chez les animaux adultes que chez les petits individus.

Enveloppes de la fibre musculaire. Chez les Echinodermes, il n'a pas encore été rapporté, à notre connaissance, des différences dans la constitution des membranes périphériques entre les fibres de la partie externe du muscle et celles de la partie interne.

HOFFMANN (16) parle simplement d'un sarcolemme étroitement adhérent à la substance contractile des fibres de la lanterne d'Aristote, mais il ne dispose pas, à l'époque, de moyens suffisant pour mettre en évidence une variation du sarcolemme. Chez *Holothuria grisea*, EDWARDS et col. (7) estiment à 24 millimicrons l'épaisseur du sarcolemme que OLIVEIRA FILHO et col. (31) décrivent, dans la même espèce, comme une membrane de contour irrégulier montrant des évaginations innombrables. Il faut se reporter à des travaux sur des fibres musculaires lisses de Vertébrés pour trouver une distinction entre membrane plasmique et membrane basale (4, 27) dans le sarcolemme et des données sur les variations de ces structures avec les types de fibres lisses considérées (35).

Dans le cas du muscle protracteur d'*Echinometra*, seules les fibres de la périphérie possèdent une membrane basale dont l'épaisseur est de l'ordre de 100 à 300 millimicrons. Comparativement aux fibres lisses des muscles viscéraux des Vertébrés qui se caractérisent par le développement rudimentaire de la membrane basale (4, 27), cette dimension est exceptionnellement élevée. La membrane basale des fibres périphériques, très fortement teintée par la réaction de MAC MANUS, se présente davantage avec l'aspect d'une membrane basale de fibre musculaire striée, comme une zone dense et épaisse doublant du côté externe une fine membrane plasmique.

La véritable membrane cellulaire de la fibre musculaire du protracteur est représentée par la membrane plasmique, d'une épaisseur

variant de 6 à 10 millimicrons dans les zones où elle est marquée par un maximum de densité, c'est-à-dire quand elle peut être regardée comme perpendiculaire au plan de coupe. Elle existe donc à l'intérieur de la membrane basale dont elle est séparée par un espace clair de 10 millimicrons dans le cas des fibres de la partie externe du muscle. Elle est exclusive autour des fibres des faisceaux de la partie centrale du muscle (m.p, Figs. 12, 16, 18, 19) Elle sépare toujours la cellule qu'elle délimite de ses voisines, c'est-à-dire que dans le cas présent, l'ancienne hypothèse de l'organisation syncytiale des muscles lisses dont CAESAR et col. (4) ont retracés l'historique, est également à rejeter. Son aspect sur nos électromicrographies confirme les observations de OLIVEIRA FILHO et col. (31) chez *Holothuria* quant à l'irrégularité de son contour. Elle décrit de très nombreuses ondulations, parfois accompagnant la surface elle-même irrégulière de la masse des myofilaments à laquelle elle est alors étroitement accolée, parfois limitant une fine couche de cytoplasme qui la sépare du matériel contractil, parfois formant des évaginations qui contiennent des organites cellulaires; dans ce dernier cas, l'étendue de l'évagination latérale de la membrane plasmique est fonction de la nature, des dimensions et du nombre des organites qu'elle renferme. Souvent la membrane plasmique envoie vers l'extérieur des replis allongés qui se développent parallèlement à la surface de la fibre, ce qui donne l'impression de plusieurs membranes superposées sur les coupes où l'origine et l'extrémité des replis ne sont pas toujours apparentes.

En certaines zones qui marquent un rapprochement étroit de deux fibres musculaires voisines, la membrane plasmique change brusquement d'aspect et offre un certain nombre de particularités qui ne sont pas sans rapport avec des desmosomes. On désigne par ce terme général, des régions de contact intime entre des cellules adjacentes; elles existent dans de nombreux tissus (8), inclusivement dans les muscles lisses des Vertébrés (35, 39, 42, 45) Dans le cas du protracteur, ces formations sont individualisées dans les électromicrographies avec une précision et un contraste rarement atteints dans d'autres types de muscles lisses: Ds, Figs. 11, 12, 16, 18 et 19. Elles sont caractérisées en premier lieu par un parallélisme constant des deux membranes juxtaposées à une distance d'environ 200 angstroms

l'une de l'autre. Dans la majorité des cas, cette juxtaposition s'accompagne d'une certaine rectitude des membranes plasmiques qui s'oppose aux sinuosités multiples qu'elles décrivent en dehors de ces zones spécialisées. Ces zones de contact sont plus développées dans le sens de la longueur des fibres, atteignant 2 microns alors qu'elles ne dépassent pas 0,8 à 1 micron transversalement. En examinant l'espace extracellulaire qui sépare deux fibres voisines en coupe longitudinale, il ressort que les desmosomes se répètent, au moins en certaines régions, au long de la fibre selon une même génératrice, avec une certaine périodicité impliquant une distance variant de 3 à 8 microns entre deux desmosomes successifs. Un autre caractère des desmosomes concerne la haute densité de la membrane ainsi que son épaissement qui atteint 250 angstroms. A partir de cette ligne de plus forte densité, on remarque vers l'intérieur de la fibre une bande de décroissance graduelle de l'osmiophilie, l'ensemble de cette bande et de la membrane dense représentant une épaisseur de 450 à 500 angstroms (Fig. 11) Enfin, il faut encore souligner au niveau des desmosomes, la constance de disposition du matériel contractil qui vient toujours s'appliquer étroitement et directement contre la membrane cellulaire, sans intercalation de cytoplasme comme c'est le cas le plus fréquent dans les autres zones de la surface des fibres musculaires (Figs. 11, 18, 19)

Constituants cellulaires autres que le matériel contractil. Dans les types de muscles déjà étudiés, la plus grande partie du volume des fibres musculaires des Echinodermes est occupée par du matériel contractil qui, en Microscopie optique, adopte un aspect homogène, impossible à distinguer du cytoplasme, en dehors des petites dilatations latérales situées au niveau de certains noyaux (32) Il faut donc attendre les premiers travaux avec le Microscope électronique pour avoir quelques indications sur le cytoplasme des fibres lisses d'*Holothuria*: OLIVEIRA FILHO et col. (30) le décrivent comme pratiquement occupé par les éléments contractils; EDWARDS et col. (7) le localisent à la périphérie de la fibre et dans les évaginations de la membrane cellulaire.

Les fibres du muscle protracteur, comme le montrent les Figs. 12, 18 et 19, sont remarquablement pauvres en cytoplasme qui se limite à former une fine couche périphérique, souvent même inexis-

tante quand le matériel contractil se trouve directement au contact de la membrane cellulaire. Cette couche, en dehors des zones où sont situés les noyaux et de certaines petites évaginations locales de la membrane, est d'une épaisseur moyenne de 0,15 micron, dépassant rarement 0,25 micron. Il faut noter qu'en certains points des micrographies électroniques, comme par exemple sur la Fig. 16, la membrane plasmique paraît éloignée du matériel contractil, mais qu'il s'agit dans ce cas d'une mauvaise conservation de la préparation où la membrane a été déplacée de sa position normale. Naturellement, le cytoplasme existe aussi dans toute la masse de la fibre, entre les éléments contractils, mais ces derniers étant distribués avec une forte densité, il n'arrive jamais à former des zones isolées et distinctes morphologiquement. Il est pourtant intéressant de signaler à son sujet une différence, à l'égard de la réaction de MAC MANUS, entre les grosses fibres des faisceaux de la région centrale du muscle et les fibres de petit diamètre de la partie externe. Les premières restent complètement incolores tandis que les secondes sont légèrement colorées en rougeâtre par la réaction, coloration qui n'apparaît pas si les coupes sont traitées préalablement par la salive. Cette donnée semble indiquer dans le cytoplasme, mêlée aux éléments contractils des fibres périphériques, la présence d'une certaine quantité d'un glucide comparable au glycogène qui n'existe pas en proportions détectables dans les fibres des faisceaux.

