

Architecture du corps des chaetognathes: étude des myosynapses

(The architecture of the chaetognathes body:
studies on myosynapses)

Duvert, Michel

Université de Bordeaux II, Laboratoire de Cytologie. Bat. 1A
146, rue Léo Saignat.
33076 Bordeaux Cedex (France)

BIBLID [0212-7016 (1996), 41: 1; 141-164]

L'architecture du tronc et de la queue des chaetognathes est dominée par l'hydrosquelette; le système nerveux reste intraépidermique. Un type particulier de myosynapse est apparu plusieurs fois dans ce phylum: il est logé dans des constriction de la "basale" (l'enveloppe fibreuse de nature conjonctive). Tout se passe comme si le système nerveux, la "basale" et la musculature locomotrice avaient évolué de façon indépendante et que la structure conjonctive conditionnait la distribution et la physiologie des myosynapses.

Mots Clés: Chaetognathe. Muscle. Myosynapse. Hydrosquelette

Hidroeskeletoa oso garrantzitsua da ketognatoen enborraren eta isatsaren egituraren. Nerbio sistema epidermisaren barnean dute. Miosinapsi mota oso berezi bat agertzen da zenbait aldiz: "mintz basal"aren egituraren barne dato (animalia horien ehun konjuntiboak). Antza denez, nerbio sistema, "mintz basala" eta lokomozio-muskulua, zeinbere aldetik garratu dira eta ehun konjuntiboak sinapsien banaketa eta funtzionatzeko modua baldintzatu ditu.

Giltz-Hitzak: Ketognatoa. Muskulua. Miosinapsi. Hidroeskeletoa

El hidroesqueleto es muy importante en la arquitectura del tronco y de la cola de los chaetognatos. El sistema nervioso queda dentro de la epidermis. Un tipo muy particular de miosinapsis aparece varias veces: se encuentra dentro de las construcciones de la "membrana basal" (el tejido conjuntivo de esos animales). Parece que el sistema nervioso, la "membrana basal" y el músculo locomotor habían evolucionado de modo independiente y que el tejido conjuntivo había condicionado la distribución y el modo de funcionar de las sinapsis.

Palabras Clave: Chaetognato. Músculo. Miosinapsis. Hidroesqueleto

“LAISSEZ LÀ L'EXPÉRIENCE ET ADRESSEZ VOS LAMENTATIONS À VOTRE IGNORANCE QUI SE HÂTE, AVEC VOS VAINS ET SOTS DÉSIRS, DE VOUS PROMETTRE DES CHOSES QUI NE SONT POINT EN VOTRE POUVOIR” (L. DA VINCI).

I PRÉSENTATION DU PHYLUM

L'originalité du phylum des chaetognathes est très difficile à apprécier au sein du règne animal. Ces animaux sont tous marins, de forme cylindrique, les plus grands n'excèdent guère quelques centimètres (Tokioka, 1965 a & b, Kapp, 1991; Ghirardelli, 1994, 1995). Chez eux, l'hydrosquelette conditionne très largement l'architecture du corps, tête exceptée (Duvert, 1989). Une telle situation ne se retrouve guère que dans quelques groupes de valeur différente selon les auteurs (Nielsen, 1995), les némathelminthes et les aschelminthes.

Chez les chaetognathes, le corps est essentiellement constitué par une paroi massive où dominant des champs musculaires constitués de fibres longitudinales; elle borde une vaste cavité d'origine coelomique, dépourvue de tout parenchyme et correspondant à la phase aqueuse de l'hydrosquelette. On y trouve le tube digestif et les gonades, seuls organes individualisés; ces animaux étant dépourvus d'appareils excréteur, circulatoire et respiratoire. L'enveloppe fibreuse de l'hydrosquelette est constituée par un tissu conjonctif dense isolant l'épiderme contenant le système nerveux, des tissus sous-jacents (Duvert & Salat, 1990).

NB: Il est nécessaire de définir en quelques mots ce qu'est un hydrosquelette. Chez les animaux il existe deux types de supports, ou de charpente, maintenant le corps et sur lesquels les muscles prennent appui : soit un squelette (interne ou externe) de pièces jointives et articulées, soit un squelette hydrostatique. Ce dernier se compose d'une "membrane" tendue (la paroi du corps) à la périphérie d'un compartiment aqueux. Les performances de ce squelette, le plus ancien dans l'évolution, sont liées à deux propriétés des liquides : leur incompressibilité et leur capacité à prendre toute sorte de forme. Dans les hydrosquelettes le mouvement se construit en mettant en oeuvre trois systèmes :

-une paroi fibreuse résistant aux forces de traction et pouvant s'ajuster, se déformer (l'effet produit peut être modulé et gradué). Cette paroi est centrée sur une lame de tissu conjonctif dense (la "membrane basale"), qui est fondamentalement étirable, flexible et qui a les caractères des matériaux composites : des fibres rigides et résistantes (collagène) sont assemblées (ici, par couches hélicoïdales autour du corps) au sein d'une matrice (la substance fondamentale ou matrice extracellulaire) qui est une sorte de gel. Cette "membrane basale" peut être renforcée (chez les chaetognathes) par association de cellules épidermiques riches en tonofilaments,

-une phase aqueuse contenue dans la cavité générale et qui conduit rapidement des variations de pression que peuvent canaliser divers dispositifs (l'extrémité des mésentères et l'intestin chez les chaetognathes),

-des champs musculaires massifs pouvant agir sur de vastes étendues. On peut faire ainsi l'économie de muscles circulaires et de leur commande (c'est le cas des chaetognathes) : il suffit de disposer de quadrants de fibres longitudinales antagonistes, la contraction des uns compensant l'extension des autres. Ainsi se construit et s'ajuste continuellement la forme de l'animal (avec la contribution de dispositifs annexes qui ne sont pas présentés ici).

Les chaetognathes adultes se démarquent des ensembles de pseudocoelomates par toute une série de particularités structurales : 1) leur épiderme est pluristratifié, une cuticule n'est présente qu'au niveau de la tête ; 2) le système nerveux est largement plexiforme, centré sur un ganglion antérieur ventral, intraépidermique, relié au complexe céphalique. Dans le tronc et dans la queue il est exclusivement épidermique et viscéral et donc absent de son effecteur musculaire ; 3) Les masses musculaires dorsale et ventrale sont séparées par des champs latéraux largement glandulaires, portant de nombreux cils ; 4) enfin, on trouve de nombreuses apomorphies dans ce phylum : la musculature secondaire (Duvert, 1991) la couronne ciliaire, les crochets et les dents entourant la bouche, la structure des nageoires et celle du ganglion nerveux ventral (Duvert & Salat, 1990 ; Kapp, 1991 ; Bone & Goto, 1991 ; Bone & Duvert, 1991) les appendices locomoteurs issus de la transformation locale des nageoires (Casanova et al. 1995).

Même si l'on fait abstraction de ces particularités, l'originalité des chaetognathes est difficile à apprécier. Nous avons peu de données physiologiques de base les concernant la texture épithéliale qui domine dans les architectures constitue un obstacle majeur dans le champ de l'anatomie comparée ; des homologues ne peuvent être établies avec sécurité.

En ce qui concerne leur développement embryonnaire, ces animaux se démarquent très nettement du type gastroneuralia, en particulier des spiralia. Chez les chaetognathes le mode de segmentation est radial, le coelome se forme d'une façon particulière et par entérocoelie. Primitivement, ces animaux sont dimériques, au moins dans les formes étudiées jusqu'ici, *Spadella* (John, 1933) et *Sagitta* (Doncaster, 1902) ; le développement des formes réputées archaïques (Casanova, 1985) est inconnu. La trimérie des adultes serait secondaire et donc distincte de la condition "archimérique" qui est celle des deutérostomiens primitifs ; toutefois une telle proposition demande à être nuancée, si ce n'est révisée. En effet, Shinn et Roberts (1994) ont montré qu'à l'éclosion, *Ferrosagitta hispida* est trimérique. Dans la même optique, et comme on le verra plus loin, il convient de souligner que l'architecture du muscle locomoteur n'est pas la même dans le tronc et dans la queue chez *Sagitta* (Duvert & Casanova, 1994).

Des travaux récents de biologie moléculaire (Telford & Holland, 1993) permettent de mieux apprécier la valeur de ces critères embryologiques qui pèsent d'un poids excessif en l'absence de fossiles indiscutables : il semble que ce phylum puisse représenter la descendance d'une lignée précoce de métazoaires, probablement antérieure à l'explosion des formes conduisant aux grands groupes de coelomates. Cette proposition, qui rejoint celle d'anciens zoologistes comme Marcus, est bien plus convaincante que la vue "traditionnelle" qui consiste à les rapprocher des Bauplan des deutérostomiens, aux côtés des épithélioneuriens de type échinoderme, voire des chordés. Si l'on suit Valentine (1989) on pourrait même situer cette émergence très tôt dans le cambrien, si ce n'est en amont.

II L'INTERFACE NERF-MUSCULATURE MOTRICE.

L'organisation de ce niveau pose de redoutables problèmes du point de vue fonctionnel et sa signification nous échappe largement. Pour mieux apprécier cette situation, il convient de présenter séparément les niveaux et tissus impliqués dans sa construction.

II-a La musculature locomotrice

Elle est constituée par quatre quadrants de fibres longitudinales appartenant à la musculature primaire, et de six bandes étroites de muscle secondaire (deux médio-dorsales, deux médio-ventrales, deux latéro-ventrales) associées à des cellules myoépithéliales (Duvert, 1989, 1991). A l'exception des Spadellidae (Duvert & Casanova, 1994) la musculature primaire renferme une alternance régulière de fibres de deux types, A et B, au développement et à l'architecture variables selon les animaux ; tronc et queue présentent des différences de ce point de vue, comme si ces deux régions présentaient des différences dans leur plan de construction (suggérant une "ancienne" ou une "néo" trimérie ?). Toutes ces cellules sont unies par des jonctions gap tant homocellulaires qu'hétérocellulaires ; de mêmes jonctions unissent les autres cellules épithéliales et ces dernières aux fibres musculaires (Duvert et al. 1980 ; Duvert, 1991 ; Duvert & Salat, 1995). Cette constatation doit être rapprochée du fait qu'il n'existe pas d'appareil circulatoire dans ce corps compact. Dès lors, sur quelles bases s'opère une discrimination permettant de construire des mouvements de type et d'amplitude variés tels qu'on peut les observer naturellement ?

L'ontogenèse des fibres A et B suggère que les différences entre ces fibres se mettent en place et se développent probablement en marge d'instructions directes provenant du système nerveux. Bien qu'unies par des jonctions gap, ces fibres diffèrent d'emblée. (Duvert & Dress, 1994 ; Dress & Duvert, 1994). Comment, dans ces conditions, une typologie peut elle apparaître et se maintenir ? Que signifie donc cette apparente possibilité d'uniformisation au sein de la musculature primaire, telle que le suggèrent avec force les études ultrastructurales ? Je donnerai quelques observations nouvelles à ce propos.

