

LA BRANCHE PRESPIRACULAIRE DES CEPHALASPIDES

par

H. DAMAS

Extrait de

« Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique »

Tome LXXXV — 1954

LA BRANCHIE PRÉSPIRACULAIRE DES CEPHALASPIDES

par

H. DAMAS

Dans ses magistrales recherches sur les Céphalaspides (1927-1935) STENSIÖ arrive à la conclusion que ces Agnathes fossiles présentaient une segmentation céphalique beaucoup plus primitive que celle de tous les Vertébrés actuels. Chez eux, « la branchiomérie, la neuromérie et la vasomérie de la tête sont en parfait accord l'une avec l'autre » (p. 189-1927). De plus, ils possédaient une branchie préspiraculaire précédée par un arc prémandibulaire complet, innervé par un rameau ventral du nerf ophtalmique profond. Peut-être même ce nerf, comme aussi le trijumeau proprement dit, présentait-il un rameau viscéral, et était-il bâti par conséquent sur le type du nerf branchial habituel. Aussi, l'opinion se répand de plus en plus que le Vertébré primitif devait être construit sur ce plan. Un article récent de PIVETEAU sur le problème du crâne expose cette idée de façon particulièrement nette.

Il est remarquable, cependant, que tous les Vertébrés, Cyclostomes comme Gnathostomes, sont bâtis sur un autre plan. Jamais il n'existe chez eux d'arcs prémandibulaires, à moins que l'on interprète comme tels soit les trabécules (DE BEER) soit les arcs labiaux de certains Poissons. Lorsqu'il est reconnaissable, le segment prémandibulaire demeure toujours confiné dans l'épisme. Embryologiquement, il est à la fois pré- et supra-buccal. Toujours, la première poche branchiale est hyomandibulaire. Chez un Vertébré aquatique, le facial est toujours le nerf branchial le plus antérieur. Le maxillo-mandibulaire innerve la région de la bouche. Il ne possède pas de rameau viscéral, car les structures auxquelles il se distribue dérivent du stomodaeum et de la lame latérale mandibulaire. L'ophtalmique profond innerve la région prébuccale, le rostre. Etant prébuccal, il ne possède ni composante viscérale ni rameau ventral.

L'existence éventuelle, chez les Céphalaspides, d'un arc prémandibulaire complet, d'une branchie préspiraculaire et de nerfs maxillo-mandibulaire et ophtalmique profond bâtis comme des

nerfs branchiaux typiques amène donc une transformation importante du schéma que nous possédions de la structure céphalique des Vertébrés. Certes, la constitution ainsi décrite est parfaitement homonome et, à ce titre, peut paraître plus primitive. Il est remarquable cependant que les caractères négatifs cités plus haut se retrouvent identiques chez les Cyclostomes et chez les Gnathostomes, deux groupes séparés depuis le secondaire.

Bien que les vues de STENSIÖ aient été généralement admises, il y eut quelques tentatives pour proposer d'autres interprétations. ALLIS (1931) fit observer que, chez les Vertébrés, la bouche est toujours subterminale et, pour cette raison, annexe la première poche à la bouche. D'autre part, l'ophtalmique profond ne passe jamais sur le plancher de l'orbite comme la structure décrite sous ce nom par STENSIÖ, mais dorsalement par rapport au nerf optique. ALLIS en conclut que chez les Céphalaspides, ce nerf devait sortir de l'orbite pour se perdre sous la peau et que dans les pièces fossiles, il devait avoir disparu. Dans ce cas, le premier nerf pénétrant dans la chambre oralo-branchiale ne pouvait être que la branche maxillaire du trijumeau, le second, la branche mandibulaire. Les Céphalaspides, dans cette conception, sont bâtis sur le plan des Vertébrés habituels.

En 1943, j'ai, sans insister, suggéré que la poche préspiraculaire était peut-être simplement l'espace où battait le vélum, ou tout au moins une cavité dépendante de la bouche et nécessaire pour les mouvements d'aspiration de la nourriture chez un animal dépourvu de machoires. J'ai souligné, de plus, que le massif branchial des Céphalaspides avait subi un transport secondaire vers l'avant, jusqu'à précéder l'extrémité antérieure du cerveau et l'orifice nasal. Ce trait d'anatomie paraît la preuve d'une spécialisation fort poussée, en particulier d'une altération de la métamérie primitive. Il interdit de voir en ces organismes des formes ancestrales.

Récemment, LINDSTRÖM (1949), pour comparer le système nerveux des Lamproies à celui des Céphalaspides, utilise l'hypothèse d'ALLIS suivant laquelle l'ophtalmique profond devait être dorsal. Pour lui, le premier nerf visible dans la chambre oralo-branchiale est le trijumeau proprement dit, le second le facial. La première poche est alors hyo-mandibulaire.