La plupart des examens réalisés avec le Microscope optique concordent quant à la forme et la position des noyaux dans les fibres musculaires en fuseau des Echinodermes. Ils sont le plus souvent de forme ovale, leur plus grande dimension dans le sens de la longueur des fibres et localisés très latéralement, comme coincés entre le sarcolemme et la substance contractile homogène (11, 14, 16, 22, 32, 47) Certains auteurs précisent qu'il y a un seul noyau par cellule, à mi-chemin environ entre les deux extrémités pointues de la fibre. Seuls, EDWARDS et col. (7) situent le noyau au centre de la cellule, occupant au niveau du ventre de la fibre en fuseau, la majorité de sa largeur OLSON (32) donne une très bonne description de la position latérale du noyau, soulignant que souvent, un fin prolongement de cytoplasme constitue la seule connexion entre la fibre et le noyau qui semble ainsi isolé. Ce caractère a été re-

trouvé en Microscopie électronique par OLIVEIRA FILHO et col. (31) également chez un Holothuride. OLSON insiste encore sur la distinction qu'il faut faire entre ce type de noyau, apparemment isolé, mais de nature musculaire et les noyaux du tissu conjonctif intramusculaire.

Dans le cas du muscle protracteur d'*Echinometra*, nous avons pu noter que certaines des fibres longues possèdent deux, trois noyaux ou plus, distants les uns des autres le long de la fibre. La Fig. 13 représente, à faible grossissement, une de ces longues fibres, isolée par le passage du rasoir, avec deux noyaux visibles latéralement. La Fig. 14 illustre à un plus fort grossissement l'aspect de tels noyaux allongés, plaqués contre le matériel contractil dans une dilatation du sarcolemme (Sl), formant une zone de cytoplasme (Sp) plus épaisse à ce niveau. Dans certains cas, nous avons même noté deux noyaux l'un à côté de l'autre, appartenant à la même fibre musculaire. Il faut donc envisager la possibilité, dans certaines fibres lisses d'Invertébrés, au moins dans les muscles de la lanterne de certains Oursins, de plusieurs noyaux par cellule, ce qui constitue un caractère supplémentaire qui les distingue des fibres lisses des Vertébrés. Les dimensions des noyaux des fibres du protracteur sont de l'ordre de 7 à 8 microns pour la longueur sur 1,4 à 1,6 micron pour le diamètre, dans les conditions d'extension du muscle que nous avons déjà précisées. Dans les muscles des animaux très jeunes, les fibres ont des dimensions transversales inférieures à celles des fibres adultes, mais les noyaux ont la même taille et occupent donc relativement une surface plus grande dans la fibre sur coupe transversale. En Microscopie électronique, les noyaux présentent une double membrane (m.n, Fig. 16) et leur surface de coupe est occupée par un fin réseau granuleux de matériel dense (N.m, Figs. 16 et 18). Nous avons retrouvé des cas de noyau localisé dans un diverticule latéral allongé de la fibre musculaire; cependant le Microscope électronique permet de constater qu'il ne s'agit pas d'une simple évagination de la membrane pleine de cytoplasme, mais d'un prolongement également rempli de matériel contractil qui repousse le noyau contre la membrane plasmique: Fig. 16.

A propos des noyaux de nature conjonctive, nous pouvons préciser qu'ils ne se rencontrent pas au milieu des faisceaux de fibres de la partie centrale du muscle. A l'intérieur de la fine membrane, sem-

blable à une membrane basale cellulaire, qui délimite le compartiment correspondant à un faisceau, il n'y a que des noyaux musculaires, soit plaqués contre la masse principale du matériel contractil d'une fibre, soit isolés dans des diverticules latéraux (N.m, Fig. 9); cette dernière possibilité explique l'interprétation erronée de HALL (12) considérant les faisceaux comme des fibres musculaires. Les noyaux de nature conjonctive sont rares et localisés dans les espaces existant entre les membranes limitantes de faisceaux voisins. Par contre, dans la zone périphérique des fibres musculaires à membrane basale propre, tant chez les animaux jeunes que chez les adultes, les noyaux du conjonctif se recontrent entre les fibres. Ces dernières observations sont en faveur de l'interprétation (29) qui considère la membrane limite des faisceaux comme une membrane basale en quelque sorte collective, commune à plusieurs fibres.

Des mitochondries de petite taille ont été signalées chez les Holothurides, dans des évaginations du sarcolemme (7, 30) Dans les fibres du muscle protracteur, les mitochondries (Mt, Fig. 12) sont rares et de petite dimension, un peu allongées, de 600 à 700 millimicrons de longueur sur 250 millimicrons de diamètre environ. Elles sont généralement isolées dans des petits replis de la membrane plasmique.

Le réticulum endoplasmique, constaté (7) dans le cytoplasme périphérique et dans les prolongements latéraux du cytoplasme chez les Holothurides, y est indiqué comme peu abondant (30) Dans les fibres du muscle de la lanterne d'Aristote, il est pratiquement inexistant, tant dans la masse du matériel contractil que dans la couche de cytoplasme périphérique. Toutefois, on peut sans doute lui rapporter une formation particulière qui, sur coupe transversale, (V, Figs. 12, 16 et 18) apparaît sous l'aspect de petites vésicules de contour arrondi et d'un diamètre variant entre 150 et 200 millimicrons. Elles sont distribuées sur le pourtour de la fibre, contre la membrane plasmique. Elles sont généralement associées par paire (Fig. 18) mais elles peuvent quelquefois se produire isolément, au moins dans un même plan de coupe, ce qui n'exclue pas une vésicule voisine dans une autre coupe. La membrane qui les circonscrit a la même apparence que la membrane plasmique de la fibre musculaire, bien qu'il

ne nous ait pas été possible de relever des relations entre les deux formations. Le contenu des vésicules est d'une densité assez irrégulière, ayant tendance à augmenter vers la membrane. Ces vésicules sont distribuées apparemment sans périodicité et semblent sans relations avec les desmosomes. Leur signification reste à élucider.

STRUCTURE DU MATERIEL CONTRACTIL.

Données de la cytologie classique. L'existence d'éléments contractils différenciés dans les fibres musculaires des Echinodermes a été discutée jusqu'à l'utilisation du Microscope électronique. Antérieurement, les données obtenues par la cytologie classique divisent les auteurs en deux groupes, d'une part ceux qui considèrent le contenu des fibres comme homogène, d'autre part ceux qui observent une fibrillation indiquant l'existence de myofibrilles comme dans les fibres musculaires striées. Parmi les premiers se recontrent OLSON (32) pour les Holothuries, KOEHLER (22), HOFFMANN (16) pour les Echinides, ce dernier estimant que dans les muscles de lanterne d'Aristote, les quelques lignes longitudinales apparentes seraient seulement des replis du sarcolemme. Parmi les seconds, GEROULD (11) chez *Caudinia* signale une légère striation longitudinale qu'il attribue à des fibrilles et HAMANN (14) dans le protracteur des mâchoires de *Sphaerechinus* note qu'il est facile de diviser une fibre en fibrilles selon la striation longitudinale.

Ce sont les premières études au Microscope électronique sur les muscles longitudinaux d'*Holothuria grisea* (7, 30, 31) qui mettent en évidence l'existence de myofilaments orientés selon l'axe des fibres musculaires.

Myofilaments. A première vue, la découverte des myofilaments vient réfuter l'opinion des partisans du contenu homogène de la cellule musculaire. En réalité, au niveau de la résolution du Microscope optique, pour que la striation longitudinale soit perçue et confirmée, il faut que les myofilaments soient groupés en des faisceaux équivalents à des myofibrilles; or ce n'est pas le cas dans les muscles d'Echinodermes étudiés jusqu'à présent avec le Microscope électronique. Les Figs. 5, 11, 12, 16, 17, 18 et 19 montrent bien que les myofilaments occupent uniformément la majorité du volume de

la fibre. C'est-à-dire que tout groupement de ces éléments en unités perceptibles par le Microscope optique ne peut être l'effet que d'un artéfact, ce qui vient finalement à l'encontre des observations de fibrilles par la cytologie classique. Cette absence de subdivision de la masse des myofilaments est donc à l'origine des citations fréquentes de cellules musculaires sans fibrilles chez les Echinodermes, et excuse dans une certaine mesure l'interprétation de HALL qui avait voulu sans doute reconnaître une unité correspondant à la myofibrille d'autres types de muscles.