Alors que chez les Sagittidae il existe deux types de fibres (A et B) chez les Spadellidae on ne trouve qu'un type de fibre dans la musculature primaire. Ceci, joint au fait que l'importance et l'architecture même des fibres A et B varient largement au sein du phylum (Duvert & Casanova, 1994), nous montre clairement que la musculature des chaetognathes constitue en soi un niveau évolutif qui a une histoire riche.

II-b L'hydrosquelette

Une étude exhaustive des représentants du phylum montre que ce niveau d'organisation a connu lui aussi des évolutions particulières (Duvert & Casanova, 1994). Deux tendances extrêmes se dégagent : d'une part, il existe des animaux au corps turgescent et d'autre part des animaux au corps flasque où, parallèlement, la musculature primaire est fine et souvent remaniée par rapport aux formes précédentes. Enfin, dans quelque cas, la partie fibreuse de l'hydrosquelette (la "membrane basale" séparant l'épiderme des tissus sous-jacents) n'a pas d'épaisseur régulière, elle présente, en direction antéro-postérieure, des séries de renflements et de constriction ; ce sont ces cas que nous allons voir. Nous allons examiner dans quelle mesure cette particularité structurale retentit sur l'organisation des myosynapses impliquées dans la commande de la musculature locomotrice.

II-c Le système nerveux

Il est mal caractérisé du point de vue anatomique (Grassi, 1883 ; Bullock & Horridge, 1965 ; Goto & Yoshida, 1981, 1987 ; Bone & Goto, 1991) ; il présente un mélange de caractères qui le démarquent assez nettement des spiralia car il n'est pas démontré que le ganglion nerveux ventral (même si l'ontogenèse le suggère) soit l'homologue d'une chaîne nerveuse

condensée; cependant, de ce point de vue, on ne peut que rattacher les chaetognathes à l'ensemble des gastroneuralia (Nielsen, 1995). L'une des originalités du système nerveux de ces épithélioneuriens réside dans le fait que son plan de construction diffère totalement de celui de son effecteur musculaire sous-jacent (Duvert, 1989) et qu'aucune fibre musculaire ne semble être innervée individuellement (Duvert & Baretts, 1983 ; Bone & Duvert, 1991). Dès lors, comment le système nerveux peut-il ajuster, et le faire très rapidement (Duvert & Savineau, 1986), le fonctionnement d'une machinerie contractile construite sur de tout autres principes que lui et avec laquelle il n'a aucun contact physique si ce n'est à travers un espace indéfini, celui de la "membrane basale" ? Cette dernière est une aponévrose particulièrement peu propice à des diffusions rapides et dirigées. Ce problème reste entier. Il doit être repensé dans un cadre tout autre que celui défini par les seules données morphologiques. En effet, des études immuno-cytochimiques montrent que des substances particulières impliquées dans le fonctionnement du système nerveux, ont des répartitions données au sein de réseaux de fibres, de groupes de cellules et de ganglions (Bone & Goto, 1991 ; Duvert et al. ,1992 ; Goto et al. 1992). Par ailleurs, il est clair que cette situation doit être maintenant abordée dans une nouvelle optique ; à ce titre, le concept de *versatilité neuronale* (Calas, 1994) est particulièrement fécond.

Comme on le voit, l'organisation architecturale de la commande motrice s'articule autour de trois niveaux (système nerveux, "membrane basale", muscle) qui ont des histoires propres, illustrant un concept bien classique, celui de l'évolution "en mosaïque", largement argumenté par ailleurs, en particulier par de Beer. Il s'agira donc dans ce travail de préciser cette organisation en prenant en compte la totalité des membres du phylum, dans l'espoir : 1) de caractériser très exactement les types de variation rencontrés ; 2) de tenter de les relier entre eux ainsi qu'à des ensembles de chaetognathes ou à des taxons définis par des études typologiques ; 3) de les situer dans des cadres phylogénétiques afin de tenter de leur donner une profondeur, et donc un sens historique.

MATERIEL ET METHODES

Un ou plusieurs spécimens de chaque membre du phylum a été étudié. Des animaux provenant de collectes effectuées en mer à diverses occasions, ont été mis à ma disposition. Le Dr. Q. Bone (Plymouth Marine Laboratory, Plymouth) m'a fourni une collection particulière, où les animaux étaient déjà déterminés ; Dr. J-P. Casanova (Université d'Aix Marseille I, Biologie Animale - Plancton) m'a fourni et déterminé l'essentiel des échantillons étudiés. Beaucoup d'entre eux étant conservés dans des mélanges formol-eau de mer ou dans des "milieux de conservation", ne présentent pas de qualité suffisante pour des études cytologiques et donc ultrastructurales, aussi certains résultats ne sont présentés qu'à titre indicatif.

D'une manière générale, les individus sont post-fixés dans OSO_4 1 % tampon Na Cacodylate 0,1 M pH 7,5 et inclus en Epon. Des coupes semi-fines sont colorées par le bleu de Unna ; les coupes fines selon le protocole classique : acétate d'uranyle et citrate de plomb.

Les exemplaires de *Sagitta setosa* et *S. friderici* proviennent du bassin d'Arcachon ; ils ont été préparés de façon habituelle (Duvert & Salat 1995).

RESULTATS

Sagitta setosa et *S. friderici*

Innervation

Du point de vue qui nous occupe il n'y a aucune différence entre ces deux animaux.

La Fig. 1 présente une coupe transversale dans le tronc. On note cette paroi massive et l'importance des quatre quadrants de muscle primaire impliqués dans la locomotion.

La Fig. 2 montre un détail au niveau du "mésentère" dorsal issu de la "basale" et en rapport avec le tube digestif. On voit les deux fines bandes de muscle secondaire dorsal ainsi que des ensembles de fibres A et B constituant le muscle primaire. Ce tissu musculaire a une architecture épithéliale, les fibres sont unies par différents types de jonctions décrits par ailleurs (Duvert et al. 1980 a).

Les Fig. 3, 4 et 5 montrent les zones d'innervation, contre la "basale". On distingue plusieurs modalités : 1) les zones synaptiques sont petites et disséminées le long de la "basale" (Fig. 3) ; 2) de mêmes zones synaptiques peuvent recouvrir ou être proches de plusieurs fibres voisines appartenant à des groupes de fibres A ou B (Fig. 4) ; 3) une même fibre peut être surmontée par plusieurs zones synaptiques sans qu'il soit possible d'affirmer que ce soit une même extrémité qui se ramifie (Fig. 5).

Dans tous les cas, comme cela a été précisé par ailleurs (Duvert & Barets, 1983 ; Bone & Duvert, 1991), des vésicules synaptiques sont bien visibles, elles sont parfois de plusieurs types certaines ayant un coeur dense.

Muscle primaire

Dès son origine, la musculature primaire est constituée de deux types de fibres assemblées en groupes A et B nettement identifiables (Dress & Duvert 1994 ; Duvert & Dress 1994). Aucun type intermédiaire ne peut être mis en évidence tant des points de vue architectural que morphométrique et histoenzymologique (activité Mg-ATPase que myofibrillaire).

Dans une série d'expériences portant sur la cicatrisation des animaux, de la peroxydase fut ajoutée à l'eau de mer. Dans certains cas elle marque des fibres A particulières situées à la limite des fibres B (Fig. 6, 7) et qu'aucune particularité ne signalait jusqu'ici. Dans cette expérience, le marquage est bien confiné à ces seules fibres marginales (Fig. 7). Bien qu'unies aux fibres A et B contiguës par des jonctions gap, ces fibres peuvent ainsi s'isoler de leurs voisines, ce que l'on ne pouvait soupçonner sur la base des résultats fournis tant par les études qualitatives (typologie), quantitatives (stéréologie) que développementales ; ces dernières donnaient des résultats qui convergeaient et ne laissaient apparaître aucun indice permettant de soupçonner de telles autonomies relatives. Autrement dit, une telle expérience montre qu'en dépit de la présence de jonctions gap homocellulaires et hétérocellulaires (Fig. 8) des fibres peuvent être fonctionnellement mobilisées non seulement de façon individuelle, mais aussi dans des quadrants voisins. Tout se passe comme si des "principes régulateurs" (dont les bases échappent totalement) pouvaient contrôler l'état de réseaux d'une grande régularité géométrique et correspondant à des ensembles disponibles de fibres. Il faut donc reconnaître que la rigidité architecturale des quadrants de fibres avec leur stricte alternance de groupes de fibres A et B, ne dit rien des possibilités fonctionnelles de cette musculature.

Ce type d'organisation de l'interface neuro-musculaire, telle que je viens de le décrire chez ces deux espèces de *Sagitta*, est représentative du phylum. Je vais en faire l'archétype, les cas qui vont suivre sont donc particuliers (voir tableau).

Sagitta enflata, *S. pseudoserratodentata*, *S. serratodentata*, *S. tasmanica* et *S. bierii*

En coupe longitudinale la "basale" de *S. enflata* n'a pas une épaisseur constante, elle montre de temps en temps de courtes zones de constriction. Face à ces dernières, dans l'épiderme, on voit des sections d'éléments nerveux (Fig. 9). Lorsque ces mêmes régions sont observées en microscopie électronique (Fig. 10) on voit qu'il s'agit de zones synaptiques caractéristiques, colocalisées avec les zones de moindre épaisseur de la "basale". On retrouve un aspect tout à fait comparable chez *S. serratodentata*, *S. pseudoserratodentata* et *S. tasmanica*; cependant les modalités de distribution des myosynapses le long du corps ne sont pas les mêmes dans tous les cas.

Chez *S. bierii* la basale a une épaisseur très irrégulière, son versant épidermique présentant de très nombreuses indentations. Dans des cas favorables (et compte tenu de l'état peu satisfaisant de conservation des échantillons étudiés), des myosynapses ont été localisées dans ces zones de faible constriction.

Sagitta pacifica (?), *S. ferox*

Les constriction de la "basale" sont également prononcées (Fig. 18). Les éléments synaptiques sont toujours localisés à ces endroits (Fig. 19). On note ici une nouveauté, des digitations membranaires traversent toute l'épaisseur de la "basale", reliant la membrane musculaire à la membrane synaptique. Malheureusement l'état de préservation de ces échantillons est très médiocre et on ne peut mieux préciser cette situation; c'est à peine si on peut suggérer que l'origine de ces digitations semble être la membrane plasmique des cellules musculaires (Fig. 20). Ces images exceptionnelles n'ont été obtenues que dans des fragments d'animaux provenant d'une collection particulière, fixés, inclus et identifiés comme appartenant à l'espèce *Sagitta pacifica*. Les quelques autres pièces provenant de cette collection et identifiées pareillement ne montrent pas une telle particularité, mais de classiques constriction de la basale surmontées par l'élément synaptique. Des *S. pacifica* identifiées sans ambiguïté, ne montrent pas ces digitations. S'agit-il d'une erreur d'étiquetage ou d'identification? Ou bien de telles singularités sont-elles limitées à des régions particulières du corps?