Enfin, très récemment, WÄNGSÖ (1952) a repris le problème sur pièces, en utilisant la méthode des dissections à l'aiguille

et non celle des coupes et en s'appuyant surtout sur une autre espèce, *Cephalaspis signata*, alors que STENSIÖ s'était intéressé surtout à *Kiaeraspis auchenaspidoides*. L'étude, aussi minutieuse que celle de STENSIÖ, arrive à des conclusions absolument différentes, malheureusement remises en question par une note complémentaire.

D'après l'étude principale, la première fosse visible dans la chambre oralo-branchiale est en réalité une fosse stomodéale et représente l'espace où bat le vélum. Le premier nerf à pénétrer dans cette chambre, nerf à la fois moteur et sensible probablement, passe sous le nerf optique et ne peut donc être l'ophtalmique profond. Ce dernier devait être dorsal et peu développé. Quelques unes de ses fibres ont été retrouvées en avant de l'œil chez certains fossiles (pl. 37). Le second nerf ne possède pas de renflement ganglionnaire. Il est donc exclusivement moteur. Avec le premier, il constitue la même paire que le maxillo-mandibulaire des Vertébrés actuels. Ni l'un ni l'autre ne possède d'ailleurs de rameau viscéral. Dans le fossile, ces nerfs se terminent, le premier en avant de la première poche branchiale et sur les côtés de la région buccale, le second dans la partie la plus antérieure de la seconde poche ou dans la première. Ils innervent probablement la région située en avant du premier orifice branchial, le vélum et la bouche. Derrière ce nerf, le VII innervait l'espace compris entre le 1° et le 2° orifice branchial, le IX l'espace entre le 2° et le 3° orifice et le X le restant des branchies. Leur disposition était donc essentiellement la même que celle des nerfs craniens des Cyclostomes actuels, nerfs qui dans la région branchiale sont tous posttrématiques.

Cette conception de la structure des Céphalaspides supprime le problème posé par STENSIÖ. La première branchie, comprise entre le mandibulaire et le facial, est spiraculaire. Les nerfs sont disposés suivant le schéma classique de leur distribution chez les Vertébrés.

Autres nuances entre les travaux : WÄNGSÖ ne reconnaît pas aux vaisseaux une allure métamérique ; les champs dorsaux sont innervés par une branche du facial dont la distribution varie d'espèce à espèce et n'est pas métamérique. Ces champs sont probablement — non des organes électriques dont ils ne possèdent pas le volume — mais des organes spécialisés de la ligne latérale du facial.

Mais après avoir consacré près de 250 pages à faire rentrer

les Céphalaspides dans le cadre des Vertébrés connus, WÄNGSÖ, dans une note supplémentaire de 3 pages, affirme qu'un examen nouveau du fossile l'amène à modifier complètement ses conclusions. Maintenant, le facial se distribue à la seconde crête interbranchiale, se place donc derrière la seconde branchie qui correspond ainsi à l'évent. Le nerf situé plus avant, le rameau mandibulaire du trijumeau, se place derrière la première branchie qui redevient préspiraculaire. Le territoire précédant la première branchie est un arc prémandibulaire. Le nerf qui s'y distribue, décrit plus haut comme rameau maxillaire, devient la branche viscérale de l'ophtalmique profond.

Le problème n'est pas simplifié par cette rétractation. Certes, dans une question aussi complexe, les divergeances de vues entre les auteurs, les changements d'avis d'un même auteur sont inévitables. Qu'il ait été possible de décrire dans un pareil détail, le structure fine de fossiles de quelques centimètres de largeur démontre une maîtrise extraordinaire. Mais il est permis de dire que l'analyse des textes, la comparaison des photographies, des reconstitutions de *Hoelaspis auchenaspidoides* (STENSIÖ 1927), *Cephalaspis signata* et *Nectaspis areolata* (WÄNGSÖ 1952) soulèvent des difficultés, parfois même révèlent des contradictions.

Il faut se rappeler d'ailleurs que les fossiles, si admirablement conservés qu'ils soient, ne comprennent jamais qu'une partie des animaux : les tissus squelettiques. Toutes les parties molles de l'animal manquent et doivent être imaginées, qu'ils s'agissent des branchies, de la bouche, du vélum, des nerfs et des vaisseaux. Ces derniers sont connus jusqu'au point où ils quittent l'endosquelette. Chose très grave, le plancher de la chambre oralo-branchiale manque toujours. Donc nous ne connaissons que la partie épitrématique des Céphalaspides. Tout ce qui correspond aux organes situés en dessous des orifices branchiaux de la Lamproie ou de l'Ammocète manque, c'est à dire des organes importants tels que l'aorte ventrale, les artères branchiales afférentes, éventuellement l'endostyle. Pour avoir une idée complète des Céphalaspides, il nous manque en fait beaucoup de documents.