La masse de myofilaments est très dense et laisse peu d'espace à la périphérie pour les autres constituants cellulaires. Une disposition remarquable, au niveau des desmosomes, est la constance d'un contact étroit des myofilaments contre la zone de forte densité de la membrane plasmique, éliminant l'interposition d'une fine couche de cytoplasme qui se constate communément dans les autres régions de la fibre. Ce caractère est bien visible en coupe transversale sur les Figs. 11 et 18 et en coupe longitudinale sur la Fig. 19.

La plupart de nos électromicrographies montrent un seul type de myofilaments, ce qui pourrait être en accord avec les observations faites chez les Holothuries (21) Cependant, ces myofilaments ont un diamètre assez considérable de 250 à 350 angstroms. D'autre part, sur la micrographie électronique de la Fig. 17, il est possible de percevoir, par endroits, à proximité des filaments de grosse taille, des lignes fines de l'ordre de 30 à 40 angstroms de largeur qui correspondent probablement à une seconde catégorie de myofilaments. Ces derniers, beaucoup plus fins, sont sans doute d'une conservation difficile qui n'est pas respectée dans la majorité de nos préparations. Il semble donc, à cet égard, que les Echinodermes soient à rapprocher des autres types d'Invertébrés qui présentent dans leurs fibres musculaires lisses, une alternance de myofilaments gros et fins (15, 18, 43) Il faut encore signaler l'interruption fréquente des myofilaments (Figs. 5 et 17) qui sont très courts par rapport à la longueur de la fibre; cette donnée pourrait être mise en relation avec la théorie de la contraction par glissement établie par HANSON et LOWY (15).

Formations denses. Nous avons observé chez les Echinodermes, dans le muscle protracteur, l'existence de petites masses denses dis-

persées parmi les myofilaments, qui ne sont pas sans ressemblance avec des structures décrites dans un certain nombre de muscles lisses différents, tant chez les Vertébrés (4, 34, 35, 39, 42) que chez les Invertébrés (15, 20, 43) Des noms divers ont été utilisés pour désigner ces dernières — “dense areas” (27), “dark spots” (4, 20), “dense bodies” (15, 34), “dense patches” (34, 35, 42)), “dark bodies” (39), “formations denses” (43) Nous conserverons ce dernier terme pour le moment puisqu’il s’agit de formations dont la structure est encore imparfaitement définie et la signification discutée.

Dans le muscle protracteur, les formations denses se présentent comme de petites masses très osmiophiles, de forme subcylindrique, le plus souvent rectilignes ou légèrement incurvées, allongées parallèlement à l’axe de la fibre musculaire. Leurs dimensions sont de l’ordre de 60 à 80 millimicrons pour le diamètre, la longueur, plus variable, étant comprise entre 0,5 et 2 microns. Elles sont montrées (f.d) en coupe longitudinale sur les Figs. 5 et 17 et en coupe transversale, sous forme de taches sombres arrondies, sur les Figs. 11, 12 et 18. Leur nombre par unité de surface sur coupe transversale est relativement faible, de l’ordre d’une dizaine par micron carré. Elles sont presque toujours isolées les une des autres, mais quelquefois, deux formations denses très rapprochées semblent s’accoler et se fusionner (Figs. 17 et 18)

Les formations denses sont en général localisées dans le prolongement des myofilaments, mais dans leur proximité immédiate, ces derniers perdent leur densité et leur individualité. Il nous est donc impossible d’établir ici si les myofilaments se continuent dans les formations denses ou même s’ils prennent seulement contact avec elles, comme cela a été suggéré dans d’autres types de muscles lisses. Sur toutes nos électromicrographies, les formations denses sont apparues sans structure définie.

Il faut remarquer que dans le cas du protracteur, les formations denses offrent deux particularités qui les distinguent des structures équivalentes rencontrées ailleurs. En premier lieu, contrairement aux observations sur certaines fibres lisses des Vertébrés (34, 35), elles ne présentent ici aucune relation avec la membrane plasmique de la fibre. D’autre part, elles ne se développent en aucune manière dans le sens transversal en lignes plus ou moins sinueuses d’orientation à

prédominance radiale, comme c'est le cas par exemple chez les Plannaires (43); elles ont au contraire un contour transversal subcirculaire de faible diamètre.

DISCUSSION

Depuis la mise en évidence de la grande sensibilité des muscles d'Echinodermes à l'Acétylcholine (6), un certain nombre de travaux ont déterminé le seuil de cette sensibilité, pour différents muscles, dans différentes espèces. Les résultats sont variables, non seulement d'une espèce à l'autre, mais, à l'intérieur d'une même espèce, d'un muscle à l'autre, et d'un animal à l'autre pour un même type de muscle. Dans un travail récent, MENDES et col. (28) passent en revue les principales données obtenues à ce sujet par divers auteurs et attribuent une part des variations à des modalités différentes de techniques, notamment en ce qui concerne la longueur des muscles utilisés dans les expériences. Il s'agit d'un problème complexe où plusieurs facteurs peuvent intervenir, parmi lesquels l'importance plus ou moins grande des enveloppes conjonctives des muscles n'est pas négligeable. Nous avons signalé l'obstacle que ces formations représentent pour la pénétration des fixateurs et la nécessité de faire un traitement préalable par l'Hyaluronidase. Il est également probable qu'elles aient un rôle dans la diffusion de l'Acétylcholine jusqu'aux récepteurs dont l'accès peut être plus ou moins facile selon que le muscle est plus ou moins riche en tissu conjonctif. Il serait intéressant d'entreprendre une étude systématique de ce problème d'une part avec des muscles d'une longueur égale, mais provenant d'animaux de taille et donc d'âge différents d'autre part avec des muscles équivalents, avant et après action de l'Hyaluronidase, pour voir dans quelles mesures les enveloppes conjonctives des muscles des Echinodermes sont un facteur de variation de la sensibilité à l'Acétylcholine.

Il est classique de distinguer parmi les formations conjonctives d'un muscle, l'enveloppe externe sous le nom d'épimysium, l'enveloppe des faisceaux de fibres musculaires sous le nom de pérmysium et l'enveloppe des fibres musculaires sous celui d'endomysium. Cette terminologie, qui s'applique à un muscle d'organisation homogène, ne peut être conservée dans le cas d'un muscle qui, comme le protract-

teur de la lanterne, présente deux types différents de subdivision. Tout au plus peut-on garder le terme d'épimysium pour l'épaisse couche conjonctive périphérique, mais dans la partie interne du muscle, les faisceaux ne sont pas délimités par un périnysium et à l'intérieur des faisceaux, toute structure rappelant un endomysium est absente. De même, on ne saurait parler de périnysium dans la partie externe du muscle puisque les fibres musculaires ne sont pas groupées en faisceaux. Comparativement aux muscles des Vertébrés, il y a donc ici une différence importante puisqu'elle concerne l'organisation structurale de l'ensemble d'un muscle.

Relevant l'inconstance du nombre des fibres musculaires à l'intérieur d'un faisceau, OLSON l'explique par le passage possible de fibres d'un faisceau à l'autre. Cependant, il ne précise pas si les fibres musculaires traversent les limites du faisceau, ou si les faisceaux voisins sont fusionnés par endroit, les fibres passant de l'un à l'autre au niveau de zone d'anastomose. D'après nos observations sur des coupes transversales sériées, il semble que la variation du nombre des fibres soit attribuable surtout au fait que certaines d'entre elles sont beaucoup plus courtes que le faisceau qui les contient; selon le niveau de la coupe, celles-ci seront donc comprises ou non dans la section transversale du faisceau. Cette donnée ne peut être séparée du problème qui concerne le développement des faisceaux dont le nombre de fibres musculaires paraît augmenter avec l'âge, et de la périphérie vers le centre. En effet, si l'on admet que la membrane limitant le faisceau représente une membrane basale commune aux fibres qui le composent, on est tenté de penser qu'à l'origine, il y a une seule fibre avec sa membrane basale propre. Ensuite soit par division de cette fibre, soit par immigration de myoblastes, d'autres cellules musculaires plus jeunes apparaissent à l'intérieur de la membrane basale de la première fibre. Comme le nombre des fibres musculaires augmente à mesure que l'animal grandit, il est normal d'en observer de toutes les dimensions parce que de tous les âges à l'intérieur d'un même faisceau. De même, le nombre des faisceaux augmente avec le temps. Nous avons vu que ceux renfermant un petit nombre de fibres, probablement les plus jeunes, sont à la périphérie de la zone du muscle protracteur qui est subdivisée en faisceaux. C'est donc dans cette région qu'il faut peut-être rechercher