S. ferox montre des constriction accusées, comparables à celles de *S. pacifica* (Duvert & Salat, 1990).

Sagitta gazellae, *S. maxima*

Chez *S. gazellae* les zones de constriction de la "basale" sont encore plus nettes et les éléments nerveux, qui y sont logés, d'autant plus apparents (fig. 12). Au niveau des régions latérales on voit nettement que ces éléments sont bien continus avec les troncs nerveux latéraux (Fig. 11). Dans ces zones de constriction, outre le classique feutrage formé par les couches successives de fibres de collagène, toute une série de filaments s'étendent d'une face de basal lamina à l'autre, perpendiculairement aux fibres de collagène (Fig. 13), comme pour renforcer ce dispositif.

Chez *S. maxima*, les séries de constrictions le long de la "basale" sont aussi nettes (Fig. 14) ; les éléments nerveux y sont logés. Comme chez les animaux vus plus haut et comme dans ceux qui vont suivre, ces constrictions ne concernent que la partie de la "basale" au contact du muscle primaire ; cette dernière ne présente pas une telle particularité au niveau des champs latéraux (fig. 17). Bien que l'état de préservation de ces échantillons ne soit pas satisfaisant on peut caractériser les zones synaptiques dans les régions de constriction (fig. 15) ; de même on y observe les mêmes particularités que chez *S. gazellae* (fig. 16) : de petits filaments se développent d'une face à l'autre de la "basale".

S. gazellae et *S. maxima* montrent un type d'évolution comparable en ce qui concerne le complexe musculo-suelettique (Duvert & Casanova, 1964).

Sagitta lyra

Ici les constrictions de la "basale" sont les plus prononcées. Au niveau latéral on voit nettement que les nerfs sont à l'origine des myosynapses logées dans ces constrictions (Fig. 21). Dans le reste du corps, la "basale" est moins importante mais elle présente la même particularité (Fig. 22). L'état de ces animaux est extrêmement médiocre, si bien que les zones synaptiques sont faiblement préservées (Fig. 23).

Dans ces constrictions il y a peut être des filaments unissant à nouveau les deux basal laminae encadrant le feutrage de collagène.

Spadella cephaloptera

Chez les Spadellidae, la situation rencontrée est conforme à l'archétype illustré ici grâce à *Sagitta setosa* et *S. friderici*, la "basale" ayant une épaisseur moyenne de 0,3 à 0,5 mm. Il existe cependant une notable exception au niveau du muscle transversal (Fig. 24) ; on trouve ici des plaques motrices en tout point comparables à la situation décrite par exemple dans le muscle bicornis ainsi que dans d'autres muscles de la tête de *Sagitta*, avec une fente synaptique de l'ordre de 40 à 50 nm (Duvert & Barets, 1983) : une fibre musculaire envoie un prolongement en direction d'un élément nerveux synaptique (Fig. 25) traversant ainsi la "basale", un véritable appareil post synaptique se développe avec des replis membranaires pouvant délimiter un milieu extra-cellulaire dense aux électrons, continu avec le liquide de la cavité générale (cette dernière situation étant inconnue chez *Sagitta*). Ces zones synaptiques sont discontinues dans la direction longitudinale et s'étendent sur plusieurs dizaines de microns au moins.

DISCUSSION

Les modalités d'innervation motrice dans le règne animal montrent habituellement un aspect très différent de celui rencontré dans le tronc et dans la queue des chaetognathes. En particulier chez les vertébrés qui représenteraient le modèle le plus achevé, on sait combien les parties nerveuse et musculaire sont étroitement associées et se différencient conjointement par un jeu d'interactions réciproques, bien délimitées (Couteaux, 1973, 1978). Chez ces animaux les molécules participant à l'architecture de la fente synaptique (la "lame basale jonctionnelle", continue avec celle des fibres musculaires) ont été caractérisées en partie (Hall & Sanes, 1993) ; on commence à connaître leur rôle dans le développement, le maintien et le mode de fonctionnement de la jonction neuro-musculaire. Chez les chaetognathes étudiés, à l'exception de *Sagitta lyra*, l'épaisseur de la "membrane basale" ne semble pas constituer en

soi un facteur déterminant dans l'apparition des zones de constrictions synaptiques. On peut donc suggérer l'importance probable des interactions morphogénétiques autorisant leur apparition, interactions qui pourraient en évoquer d'autres, celles qui président à la mise en place des myosynapses classiques dans d'autres phylums.

Chez les chaetognathes que nous venons d'étudier et par rapport à l'archétype tel que nous l'avons défini et présenté à nouveau grâce à *Sagitta setosa* et *S. friderici*, tout se passe comme si la distribution des zones synaptiques dépendait de l'importance de la "basale" qui équivaut à la "fente synaptique" mais n'en est pas l'homologue ; tout se passe comme si ce niveau conditionnait la configuration même des zones synaptiques. En fait, cette hypothèse doit être amendée. En effet chez *S. pseudoserratodentata*, *S. enflata*, et *S. tasmanica*, la "basale" n'a pas une épaisseur vraiment supérieure à celle mesurée chez *S. setosa* (voir tableau), or, chez cette dernière, la "basale" ne présente pas de constrictions. En d'autres termes, chez ces espèces, l'épaisseur de la "basale" ne constitue pas un obstacle si l'on se réfère à l'archétype, toute chose étant égale par ailleurs (modalité de délivrance des neuromédiateurs, etc.). La "basale" n'étant pas le siège de la cause première, la raison d'être des constrictions et de la colocalisation des zones synaptiques doit être recherchée ailleurs. En revanche, il apparaît raisonnable d'associer zones synaptiques et constrictions dans le cas où les "basales" sont très épaisses, en particulier chez *S. lyra*.

Il est donc tentant de proposer le scénario suivant : les Hétérokrohniidae, réputées archaïques, ainsi que les Spadellidae, qui seraient des formes dérivées liées au benthos, n'auraient jamais développé de telles particularités synaptiques. L'archétype (Fig. 3 à 5) refléterait donc la situation myosynaptique d'origine. La particularité synaptique serait donc seconde (une apomorphie, dans la façon de parler des cladistes), elle aurait vu le jour au sein de lignées constituant les Sagittidae actuels, qui sont pourtant restés majoritairement conformes à l'archétype. Ces dispositifs (leur homologie étant supposée - avec des réserves à propos de *S. pacifica*) ont-ils apparus de façon indépendante, conduisant ainsi à autant d'évolutions parallèles? Leur raison d'être nous échappe ; mais le temps passant, cette originalité se serait diversifiée compte tenu de l'évolution de la paroi fibreuse de l'hydrosquelette. Cette hypothèse de type gradualiste, est plus séduisante que celles qui consistent à favoriser d'autres scénarios comme celui, par exemple qui verrait chez *S. enflata*, *S. serratodentata* *S. pseudoserratodentata* et *S. tasmanica* autant de termes d'un processus amorcé avec *S. lyra*

Dans un premier temps je vais essayer de tester cette façon de voir, puis, ensuite, de tenter de comprendre la signification de cet apomorphie au sein de cet étrange phylum.

TYOLOGIE DES MYOSYNAPSES DES CHAETOGNATHES

La structure de la commande locomotrice des chaetognathes, semble s'organiser autour de trois grandes modalités.

1) L'archétype

Trois étages superposés, autonomes : le niveau nerveux intraépidermique et le niveau musculaire, séparés par l'enveloppe fibreuse de l'hydrosquelette, constituent la paroi du corps des chaetognathes. Système nerveux, "basale" et musculature sont tous les trois construits selon des principes différents ; ils ont évolué de façon autonome. C'est ainsi qu'aucune corrélation topographique ne peut être établie entre les architectures nerveuse et musculaire:

une même fibre musculaire peut être surmontée par plusieurs éléments nerveux, un même élément nerveux synaptique peut surmonter plusieurs fibres. La commande s'opère à travers la "basale" selon des modalités que nous ignorons. Etant donné la rapidité de la réponse musculaire chez les *Sagitta* testées (Duvert & Savineau, 1986 ; Bone et al, 1987) il semble que la basale, qui représente le tissu conjonctif de l'animal (Duvert & Salat, 1990) soit "imprégnée" de diverses molécules impliquées dans la régulation de la contraction, et que des variations locales quantitatives et/ou qualitatives induites par les zones synaptiques soient responsables des activités locomotrices produites.

En ce qui concerne le versant musculaire, les expériences rapportées (Fig. 6 et 7) indiquent clairement que le couplage via les jonctions gap, peut-être régulé à toute autre échelle que celle concernant les seules fibres voisines puisque certaines situations font apparaître des modalités de fonctionnement à l'échelle de quadrants voisins. Il est donc clair que si un tel couplage ne saurait limiter la variété des réponses musculaires (Paul, 1995) il ne suffit pas à lui seul pour rendre compte des effets à grande échelle ; les bases même de ces synchronismes entre quadrants restent entièrement à définir.

La situation synaptique dérivée

Elle se présente selon trois modalités définies en fonction des caractéristiques de l'espace compris entre l'élément nerveux et la musculature :

2-a : types *S. enflata* , *S. serratodentata* , *S. tasmanica*, *S. pseudoserratodentata* et *S. ferox* où la "basale" est simplement amincie au niveau des myosynapses,

2-b : types *S. gazellae* et *S. maxima* auquel se rattache probablement *S. lyra* ; ici la constriction de la "basale" est forte et renforcée par un jeu de filaments qui semble s'étendre du niveau présynaptique au niveau postsynaptique,

2-c : type *S. pacifica* (sous réserve, voir plus haut) avec les digitations membranaires. Ce dernier type est tellement original qu'il est douteux qu'il soit homologue aux précédents.

Du point de vue structural cette typologie s'impose, même s'il est peu banal de définir une myosynapse sur de telles bases ; on peut trouver dans le règne animal des situations assez comparables (Duvert & Baretz 1983 ; Duvert & Salat, 1995) sans parler des muscles lisses et cardiaques des mammifères par exemple, où les éléments myosynaptiques ne sont pas associés par des constructions définies et où l'action des nerfs s'exerce à distance (Eruklar, 1994).

La myosynapse classique

Elle ne fait pas l'objet de ce travail, je ne ferai donc que la mentionner avec le muscle transversal de *Spadella* (Fig. 25). Je reviendrai plus loin sur ce thème.

SYNAPTOLOGIE ET TAXONIMIE

Il existe plusieurs modes de classification des chaetognathes compte tenu de critères touchant essentiellement la seule morphologie externe, et dont les valeurs sont diversement appréciées. Trois grandes conceptions dominent en ce domaine, celles de Tokioka (1965 a et b), de Furnestin (1957), d'Alvarino (1969) et la plus récente, celle de Casanova (1985) à laquelle je me range dans ce travail.