Il est donc permis de dire que le problème posé par STENSIÖ n'est pas tranché. Avant d'admettre définitivement le schéma du Vertébré qu'il nous propose, il semble utile d'analyser de près les faits invoqués en faveur de l'existence d'une poche préspiraculaire, faits qui sont tirés de l'étude des poches viscérales, des nerfs et des vaisseaux.

1)
moula
doide
à con
La
de dé
petit,
de la
Les 5
posté
étroit
tous
Or
exact
posté
haute
amen
pouv
se rac
lequel
que l
poche
Il n
cette
relati
de 6
comp
premi
fosse
hyom
L'a
culair
rattac
perme
cavité
des C
avec
Ch
le cou
puiss
l'orifi
branch

1) La photographie (pl. 51), la reconstitution (fig. 4) et le moulage (fig. 36) de la face ventrale de *Kiaeraspis auchenaspidoides* présentés par STENSIÖ (1927) sont les premiers documents à considérer.

La chambre oralo-branchiale y est creusée d'un certain nombre de dépressions. En avant, un espace médian, triangulaire, assez petit, représente certainement la bouche. A droite et à gauche de la saillie axiale qui contenait l'aorte, se répondent des creux. Les 5 premiers, qui ont à peu près la même dimension antéro-postérieure, sont transversaux ; les 5 suivants, de plus en plus étroits, s'inclinent peu à peu vers l'arrière. STENSIÖ interprète tous ces creux comme la portion dorsale de fosses branchiales.

Or, le premier creux — la poche préspiraculaire — n'a pas exactement la même forme que les suivants. Tandis que l'angle postéro-externe de ceux-ci se continue vers l'arrière jusqu'à hauteur du milieu de la poche suivante, par un sillon qui devait amener à l'orifice branchial externe, la première poche est dépourvue de pareil conduit. En effet, son bord antéro-externe se raccorde en se courbant, au bord antérieur de la poche suivante lequel s'applique directement à la muraille externe. Ainsi, alors que les autres poches branchiales s'ouvriraient vers l'arrière, la poche préspiraculaire serait tout à fait transversale.

Il ne semble pas qu'aucun fossile montre l'orifice externe de cette première poche. Dans une figure de WATSON (1954, p. 19) relative à un *Cephalaspis* sp. se trouvent dessinés les contours de 6 orifices branchiaux. Si l'on replace ce dessin sur le contour complet d'un *Cephalaspis* de même forme, on constate que le premier de ces orifices est trop postérieur pour appartenir à la fosse préspiraculaire. Vraisemblablement est-il l'orifice de la poche hyomandibulaire.

L'absence de fossile montrant l'orifice de la poche préspiraculaire, le manque de traces d'un canal branchial externe qui s'y rattacherait, la perte par les fossiles de tous les tissus mous permettent de mettre en question la nature branchiale de cette cavité. Pour cela, il faut se représenter le mécanisme respiratoire des Céphalaspides, ce qui n'est possible que par comparaison avec les Cyclostomes actuels.

Chez l'Ammocète et chez les Myxines (GUSTAVSON 1934), le courant respiratoire est entretenu par le battement d'un vélum puissant. L'eau pénètre par la bouche chez l'Ammocète, par l'orifice nasal chez la Myxine. Les contractions des parois branchiales servent simplement à aider à l'expulsion de l'eau.

Chez la Lamproie adulte, l'eau pénètre par la première branchie et sort par les suivantes. Comme les muscles de celles-ci sont uniquement constricteurs, le gonflement des poches est provoqué par un afflux de sang dans les vastes sinus péribranchiaux. Contractions du cœur et battements des branchies y sont, comme chez les Poissons, synchrones.

La disposition réalisée chez la Lamproie adulte ne peut être primitive. Elle est liée à la structure en ventouse de la bouche et donc à la vie parasitaire. Elle assure la permanence du courant respiratoire même lorsque l'animal est fixé à une proie ou à une pierre par sa ventouse. Ce mécanisme respiratoire, d'ailleurs, ne pouvait être réalisé chez les Céphalaspides. Il suppose, en effet, des poches enfermées dans un sac musculaire capable de se contracter et un dispositif chargé d'assurer le gonflement de la branchie. C'est ce qui est réalisé chez la Lamproie. La poche est rétrécie aussi bien du côté interne que du côté externe : un orifice étroit relie la branchie à l'aqueduc. Entre la muqueuse respiratoire et les muscles constricteurs s'étend le sinus sanguin dont le gonflement relâche les muscles et ouvre les poches. Pour autant que permettent d'en juger les fossiles, où seule la partie dorsale du squelette est conservée, les branchies des Céphalaspides confluaient dans le plan médian, n'étaient donc pas des poches fermées. Chez *Cephalaspis signata*, d'autre part, WÄNGSÖ croit avoir trouvé, et ses photographies indiquent, les insertions des lames portant les filaments branchiaux. Il n'y avait donc place ni pour des muscles constricteurs, ni pour un sinus péribranchial. On ne voit pas d'autre part sur quoi pourrait s'insérer des muscles qui auraient pour fonction d'écartier le plancher de la chambre oralo-branchiale.