leur différenciation. Il faudrait aussi déterminer si les fibres de petit diamètre de la partie externe du muscle peuvent accroître leurs dimensions transversales et entrer dans la constitution des faisceaux, ou si ce sont des fibres musculaires de grand diamètre qui d'emblée apparaissent, d'abord isolées, contre le bord interne de la zone périphérique des fibres à petit diamètre, pour participer ultérieurement à la formation des faisceaux. Ces spéculations sont exposées ici pour indiquer la complexité et l'importance du problème de la croissance du muscle protracteur dans la distinction de deux sortes de fibres musculaires ainsi que la nécessité d'études ultérieures. Un résultat est cependant acquis: cette croissance du muscle se fait à la fois par hyperplasie c'est-à-dire par augmentation du nombre des fibres, et par hypertrophie, c'est-à-dire par augmentation des dimensions de chaque fibre. Ce double processus de développement peut justifier la constatation dans le muscle d'une si grande variation de la largeur et surtout de la longueur des fibres. Les fibres musculaires les plus anciennes seraient celles qui sont insérées par leurs deux extrémités. L'hyperplasie est facile à constater par la différence considérable du nombre des fibres du muscle protracteur entre un petit et un grand animal et l'hypertrophie par la différence de la taille des fibres. En relation avec cette dernière, il faut rappeler que chez les petits individus, les noyaux occupent une surface importante relativement à la surface totale de la section transversale des fibres musculaires car les dimensions des noyaux sont les mêmes à tous les âges. Cette observation pourrait donner lieu à une étude statistique intéressante des tailles des noyaux par rapport aux dimensions transversales des fibres pour essayer de déterminer l'âge relatif des fibres musculaires jeunes.

En accord avec la notion de membrane basale commune à plusieurs fibres musculaires, proposée pour la première fois par OLIVEIRA FILHO (29) au cours d'une étude des muscles longitudinaux de *Holothuria grisea*, nous avons relevé l'absence de noyaux de nature conjonctive à l'intérieur des compartiments correspondant à des faisceaux, l'absence de membrane basale autour des fibres comprises dans les faisceaux et la permanence des fibres à l'intérieur des membranes limitant les faisceaux. Il est intéressant de rappeler que c'est précisément ces membranes qui avaient été regardées par HALL

comme figurant le sarcolemme des unités considérées en tant que fibres musculaires. STEINBACH (44), travaillant avec le même muscle de *Thyone* que HALL avait étudié et adoptant son interprétation, en était pourtant arrivé à la conclusion que le Potassium se trouvait normalement concentré dans les "fibrilles géantes" qu'il décrivait comme des structures saturées de ce cation. Il apportait ainsi, avec antécédence, un argument fonctionnel à la rectification ultérieure de OLSON. Maintenant qu'il est bien établi que les "fibrilles géantes" sont des fibres musculaires, les résultats de STEINBACH sont parfaitement justifiés. Ils permettent encore, si les fibres des faisceaux des muscles de *Thyone*, comme celles du protracteur d'*Echinometra*, n'ont pas de membrane basale propre, d'attribuer le rôle de protection des concentrations ioniques, tout au moins de la concentration en Potassium, à la seule membrane plasmique. Ainsi, l'hypothèse de certains auteurs qui donnent une part importante dans cette fonction aux membranes basales des fibres musculaires, ne résiste pas dans le cas présent, aux données de STEINBACH.

L'existence d'anastomoses entre les fibres musculaires lisses, selon les conceptions de Mc GILL (25), décrites récemment en Microscopie électronique par THAEMERT (46) chez les Vertébrés, n'a pas été vérifiée dans le muscle protracteur de la lanterne. Il n'en est pas de même des desmosomes, dont la présence a été relevée dans la majorité des muscles lisses examinés jusqu'alors avec le Microscope électronique et qui ont donné lieu à un certain nombre d'hypothèses sur leurs fonctions éventuelles. Dans les muscles lisses de Vertébrés, PROSSER et col. (39), considérant que la transmission intercellulaire de l'excitation se fait selon un processus électrique, supposent que les desmosomes peuvent former, entre des fibres voisines, des zones de résistance relativement basse par lesquelles se ferait la propagation. Les mêmes auteurs, rappelant que des formations semblables ont été également observées entre des cellules épithéliales où leur fut attribuée une fonction de lien mécanique intercellulaire, envisagent aussi la possibilité que les desmosomes soient simplement des points de contact qui maintiennent mécaniquement les fibres les unes contre les autres. TAXI (45) estime que, dans l'intestin de la Souris, de nombreuses fibres musculaires sont éloignées de tout faisceau nerveux,

mais il souligne par contre l'existence de contacts intimes entre des cellules voisines, semblant sous-entendre que ce second caractère pourrait compenser l'absence d'innervation directe.

Dans le cas du muscle protracteur, l'hypothèse de la liaison mécanique ne paraît pas complètement satisfaisante. En effet, les images très précises obtenues des desmosomes ne montrent jamais d'attaches mécaniques, mais il y a au contraire entre les deux membranes juxtaposées un espace de largeur constante, libre de tout matériel figuré passant d'une cellule à l'autre. Par ailleurs, les fibres sont surtout maintenues ensemble par les cloisons délimitant les faisceaux pour la partie centrale du muscle ou par des fibres conjonctives pour la partie externe. Dans la majorité des descriptions de desmosomes des muscles lisses chez les Vertébrés, il y a une couche de cytoplasme bien développé sous les membranes plasmiques en contact. Au contraire, dans le cas présent, la différenciation des desmosomes exclue l'intercalation d'une couche de cytoplasme, ce qui indique une relation étroite entre ces formations et le matériel contractil. D'autre part, la largeur constante de l'espace séparant les membranes plasmiques juxtaposées ainsi que l'épaisseur et la densité plus grandes de ces membranes, comme s'il y avait, à leur niveau, accumulation d'une substance très osmiophile, sont des caractères morphologiques que l'on retrouve dans les zones de synapses où il y a libération d'un médiateur chimique. Enfin, une certaine périodicité de la distribution des desmosomes le long de la fibre suggère qu'à chacun correspond une certaine surface de diffusion d'une certaine substance. Ces données laissent donc entrevoir l'hypothèse d'une propagation de fibre à fibre par libération d'un agent chimique au niveau des desmosomes, laquelle pourrait être en rapport avec la propagation électrique invoquée par PROSSER et col. (39) A cet égard, on peut rappeler les expériences de curarisation locale avec excitation directe faites par DU BUY (6) sur *Thyone briareus*, provoquant une dissociation entre les mécanismes conducteurs et contractils et se demander dans quelle mesure le blocage de la transmission aux éléments contractils dans la région curarisée pourrait se faire au niveau des desmosomes.