Furnestin propose de diviser le genre *Sagitta* en six groupes, sur la base de critères morphologiques, de considérations écologiques en prenant en compte l'étendue d'aire de répartition.

Dans le groupe "Lyra", elle propose de regrouper *S. lyra*, *S. gazellae* et *S. maxima* ; il existe ici une grande homogénéité (notamment un pont tégumentaire reliant les nageoires latérales). Or, ce sont chez ces trois espèces que l'on peut voir les indentations les plus profondes des "basales" dans les zones synaptiques. On a de bonnes raisons de penser qu'à l'origine de cet ensemble se trouve *S. lyra* qui, par spéciation, par néoténie (Casanova, 1977), aurait donné les deux autres formes y compris *S. scrippsae*. C'est souvent que ces espèces furent confondues par des chercheurs, tant leur ressemblance est étroite, en particulier les deux premières (Furnestin, 1957) ; elles ont par ailleurs une architecture musculaire comparable, de type "palissadique" et non "pennée" comme c'est le cas général chez les autres chaetognathes (Duvert & Casanova, 1994). *S. maxima* montre une architecture musculaire intermédiaire, proche du "palissadique" (Duvert & Casanova, 1994).

Tokioka (1965 a) propose de diviser le genre *Sagitta* en neuf genres distincts. L'un d'eux correspond au genre *Flaccisagitta*, on y trouve des animaux au corps mou et à la paroi musculaire fine, tels *F. lyra*, *F. gazellae*, *F. maxima*, *F. enflata* qui montrent la structure synaptique dérivée ; on y trouve également *F. hexaptera*, *F. gardineri* (qui est *S. enflata*) ainsi que *F. scrippsae* (qui est *S. lyra*). Or, *F. hexaptera* ne possède pas (ou n'aurait pas acquis ?) cette apomorphie, elle est conforme à l'archétype. Dans la mesure où le groupe *Flaccisagitta* est naturel, *S. hexaptera* en fait effectivement partie et on ne peut pas faire de lien direct entre la possession d'un complexe musculo-squelettique particulier et cette apomorphie. Cependant, tous les auteurs ne s'accordent pas sur le fait de réunir ces individus dans un même groupe. Ainsi, s'il semble incontestable que *S. lyra*, *S. gazellae* et *S. maxima* forment un ensemble cohérent, *S. hexaptera* n'aurait pas de rapport avec eux mais avec *S. enflata* (Alvariño 1969). Faut-il en conclure que *S. hexaptera* aurait perdu ce dispositif synaptique ? Signalons enfin que l'architecture du muscle primaire de *S. enflata* est plus proche du type palissadique du groupe "Lyra" que du type penné, probablement ancien, que l'on voit chez *S. hexaptera*. Je rappelle que la différence entre les modes penné et palissadique est en règle générale bien tranchée ; elle pourrait être en rapport avec des modes de vie (Duvert & Casanova, 1994).

Furnestin propose de rapprocher *S. enflata* et *S. minima*, mais cette dernière ne montre pas l'apomorphie. Elle propose également de définir le groupe "*Serratodentata*" sur la base de particularités de l'armature buccale : la possession de crochets serrulés. Tokioka fait de même en créant le genre *Serratosagitta*, tout en ne manquant pas de souligner la faiblesse de ce critère. Dans ce groupe, se trouvent des animaux qui diffèrent radicalement des précédents ; ils ont un corps turgescent, une paroi musculaire épaisse à architecture pennée. On y trouve *S. pacifica*, *S. serratodentata*, *S. pseudoserratodentata* et *S. bierii* ; en ce qui concerne la première, l'incertitude demeure (l'échantillon étudié a-t-il été mal déterminé ?) mais les autres présentent le caractère dérivé bien que moins accusé par rapport aux animaux du/des groupe(s) précédent(s).

Enfin, *S. ferox* est isolée, n'étant habituellement rattachée à aucun des groupes que nous venons de voir.

Il n'y a donc pas de rapport direct entre des particularités architecturales touchant le complexe musculo-squelettique et ce type de synapse dérivé. Etant donné que cette apomorphie n'est pas retrouvée dans les formes archaïques (Casanova, 1985) ni dans les formes

restées ou redevenues benthiques (Tokioka, 1965 b), on peut penser qu'elle a apparu uniquement dans le genre *Sagitta*, pélagique et ce dans deux grandes lignées : 1) l'une caractérisée par des animaux au corps mou et à la paroi du corps fine, en relation avec une architecture palissadique du muscle primaire ; 2) l'autre caractérisée par des animaux qui ne présentent pas d'originalité notable et dont l'architecture est celle de l'archétype chaetognathe de genre *Sagitta*, un bon nageur actif à la musculature pennée.

On peut donc conclure que, du point de vue de cette apomorphie, il y eut des évolutions parallèles au sein du phylum ; on peut également penser que ces acquisitions sont récentes et n'appartiennent pas au *Bauplan* des chaetognathes. Une hypothèse moins coûteuse mais que l'on ne peut tester dans l'état actuel de nos connaissances, consisterait à réunir *S. enflata*, *S. pacifica*, *S. serratodentata*, *S. pseudoserratodentata*, *S. tasmanica* et *S. ferox* en un groupe naturel qui serait une traduction de la forme ayant introduit cette apomorphie. Le groupe "*Lyra*" représenterait alors une lignée issue de ce stock. *S. enflata*, *S. serratodentata*, *S. tasmanica* et *S. pseudoserratodentata* feraient figure d'intermédiaires dans cette évolution, l'architecture quasi palissadique du muscle primaire de *S. enflata* accréditant cette vue en annonçant celle du groupe "*Lyra*". Ainsi se trouveraient couplés deux traits originaux au sein d'une même tendance évolutive. Mais ce n'est là qu'une pure hypothèse d'école.

MUSCLE LOCOMOTEUR, COMMANDE MOTRICE ET PHYLOGENESE

L'apomorphie qui vient d'être rapportée ne concerne, dans l'état actuel de nos connaissances, que la musculature primaire. Comment sont construites les musculatures non locomotrices ainsi que leur commande motrice dans cet étrange phylum ?

L'architecture myofibrillaire du muscle primaire semble manifestement dérivée, elle pourrait ne rien dire de l'originalité du phylum. En effet, cette architecture est proche de celle des muscles indirects du vol des insectes (Duvert & Savineau, 1986) ; or, chez ces arthropodes, ce type de musculature serait apparu de façon indépendante dans des lignées données (Pringle, 1981). Un dispositif comparable, mais qui ne saurait être homologue dans l'acceptation darwinienne du terme (les chaetognathes sont très différents des arthropodes), se retrouve donc chez les chaetognathes, ce qui laisse supposer que l'on serait probablement en présence d'un phénomène de convergence résultant d'un dispositif (d'un ensemble d'instructions conduisant à la formation de) qui "se promène" dans les ramifications "invertébrés hyponeuriens" des branches de l'arbre évolutif. Enfin, en ce qui concerne le muscle secondaire (Duvert, 1991) il pourrait être lui aussi dérivé bien qu'à ce jour il constitue une originalité certaine (une apomorphie) au sein du règne animal. En effet chez les Spadellidae, à sa place, se trouve un type de muscle différent, également connu des arthropodes C'est donc dans ce curieux contexte "arthropodien", si peu conforme au *Bauplan* chaetognathe, que s'inscrit le reste de la musculature : muscles céphaliques, musculature transversale des formes archaïques et du tronc des Spadellidae. Ces musculatures n'offrent rien de remarquable, beaucoup d'invertébrés en expriment de semblables.

En ce qui concerne le plan de construction du tronc des Spadellidae et des formes réputées anciennes, avec leurs deux bandes de muscle transversal, il est conforme à ce que l'on voit dans des groupes aussi éloignés que les archiannélides, des annélides polychètes des ascaridiformes et des kinorynques, c'est à dire chez des coelomates et des "aschelminthes" chez lesquels l'hydrosquelette semble imposer des types de construction du corps et donc

des patterns contraignants pour la musculature dans la mise en forme des mouvements. En résumé, la musculature céphalique et les muscles transversaux des chaetognathes ne présentent aucune originalité tant du point de vue de leur ultrastructure que de leur architecture dans le corps. Ils doivent refléter une condition originelle du phylum, à la différence des muscles primaire et secondaire.

L'innervation des muscles céphaliques est mal connue (Duvert & Barets, 1983) mais s'opère au moins selon deux modalités : 1) sous forme de plaque motrice typique, ramifiée largement ; 2) sous forme de contact ponctuel comme on le voit dans le muscle impair bicornis sous la bouche, et ici dans le muscle transversal des Spadellidae. Toutes ces myosynapses présentent une fente synaptique classique ; elles ne ressemblent en rien à l'apomorphie rapportée ici. Cette dernière est donc en soi originale, tant par sa présence dans certains groupes de chaetognathes que par ses développements, c'est-à-dire par son histoire dans le phylum ; je n'en connais pas d'équivalent. En revanche, elle se retrouve dans son principe même (tissu conjonctif interposé entre l'élément nerveux et son effecteur) chez divers coelomates non apparentés (Duvert & Salat, 1995) ; la situation la plus comparable est celle des Pogonophores (Gupta & Little, 1975). On voit donc qu'en dernière analyse, ce contexte système nerveux-complexe musculo-squelettique n'offre en soi aucune véritable originalité ; on retrouve ici des dispositifs traduisant des phénomènes de convergence dans le cadre d'une évolution "en mosaïque". Comme dans le cas du dispositif myofibrillaire de "type arthropodien", ce dispositif synaptique pourrait également traduire des instructions conduisant à des réalisations "se promenant" dans les branches de l'arbre évolutif.