Force est donc d'admettre que les Céphalaspides respiraient plutôt comme le font actuellement les Ammocètes. La seule autre hypothèse possible — mais peu vraisemblable — est que le courant respiratoire fut entretenu par le battement de cils vibratiles comme chez l'Amphioxus et les Urochordés. STENSIÖ d'ailleurs, admet l'existence d'un vélum qu'il place sur la crête séparant la fosse préspiraculaire de la suivante (1927 — p. 161, fig. 31 A). C'est d'ailleurs la seule position possible. L'imaginer plus en avant, sur la crête qui limite vers l'arrière l'espace buccal, serait supposer que le vélum battait en partie à l'extérieur, ce qui l'eût rendu inopérant.

Dans cette hypothèse, la fosse préspiraculaire est homologue de l'arrière bouche de l'Ammocète, cavité qui dérive du stomo-

daeur
pas d
muchi
Ceph
invag
du se
chez
dérive
la pr
la po
nique
branch
vélum
assez
crêtes
grand
STEN
nerfs

La
branch
En e
et fi
branch
Deva
press
poch
moins
chez
espèc
véla
sugg
tion
limite
surpr
Chez
Prem
sible

Ce
soute
taire
WÄN
signa

daem et est donc d'origine ectodermique. STENSIÖ ne recule pas devant cette conclusion. Il écrit (1927 p. 167) « there is much reason to believe that the prespiracular gill-sac of the Cephalaspids too was formed by the ectoderm of the stomodaeum invagination ». Les branchies postérieures, situées à l'intérieur du squelette sont, évidemment, des dérivés pharyngiens comme chez les Cyclostomes actuels (p. 168). Si la fosse préspiraculaire dérive du stomodaeum, et les autres de l'entoblaste pharyngien, la première ne peut être homologue des suivantes. Si on admet la position du vélum proposée par STENSIÖ, seule position mécaniquement possible d'ailleurs, on est amené à nier le caractère branchial de la fosse préspiraculaire. L'espace situé en avant du vélum se divise, comme chez l'Ammocète, en une partie antérieure, assez petite, le vestibule buccal — ici limité vers l'arrière par les crêtes rostrales — et une partie postérieure beaucoup plus grande, l'arrière bouche où bat le vélum. Il est probable que STENSIÖ se fut rangé à cette opinion, n'eut été la disposition des nerfs et des vaisseaux, problème qui sera repris plus loin.

La question de la position du vélum dans la chambre oralo-branchiale paraissait tranchée par les recherches de WÄNGSÖ. En effet, cet auteur décrit chez *Nectaspis areolata* (pls 108-109 et fig. 15) une puissante crête précédant la première poche branchiale, crête qu'il interprète comme le soutien du vélum. Devant elle, s'étend l'aire buccale qui présente une paire de dépressions, mal séparées de la région buccale et comparables aux poches préspiraculaires de *Hoelaspis*. Une crête semblable, mais moins forte et dirigée obliquement vers l'avant et le dehors existe chez *Cephalaspis signata* et chez *C. acuminata*. Chez ces deux espèces WÄNGSÖ signale même l'existence, derrière la crête vélaire, d'un sillon énigmatique qu'entre autres hypothèses, il suggère d'interpréter comme la gouttière coronaire. La conservation de cette dernière serait une indication péremptoire de la limite vers l'avant des poches branchiales, mais serait aussi assez surprenante, étant donné qu'il s'agit d'une structure épithéliale. Chez *Boreaspis*, par contre, la crête vélaire est presque invisible. Première poche branchiale et arrière bouche se continuent insensiblement l'une dans l'autre.