Dans des muscles qui, chez les Holothuries, sont l'équivalent des muscles de la lanterne d'Aristote des Oursins, les études des phy-

siologues montrent par différents critères deux types de réponses à l'excitation. POPLÉ et EWER (36) chez *Cucumaria*, mettent en évidence une réponse rapide sans facilitation et une réponse lente avec facilitation bien marquée et prolongée. DU BUY (6), PROSSER et col. (38) chez *Thyone briareus* obtiennent également une réponse rapide, propagée, et une réponse lente, graduelle, qui devient diffuse quand la distance de conduction s'accroît. Par étude des variations de la biréfringence de muscles de *Thyone*, FISCHER (9) montre que la contraction simple et la contraction tonique se font par des processus fondamentalement différents. MENDES et col. (28), examinant la réponse du muscle protracteur d'*Echinometra lacunata* à différents agents pharmacodynamiques supposent l'existence de récepteurs ambivalents, agissant à la fois comme "muscarinique" et "nicotinique"; ils considèrent le muscle comme doué de propriétés à la fois toniques et phasiques. POPLÉ et EWER (36), PROSSER et col. (38) insistent sur le fait qu'à l'examen histologique, les muscles considérés n'ont pas révélé la présence de deux types de fibres musculaires chez les Holothuries. Dans le muscle protracteur, nous avons considéré séparément les fibres de la partie externe de celles de la partie interne. Les premières, qui sont isolées les une des autres par une membrane basale, ne semblant pas présenter de jonctions étroites entre elles par l'intermédiaire de desmosomes, pourraient être placées seulement sous contrôle nerveux, entrant ainsi dans la catégorie de muscle multiunitaire distinguée par BOZLER (2). D'autre part, leur faible diamètre, lié à la pauvreté du réticulum endoplasmique, pourrait être regardé comme signifiant une transmission plus rapide de l'excitation aux éléments contractils, la présence d'une quantité d'un glucide détectable par la réaction de MAC MANUS indiquant un métabolisme plus élevé. Les fibres de la périphérie pourraient donc représenter en quelque sorte l'élément phasique du muscle protracteur. Au contraire, les fibres de la partie centrale, d'un diamètre plus grand, organisées en faisceaux, reliées par des desmosomes pouvant représenter un moyen de conduction autre que nerveux, seraient responsables des propriétés toniques du muscle, et se classeraient, au moins partiellement, dans la catégorie unitaire de BOZLER. L'étude des potentiels de ces deux parties du

muscle, ainsi que dans des muscles très jeunes où les fibres de la première catégorie sont proportionnellement plus abondantes, serait donc souhaitable pour voir si cette hypothèse est valable.

Les muscles rétracteurs des Holothuries ont été définis (40) comme des muscles à fibres courtes et rapides, non striées. Ces fibres atteignent pourtant une longueur représentant 500 à 600 fois leur diamètre (37) Dans le muscle protracteur, nous avons insisté sur la longueur variable des fibres et sur l'existence de fibres très longues pouvant aller d'un bout à l'autre du muscle. Il est naturellement impossible de savoir dans le cadre de ce travail, si les différences de longueur des fibres peuvent entraîner des différences dans leurs principales propriétés physiologiques. Cependant, bien que l'étude de l'innervation soit en cours et fasse l'objet d'un travail ultérieur, nous pouvons déjà informer que le long de chaque fibre, il y a plusieurs jonctions neuromusculaires, à distance relativement équivalente les unes des autres, réalisant en quelque sorte une innervation multiterminale. Cette observation suggère, au moins pour les réponses qui dépendent de la conduction par voie nerveuse, que la longueur des fibres ainsi décomposée en unités locales au niveau de chaque terminaison, n'est peut-être pas un facteur fondamental.

L'absence de groupement des myofilaments en faisceaux se traduit, sur coupe transversale, par des fibres dont la surface est uniformément recouverte de matériel contractil, au contraire des surfaces de section transversale des fibres à myofibrilles où les éléments sont distribués de façon discontinue. Cela rappelle une distinction classique faite par les cytologistes avec le Microscope optique entre les fibres musculaires à myofibrilles densément et uniformément réparties sur toute la surface de la coupe, appelées "fibres à champ fibrillaire" et les fibres musculaires à myofibrilles groupées en faisceaux formant des colonnettes de Leydig, dénommées "fibres à champ colonnaire" Au niveau des ultrastructures, une distinction analogue est donc possible, son adaptation pouvant se traduire par les termes de "fibres à champ myofibrillaire" dans le cas des fibres dont les myofilaments sont groupés en faisceaux et de "fibres à champ myofilamentaire" dans le cas des fibres à myofilaments formant un ensemble continu.

Les aspects des formations denses obtenus par PEASE et col. (34, 35) dans des fibres lisses de la paroi de vaisseaux sanguins conduisent à la notion que ces structures auraient un rôle d'attache des myofilaments à la membrane de la cellule. Il est évident que dans le muscle protracteur, les formations denses sont d'une autre nature puisqu'elles n'offrent pas de relations avec la membrane de la fibre. D'autre part, les gros myofilaments ne semblent pas entrer en contact avec les formations denses. Ce sont donc deux arguments qui dans le cas présent, doivent faire abandonner l'hypothèse d'un ancrage des éléments contractils à la paroi de la cellule. Chez les Planaires (43) il y a peut-être une relation entre les formations denses et une "striation transversale primitive" mais elles ont un développement transversal très marqué avec une orientation à prédominance radiale. Dans le cas du protracteur, les formations denses, de forme subcylindrique, sont au contraire à développement longitudinal et on ne peut pas davantage les comparer aux formations denses décrites chez les Planaires. La tendance de certains auteurs à considérer que les formations denses seraient un même composant dans toutes les fibres musculaires lisses n'est pas totalement en accord avec les différences de forme, de distribution, de relation avec les autres organites cellulaires qu'on relève en examinant un certain nombre d'exemples particuliers. Par la revue des différentes propriétés physiologiques, PROSSER (40) conclue à une grande diversité de muscles lisses. Il faut donc s'attendre à une toute aussi grande variété des structures et ultrastructures rencontrées dans ces muscles, variété qui est probablement supérieure à celle des muscles striés si l'on considère que chez les Invertébrés, les muscles lisses sont le fait d'un beaucoup plus grand nombre de phylums.

RESUMÉ

Ce travail rapporte quelques données nouvelles sur les structures et ultrastructures du muscle protracteur de la lanterne d'Aristote de l'Oursin *Echinometra lucunter*. Dans ce muscle qui est enveloppé d'une couche épaisse de formations conjonctives, deux parties sont distinguées d'après les caractères morphologiques des fibres musculaires: 1 une zone périphérique où les fibres musculaires, d'un

petit diamètre de 1,5 à 2 microns, possédant une membrane basale propre et un cytoplasme colorable par la réaction de MAC MANUS, ne sont pas distribuées en faisceaux; 2. une zone centrale où les fibres musculaires, d'un diamètre plus grand de 5 à 10 microns, dépourvue de membrane basale, présentant des desmosomes en certaines régions de leur membrane plasmique, ayant un cytoplasme insensible à la réaction de MAC MANUS, sont groupées par lot de 2 à 20, en faisceaux limités d'une fine paroi semblable à une membrane basale. Les deux catégories de fibres sont très allongées, leur longueur, variable, pouvant atteindre celle du muscle.

Les desmosomes sont caractérisés par leur distribution relativement périodique le long des fibres musculaires, par l'épaississement et l'augmentation de la densité des membranes plasmiques juxtaposées, par la largeur constante de l'espace compris entre ces deux membranes et par un contact direct entre les membranes plasmiques et les myofilaments. A l'exception des diverticules locaux de la membrane contenant un noyau ou des mitochondries, le cytoplasme très réduit ne forme qu'une mince couche périphérique inférieure à 250 millimicrons d'épaisseur. Les fibres musculaires peuvent être plurinucléées, les noyaux se localisant latéralement à l'extérieur de la colonne dense du matériel contractil. En dehors de petites vésicules périphériques de 150 à 200 millimicrons de diamètre, le plus souvent associées par paire, il n'y a pas d'autres endomembranes pouvant être rapportées à un réticulum endoplasmique. Les éléments contractils forment une masse dense, non subdivisée en myofibrilles; ce sont des myofilaments de deux sortes, les uns de 250 à 350 angstroms d'épaisseur, les autres d'un diamètre de 30 à 40 angstroms. Dispersées parmi le matériel contractil, des formations denses subcylindriques, de 60 à 80 millimicrons d'épaisseur sur 0,5 à 2 microns de longueur, sont orientées dans le prolongement des myofilaments.

En relation avec différents problèmes posés par les muscles d'Echinodermes, un certain nombre de ces données sont discutées, en particulier: l'influence des enveloppes conjonctives sur les variations de la sensibilité des muscles à l'Acétylcholine; l'interprétation de l'inconstance du nombre des fibres musculaires dans les faisceaux; l'absence probable, pour la membrane basale, d'un rôle de protection de

la haute concentration en ions K^+ des fibres musculaires; l'hypothèse d'une propagation de fibre à fibre par un médiateur chimique au niveau des desmosomes; la possibilité d'attribution à chacun des types de fibres musculaires de l'une des deux propriétés phasique et tonique du muscle; la particularité d'aspect et de disposition des formations denses.