Il existe une instable tendance évolutive dans ce phylum ; elle a modelé d'une part l'architecture des synapses et d'autre part le complexe musculo-squelettique. On sait en effet que ces niveaux d'organisation ont évolué de façon relativement autonome (Duvert & Casanova, 1994 ; Casanova & Duvert, 1996). Tout se passe comme si au cours de ces événements, le système nerveux et son effecteur musculaire avaient du s'organiser en composant avec des contraintes imposées par le tissu conjonctif, c'est à dire résultant des caractéristiques évolutives de l'hydrosquelette. Autrement dit, alors que la fonction est première (la commande motrice), puisqu'elle donne le sens, l'architecture qui en est le support (la myosynapse) dérive ici selon des directions qui lui sont propres et dans une large mesure extérieures à ce strict cadre fonctionnel. L'anatomie comparée fournit de multiples cas semblables ; dans les plus spectaculaires, les complexes architecturaux conservent leurs rapports (conf. le principe des connections de Goethe et de Geoffroy Saint Hilaire) tout en étant transposés dans des contextes nouveaux, au service de fonctions parfois très différentes (osselets de l'oreille moyenne des vertébrés, appendices d'arthropodes, etc.). Les architectures semblent donc être plus des supports que des traductions des fonctions. Dans cette optique, la tentation est forte de se limiter à en donner des lectures géométriques, topologiques, suivant ainsi l'enseignement de Goethe et de Geoffroy Saint Hilaire, puis de d'Arcy Thompson, pour ne citer que ces maîtres. Une telle démarche nous fait entrer de plain-pied dans le terrain de la pure morphologie de Goethe, celle qui dit la formation et la transformation des entités de ce monde, qui permet d'en décrire les métamorphoses et donc le développement, le devenir. Russell (1916) a probablement raison quand il dit que dans le fond, cette science là, ainsi constituée, conduit à une impasse. Il semble que de récentes conceptions, à propos du *zootype* (Slack et al. 1993) et de l'*urbilateralialia* (De Robertis & Sasi, 1995), ne vont pas dans le sens d'un abandon de ces vieilles idées à condition d'éviter deux pièges : 1) le premier consistant à confondre l'individu et les procédés et instructions qui autorisent sa réalisation ; 2) s'enfermer dans un actualisme étroit auquel on ne peut plus souscrire (Lyell et donc Darwin ici aussi, ont tort dans leurs

exagérations) et faire comme si le présent contenait tout le passé (conf. les "phylogénies moléculaires").

Sur quelles bases s'opéra l'intégration de tous ces niveaux, de toutes ces interactions ? Quel est la signification d'une telle apomorphie et de son histoire évolutive ? Serait-elle fortuite, triée par la sélection naturelle en vertu de sa haute valeur sélective, de l'avantage qu'elle confère à des chaetognathes adaptés, à la différence de leurs autres congénères, défavorisés et vivant pourtant dans de mêmes milieux, mais qui seraient de ce fait non adaptés et par là menacés dans leur survie ? Il est clair que ce n'est pas le darwinisme qui pourra nous éclairer ; cette idéologie, qui appartient à l'histoire des sciences, élève la tautologie au rang d'explication A moins de reconnaître, avec Mayr (1993), que : "le darwinisme n'est pas une simple théorie qui est soit juste soit fausse, mais plutôt un programme de recherche d'une grande complexité qui est sans cesse modifié et amélioré". Quant à voir là un dispositif récurrent (un "programme de développement") autorisé par les processus ontogéniques et se déployant au gré des plans d'organisation, il faut bien admettre qu'il s'agit là, pour l'instant, plus d'un alibi que d'une explication.

CONCLUSION

"Les causes premières ne sont point du domaine scientifique, car elles nous échapperont à jamais aussi bien dans les sciences des corps vivants que dans les sciences des corps bruts" dit Cl. Bernard, qui ajoute, avec raison : "l'expérience nous apprend bientôt que nous ne pouvons pas aller au-delà de la cause prochaine ou des conditions d'existence des phénomènes".

Nous ne pouvons que souligner notre ignorance actuelle concernant l'organisation fonctionnelle de l'interface nerf-muscle dans cet étrange phylum. Que dire alors des "conditions d'existence" de cette curieuse apomorphie ? Elles semblent traduire la grande plasticité évolutive des niveaux qui la constituent et en premier lieu de l'hydrosquelette. De même, le système nerveux est peu conditionné par la musculature locomotrice qui, en dépit de son architecture rigide, de sa monotonie formelle, reste aussi mystérieuse que le clavier qui ne laisse rien soupçonner des musiques possibles.

Face à de telles architectures aussi peu contraignantes, il apparaît clair que plus que des assemblages bornées et ajustées pour constituer ce que l'on appelle un corps, il existe des lieux où l'action peut se construire. Conçue ainsi, la fonction est canalisée par l'architecture qui la construit ; elle est définie sur le moment et modelée dans un ensemble flou, largement indéterminé *a priori*. En disant cela je ne peux que souscrire à ce que dit Vincent (1986) à propos du cerveau, et plus particulièrement sur la substance et le lieu.

"La rose est sans pourquoi ; elle fleurit parce qu'elle fleur?. Elle ne fait pas attention à elle-même, ne demande pas si on la voit" (Angelus Silesius).

LEGENDES

A fibre A
B fibre B
b "basale"

cg cavité générale
cl champ latéral
ep épiderme
i intestin

m mésentère
mp musculature primaire
ms musculature secondaire
n fibre nerveuse

nl nageoire latérale
tnl tronç nerveux latéral

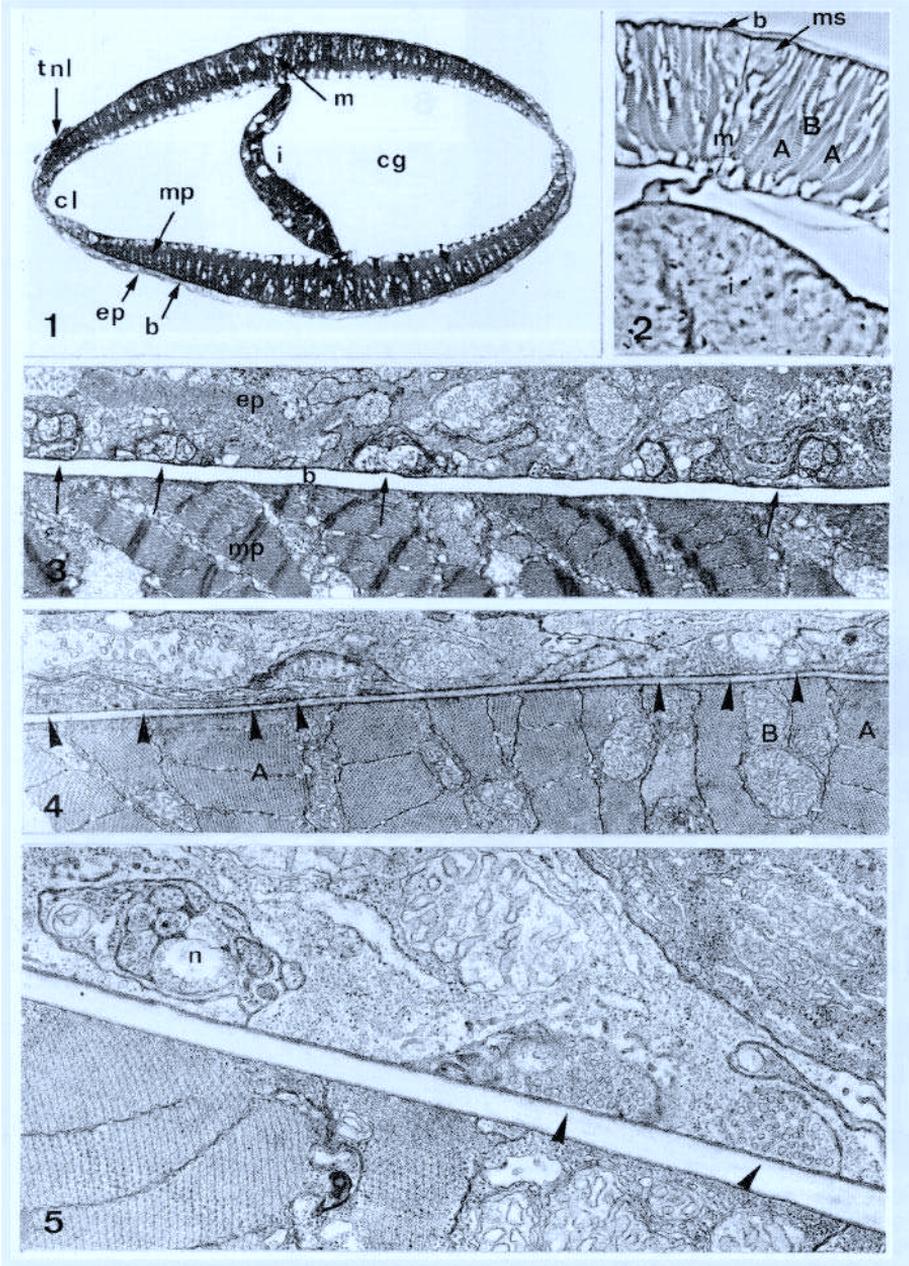


Fig. 1. Coupe transversale dans le tronç de *S. friderici*. X 210.

Fig. 2. Coupe transversale dans le tronç de *S. friderici*, au niveau du Mésentère dorsal. X 940.

Fig. 3 à 5. Relations topographiques diverses entre système nerveux synaptique et fibres A et B sous jacentes (flèches). X 6300 ; X 12800 ; X 24700.