Cette première interprétation de WÄNGSÖ renforçait l'idée soutenue plus haut. Malheureusement, dans sa note supplémentaire, ayant changé d'opinion concernant la distribution des nerfs, WÄNGSÖ admet que la première poche branchiale de *Cephalaspis signata* est préspiraculaire et en conclut que la fosse précédant

la crête vélaire chez *Nectaspis areolata* est en réalité une branchie préspiraculaire. Il résulte de ce changement d'avis 1) que la fosse branchiale antérieure de *Cephalaspis signata* acquiert une taille anormalement grande, deux fois supérieure à celle des suivantes, chose anormale chez les Céphalaspidés, 2) que la crête vélaire de *Cephalaspis signata*, décrite p. 129 et figurée pl. 29/2, est supprimée; 3) que la crête vélaire de *Nectaspis areolata* devient une crête interbranchiale bien que sur les planches 108 et 109 elle paraisse beaucoup plus puissante que les véritables crêtes interbranchiales et n'en semble pas l'homologue. D'ailleurs, ainsi qu'il a été souligné plus haut, la limite entre la poche préspiraculaire et la poche hyomandibulaire de *Hoelaspis auchenaspidoides* n'a pas, à en juger par les figures de STENSIÖ la même forme que les crêtes interbranchiales.

N'était l'interprétation donnée aux nerfs, nul n'hésiterait à voir dans la crête vélaire de *Nectaspis areolata* et son correspondant dans les autres formes, la limite postérieure de la bouche. D'autre part, il est indiscutable que pour pouvoir imaginer un mécanisme respiratoire effectif chez ces fossiles apparentés aux Lamproies, il faut admettre qu'ils possédaient un vélum. Or, la seule place fonctionnelle pour cet organe se trouve sur la crête séparant la fosse préspiraculaire de la suivante, fait qui interdit d'homologuer la fosse préspiraculaire aux véritables branchies.

2) Seule donc la disposition des nerfs a conduit les auteurs à imaginer cette branchie préspiraculaire dont d'ailleurs, il faut le souligner, le canal excréteur est inconnu. Mais la disposition des nerfs a été décrite de plusieurs façons. Dans les fossiles, nerfs, vaisseaux et artères n'ont laissé d'autres traces que l'emplacement des canaux où ils circulaient. Une étude très minutieuse est nécessaire pour décider de la signification de ces canaux, d'autant plus que les anastomoses entre les divers systèmes sont nombreuses. La planche 109 de WÄNGSÖ, par exemple, montre une série de troncs rectilignes partant de la région du crâne et divergeant vers le bord du bouclier céphalique. De ces troncs, les uns sont des nerfs, les autres des artères, les derniers des veines. Or, tous sont réunis par des branches transversales. Les nerfs traversent d'ailleurs des cavités comme l'orbite, l'oreille interne, le myodome. Leur trajet dans ces cavités n'est pas toujours marqué sur les parois. Aussi LINDSTRÖM (1949, p. 146) a pu, sur les dessins de STENSIÖ (1927), suggérer des trajets très différents pour les nerfs VII, IX et X. Les auteurs s'ac-

corden
entre
exemp
« And
travers
correc
condit
compo

Pou
orolo-
un ran
le spé
la po
du tri
derriè
Dans
l'opha
chamb
le pre
au ma
antéri
chial
compl
maint
le ne
donne
le ran
ramea
schém
basé

Or
des d
versa
planc
exter
l'orif
est m
de la
bran
gée
(pl.
A

cordent pour signaler les difficultés causées par ces connections entre systèmes différents. STENSIÖ (1927, p. 135) déclare par exemple à propos du rameau viscéral de l'ophtalmique profond : « And it is also possible, of course, that the said canal was traversed solely by such a vein. To decide positively what is correct in such a question as this is not possible. » *Dans ces conditions, les descriptions ne peuvent être qu'interprétatives et comportent une part indéniable d'hypothèses.*

Pour STENSIÖ, le premier nerf à pénétrer dans la chambre oralo-branchiale est l'ophtalmique profond et ce nerf possède un rameau viscéral dont l'origine est, par exemple, visible sur le spécimen de la planche 45. Ce nerf se distribue en avant de la poche préspiraculaire. Le nerf suivant représente le restant du trijumeau, qui possède aussi un rameau viscéral, et se place derrière la cloison séparant la poche préspiraculaire de la suivante. Dans son texte initial, WÄNGSÖ avait rejeté cette opinion : l'ophtalmique profond est dorsal, les 2 premiers nerfs de la chambre oralo-branchiale sont dépourvus de rameau viscéral, le premier est mixte, le second moteur ; à eux deux ils répondent au maxillo-mandibulaire des Vertébrés actuels. Ces deux nerfs antérieurs devaient innover l'espace précédant le 1^o orifice branchial derrière lequel se termine le facial. Ces conclusions sont complètement modifiées par la note complémentaire : le facial maintenant s'arrête le long de la seconde cloison interbranchiale, le nerf précédent derrière la première cloison. Ceci exige de donner aux nerfs une nouvelle interprétation : le premier devient le rameau viscéral du trijumeau I (ophtalm. prof.) le second le rameau viscéral du trijumeau II (trij. proprement dit.). Un schéma (fig. A.) résume cette conception. Il est évidemment basé en grande partie sur l'étude de la pièce figurée planche 29/2.