*

* *

Nous remercions vivement le Professeur Paulo SAWAYA, le Docteur Helena LOPES DE SOUZA-SANTOS et le Professeur Paulo RIBEIRO DE ARRUDA pour la collaboration précieuse et les nombreux encouragements qu'ils nous ont apportés au cours de ce travail qui a été réalisé avec l'aide du Conseil National de Recherches du Brésil et de l'Université de São Paulo.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 — BOURNE, G. H. — The structure and Function of Muscle. Academic Press. New York and London. 1960.
- 2 — BOZLER, E. — *Experientia*, 1948, 4, 213.
- 3 — BURNSTOCK, G. & C. L. PROSSER — *Am. J. Physiol.*, 1960, 199, 553.
- 4 — CAESAR, R., G. A. EDWARDS & H. RUSKA — *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1957, 3, 867
- 5 — DU BUY, H. C. — *Biol. Bull.*, 1936, 71, 408.
- 6 — DU BUY, H. C. — *Am. J. Physiol.*, 1936, 116, 22.
- 7 — EDWARDS, G. A., H. RUSKA & P. SOUZA-SANTOS — *New York State Dep. Health, ann. report*, 1956, p. 23.
- 8 — FAWCETT, D. W. & C. C. SELBY — *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1958, 4, 63.
- 9 — FISCHER, E. — *Biol. Bull.*, 1937, 73, 363.
- 10 — GABE, M. — *Bull. Biol. France et Belgique*, 1946, 80, 53.
- 11 — GEROULD, J. H. — *Harvard Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1896, 29, 123.
- 12 — HALL, A. R. — *Pub. Pudget Sound Biol. Sta.*, 1927, 5, 205.
- 13 — HALMI, N. S. — *Stain Tech.*, 1952, 27, 61.
- 14 — HAMANN, O. — *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss*, 1887, 21, 87.
- 15 — HANSON, J. & J. LOWY — *Proc. R. Soc. B.*, 1961, 154, 173.
- 16 — HOFFMANN, C. K. — *Niederland Arch. f. Zool.*, 1871, 1, 11.
- 17 — KARNOVSKY, M. J. — *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1961, 11, 729.
- 18 — KAWAGUTI, S. & N. IKEMOTO — *Biol. J. Okoyama Univ.*, 1958, 4, 207.
- 19 — ——— — *Ibid.*, 1959, 5, 57.

- 20 — ——— — *Ibid.*, 1961, 1, 17.
- 21 — KIERNIK, E. — *Zool. Anz.*, 1906, 29, 610.
- 22 — KOEHLER, R. — *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 1883, 1, 1.
- 23 — LUDWIG, G. H. & O. HAMANN — *Echinodermen — IV — Die Seeigel*.
H. G. Bronn, *Klass. Ordn. Tier. Reichs. Bd II. Leipzig*, 1904.
- 24 — LUFT, J. H. — *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1961, 9, 409.
- 25 — Mc GILL, C. — *Am. J. Anat.*, 1909, 9, 493.
- 26 — Mc MANUS, J. F. A. — *Nature*, 1942, 158, 202.
- 27 — MARK, J. S. T. — *Anat. Record*, 1956, 125, 473.
- 28 — MENDES, E. G., L. ABBUD & A. A. ANCONA LOPEZ — *Studies on the
Lantern muscle of the sea-urchin. I — The responses of the protractor
muscles to drugs*. In Press. 1963.
- 29 — OLIVEIRA FILHO, B. — *Communication personnelle*.
- 30 — OLIVEIRA FILHO, B., P. SOUZA-SANTOS & P. SAWAYA — *Ciência e
Cultura*, 1957, 9, 21.
- 31 — ——— — *Ibid.*, 1959, 11, 152.
- 32 — OLSON, M. — *Biol. Bull.*, 1938, 74, 342.
- 33 — PALLIE, W. & D. C. PEASE — *J. Ultrastr. Res.*, 1958, 2, 1.
- 34 — PEASE, D. C. & SANDRA MOLINARI — *Ibid.*, 1960, 3, 447.
- 35 — PEASE, D. C. & W. J. PAULE — *Ibid.*, 1960, 3, 469.
- 36 — POPLÉ, W. & D. W. EVER — *J. Exp. Biol.*, 1954, 31, 114.
- 37 — PROSSER, C. L. — *J. Cell. Comp. Physiol.*, 1954, 44, 247.
- 38 — PROSSER, C. L., H. J. CURTIS & D. M. TRAVIS — *Ibid.*, 1951, 38, 299.
- 39 — PROSSER, C. L., G. BURNSTOCK & J. KAHN — *Am. J. Physiol.*, 1960,
199, 545.
- 40 — PROSSER, C. L. & BROWN, F. A. — *Comparative Animal Physiology*.
Second Edition. W. B. Saunders Company. Philadelphia and London. 1961.
- 41 — SCHLOTE, F. W. — *Z. Zellforsch. mikroskop. Anatom.*, 1960, 52, 362.
- 42 — SHOENBERG, C. F. — *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1958, 4, 609.
- 43 — SILVEIRA, M. — *C. R. Acad. Sc., Paris*, 1962, 255, 168.
- 44 — STEINBACH, H. B. — *J. Cell. Comp. Physiol.*, 1937, 38, 299.
- 45 — TAXI, J. — *C. R. Acad. Sc., Paris*, 1961, 252, 331.
- 46 — THAEMERT, J. C. — *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1959, 6, 67.
- 47 — VOGT, C. & E. YUNG — *Lehrbüch der Praktischen Vergleichenden Anatomie*,
Bd I. Vieweg u. Schn, Braunschweig, 1888.

EXPLICATIONS DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1 — Micrographie optique, à très faible grandissement, d'une coupe transversale du muscle protracteur, passant à mi-distance entre les deux extrémités de celui-ci (x 20)

Fig. 2 — Micrographie optique, à faible grandissement d'une coupe longitudinale dans un des lobes du muscle protracteur. (x 500)

Fig. 3 — Micrographie optique d'une coupe longitudinale tangentielle passant au niveau de l'épithélium dont les noyaux sont vus de face. (x 1.200)

Fig. 4 — Micrographie optique d'une coupe longitudinale radiale mettant en évidence de profil, les noyaux de l'épithélium et les fibres musculaires périphériques. (x 1.200)

Fig. 5 — Micrographie électronique d'une coupe longitudinale passant par la périphérie du muscle protracteur. Cete figure peut être comparée avec les deux précédentes pour faire la relation avec la Microscopie optique. (x 5.000)

Fig. 6 — Micrographie optique, à faible grandissement, de l'ensemble de l'insertion du muscle protracteur en coupe longitudinale sur le derme décalcifié. (x 450)

Fig. 7 — Micrographie optique de l'insertion de fibres musculaires en coupe longitudinale. La fibre musculaire prend contact avec le derme par toute sa largeur, sans intercalation de tendons. (x 1.000)