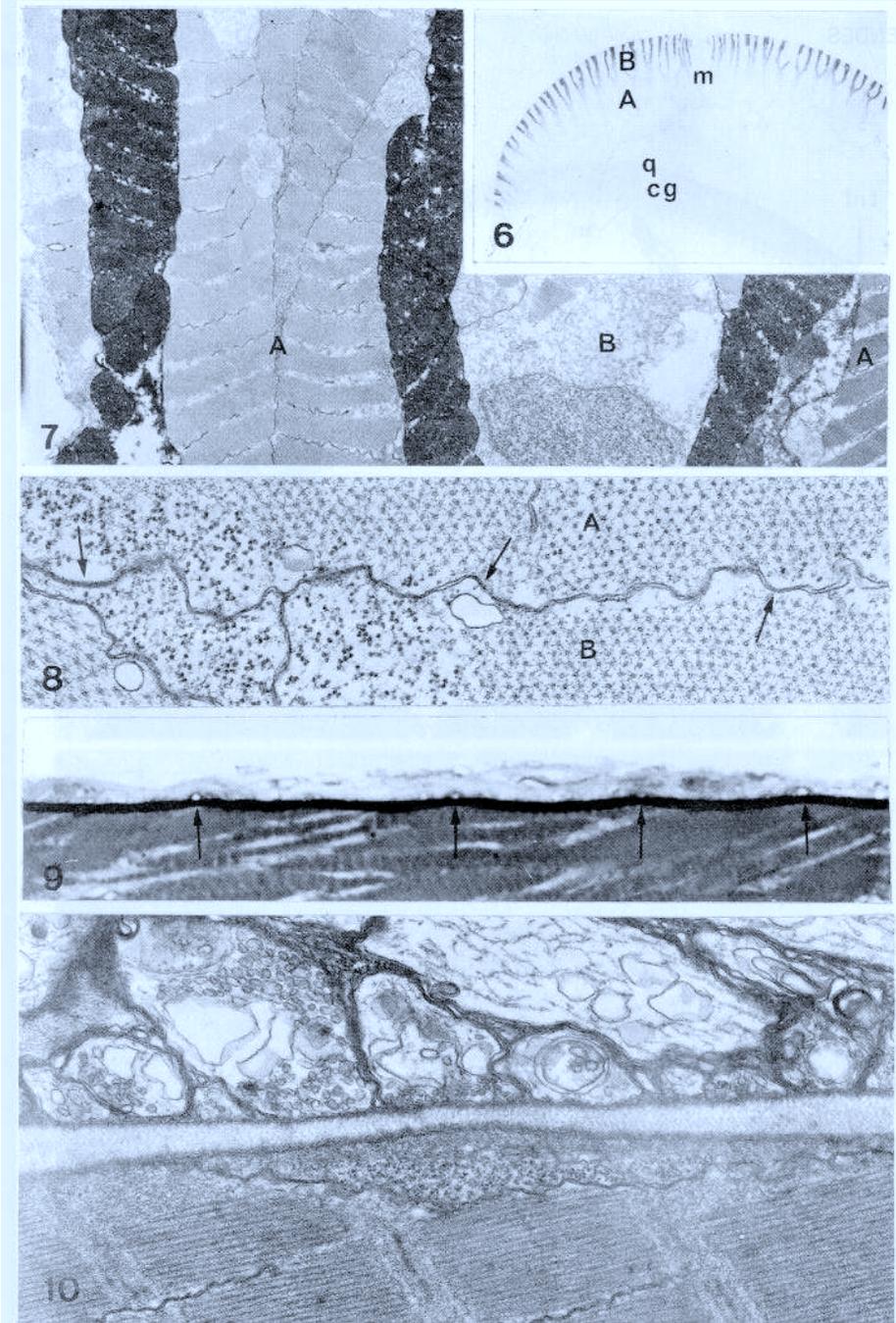


Fig. 6. Marquage préférentiel des fibres A périphériques dans deux quadrants dorsaux, X 200.

Fig. 7. Détail montrant le marquage préférentiel des fibres A les plus marginales dans ces groupes. X 6100.

Fig. 8. Jonctions gap entre fibres A et B (flèches). X 33300.

Fig. 9. *S. enflata* montrant une régulière succession de constriction de la basale, associée aux myosynapses (flèches). X 850.

Fig. 10. *S. enflata*, détail d'une myosynapse. X 24000.

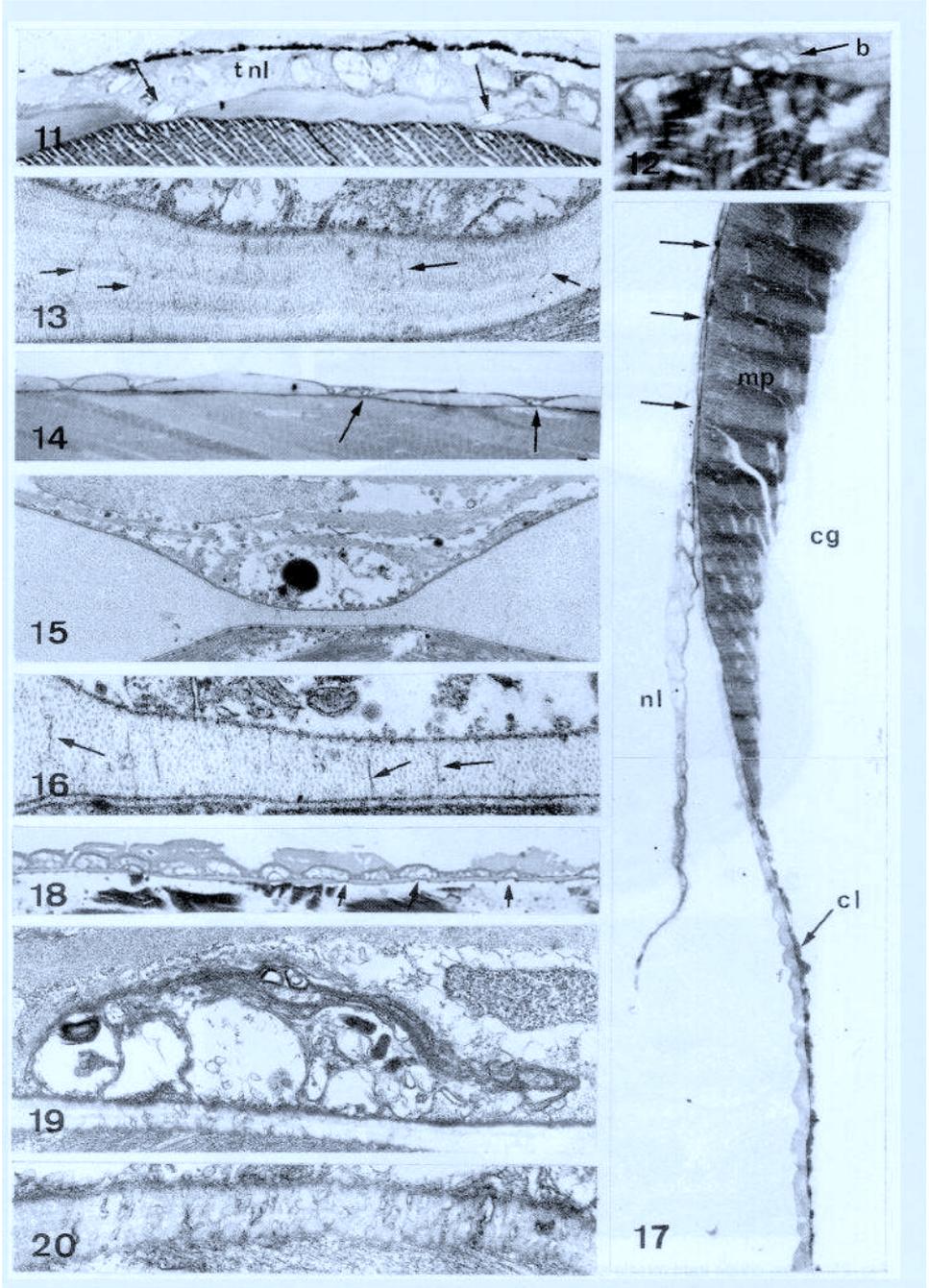


Fig. 11. *S. gazellae*, coupe au niveau des troncs nerveux lateraux montrant les ramifications synaptiques. X 460

Fig. 12. *S. gazellae*, détail d'une mysynapse. X 1000.

Fig. 13. *S. gazellae*, les flèches montrent des filaments unissant les basals lamina. X 18200.

Fig. 14, 15, 16, *S. maxima*, X 460, X 7650; X 29000.

Fig. 17. *S. maxima*, au niveau des champs lateraux les mysynapses sont absentes ; comme c'est général, la "basale" est plus épaisse qu'ailleurs. X 290

Fig. 18 *S. pacifica*, X 460.

Fig. 19, 20. *S. pacifica* (?) mysynapse avec digitations membranaïres, X 13000 ; X 33000.

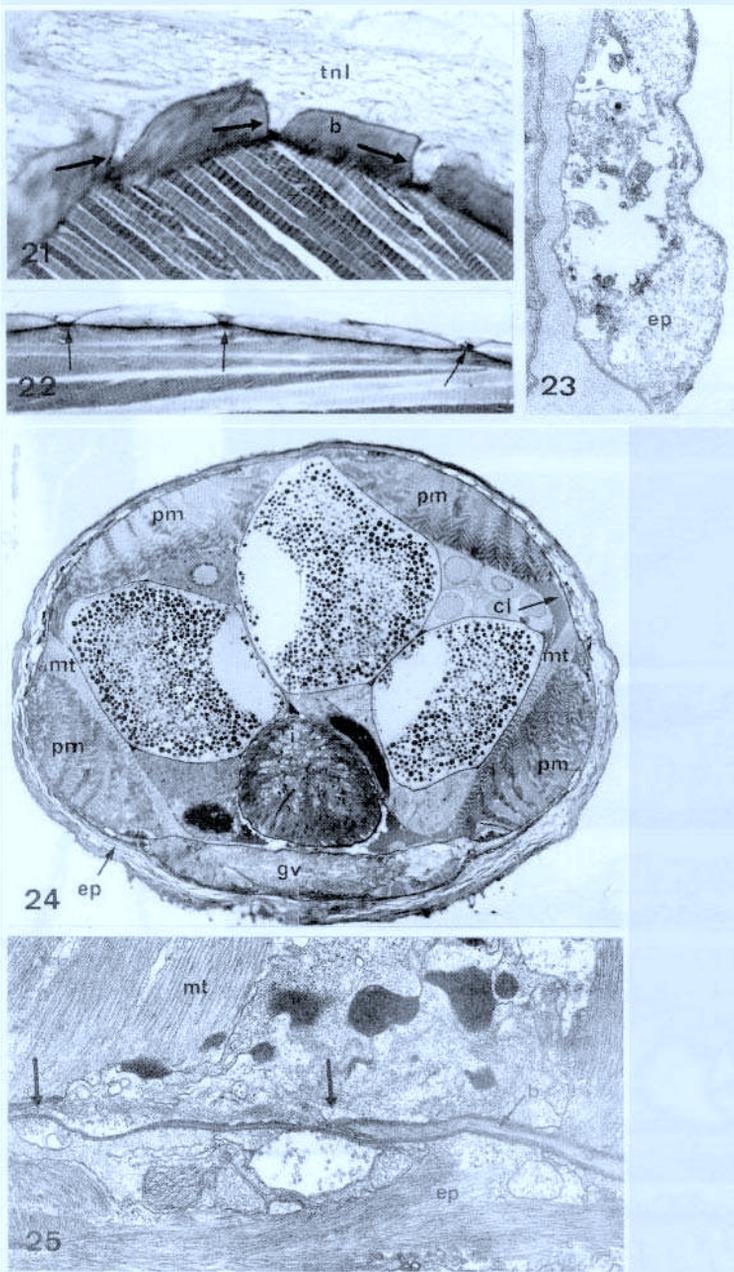


Fig. 21. *S. lyra*, coupe transversale au niveau des troncs nerveux latéraux (situation comparable à fig. 11) montrant les ramifications synaptiques (flèches), X 800

Fig. 22, 23. myosynapses (flèches) chez *S. lyra* ; X 400, X 10600

Fig. 24. Coupe transversale dans le tronc de *S. cephaloptera* au niveau du ganglion nerveux ventral ; X 180

Fig. 25. Détail montrant une myosynapse entre l'extrémité ventrale d'un muscle transversal, et un filet nerveux voisin du ganglion nerveux ventral, X 12100

TABLEAU

	Basale : épaisseur moyenne (μm)	Constriction : épaisseur minimale (μm)
<i>S. enflata</i>	0.3 - 0.5	0.15 - 0.2
<i>S. gazellae</i>	4 - 5	0.6 - 0.8
<i>S. lyra</i>	> 7	0.4
<i>S. maxima</i>	3 - 4	0.4
<i>S. bierii</i>	0.5 - 1	0.3 - 0.4
<i>S. ferox</i>	1 - 1.5	0.3 - 0.5
<i>S. pacifica</i>	0.5 - 0.6	0.2 - 0.3
<i>S. pseudoserratodentata</i>	0.6	0.35
<i>S. serratodentata</i>	1.2 - 1.4	0.6
<i>S. tasmanica</i>	0.9	0.4

ESTIMATION DE L'ÉPAISSEUR DE LA "BASALE" HORS DES MYOSYNAPSES AINSI QU'À LEUR NIVEAU. LES ANIMAUX AU CORPS RELATIVEMENT FLASQUE ET À L'ARCHITECTURE DU MUSCLE PRIMAIRE PÉNNÉE, SONT INDIQUÉS EN CARACTÈRES GRAS ; LES AUTRES SONT CONFORMES À L'ARCHÉTYPE. ON NOTERA :

1- alors que l'épaisseur de la basale varie largement, celle des constriction, au niveau des myosynapses, n'est pas supérieure à 0.6 - 0.8 mm, comme si cette dimension représentait une limite atteinte chez *S. gazellae* (un animal à la paroi du corps fine et à la musculature de type palissadique) et *S. serratodentata* qui est conforme à l'archétype (paroi du corps épaisse et musculature de type penné). Cette valeur est également celle rencontrée chez *Archétérokrohnia* qui représenterait une forme archaïque de chaetognathe, conforme à l'archétype rapporté ici.