Or, la comparaison de la photographie et du schéma soulève des difficultés. Dans le schéma, le nerf facial est disposé transversalement derrière la seconde crête interbranchiale. Dans la planche, une de ses branches au moins atteint l'angle antéro-externe de la seconde poche branchiale, se place donc derrière l'orifice branchial externe n^o 1. Le cas du nerf mandibulaire est moins clair, car si dans la photographie, il semble se prolonger de la même façon jusqu'à l'angle antéro-externe de la première branchie, jusqu'au vélum par conséquent, cette branche est rangée par WÄNGSÖ parmi les artères nourricières de la branchie (pl. 27).

Autre problème : comment ce rameau mandibulaire décrit

p. 65 comme dépourvu de ganglion et uniquement moteur peut-il être sérialement homologue avec les nerfs mixtes des branchies précédentes et suivantes ?.

Quelle signification donner enfin à l'espace situé en avant de la première branchie ? L'annexer à celle-ci ? C'est lui donner une taille double des autres comme il a été relevé plus haut. La photographie de la planche 29/2 montre d'ailleurs très nettement — surtout à droite — en avant de la première crête interbranchiale et limitant un espace de même taille qu'une branchie normale, une autre crête où se place une artère dite spiraculaire (asp). En avant de celle-ci se trouve le sillon prébranchial énigmatique (pbg) dont il avait été suggéré qu'il correspond à la gouttière coronaire. Le schéma A supprime la crête contenant l'artère spiraculaire et n'interprète plus les autres structures, n'attribue aucune signification à l'espace situé entre la bouche et l'artère spiraculaire bien qu'il ait environ la taille d'une branchie. Dans cet espace, enfin, la photographie 29/2 ne permet pas de voir les ondulations qui d'après WÄNGSÖ sont les traces des lamelles branchiales.

Lorsqu'on juge d'après les photographies publiées, sans avoir les pièces en main, on est tenté de donner à cet espace la même valeur qu'à la fosse préspiraculaire de *Hoelaspis*, qu'à la dépression située en avant de la barre vélaire chez *Nectaspis* et à les interpréter — suivant la première opinion de WÄNGSÖ — comme l'arrière bouche, l'espace où bat le vélum.

L'autre interprétation se heurte d'ailleurs au problème suivant : si chez *C. signata* le mandibulaire se distribue sur la face postérieure de la première branchie, et le nerf précédent à la région buccale, quel est le nerf destiné à cette zone intermédiaire et à la face antérieure de la première branchie ?

L'étude détaillée des figures fournies par WÄNGSÖ amène donc à la conclusion que sa seconde interprétation soulève beaucoup de difficultés que ne créait pas la première, qui admettait une distribution semblable à celle réalisée chez un embryon de *Lamproie* avant que ne se réduise la fosse hyomandibulaire. D'autre part, cette première interprétation est applicable aux figures de STENSIÖ à condition simplement d'admettre que la fosse préspiraculaire correspond à l'arrière bouche de l'*Ammocète*.

3) La distribution des artères a été invoquée par STENSIÖ (1927) en faveur de l'idée de l'existence d'une branchie préspiraculaire. Chez *Hoelaspis auchenaspidoides* (fig. 4) l'aorte dorsale

se pro
buccal
hyoma
deux
bucca
homo
et so
l'inter
en fa

Da
ne so
(pl. 2
du ve
trémi
de la
suppl
effér
d'art
décri
chez

Pa
réali
l'aor
bran
dess
en p
la p
spira
otiq
DAN
bord
rent
tour
céré
secc
l'orl
de
de l
de
L
un
de

se prolonge très loin vers l'avant, jusque derrière le vestibule buccal. Elle diminue nettement de diamètre entre les deux fosses hyomandibulaires et, en avant de celles-ci se divise dans les deux artères rostrales qui limitent vers l'arrière le vestibule buccal. STENSIÖ admet que ces deux artères rostrales sont homonomes des artères situées dans les crêtes interbranchiales et sont, comme elles, des artères branchiales efférentes. Si l'interprétation est exacte, c'est évidemment un argument sérieux en faveur de l'existence d'une branchie préspiraculaire.

Dans la série de formes étudiées par WÄNGSÖ, les dispositions ne sont pas toujours identiques. Ainsi chez *Cephalaspis signata* (pl. 29/2, fig. A.) l'aorte dorsale impaire pénètre dans le plafond du vestibule buccal et ne fournit les artères rostrales qu'à l'extrémité antérieure de l'animal. Sur ce trajet, elle donne en avant de la première branchie, une artère spiraculaire (fig. 29/2, asp. supprimée dans la fig. A.) qui paraît la première artère branchiale efférente, puis à la limite postérieure de la bouche une paire d'artères (fig. 29/2, ard 1.) Il semble donc que la disposition décrite chez *Hoelaspis auchenaspidoides* n'était pas constante chez les Céphalaspidés.