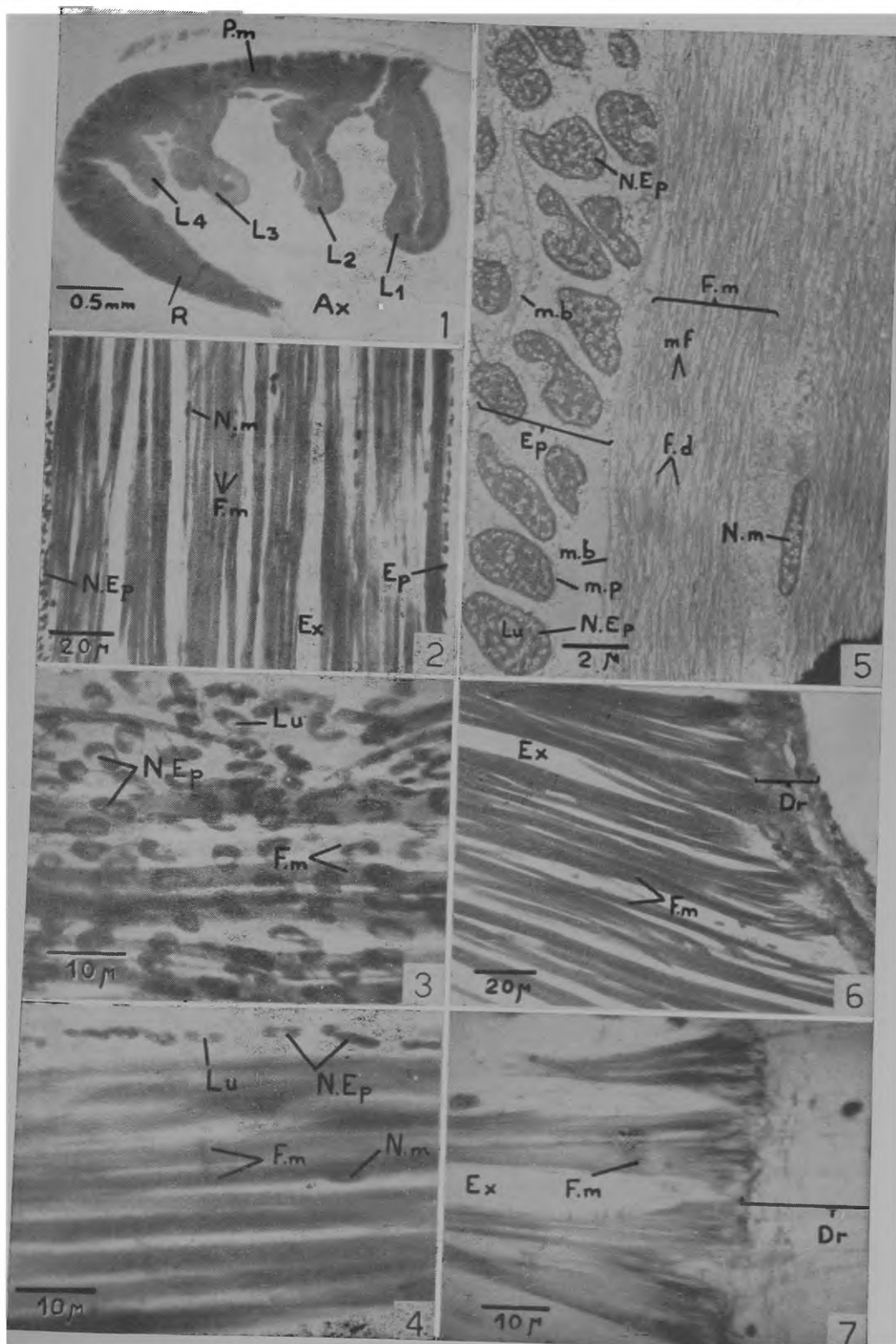


PLANCHE II

Fig. 8 — Micrographie optique d'une coupe transversale de la partie centrale du muscle protracteur montrant les faisceaux de fibres musculaires limités suivant un contour polygonal, par une fine membrane semblable à une membrane basale cellulaire. (x 1.200)

Fig. 9 — Micrographie optique, à plus fort grossissement, de la coupe transversale d'un faisceau montrant, à l'intérieur de la membrane qui le délimite, des fibres musculaires sans membrane basale propre, avec des zones de contact étroit entre elles et la présence d'un noyau de fibre musculaire paraissant isolé dans l'espace intercellulaire. (x 2.300)

Fig. 10 — Micrographie optique d'une coupe transversale dans la périphérie du muscle, montrant l'épithélium coelomique, l'enveloppe conjonctive et les fibres musculaires non distribuées en faisceaux. (x 2.400)

Fig. 11 — Electromicrographie d'un desmosome mettant en évidence l'épaississement et l'augmentation de densité des membranes plasmiques, la constance de largeur de l'espace séparant les membranes juxtaposées, le gradient d'osmiophilie décroissant en direction du centre de la fibre, la proximité des myofilaments appliqués contre les membranes plasmiques. Parmi les myofilaments apparaissent quelques formations denses en coupe transversale. (x 35.000)

Fig. 12 — Electromicrographie d'une coupe transversale d'un petit faisceau de sept fibres musculaires; la membrane limitant de faisceau a été probablement éliminée par l'Hyaluronidase. Les fibres musculaires, densément remplies de matériel contractil, sont seulement limitées par une membrane plasmique. En certaines régions, deux fibres voisines présentent une zone de juxtaposition étroite de leurs membranes plasmiques (= desmosomes) Quelques constituants cellulaires, comme des mitochondries et des vésicules associées par paire sont visibles dans la périphérie des fibres tandis que parmi les myofilaments apparaissent les taches sombres et arrondies des formations denses. (x 9.000)

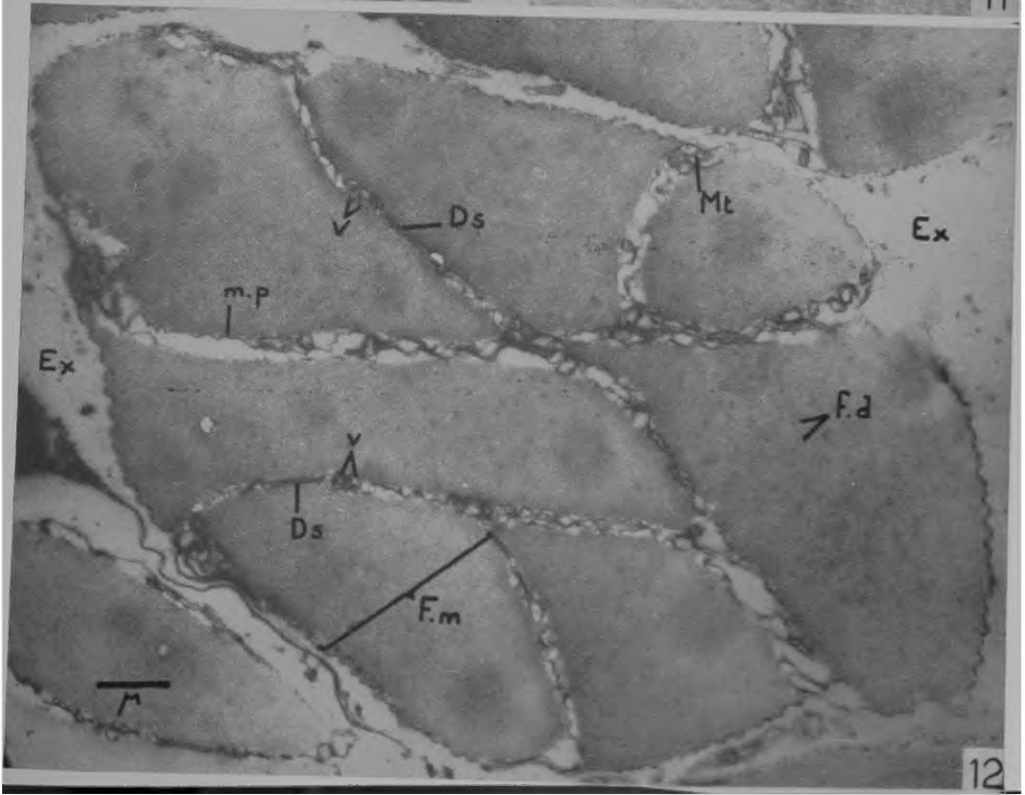
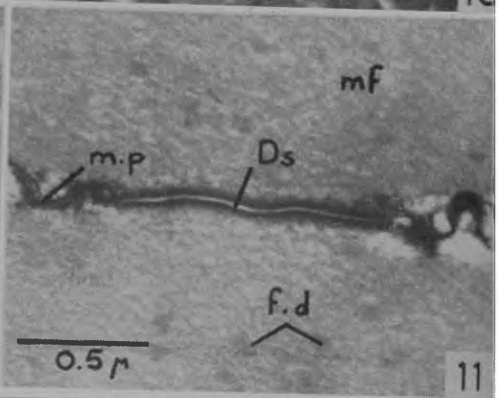
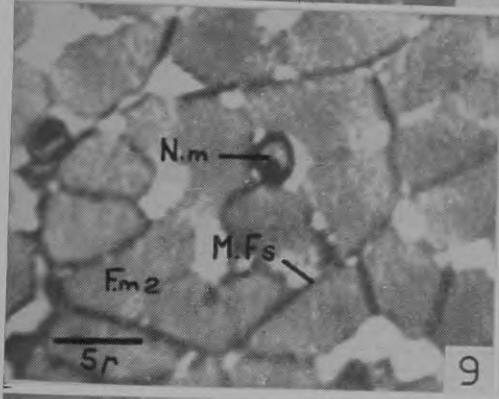
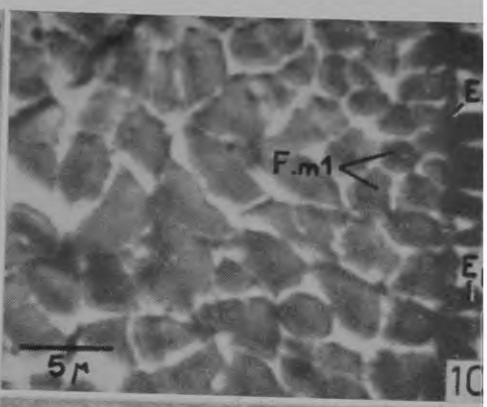
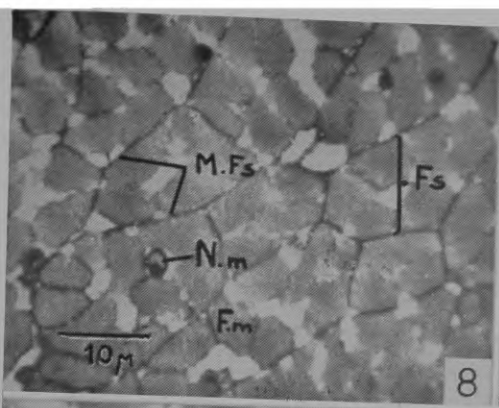