2- Les fibrilles tendues entre les deux basai lamina, sont nets chez *S. gazellae*, *S. serratodentata* mais aussi chez *S. maxima*, *S. lyra* et *S. ferox* où l'épaisseur de la basale myosynaptique est beaucoup plus modeste.

3- La basale de l'archétype retenu, *S. setosa*, a une épaisseur moyenne de 0.28 mm (Duvert & Salat, 1990). Cette dernière est comparable aux plus basses valeurs rencontrées au niveau des myosynapses des animaux présentant des constriction.

Ces myosynapses de chaetognathes semblent donc être contraintes à l'intérieur d'architectures variant dans des limites précises et relativement étroites alors que pour le reste de la basale les limites sont beaucoup plus larges (amplitude d'environ 4 fois au lieu de 14 fois, respectivement).

EPILOGUE

Comme je l'ai laissé entendre au cours de ce travail, je crois que la thèse darwinienne est sans portée ; elle est même devenue nuisible car envahissante et dénaturée en idéologie, en système normatif. Dans le fond, c'est à mes yeux, son matérialisme candide qui est discrédité, sans parler des acquis nouveaux qu'elle ne me semble pouvoir intégrer dans sa vision du vivant pétri par la "pression de sélection" (conf. une certaine autonomie du niveau génomique que traduisent les concepts d'horloge moléculaire, d'éléments transposables, de programmes de développement, etc. ; les phénomènes d'atavisme ; la puissance et la primauté de l'épigénèse, etc. et tous ces vastes réseaux interactifs mis en place par l'ontogénèse et qui, ne cessant de se transformer jusqu'à la mort de l'individu, préparant et orientant des transformations qui ne sauraient être quelconques). Faut-il pour autant se résigner tant la difficulté est extrême ? Je voudrais signaler deux formes de pensées qui me paraissent autrement plus généreuses.

En premier lieu, en compagnie de Leibniz on peut légitimement distinguer la possibilité logique (limitée par le principe de contradiction) de la possibilité d'existence (avec son corollaire, le principe de raison suffisante, incluant cause efficiente et but). Les possibles sont de l'ordre du nécessaire, d'une nécessité géométrique, absolue ; en revanche l'existence relève de choix : c'est ce qui a la possibilité de se développer. C'est donc par l'existence que la perfection (la quantité d'essence, les types d'harmonies, le moindre investissement pour un maximum d'effet, etc.) est manifestée. Leibniz ouvre ainsi une voie permettant d'appréhender l'existence comme qualités (comme modalités qui sont autant de réalisations d'ensembles non contradictoires, c'est à dire compatibles entre eux), à travers le concept de *compossible*. "Ces réflexions font entendre admirablement de quelle manière, dans l'origine même des choses, s'exerce une certaine mathématique divine, ou mécanisme métaphysique, où prend place le maximum d'essence". Leibniz précise bien qu'il a des raisons de croire que toutes les espèces possibles ne sont pas compossibles "dans l'univers tout grand qu'il est". Nous ne sommes pas dans un monde régi par la seule nécessité matérielle. Fondée sur l'unicité première, ce que l'on appelle nature est un ordre lié (harmonieux) et, par là, les existants ne sont pas des empilements heureusement abandonnés par hasard et comme jetés en tas par le démiurge qui a pour nom "pression de sélection", ou de simples expressions de pools géniques (dans une conception qui ignore tout de l'épigénèse) dérivant au gré des places vides. Selon la remarque de Grassé, le vivant ne transmet pas un bagage *mais ce qu'il sait faire* ; c'est pour cela qu'un transformisme est possible. Les individus sont des systèmes qu'autorisent des programmes de développement qui n'ont rien de chaotique, ni dans leur propos ni dans leur histoire.

Bien sûr, on ne peut qu'évoquer ici la puissante "Monadologie" présentant un univers-essaim d'entités immatérielles, dynamiques, un monde tissé de forces vives (la monade est *appétition*, le vivant n'est pas un résidu passif, "tout se meut par soi-même") et couplées (la monade est *perception*). *L'appétition* est enveloppée dans la *perception*, selon une dynamique dont la profondeur métaphysique est impressionnante ; le vivant ne peut se dire au travers d'une pure activité intellectuelle dont l'ambition a pour horizon la seule description des mécanismes et procédés où *l'in vitro* vaut *l'in vivo* (les collections de causalités linéaires dont les ouvrages de biologie constituent autant de catalogues que l'on range). Leibniz nous invite à nous impliquer dans un univers qui est développement, rythmes, couplages... (la monade, cette "concentration de l'univers", ne peut se définir en elle-même, mais dans ses rapports

avec les autres monades), fondé sur le *principe de continuité* et des *indiscernables*. Dans le premier cas nous prenons conscience qu'un mouvement s'appuie nécessairement sur un mouvement antérieur pour pouvoir se déployer ; dans le second, nous prenons acte du fait que deux entités de ce monde ne sauraient être strictement isomorphes, elles doivent se distinguer d'une façon *absolue* et *numérique*. C'est en particulier dans les "Nouveaux essais sur l'entendement humain" que Leibniz revient longuement sur l'identité et la diversité. Cette dernière ne peut se ramener à une collection bricolée par la pluie et le beau temps, épargnée par une aveugle "sélection naturelle" au nom de la seule efficacité ; au contraire, elle dit de l'organisation dynamique, de la cohérence ou de la convenance, fondée sur l'unité qui la fait advenir à nos sens. Un grand intérêt de cette approche est d'attirer immédiatement l'attention sur l'incongru : comment est il là ? Qu'est ce qu'une exception, que dit-elle ? Par ailleurs, la continuité évoquée (Leibniz suggère l'optique évolutionniste) rend compte d'une invariance, d'une mémoire qui rassemble toute cette aventure projetée vers le futur. Comme deux êtres ne sauraient être identiques en tout point, ce qui produit la variation est métamorphose, un mouvement que le génial Goethe tentera de saisir à sa façon en créant sa Morphologie.

Bien sûr, on ne manquera pas de noter que Leibniz laisse peu de place au contingent et que dès lors la "pression de sélection" ferait bonne figure dans sa milice des gardiens de l'ordre qu'il dit être divin. En revanche, sa vision "continuiste" (sa *scala naturae* aristotélicienne) ne fait pas obstacle ici (le gradualisme se porte bien mieux que le ponctualisme), elle encouragerait même à voir plus la convenance que "l'adaptation" (si souvent confondue avec la spécialisation) ; il suffit de rappeler que d'une part les monades différent les unes des autres, ce sont des points de vue subordonnés à d'autres monades dominantes (il y a un ordre hiérarchique que l'on peut tenter de saisir à travers des ensembles, des "boîtes noires" ou systèmes), que d'autre part le monde n'est pour nous que manifestation d'un flux dynamique qui se déploie et où le temps et l'espace n'ont de réalité que pour notre pensée (le premier dit l'ordre successif, le second l'ordre simultané). Retenons enfin ceci, des "entités" de ce monde sont disponibles à toute aventure dès qu'elles cessent d'être contraintes ici et maintenant, c'est à dire dans leur dynamique même ; le monde n'est ni une machine ni une poussière newtonienne : "car tous les corps sont dans un flux perpétuel comme des rivières ; et des parties y entrent et en sortent continuellement".

Le second penseur que j'évoquerai (par un joyeux anachronisme), est Nicolas de Cuse. J'évoquerai rapidement "De la docte ignorance", en particulier la troisième partie. Au préalable et pour aller vite, je précise que le cardinal souligne l'impossibilité de saisir l'Absolu. A la manière de Pascal, il nous montre comment la pensée ne peut qu'enchaîner sans fin les raisonnements, sans épuiser son objet (tous les triangles possibles ne peuvent saisir l'idée du triangle qui les précède et dont ils sont le développement). Nous ne connaissons que par le moyen de relations ; nous sommes confinés dans l'indéterminé, empêtrés dans le plus et le moins. Nous grandissons dans la possibilité que nous avons de connaître et non dans les objets que nous constituons ; ces derniers ne sont que des résidus de nos activités, de nos efforts (ce sont des modèles, des équivalents d'une *Nature* dénaturée en devenant compréhensible : je comprends ce que je peux reproduire, dit Cl. Bernard).

"Puisqu'il est de soi évident que de l'infini au fini il n'y a pas de rapport, il est aussi par là parfaitement clair que, lorsqu'il se trouve un excédent et un excédé, on ne parvient pas au maximum absolu ; les excédents et les excédés étant finis, le maximum comme tel est nécessairement infini. Etant donné, donc, quelque chose qui ne soit pas le maximum absolu lui-même, il est évident qu'il peut être donné quelque chose de plus grand. (...) il résulte que la

mesure et le mesuré, aussi égaux qu'ils puissent être, resteront toujours différents. L'entendement fini ne peut donc comprendre précisément la vérité des choses par similitude. Car la vérité des choses n'est ni plus ni moins, consistant dans quelque chose d'indivisible. (...) L'entendement est à la vérité comme le polygone au cercle : plus il y aura d'angles inscrits, plus il sera semblable au cercle, mais jamais ne lui deviendra égal même s'il a multiplié ses angles à l'infini. (...) Il est donc clair que nous ne savons rien d'autre du vrai que le fait que nous ne pouvons savoir précisément ce qu'il est, la vérité étant la plus absolue nécessité qui ne peut être ni plus ni moins qu'elle n'est, alors que notre entendement n'est que possibilité (...) diverses espèces d'un genre inférieur et d'un genre supérieur ne se lient pas en quelque chose d'indivisible qui ne soit pas susceptible de plus et de moins, mais en une troisième espèce, dont les individus diffèrent graduellement, de telle sorte que nul d'entre eux ne participe également des deux premières ; il est composé d'elles, sans doute, mais il restreint dans son degré une seule nature d'une espèce propre ; comparée à d'autres, cette nature paraît composée de celle qui est au-dessous et de celle qui est au-dessus d'elle, et elle ne l'est pas également car aucun composé ne peut être formé de deux choses précisément égales, et, tombant au milieu entre les espèces elles-mêmes, elle l'emporte nécessairement en suivant plutôt l'une, la supérieure ou l'inférieure, comme on en apprend des exemples dans les ouvrages des philosophes, à propos des huitres, des coquillages marins, etc.