Pareille distribution des artères diffère beaucoup de celle réalisée chez les Vertébrés actuels. Chez les Gnathostomes, l'aorte dorsale se divise déjà en deux troncs derrière les poches branchiales. Chez les Cyclostomes, la bifurcation se produit au dessus des poches. Chez la Lamproie, chez sa larve Ammocète en particulier, l'aorte atteint presque l'extrémité antérieure de la première branchie fonctionnelle, c'est à dire de la poche post-spiraculaire. La division de l'aorte a lieu à hauteur des capsules otiques. Les deux artères qui en dérivent — aortes paires de DANIEL (1934), carotides internes des auteurs — longent le bord interne des trabécules, reçoivent la première artère efférente, et au niveau de la pointe de la corde, se divisent à leur tour. Une branche interne — carotide interne de DANIEL, artère cérébrale des auteurs — pénètre dans la cavité cérébrale. Une seconde branche se dirige vers le dehors et l'avant, traverse l'orbite après s'être de nouveau divisée et se distribue à la région de l'œil, à la lèvre supérieure de l'Ammocète, à la ventouse de la Lamproie. C'est l'artère faciale des auteurs, l'artère orbitaire de DANIEL.

Le système circulatoire des Céphalaspidés est donc bâti sur un autre plan que celui des Cyclostomes actuels. Une extension de l'aorte impaire aussi loin vers l'avant n'est connue que chez

eux. Elle est à mettre en relation avec le transport vers l'avant de tout le massif branchial qui arrive à précéder le cerveau et même le nez. Pareil déplacement des poches viscérales — inverse de celui qui se passe dans l'ontogenèse de la Lamproie — modifie complètement les rapports de l'aorte dorsale avec les autres vaisseaux. Il a aussi comme conséquence d'interdire de voir dans les Céphalaspides des Vertébrés à métamérie primitive, absolument parfaite, comme STENSIÖ l'admet. WÄNGSÖ signale d'ailleurs qu'il ne peut reconnaître une disposition métamérique aux artères dorsales superficielles (p. 118) ni aux veines superficielles dorso-latérales (p. 123) comme cela avait été admis d'abord.

Une conséquence évidente de la prolongation antérieure de l'aorte est que celle-ci peut fournir directement des vaisseaux aux territoires qu'elle traverse. Ainsi, la carotide ne prolonge pas l'aorte dorsale mais la quitte en un plan variant entre les 1^e et 4^e artères branchiales efférentes et pénètre directement dans la boîte crânienne à hauteur de l'hypophyse. Il faut en conclure que des artères homologues n'ont pas nécessairement la même origine chez les Céphalaspides et chez les Cyclostomes actuels.

Cette constatation permet de proposer une nouvelle interprétation des artères rostrales que STENSIÖ considère comme homologues des artères branchiales efférentes. Si nous admettons que les Céphalaspides étaient pourvus d'un vélum, que l'espace préspiraculaire correspond à l'arrière bouche, nous pouvons homologuer les artères rostrales aux artères labiales de l'Ammocète.

Ces artères labiales bordent, à droite et à gauche, l'orifice rétréci faisant communiquer le vestibule buccal à l'arrière bouche. Elles se trouvent à la base des grosses papilles qui constituent un filtre en cet endroit. Leur trajet est à peu près parallèle à celui des artères branchiales efférentes. Elles aussi bordent vers l'avant une cavité, en l'occurrence celle où bat le vélum.

L'artère labiale de l'Ammocète est une branche de l'artère faciale, elle même branche de la carotide interne (aorte paire de DANIEL). L'artère rostrale des Céphalaspides se détache directement de l'aorte dorsale impaire. La différence n'est pas essentielle : elle est une conséquence de la longueur inégale de l'aorte dorsale dans les deux groupes. Comme il est signalé plus haut, il est fatal que si l'aorte se prolonge plus loin vers l'avant, elle fournisse directement les vaisseaux aux territoires traversés. Par contre, l'aire de distribution des deux artères

(rost
il s'a
se tr

U
(192
les f
varié
la fo
des
s'inté
prés
et r
il su
leur
plan

La
actue
ment

Si

par

ne p

battr

déal

la b

cept

prou

prof

à pé

poss

au

actu

com

hyo

logu

de l

1948

In

coup

imag

une

triju

tous

(rostrale du Céphalaspidé, labiale de l'Ammocète) est identique : il s'agit toujours du vestibule buccal. Les deux artères, de plus, se trouvent à la même place, sous la muqueuse et ses annexes.