PLANCHE III

Fig. 13 — Micrographie optique, à faible grandissement d'une partie de fibre musculaire isolée par le passage du rasoir, montrant deux noyaux localisés latéralement. (x 500)

Fig. 14 — Même matériel que dans la figure précédente, mais à plus fort grandissement pour préciser la position latérale du noyau allongé dans le sens de la fibre, coïncé entre le matériel contractil dense et le sarcolemme dans une petite accumulation du sarcoplasme. (x 1.800).

Fig. 15 — Micrographie optique d'une coupe longitudinale mettant en évidence les deux types de fibres musculaires, les unes de petit diamètre, à membrane basale propre, dans la partie externe du muscle, les autres, plus larges, organisées en faisceaux limités par des membranes analogues à des membranes basales mais communes à plusieurs fibres. (x 1.900)

Fig. 16 — Electromicrographie d'une coupe transversale dans un faisceau de fibres, mettant en évidence un exemple de noyau situé dans un diverticule de la fibre musculaire. Cette disposition, observée en Microscopie optique (exemple sur la Fig. 9) pourrait faire interpréter le noyau comme appartenant à du tissu conjonctif interstitiel. Ce noyau de fibre musculaire présente une double membrane nucléaire; les fibres musculaires sont limitées par une fine membrane plasmique qui est d'ailleurs déplacée de sa position naturelle en certaines zones par suite d'une mauvaise conservation. (x 13.000)

Fig. 17 — Micrographie électronique d'une coupe longitudinale dans le matériel contractil montrant des gros myofilaments de 250 à 350 angstroms d'épaisseur, des filaments fins de 30 à 40 angstroms d'épaisseur et des formations denses de 60 à 80 millimicrons d'épaisseur sur 0,5 à 2 microns de long. (x 20.000)

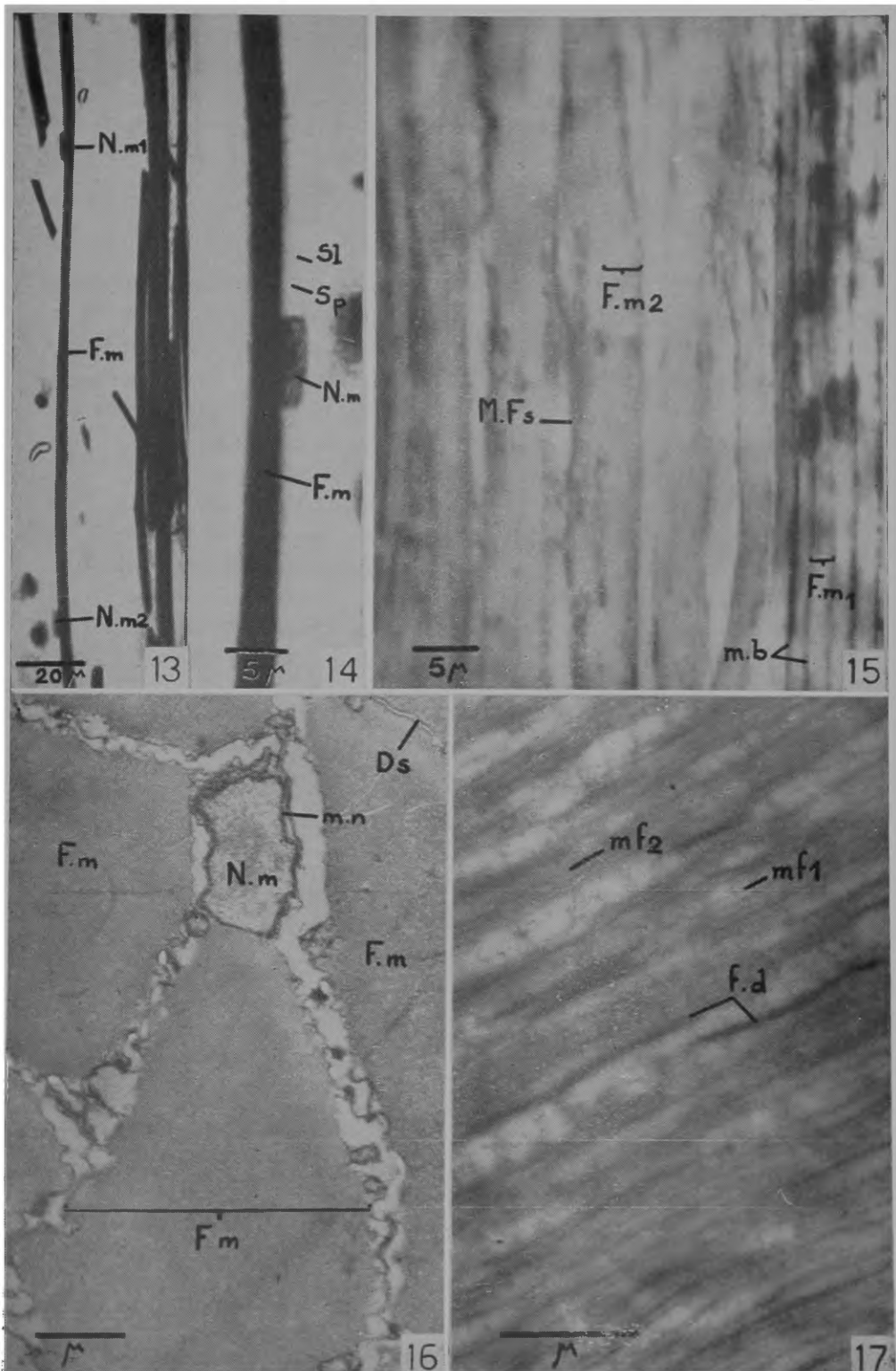


PLANCHE IV

Fig. 18 — Electromicrographie d'une coupe transversale dans trois fibres voisines d'un faisceau. Dans l'une d'entre elles, un noyau à fin réseau granuleux de chromatine se trouve intercalé entre la membrane plasmique et la masse des myofilaments. Cette figure permet d'observer encore des desmosomes en deux régions différentes, des petites vésicules associées par paire contre la membrane cellulaire, correspondant probablement au réticulum endoplasmique et des formations denses dispersées parmi les myofilaments. (x 16.500)

Fig. 19 — Electromicrographie d'une coupe longitudinale dans trois fibres voisines d'un faisceau, lesquelles apparaissent limitées seulement par une fine membrane plasmique sans interposition de membrane basale. La mince couche de cytoplasme située entre le matériel contractil et la membrane plasmique disparaît au niveau du desmosome; les myofilaments sont alors directement au contact de la membrane cellulaire qui est plus épaisse et plus dense en cette zone. (x 20.000)