Aucune espèce ne descend donc au point d'être minima dans un genre quelconque, parce qu'avant d'arriver au minimum, elle se change en une autre, avant d'être minima.(...) C'est pourquoi l'on conclut que l'espèce est à la manière du nombre, qui progresse en ordre et qui est nécessairement fini ; de la sorte l'ordre, l'harmonie et la proportion sont alliés à la diversité”.

REMERCIEMENTS

Monsieur le Professeur R.Couteaux, qui a jeté les bases modernes de notre connaissance sur les myosynapses, a bien voulu relire et commenter ce travail, je l'en remercie vivement. De même, je remercie le Dr. J-P Casanova, découvreur de chaetognathes et spécialiste incontesté de ce beau phylum, pour avoir relu ce travail et pour ses remarques ; je lui dois l'essentiel des animaux étudiés ici

Merci à Madame C. Salat pour son aide technique précieuse, à Monsieur S. Senon pour le travail photographique, à Madame H. Thirion pour la confection du manuscrit et à mon collègue le Dr. T. Durkin pour la traduction anglaise du résumé.

Eremesiatzen dut Jose Angel Ormazabal Irakutsi baitut bidia lan horren egiteko.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVARIÑO, A (1969) Chaetognaths, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 3, 115-194.
- BONE, Q (1980), Evolutionary patterns of axial muscle systems in some invertebrates and fish, *Amer. Zool.*, 29, 5-18.
- BONE, Q, GRIMMELIKHUIJZEN, C.J.P., PULSFORD, A & RYAN, K. P (1987), Possible transmitter functions of acetylcholine and an RFamide-like substance in *Sagitta* (Chaetognatha)., *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 230, 1-14.
- BONE, Q & GOTO T. (1991) The nervous system, in : The biology of Chaetognaths, Ed. Q. Bone, H. Kapp and A.C Pierrot-Bults, Oxford Sci. Pub., 18-31.
- BONE, Q & DUVERT, M (1991), Locomotion and buoyancy, in : The biology of Chaetognaths, Ed. Q. Bone, H. Kapp and A.C Pierrot-Bults, Oxford Sci. Pub., 32-44
- BULLOCK, Th & HORRIDGE, G.A (1965), Structure and function in the nervous system of invertebrates. W.H Freeman and Company, San Francisco, London. I & II
- CALAS, A (1994) La versatilité neuronale. La vie des sciences, *Comptes rendus. t. 11, 4*, 271-285.
- CASANOVA, J-P (1977), La faune pélagique profonde (Zooplankton et micronecton) de la province atlanto-méditerranéenne. Aspects taxonomique, biologique et zoogéographique. Thèse. Univ. de Provence. (Aix-Marseille I).
- CASANOVA, J-P (1985), Description de l'appareil génital primitif du genre *Heterokhronia* et nouvelle classification des Chaetognathes. *C. R. Acad. Sci. Paris, t. 301, Série III, 8*, 397-402.
- CASANOVA, J-P, DUVERT, M & GOTO, T (1995) Emergence of limb-like appendages from fins in chaetognaths. *C.R. Acad. Sci. Paris. Life Sciences.*, 318, 1167-1172.
- CASANOVA, J-P & DUVERT M (1996) Biodiversity and evolutionary trends in the phylum Chaetognath. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 121, 83-86.
- COUTEAUX, R (1973), Motor end-plate structure. In: The structure and function of muscle. G.H. Bourne Ed. New-York, Acad. Press, Inc., 2, pp. 483-530.
- COUTEAUX, R (1978), Recherches morphologiques et cytochimiques sur l'organisation des tissus excitables, Robin & Mareuge Eds. Paris., 225p.
- DE ROBERTIS, E.M & SASI, Y (1995), A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria. *Nature*, 380, 37-40.
- DONCASTER, L (1902) On the development of *Sagitta* ; with notes on the anatomy of the adults, *Quater. J-Micr. Sci.*, 46, 351-398.
- DRESS, F & DUVERT, M (1994), Development of the locomotory muscle of the Chaetognath *Sagitta*. 2. Stereological study of fibre growth and differentiation process. *Tissue and cell.* 26, 349-373.
- DUVERT, M (1989), Etude de la structure et de la fonction de la musculature locomotrice d'un invertébré. Apport de la biologie cellulaire à l'histoire naturelle des Chaetognathes. *Cuadernos de Inv. Biol. Bilbao*, 15, 130 p.
- DUVERT, M, (1991), A very singular muscle : the secondary muscle of chaetognaths. *Phil. Trans. R. Soc, London, B.*, 332, 245-260.
- DUVERT, M & BARETS A.L (1983), Ultrastructural studies of neuromuscular junctions in visceral and skeletal muscles of the Chaetognath *Sagitta setosa*. *Cell Tissue Res.*, 233, 657-669
- DUVERT, M & SAVINEAU, J-P (1986), Ultrastructural and physiological studies of the contraction of the trunk musculature of *Sagitta setosa* (Chaetognath). *Tissue and Cell*, 18, 937-952.
- DUVERT, M & SALAT, C (1990), Ultrastructural and cytochemical studies on the connective tissue of chaetognaths. *Tissue and Cell.*, 22, 865-878.
- DUVERT, M & DRESS, F (1994), Development of the locomotory muscle of the chaetognath *Sagitta*, 1, Quantitative and qualitative aspects of the body and muscle tissue development within the phylum. *Tissue and Cell*, 26, 333-348.
- DUVERT, M & SALAT, C (1995), Ultrastructural studies of the visceral muscles of Chaetognaths, *Acta Zoologica*, 76, 75-87.
- DUVERT, M GROS, D & SALAT, C (1980), Ultrastructural studies of the junctional complex in the musculature of the arrow-worm *Sagitta setosa* (Chaetognatha). *Tissue and Cell*, 12, 1-11.

- DUVERT, M, TRAMU, G & SALAT, C (1992), Recherches immunocytochimiques sur la présence de neuro-modulateurs chez l'invertébré *Sagitta* (Chaetognathe), 1st Colloque Soc. Neurosci., Abs. ,E 27. 185p.
- DUVERT, M & CASANOVA, J-P (1994), Biodiversity at the cellular and supra-cellular levels of the musculo-skeletal complex of Chaetognaths, Bull. Soc. Zool. Fr. 119, 309-314.
- ERUKLAR, S.D (1994), Chemically mediated synaptic transmission : an overview. In : Basic Neurochemistry, Ed. G.J Siegel. Raven Press, New-York, 181-208.
- FURNESTIN, M-L (1957), Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. Rev. Trav. Pêches marit., 21 (1&2), 356 p.
- GHIRARDELLI, E (1994), The state of knowledge on Chaetognaths, in : Contributions to animal biology, Halocynthia Association, 237-244.
- GHIRARDELLI, E (1995), Chaetognaths : Two insolved problems : the coelom and their affinities. In : Body cavities : Function and phylogeny, Eds : G. Lanzavecchia, R. Valvassori and M.D Candia Carnevali., Selected Symp. and Monogr. U.Z.I., Modena., 167-185.
- GOTO, T & YOSHIDA, M (1981). Oriented light reaction of the arrow-worm *Sagitta crassa* Tokioka. Biol. Bull., 160, 419-430.
- GOTO, T & YOSHIDA, M (1987), Nervous systems in Chaetognatha. In : (ed.), Nervous systems in invertebrates, Ed. M. A Ali, New-York, Pleum Press, p. 461-481.
- GOTO, T, KATAYAMA-KUMOI, Y, TOHYAMA, M & YOSHIDA, M (1992), Distribution and development of the serotonin and RF-amide like immunoreactive nervous in the arrow-worm, *Paraspadella gotoi* (Chaetognatha). Cell tissue Res., 267, 215-222.
- GRASSI, G.B (1883) I Chaetognati. Fauna Folora Golf. Neaple, 5, 126 & pl.
- GUPTA, B.L & Little, C (1975) Ultrastructure, phylogeny and Pogonophora. Z. Zool. Syst. Evolut. Forsch. 45-63;
- JOHN, C. C (1933), Habits, structure and development of *Spadella cephaloptera*, quater. J. Micr. Sci., 75, 625. 696.
- KAPP, H (1991) Morphology and anatomy. In : The biology of Chaetognaths, Ed. Q. Bone, H. Kapp and A.C Pierrrot-Bults, Oxford Sci. Pub., 5-17.
- MAYR, E (1993), Darwin et la pensée moderne de l'évolution. Ed. O. Jacob, Paris, 248 p.
- NIELSEN, C (1995) Animal evolution, interrelationships of the living phyla. Oxford Univ. Press. 467p.
- PAUL, D.L (1995), New functions for gap junctions, Current Opinion in Cell Biol., 7, 665-672.
- PRINGLE, J.W.S (1981) The evolution of fibrillar muscles in insects, J. Exp. Biol., 94, 1-14.
- RUSSEL, E.S (1916) Form and function, Murray, London, 383 p.
- SHINN, G.L & ROBERTS, M.E (1994) Ultrastructure of hatching chaetognaths (*Ferosagitta hispida*) : epithelial arrangement of the mesoderm and its phylogenetic implications. J. Morphol., 219, 143-163.
- SLACK, J.M.W, HOLLAND, P.W.H & GRAHAM, C.F (1993) The zootype and the phylotypic stage. Nature, 361, 490-492.
- TELFORD, M.J & HOLLAND, P.W.H (1993), The phylogenetic affinities of the chaetognaths : a molecular analysis. Mol. Biol. Evol., 10, 660-676.
- TOKIOKA, T (1965 a), The taxonomical outline of Chaetognatha. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., XII, 335-357.
- TOKIOKA, T (1965 b), Supplementary notes on the systematics of Chaetognatha. Publ. Seto Mar. Biol. lab., XIII, 231-242.
- VALENTINE, J.W (1989), Bilaterians of the Precambrian-Cambrian transition and the annelid-arthropod relationship. Proc. Natl. Acad. Sci. USA ; 86, 2272-2275.
- VINCENT J-D (1986), Biologie des passions, Ed. O. Jacob, 406 p.
- ZACH, W.H & SANES J.R (1993), Synaptic structure and development : the neuromuscular junction. Cell, 10, 99-121.