Une analyse détaillée des documents présentés par STENSIÖ (1927-1932) et WÄNGSÖ (1952) amène donc à conclure que les faits sont toujours ambigus et susceptibles d'interprétations variées. Un faisceau convergeant d'arguments avait été tiré de la forme des cavités viscérales antérieures, de la disposition des nerfs, du tracé des artères rostrales. Tout, certes, peut s'interpréter comme STENSIÖ l'a fait, par l'existence d'une branchie préspiraculaire, d'un arc mandibulaire, de nerfs ophtalmique et maxillo-mandibulaire bâtis sur le type branchial. Mais *il suffit aussi d'une hypothèse fort simple et fort plausible sur leur mécanisme respiratoire pour rendre aux Céphalaspides un plan de structure identique à celui des Vertébrés actuels.*

La comparaison avec l'Ammocète, un des rares représentants actuels du groupe des Agnathes est à ce point de vue particulièrement instructive.

Si chez les Céphalaspides, le courant respiratoire était provoqué par un vélum, comme le suggère d'ailleurs STENSIÖ, ce vélum ne pouvait se trouver que devant la poche hyomandibulaire et battre dans l'espace préspiraculaire. Celui-ci, d'origine stomodéale, ne peut être homologue d'une branchie : il appartient à la bouche. La distribution des nerfs, qui fut la cause de la conception, a été interprétée de façons bien différentes, ce qui prouve l'imprécision des documents. La présence d'un ophtalmique profond dorsal, le fait que, semble-t-il, des deux premiers nerfs à pénétrer dans la chambre oralo-branchiale, seul le premier possède un ganglion, ramènent le trijumeau des Céphalaspides au même degré de complication que celui des Cyclostomes actuels. La distribution des artères quittant l'aorte peut se comparer à celle des artères de l'Ammocète : devant la poche hyomandibulaire se trouve l'artère branchiale efférente 1, homologue de celle qui existe temporairement dans l'arc mandibulaire de l'Ammocète (stade 60 segments DAMAS 1943 — JOHNELS 1948) ; l'artère rostrale peut se comparer à l'artère labiale.

Interprétés de la sorte, les Céphalaspides se rapprochent beaucoup des Vertébrés actuels. Il n'est plus nécessaire de leur imaginer une bouche terminale, un arc prémandibulaire complet, une branchie préspiraculaire, des nerfs ophtalmique profond et trijumeau proprement dit bâtis sur le type des nerfs branchiaux, tous traits d'anatomie inexistantes chez les formes vivantes.

L'hypothèse soutenue ici paraît moins grave que celle des auteurs suédois. Elle est présentée en vertu de la loi d'économie des hypothèses, et d'ailleurs sans qu'elle puisse diminuer un moment l'admiration provoquée par l'étude de STENSIÖ qui restera un classique de la Zoologie. Certes, il est anormal de parler de ces problèmes sans avoir au préalable étudié soi-même les fossiles. Cependant, comme la comparaison avec les formes vivantes est le seul moyen de comprendre la structure des espèces disparues, il a semblé que pouvait être utile l'intervention, dans cette discussion, d'un zoologiste ayant une expérience personnelle de l'anatomie de la Lamproie aussi bien aux stades embryonnaire et larvaire qu'à l'état adulte.

Institut Ed. Van Beneden — Liège.

Laboratoire de Morphologie des Chordés.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLIS, Ed.P. : *Journ. of Anat.*, 65, 509-527, 1931.
BEER, G.R. de : *Quat. Journ. Mic. Sc.*, 74, 701-731, 1931.
DAMAS, H. : *Arch. Biol.*, 55, 1-284, 1944.
DANIEL, J.F. : *Un. Cal. Pub. Zool.*, 39, 311-340, 1934.
GUSTAFSON, G. : *Archiv f. Zoologi*, 28, A., n° 2, 1-8, 1936.
JOHNELS, Alf. G. : *Acta Zool.*, 29, 139-279, 1948.
LINDSTRÖM, Th. : *Acta Zool.*, 30, 315-458, 1949.
PIVETEAU, J. : In GRASSE P.P. *Traité de Zool. Paris*, 12, 554-604, 1954.
STENSIÖ, E.A. : *Skrifter om Svalbard og Nordishavet*, 12, 1-391, 1927.
The Cephalaspids of Great Britain. *London British Museum, HN*, 1-220, 1932.
WÄNGSÖ, G. : *Norsk Polarinstitut Skrifter*, 97, 1-612, 1952.
WATSON, D.M.S. : *Phil. Trans. R.S. London B.*, 238, n° 652, 1-25, 1954.